

**QUIÉNES SOMOS**

**Y**

**CÓMO HEMOS  
LLEGADO HASTA AQUÍ**

**ADN antiguo  
y la nueva ciencia del  
pasado humano**

**DAVID REICH**



QUIÉNES SOMOS Y CÓMO HEMOS LLEGAMOS  
HASTA AQUÍ

ADN antiguo y la nueva ciencia del pasado  
humano

David Reich

Traducción de Dulcinea Otero-Piñeiro

Antoni Bosch  editor

Antoni Bosch editor, S.A.U.  
Manacor, 3, 08023, Barcelona  
Tel. (+34) 93 206 0730  
[info@antonibosch.com](mailto:info@antonibosch.com)  
[www.antonibosch.com](http://www.antonibosch.com)

Título original de la obra: *Globalization. Who We Are and How We Got Here.*

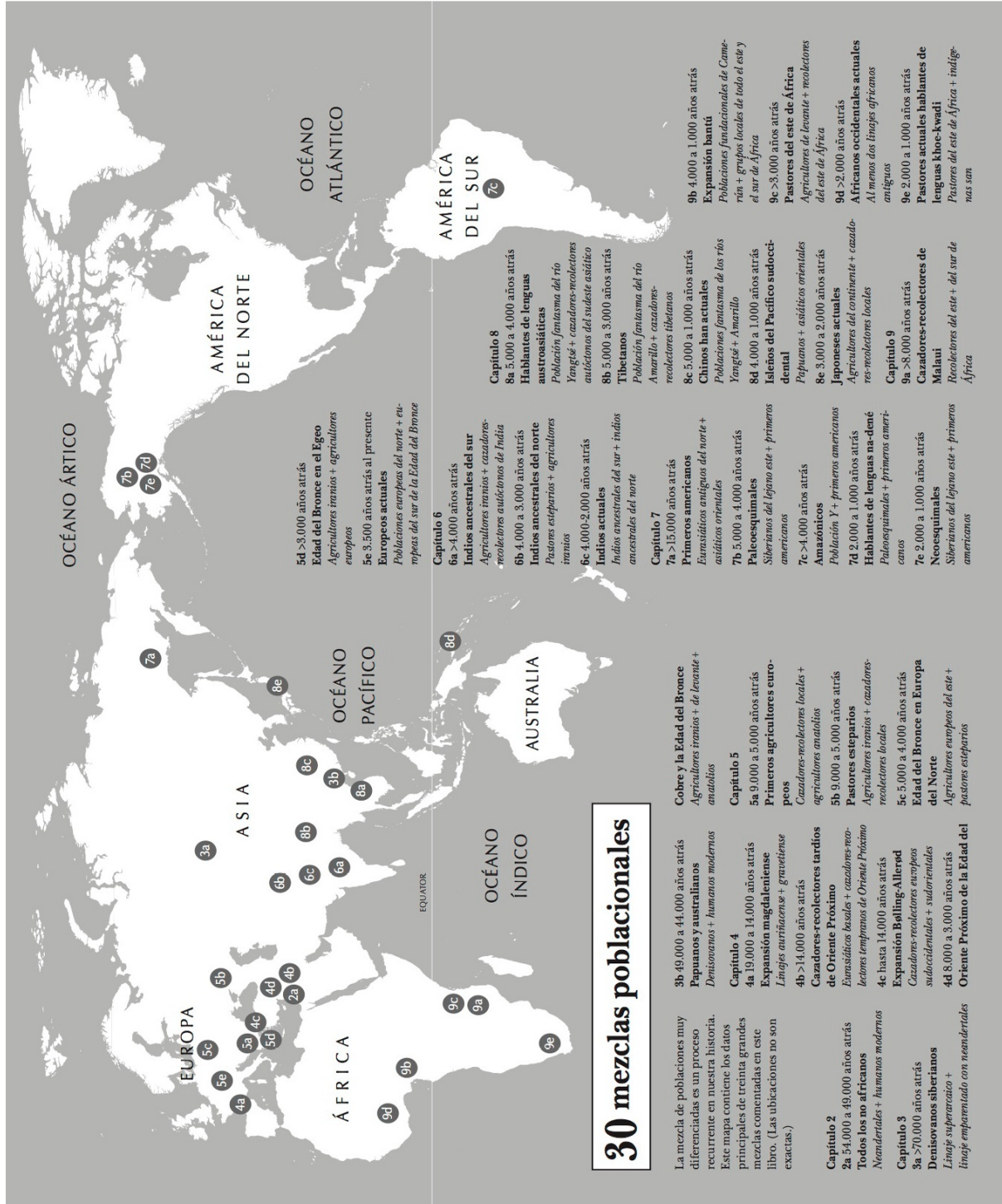
© David Reich and Eugenie Reich, 2003, 2019  
© de la traducción: Dulcinea Otero-Piñeiro  
© de esta edición: Antoni Bosch editor, S.A.U., 2019

ISBN: 978-84-949331-5-8

Diseño de la cubierta: Compañía  
Maquetación: JesMart  
Corrección: Olga Mairal

No se permite la reproducción total o parcial de este libro, ni su incorporación a un sistema informático, ni su transmisión en cualquier forma o por cualquier medio, sea este electrónico, mecánico, reprográfico, gramofónico u otro, sin el permiso previo y por escrito de los titulares del *copyright*.

*Para Seth y Leah*



## 30 mezclas poblacionales

La mezcla de poblaciones muy diferenciadas es un proceso recurrente en nuestra historia. Este mapa contiene los datos principales de treinta grandes mezclas comentadas en este libro. (Las ubicaciones no son exactas).

**Capítulo 2**  
**2a** 54.000 a 49.000 años atrás  
**Todos los no africanos**  
*Neandertales + humanos modernos*

**Capítulo 3**  
**3a** >70.000 años atrás  
**Denisovanos siberianos**  
*Lineaje superpariente + linaje emparentado con neandertales*

**3b** 49.000 a 44.000 años atrás  
**Papuanos y australianos**  
*Denisovanos + humanos modernos*

**Capítulo 4**  
**4a** 19.000 a 14.000 años atrás  
**Expansión magdaleniense**  
*Lineajes auriniense + gravetiense*  
**4b** >14.000 años atrás  
**Cazadores-recolectores tardíos de Oriente Próximo**  
*Eurasianos basales + cazadores-neolíticos tempranos de Oriente Próximo*  
**4c** hasta 14.000 años atrás  
**Expansión Bolling-Allerød**  
*Cazadores-recolectores europeos sudoccidentales + sudoorientales*  
**4d** 8.000 a 3.000 años atrás  
**Oriente Próximo de la Edad del**

**Cobre y la Edad del Bronce**  
*Agricultores iranios + de levante + anatolios*

**Capítulo 5**  
**5a** 9.000 a 5.000 años atrás  
**Primeros agricultores europeos**  
*Cazadores-neolíticos locales + agricultores anatolios*  
**5b** 9.000 a 5.000 años atrás  
**Pastores esteparios**  
*Agricultores iranios + cazadores-recolectores locales*  
**5c** 5.000 a 4.000 años atrás  
**Edad del Bronce en Europa del Norte**  
*Agricultores europeos del este + pastores esteparios*

**Capítulo 6**  
**6a** >4.000 años atrás  
**Indios ancestrales del sur**  
*Agricultores iranios + cazadores-recolectores autóctonos de India*  
**6b** 4.000 a 3.000 años atrás  
**Indios ancestrales del norte**  
*Pastores esteparios + agricultores iranios*  
**6c** 4.000-2.000 años atrás  
**Indios actuales**  
*Indios ancestrales del sur + indios ancestrales del norte*

**Capítulo 7**  
**7a** >15.000 años atrás  
**Primeros americanos**  
*Eurasianos antiguos del norte + asiáticos orientales*  
**7b** 5.000 a 4.000 años atrás  
**Paleoesquimales**  
*Siberianos del lejano este + primeros americanos*  
**7c** >4.000 años atrás  
**Amazoniños**  
*Población Y + primeros americanos*  
**7d** 2.000 a 1.000 años atrás  
**Hablantes de lenguas na-dené**  
*Paleoesquimales + primeros americanos*  
**7e** 2.000 a 1.000 años atrás  
**Neoesquimales**  
*Siberianos del lejano este + primeros americanos*

**Capítulo 8**  
**8a** 5.000 a 4.000 años atrás  
**Hablantes de lenguas austrasiáticas**  
*Población fantasma del río Yangtsé + cazadores-neolíticos autóctonos del sudeste asiático*  
**8b** 5.000 a 3.000 años atrás  
**Tibetanos**  
*Población fantasma del río Amarillo + cazadores-recolectores tibetanos*  
**8c** 5.000 a 1.000 años atrás  
**Chinos han actuales**  
*Poblaciones fantasma de los ríos Yangtsé + Amarillo*  
**8d** 4.000 a 1.000 años atrás  
**Islaños del Pacífico sudoccidental**  
*Pipinianos + asiáticos orientales*  
**8e** 3.000 a 2.000 años atrás  
**Japoneses actuales**  
*Agricultores del continente + cazadores-recolectores locales*

**Capítulo 9**  
**9a** >2.000 años atrás  
**Africanos occidentales actuales**  
*Al menos dos linajes africanos antiguos*  
**9b** 2.000 a 1.000 años atrás  
**Pastores actuales habitantes de lenguas khoekwadi**  
*Pastores del este de África + indígenas san*

**Capítulo 9b**  
**9b** 4.000 a 1.000 años atrás  
**Expansión banú**  
*Poblaciones fundacionales de Camerún + grupos locales de todo el este y el sur de África*  
**9c** >3.000 años atrás  
**Pastores del este de África**  
*Agricultores de levante + recolectores del este de África*

**Capítulo 9d**  
**9d** >2.000 años atrás  
**Africanos occidentales actuales**  
*Al menos dos linajes africanos antiguos*  
**9e** 2.000 a 1.000 años atrás  
**Pastores actuales habitantes de lenguas khoekwadi**  
*Pastores del este de África + indígenas san*

# Índice

[Agradecimientos](#)

[Introducción](#)

[Parte I](#)

[La historia remota de nuestra especie](#)

[1. Cómo explica el genoma quiénes somos](#)

[2. Encuentros con neandertales](#)

[3. El ADN antiguo abre las compuertas](#)

[Parte II](#)

[Cómo hemos llegado hasta aquí](#)

[4. Fantasmas de la humanidad](#)

[5. La forja de la Europa moderna](#)

[6. El choque que formó India](#)

[7. En busca de los ancestros de los nativos americanos](#)

[8. Los orígenes genómicos de los asiáticos orientales](#)

[9. Reincorporación de África a la historia de la humanidad](#)

[Parte III](#)

[El genoma disruptivo](#)

[10. La genómica de la desigualdad](#)

[11. La genómica de la raza y la identidad](#)

[12. El futuro del ADN antiguo](#)

[Notas sobre las ilustraciones](#)

[Notas](#)

## Agradecimientos

Lo primero es lo primero. Este libro surgió tras un año de colaboración intensa con mi esposa, Eugenie Reich. Juntos realizamos la investigación para elaborarlo, juntos preparamos los primeros borradores de los capítulos y juntos comentamos sin cesar su contenido a medida que maduraba. Este libro no existiría sin ella.

Quiero manifestar mi agradecimiento a Bridget Alex, Peter Bellwood, Samuel Fenton-Whittet, Henry Louis Gates Jr., Yonatan Grad, Iosif Lazaridis, Daniel Lieberman, Shop Mallick, Erroll McDonald, Latha Menon, Nick Patterson, Molly Przeworski, Juliet Samuel, Clifford Tabin, Daniel Reich, Tov Reich, Walter Reich, Robert Weinberg y a Matthew Spriggs por sus atentas lecturas críticas de la obra íntegra. Gracias a David Anthony, Ofer Bar-Yosef, Caroline Bearsted, Deborah Bolnick, Dorcas Brown, Katherine Brunson, Qiaomei Fu, David Goldstein, Alexander Kim, Carles Lalueza-Fox, Iain Mathieson, Eric Lander, Mark Lipson, Scott MacEachern, Richard Meadow, David Meltzer, Priya Moorjani, John Novembre, Svante Pääbo, Pier Palamara, Eleftheria Palkopoulou, Mary Prendergast, Rebecca Reich, Colin Renfrew, Nadin Rohland, Daniel Rozas, Pontus Skoglund, Chuanchao Wang y Michael Witzel por sus comentarios sobre capítulos individuales. Asimismo agradezco a Stanley Ambrose, Graham Coop, Dorian Fuller, Éadaion Harney, Linda Heywood, Yousuke Kaifu, Kristian Kristiansen, Michelle Lee, Daniel Lieberman, Michael McCormick, Michael Petraglia, Joseph Pickrell, Stephen Schiffels, Beth Shapiro y Bence Viola la revisión de ciertas partes del libro para garantizar su rigor.

Gracias a la Escuela Médica de Harvard, al Instituto Médico Howard Hughes y a la Fundación Nacional de Ciencias de EE. UU. por la generosidad que han mostrado al respaldar mi producción científica mientras trabajaba en este proyecto, y por considerarlo un complemento de mi

actividad investigadora principal.

Por último, gracias a todas las personas que me animaron en repetidas ocasiones a escribir este libro. Me resistí a la idea durante años porque no quería distraerme de mi labor científica, y porque lo habitual es que los genetistas escriban artículos, no libros. Pero cambié de opinión cuando mis relaciones laborales empezaron a ampliarse y a abarcar también a especialistas en arqueología, antropología, historia, lingüística y otras disciplinas en las que es de interés la revolución del ADN antiguo. Son muchos los artículos que no escribí y muchos los análisis que no acabé por el tiempo que invertí en escribir este libro. Espero que quien lo lea extraiga una idea renovada de quiénes somos.



## Introducción

Este libro lo inspiró un visionario, Luca Cavalli-Sforza, el fundador del estudio genético de nuestro pasado. Yo me formé con uno de sus alumnos, de modo que pertenezco a su escuela, inspirada por la idea de que el genoma es un prisma que permite comprender la historia de nuestra especie.

La cúspide de la trayectoria profesional de Cavalli-Sforza llegó en 1994 con la publicación de la obra *The History and Geography of Human Genes*, en la que aunaba los conocimientos de la época sobre arqueología, lingüística, historia y genética para contar la grandiosa historia de cómo llegó la gente del mundo a ser como es en la actualidad.<sup>1</sup> Aquel libro ofrecía una visión general del pasado remoto, pero se basaba en lo que se sabía por entonces y, por tanto, estaba limitado por la escasez de datos genéticos disponibles en aquel momento, los cuales eran tan reducidos que prácticamente resultaban inútiles comparados con la información mucho más amplia que ofrecían la arqueología y la lingüística. Los datos genéticos de entonces revelaban patrones que en ocasiones concordaban con lo que ya se sabía, pero la información que aportaban no bastaba para demostrar nada verdaderamente novedoso. De hecho, las pocas aportaciones nuevas de Cavalli-Sforza han resultado ser casi todas erradas. Hace dos décadas todo el mundo, desde Cavalli-Sforza hasta el alumnado universitario de primer curso, trabajaba en la Edad Media del ADN.

Cavalli-Sforza hizo una gran apuesta en 1960 que decidiría toda su carrera. Apostó a que era viable reconstruir las grandes migraciones del pasado basándose en exclusiva en las diferencias genéticas existentes entre la gente de hoy en día.<sup>2</sup>

Estudio tras estudio, a lo largo de las cinco décadas siguientes, Cavalli-Sforza pareció estar bien encaminado para ganar su apuesta. Cuando empezó a trabajar, la tecnología disponible para estudiar la diversidad humana era

tan pobre que la única posibilidad consistía en medir proteínas de la sangre utilizando variaciones como los tipos sanguíneos A, B y O que se analizan en medicina para encontrar donantes compatibles con pacientes receptores. En la década de 1990, él y sus colegas habían reunido datos con más de cien variaciones de este tipo en diversas poblaciones. El empleo de esos datos permitió clasificar a los individuos por continentes de manera fiable basándose en la frecuencia con la que coincidían entre ellos en cuanto a esas variaciones: por ejemplo, los europeos manifiestan altos índices de concordancia con otros europeos, los asiáticos orientales con los asiáticos orientales y los africanos con los africanos. Durante las décadas de 1990 y 2000, su trabajo subió de nivel al ir más allá de la variación proteínica y analizar directamente el ADN, el código genético. En total analizaron a unos mil individuos procedentes de unas cincuenta poblaciones dispersas por todo el planeta, y examinaron la variación en más de trescientas posiciones del genoma.<sup>3</sup> Cuando pidieron a la computadora (que ignoraba las etiquetas poblacionales) que clasificara a los individuos en cinco grupos, los resultados manifestaron una correspondencia increíble con la intuición habitual sobre las divisiones ancestrales remotas entre humanos (eurasiáticos occidentales, asiáticos orientales, nativos de América, neoguineanos y africanos).

Cavalli-Sforza tenía un interés especial por interpretar los cúmulos genéticos de la gente actual en términos de historia de las poblaciones. Él y sus colaboradores analizaron los datos de grupos sanguíneos usando una técnica que identifica las combinaciones de variaciones biológicas más eficaces para sintetizar diferencias entre individuos. Al representar esas combinaciones de tipos de grupos sanguíneos sobre un mapa de Eurasia occidental, descubrieron que la combinación que resume la mayor variación entre individuos alcanzaba su valor más extremo en Oriente Próximo, y se perdía en dirección a Europa con un gradiente de sudeste a noroeste.<sup>4</sup> Interpretaron esto como una huella genética de la migración de poblaciones agrícolas desde Oriente Próximo hacia Europa que en arqueología se sabe que ocurrió más de 9.000 años atrás. El descenso de la intensidad los movió a pensar que al llegar a Europa aquellos pueblos agrícolas se mezclaron con cazadores-recolectores de la región y fueron acumulando más ancestros cazadores-recolectores a medida que se dispersaron, en un proceso que

denominaron «difusión démica».<sup>5</sup> Hasta hace poco, muchos arqueólogos contemplaban el modelo de la difusión démica como una unión ejemplar de los conocimientos arqueológicos y genéticos.

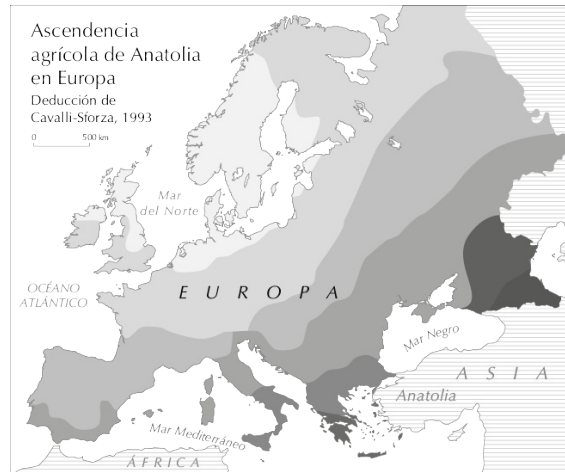
El modelo que propusieron Cavalli-Sforza y sus colegas para explicar los datos resultaba atractivo desde un punto de vista intelectual, pero era erróneo. Sus defectos se evidenciaron a comienzos de 2008, cuando John Novembre y sus colaboradores demostraron que los gradientes de este tipo observados en Europa pueden producirse sin que haya migración.<sup>6</sup> A continuación mostraron que una expansión agrícola de Oriente Próximo a Europa podría causar, en contra de lo esperable, que la técnica matemática utilizada por Cavalli-Sforza generara un gradiente perpendicular a la dirección de la migración, en lugar del gradiente paralelo que se observaba en los datos reales.<sup>7</sup>

La revolución que permitió extraer ADN de huesos antiguos (la «revolución del ADN antiguo») dio el golpe de gracia al modelo de la difusión démica. La revolución del ADN antiguo documentó que los primeros pobladores agrícolas incluso de los confines más remotos de Europa (Gran Bretaña, Escandinavia e Iberia) tenían muy poca ascendencia relacionada con cazadores-recolectores. De hecho, poseían menos ancestros cazadores-recolectores que los que se detectan hoy en diversas poblaciones europeas actuales. La mayor población con ascendencia de los primeros pueblos agrícolas se encuentra en la actualidad no en el sudeste de Europa, el lugar donde Cavalli-Sforza los consideró más comunes basándose en los datos de grupos sanguíneos, sino en la isla mediterránea de Cerdeña, al oeste de Italia.<sup>8</sup>

El ejemplo de los mapas de Cavalli-Sforza ilustra por qué fracasó su gran apuesta. Estaba en lo cierto al suponer que la estructura genética de las poblaciones actuales encierra algunos de los grandes acontecimientos del pasado. Por ejemplo, el hecho de que las poblaciones no africanas manifiesten una diversidad genética más baja que las poblaciones africanas revela la reducida diversidad de la población humana moderna que abandonó África y Oriente Próximo unos 50.000 años atrás. Pero la estructura de las poblaciones humanas actuales no contiene los detalles finos de los acontecimientos antiguos. El problema no estriba tan solo en que la

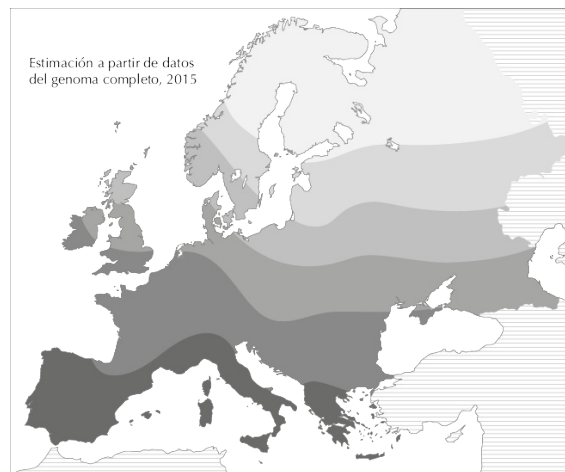
gente se ha mezclado con sus vecinos, lo que desdibuja las huellas genéticas de los sucesos del pasado. En realidad lo que dificulta mucho más las cosas es que, por lo que sabemos ahora a partir del ADN antiguo, la gente que vive en una región determinada casi nunca desciende exclusivamente de la gente que vivió en ese mismo lugar en un pasado remoto.<sup>9</sup> En estas circunstancias, cualquier estudio tendrá una capacidad limitada para reconstruir los movimientos poblacionales del pasado a partir de las poblaciones actuales. En la obra *The History and Geography of Human Genes*, Cavalli-Sforza escribió que excluía de su análisis las poblaciones que se sabían resultantes de grandes migraciones, como las de ascendencia europea y africana en toda América, que deben su origen a las migraciones trasatlánticas de los últimos quinientos años, o las minorías europeas como gitanos y judíos. Él partió de que el pasado fue mucho más simple que el presente, de tal modo que si se centraba en poblaciones actuales no afectadas por grandes migraciones a lo largo de su historia registrada, podría estar analizando descendientes directos de la gente que vivía en esos mismos lugares mucho tiempo atrás. Pero lo que ha revelado ahora el análisis del ADN antiguo es que el pasado no fue en absoluto menos complicado que el presente. Sobre las poblaciones humanas se ha pasado el arado en repetidas ocasiones.

La transformadora aportación de Cavalli-Sforza al campo de los estudios genéticos de la prehistoria humana recuerda a la historia de Moisés, un líder visionario que logró hitos mayores que cualquiera de los que lo sucedieron y que creó un nuevo paradigma para contemplar el mundo. La Biblia dice: «Nunca más volvió a surgir un profeta como Moisés en Israel»,<sup>1</sup> pero también cuenta que a Moisés se le negó la entrada a la Tierra Prometida. Tras guiar a su pueblo durante cuarenta años por el desierto, Moisés subió al monte de Nebo, miró hacia el oeste del río Jordán y contempló la tierra que había prometido a su pueblo, pero no se le permitió entrar en ella. Ese privilegio estaba reservado para sus sucesores.



**Figura 1a.** Una gráfica de contornos elaborada por Cavalli-Sforza en 1993 (adaptada aquí) sugería que el desplazamiento de pueblos agrícolas desde el este podría reconstruirse a partir de los patrones de variación observados en los grupos sanguíneos de la gente de hoy, cuya proporción más elevada de ancestros se sitúa en el suroeste próximo a Anatolia.

Lo mismo ocurre con los estudios genéticos del pasado. Cavalli-Sforza vislumbró antes que nadie todo el potencial de la genética para desentrañar el pasado humano, pero su agudeza se adelantó a la tecnología necesaria para lograrlo. Hoy, en cambio, las cosas son muy diferentes: tenemos varios cientos de miles de datos más que antes y, además, contamos con acceso al rico filón del ADN antiguo, el cual se ha convertido en una fuente de información más definitiva sobre los movimientos de población antiguos que las herramientas tradicionales de la arqueología y la lingüística.



**Figura 1b.** Los datos actuales del genoma completo revelan que el gradiente primario de la

ascendencia agrícola en Europa no fluye de sudeste a noroeste, sino más bien en una dirección casi perpendicular, como resultado de una gran migración de pueblos dedicados al pastoreo desde el este que desplazó gran parte de la ascendencia de los primeros agricultores.

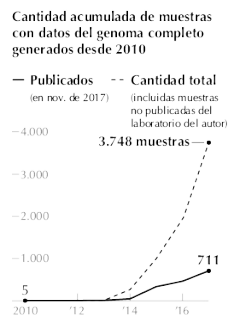
Los cinco primeros genomas humanos antiguos se publicaron en 2010: unos cuantos genomas neandertales arcaicos,<sup>10</sup> el genoma denisovano arcaico<sup>11</sup> y un individuo de Groenlandia de unos 4.000 años de antigüedad.<sup>12</sup> En los años siguientes asistimos a la publicación de datos del genoma completo de cinco humanos más, seguida por una explosión de datos procedentes de 38 individuos en 2014. Pero en 2015 el análisis del genoma completo de ADN antiguo alcanzó la hipervelocidad. Tres artículos añadieron conjuntos de datos de genomas completos de otras 66 muestras,<sup>13</sup> después de 100<sup>14</sup> y, a continuación, de 83 muestras más.<sup>15</sup> En agosto de 2017, solo mi laboratorio ya había generado datos de genomas completos para más de 3.000 muestras antiguas. Ahora estamos produciendo datos tan deprisa que el intervalo temporal entre la obtención de datos y la publicación de los mismos es mayor que el tiempo que tardan los datos en multiplicarse por dos en esta disciplina.

Gran parte de la tecnología necesaria para la revolución del genoma completo del ADN antiguo la inventaron Svante Pääbo y sus colaboradores en el Instituto Max Planck de Antropología Evolutiva de Leipzig, Alemania, quienes la desarrollaron para estudiar muestras de una antigüedad extrema, como neandertales y denisovanos arcaicos. Mi aportación ha consistido en ampliar esos métodos para estudiar grandes cantidades de muestras bastante más recientes, aunque con muchos miles de años de antigüedad. La duración habitual de una formación abarca siete años, y yo comencé la mía en 2007, cuando empecé a trabajar con Pääbo en los proyectos del genoma neandertal y denisovano. En 2013 Pääbo me ayudó a crear mi propio laboratorio de ADN antiguo, el primero de Estados Unidos centrado en el estudio del genoma completo de ADN humano antiguo. Mi compañera durante esta empresa ha sido Nadin Rohland, quien realizó su propia formación de siete años en el laboratorio de Pääbo antes de venir al mío. Nuestra idea consistía en dedicarnos al ADN antiguo de forma industrial, algo así como crear una fábrica de genómica de estilo estadounidense a partir de las técnicas desarrolladas en Europa para estudiar muestras individuales.

Rohland y yo nos dimos cuenta de que una técnica desarrollada por Matthias Meyer y Qiaomei Fu en el laboratorio de Pääbo podría ser la clave para el estudio del ADN antiguo a escala industrial. El invento de Meyer y Fu había nacido de la necesidad: la de extraer ADN de un humano moderno temprano de 40.000 años de antigüedad hallado en la cueva Tianyuan de China.<sup>16</sup> Cuando Meyer y Fu extrajeron ADN de los huesos de la pierna de Tianyuan, descubrieron que solo alrededor del 0,02 % de él pertenecía al hombre en sí; el resto procedía de microbios que habían colonizado sus huesos después de morir. Esto convertía la secuenciación directa en un método demasiado caro, aun usando la tecnología cien mil veces más barata que estuvo disponible a partir del año 2006 aproximadamente. Para afrontar este desafío, Meyer y Fu aprovecharon los métodos desarrollados por genetistas médicos. De igual manera que los genetistas médicos habían desarrollado métodos para aislar ADN a partir del 2 % del genoma más interesante descartando el otro 98 %, Meyer y Fu aislaron la fracción diminuta de secuencias del hueso de Tianyuan que era humana y desecharon el resto.

El procedimiento para aislar ADN ideado por Meyer y Fu ha sido crucial para el éxito de la revolución del ADN antiguo. En la década de 1990, especialistas en biología molecular aprendieron a adaptar las técnicas de grabación con láser, inventadas para crear circuitos electrónicos impresos, con la intención de usarlas para fijar millones de secuencias de ADN de su elección a obleas de silicio o de vidrio (microchips). Estas secuencias se podían desprender luego de las obleas utilizando tijeras moleculares (enzimas), para liberarlas en una mezcla acuosa. Meyer y Fu aprovecharon este método para sintetizar secuencias de ADN de 52 letras de longitud que, superpuestas como tejas, cubrían buena parte del cromosoma 21 humano. Explotando la tendencia de las cadenas de ADN a unirse a otras con secuencias muy similares, consiguieron «pescar» las secuencias de ADN que les interesaban del esqueleto de Tianyuan utilizando como «cebo» las secuencias que habían sintetizado de manera artificial. Descubrieron que una fracción considerable del ADN obtenido pertenecía al genoma del hombre de Tianyuan. Y no solo eso, sino que procedía de las partes del genoma de Tianyuan que querían estudiar. Analizaron los datos para mostrar que los

restos de Tianyuan eran de un humano moderno temprano del linaje que dio lugar a los actuales asiáticos orientales. No tenía una cantidad especialmente elevada de ancestros procedentes de linajes humanos arcaicos separados por cientos de miles de años de los linajes de humanos modernos, lo que contradecía las teorías previas basadas en la forma del esqueleto.<sup>17</sup>



**Figura 2.** Los laboratorios de ADN antiguo generan datos hoy a tal velocidad que el lapso temporal entre la producción de datos y la publicación es mayor que el tiempo que tardan los datos en doblarse en esta disciplina.

Rohland y yo adaptamos esta técnica para estudiar el genoma completo. Trabajamos con los compañeros de Alemania para sintetizar secuencias de ADN de 52 letras de longitud que cubrían más de un millón de posiciones en las que se sabe que existen variaciones entre humanos. Usamos esas secuencias cebo para enriquecer la proporción de captura del ADN humano frente al microbiano, lo que en algunos casos aumentó más de cien veces la fracción disponible del ADN que nos interesaba. Logramos otro salto de otras diez veces aproximadamente en cuanto a eficiencia porque solo apuntamos a posiciones informativas del genoma. Automatizamos todo el procedimiento procesando el ADN por medio de un robot que permitía que una sola persona estudiara más de 90 muestras a la vez en unos cuantos días. Contratamos un equipo técnico para limar polvo de restos antiguos y extraer ADN de ese polvo, y después tratar el ADN obtenido para darle una forma que pudiéramos secuenciar. El trabajo de laboratorio no fue más que el principio. Una tarea igual de compleja consistió en clasificar los miles de millones de secuencias de ADN de acuerdo con los individuos de los que procedían, analizar los datos y eliminar las muestras con signos de contaminación, y crear un conjunto de datos muy accesibles. Shop Mallick,



un físico que se había unido a mi laboratorio seis años antes, preparó los ordenadores para hacer todo eso y realizó una actualización continua de la estrategia que utilizábamos para procesar los datos a medida que su naturaleza fue evolucionando y que su volumen fue en aumento.

Los resultados superaron incluso nuestras esperanzas. El coste para producir datos de genoma completo se desplomó a menos de 500 dólares por muestra. Eso era muchas docenas de veces más barato que la secuenciación del genoma completo a base de fuerza bruta. Es más: nuestro método permitía obtener datos de genoma completo de alrededor de la mitad de las muestras óseas estudiadas, aunque el índice de éxito variaba, por supuesto, dependiendo del estado de conservación de los huesos examinados. Por ejemplo, conseguimos índices de éxito de alrededor del 75 % con muestras antiguas procedentes del gélido clima de Rusia, pero de tan solo un 30 % con muestras del tórrido Oriente Próximo.

Estos avances implican que el estudio del genoma completo del ADN antiguo ya no requiere examinar gran cantidad de restos óseos para localizar a unos cuantos individuos con un ADN apto para el análisis. Una fracción considerable de las muestras estudiadas que datan de los últimos 10.000 años se pueden convertir ahora en datos funcionales del genoma completo. Los nuevos métodos han permitido analizar cientos de muestras en un solo estudio. Con esos datos se pueden reconstruir cambios poblacionales con un grado de detalle exquisito para revolucionar lo que sabemos sobre el pasado.

A finales de 2015, mi laboratorio de ADN antiguo de Harvard había publicado más de la mitad del genoma completo del ADN humano antiguo de todo el mundo. Con ello descubrimos que gran parte de la población del norte de Europa fue reemplazada por una migración en masa desde la estepa europea del este después de 5.000 años atrás;<sup>18</sup> que la agricultura se desarrolló en Oriente Próximo a más de 10.000 años atrás en poblaciones humanas muy diferenciadas que, a partir de ahí, se expandieron en todas direcciones y se mezclaron entre sí a la vez que propagaban la agricultura,<sup>19</sup> y que los primeros humanos que migraron a las islas remotas del Pacífico, hace unos 3.000 años, no son los únicos ancestros de los habitantes actuales de esos lugares.<sup>20</sup> En paralelo inicié un proyecto para investigar la diversidad de las poblaciones mundiales actuales, usando un microchip para analizar la

diversidad humana diseñado expresamente por mis colaboradores y por mí con la intención de estudiar el pasado humano. Empleamos ese chip para estudiar más de 10.000 individuos procedentes de más de 1.000 poblaciones de todo el mundo, lo que ha generado un conjunto de datos que se ha convertido en un pilar para los estudios de la diversidad humana no ya solo en mi laboratorio, sino también en otros laboratorios de todo el mundo.<sup>21</sup>

La solidez con la que esta revolución ha permitido reconstruir acontecimientos del pasado humano es asombrosa. Recuerdo una cena al final de mis estudios universitarios con mi director de tesis, David Goldstein, y su esposa, Kavita Nayar. Ambos habían sido alumnos de Cavalli-Sforza. Corría el año 1999, una década antes de la llegada del genoma completo de ADN antiguo, y aquella velada dejamos volar la imaginación preguntándonos con qué grado de precisión podrían reconstruirse los acontecimientos del pasado a partir de los restos que quedan de ellos. Tras la explosión de una granada en una habitación, ¿podría saberse qué posición exacta ocupaba cada objeto antes de la detonación reconstruyendo pieza a pieza los restos esparcidos por ella y estudiando la metralla de la pared? ¿Podrían recuperarse lenguas desaparecidas hace mucho abriendo una cueva en la que aún resonaran los ecos de las palabras pronunciadas allí miles de años atrás? Hoy el ADN antiguo está permitiendo esta suerte de reconstrucción detallada de los contactos más ocultos entre poblaciones humanas antiguas.

En estos días, la variación del genoma humano ha superado el tradicional conjunto de instrumentos de la arqueología (el estudio de los artefactos dejados por sociedades humanas antiguas) en tanto que es capaz de desvelar los cambios que experimentaron poblaciones humanas en un pasado remoto.<sup>22</sup> Esto ha sido una sorpresa casi para todo el mundo. Carl Zimmer, periodista científico de *The New York Times* que ha escrito con frecuencia sobre el tema, me comentó que cuando el periódico le encomendó cubrir el estudio del ADN antiguo aceptó hacerlo por prestar un servicio al equipo científico, pensando que sería una labor secundaria y menor de su dedicación a la evolución y la fisiología humanas. Imaginó que escribiría un artículo sobre la materia cada seis meses o así, y que el torrente de descubrimientos cesaría en cuestión de un año o dos. Pero en lugar de eso, Zimmer se ve hoy

enfrentándose a un nuevo artículo científico de peso cada pocas semanas, los avances se están acelerando y la revolución se intensifica.

Este libro trata sobre la revolución genómica en el estudio del pasado humano. Esta revolución consiste en el aluvión de descubrimientos basados en datos tomados del genoma completo, es decir, del análisis del genoma completo de una sola vez en lugar del análisis de pequeños fragmentos de él, como el ADN mitocondrial. La revolución ha ganado potencial gracias a las nuevas tecnologías para extraer genomas completos útiles a partir del ADN de humanos antiguos. No tengo ninguna intención de trazar la historia del campo de los estudios genéticos en el pasado, décadas de análisis científico de la diversidad humana que comenzaron con el estudio de la variación en esqueletos y continuaron con estudios de la variación genética en fragmentos minúsculos del genoma humano. Estos esfuerzos desvelaron relaciones entre poblaciones y migraciones, pero aquellos resultados palidecen comparados con la información impresionante proporcionada por los extraordinarios lotes de datos que empezaron a surgir a partir de 2009. Antes y después de ese año, el estudio de una o varias posiciones en el genoma constituyó de manera ocasional la base de descubrimientos importantes, ya que aportó pruebas en favor de ciertos escenarios frente a otros. Pero los indicios genéticos anteriores al año 2009 más o menos resultaban en su mayoría secundarios para el estudio del pasado humano en otras disciplinas, servidores pobres de la actividad principal de la arqueología. Sin embargo, a partir de 2009 los datos del genoma completo empezaron a cuestionar ideas asentadas desde hacía mucho en la arqueología, la historia, la antropología y hasta la lingüística, y empezaron a resolver controversias en esos campos.

La revolución del ADN antiguo está desbaratando con rapidez nuestras suposiciones sobre el pasado. Pero en la actualidad no existe ningún libro escrito por un genetista en activo que exponga la repercusión de esta ciencia nueva y explique cómo se puede utilizar para generar nuevos datos concluyentes. Los descubrimientos necesarios para comprender el alcance de la revolución del ADN antiguo se encuentran diseminados por artículos sesudos y repletos de terminología científica, complementados a veces con cientos de páginas de densas notas sobre metodología. En *Quiénes somos y cómo llegamos hasta aquí* aspiro a ofrecer al público lector una ojeada clara

hacia el pasado a través de esta ventana extraordinaria, brindar un libro sobre la revolución del ADN antiguo dedicado a legos y especialistas por igual. Mi objetivo no consiste en presentar un compendio, porque la materia avanza demasiado deprisa. Cuando este libro llegue al público lector, algunos de los avances descritos en él ya habrán quedado superados o incluso desmentidos. En los tres años transcurridos desde que empecé a escribirlo han aparecido numerosas conclusiones nuevas, de manera que la mayoría de las que expongo aquí se basan en resultados obtenidos después de comenzarlos. Confío en que los lectores tomen los temas tratados como ejemplos del poder transformador de los estudios del genoma completo, no como un resumen del estado en el que se encuentra la materia.

Mi planteamiento consiste en guiar al lector a través de todo el proceso de descubrimiento, de manera que cada capítulo sirva para alcanzar el objetivo de que el público que tal vez abra el libro con una idea de partida acabe llegando a otro lugar al terminarlo. Procuro aprovechar el papel central de mi laboratorio para la revolución del ADN antiguo contando la historia de mi propio trabajo allí donde es relevante (puesto que esta es una materia sobre la que puedo hablar con bastante autoridad), aunque también comento trabajos en los que no he estado implicado cuando son críticos para la historia. Dado el planteamiento elegido, el libro destaca de manera desproporcionada el trabajo procedente de mi laboratorio. Pido disculpas por haber sido capaz de mencionar por su nombre tan solo a una pequeña parte de las personas que realizaron aportaciones igual de importantes. He dado prioridad a transmitir el entusiasmo y la sorpresa que despierta la revolución del genoma y a ofrecer a los lectores un recorrido a través de ella con un relato fascinante, no a escribir un análisis científico.

Asimismo expongo algunos de los grandes temas que están emergiendo, sobre todo el hallazgo de que la mezcla entre poblaciones muy diferenciadas fue un proceso recurrente en el pasado humano. Hoy en día mucha gente da por supuesto que los humanos se pueden organizar desde un punto de vista biológico en grupos «primitivos» que se corresponden con la idea de «razas» y que encuentran sus orígenes en poblaciones que se escindieron hace decenas de miles de años. Pero esta idea vigente desde hace tanto tiempo se ha demostrado equivocada en los últimos años, y la crítica que hacen los datos

más recientes sobre las nociones de raza es muy diferente de la crítica clásica lanzada por los antropólogos en los últimos cien años. Una de las grandes sorpresas deparadas por la revolución del genoma es que en un pasado relativamente reciente las poblaciones humanas eran tan diferentes entre sí como lo son en la actualidad, pero que las líneas divisorias entre poblaciones eran tan distintas de las actuales que resultan casi irreconocibles. El ADN extraído de los restos de gente que vivió, digamos, 10.000 años atrás revela que la estructura de las poblaciones humanas de aquella época era cualitativamente diferente. Las poblaciones actuales son mezclas de poblaciones pasadas, las cuales ya eran mezclas a su vez. Las poblaciones afroamericanas y latinas de América solo son las últimas de una larga sucesión de grandes mezclas poblacionales.

*Quiénes somos y cómo llegamos hasta aquí* consta de tres partes. La primera de ellas, «La historia remota de nuestra especie», plantea que el genoma humano no solo aporta toda la información que necesita un óvulo humano fertilizado para desarrollarse, sino que también contiene en sí mismo la historia de nuestra especie. El capítulo 1, «Cómo explica el genoma quiénes somos», expone que la revolución del genoma nos ha enseñado quiénes somos como humanos no desvelando los rasgos distintivos de nuestra biología en relación con otros animales, sino mostrando la historia de las migraciones y mezclas poblacionales que nos formaron. El capítulo 2, «Encuentros con neandertales», manifiesta que la tecnología rompedora del ADN antiguo proporcionó datos sobre los neandertales, nuestros primos de cráneo grande, y reveló que procrearon con los ancestros de todos los humanos modernos que vivían fuera de África. En este capítulo también se explica que los datos genéticos se pueden usar para demostrar que existió una mezcla antigua de poblaciones. El capítulo 3, «El ADN antiguo abre las compuertas», ilustra que el ADN antiguo es capaz de desvelar rasgos del pasado que nadie había vislumbrado, empezando por el descubrimiento de los denisovanos, una población arcaica desconocida hasta ahora que la arqueología no había previsto y que se mezcló con los ancestros de los neoguineanos actuales. La secuenciación del genoma denisovano desató una retahíla de descubrimientos de poblaciones arcaicas y cruces adicionales, y demostró de forma inequívoca que la mezcla de poblaciones es un rasgo

esencial de la naturaleza humana.

La segunda parte, «Cómo llegamos hasta donde estamos hoy», expone de qué manera la revolución del genoma y el ADN antiguo han transformado los conocimientos del linaje particular de los humanos modernos, y ofrece un recorrido por todo el mundo con la mezcla de poblaciones como tema unificador. El capítulo 4, «Fantasmas de la humanidad», introduce la idea de que podemos reconstruir poblaciones que ya no existen sin mezclas basándonos en los fragmentos de material genético que han dejado en la gente de hoy. El capítulo 5, «La forja de la Europa moderna», explica que los europeos de hoy descienden de tres poblaciones altamente divergentes que confluyeron a lo largo de los últimos 9.000 años de un modo que los arqueólogos nunca llegaron a intuir antes de contar con el ADN antiguo. El capítulo 6, «El choque que formó India», explica que la formación de las poblaciones del sur de Asia fue paralela a la de los europeos. En ambos casos, una migración en masa de pueblos agrícolas procedentes de Oriente Próximo acaecida hace menos de 9.000 años se mezcló con los cazadores-recolectores asentados de antemano y, a continuación, una segunda migración en masa procedente de la estepa eurasiática ocurrida hace menos de 5.000 años aportó una variedad distinta de antepasados y probablemente también las lenguas indoeuropeas. El capítulo 7, «En busca de los ancestros de los nativos americanos», pone de manifiesto que el análisis del ADN actual y antiguo ha demostrado que las poblaciones nativas de América anteriores a la llegada de los europeos provienen de antepasados surgidos de múltiples oleadas de migración desde Asia. El capítulo 8, «Los orígenes genómicos de los asiáticos orientales», describe lo mucho que descienden los ancestros de los asiáticos del este de grandes expansiones de poblaciones procedentes del corazón agrícola de China. El capítulo 9, «Reincorporación de África a la historia de la humanidad», desvela que los estudios del ADN antiguo están empezando a desprender el velo que impide otear la historia remota del continente africano perfilada por las grandes expansiones de agricultores de los últimos miles de años, que invadieron o se mezclaron con las poblaciones residentes con anterioridad.

La tercera parte, «El genoma disruptivo», se centra en las implicaciones de la revolución genómica para la sociedad. Ofrece algunas sugerencias sobre

cómo concebir el lugar que ocupa cada cual dentro del mundo, nuestra conexión con los más de 7.000 millones de personas que viven en la Tierra con nosotros, y el número aún mayor de gente que habita en nuestro pasado y nuestro futuro. El capítulo 10, «La genómica de la desigualdad», expone que los estudios de ADN antiguo han revelado la historia oculta de la desigualdad en cuanto a poder social entre distintas poblaciones, entre sexos y entre individuos dentro de una misma población, basándose en la forma en que esa desigualdad condicionó el éxito o el fracaso reproductivo. El capítulo 11, «La genómica de la raza y la identidad», defiende que la ortodoxia surgida a lo largo del último siglo (la idea de que todas las poblaciones humanas están demasiado relacionadas entre sí como para que existan diferencias biológicas promedio sustanciales entre ellas) ya no se sostiene, al mismo tiempo que también evidencia que las ideas racistas del mundo que se han ofrecido durante mucho tiempo como alternativa chocan aún más con las lecciones que enseñan los datos genéticos. Este capítulo propone una forma nueva de concebir las diferencias entre poblaciones humanas, una manera informada por la revolución del genoma. El capítulo 12, «El futuro del ADN antiguo», discute qué será lo siguiente que nos depare la revolución del genoma. Defiende que la revolución del genoma, ayudada por el ADN antiguo, ha hecho realidad el sueño de Luca Cavalli-Sforza al revelarse como una herramienta para estudiar las poblaciones pasadas no menos útil que las herramientas tradicionales de la arqueología y la lingüística histórica. El ADN antiguo y la revolución del genoma son capaces de responder ahora un interrogante previamente irresoluble sobre el pasado remoto: *qué pasó*, es decir, cómo se relacionaron entre sí los pueblos antiguos y cómo contribuyeron las migraciones a los cambios que se manifiestan en el registro arqueológico. El ADN antiguo debería constituir una liberación para los arqueólogos, porque teniendo la respuesta a estas preguntas pueden investigar lo que siempre les ha interesado tanto o más, que es *por qué* ocurrieron esos cambios.

Antes de zambullirnos en el libro, quisiera recordar algo que sucedió durante una conferencia que di en el Instituto de Tecnología de Massachusetts (MIT) en el año 2009. La mía era una de las últimas conferencias del encuentro, y debía añadir interés a un curso destinado a

introducir al alumnado en el estudio de genomas asistido por ordenador con el objetivo de curar enfermedades. Cuando hablé sobre la historia de la población india, una universitaria sentada en el medio de la fila central me miró fijamente. Al acabar me preguntó con una sonrisa burlona: «¿Cómo se apaña para conseguir financiación para estas cosas?».

Farfullé algo sobre la manera en que el pasado humano moldea la variación genética y que, para identificar factores de riesgo para enfermedades, es importante conocer ese pasado. Puse el ejemplo de que entre los miles de poblaciones humanas diferenciadas en India hay índices elevados de ciertas enfermedades, debido a que las mutaciones que portaban sus fundadores se volvieron más frecuentes a medida que los grupos se expandieron. Recorro a esta clase de argumentos en mis solicitudes a los Institutos Nacionales de Salud estadounidenses, donde propongo detectar factores de riesgo de enfermedades que se dan con distintas frecuencias entre poblaciones. Las becas de este tipo han financiado gran parte de mi trabajo desde que puse en marcha mi laboratorio en el año 2003.

Aunque todas aquellas explicaciones eran ciertas, me habría gustado responder de otra manera. El sistema de financiación de la investigación condiciona el quehacer científico, porque obliga a justificar lo que se hace en términos de aplicaciones prácticas para la salud o la tecnología. Pero ¿no debería valorarse la curiosidad en sí misma? ¿No deberíamos situar la cúspide de lo que esperamos alcanzar como especie en la indagación esencial en quiénes somos? ¿Acaso las sociedades progresistas no se caracterizan por valorar la actividad intelectual, aunque no aporte un beneficio económico o práctico inmediato? El estudio del pasado humano, al igual que el del arte, la música, la literatura o la cosmología, es vital porque nos hace conscientes de aspectos de nuestra condición común que tienen una relevancia crucial y jamás sospechados hasta ahora.

---

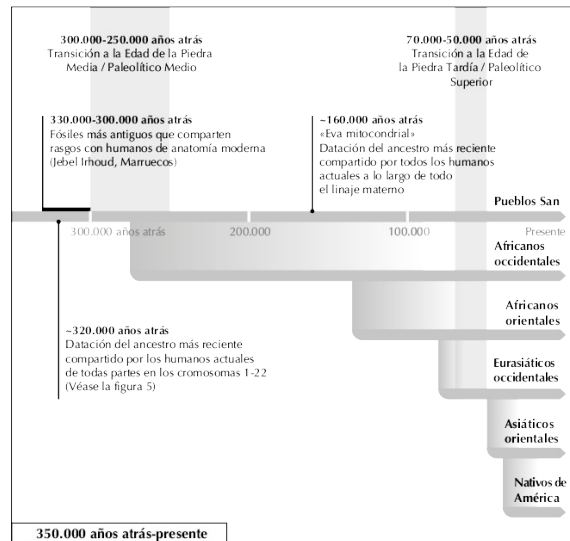
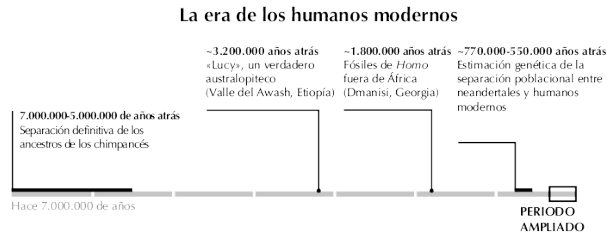
<sup>1</sup> Fragmento extraído de: Santa Biblia, Nueva Versión Internacional® NVI® (Castellano) © 1999, 2005, 2017 por Biblica, Inc.® (*N. de la T.*).



## Parte I

### La historia remota de nuestra especie

# 1. Cómo explica el genoma quiénes somos

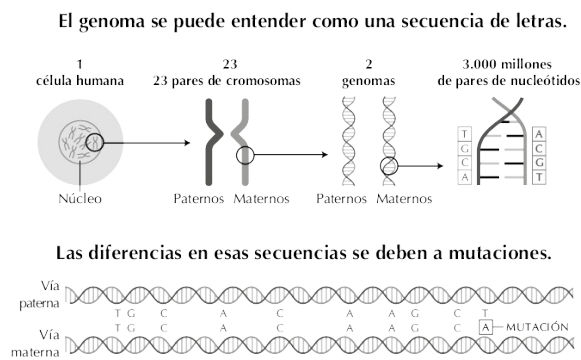


## Crónica maestra de la diversidad humana

Para comprender por qué la genética es capaz de arrojar luz sobre el pasado humano es necesario entender cómo registra la información el genoma (definido como el conjunto completo del código genético que cada persona hereda de sus padres). Francis Crick, Rosalind Franklin, James Watson y Maurice Wilkins desvelaron en 1953 que el genoma está escrito en dos cadenas gemelas formadas por unos 3.000 millones de piezas químicas (6.000 millones en total) que se pueden concebir como las letras de un alfabeto: A (adenina), C (citosina), G (guanina) y T (timina).<sup>1</sup> Eso que llamamos *gen* consiste en fragmentos minúsculos de esas cadenas, por lo común de unas

mil letras de longitud, que se usan a modo de plantillas para ensamblar las proteínas, encargadas de realizar la mayor parte del trabajo en el interior de las células. Entre los genes hay ADN no codificante, a veces denominado «ADN basura». El orden de las letras se puede leer con máquinas que reaccionan químicamente con fragmentos de ADN y lanzan destellos de luz a medida que las reacciones recorren la secuencia de ADN. Las reacciones emiten un color diferente para cada una de las letras A, C, G y T, de tal manera que la secuencia de letras se puede escanear con una cámara para introducirla en un ordenador.

Aunque la inmensa mayoría de los científicos se centra en la información biológica que contienen los genes, también hay diferencias ocasionales entre secuencias de ADN. Estas diferencias se deben a errores aleatorios en el copiado de genomas (conocidas como mutaciones) ocurridos en algún momento del pasado. Lo que se estudia en genética para conocer el pasado son estas diferencias, las cuales se producen en torno a una vez cada mil letras, tanto en los genes como en el «ADN basura». A lo largo de los 3.000 millones de letras suele haber alrededor de tres millones de diferencias entre genomas no relacionados. Cuanto mayor sea la densidad de las diferencias que separan dos genomas en un segmento cualquiera, más tiempo habrá transcurrido desde que esos segmentos compartieron un ancestro común, puesto que las mutaciones se acumulan a un ritmo más o menos constante a lo largo del tiempo. De modo que la densidad de las diferencias ofrece un cronómetro biológico, un registro del tiempo transcurrido desde que ocurrieron sucesos clave en el pasado.



**Figura 3.** El genoma contiene en torno a 3.000 millones de nucleótidos que se pueden contemplar

como cuatro letras de un alfabeto biológico: adenina (A), citosina (C), guanina (G) y timina (T). Alrededor del 99,9 % de esas letras es idéntico en dos genomas comparados, pero en ese último ~0,01 % hay diferencias que reflejan mutaciones acumuladas a lo largo del tiempo. Estas mutaciones revelan lo relacionadas que están dos personas y registran información sobre el pasado con una precisión exquisita.

La primera aplicación inesperada de la genética al estudio del pasado está relacionada con el ADN mitocondrial. Este constituye una porción minúscula del genoma (aproximadamente tan solo 1/200.000 de él) que se transmite por vía materna de madres a hijas a nietas, etc. En 1987, Allan Wilson y sus colaboradores secuenciaron algunos cientos de letras de ADN mitocondrial de diversas personas de todo el mundo. El cotejo de las mutaciones que diferían en esas secuencias les permitió reconstruir un árbol genealógico de relaciones maternas. Descubrieron que la rama más lejana de ese árbol (la primera rama que abandonó el tronco principal) solo se encuentra hoy en gente con antepasados del África subsahariana, lo que apunta a que los ancestros de los humanos modernos vivían en África. En cambio, todos los no africanos actuales descienden de una rama más tardía de ese árbol.<sup>2</sup> Este hallazgo se convirtió en una parte importante de la síntesis triunfal entre los datos arqueológicos, genéticos y óseos que en las décadas de 1980 y 1990 condujeron a la teoría de que los humanos modernos descienden de antepasados que vivieron en África durante los últimos 100.000 años o así. Partiendo de la base del ritmo al que se sabe que se acumulan las mutaciones, Wilson y sus colaboradores calcularon que el ancestro africano más reciente de todas las ramas del árbol, la llamada «Eva mitocondrial», vivió en algún momento de los últimos 200.000 años.<sup>3</sup> La mejor estimación actual la sitúa en torno a 160.000 años atrás, aunque conviene tener en cuenta que, al igual que la mayoría de las dataciones genéticas, esta también es imprecisa debido a la incertidumbre sobre el ritmo real al que se producen las mutaciones humanas.<sup>4</sup>

El descubrimiento de ese ancestro común reciente fue emocionante porque refutó la «hipótesis multirregional», según la cual los humanos actuales que habitan en muchas partes de África y Eurasia descienden en buena medida de una dispersión temprana (de al menos 1,8 millones de años atrás) del *Homo erectus*, una especie que fabricaba herramientas toscas de piedra y con un tamaño cerebral en torno a dos tercios del nuestro. La hipótesis

multirregional implicaba que los descendientes del *Homo erectus* evolucionaron en paralelo por toda África y Eurasia y dieron lugar a las poblaciones que habitan en esos mismos lugares en la actualidad. Por tanto, de acuerdo con la hipótesis multirregional, en la gente de hoy tendría que haber secuencias de ADN mitocondrial separadas por cerca de dos millones de años, la época de la dispersión del *Homo erectus*. Sin embargo, es imposible reconciliar los datos genéticos con esta predicción. El hecho de que toda la gente de hoy comparta un ancestro de ADN mitocondrial común unas diez veces más reciente evidenció que los humanos actuales descienden en buena medida de una expansión muy posterior desde África.

Las pistas antropológicas indicaban un panorama probable sobre lo ocurrido. Los esqueletos humanos más antiguos con características de una «anatomía moderna» (definida como aquella que cae dentro del rango de variación de todos los humanos actuales, como una cavidad craneal globular y otros rasgos) datan de entre 200.000 y 300.000 años atrás y provienen todos de África.<sup>5</sup> Sin embargo, fuera de África y de Oriente Próximo no hay signos convincentes de humanos con una anatomía moderna previos a 100.000 años atrás, y los indicios son muy limitados antes de 50.000 años atrás.<sup>6</sup> Los estudios arqueológicos de tipos de herramientas de piedra también indican un gran cambio a partir de unos 50.000 años atrás, un periodo conocido en arqueología de Eurasia occidental como Paleolítico Superior, y en arqueología de África como Edad de la Piedra Tardía. A partir de ese momento la tecnología para fabricar herramientas de piedra cambió mucho, y también hubo variaciones de estilo cada pocos milenios, en contraste con el ritmo previo de cambio durante la era glacial. Los humanos de este periodo también empezaron a dejar tras de sí muchos más artefactos que desvelaban su vida estética y espiritual: cuentas hechas de huevo de avestruz, brazaletes de piedra pulida, pintura corporal de óxido rojo de hierro, y las primeras manifestaciones de arte figurativo. La estatuilla conocida más antigua del mundo es un «hombre-león» de casi 50.000 años de edad tallado en un colmillo de mamut lanudo encontrado en Hohlenstein-Stadel, Alemania.<sup>7</sup> Los dibujos de animales de la edad preglacial hallados en las paredes de la cueva de Chauvet de Francia, de unos 30.000 años de antigüedad, todavía se reconocen hoy como arte con un carácter trascendente.

La espectacular aceleración de los cambios en el registro arqueológico a partir de unos 50.000 años atrás también se reflejó en los cambios poblacionales. Los neandertales, evolucionados en Europa unos 400.000 años atrás y considerados «arcaicos» en el sentido de que la morfología de su esqueleto no cae dentro de la variación humana actual, se extinguieron en su último reducto del oeste de Europa entre unos 41.000 y unos 39.000 años atrás, varios milenios antes de la llegada de los humanos modernos.<sup>8</sup> La rotación poblacional también se produjo en algún lugar de Eurasia, así como en el sur de África, donde hay signos de emplazamientos abandonados y surgimiento repentino de culturas de la Edad de la Piedra Tardía.<sup>9</sup>

La explicación natural de todos estos cambios fue la expansión de una población humana de características anatómicas modernas entre cuyos ancestros se encontraba la «Eva mitocondrial», que practicaban una cultura novedosa y sofisticada y que reemplazaron ampliamente a los pueblos que vivían con anterioridad en cada uno de esos lugares.

### **El canto de sirenas del conmutador genético**

El descubrimiento de que la genética podría ayudar a discernir entre hipótesis enfrentadas sobre los orígenes humanos despertó en las décadas de 1980 y 1990 una euforia en relación con el potencial de esta disciplina para ofrecer explicaciones simples. Algunas personas llegaron a plantear incluso si la genética sería capaz de hacer algo más que aportar indicios que respaldaran la expansión de los humanos modernos desde África y Oriente Próximo a partir de unos 50.000 años atrás. Tal vez los genes pudieran ser hasta la causa de esa expansión y aportaran una explicación tan simple y bella como el código de cuatro letras escrito en el ADN para la aceleración de los cambios observada en el registro arqueológico.

El antropólogo más conocido por sumarse a la idea de que un cambio genético podría explicar cómo adoptamos un comportamiento diferenciado de nuestros predecesores es Richard Klein. Él promovió la hipótesis de que la revolución de la Edad de la Piedra Tardía en África y la revolución del Paleolítico Superior en el oeste de Eurasia (momento en el que floreció en todo su esplendor un comportamiento humano moderno reconocible a partir

de unos 50.000 años atrás) se debieron al incremento de la frecuencia de una sola mutación de un gen que afecta a la biología del cerebro, el cual permitió la fabricación de herramientas innovadoras y el desarrollo de comportamientos complejos.

De acuerdo con la teoría de Klein, la mayor frecuencia de esta mutación preparó a los humanos para la adquisición de ciertos rasgos habilitadores, como la capacidad de utilizar un lenguaje conceptual. Klein creía que antes de la aparición de esta mutación, los humanos eran incapaces de tener comportamientos modernos. Como apoyo a esta idea en otras especies encontramos ejemplos de un pequeño número de cambios genéticos que influyeron en adaptaciones notables, como los cinco cambios suficientes para convertir las diminutas espigas de la planta silvestre mejicana teosinte en las inmensas mazorcas de maíz que compramos hoy en el supermercado.<sup>10</sup>

La hipótesis de Klein recibió fuertes críticas desde el mismo instante en que la propuso, en especial de las arqueólogas Sally McBrearty y Alison Brooks, quienes evidenciaron que casi todos los rasgos que Klein consideraba distintivos de un comportamiento humano moderno ya aparecían en registros arqueológicos de África y Oriente Próximo decenas de miles de años antes de las transiciones al Paleolítico Superior y la Edad de la Piedra Tardía.<sup>11</sup> Pero aunque no hubiera ni un solo comportamiento nuevo, Klein había puesto el dedo sobre algo importante: la intensificación de los signos de un comportamiento humano moderno a partir de 50.000 años atrás es innegable y plantea el interrogante de si contribuyó a ello algún cambio biológico.

Un genetista que se consolidó en esta época de euforia sobre el potencial de la genética para dar explicaciones simples a grandes misterios fue Svante Pääbo, quien llegó al laboratorio de Allan Wilson justo después del descubrimiento de la «Eva mitocondrial», y que acabaría ideando buena parte de las herramientas de la revolución del ADN antiguo y secuenciando el genoma neandertal. En 2002, Pääbo y sus colaboradores detectaron dos mutaciones en el gen *FOXP2* que parecían candidatas a impulsar los grandes cambios acaecidos a partir de 50.000 años atrás. El año anterior genetistas médicos habían identificado el *FOXP2* como un gen que al mutar produce un síndrome singular cuyos afectados presentan un nivel normal de

capacidades cognitivas pero son incapaces de usar un lenguaje complejo, lo que incluye la mayoría de la gramática.<sup>12</sup> Pääbo y sus colaboradores revelaron que la proteína producida por el gen *FOXP2* ha permanecido casi idéntica durante los más de cien millones de años de evolución que separan a los chimpancés de los ratones. Sin embargo, dos cambios en la proteína tuvieron lugar tan solo en la estirpe humana, puesto que esta se separó de la población ancestral común entre humanos y chimpancés, lo que indica que el gen había evolucionado mucho más deprisa en el linaje humano.<sup>13</sup> La labor posterior de Pääbo y sus colaboradores descubrió que los ratones modificados con versiones humanas del gen *FOXP2* son idénticos a los ratones convencionales en la mayoría de los aspectos, solo que chillan de otro modo, lo que concuerda con la idea de que estos cambios afectan a la formación de sonidos.<sup>14</sup> Estas dos mutaciones en el gen *FOXP2* no pudieron contribuir a los cambios observados a partir de 50.000 años atrás, puesto que los neandertales también las comparten,<sup>15</sup> pero Pääbo y su equipo identificaron más tarde una tercera mutación que se encuentra en casi todos los humanos actuales y que condiciona en qué momento y en qué células se convierte en proteína el gen *FOXP2*. Este cambio no existe en los neandertales y, por consiguiente, pudo contribuir a la evolución de los humanos modernos después de su separación de los neandertales hace cientos de miles de años.<sup>16</sup>

Al margen de la relevancia que tenga el propio gen *FOXP2* en la biología humana moderna, Pääbo apela a la búsqueda de la base genética del comportamiento humano moderno para justificar la secuenciación de genomas de humanos arcaicos.<sup>17</sup> Entre 2010 y 2013, cuando dirigió una serie de estudios que publicaron secuencias del genoma completo de humanos arcaicos como neandertales, los artículos de Pääbo hacían hincapié en una lista evolutiva de unas 100.000 posiciones del genoma donde casi todos los humanos actuales portan cambios genéticos que no existen en neandertales.<sup>18</sup> Sin duda esa lista incluye cambios biológicos importantes, pero aún estamos en los primeros albores del proceso para determinar en qué consisten, lo que pone en evidencia el problema más general de que somos como preescolares en cuanto a capacidad para leer el genoma. Aunque hemos aprendido a descifrar cada una de las letras, puesto que sabemos cómo se convierte en proteínas la secuencia de letras del ADN, aún no somos capaces de analizar



las frases.

La triste realidad es que se pueden contar con los dedos de las dos manos los ejemplos de mutaciones como la del gen *FOXP2* que se volvieron más frecuentes en ancestros humanos por presión de la selección natural y cuyas funciones conocemos en parte. En cada uno de esos casos las revelaciones solo llegaron tras años de un combate cuerpo a cuerpo contra los secretos de la vida por parte de estudiantes de posgrado o científicos posdoctorales, creando ratones o peces modificados mediante ingeniería genética, lo que sugiere que hará falta un Proyecto Manhattan evolutivo para desentrañar la función de cada una de las mutaciones que nosotros tenemos y los neandertales no. Este Proyecto Manhattan de la biología evolutiva humana es uno al que deberíamos comprometernos como especie. Pero aun cuando se llevara a cabo, creo que los hallazgos serán tan complejos (dada la inmensa cantidad de cambios genéticos individuales que contribuyen a lo que nos distingue como humanos) que poca gente encontrará comprensible la respuesta. A pesar de la relevancia tan profunda de la cuestión científica, creo que nunca se encontrará una explicación molecular elegante desde un punto de vista intelectual y emocionalmente satisfactoria para la modernidad conductual.

Pero, aunque el estudio de unas pocas posiciones del genoma no dé una explicación satisfactoria sobre cómo evolucionó el comportamiento humano moderno, la gran sorpresa de la revolución del genoma radica en las explicaciones que está empezando a aportar desde otra perspectiva, la de la historia. Al abarcar todo el genoma (yendo más allá de la minúscula porción del pasado reunida en el ADN mitocondrial y el cromosoma Y, y abarcando la historia de nuestro pasado contada por la multiplicidad de nuestros ancestros que está escrita en el registro del genoma completo), ya hemos empezado a esbozar un nuevo cuadro de cómo llegamos a ser tal como somos. Esta explicación basada en las migraciones y la mezcla de poblaciones constituye el tema de este libro.

## **Cien mil Adanes y Evas**

El periodista Roger Lewin evocó el relato de la creación cuando en 1987

apodó al ancestro materno común de toda la gente actual como «Eva mitocondrial»: aquella historia según la cual una sola mujer fue la madre de todos nosotros y cuya estirpe se propagó por todo el planeta.<sup>19</sup> Ese nombre cautivó el imaginario colectivo y aún se sigue usando no solo entre el público general, sino también por parte de muchos especialistas, para referirse a ese ancestro común más reciente por vía materna. Pero el nombre ha resultado más engañoso que útil: ha favorecido la impresión errónea de que todo nuestro ADN procede de dos ancestros concretos, y que para conocer nuestra historia bastaría con limitarse a seguir la línea materna pura representada por el ADN mitocondrial, y la línea paterna pura representada por el cromosoma Y. Inspirado en esta posibilidad, el «Proyecto Genográfico» de la National Geographic Society, iniciado en 2005, reunió ADN mitocondrial y datos del cromosoma Y de cerca de un millón de personas de diversos grupos étnicos. Pero el proyecto quedó obsoleto incluso antes de comenzar. En buena medida ha consistido en una iniciativa recreativa que ha generado pocos resultados científicos de interés. Desde el principio estaba claro que la mayoría de la información sobre el pasado humano contenida en el ADN mitocondrial y el cromosoma Y ya se había extraído y que había historias mucho más ricas enterradas en el genoma completo.

La verdad es que el genoma porta la historia de muchos ancestros diversos, de decenas de miles de estirpes genealógicas independientes, no solo de los dos cuya historia se puede trazar a partir del cromosoma Y y del ADN mitocondrial. Para entender esto es necesario reparar en que, más allá del ADN mitocondrial, el genoma no es una secuencia continua a partir de un solo ancestro, sino que viene a ser como un mosaico. Por decirlo así, 46 teselas del mosaico corresponden a los cromosomas (largas hebras de ADN que están físicamente separadas dentro de la célula). Un genoma consiste en 23 cromosomas y, como cada persona porta dos genomas, uno de cada progenitor, el número total asciende a 46.

Pero los propios cromosomas son a su vez mosaicos formados por teselas aún más pequeñas. Por ejemplo, el primer tercio de un cromosoma que una mujer pasa a su óvulo podría proceder de su padre, y los últimos dos tercios, de su madre, como resultado de la combinación en sus ovarios de las copias de ese cromosoma procedentes de su padre y de su madre. Las mujeres crean

en promedio alrededor de 45 empalmes nuevos al producir óvulos, mientras que los hombres crean alrededor de 26 empalmes al producir esperma, para generar un total aproximado de 71 empalmes nuevos por generación.<sup>20</sup> De manera que, a medida que avanzamos una generación hacia el pasado, el genoma de una persona se deriva de un número cada vez mayor de uniones de fragmentos ancestrales combinados.

Esto significa que nuestro genoma porta en su interior una multitud de ancestros. El genoma de cualquier persona deriva de 47 fragmentos de ADN correspondientes a los cromosomas transmitidos por la madre y el padre más el ADN mitocondrial. Si retrocedemos una generación, el genoma de esa persona deriva de unos 118 (47 + 71) fragmentos de ADN transmitidos por sus progenitores. Dos generaciones más atrás, el número de fragmentos ancestrales de ADN crece hasta unos 189 (47 más 71 más otros 71) transmitidos por los 4 abuelos. Si nos remontamos más atrás en el tiempo, el incremento adicional de fragmentos de ADN en cada generación se ve superado con rapidez por la multiplicación de los ancestros por dos. Diez generaciones atrás, por ejemplo, el número de trozos ancestrales de ADN ronda los 757, mientras que la cantidad de ancestros asciende a 1.024, lo que garantiza que cada persona tiene varios cientos de ancestros de los que no recibió ningún ADN en absoluto. Veinte generaciones atrás el número de ancestros es casi mil veces mayor que el número de fragmentos ancestrales de ADN en el genoma de una persona, de modo que es seguro que cada persona no ha heredado ningún ADN de la inmensa mayoría de sus ancestros actuales.

Estos cálculos significan que la genealogía de una persona reconstruida a partir de registros históricos no es la misma que su herencia genética. La Biblia y las crónicas de las familias reales recopilan quién engendró con quién a lo largo de docenas de generaciones. Pero, por muy rigurosas que sean esas genealogías, es casi seguro que la reina Isabel II de Inglaterra no heredó ningún ADN de Guillermo I de Inglaterra, quien conquistó Inglaterra en el año 1066 y es considerado su antepasado de 24 generaciones atrás.<sup>21</sup> Esto no quiere decir que la reina Isabel II no heredara ADN de parientes tan lejanos, sino tan solo que se calcula que solo recibió algún ADN de unos 1.751 ancestros de entre los 16.777.216 antepasados genealógicos de vigésimo

cuarto grado que tiene en total. Es una fracción tan reducida que la única manera de que Guillermo pudiera ser su ancestro genético creíble es que fuera ancestro genealógico suyo a través de miles de linajes diferentes a la vez, lo cual parece improbable incluso teniendo en cuenta el alto grado de endogamia dentro de la familia real británica.



**Figura 4.** El número de ancestros que tiene cada persona se dobla con cada generación que se retrocede en el tiempo. Sin embargo, la cantidad de fragmentos de ADN que conforman a esa misma persona solo aumenta en unos 71 de generación en generación. Esto significa que si nos remontamos ocho o más generaciones, casi con toda seguridad esa persona tendrá algunos ancestros que no le han cedido nada de su ADN. Si nos remontamos 15 generaciones, la probabilidad de una cesión directa de ADN por parte de cualquier ancestro concreto se reduce enormemente.

A medida que nos remontamos en el tiempo, el genoma de una persona actual se dispersa en más y más fragmentos de ADN ancestral repartidos entre cantidades cada vez mayores de antepasados. Al llegar a 50.000 años atrás, el genoma se encuentra distribuido en más de 100.000 fragmentos de ADN ancestral, un número muy superior a la cantidad de gente que vivía en cualquier población de la época, de modo que heredamos ADN de casi cualquier persona de la población ancestral que tuviera una cantidad considerable de descendencia en tiempos tan lejanos.

Pero hay un límite para la información sobre el pasado remoto que aportan las secuencias del genoma. Si retrocedemos lo suficiente en el linaje de cada

cual, en cada posición del genoma llega un punto en que todo el mundo descende del mismo ancestro común, más allá del cual se torna imposible obtener cualquier información sobre épocas anteriores mediante el cotejo de las secuencias de ADN de la gente actual. Desde este punto de vista, el último ancestro común para cada punto del genoma es como un agujero negro en astrofísica, del cual no puede escapar ninguna información sobre tiempos más remotos. En el caso del ADN mitocondrial este agujero negro aparece en torno a 160.000 años atrás, la época en que está fechada la «Eva mitocondrial». Para la inmensa mayoría del resto del genoma ese agujero negro surge entre cinco millones y un millón de años atrás y, por tanto, el grueso del genoma puede aportar información sobre un tiempo mucho más alejado que el que está accesible mediante el análisis del ADN mitocondrial.<sup>22</sup> Más allá de ese punto todo son tinieblas.

El poder de trazar esta multitud de linajes para desentrañar el pasado es extraordinario. Desde mi concepción personal, cuando pienso en el genoma no lo veo como algo del presente, sino como algo hondamente arraigado en el pasado, un tapiz de hilos consistentes en líneas genealógicas y secuencias de ADN copiadas de padres a hijos y trenzadas hasta el pasado distante. A medida que se retrocede en el tiempo, las hebras se enroscan cada vez en más ancestros y proporcionan información sobre el tamaño y la subestructura de la población en cada generación. Cuando se dice que una persona afroamericana tiene un 80% de antepasados de África occidental y un 20% de antepasados de Europa, por ejemplo, se está afirmando que unos 500 años atrás, antes de las migraciones y mezclas provocadas por el colonialismo europeo, el 80% de las hebras ancestrales de esa persona probablemente residía en África occidental y el resto probablemente vivía en Europa. Pero estas afirmaciones son como imágenes congeladas de una película que solo captan un instante del pasado. Otra perspectiva igual de válida es que hace 100.000 años la inmensa mayoría de los linajes de los ancestros de esos afroamericanos, al igual que los de toda la gente de hoy, estaba en África.

### **La historia que cuentan las multitudes que llevamos en el genoma**

En 2001 se secuenció por primera vez el genoma humano (lo que significa

que se leyó la gran mayoría de sus letras químicas). Alrededor del 70% de la secuencia provenía de un solo individuo, una persona afroamericana,<sup>23</sup> pero otra parte se sacó de otros. En 2006 las empresas empezaron a vender robots que redujeron en más de diez mil veces los costes de leer las letras del ADN y, poco después, en unas cien mil veces, lo que abarató la secuenciación del genoma de mucha más gente. Eso permitió comparar secuencias no solo de unas pocas posiciones aisladas, como el ADN mitocondrial, sino del genoma completo, y reconstruir las decenas de miles de líneas de descendencia ancestrales de cada persona. Esto revolucionó el estudio del pasado. La comunidad científica logró incrementar en varios órdenes de magnitud la cantidad de datos recopilados, y comprobar si la historia de nuestra especie narrada por el genoma completo coincide con la que revelan el ADN mitocondrial y el cromosoma Y.

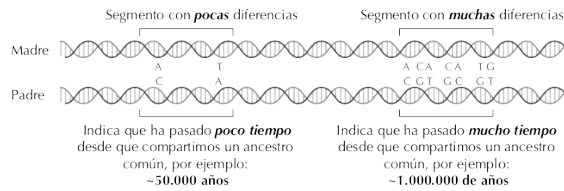
Un artículo de 2011 de Heng Li y Richard Durbin desveló que la idea de que el genoma de una sola persona contiene información sobre una multitud de ancestros no era una simple posibilidad teórica, sino una realidad. Para descifrar la historia remota de una población a partir del ADN de una sola persona, Li y Durbin aprovecharon el hecho de que una sola persona porta en realidad no uno, sino dos genomas: uno de su padre y uno de su madre.<sup>24</sup> De modo que se puede contar el número de mutaciones que separan el genoma que una persona recibe de su madre del genoma que esa misma persona recibe de su padre, para determinar cuándo compartieron un ancestro común en cada posición. Mediante el análisis del rango de datos sobre el momento en que vivieron esos ancestros (la especificación de la edad de cien mil Adanes y Evas), Li y Durbin definieron el tamaño de la población ancestral en distintas épocas. En una población pequeña hay una probabilidad considerable de que dos secuencias del genoma elegidas al azar deriven de la misma secuencia de genoma progenitor, porque los individuos que las portan comparten un progenitor. Sin embargo, en una población grande esa probabilidad es mucho más baja. Por tanto, los instantes del pasado en que la población tenía un tamaño reducido se pueden identificar a partir de los periodos del pasado en que se observa que una fracción desproporcionada de linajes comparte ancestros comunes. En el poema «Canto de mí mismo» Walt Whitman escribió: «¿Acaso me contradigo? /

Muy bien, pues me contradigo, / (soy enorme y contengo multitudes)». Con ello Whitman también podría haber aludido al experimento de Li y Durbin y a su demostración de que una sola persona contiene la historia íntegra de un pueblo, tal como revela la multitud de ancestros cuya historia aparece registrada en el genoma de ese individuo.

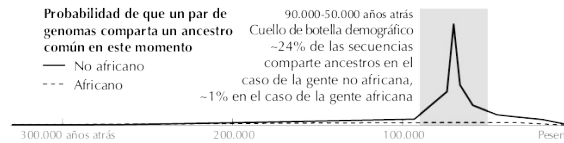
Un hallazgo inesperado del estudio de Li y Durbin fue constatar que, después de la separación de las poblaciones no africanas de las africanas, hubo un periodo extenso de poblaciones reducidas en la historia compartida de las no africanas, tal como revela la detección de muchos ancestros compartidos a lo largo de decenas de miles de años.<sup>25</sup> No fue una novedad descubrir un «cuello de botella» en las poblaciones no africanas (que un número reducido de ancestros dio lugar a un gran número de descendientes actuales). Pero antes del trabajo de Li y Durbin no existía información de calidad sobre la duración de ese acontecimiento, y parecía razonable que se hubiera prolongado tan solo a lo largo de unas cuantas generaciones (por ejemplo, un grupo pequeño de población que cruzara el Sáhara para llegar al norte de África, o que se desplazara de África a Asia). La demostración de Li y Durbin de un periodo prolongado de población con un tamaño reducido también era difícil de cuadrar con la idea de una expansión imparable de humanos modernos tanto dentro como fuera de África unos 50.000 años atrás. Tal vez nuestra historia no sea tan simple como la de un grupo dominante que triunfaba de inmediato allá donde fuera.

### Cómo se sabe cuánto tiempo ha transcurrido desde que nuestros genes compartieron ancestros comunes

- 1 Cada persona tiene dos genomas: uno de la madre y otro del padre. Algunos segmentos se parecen más entre sí que otros. Cuantas más diferencias (o mutaciones) haya en un segmento determinado, más tiempo habrá transcurrido desde que las copias de genes que nos legaron nuestros padres compartieron un ancestro común.



- 2 En cualquier par de genomas más del 20% de los genes individuales comparten un ancestro común entre 90.000 y 50.000 años atrás. Esto revela un cuello de botella poblacional en el que un número reducido de fundadores dio lugar a muchos descendientes actuales fuera de África.



- 3 A lo largo de los cromosomas 1 a 22 el ancestro más reciente compartido por toda la población actual se sitúa en la mayoría de los casos entre 5.000.000 y 1.000.000 de años atrás, y en ningún lugar se calcula uno posterior a unos 320.000 años atrás.

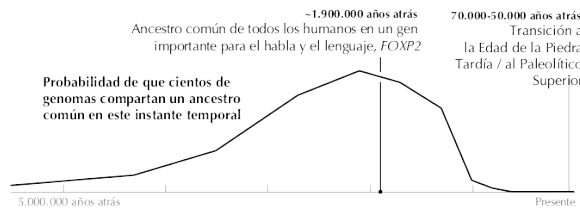


Figura 5

## La perspectiva del genoma completo pone fin a las explicaciones simples

La capacidad recién descubierta de observar la biología humana a través del genoma completo gracias a los saltos tecnológicos de las últimas décadas ha permitido reconstruir la historia de las poblaciones con mucho más detalle que antes. Y con ello puso de manifiesto que ya no se sostienen la imagen simple obtenida a partir del ADN mitocondrial ni las hipótesis *ad hoc* de que un solo cambio o unos pocos impulsaron la transición a la Edad de la Piedra Tardía y al Paleolítico Superior, consistente en la generalización de un comportamiento humano reconocible como moderno, tal como revelan los yacimientos arqueológicos de África y Eurasia.

En 2016 mis colaboradores y yo utilizamos una adaptación del método de Li y Durbin<sup>26</sup> para comparar poblaciones de todo el mundo hasta la rama



más antigua del linaje humano moderno que ha aportado una proporción amplia de los ancestros de una población actual: aquella que aportó la mayor proporción de ascendencia al pueblo San de cazadores-recolectores del sur de África. Nuestro estudio,<sup>27</sup> como la mayoría de los demás,<sup>28</sup> descubrió que la separación comenzó en torno a 200.000 años atrás y se completó hace más de 100.000 años atrás. Esto se revela en que la densidad de mutaciones que separa los genomas San de los genomas no San presenta una uniformidad elevada, lo que implica pocos ancestros compartidos entre los pueblos San y no San en los últimos 100.000 años. Los grupos pigmeos de los bosques de África central tienen ancestros presumiblemente igual de diferenciados. El aislamiento extremadamente antiguo de algunos pares de poblaciones humanas entre sí choca con la idea de que poco antes del Paleolítico Superior y la Edad de la Piedra Tardía ocurriera una única mutación esencial para la aparición de un comportamiento humano moderno distintivo. Lo esperable sería que un cambio esencial clave para el comportamiento humano moderno en este periodo tuviera una frecuencia elevada en algunas poblaciones humanas actuales (aquellas descendientes de la población en la que se produjo la mutación), y que estuviera ausente o fuera muy rara en el resto. Pero esto parece difícil de reconciliar con el hecho de que toda la gente de hoy sea capaz de dominar el lenguaje conceptual y de lograr innovaciones culturales de la manera característica de los humanos modernos.

Un segundo problema con la noción de un cambio genético se reveló al aplicar el método de Li y Durbin para buscar posiciones en las que todos los genomas analizados compartieran un ancestro común en el periodo anterior al Paleolítico Superior y la Edad de la Piedra Tardía. En el gen *FOXP2*, que parecía el mejor candidato a conmutador de acuerdo con los estudios previos, descubrimos que el ancestro común de toda la gente que vive hoy (es decir, la persona en la que ocurrió por última vez una copia del gen *FOXP2* que comparte la humanidad moderna) vivió más de un millón de años atrás.<sup>29</sup>

Al ampliar este análisis a todo el genoma no logramos encontrar ningún lugar (aparte del ADN mitocondrial y el cromosoma Y) donde toda la gente actual comparta un ancestro común que date de después de unos 320.000 años atrás. Se trata de una escala temporal mucho más larga que la que

impone la hipótesis de Klein. Si Klein estuviera en lo cierto, sería de esperar que hubiera posiciones en el genoma, aparte del ADN mitocondrial y el cromosoma Y, donde casi todo el mundo compartiera un ancestro común dentro de los últimos 100.000 años. Pero lo cierto es que no parece existir ninguno.

Nuestros resultados no descartan por completo la hipótesis de un solo cambio genético crítico. Hay una pequeña fracción del genoma que contiene complejas secuencias difíciles de estudiar y que no se incluyeron en nuestro estudio. Pero ese cambio clave, en caso de existir, se está quedando sin escondites en los que ocultarse. La escala temporal de la innovación genética humana y la diferenciación poblacional también es mucho más larga de lo que sugerían el ADN mitocondrial y otros datos genéticos antes de la revolución del genoma. Si pretendemos inspeccionar el genoma en busca de las claves diferenciadoras de los humanos modernos, es probable que no podamos contemplar explicaciones que impliquen un solo cambio, o unos pocos.

Las formulaciones a partir del genoma completo facilitadas por la revolución tecnológica de la década de 2000 también dejaron claro con rapidez que no es probable que la selección natural siguiera la sencilla fórmula de introducir cambios en un número reducido de genes, tal como había pensado Klein. Cuando se publicaron los primeros conjuntos de datos del genoma completo, muchos genetistas (yo entre ellos) desarrollaron métodos para rastrear el genoma en busca de mutaciones afectadas por la selección natural.<sup>30</sup> Buscábamos los ejemplos más «a mano» en los que la selección natural hubiera actuado con intensidad sobre unas pocas mutaciones. Estos ejemplos accesibles incluyen las mutaciones que permiten a la gente digerir leche de vaca en la edad adulta, o mutaciones que causan el oscurecimiento o el aclaramiento de la piel para adaptarla a climas locales, o mutaciones que ofrecen resistencia a la enfermedad infecciosa de la malaria. Como comunidad hemos tenido éxito en la identificación de la selección en mutaciones como esas porque han pasado con rapidez de tener una frecuencia baja a una alta, lo que da como resultado un gran número de personas actuales que comparten un ancestro reciente, o diferencias llamativas en la frecuencia de la mutación entre dos poblaciones similares en

todo menos en eso. Este tipo de acontecimientos deja grandes señales en los patrones de variación genética que se pueden detectar sin mayores dificultades.

El entusiasmo ante esta abundancia se vio suavizado por el trabajo dirigido por Molly Przeworski, quien estudió qué tipos de patrones es probable que la selección natural deje en el genoma como un todo. Un estudio de 2006 realizado por Przeworski y sus colaboradores reveló que las exploraciones genómicas de la variación genética humana actual pasarán por alto la mayoría de los ejemplos de selección natural porque, sencillamente, no contarán con la capacidad estadística necesaria para detectarlos, y que las exploraciones de este tipo también tendrán más capacidad para detectar ciertos tipos de selección que otros.<sup>31</sup> Un estudio dirigido por ella misma en 2011 reveló entonces que solo una pequeña fracción de la evolución humana tiene probabilidad de haber conllevado una selección natural intensa en favor de mutaciones ventajosas inexistentes con anterioridad en la población.<sup>32</sup> De modo que los episodios de selección natural acusados y fáciles de detectar como los que han facilitado la digestión de leche de vaca en la edad adulta son una excepción.<sup>33</sup>

Entonces, ¿cuál ha sido la modalidad imperante de selección natural en humanos, si no ha consistido en seleccionar mutaciones aisladas aparecidas de golpe que después se dispararon para darse con una frecuencia elevada? Una clave importante procede del estudio de la altura. En 2010, genetistas médicos analizaron el genoma de unas 180.000 personas de estatura conocida, y descubrieron 180 cambios genéticos independientes que son más comunes en la gente más baja. Esto significa que estos cambios, u otros próximos dentro del genoma, contribuyen directamente a una altura reducida. Un segundo estudio realizado en 2012 evidenció que en los 180 cambios los europeos del sur suelen tener versiones que reducen la estatura, y que este patrón es tan acusado que la única explicación posible es la selección natural, que probablemente favoreció un aumento de la altura en los europeos del norte o un descenso de la altura en los europeos del sur, desde el momento en que ambos linajes se separaron.<sup>34</sup> Un estudio de ADN antiguo de 2015 dirigido por Iain Mathieson en mi laboratorio reveló más información acerca de este proceso. Reunimos datos de ADN a partir de los

huesos y piezas dentales de 230 europeos antiguos y analizamos los datos para proponer que esos patrones reflejaban la selección natural de mutaciones que redujeron la altura de agricultores del sur de Europa a partir de 8.000 años atrás, o aumentaron la estatura de los ancestros de los europeos del norte que vivieron en las estepas del este de Europa antes de 5.000 años atrás.<sup>35</sup> Las ventajas acumuladas por la población más baja en el sur de Europa o por la población más alta en el extremo oriental de Europa tuvieron que servir para que creciera el número de hijos supervivientes, lo que tuvo el efecto de cambiar de forma sistemática las frecuencias de esas mutaciones hasta que se alcanzara una nueva altura media.

Desde los descubrimientos relacionados con la estatura, otros científicos han documentado ejemplos de selección natural en otros rasgos humanos complejos. Un estudio de 2016 analizó el genoma de varios miles de britanos actuales y descubrió la selección natural de un aumento de altura, pelo más rubio, ojos más azules, un tamaño mayor del cráneo infantil, un aumento de caderas en las mujeres, un desarrollo más tardío en los hombres y una pubertad más tardía en las mujeres.<sup>36</sup>

Estos ejemplos demuestran que aprovechar el potencial del genoma completo para examinar miles de posiciones individuales de forma simultánea permite franquear la barrera identificada por Molly Przeworski (el «límite Przeworski») haciendo uso de la información que tenemos ahora sobre gran cantidad de variaciones genéticas en muchas posiciones del genoma que tienen efectos biológicos similares. Contamos con esa información gracias a los «estudios de asociación del genoma completo» (en inglés, *genome-wide association studies*, o GWAS), que desde 2005 han recopilado datos de más de un millón de personas con una variedad de rasgos medidos y, con ello, han identificado más de 10.000 mutaciones individuales que ocurren con una frecuencia bastante elevada en individuos con unos rasgos particulares, incluida la altura.<sup>37</sup> El valor de los estudios de asociación del genoma completo para entender la salud y las enfermedades humanas ha sido controvertido, porque los cambios de mutaciones específicas que han identificado estos estudios suelen tener efectos tan pequeños que sus resultados apenas son útiles para predecir quién contraerá una enfermedad y quién no.<sup>38</sup> Pero lo que a menudo se pasa por alto es que

los estudios de asociación del genoma completo han brindado un recurso poderoso para investigar el cambio evolutivo del ser humano a lo largo del tiempo. Las mutaciones que los estudios de asociación del genoma han detectado que afectan a rasgos biológicos particulares se pueden analizar para ver si todas ellas han tendido a desplazar la frecuencia en la misma dirección, lo que revelaría la selección natural de rasgos biológicos específicos.

A medida que avanzan los estudios de asociación del genoma completo se está empezando a investigar la variación humana en cuanto a rasgos cognitivos y conductuales,<sup>39</sup> y esta clase de estudios (al igual que los relacionados con el rasgo de la estatura) permitirá analizar si el desplazamiento hacia las conductas modernas entre nuestros ancestros se vio impulsado por la selección natural. Esto significa que hay nuevas esperanzas de aportar datos genéticos para aclarar el misterio que intrigó a Klein: el gran cambio en el comportamiento humano que evidencian los registros arqueológicos del Paleolítico Superior y de la Edad de la Piedra Tardía.

Pero, aunque los cambios genéticos (a través de la selección natural coordinada de combinaciones de muchas mutaciones simultáneamente) permitieran unas capacidades cognitivas nuevas, se trata de un escenario muy diferente de la idea de Klein de un conmutador genético. En este caso los cambios genéticos no son una fuerza creadora que de pronto permite un comportamiento humano moderno, sino que responden a presiones no genéticas impuestas desde fuera. En este escenario no es que la población humana fuera incapaz de adaptarse porque nadie portara una mutación que permite una capacidad biológica inexistente con anterioridad, sino que la fórmula genética que pudo ser necesaria para propulsar los avances notables en el comportamiento y las habilidades humanas acaecidos durante el Paleolítico Superior y la Edad Media Tardía no tiene nada de misteriosa. Las mutaciones necesarias para favorecer el comportamiento humano moderno ya estaban presentes, y muchas combinaciones alternativas de esas mutaciones pudieron incrementar su frecuencia juntas, debido a la selección natural, como respuesta a necesidades de cambio impuestas por el desarrollo del lenguaje conceptual o de unas condiciones medioambientales nuevas. Esto pudo permitir a su vez otros cambios en cuanto a estilo de vida e innovación en una retroacción de autorrefuerzo. Por tanto, aunque es cierto

que el aumento de la frecuencia de ciertas mutaciones fue importante para permitir que los humanos modernos adaptaran su biología a unas condiciones nuevas durante la transición al Paleolítico Superior y a la Edad Media Tardía, lo que sabemos ahora sobre la naturaleza de la selección natural en humanos y sobre la codificación genética de muchos rasgos biológicos apunta a que es improbable que la primera aparición de esas mutaciones desencadenara los grandes cambios acaecidos con posterioridad. Si buscamos respuestas en un número reducido de mutaciones surgidas poco antes de que se produjera la transición al Paleolítico Superior y a la Edad Media Tardía, es improbable que llegemos a una explicación satisfactoria de quiénes somos.

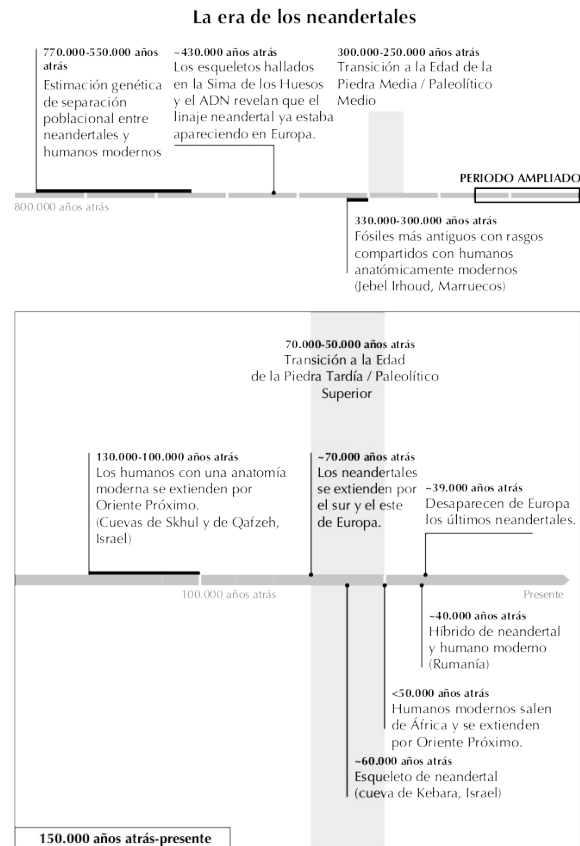
### **Cómo puede explicar el genoma quiénes somos**

Los biólogos moleculares fueron los primeros en centrarse en el potencial del genoma para estudiar la evolución humana. Tal vez debido a su trayectoria (y a su costumbre de utilizar planteamientos reduccionistas para resolver grandes misterios de la vida, como el código genético), los biólogos moleculares se sintieron motivados por la esperanza de que la genética arrojará luz sobre la naturaleza biológica de lo que diferencia al ser humano de otros animales. El entusiasmo ante esta perspectiva lo compartieron también los arqueólogos y el público general. Pero, a pesar de su relevancia, este plan de investigación sigue dando sus primerísimos pasos porque la respuesta no va a ser simple.

El éxito galopante de la revolución del genoma se ha producido en el campo de las migraciones humanas, más que en la explicación de la biología humana. En los últimos años la revolución del genoma (turbopropulsada por el ADN antiguo) ha revelado que las poblaciones humanas están relacionadas entre sí de maneras inesperadas. El relato que está emergiendo difiere del que aprendimos en el colegio y del que impera en la cultura popular. Está repleto de sorpresas: mezclas masivas de poblaciones diferenciadas, amplias reposiciones y expansiones poblacionales y de divisiones poblacionales prehistóricas que no caen dentro de las mismas líneas que las diferencias poblacionales que existen hoy en día. Es la historia

de cómo se formó la familia humana interconectada de una miríada de formas jamás imaginadas.

## 2. Encuentros con neandertales



### El encuentro entre neandertales y humanos modernos

El subgrupo particular de humanos al que pertenecemos en la actualidad (los humanos modernos) es el único en nuestro planeta. Competimos o exterminamos al resto de humanos, sobre todo durante el periodo posterior a unos 50.000 años atrás, cuando los humanos modernos se expandieron por Eurasia y cuando, probablemente, se produjeron los mayores desplazamientos de humanos también por el interior de África. Los parientes vivos más próximos que tenemos hoy son los primates de África: chimpancés, bonobos y gorilas, todos ellos incapaces de confeccionar herramientas sofisticadas o de usar lenguaje conceptual. Pero hasta unos 50.000 años atrás el mundo estuvo habitado por múltiples grupos de humanos arcaicos distintos de nosotros en cuanto a características físicas, pero que caminaban erguidos y contaban con muchas de nuestras capacidades. La cuestión que el



registro arqueológico no puede responder pero el registro del ADN sí, es qué relación mantuvieron con nosotros esos pueblos arcaicos.

Con ningún otro grupo arcaico parecía más urgente resolver este interrogante que con los neandertales. A partir de 400.000 años atrás el paisaje de Europa estaba dominado por aquella gente de cuerpo grande y cerebro algo mayor, en promedio, que el de los humanos modernos. El espécimen que dio nombre a los neandertales fue encontrado por mineros en 1856 en una cantera de caliza en el valle de Neander (la palabra alemana para valle es *Tal*). Durante años el debate se centró en si aquellos restos eran de un humano deforme, un ancestro humano o una estirpe humana muy divergente de la nuestra. Los neandertales se convirtieron en los primeros humanos arcaicos reconocidos por la ciencia. En *El origen del hombre*, publicado por primera vez en 1871, Charles Darwin sostenía que los humanos son como el resto de los animales en el sentido de que también son un producto de la evolución.<sup>1</sup> Aunque el propio Darwin no apreció su relevancia, se ha acabado reconociendo que los neandertales provenían de una población más emparentada con los humanos modernos que con los primates vivos, lo que confirma la teoría de Darwin de que en el pasado tuvieron que existir esta clase de poblaciones.

A lo largo del siglo y medio siguiente se descubrieron muchos esqueletos más de neandertales, y su estudio reveló que evolucionaron en Europa a partir de humanos aún más arcaicos. En la cultura popular cobraron fama de brutos, mucho más diferentes de nosotros de lo que lo fueron en realidad. La reputación primitiva de los neandertales se vio alimentada en buena medida por una reconstrucción deformada del esqueleto neandertal hallado en la localidad francesa La Chapelle-aux-Saints en 1911. Pero, según todas las señales disponibles, antes de unos 100.000 años atrás los neandertales tenían un comportamiento igual de sofisticado que el de nuestros ancestros humanos anatómicamente modernos.

Tanto neandertales como humanos anatómicamente modernos fabricaban herramientas de piedra usando una técnica conocida como método Levallois, el cual requiere la misma capacidad cognitiva y destreza que las técnicas de elaboración de herramientas del Paleolítico Superior y de la Edad de la Piedra Tardía que surgieron entre los humanos modernos a partir de unos

50.000 años atrás. Esta técnica consiste en extraer las lascas mediante una preparación esmerada del núcleo de la roca que se parece muy poco al arma resultante, de modo que los artesanos debían hacerse una idea mental previa del aspecto que tendría la herramienta terminada y ejecutar los complejos pasos necesarios para trabajar la piedra antes de conseguir su objetivo.

Otros signos de la sofisticación cognitiva de los neandertales incluyen que cuidaban de sus enfermos y de sus mayores. En un yacimiento arqueológico de la cueva de Shanidar en Irak se han encontrado nueve esqueletos enterrados de forma deliberada entre los que se encontraba un anciano medio ciego con un brazo impedido, lo que apunta a que solo pudo sobrevivir con los atentos cuidados de familiares y amigos.<sup>2</sup> Los neandertales también tenían cierta sensibilidad por el simbolismo, tal como revelaron la joya hecha de garras de águila hallada en la cueva de Krapina, Croacia, fechada alrededor de 130.000 años atrás,<sup>3</sup> y los círculos de piedra construidos en el fondo de la cueva de Bruniquel de Francia y fechados en torno a 180.000 años atrás.<sup>4</sup>

Pero, a pesar de las similitudes entre neandertales y humanos modernos, se aprecian diferencias profundas entre ellos. Un artículo escrito en la década de 1950 afirmaba que un neandertal en el metro de la ciudad de Nueva York no llamaría nada la atención «siempre que estuviera aseado, afeitado y vestido con una indumentaria moderna».<sup>5</sup> Pero en realidad su extraña frente prominente y los impresionantes músculos corporales lo habrían delatado. Los neandertales se diferenciaban mucho más de cualquier población humana de ahora que las diferencias que puedan mantener las poblaciones actuales entre sí.

El encuentro entre neandertales y humanos modernos también ha cautivado la imaginación de novelistas. En la obra de William Golding de 1955 titulada *Los herederos*, un grupo de neandertales muere a manos de humanos modernos, quienes adoptan un bebé neandertal superviviente.<sup>6</sup> En la obra de 1980 de Jean Auel titulada *El clan del oso cavernario*, una mujer humana moderna se cría entre neandertales y el libro pretende escenificar cómo habría sido una estrecha interacción entre esos dos grupos sofisticados de humanos, tan ajenos entre sí y al mismo tiempo tan similares.<sup>7</sup>

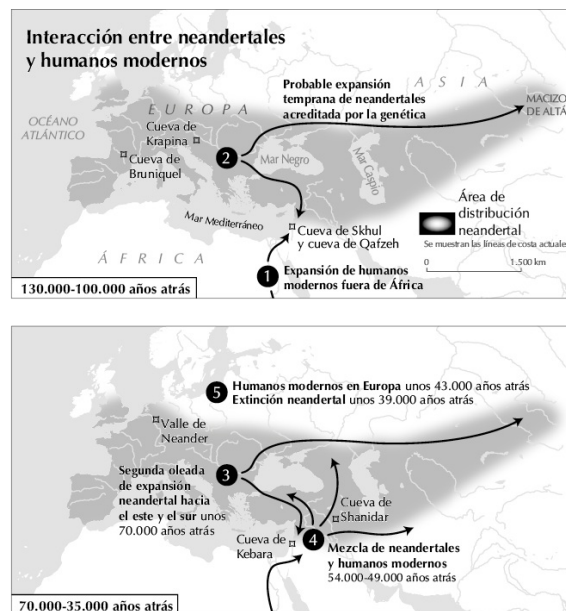
Hay pocos signos científicos de que los humanos modernos y los

neandertales se encontraran. El indicio más directo proviene de Europa occidental, de donde los neandertales desaparecieron en torno a 39.000 años atrás.<sup>8</sup> La llegada de los humanos modernos al oeste de Europa se produjo al menos unos cuantos miles de años antes, tal como se aprecia en Fumane, una localidad del sur de Italia, donde unos 44.000 años atrás las herramientas de piedra de tipo neandertal dejaron paso a las típicas herramientas de los humanos modernos. En el sudoeste de Europa se han encontrado herramientas típicas de humanos modernos fabricadas con un estilo denominado châtelperroniense en medio de restos neandertales que datan de entre 44.000 y 39.000 años atrás, lo que sugiere que los neandertales tal vez imitaran las técnicas de los humanos modernos para fabricar herramientas, o que ambos grupos comerciaban con ellas o con materiales. Aun así, no todos los arqueólogos aceptan esta interpretación y todavía continúa el debate de si los artefactos châtelperronienses fueron fabricados por neandertales o por humanos modernos.<sup>9</sup>

Los encuentros entre neandertales y humanos modernos no se produjeron tan solo en Europa, sino casi con seguridad también en Oriente Próximo. A partir de unos 70.000 años atrás una población grande y triunfal de neandertales se expandía desde Europa por Asia central hasta alcanzar el macizo de Altái, y hacia Oriente Próximo. Oriente Próximo ya había estado habitado por humanos modernos, tal como atestiguan los restos de la cueva de Skhul en el monte Carmelo de Israel y de la cueva de Qafzeh, en Baja Galilea, fechados entre unos 130.000 y 100.000 años atrás.<sup>10</sup> Más tarde, los neandertales se desplazaron a esta región, y se ha encontrado un esqueleto en la cueva de Kebara, en el monte Carmelo, fechado entre 60.000 y 48.000 años atrás.<sup>11</sup> En contra de la expectativa habitual de que los humanos modernos habrían desplazado a los neandertales en todos sus encuentros, estos avanzaron desde su tierra natal (Europa) incluso a medida que los humanos modernos se replegaban. Sin embargo, en algún momento a partir de 60.000 años atrás los humanos modernos empezaron a predominar en Oriente Próximo. Ahora los neandertales fueron los perdedores durante esos encuentros, y empezaron a extinguirse no solo en Oriente Próximo sino, a la larga, también en todas partes de Asia. De modo que en Oriente Próximo hubo al menos dos oportunidades de encuentros entre neandertales y

humanos modernos: cuando los humanos modernos primigenios habitaron por primera vez la región hace más de unos 100.000 años y crearon asentamientos que se toparon con los neandertales en expansión, y cuando los humanos modernos regresaron y desplazaron a los neandertales de la zona en algún momento en torno a 60.000 o 70.000 años atrás.

¿Hubo cruces entre ambas poblaciones? ¿Se cuentan los neandertales entre los ancestros directos de algunos humanos actuales? Existen algunos signos óseos de hibridación. Erik Trinkaus identificó restos como los hallados en la cueva Pester cu Oase, en Rumanía, que él consideraba intermedios entre los humanos modernos y los neandertales.<sup>12</sup> Sin embargo, algunos rasgos comunes revelan en ocasiones una adaptación frente a las mismas presiones medioambientales, no unos ancestros comunes. Por eso los registros arqueológicos y óseos no sirven para concretar la relación de los neandertales con nosotros, pero los estudios del genoma sí.



**Figura 6.** A partir de unos 400.000 años atrás los neandertales fueron los humanos dominantes en Eurasia occidental, y llegaron tan al este que se expandieron hasta el macizo de Altái. Sobrevivieron a una oleada inicial de humanos modernos hace al menos 120.000 años. Después, a partir de 60.000 años atrás, los humanos modernos realizaron una segunda salida de África hacia Eurasia. Poco después los neandertales se extinguieron.

## ADN neandertal

Desde bien pronto los científicos que estudian el ADN antiguo se centraron casi en exclusiva en el ADN mitocondrial por dos razones. En primer lugar, hay alrededor de mil copias del ADN mitocondrial en cada célula, frente a las dos copias existentes de casi todo el resto del genoma, lo que aumenta la probabilidad de tener éxito en la extracción. En segundo lugar, el ADN mitocondrial es denso en información: hay muchas más diferencias para una cantidad dada de letras de ADN que en la mayoría del resto de posiciones del genoma, lo que permite medir con más precisión el tiempo de separación genética para cada letra de ADN analizada con éxito. El análisis de datos mitocondriales confirmó que los neandertales compartieron ancestros por vía materna con los humanos modernos hasta tiempos más recientes de lo que se había pensado,<sup>13</sup> de tal modo que la mejor estimación actual se sitúa entre 470.000 y 360.000 años atrás.<sup>14</sup> El análisis del ADN mitocondrial también confirmó que los neandertales estaban muy diferenciados. Su tipo de ADN caía fuera del rango de variación actual que hay entre humanos, de tal modo que comparten un ancestro común con nosotros en un instante temporal mucho más antiguo que la época en que vivió la «Eva mitocondrial».<sup>15</sup>

El ADN mitocondrial neandertal no aportó ninguna base para respaldar la teoría de que hubo cruces entre neandertales y humanos modernos cuando se encontraron, pero al mismo tiempo los datos basados en el ADN mitocondrial no permitían descartar en torno a un 25 % de aportación neandertal al ADN de los humanos actuales no africanos.<sup>16</sup> Existe una razón por la que tenemos tan poca capacidad para emitir afirmaciones sobre la aportación neandertal a los humanos modernos basándonos tan solo en el ADN mitocondrial. Aunque los humanos modernos que se encuentran fuera de África en la actualidad tuvieran una ascendencia neandertal considerable, solo hubo una o unas pocas mujeres que vivieron en aquella época y tuvieron la fortuna de pasar su ADN mitocondrial a la gente de hoy en día, y, si casi todas esas mujeres eran humanas modernas, los patrones que se observan en la actualidad no serían de extrañar. De modo que los datos mitocondriales no eran concluyentes y, aun así, la idea de que los neandertales y los humanos modernos no se mezclaron entre sí siguió constituyendo la ortodoxia científica hasta que el equipo de Svante Pääbo extrajo todo el genoma del ADN de un neandertal, lo que permitió examinar la historia de todos sus

ancestros y no solo su ascendencia por vía materna.

El avance para la secuenciación de todo el genoma neandertal fue posible gracias a un salto de gigante en la eficacia de la tecnología para estudiar ADN antiguo en la década posterior a la secuenciación del ADN mitocondrial neandertal.

La investigación del ADN antiguo antes de 2010 descansaba sobre el gran pilar de una técnica denominada reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Esta implicaba la selección como diana de un tramo de ADN para después sintetizar fragmentos de ADN de unas veinte letras de longitud que concuerden por cada extremo del segmento seleccionado. Estos fragmentos capturan la parte del genoma que se pretende estudiar, la cual se duplica entonces muchas veces mediante enzimas. El efecto consiste en tomar una fracción minúscula de todo el ADN de la muestra y convertirla en la secuencia dominante. Este método desecha la inmensa mayoría del ADN (la fracción que no forma parte de la diana). Pero, aun así, permite extraer al menos algún ADN de interés.

El procedimiento nuevo para extraer ADN antiguo era radicalmente diferente. Se basaba en la secuenciación de todo el ADN de la muestra sin tener en cuenta de qué parte del genoma procediera, y sin necesidad de preseleccionar el ADN de acuerdo con secuencias diana. Aprovechaba la fuerza bruta de las nuevas máquinas, que del año 2006 al 2010 redujeron al menos unas diez mil veces el coste de la secuenciación. Los datos podían analizarse mediante un ordenador para ensamblar casi todo un genoma o, como alternativa, para seleccionar un gen de interés.

Para que el nuevo método funcionara, el equipo de Pääbo se vio obligado a superar varios retos. En primer lugar, necesitaron encontrar un hueso del que extraer suficiente ADN. Los antropólogos suelen trabajar con huesos fósiles completamente mineralizados en forma de roca. Pero es imposible conseguir algún ADN de un fósil de verdad, de ahí que Pääbo buscara huesos que no estuvieran completamente mineralizados, sino que tuvieran algo de materia orgánica, incluidos fragmentos de ADN bien conservado. En segundo lugar, suponiendo que el equipo lograra localizar una «muestra perfecta» con ADN bien conservado, aún debían superar el problema de la contaminación de la muestra con ADN microbiano, procedente de las bacterias y hongos que se

incrustan en el hueso tras la muerte del individuo. Estos organismos constituyen la inmensa mayoría del ADN existente en casi todas las muestras antiguas. Por último, el equipo se vio obligado a contemplar la posibilidad de una contaminación debida al contacto con los investigadores (arqueólogos o biólogos moleculares) que manipularan las muestras y las sustancias químicas y pudieran haber dejado trazas de su propio ADN en ellas.

La contaminación es uno de los grandes peligros de los estudios del ADN humano antiguo. Las secuencias contaminadas pueden confundir a los analistas porque los humanos modernos que manipulan el hueso están emparentados, aunque sea muy de lejos, con el individuo que se está secuenciando. Un fragmento típico de ADN antiguo de neandertal procedente de una muestra bien conservada solo tiene en torno a 50 letras de largo, mientras que el índice de diferencias entre los humanos modernos y los neandertales viene a ser de una letra por cada 600, de modo que a veces resulta imposible decir si un fragmento particular de ADN procede del hueso original o de alguien que lo manipuló. La contaminación ha atormentado a los estudiosos del ADN antiguo una y otra vez. Por ejemplo, en 2006 el grupo de Pääbo secuenció en torno a un millón de letras de ADN procedente de neandertales a modo de ensayo antes de secuenciar el genoma completo.<sup>17</sup> Una fracción elevada de las secuencias pertenecía a contaminantes de humanos modernos, lo que comprometía la interpretación de los datos.<sup>18</sup>

Las medidas actuales para reducir al mínimo la posibilidad de contaminación durante el análisis de ADN antiguo implican un conjunto obsesivo de precauciones que ya habían empezado a aplicarse en el estudio de 2006 y que con posterioridad se tornaron aún más elaboradas. Para el estudio de 2010 en el que Pääbo y su equipo secuenciaron con éxito un genoma no contaminado de neandertal, procedieron a introducir los huesos analizados en una sala limpia adaptada a partir de los proyectos de espacios limpios utilizados en las instalaciones para fabricar microchips en la industria informática. Había una luz cenital ultravioleta del mismo tipo que las usadas en los quirófanos de hospital que se encendía siempre que los investigadores no estaban presentes con la finalidad de convertir el ADN contaminante a una forma que no se pueda secuenciar (la luz también destruye el ADN antiguo situado en la parte exterior de las muestras, pero los investigadores

las taladran para acceder al ADN no deteriorado situado bajo la superficie). El aire se sometía a un proceso de ultrafiltrado para eliminar partículas de polvo diminutas (cualquier cosa que superara un tamaño mil veces más pequeño que el grosor de un pelo humano) que pudieran contener ADN. La sala estaba presurizada para que el aire fluyera de dentro hacia fuera y proteger así las muestras de cualquier ADN contaminante que pudiera llegar flotando desde el exterior del laboratorio.

Había tres estancias separadas dentro de la sala. En la primera, los investigadores se colocaban trajes limpios de cuerpo entero, guantes y máscaras faciales. En la segunda colocaban los huesos elegidos para la toma de muestras en una cámara para exponerlos a radiación ultravioleta de alta energía, de nuevo con la finalidad de convertir el ADN contaminante que pudiera haber en la superficie en una forma que no se puede secuenciar. Después se procedía a taladrar los huesos con un torno dental esterilizado, se tomaban decenas o centenares de miligramos de polvo en papel de aluminio irradiado con ultravioleta, y se depositaba ese polvo en un tubo también irradiado con ultravioleta. En la tercera cámara sumergían el polvo en soluciones químicas que eliminaban los minerales y proteínas del hueso y luego vertían la solución sobre sílice de alta pureza (dióxido de silicio), que en las condiciones adecuadas retiene el ADN pero deja pasar los compuestos que arruinan las reacciones químicas usadas para la secuenciación.

Después los investigadores convertían los fragmentos de ADN resultantes en una forma que pudiera secuenciarse. En primer lugar eliminaban por métodos químicos los extremos irregulares de los fragmentos de ADN que se habían degradado tras decenas de miles de años enterrados bajo el suelo. Como medida adicional para eliminar la contaminación con respecto al procedimiento seguido en el estudio de 2006, Pääbo y su equipo acoplaban a los extremos de los fragmentos de ADN una secuencia de letras de síntesis artificial, un «código de barras» químico. De este modo, cualquier secuencia contaminante que entrara en el experimento después del acoplamiento del código de barras podría diferenciarse del ADN de la muestra antigua. El último paso consistió en acoplar adaptadores moleculares en ambos extremos que permitieran secuenciar el fragmento de ADN en una de las nuevas máquinas que abarataron decenas de miles de veces el coste de la



secuenciación con respecto a la tecnología previa.

Las muestras neandertales mejor conservadas resultaron ser tres huesos de brazos y piernas de unos 40.000 años de antigüedad procedentes de la cueva de Vindija, en el norte de Croacia. Tras la secuenciación a partir de esos huesos, el equipo de Pääbo descubrió que la gran mayoría de los fragmentos de ADN que obtuvieron procedían de bacterias y hongos que habían colonizado los huesos. Pero al cotejar los millones de fragmentos con las secuencias de genoma de humano actual y chimpancé, encontraron oro en medio de la escoria. Esos genomas de referencia fueron como la ilustración que sirve de modelo en la caja de un rompecabezas, lo que dio la clave para alinear los diminutos fragmentos de ADN que habían secuenciado. Los huesos contenían hasta un 4 % de ADN humano arcaico.

En cuanto Pääbo se dio cuenta en 2007 de que sería capaz de secuenciar casi todo el genoma neandertal, reunió un equipo internacional de expertos para asegurarse de que el análisis haría justicia a los datos. Así fue como yo me vi implicado, junto con mi principal socio científico, el experto en matemáticas aplicadas Nick Patterson. Pääbo llegó hasta nosotros porque a lo largo de los cinco años anteriores nos habíamos establecido como pioneros en el campo del estudio de la mezcla poblacional. En el transcurso de muchos viajes a Alemania desempeñé un papel relevante en los análisis que demostraron cruces entre neandertales y algunos humanos modernos.

### **Afinidades entre neandertales y no africanos**

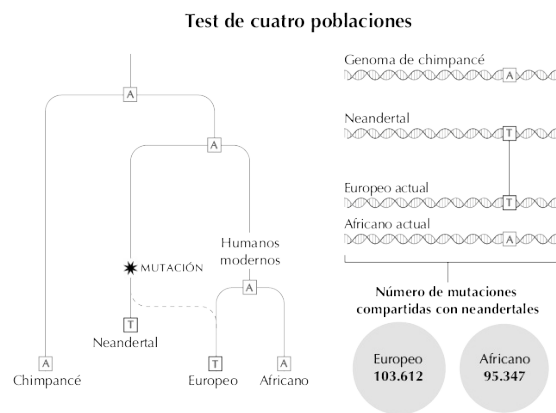
Las secuencias del genoma neandertal en las que nos pusimos a trabajar estaban, por desgracia, repletas de errores. Nos dimos cuenta porque los datos sugerían que la cantidad de mutaciones ocurridas en el linaje neandertal era varias veces mayor que la de las ocurridas en el linaje humano moderno después de que ambas secuencias se separaran de sus ancestros comunes. La mayoría de aquellas mutaciones aparentes no podía ser cierta, porque las mutaciones se producen a un ritmo bastante constante a lo largo del tiempo y, como los huesos neandertales eran antiguos, estaban más próximos en el tiempo al ancestro común que el genoma humano actual, de modo que deberían haber acumulado menos mutaciones. Sobre la base del

exceso aparente de mutaciones en el linaje neandertal, calculamos que las secuencias neandertales que estábamos analizando tenían un error aproximadamente por cada 200 letras de ADN. Aunque parezca poco, en realidad es un valor muy superior a la cantidad de diferencias reales entre los neandertales y los humanos actuales, de modo que la mayoría de las diferencias halladas entre la secuencia neandertal y las secuencias humanas actuales respondía a errores generados por el proceso de medida, y no a verdaderas diferencias entre el genoma neandertal y el de los humanos modernos. Para resolver el problema restringimos el estudio a posiciones del genoma que sabemos que son muy variables entre los humanos modernos. En esas posiciones un índice de error en torno a 0,5 % era demasiado bajo para confundir la interpretación. Tomando como base esas posiciones, diseñamos un test matemático para medir si los neandertales están más emparentados con algunos humanos actuales que con otros.

El test que desarrollamos se conoce ahora como «test de cuatro poblaciones» y se ha convertido en la herramienta fundamental para comparar poblaciones. La prueba toma como entrada las letras de ADN que se ven en la misma posición en cuatro genomas: por ejemplo, dos genomas de humanos modernos, el genoma neandertal y el de un chimpancé. Entonces examina las posiciones donde hay una mutación que diferencia los dos genomas modernos y que también se observa en el genoma neandertal (lo que tiene que reflejar una mutación ocurrida antes de la última separación entre neandertales y humanos modernos), para ver si el porcentaje de concordancia del genoma neandertal con la segunda población humana es distinto que con la primera. Si los dos humanos modernos descienden de una población ancestral común que se separó con anterioridad de los antepasados de los neandertales, entonces no hay ninguna razón para que haya habido más probabilidad de que esa mutación pasara a una estirpe humana moderna que a otra y, por tanto, es de esperar que el grado de concordancia de cada uno de los genomas humanos modernos con el neandertal sea igual. En cambio, si hubo algún cruce entre neandertales y algunos humanos modernos, la población humana moderna que descienda de ese mestizaje compartirá más mutaciones con los neandertales.

Cuando analizamos diversas poblaciones humanas actuales descubrimos

que los neandertales están casi igual de emparentados con los europeos, asiáticos del este y neoguineanos, pero que son más próximos a todos los no africanos que a todos los africanos subsaharianos, incluyendo poblaciones tan diferentes como los africanos occidentales y los cazadores recolectores San del sur de África. La diferencia era ligera, pero la probabilidad de que estos hallazgos se debieran al azar era inferior a una entre mil billones. Llegábamos a esta conclusión con independencia de cómo analizáramos los datos. Este era el patrón esperable en caso de que los neandertales se hubieran cruzado con los ancestros de no africanos pero no con los de africanos.



**Figura 7.** El «test de cuatro poblaciones» permite valorar la verosimilitud de que dos poblaciones desciendan de una población ancestral común. Por ejemplo, consideremos una mutación ocurrida en los ancestros de neandertal (letra T, arriba) que no se observa en el ADN del chimpancé. Hay en torno a un 9% más de mutaciones compartidas con los genomas europeos que con los africanos, lo cual refleja una historia de cruces neandertales con los ancestros de los europeos.

## Intentos para desterrar los indicios

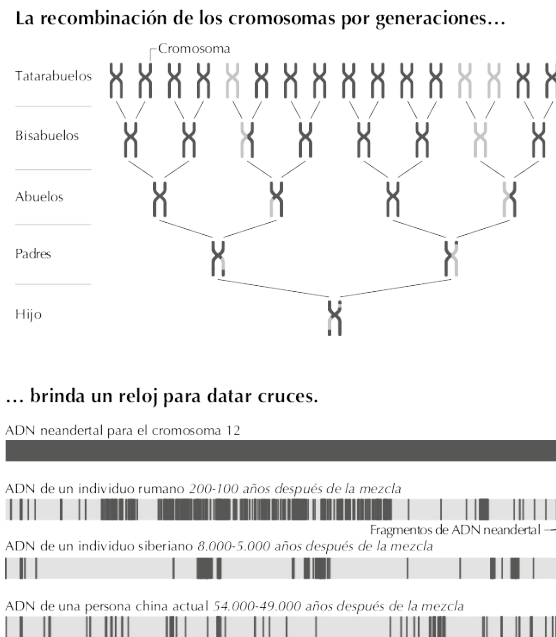
Éramos escépticos con esta conclusión porque iba en contra del consenso científico de la época, un consenso muy arraigado en muchos miembros de nuestro equipo. Pääbo había cursado su formación posdoctoral en el laboratorio que en 1987 había descubierto que los linajes de ADN mitocondrial humano más divergentes se encuentran hoy en África, lo que apunta con fuerza a que todos los humanos modernos son originarios de ese continente. El propio trabajo de Pääbo de 1997 reforzó los signos de un origen puramente africano al poner en evidencia que el ADN mitocondrial

neandertal caía muy fuera de toda la variación humana moderna.<sup>19</sup>

También yo llegué al proyecto del genoma neandertal con un gran sesgo en contra de la posibilidad de que los neandertales se cruzaran con humanos modernos. Mi director de tesis doctoral, David Goldstein, había sido alumno de Luca Cavalli-Sforza, quien convirtió un modelo completamente basado en la salida de África en el centro de sus modelos de evolución humana, y yo quedé imbuido de ese paradigma. Los datos genéticos que yo conocía apoyaban con tanta rotundidad la idea de la salida de África que me parecía adecuado apostar por la versión más estricta posible de aquella hipótesis, la que no contemplaba ningún cruce entre neandertales y los ancestros de los humanos modernos.

Viniendo de este contexto, los indicios que encontramos de cruces con neandertales nos resultaron muy sospechosos, de modo que aplicamos una serie de pruebas especialmente rigurosas para detectar cualquier problema en nuestras señales. Comprobamos si el resultado dependía de la tecnología utilizada para secuenciar el genoma, pero llegamos a la misma conclusión con dos tecnologías muy diferentes. Contemplamos la posibilidad de que el hallazgo fuera un artificio debido a un índice elevado de error en el ADN antiguo, lo que se sabe que afecta mucho más a unas letras particulares del ADN que a otras. Sin embargo, obteníamos el mismo resultado con independencia del tipo de mutación analizada. Nos preguntamos si el descubrimiento se debía a alguna contaminación de la muestra neandertal con humanos actuales. Eso podría haber alterado los datos a pesar de las precauciones adoptadas por el equipo de Pääbo para evitarlo en el laboratorio, y a pesar de las pruebas que habíamos realizado con los datos para medir el grado de contaminación humana moderna, lo que inducía a pensar que cualquier contaminación posible sería demasiado reducida para generar los patrones observados. Sin embargo, aunque se hubiera producido una contaminación con humanos actuales, los patrones observados no se parecían en nada a lo esperable en ese caso. Si se hubiera producido alguna contaminación lo más probable es que procediera de un europeo, puesto que casi todos los huesos de neandertal que analizamos habían sido extraídos y manipulados por europeos. Sin embargo, la secuencia de neandertal que teníamos no era más próxima a los europeos que a los asiáticos del este o los

neoguineanos, tres poblaciones muy diferentes.



**Figura 8.** Cuando una persona produce un espermatozoide o un óvulo, pasa a la siguiente generación tan solo un cromosoma de cada uno de los 23 pares que porta. Los cromosomas transmitidos son versiones ensambladas mediante la recombinación de los heredados de la madre y del padre. Esto significa que el tamaño de los fragmentos de ADN neandertal que portan los genomas humanos modernos se fue reduciendo a medida que aumentó el tiempo transcurrido desde la mezcla (arriba, datos reales del cromosoma 12).

Seguimos siendo escépticos preguntándonos si los patrones observados podrían explicarse con algo en lo que no hubiéramos pensado. Entonces, en junio de 2009 asistí a una conferencia en la Universidad de Michigan donde me encontré con Rasmus Nielsen, quien había estado escaneando genomas de diversos humanos de todo el mundo. En la mayoría de las partes del genoma, los africanos son más diversos genéticamente que los no africanos y portan los linajes más divergentes, tal como ocurre con el ADN mitocondrial. Pero Nielsen estaba identificando lugares raros del genoma donde la diversidad genética entre no africanos era mayor que en africanos, debido a linajes que se separaron muy pronto del árbol de las secuencias humanas actuales y que solo estaban presentes en no africanos. Aquellas secuencias solo podían provenir de humanos arcaicos que se hubieran cruzado con no africanos. Nielsen se unió a nuestra colaboración y comparó con los datos las

regiones identificadas por él y sus colaboradores. Al cotejar doce de sus regiones especiales con la secuencia del genoma neandertal, descubrió que diez de ellas mostraban una gran concordancia con las neandertales. Era una fracción demasiado elevada para que se tratara de una casualidad. La mayoría de los fragmentos de ADN muy divergentes de Nielsen tenían que tener origen neandertal.

A continuación dedujimos una fecha para el instante temporal en que el material genético relacionado con los neandertales entró en los ancestros de no africanos. Para ello aprovechamos la recombinación genética, el proceso que se da durante la producción del espermatozoide o los óvulos de una persona, en el que se permutan grandes segmentos de ADN de los progenitores para crear cromosomas nuevos, ensamblados por piezas, que se transmiten a la descendencia. Por ejemplo, imaginemos una mujer que sea la primera generación de un híbrido entre una madre neandertal y un padre humano moderno. Cada par de cromosomas de sus células consiste en un cromosoma neandertal íntegro y un cromosoma humano moderno también completo. Sin embargo, sus óvulos contienen 23 cromosomas montados a base de trozos mezclados. Un cromosoma en uno de sus óvulos podría tener su primera mitad de origen neandertal y su otra mitad de origen humano moderno. Supongamos que se aparee con un humano moderno y que la mezcla continúa por todas las generaciones con más humanos modernos. Al cabo de varias generaciones, los segmentos de ADN neandertal se reducen a trozos cada vez más pequeños, de forma que la recombinación actúa como la chirriante cuchilla de un robot de cocina, empalmando el ADN parental en posiciones aleatorias a lo largo del cromosoma en cada generación. Midiendo el tamaño típico de los fragmentos del ADN neandertal en humanos actuales, lo que se ve a partir del tamaño de las secuencias que concuerdan más con el genoma neandertal que con genomas del África subsahariana, se puede saber cuántas generaciones han transcurrido desde que el ADN neandertal entró a formar parte de los ancestros de una persona moderna.

Con este procedimiento descubrimos que al menos algún material genético neandertal se introdujo en los ancestros de no africanos actuales entre 86.000 y 37.000 años atrás.<sup>20</sup> Desde entonces hemos refinado este dato mediante el análisis de ADN antiguo de un humano moderno de Siberia que, tal como

revelan estudios de datación por radiocarbono, vivió hace unos 45.000 años. Los fragmentos de ADN de origen neandertal en este individuo son en promedio siete veces más largos que los tramos de ADN de origen neandertal en los humanos modernos de hoy, lo que confirma que ese individuo vivió mucho más cerca de la época en que se produjo el cruce con neandertales. Esta proximidad temporal al momento de la hibridación permite precisar más la datación y situarla entre 54.000 y 49.000 años atrás.<sup>21</sup>

Pero en el año 2012 aún no habíamos comprobado que el mestizaje que habíamos detectado fuera con neandertales. La persona que más nos hizo dudar fue Graham Coop, quien estaba convencido de que habíamos detectado un cruce con humanos arcaicos, pero apuntó la posibilidad de que en realidad no se tratara de neandertales.<sup>22</sup> Los patrones observados podían deberse a un cruce con un humano arcaico aún desconocido que, a su vez, estuviera emparentado de lejos con neandertales.

Un año más tarde estuvimos en condiciones de descartar la propuesta de Coop después de que el laboratorio de Pääbo secuenciara un genoma neandertal de alta calidad a partir de un hueso de un dedo del pie encontrado en el sur de Siberia y fechado al menos 50.000 años atrás (con muestras de más de 50.000 años de antigüedad la datación por radiocarbono solo es capaz de revelar una edad mínima, de modo que en realidad podría ser mucho más antigua).<sup>23</sup> En el caso de este genoma conseguimos reunir alrededor de 50 veces más datos que con el neandertal croata. La abundancia de datos nos permitió realizar una comprobación cruzada de la secuencia y eliminar los errores. La secuencia resultante estaba mucho más libre de errores que la mayoría de los genomas extraídos de humanos vivos. Gracias a esta secuencia de alta calidad, logramos determinar la intensidad del parentesco entre humanos modernos y neandertales basándonos en la cantidad de mutaciones ocurridas en los linajes desde que se separaron. Descubrimos pocos o ningún segmento donde el neandertal siberiano compartiera ancestros comunes con africanos subsaharianos actuales en el último medio millón de años. Sin embargo, había segmentos compartidos con no africanos dentro de casi los últimos 100.000 años. Estos datos caían dentro del intervalo temporal en el que los neandertales se encontraban plenamente asentados en Eurasia occidental. Esto significa que el mestizaje se

produjo con neandertales auténticos, no con grupos parientes lejanos suyos.

### **Mestizaje en Oriente Próximo**

Entonces, ¿cuánto linaje neandertal porta en la actualidad la gente de fuera de África? Descubrimos que los genomas no africanos actuales tienen un origen neandertal en un porcentaje aproximado de entre 1,5 y 2,1,<sup>24</sup> de tal modo que los valores más elevados se sitúan entre los asiáticos del este y los valores más bajos corresponden a la población europea, a pesar de que Europa era la tierra natal de los neandertales.<sup>25</sup> Sabemos que al menos parte de la explicación radica en la disolución. El ADN antiguo de los europeos que vivieron hace más de 9.000 años atrás revela que los europeos preagrícolas tenían tantos ancestros neandertales como los asiáticos orientales de hoy.<sup>26</sup> El descenso de la ascendencia neandertal en los europeos actuales tiene su origen en que deben parte de su linaje a un grupo de población que se separó de todos los demás no africanos antes del cruce con neandertales (la historia que cuenta el ADN antiguo sobre este grupo de escisión temprana se expone en la segunda parte de este libro). La expansión de agricultores con esta herencia diluyó el linaje neandertal en Europa pero no en Asia oriental.<sup>27</sup>

A partir de tan solo los datos arqueológicos, parecería natural suponer que algunos neandertales se mezclaron con humanos modernos de Europa, de donde eran originarios los neandertales. Pero ¿fue ahí donde se produjo el mestizaje más intenso y que dejó su huella en la gente de hoy? Los datos genéticos no pueden desvelarlo con seguridad. Los datos genéticos pueden mostrar qué relación existe entre las poblaciones, pero los humanos son capaces de efectuar migraciones de miles de kilómetros a lo largo de una vida incluso a pie, de modo que los patrones genéticos no tienen por qué revelar sucesos acaecidos cerca de los emplazamientos donde vive la gente que porta el ADN. Si los estudios de ADN antiguo de los últimos años han revelado algo con claridad es que la distribución geográfica de la población actual suele llevar a confusión sobre los lugares de residencia de sus ancestros.

Sin embargo, podemos emitir conjeturas razonables sobre el origen geográfico. Los signos de mestizaje se detectan hoy no solo en europeos, sino



también en asiáticos orientales y en neoguineanos. Europa es una especie de callejón sin salida dentro de Eurasia, y no es probable que los humanos modernos dieran un rodeo así durante su expansión hacia el este. Entonces, ¿dónde pudieron encontrarse y mezclarse neandertales con humanos modernos para dar lugar a una población que se expandió no solo hacia Europa sino también hacia el Asia oriental y Nueva Guinea? Los arqueólogos han evidenciado que en Oriente Próximo neandertales y humanos modernos intercambiaron emplazamientos como población humana dominante al menos dos veces entre 130.000 y 50.000 años atrás, y es razonable suponer que pudieron encontrarse durante este periodo. De modo que el mestizaje en Oriente Próximo ofrece una explicación factible para la ascendencia neandertal que comparten europeos y asiáticos orientales.

¿Llegó a haber mestizaje en Europa? En 2014 el grupo de Pääbo secuenció ADN de un esqueleto hallado en la cueva de Pestera cu Oase, en Rumanía, el mismo que Erik Trinkaus había interpretado como un híbrido de neandertales con humanos modernos basándose en que algunos rasgos del cráneo son similares a ambos.<sup>28</sup> Nuestro análisis de los datos reveló que el individuo de Pestera cu Oase, que según indica la datación por radiocarbono vivió unos 50.000 años atrás, tenía entre un 6 y un 9 % de ascendencia neandertal, mucho más que el 2 % aproximado que registramos en los no africanos actuales.<sup>29</sup> Algunos fragmentos de ADN neandertal se extienden a lo largo de un tercio de sus cromosomas, una extensión tan larga e ininterrumpida por la recombinación que podemos estar seguros de que este individuo tenía un neandertal en su árbol genealógico no más de seis generaciones atrás. La contaminación no puede explicar estos hallazgos, puesto que diluiría la ascendencia neandertal en el individuo de Pestera cu Oase en lugar de incrementarla. Asimismo generaría una concordancia aleatoria con neandertales en todo el genoma, y no tramos largos de ADN neandertal reconocibles en el acto a simple vista en cuanto trazamos a lo largo del genoma las posiciones de mutaciones que concuerdan mejor con la secuencia del genoma neandertal que con los humanos modernos. Ese signo de cruce neandertal no necesitaba estadísticas; la prueba estaba en la imagen.

Los descubrimientos en relación con el episodio de mestizaje reciente en el árbol genealógico del individuo de Pestera cu Oase apuntaban a que

humanos modernos y neandertales también se mezclaron en Europa, el territorio del que eran originarios los neandertales. Pero puede que la población de la que formaba parte este individuo (y que portaba signos claros de hibridación con neandertales europeos) no dejara ningún descendiente entre la gente actual. Cuando analizamos el genoma de este individuo no encontramos ningún indicio de que estuviera más emparentado con europeos que con asiáticos orientales. Esto significa que tuvo que pertenecer a una población que conformó una vía muerta evolutiva, una población de humanos modernos pioneros que llegaron pronto a Europa, prosperaron allí durante un periodo breve, se mezclaron con los neandertales del lugar y después se extinguieron. Por tanto, aunque el individuo de Pesterá cu Oase sea una prueba clara de cruce entre neandertales y humanos modernos ocurrido en Europa, no demuestra que la ascendencia neandertal de los no africanos actuales derive de neandertales europeos. Sigue prevaleciendo la idea de que la fuente más probable de la ascendencia neandertal en no africanos sean los neandertales de Oriente Próximo.

El descubrimiento de que el individuo de Pesterá cu Oase perteneciera a una población extinta concuerda con el registro arqueológico de los primeros humanos modernos de Europa. Las herramientas de piedra que fabricaban esos humanos presentan diversidad de estilos, pero, al igual que la población del individuo de Pesterá cu Oase, la mayoría de esas colectividades llegó a vías muertas en el sentido de que desaparecieron del registro arqueológico después de unos pocos milenios. En cambio, un estilo conocido como protoauriñaciense, que se cree derivado del estilo ahmariano anterior de Oriente Próximo, perduró hasta después de 39.000 años atrás y probablemente evolucionó hacia el estilo auriñaciense, la primera cultura humana moderna que se expandió por Europa.<sup>30</sup> Estos patrones podrían explicarse si los fabricantes de las herramientas auriñacienses derivaran de una migración hacia Europa distinta a la de otros grupos de humanos modernos tempranos, como el de la cueva Pesterá cu Oase. Esto permitiría explicar por qué la población de Pesterá cu Oase tuvo un mestizaje tan intenso con neandertales europeos locales y, sin embargo, la ascendencia neandertal de los europeos actuales no procede de Europa.

## **Dos grupos al borde de la compatibilidad**

La escasa fertilidad de los híbridos también pudo reducir la ascendencia neandertal en el ADN de la gente actual. Esta posibilidad fue planteada por primera vez por Laurent Excoffier, conocedor a través de estudios de animales y plantas de que cuando una población se desplaza a una región ocupada por otra con la que puede cruzarse, incluso un índice bajo de mestizaje basta para producir altas proporciones de mezcla en la descendencia (mucho mayores que el 2 % aproximado de ascendencia neandertal que se observa en la población no africana actual). Excoffier sostenía que la única manera de que el genoma humano moderno pudiera haber acabado con una ascendencia neandertal tan baja consiste en que los humanos modernos en expansión se reprodujeran con otros humanos modernos al menos cinco veces más a menudo que con los neandertales que vivían entre ellos.<sup>31</sup> Él pensaba que la explicación más probable implica que la descendencia de neandertales y humanos modernos fuera mucho menos fértil que la descendencia de parejas formadas por dos humanos modernos.

A mí no me convencía aquel argumento. En lugar de aceptar la baja fertilidad de los individuos híbridos, prefería la explicación de que simplemente no hubo demasiados cruces por razones sociales. Aún hoy muchos grupos de humanos modernos se reservan para sí mismos debido a barreras culturales, religiosas o de casta o clase. ¿Por qué iba a ser diferente con los humanos modernos y los neandertales cuando se encontraron?

Pero Excoffier atinó en algo importante que se tornó manifiesto cuando otros y yo analizamos los fragmentos de ADN neandertal que entraron en la población humana moderna y cartografiamos sus posiciones en el genoma. Para ello Sriram Sankararaman buscó desde mi laboratorio mutaciones que estuvieran presentes en los neandertales secuenciados, pero que fueran raras o inexistentes en africanos subsaharianos. El estudio de los segmentos con esas mutaciones nos permitió hallar una fracción sustancial de todos los fragmentos de ascendencia neandertal en cada no africano. Al observar en qué parte del genoma aparecían esos fragmentos de ascendencia neandertal, se tornó evidente que la incidencia del mestizaje neandertal variaba enormemente a lo largo del genoma de la gente no africana de hoy. La

proporción media de antepasados neandertales en poblaciones no africanas ronda un 2 %, pero no tiene una distribución uniforme. En más de la mitad del genoma no se ha detectado ninguna ascendencia neandertal en nadie. Pero en algunos lugares del genoma poco frecuentes, más del 50 % de las secuencias de ADN procede de neandertales.<sup>32</sup>

Un detalle determinante que nos ayudó a entender el origen de este patrón llegó del estudio de los lugares de genomas no africanos donde la ascendencia neandertal es rara. En cualquier tramo de ADN puede producirse por casualidad una ausencia de ascendencia neandertal en la población, tal como creemos que es el caso del ADN mitocondrial. Sin embargo, es improbable que un subconjunto sustancial del genoma con funciones biológicas particulares esté vacío por sistema de ascendencia neandertal, a menos que la selección natural actuara de manera sistemática para eliminarlo.

Pero lo que encontramos fue exactamente una eliminación sistemática de la ascendencia neandertal y, de manera curiosa, descubrimos un empobrecimiento especialmente intenso de ascendencia neandertal debida a la selección natural en dos partes del genoma que se saben relevantes para la fertilidad de individuos híbridos.

El primer lugar con ascendencia neandertal reducida era el cromosoma X, uno de los dos cromosomas sexuales. Esto me recordó un patrón con el que nos topamos Nick Patterson y yo mientras trabajábamos en la separación de los ancestros del ser humano y el chimpancé durante un estudio que habíamos realizado juntos y publicado años antes.<sup>33</sup> Solo hay tres copias del cromosoma X en cada población por cada cuatro de otros cromosomas (porque las mujeres portan dos copias y los hombres solo una, a diferencia de las dos copias por cada sexo para la mayoría del resto de cromosomas). Esto significa que en cualquier generación concreta la probabilidad de que dos cromosomas X cualesquiera compartan un progenitor común asciende a cuatro tercios la probabilidad de que dos cromosomas cualesquiera del resto del genoma lo compartan. Por tanto, lo esperable es que el tiempo transcurrido desde que cualquier par de secuencias del cromosoma X desciende de una secuencia ancestral común equivalga a cuatro tercios el tiempo necesario en el resto del genoma. Sin embargo, los datos reales

sugieren un número en torno a la mitad o incluso inferior.<sup>34</sup> En nuestro estudio de la población ancestral común, de humanos y chimpancés no fuimos capaces de identificar ningún curso de acontecimientos que pudiera explicar este patrón, como que las hembras cambien de grupo con menos frecuencia que los machos, o un número más variable de hijos en las hembras que en los machos, o una expansión o contracción de la población. Sin embargo, los patrones podrían explicarse mediante un guion en el que los ancestros de humanos y chimpancés se separaran en un principio y más tarde volvieron a unirse para crear ancestros humanos o de chimpancés antes de la separación final de ambos linajes.

¿Cómo es posible que la hibridación pueda generar una variación genética mucho menor en el cromosoma X que en el resto del genoma? A partir de estudios de una variedad de especies de todo el reino animal se sabe que, cuando dos poblaciones se separan durante un tiempo lo bastante prolongado, la descendencia híbrida reduce su fertilidad. En mamíferos, como nosotros, la merma de la fertilidad es mucho más común en los machos, y los factores genéticos que contribuyen a esta fertilidad reducida se concentran en el cromosoma X.<sup>35</sup> Por tanto, cuando dos poblaciones están tan separadas que su descendencia tiene una fertilidad reducida pero, aun así, se mezclan y producen híbridos, es de esperar que se produzca una selección natural intensa para eliminar los factores que contribuyen a reducir la fertilidad. Este proceso será especialmente manifiesto en el cromosoma X, debido a la concentración de genes que contribuyen a la infertilidad en él. Como resultado, tiende a haber selección natural sobre el cromosoma X en fragmentos de ADN procedentes de la población que más contribuyó a la ascendencia híbrida de la población. Esto hace que la población híbrida herede su cromosoma X casi en su totalidad de la población mayoritaria, lo que da lugar a una divergencia genética especialmente baja en el cromosoma X entre la población híbrida y una de las poblaciones hibridantes, lo que concuerda con el patrón observado en humanos y chimpancés.

Esta predicción teórica tal vez suene descabellada, pero en realidad está confirmada en híbridos de especies de ratón común del oeste de Europa y del este de Europa en una franja de territorio que discurre en dirección norte-sur por Europa central, casi a lo largo de la línea del antiguo Telón de Acero de

la Guerra Fría. Aunque la densidad de mutaciones que separa los ratones híbridos de los ratones del oeste de Europa es elevada en la mayor parte del genoma, porque los ratones híbridos portan ADN no solo de ratones europeos occidentales sino también de ratones europeos orientales muy divergentes, la densidad en el cromosoma X es mucho menor porque los ratones híbridos contienen muy poco ADN de la población europea oriental cuyos cromosomas se sabe que causan infertilidad en híbridos machos.<sup>36</sup>

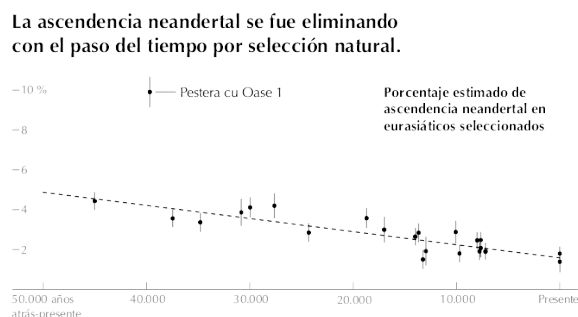
Desde la publicación de nuestro artículo de 2006 en el que planteamos que o bien los humanos o bien los chimpancés podrían derivar de una gran hibridación antigua, los signos de una gran hibridación antigua en la ascendencia de humanos y chimpancés, si acaso, se han consolidado aún más. En 2012 Mikkel Schierup, Thomas Mailund y otros colaboradores desarrollaron un método nuevo para calcular cuándo se produjo la repentina separación de los ancestros de dos especies actuales a partir de datos genéticos, basándose en principios similares a los empleados en el procedimiento de Li y Durbin descrito en el capítulo uno.<sup>37</sup> Cuando aplicaron este método para analizar cuánto tiempo separa al chimpancé común de su primo distante bonobo, descubrieron indicios de que esa separación fue muy repentina, lo que concuerda con la hipótesis de que las especies fueron separadas por la formación bastante súbita de un gran río (el Congo) uno o dos millones de años atrás. En cambio, cuando aplicaron el método al estudio de humanos y chimpancés, hallaron signos de un periodo extenso de intercambio genético después de que comenzara la diferenciación poblacional, tal como sería de esperar con una hibridación.<sup>38</sup>

Una señal aún más trascendente llegó de un artículo publicado por Schierup y Mailund en 2015 en el que, junto a otros colegas, evidenciaron que las regiones del cromosoma X desprovistas de mezcla neandertal en no africanos son en gran medida las mismas regiones que inducen la menor divergencia genética entre humanos y chimpancés.<sup>39</sup> Esto sería lo esperable si las mutaciones que contribuyen a reducir la fertilidad cuando se producen en un individuo híbrido tienden a concentrarse no ya en el cromosoma X, sino en regiones específicas a lo largo del cromosoma X, lo que provoca la eliminación de la ascendencia minoritaria de la población debido a una selección natural en contra de los híbridos machos que la portan. La

evidencia de que la selección eliminó ADN neandertal del cromosoma X era un signo claro de que los híbridos machos tenían fertilidad reducida.

También encontramos un segundo conjunto de pistas que apunta hacia la infertilidad en híbridos de neandertales y humanos modernos y que no tiene nada que ver con el cromosoma X. Cuando se observa una fertilidad reducida en machos híbridos, los genes responsables tienden a ser muy activos en el tejido reproductivo del macho, lo que causa disfunciones en el esperma. Así que una predicción de la hipótesis de la infertilidad en machos híbridos que me sugirió el biólogo evolutivo Daven Presgraves cuando le enseñé los resultados del cromosoma X, es que los genes que suelen estar activos en las células germinales de los testículos masculinos tendrán, en promedio, menos ancestros neandertales que los genes más activos en otros tejidos del cuerpo. Cuando observamos los datos reales, la predicción de Presgraves se confirmó con exactitud.<sup>40</sup>

Los problemas que afrontaron los humanos modernos con ancestros neandertales no se limitaron a una reducción de la fertilidad, ya que la ascendencia neandertal no solo desciende en el cromosoma X y en los genes importantes para la reproducción masculina, sino que también baja en la gran mayoría de los genes (hay mucha más ascendencia neandertal en partes inservibles del genoma con pocas funciones biológicas). El signo más claro de ello provino de un estudio de 2016 en el que publicamos un conjunto de datos de genomas completos a partir del ADN antiguo de más de 50 eurasiáticos de los últimos 45.000 años.<sup>41</sup> En él desvelamos que la ascendencia neandertal manifiesta un descenso continuo que va desde un 3 o 6 % en la mayoría de las muestras analizadas de los primeros tiempos hasta su valor actual en torno al 2 % en los últimos tiempos, y que esto estaba motivado por una selección natural generalizada en contra del ADN neandertal.



**Figura 9**

Una parte considerable del espacio vital neandertal se situaba en una región donde las glaciaciones causaban la desaparición periódica de poblaciones de animales y plantas de las que dependían los neandertales, un problema que tal vez no afectara tanto a los ancestros de los humanos modernos asentados en el África tropical. Encontramos una confirmación genética de que la población neandertal era más pequeña que la población de humanos modernos en el hecho de que la diversidad de sus genomas era unas cuatro veces menor. Una historia de poblaciones reducidas es problemática para la salud genética del grupo, porque las fluctuaciones en cuanto a frecuencia de mutación que se producen en cada generación tienen suficiente peso como para permitir que algunas mutaciones se extiendan por toda la población incluso a pesar del viento a favor de que la selección natural tiende a reducir su frecuencia.<sup>42</sup> Por tanto, a lo largo del medio millón de años transcurrido desde que neandertales y humanos modernos se separaron, los genomas neandertales acumularon mutaciones que resultarían perjudiciales cuando más tarde se produjo el mestizaje entre ambos grupos. Las mutaciones problemáticas en el genoma neandertal crean un duro contraste con mezclas más recientes de poblaciones humanas modernas divergentes, donde no hay ningún signo de esos efectos. Por ejemplo, en estudios realizados con unos 30.000 americanos de origen africano no hemos encontrado ningún indicio de selección natural en contra de la ascendencia africana o europea.<sup>43</sup> Una explicación posible es que cuando neandertales y humanos modernos se mezclaron mantenían una separación temporal unas diez veces más larga que la que existía entre africanos occidentales y europeos, lo que dio mucho más tiempo para el desarrollo de



incompatibilidades biológicas. Una segunda explicación tiene que ver con la observación, a partir de estudios de muchas especies, de que cuando surge infertilidad entre dos poblaciones, suele deberse a interacciones entre dos genes en diferentes partes del genoma. Como se necesitan dos cambios para generar esta incompatibilidad, el ritmo al que se produce la infertilidad crece con el cuadrado del tiempo que separa las poblaciones, de modo que una separación diez veces mayor se traduce en cien veces más incompatibilidad genética. En vista de ello, tal vez deje de sorprendernos que no exista infertilidad en híbridos de humanos actuales.

### **Tesis, antítesis y síntesis**

Una corriente importante de la filosofía europea continental que se inició en el siglo XVIII decía que el orden en que se producen las sucesiones de ideas es «dialéctico»: un choque de perspectivas opuestas que conduce a una síntesis.<sup>44</sup> La dialéctica comienza con una «tesis», va seguida por una «antítesis» y el avance se logra a través de una resolución o «síntesis», la cual trasciende el doble debate que la engendró.

Y eso mismo es lo que ha ocurrido con la interpretación de los orígenes de los humanos modernos. Durante mucho tiempo numerosos antropólogos defendieron la hipótesis multirregional, la teoría de que los humanos modernos de cualquier lugar del mundo descienden sobre todo de humanos arcaicos que vivieron en la misma región geográfica. Por tanto, se creía que los europeos recibieron gran parte de su ascendencia de neandertales, los asiáticos orientales de humanos que se diseminaron por el este de Eurasia hace más de un millón de años, y los africanos de formas arcaicas africanas. Las diferencias biológicas entre poblaciones humanas modernas habrían sido, pues, muy profundas.

El multirregionalismo no tardó en toparse con su antítesis, la teoría de que todos salimos de África, también llamada hipótesis de sustitución o de reemplazo. De acuerdo con esta propuesta, los humanos modernos no surgieron por evolución de manera independiente en cada zona del mundo a partir de las formas arcaicas locales. Más bien los humanos modernos de todas partes derivan de una migración relativamente reciente desde África y

Oriente Próximo, que comenzó unos 50.000 años atrás. El carácter reciente de la «Eva mitocondrial» contrasta con la profunda divergencia del ADN mitocondrial neandertal, lo cual respalda con fuerza esta teoría. A diferencia de la hipótesis multirregional, la teoría del reemplazo hace hincapié en el origen reciente de las diferencias entre las poblaciones humanas actuales, si se compara con el abismo temporal de varios millones de años del registro de esqueletos humanos.

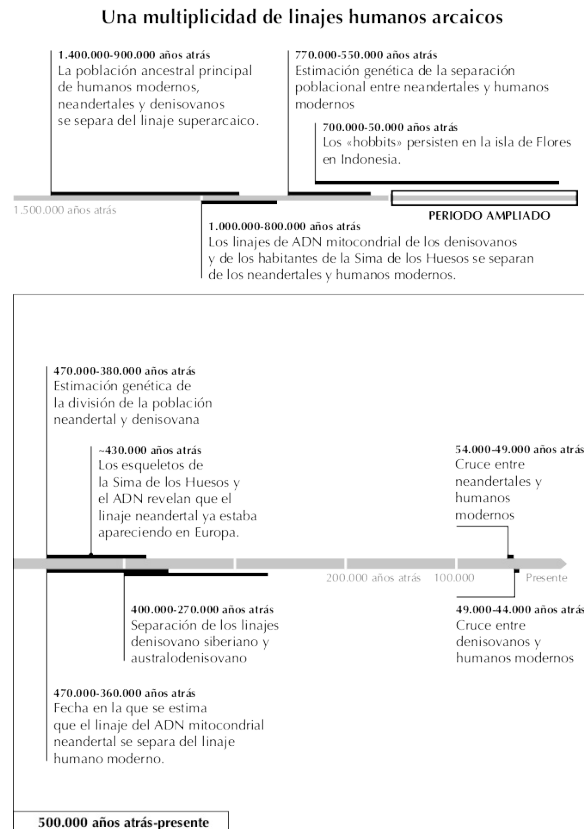
Pero la explicación de la salida de África tampoco es completamente acertada. Ahora tenemos una síntesis impulsada por el hallazgo de flujo genético entre neandertales y humanos modernos, basada en el estudio del ADN antiguo. Esto confirma que la mayoría salimos de África, pero también revela algo importante sobre la cultura de aquellos humanos modernos que tuvieron que conocer muy de cerca a los neandertales. Aunque los datos genéticos dejan claro que los humanos modernos de fuera de África descienden de la expansión de un grupo de origen africano que recorrió todo el mundo, ahora sabemos que hubo algunos cruces. Esto debe obligarnos a ver de un modo diferente a nuestros ancestros y a los humanos arcaicos que se encontraron. Los neandertales se parecían más a nosotros de lo que habíamos imaginado, y tal vez tuvieran muchos comportamientos que solemos asociar a humanos modernos. Aquella mezcla tuvo que ir acompañada de un intercambio cultural, así que las novelas de William Golding y Jean Auel hacían bien en escenificar aquellos encuentros. También sabemos que los neandertales dejaron un legado biológico a los no africanos que incluye genes para adaptarse a distintos entornos eurasiáticos, un tema al que volveremos en el próximo capítulo.

Después de concluir el proyecto del genoma neandertal aún me maravillan las sorpresas que encontramos. Tras hallar el primer signo de cruces entre neandertales y humanos modernos, sigo teniendo sueños pesados en los que aparece algún tipo de error relacionado con el hallazgo. Pero los datos son rotundos: los signos de cruces con neandertales aparecen por todas partes. A medida que prosigamos con nuestra labor genética, seguiremos topándonos con más y más patrones que evidencien la extraordinaria repercusión que ha tenido ese mestizaje en los genomas de la gente de hoy.

Así que el registro genético se impone. En lugar de confirmar las

expectativas de los científicos, ha conllevado sorpresas. Ahora sabemos que en Europa y toda Eurasia vivieron poblaciones híbridas de neandertal y humano moderno y que, aunque muchas poblaciones híbridas se extinguieron, algunas sobrevivieron y dieron lugar a buena parte de la gente actual. Ahora sabemos en qué momento aproximado se separaron los linajes de humano moderno y neandertal. Ahora sabemos también que cuando estos linajes se reencontraron habían evolucionado tanto que estaban al límite de la compatibilidad biológica. Esto plantea un interrogante: ¿fueron los neandertales los únicos humanos arcaicos que se mezclaron con nuestros ancestros, o hubo otras grandes hibridaciones en nuestro pasado?

### 3. El ADN antiguo abre las compuertas



#### Una sorpresa procedente del este

En 2008, arqueólogos rusos desenterraron un hueso rosado de la cueva de Denisova en el macizo de Altái, al sur de Siberia, que recibe su nombre del ermitaño ruso del siglo XVIII llamado Denis que la convirtió en su vivienda. Los cartílagos de crecimiento del hueso no estaban soldados, lo que evidencia que perteneció a un niño. Su antigüedad no se conocía porque era demasiado pequeño para poder fecharlo mediante análisis por radiocarbono, y porque se encontró en una capa mixta del suelo de la cueva que contenía artefactos de menos de 30.000 años y de más de 50.000 años de antigüedad. El director de la excavación, Anatoly Derevianko, dedujo que el dueño del hueso pudo ser un humano moderno, y la muestra se etiquetó como tal. Pero ¿podría tratarse de un neandertal, puesto que también se hallaron restos neandertales en un lugar próximo a la cueva?<sup>1</sup> Derevianko envió parte del

hueso a Svante Pääbo, a Alemania.

El equipo de Pääbo, encabezado por Johannes Krause, consiguió extraer ADN mitocondrial del hueso de la cueva de Denisova.<sup>2</sup> Su secuencia era de un tipo jamás observado hasta entonces en más de 10.000 secuencias de humanos modernos y siete secuencias de neandertales. Hay en torno a 200 diferencias mutacionales que separan el ADN mitocondrial de la gente actual del de los neandertales. El nuevo ADN mitocondrial del hueso de un dedo hallado en la cueva de Denisova exhibía casi 400 diferencias con el ADN mitocondrial tanto de los humanos de hoy como de los neandertales. A partir del ritmo al que se acumulan las mutaciones, se calcula que las secuencias de ADN mitocondrial de humanos actuales y de neandertales se separaron entre 470.000 y 360.000 años atrás.<sup>3</sup> La cantidad de diferencias mutacionales halladas en el ADN mitocondrial del hueso de un dedo de Denisova apuntaba a una separación temporal situada entre 800.000 y un millón de años atrás. Esto indujo a pensar que aquel hueso de un dedo podría pertenecer a un miembro de un grupo de humanos arcaicos del que nunca antes se había hallado muestra alguna.<sup>4</sup>

Sin embargo, la identidad de la población no estaba clara. No había esqueletos, ni estilos de fabricación de herramientas que arrojaran alguna pista, como sí ocurría con los neandertales. En el caso de los neandertales, los hallazgos arqueológicos habían impulsado la secuenciación de un genoma. En el caso de este grupo arcaico nuevo, los datos genéticos fueron lo primero en llegar.

## **Un genoma en busca de un fósil**

Yo oí hablar por primera vez sobre esta población de humanos arcaicos previamente desconocida a comienzos de 2010, durante una visita al laboratorio de Svante Pääbo en Leipzig, Alemania. Acudí allí en uno de los tres viajes al año que había estado realizando desde que me uní al consorcio que había creado Pääbo en 2007 para analizar el genoma neandertal. Una tarde Pääbo me llevó a una cervecería y me habló sobre la nueva secuencia mitocondrial que habían encontrado. Milagrosamente, el hueso de dedo de Denisova había brindado una de las muestras mejor conservadas de ADN

antiguo halladas jamás. Pääbo había examinado docenas de muestras neandertales para encontrar unas pocas con un máximo de un 4 % de ADN de primate y, sin embargo, este hueso de dedo tenía alrededor de un 70 %. Pääbo y su equipo ya habían conseguido obtener más datos del genoma completo (no solo del ADN mitocondrial) de este pequeño hueso que los que habían obtenido con anterioridad de todas las muestras neandertales. Me preguntó si estaría interesado en ayudar a analizar los datos. La invitación para participar en el análisis del genoma denisovano fue el mayor golpe de suerte que he tenido en mi carrera científica.

El genoma mitocondrial sugería que el hueso de dedo de Denisova procedía de un individuo perteneciente a una población humana que se separó de los ancestros de los humanos modernos y neandertales antes de que estos se separaran entre sí. Pero el ADN mitocondrial solo contiene información sobre el linaje femenino puro, una fracción minúscula de las numerosas decenas de miles de linajes que conforman el genoma de cualquier persona. Para conocer qué pasó realmente en la historia de un individuo resulta increíblemente más valioso estudiar todos los linajes ancestrales juntos. Con el hueso de dedo de Denisova, el conjunto completo del genoma dibujaba un cuadro muy diferente del registrado en el ADN mitocondrial.

Lo primero que reveló el genoma completo fue que los neandertales y los nuevos humanos de la cueva de Denisova estaban emparentados más de cerca entre sí que cada uno de ellos con los humanos modernos (un patrón distinto al observado en el ADN mitocondrial).<sup>5</sup> Al final calculamos que la separación entre las poblaciones ancestrales de neandertales y denisovanos ocurrió entre 470.000 y 380.000 años atrás, y que la separación entre las poblaciones ancestrales comunes a esos dos grupos arcaicos y los humanos modernos sucedió entre 770.000 y 550.000 años atrás.<sup>6</sup> Este patrón diferente de parentesco para el ADN mitocondrial y el consenso del resto del genoma no tienen por qué ser una contradicción, puesto que el instante del pasado en el que dos individuos comparten un ancestro común en cualquier segmento de su ADN siempre es al menos igual de antiguo que el momento en que sus ancestros se separaron en poblaciones, y en ocasiones puede ser muy anterior. Sin embargo, el estudio del genoma completo permite saber cuándo

se separaron las poblaciones al reconocer que el genoma completo abarca toda una multitud de ancestros, de forma que podemos buscar segmentos cortos del genoma con una densidad relativamente baja de mutaciones que revelen un ancestro común que viviera justo antes de la separación de las poblaciones. Nuestros hallazgos implicaban que los denisovanos eran primos de los neandertales, pero también eran muy diferentes y se habían separado de los ancestros de los neandertales antes de que muchos rasgos neandertales aparecieran en el registro fósil.

Mantuvimos un acalorado debate sobre cómo llamar a la nueva población y resolvimos usar un nombre genérico no latino, «denisovanos», por la cueva en la que se habían descubierto por primera vez, de la misma manera que los neandertales debían su nombre al valle de Neander, en Alemania. Esta decisión molestó a algunos de nuestros colegas, que abogaban por ponerle el nombre de una especie nueva, tal vez *Homo altaiensis*, por la cordillera en la que se encuentra la cueva de Denisova. *Homo altaiensis* se usa ahora en la exposición de un museo de Novosibirsk, Rusia, que describe el descubrimiento de Denisova. Pero los genetistas nos resistimos a usar el nombre de una especie. Hace mucho que se debate si los neandertales constituyen una especie separada de los humanos modernos, de manera que algunos expertos designan a los neandertales como una especie distinta del género *Homo* (*Homo neanderthalensis*), mientras que otros los consideran un subgrupo de humanos modernos (*Homo sapiens neanderthalensis*). La designación de dos grupos vivos como especies distintas suele basarse en el supuesto de que no procrean entre ellas.<sup>7</sup> Pero ahora sabemos que hubo cruces viables entre los neandertales y los humanos modernos, y el hecho de que ocurrieran en múltiples ocasiones parece dinamitar la afirmación de que son especies distintas. Nuestros datos revelaron que los denisovanos eran primos de los neandertales, de modo que si dudamos de si los neandertales son una especie diferente, también debemos dudarlo con los denisovanos. La determinación de si poblaciones extintas difieren lo suficiente como para considerarse especies diferentes se ha basado tradicionalmente en la forma del esqueleto, pero existen muy pocos restos físicos de los denisovanos, lo que añade otra razón más para tener cautela.

Los pocos restos disponibles son enigmáticos. Derevianko y sus

colaboradores enviaron a Pääbo un par de molares de la cueva de Denisova que contenían ADN mitocondrial muy relacionado con el hueso del dedo. Estas piezas dentales eran enormes, superiores a todo el conjunto de dientes declarados con anterioridad dentro del género *Homo*. Los molares grandes se consideran adaptaciones biológicas a una dieta que incluye gran cantidad de plantas correosas sin cocinar. Antes de los denisovanos, los humanos más próximos a nosotros previos a los denisovanos que se sabe que tenían una dentadura de este tamaño eran los australopitecinos, con una dieta basada principalmente en plantas, como la famosa «Lucy», cuyo esqueleto, fechado en más de tres millones de años atrás, se encontró en el valle del Awash, en Etiopía. «Lucy» no usaba herramientas y tenía un cerebro algo mayor que el de los chimpancés tras corregir su pequeño tamaño corporal, pero caminaba erguida. Por tanto, la escasa información ósea disponible confirmaba la idea de que los denisovanos eran muy diferentes de los neandertales y de los humanos modernos.

## **El principio de hibridación**

Provistos de una secuencia de genoma completo, comprobamos si los denisovanos mantenían un parentesco más cercano con algunas poblaciones actuales que con otras, y nos llevamos una sorpresa descomunal.

Desde un punto de vista genético, los denisovanos estaban un poco más cerca de los neoguineanos que de cualquier otra población del continente eurasiático, lo que sugería que los ancestros de los neoguineanos se habían cruzado con los denisovanos. Pero la distancia que media entre la cueva de Denisova y Nueva Guinea es de unos 9.000 kilómetros, y Nueva Guinea está, claro, separada por el mar del continente asiático. Además, el clima de Nueva Guinea es muy tropical, lo que no podría diferir más de los crudos inviernos de Siberia, y eso torna improbable que humanos arcaicos adaptados a un entorno prosperaran en el otro.

Escépticos con nuestros hallazgos, lanzamos explicaciones alternativas. ¿Y si los ancestros de los humanos modernos estaban divididos en varias poblaciones cientos de miles de años atrás y una de ellas estaba más emparentada con los denisovanos y contribuyó más a la ascendencia

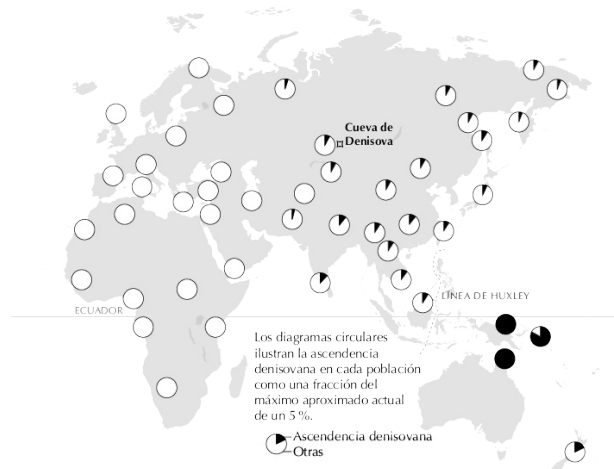


neoguineana que a la ascendencia del resto de poblaciones actuales? Esto significaría, sin embargo, que la afinidad genética de los neoguineanos actuales con los denisovanos tendría que hallarse en segmentos del ADN que entraron en la estirpe neoguineana hace muchos cientos de miles de años. En los genomas neoguineanos de hoy conseguimos medir el tamaño de segmentos ancestrales arcaicos intactos, y descubrimos que los relacionados con los denisovanos eran en torno a un 12% más largos que los relacionados con neandertales, lo que implica que los segmentos relacionados con denisovanos habían entrado en promedio en tiempos mucho más recientes.<sup>8</sup>

En cuanto poblaciones arcaicas se mezclan con poblaciones modernas, los segmentos de ADN aportados por humanos arcaicos quedan troceados por el proceso de la recombinación, ensamblados a segmentos humanos modernos al ritmo de uno o dos empalmes por cromosoma y generación. Como comentamos en el capítulo dos, la longitud de los segmentos de ascendencia neandertal se corresponde con una mezcla ocurrida entre 54.000 y 49.000 años atrás.<sup>9</sup> Averiguando cuánto más largos son los segmentos denisovanos que los neandertales en los neoguineanos, logramos concluir que el cruce entre los denisovanos y la ascendencia neoguineana se produjo entre 59.000 y 44.000 años atrás.<sup>10</sup>



Proporciones de ancestros denisovanos en la gente actual



**Figura 10.** Proporciones aproximadas de ancestros neandertales (izquierda) y denisovanos (derecha) en poblaciones humanas representativas actuales expresadas en forma de fracción del máximo detectado en cualquier grupo actual. Hoy la ascendencia denisovana se encuentra concentrada al este de la línea de Huxley, una fosa submarina profunda que siempre ha mantenido separado el continente asiático de Australia y Nueva Guinea incluso durante las glaciaciones, cuando el nivel del mar era más bajo.

¿Qué porcentaje de genomas neoguineanos actuales proviene de los denisovanos? Tras medir cuánto más intenso es el rastro genético de la ascendencia arcaica en la gente neoguineana que en otras poblaciones no africanas, calculamos que entre un 3 y un 6 % de la ascendencia neoguineana deriva de denisovanos. Eso supera el 2 % aproximado que proviene de neandertales. Por tanto, en total, entre el 5 y el 8 % de los ancestros neoguineanos proviene de humanos arcaicos. Es la proporción más elevada que se conoce de humanos arcaicos en cualquier población humana actual.

El descubrimiento de Denisova demostró que el mestizaje entre humanos arcaicos y modernos durante la migración de humanos modernos procedentes de África y Oriente Próximo no fue una rareza. Hasta ahora solo se ha secuenciado el ADN de dos poblaciones humanas arcaicas (neandertales y denisovanos), y en ambos casos los datos permitieron detectar hibridación entre humanos modernos y arcaicos previamente desconocida. No me sorprendería que la secuenciación del ADN de la siguiente población arcaica que se descubra también revele un episodio de hibridación previamente desconocido.

## La línea de Huxley franqueada

Y si la distancia entre Siberia y Nueva Guinea es enorme, ¿dónde se produjo el cruce entre denisovanos y neoguineanos?

Nuestra primera sospecha recayó sobre el continente asiático, tal vez India o Asia central, en una posible ruta migratoria humana desde África hasta Nueva Guinea. De ser así, la falta de una ascendencia amplia relacionada con denisovanos en la parte continental de Asia oriental o meridional podría explicarse por oleadas expansionistas posteriores de humanos modernos sin ascendencia denisovana, los cuales habrían reemplazado a las poblaciones con ancestros emparentados con denisovanos. El hecho de que esas migraciones posteriores no aportaran mucho ADN a los neoguineanos actuales podría explicar la proporción relativamente elevada de ascendencia emparentada con denisovanos en las poblaciones neoguineanas actuales.

Una primera ojeada a la distribución geográfica de la gente actual con ascendencia emparentada con denisovanos parecía respaldar esta idea. Reunimos ADN de humanos actuales de las islas del sudoeste del Pacífico y del este de Asia, del sur del continente asiático y de Australia, y calculamos cuánta ascendencia emparentada con denisovanos tenía cada uno de ellos. Hallamos la mayor cantidad de esa ascendencia en poblaciones indígenas de las islas situadas frente a la costa sudoriental de Asia y sobre todo en Filipinas y en las islas más grandes de Nueva Guinea y Australia (con *indígenas* me refiero a la gente que se asentó allí antes de los movimientos poblacionales relacionados con la expansión de la agricultura).<sup>11</sup> Estas poblaciones en cuestión se encuentran en su mayoría al este de la línea de Huxley, una frontera natural que separa Nueva Guinea, Australia y Filipinas de las regiones occidentales de Indonesia y del continente asiático. Esta línea la describió el naturalista británico decimonónico Alfred Russel Wallace, y fue matizada por el biólogo Thomas Henry Huxley, contemporáneo del anterior, para resaltar las diferencias entre los animales que vivían a cada lado de esa línea. Por ejemplo, marca una especie de frontera entre los mamíferos placentarios del oeste y los marsupiales del este. Se corresponde con simas oceánicas profundas que sirvieron como barreras geográficas que impidieron el paso de animales y plantas incluso durante las glaciaciones, cuando el nivel

del mar llegó a bajar cien metros. Es sorprendente que los humanos modernos a partir de 50.000 años atrás cruzaran esta barrera. Aquellos pioneros consiguieron atravesarla, pero no sin dificultades. Lo más probable es que los humanos modernos con ascendencia emparentada con denisovanos residentes al este de la línea de Huxley (los ancestros de las poblaciones neoguineanas, australianas y filipinas que encontramos con la mayor proporción de ancestros denisovanos en la actualidad) hayan estado protegidos por esta misma barrera de la llegada de otras migraciones procedentes de Asia, igual que los animales con los que comparten paisaje.

Pero una mirada más atenta apunta a que el mestizaje en el centro de Asia no es una explicación tan sencilla como podría parecer de entrada. Aunque algunas poblaciones al este de la línea de Huxley tienen gran cantidad de ascendencia emparentada con denisovanos, la situación es muy distinta al oeste. Sobre todo, los cazadores-recolectores indígenas de la cadena de las islas Andamán, frente a las costas de India y Sumatra, así como los cazadores-recolectores indígenas de la península de Malaca, en el sudeste del continente asiático, descienden de linajes tan divergentes como los de los indígenas neoguineanos y australianos, pero no tienen muchos ancestros emparentados con denisovanos. Asimismo no hay signos de mucha ascendencia relacionada con denisovanos en los datos de todo el genoma del humano de unos 50.000 años atrás encontrado en la cueva Tianyuan, cerca de Pequín, China, secuenciado varios años después por Pääbo y su laboratorio.<sup>12</sup> Si la mezcla se hubiera producido en la parte continental de Asia y los humanos modernos portadores de ascendencia emparentada con denisovanos se hubieran dispersado después por todas partes, sería de esperar que múltiples poblaciones de la región, así como humanos antiguos del este de Asia, portaran ancestros emparentados con denisovanos en cantidades comparables a las observadas en los neoguineanos. Pero no es esto lo que se observa.

La explicación más simple para las grandes proporciones de ascendencia emparentada con denisovanos en las islas frente al extremo sudoriental de Asia y en Nueva Guinea y Australia es que el mestizaje se produjera cerca de estas islas, en las islas en sí o en la parte continental del sudeste asiático, pero en cualquier caso en una región tropical muy apartada de la cueva de

Denisova. En cambio, el antropólogo Yousuke Kaifu señaló durante una conferencia a la que asistí en 2011 que la hipótesis del cruce cerca de las islas es difícil de encajar con la ausencia de artefactos arqueológicos en la región, que pudieran revelar de manera creíble la presencia de un primo con cerebro grande de los neandertales y los humanos modernos. Kaifu también apuntó que de momento no se ha encontrado ningún esqueleto de cráneo grande de esa época en la zona. Esto me lleva a pensar que es más probable que el mestizaje se produjera en el sur de China o en la parte continental del sudeste asiático. Hay restos de humanos arcaicos procedentes de Dali en la provincia de Shaanxi, en la parte norte central de China; de Jinniushan, en Liaoning, en el noreste de China; y de Maba, en Guangdong, en el sudeste de China. Todos ellos datan de unos 200.000 años atrás y todos estos esqueletos presentan una concordancia más creíble con los denisovanos. Un humano arcaico procedente de Narmada, en India central, podría datar de unos 75.000 años atrás. Las legislaciones china e india complican la exportación de restos óseos, pero ya hay laboratorios de ADN antiguo de primer orden en China y se están empezando a crear en India. El ADN de esas muestras podría deparar hallazgos extraordinarios.

### **Los australodenisovanos**

Mientras que los neandertales mestizos eran parientes cercanos de los restos de los que extrajimos muestras y que secuenciamos, la gente arcaica que se mezcló con los ancestros de los neoguineanos no mantenía un parentesco cercano con los denisovanos siberianos. Cuando analizamos el genoma de neoguineanos y australianos actuales y contamos la cantidad de diferencias en las letras del ADN que hay entre ellos y los denisovanos siberianos, para calcular cuándo se separaron sus ancestros de una población con un parentesco común, descubrimos que en todas las partes del genoma la cantidad de diferencias era al menos la esperable para una separación poblacional ocurrida entre 400.000 y 280.000 años atrás.<sup>13</sup> Esto implicaba que los ancestros de los denisovanos siberianos se separaron del linaje denisovano que conformó la ascendencia de los neoguineanos en un instante situado dos tercios atrás en el segmento temporal que separa a los ancestros de los

denisovanos de los neandertales.

En vista de que la relación es tan remota, es probable que ambos grupos contaran con adaptaciones diferentes que explicarían cómo fueron capaces de prosperar en climas tan distintos. Dada la extraordinaria diversidad de los denisovanos, con una separación temporal mucho mayor entre sus poblaciones que la que existe entre los grupos actuales, tiene sentido considerarlos una categoría amplia de humanos, una de cuyas ramas se convirtió en la ascendencia de la población arcaica que se mezcló con los neoguineanos, mientras que otra dio lugar a los denisovanos siberianos. Lo más probable es que también haya otras poblaciones denisovanas de las que no tenemos ninguna muestra. Tal vez hasta deberíamos contemplar a los neandertales como miembros de esta gran familia denisovana.

Nunca asignamos un nombre especial a la población emparentada con los denisovanos que se mezcló con los humanos modernos que migraron a las islas frente a las costas del sudeste asiático, pero a mí me gusta llamarlos australodenisovanos, para poner el acento en su probable distribución geográfica meridional. El antropólogo Chris Stringer prefiere llamarlos «sundadenisovanos» por la masa de tierra que unía la mayoría de las islas de Indonesia a la parte sudeste del continente asiático.<sup>14</sup> Pero este nombre no sería exacto si el mestizaje se hubiera producido en lo que ahora conforma la región sudeste del continente asiático, en China o en India.

Resulta tentador pensar que los australodenisovanos, los denisovanos y los neandertales descendían de las primeras poblaciones de *Homo erectus* que se expandieron fuera de África, y que los humanos modernos descienden de las poblaciones de *Homo erectus* que se quedaron en África, pero sería un error. Los esqueletos más antiguos de *Homo erectus* fuera de África se han encontrado en el yacimiento de Dmanisi, en Georgia (fechados hace alrededor de 1,8 millones de años), y en la isla de Java, Indonesia (fechados en torno a la misma época). Si el *Homo erectus* de la primera oleada que salió de África fuera ancestro de denisovanos y neandertales, entonces la separación entre esas dos poblaciones y los humanos modernos sería al menos tan antigua como esa primera propagación por Eurasia (demasiado antigua para concordar con las observaciones genéticas). Los datos genéticos sitúan esa separación entre 770.000 y 550.000 años atrás, un periodo

demasiado reciente comparado con una separación ocurrida 1,8 millones de años atrás.

Sin embargo, el registro fósil arroja un candidato a encarnar ese ancestro en el instante temporal correcto, situado mucho después de la migración del *Homo erectus* fuera de África, pero también después de la del *Homo sapiens*. Parece viable que un esqueleto de cráneo grande hallado cerca de Heidelberg, Alemania, en 1907 y fechado en torno a 600.000 años atrás<sup>15</sup> perteneciera a una especie ancestral de los humanos modernos y de los neandertales,<sup>16</sup> y por extensión también de los denisovanos. El *Homo heidelbergensis* suele verse como una especie eurasiática del oeste y como una especie africana pero no como una especie eurasiática del este. Sin embargo, las pistas genéticas extraídas de los australodenisovanos revelan que el linaje del *Homo heidelbergensis* también pudo haberse establecido en tiempos muy remotos en el este de Eurasia. Una de las grandes implicaciones del descubrimiento denisovano fue que Eurasia del este es un lugar crucial para la evolución humana, y no un escenario secundario como suele darse por hecho en Occidente.

Así que ahora tenemos acceso a datos del genoma completo de cuatro poblaciones humanas muy divergentes que probablemente tuvieron cráneos grandes y que vivieron hasta tiempos más recientes que 70.000 años atrás. Esas poblaciones son: humanos modernos, neandertales, denisovanos siberianos y australodenisovanos. Y a ellas habría que añadir los humanos minúsculos de la isla de Flores en la actual Indonesia (los «hobbits»), que probablemente descienden de *Homo erectus* tempranos, cuyos descendientes llegaron a la isla de Flores hace más de 700.000 años y que se quedaron aislados allí por aguas profundas.<sup>17</sup> Estos cinco grupos de humanos y, probablemente, otros más aún por descubrir que vivieron en aquella época, estaban separados entre sí por cientos de miles de años de evolución. Esto implica tiempos de separación superiores a los que existen entre los linajes humanos actuales con un parentesco más lejano entre sí, por ejemplo, el linaje altamente representado por los cazadores-recolectores San del sur de África y cualquier otra persona. Unos 70.000 años atrás el mundo estaba poblado por formas humanas muy diversas, y tenemos genomas procedentes de un número cada vez mayor de ellas, lo que nos permite retroceder hasta

un tiempo en el que la humanidad era mucho más diversa que en la actualidad.

### **Encuentros con humanos arcaicos que ayudaron a los humanos modernos**

¿Cuál es el legado biológico del cruce entre humanos modernos y denisovanos? La mayor proporción de ancestros emparentados con denisovanos en cualquier población actual se encuentra en neoguineanos y australianos y la gente a la que estos aportaron alguna descendencia.<sup>18</sup> Sin embargo, tras conseguir mejores datos y aplicar técnicas más sensibles, descubrimos que también hay ancestros emparentados con los denisovanos, aunque sean muchos menos, incluso en el continente asiático,<sup>19</sup> y es en el continente donde hallamos una clave sobre sus efectos biológicos.

La ascendencia emparentada con los denisovanos en los asiáticos orientales ronda una veinticincoava parte de la observada en neoguineanos (abarca en torno a un 0,2 % de los genomas asiáticos del este y sube hasta situarse entre un 0,3 y un 0,6 % en algunas partes del sur de Asia).<sup>20</sup> Aún no hemos sido capaces de determinar si la ascendencia denisovana emparentada en el continente asiático y en las islas frente a las costas del sudeste asiático proviene de la misma población arcaica o de varias diferentes. Si la ascendencia proviene de fuentes muy distintas, estaríamos detectando otro ejemplo de cruces entre humanos arcaicos y humanos modernos. Pero al margen de cuál sea su origen, el mestizaje con denisovanos tuvo consecuencias biológicas significativas.

Uno de los descubrimientos genómicos más sorprendentes de los últimos años es la mutación de un gen que está activo en los glóbulos rojos y que permite prosperar a la gente que vive a grandes alturas del Tíbet, en ese entorno tan pobre en oxígeno. Rasmus Nielsen y sus colaboradores han revelado que el segmento de ADN en el que se produce esa mutación coincide mucho más con el genoma de los denisovanos siberianos que con el ADN de neandertales o de africanos actuales.<sup>21</sup> Esto sugiere que algunos parientes de los denisovanos afincados en el continente asiático tal vez contaran con una adaptación para grandes altitudes que los ancestros de los tibetanos heredaron a través de cruces con denisovanos. Los datos



arqueológicos revelan que los primeros habitantes del altiplano tibetano empezaron a vivir en ese lugar de manera estacional a partir de 11.000 años atrás, y que la ocupación permanente basada en la agricultura comenzó unos 3.600 años atrás.<sup>22</sup> Es probable que solo a partir de entonces aumentara con rapidez la frecuencia de esa mutación, una predicción que se podría comprobar de manera directa mediante estudios de ADN de tibetanos antiguos.

El cruce con neandertales ayudó a los humanos modernos a adaptarse a entornos nuevos, igual que ocurrió con el mestizaje con denisovanos. Nosotros y otros estudiosos pusimos de manifiesto que, en genes asociados con la biología de las proteínas de queratina, los europeos y asiáticos orientales actuales han heredado mucha más ascendencia neandertal en promedio que la mayoría del resto de grupos de genes.<sup>23</sup> Esto induce a pensar que las presiones de la selección natural conservaron en la población no africana versiones de genes con biología queratínica que portaban los neandertales, tal vez debido a que la queratina es un ingrediente esencial de la piel y del cabello, los cuales son importantes para protegernos de los elementos en medios fríos, como aquellos a los que se trasladaron los humanos modernos y a los que ya se habían adaptado los neandertales.

### **Humanos superarcaicos**

Puesto que denisovanos y neandertales mantienen entre sí una cercanía genética mayor que con los humanos modernos, sería lógico esperar que mantuvieran un parentesco equidistante con las poblaciones actuales que no han recibido ningún aporte genético por parte de ninguna de esas poblaciones arcaicas, es decir, con los africanos subsaharianos. Sin embargo, encontramos que los africanos subsaharianos están algo más emparentados con los neandertales que con los denisovanos.<sup>24</sup> Esto puede reflejar otro caso de mestizaje que desconocíamos. El patrón observado solo podría explicarse mediante el cruce de denisovanos con una población arcaica todavía desconocida y altamente divergente, una de la que los africanos y neandertales portan muy poco o ningún ADN y que se separara de los ancestros comunes de humanos modernos, neandertales y denisovanos

mucho antes de que estos últimos grupos se separaran entre sí.

El signo de una aportación arcaica desconocida a los denisovanos radica en que en algunos lugares del genoma en el que todos los africanos comparten una mutación, la mutación aparece con más frecuencia en neandertales que en denisovanos. Como se trata de mutaciones que portan todos los africanos, sabemos que ocurrieron hace mucho tiempo, ya que en el caso de los humanos una mutación nueva no regida por la selección natural tarda alrededor de un millón de años o más en propagarse por una población y alcanzar una frecuencia del ciento por ciento. La única manera de explicar que los denisovanos no compartan también estas mutaciones es mediante un cruce entre los ancestros de los denisovanos y una población divergente de los denisovanos, los neandertales y los humanos modernos hace tanto tiempo, que casi todos los humanos modernos portan la nueva mutación.

Al analizar las mutaciones que aparecen con una frecuencia del ciento por ciento en los africanos actuales y medir cuánto más coinciden con el genoma neandertal que con el genoma denisovano, calculamos que la población arcaica desconocida que se mezcló con los denisovanos se separó por primera vez del linaje que dio lugar a los humanos modernos entre 1,4 y 0,9 millones de años atrás, y que esta población arcaica desconocida aportó al menos entre el 3 y el 6 % de la ascendencia emparentada con los denisovanos. La estimación temporal es precaria por el escaso conocimiento que tenemos del ritmo de mutación humana. Sin embargo, hasta con la incertidumbre sobre el ritmo de mutación, podemos estimar fechas relativas con bastante tino, y podemos confiar en que esta población humana nunca antes muestreada se separó el doble de tiempo antes de que lo hicieran denisovanos, neandertales y humanos modernos. Considero este grupo como humanos «superarcaicos», ya que representa un linaje con una separación más profunda que los denisovanos. Son lo que se denomina una población «fantasma», es decir, una población de la que no tenemos datos sin mezclar, pero cuya existencia pretérita se puede detectar a partir de sus aportaciones genéticas a poblaciones posteriores.

## **Eurasia como hervidero de la evolución humana**

A partir de la combinación de datos arqueológicos y genéticos podemos contar con al menos cuatro grandes separaciones poblacionales relacionadas con los linajes de humanos modernos y arcaicos a lo largo de los últimos dos millones de años.

Los restos óseos revelan que la primera expansión importante de humanos hacia Eurasia se produjo hace al menos 1,8 millones de años e implicó la llegada del *Homo erectus* desde África. Los datos genéticos sugieren una segunda separación del linaje que condujo a los humanos modernos en torno a 1,4 y 0,9 millones de años atrás, lo que dio lugar al grupo superarcaico que detectamos a través de su mestizaje con los ancestros de los denisovanos y que posiblemente aportó la secuencia de ADN mitocondrial denisovana altamente divergente que comparte un ancestro común tanto con neandertales como con humanos modernos dentro de esta franja temporal. Los estudios genéticos también apuntan hacia una tercera gran separación ocurrida entre 770.000 y 550.000 años atrás, cuando los ancestros de los humanos modernos se separaron de denisovanos y neandertales, seguida de la separación entre denisovanos y neandertales entre 470.000 y 380.000 años atrás.

Estos datos genéticos dependen de estimaciones del ritmo al que se producen las mutaciones y variarán a medida que se afinen más esos cálculos. Es fácil atascarse intentando establecer relaciones claras entre los datos genéticos y el registro arqueológico con el único resultado de desplazar las fechas cada vez que aparece otra estimación genética del ritmo al que surgen mutaciones nuevas, lo que derrumba todo el edificio intelectual. Sin embargo, el orden en que ocurrieron estas separaciones y la diferenciación de las poblaciones se pueden determinar bien a partir de la genética.

El supuesto habitual es que estas cuatro separaciones se corresponden con la expansión de poblaciones ancestrales de África hacia Eurasia. Pero ¿realmente tiene que ser así?

La afirmación de que los humanos modernos salieron de África proviene de la observación de que las ramas más divergentes de los humanos actuales están representadas con más intensidad en los cazadores-recolectores de África (como el pueblo San del sur de África y los pigmeos de África central). Los restos humanos más antiguos con rasgos anatómicos modernos también

se han encontrado en África y datan de unos 300.000 años atrás. Sin embargo, las comparaciones genéticas de poblaciones actuales que apuntan a un origen en África solo sirven para demostrar la estructura poblacional que surgió en los últimos 200.000 años, la franja temporal de la diversificación de los ancestros de las poblaciones actuales. Con los datos de ADN antiguo en la mano nos enfrentamos a la observación de que de los cuatro linajes humanos más remotos con datos de ADN, los tres que más difieren entre sí están representados tan solo por especímenes humanos de excavaciones en Eurasia: neandertales, denisovanos y la población «superarcaica» que dejó trazas entre los denisovanos siberianos.

En parte, la razón por la que hemos detectado los linajes que se separaron hace más tiempo en Eurasia podría deberse a lo que en ciencia se denomina «sesgo de comprobación»: el hecho de que casi todo el trabajo con ADN antiguo se ha realizado en Eurasia y no en África, por eso es lógico que sea ahí donde se han descubierto linajes nuevos. Tal vez si la cantidad disponible de secuencias de ADN antiguo arcaico de África fuera igual que la que tenemos de Eurasia, encontraríamos linajes que se separaron de los humanos modernos y neandertales incluso antes que las poblaciones superarcaicas.

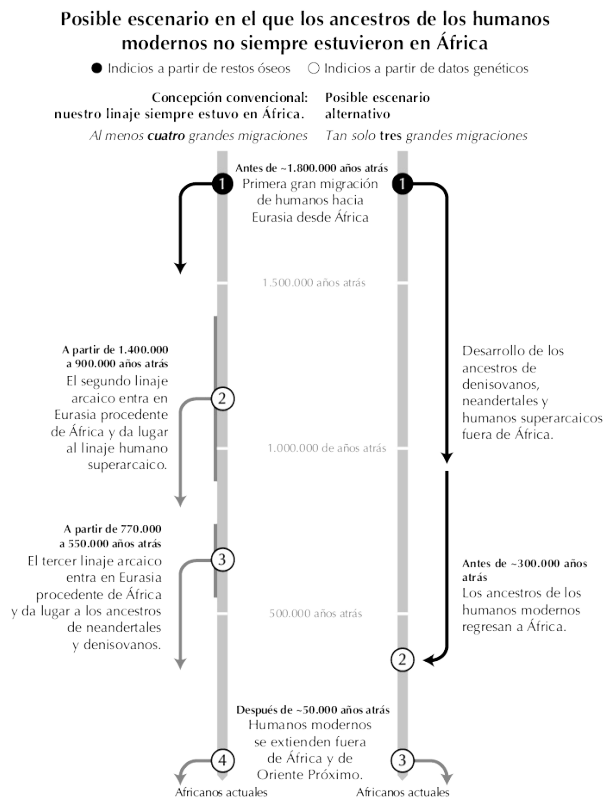
Pero cabe otra posibilidad, y es que la población ancestral de humanos modernos, neandertales y denisovanos realmente viviera en Eurasia y descendiera de la primera expansión del *Homo erectus* de África. En tal caso habría habido una migración posterior desde Eurasia para regresar a África, lo que proporcionaría los primeros fundadores de la población que más tarde evolucionó para convertirse en humanos modernos. El atractivo de esta hipótesis radica en su economía: requiere un gran desplazamiento de población al menos entre África y Eurasia para explicar los datos. La población superarcaica y la población ancestral de humanos modernos, denisovanos y neandertales pudieron surgir dentro de Eurasia, lo que no exigiría dos migraciones más para salir de África, sino una sola migración posterior de regreso a África para establecer allí la ascendencia que comparten con los humanos modernos.

El argumento de la economía no es una prueba. Pero la clave está en que los indicios de que hubo numerosos linajes y adiciones deberían tambalear nuestro convencimiento sobre lo que hoy constituye una afirmación

incuestionable para mucha gente: que África fue el epicentro de todos los grandes acontecimientos de la evolución humana. De acuerdo con el registro fósil, es cierto que África desempeñó un papel central en la evolución de nuestro linaje antes de dos millones de años atrás, tal como hemos sabido desde el descubrimiento de primates que caminaban erguidos en África millones de años antes del género *Homo*. También sabemos que África fue crucial para la aparición de humanos anatómicamente modernos, de acuerdo con los restos óseos de humanos con rasgos anatómicos modernos hallados allí y fechados en torno a 300.000 años atrás, y con los indicios genéticos de una dispersión fuera de África y de Oriente Próximo durante los últimos 50.000 años. Pero ¿qué hay del periodo intermedio entre dos millones de años atrás y en torno a 300.000 años atrás? Durante buena parte de este intervalo los esqueletos humanos que tenemos procedentes de África no tienen un parentesco claramente más próximo a los humanos modernos que los esqueletos humanos de Eurasia.<sup>25</sup> A lo largo de las dos últimas décadas la balanza se ha inclinado hacia la idea de que, como nuestro linaje estuvo en África antes de dos millones de años atrás y después de 300.000 años atrás, nuestros ancestros han tenido que estar siempre allí. Pero Eurasia es un supercontinente rico y variado, y no hay ninguna razón de peso para pensar que el linaje que dio lugar a los humanos modernos no pudiera residir aquí durante un periodo amplio antes de regresar a África.

La evidencia genética de que los ancestros de los humanos modernos han pasado una parte considerable de su historia evolutiva en Eurasia concuerda, de hecho, con una teoría planteada por María Martín-Torres y Robin Dennell.<sup>26</sup> Su punto de vista es minoritario dentro de los ámbitos de la arqueología y la antropología, pero también es respetado. Ellos sostienen que los humanos que han denominado *Homo antecessor*, encontrados en Atapuerca, España, y datados en torno a un millón de años atrás, presentan una mezcla de rasgos indicativos de que son una variedad de población ancestral de humanos modernos y neandertales. Esta datación es muy antigua para que existiera una población ancestral de humano moderno/neandertal en Eurasia. Muchos de los que creen que los neandertales de Europa descienden de una dispersión desde África de una población ancestral darían por sentado que los ancestros de ambas

poblaciones aún seguían en África por entonces. Al combinar estos datos con el análisis arqueológico de tipos de herramientas de piedra, Martín-Torres y Dennell defienden la posibilidad de una ocupación permanente de Eurasia desde al menos 1,4 millones de años atrás, hasta el ancestro común más reciente de humanos y neandertales a partir de 800.000 años atrás, momento en que un linaje migró de vuelta a África para convertirse en el linaje que evolucionó para dar lugar a los humanos modernos.<sup>27</sup> La teoría Martín-Torres y Dennell cobra fuerza a la luz de los nuevos indicios genéticos.



**Figura 11.** ¿Es posible que el linaje humano moderno haya residido durante cientos de miles de años fuera de África? Los modelos convencionales sostienen que el linaje humano evolucionó en África en todo momento. Para explicar los datos genéticos y óseos actuales se necesitaría un mínimo de cuatro migraciones fuera de África. Sin embargo, si nuestros ancestros vivieron fuera de África desde antes de 1,8 millones de años atrás hasta 300.000 años atrás, solo se necesitarían tres grandes migraciones.

Parte del atractivo de la hipótesis de que «salimos de África» radica en la idea simplificadora de que África (y sobre todo el este de África) siempre ha sido la cuna de la diversidad humana y el lugar donde hubo innovación, mientras que el resto del mundo es un receptáculo inerte desde un punto de

vista evolutivo. Pero ¿de verdad está tan claro que todos los sucesos clave de la evolución humana ocurrieron en la misma región del mundo? Los datos genéticos revelan que muchos grupos de humanos arcaicos poblaron Eurasia y que algunos de ellos procrearon con humanos modernos. Esto nos obliga a preguntarnos por qué la dirección de la migración tendría que ser siempre desde África hacia Eurasia, y si en algunas ocasiones pudo fluir en el sentido contrario.

### **El ADN más antiguo hasta la fecha**

A comienzos de 2014 Matthias Meyer, Svante Pääbo y sus compañeros de Leipzig ampliaron en un factor cercano a cuatro el registro del ADN humano más antiguo, al secuenciar ADN mitocondrial procedente de un individuo de *Homo heidelbergensis* de más de 400.000 años de antigüedad hallado en el sistema de cuevas Sima de los Huesos, España, donde se encontraron 28 humanos antiguos en el fondo de un pozo de 13 metros.<sup>28</sup> Los esqueletos de la Sima de los Huesos poseen rasgos neandertales tempranos, y los arqueólogos que los extrajeron los han interpretado dentro del linaje que condujo a los neandertales tras su separación de los ancestros de los humanos modernos. Dos años después de que Meyer y Pääbo publicaran el ADN mitocondrial procedente de la Sima de los Huesos, divulgaron datos del genoma completo.<sup>29</sup> Su análisis no solo confirmó que los humanos de la Sima de los Huesos pertenecían al linaje neandertal, sino que fueron más allá al revelar que estaban más emparentados con los neandertales que con los denisovanos. Estos resultados proporcionaron pruebas directas de que los ancestros de los neandertales ya estaban evolucionando en Europa al menos 400.000 años atrás, y que la separación de las estirpes neandertal y denisovana ya había comenzado por entonces.

Pero los datos extraídos de la Sima de los Huesos también resultaron desconcertantes: el genoma mitocondrial estaba más emparentado con los denisovanos que con los neandertales, en oposición con el patrón del genoma completo, más emparentado con los neandertales.<sup>30</sup> Si solo hubiera una única discrepancia entre la relación promedio medida con todo el genoma y la relación observada en el ADN mitocondrial, tal vez bastaría con creer que se

trata de una fluctuación estadística. Pero son dos las discrepancias en las relaciones genéticas: el individuo de la Sima de los Huesos tiene un ADN mitocondrial de tipo denisovano a pesar de ser más cercano a los neandertales en el resto del genoma, y el individuo denisovano siberiano tiene un ADN mitocondrial el doble de divergente de los humanos modernos y los neandertales de lo que estos distan entre sí, a pesar de estar más próximo a los neandertales en el resto del genoma.<sup>31</sup> La coincidencia entre estas dos observaciones es tan improbable que más bien parece que haya una historia más recóndita por desentrañar.

Tal vez los humanos superarcaicos (aquellos que se mezclaron con los denisovanos) constituyeran una parte mucho más importante de la historia de la población humana eurasiática de lo que imaginamos en un principio. Tal vez después de separarse del linaje que condujo a los humanos modernos entre 1,4 y 0,9 millones de años atrás estos humanos superarcaicos se diseminaron por Eurasia y empezaron a evolucionar para desarrollar el linaje mitocondrial antiguo hallado en los denisovanos y en los humanos de la Sima de los Huesos. Hacia la mitad de ese periodo es posible que otro grupo se escindiera del linaje que dio lugar a los humanos modernos y después se dispersara por toda Eurasia. Este grupo pudo mezclarse con la población superarcaica y aportar la mayor proporción de ascendencia a las poblaciones del oeste que evolucionaron hasta convertirse en neandertales, mientras que una proporción menor, pero aún considerable, de la ascendencia de poblaciones del este se convirtió en ascendencia de los denisovanos. Esta situación explicaría el descubrimiento de dos tipos divergentes de ADN mitocondrial antiguo en los distintos grupos. También podría explicar una extraña observación mía aún sin publicar: durante el estudio de la variación en el tiempo transcurrido desde el ancestro genético común a los genomas humanos modernos y los genomas denisovano y neandertal, no he conseguido encontrar signos de una población superarcaica que contribuyera a los denisovanos pero no a los neandertales. Por el contrario, los patrones sugieren que tanto denisovanos como neandertales tenían ancestros de la misma población superarcaica, solo que con una proporción mayor en los denisovanos.

Johannes Krause y sus colaboradores han propuesto una teoría alternativa.



La idea de Krause consiste en que varios cientos de miles de años atrás una población humana moderna temprana emigró fuera de África y se mezcló con grupos como el que habitó la Sima de los Huesos, con lo que reemplazó su ADN mitocondrial junto con un poco del resto de su genoma y dio lugar a una población mixta que evolucionó hasta convertirse en auténticos neandertales.<sup>32</sup> Tal vez parezca una solución complicada, pero lo cierto es que podría explicar múltiples observaciones dispares, más allá del hecho de que los neandertales tengan una secuencia mitocondrial mucho más similar a la de los humanos modernos que el individuo de la Sima de los Huesos o el denisovano siberiano. Podría explicar el hecho de que la edad estimada del ancestro común de humanos y neandertales en el ADN mitocondrial (entre 470.000 y 360.000 años atrás)<sup>33</sup> sea paradójicamente más reciente que la fecha estimada para la separación de los ancestros de esas dos poblaciones tomando como base el análisis de todo el genoma (de 770.000 a 550.000 años atrás).<sup>34</sup> Asimismo podría explicar cómo es que tanto neandertales como humanos modernos usaran métodos complejos de la Edad de la Piedra Media para fabricar herramientas de piedra, a pesar de que los signos más tempranos de este tipo de herramientas son cientos de miles de años posteriores a la separación genética estimada entre el linaje neandertal y el humano moderno.<sup>35</sup> Por último, esta teoría gana más credibilidad a la luz de un estudio dirigido por Sergi Castellano y Adam Siepel que sugería hasta un 2 % de mestizaje en los ancestros de neandertales, procedente de un linaje humano moderno temprano.<sup>36</sup> Si la teoría de Krause fuera correcta, este podría haber sido el linaje que difundió el ADN mitocondrial hallado en todos los neandertales.

Al margen de cuál sea la explicación de estos patrones, está claro que nos queda mucho más por aprender. El periodo anterior a 50.000 años atrás fue una época ajetreada en Eurasia, con la recepción de múltiples poblaciones humanas procedentes de África que comenzó al menos 1,8 millones de años atrás. Estas poblaciones se escindieron en grupos hermanos, divergieron y volvieron a mezclarse entre sí y con los que siguieron llegando. La mayoría de aquellos grupos acabó extinguiéndose, cuando menos sus formas «puras». Durante un tiempo supimos a través de los esqueletos y la arqueología que hubo cierta diversidad humana notable antes de la migración de los

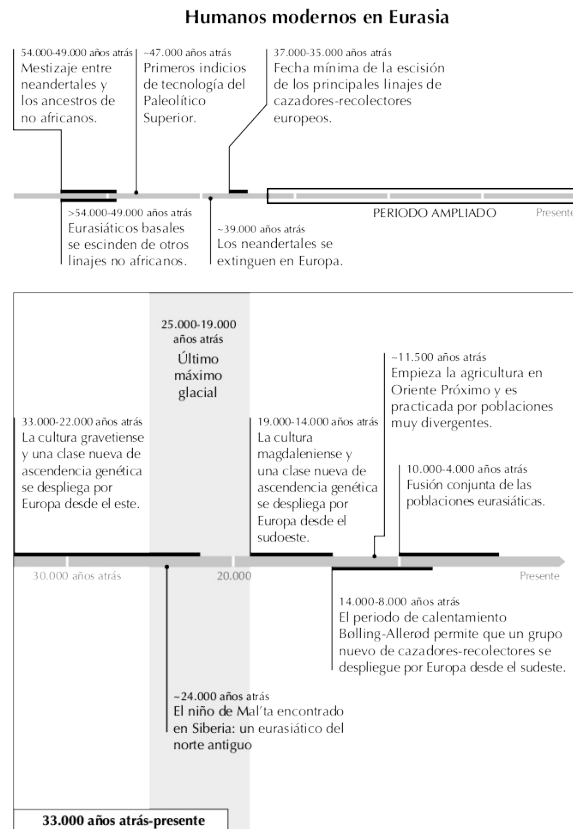
humanos modernos fuera de África. Sin embargo, hasta la extracción y el estudio de ADN antiguo no supimos que Eurasia fue un emplazamiento de evolución humana que rivalizaba con África. Con este trasfondo, los intensos debates sobre si hubo cruces entre humanos modernos y neandertales cuando se encontraron en Eurasia occidental (zanjados definitivamente en favor de episodios de mestizaje que contribuyeron a los miles de millones de personas que existen hoy) parecen un simple prelude. Europa es una península, un extremo de Eurasia de dimensiones moderadas. Dada la inmensa diversidad de denisovanos y neandertales (representada ya en secuencias de ADN de al menos tres poblaciones separadas entre sí por cientos de miles de años, que son los denisovanos siberianos, australodenisovanos y neandertales), la manera correcta de interpretar estas poblaciones es como miembros de una familia lejana de humanos arcaicos altamente evolucionados que habitó una vasta región de Eurasia.

El ADN antiguo nos ha permitido observar los abismos del tiempo y nos ha obligado a replantearnos nuestra interpretación del pasado. Si el primer genoma neandertal publicado en 2010 abrió una esclusa en la represa del conocimiento sobre el pasado remoto, el genoma de Denisova y los siguientes descubrimientos de ADN antiguo abrieron las compuertas de par en par y arrojaron un torrente de hallazgos que han trastocado muchas de las cómodas concepciones que teníamos antes. Y eso solo fue el principio.

## Parte II

### Cómo hemos llegado hasta aquí

## 4. Fantasmas de la humanidad



### El descubrimiento de los eurasiáticos antiguos del norte

Ante la diversidad de la vida, los especialistas en biología evolutiva se sienten atraídos por la metáfora arbórea. En los inicios de esta disciplina, Charles Darwin escribió: «Las afinidades de todos los seres de la misma clase se han representado a veces mediante un gran árbol [...] Las ramitas verdes e incipientes pueden representar las especies que existen [...] Las ramas grandes que salen del tronco, provistas a su vez de ramas más y más reducidas, también fueron en su momento, cuando el árbol era pequeño, ramitas incipientes».<sup>1</sup> Las poblaciones actuales brotaron de las anteriores, las cuales salieron de una raíz común en África. Si la metáfora del árbol fuera correcta, entonces todas las poblaciones actuales tendrían una única población ancestral en cada instante del pasado. Lo relevante del árbol es que una vez que una población se separa, ya no vuelve a mezclarse, puesto que

no pueden producirse fusiones entre las distintas ramas.

El torrente de datos nuevos disponibles con el advenimiento de la revolución del genoma ha puesto de manifiesto lo equivocada que es la metáfora arbórea para resumir la relación entre poblaciones humanas modernas. El especialista en matemáticas aplicadas Nick Patterson, con quien colaboro estrechamente, ideó una serie de pruebas formales para valorar si el modelo del árbol resume con precisión las verdaderas relaciones poblacionales. La más destacada de todas esas pruebas fue el «test de cuatro poblaciones», el cual, tal como se comentó en la parte I, examina cientos de miles de posiciones dentro del genoma donde existen variaciones entre individuos como, por ejemplo, lugares donde alguien tiene una adenina (uno de los cuatro nucleótidos o «letras» del ADN) mientras que otras personas poseen una guanina, lo que evidencia una mutación ocurrida en un pasado remoto. Si se describe un conjunto de cuatro poblaciones mediante un árbol, entonces lo esperable es que las frecuencias de sus mutaciones mantengan una relación simple.<sup>2</sup>

La forma más natural de comprobar el modelo arbóreo consiste en medir las frecuencias de mutaciones en los genomas de dos poblaciones supuestamente escindidas de la misma rama. Si el modelo del árbol es correcto, las frecuencias de las mutaciones en ambas poblaciones habrán sufrido variaciones aleatorias desde que se separaron de las otras dos poblaciones emparentadas pero más distantes, de modo que las diferencias de frecuencia entre estos dos pares de poblaciones serán estadísticamente independientes. Si el modelo arbóreo es incorrecto, habrá una correlación entre las diferencias de frecuencia, lo que apunta a la probabilidad de una mezcla entre las distintas ramas. El test de cuatro poblaciones fue crucial en nuestra demostración de que los neandertales están más emparentados con las poblaciones no africanas que con las africanas y, por tanto, que hubo cruces entre neandertales y no africanos.<sup>3</sup> Pero las revelaciones sobre el mestizaje entre humanos arcaicos y modernos solo son una pequeña parte de lo que se ha descubierto con los test de cuatro poblaciones.

El primer hallazgo de peso de mi laboratorio aplicando esta prueba llegó cuando la utilizamos para comprobar la creencia generalizada de que los nativos de América y los asiáticos del este son «poblaciones hermanas», que

descienden de una rama ancestral común que se había separado ya antes de los antepasados de europeos y africanos subsaharianos. Para nuestra sorpresa, descubrimos que en mutaciones no compartidas con africanos subsaharianos, los europeos están más emparentados con los nativos de América que con los asiáticos del este. Sería tentador esgrimir que esta observación tiene una explicación trivial, como que los nativos de América poseen entre sus ancestros a algunas de las personas que emigraron desde Europa durante los últimos quinientos años. Pero encontramos el mismo patrón en todas las poblaciones nativas de América estudiadas, incluidas las que pudimos comprobar que no tenían ninguna mezcla con europeos. La hipótesis de que los nativos de América y los europeos descienden de una población común que se separó con anterioridad de los asiáticos del este también se contradecía con los datos. Había algún error profundo en el modelo arbóreo estándar de las relaciones entre poblaciones.

Escribimos un artículo exponiendo los resultados y planteando que los patrones reflejaban un episodio de mestizaje en los ancestros remotos de los nativos de América: una fusión de gente emparentada con los europeos y poblaciones emparentadas con asiáticos del este antes de atravesar el puente de tierra de Bering entre Asia y América. Enviamos aquel artículo en 2009 con el título «Ancient Mixture in the Ancestry of Native Americans» [«Mezcla antigua en los ancestros de americanos nativos»]. Fue aceptado a falta de revisiones menores, pero, como se ve, nunca llegamos a publicarlo.

Incluso mientras realizábamos las revisiones finales de aquel artículo, Patterson descubrió algo más raro aún que nos hizo reparar en que solo habíamos desentrañado una parte de la historia.<sup>4</sup> Para explicar su hallazgo tengo que describir otra de las pruebas estadísticas que ideamos, el test de tres poblaciones, el cual estudia una población «de prueba» en busca de signos de mezcla. Si la población de prueba consiste en una mezcla de dos linajes diferentes emparentados con las poblaciones de control o de comparación (como los americanos africanos, que son una mezcla de europeos y africanos occidentales), entonces es de esperar que la frecuencia de mutaciones en la población de prueba tenga un valor intermedio al de las dos poblaciones de comparación. En cambio, si no hubiera mezcla, no hay ninguna razón para esperar que las frecuencias de las mutaciones en esa

población sean intermedias. Por tanto, el hecho de si hay mezcla o no lo hay arroja dos patrones cualitativamente muy diferentes.

Cuando aplicamos el test de tres poblaciones a diversas poblaciones humanas, detectamos estadísticas negativas cuando la población de prueba era europea del norte, lo que revela que la mezcla ocurrió en los ancestros de los europeos del norte. Probamos con todos los pares posibles de poblaciones de comparación a partir de más de 50 poblaciones de todo el mundo, y descubrimos que los signos de mezcla eran más acusados cuando una población de comparación era europea del sur, sobre todo con los sardos, y la otra era de nativos americanos. Estaba claro que las poblaciones nativas de América generaban los valores más negativos, puesto que descubrimos que la estadística era más negativa al usar nativos americanos para la segunda población de comparación que cuando utilizábamos asiáticos del este, siberianos o neoguineanos. Habíamos descubierto indicios de que la gente del norte de Europa, como los franceses, desciende de una mezcla de poblaciones, una de las cuales compartía más ancestros con los nativos americanos de hoy que con cualquier otra población actual.

¿Cómo interpretar los resultados de ambos test, el de tres poblaciones y el de cuatro? Propusimos que hace más de 15.000 años hubo en el norte de Eurasia una población que no era la ancestral primaria de los habitantes actuales de esa región. Alguna gente de esa población migró hacia el este atravesando Siberia y formó parte de la población que cruzó el puente de tierra de Bering y dio lugar a los nativos de América. Otra gente migró hacia el oeste y aportó parte de sí a los europeos. Esto explicaría por qué hoy los signos de mezcla en europeos son más acusados al usar nativos americanos como sustitutos de la población ancestral y no lo son tanto con indígenas siberianos, quienes se supone que descienden de migraciones más recientes y posglaciales hacia Siberia desde regiones más meridionales del este de Asia.

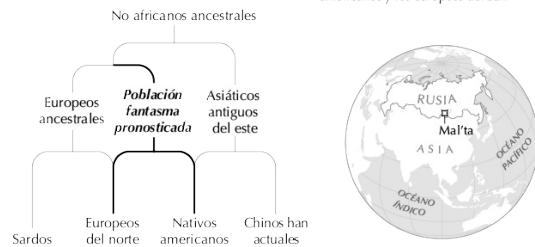
A la nueva población propuesta la denominamos «eurasiáticos antiguos del norte». En el momento en que la propusimos era una población «fantasma», una cuya existencia en el pasado podíamos inferir a partir de una reconstrucción estadística, pero que ya no existe en su forma pura. No hay duda de que los eurasiáticos antiguos del norte serían considerados una «raza» en caso de existir hoy en día, ya que pudimos demostrar que tendrían

que estar genéticamente casi igual de diferenciados de todas las demás poblaciones eurasiáticas existentes en su época como lo están en la actualidad entre sí los eurasiáticos del oeste, los nativos americanos y los asiáticos del este. Aunque no dejaron descendientes puros, los eurasiáticos antiguos del norte tuvieron mucho éxito. Si reuniéramos todo el material genético que han aportado a las poblaciones actuales, habría suficiente para componer el genoma de cientos de millones de individuos. En suma, más de la mitad de la población mundial debe entre el 5 y el 40 % de su genoma a los eurasiáticos antiguos del norte. El caso de los eurasiáticos antiguos del norte evidenció que, aunque el árbol es una buena analogía para ilustrar las relaciones entre especies (porque las especies rara vez se cruzan entre sí y, por tanto, igual que las ramas de los árboles reales no se espera que vuelvan a fundirse con otras para desarrollarse juntas después de haber brotado),<sup>5</sup> constituye una analogía arriesgada para las poblaciones humanas. La revolución del genoma nos ha enseñado que en repetidas ocasiones se han producido grandes mezclas de poblaciones altamente divergentes.<sup>6</sup> En lugar de un árbol tal vez sería mejor usar como metáfora una enredadera que se ramifica y se vuelve a mezclar en el pasado remoto.<sup>7</sup>

**En busca del fantasma de Eurasia del norte**



- 1 El test de cuatro poblaciones revela que o bien los europeos del norte están mezclados con parientes de nativos americanos o bien los nativos americanos están mezclados con parientes de europeos del norte.
- 2 El test de tres poblaciones revela que los europeos del norte están mezclados con parientes de nativos americanos porque muestra que las frecuencias de mutación en europeos del norte tienden a tener valores intermedios entre los de los nativos americanos y los europeos del sur.



- 3 La existencia de eurasiáticos antiguos del norte (una población que tuvo que existir en el pasado y que se mezcló tanto con europeos del norte como con nativos americanos) explicaría los resultados de los test.
- 4 Fantasma localizado: el genoma del niño de Mal'ta de unos 24.000 años atrás concuerda con la población pronosticada de eurasiáticos antiguos del norte.

**Figura 12**



## **El fantasma se manifiesta**

A finales del año 2013, Eske Willerslev y sus colaboradores publicaron datos del genoma completo de los huesos de un niño que había vivido en el yacimiento de Mal'ta, en Siberia central meridional, unos 24.000 años atrás.<sup>8</sup> El genoma de Mal'ta tenía su mayor afinidad genética con europeos y nativos americanos, y mucha menor afinidad con los siberianos que viven en la región en la actualidad, tal y como habíamos pronosticado para la población fantasma de eurasiáticos antiguos del norte. El genoma de Mal'ta se ha convertido ahora en el prototipo de muestra para los eurasiáticos antiguos del norte. Los paleontólogos lo llamarían un «especimen tipo», el individuo utilizado en la bibliografía científica para definir un grupo nuevo descubierto.

Con el genoma de Mal'ta en la mano, las demás piezas del rompecabezas encajaron en su lugar. Ya no era necesario reconstruir lo que había pasado hace mucho tiempo a partir de las poblaciones de hoy. La obtención de un genoma directo de la población fantasma permitió explicar las migraciones y cruces entre poblaciones ocurridos decenas de miles de años atrás como si estuviéramos analizando la historia reciente. Lo que se consiguió con el genoma de Mal'ta es el mejor ejemplo que conozco del potencial del ADN antiguo para desvelar una historia que hasta entonces solo podía intuirse vagamente a partir de datos actuales.

El análisis del genoma de Mal'ta dejó claro que los nativos americanos deben en torno a un tercio de su ascendencia a los eurasiáticos antiguos del norte, y el resto, a los asiáticos orientales. Esta gran mezcla explica por qué los europeos tienen más proximidad genética con los nativos americanos que con los asiáticos orientales. Aquel texto nuestro sin publicar en el que defendíamos que los nativos americanos descienden de una mezcla de linajes emparentados de asiáticos orientales y eurasiáticos del oeste se corrigió, pero no contaba toda la historia; el artículo se vio sobrepasado por los acontecimientos dentro del campo vertiginoso del ADN antiguo. Lo que Willerslev y sus colaboradores descubrieron superó con creces lo que nosotros habíamos podido averiguar tan solo a partir de poblaciones modernas. El equipo de Willerslev no solo demostró que los nativos americanos provienen de cruces entre poblaciones (algo que nosotros no

conseguimos, porque no podíamos descartar un escenario alternativo), sino que también demostraron que aquella mezcla formaba parte de una historia más larga.

El descubrimiento de que varias de las grandes poblaciones que hay fuera de África en la actualidad están muy mezcladas contradice las expectativas de la mayoría de la comunidad científica. Antes de la revolución del genoma, tanto yo como la mayoría dábamos por hecho que los grandes cúmulos genéticos de poblaciones observados hoy reflejan las grandes escisiones del pasado. Pero en realidad los grandes cúmulos actuales son de por sí el resultado de mezclas de poblaciones previas muy diferentes. Desde entonces hemos detectado patrones similares en todas las poblaciones analizadas: asiáticos orientales, asiáticos meridionales, africanos occidentales, africanos meridionales. Nunca hubo un único tronco de población en el pasado humano; siempre ha consistido en mezclas.

### **El fantasma de Oriente Próximo**

Un resultado imposible de interpretar sin ADN antiguo tuvo intranquilo a Iosif Lazaridis en mi laboratorio a lo largo del año 2013.

Lazaridis intentaba explicar un resultado peculiar del test de cuatro poblaciones que evidenciaba que los asiáticos del este, los europeos de hoy y los cazadores-recolectores preagrícolas europeos de unos 8.000 años atrás no están emparentados entre sí de acuerdo con el modelo arbóreo. Su análisis revelaba más bien que los asiáticos orientales de hoy tienen más proximidad genética en promedio con los ancestros de los cazadores-recolectores europeos antiguos que con los ancestros de los europeos actuales. Los estudios de ADN antiguo previos a este trabajo ya habían manifestado que los europeos actuales deben parte de su ascendencia a migraciones de agricultores procedentes de Oriente Próximo, quienes yo di por sentado que derivaban de la misma población ancestral que los cazadores-recolectores europeos. Lazaridis reparó ahora en que la ascendencia de los primeros agricultores europeos era algo diferente de la de los cazadores-recolectores europeos. Aquí había algo más complejo.

Lazaridis sopesó dos explicaciones alternativas. Una explicación consistía en

que existía mezcla entre los ancestros de los cazadores-recolectores europeos antiguos y los asiáticos orientales antiguos, lo que suponía el enlace genético de estas dos poblaciones. No hay barreras geográficas infranqueables entre Europa y Asia oriental, de modo que esta era una posibilidad evidente. La explicación alternativa era que los primeros agricultores europeos que aportaron gran parte de su ADN a los europeos actuales debían una proporción de su ascendencia a una población que se escindió pronto del grupo principal que pobló Eurasia. Esto tornaría a los asiáticos orientales menos semejantes a los europeos actuales que a los cazadores-recolectores europeos preagrícolas.

En cuanto estuvo disponible la secuenciación del genoma de Mal'ta, Lazaridis resolvió el problema al instante.<sup>9</sup> Con esos datos en la mano, sometió al test de cuatro poblaciones varios conjuntos de cuatro poblaciones. El niño de Mal'ta y los cazadores-recolectores preagrícolas europeos resultaron descender de una población ancestral común que surgió después de la separación de los asiáticos orientales y los africanos subsaharianos. Los datos concordaban con un árbol sencillo. Pero cuando Lazaridis reemplazaba en esta estadística a los cazadores-recolectores europeos antiguos por europeos actuales o por los primeros agricultores europeos, la metáfora del árbol ya no conseguía describir los datos. Los europeos de hoy y las poblaciones actuales de Oriente Próximo están mezclados: portan entre su ascendencia un linaje eurasiático divergente que se escindió del grupo de Mal'ta, de los cazadores-recolectores europeos y de los asiáticos del este antes de que estos tres linajes se separaran entre sí.

Lazaridis bautizó aquel linaje como «eurasiático basal» para dejar claro que se trata de la separación más remota en la radiación de linajes que dieron lugar a los no africanos. Los eurasiáticos basales eran un tipo nuevo de población fantasma, uno tan importante como los eurasiáticos antiguos del norte en cuanto a la enorme cantidad de genomas descendientes que dejó tras de sí. La amplitud de las desviaciones del test de cuatro poblaciones del valor cero que cabría esperar en caso de que las poblaciones estuvieran relacionadas por un árbol simple, indica que esta población fantasma aportó en torno a una cuarta parte de la ascendencia de los europeos y de las poblaciones de Oriente Próximo actuales. Asimismo, responde de una

proporción similar de los antepasados de iraníes e indios.

Nadie ha reunido aún ADN antiguo de eurasiáticos basales. La localización de una muestra representa en la actualidad uno de los santos griaes en el campo del ADN antiguo, igual que lo había sido el hallazgo de eurasiáticos antiguos del norte antes del descubrimiento del niño de Mal'ta. Pero ahora sabemos que los eurasiáticos basales existieron. Y aunque no dispongamos de ADN antiguo suyo, sabemos cosas importantes sobre ellos a partir de los fragmentos genómicos que dejaron tras de sí en las muestras de las que sí tenemos datos.

Un rasgo extraordinario que distingue a los eurasiáticos basales del resto de linajes que forman parte de la gente actual de fuera de África es que portaban pocos ancestros neandertales, o incluso ninguno. En 2016 analizamos ADN antiguo de Oriente Próximo para poner de manifiesto que la gente que vivió en esta región entre 14.000 y 10.000 años atrás tenía alrededor del 50 % de ascendencia eurasiática basal, una proporción que aproximadamente duplica la que muestran los europeos de hoy. Al plasmar en una gráfica la proporción de ascendencia eurasiática basal frente a la proporción de ascendencia neandertal, vimos que cuanto menor es la cantidad de ancestros eurasiáticos basales en una persona no africana actual, mayor es su ascendencia neandertal. Por tanto, la gente no africana que posee un 0 % de ancestros eurasiáticos basales tiene el doble de ADN neandertal que la gente con un 50 % de ancestros eurasiáticos basales. Si extrapolamos, lo esperable sería que el ciento por ciento de los eurasiáticos basales no tuviera ningún ancestro neandertal en absoluto.<sup>10</sup> Por tanto, parece que los aportes neandertales se produjeron siempre con posterioridad a que el resto de las ramas de la familia no africana se separara de los eurasiáticos basales.

Una idea tentadora es que los eurasiáticos basales representen los descendientes de una segunda oleada de migración de humanos modernos del norte del desierto del Sáhara muy posterior a la expansión de la población que se cruzó con los neandertales. Pero esta idea no es correcta, puesto que el linaje eurasiático basal comparte mucha de la historia de otros no africanos, incluidos los descendientes de la misma población relativamente pequeña que fundó todos los linajes no africanos más de 50.000 años atrás. La

presencia temprana de los eurasiáticos basales en Eurasia se torna aún más clara cuando se tiene en cuenta que cada uno de los pueblos que vivían hace 10.000 años o más en lo que ahora es Irán e Israel tenía en torno a un 50 % de ascendencia eurasiática basal,<sup>11</sup> a pesar de la clara evidencia genética de que esas dos poblaciones habían estado aisladas entre sí durante decenas de miles de años.<sup>12</sup> Esto plantea la posibilidad de que hubiera múltiples linajes eurasiáticos basales divergentes coexistiendo en el antiguo Oriente Próximo, sin que hubiera mucho intercambio de migrantes hasta la propagación de la agricultura. Los eurasiáticos basales fueron una fuente amplia y diferenciada de variación genética humana de la que perduraron múltiples subpoblaciones durante un largo periodo de tiempo.

¿Dónde pudieron vivir durante decenas de miles de años los eurasiáticos basales aislados, como parece haber ocurrido, de otros linajes no africanos? A falta de muestras de ADN antiguo solo podemos especular. Es posible que pasaran un tiempo en el norte de África, que es un lugar de difícil acceso desde el sur del continente africano debido a la barrera del desierto del Sáhara, y que está ecológicamente más vinculado a Eurasia occidental. Hoy en día los pueblos del norte de África deben la mayor parte de sus ancestros a migrantes de Eurasia occidental, lo que dificulta el discernimiento del pasado genético remoto en esa región.<sup>13</sup> Sin embargo, estudios arqueológicos han revelado en esa zona culturas antiguas que pudieron corresponderse con los eurasiáticos basales. El valle del Nilo, por ejemplo, ha estado ocupado por humanos durante todo el periodo que abarca desde que los eurasiáticos actuales se separaron de sus parientes más cercanos del África subsahariana.

Una pista sobre el posible territorio de origen de los eurasiáticos basales proviene de los natufianos, cazadores-recolectores que vivieron a partir de unos 14.000 años atrás en las zonas sudoccidentales de Oriente Próximo.<sup>14</sup> Fueron la primera cultura conocida con viviendas permanentes, es decir, no migraban de un lugar a otro en busca de alimento a pesar de ser cazadores-recolectores. Construían grandes estructuras de piedra y tenían cierto control sobre la flora silvestre local, antes de que sus sucesores se convirtieran en verdaderos agricultores. Sus cráneos y las herramientas de piedra que fabricaban se parecen en cuanto a forma a los de los africanos del norte que vivieron hacia el mismo periodo, por eso se ha sugerido que los natufianos

migraron a Oriente Próximo procedentes del norte de África.<sup>15</sup> En 2016 mi laboratorio publicó ADN antiguo de seis natufianos hallados en Israel, y descubrimos que comparten las mayores proporciones de ancestros eurasiáticos basales en Oriente Próximo con los primeros cazadores-recolectores iraníes.<sup>16</sup> Sin embargo, los datos que obtuvimos del ADN antiguo no permiten esclarecer dónde vivieron los antepasados de los natufianos, puesto que aún no disponemos de datos comparables de ADN antiguo de ninguna otra población afincada por entonces o antes en el norte de África, Arabia o el sudoeste de Oriente Próximo. Y, aunque se estableciera alguna conexión genética entre el pueblo natufiano y el norte de África, la historia no acabaría ahí, puesto que no puede explicar las proporciones igualmente elevadas de ascendencia eurasiática basal en los antiguos cazadores-recolectores y agricultores de Irán y el Cáucaso.

### **Los fantasmas de los primeros europeos**

Con el descubrimiento de una gran población fantasma tras otra (eurasiáticos antiguos del norte y eurasiáticos basales) podría parecer que el ADN antiguo es innecesario, puesto que los fantasmas se pueden predecir a partir de las poblaciones modernas. Pero la reconstrucción estadística no puede pasar de ahí. A partir de la información obtenida de la gente actual, es difícil remontarse en el tiempo más allá del episodio más reciente de mestizaje. Es más, como los humanos nos movemos tanto, resulta imposible determinar con cierta seguridad dónde vivieron las poblaciones ancestrales tomando como base los análisis del genoma de sus descendientes. En cambio, la extracción de ADN antiguo directamente de las poblaciones fantasma permite retroceder más en el tiempo y desvelar fantasmas incluso más antiguos que los recuperados tan solo a partir de datos modernos. Eso fue lo que ocurrió cuando se secuenció el genoma del niño de Mal'ta. Descubrimos ese genoma de forma estadística, pero tener acceso a la secuencia nos permitió conocer a los eurasiáticos basales, que aún son más distantes.<sup>17</sup>

En 2016 se abrió del todo la tapadera de la caja de Pandora, y de ella salió una multitud de fantasmas antiguos. Mi laboratorio recopiló datos de genoma completo procedentes de 51 humanos modernos tempranos de

Eurasia, la mayoría de ellos de Europa, que vivieron entre 45.000 y 7.000 años atrás.<sup>18</sup> Aquellas muestras abarcaban todo el periodo del último máximo glacial (ocurrido entre 25.000 y 19.000 años atrás), cuando los hielos cubrieron las latitudes del norte y centro de Europa, de tal modo que todos los humanos de esas zonas vivían en refugios en sus penínsulas más meridionales. Antes de nuestro trabajo, solo había unos pocos restos que ofrecieran datos genéticos de este periodo, y el panorama que revelaba su análisis era estático y monocromático. Pero la gran cantidad de datos nuevos nos permitió evidenciar que a lo largo de este inmenso lapso temporal se produjeron repetidas transformaciones, sustituciones, migraciones y mezclas de población.

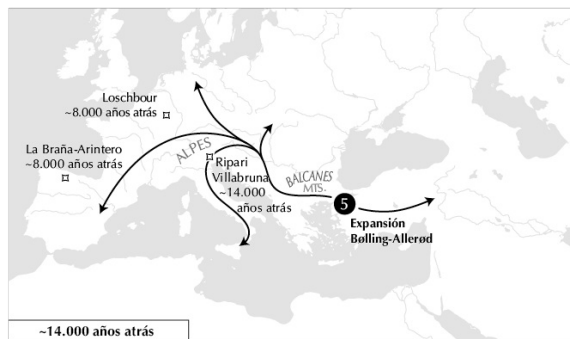
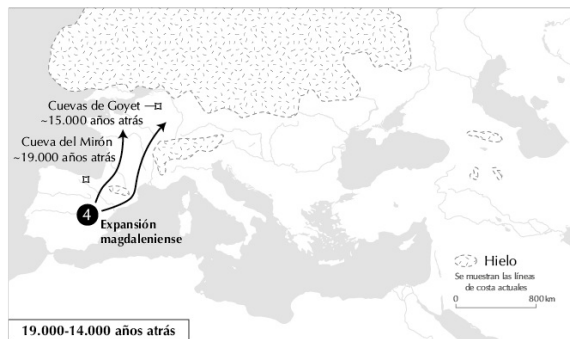
El procedimiento habitual cuando se analizan datos de ADN antiguo consiste en comparar a individuos antiguos con otros actuales, con la intención de desentrañar el pasado desde la perspectiva del presente. Pero cuando Qiaomei Fu hizo eso en mi laboratorio, los resultados que obtuvo arrojaron poca luz sobre aquellos cazadores-recolectores antiguos. Las diferencias entre humanos actuales apenas son relevantes para quienes existieron en Europa en los tiempos remotos que ella estaba estudiando. Fu necesitaba confrontar los datos de por sí. Para ello empezó a comparar entre sí a los individuos antiguos. Los agrupó en cuatro bloques que contenían muchas muestras similares tanto desde una perspectiva genética como en cuanto a su datación arqueológica. Una vez hecho esto, solo necesitaba conocer las relaciones entre cada grupo. También había algunos individuos que no encajaban en ningún grupo, sobre todo entre los individuos más antiguos.

Con las muestras organizadas de esta manera, Fu fue capaz de descomponer la historia de los primeros 35.000 años de los humanos modernos en Eurasia occidental en al menos cinco acontecimientos clave.

El episodio número uno consistió en la expansión de los humanos modernos hacia Eurasia occidental, y queda patente en las dos muestras más antiguas: un individuo de unos 45.000 años de antigüedad del que se encontró el hueso de una pierna gracias a la erosión en una ribera de Siberia occidental,<sup>19</sup> y un individuo de unos 40.000 años de antigüedad cuya mandíbula inferior se halló en una cueva de Rumanía.<sup>20</sup> Ninguno de ellos

estaba más emparentado con cazadores-recolectores europeos posteriores que con asiáticos orientales actuales. Este descubrimiento reveló que pertenecían a algunas de las primeras poblaciones humanas modernas, las cuales prosperaron en un principio pero cuyos descendientes desaparecieron en buena medida. La existencia de estas poblaciones pioneras evidencia que el pasado no es una marcha inexorable hacia el presente. La historia humana está repleta de vías muertas, y no debemos contar con que la gente que residió en un lugar en el pasado sea la ascendencia directa de quienes viven hoy en él. Unos 39.000 años atrás, un supervolcán próximo a la actual Nápoles, en Italia, vertió por toda Europa en torno a trescientos kilómetros cúbicos de cenizas, de acuerdo con las estimaciones, que separaron las capas arqueológicas previas de las posteriores.<sup>21</sup> Por encima de esa capa de ceniza no se ha encontrado casi ningún resto ni herramientas neandertales, lo que induce a pensar que la alteración climática que causó el volcán (tal vez con inviernos multianuales) pudo agravar la competencia entre humanos modernos y provocar una crisis que abocó a los neandertales a la extinción. Pero los neandertales no fueron los únicos que sufrieron una crisis; la mayoría de las culturas arqueológicas de humanos modernos de las que había restos bajo la capa de cenizas no dejó ni rastro por encima de ella. Muchos humanos modernos desaparecieron de una forma tan drástica como sus contemporáneos neandertales.<sup>22</sup>





**Figura 13.** Tras aventurarse fuera de África y de Oriente Próximo, las primeras poblaciones de humanos modernos se desplegaron por Eurasia (1). Pero al menos 39.000 años atrás un grupo fundó un linaje de cazadores-recolectores europeos que perduró en buena medida de forma ininterrumpida más de 20.000 años (2). Con el tiempo, grupos derivados de la rama oriental de esta población fundacional de

cazadores-recolectores europeos se propagaron hacia el oeste (3), desplazaron grupos anteriores a ellos, y a la larga ellos mismos se vieron expulsados de las regiones más septentrionales de Europa por el avance del hielo glacial, el cual se muestra aquí en su máxima extensión (derecha superior). A medida que la glaciación remitía, el oeste de Europa se fue repoblando desde el sudoeste (4) por un colectivo de personas que habían logrado persistir durante decenas de miles de años y que estaban emparentadas con un individuo de unos 35.000 años de antigüedad procedente del extremo más remoto de Europa occidental. Una migración humana posterior, ocurrida después del primer periodo de calentamiento intenso, tuvo una repercusión aún mayor con un despliegue desde el sudeste (5) que no solo transformó la población de Europa occidental, sino que también homogeneizó las poblaciones de Europa y Oriente Próximo. Un solo yacimiento (las cuevas de Goyet, en Bélgica) con ADN antiguo de individuos que abarcan un periodo de tiempo superior a 20.000 años refleja todas estas transformaciones a través de representantes de los periodos auriñaciense, gravetiense y magdalenense.

El episodio número dos consistió en la expansión del linaje que dio origen a todos los cazadores-recolectores posteriores en Europa. Los test de cuatro poblaciones de Fu revelaron que tanto un individuo de unos 37.000 años de antigüedad del este de Europa (actual Rusia europea)<sup>23</sup> como otro individuo de unos 35.000 años de edad procedente del oeste de Europa (actual Bélgica) formaban parte de una población que contribuyó a originar a todos los europeos posteriores, incluidos los actuales.<sup>24</sup> Fu también utilizó el test de cuatro poblaciones para poner de manifiesto que durante todo el periodo que va desde unos 37.000 hasta unos 14.000 años atrás, casi todos los individuos analizados por ella procedentes de Europa podían describirse más bien como descendientes de una única población ancestral común que no se había mezclado con ninguna población no europea. Los estudios arqueológicos han revelado que después de la erupción volcánica ocurrida unos 39.000 años atrás, una cultura de humanos modernos se expandió por Europa fabricando herramientas de piedra de un estilo conocido como auriñaciense, y que reemplazó los diversos estilos de fabricación de herramientas de piedra que existieron con anterioridad. Por tanto, los signos genéticos y arqueológicos apuntan a múltiples migraciones independientes de humanos modernos antiguos pioneros hacia Europa, algunos de los cuales se extinguieron y fueron reemplazados por una cultura y población más homogénea.

El episodio tres consistió en la llegada de la cultura que fabricaba las herramientas gravetienses y que dominó la mayoría de Europa entre unos 33.000 y 22.000 años atrás. Los restos materiales que dejaron tras de sí incluyen voluptuosas estatuillas femeninas, así como instrumentos musicales y pinturas rupestres deslumbrantes. Comparada con la gente que fabricaba

las herramientas auriñacienses antes que ella, la población que producía las herramientas gravetienses enterraba a sus muertos de una manera mucho más ceremoniosa y, como consecuencia, tenemos muchos más esqueletos de este periodo que del periodo auriñaciense. Obtuvimos ADN de individuos de la era gravetiense enterrados en los territorios actuales de Bélgica, Italia, Francia, Alemania y la República Checa. Todos ellos mostraban gran similitud genética a pesar de su extraordinaria dispersión geográfica. El análisis de Fu indicaba que la mayoría de su ascendencia derivaba del mismo sublinaje de cazadores-recolectores europeos que el del individuo de 37.000 años de antigüedad procedente del extremo más oriental de Europa, y que con posterioridad se extendieron hacia el oeste desplazando el sublinaje asociado a las herramientas auriñacienses y representado en el individuo belga fechado 35.000 años atrás. Los cambios en el estilo de los artefactos asociados al ascenso de la cultura gravetiense se vieron impulsados, por tanto, por el despliegue de la nueva población.

El cuarto episodio lo pregonó un esqueleto encontrado en España y fechado en torno a 19.000 años atrás; este es uno de los primeros individuos conocidos que se asoció a la cultura magdalenense, cuyos miembros migraron hacia el noreste desde sus refugios cálidos del sur durante los 5.000 años subsiguientes, siguiendo la retirada de las capas de hielo hasta los territorios actuales de Francia y Alemania. Los datos revelaron una vez más una correspondencia entre la cultura arqueológica y los descubrimientos genéticos, lo que sirvió para documentar la expansión hacia Europa central de pueblos que no eran descendientes directos de los gravetienses que los precedieron. Y también hubo una sorpresa: la mayoría de la ascendencia de individuos asociados con la cultura magdalenense procedía del sublinaje representado por el individuo de 35.000 años de edad encontrado en Bélgica y asociado con las herramientas auriñacienses, pero que más tarde fue sucedido en ese mismo lugar por pueblos que usaban herramientas gravetienses y portaban un ADN similar al de otros pueblos de Europa asociados con esa cultura originaria del este de Europa. Aquí había otra población fantasma que contribuyó a formar grupos posteriores de forma mixta. El linaje auriñaciense no se había extinguido, sino que había persistido en alguna burbuja geográfica, seguramente en Europa occidental, antes de

resurgir al final de la glaciación.

El episodio número cinco ocurrió unos 14.000 años atrás, durante el primer periodo de calentamiento intenso después de la última glaciación, un gran cambio climático que se conoce como periodo Bølling-Allerød. Las reconstrucciones geológicas revelan que por entonces la muralla glacial alpina, que se extendía hasta el mar Mediterráneo cerca de la actual Niza, se fundió al fin después de tener divididos el este y el oeste de Europa durante unos 10.000 años. La flora y la fauna del sudeste de Europa (de las penínsulas italiana y balcánica) migraron con profusión hacia el sudoeste de Europa.<sup>25</sup> Los test de cuatro poblaciones que aplicamos a los datos de ADN antiguo revelaron que algo similar ocurrió con los humanos. A partir de unos 14.000 años atrás se desplegó por Europa un grupo de cazadores-recolectores con una ascendencia bastante diferente a la de los pueblos asociados con la cultura magdaleniense precedente, quienes sufrieron un desplazamiento considerable. Parece lógico que los individuos que habitaron Europa entre 37.000 y 14.000 años atrás descendieran de una población ancestral común que se separó con anterioridad de los ancestros de los linajes representados en Oriente Próximo en la actualidad. Pero a partir de unos 14.000 años atrás, los cazadores-recolectores europeos occidentales exhiben un parentesco mucho más cercano con los habitantes actuales de Oriente Próximo. Esto demuestra que hacia esa época se produjo una nueva migración entre Oriente Próximo y Europa.

Todavía no disponemos de ADN antiguo del periodo anterior a 14.000 años atrás procedente del sudeste de Europa y de Oriente Próximo, de modo que solo cabe suponer los movimientos de población en torno a esta época. El pueblo que había esperado a que pasara la glaciación en el sur de Europa se convirtió en el dominante en todo el continente europeo cuando se fundió el muro glacial alpino.<sup>26</sup> Tal vez fuera este mismo pueblo el que se expandió hacia el este hasta Anatolia, y sus descendientes se desplegaron más allá hasta llegar a Oriente Próximo, con lo que fusionaron la herencia genética de Europa y de Oriente Próximo más de 5.000 años antes de que los agricultores volvieran a propagar la ascendencia de Oriente Próximo por Europa a través de migraciones en el sentido opuesto.

## **Formación genética de eurasiáticos occidentales actuales**

Hoy en día los pueblos del oeste de Eurasia (la inmensa región que abarca Europa, Oriente Próximo y gran parte de Asia central) presentan gran semejanza genética. La similitud física de las poblaciones eurasiáticas de occidente fue reconocida ya en el siglo XVIII por los estudiosos que clasificaron los pueblos del oeste de Eurasia como «caucásicos» para diferenciarlos de los asiáticos del este o «mongoles», de los africanos subsaharianos o «negroides» y de los «australoides» de Australia y Nueva Guinea. En la década de 2000 los datos del genoma completo emergieron como un método más fiable que los rasgos físicos para clasificar las poblaciones humanas actuales.

En principio, los datos de todo el genoma parecen validar algunas de las viejas categorías. La forma más común de medir la similitud genética entre dos poblaciones consiste en tomar el cuadrado de la diferencia de frecuencias de mutaciones entre ellas, para luego promediarlo sobre miles de mutaciones independientes en todo el genoma y obtener así un número determinado con precisión. Medidas de este modo, las poblaciones del oeste de Eurasia suelen mostrarse en torno a siete veces más semejantes entre sí que si se comparan con las asiáticas orientales. Cuando se plasman sobre un mapa las frecuencias de mutaciones, Eurasia occidental se revela homogénea, desde la fachada atlántica de Europa hasta las estepas de Asia central. Y después se aprecia un gradiente acusado de cambio en Asia central antes de llegar a otra región de homogeneidad en el este de Asia.<sup>27</sup>

¿Cómo surgió la estructura poblacional actual a partir de la que existió en el pasado remoto? Nosotros y otros laboratorios de ADN antiguo descubrimos en 2016 que la formación de la población eurasiática occidental actual se vio impulsada por la expansión de productores de alimentos. La agricultura comenzó entre 12.000 y 11.000 años atrás en el sudeste de Turquía y el norte de Siria, donde los cazadores-recolectores locales empezaron a domesticar la mayoría de las plantas y animales de los que aún dependen hoy muchos eurasiáticos del oeste, entre ellos el trigo, la cebada, el centeno, los guisantes, o animales de granja como cerdos y ovejas. A partir de unos 9.000 años atrás la agricultura empezó a extenderse hacia el oeste, hasta la actual Grecia, y

casi al mismo tiempo comenzó a difundirse hacia el este, por donde llegó hasta el valle del Indo en el territorio del Paquistán actual. Dentro de Europa, la agricultura se propagó hacia el oeste a lo largo de la costa mediterránea hasta España y hacia el noroeste hasta Alemania, a través del valle del río Danubio, hasta que llegó a Escandinavia y las Islas Británicas en el oeste, los lugares más extremos en los que esta forma de economía resultaba practicable.

Hasta el año 2016 habían fracasado todos los intentos para conseguir datos de genomas completos a partir de ADN antiguo procedente de Oriente Próximo, con la idea de analizar hasta qué punto esos cambios en el registro arqueológico fueron impulsados por movimientos de gente, ya que el clima cálido de Oriente Próximo acelera las reacciones químicas y, por tanto, la descomposición del ADN. Sin embargo, la situación cambió gracias a dos avances técnicos. Uno provino de un método desarrollado por Matthias Meyer, que consistía en enriquecer el ADN extraído de huesos antiguos para conseguir secuencias humanas de interés.<sup>28</sup> Este sistema mejora hasta mil veces la relación coste-efectividad del análisis de ADN antiguo y permite acceder a muestras que de otro modo ofrecerían una cantidad demasiado escasa de ADN para su estudio. Trabajando con Meyer adaptamos este método para conseguir análisis del genoma completo de gran cantidad de muestras.<sup>29</sup> El segundo hito llegó con la constatación de que una parte del hueso temporal del cráneo (conocida como hueso petroso o peñasco) conserva una densidad de ADN muy superior a la de la mayoría del resto del esqueleto: hasta cien veces más por miligramo de hueso en polvo. El antropólogo Ron Pinhasi, que trabaja en Dublín, reveló que la veta madre del ADN se encuentra en la cóclea, el órgano de la audición en forma de caracol.<sup>30</sup> El análisis de ADN antiguo de huesos petrosos entre 2015 y 2016 derribó una barrera detrás de otra y permitió por primera vez conseguir ADN antiguo del tórrido Oriente Próximo.

Trabajando con Pinhasi conseguimos extraer ADN antiguo de 44 individuos antiguos de gran parte de la cuna geográfica de la agricultura en Oriente Próximo.<sup>31</sup> Los resultados revelaron que unos 10.000 años atrás, cuando la agricultura empezó a difundirse, la estructura poblacional de Eurasia occidental distaba mucho del monocultivo genético que se observa

hoy. La genética de los pueblos granjeros de las montañas occidentales de Irán, tal vez los primeros en domesticar cabras, derivaba directamente de los cazadores-recolectores que los precedieron. De manera análoga, los primeros granjeros de los territorios actuales de Israel y Jordania descendían en buena medida de los cazadores-recolectores natufianos que los precedieron. Pero estas dos poblaciones también presentaban gran diferencia genética entre sí. Nosotros y otro grupo de investigación<sup>32</sup> descubrimos que el grado de diferenciación genética entre los primeros agricultores de la parte occidental de Oriente Próximo (la Media Luna Fértil, que incluye Anatolia y el levante mediterráneo) y los primeros agricultores de la parte oriental (Irán) venía a ser igual de amplio que la diferenciación que existe en la actualidad entre europeos y asiáticos orientales. En Oriente Próximo, la expansión de la agricultura se consiguió no solo a través de movimientos de personas, como sucedió en Europa, sino también mediante la difusión de ideas comunes entre grupos con grandes diferencias genéticas.

La elevada diferenciación de poblaciones humanas en Oriente Próximo 10.000 años atrás fue un ejemplo específico de una tendencia más amplia, documentada en la inmensa región de Eurasia occidental por Iosif Lazaridis, quien dirigió el análisis. Al examinar los datos descubrimos que, unos 10.000 años atrás, en Eurasia occidental hubo al menos cuatro grandes poblaciones: los agricultores de la Media Luna Fértil, los agricultores de Irán, los cazadores-recolectores de Europa central y occidental, y los cazadores-recolectores de Europa oriental. Todas estas poblaciones eran tan diferentes entre sí como los europeos actuales lo son de los asiáticos orientales. Si 10.000 años atrás hubiera habido estudiosos interesados en crear clasificaciones raciales basadas en la ascendencia, habrían considerado estos grupos como «razas», aunque ninguno de ellos ha sobrevivido hasta la actualidad sin mezclas.

Animados por la revolución de la domesticación de plantas y animales, lo que permitía mantener densidades de población mayores que la caza y la recolección de alimentos, los agricultores de Oriente Próximo empezaron a migrar y a mezclarse con sus vecinos. Pero en lugar de que un grupo desplazara a todos los demás y causara su extinción, como sucedió con algunas de las expansiones previas de cazadores-recolectores en Europa, en

Oriente Próximo todos los grupos que se desplegaron contribuyeron a las poblaciones ulteriores. Los agricultores de la actual Turquía se expandieron hacia Europa. Los agricultores de los territorios actuales de Israel y Jordania se desplegaron hacia África oriental, y su legado genético es el que predomina en la actual Etiopía. Los agricultores emparentados con ellos en los territorios de la actual Irán se dispersaron hacia India y hacia la estepa situada al norte de los mares Negro y Caspio. Se mezclaron con las poblaciones locales que había allí y fundaron economías nuevas basadas en el pastoreo que permitieron la propagación de la revolución agrícola por zonas del mundo inhóspitas para cultivos domesticados. Las distintas poblaciones productoras de alimentos también se mezclaron entre sí, un proceso que se vio acelerado por el desarrollo tecnológico de la Edad del Bronce a partir de unos 5.000 años atrás. Esto conllevó que la elevada subestructuración genética que había caracterizado con anterioridad a Eurasia occidental se desmoronara hasta el bajísimo nivel de diferenciación genética actual durante la Edad del Bronce. Este es un ejemplo extraordinario de cómo la tecnología (en este caso, la domesticación) contribuyó a la homogeneización no ya cultural, sino también genética, y evidencia que lo que está ocurriendo en nuestros días con la revolución industrial y la revolución de la información no es algo único en la historia de nuestra especie.

La fusión de aquellas poblaciones tan diferenciadas en los eurasiáticos occidentales de hoy se torna muy manifiesta en lo que podría considerarse el aspecto típico de un europeo del norte: ojos azules, piel clara y pelo rubio. El análisis de los datos de ADN revela que los cazadores-recolectores europeos de occidente de unos 8.000 años atrás tenían ojos azules pero la piel y el cabello oscuros, una combinación que es rara en la actualidad.<sup>33</sup> La mayoría de los primeros agricultores de Europa tenía piel clara pero pelo oscuro y ojos castaños, de modo que la piel clara en Europa debe sus orígenes en gran parte a agricultores migrantes.<sup>34</sup> El primer ejemplo que se conoce de la mutación típica europea del cabello rubio lo encontramos en un eurasiático del norte antiguo de la región del lago Baikal, al este de Siberia, de hace 17.000 años.<sup>35</sup> Los cientos de millones de copias de esta mutación que hay hoy en Europa central y occidental probablemente deriven de una migración masiva hacia la región de los pueblos con ascendencia eurasiática del norte

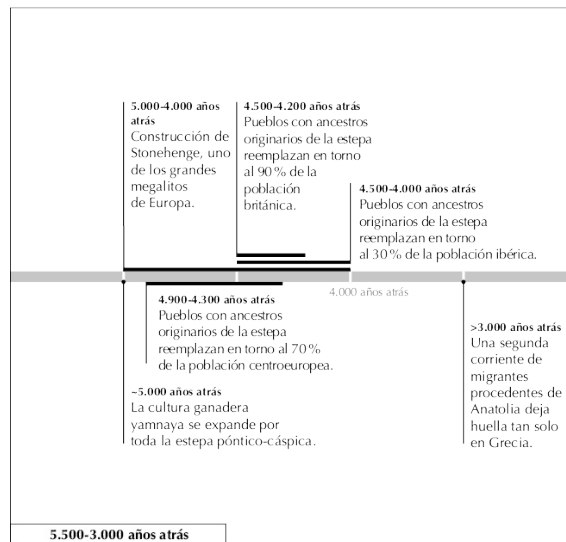
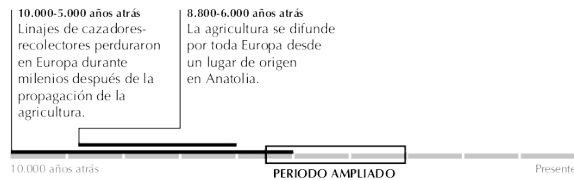


antigua, un episodio que veremos en el próximo capítulo.<sup>36</sup>

Curiosamente, el descubrimiento de la omnipresencia de poblaciones fantasma y del mestizaje entre ellas gracias a la revolución del ADN antiguo está alimentando una crítica del concepto de raza que ya plantearon estudiosos en el pasado, pero que nunca tuvo mucho peso porque no contaba con el respaldo de datos científicos sólidos.<sup>37</sup> Mediante la demostración de que las líneas divisorias genéticas en Eurasia occidental entre 10.000 y 4.000 años atrás eran completamente distintas a las actuales, la revolución del ADN antiguo ha evidenciado que las clasificaciones actuales no reflejan unidades elementales de biología «puras». Más bien las divisiones actuales son fenómenos recientes que encuentran su origen en repetidas mezclas y migraciones. Los hallazgos de la revolución del ADN antiguo sugieren que las mezclas continuarán. La mezcla es un aspecto fundamental de quiénes somos, y debemos aceptarla, no negar que haya sucedido.

## 5. La forja de la Europa moderna

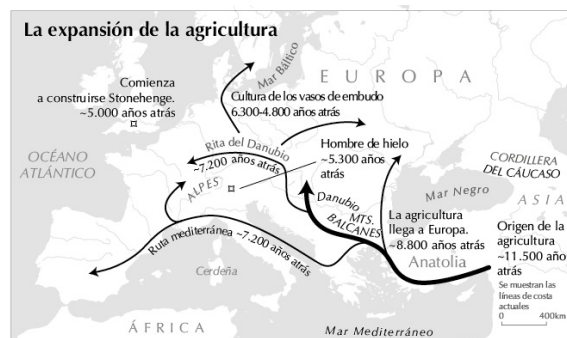
### Cómo se fundieron las tres poblaciones ancestrales de Europa



### La rareza de Cerdeña

En 2009, un grupo de genetistas encabezado por Joachim Burger secuenció fragmentos de ADN mitocondrial de cazadores-recolectores europeos antiguos y de algunos de los primeros agricultores de Europa.<sup>1</sup> Aunque el ADN mitocondrial es cientos de miles de veces más corto que el resto del genoma, contiene variación suficiente como para permitir clasificar los pueblos del mundo en distintos tipos. Casi todos los cazadores-recolectores antiguos portaban una serie de tipos de ADN mitocondrial. Pero los agricultores que los sucedieron no portaban más que un pequeño porcentaje de esos tipos, y su ADN se parecía más al que se observa hoy en el sur de Europa y en Oriente Próximo. Era evidente que aquellos agricultores pertenecían a una población que no descendía de cazadores-recolectores europeos.

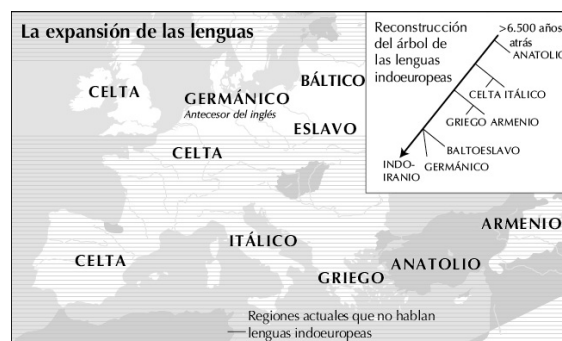
Con todo, el ADN mitocondrial no es más que una pequeña fracción del genoma, y los estudios del genoma completo que se realizaron más tarde arrojaron resultados extraños. En 2012, un equipo de genetistas secuenció el genoma del «hombre de hielo» hallado en 1991 en un glaciar en retroceso de los Alpes, una momia natural de hace unos 5.300 años.<sup>2</sup> El frío conservó su cuerpo y su equipo, lo que ofrece una instantánea fiel de lo que obviamente fue una cultura de una complejidad extraordinaria, miles de años antes del advenimiento de la escritura. Tenía la piel cubierta de tatuajes. Llevaba puesto un manto de esparto y zapatos cosidos con esmero. Portaba un hacha con hoja de cobre y varios útiles para encender fuego. Una punta de flecha en un hombro y una arteria desgarrada indicaban que lo habían herido y que había conseguido llegar a la parte más alta de un paso de montaña antes de derrumbarse. De acuerdo con los isótopos de estroncio, plomo y oxígeno hallados en el esmalte de la dentadura, parecía probable que fuera habitante de un valle cercano con isótopos (contenidos en aguas subterráneas y plantas y extraídos de rocas del lugar) en unas proporciones similares.<sup>3</sup> Pero los datos obtenidos a partir del ADN antiguo revelaron que sus parientes genéticos más cercanos no son las personas que viven actualmente en los Alpes, sino que sus parientes actuales más cercanos residen en la isla mediterránea de Cerdeña.



**Figura 14a.** La arqueología y la lingüística indican profundas transformaciones culturales en las comunidades humanas. Los restos arqueológicos revelan que la agricultura se expandió desde el Oriente Próximo hasta el extremo noroeste de Europa entre unos 11.500 y unos 5.500 años atrás, lo que transformó la economía en toda esta región.

Esta extraña relación con los sardos actuales siguió apareciendo. Durante el

mismo año en que se publicó el genoma del hombre de hielo, Pontus Skoglund, Mattias Jakobsson y otros compañeros de la Universidad de Uppsala publicaron la secuencia del genoma de individuos que vivieron hace unos 5.000 años en Suecia.<sup>4</sup> Una de las teorías principales hasta su estudio defendía que los cazadores-recolectores suecos de aquellos tiempos descendían de agricultores que se habían adaptado a un estilo de vida basado en la caza y la recolección para aprovechar la riqueza pesquera del mar Báltico, y que no eran descendientes directos de los cazadores-recolectores que habían vivido en el norte de Europa (incluida Suecia) varios miles de años antes. Pero el ADN antiguo desmintió esta teoría: en lugar de mantener una proximidad genética entre sí, los agricultores y los cazadores-recolectores casi diferían tanto entre sí como los europeos y los asiáticos orientales de hoy. Y, una vez más, los agricultores presentaban ese extraño vínculo con los sardos actuales.



**Figura 14b.** Casi todas las lenguas europeas pertenecen a la familia lingüística indoeuropea, que descende de una lengua ancestral común de tan solo 6.500 años atrás. (En este mapa se muestra la distribución prerromana de las lenguas indoeuropeas).

Skoglund y Jakobsson propusieron un modelo nuevo para explicar estos hallazgos: que los agricultores migrantes con ancestros oriundos de Oriente Próximo se dispersaron por Europa poco mezclados con los cazadores-recolectores que se iban encontrando por el camino, lo cual contrasta con rotundidad con el modelo de Luca Cavalli-Sforza sobre la propagación de la agricultura hacia Europa, que había gozado de tanta aceptación hasta entonces y que ponía el acento en una mezcla y una interacción generalizadas con los cazadores-recolectores locales durante la expansión.<sup>5</sup> El

nuevo modelo no solo explicaría el llamativo contraste genético entre los cazadores-recolectores y agricultores de Suecia en torno a 5.000 años atrás, sino que también explicaría por qué los agricultores antiguos presentaban tanta similitud genética con los sardos actuales, quienes se supone que descienden de una migración de agricultores a esa isla hace unos 8.000 años que desplazó a los cazadores-recolectores previos. Aislados en Cerdeña, los descendientes de aquellos agricultores apenas se vieron afectados por los acontecimientos demográficos que con posterioridad transformaron las poblaciones de Europa continental. Hasta aquí todo bien; el nuevo modelo explicaba la composición genética de la mayoría de los europeos hasta unos 5.000 años atrás. Pero resulta que Skoglund y Jakobsson se aventuraron más allá y propusieron que esas dos fuentes (los cazadores-recolectores y los agricultores) pudieron conformar casi toda la ascendencia de los europeos actuales. Y en este caso pasaron por alto algo de una importancia extraordinaria.

### **Una nube en el horizonte**

En 2012 parecía que podría quedar resuelta la gran cuestión de los orígenes ancestrales de las poblaciones europeas actuales. Pero había una observación que no cuadraba.

En aquel año Nick Patterson publicó un resultado sorprendente basado en su test de tres poblaciones. Tal como comentamos en el capítulo anterior, reveló que las frecuencias de mutaciones en europeos actuales del norte suelen ser intermedias entre las de los europeos del sur y las de los nativos de América. Él formuló la hipótesis de que esos hallazgos pudieran explicarse mediante una «población fantasma» (los eurasiáticos antiguos del norte) repartida por toda Eurasia septentrional más de 15.000 años atrás, y que contribuyó a la aparición de la población que migró a través del puente de tierra de Bering para poblar América, así como a la aparición de los europeos del norte.<sup>6</sup> Un año después Eske Willerslev y sus colaboradores consiguieron una muestra de ADN antiguo de Siberia que encajaba con la predicción de los eurasiáticos antiguos del norte: el individuo de Mal'ta cuyo esqueleto se fechó en torno a 24.000 años atrás.<sup>7</sup>

¿Cómo podía conjugarse el descubrimiento de una aportación eurasiática del norte antigua a los europeos del norte actuales con la mezcla de ida y vuelta entre cazadores-recolectores autóctonos europeos y agricultores procedentes de Anatolia, demostrada con claridad mediante estudios de ADN antiguo? El asunto se enredó aún más cuando nosotros y otros equipos conseguimos datos adicionales de ADN antiguo procedente de cazadores-recolectores y agricultores de hace entre 8.000 y 5.000 años, y descubrimos que concordaban con el modelo de mestizaje de ida y vuelta, sin ningún rastro de ascendencia eurasiática del norte antigua.<sup>8</sup> Algo trascendente tuvo que ocurrir después, como la llegada de una oleada nueva de migrantes, que introdujera ancestros eurasiáticos antiguos del norte y transformara Europa.

Entre 2014 y 2015 la comunidad dedicada al estudio del ADN antiguo, y en especial mi propio laboratorio, publicaron datos de más de 200 europeos antiguos de Alemania, España, Hungría, la estepa de la Europa más oriental y los primeros agricultores de Anatolia.<sup>9</sup> Al comparar a los individuos antiguos con la gente que vive hoy en Eurasia occidental, Iosif Lazaridis logró desvelar desde mi laboratorio qué pasó para que la ascendencia eurasiática del norte antigua se introdujera en Europa en los últimos 5.000 años.

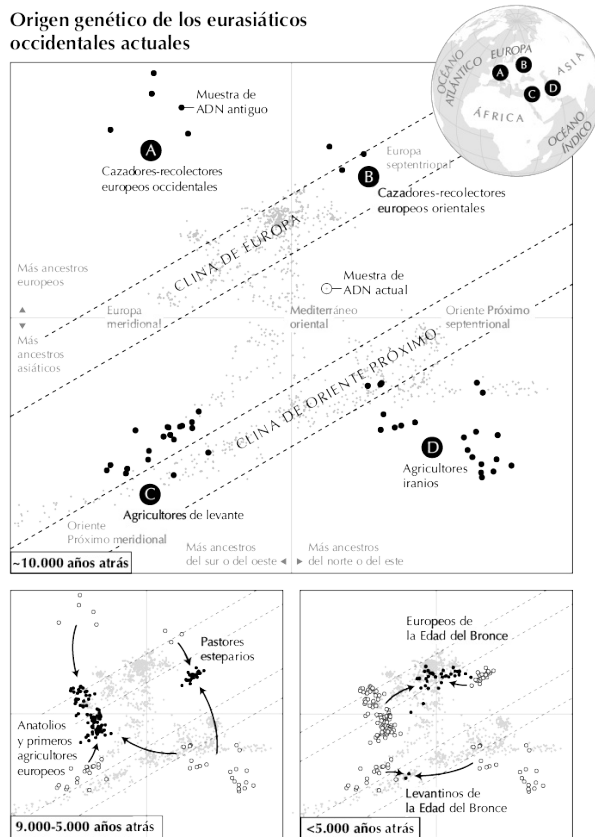
Nuestro planteamiento inicial consistió en realizar un análisis de componentes principales que permitiera identificar las combinaciones de frecuencias de mutación más eficientes para detectar diferencias en las muestras. Para este estudio sacamos provecho de la altísima resolución de nuestros datos correspondientes a unas seis mil posiciones variables en el genoma, una información diez mil veces más rica que la utilizada por Cavalli-Sforza para su libro de 1994.<sup>10</sup> Cavalli-Sforza había intentado dar sentido a la variación genética representando sobre un mapa del mundo la síntesis de sus datos según componentes principales. Pero nosotros logramos ir mucho más allá. Representábamos un solo punto para cada individuo analizado, dependiendo del lugar donde cayera respecto de los dos componentes principales. La nube de puntos resultante, en forma de una gráfica que sintetizaba datos para cerca de 800 eurasiáticos occidentales actuales, mostraba dos líneas paralelas: la izquierda contenía a casi todos los europeos, mientras que la derecha abarcaba a casi todos los habitantes de Oriente Próximo, con un hueco llamativo entre ambos grupos. Al superponer todas

las muestras antiguas en la misma gráfica se apreciaba el desplazamiento de sus posiciones a lo largo del tiempo, y ante nuestra vista se desplegaron los últimos 8.000 años de la historia europea como en un vídeo que mostraba que los europeos actuales surgieron de poblaciones poco parecidas, en cuanto a ascendencia, a la mayoría de los europeos actuales.<sup>11</sup>

Primero llegaron los cazadores-recolectores, producto ellos mismos de una serie de transformaciones poblacionales acaecidas a lo largo de los 35.000 años anteriores, tal como se comentó en el capítulo anterior, la última de las cuales consistió en una expansión masiva de gente desde Europa sudoriental, unos 14.000 años atrás, que desplazó gran parte de la población asentada previamente en esos territorios.<sup>12</sup> En el análisis de componentes principales, los cazadores-recolectores que vivían en Europa por entonces caían más allá que los europeos actuales sobre el eje que mide la diferencia entre Europa y Oriente Próximo. Esto concordaba con que hubieran aportado ascendencia a los europeos actuales pero no a los habitantes actuales de Oriente Próximo.

Después llegaron los primeros agricultores, que vivieron entre unos 8.800 y 4.500 años atrás en Alemania, España, Hungría y Anatolia. Los agricultores antiguos de todos esos lugares tenían una genética similar a la de los sardos actuales, lo que revela que a Grecia había llegado una población agrícola pionera, probablemente desde Anatolia, que después se desplegó hasta Iberia por el oeste y hasta Alemania por el norte, y que conservó al menos el 90 % de su ADN de aquella fuente migrante, lo que significaba que apenas se había mezclado con los cazadores-recolectores que se había ido encontrando por el camino. Sin embargo, la investigación ulterior reveló que el asunto no era tan simple. También descubrimos que los agricultores del Peloponeso en el sur de Grecia que vivieron unos 6.000 años atrás pudieron deber parte de su ascendencia a una población distinta de Anatolia, una que descendía más de pueblos emparentados con los iraníes que los agricultores anatolios del noroeste, que fueron una fuente poblacional probable para el resto de agricultores europeos.<sup>13</sup> La primera agricultura europea la practicaron en el Peloponeso y la isla cercana de Creta pueblos que no usaban la alfarería. Esto ha llevado a algunos arqueólogos a plantearse si provenían de una migración diferente.<sup>14</sup> Nuestro ADN antiguo concuerda con esta idea y sugiere la posibilidad de que esta población perdurara miles de años.

Origen genético de los eurasiáticos occidentales actuales



**Figura 15.** Esta gráfica muestra el análisis estadístico de los gradientes primarios de variación genética en la gente actual (puntos de color gris) y eurasiáticos occidentales antiguos (puntos negros y huecos). Hace 10.000 años Eurasia occidental alojaba cuatro poblaciones tan diferenciadas entre sí como los europeos y los asiáticos orientales de hoy. Los agricultores de Europa y del oeste de Anatolia de entre 9.000 y 5.000 años atrás eran una mezcla de cazadores-recolectores europeos occidentales (A), de agricultores del levante mediterráneo (C) y de agricultores iraníes (D), mientras que los pueblos que practicaban el pastoreo en la estepa septentrional de los mares Negro y Caspio en torno a 5.000 años atrás eran una mezcla de cazadores-recolectores europeos del este (B) y de agricultores iraníes (D). En la Edad del Bronce esas poblaciones mixtas se mezclaron aún más, dando lugar a poblaciones con una ascendencia similar a la de la gente actual.

En tercer lugar identificamos un nuevo desarrollo en los agricultores que vivieron entre 6.000 y 4.500 años atrás. En muchos de esos granjeros tardíos observamos un desplazamiento hacia alrededor de un 20 % más de ascendencia de cazadores-recolectores no existente en los primeros agricultores, lo que implica que había comenzado el mestizaje genético entre los pueblos afincados con anterioridad y los recién llegados, aunque con un par de milenios de retraso.<sup>15</sup>

¿Cómo coexistieron las culturas agrícolas y las de cazadores-recolectores?



Encontramos algunas pistas en la cultura de los vasos de embudo, que debe su nombre a las vasijas de barro decoradas halladas en tumbas que datan de después de 6.300 años atrás. La cultura de los vasos de embudo surgió en una franja de tierra de unos pocos kilómetros que arranca en el mar Báltico, a donde no llegaron las primeras oleadas de agricultores, probablemente debido a que sus métodos no eran óptimos para los duros suelos del norte de Europa. Protegidos por el baluarte de aquel entorno difícil de arar y mantenidos por los recursos de la caza y la pesca de la Europa báltica, los cazadores-recolectores del norte dispusieron de más de mil años para adaptarse al desafío de la agricultura. Adoptaron animales domesticados y cultivos tardíos de sus vecinos del sur, pero conservaron muchos elementos de sus costumbres de caza y recolección. La gente de la cultura de los vasos de embudo fue de la que construyó megalitos, tumbas colectivas hechas con piedras tan grandes que habrían hecho falta decenas de personas para moverlas. El arqueólogo Colin Renfrew sugirió que la construcción megalítica pudo ser un reflejo directo de esta separación entre los agricultores del sur y los cazadores-recolectores convertidos en agricultores, una manera de reclamar el territorio, de diferenciar un pueblo y una cultura del resto.<sup>16</sup> Los datos genéticos tal vez atestigüen esta interacción, ya que está claro que una oleada de nuevos migrantes llegó hasta la población mixta. Entre 6.000 y 5.000 años atrás la mayoría del acervo genético del norte fue superado por ascendencia agrícola, y fue esta combinación de una cantidad modesta de ancestros emparentados con cazadores-recolectores y una cantidad amplia de ascendencia emparentada con agricultores anatolios (en una población que conservaba elementos clave de una cultura cazadora-recolectora) lo que caracterizó a la cultura de los vasos de embudo y a muchos otros europeos coetáneos.

Europa había alcanzado un nuevo equilibrio. Los cazadores-recolectores sin mezcla fueron desapareciendo y perduraron tan solo en reductos aislados como las islas al sur de Suecia. En el sudeste europeo, una sociedad agrícola bien afincada había desarrollado las sociedades más estratificadas socialmente que se habían conocido hasta entonces, así como rituales que, tal como puso de manifiesto la arqueóloga Marija Gimbutas, representaban a las mujeres atribuyéndoles un papel esencial, en marcado contraste con los

rituales posteriores centrados en el hombre.<sup>17</sup> En la remota Britania los pueblos megalíticos trabajaron duro para construir lo que se convirtió en el mayor monumento hecho por el ser humano que había visto el mundo: las piedras verticales de Stonehenge, que supuso un lugar nacional de peregrinación tal como reflejan los bienes traídos desde los confines más lejanos de Britania. Los pueblos como el creador de Stonehenge construyeron grandes templos para sus dioses y tumbas para sus muertos, y no podían saber que unos cientos de años después sus descendientes desaparecerían y sus territorios serían invadidos. El detalle extraordinario que revela el ADN antiguo es que hace tan solo 5.000 años los principales ancestros de todos los europeos del norte que viven ahora, aún no habían llegado ahí.

### **La marea del este**

Las praderas de la estepa se extienden a lo ancho de unos 8.000 kilómetros desde Europa central hasta China. Los restos arqueológicos revelan que antes de 5.000 años atrás casi nadie vivía lejos de los valles fluviales esteparios, porque en las zonas intermedias la lluvia escaseaba demasiado como para practicar la agricultura y apenas había abrevaderos para mantener ganado. El tercio europeo de la estepa era un revoltijo de culturas locales, cada una de ellas con su propio estilo de cerámica, muy dispersas por el paisaje, en los lugares donde se podía encontrar agua.<sup>18</sup>

Todo esto cambió con la emergencia de la cultura yamnaya unos 5.000 años atrás, cuya economía se basaba en el pastoreo de ganado ovino y bovino. Los yamnaya surgieron de culturas anteriores de la estepa y su periferia, y explotaban los recursos del lugar con mucha más eficacia que sus predecesores. Se extendieron por una vasta región que abarcaba desde Hungría hasta las estribaciones del macizo de Altái en Asia central, y en muchos lugares reemplazaron a las distintas culturas que los precedieron con una forma de vida más homogénea.

Uno de los inventos que impulsó el despliegue de los yamnaya fue la rueda, cuyo origen geográfico se desconoce porque, una vez que apareció (al menos varios cientos de años antes de la aparición de los yamnaya), se difundió por toda Eurasia como un incendio descontrolado. Es posible que los yamnaya

adoptaran los carros con ruedas de sus vecinos del sur: la cultura de Maikop de la región caucásica situada entre el mar Negro y el mar Caspio. Para la cultura de Maikop, al igual que para muchas otras de toda Eurasia, la rueda tuvo una importancia capital. Pero para la gente de la estepa la trascendencia era aún mayor, puesto que permitió una economía y una cultura completamente nuevas. Al uncir animales a los carros, los yamnaya lograban acarrear agua y suministros consigo hacia la estepa abierta y explotar las extensas tierras que antes habían sido inaccesibles. El aprovechamiento de otra innovación, el caballo (domesticado poco antes en una región más oriental de la estepa, lo que otorgó mayor eficiencia al pastoreo de ganado bovino porque un solo jinete podía atender una cantidad mucho mayor de animales que una única persona a pie), convirtió a los yamnaya en un pueblo muchísimo más productivo.<sup>19</sup>

La profunda transformación cultural que comenzó con los yamnaya resulta obvia para muchos arqueólogos de la estepa. El aumento de la intensidad del uso humano de las tierras esteparias coincidió con una desaparición temprana completa de asentamientos permanentes, puesto que casi todas las estructuras que los yamnaya dejaron tras de sí eran tumbas, inmensos montículos de tierra llamados kurganes. A veces se enterraba a la gente en kurganes junto con carros y caballos, lo que evidencia la importancia del caballo para su estilo de vida. La rueda y el caballo transformaron la economía hasta tal punto que llevaron al abandono de la vida sedentaria. La gente empezó a vivir de paso, en versiones antiguas de las casas rodantes.

Antes de la explosión de datos de ADN antiguo de 2015, la mayoría de los arqueólogos consideraba inconcebible que los cambios genéticos asociados a la expansión de la cultura yamnaya pudieran ser tan espectaculares como los cambios arqueológicos. Ni siquiera el arqueólogo David Anthony, uno de los principales defensores de la idea de que la propagación de la cultura yamnaya transformó la historia de Eurasia, fue capaz de plantear que su propagación estuviera impulsada por una migración masiva. Lo que proponía, en lugar de lo anterior, es que la mayoría de los aspectos de la cultura yamnaya se difundió por imitación y proselitismo.<sup>20</sup>

Pero la genética reveló otra cosa. El análisis de ADN de los yamnaya realizado por Iosif Lazaridis en mi laboratorio mostró que portaban una

combinación de ascendencias inexistente previamente en Europa central. Los yamnaya eran el ingrediente que faltaba, y contaban exactamente con la clase de ancestros que había que añadir a los agricultores tempranos y a los cazadores-recolectores de Europa para obtener poblaciones con la mezcla de ancestros observada en los europeos de hoy.<sup>21</sup> Nuestros datos de ADN antiguo también nos permitieron conocer cómo habían surgido los propios yamnaya a partir de poblaciones previas. Desde 7.000 hasta 5.000 años atrás observamos una afluencia constante hacia la estepa de una población cuyos ancestros situaban su origen hacia el sur (ya que presentaba afinidad genética con gente antigua y actual de Armenia e Irán), y que acabó cristalizando en los yamnaya, los cuales tenían una proporción aproximada de uno a uno de ancestros procedentes de esas dos fuentes.<sup>22</sup> Parece acertado inferir que aquella migración se produjo a través del istmo del Cáucaso, entre el mar Negro y el mar Caspio. Los datos de ADN antiguo obtenidos por Wolfgang Haak, Johannes Krause y sus colaboradores han revelado que las poblaciones del norte del Cáucaso tenían ascendencia de este tipo que se prolongaba hasta los tiempos de la cultura de Maikop, inmediatamente anterior a los yamnaya.

No sorprende que la gente de la cultura de Maikop, o la población que la sucedió en el Cáucaso, contribuyera a la aparición de los yamnaya, en vista de la influencia cultural que ejerció sobre estos últimos. La cultura de Maikop no solo transmitió a los yamnaya su tecnología de carros, sino que también fue la primera en construir los kurganes que caracterizaron las culturas esteparias a lo largo de miles de años después. La incursión en tierras de la cultura de Maikop de ancestros emparentados con iraníes y armenios desde el sur también parece factible, a la vista de estudios que revelan que los bienes de la cultura de Maikop estaban muy influidos por elementos de la civilización de Uruk, de Mesopotamia, en el sur, donde la escasez de metales alentó el comercio y el trueque con el norte, tal como reflejan los artículos de Uruk hallados en asentamientos del norte del Cáucaso.<sup>23</sup> Con independencia de cuál fuera el proceso cultural que permitió a la gente del sur ejercer tal impacto demográfico, una vez que aparecieron los yamnaya sus descendientes se expandieron en todas direcciones.<sup>24</sup>

## Llegada desde la estepa a Europa central

En vísperas de la llegada de la ascendencia esteparia a Europa central, unos 5.000 años atrás, los antepasados genéticos de la gente que vivía allí derivaban en gran medida de los primeros agricultores que habían llegado a Europa desde Anatolia a partir de 9.000 años atrás, con una contribución minoritaria de los cazadores-recolectores autóctonos europeos que se mezclaron con ellos. Hace también unos 5.000 años, la estructura genética de los yamnaya, localizados en el extremo oriental de Europa, reflejaba una mezcla distinta de ancestros: una población de parentesco iranio junto con una población cazadora-recolectora del este de Europa en proporciones casi iguales. Pero aún no se habían formado poblaciones con mezcla de agricultores europeos y grupos esteparios.

La incidencia genética de la ascendencia esteparia en Europa central llegó en forma de pueblos que pertenecían a la cultura antigua de la cerámica cordada, tal como se la conoce en arqueología debido a la decoración de sus vasijas mediante el estampado con cuerdas sobre arcilla blanda. Unos 4.900 años atrás, los artefactos característicos de la cultura de la cerámica cordada empezaron a propagarse por una extensa región que va desde Suiza hasta la Rusia europea. Los datos de ADN antiguo revelaron que al mismo tiempo que empezó a difundirse la cultura de la cerámica cordada, comenzó a haber individuos con una ascendencia similar a la de los europeos actuales.<sup>25</sup> Nick Patterson, Iosif Lazaridis y yo desarrollamos nuevos métodos estadísticos que nos permitieron calcular que la gente enterrada en Alemania con cerámica cordada debe unas tres cuartas partes de su ascendencia a grupos emparentados con los yamnaya, y el resto a gente emparentada con los agricultores que habitaban esa región con anterioridad. La ascendencia esteparia se ha mantenido, puesto que también la encontramos en todas las culturas arqueológicas posteriores del norte de Europa, así como en todos los europeos del norte actuales.

De modo que los datos genéticos resolvieron el viejo debate arqueológico sobre la cultura de la cerámica cordada y la cultura yamnaya. Ambas exhiben muchos paralelismos sorprendentes, como la construcción de grandes túmulos funerarios, la explotación intensiva del caballo y la ganadería, y una

cultura especialmente androcéntrica que celebraba la violencia, tal como reflejan las grandes mazas (o hachas de combate) enterradas en algunas tumbas. Al mismo tiempo, había grandes diferencias entre ambas culturas, en especial en los estilos absolutamente distintos de cerámica, donde elementos importantes de la cerámica cordada fueron adaptaciones de estilos previos de la cerámica de Europa central. Pero la genética reveló que la relación entre la cultura de la cerámica cordada y la cultura yamnaya reflejaba grandes movimientos de personas. Los creadores de la cerámica cordada eran, al menos en un sentido genético, una extensión occidental de los yamnaya.

El descubrimiento de que la cultura de la cerámica cordada reflejaba una migración en masa de personas hacia Europa central desde la estepa no fue un mero hallazgo académico estéril. Tuvo una repercusión política e histórica. A comienzos del siglo xx, el arqueólogo alemán Gustaf Kossinna fue de los primeros en articular la idea de que las culturas del pasado dispersas por grandes regiones geográficas podían reconocerse a través de las similitudes en el estilo de los artefactos que dejaron tras de sí. Asimismo fue más allá al considerar como sinónimas de pueblos las culturas identificadas desde una perspectiva arqueológica, y él fue el creador de la idea de que la difusión de la cultura material podría usarse para trazar migraciones antiguas, un enfoque que él denominó *siedlungsarchäologische Methode*, o «método de la arqueología de asentamientos». Basándose en la superposición de la distribución geográfica de la cultura de la cerámica cordada con los lugares donde se habla alemán, Kossinna sugirió que las raíces culturales de los alemanes y de las lenguas germánicas actuales radican en la cultura de la cerámica cordada. En su ensayo titulado «Die Deutsche Ostmark: Ein Heimatboden der Germanen» [«La marca oriental alemana: un territorio de origen de los germanos»], defendió que como la cultura de la cerámica cordada abarcaba los territorios actuales de Polonia, Checoslovaquia y Rusia occidental, los alemanes tenían el derecho moral por nacimiento de reclamar esas regiones como propias.<sup>26</sup> Los nazis adoptaron las ideas de Kossinna y, aunque este murió en 1931, antes de que aquellos llegaran al poder, utilizaron sus enseñanzas como base de su propaganda y como justificación para reclamar los territorios del este.<sup>27</sup> La propuesta de Kossinna de que la migración era la principal explicación de los cambios observados en el registro

arqueológico también resultó atractiva para los nazis porque favorecía su visión racista del mundo, en tanto que era fácil imaginar que las migraciones se habían debido a la superioridad biológica innata de unos pueblos sobre otros. Tras la Segunda Guerra Mundial, los arqueólogos europeos en contra de la politización de su disciplina empezaron a descartar los argumentos de Kossinna y sus colaboradores documentando casos en los que los cambios en la cultura material se debieron a inventos locales o a la imitación de otros, y no al despliegue de personas. Recomendaron aplicar una cautela extrema antes de apelar a la migración para explicar los cambios en el registro arqueológico. Hoy en día, una idea generalizada en arqueología es que las migraciones solo son una de las muchas explicaciones de los cambios culturales pretéritos. Muchos arqueólogos siguen defendiendo que, cuando hay signos de un gran cambio cultural en un emplazamiento, la hipótesis de trabajo debe ser que esos cambios reflejan la transmisión de ideas o algún invento local, no necesariamente movimientos de personas.<sup>28</sup>

Los debates sobre la cultura de la cerámica cordada y la migración metidos en un mismo saco hicieron saltar todas las alarmas debido al intento de Kossinna y los nazis de utilizar la cultura de la cerámica cordada como base para construir una identidad nacional alemana.<sup>29</sup> Durante las últimas fases de la preparación de un artículo conjunto que se publicaría en 2015, uno de los arqueólogos alemanes que aportó muestras óseas escribió una carta a todos los coautores en la que decía: «¡Debemos (!) evitar [...] que se nos compare con el denominado “*siedlungsarchäologische Methode*” de Gustaf Kossinna!». Y entonces, él y varios colaboradores más se negaron a aparecer como autores hasta que modificamos el artículo para hacer hincapié en las diferencias entre las tesis de Kossinna y nuestros hallazgos, es decir, que la cultura de la cerámica cordada llegó del este y que la gente emparentada con ella no había estado asentada con anterioridad en Europa central.

La teoría correcta de que la cultura de la cerámica cordada se expandió mediante una migración desde el este ya la había propuesto en la década de 1920 un contemporáneo de Kossinna, el arqueólogo V. Gordon Childe,<sup>30</sup> aunque su idea también dejó de respaldarse después de la Segunda Guerra Mundial y de la reacción frente al abuso de la arqueología por parte de los nazis, una reacción que adoptó la forma de un escepticismo extremo ante

cualquier explicación basada en la migración.<sup>31</sup> Nuestro descubrimiento de un vínculo genético entre los yamnaya y la cultura de la cerámica cordada demuestra el poder desestabilizador del ADN antiguo: es capaz de atestiguar movimientos pretéritos de personas, y en este caso ha documentado un reemplazo de población de una magnitud que ningún arqueólogo moderno se había atrevido a proponer, ni tan siquiera el mayor defensor de las migraciones. La asociación de una ascendencia genética esteparia con la gente asociada a la cultura arqueológica de la cerámica cordada a través de tumbas y artefactos ya no es una mera hipótesis; ahora es un hecho probado.

¿Y cómo lograron los pastores esteparios con tan baja densidad de población desplazar a los numerosos agricultores afincados en Europa central y occidental? El arqueólogo Peter Bellwood ha defendido que una vez que en Europa se asentaron densas poblaciones agrícolas, habría sido prácticamente imposible que otros grupos de recién llegados hicieran mella en la demografía, puesto que su número habría sido, según él, insignificante en comparación con la población ya asentada.<sup>32</sup> Como analogía, consideremos el efecto de las ocupaciones británica o mughal de India. Ambos poderes controlaron el subcontinente durante siglos, pero dejaron poca huella en la gente que vive ahí en la actualidad. Sin embargo, el ADN antiguo revela con claridad que en Europa hubo un reemplazo sustancial de la población a partir de unos 4.500 años atrás.

¿Cómo logró la gente de ascendencia esteparia causar tal impacto en una región ya tan colonizada? Una posibilidad es que los agricultores que los precedieron tal vez no ocuparan todos los nichos económicos disponibles de Europa central, lo que ofreció a los pueblos esteparios la oportunidad de expandirse. Aunque es difícil calcular tamaños poblacionales a partir de restos arqueológicos, la cantidad de gente que vivía en el norte de Europa antes de 2.000 años atrás se ha estimado en torno a cien veces inferior a la actual o incluso menor, lo que refleja métodos agrícolas menos eficientes, la falta de pesticidas y fertilizantes, la ausencia de variedades vegetales de alto rendimiento, y una mortalidad infantil mayor.<sup>33</sup> Cuando llegó la cultura de la cerámica cordada, muchos campos de cultivo de Europa central estaban rodeados de bosques vírgenes. Pero estudios de registros de polen de Dinamarca y otros lugares revelan que en torno a este periodo grandes



extensiones del norte de Europa pasaron de ser bosques parciales a convertirse en praderas, lo que sugiere que los recién llegados de la cerámica cordada pudieron talar bosques, acondicionar partes del paisaje para que se parecieran más a la estepa, y se fabricaron un nicho propio que los pueblos precedentes no habían reivindicado nunca en su totalidad.<sup>34</sup>

Pero la razón por la que los pueblos esteparios lograron establecerse en Europa admite una segunda explicación posible, una que nadie habría considerado posible sin el ADN antiguo. A Eske Willerslev y Simon Rasmussen, en colaboración con el arqueólogo Kristian Kristiansen, se les ocurrió la idea de comprobar 101 muestras de ADN antiguo procedente de Europa y la estepa en busca de patógenos.<sup>35</sup> En siete de las muestras encontraron ADN de *Yersinia pestis*, la bacteria responsable de la peste negra que, según se calcula, exterminó en torno a un tercio de las poblaciones de Europa, India y China unos 7.000 años atrás. Los signos de la epidemia en la dentadura de una persona son casi con toda seguridad un indicador de que murió por culpa de ella. Los genomas bacterianos más antiguos que secuenciaron no portaban una serie de genes clave necesarios para que la enfermedad se propagara a través de las pulgas, lo que es indispensable para causar la peste bubónica. Pero aquellos genomas bacterianos sí contenían los genes necesarios para provocar la peste neumónica, la cual se propaga a través de estornudos y toses, igual que la gripe. El hecho de que una fracción considerable de las tumbas analizadas al azar portaran la bacteria *Y. pestis* evidencia que esta enfermedad era endémica de la estepa.

¿Será que la gente esteparia contraía la enfermedad, desarrollaba resistencia a ella y después la transmitía a los agricultores de Europa central, con un sistema inmunitario vulnerable, lo que desplomó su número y dejó vía libre a la expansión de la cultura de la cerámica cordada? Si de verdad fue así, sería muy irónico. Una de las razones fundamentales del hundimiento de las poblaciones nativas de América a partir de 1492 estribó en la propagación de enfermedades infecciosas por parte de europeos que seguramente habían desarrollado cierta inmunidad a ellas después de miles de años expuestos a ellas por vivir cerca de sus animales de granja. Mientras que lo más probable es que los nativos de América, que en general no tenían animales domesticados, tuvieran una resistencia muy inferior a ellas. ¿Es posible que,

de un modo similar, los agricultores que vivieron en el norte de Europa a partir de 5.000 años atrás fueron diezmados por epidemias llegadas del este, y que eso allanara el camino para la expansión de la ascendencia esteparia por toda Europa?

## **La caída de Britania**

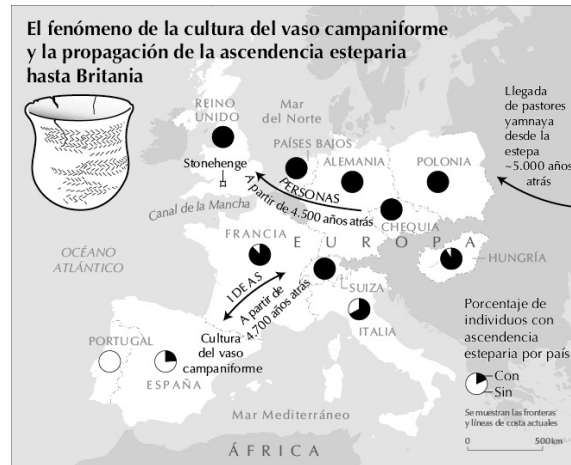
Una vez que la oleada de ascendencia esteparia impactó contra Europa central, prosiguió su avance más allá. A partir de unos 4.700 años atrás, un par de siglos después de que la cultura de la cerámica cordada barriera Europa central, se produjo una expansión igual de acusada de la cultura del vaso campaniforme, probablemente procedente de la región de la actual Iberia. La cultura del vaso campaniforme debe su nombre a las vasijas en forma de campana que rápidamente se difundieron por un vasto territorio de Europa occidental, junto con otros artefactos que incluían botones decorativos y brazales de arquero. El estudio de la proporción de isótopos de elementos como el estroncio, el plomo y el oxígeno característica de los materiales de distintas partes del mundo permite desentrañar el desplazamiento de personas y objetos. A través del estudio de la composición isotópica de piezas dentales, los arqueólogos han revelado que algunas personas de la cultura del vaso campaniforme viajaron hasta cientos de kilómetros de distancia de su lugar de nacimiento.<sup>36</sup> La cultura del vaso campaniforme se expandió hasta Britania a partir de 4.500 años atrás.

Una de las grandes preguntas sin resolver para conocer el despliegue de la cultura del vaso campaniforme siempre ha sido si se vio impelida por el desplazamiento de personas o por la difusión de ideas. A comienzos del siglo XX el reconocimiento de la gran repercusión de la cultura del vaso campaniforme condujo a la noción romántica de una «etnia concreta» que difundió una cultura nueva y tal vez las lenguas célticas, un guiño al fervor nacionalista del momento, pero, al igual que las afirmaciones sobre la cultura de la cerámica cordada, esta interpretación también cayó en desgracia después de la Segunda Guerra Mundial.

En 2017 mi laboratorio logró reunir datos de ADN antiguo del genoma completo de más de 200 esqueletos emparentados con la cultura del vaso

campaniforme de toda Europa.<sup>37</sup> Íñigo Olalde, científico posdoctoral, analizó los datos y reveló que los individuos de Iberia eran genéticamente indistinguibles de los pueblos que los habían precedido y que no estaban enterrados al estilo de la cultura del vaso campaniforme. Pero los individuos emparentados con la cultura del vaso campaniforme de Europa central eran muy distintos, ya que la mayoría de su ascendencia era de origen estepario y tenían pocos o ningún ancestro en común con los individuos de Iberia vinculados a la cultura del vaso campaniforme. Por tanto, a diferencia de lo sucedido con la expansión de la cultura de la cerámica cordada procedente del este, la expansión inicial de la cultura del vaso campaniforme por toda Europa se produjo a través de la difusión de ideas, no de la migración.

Sin embargo, en cuanto la cultura del vaso campaniforme llegó a Europa central mediante la propagación de ideas, siguió expandiéndose más allá a través de la migración. Antes del despliegue de la cultura del vaso campaniforme hasta Britania, ni una sola muestra de ADN antiguo de las muchas docenas analizadas tenía ascendencia esteparia. Pero a partir de 4.500 años atrás, cada una de las muchas docenas de muestras británicas antiguas analizadas portaba grandes cantidades de ancestros esteparios y ninguna afinidad especial en absoluto con los íberos. Medido en términos de proporción de ascendencia esteparia, el ADN extraído de docenas de esqueletos de la cultura del vaso campaniforme de Britania presenta una gran coincidencia con el de los esqueletos de las tumbas de la cultura del vaso campaniforme al otro lado del canal de la Mancha. El impacto genético de la expansión de los pueblos procedentes del continente hasta las Islas Británicas durante este periodo fue permanente. Esqueletos británicos e irlandeses<sup>38</sup> de la Edad del Bronce posteriores al periodo campaniforme tenían como mucho en torno a un 10 % de ascendencia de los primeros granjeros de esas islas, y el 90 % restante de pueblos como los asociados con la cultura del vaso campaniforme de los Países Bajos. Aquello fue un reemplazo de población cuando menos igual de espectacular que el asociado a la expansión de la cultura de la cerámica cordada.



**Figura 16.** La propagación del vaso campaniforme por el territorio actual de España y Portugal y Europa central se debió a un desplazamiento de ideas, no de personas, tal como reflejan los distintos patrones ancestrales. En cambio, la expansión de la cerámica campaniforme por las Islas Británicas fue acompañada de una migración masiva. Esto se sabe porque en torno al 90% de la población que construyó Stonehenge (gente sin ninguna ascendencia yamnaya) fue sustituido por gente de Europa continental que sí portaba esa ascendencia.

Resulta que la idea desacreditada de la etnia concreta era correcta en el caso de Britania pero errónea para explicar la propagación de la cultura del vaso campaniforme por el continente europeo en su conjunto. De modo que los datos de ADN antiguo están empezando a brindar una idea más matizada de cómo cambiaron las culturas durante la prehistoria. Espoleados por los resultados del ADN antiguo, varios arqueólogos me han planteado que la cultura del vaso campaniforme podría contemplarse como una especie de religión antigua a la que se convirtieron pueblos de distintas procedencias para adoptar una nueva manera de ver el mundo y que, por tanto, actuó como disolvente ideológico que facilitó la integración y el despliegue de la ascendencia y cultura esteparias hasta Europa central y occidental. En un yacimiento húngaro de la cultura del vaso campaniforme encontramos pruebas directas de que esta cultura estaba abierta a diversas ascendencias, puesto que había individuos enterrados al estilo de esta cultura con todo el rango posible de ascendencia esteparia, desde cero hasta un 75% (la misma cantidad que en pueblos asociados a la cultura de la cerámica cordada).

¿Qué permitió una expansión tan espectacular de la gente que practicaba la cultura del vaso campaniforme por el noroeste de Europa y el desplazamiento de las sofisticadas poblaciones asentadas allí con anterioridad? Los

arqueólogos consideran la cultura del vaso campaniforme muy diferente de la cultura de la cerámica cordada, a su vez muy distinta de la cultura yamnaya. Sin embargo, las tres participaron en la expansión masiva de la ascendencia esteparia desde el este hacia el oeste, y tal vez compartieran algunos elementos ideológicos a pesar de tener rasgos tan dispares.

Las especulaciones sobre las características comunes a culturas separadas entre sí por cientos de kilómetros incomodaba a la comunidad científica y arqueológica. Pero debíamos prestar atención. Antes de los descubrimientos genéticos teníamos la tranquilidad de poder rechazar por fantástica cualquier afirmación de que culturas tan dispares entre sí desde un punto de vista arqueológico como los yamnaya, la de la cerámica cordada y la del vaso campaniforme compartieran una nueva manera de entender el mundo. Pero ahora sabemos que esos tres pueblos estuvieron enlazados por grandes migraciones, algunas de las cuales aplastaron culturas previas, lo que evidencia los profundos efectos de aquellas migraciones. También debemos volver a considerar la difusión de las lenguas, una manifestación directa de la propagación de la cultura. El hecho de que todos los europeos actuales hablen idiomas muy relacionados entre sí es una prueba de que hubo una intensa divulgación de una cultura nueva por toda Europa en cierto momento. ¿Pudo verse impulsada la propagación de las lenguas compartidas en toda Europa por el despliegue de personas que atestiguan el ADN antiguo?

## **El origen de las lenguas indoeuropeas**

Uno de los grandes misterios de la prehistoria lo constituye el origen de las lenguas indoeuropeas, el conjunto de lenguas emparentadas que se habla hoy en día en casi toda Europa, Armenia, Irán y el norte de India, con un gran hueco en Oriente Próximo, donde estas lenguas solo existieron en la periferia durante los últimos 5.000 años, algo que sabemos porque la escritura se inventó allí.

Una de las primeras personas que percibió la similitud entre las lenguas indoeuropeas fue William Jones, un magistrado que ejerció en Calcuta en la India británica, que sabía griego y latín por su etapa escolar y que había aprendido sánscrito, la lengua de los textos religiosos antiguos indios. En

1786 señaló: «La lengua sánscrita, al margen de su antigüedad, tiene una estructura maravillosa; más perfecta que la del griego, más rica que la del latín y más exquisitamente refinada que la de ambos, pero comparte con ellos una afinidad mayor, tanto en cuanto a raíces verbales como en cuanto a formas gramaticales, de la que seguramente podría haber surgido por accidente; tan marcada, de hecho, que ningún filósofo podría analizar las tres sin llegar al convencimiento de que provienen de una fuente común que, tal vez, ya ni exista».<sup>39</sup> Durante más de 200 años los eruditos se han devanado los sesos para averiguar cómo se llegó a tal semejanza lingüística en una región tan extensa.

En 1987 Colin Renfrew propuso una teoría unificada para explicar cómo alcanzaron las lenguas indoeuropeas su distribución actual. En su obra *Archaeology and Language: The Puzzle of Indo-European Origins*, propuso que la homogeneidad lingüística que se aprecia en la actualidad en una extensa franja de Eurasia podría explicarse mediante un único acontecimiento: la expansión desde Anatolia a partir de 9.000 años atrás de pueblos que difundieron la agricultura.<sup>40</sup> Su razonamiento se basaba en la idea de que la agricultura habría otorgado a los anatolios una ventaja económica que habría permitido el despliegue masivo de los nuevos pobladores por Europa. Estudios antropológicos han revelado con rotundidad que se necesitan grandes migraciones de gente para lograr un cambio de lengua en sociedades pequeñas, así que es probable que un fenómeno tan generalizado como la propagación de las lenguas indoeuropeas fuera impulsado por una migración masiva.<sup>41</sup> Como no había ningún signo arqueológico convincente de una migración a gran escala posterior hacia Europa, y como es difícil imaginar que otros grupos lograran imponerse después del asentamiento de poblaciones agrícolas bien arraigadas, Renfrew y otros estudiosos que lo sucedieron concluyeron que la expansión de la agricultura fue lo que probablemente llevó las lenguas indoeuropeas a Europa.<sup>42</sup>

La lógica de Renfrew era concluyente teniendo en cuenta los datos disponibles por entonces, pero el argumento de que la expansión de la agricultura desde Anatolia impulsó la difusión de las lenguas indoeuropeas por Europa se vio socavada por los descubrimientos alcanzados a partir del

estudio de ADN antiguo, los cuales revelaron que después de 5.000 años atrás ocurrió un desplazamiento masivo de gente hacia Europa central asociado con la cultura de la cerámica cordada. A partir de principios básicos (que después de la propagación de la agricultura hacia Europa no habría sido creíble, desde un punto de vista demográfico, otra migración lo bastante grande como para inducir una sustitución lingüística), Renfrew construyó una explicación convincente de la hipótesis anatolia que ganó muchos adeptos. Pero la teoría siempre está supeditada a los datos, y los datos revelan que los yamnaya también tuvieron gran repercusión demográfica; de hecho, está claro que la fuente más importante de ancestros en el norte de Europa actual la constituye el pueblo yamnaya o grupos muy emparentados con él. Esto sugiere que la expansión yamnaya probablemente difundió un gran grupo de lenguas nuevas por toda Europa. La ubicuidad de las lenguas indoeuropeas a lo largo de los últimos milenios y el hecho de que la migración asociada a los yamnaya fuera más reciente que la vinculada a la difusión de la agricultura, torna probable que al menos algunas lenguas indoeuropeas de Europa, y tal vez todas ellas, fueran difundidas por los yamnaya.<sup>43</sup>

El argumento principal en contra de la hipótesis anatolia es la hipótesis esteparia, la idea de que las lenguas indoeuropeas se difundieron desde la estepa situada al norte del mar Negro y el mar Caspio. El mejor argumento a favor de la hipótesis esteparia antes de que hubiera datos genéticos tal vez fuera el que aportó David Anthony, quien puso de manifiesto la improbabilidad de que el vocabulario compartido por la inmensa mayoría de las lenguas indoeuropeas actuales concuerde con una aparición muy anterior a unos 6.000 años atrás. La observación clave de Anthony es que todas las ramas existentes de la familia de lenguas indoeuropeas salvo las de Anatolia con una divergencia más antigua, ya extintas (como el antiguo hitita), poseen un vocabulario común elaborado para hablar de carros, lo que incluye términos para nombrar los ejes, las varas de arreo y las ruedas. Anthony interpretó estas coincidencias como una prueba de que todas las lenguas indoeuropeas que se hablan hoy, desde India en el este hasta la vertiente atlántica por el oeste, descienden de una lengua que hablaba un pueblo antiguo que usaba carros. Ese pueblo no pudo existir mucho antes de unos

6.000 años atrás, puesto que a partir de los restos arqueológicos sabemos que fue por entonces cuando se difundió el uso de ruedas y de carros.<sup>44</sup> Esta fecha descarta la expansión de la agricultura desde Anatolia hacia Europa entre 9.000 y 8.000 años atrás. El candidato obvio para la difusión de la mayoría de las lenguas indoeuropeas actuales es, pues, el pueblo yamnaya, que dependía de la tecnología del carro y la rueda cuyo uso se generalizó unos 5.000 años atrás.

El hecho de que pudiera haberse producido una migración lo bastante masiva por parte de los pastores esteparios para desplazar poblaciones agrícolas bien asentadas y, por tanto, difundir una lengua nueva, parece a la vista de todo ello aún menos viable en el caso de India que en el caso de Europa. India está resguardada de la estepa por las elevadas cimas de Afganistán, mientras que Europa no cuenta con una barrera protectora semejante. Sin embargo, los pastores esteparios también se abrieron paso hasta India. Tal como se expone en el próximo capítulo, casi toda la población actual de India es una mezcla de dos poblaciones ancestrales muy divergentes, una de las cuales recibió casi la mitad de su ascendencia directamente del pueblo yamnaya.

Mientras los hallazgos genéticos atribuyen un peso central a los yamnaya en la difusión de las lenguas indoeuropeas, lo que inclina la balanza definitivamente en favor de alguna variante de la hipótesis esteparia, esos descubrimientos no resuelven aún la cuestión del territorio de origen de las lenguas indoeuropeas, el lugar donde esas lenguas se hablaban antes de la espectacular expansión yamnaya. Las lenguas anatólicas conocidas a partir de tablillas de 4.000 años de antigüedad, recuperadas del Imperio hitita y otras culturas antiguas vecinas, no comparten todo el vocabulario relacionado con carros y ruedas que sí tienen en común todas las lenguas indoeuropeas que se hablan hoy en día. El ADN antiguo disponible de esta época de Anatolia no revela ningún signo de ascendencia esteparia similar a la de los yamnaya (aunque las pruebas disponibles en este caso son indirectas, puesto que aún no se ha publicado ningún ADN antiguo de los propios hititas). Esto me anima a proponer que la ubicación más probable de la población que habló por primera vez una lengua indoeuropea fue el sur de la cordillera del Cáucaso, tal vez en lo que hoy es Irán o Armenia, porque el ADN antiguo de



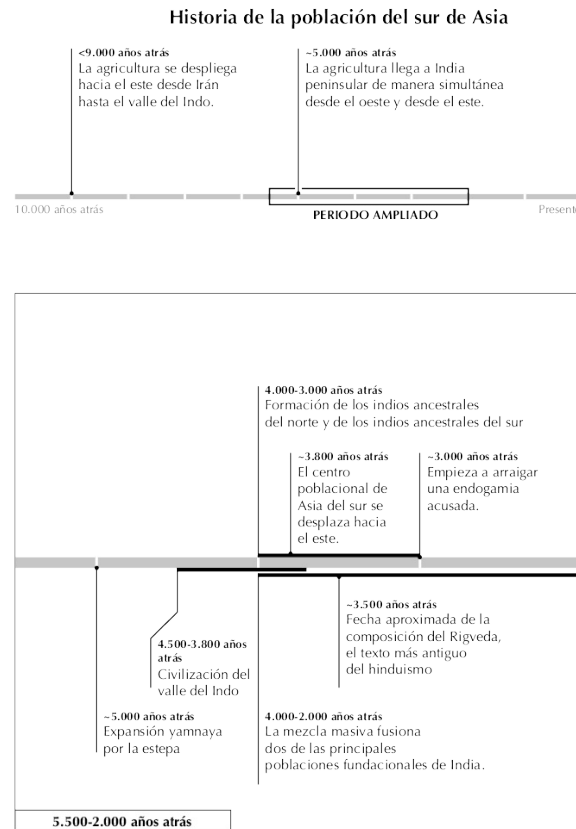
gente que vivió ahí concuerda con lo esperable en una población que diera origen a los yamnaya y a los anatolios de la antigüedad. Si esto fuera correcto, esa población envió una rama hacia la estepa (que se mezclaría con los cazadores-recolectores esteparios en una proporción de uno a uno para convertirse en los yamnaya, tal como se describió antes) y otra hacia Anatolia para fundar los ancestros de la gente de esa región que con lenguas como el hitita.

Para los legos en la materia tal vez resulte sorprendente que el ADN pueda tener una repercusión definitiva en un debate sobre lenguas. Por supuesto que el ADN no es capaz de revelar qué lenguas hablaba la gente, pero lo que sí puede hacer la genética es determinar qué migraciones ocurrieron. Si la gente se desplazó, esto significa que también hubo contacto cultural. Dicho de otro modo: el seguimiento genético de las poblaciones también permite trazar la posible difusión de culturas y lenguas. Trazando posibles rutas migratorias y descartando otras, el ADN antiguo ha terminado con un estancamiento de décadas en la controversia sobre los orígenes de las lenguas indoeuropeas. La hipótesis anatolia se ha quedado sin su mejor argumento, y la versión más común de la hipótesis esteparia (que sitúa en la estepa el origen último de todas las lenguas indoeuropeas, incluidas las antiguas de Anatolia) también debe modificarse. El ADN se ha convertido en un elemento crucial para la nueva síntesis de la genética, la arqueología y la lingüística que está reemplazando ahora teorías desfasadas.

Una de las grandes lecciones de la revolución del ADN es que sus descubrimientos casi siempre desvelan migraciones humanas muy diferentes de los modelos preexistentes, lo que evidencia lo poco que sabíamos sobre migraciones humanas y formación de poblaciones antes de la invención de esta tecnología. La visión de los indoeuropeos o «arios» como un grupo «puro» ha despertado sentimientos nacionalistas en Europa desde el siglo XIX.<sup>45</sup> Se ha debatido sobre si los celtas, los teutones u otros grupos eran auténticos «arios», y el racismo nazi se vio impulsado por esta discusión. Los datos genéticos han reportado lo que podría parecer un respaldo incómodo a algunas de esas ideas, al sugerir que la difusión de muchas lenguas indoeuropeas se debió a un solo grupo con cohesión genética. Pero los datos también revelan que aquellos debates tempranos erraron al dar por supuesta

la pureza de la ascendencia. Aunque los hablantes originales del indoeuropeo vivieran en Oriente Próximo o en el este de Europa, los yamnaya, principales responsables de la difusión de las lenguas indoeuropeas por una gran extensión del orbe, surgieron de la mezcla. Los pueblos que practicaban la cultura de la cerámica cordada surgieron de una mezcla mayor, y los europeos del noroeste vinculados a la cultura del vaso campaniforme resultaron de otra mezcla aún mayor. El ADN antiguo ha constatado que las grandes migraciones y las grandes mezclas entre poblaciones muy divergentes fueron la fuerza principal que modeló la prehistoria humana, y las ideologías que persiguen un regreso a una pureza mítica son contrarias a la ciencia rigurosa.

## 6. El choque que formó India



### La caída de la civilización del valle del Indo

En el texto más antiguo del hinduismo, el Rigveda, el dios guerrero Indra arremete contra sus enemigos impuros, o *dasa*, en un carro tirado por caballos, destruye sus fortalezas, o *pur*, y garantiza tierra y agua a su pueblo, los *arya*, o arios.<sup>1</sup>

El Rigveda, compuesto entre 4.000 y 3.000 años atrás en sánscrito arcaico, se transmitió de forma oral durante unos 2.000 años antes de ponerse por escrito, como la *Ilíada* y la *Odisea* en Grecia, compuestas varios siglos más tarde en otra lengua indoeuropea temprana.<sup>2</sup> El Rigveda es una ventana extraordinaria al pasado, puesto que ofrece una ojeada a lo que pudo ser la cultura indoeuropea durante un periodo mucho más próximo a la época en que esas lenguas salieron de una fuente común. Pero ¿qué relación

mantienen las historias del Rigveda con lo que ocurrió en realidad? ¿Quiénes eran los *dasa*, quiénes los *arya* y dónde estaban esas fortalezas? ¿De verdad pasó algo de eso?

La posibilidad de usar la arqueología para resolver estas preguntas despertó un entusiasmo tremendo en las décadas de 1920 y 1930. En aquellos años las excavaciones descubrieron los restos de una civilización antigua, las ciudades amuralladas de Harappa, Mohenjo-Daro y otras partes de la provincia de Panyab y la región de Sind, datadas entre 4.500 y 3.800 años atrás. Estas ciudades y otros pueblos y villas menores salpicaban el valle del río Indo, situado en el territorio actual de Pakistán y partes de India, y algunos de ellos daban cobijo a decenas de miles de personas.<sup>3</sup> ¿Eran ellas tal vez las fortalezas, o *pur*, del Rigveda?

Las ciudades de la civilización del valle del Indo estaban amuralladas en todo su perímetro y dispuestas por cuadrículas. Tenían grandes reservas de grano obtenido del cultivo de las llanuras fluviales circundantes. Las ciudades albergaban artesanos que trabajaban con barro, oro, cobre, conchas y lana. La gente de la civilización del valle del Indo practicaba en abundancia el trueque y el comercio, tal como reflejan las pesas de piedra y el sistema de medidas que dejaron tras de sí, al igual que los pueblos con los que comerciaban, procedentes de tierras tan lejanas como Afganistán, Arabia, Mesopotamia y hasta África.<sup>4</sup> Fabricaban sellos decorativos con motivos humanos o animales que solían portar signos o símbolos cuyo significado sigue aún sin descifrar en gran medida.<sup>5</sup>

Desde las primeras excavaciones hay muchos enigmas sin resolver sobre la civilización del valle del Indo, no solo su sistema de escritura. El mayor misterio gira en torno a su declive. Alrededor de 3.800 años atrás, los asentamientos del Indo se redujeron y los centros de población se desplazaron al este, hacia la llanura gangeática.<sup>6</sup> Fue por entonces cuando se compuso el Rigveda en sánscrito arcaico, una lengua antecesora de la inmensa mayoría de las lenguas habladas hoy en el norte de India y que el milenio anterior se separó de los idiomas hablados en Irán. Las lenguas indoiránias son a su vez primas de casi todas las que se hablan en Europa y, junto con ellas, conforman la gran familia de lenguas indoeuropeas. La religión del Rigveda, con su panteón de deidades que gobiernan la naturaleza

y regulan la sociedad, mantenía similitudes inconfundibles con la mitología de otras partes de la Eurasia indoeuropea, incluidos Irán, Grecia y Escandinavia, lo que aporta indicios adicionales de la conexión cultural entre vastas extensiones de Eurasia.<sup>7</sup>

Algunas personas han especulado con que el derrumbamiento de la civilización del valle del Indo se debió a la llegada a la región de migrantes procedentes del norte y del oeste que hablaban lenguas indoeuropeas, los llamados indoarios. Los invasores que aparecen en el Rigveda tenían caballos y carros. A través de la arqueología sabemos que la civilización del valle del Indo era una sociedad sin caballos. No hay signos claros de caballos en sus emplazamientos, ni restos de vehículos con ruedas de radios, aunque hay figurillas de barro con carros de ruedas tirados por ganado.<sup>8</sup> Los caballos y los carros con ruedas de radios eran las armas de destrucción masiva de la Eurasia de la Edad del Bronce. ¿Usaron los euroarios su tecnología militar para acabar con la vieja civilización del valle del Indo?

Desde las primeras excavaciones en Harappa los nacionalismos, tanto de Europa como de Asia, han aprovechado la «teoría de la invasión aria», lo que dificulta la discusión objetiva de esta idea. El racismo europeo, que incluía el nazismo, se sintió atraído por la idea de una invasión de India en la que los habitantes de piel oscura fueron sometidos por guerreros de piel clara emparentados con europeos del norte que impusieron un sistema jerárquico de castas que prohibió los matrimonios mixtos entre los distintos grupos. Para los nazis y otros, la distribución de la familia de lenguas indoeuropeas, que vinculaba Europa con India y tuvo poca repercusión en Oriente Próximo, donde se encontraban los judíos, hablaba de una conquista durante la antigüedad que partió de una tierra natal ancestral y avanzó desplazando y sometiendo a los pueblos de los territorios ocupados, unos hechos que aspiraban a emular.<sup>9</sup> Algunas personas situaban esa tierra natal ancestral de los indoarios en el nordeste de Europa, que incluía Alemania. Asimismo tomaron como propios algunos rasgos de la mitología védica, autoproclamándose arios, de acuerdo con el término que figura en el Rigveda, y adoptando la esvástica, un símbolo hindú tradicional de la buena suerte.<sup>10</sup>

El interés del nazismo por las migraciones y la difusión de las lenguas

indoeuropeas dificultó que los eruditos serios de Europa debatieran sobre la posibilidad de que las migraciones propagaran las lenguas indoeuropeas.<sup>11</sup> En India también escuece la posibilidad de que la civilización del valle del Indo cayera en manos de migrantes hablantes de indoeuropeo procedentes del norte, ya que sugiere que elementos importantes de la cultura del sur de Asia podrían tener influencias foráneas.

La idea de una migración masiva desde el norte ha perdido el respaldo de los estudiosos no solo porque se haya vuelto tan politizada, sino también porque los expertos han reparado en que los grandes cambios culturales en el registro arqueológico no siempre implican grandes migraciones. Y, de hecho, apenas hay signos arqueológicos de un desplazamiento así de población. No existen estratos claros de cenizas y destrucción unos 3.800 años atrás que indiquen la quema y el saqueo de las poblaciones del Indo. En todo caso, los signos hallados apuntan a que el declive de la civilización del valle del Indo se produjo durante un periodo prolongado que implicó la migración fuera de las ciudades y una degradación medioambiental ocurrida a lo largo de décadas. Pero la inexistencia de signos arqueológicos no significa que no hubiera grandes incursiones desde el exterior. El Imperio romano de occidente se derrumbó entre 1.600 y 1.500 años atrás bajo la presión de las expansiones germánicas, y se vio obligado a lidiar con grandes golpes políticos y económicos cuando, cada uno por su lado, visigodos y vándalos saquearon Roma y asumieron el control político de las provincias romanas. Sin embargo, hasta ahora parece haber pocos signos arqueológicos de la destrucción de las ciudades romanas durante este periodo y, de no ser por las detalladas crónicas históricas, tal vez ignoraríamos que ocurrieron sucesos tan determinantes.<sup>12</sup> También en el caso de la aparente despoblación del valle del Indo es posible que estemos limitados por la dificultad de la arqueología para detectar cambios bruscos. Los patrones que desvela la arqueología tal vez oculten desencadenantes más repentinos.

¿Qué puede aportar la genética? No puede decirnos qué ocurrió al final de la civilización del valle del Indo, pero sí puede revelar si hubo un choque de pueblos con ancestros muy distintos. Aunque la mezcla no evidencia de por sí que hubiera una migración, los signos genéticos de mezcla demuestran que hacia la época de la caída de Harappa se produjo un cambio demográfico

radical y, por tanto, tal vez también tuviera lugar un cambio cultural.

### **Una tierra de colisiones**

La gran cordillera del Himalaya se formó unos 10 millones de años atrás por el choque de la placa continental de India, que se desplazaba hacia el norte por el océano Índico, con la placa de Eurasia. La India actual también surgió del choque entre culturas y pueblos.

Consideremos la agricultura. El subcontinente indio es uno de los graneros del mundo (en la actualidad alimenta a un cuarto de la población mundial) y ha sido uno de los grandes centros de población desde que los humanos modernos se desplegaron por Eurasia a partir de 50.000 años atrás. Sin embargo, la agricultura no se inventó en India. La agricultura india actual nació del choque de los dos grandes sistemas agrícolas de Eurasia. Los cultivos de Oriente Próximo que crecen con las lluvias del invierno, el trigo y la cebada, llegaron al valle del Indo algo después de 9.000 años atrás, según las pistas arqueológicas, tal como se comprobó, por ejemplo, en la antigua localidad de Mehrgarh, en el extremo oeste del valle del Indo, actual Paquistán.<sup>13</sup> Unos 5.000 años atrás los agricultores locales consiguieron sembrar estos cultivos para adaptarlos a las lluvias del verano monzónico, y esos cultivos se difundieron hasta la península de India.<sup>14</sup> Los cultivos del arroz y el mijo, que dependen de las lluvias monzónicas estivales chinas, también llegaron a la península India unos 5.000 años atrás. India pudo ser el primer lugar donde confluyeron los sistemas agrícolas de Oriente Próximo y de China.

La lengua también es fruto de una mezcla. Las lenguas indoeuropeas del norte de India están emparentadas con las lenguas de Irán y Europa. Las lenguas drávidas o dravídicas, habladas sobre todo por los indios del sur, no mantienen un parentesco cercano con las lenguas que se hablan fuera del sur de Asia. También están las lenguas sinotibetanas, habladas por grupos que viven en las montañas que bordean el norte de India, y pequeñas bolsas de grupos tribales en el este y centro que hablan lenguas austroasiáticas relacionadas con el camboyano y el vietnamita, y que se cree que descienden de las lenguas habladas por los primeros pueblos que trajeron el cultivo del

arroz al sur de Asia y partes del sudeste asiático. En el Rigveda hay préstamos lingüísticos de lenguas dravídicas y austroasiáticas antiguas fáciles de detectar porque no son típicos de las lenguas indoeuropeas, lo que implica que estas lenguas han estado en contacto en India durante al menos 3.000 o 4.000 años.<sup>15</sup>

La gente de India también es diversa en cuanto a aspecto, lo que brinda un testimonio visual del mestizaje. Un paseo por las calles de cualquier ciudad india no deja lugar a dudas sobre la diversidad de sus habitantes. La tonalidad de la piel va desde el negro hasta el blanco. Algunas personas tienen rasgos faciales europeos, otras más parecidos a los rasgos chinos. Resulta tentador pensar que estas diferencias reflejan un choque entre poblaciones distintas que se mezclaron en algún momento del pasado, con distintas proporciones de esa mezcla en los diferentes grupos que viven en la actualidad. Pero también es posible pasarse interpretando el aspecto físico, ya que se sabe que el aspecto también puede deberse al entorno y la dieta.

El primer trabajo genético realizado en India arrojó resultados aparentemente contradictorios. Los investigadores que estudiaron el ADN mitocondrial, transmitido siempre por vía materna, descubrieron que la inmensa mayoría del ADN mitocondrial de los indios era único en el subcontinente, y calcularon que los tipos de ADN mitocondrial indio solo compartían una ascendencia común con los que predominaban fuera del sur de Asia muchas decenas de miles de años atrás.<sup>16</sup> Esto sugería que los ancestros por vía materna de los indios actuales habían permanecido aislados dentro del subcontinente durante un largo periodo de tiempo, sin mezclarse con poblaciones vecinas del oeste, del este o del norte. En cambio, buena parte de los cromosomas Y en India, transmitidos de padre a hijo, evidenciaba un parentesco mayor con los eurasiáticos del oeste (de Europa, Asia central y Oriente Próximo), lo que indicaba mestizaje.<sup>17</sup>

Algunos historiadores de India se han llevado las manos a la cabeza y han descartado la información genética debido a estos descubrimientos aparentemente contradictorios. No ayudó a mejorar la situación el hecho de que los genetistas carezcan de formación académica en arqueología, antropología y lingüística, las disciplinas imperantes en el estudio de la prehistoria humana, y tiendan a cometer errores elementales o a caer en



falacias conocidas al resumir los descubrimientos procedentes de esas especialidades. Pero es imprudente ignorar la genética. Puede que los genetistas seamos los bárbaros que se han sumado a última hora al estudio del pasado humano, pero nunca es buena idea ignorar a los bárbaros. Nosotros tenemos acceso a un tipo de datos que nadie ha tenido jamás con anterioridad, y estamos empuñando esos datos para resolver cuestiones que antes eran inabordables sobre quiénes eran las personas antiguas.

### **El aislamiento de la población de Pequeño Andamán**

Mi investigación de la prehistoria de India comenzó en el año 2007 con un libro y una carta.

El libro era *The History and Geography of Human Genes*, la obra maestra de Luca Cavalli-Sforza, en la que habla de los «negritos» de las islas Andamán, situadas en el golfo de Bengala, a cientos de kilómetros de tierra firme. Las islas Andamán han permanecido aisladas por la barrera de mares profundos durante la mayor parte de la historia de la expansión de los humanos modernos por toda Eurasia, aunque el conjunto de islas que conforman Gran Andamán se ha visto alterado de forma masiva por influencias continentales a lo largo de los últimos siglos (los británicos lo usaron como prisión colonial). La isla Sentinel del Norte está habitada por uno de los pueblos de la Edad de la Piedra que han permanecido aislados del mundo durante más tiempo, un grupo formado por varios centenares de personas en la actualidad protegidas de interferencias externas por el gobierno indio, y que están tan fuera de este mundo que dispararon flechas contra los helicópteros indios enviados para brindarles ayuda después del tsunami que azotó el océano Índico en 2004. Los andamaneses hablan lenguas tan distintas de cualquier otra de Eurasia que no se ha podido rastrear ninguna relación entre ellas. Además, su aspecto es muy distinto al de otros humanos de las proximidades, con un cuerpo más menudo y un pelo muy ensortijado. En un apartado de su libro, Cavalli-Sforza especuló con la posibilidad de que los andamaneses fueran los descendientes aislados de los primeros humanos modernos que salieron de África, quienes quizá se instalaran allí antes de la migración que se produjo a partir de 50.000 años atrás, y dieran origen a la

mayoría de los ancestros de la población no africana actual.

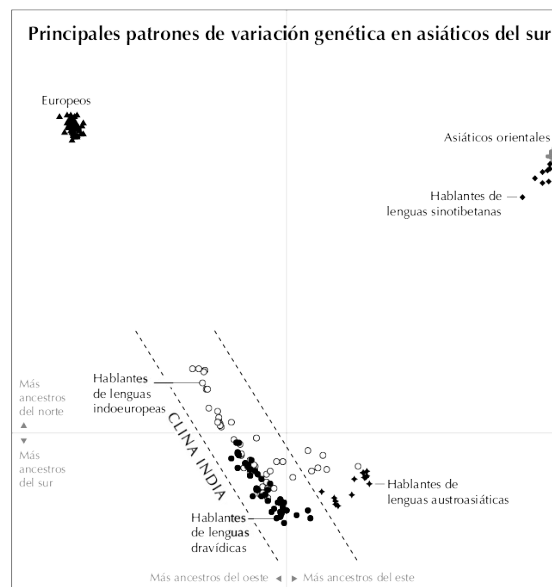
Al leer esto, mis compañeros y yo escribimos una carta a Lalji Singh y Kumarasamy Thangaraj, del Centro de Biología Celular y Molecular (Centre for Cellular and Molecular Biology, CCMB) de Haidarābādu, en India. Unos años antes, Singh y Thangaraj habían publicado un artículo sobre ADN mitocondrial y del cromosoma Y de gente de las islas Andamán.<sup>18</sup> Su estudio revelaba que la gente de la isla Pequeño Andamán había estado separada durante decenas de miles de años de los pueblos del continente eurasiático. Les pregunté si sería posible analizar genomas completos de los andamaneses para tener una imagen más completa.



**Figura 17a.** La gente del norte habla sobre todo lenguas indoeuropeas y tiene una proporción relativamente elevada de ascendencia emparentada con los habitantes de Eurasia occidental. La gente del sur habla sobre todo lenguas dravídicas y porta una proporción bastante baja de ancestros de Eurasia occidental. Muchos grupos del norte y el este hablan lenguas sinotibetanas. Las tribus aisladas del centro y el este hablan lenguas austroasiáticas.

A Singh y a Thangaraj los entusiasmó la colaboración y enseguida me convencieron de que también había mucho más que decir sobre los indios de las zonas continentales. Nos ofrecieron acceso a una colección inmensa de ADN. En los congeladores del CCMB habían reunido muestras de una diversidad humana extraordinaria en India (la última vez que lo miré el

conjunto incluía más de 300 grupos y más de 18.000 muestras de ADN individual tomadas por estudiantes de toda India que habían visitado pueblos y extraído muestras de sangre de gente cuyos abuelos fueran de la misma localidad y del mismo grupo). De la colección del CCMB seleccionamos 25 grupos de la mayor diversidad posible en cuanto a geografía, cultura y lengua. Los grupos pertenecían tradicionalmente a un nivel social tanto alto como bajo dentro del sistema de castas indio, y también contaban con cierta cantidad de tribus absolutamente al margen del sistema de castas.



**Figura 17b.** El análisis de los patrones primarios de variación genética en Asia meridional revela que la mayoría de los grupos indios da lugar a un gradiente de ancestros, de forma que los hablantes de lenguas indoeuropeas, situados en el norte, se concentran en un extremo, mientras que los hablantes de lenguas dravídicas, situados en el sur, se concentran en el otro extremo.

Unos meses después, Thangaraj acudió a nuestro laboratorio de Boston trayendo consigo este conjunto único y valiosísimo de muestras de ADN. Las analizamos usando un microchip de ADN para polimorfismos de un único nucleótido (o «snips», por sus siglas en inglés), una tecnología que acababa de estar disponible en Estados Unidos pero que aún no se usaba en India. Esta es la razón por la que Thangaraj había conseguido el permiso del gobierno para sacar el ADN fuera de India. (En India existen regulaciones

que limitan la exportación de material biológico en caso de que la investigación se pueda realizar dentro del país).

Un microchip para polimorfismos de un solo nucleótido contiene cientos de miles de celdillas microscópicas, cada una de las cuales se habrá cubierto con fragmentos de ADN sintetizados artificialmente de regiones del genoma que se quieran analizar. Cuando se deposita sobre el chip una muestra de ADN, los fragmentos que se complementan con las secuencias de ADN artificiales se unen a ellas con fuerza, mientras que los que no se solapan se desprenden con facilidad. Como resultado de la intensidad relativa con que se unen a estas secuencias diana, una cámara que detecta fluorescencia es capaz de determinar qué posibles tipos genéticos porta una persona en su genoma. El chip para polimorfismos de un único nucleótido que nosotros analizamos consiguió estudiar muchos cientos de miles de posiciones en el genoma que portan mutaciones que aparecen en algunas personas pero no en otras.

El estudio de esas posiciones permite determinar qué personas están más emparentadas con otras. La técnica es mucho menos costosa que la secuenciación de un genoma humano completo, ya que se centra en puntos de interés, los que suelen diferir en distintas personas y, por tanto, ofrecen la mayor densidad de información sobre la historia de la población.

Para hacernos una primera idea de la relación que mantenían las muestras entre sí, usamos la técnica matemática del análisis de componentes principales, que también se describió en el capítulo anterior dedicado a la historia de la población eurasiática, y que detecta las combinaciones de variaciones en una sola letra del ADN que ofrecen más información sobre las diferencias entre personas. Utilizamos este método para plasmar los datos genéticos indios en una gráfica bidimensional, y descubrimos que las muestras se repartían a lo largo de una línea. En un extremo de esa línea se situaban los individuos de Eurasia occidental (gente de Europa, Asia central y Oriente Próximo) que habíamos incluido en el análisis como elemento comparativo. A la parte de la línea donde no estaban los eurasiáticos occidentales la denominamos «clina de India»: un gradiente de variación entre grupos indios que en la gráfica apuntaba como una flecha directamente hacia los eurasiáticos occidentales.<sup>19</sup>

Un gradiente en una gráfica del análisis de componentes principales puede

formarse a partir de historias muy diversas, pero ese patrón tan llamativo nos animó a sospechar que muchos grupos actuales de India podrían consistir en mezclas, en distintas proporciones, de una población ancestral emparentada con eurasiáticos occidentales y otra población muy diferente. Al ver que los grupos más meridionales de India (que también hablaban lenguas dravídicas) tendían a apartarse más dentro de la gráfica de los eurasiáticos occidentales, probamos con un modelo en el que los indios actuales surgieron a partir de una mezcla de dos poblaciones ancestrales y analizamos la concordancia de ese modelo con los datos.

Para comprobar si se había producido esa mezcla tuvimos que idear dos métodos. En realidad, los métodos que aplicamos en 2010 para evidenciar que esa mezcla se había producido entre neandertales y humanos modernos<sup>20</sup> habían sido desarrollados en un primer momento para estudiar la historia de la población india.

Primero comprobamos la hipótesis de que europeos e indios descienden de una población ancestral común que con anterioridad se había separado de los ancestros de los asiáticos orientales, como la etnia Han de China. Identificamos letras del ADN donde los genomas europeo e indio diferían, y después medimos la frecuencia con que las muestras chinas presentaban los tipos genéticos observados en europeos o indios. Descubrimos que los chinos comparten claramente más letras del ADN con los indios que con los europeos, y eso descartaba la posibilidad de que europeos e indios descendieran de una población ancestral homogénea común desde su separación de los antepasados de los chinos.

Después comprobamos la hipótesis alternativa de que chinos e indios descienden de una población ancestral común desde su separación de la ascendencia de los europeos. Pero esta posibilidad tampoco se sostenía: los grupos europeos están más emparentados con todos los indios que con todos los chinos.

Descubrimos que las frecuencias de las mutaciones genéticas observadas en todos los indios son, en promedio, intermedias entre las que presentan los europeos y los asiáticos del este. La única manera de que pudiera surgir este patrón era mediante una mezcla de poblaciones antiguas: una emparentada con la gente de Europa, Asia central y Oriente Próximo, y la otra con un

parentesco lejano con los asiáticos orientales.

En un principio llamamos «eurasiáticos occidentales» a la primera población, con la intención de abarcar el gran conjunto de las poblaciones de Europa, Oriente Próximo y Asia central, entre las cuales solo existen diferencias modestas en cuanto a las frecuencias de mutaciones genéticas entre un grupo y otro. Estas diferencias suelen ser unas diez veces más reducidas que las diferencias entre europeos y los pueblos de Asia oriental. Fue sorprendente descubrir que una de las dos poblaciones que formaban parte de los ancestros de los indios actuales se agrupara con los eurasiáticos occidentales. Esto nos pareció el extremo más oriental de la distribución antigua de la ascendencia de eurasiáticos occidentales, donde esta se había mezclado con otros pueblos muy diferentes. Vimos que la otra población estaba emparentada mucho más de cerca con los asiáticos orientales de hoy, como es el caso de los chinos, pero también estaba claramente separada de ellos por decenas de miles de años. De modo que representaba un linaje divergente temprano que contribuyó a la población que vive hoy en el sur de Asia, pero no mucho a la aparición de la gente que vive en cualquier otro lugar.

Una vez identificada la mezcla, buscamos poblaciones indias actuales que pudieran librarse de ella. Todas las poblaciones del continente tenían alguna ascendencia emparentada con eurasiáticos occidentales. Sin embargo, la gente de la isla Pequeño Andamán no tenía ninguna. Los andamaneses encajaban con ser descendientes aislados de una población antigua emparentada con los asiáticos orientales que contribuyó a dar lugar a los asiáticos del sur. La población indígena de la isla Pequeño Andamán, a pesar de tener un censo de menos de cien personas, resultó clave para comprender la historia de la población de India.

### **La fusión del este y el oeste**

Las veinticuatro horas más tensas de mi carrera científica transcurrieron en octubre del año 2008, cuando mi colaborador Nick Patterson y yo viajamos a Haidarābādu para debatir sobre esos resultados iniciales con Singh y Thangaraj.

La reunión que mantuvimos el 28 de octubre fue ardua. Singh y Thangaraj parecían amenazar con rechazar todo el proyecto. Antes del encuentro les habíamos mostrado un resumen de nuestros hallazgos según el cual los indios actuales descienden de una mezcla de dos poblaciones ancestrales muy divergentes, una de las cuales era la de los «eurasiáticos occidentales». Singh y Thangaraj se opusieron a esta formulación porque implicaba, aducían, que la gente de Eurasia occidental hubiera migrado en masa a India. Señalaron con razón que nuestros datos no ofrecían pruebas directas de esta conclusión. Hasta llegaron a pensar que la migración pudo ser en la dirección contraria, de indios hacia Oriente Próximo y Europa. A partir de sus propios estudios de ADN mitocondrial tenían claro que la gran mayoría de los linajes de ADN mitocondrial, presentes en India hoy llevaban residiendo en el subcontinente muchas decenas de miles de años.<sup>21</sup> No querían formar parte de un estudio que sugería una gran incursión de eurasiáticos occidentales en India sin estar absolutamente seguros de cómo podían concordar los datos de todo el genoma con sus estudios del ADN mitocondrial. Asimismo insinuaron que la propuesta de una migración desde Eurasia occidental sería una bomba política. No lo dijeron de forma explícita, pero era evidente que la idea de una migración procedente de fuera de India tendría un efecto transformador en el subcontinente.

Singh y Thangaraj propusieron el término «compartición genética» para describir la relación entre los eurasiáticos occidentales y los indios, una formulación que podía implicar la descendencia de una población ancestral común. Sin embargo, nosotros sabíamos por nuestros estudios que se había producido un mestizaje real e intenso entre dos poblaciones distintas, y que esa mezcla había contribuido a dar lugar a los ancestros de casi todos los indios de hoy, mientras que su propuesta dejaba abierta la posibilidad de que no hubiera ocurrido ninguna mezcla. Llegamos a un punto muerto. Por entonces sentí que consideraciones políticas nos impedían desvelar lo que habíamos descubierto.

Aquella tarde, mientras chisporroteaban los fuegos artificiales del Diwali, una de las festividades más importantes del año hindú, y mientras los más pequeños lanzaban bengalas bajo las ruedas de los camiones que transitaban por fuera de nuestro complejo, Patterson y yo nos refugiamos en la

habitación de invitados que ocupaba él dentro del instituto científico de Singh y Thangaraj para intentar comprender qué estaba pasando. Poco a poco fuimos viendo con claridad la repercusión cultural de nuestros hallazgos, así que intentamos buscar una formulación correcta desde un punto de vista científico al mismo tiempo que fuera cuidadosa con esos problemas.

Al día siguiente el grupo al completo se reunió en el despacho de Singh. Nos sentamos juntos y propusimos nombres nuevos para grupos de indios antiguos. Escribimos que la gente actual de India es resultado de mestizajes entre dos poblaciones altamente diferenciadas, los «indios ancestrales del norte» y los «indios ancestrales del sur», quienes antes de mezclarse eran tan distintos entre sí como lo son hoy los europeos y los asiáticos orientales. Los indios ancestrales del norte están emparentados con la gente de Europa, de Oriente Próximo y del Cáucaso, pero no emitíamos ninguna afirmación sobre la localización de su tierra de procedencia ni sobre migraciones de ninguna clase. Los indios ancestrales del sur descienden de una población sin ningún parentesco con ninguna población actual de fuera de India. Mostramos que ambos grupos de indios estaban enormemente mezclados dentro de India. Como consecuencia, toda la gente que habita hoy en India continental es una mezcla, aunque en distintas proporciones, de una ascendencia emparentada con eurasiáticos occidentales y de una ascendencia más emparentada con diversas poblaciones de Asia oriental y meridional. Ningún grupo en India puede proclamar que tenga pureza genética.

### **Ascendencia, poder y dominio sexual**

Tras llegar a esta conclusión, logramos calcular la proporción de ascendencia emparentada con eurasiáticos occidentales en cada grupo indio.

Para efectuar esas estimaciones, medimos el grado de coincidencia de un genoma eurasiático occidental con un genoma indio, por un lado, y con el genoma de un isleño de Pequeño Andamán, por otro. La población de Andamán fue crucial aquí porque está emparentada (aunque de lejos) con los indios ancestrales del sur, pero no porta la ascendencia emparentada con los eurasiáticos occidentales presente en todos los indios continentales, así



que pudimos utilizarlos como punto de referencia para nuestro análisis. Después repetimos el análisis, pero reemplazando el genoma indio por el genoma de una persona del Cáucaso para medir el índice de coincidencia esperable en caso de que un genoma tuviera toda su ascendencia emparentada con eurasiáticos occidentales. El cotejo de ambos resultados nos permitió plantearnos: «¿Cuánto dista cada población india de lo que cabría esperar de una población con toda su ascendencia de Eurasia occidental?». La resolución de este interrogante nos permitió calcular la proporción de ascendencia emparentada con eurasiáticos occidentales en cada población india.

Con este estudio inicial y en otros subsiguientes realizados con una cantidad mayor de grupos indios, descubrimos que la mezcla emparentada en India con eurasiáticos occidentales va de tan solo un 20 % hasta llegar al 80 %.<sup>22</sup> Esta progresión de la ascendencia india emparentada con eurasiáticos occidentales es lo que explica la clina india, o sea, el gradiente que habíamos observado en las gráficas de componentes principales. Ningún grupo está libre de mezcla, ni la casta más elevada ni la más baja, incluidas las poblaciones tribales no hindúes que permanecen fuera del sistema de castas.

Las proporciones de mestizaje aportaron pistas sobre acontecimientos pasados. Por un lado, los datos genéticos indicaban qué lenguas hablaban los antiguos indios ancestrales del norte y del sur. Los grupos de India que hablan lenguas indoeuropeas suelen tener más ascendencia de indios ancestrales del norte que los que hablan lenguas dravídicas, que tienen más antepasados de indios ancestrales del sur. Esto sugería que los indios ancestrales del norte probablemente difundieron las lenguas indoeuropeas, mientras que los indios ancestrales del sur propagaron las lenguas dravídicas.

Los datos genéticos también reflejaban el estatus social de los antiguos indios ancestrales del norte (un nivel social más alto en promedio) y de los indios ancestrales del sur (un nivel social más bajo en promedio). Los grupos que tradicionalmente han tenido mayor nivel social dentro del sistema indio de castas cuentan con una proporción más elevada de ascendencia de indios ancestrales del norte que los grupos que tradicionalmente han tenido un nivel social más bajo, incluso dentro de un mismo estado de India en el que todo el mundo habla la misma lengua.<sup>23</sup> Por ejemplo, los brahmanes, la casta

sacerdotal, tienden a tener más ascendencia de indios ancestrales del norte que los grupos entre los que viven, incluso los que hablan su misma lengua. Aunque en India hay grupos que no cumplen este patrón, incluidos casos bien documentados en los que grupos completos han cambiado de nivel social,<sup>24</sup> los resultados obtenidos son claros desde una perspectiva estadística y apuntan a que la mezcla entre indios ancestrales del norte y del sur en la antigüedad india ocurrió dentro del contexto de la estratificación social.

Los datos genéticos de indios actuales también revelan algo sobre la historia de las diferencias en cuanto a peso social entre hombres y mujeres. Entre un 20 y un 40 % de los hombres indios y entre un 30 y un 50 % de los hombres europeos orientales portan un tipo de cromosoma Y que, de acuerdo con la densidad de mutaciones que separan a la gente que lo tiene, descende del mismo ancestro masculino durante los últimos 6.800 a 4.800 años.<sup>25</sup> En cambio, el ADN mitocondrial, que se transmite por línea materna, se restringe casi por completo a India, lo que apunta a que quizá casi todo él proceda de los indios ancestrales del sur, incluso en el norte. La única explicación posible es una gran migración entre Eurasia occidental e India durante la Edad del Bronce o después de ella. Los hombres con este tipo de cromosoma Y tuvieron gran éxito dejando descendencia, mientras que las mujeres inmigrantes lograron una contribución genética mucho menor.

La discrepancia entre los patrones del cromosoma Y y del ADN mitocondrial confundió en un principio a los historiadores.<sup>26</sup> Pero una posible explicación es que la mayoría de la aportación genética que realizaron en India los indios ancestrales del norte provino de las mujeres. Este patrón de mezcla poblacional con asimetría sexual resulta de una familiaridad inquietante. Pensemos en los americanos de origen africano; en torno al 20 % de su ascendencia procedente de europeos deriva del lado masculino en una proporción de casi cuatro a uno.<sup>27</sup> Consideremos los latinos de Colombia; alrededor del 80 % de los ancestros procedentes de europeos deriva de hombres con un desequilibrio aún mayor (en una proporción de cincuenta a uno).<sup>28</sup> En la tercera parte de este libro analizo qué revela esto sobre las relaciones entre poblaciones, y entre hombres y mujeres, pero el denominador común es que los hombres de las poblaciones más poderosas tienden a unirse a mujeres de poblaciones con menos poder. Es sorprendente

que los datos genéticos puedan revelar una información tan específica sobre la naturaleza social de acontecimientos pretéritos.

## **Mestizaje poblacional y el ocaso de Harappa**

Para entender el significado de nuestros hallazgos sobre la mezcla de población dentro del contexto de la historia de India, necesitábamos saber no solo que ese mestizaje se había producido, sino también cuándo.

Una posibilidad que contemplamos fue que las mezclas detectadas se debieran a grandes migraciones humanas ocurridas durante la última glaciación, a partir de unos 14.000 años atrás, cuando la mejora del clima convirtió desiertos en tierras habitables y favoreció otros cambios en el entorno que llevaron a la gente de acá para allá por todo el paisaje de Eurasia.

Una segunda posibilidad era que las mezclas reflejaran desplazamientos de agricultores oriundos de Oriente Próximo hacia Asia meridional, una migración que podría explicar la difusión de la agricultura de Oriente Próximo por el valle del Indo a partir de 9.000 años atrás.

Una tercera posibilidad era que las mezclas ocurrieran durante los últimos 4.000 años y fueran asociadas a la propagación de las lenguas indoeuropeas que se hablan hoy en India y en Europa. Esta posibilidad apunta a acontecimientos descritos en el Rigveda. Sin embargo, aunque la mezcla ocurriera después de 4.000 años atrás, es completamente posible que se produjera entre dos poblaciones que ya llevaran un tiempo asentadas allí, de tal forma que una de ellas hubiera migrado hacia la región procedente de Eurasia occidental varios siglos o incluso milenios antes pero que aún no se hubiera mezclado con los indios ancestrales del sur.

Las tres posibilidades implican algún grado de migración desde Eurasia occidental hacia India. Aunque Singh y Thangaraj contemplaban la posibilidad de una migración desde India hacia puntos del oeste tan remotos como Europa para explicar la relación entre los indios ancestrales del norte y las poblaciones eurasiáticas occidentales, yo siempre he pensado, basándome en la falta de cualquier signo de ascendencia de indios ancestrales del norte en la inmensa mayoría de eurasiáticos occidentales actuales y la posición

geográfica extrema de India dentro de la distribución actual de pueblos que portan ancestros emparentados con eurasiáticos occidentales, que la ascendencia común probablemente reflejaba migraciones hacia Asia desde el norte o el oeste durante la antigüedad. Si datáramos la mezcla tendríamos información más concreta.

El desafío de conseguir una fecha nos animó a desarrollar una serie de métodos novedosos. Nuestro planteamiento consistió en aprovechar el hecho de que en la primera generación después del mestizaje entre indios ancestrales del norte y del sur, la descendencia habría tenido cromosomas de una ascendencia pura de indios ancestrales del norte o del sur. En cada generación subsiguiente, a medida que los individuos combinaran los cromosomas de su madre y de su padre para generar los cromosomas que pasarían a su prole, los tramos de ascendencia procedente de indios ancestrales del norte y del sur se habrían fragmentado con uno o dos puntos de empalme por generación y por cromosoma. Midiendo el tamaño típico de los segmentos de ascendencia de indios ancestrales del norte o del sur en los indios de hoy, y calculando cuántas generaciones serían necesarias para trocearlos hasta su tamaño actual, Priya Moorjani, estudiante de posgrado de mi laboratorio, logró estimar una fecha.<sup>29</sup>

Descubrimos que las fechas de mestizaje entre indios ancestrales del norte e indios ancestrales del sur en todos los grupos indios analizados se situaban entre 4.000 y 2.000 años atrás, de tal manera que los grupos hablantes de lenguas indoeuropeas tenían fechas de mestizaje más recientes en promedio que los grupos hablantes de lenguas dravídicas. Las fechas más antiguas de mezcla en estos últimos nos sorprendieron. Habíamos contado con que las mezclas más antiguas se detectarían en grupos hablantes de lenguas indoeuropeas del norte, porque se supone que fue allí donde se produjo el mestizaje por primera vez. Entonces nos dimos cuenta de que una fecha anterior en los hablantes de lenguas dravídicas tiene sentido, porque el lugar donde se encuentra hoy la gente no tiene por qué coincidir con su ubicación en el pasado. Supongamos que la primera ronda de mestizajes en India ocurrió en el norte unos 4.000 años atrás, y que fuera seguida por oleadas subsiguientes de mezcla en el norte de India, porque empezaron a producirse contactos reiterados a lo largo de una región fronteriza entre las poblaciones

afincadas allí previamente y pueblos con muchos más ancestros eurasiáticos occidentales. Parece creíble que la gente resultante de las primeras mezclas en el norte de India acabara mezclándose con el sur de India o migrando allí al cabo de miles de años, y que, por tanto, las fechas de mestizaje de los indios que residen hoy en el sur coincidieran con las de la primera ronda de mestizaje. Oleadas posteriores de cruces entre gente emparentada con eurasiáticos occidentales y grupos del norte de India darían como resultado que la fecha promedio de mezcla calculada para los indios actuales del norte sea más reciente que la de los indios del sur.

Un análisis detenido de los datos genéticos confirma la teoría de las múltiples oleadas hacia el norte de mestizajes emparentados con indios ancestrales del norte. Entre los fragmentos reducidos de ADN derivados de los indios ancestrales del norte hallados en los indios del norte encontramos también fragmentos bastante largos de ADN derivado de indios ancestrales del norte, lo que tiene que reflejar mezclas recientes con poblaciones con poca ascendencia o ninguna de indios ancestrales del sur.<sup>30</sup>

Curiosamente, los patrones observados concordaban con la hipótesis de que todas las mezclas de ascendencia emparentada con indios ancestrales del norte e indios ancestrales del sur que ocurrieron a lo largo de la historia de algunos grupos indios actuales tuvieron lugar en los últimos 4.000 años. Esto significaba que la estructura de la población de India antes de unos 4.000 años atrás era completamente distinta de la actual. Antes de esa fecha había poblaciones sin mezclas, pero después de ella se produjo una mezcla convulsiva en India que afectó a casi todos los grupos.

De manera que entre 4.000 y 3.000 años atrás (justo cuando se desmoronó la civilización del valle del Indo y cuando se compuso el Rigveda) se produjo una intensa mezcla de poblaciones que antes habían estado separadas. En la India actual la gente que habla distintas lenguas y que procede de niveles sociales diferentes presenta proporciones diversas de ascendencia de indios ancestrales del norte. Hoy en día la ascendencia de indios ancestrales del norte en India deriva más de los hombres que de las mujeres. Este patrón concuerda a la perfección con el que cabría esperar si una población de lengua indoeuropea hubiera tomado las riendas del poder político y social después de 4.000 años atrás y se hubiera mezclado con los pueblos del lugar

dentro de una sociedad estratificada, de forma que los hombres de los grupos en el poder tendrían más éxito para encontrar pareja que los hombres de los grupos desfavorecidos.

### **La antigüedad de la casta**

¿Y cómo es que las huellas genéticas de estos acontecimientos antiguos no se han desvanecido hasta quedar irreconocibles después de miles de años de historia? Una de las características más distintivas de la sociedad india tradicional es la casta, el sistema de estratificación social que condiciona con quién puede casarse cada cual y qué privilegios y funciones tiene cada persona dentro de la sociedad. La naturaleza represiva de la casta ha dado lugar, como reacción, a grandes religiones (jainismo, budismo y sijismo) que ofrecieron refugio frente al sistema de castas. El éxito del islam en India también se vio alimentado por el escape que ofrecía a los grupos de bajo nivel social, quienes se convirtieron en masa a la nueva religión de los soberanos mogoles. La casta se ilegalizó en 1947 con el nacimiento de la India democrática, pero sigue condicionando con quién elige relacionarse y casarse cada cual en la actualidad.

La definición sociológica de casta es que se trata de un grupo que interacciona económicamente con gente de fuera de él (a través de funciones económicas especializadas), pero que se segrega a sí mismo socialmente a través de la endogamia (la cual impide que la gente se case con quienes no pertenecen al grupo). Antes del comienzo de la «emancipación judía» a finales del siglo XVIII, los judíos del nordeste de Europa, de quienes descendo, eran una casta en territorios donde no todos los grupos eran castas. Los judíos desempeñaban una función económica como prestamistas, vendedores de licor, comerciantes y artesanos para la población en la que vivían inmersos. Entonces, igual que ahora, los judíos religiosos se segregaban socialmente a través de normas culinarias (las leyes kosher), una indumentaria diferente, modificaciones corporales (la circuncisión de los varones) y la censura de enlaces matrimoniales con personas ajenas al grupo.

En India la casta está organizada en dos niveles: el nivel *varna* y el nivel *yati*.<sup>31</sup> El nivel *varna* guarda relación con la estratificación de toda la sociedad

en al menos cuatro niveles: en el más alto se encuentran el grupo sacerdotal (los brahmanes) y el grupo de los militares o guerreros (chatriás); el nivel central lo ocupan los comerciantes, agricultores y artesanos (vaishias); y, por último, se encuentran las castas más bajas (shudrás), que son los obreros. También están los chandalas o dalits (castas marginadas), personas consideradas tan bajas que son «intocables» y están excluidas de la sociedad convencional. Por último están las tribus marginadas o «Scheduled Tribes», que es el nombre oficial que da el gobierno indio a la gente ajena al hinduismo que no es ni musulmana ni cristiana. El sistema de castas está muy arraigado en la sociedad tradicional hindú y se describe en detalle en los textos religiosos (los Vedas) compuestos después del Rigveda.

El nivel *yati*, entendido por poca gente fuera de India, es mucho más complejo y guarda relación con un mínimo de 4.600 o, de acuerdo con otras opiniones, en torno a 50.000 grupos endógamos.<sup>32</sup> Cada uno de ellos tiene asignada una posición en concreto dentro del nivel *varna*, pero normas estrictas y complejas de endogamia impiden que la gente de la mayoría de los *yatis* diferentes se mezcle entre sí, aunque pertenezcan al mismo escalafón *varna*. También está claro que en el pasado grupos enteros del nivel *yati* cambiaron de posición dentro del nivel *varna*. Por ejemplo, el *yati* Gujjar (del que toma su nombre el estado de Guyarat en el noroeste de India) presenta una variedad de posiciones dependiendo del lugar de India en que viven quienes conforman este grupo, lo que probablemente refleje que en algunas regiones los Gujjars han logrado elevar la posición de su *yati* dentro de la jerarquía *varna*.<sup>33</sup>

La manera en que se relacionan entre sí el nivel *varna* y el nivel *yati* es un misterio muy discutido. Una hipótesis propuesta por la antropóloga Irawati Karve es que miles de años atrás los pueblos indios vivían en grupos tribales endógamos que no se mezclaban entre sí, igual que grupos tribales de otras partes del mundo en la actualidad.<sup>34</sup> Entonces las elites políticas se acomodaron en la cúspide del sistema social (como sacerdotes, soberanos y comerciantes) y crearon un sistema estratificado en el que los grupos tribales pasaron a formar parte de la sociedad como grupos trabajadores que permanecieron en la parte más baja de la sociedad como shudrás y dalits. La organización tribal se fundió entonces con el sistema de estratificación social

y dio lugar a los primeros *yatis* y, al cabo del tiempo, la estructura *yati* se filtró también hacia los estratos más altos de la sociedad, de manera que hoy existen numerosos *yatis* tanto de castas privilegiadas como de castas desfavorecidas. Estos grupos tribales antiguos han conservado su singularidad a través del sistema de castas y de las normas endogámicas.

Una hipótesis alternativa es que las férreas normas endogámicas no sean muy antiguas. No cabe duda de que la teoría del sistema de castas es antigua, puesto que se describe en el texto antiguo de *Las leyes de Manu*, un texto hindú compuesto varios siglos después del Rigveda. En *Las leyes de Manu* se describen con un detalle exquisito el sistema *varna* de la estratificación social por categorías y los innumerables grupos *yati* que hay dentro de él. Inserta todo el sistema dentro de un contexto religioso, lo que justifica su existencia como parte del orden natural de la vida. Sin embargo, historiadores revisionistas encabezados por el antropólogo Nicholas Dirks han señalado que en realidad en la India antigua no se practica una endogamia estricta, sino que se trata más bien de una novedad del colonialismo británico.<sup>35</sup> Dirks y sus colaboradores revelaron que, como parte del control efectivo de India, la política británica a comienzos del siglo XIX consistió en reforzar el sistema de castas, lo que forjó un lugar natural dentro de la sociedad india para los colonos británicos como un grupo perteneciente a una nueva casta. Para lograrlo, los británicos consolidaron la institución de la casta en algunas zonas de India donde no tenía mucha relevancia y trabajaron para unificar las reglas de la casta en las distintas regiones. En vista de estas actuaciones, Dirks planteó que las fuertes restricciones endogámicas que se aprecian en las castas actuales tal vez no sean tan antiguas en la práctica como parecen.

Para saber hasta qué punto los *yatis* se corresponden con patrones genéticos reales, analizamos el grado de diferenciación de cada *yati* del que teníamos datos con todos los demás tomando como base diferencias en frecuencias de mutaciones.<sup>36</sup> Descubrimos que el grado de diferenciación era al menos tres veces superior que entre grupos europeos separados por distancias geográficas similares. Esto no podría explicarse por las diferencias en cuanto a ascendencia de indios ancestrales del norte entre los distintos grupos, ni a diferencias debidas a la región de procedencia dentro de India de cada población, ni a diferencias en cuanto a nivel social. Incluso al comparar pares



de grupos coincidentes en esos criterios, descubrimos que el grado de diferenciación genética entre grupos indios era muchas veces mayor que en Europa.

Estos hallazgos nos permitieron inferir que muchos grupos indios actuales podrían derivar de cuellos de botella poblacionales, los cuales se producen cuando un conjunto relativamente pequeño de individuos tiene mucha descendencia que, a su vez, también tiene mucha descendencia y esta permanece aislada genéticamente de la gente del entorno debido a barreras sociales o geográficas. Entre los ejemplos más conocidos de cuello de botella poblacional en la historia de la gente de ascendencia europea figuran el que contribuyó a la aparición de la mayoría de los ancestros de la población finlandesa (unos 2.000 años atrás), gran parte de los ancestros de los judíos asquenazíes actuales (unos 600 años atrás) y la mayoría de la ascendencia de disidentes religiosos, como los huteritas y los amish que acabaron migrando a América del Norte (unos 300 años atrás). En todos los casos, un índice reproductivo elevado dentro de una comunidad pequeña de individuos provocó que las mutaciones raras que portaban esos individuos fuera más frecuentes en sus descendientes.<sup>37</sup>

Buscamos señales de cuellos de botella poblacionales en India y las encontramos: segmentos de secuencia de una longitud idéntica entre pares de individuos dentro del mismo grupo. La única explicación posible de esos segmentos es que los dos individuos desciendan de un ancestro que en los últimos pocos milenios portara ese segmento de ADN. Es más, el tamaño medio de los segmentos de ADN compartidos revela cuánto tiempo ha transcurrido desde que vivió en el pasado ese ancestro común, ya que los segmentos compartidos se fragmentan con cada generación a un ritmo regular mediante el proceso de la recombinación.

Los datos genéticos son palmarios. En torno a un tercio de los grupos indios sufrió cuellos de botella poblacionales tan acusados o más que los que vivieron los fineses o los judíos asquenazíes. Más tarde confirmamos este descubrimiento con un conjunto de datos aún mayor que reunimos trabajando con Thangaraj: datos genéticos de más de 250 grupos *yati* de toda la geografía de India.<sup>38</sup>

Muchos de los cuellos de botella poblacionales de India fueron también

antiguísimos. Uno de los más llamativos que encontramos fue el de la casta intermedia de los vaishias del estado meridional de India de Andhra Pradesh, un grupo formado por unos 5 millones de personas cuyo cuello de botella poblacional pudimos fechar (a partir del tamaño de los segmentos compartidos por individuos de la misma población) entre 3.000 y 2.000 años atrás.

La observación de un cuello de botella tan acusado en los ancestros de los vaishias fue impactante. Implicaba que, tras el cuello de botella, los ancestros de los vaishias habían mantenido una endogamia estricta que en esencia no había permitido ninguna mezcla genética dentro del grupo durante miles de años. Hasta un ritmo medio de influencia externa tan reducido como un 1 % por generación en los vaishias habría borrado la huella genética del cuello de botella poblacional. Los ancestros de los vaishias no vivieron en un aislamiento geográfico, sino que vivieron codo con codo con otros grupos dentro de una región densamente poblada de India. A pesar de la proximidad a otros grupos, las reglas de la endogamia y la identidad de grupo dentro de los vaishias han sido tan rígidas que este colectivo mantuvo un aislamiento social estricto con sus vecinos y transmitió esa cultura de aislamiento social a todas y cada una de las generaciones subsiguientes.

Y los vaishias no fueron los únicos. Un tercio de los grupos analizados mostraron signos semejantes, lo que implica que hay miles de grupos así en India. De hecho, hasta es posible que subestimáramos la proporción de grupos afectados en India por una intensa endogamia a largo plazo. Para manifestar alguna señal, el grupo tenía que haber atravesado un cuello de botella poblacional. Los grupos que descendían de una cantidad más abundante de poblaciones fundacionales pasarían inadvertidos en nuestras estadísticas, aunque siempre hayan practicado una endogamia estricta. Lejos de ser un invento del colonialismo, tal como proponía Dirks, la endogamia prolongada como la que encarna en la India de hoy la institución de la casta ha tenido un peso abrumador durante milenios.

El descubrimiento de esta característica de la historia india tuvo gran resonancia en mí. Cuando empecé a trabajar con grupos indios yo era judío asquenazí, miembro de una casta antigua de Eurasia occidental. Me incomodaba esa afiliación, pero no tenía una idea clara de qué era lo que me

molestaba. Mi trabajo en India concretó mi incomodidad. No puedo escapar de mi origen judío. Me criaron mis padres, cuya mayor prioridad fue permanecer abiertos al mundo secular, pero ellos mismos se habían criado dentro de una comunidad profundamente religiosa y fueron hijos de refugiados de la persecución en Europa, lo que los dejó con un marcado sentimiento de singularidad étnica. Durante mi infancia seguíamos las reglas de la alimentación judía (creo que mis padres lo hacían en parte con la esperanza de que sus propias familias se sintieran cómodas comiendo en nuestra casa), asistí durante nueve años a un colegio judío y pasé muchos veranos en Jerusalén. Con mis padres, abuelos y primos me imbuí de un acusado sentimiento de diferencia (la sensación de que nuestro grupo era especial) y el convencimiento de que causaría decepción y vergüenza si me casaba con una persona no judía (una certeza que sé que también influyó enormemente en mis hermanos). Por supuesto, el temor de decepcionar a mi familia no es nada comparado con la vergüenza, el aislamiento y la violencia que mucha gente espera en India si toma como pareja a alguien no perteneciente al grupo. Y, sin embargo, mi perspectiva como judío me hizo empatizar con fuerza con todos los posibles Romeos y Julietas a lo largo de miles de años de historia india, cuyo amor a través de fronteras étnicas quedó anulado por la casta. Mi identidad judía también me ayudó a entender a un nivel visceral cómo había logrado perpetuarse durante tanto tiempo esta institución.

Lo que nos revelaban los datos era que las diferencias genéticas entre grupos *yati* de India eran en muchos casos reales, gracias a la larga historia de endogamia dentro del subcontinente. La gente suele contemplar India como un país tremendamente poblado, con más de 1.300 millones de personas, y, de hecho, muchos indios y foráneos la ven así también. Pero desde un punto de vista genético es una manera incorrecta de ver las cosas. Los chinos han sí que son una población grande; se han mezclado con libertad durante miles de años. En cambio, pocos grupos indios, si es que hay alguno, tienen una demografía tan amplia, y el grado de diferenciación genética entre grupos *yati* de India que viven codo con codo en la misma población suele ser de dos a tres veces mayor que la diferenciación genética entre europeos del norte y del sur.<sup>39</sup> Lo cierto es que India se compone de un gran número de

pequeñas poblaciones.

## **Genética, historia y salud en India**

Los grupos de ascendencia europea que han experimentado marcados cuellos de botella poblacionales (judíos asquenazíes, finlandeses, huteritas, amish, los francocanadienses de la región de *Saguenay-Lac-Saint-Jean* y otros) han sido objeto de interminables y productivos estudios médicos. El cuello de botella poblacional hizo que las mutaciones causantes de enfermedades raras que portaban los individuos fundacionales hayan incrementado su frecuencia de manera espectacular. Las mutaciones raras que son inocuas cuando una persona hereda una copia de un solo progenitor (actúan de forma recesiva, lo que significa que se necesitan dos copias para causar la enfermedad) pueden ser letales cuando se heredan copias de ambos progenitores. Sin embargo, una vez que aumenta la frecuencia de esas mutaciones debido a un cuello de botella poblacional, hay una probabilidad considerable de que los individuos de la población hereden la misma mutación de ambos progenitores. Por ejemplo, en los judíos asquenazíes existe gran incidencia de la devastadora enfermedad de Tay-Sachs, que causa degeneración cerebral y muerte durante los primeros años de vida. Uno de mis primeros primos murió unos meses después de nacer debido a una enfermedad de un fundador de la casta asquenazí llamada síndrome de Zellweger, y uno de los primos mayores de mi madre murió joven debido al síndrome de Riley-Day, también llamado disautonomía familiar, otra enfermedad de origen asquenazí. Se han identificado centenares de enfermedades así y los genes responsables se han detectado en poblaciones matrices europeas, incluida la de los judíos asquenazíes. Estos descubrimientos han dado lugar a importantes conocimientos biológicos y, en unos pocos casos, al desarrollo de fármacos que contrarrestan los efectos de los genes dañados.

India, por supuesto, tiene mucha más gente perteneciente a grupos que sufrieron intensos cuellos de botella, ya que la población del país es inmensa y en torno a un tercio de los grupos *yati* desciende de cuellos de botella tan intensos o más que los que experimentaron los judíos asquenazíes y los fineses. Por tanto, la búsqueda de los genes que causan desórdenes en esos

grupos indios tiene el potencial de identificar factores de riesgo para miles de enfermedades. A pesar de que nadie ha realizado una observación sistemática, ya se conocen algunos casos así. Por ejemplo, se sabe que los vaishias tienen índices elevados de parálisis muscular prolongada como respuesta a los relajantes musculares que se suministran antes de una intervención quirúrgica. Como consecuencia, los médicos de India saben que no deben dar esos fármacos a gente con ascendencia vaishia. El problema se debe a que algunos vaishias tienen niveles bajos de la proteína butirilcolinesterasa. El trabajo en genética ha revelado que esta afección viene provocada por una mutación recesiva con una frecuencia del 20 % en la población vaishia, un índice mucho mayor que en otros grupos indios, al parecer debido a que la mutación la portaba uno de los fundadores vaishia.<sup>40</sup> Esta frecuencia es lo bastante elevada como para que el 4 % de los vaishias porte dos copias de la mutación, lo que provoca una reacción desastrosa en la gente con esta mutación que se somete a una anestesia.

Tal como lo demuestra este ejemplo, la historia de India ofrece una oportunidad crucial para avanzar en biología, puesto que la localización de genes de enfermedades recesivas raras resulta barata con la tecnología moderna; basta con tomar una cantidad reducida de población del grupo *yati* que tenga la enfermedad y cuyo genoma se pueda secuenciar. Los métodos genéticos permiten identificar cuál de los miles de grupos de India ha experimentado cuellos de botella muy acusados. Los profesionales médicos y obstétricos locales pueden identificar qué síndromes se dan con mucha frecuencia en determinados grupos. Es seguro que los especialistas locales, que han traído al mundo miles de bebés, sabrán que ciertas enfermedades y malformaciones son más habituales en unos grupos que en otros. Esta es toda la información que se necesita para reunir un puñado de muestras de sangre para someterlas a un análisis genético. Una vez que se dispone de estas muestras, el trabajo genético para detectar los genes responsables es trivial.

Las oportunidades para que India marque la diferencia en medicina mediante el estudio de enfermedades raras recesivas son especialmente elevadas, porque los matrimonios concertados son muy comunes. Por mucho que me desagraden las restricciones matrimoniales, los matrimonios convenidos son un hecho en numerosas comunidades de India, como

también lo son en la comunidad judía ultraortodoxa. Varios de mis propios primos más mayores de la comunidad judía ortodoxa asquenazí han encontrado a sus esposas de este modo. Dentro de esta comunidad religiosa, la organización dedicada a realizar pruebas genéticas y fundada por el rabino Josef Ekstein en 1983 después de perder a cuatro de sus hijos por la enfermedad de Tay-Sachs, casi ha erradicado numerosas enfermedades recesivas.<sup>41</sup> En muchas escuelas ortodoxas de enseñanza secundaria de Estados Unidos e Israel, casi todos los adolescentes se han sometido a las pruebas para saber si son portadores de esa cantidad reducida de mutaciones causantes de enfermedades raras recesivas frecuentes en la comunidad judía asquenazí. Si son portadores, los casamenteros no les presentarán jamás a otros adolescentes portadores de esa misma mutación. En India se podría hacer lo mismo, solo que, en lugar de ayudar a varios cientos de miles de personas, en India podría repercutir en cientos de millones.

## **La historia de dos subcontinentes: historias paralelas en India y Europa**

Hasta 2016 los estudios genéticos de grupos indios se centraron en los indios ancestrales del norte y los indios ancestrales del sur: las dos poblaciones mezcladas en diferentes proporciones para producir la gran diversidad de grupos endógamos que aún viven hoy en India.

Pero esto cambió en 2016, cuando varios laboratorios, el mío incluido, publicaron la primera secuencia completa del ADN de un genoma antiguo de algunos de los primeros agricultores del mundo, gente que vivió entre 11.000 y 8.000 años atrás en los territorios actuales de Israel, Jordania, Anatolia e Irán.<sup>42</sup> Cuando estudiamos la relación entre aquellos primeros agricultores de Oriente Próximo y la gente de hoy descubrimos que los europeos actuales tienen una acusada afinidad genética con los primeros agricultores de Anatolia, lo que concuerda con una migración de agricultores de Anatolia hacia Europa a partir de 9.000 años atrás. La gente actual de India presenta una marcada afinidad con los agricultores iraníes antiguos, lo que sugiere que la expansión de la agricultura de Oriente Próximo hacia oriente hasta llegar al valle del Indo a partir de 9.000 años atrás tuvo una repercusión igual de

acusada en la población de India.<sup>43</sup> Sin embargo, nuestros estudios revelaban además que la población actual de India también exhibe numerosas afinidades genéticas con los pastores esteparios antiguos. ¿Cómo podrían encajarse los signos genéticos del impacto de una expansión agrícola iraní en la población india con las señales de expansiones esteparias? La situación recordaba a lo que habíamos encontrado un par de años antes en Europa, donde las poblaciones de hoy son una mezcla no solo de cazadores-recolectores indígenas y agricultores migrantes, sino también de un tercer gran grupo de origen estepario.

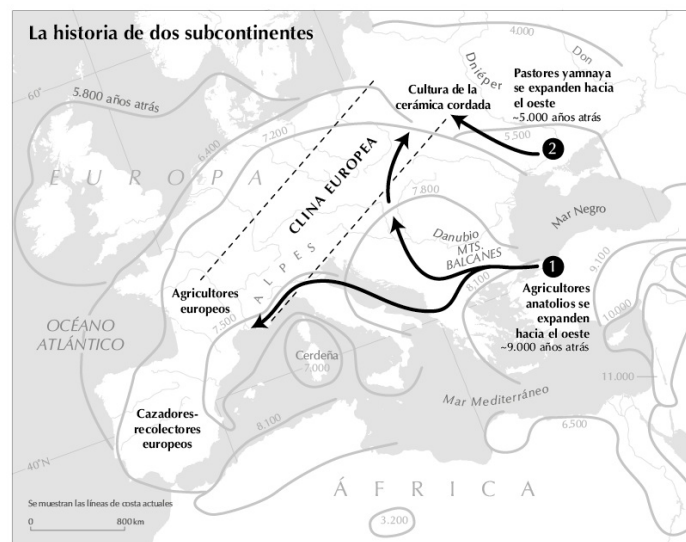
Para hacernos una idea más clara, Iosif Lazaridis, de mi laboratorio, elaboró modelos matemáticos para grupos indios actuales como mezclas de poblaciones emparentadas con los isleños de Pequeño Andamán, los agricultores iraníes antiguos y los pueblos esteparios de la antigüedad. Lo que descubrimos es que casi todos los grupos de India tienen ascendencia de esas tres poblaciones.<sup>44</sup> Nick Patterson combinó entonces los datos de casi 150 grupos indios de hoy para desarrollar un modelo unificado que le permitiera obtener estimaciones precisas de la aportación de esas tres poblaciones ancestrales a los indios actuales.

Cuando Patterson infirió lo que cabría esperar de una población con toda su ascendencia de indios ancestrales del norte (o sea, sin ningún ancestro emparentado con andamaneses) concluyó que se trataría de una población mixta con ancestros emparentados con agricultores iraníes y con pastores esteparios. Pero cuando dedujo lo que cabría esperar de una población con una ascendencia íntegra de indios ancestrales del sur (o sea, sin ningún ancestro con parentesco yamnaya), descubrió que también ella tendría que tener una cantidad considerable de ascendencia emparentada con agricultores iraníes, y que la ascendencia restante estaría emparentada con los andamaneses de Pequeño Andamán.

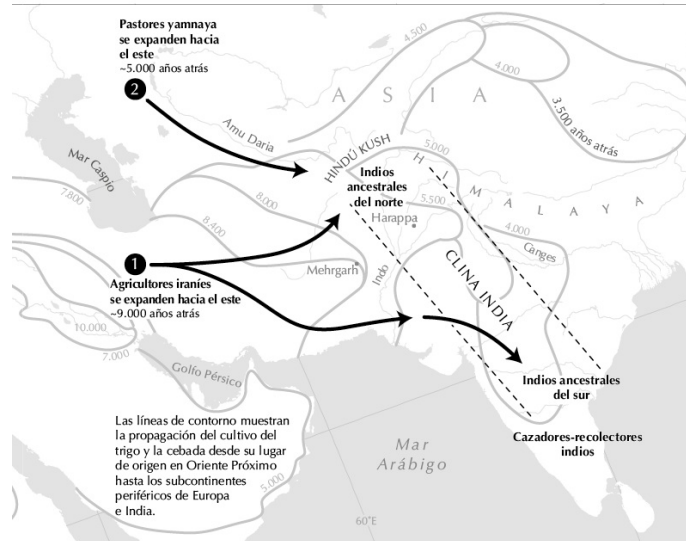
Esto supuso una gran sorpresa. El descubrimiento de que tanto los indios ancestrales del norte como los del sur tenían gran cantidad de ascendencia de parentesco iraní implicaba que nos habíamos equivocado en el supuesto de partida de que una de las dos poblaciones ancestrales principales de la clina india no tenía ascendencia eurasiática, cuando en realidad la gente que desciende de agricultores iraníes tuvo gran incidencia en India de manera

doble, al mezclarse tanto con los indios ancestrales del norte como con los del sur.

Patterson propuso una revisión integral del modelo de trabajo para desentrañar la historia remota de India.<sup>45</sup> Los indios ancestrales del norte eran una mezcla de en torno a un 50 % de ascendencia esteparia emparentada de lejos con los yamnaya, y un 50 % de ascendencia emparentada con agricultores iraníes procedente de los grupos con los que se topó la población esteparia durante su expansión hacia el sur. Los indios ancestrales del sur también eran una mezcla, la fusión de una población descendiente de los primeros agricultores que se desplegaron fuera de Irán (en torno al 25 % de su ascendencia) y de cazadores-recolectores locales previamente afincados allí de Asia meridional (en torno a un 75 %). De modo que no era probable que los indios ancestrales del sur constituyeran la población india de cazadores-recolectores previamente afincados allí, sino que más bien pudiera ser la gente que se encargó de propagar la agricultura de Oriente Próximo por Asia meridional. Teniendo en cuenta la elevada correlación entre la ascendencia de indios ancestrales del sur y las lenguas dravídicas, parece probable que la aparición de los indios ancestrales del sur constituyera un proceso que también difundió las lenguas dravídicas.







**Figura 18.** Tanto Asia meridional como Europa estuvieron afectadas por dos migraciones sucesivas. La primera migración provino de Oriente Próximo a partir de unos 9.000 años atrás (1), lo que conllevó la llegada de agricultores que se mezclaron con los cazadores-recolectores locales. La segunda migración provino de la estepa a partir de unos 5.000 años atrás (2), lo que conllevó la llegada de pastores que probablemente hablaban lenguas indoeuropeas y que con posterioridad se mezclaron con los agricultores locales que se fueron encontrando por el camino. Las mezclas de esos grupos ya mezclados dieron lugar después a dos gradientes de ascendencia: uno en Europa y otro en India.

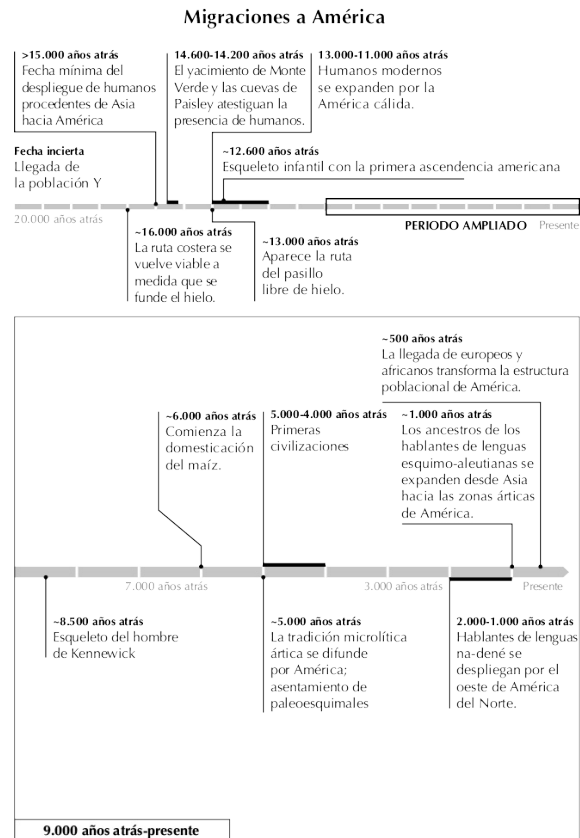
Estos resultados revelan historias muy paralelas del periodo prehistórico de dos subcontinentes eurasiáticos de un tamaño similar: Europa e India. En ambas regiones, la migración de agricultores procedentes del corazón de Oriente Próximo a partir de 9.000 años atrás (en Europa procedentes de Anatolia y en India procedentes de Irán) trajo consigo una tecnología nueva y transformadora, y el cruce entre esos migrantes y las poblaciones de cazadores-recolectores previamente afincados en el territorio para dar lugar a nuevos grupos mixtos entre 9.000 y 4.000 años atrás. Ambos subcontinentes se vieron afectados asimismo por una segunda gran migración procedente de la estepa con la que los pastores yamnaya hablantes de una lengua indoeuropea se mezclaron con la población agrícola previamente asentada allí, con la que se toparon por el camino, de manera que en Europa dieron lugar a los pueblos asociados con la cultura de la cerámica cordada y en India acabaron formando los indios ancestrales del norte. Estas poblaciones de ascendencia mixta entre esteparios y agricultores se mezclaron después con

los agricultores previamente afincados en sus regiones respectivas, y dieron lugar a los gradientes de mestizaje que se observan en ambos subcontinentes en la actualidad.

Los yamnaya, cuyos datos genéticos revelan que eran parientes cercanos del origen de la ascendencia esteparia tanto en India como en Europa, son los candidatos obvios para la difusión de las lenguas indoeuropeas por estos dos subcontinentes de Eurasia. Curiosamente, el análisis de Patterson sobre la composición poblacional de India aportó un segundo conjunto de pistas adicional en favor de esta hipótesis. Su modelo de la clina india se basaba en la idea de una mezcla simple de dos poblaciones ancestrales: los indios ancestrales del norte y los indios ancestrales del sur. Pero cuando observó con más detenimiento y comprobó uno por uno los grupos de la clina india para ver si concordaban con ese modelo, descubrió que había seis grupos que no encajaban porque tenían un cociente más elevado entre ascendencia esteparia y ascendencia emparentada con agricultores iraníes de lo que sería esperable a partir del modelo. El conjunto completo de esos seis grupos pertenece al nivel *varna* de los brahmanes, cuyo papel tradicional dentro de la sociedad es el sacerdocio y la custodia de textos antiguos escritos en sánscrito, una lengua indoeuropea, a pesar de que los brahmanes conforman tan solo en torno a un 10 % de los grupos analizados por Patterson. Una explicación natural es que los indios ancestrales del norte no eran una población homogénea cuando se mezclaron con los indios ancestrales del sur, sino que estaba formada por subgrupos sociales bien diferenciados con proporciones características de ascendencia esteparia a iraní. La gente encargada de custodiar la lengua y la cultura indoeuropea era la que tenía bastante más ascendencia esteparia y, dada la extraordinaria rigidez del sistema de castas para preservar las raíces y las funciones sociales a lo largo de generaciones, la antigua subestructura dentro de los indios ancestrales del norte se manifiesta en algunos brahmanes de hoy incluso miles de años después. Este hallazgo ofrece otro conjunto de pistas en favor de la hipótesis esteparia que revela que es muy probable que los pueblos cuyos ancestros surgieron en la estepa no solo difundieron las lenguas indoeuropeas, sino también la cultura indoeuropea, tal como evidencia la religión que los sacerdotes brahmanes han preservado a lo largo de milenios.

El cuadro de los movimientos poblacionales dentro de India es aún mucho menos nítido que el lienzo de Europa, debido a la falta de ADN antiguo procedente de Asia meridional. Uno de los grandes misterios lo representa la ascendencia de los pueblos de la civilización del valle del Indo, quienes se desplegaron por todo el valle de ese río y partes del norte de India entre 4.500 y 3.800 años atrás y se encontraban en las confluencias de todos esos grandes desplazamientos antiguos de personas. Aún necesitamos obtener ADN antiguo de gente de la civilización del valle del Indo, pero múltiples grupos de investigación, incluido el mío, se han impuesto esto como meta. Durante una reunión de laboratorio celebrada en 2015, los analistas de nuestro grupo lanzaron sus apuestas sobre la probable ascendencia genética de la gente que conformó la civilización del valle del Indo, e hicieron apuestas muy diversas. De momento siguen sobre la mesa tres posibilidades muy diferentes. Una es que la gente de la civilización del valle del Indo consiste en gran medida en descendencia pura de los primeros agricultores de la región, emparentados con iraníes y que hablaban una lengua dravídica arcaica. La segunda posibilidad contempla que fueran indios arcaicos del sur, una mezcla de gente emparentada con agricultores iraníes y cazadores-recolectores de Asia meridional y, en tal caso, también hablarían probablemente una lengua dravídica. Una tercera posibilidad es que fueran indios ancestrales del norte, una mezcla de ascendencia emparentada con los pueblos esteparios y con agricultores iraníes y que, por tanto, hablaran una lengua indoeuropea. Estos tres escenarios tienen implicaciones muy dispares, pero con ADN antiguo este y otros grandes misterios del pasado indio no tardarán en desvelarse.

## 7. En busca de los ancestros de los nativos americanos



### **Relatos de orígenes**

Según un relato de orígenes de la tribu suruí de la Amazonia, el dios Palop creó en primer lugar a su hermano, Palop Leregu, y después creó a los humanos. Palop entregó a las tribus nativas de América hamacas y ornamentos y les dijo que se tatuaran el cuerpo y se perforaran los labios, pero no dio ninguna de esas cosas a los blancos. Palop creó las lenguas, una para cada grupo, y diseminó los grupos por toda la tierra.<sup>1</sup>

Esta historia de orígenes fue documentada por un antropólogo que se dedicó a conocer la cultura suruí, y los estudiosos lo ven como una ficción, al igual que los relatos de orígenes de todas las partes del mundo, cuyo interés radica en lo que revela sobre una sociedad. Pero los científicos también tenemos relatos de orígenes. Nos gusta pensar que son mejores porque se han comprobado por el método científico a partir de una serie de indicios.

Pero está bien aplicar cierta humildad. En 2012 dirigí un estudio que afirmaba que los ancestros de todos los nativos de América desde Mesoamérica hasta el sur (incluido el pueblo suruí) derivaban de una población única, una que avanzó hacia el sur de las capas de hielo en algún momento a partir de 15.000 años atrás.<sup>2</sup> Estaba tan convencido de esta teoría, que encaja perfectamente con el consenso derivado de la arqueología, que usé el término «primeros americanos» para remarcar que el linaje que habíamos señalado era un linaje fundacional. Tres años después descubrí que estaba equivocado. Los suruí y algunos de sus vecinos de la Amazonia tienen ancestros procedentes de una población fundacional distinta en América, cuyos ancestros arribaron allí en un momento y a través de una ruta que aún desconocemos.<sup>3</sup>



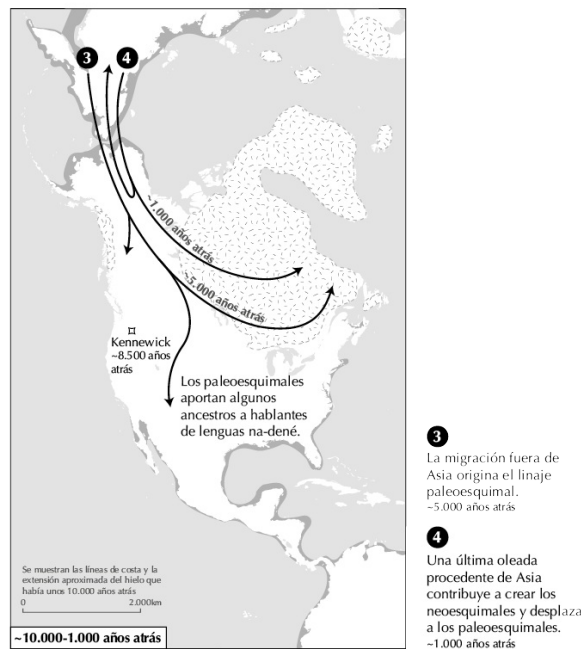
Figura 19  
Indicios genéticos de al menos cuatro migraciones prehistóricas hacia América

Hubo al menos dos migraciones que dejaron descendencia humana en lugares tan alejados como América del Sur (izquierda) y al menos dos que tuvieron una repercusión moderada en el norte de América del Norte (derecha).

- ① Separación de los eurasiáticos más cercanos ~23.000 años atrás
- ② Origen de la población Y  
Fecha de entrada desconocida

Si hay algo en lo que coinciden los estudiosos de la historia de la humanidad en América es que el intervalo de ocupación humana del Nuevo Mundo ha sido un abrir y cerrar de ojos en relación con la extraordinaria duración de la ocupación humana de África y Eurasia. La razón de la tardía llegada de los humanos a América radica en las barreras geográficas que separan ese continente de Eurasia: inmensas extensiones de paisajes gélidos,

inhóspitos e improductivos de Siberia, y océanos hacia el este y el oeste. El extremo nordeste de Siberia no fue visitado por gente con las capacidades y la tecnología necesarias para sobrevivir allí hasta la última glaciación, cuando el nivel del mar descendió lo bastante como para que emergiera un puente de tierra en lo que ahora constituye la región del estrecho de Bering, lo que les permitió cruzar a pie hasta Alaska. Una vez allí los migrantes lograron sobrevivir, pero aún no pudieron viajar hacia el sur, al menos no por tierra, puesto que estaban bloqueados por una pared de hielo glacial formada por sucesivas placas de hielo de un kilómetro de grosor que enterraban Canadá.



¿Cómo se pobló de gente América por primera vez? Hasta hace dos décadas la hipótesis imperante era que las puertas del Edén americano no se abrieron hasta unos 13.000 años atrás. Los restos de plantas y animales y la datación por radiocarbono de rasgos glaciales indican que por entonces las placas de hielo se habían fundido lo suficiente como para que se abriera un hueco, y que pasó suficiente tiempo para permitir que las rocas peladas, el barro y la escorrentía glacial dieran paso a la vegetación.<sup>4</sup> En términos científicos, este «pasillo libre de hielo» fue como una versión americana del canal de tierra seca que usaron los israelíes para cruzar el mar Rojo, según el relato bíblico de su salida de Egipto. Los migrantes que lo atravesaron desembocaron en las

Grandes Llanuras de América del Norte. Ante ellos se abría un territorio repleto de piezas de caza que nunca antes se habían topado con cazadores humanos. En cuestión de mil años los humanos habían llegado a Tierra del Fuego, el extremo sur de América del Sur, alimentándose a base de bisontes, mamuts y mastodontes que deambulaban por el paisaje.

La idea de que los humanos llegaron en un principio a una América vacía desde Asia (la cual aún sigue contando con la aceptación generalizada de los estudiosos) se remonta a 1590, cuando el naturalista jesuita José de Acosta especuló con que el nuevo mundo estaba unido al viejo por el Ártico, que entonces estaba sin cartografiar, al considerar improbable que los pueblos antiguos pudieran haber cruzado el gran océano.<sup>5</sup> Esta idea ganó verosimilitud cuando se descubrió la pequeñez del estrecho de Bering tras la circunnavegación del capitán Cook. Las huellas científicas de humanos en la América cálida del final de la última glaciación llegaron en las décadas de 1920 y 1930, cuando los arqueólogos que trabajaban en los yacimientos de Folsom y Clovis, Nuevo México, descubrieron artefactos y herramientas de piedra (incluidas puntas de lanza entre los huesos de mamuts extintos) que constituían pruebas irrefutables de presencia humana. Las puntas de lanza clovis se han encontrado desde entonces en cientos de yacimientos de toda América del Norte, a veces incrustadas en esqueletos de bisontes y mamuts. La semejanza del estilo a través de enormes distancias (que contrasta con la variación regional en cuanto a estilos de fabricación de herramientas de piedra en las culturas subsiguientes) es la esperable cuando se produce una expansión veloz (puesto que la gente se desplazaba por un territorio sin otros humanos). Los signos disponibles sugieren que la cultura clovis apareció en el registro arqueológico alrededor del momento en el que se calcula la aparición geológica del pasillo libre de hielo, de modo que todo parecía encajar. Podía ser natural pensar que las personas que practicaron la cultura clovis fueron los primeros humanos que pasaron al sur de las placas de hielo y que también fueron los ancestros de todos los nativos americanos actuales.

Este modelo de que los clovis fueron los primeros, que defiende que la cultura clovis llegó a través del pasillo libre de hielo y acabó poblando un continente vacío, se convirtió en el modelo estándar de la prehistoria americana. Cuando se proclamaba el hallazgo de yacimientos previos a la

cultura clovis, afloraba el escepticismo entre los arqueólogos.<sup>6</sup> Influyó en los lingüistas que afirmaban detectar un origen común en gran cantidad de las diversas lenguas nativas de América.<sup>7</sup> Los datos de ADN mitocondrial disponibles por entonces también concordaban con la hipótesis de que la inmensa mayoría de los ancestros de los nativos de América actuales derivan de una irradiación de una sola fuente, aunque esos datos por sí solos no permitían determinar si esa irradiación ocurrió en el tiempo de los clovis o antes.<sup>8</sup>

En 1997 se produjo un duro golpe en contra de la idea de que los grupos clovis fueron los primeros americanos. Aquel año se publicaron los resultados de las excavaciones en el yacimiento de Monte Verde en Chile, donde hay huesos descuartizados de mastodonte, restos de estructuras de madera, cuerdas anudadas, lares antiguos y herramientas de piedra sin ninguna semejanza en cuanto a estilo con los restos clovis de América del Norte.<sup>9</sup> La datación por radiocarbono del yacimiento de Monte Verde situó algunos de aquellos artefactos en torno a 14.000 años atrás, claramente antes de que se abriera el pasillo libre de hielo situado miles de kilómetros más al norte. Un grupo de arqueólogos escépticos, que con anterioridad habían tumbado muchos supuestos hallazgos preclovis, visitó el yacimiento aquel mismo año y, aunque llegaron dudando de que el lugar pudiera tener tanta antigüedad, quedaron convencidos. Su aceptación de Monte Verde fue seguida por la aceptación de hallazgos en otros lugares que también apuntaban hacia una presencia humana previa al pasillo libre de hielo y previa a los clovis en América. En las cuevas de Paisley de Oregón, en el noroeste de Estados Unidos, también se encontró un caso casi igual de convincente sobre una ocupación anterior a la apertura del pasillo libre de hielo, donde se hallaron excrementos en capas inalteradas del terreno que también se fecharon en torno a 14.000 años atrás, y que han arrojado secuencias de ADN mitocondrial humano.<sup>10</sup>

¿Cómo es posible que humanos pasaran al sur de las placas de hielo antes de que se abriera el pasillo libre de hielo? Durante el máximo de la glaciación, los glaciares discurrían directos hacia el mar y creaban una barrera de más de 1.000 kilómetros de longitud a lo largo de la costa occidental de Canadá. Pero en la década de 1990 especialistas en geología y arqueología



reconstruyeron el periodo en que se retiró el hielo, y repararon en que a partir de 16.000 años atrás algunas partes del litoral permanecieron sin hielo. No existe ningún resto arqueológico conocido de este periodo a lo largo de la costa, ya que el nivel del mar ha aumentado más de cien metros desde aquella glaciación, lo que ha dejado bajo el agua cualquier yacimiento arqueológico costero que pudiera haber quedado de esos tiempos. La falta de restos arqueológicos de ocupación humana a lo largo del litoral durante este periodo no es, por tanto, ningún indicador de que no existiera dicha ocupación en el pasado. Si la hipótesis de la ruta costera es cierta, es posible que los humanos avanzaran a pie en aquella época o más tarde (pero siempre a tiempo de llegar a Monte Verde en la fecha adecuada) a lo largo de las franjas carentes de hielo de la costa, posiblemente sorteando las regiones cubiertas de hielo con barcas o balsas y llegando a la frontera sur del hielo milenios antes de que se abriera el pasillo interior libre de hielo.

Los estudios de ADN antiguo también han dejado claro ahora lo equivocada que estaba la idea de que los clovis fueron los primeros pobladores de América, enfoque que pasa por alto toda una rama remota de la historia de la población nativa americana. En 2014, Eske Willerslev y sus colaboradores publicaron datos del genoma completo de los restos de un niño excavados en Montana cuyo contexto arqueológico lo asignaba a la cultura clovis y cuya edad por radiocarbono era algo posterior a 13.000 años atrás.<sup>11</sup> Su análisis reveló con claridad que el niño procedía de la misma población ancestral que muchos nativos americanos, pero sus datos genéticos también mostraban que hacia el tiempo en que vivió ya se había producido una gran separación entre las poblaciones nativas de América. Los restos del niño clovis estaban a un lado de esa escisión: el que contribuyó a formar la mayor parte de la ascendencia de todas las poblaciones nativas de América actuales de Mesoamérica y América del Sur. La otra parte de la escisión incluye los pueblos nativos americanos que habitan hoy en el este y el centro de Canadá. Esto solo pudo ocurrir si hubiera habido una población anterior a los clovis que diera lugar a grandes linajes nativos de América.

## **Desconfianza en la ciencia occidental**

Los estudios de ADN antiguo, como el del niño clovis, tienen el potencial de resolver controversias sobre la historia de la población nativa americana. Pero esos estudios también tienen reminiscencias que no son del todo positivas para los descendientes actuales de esas poblaciones. Esto es así porque durante los últimos quinientos años han presenciado casos continuados en que la gente de ascendencia europea ha explotado a los pueblos indígenas de América utilizando las artes de la ciencia occidental. Esto ha despertado suspicacias entre los grupos de nativos americanos y la comunidad académica, recelos que dificultan la realización de estudios genéticos.

Tras la llegada de los europeos a América en 1492, las poblaciones y culturas de nativos americanos se derrumbaron bajo la presión de las enfermedades europeas, las campañas militares y el régimen político y económico que impusieron los recién llegados, basado en esquilmar las riquezas del continente y en convertir a sus moradores a la cristiandad. La historia la escriben los vencedores, y la reelaboración del pasado después de las conquistas europeas ha sido especialmente extensa en América, donde no había lenguas escritas salvo en Mesoamérica antes de la llegada de los europeos. En México los españoles quemaron los libros indígenas, de modo que la mayoría de los textos de nativos americanos quedaron convertidos literalmente en llamas. Las tradiciones orales también se resintieron. El cambio de idioma, la conversión religiosa y el desprecio de lo indígena dejó la cultura de los nativos americanos relegada a un nivel inferior al de la cultura europea.

La genómica moderna ofrece un recurso inesperado para recuperar el pasado. Los americanos africanos, otra población a la que le usurparon su historia puesto que sus ancestros descendían de gente secuestrada de África para someterla a la esclavitud, son los primeros que abogan por intentar usar la genética para trazar sus raíces. Pero, si bien los nativos americanos suelen manifestar gran interés de forma individual por su historia genética, los consejos tribales se han mostrado hostiles en algunas ocasiones. Una preocupación común es que los estudios genéticos de la historia de los nativos de América han constituido otro ejemplo de intento europeo por «iluminarlos». Las tentativas de este tipo en el pasado, mediante su conversión al cristianismo o su adoctrinamiento en la cultura europea, han

conducido a la desaparición de la cultura nativa americana. Asimismo, se sabe que ciertos científicos han estudiado a los nativos americanos para averiguar cuestiones de interés sobre todo para los americanos no nativos, sin prestar ninguna atención a los intereses de los propios nativos americanos.

Una de las primeras reacciones contundentes frente a los estudios genéticos de los nativos americanos provino del pueblo caritiana de la Amazonia. En 1996, varios médicos tomaron muestras de sangre entre los caritiana con la promesa de que los participantes tendrían mejor atención sanitaria, la cual no llegó nunca. Afectados por aquella experiencia, los caritiana fueron los que más se opusieron a que sus muestras participaran en un estudio internacional de diversidad genética humana (el Proyecto Diversidad del Genoma Humano) y fueron decisivos para impedir la financiación de todo el proyecto. Irónicamente, las muestras de ADN de los caritiana se han usado más que las de ninguna otra población nativa americana en estudios posteriores que han analizado la relación de los nativos americanos con otros grupos. Las muestras de ADN de los caritiana analizadas en profundidad no proceden del conjunto polémico de 1996, sino que se derivan de un conjunto tomado en 1987 cuyos participantes fueron informados sobre los objetivos del estudio y sobre el carácter voluntario de su implicación en él.<sup>12</sup> Sin embargo, la experiencia posterior de explotación que vivió el pueblo caritiana sembró dudas sobre los estudios de ADN entre esta población.

Otra reacción enérgica en contra de la investigación genética de los nativos americanos provino de los havasupai, quienes habitan en el sistema de cañones del sudoeste de Estados Unidos. Investigadores de la Universidad del Estado de Arizona tomaron muestras de sangre de los havasupai en 1989 para intentar explicar el elevado índice de diabetes de tipo 2 entre los miembros de la tribu. Los participantes dieron su consentimiento por escrito para participar en un «estudio [de] las causas de desórdenes conductuales/médicos», pero los términos en que estaba redactado el formulario daban a los investigadores libertad para interpretar con mucha amplitud el significado de aquel consentimiento. Así que compartieron las muestras con muchos otros científicos, que las utilizaron para estudiar temas que van desde la esquizofrenia hasta la prehistoria havasupai. Los representantes de la tribu adujeron que las muestras se estaban usando con

una finalidad diferente a la que sus miembros creyeron dar su consentimiento (es decir, aunque la letra pequeña de los formularios dijera otra cosa, ellos tenían claro durante la extracción de las muestras que supuestamente el estudio se centraría en la diabetes). Este conflicto derivó en un proceso judicial, la devolución de las muestras y un acuerdo con la universidad para pagarles 700.000 dólares como indemnización.<sup>13</sup>

La hostilidad hacia la investigación genética ha llegado incluso a la ley tribal. En 2002, los navajo (que, junto a muchas otras tribus nativas de América, tienen un tratado que les concede cierta independencia política de Estados Unidos) aprobaron una moratoria sobre investigación genética que prohíbe la participación de miembros del pueblo navajo en estudios genéticos. Un resumen de esta moratoria se puede encontrar en un documento preparado por la Nación Navajo que señala los puntos que deben tener en cuenta los investigadores universitarios a la hora de planear un proyecto de investigación. El documento dice: «El estudio del genoma humano está estrictamente prohibido por la tribu. Los navajos fueron creados por la Mujer Cambiante, por tanto saben de dónde provienen».<sup>14</sup>

Yo me enteré de la moratoria navajo en 2012 durante las fases finales de preparación de un manuscrito sobre variación genética entre diversos nativos americanos. Tras recibir revisiones favorables de nuestro manuscrito, pedí a cada investigador que aportó las muestras que realizara una comprobación minuciosa de si el consentimiento que acompañaba a las muestras estaba acorde con los estudios sobre historia poblacional, y que confirmaran que ellos respondían personalmente de la inclusión de sus muestras en nuestro estudio. Esto condujo a la retirada de tres poblaciones del estudio, entre ellas la de los navajo. Las tres poblaciones eran de Estados Unidos, lo que refleja la angustia que ha cundido entre los investigadores genéticos estadounidenses en relación con los estudios genéticos de nativos americanos. Durante un seminario sobre estudios genéticos de nativos americanos al que asistí en 2013, múltiples investigadores de entre el público se levantaron para decir que las reacciones de los caritiana, havasupai, navajo y otros les habían infundido demasiados recelos para realizar cualquier estudio sobre nativos americanos (incluidos estudios sobre enfermedades).

Los científicos interesados en estudiar la variación genética en poblaciones

nativas americanas se sienten frustrados con esta situación. Yo entiendo parte de la devastación que causó la llegada de los europeos y los africanos a América en las poblaciones nativas americanas, y sus efectos también se revelan evidentes en todos los datos que analizamos mis colegas y yo. Pero no conozco ningún caso en el que la investigación en biología molecular, incluida la genética (un campo surgido casi en su totalidad desde el fin de la Segunda Guerra Mundial), haya causado un gran perjuicio a grupos históricamente perseguidos. Desde luego ha habido casos bien documentados del empleo de material biológico con fines que tal vez no habrían sido bien recibidos por las personas que lo cedieron, y no solo nativos americanos. Por ejemplo, las células tumorales del cáncer de cuello de útero de Henrietta Lacks, una americana de ascendencia africana de Baltimore, se cedieron después de su fallecimiento y sin consultarlo con la familia a miles de laboratorios de todo el mundo, donde se han convertido en un pilar básico para la investigación del cáncer.<sup>15</sup> Pero en general se puede afirmar que los estudios modernos de variación de ADN (no solo en nativos americanos, sino también en muchos otros grupos como el pueblo san de África del sur, los judíos, los gitanos de Europa y los grupos tribales o las castas de Asia meridional) son una fuerza positiva que contribuye a comprender y tratar enfermedades en esas poblaciones, y que está echando abajo ideas muy arraigadas sobre la raza que se han usado para justificar la discriminación. Me pregunto si los recelos que han surgido entre algunos nativos de América podrían estar causando, en términos netos, un perjuicio considerable a los nativos americanos. Me pregunto si como genetista no tengo la responsabilidad de hacer algo más que limitarme a respetar los deseos de quienes no quieren participar en la investigación genética, y si no debería realizar una defensa férrea, aunque respetuosa, del valor de estos estudios.

La retirada de las muestras navajo de nuestro estudio resultó desoladora, porque ellos se contaban entre los que tenían la mejor documentación de consentimiento informado. El investigador que compartió las muestras con nosotros las había tomado personalmente en 1993 como parte de una «jornada del ADN» que había organizado en la universidad Diné College de las tierras navajo, de modo que no había ninguna ambigüedad sobre el

traspaso de muestras a lo largo de una cadena humana. Durante el seminario preguntó a los participantes si querían donar sus muestras con la finalidad explícita de realizar estudios generales de historia poblacional, en concreto para estudios «que destacan la idea de que todos los pueblos del mundo están íntimamente emparentados y que enfatizan la unidad de los orígenes humanos», y los miembros de la tribu navajo que quisieron participar firmaron un formulario indicándolo así. Sin embargo, las decisiones personales de aquellos individuos para participar en el estudio quedaron invalidadas por la moratoria del consejo tribal de nueve años antes.

¿Debimos respetar los deseos de los estudiantes universitarios que donaron las muestras, o la decisión ulterior del consejo tribal? En aquel caso evitamos el problema acatando la solicitud del investigador, quien estaba tan preocupado que nos pidió que no incluyéramos las muestras en el estudio. Nunca me sentí cómodo con aquella decisión. Sabía que la inclusión de las muestras respetaría más los deseos de los individuos que eligieron donar su ADN para estudios sobre su historia, pero reconozco que cada cultura tiene su manera de ver las cosas. Hay un movimiento entre algunos especialistas en ética nativos americanos y dirigentes de diversas comunidades que defienden que cualquier estudio sobre una tribu en cuestión solo debería aceptarse si consulta con toda la comunidad, no solo con el consentimiento del individuo informado.<sup>16</sup> Estas inquietudes favorecieron que algunos estudios internacionales sobre variación genética humana realizaran una consulta a la comunidad además de contar con el consentimiento informado del individuo antes de usar las muestras.<sup>17</sup> Los poquísimos investigadores que estudian la diversidad genética de los nativos americanos consultan ahora con las autoridades tribales el diseño de su estudio para tener en cuenta sus opiniones y, a veces, para conseguir el consentimiento explícito de la comunidad, aunque legalmente no sea necesario hacerlo.

Aquí hay un problema general sobre las responsabilidades éticas de la investigación genética. Cuando estudio el genoma de un individuo accedo no solo al genoma de ese individuo, sino también a información sobre su familia y sus ancestros. También obtengo información sobre otros miembros de la comunidad, descendientes de esos mismos ancestros. ¿Cuáles son mis responsabilidades aquí? ¿Qué le debo no solo a los parientes cercanos del

individuo que estudio, sino también a otros miembros más distantes de su familia, a su población y a nuestra especie en su conjunto? La postura extrema de que hay que preguntarle a todo el mundo convertiría el avance científico en materia de genética humana (incluida la medicina genética) en algo casi imposible. No habría tiempo suficiente para que los científicos de laboratorios modestos como el mío conversara con cada grupo tribal que pudiera estar interesado en el trabajo.

Mi opinión sobre el asunto es que la comunidad científica necesita alcanzar un punto medio, un planteamiento que no requiera el permiso de cada posible grupo o tribu interesado. Por otra parte, dadas las preocupaciones lógicas de las comunidades tribales de América del Norte, surgidas a raíz de una historia persistente de explotación, los científicos deberíamos aspirar a informar de manera comprensiva cuando estudiemos la historia de la población nativa americana, para garantizar que todos los manuscritos que escribamos serán sensibles con los puntos de vista indígenas. Los detalles de cómo lograr este diálogo deberán concretarse, y tengo la impresión de que nunca se llegará a una solución a gusto de todos. Pero habrá que intentar avanzar a partir de la situación en la que nos encontramos ahora mismo, en la que muchos investigadores recelan de acometer cualquier estudio sobre variación genética de nativos americanos por temor a ser censurados, y por la cantidad extraordinaria de tiempo que requeriría la realización de todas las consultas que algunos dirigentes tribales y estudiosos han recomendado. Esto ha tenido el efecto de congelar por completo la investigación sobre variación genética entre nativos americanos, de tal manera que se investiga mucho menos en esta materia de lo que cualquiera desearía, salvo la gente más hostil a la investigación científica.

## **Disputas sobre huesos**

Los estudios de ADN antiguo sobre historia de poblaciones no son en su mayoría tan tensos como los estudios de las poblaciones actuales. Aun así, en 1990 el Congreso de Estados Unidos aprobó el Acta de Protección y Repatriación de Tumbas de Nativos Americanos (NAGPRA), que exige que las instituciones que reciben financiación del gobierno estadounidense

contacten con tribus de nativos americanos y les ofrezcan la devolución de objetos culturales, incluidos huesos de grupos con los que los nativos americanos puedan demostrar tener alguna conexión biológica o cultural. Esto ha implicado que los restos de nativos americanos se estén devolviendo a las tribus y esté desapareciendo la posibilidad de realizar el análisis de ADN antiguo de muchas de las muestras. La mayor repercusión de NAGPRA ha recaído sobre los restos fechados en los últimos mil años, lo que se puede justificar con relativa solidez por las conexiones culturales con las tribus nativas americanas vivas. Pero el argumento de la conexión cultural es más difícil de defender en el caso de restos muy antiguos, como el hombre de Kennewick, de unos 8.500 años de antigüedad, hallado en el territorio estadounidense del estado de Washington en 1996.

En un principio se programó la devolución del esqueleto del hombre de Kennewick a cinco tribus nativas americanas que lo reclamaron como ancestro, pero en lugar de eso pasó a ponerse a disposición de la ciencia después de que los tribunales decidieran que no había pruebas científicas de peso para considerarlo un nativo americano sujeto a las estipulaciones de NAGPRA. Para ganar el juicio, los científicos contrarios a las demandas tribales apelaron a los análisis de la morfología ósea, que apuntaban a que se trataba de un esqueleto más próximo a las poblaciones asiáticas e isleñas de la cuenca del Pacífico que a los nativos americanos actuales.<sup>18</sup> En 2015, en cambio, extrajeron y estudiaron ADN antiguo del hombre de Kennewick que reveló erróneas las conclusiones de aquellos estudios morfológicos.<sup>19</sup> El hombre de Kennewick deriva en realidad de la misma población ancestral general que la mayoría del resto de nativos americanos.

El ADN antiguo triunfa sobre el análisis morfológico siempre que se puedan comparar los dos tipos de datos. La razón es simple: los estudios morfológicos de esqueletos solo pueden examinar un puñado de rasgos variables entre individuos, y eso, por lo común, solo confirma asignaciones poblacionales inciertas. En cambio, los análisis genéticos de decenas de miles de posiciones independientes permiten una asignación poblacional exacta. De modo que la determinación de los ancestros de una sola muestra (como el hombre de Kennewick) a partir de unos pocos rasgos morfológicos no puede diferenciar de forma convincente entre ancestros de nativos



americanos y de la cuenca del Pacífico. Los datos genéticos sí pueden.

Aunque el estudio del ADN antiguo aportó una prueba clara de la ascendencia nativa americana del hombre de Kennewick, no estaba tan claro si mantiene una relación especialmente estrecha con las poblaciones nativas americanas del estado de Washington que reclamaban sus restos. El artículo que informó sobre el genoma del hombre de Kennewick tomó muestras de ADN de la tribu colville, una de las cinco que reivindicaba su vinculación con él y que afirmaba que los datos concordaban con una conexión directa. Sin embargo, la tribu colville fue la única de los 48 estados meridionales de Estados Unidos que analizaron los científicos, y una observación más atenta de los detalles del artículo no aporta datos concluyentes de que el hombre de Kennewick esté más emparentado con la tribu colville que con nativos americanos tan lejanos como los de América del Sur.<sup>20</sup> Los datos de los colville tampoco están disponibles para que la comunidad científica efectúe un análisis independiente (mi equipo no los recibió cuando los solicitó, a pesar de que la revista en la que fueron publicados exige el intercambio de datos como una condición para publicar en ella).

La interpretación interesada de datos genéticos no se limita al hombre de Kennewick. En 2017, un estudio sobre un esqueleto de unos 10.300 años de antigüedad excavado en una isla de la costa pacífica de la actual Canadá comunicó indicios de la existencia de un linaje ininterrumpido de nativos americanos en la misma región desde aquella época hasta el momento actual.<sup>21</sup> Sin embargo, el examen de los análisis presentados en el artículo reveló que aquel individuo tampoco tenía un parentesco más cercano con la población local que con los nativos de América del Sur.

Estos solo son dos ejemplos de cómo están empezando a llenarse las publicaciones de ADN antiguo de afirmaciones infundadas sobre vínculos ancestrales directos entre esqueletos antiguos y grupos actuales, un problema que no se limita a América. Los especialistas que trabajan con poblaciones indígenas tienen un incentivo para emitir esas afirmaciones, ya que suelen ser bien recibidas por los grupos locales, y abren la puerta a la toma de muestras. El proceso científico normal en el que los expertos señalan qué afirmaciones no se basan en datos concluyentes tampoco está funcionando como debiera. Un problema es que cuando los miembros de un grupo participan

directamente en una investigación científica sobre su propia historia, el deseo de la gente de que determinadas cosas sean verdad suele teñir la presentación de los resultados. Y los científicos que no han intervenido en el trabajo suelen estar demasiado nerviosos con las implicaciones como para señalar los problemas.

El caso del hombre de Kennewick fue controvertido y se decidió en los tribunales, lo que generó hostilidad entre los académicos y las tribus nativas americanas. Ha tenido consecuencias para los científicos interesados en la historia de la población nativa americana y ha dificultado mucho más esos estudios. Por la experiencia que he tenido al tratar con arqueólogos, antropólogos y directores de museos centrados en la prehistoria de nativos americanos, veo con claridad que muchos de ellos tienen un profundo sentimiento de pérdida al devolver colecciones de huesos de importancia científica, y que desean que sigan en posesión de museos al mismo tiempo que reconocen los dudosos métodos por los que se recopilaron dichas colecciones durante la expropiación estadounidense de las tierras de los nativos de América.<sup>22</sup> En el otro lado de la balanza se encuentra el sentimiento de pérdida que invade a muchos nativos americanos cuando se perturban los restos de sus ancestros. Para compaginar estos intereses contrapuestos y la ley, muchos museos recurren a «agentes NAGPRA» cuyo trabajo consiste en identificar restos culturales y óseos que puedan asociarse con tribus de nativos americanos específicas, y en contactar con representantes de esas tribus para devolver los objetos. Pero, mientras los agentes NAGPRA con los que yo he tratado se dedican a cumplir la ley y a realizar su trabajo con profesionalidad, también ponen cuidado en no ir más allá de ella. Se angustian cuando, como ocurrió con el hombre de Kennewick, se devuelven restos a tribus sin que haya pruebas de la vinculación cultural o biológica que exigen las regulaciones de NAGPRA.

Un genetista que está innovando en este terreno es Eske Willerslev. No solo en el caso de la muestra de Kennewick, sino también en el de otros restos óseos indígenas de los que ha conseguido ADN, Willerslev ha logrado la cooperación de comunidades indígenas de un modo novedoso y brillante, aunque no alegre para todo el mundo dentro de la comunidad arqueológica y museística. Él se ha dado cuenta de que puede haber intereses comunes a

los indígenas y los genetistas porque los estudios de ADN pueden facultar a las tribus para reclamar los restos. Esto es lo que sucedió en el caso de las secuencias genómicas extraídas de una muestra de pelo de un aborigen australiano de unos cien años de antigüedad,<sup>23</sup> del esqueleto clovis de casi 13.000 años de antigüedad<sup>24</sup> y del esqueleto de Kennewick de unos 8.500 años de antigüedad.<sup>25</sup> En estos tres casos, Willerslev se dirigió a las tribus directamente después de obtener el ADN en lugar de enredarlas en un proceso institucional como los que se han establecido a través de NAGPRA.

Aunque el procedimiento de Willerslev de contactar con las tribus al margen del proceso institucional formal ha preocupado a muchas personas de la comunidad arqueológica, sus éxitos han sido diversos. En Australia, su compromiso con los grupos aborígenes en relación con su trabajo con la muestra de cabello de cien años de antigüedad suscitó buena voluntad y abrió la puerta a un estudio mucho más ambicioso sobre poblaciones aborígenes actuales, publicado por él y sus colaboradores en 2016.<sup>26</sup> De forma análoga, el compromiso de Willerslev con grupos indígenas de Estados Unidos en los casos de Clovis y Kennewick ha contribuido a generar buena voluntad y ha animado a las tribus a apoyar análisis de ADN antiguo de otros restos.

Un ejemplo curioso de este avance lo ofrecen los restos hallados en la cueva Spirit de Utah. En el año 2000, la Oficina de Administración de Tierras de Estados Unidos decidió no devolver esos restos de casi 11.000 años de antigüedad a la tribu fallon paiute-shoshone que los reclamaba. Para tomar esta decisión la oficina se basó en que no existía ningún signo de conexión cultural o biológica con esa tribu. A continuación la tribu reclamó, con lo que los restos quedaron en un limbo legal que permitía investigarlos únicamente con la finalidad de estudiar su ascendencia para determinar si podían tener alguna relación biológica con los fallon paiute-shoshone. En octubre de 2015, tras la publicación del artículo de Kennewick, Willerslev tuvo acceso a los restos para analizar el ADN antiguo, y en torno a un año después envió a la oficina un informe técnico evidenciando que toda la ascendencia de aquel individuo procedía del mismo linaje remoto que el de los nativos americanos actuales. Basándose en aquel informe, la oficina resolvió devolver los huesos a la tribu.<sup>27</sup>

Aquella decisión confundió al oficial de NAGPRA con el que mantuvo correspondencia sobre el tema, quien señaló que aquella interpretación iba más allá de lo que estipula la ley NAGPRA, la cual exigía documentación de una conexión mayor con los fallon paiute-shoshone que con otros grupos, lo cual no parecía haber demostrado Willerslev. Pero cuando hablé con Willerslev sobre la devolución de muestras a las tribus, su idea era que el texto de la ley NAGPRA no tenía tanta relevancia y que los usos en la comunidad investigadora estaban cambiando aunque la ley aún no lo contemplara. En un artículo publicado en la revista científica *Nature* sobre la decisión de devolver los restos de la cueva Spirit, se citaba al antropólogo Dennis O'Rourke diciendo que el caso era un ejemplo de cómo lograr la participación de los grupos de nativos americanos en el empleo de la genética para determinar qué restos estudiar y volver a enterrar. La antropóloga Kim TallBear señaló que el ejemplo de la cueva Spirit evidenciaba que la relación entre las tribus y los científicos no tiene por qué ser antagónica: «Las tribus no quieren que la política les imponga una visión científica del mundo [...] pero la ciencia interesa».<sup>28</sup>

El descubrimiento de Willerslev de que los datos de ADN antiguo aportan un tipo de prueba que puede usarse para reclamar restos sin ninguna asignación guardados en colecciones museísticas ofrece una oportunidad inesperada para empezar a salir del estancamiento de las malas relaciones que se han creado entre especialistas y comunidades indígenas.

Pero queda otra segunda gran causa común entre nativos americanos y genetistas que ha pasado inadvertida: la posibilidad de usar ADN antiguo para medir el tamaño de las poblaciones que existieron antes de 1492 observando la variación dentro del genoma de muestras antiguas. Esta es una cuestión crítica para los nativos americanos, porque hay signos de que la población americana se dividió entre diez tras la llegada de los europeos y las oleadas de epidemias que trajeron consigo, lo que condujo a la desaparición de sociedades complejas previamente afincadas allí. El tamaño relativamente pequeño de las poblaciones con las que se encontraron los colonos al llegar a América se utilizó para justificar la anexión de los territorios de los nativos americanos. A los colonos europeos les interesaba reducir al mínimo las estimaciones del tamaño de las poblaciones nativas, así como proclamar que

en América había muy pocas civilizaciones o poblaciones sofisticadas, si es que había alguna, antes de la llegada de los europeos.<sup>29</sup>

Confío en que a medida que se vayan entendiendo mejor las consecuencias de la revolución del genoma, los pueblos indígenas irán entendiendo cada vez más que el ADN se puede convertir en una herramienta para conectar los pueblos nativos americanos de hoy con sus raíces y entre sí. Esto no resolverá todos los problemas éticos y las cuestiones que han planteado los líderes de las comunidades, pero quizá sirva para reducir antagonismos y mejorar el entendimiento y hasta favorecer la colaboración en el futuro.

### **Las huellas genéticas de los primeros americanos**

El primer estudio a escala genómica de la historia de la población nativa americana se realizó en 2012, cuando mi laboratorio publicó datos de 52 poblaciones diferentes. Una gran limitación de aquel estudio fue que no teníamos ninguna muestra en absoluto de los 48 estados meridionales de Estados Unidos, debido a los recelos de los nativos americanos en relación con la investigación genética. Aun así, el estudio reunió diversidad de nativos americanos de gran parte del resto del hemisferio y desveló novedades sobre el pasado.<sup>30</sup>

La mayoría de los individuos estudiados tenía pequeñas fracciones del genoma derivadas de ancestros africanos o europeos en los últimos 500 años, lo que refleja las profundas alteraciones ocurridas desde la llegada de los colonos europeos. Realizamos numerosos análisis de individuos sin ningún signo de esa mezcla, pero en algunas poblaciones, sobre todo de Canadá, todos los individuos analizados tenían al menos alguna ascendencia no nativa de América. Como queríamos incluir esas poblaciones, usamos una técnica que nos permitió identificar qué segmentos del genoma eran de origen europeo o africano. Lo hicimos buscando grandes tramos genómicos en los que los individuos portaran variaciones genéticas con alta frecuencia en africanos y europeos pero con baja frecuencia en nativos americanos. La ocultación de esos segmentos del genoma nos ayudó a eliminar 500 años de mezcla en América para conocer algo sobre cómo era la estructura de las relaciones de la población nativa americana antes del contacto con los

Europeos.

Comparamos todos los pares posibles de poblaciones nativas americanas usando el test de cuatro poblaciones. Utilizamos esta prueba para evaluar si las poblaciones eurasiáticas (como, por ejemplo, los chinos han) compartían más mutaciones genéticas con una población nativa americana o con otra, y efectuamos esta comprobación con todos los pares posibles de poblaciones. En 47 de las 52 poblaciones no detectamos diferencias en cuanto a su parentesco con asiáticos. Esto nos sugirió que la inmensa mayoría de los nativos americanos de hoy, incluidos todos los situados al sur de México, así como poblaciones del este de Canadá, descienden de un solo linaje común (las cinco poblaciones restantes, todas ellas del Ártico o de la costa pacífica de Alaska y Canadá, también portaban signos de ascendencia de diferentes linajes). Por tanto, las extraordinarias diferencias físicas que se aprecian entre grupos de nativos americanos actuales se deben a la evolución que se ha producido desde la separación de los diferentes orígenes de Eurasia. A esta población ancestral común la denominamos «primeros americanos».

Planteamos la hipótesis de que el linaje que habíamos descrito como «primeros americanos» representaba a los descendientes de las primeras personas que se expandieron al sur de las placas de hielo, ya fuera a través de un pasillo libre de hielo o a lo largo de la ruta costera. De momento los estudios genómicos no han sido capaces de determinar lo reducido que fue ese grupo ni durante cuántas generaciones estuvo en movimiento. Pero, con independencia de lo que hubiera sucedido, dimos por supuesto que aquella fue una población pionera de un tamaño limitado que se desplazó hacia territorios sin otros humanos, lo que permitió un despliegue veloz en cuanto llegaron.

Los datos genéticos respaldan esta hipótesis en términos generales. Como aplicamos una y otra vez el test de cuatro poblaciones, vimos con claridad que la gran mayoría de nativos americanos, desde las poblaciones del norte de América del Norte hasta las poblaciones del sur de América del Sur, se puede describir en general como ramas de un solo árbol, dado su marcado contraste con los patrones de las relaciones poblacionales en Eurasia. La mayoría de las poblaciones se escindió claramente del tronco central y experimentó pocas mezclas posteriores. Las separaciones se produjeron casi

en una dirección norte-sur, lo que concuerda con la idea de que a medida que las poblaciones avanzaron hacia el sur, hubo grupos que se fueron descolgando y afincando y que han permanecido casi en el mismo lugar desde siempre. La excepción más llamativa de esta regla la encontramos en el niño de menos de 13.000 años de antigüedad asociado con la cultura clovis y hallado en Montana, muy cerca de la frontera actual con Canadá. El niño clovis provenía de un linaje diferente al de los habitantes actuales del vecino Canadá, lo que refleja que más tarde tuvieron que producirse grandes movimientos de población.

En algunos lugares de América el ADN antiguo confirma la teoría de que las poblaciones han permanecido en la misma región durante milenios. De acuerdo con los análisis que realizamos nosotros y Lars Fehren-Schmitz de peruanos fechados hasta en 9.000 años atrás, ha habido una continuidad generalizada en las poblaciones nativas americanas de esta región. Todos los genomas antiguos de Perú que hemos estudiado están más emparentados entre sí y con los nativos americanos actuales de Perú hablantes de quechua y aimara que con cualquier otra población actual de América del Sur. Y llegamos a una conclusión similar con individuos nativos americanos del sur de Argentina fechados unos 8.000 años atrás y con individuos nativos americanos del sur de Brasil fechados en torno a 10.000 años atrás. Lo mismo sucede con los nativos americanos de las islas que hay frente a las costas de Columbia Británica, quienes parecen haber formado parte de una población continua durante unos 6.000 años, aun cuando la continuidad local no se remonta con claridad más allá de 10.000 años atrás.<sup>31</sup> Todos mantienen un parentesco más cercano con los nativos americanos que viven en la misma región en la actualidad que con nativos americanos de lugares más apartados.

### **La rehabilitación genómica de Joseph Greenberg**

El descubrimiento genético del despliegue de los primeros americanos también ayuda a resolver una controversia lingüística. La extraordinaria diversidad de las lenguas de los nativos de América se percibió ya en el siglo XVII, cuando algunos misioneros europeos lo atribuyeron a los esfuerzos del

maligno para resistirse a la conversión de las poblaciones nativas, al tornar la lengua que los misioneros debían aprender para evangelizar a una población en inservible para evangelizar a la siguiente. Los lingüistas se pueden dividir en «desintegradores», que ponen el énfasis en las diferencias entre lenguas, y en «integradores», que hacen hincapié en sus raíces comunes. Uno de los desintegradores más extremos fue Lyle Campbell, quien dividió alrededor de mil lenguas de nativos americanos en unas 200 familias (conjuntos de lenguas relacionadas), a veces localizadas incluso en valles fluviales concretos.<sup>32</sup> Uno de los integradores más extremos fue Joseph Greenberg, quien defendió que podía agrupar todas las lenguas de nativos americanos en tan solo tres familias cuyas conexiones más profundas era capaz de trazar. Además sostuvo que esas tres familias de lenguas eran un reflejo de las tres grandes oleadas migratorias procedentes de Asia.

Campbell y Greenberg chocaron abiertamente en cuanto a su interpretación de la relación lingüística entre nativos americanos, hasta el punto de que Campbell consideraba tan inaceptable la clasificación tripartita de Greenberg que en 1986 escribió que la clasificación de Greenberg «debería ser abucheada».<sup>33</sup> En realidad, dos de las familias de lenguas son incuestionables: la de las lenguas esquimo-aleutianas habladas por muchos pueblos indígenas de Siberia, Alaska, norte de Canadá y Groenlandia, y la que corresponde a las lenguas na-dené, habladas por un subconjunto de tribus nativas americanas que viven en la costa pacífica del norte de América del Norte, en el interior del norte de Canadá y en el sudoeste de Estados Unidos.

Pero era la tercera familia de Greenberg, la de las lenguas «amerindias» que, según él, aglutinaban en torno al 90 % de las lenguas de los nativos americanos, la que despertaba objeciones en muchos lingüistas. El método que empleó Greenberg para llegar a proponer la familia amerindia consistió en estudiar varios cientos de palabras de distintos idiomas de nativos americanos y en clasificarlos de acuerdo con la cantidad de términos que compartían. Cuando encontraba índices elevados de coincidencias, lo consideraba señal de un origen común. Según él, el protoamerindio lo hablaron los primeros americanos que vivieron al sur de las placas de hielo.

Como vio que todas las lenguas de América no na-dené y no esquimo-



aleutianas podían clasificarse como amerindias de acuerdo con este procedimiento, llegó a la conclusión de que los datos lingüísticos confirmaban una teoría de tres grandes oleadas de despliegues de nativos americanos procedentes de Asia. De haber habido otra oleada, habría dejado tras de sí otro conjunto diferente de lenguas.

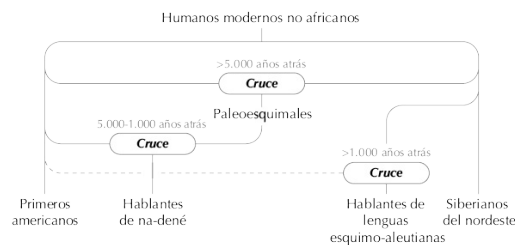
Las ideas de Greenberg recibieron una valoración fulminante. Las voces críticas sostuvieron que la lista de palabras era demasiado breve para establecer la homogeneidad. Sus opositores también cuestionaron la afirmación de que esas palabras tuvieran realmente una raíz común. Se cree que la identificación de vocablos comunes se vuelve difícil cuando han transcurrido intervalos temporales prolongados de varios milenios, porque las lenguas cambian muy deprisa y, sin embargo, Greenberg afirmaba captar relaciones en lenguas que tienen el doble de ese tiempo.

Pero Greenberg captó algo con acierto. Su categoría amerindia se corresponde casi a la perfección con la categoría de los primeros americanos descubierta por los genetistas. Los grupos de poblaciones que predijo que estarían más emparentados entre sí de acuerdo con su análisis de las lenguas fueron confirmados por los patrones genéticos hallados en poblaciones de las que hay datos. Y la balcanización actual de las lenguas de los nativos americanos también refleja una historia en la que la inmensa mayoría de las poblaciones descendía de una única expansión migratoria. Cualquiera que mire un mapa lingüístico de América verá que tiene un aspecto cualitativamente distinto al de Eurasia o África, donde las vastas extensiones del territorio están habitadas por gente que habla lenguas muy emparentadas de las familias indoeuropea, austronesia, sinotibetana y bantú, cada una de las cuales refleja una historia de migraciones masivas y de reemplazos poblacionales. La expansión de los primeros americanos parece haber sido tan veloz que las lenguas del continente están relacionadas mediante una estructura a modo de rastrillo con numerosas púas que se despliegan en paralelo hacia una raíz común que data de una fecha próxima al primer asentamiento en América.<sup>34</sup> De modo que tanto los datos genéticos como los lingüísticos apoyan un escenario en el que muchas de las poblaciones nativas de América actuales son descendientes directas de poblaciones que seguramente vivieron en la misma región poco después de la primera

población del continente. Esto sugiere que, después del despliegue inicial, el reemplazo poblacional fue menos frecuente en América que en África y Eurasia.

Aunque los datos genéticos confirmaron en gran medida el cuadro general que esbozó Greenberg, este pasó por alto algo importante. Aunque los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas y na-dené presentan diferencias genéticas con otros nativos americanos porque portan ascendencia de corrientes distintas de migración procedentes de Asia, ambos tienen grandes cantidades de ancestros de los primeros americanos: una proporción de un 60 % de mezcla en el caso de los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas y una proporción en torno al 90 % en el caso de algunos hablantes de lenguas na-dené.<sup>35</sup> Por tanto, aunque los tres grupos de lenguas que predijo Greenberg se corresponden bien con tres poblaciones antiguas, los primeros americanos realizaron una contribución demográfica dominante en todos los pueblos indígenas actuales de América.

Todos los grupos de nativos americanos actuales tienen gran proporción de ascendencia de los primeros americanos.



**Figura 20.** Este árbol simplificado relaciona los tres cúmulos de poblaciones nativas americanas que predijo Joseph Greenberg a partir de datos lingüísticos. Los cúmulos se corresponden con tres entradas diferentes en América, pero Greenberg desconocía las altas proporciones de ascendencia de los primeros americanos en todos los grupos: en torno al 90 % en los hablantes de lenguas na-dené y alrededor del 60 % en los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas.

## La población Y

La siguiente carta que salió de la baraja genética fue toda una sorpresa, al menos para los genetistas.

Algunos especialistas en antropología física que estudian la forma de los esqueletos humanos habían estado afirmando durante años que algunos

esqueletos americanos anteriores a 10.000 años atrás no tienen el aspecto que cabría esperar en los ancestros de los nativos americanos actuales. El ejemplo más emblemático lo constituye Luzia, un esqueleto de unos 11.500 años de antigüedad cuyos restos se encontraron en Lapa Vermelha, Brasil, en 1975. Muchos antropólogos consideran que la forma del cráneo es más parecida a la de los pueblos indígenas de Australia y Nueva Guinea que a la de los pueblos antiguos o modernos del este de Asia o de los nativos americanos. Este rompecabezas condujo a la especulación de que Luzia procedía de un grupo que precedió a los nativos americanos. El antropólogo Walter Neves ha identificado docenas de esqueletos mesoamericanos y sudamericanos con lo que él denomina una morfología «paleoamericana». La prueba más importante para Neves la constituye un conjunto de 55 cráneos de 10.000 años de antigüedad o más procedentes de un yacimiento prehistórico de Lagoa Santa en Brasil.<sup>36</sup>

Estas afirmaciones son polémicas. Los rasgos morfológicos varían dependiendo de la dieta y del entorno, y después de la llegada de humanos a América, tanto la selección natural como cambios aleatorios que se acumulan en poblaciones con el paso del tiempo pueden haber contribuido al cambio morfológico. La experiencia con el hombre de Kennewick, cuyo esqueleto tenía afinidades morfológicas con los de las poblaciones de la costa pacífica pero que genéticamente deriva por completo de la misma población ancestral que otros nativos americanos, sirve como gran advertencia: una demostración perfecta del peligro de interpretar la morfología como un indicio claro de relaciones poblacionales.<sup>37</sup> Muchos han criticado a Neves achacando deficiencias estadísticas a sus análisis, puesto que él eligió qué emplazamientos incluir en su análisis con la intención de reforzar su idea paleoamericana y, al mismo tiempo, descartó de forma deliberada aquellos que no cuadraban, un procedimiento incompatible con la ciencia rigurosa.

Sin embargo, Pontus Skoglund decidió estudiar con más detenimiento los datos genéticos de nativos americanos en busca de indicios de ancestros diferentes a los primeros americanos. La lógica que siguió fue esta: si hubo pueblos antiguos en el continente que fueron desplazados por los primeros americanos, tal vez se mezclaran con los ancestros de las poblaciones actuales y dejaran alguna señal estadística en los genomas de la gente actual.



próximos a ninguno de ellos). Los datos genéticos también negaban una migración polinesia a través del Pacífico hasta América. Aunque sería creíble que una migración así hubiera ocurrido en los últimos dos mil años, ya que los polinesios dominaban la tecnología de los viajes transoceánicos, pero las afinidades que encontramos no tenían nada en común con polinesios. En realidad, parecían indicar más bien una migración hacia América de una población antigua más emparentada con australianos, neoguineanos y andamaneses que con los siberianos actuales. Llegamos a la conclusión de que habíamos encontrado indicios de una población «fantasma»: una población que ya no existe de forma pura. La denominamos «población Y» por el vocablo *ypykuéra*, que significa «ancestro» en tupí, la familia de lenguas de las poblaciones con más proporción de estos ancestros.

El pueblo hablante de tupí en el que hallamos la mayor cantidad de ascendencia de población Y fue la tribu suruí, creadora del mito de orígenes con el que comienza este capítulo. En la actualidad está formada por unas 1.400 personas y vive en el estado brasileño de Rondonia.<sup>39</sup> Esta población se ha mantenido bastante aislada y no entabló relaciones formales con el gobierno brasileño hasta la década de 1960, cuando constructores de carreteras irrumpieron en su territorio. Desde entonces los suruí han protegido su tierra de la deforestación, se han hecho cargo de plantaciones de café y han informado sobre talas y minas ilegales. Han solicitado tener representación entre los grupos por los derechos indígenas de Estados Unidos y han reclamado créditos de carbono por los gases invernadero retenidos en las selvas que han protegido.

Otro grupo perteneciente a la familia de lenguas tupí en el que encontramos ascendencia de la población Y es el pueblo caritiana. Los caritiana se mencionan al comienzo de este capítulo como una de las primeras tribus nativas americanas que se movilizó para protestar contra la investigación genética (en su caso, por el problema de que en 1996 les habían tomado muestras de ADN con una promesa de mejorar su atención sanitaria que nunca llegó a cumplirse). Los caritiana son unas trescientas personas y también viven en Rondonia. Las muestras que analizamos no formaban parte de aquellas muestras conflictivas de 1996, sino de una campaña de extracciones realizada en 1987 para la que se siguieron procedimientos de

consentimiento informado acordes con las pautas éticas del momento. Espero que los individuos caritiana que se topen con nuestros hallazgos reciban estas observaciones sobre su singular ascendencia como un descubrimiento positivo que pone de manifiesto las ventajas de participar en estudios científicos.<sup>40</sup>

La tercera población en la que encontramos una ascendencia considerable de población Y es el pueblo xavante, que habla una lengua del grupo yê, que es distinta de la familia de lenguas tupí habladas por los suruí y los caritiana. Su número ronda las 18.000 personas y se encuentran en el estado brasileño de Mato Grosso, en la meseta brasileña. Han estado sometidos a una reubicación forzosa, su territorio sufre degradación medioambiental en la actualidad y su forma de vida indígena está amenazada constantemente por el desarrollo.<sup>41</sup>

En Mesoamérica y en el oeste de los elevados Andes de América del Sur encontramos poca o ninguna ascendencia de la población Y. Tampoco la detectamos en el genoma de casi 13.000 años de antigüedad del niño de cultura clovis procedente del norte de Estados Unidos, ni en los hablantes actuales de la lengua algonquin de Canadá. La distribución geográfica de la población Y está restringida en gran parte a la Amazonia, lo que supone un indicio aún mayor de su origen antiguo. El hecho de que la ascendencia de población Y esté limitada a un terreno difícil y alejado de la conexión con Asia a través de Bering tal vez sea lo esperable de una población pionera original que otrora gozó de una distribución más amplia y que más tarde se vio marginada por la expansión de otros grupos. Este patrón refleja la distribución de algunas otras familias de lenguas, por ejemplo, las lenguas tuu, kx'a y khoe-kwadi, habladas por los pueblos khoe y san del sur de África, donde las islas de estos hablantes en territorios agrestes están rodeadas por mares de gente que habla otros idiomas.

El hecho de que las huellas estadísticas más intensas del linaje antiguo que detectamos se encuentren en Brasil, la tierra de «Luzia» y de los esqueletos de Lagoa Santa, es destacable, pero no demuestra que el linaje antiguo que descubrimos coincida con la morfología «paleoamericana» que presumieron Neves y otros. Neves afirmó ver la morfología paleoamericana no solo en los brasileños antiguos, sino también en mexicanos antiguos y relativamente

recientes, y sin embargo nosotros no encontramos ni un ápice de señal en los mexicanos. Además, el grupo de Eske Willerslev obtuvo ADN de dos grupos nativos americanos con la morfología ósea típica de los paleoamericanos de Neves: los pericúes en la península de Baja California del noroeste de México y los fueganos en el extremo sur de América del Sur. Ninguno de estos grupos portaba ascendencia de la población Y.<sup>42</sup>

¿Y qué significa entonces el patrón genético? Ya sabemos a través de la arqueología que los humanos probablemente llegaron al sur de las placas de hielo antes de que se abriera el pasillo libre de hielo, ya que dejaron restos en yacimientos arqueológicos como Monte Verde y las cuevas de Paisley. Pero la gran explosión demográfica, señalada por el pueblo clovis, solo se produjo una vez que se abrió el pasillo libre de hielo. Los datos genéticos podrían estar aportando signos de un poblamiento temprano de América por un mínimo de dos grupos muy diferentes que llegaron allí procedentes de Asia, tal vez siguiendo dos rutas diferentes y en momentos temporales distintos. Si la población Y se expandió por algunas regiones de América del Sur antes que los primeros americanos, entonces parece probable que, después de estos poblamientos iniciales, los primeros americanos avanzaran hasta casi todos los territorios que ya había visitado la población Y y que la reemplazaran bien por completo o bien tan solo en parte, como en la Amazonia. Es posible que la ascendencia de población Y sobreviviera mejor en la Amazonia que en otros lugares debido a que se trata de un entorno relativamente impenetrable. Esto pudo frenar lo bastante el desplazamiento de los primeros americanos hacia la región como para permitir que la gente que vivía allí se mezclara con los nuevos migrantes en lugar de simplemente ser reemplazada.

La ascendencia emparentada con australasiáticos en los suruí actuales se eleva a un pequeño porcentaje (alrededor de la misma ascendencia neandertal en todos los no africanos), pero sería insensato negar su relevancia. Esto es así porque la repercusión de la población Y en los pueblos amazónicos tal vez sea muy superior al 2 %. Los ancestros de la población Y tuvieron que atravesar espacios enormes de Siberia y el norte de América, donde también habitaban los ancestros de los primeros americanos. Es probable que la población Y ya estuviera mezclada con grandes cantidades de ascendencia emparentada con los primeros americanos cuando empezó a

expandirse hacia América del Sur. Si así fuera, entonces la ascendencia derivada de un linaje emparentado con los asiáticos del sur no es más que una especie de «tinte marcador» para la ascendencia de población Y (igual que los metales pesados que se inyectan en las venas de pacientes en los hospitales para seguir el recorrido de los vasos sanguíneos en un escáner de tomografía computarizada). Nuestra estimación de que los suruí tienen en torno a un 2 % de ascendencia de población Y se basa en la afirmación de que la población Y atravesó todo el nordeste de Asia y toda América sin mezclarse con otros pueblos con los que se toparon. Si admitimos la posibilidad de que por el camino se produjeran mestizajes con poblaciones emparentadas con los primeros americanos, la proporción de población Y en los suruí podría llegar al 85 % y seguiría arrojando los datos estadísticos observados de parentesco con australasiáticos. Si la verdadera proporción fuera incluso una fracción de esto, entonces la historia de que los primeros americanos se expandieron por un territorio virgen sería muy engañosa. Más bien debemos pensar en una expansión de una población fundacional de América altamente subestructurada. Es probable que la historia y los tiempos de la llegada de la población Y a América solo se resuelvan con la recuperación de ADN antiguo de esqueletos con ascendencia de la población Y.

## **Después de los primeros americanos**

La gran promesa de los datos genéticos consiste no ya en lo que pueden revelarnos sobre los orígenes más remotos de los nativos americanos, sino también en lo que pueden contarnos sobre tiempos más recientes y sobre cómo llegaron las poblaciones a ser tal como son en la actualidad.

Un buen ejemplo lo ofrece el discernimiento del origen de los hablantes de las lenguas na-dené que viven a lo largo de la costa pacífica de América del Norte, en algunas zonas de Canadá y en regiones tan al sur como Arizona en Estados Unidos. El consenso general entre los lingüistas es que esas lenguas proceden de otra lengua ancestral con no más de unos pocos milenios de antigüedad, y que su difusión por este territorio tan extenso del noroeste de América tuvo que estar impulsada al menos en parte por migraciones. Con



una revelación sorprendente, el lingüista estadounidense Edward Vajda logró documentar una conexión más profunda entre las lenguas na-dené y una familia de lenguas de Siberia central llamadas yeniseicas, habladas en otros tiempos por muchas poblaciones, aunque en la actualidad solo se sigue usando de manera cotidiana el idioma queto (o ket) de la familia yeniseica.<sup>43</sup> Estos resultados apuntan a que, a pesar de la inmensa distancia, una migración relativamente reciente desde Asia dio lugar a los hablantes de lenguas na-dené de América.

¿Qué información nueva añade la genética? Nuestro estudio de 2012 descubrió que los chipewyan hablantes de na-dené portan un tipo de ascendencia que no es común a muchos otros nativos americanos, lo que aporta indicios de esta teoría sobre una migración tardía desde Asia.<sup>44</sup> Según nuestros cálculos, esta ascendencia constituía tan solo en torno al 10 % de los ancestros chipewyan, pero seguía siendo llamativa. Nos preguntamos si podríamos usar esta variedad singular de ancestros en los chipewyan como marcador para documentar un vínculo ancestral entre los hablantes de lenguas na-dené como los chipewyan e individuos de culturas arqueológicas del pasado que pudieran estudiarse con ADN antiguo.

En 2010, Eske Willerslev y sus colaboradores publicaron datos del genoma completo de un mechón de cabello de unos 4.000 años de antigüedad tomado de un individuo congelado de la cultura saqqaq, la primera cultura humana de Groenlandia.<sup>45</sup> Su análisis reveló que este hombre pertenecía a una población que tenía una mezcla particular de ancestros, si se compara con los de los primeros americanos del sur y los de los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas que los sucedieron en el Ártico. El grupo de Willerslev amplió sus resultados en 2014, cuando aportó datos de varios «paleoesquimales» adicionales, tal como se denomina en arqueología a los predecesores de los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas.<sup>46</sup> Todos esos individuos estaban emparentados, y los autores concluyeron que representaban una migración clara desde Asia distinta de todas las anteriores y las siguientes. Sostuvieron que los paleoesquimales casi se extinguieron por completo sin dejar descendencia tras la llegada de los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas unos 1.500 años atrás.

En nuestro estudio de 2012 decidimos comprobar la idea de que los

paleoesquimales, ejemplificados por el individuo saqqaq, descendían de una migración diferenciada hacia América. Para nuestra sorpresa, no encontramos ningún indicio estadístico de una migración específica. Nuestros estudios concordaban con la posibilidad de que los ancestros saqqaq derivaran de la misma fuente que contribuyó a crear los chipewyan hablantes de lenguas na-dené, solo que en proporciones diferentes. Como a partir de los datos genéticos sabemos que solo en torno al 10 % de la ascendencia de muchos hablantes actuales de lenguas na-dené procede de esa migración tardía desde Asia, es fácil entender por qué el análisis de cúmulos utilizado por el equipo de Willerslev pasó por alto la conexión con los hablantes de lenguas na-dené. Propusimos que tanto los hablantes de lenguas na-dené como la cultura saqqaq pudieron recibir parte de su ascendencia de la misma migración antigua de Asia a América.

En 2017, Pável Flegontov, Stephan Schiffels y yo confirmamos que el linaje paleoesquimal no se extinguió, sino que vive en los hablantes de lenguas na-dené.<sup>47</sup> Al examinar mutaciones que reflejan intercambios comunes entre diversas poblaciones nativas americanas y siberianas, descubrimos signos de ancestros comunes recientes entre el individuo saqqaq antiguo y hablantes actuales de lenguas na-dené. De hecho, la hipótesis de que los linajes paleoesquimales se extinguieron tras la llegada de los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas está aún más equivocada de lo que yo mismo sugerí en un principio en mi artículo de 2012.<sup>48</sup> La manera correcta de interpretar la ascendencia de los hablantes actuales de lenguas esquimo-aleutianas es contemplándolos como una mezcla de linajes emparentados con los paleoesquimales y con los primeros americanos. En otras palabras, lejos de extinguirse, la población que incluía a los paleoesquimales continuó viviendo en una forma mestiza no solo en los hablantes de lenguas na-dené sino también en los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas.

Nuestro trabajo de 2017 también reveló una manera completamente nueva y unificadora de interpretar la ascendencia remota de los pueblos de América. De acuerdo con esta nueva concepción, solo hubo dos linajes ancestrales que dieron lugar a toda la ascendencia de los nativos americanos, aparte de la población Y: los primeros americanos y la población que trajo nuevas herramientas pequeñas de piedra y los primeros arcos a América unos

5.000 años atrás, y la que dio origen a los paleoesquimales.<sup>49</sup> Pudimos evidenciarlo porque matemáticamente podemos cuadrar con los datos un modelo que permite describir a todos los nativos americanos, excepto a los de la Amazonia con sus ancestros de la población Y, como mezclas de dos poblaciones ancestrales con un parentesco diferenciado con los asiáticos. Las mezclas de esas dos poblaciones ancestrales dieron lugar a tres poblaciones fundacionales que migraron de Asia a América y que están vinculadas a las lenguas esquimo-aleutianas, na-dené y todas las demás lenguas.

Una segunda revelación genética sobre la historia de la población nativa americana se aprecia con más claridad en los chucoto (o chukchi), una población del extremo nordoriental de Siberia que habla una lengua sin ninguna relación con cualquiera de las que se hablan en América. Mis análisis revelaron que los chucoto portan alrededor de un 40% de ascendencia de los primeros americanos debido a un flujo de regreso de América hacia Asia.<sup>50</sup> A quienes duden de que descendientes de los primeros americanos pudieron expandirse fuera de América y tener una repercusión demográfica considerable en Asia (quienes acostumbran a ver la ruta migratoria entre Asia y América como una vía de un solo sentido), tal vez les resulte tentador aducir que la afinidad genética de los chucoto con los nativos americanos refleja tan solo que son primos cercanos residentes en Asia de los primeros americanos. Este sesgo entorpeció también mi propio discernimiento durante más de un año, cuando intentaba dotar de sentido los datos que tenía de diversos nativos americanos. Pero los datos genéticos esclarecen que la afinidad se debe a una migración de retorno, puesto que los chucoto están más emparentados con algunas poblaciones cuya ascendencia procede íntegra de los primeros americanos que con otras, un hallazgo que solo se puede explicar mediante una migración de vuelta a Asia de un sublinaje de los primeros americanos, surgido mucho después de la diversificación inicial en América del Norte de los linajes de primeros americanos. La explicación de esta observación es que los hablantes de lenguas esquimo-aleutianas que se establecieron en América del Norte se mezclaron enormemente con nativos americanos locales (quienes aportaron en torno a la mitad de su ascendencia) y después llevaron su exitosa forma de vida consigo de vuelta a Siberia a través del Ártico, lo que contribuyó a

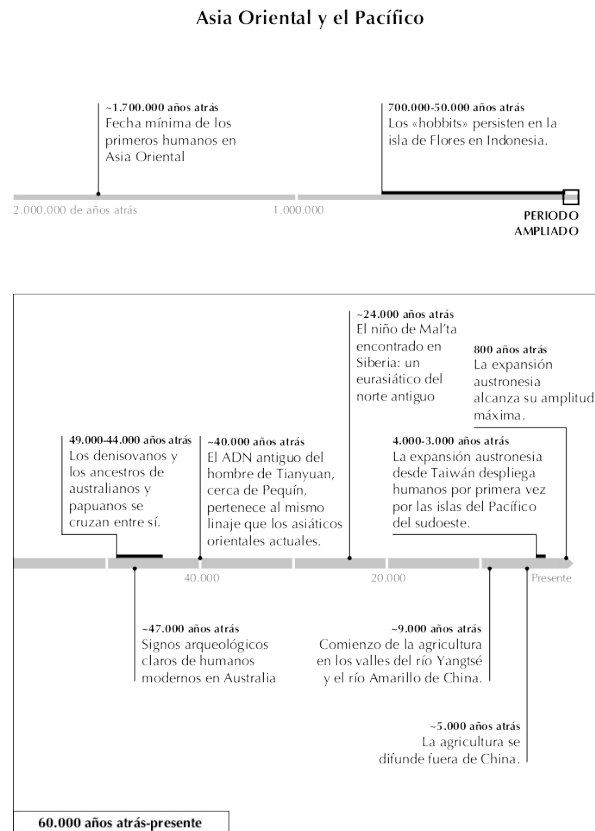
fundar no solo a los chucoto, sino también a los hablantes locales de lenguas esquimo-aleutianas. La identificación de un reflujo de ancestros de los primeros americanos hacia Asia (un tipo de descubrimiento difícil de demostrar a través de la arqueología) es la clase de sorpresa que solo puede deparar la genética.

Un tercer ejemplo de lo que puede desvelar la genética es la historia de la llegada de la agricultura al sudoeste estadounidense desde el norte de México. En la actualidad estas regiones están conectadas por una familia de lenguas muy extendida llamada utoazteca, que los lingüistas han considerado tradicionalmente que se difundieron desde el norte hacia el sur basándose en que la mayoría de las lenguas de esta familia y algunos nombres de plantas coinciden en las lenguas típicas del extremo norte de la distribución actual de las lenguas utoaztecas. Sin embargo, otras voces han defendido que estas lenguas radiaron desde México hacia el norte, siguiendo la propagación del cultivo del maíz. Se ha propuesto, sobre todo por parte del arqueólogo Peter Bellwood, que las lenguas y los pueblos tienden a moverse con la expansión de la agricultura.<sup>51</sup> El estudio del ADN antiguo de pueblos que vivieron antes y después de la llegada del maíz a la región y su cotejo con el ADN de los habitantes actuales permiten comprobar esta teoría, al menos en parte. Estamos empezando a descubrir algunas claves en el ADN antiguo. Los estudios de maíz antiguo han revelado ahora que este cultivo entró por primera vez en el sudoeste de Estados Unidos a través de una ruta de montaña (por el interior, a través de montes) hace más de 4.000 años, y que después se reemplazó por variedades de maíz originarias de tierras bajas costeras unos 2.000 años atrás.<sup>52</sup> Este es un ejemplo destacado de que también las plantas tienen una historia de migraciones y mezclas sucesivas, aunque en el caso de los cultivos domesticados las migraciones y las mezclas suelen ser más espectaculares, ya que los humanos han sometido los cultivos a una selección artificial. Solo será una cuestión de tiempo el hecho de que podamos comprobar si pueblos nuevos se desplazaron con cultivos nuevos.

El sueño, desde luego, es realizar estudios de este tipo de un modo más sistemático. Los estudios genéticos modernos y de ADN antiguo nos permiten descubrir las conexiones existentes entre culturas nativas americanas mediante vínculos migratorios, y que la propagación de las

distintas lenguas y tecnologías se correspondió con movimientos de poblaciones antiguas. Muchas de estas historias se han perdido porque la explotación europea ha diezmado las poblaciones nativas americanas y sus culturas. La genética ofrece la oportunidad de recuperar historias perdidas y tiene el potencial de favorecer no solo el discernimiento, sino también la sanación.

## 8. Los orígenes genómicos de los asiáticos orientales



### El fracaso de la ruta meridional

El Asia oriental, la inmensa región que abarca China, Japón y el sudeste asiático, es uno de los grandes escenarios de la evolución humana. Alberga más de un tercio de la población mundial y una fracción similar de su diversidad lingüística. La cerámica se inventó allí hace al menos 19.000 años.<sup>1</sup> En Asia oriental se produjo una invención temprana e independiente de la agricultura en torno a 9.000 años atrás.

El este de Asia ha alojado a la familia humana durante al menos unos 1,7 millones de años, la fecha del esqueleto de *Homo erectus* más antiguo que se conoce encontrado en China.<sup>2</sup> Los restos humanos más tempranos excavados en Indonesia tienen una antigüedad similar.<sup>3</sup> Los humanos arcaicos (cuya morfología ósea no es igual que la de los humanos con rasgos anatómicos

modernos, que empezaron a aparecer en el registro fósil de África a partir de unos 300.000 años atrás<sup>4</sup>) han vivido en Asia oriental de manera continua desde entonces. Por ejemplo, los datos genéticos revelan que los denisovanos se mezclaron con los ancestros de los australianos y neoguineanos actuales poco después de 50.000 años atrás. Y los restos arqueológicos y óseos revelan que los «hobbits» de un metro de altura perduraron hasta más o menos esa misma época en la isla de Flores de Indonesia.<sup>5</sup>

Se han mantenido arduos debates sobre la dimensión de la aportación genética de los humanos arcaicos del este de Asia a la gente que vive hoy en día. Casi todos los genetistas chinos y occidentales coinciden en que los humanos actuales de fuera de África descienden de una dispersión que se produjo a partir de unos 50.000 años atrás y que desplazó en buena medida a los grupos humanos asentados con anterioridad.<sup>6</sup> Algunos antropólogos y arqueólogos chinos, por otra parte, han documentado similitudes en cuanto a rasgos óseos y estilos de herramientas de piedra en gente que vivió en Asia oriental antes y después de esa fecha, lo que plantea la cuestión de si ha habido algún grado de continuidad.<sup>7</sup> En el momento de escribir estas líneas, nuestro conocimiento sobre la historia de la población de Asia oriental es relativamente limitado, comparado con el que tenemos de Eurasia occidental, porque menos del 5 % de los datos publicados sobre ADN antiguo procede de Asia oriental. Esta diferencia refleja el hecho de que la tecnología del estudio del ADN antiguo se inventó en Europa y es casi imposible que los investigadores exporten muestras procedentes de China y Japón, debido a las restricciones gubernamentales o a la preferencia de que esos estudios los realicen científicos locales. Esto ha implicado que esas zonas se han perdido los primeros años de la revolución del ADN antiguo.

La gran historia del oeste es que en algún momento después de unos 50.000 años atrás, los humanos modernos empezaron a fabricar sofisticadas herramientas de piedra del Paleolítico Superior, que se caracterizan por finas lascas de piedra extraídas de una manera novedosa a partir de piezas preparadas de antemano. Oriente Próximo es el primer lugar conocido donde se fabricaron herramientas de piedra del Paleolítico Superior, y esta tecnología se difundió con rapidez por Europa y el norte de Eurasia. Lo lógico sería esperar que, dado el éxito de la gente que dominaba la tecnología del

Paleolítico Superior, esos conocimientos se propagaran también por Asia oriental, pero no fue eso lo que ocurrió.

El patrón arqueológico en el este no concuerda con el del oeste. Lo cierto es que hay signos arqueológicos de que unos 50.000 años atrás, y por una inmensa extensión de tierra de China y el este de India, se produjo un gran cambio de comportamiento asociado con la llegada de los humanos modernos, incluido el empleo de sofisticadas herramientas de hueso, collares de conchas y dientes perforados para decorar el cuerpo, y el arte rupestre más antiguo que se conoce en el mundo.<sup>8</sup> En Australia los restos arqueológicos de campamentos humanos dejan claro que los humanos modernos llegaron allí hace al menos unos 47.000 años,<sup>9</sup> lo que viene a coincidir con la antigüedad de los primeros signos de humanos modernos en Europa.<sup>10</sup> De modo que no hay ninguna duda de que los humanos modernos llegaron a Asia oriental y Australia hacia la misma época en que arribaron a Europa. Pero, curiosamente, los primeros humanos modernos de Asia oriental central y meridional y de Australia no usaban las herramientas de piedra típicas del Paleolítico Superior, sino que empleaban otras tecnologías, algunas de las cuales se asemejaban más a las que usaban los humanos modernos de África decenas de miles de años antes.<sup>11</sup>

Animados por estas observaciones, los arqueólogos Marta Mirazón Lahr y Robert Foley plantearon que los primeros humanos de Australia podían derivar de una migración de humanos modernos fuera de África y de Oriente Próximo antes del desarrollo de la tecnología del Paleolítico Superior en el oeste. De acuerdo con esta hipótesis de la «ruta meridional», los migrantes habrían salido de África mucho antes de 50.000 años atrás para bordear la costa del océano Índico dejando descendientes actuales entre los pueblos indígenas de Australia, Nueva Guinea, Filipinas, Malasia y las islas Andamán.<sup>12</sup> La antropóloga Katerina Harvati y sus colaboradores también documentaron similitudes en cuanto a morfología ósea entre aborígenes australianos y africanos que, según ellos, ofrecen indicios en favor de este modelo.<sup>13</sup>

La hipótesis de la ruta meridional era mucho más que la mera afirmación de que hubo humanos modernos fuera de África mucho antes de 50.000 años atrás, un hecho ahora aceptado por cualquier especialista serio.<sup>14</sup> Entre

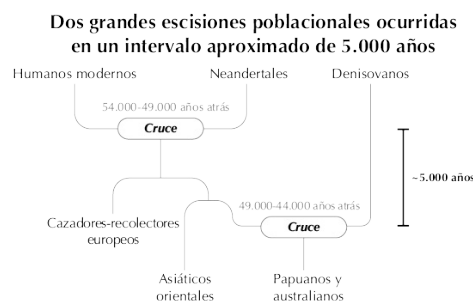


los signos de que hubo humanos modernos tempranos fuera de África mucho antes de 50.000 años atrás se cuentan los esqueletos con una morfología moderna de los yacimientos de Skhul y Qafzeh, en el territorio actual de Israel, que datan de unos 130.000 a unos 100.000 años atrás.<sup>15</sup> Las herramientas de piedra halladas en el yacimiento de Jebel Faya y fechadas en unos 130.000 años atrás son similares a las encontradas en el nordeste de África que datan de alrededor de la misma época, lo que sugiere que los humanos modernos realizaron un cruce temprano del mar Rojo hacia Arabia.<sup>16</sup> Asimismo existen indicios genéticos preliminares de una repercusión temprana de humanos modernos fuera de África en genomas neandertales que portan un 2 % de ascendencia que podría derivar de un mestizaje con un linaje humano moderno que se separó unos 200.000 años atrás de los linajes humanos actuales, tal como sería de esperar en caso de que una población humana moderna posiblemente emparentada con la de Skhul y Qafzeh procreara con ancestros neandertales.<sup>17</sup> Aunque muchos genetistas, entre los que me incluyo, aún no están convencidos de que este descubrimiento de un cruce anterior entre humanos modernos y neandertales sea concluyente, el punto clave es que casi todos los estudiosos están de acuerdo ahora en que hubo despliegues tempranos de humanos modernos hacia Asia anteriores a las expansiones ampliamente aceptadas a partir de 50.000 años atrás, y que contribuyeron en gran medida a dar lugar a todos los humanos no africanos actuales. El interrogante que planteaba la hipótesis de la ruta meridional no es si esas expansiones sucedieron, sino si tuvieron una incidencia importante a largo plazo en los humanos de hoy.

En 2011 Eske Willerslev dirigió un estudio que parecía revelar que las expansiones tempranas sí dejaron huella.<sup>18</sup> Él y sus colaboradores comunicaron que un test de cuatro poblaciones había revelado que los europeos comparten más mutaciones con asiáticos orientales que con australianos aborígenes, tal como cabría esperar de una contribución a través de la ruta meridional al linaje de los australianos. Aplicando un modelo de migración meridional a los datos genéticos, calcularon que los aborígenes australianos portan ascendencia de una población humana moderna que se separó de los europeos actuales el doble de tiempo antes de que los ancestros asiáticos orientales se separaran de los europeos (entre 75.000 y 62.000 años

atrás frente a entre 38.000 y 25.000 años atrás).

Pero había un problema y era que el análisis no tuvo en cuenta ese 3 a 6 % de ascendencia que los australianos heredaron de denisovanos arcaicos.<sup>19</sup> Como los denisovanos eran tan divergentes de los humanos modernos, el mestizaje con ellos podría causar que los europeos compartan más mutaciones con los chinos que con los aborígenes australianos. De hecho, esto explicaba los hallazgos. Mi laboratorio reveló que después de tener en cuenta la mezcla denisovana, los europeos no comparten más mutaciones con chinos que con australianos, de modo que los chinos y australianos deben casi toda su ascendencia a una población homogénea cuyos ancestros se separaron con anterioridad de los ancestros de los europeos.<sup>20</sup> Esto evidenció que en un espacio especialmente breve de tiempo en la historia de los no africanos ocurrió una serie de grandes escisiones poblacionales, las cuales comenzaron con la separación de los linajes que dieron lugar a eurasiáticos occidentales y eurasiáticos orientales, y que finalizaron con la separación de los ancestros de los aborígenes australianos de los ancestros de muchos eurasiáticos orientales continentales. Todas estas escisiones poblacionales ocurrieron después de que los neandertales se cruzaran con los ancestros de no africanos entre 54.000 y 49.000 años atrás, y antes de que se mezclaran los denisovanos y los ancestros de los australianos, algo que genéticamente se ha calculado que es un 12 % más reciente que la mezcla entre neandertales y humanos modernos, ocurrida entre 49.000 y 44.000 años atrás.<sup>21</sup>



**Figura 22.** Entre los episodios de mestizaje de neandertales y denisovanos se produjeron dos grandes escisiones poblacionales dentro de un periodo de tiempo aproximado de 5.000 años.

La rápida sucesión de separaciones de linajes durante el intervalo relativamente corto entre el mestizaje de neandertales y denisovanos con

humanos modernos sugiere que, por toda Eurasia, los humanos modernos se desplazaron hacia entornos nuevos donde su tecnología o modo de vida les permitió expandirse desplazando a los grupos previamente residentes en esos lugares. El despliegue fue tan veloz que cuesta imaginar que encontrarán una gran resistencia por parte de los humanos arcaicos, quienes llevaban residiendo en esos lugares casi dos millones de años y de quienes sabemos que también estaban presentes cuando los humanos modernos se expandieron, según indican los signos de cruces con denisovanos. Aunque los primeros humanos modernos se expandieran hasta el este de Asia a través de una ruta meridional, es probable que también fueran reemplazados por oleadas posteriores de migrantes humanos, y se puede descartar que hayan aportado algo más que un porcentaje muy pequeño a la ascendencia de la gente actual.<sup>22</sup> En Asia oriental, igual que en Eurasia occidental, la expansión de los humanos modernos fuera de África y de Oriente Próximo tuvo un efecto parecido al de borrar una pizarra, ya que dejó todo en blanco para la nueva gente. Las viejas poblaciones de Eurasia desaparecieron y en su lugar llegaron grupos nuevos que fueron poblando el paisaje con rapidez. No existe ningún signo genético de ninguna ascendencia sustancial procedente de esas poblaciones tempranas en los asiáticos orientales actuales.<sup>23</sup>

Entonces, si en esencia todos los ancestros de los humanos modernos en las actuales Asia oriental y Australia derivan del mismo grupo que contribuyó a formar los eurasiáticos occidentales, ¿cómo se explica que los asiáticos sudorientales y los australianos carecieran de la tecnología del Paleolítico Superior, tan vinculada a la expansión de las poblaciones humanas modernas hacia Oriente Próximo y Europa?

Las primeras herramientas de piedra de hoja larga características de la tecnología del Paleolítico Superior que aparecen en el registro arqueológico datan de entre 50.000 y 46.000 años atrás.<sup>24</sup> Pero de acuerdo con los datos genéticos, la separación de los linajes que dieron lugar a eurasiáticos occidentales y asiáticos orientales podría remontarse más atrás aún, puesto que, como he comentado ya, ocurrió casi con seguridad varios milenios después del cruce de humanos modernos con neandertales, que se produjo entre 54.000 y 49.000 años atrás. De modo que la escisión principal de los ancestros de eurasiáticos occidentales y asiáticos orientales pudo haber

ocurrido antes del desarrollo de la tecnología del Paleolítico Superior, y la distribución geográfica de esta tecnología podría reflejar tan solo la expansión de la población que la inventó.

Hay una pista que corrobora la teoría de que la tecnología del Paleolítico Superior se desarrolló después de la separación de los principales linajes que dieron lugar a los eurasiáticos occidentales y a los asiáticos orientales. Los eurasiáticos antiguos del norte, a los que ya conocemos por los restos de unos 24.000 años de antigüedad del niño encontrado en el yacimiento de Mal'ta en Siberia oriental,<sup>25</sup> pertenecen al linaje que dio lugar a los eurasiáticos occidentales, lo que siempre ha extrañado a los genetistas porque los eurasiáticos antiguos del norte vivieron en lugares más próximos a Asia oriental. Pero tiene sentido a la luz de la distribución geográfica de las herramientas de piedra del Paleolítico Superior, las cuales están asociadas no solo con los eurasiáticos occidentales, sino también con los eurasiáticos del norte y los asiáticos del nordeste. Tanto la distribución de la tecnología de herramientas de piedra como la de la ascendencia genética concuerdan con lo esperable en caso de que la tecnología del Paleolítico Superior alcanzara su máximo esplendor en una población que viviera antes de la separación de los linajes que dio lugar a los eurasiáticos antiguos del norte y a los eurasiáticos occidentales, pero después de la separación del linaje que dio lugar a los asiáticos orientales.

Sea cual sea la razón por la que la tecnología del Paleolítico Superior jamás se expandiera hasta el sur de Asia oriental, está claro por lo que sucedió después y por el éxito de esos pueblos desplazando a poblaciones previamente asentadas en esos lugares, como los denisovanos, que la tecnología del Paleolítico Superior de por sí no fue esencial para el éxito de la expansión de los humanos modernos hasta Eurasia después de unos 50.000 años atrás. Lo que permitió que esos humanos modernos en expansión se impusieran en todas partes, incluido el este, tenía un carácter algo más profundo que la mera tecnología de herramientas de piedra del Paleolítico Superior: fue una capacidad de inventiva y de adaptación de la que la tecnología no constituía más que una mera manifestación.

## **Los comienzos de la modernidad en Asia oriental**

El primer estudio genómico de poblaciones asiáticas orientales modernas se publicó en 2009 y aportó datos de casi 2.000 individuos de unas 75 poblaciones.<sup>26</sup> Los autores se centraron en su descubrimiento de que hay más diversidad humana en el sudeste asiático que en el nordeste de Asia. Interpretaron este patrón como un signo de que al sudeste asiático llegó una sola oleada de humanos modernos que más tarde se desplegó desde allí en dirección norte hasta China y más allá, siguiendo un modelo que permite explicar la diversidad genética de las poblaciones actuales mediante el desplazamiento de una sola población fuera de África que se expandió en todas direcciones, y que fue perdiendo diversidad genética a medida que se fue desprendiendo cada pequeño grupo pionero.<sup>27</sup> Pero ahora sabemos que lo más probable es que este modelo tenga un uso limitado. En Europa ha habido múltiples reemplazos poblacionales y mezclas profundas, y ahora sabemos por el análisis de ADN antiguo que los patrones de diversidad actuales en Eurasia occidental arrojan una imagen distorsionada de las migraciones de los primeros humanos modernos hacia la región.<sup>28</sup> El modelo de una migración de sur a norte que va perdiendo diversidad por el camino es profundamente erróneo en el caso de Asia oriental.

En 2015 Chuanhao Wang llegó a mi laboratorio con un tesoro: datos del genoma completo de unos 400 individuos actuales de alrededor de 40 poblaciones diferentes de China. Apenas hay muestras de China para estudios de ADN porque las regulaciones limitan la exportación de material biológico, de ahí que Wang y sus colaboradores realizaran el trabajo genético en China y nos enviaran los datos por vía electrónica. A lo largo del año y medio siguiente analizamos esos datos, junto con otros procedentes de más países de Asia oriental que se habían publicado previamente, y con ADN antiguo del extremo oriental ruso generado en nuestro laboratorio. Esto nos permitió conocer nuevos detalles genéticos sobre la historia remota de la población de Asia oriental y los orígenes de sus habitantes actuales.<sup>29</sup>

Mediante la aplicación de un análisis de componentes principales descubrimos que los ancestros de la inmensa mayoría de los asiáticos orientales actuales se pueden describir a partir de tres cúmulos.

El primer cúmulo se centra en la gente que vive hoy en la cuenca del río Amur, en la frontera entre el nordeste de China y Rusia. Este grupo incluye

datos de ADN antiguo que mi laboratorio y otros equipos habíamos obtenido de la cuenca del río Amur, de modo que esta región ha estado habitada por poblaciones genéticamente similares durante más de 8.000 años.<sup>30</sup>

El segundo cúmulo se localiza en la meseta tibetana, una inmensa región al norte de la cordillera del Himalaya situada en su mayoría a más altitud que el punto más elevado de los Alpes europeos.

El tercer cúmulo se centra en el sudeste asiático y está representado sobre todo por individuos de poblaciones indígenas que viven en las islas de Hainán y Taiwán, frente a las costas de China continental.

Empleamos estadísticas del test de cuatro poblaciones para analizar modelos de posibles relaciones entre las poblaciones actuales representativas de esos cúmulos y los nativos americanos, isleños de Andamán y neoguineanos. Estas tres últimas poblaciones han permanecido aisladas durante mucho tiempo de los ancestros de los asiáticos orientales continentales al menos desde la última glaciación, y su ascendencia emparentada con los asiáticos orientales sirve en la práctica como ADN antiguo de ese periodo.

Nuestro análisis respaldó un modelo de historia poblacional en el que los humanos modernos antepasados de la inmensa mayoría de los asiáticos orientales continentales actuales derivan en gran medida de mezclas (en diferentes proporciones) de dos linajes que se separaron en tiempos muy remotos. Los miembros de esos dos linajes se expandieron en todas direcciones, y las mezclas entre sí y con otras poblaciones con las que se toparon transformaron el paisaje humano de Asia oriental.

### **Poblaciones fantasma del río Yangtsé y el río Amarillo**

Uno de los pocos lugares del mundo donde la agricultura apareció de manera independiente fue China. Los restos arqueológicos revelan que hace unos 9.000 años las personas empezaron a arar los sedimentos arrastrados por el viento próximos al río Amarillo, en el norte de China, y a sembrar mijo y otros cultivos. Hacia la misma época, pero en el sur, cerca del río Yangtsé, un grupo diferente de personas empezó a practicar otros cultivos, incluido arroz.<sup>31</sup> La agricultura del río Yangtsé se expandió a través de dos rutas: una

ruta terrestre que llegó a Vietnam y Tailandia a comienzos de unos 5.000 años atrás, y una ruta marítima que llegó a la isla de Taiwán hacia el mismo periodo. En India y Asia central la agricultura china chocó por primera vez con la expansión de la agricultura procedente de Oriente Próximo. Los patrones lingüísticos también indican la posibilidad de desplazamientos de personas. En la actualidad las lenguas de la parte continental de Asia oriental comprenden al menos once grandes familias: lenguas sinotibetanas, tai-kadai, austronesias, austroasiáticas, hmong-mien, japónicas, indoeuropeas, mongólicas, túrquicas, tungús y coreánicas. Peter Bellwood ha señalado que las seis primeras se corresponden con expansiones de agricultores de Asia oriental que difundieron sus lenguas a medida que se desplazaron.<sup>32</sup>

¿Qué podemos decir basándonos en la genética? Debido a las restricciones para exportar material óseo desde China, la información que aportan hoy los datos genéticos sobre la historia remota de la población de Asia oriental está muy por detrás de la que existe sobre Eurasia occidental e incluso sobre América. No obstante, Wang averiguó lo que pudo a partir de los datos de ADN antiguo que teníamos y los patrones de variación de la gente actual.

Descubrimos que en el sudeste asiático y en Taiwán hay muchas poblaciones que deben toda su ascendencia, o la mayoría de ella, a una población ancestral homogénea. Como la localización de estas poblaciones se superpone enormemente con las regiones donde el cultivo del arroz se propagó desde el valle del río Yangtsé, resulta tentador suponer que descenden del pueblo que desarrolló la agricultura arrocería. Aún no disponemos de ADN antiguo de los primeros agricultores del valle del río Yangtsé, pero sospecho que coincidirá con esta reconstrucción de la «población fantasma del río Yangtsé», que es el nombre que le pusimos a la población que dio lugar a la inmensa mayoría de la ascendencia de los habitantes actuales del sudeste asiático.

Pero descubrimos que los chinos han (el grupo de población más numeroso del mundo, con un censo de más de 1.200 millones de personas) no concuerdan con una descendencia directa de la población fantasma del río Yangtsé. Los han también cuentan con una proporción elevada de ancestros de otro linaje asiático oriental muy divergente. Las mayores proporciones de esta otra ascendencia se encuentran en los han septentrionales, lo que

concuera con el trabajo realizado desde 2009, que revela que los han presentan diferencias sutiles a lo largo de un gradiente norte-sur.<sup>33</sup> Este patrón es el esperable de una historia en que los ancestros de los han salieran del norte y se mezclaran con grupos locales a medida que se desplegaron por el sur.<sup>34</sup>

¿De qué tipo podría ser la otra ascendencia? Se cree que los han, que unificaron China en el año 202 a. C., se basaban en fuentes históricas procedentes de las tribus huaxia anteriores a ellos, que a su vez surgieron de grupos previos del valle del río Amarillo en el norte de China. Esta fue una de las dos regiones chinas donde se originó la agricultura y también es el lugar a partir del cual se difundió hacia la meseta tibetana del este unos 3.600 años atrás.<sup>35</sup> Como los han y los tibetanos también están vinculados por sus lenguas sinotibetanas, nos preguntamos si también compartirían un tipo específico de ascendencia.

Cuando Wang desarrolló su modelo de la historia lejana de la población del este de Asia, descubrió que los han y los tibetanos portan grandes proporciones de ascendencia de una población que ya no existe pura y que pudimos descartar que formara parte de la ascendencia de muchas poblaciones del sudeste asiático. A partir de la combinación de los indicios arqueológicos, lingüísticos y genéticos, decidimos llamarla «población fantasma del río Amarillo», suponiendo que desarrolló la agricultura en el norte al mismo tiempo que difundió las lenguas sinotibetanas. El ADN antiguo de los primeros agricultores del valle del río Amarillo revelará si esta hipótesis es correcta. Una vez esté disponible, el ADN antiguo permitirá además conocer detalles históricos de la población de Asia oriental que son imposibles de discernir a partir del análisis en exclusiva de las poblaciones que viven hoy, cuya historia remota ha estado velada por muchas capas adicionales de migraciones y mestizajes.

### **Las grandes mezclas en la periferia del este de Asia**

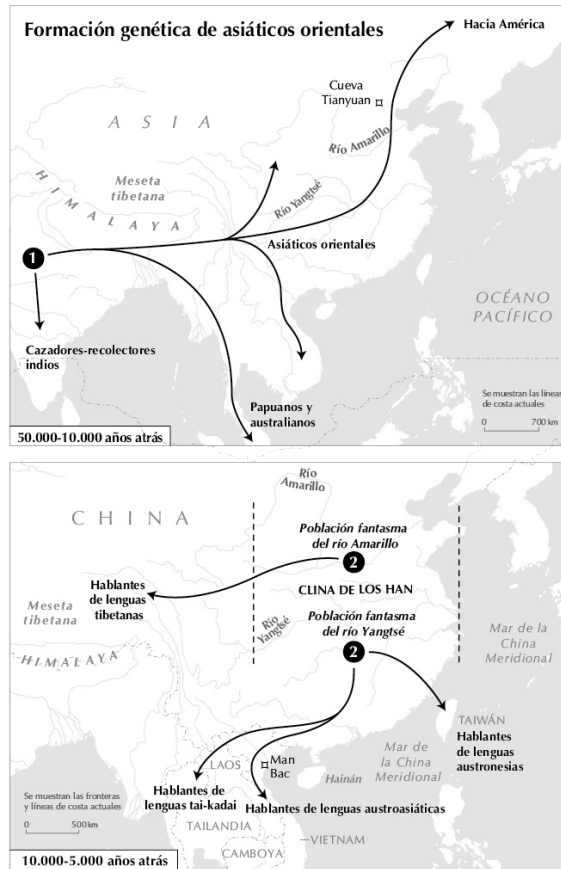
Una vez que se formaron las poblaciones agrícolas centrales de la meseta china (las poblaciones fantasma del Yangtsé y el río Amarillo), se desplegaron en todas direcciones mezclándose con grupos que habían llegado a la región



en milenios anteriores.

Los pueblos de la meseta del Tíbet (que portan una mezcla aproximada de dos tercios de su ascendencia de la misma población fantasma del río Amarillo que porta la etnia han) son un ejemplo de esta expansión. Probablemente fueron ellos los que llevaron por primera vez la agricultura a la región, así como alrededor de un tercio de su ascendencia de una rama temprana de asiáticos orientales que parece corresponderse con los cazadores-recolectores indígenas del Tíbet.<sup>36</sup>

Otro ejemplo lo ofrecen los japoneses. Durante muchas decenas de miles de años, el archipiélago de Japón estuvo dominado por cazadores-recolectores, pero a partir de unos 2.300 años atrás empezó a practicarse una agricultura derivada de la continental, que se ha asociado con una cultura arqueológica con claras similitudes con las culturas contemporáneas de la península de Corea. Los datos genéticos confirman que la propagación de la agricultura hasta las islas estuvo arbitrada por la migración. Al partir de un modelo en el que los japoneses actuales aparecen como una mezcla de dos poblaciones divergentes en la antigüedad, de origen completamente asiático oriental (una emparentada con los coreanos actuales y la otra emparentada con los ainu que hoy se encuentran limitados a la isla más septentrional de Japón y cuyo ADN es similar al de los cazadores-recolectores previos a la agricultura<sup>37</sup>), Naruya Saitou y sus colaboradores calcularon que los japoneses actuales portan en torno a un 80 % de ancestros agricultores y un 20 % de ascendencia de cazadores-recolectores. Basándose en el tamaño de los segmentos de ascendencia emparentada con agricultores en el Japón actual, nosotros y Saitou calculamos que la fecha promedio de la mezcla debió de ser unos 1.600 años atrás.<sup>38</sup> Esta fecha es muy posterior a la de la primera llegada de agricultores a la región, y sugiere que después de su llegada pudieron transcurrir cientos de años hasta que desapareció la segregación social entre los cazadores-recolectores y los agricultores. La fecha se corresponde con el periodo Kofun, la primera vez que muchas islas japonesas se unieron bajo un mismo gobierno, lo que tal vez marcara el comienzo de la homogeneidad que caracteriza a gran parte de Japón en la actualidad.



**Figura 23.** Entre 50.000 y 10.000 años atrás, los grupos de cazadores-recolectores se diversificaron y dispersaron hacia el nordeste en dirección a América y hacia el sudeste en dirección a Australia. Unos 9.000 años atrás, dos poblaciones muy divergentes de esta propagación inicial (una centrada al norte del río Amarillo y otra en el río Yangtsé) desarrollaron de forma independiente la agricultura y, después, unos 5.000 años atrás, se desplegaron en todas direcciones. La colisión entre ambas poblaciones en China creó el gradiente de ascendencia norte y sur que se observa hoy en la etnia han.

El ADN antiguo también está revelando la historia remota de los humanos en el sudeste asiático continental. En 2017 mi laboratorio extrajo ADN de humanos antiguos del yacimiento de Man Bac, en Vietnam, de casi 4.000 años de antigüedad, donde se enterró gente con una morfología ósea similar a la de los agricultores del río Yangtsé y los asiáticos orientales actuales junto a individuos con esqueletos más parecidos a los de los cazadores-recolectores afincados allí con anterioridad.<sup>39</sup> Mark Lipson reveló desde mi laboratorio que todas las muestras que analizamos de Vietnam antiguo eran una mezcla de un linaje separado previamente de eurasiáticos orientales y de la población fantasma del río Yangtsé, con una proporción mayor de esta última

población en algunos de los agricultores de Man Bac analizados que en otros. El grupo principal de agricultores de Man Bac también tenía proporciones de ancestros de esos dos linajes similares a las observadas en los hablantes actuales de lenguas austroasiáticas aisladas. Estos hallazgos concuerdan con la teoría de que las lenguas de la familia austroasiática se difundieron a partir de un desplazamiento de cultivadores de arroz del sur de China que se mezclaron con cazadores-recolectores locales.<sup>40</sup> Incluso hoy, grandes poblaciones hablantes de lenguas austroasiáticas de Camboya y Vietnam portan proporciones considerables, aunque inferiores, de estos ancestros cazadores-recolectores.

La repercusión genética del despliegue de población que también propagó las lenguas austroasiáticas llegó más allá de los lugares donde se hablan esas lenguas hoy en día. En otro estudio, Lipson puso de manifiesto que en Indonesia occidental, donde predominan las lenguas austronesias, una parte sustancial de la ascendencia proviene de una población derivada de los mismos linajes que algunos hablantes de lenguas austroasiáticas en el continente.<sup>41</sup> El descubrimiento de Lipson apuntaba a que los hablantes de lenguas austroasiáticas pudieron llegar a Indonesia occidental antes que hablantes de lenguas austronesias con una ascendencia muy diferente. Esto explicaría por qué los lingüistas Alexander Adelaar y Roger Blench detectaron préstamos austroasiáticos (términos procedentes de otro grupo de lenguas) en las lenguas austronesias que se hablan en la isla de Borneo.<sup>42</sup> Como alternativa, los hallazgos de Lipson podrían explicarse si agricultores hablantes de lenguas austronesias tomaron un desvío por territorio continental y se mezclaron ahí con poblaciones hablantes de lenguas austroasiáticas antes de proseguir su despliegue hacia Indonesia occidental.

El ejemplo más impresionante de los movimientos de agricultores desde el corazón de Asia oriental hacia la periferia lo representa la expansión austronesia. Hoy las lenguas de la familia austronesia se encuentran diseminadas por una región inmensa que incluye cientos de islas remotas del Pacífico. Los datos arqueológicos, lingüísticos y genéticos juntos han sugerido que unos 5.000 años atrás la agricultura de Asia oriental continental llegó hasta Taiwán, donde se encuentran las ramas más arcaicas de la familia de lenguas austronesias. Estos agricultores se desplegaron hacia el sur hasta

llegar a Filipinas unos 4.000 años atrás, y más al sur cerca de la gran isla de Nueva Guinea y hasta las islas de menor tamaño situadas al este de la anterior.<sup>43</sup> Hacia la época en que llegaron a Taiwán probablemente inventaron las canoas con balancines, botes con troncos de soporte en un lateral para aumentar la estabilidad de la nave en aguas agitadas, lo que les permitió navegar por mar abierto. A partir de 3.300 años atrás hicieron su aparición los pueblos antiguos que elaboraban cerámica del estilo conocido como lapita justo al este de Nueva Guinea y, poco después, empezaron a expandirse a lugares más remotos del Pacífico y no tardaron en llegar a Vanuatu, a 3.000 kilómetros de distancia de Nueva Guinea. Les bastaron unos centenares de años más para llegar a las islas polinesias occidentales, incluyendo Tonga y Samoa, y después, tras una pausa larga que duró hasta unos 1.200 años atrás, llegaron a las últimas islas habitables del Pacífico, como Nueva Zelanda, Hawái y la isla de Pascua unos 800 años atrás. La expansión austronesia hacia el oeste fue igual de impresionante, ya que arribó a Madagascar, frente a las costas de África y 9.000 kilómetros al oeste de Filipinas, al menos 1.300 años atrás, y explica por qué casi todos los indonesios actuales, así como los habitantes de Madagascar, hablan lenguas austronésias.<sup>44</sup>

Mark Lipson identificó desde mi laboratorio un marcador genético para la expansión austronesia: un tipo de ascendencia que casi siempre está presente en pueblos actuales hablantes de lenguas austronésias. Lipson descubrió que casi todos los pueblos que hablan estas lenguas han recibido al menos parte de su ascendencia de una población más emparentada con los taiwaneses aborígenes que con cualquier población del este de Asia continental. Esto respalda la teoría de una expansión desde la región de Taiwán.<sup>45</sup>

Aunque haya hilos genéticos, lingüísticos y arqueológicos comunes que hacen convincente la expansión austronesia, algunos genetistas se resistían a la propuesta de que los primeros humanos que poblaron las islas remotas del sudoeste del Pacífico durante la expansión lapita eran descendientes puros de agricultores de Taiwán.<sup>46</sup>

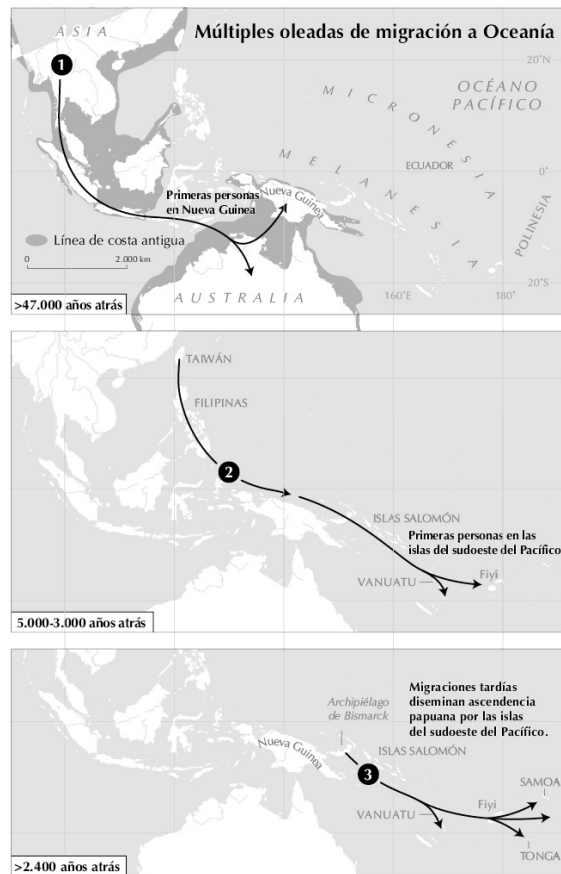
¿Cómo es posible que aquellos migrantes pasaran por la región de Papúa Nueva Guinea, ocupada durante más de 40.000 años, sin apenas mezclarse con sus habitantes? Esta posibilidad parecía improbable si se tiene en cuenta

que hoy todos los isleños del Pacífico situados al este de Papúa Nueva Guinea tienen desde un mínimo del 25 % de ascendencia papuana hasta un máximo que ronda el 90 %.<sup>47</sup> ¿Cómo cuadraría esto con la hipótesis imperante de que la cultura arqueológica lapita se forjó durante un periodo de intenso intercambio entre neoguineanos y gente procedente en última instancia del núcleo agrícola de China (a través de Taiwán)?

En 2016 volvió a irrumpir el ADN antiguo para desestimar el supuesto que había prevalecido hasta entonces en los textos sobre genética. Es difícil encontrar ADN antiguo bien conservado en climas tropicales como el del Pacífico sur. Pero la capacidad para conseguir ADN viable del Pacífico cambió cuando, tal como se dijo antes, Ron Pinhasi y sus colaboradores revelaron que el ADN del denso hueso petroso de la parte del cráneo que contiene las estructuras del oído interno a veces conserva hasta cien veces más ADN que el que se suele obtener de otros huesos.<sup>48</sup> Al principio peleamos mucho para estudiar muestras procedentes del Pacífico, pero cuando probamos con huesos petrosos nuestra suerte cambió.<sup>49</sup>

Logramos obtener ADN de individuos antiguos asociados a la cultura lapita en las islas pacíficas de Vanuatu y Tonga, que vivieron de 3.000 a 2.500 años atrás, y, lejos de detectar unas proporciones considerables de ascendencia papuana, descubrimos que en realidad esa proporción era escasa o inexistente.<sup>50</sup> Esto evidenció que tuvo que haber una gran migración posterior desde la región de Nueva Guinea hacia las zonas más remotas del Pacífico. Esta migración tardía tuvo que comenzar hace como mínimo 2.400 años, ya que todas las muestras de Vanuatu que analizamos de esta época portaban al menos un 90 % de ascendencia papuana.<sup>51</sup> Continúa siendo un misterio cómo es posible que esta oleada migratoria reemplazara de manera tan generalizada a los descendientes del pueblo original que fabricaba la cerámica lapita y, sin embargo, conservara la lengua que probablemente hablaba aquel pueblo. Pero los datos genéticos revelan que eso es lo que ocurrió. Esta es la clase de resultados que solo puede ofrecer la genética: la documentación definitiva de que hubo grandes desplazamientos de personas. Esta demostración de la interacción entre pueblos muy divergentes vuelve a situar la pelota en el tejado de los arqueólogos para explicar la naturaleza y los efectos de estas migraciones.

El ADN antiguo procedente del Pacífico sudoccidental ha seguido generando descubrimientos inesperados. Cuando nosotros y el laboratorio de Johannes Krause analizamos de manera independiente la ascendencia papuana en Vanuatu, nos encontramos con que estaba más emparentada con grupos que en la actualidad viven en las islas Bismarck, cerca de Nueva Guinea, que con los grupos que habitan hoy en las islas Salomón, a pesar de que las islas Salomón están justo en la ruta marítima que conduce hasta Vanuatu.<sup>52</sup> También hallamos que la ascendencia papuana presente en islas remotas de Polinesia no concuerda con que provenga de la misma fuente que en Vanuatu. Por tanto, tuvo que haber no una, ni dos, sino al menos tres grandes migraciones hacia el Pacífico abierto, de tal modo que la primera migración aportó ascendencia de Asia oriental y la cultura de la cerámica lapita, mientras que las migraciones tardías aportaron al menos dos tipos distintos de ascendencia papuana. Así pues, en lugar de tener una historia sencilla, la dispersión humana por el Pacífico fue muy compleja.



**Figura 24.** El ADN antiguo revela que las primeras personas de las islas del Pacífico sudoccidental no eran portadoras de la ascendencia papuana ubicada en esa región en la actualidad, y que llegaron por primera vez a Nueva Guinea a partir de 50.000 años atrás (arriba). Los primeros migrantes tenían una ascendencia asiática oriental casi pura (centro), y múltiples corrientes posteriores de migración aportaron sobre todo ascendencia papuana (abajo).

¿Podemos contar con que alguna vez se reconstruyan los detalles de esas migraciones? Hay muchas razones para la esperanza. Nuestro cuadro sobre cómo se formaron las poblaciones actuales de las islas del Pacífico está ganando nitidez gracias al acceso a ADN antiguo de la región, y a que algunas islas tienen historias poblacionales menos complejas que los grupos del continente, debido a su aislamiento, lo que permite una reconstrucción más fácil de lo que ocurrió. A través de estudios del genoma completo de poblaciones actuales y antiguas pronto tendremos una idea mucho más precisa sobre cómo se movieron los humanos por esta inmensa región.

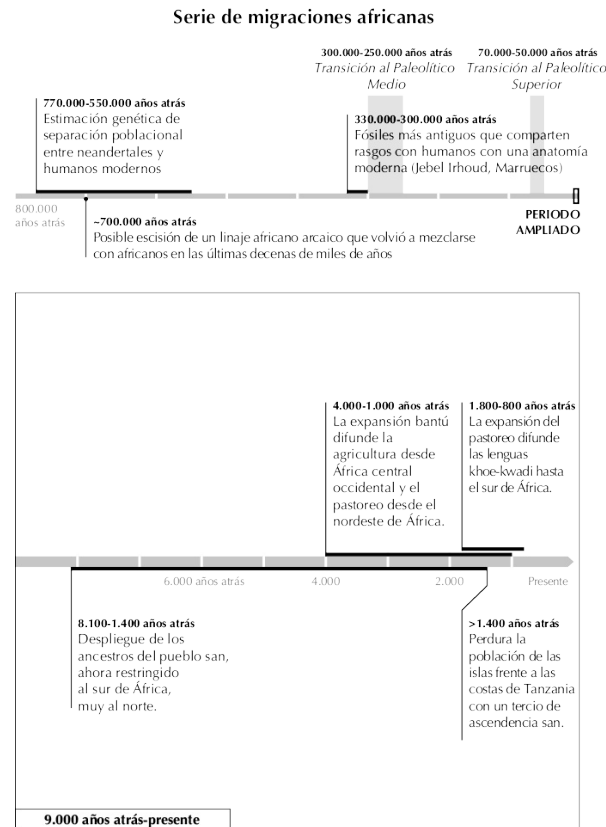
Pero de momento nuestro conocimiento de lo que sucedió en la zona continental de Asia oriental sigue siendo turbio y limitado. La extraordinaria expansión de la etnia han a lo largo de los dos últimos milenios ha añadido más cantidad de mezclas masivas a la estructura poblacional, ya compleja de por sí, que tuvo que afincarse en la región después de miles de años de agricultura, y tras el ascenso y la caída de varios grupos de la Edad de la Piedra, la Edad del Cobre, la Edad del Bronce y la Edad del Hierro. Esto significa que cualquier intento de reconstrucción de la historia remota de la población de Asia oriental basado en patrones de variación entre los habitantes actuales debe tomarse con gran cautela.

Pero mientras escribo este capítulo, el tsunami de la revolución del ADN antiguo va avanzando y pronto impactará contra las costas de Asia oriental. En China se han creado laboratorios de ADN antiguo de vanguardia que están dedicando todo su potencial a investigar conjuntos de material óseo reunidos a lo largo de décadas. Los estudios del ADN antiguo de esos huesos y otros esqueletos revelarán qué relación mantienen los pueblos de cada cultura antigua de las zonas continentales de Asia oriental entre sí y con la población actual. Nuestro conocimiento de las interrelaciones remotas de las poblaciones ancestrales del este de Asia y los desplazamientos humanos desde el final de la última glaciación pronto será tan claro como el que tenemos sobre lo que ocurrió en Europa.

Sin embargo, es difícil predecir qué revelarán los estudios de ADN antiguo en Asia oriental. Aunque estamos empezando a tener una idea bastante buena sobre lo sucedido en Europa, Europa no ofrece un buen mapa de carreteras para saber qué esperar en Asia oriental, porque permaneció en la periferia de algunos de los grandes avances económicos y tecnológicos de los últimos 10.000 años, mientras que China ocupó el centro de cambios tales como la invención local de la agricultura. Esto significa que, aunque podemos tener la certeza de que los estudios de ADN antiguo aportarán descubrimientos reveladores, aún no sabemos en qué consistirán. Lo único que cabe dar por seguro es que los estudios de ADN antiguo cambiarán nuestro conocimiento del pasado humano en la región más poblada del mundo.



## 9. Reincorporación de África a la historia de la humanidad



### Una visión nueva de nuestro hogar africano

A pesar de la paradoja, el reconocimiento de que África es un lugar central para la historia humana ha desviado la atención de los últimos 50.000 años de su prehistoria. El estudio intensivo de lo que sucedió en África antes de 50.000 años atrás está motivado por el reconocimiento universal de la trascendencia de la transición de la Edad Media de la Piedra a la Edad Nueva de la Piedra en África y de la transición del Paleolítico Medio al Paleolítico Superior en las puertas de África, esos saltos adelante grandiosos en el comportamiento humano claramente moderno que atestigua el registro arqueológico. Sin embargo, los estudiosos han mostrado un interés escaso por África después de ese periodo. Cuando asisto a conferencias suelo oír el error de que «venimos de África», como si hubiera que seguir a los protagonistas de la historia humana moderna hasta Eurasia. La impresión errónea es que

una vez que África dio lugar a la población ancestral de los no africanos, la historia de África se acabó y las personas que se quedaron en el continente se convirtieron en reliquias estáticas del pasado que quedaron al margen de la escena principal y que no han cambiado nada a lo largo de los últimos 50.000 años.

Hay un contraste extraordinario entre la riqueza de información que tenemos en la actualidad sobre la historia humana en Eurasia a lo largo de los últimos 50.000 años y la escasez de información sobre África durante este mismo periodo. En Europa, donde se ha realizado la mayoría de la investigación, los arqueólogos han documentado una serie detallada de transformaciones culturales: desde los neandertales hasta los humanos modernos protoauriñacienses, auriñacienses, gavetienses, la cultura mesolítica y, más tarde, los agricultores de la Edad de la Piedra y sus sucesores de la Edad del Cobre, el Bronce y el Hierro. La revolución del ADN antiguo (que ha reunido una cantidad desproporcionada de restos óseos de Eurasia y sobre todo de Europa) ha incrementado aún más la brecha entre el conocimiento de la prehistoria de África y el que tenemos de la prehistoria de Eurasia.

Pero, por supuesto, lo que revelan todas las investigaciones que rascan más allá de la superficie es que la gente «que se dejaron atrás» en África cambió tanto como los descendientes de la gente que emigró. La principal razón por la que conocemos peor la historia humana moderna en África es la falta de estudios. La historia humana a lo largo de las últimas decenas de miles de años en África es una parte esencial de la historia de nuestra especie. Aunque pueda parecer que centrarse en África como el lugar donde surgió nuestra especie pone de manifiesto la relevancia de este continente, paradójicamente hace un flaco favor a África, porque desvía la atención de la cuestión de cómo llegaron a ser como son en la actualidad las poblaciones africanas que se quedaron en este continente. El ADN antiguo y moderno permiten enmendar esto.

### **La intensa mezcla que dio lugar a los humanos modernos**

En 2012, Sarah Tishkoff y sus colaboradores estudiaron la repercusión

biológica de mezclas arcaicas en los genomas de africanos actuales sin tener acceso a genomas antiguos como los de los neandertales y denisovanos, que se han utilizado para documentar cruces entre humanos arcaicos y modernos en Eurasia.<sup>1</sup>

Tishkoff y sus compañeros secuenciaron genomas de algunas de las poblaciones más diversas de África y analizaron esos datos en busca de un patrón presupuesto de antemano cuando ha habido cruces con humanos arcaicos: segmentos muy largos de ADN con gran densidad de diferencias con respecto a la inmensa mayoría del resto de genomas, lo que concuerda con un origen en una población muy divergente que estuvo aislada hasta hace poco de los humanos modernos.<sup>2</sup> Cuando aplicaron este procedimiento a no africanos actuales descubrieron segmentos de ADN que coincidían casi con exactitud con la secuencia neandertal. Tishkoff y sus colaboradores también encontraron tramos largos de secuencias muy divergentes en africanos actuales cuyos antepasados no se mezclaron con neandertales. Como los neandertales han aportado una ascendencia escasa o nula a los africanos, lo más probable es que el hallazgo se debiera al resultado de una mezcla con humanos arcaicos africanos desconocidos, es decir, poblaciones fantasma cuyos genomas aún no se han secuenciado.

Jeffrey Wall y Michael Hammer usaron el mismo tipo de firmas genéticas para intentar descubrir algo sobre la relación de las poblaciones arcaicas con los africanos actuales.<sup>3</sup> Calcularon que la población arcaica que se separó de los ancestros de los humanos actuales de África unos 700.000 años atrás y que volvió a mezclarse con ellos unos 35.000 años atrás aportó en torno a un 2 % de ascendencia a algunas de las poblaciones africanas actuales. Sin embargo, es importante tomarse estas fechas y estas proporciones estimadas con cautela, debido a las incertidumbres en relación con el ritmo al que se producen mutaciones en humanos y debido a la limitada cantidad de datos que analizaron Wall y Hammer.

La posibilidad de que se produjera mestizaje entre humanos modernos y arcaicos en el África subsahariana es apasionante, y hasta hay restos humanos con rasgos arcaicos procedentes de África occidental de épocas tan tardías como 11.000 años atrás, lo que aporta indicios óseos en favor de la idea de que en África coexistieron poblaciones de humanos arcaicos y modernos

hasta tiempos bastante recientes.<sup>4</sup> Por tanto, hubo muchas oportunidades para el mestizaje con humanos arcaicos a medida que los humanos modernos se desplegaron por África, igual que ocurrió en Eurasia.

Si la proporción de mezcla con humanos africanos arcaicos solo rondó el 2 %, tal como estimaron Wall y Hammer, es probable que tuviera un efecto biológico modesto, similar al que ejerció la contribución de neandertales y denisovanos a la composición genética de la gente actual de fuera de África. Sin embargo, esto no descarta la posibilidad de que más tarde ocurrieran grandes episodios de mestizaje en la historia de África. El mejor signo de una gran mezcla de poblaciones humanas modernas en el África subsahariana procede de las frecuencias de las mutaciones. Una generación después de que se produzca una mutación es muy raro que se note en una sola persona. En generaciones subsiguientes la frecuencia de la mutación fluctúa arriba o abajo de manera aleatoria, dependiendo del número de descendientes al que se transmita. La mayoría de las mutaciones nunca consigue una frecuencia considerable, porque en cierto momento los pocos individuos que la portan no la transmiten a su descendencia, lo que hace que fluctúen hasta una frecuencia del 0 % y desaparezcan para siempre.

El efecto de esta inyección constante de nuevas mutaciones raras en la población es que podemos contar con que haya menos mutaciones comunes que mutaciones raras en una población. De hecho, es de esperar que la frecuencia de las mutaciones variables en una población siga una ley inversa, de tal modo que tenga el doble de mutaciones con una frecuencia del 10 % que de las que ocurren con un 20 % y, a su vez, el doble de estas últimas que de las mutaciones que se dan con una frecuencia del 40 %.

Mi colega Nick Patterson comprobó esta expectativa centrándose en mutaciones presentes en una gran muestra de individuos del grupo yoruba de Nigeria que también aparecían en el genoma neandertal.<sup>5</sup> La estrategia de Patterson de centrarse en mutaciones presentes en neandertales fue inteligente; él sabía que las mutaciones descubiertas de esta manera casi seguro serían frecuentes en la población ancestral común de humanos y neandertales y, por lógica, también lo serían en sus descendientes. Desde un punto de vista matemático, la expectativa de que esas mutaciones fueran comunes se compensa con exactitud mediante la ley inversa, por lo que es de

esperar que las mutaciones que cumplen estos criterios estén distribuidas de manera equitativa en todas las frecuencias.

Pero los datos reales revelaron un patrón diferente. Cuando Patterson analizó secuencias de individuos yoruba actuales, observó un índice muy elevado de mutaciones con frecuencias tanto muy altas como muy bajas, en lugar de una distribución uniforme en todas las frecuencias. Esta distribución «en forma de U» en las frecuencias de mutaciones es lo esperable en caso de una mezcla antigua. Después de la separación de dos poblaciones, se produce una fluctuación aleatoria de la frecuencia en cada una de esas poblaciones, de tal modo que en general no es de esperar que las mutaciones que fluctúan al azar hasta el 0 % o el 100 % en una de las poblaciones sean las mismas que se comporten así en la otra población. Cuando las poblaciones vuelven a mezclarse, las mutaciones que alcanzaron frecuencias extremas en una población pero no en la otra volverían a introducirse como tipos genéticos variables. Esto produciría picos de densidad mutacional extra en la población mezclada. El primer pico correspondiente a las mutaciones que alcanzaron frecuencias extremas en la primera población se espera que empiece con la proporción de la mezcla, mientras que el segundo pico correspondiente a las mutaciones que alcanzaron frecuencias extremas en la segunda población se espera que empiece con una proporción del 100 % menos la proporción de la mezcla. Este es exactamente el patrón que encontró Patterson, y demostró que podía explicarse si los yoruba descendían de una mezcla de dos poblaciones humanas muy diferenciadas en proporciones casi idénticas.

Patterson comprobó si los patrones que había observado concordaban con un modelo en el que solo los yoruba desciendan de esta mezcla pero no los no africanos. Pero los datos lo negaron. Lo que descubrió fue que todos los no africanos (y hasta linajes africanos divergentes como el de los cazadores-recolectores san) también parecían descender de una mezcla similar. Por tanto, aunque Patterson había partido del estudio de africanos occidentales, el episodio de mestizaje que detectó no era específico de esa población; más bien parecía tratarse de un suceso compartido por los antepasados de los humanos actuales, lo que apunta a que la mezcla pudo producirse cerca de la época en que aparecieron por primera vez los rasgos de humanos anatómicamente modernos en el registro óseo, a partir de unos 300.000 años

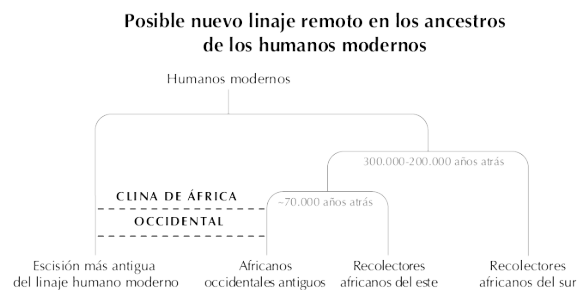
atrás.<sup>6</sup>

Los hallazgos de Patterson concordaban con un descubrimiento logrado a partir de un estudio de 2011 realizado por Heng Li y Richard Durbin (comentado en la parte I) que reconstruyó la historia del tamaño de la población humana a partir del genoma de una sola persona.<sup>7</sup> Aquel estudio comparó la secuencia del genoma que recibe una persona de su madre con la secuencia que recibe de su padre. Y detectó menos posiciones del genoma donde la edad reconstruida del ancestro común cae entre 400.000 y 150.000 años atrás de lo que cabría esperar si la población hubiera tenido un tamaño constante.<sup>8</sup> Una explicación posible de este resultado es que la población ancestral de todos los humanos modernos fuera muy grande durante este periodo, lo que significaría que hay una probabilidad baja de que dos genomas actuales cualesquiera compartan un ancestro en concreto de esta época (puesto que hay muchos ancestros posibles en cada generación). Pero la otra posibilidad era que la población humana ancestral consistiera en múltiples grupos divergentes en lugar de un solo grupo que se mezclara libremente y, por tanto, que los linajes ancestrales de la gente actual estuvieran aislados en poblaciones separadas en esta época. Este patrón podría revelar el mismo episodio de mezcla que Patterson había puesto de manifiesto mediante su estudio de frecuencias de mutación. El tiempo reconstruido se corresponde con un periodo del que hay restos óseos de formas humanas arcaicas superpuestas a formas humanas modernas en África. Por ejemplo, los esqueletos de *Homo naledi* descubiertos recientemente en una cueva de Sudáfrica tenían cuerpos de humanos relativamente modernos pero cerebros mucho más pequeños que los humanos modernos, y datan de entre 340.000 y 230.000 años atrás.<sup>9</sup>

También había una tercera línea de indicios en favor de la mezcla arcaica. Una idea habitual es que los cazadores-recolectores san del sur de África recibieron la mayoría de su ascendencia de un linaje que se escindió del que dio lugar a todos los demás linajes actuales de humanos modernos antes de que estos últimos se separaran unos de otros.<sup>10</sup> Si fuera así, sería de esperar que los san compartieran mutaciones exactamente al mismo ritmo con todos los no africanos del sur. Pero Pontus Skoglund evidenció desde mi laboratorio que los san comparten más mutaciones con los cazadores-

recolectores de África del este y central que con las poblaciones de África occidental, como los yoruba de Nigeria.<sup>11</sup> Esto tendría explicación si las poblaciones del oeste de África portaran más ascendencia de una de las primeras poblaciones que se separaron que de otras. Tal vez todos los humanos actuales sean en realidad una mezcla de dos grupos ancestrales muy divergentes, de tal manera que los africanos occidentales tienen la máxima proporción, pero que todas las poblaciones hayan heredado ADN de ambos.

Estos resultados plantean la posibilidad de que la mayor mezcla en África se produjera mucho antes de unos 50.000 años atrás, cuando se manifestó en todo su esplendor el comportamiento humano moderno en el registro arqueológico. Esta mezcla no fue un acontecimiento menor, como el que aportó tan solo alrededor de un 2 % de ascendencia neandertal o la ascendencia arcaica fantasma de los humanos modernos africanos que detectaron Wall y Hammer. Como esta mezcla se acercó al 50 %, ni siquiera está claro cuál de las poblaciones de partida debería considerarse la arcaica y cuál la moderna. Puede que ninguna fuera moderna, o que ninguna fuera arcaica. Tal vez la mezcla en sí resultara esencial para crear humanos modernos mediante la unión de rasgos biológicos de las dos poblaciones mezcladas y su combinación de una forma diferente que diera ventaja a las nuevas poblaciones que generó.



**Figura 25.** Las relaciones ocultas entre los linajes de humanos modernos actuales no son nada simples. Un modelo que sugieren los hallazgos genómicos es que la escisión humana moderna más antigua que se produjo en África dio lugar a un linaje representado en su mayor proporción en África occidental, una separación que tuvo que ocurrir antes de entre 300.000 y 200.000 años atrás, momento en que se produjo la separación de los antiguos recolectores del este y el sur de África. Una expansión de los humanos modernos asociada con las transiciones hacia la Edad de la Piedra Tardía y el Paleolítico Superior después de unos 70.000 años atrás pudo conectar entonces todas las poblaciones de África.

## **Cómo la agricultura cubrió el pasado de África con un velo**

¿Por dónde empezaríamos a averiguar lo que ocurrió en África después de la aparición de los humanos modernos y después de que los ancestros de los no africanos actuales se desplegaran fuera de África y Oriente Próximo más de 50.000 años atrás? Hay mucha información con la que trabajar, puesto que las secuencias genómicas africanas suelen manifestar en torno a un tercio más de diversidad que las no africanas, por lo que portan más información sobre el pasado. La diversidad humana en África es extraordinaria no solo dentro de cada población, sino también comparadas entre ellas, ya que algunos pares de poblaciones africanas han permanecido aisladas durante un intervalo temporal hasta cuatro veces más largo que cualquier par de poblaciones de fuera del continente, tal como refleja el hecho de que algunos pares de poblaciones (como los cazadores-recolectores san del sur de África y los yoruba del oeste) presenten una densidad mucho mayor de mutaciones que separan todas las partes de sus genomas que cualquier otro par de genomas fuera de África.<sup>12</sup>

Pero conocer el pasado remoto de los africanos a partir de poblaciones actuales es un reto extremo porque, aunque en la gente actual aún queda gran parte de la variación antigua, está todo mezclado. La combinación más reciente de varias poblaciones se produjo durante los últimos milenios debido al menos a cuatro grandes expansiones y migraciones, todas ellas asociadas a la propagación de un grupo de lenguas y la mayoría de ellas impulsadas por la difusión de la agricultura.<sup>13</sup> Estas expansiones han cubierto con un velo el pasado africano, ya que desplazó poblaciones a miles de kilómetros de su lugar de origen, donde sustituyeron o se mezclaron con las poblaciones que se habían expandido antes. A este respecto, el estudio de las poblaciones africanas no difiere del estudio de las poblaciones eurasiáticas, las cuales también han cambiado por completo a lo largo de los últimos milenios.

La expansión agrícola que tuvo mayor impacto en África es la asociada con los pueblos hablantes de lenguas de la familia bantú.<sup>14</sup> Estudios arqueológicos han documentado que, a comienzos de unos 4.000 años atrás, una nueva cultura se aventuró a salir de la región que ocupa hoy la frontera entre Nigeria y Camerún en África central occidental. La gente de esta cultura vivía

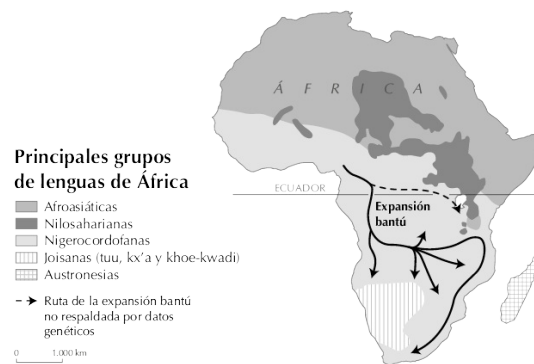


entre el bosque y la inmensa sabana, y desarrolló un conjunto muy productivo de cultivos capaz de mantener densas poblaciones.<sup>15</sup> Unos 2.500 años atrás habían llegado hasta lugares tan remotos como el lago Victoria, en el este de África, y dominaban la tecnología para fabricar herramientas de hierro,<sup>16</sup> y unos 1.700 años atrás se habían desplegado hasta el sur de África.<sup>17</sup> La consecuencia de esta expansión fue que la inmensa mayoría de la gente de África del este, central y del sur habla lenguas bantúes, que son de lo más diversas hoy en el Camerún actual, lo que concuerda con la teoría de que las lenguas protobantúes surgieron de ahí y las difundió la cultura que también se expandió desde ahí unos 4.000 años atrás.<sup>18</sup> Las lenguas bantúes son un subconjunto de la familia más extensa de las lenguas nigerocordofanas, que engloba la mayoría de las lenguas del oeste de África,<sup>19</sup> lo que probablemente explique por qué las frecuencias de mutaciones en grupos de Nigeria y Zambia son más similares que las frecuencias de mutaciones en Alemania e Italia, a pesar de que los dos primeros países están separados por una distancia geográfica mucho mayor.

Métodos genéticos ultrasensibles capaces de detectar parentescos compartidos entre pares de individuos en los últimos milenios, han permitido ahora saber algo sobre la ruta geográfica que siguió la expansión bantú. La variación genética en los hablantes de bantú del este de África está más emparentada con la variación genética en Malawi, en la región sur de las selvas tropicales de África central, que con la variación genética en Camerún.<sup>20</sup> Esto apunta a que la expansión bantú inicial se dirigió sobre todo hacia el sur, y que el desplazamiento hacia África oriental consistió en una expansión posterior desde un asentamiento en el sur. Esto contrasta con la teoría de un desplazamiento directo desde Camerún hacia el este, una teoría válida antes del análisis de datos genéticos.

Otra expansión agrícola con una repercusión inmensa es la que difundió las lenguas nilosaharianas, habladas por grupos repartidos desde Mali hasta Tanzania. Muchos hablantes de estas lenguas son pastores de ganado, y una visión habitual es que la expansión de estas lenguas estuvo condicionada por la difusión de la agricultura y el pastoreo por la región seca del Sahel durante el avance del desierto del Sáhara a lo largo de los últimos 5.000 años. Una rama importante de las lenguas nilosaharianas la constituyen las lenguas

nilóticas, habladas en su mayoría por pastores de ganado a lo largo del río Nilo y en África oriental, incluidos los pueblos masái y dinka. Los datos genéticos dejan claro que los pueblos pastores de lenguas nilóticas no siempre estuvieron en desventaja social frente a los pueblos agricultores de las regiones fronterizas donde confluían. Por ejemplo, el grupo luo del oeste de Kenia (al que pertenecía el padre del presidente estadounidense Barack Obama) es principalmente un pueblo agrícola que habla una lengua nilótica. Pero George Ayodo, un estudioso del grupo luo de Kenia que pasó un tiempo en mi laboratorio, descubrió que las frecuencias mutacionales en la población luo se parecen mucho más a las de la mayoría los hablantes bantú, lo que probablemente refleje que un grupo de lengua bantú del este de África adoptó la lengua nilosahariana de alguno de los pueblos vecinos que los aventajaba.<sup>21</sup>



**Figura 26.** En la actualidad predomina la ascendencia emparentada con africanos occidentales en el este y el sur de África debido a la expansión bantú, que tuvo lugar durante los últimos 4.000 años.

La expansión lingüística menos clara de África es la asociada con las lenguas afroasiáticas. Estas son de lo más diverso en la actual Etiopía, lo que respalda la teoría de que el nordeste de África fue el origen de los primeros hablantes de estas lenguas.<sup>22</sup> Pero la familia de las lenguas afroasiáticas también abarca una rama importante localizada en Oriente Próximo que incluye el árabe, el hebreo y el antiguo acadio. A partir de esta base se ha propuesto la hipótesis de que la difusión de las lenguas afroasiáticas, o al menos de algunas ramas de ellas, pudo tener relación con la expansión de la agricultura de Oriente Próximo,<sup>23</sup> la cual introdujo el trigo y la cebada y otros

cultivos de esta zona en el nordeste de África hasta unos 7.000 años atrás.<sup>24</sup> Ya están surgiendo ideas nuevas a partir del ADN antiguo, el cual permite documentar migraciones antiguas entre Oriente Próximo y el norte de África que pudieron propagar lenguas, culturas y cultivos. En 2016 y 2017 mi laboratorio publicó dos artículos que revelaban que una característica común de muchos grupos del este de África, incluidos algunos que no hablan lenguas afroasiáticas, es que portan una cantidad considerable de ascendencia derivada de gente emparentada con agricultores que vivieron en Oriente Próximo en torno a 10.000 años atrás.<sup>25</sup> Nuestro trabajo también encontró marcados signos de una segunda oleada de mestizaje emparentado con eurasiáticos occidentales, esta vez con una parte de agricultores iraníes, tal como cabría esperar de una difusión procedente de Oriente Próximo en la Edad del Bronce, y reveló que esta ascendencia se ha extendido en la actualidad hasta la gente de Somalia y Etiopía hablante de lenguas afroasiáticas de la subfamilia cushítica. Así pues, los datos genéticos aportan indicios de al menos dos grandes oleadas de desplazamientos poblacionales de norte a sur durante el periodo en el que las lenguas afroasiáticas se estuvieron difundiendo y diversificando, y ningún signo de una migración de sur a norte (hay poca ascendencia, si es que llega a haber alguna, emparentada con el África subsahariana en antiguos pobladores de Oriente Próximo o Egipto antes de la época medieval).<sup>26</sup> Los genes no determinan qué lengua hablará una persona, de modo que los datos genéticos no pueden mostrar por sí solos cómo se difunden las lenguas y, por tanto, no pueden aportar signos definitivos en favor de una teoría u otra sobre si el origen último de las lenguas afroasiáticas fue el África subsahariana, el norte de África, Arabia u Oriente Próximo. Pero no hay ninguna duda de que los datos genéticos incrementan la probabilidad de un origen agrícola en Oriente Próximo para al menos algunas lenguas afroasiáticas, y los descubrimientos genéticos plantean la cuestión de qué lenguas hablaban esos migrantes que viajaron de norte a sur.

La cuarta gran expansión agrícola que tuvo lugar en África fue la asociada a las lenguas khoe-kwadi del sur de África. Al igual que los dos grupos de lenguas habladas por los pueblos cazadores-recolectores del sur de África, las lenguas kx'a y tuu, las lenguas khoe-kwadi se caracterizan por sus chasquidos

o sonidos como clics. A partir de las palabras que comparten en el ámbito del pastoreo, se ha propuesto que fueron pastores de ganado del este de África quienes llevaron las lenguas khoe-kwadi al sur del continente, quienes llegaron allí unos 1.200 años atrás, y también que pudieron adoptar los chasquidos de poblaciones locales.<sup>27</sup> Los datos genéticos respaldan la hipótesis de una gran aportación genética de africanos orientales a la mayoría de las poblaciones actuales hablantes de lenguas khoe-kwadi. En 2012 Joseph Pickrell evidenció desde mi laboratorio que los hablantes de khoe-kwadi comparten una cantidad desproporcionada de su ascendencia con los etíopes en comparación con los pueblos kx'a y tuu, tal como cabría esperar de una migración desde el norte.<sup>28</sup> El tamaño de los segmentos de ADN derivado de africanos orientales en algunas poblaciones hablantes de lenguas khoe-kwadi es el esperable de una mezcla ocurrida entre 1.800 y 1.900 años atrás con una población fantasma ganadera, lo que concuerda con la llegada de pastores alrededor de esta época y un retardo antes de que se completara su mezcla con poblaciones locales. Dentro de los segmentos coincidentes con africanos orientales, Pickrell halló segmentos aún más pequeños que concordaban más con poblaciones de Oriente Próximo que con otras, y que tenían la longitud esperable para una fecha promedio de mestizaje en torno a 3.000 años atrás. Esa fecha coincide con la mezcla entre pueblos con ancestros emparentados con eurasiáticos occidentales y pueblos con ascendencia subsahariana en muchos grupos de Etiopía,<sup>29</sup> así que este hallazgo respalda aún más la hipótesis de un origen centrado en África oriental.

El ADN antiguo ha confirmado ahora esta hipótesis. En 2017 Pontus Skoglund analizó en mi laboratorio ADN antiguo de los restos de una niña con unos 3.100 años de antigüedad procedentes de Tanzania en el África oriental ecuatorial, y una muestra de unos 1.200 años de antigüedad procedente de la región del Cabo Occidental de Sudáfrica, ambos inhumados entre artefactos y huesos de animales que los identifican como pertenecientes a pueblos pastores.<sup>30</sup> La niña de Tanzania pertenecía a una población fantasma de pastores que Pickrell y yo habíamos predicho: un grupo que debía la mayoría de su ascendencia (según nuestros cálculos, dos tercios) a cazadores-recolectores antiguos del este de África, y el resto a una población

antigua emparentada con eurasiáticos occidentales, y que probablemente resultó esencial para la propagación del pastoreo de ganado desde Oriente Próximo y el norte de África por toda el África subsahariana. El ADN antiguo que teníamos del pastor de Sudáfrica también respaldaba con fuerza esta idea al revelar que esos individuos debían en torno a un tercio de su ascendencia a esa población fantasma, y el resto de sus ancestros a grupos locales emparentados con los cazadores-recolectores san actuales. La mezcla de ascendencias en el pastor sudafricano de hace 1.200 años era muy similar a la de los hablantes actuales de lenguas khoe-kwadi, muchos de los cuales son pastores, lo que respalda la teoría de que las primeras lenguas khoe-kwadi, el pastoreo y este tipo de ascendencia africana oriental se propagaron hacia el sur de África a través de un movimiento de pueblos.

El paisaje de la diversidad biológica y cultural humana en el África actual, dominado como está por los efectos de las expansiones agrícolas de los últimos milenios, es extraordinario, pero también supone una distracción si se aspira a tener el cuadro completo de lo que sucedió. Una trampa en la que suelen caer la genética, la arqueología y la lingüística centradas en África es la de celebrar la diversidad actual de África, como queda de manifiesto en esa imagen que muchos de nosotros utilizamos para representar África y que muestra rostros de personas de todo el continente con aspectos muy diferentes entre sí. Resulta tentador pensar que para comprender las épocas remotas en África hay que tener en cuenta toda esa diversidad y explicarla íntegra de una sola vez. Pero la mayoría de la estructura poblacional actual de África está modelada por expansiones agrícolas ocurridas durante los últimos milenios, de manera que centrarse en describir la fascinante diversidad de África paradójicamente perjudica el proyecto de comprender el cuadro completo de los humanos en África. En lugar de centrarnos en describir el velo, debemos apartarlo, y para eso necesitamos el ADN antiguo.

### **Reconstrucción del pasado recolector de África**

¿Quién vivía en África antes de la expansión de los productores de alimentos, aquella gente que deparó una transformación tan profunda del paisaje humano del continente? Responder esta pregunta a partir de los patrones de

variación actuales plantea una dificultad extraordinaria. En la introducción de este libro comenté que Luca Cavalli-Sforza apostó en 1960 a que sería posible reconstruir la historia remota de las poblaciones humanas exclusivamente a partir de patrones de variación genética en grupos actuales.<sup>31</sup> Sin embargo, perdió aquella apuesta, ya que el ADN antiguo ha revelado que ha habido tantas migraciones en masa y tantas extinciones de población que en la mayoría de los casos resulta muy difícil, incluso con métodos estadísticos sofisticados, reconstruir los detalles de acontecimientos demográficos antiguos a partir del rastro que ha quedado de ellos en el ADN de la gente actual.

El gran logro que está permitiendo salir de ese atolladero no sorprenderá al lector: es el ADN antiguo del genoma completo, el cual se puede cotejar con datos de grupos que han estado genética y culturalmente aislados en comparación con otros pueblos vecinos, entre ellos los pigmeos de África central, los cazadores-recolectores san del extremo sur de África, y los hadza de Tanzania, cuyas lenguas con chasquidos son muy distintas de las lenguas bantúes que los rodean y cuya ascendencia genética también es altamente distintiva. Algunas de estas poblaciones portan linajes genéticos muy divergentes de los de sus vecinos. El cotejo de datos procedentes de estas muestras antiguas permite estudiar sucesos ocurridos hace mucho más tiempo que aquellos a los que se puede acceder analizando tan solo el ADN de poblaciones actuales.

Hasta hace poco ha sido difícil encontrar ADN antiguo bien conservado en la mayoría de las zonas de África debido al clima cálido, el cual acelera las reacciones químicas que degradan el ADN. Pero en 2015 llegó por fin a África la revolución del ADN antiguo gracias a la mejora en la eficiencia de las técnicas de extracción de ADN y al avance en el conocimiento de qué huesos portan la mayor cantidad de ADN. Los primeros datos de ADN antiguo del genoma completo procedentes de África llegaron de un esqueleto de 4.500 años de antigüedad encontrado en una cueva de montaña de Etiopía.<sup>32</sup> Aquel individuo antiguo estaba mucho más emparentado con un grupo que vive hoy en Etiopía, los ari, que con muchos otros. En la actualidad existe un complejo sistema de castas que condiciona la vida de mucha gente en Etiopía, y que incluye enrevesadas reglas que impiden el

matrimonio entre grupos con diferentes funciones tradicionales dentro de la sociedad.<sup>33</sup> Los ari comprenden tres subgrupos: los cultivadores, los marginados herreros y los marginados artesanos, quienes no solo están socialmente diferenciados entre sí debido a la endogamia, sino que también presentan una diferenciación genética con respecto a grupos no ari.<sup>34</sup> Como los ari mantienen una afinidad genética especial con el individuo antiguo de las montañas de 4.500 años de antigüedad, está claro que ha habido férreas barreras locales al intercambio genético y la homogeneización dentro de la región de la actual Etiopía que se han mantenido durante al menos 4.500 años. Este es el mejor ejemplo de endogamia intensa que conozco, más antigua aún que la endogamia detectada en India, la cual hasta ahora solo se ha podido documentar desde un par de milenios atrás.<sup>35</sup>

El ADN antiguo sigue sorprendiéndonos. En 2017, Pontus Skoglund analizó desde mi laboratorio a 16 individuos de África: recolectores y pastores del sur de África que vivieron entre unos 2.100 y 1.200 años atrás, y recolectores, agricultores y pastores de Tanzania y Kenia que vivieron entre unos 3.100 y 400 años atrás.<sup>36</sup> Aunque se trata de individuos muy recientes comparados con algunos de los restos de ADN antiguo extraídos de Eurasia, aportaron pistas sobre la estructura poblacional de África antes de la llegada de los productores de alimentos que transformaron enormemente la geografía humana africana.

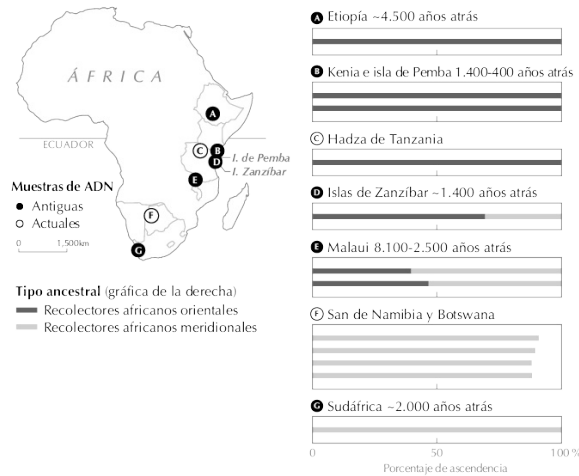
Una de las grandes sorpresas que emergieron de nuestro análisis del ADN antiguo fue que hubo una población fantasma dominante en la costa oriental del África subsahariana que parece haber sido desplazada en gran medida por la expansión de los pueblos agrícolas.<sup>37</sup> Esta población aportó en esencia toda la ascendencia de dos genomas antiguos de nuestro conjunto de datos: el etíope de unos 4.500 años de antigüedad y una persona de Kenia de unos 400 años de antigüedad, cuyos contextos arqueológicos indicaban que ambos eran recolectores. Asimismo esa población fantasma aportó en esencia toda la ascendencia de la etnia hadza actual de Tanzania, que hoy en día asciende a menos de mil individuos. Estos «recolectores africanos orientales» también estaban más emparentados con los no africanos actuales que con cualquier otro grupo del África subsahariana. El parentesco cercano con no africanos sugiere que los ancestros de los recolectores africanos orientales pudieron ser

la población en la que se produjo la transición de la Edad de la Piedra Media a la Edad de la Piedra Tardía, lo que impulsó expansiones fuera de África y posiblemente también dentro de este continente, donde se mezclaron con pueblos ya afincados allí a partir de unos 50.000 años atrás.

Los recolectores africanos orientales no eran una población homogénea. Esto se ve con claridad en el hecho de que nuestros datos incluyen al menos tres grupos de recolectores africanos orientales bien diferenciados dentro de África: uno que abarca a los antiguos etíopes y keniatas, un segundo grupo que conforma gran parte de la ascendencia de los antiguos recolectores del archipiélago de Zanzíbar y de Malawi, y un tercero representado por los actuales hadza.<sup>38</sup> A partir de los escasos datos que teníamos, no fuimos capaces de esclarecer la fecha en la que estos grupos se escindieron unos de otros. Pero, dada la extensa región geográfica y la antigüedad de la ocupación humana de esta región, no sería de extrañar que algunas de las diferencias que se aprecian entre estos grupos se remontaran a decenas de miles de años atrás. Existen precedentes de separaciones de este tipo entre poblaciones de recolectores en África. En 2012 mi laboratorio y otro evidenciamos que un grupo que yo denomino «recolectores africanos meridionales» (un linaje tan divergente de los recolectores africanos orientales como cualquier población humana actual) portaba dos linajes altamente divergentes que se separaron entre sí hace al menos 20.000 años.<sup>39</sup> El este de África es un hábitat humano tan rico, cuando menos, como el sur de África, y no sería raro que las escisiones entre recolectores de África oriental tuvieran siquiera esa misma antigüedad.



### Estructura poblacional prebantú en África oriental



**Figura 27.** La ascendencia limitada en la actualidad a los cazadores-recolectores san de África meridional (F) estuvo en otros tiempos repartida por todo el este de África, al menos hasta Tanzania. La ascendencia limitada hoy a los cazadores-recolectores aislados hadza de Tanzania (C) también estuvo muy extendida en el pasado.

La segunda sorpresa fue el descubrimiento de que algunas de las muestras de población recolectora africana antigua tenían ancestros tanto de linajes de recolectores africanos meridionales como de linajes de recolectores africanos orientales. Hoy en día los linajes de recolectores africanos meridionales están restringidos casi por completo al extremo sur de África, donde conforman una parte importante de la ascendencia de casi todas las poblaciones que usan lenguas con chasquidos y donde constituyen casi toda la ascendencia de los recolectores san actuales, así como de los genomas de recolectores antiguos que obtuvimos del sur de África. Pero nuestras muestras antiguas revelan que la designación «recolectores africanos meridionales» podría inducir a error en cuanto al lugar donde surgió la población ancestral de este grupo. Dos individuos de unos 1.400 años de antigüedad de las islas de Zanzíbar y Pemba, frente a las costas de Tanzania (una cadena de islas que se separó del continente hace unos 10.000 años con la subida del nivel del mar y que, por tanto, seguramente contiene descendientes aislados de una población recolectora que vivió en África oriental por entonces<sup>40</sup>), consistían en una mezcla aproximada de un tercio de ascendencia emparentada con recolectores africanos meridionales y el resto de ascendencia de recolectores africanos orientales.<sup>41</sup> Una serie de siete muestras procedentes de tres

yacimientos arqueológicos distintos de Malauí, en África meridional central, y que fechamos entre unos 8.100 y 2.500 años atrás, eran parte de una población homogénea que portaba alrededor de dos tercios de ascendencia emparentada con recolectores africanos meridionales y el resto de ancestros recolectores africanos orientales. De modo que los antepasados recolectores africanos meridionales estaban distribuidos en el pasado por una franja mucho más extensa del continente, lo que dificulta saber dónde surgió esta población antigua.

El ADN antiguo nos está enseñando que la historia del África moderna tiene sus raíces en escisiones y mezclas poblacionales antiguas ocurridas antes incluso de la llegada de la agricultura. Por tanto, la historia humana en África es compleja a todos los niveles y en todas las épocas temporales, tal como cabría esperar del inmenso tamaño del continente, su variedad de paisajes y la antigüedad de la presencia de nuestra especie en él. La revolución del ADN antiguo solo está empezando a meter el pie en África. En los próximos años, África estará completamente inmersa en la revolución del ADN antiguo y tendremos datos procedentes de más ubicaciones y de épocas más remotas. Esos datos sin duda transformarán y esclarecerán lo que sabemos sobre lo ocurrido en el pasado remoto de África.

### **Qué es lo siguiente para esclarecer la historia de África**

Algunos de los ejemplos más llamativos de la complejidad de la estructura poblacional humana en África los conforman los patrones de selección natural en el continente. La gente actual con ascendencia de África occidental tiene altos índices de anemia falciforme debido a una mutación que altera la proteína hemoglobina de la sangre, la molécula más responsable que ninguna otra de transportar el oxígeno por el cuerpo. Esta mutación ha alcanzado una frecuencia considerable debido a la presión de la selección natural en varios lugares de África: en su extremo occidental (como Senegal), en el occidente central (como Nigeria) y en África central (desde donde la mutación se extendió al este y el sur de África a través de las migraciones asociadas con la expansión bantú). La razón por la que esta mutación ha alcanzado una frecuencia tan elevada en cada una de esas poblaciones estriba

en que si la persona porta una copia de la mutación de cualquiera de sus progenitores, estará protegida contra la enfermedad infecciosa de la malaria. La malaria es tan peligrosa que la protección que proporciona al 20 % aproximado de la población que porta una sola copia de la mutación de las células falciformes se equilibra en términos evolutivos con el coste que debe pagar alrededor del 1 % de la población que porta dos copias de la mutación y sufre la enfermedad de la anemia falciforme, la cual mata durante la infancia si no se trata. Curiosamente, la mutación ha surgido de forma independiente en cada una de estas tres zonas de África, lo que sabemos porque las secuencias en las que aparece son diferentes. Eso sorprendería a una mirada ingenua, puesto que induciría a pensar que una mutación de este tipo sería tan ventajosa para la gente que la porta que, una vez que apareció, tendría que haberse propagado por la vasta zona de África afectada por la malaria impulsada por el viento de cola de la selección natural, aunque tan solo hubiera un índice pequeño de mestizaje entre pueblos vecinos.<sup>42</sup> Un patrón similar se observa en el caso de las mutaciones en el gen de la lactasa, que permite digerir leche de vaca durante la edad adulta. La base genética de la persistencia de la lactasa es completamente distinta en africanos del norte y en la etnia fulani del oeste de África que en los masái de Sudán y Kenia, quienes portan mutaciones diferentes aunque en el mismo gen.<sup>43</sup>

Tal como han evidenciado Peter Ralph y Graham Coop, los múltiples orígenes en África de las mutaciones falciformes y de las mutaciones que permiten digerir leche de vaca implican que el ritmo de migración en esas poblaciones (incluso en partes del África subsahariana separadas por menos de 2.000 kilómetros) ha sido extraordinariamente bajo desde que surgió la necesidad de esas mutaciones. Como consecuencia, la forma más eficaz de que las fuerzas evolutivas dispersen mutaciones beneficiosas suele consistir en inventar mutaciones nuevas, en lugar de importarlas de otras poblaciones.<sup>44</sup> Los limitados índices de migración entre algunas regiones de África durante los últimos milenios han dado lugar a lo que Ralph y Coop han descrito como una estructura poblacional con un patrón «teselado» en África. La teselación es un término matemático para designar un paisaje de teselas, es decir, regiones de homogeneidad genética delimitadas por fronteras nítidas, que es el esperado cuando el proceso de homogeneización debido a intercambios

genéticos entre vecinos compite con el proceso de generación de nuevas variaciones ventajosas en cada región. El tamaño de las regiones donde prevalece la misma mutación falciforme o la misma mutación de persistencia de la lactasa refleja el ritmo del intercambio genético entre poblaciones vecinas de África a lo largo de los últimos milenios.

Nuestro conocimiento de la historia de la población de África sigue atravesando sus primeras fases, pero ya se ve con claridad que se trata de una historia compleja que incluye escisiones dentro de grandes linajes, como el de los recolectores africanos orientales y el de los recolectores africanos meridionales que se remontan a épocas muy lejanas, así como capas de mestizaje más allá de las más recientes surgidas por la expansión de la agricultura. Con el tiempo, la obtención de muchas más muestras de ADN antiguo de África nos permitirá entender el rango de la variación humana en África durante las últimas decenas de milenios y realizar reconstrucciones fiables de la estructura poblacional.

Lo que sí sabemos ya con certeza es que en África, como en todas las regiones de las que tenemos ADN antiguo, ha muerto el modelo de un árbol evolutivo en el que las poblaciones actuales han permanecido inmutables y separadas desde que se apartaron del tronco central, y de que la realidad ha consistido más bien en grandes ciclos de escisiones y mezclas poblacionales. Y también podemos estar seguros de que en África, como en todas las regiones del mundo de las que existe ADN antiguo, los datos refutarán muchas afirmaciones habituales. Las implicaciones de esta complejidad para la sociedad y para la manera en que debemos replantearnos quiénes somos constituyen el tema de la tercera parte de este libro.

## Parte III

### El genoma disruptivo

## 10. La genómica de la desigualdad

### **La gran mezcla**

El crisol de la población de América empezó a funcionar casi en el mismo momento en que arribó allí Cristóbal Colón en 1492. Los colonizadores europeos, sus esclavos africanos y los indígenas americanos pertenecían a poblaciones cuyos ancestros habían permanecido aislados entre sí durante decenas de miles de años. Tras unos pocos años de confluencia, empezaron a mezclarse y dieron origen a poblaciones nuevas formadas ahora por cientos de millones de personas.

Martín Cortés, «el Mestizo», fue uno de los primeros individuos de estas poblaciones. Nació cuatro años después de la campaña militar de 1519 en la que su padre, Hernán Cortés, comandó tan solo 500 soldados para derrocar el Imperio azteca que gobernaba México. Su madre, «la Malinche», fue una de las veinte esclavas entregadas a los españoles después de una batalla, y sirvió como intérprete a Hernán Cortés antes de convertirse en su concubina. Los españoles inventaron con rapidez un término para designar a la gente que combinaba ascendencia europea con ascendencia nativa de América surgida de uniones como esta. El término *mestizo*, derivado de la palabra latina *mixticius* («mezclado»), alude a la mezcla de tipos «raciales» diferentes. Para mantener su nivel dentro de la jerarquía social, los españoles y portugueses instauraron un sistema de castas en el que la gente de ascendencia completamente europea (sobre todo la nacida en Europa) ocupaba el escalafón más alto, mientras que la gente que tuviera alguna ascendencia no europea, por pequeña que fuera, se situaba en un nivel inferior. Este sistema se desmoronó bajo el peso de la inevitabilidad demográfica de la mezcla; en unos pocos siglos, la gente de ascendencia europea pura o bien se convirtió en una minoría extrema o bien fue desapareciendo, y dejó de ser viable que el poder estuviera restringido a personas con ascendencia europea pura. Tras los movimientos en favor de la independencia de los siglos XIX y XX, la

ascendencia mezclada se convirtió en motivo de orgullo en el centro y el sur de América. En México define la identidad nacional.<sup>1</sup>

La llegada de africanos a América después de 1492 se produjo más o menos en la misma escala que la de europeos. En total se calcula que 12 millones de africanos esclavos fueron obligados a realizar el viaje hacinados en bodegas de navíos para venderlos en subastas.<sup>2</sup> Los comerciantes de esclavos de España, Portugal, Francia, Gran Bretaña y Estados Unidos hicieron inmensas fortunas cubriendo las necesidades de los colonos de mano de obra. Los esclavos de África trabajaron en las minas de plata de Perú y México, así como en el cultivo de caña de azúcar y, con el tiempo, de tabaco y algodón. Los africanos sufrían menos las enfermedades del Viejo Mundo que los nativos americanos y eran más fáciles de explotar que los indígenas, ya que estaban lejos de su lugar de origen y dispersos en medio de una población que no hablaba sus lenguas. Privados de sus referentes culturales, los esclavos apenas tenían capacidad para organizarse o para resistirse. La mayoría se vendió en América del Sur y el Caribe, donde trabajaban hasta la muerte. Entre un 5 y un 10 % se llevó a lo que más tarde se convertiría en Estados Unidos. Después de la primera venta de esclavos documentada por comerciantes portugueses en 1526, el ritmo de importación al Nuevo Mundo fue en aumento hasta que se estancó en unas 75.000 personas por año antes de que se ilegalizara el comercio trasatlántico de esclavos en las colonias británicas en 1807, en Estados Unidos en 1808 y en Brasil en 1850.

En la actualidad hay cientos de millones de personas en América con antepasados africanos, la mayoría de ellas en Brasil, el Caribe y Estados Unidos. La combinación de tres poblaciones muy divergentes en América (europeos, indígenas y africanos subsaharianos), que comenzó hace casi 500 años, continúa en la actualidad. Incluso en Estados Unidos, donde los americanos europeos siguen siendo mayoría, los afroamericanos y latinos conforman en torno a un tercio de la población. Casi todos los individuos de estas poblaciones mezcladas deben grandes segmentos de su genoma a ancestros que hace menos de veinte generaciones vivían en otros continentes. Un pequeño porcentaje de americanos europeos porta además grandes segmentos de ADN africano o de nativos americanos, legados por gente que consiguió «pasarse» a la mayoría blanca.<sup>3</sup>

Una novela de ciencia ficción de 1973, titulada *Race Against Time* y escrita por Piers Anthony, inventa un futuro en el que la combinación de poblaciones iniciada con el colonialismo europeo alcanza su consumación inevitable, de tal modo que en el año 2300 casi todos los humanos pertenecen a una población «estándar».<sup>4</sup> En ese año solo quedarán seis personas sin mezcla: una pareja de «caucásicos puros», una pareja de «africanos puros» y una pareja de «chinos puros». A estos «purasangre» los crían padres adoptivos en zoológicos humanos y los preparan para aparearse con el único individuo que queda con una ascendencia similar para mantener la diversidad humana, una diversidad que la población «estándar» contempla como un recurso de un valor biológico irremplazable a punto de perderse para siempre. La novela parte de la premisa de que durante los siglos posteriores a 1492 hubo un tiempo único de homogeneización en la historia de nuestra especie, un periodo de mezcla sin precedentes entre poblaciones que antes habían estado separadas, favorecido por los viajes trasoceánicos, los cuales permitieron el contacto entre grupos cuyos ancestros habían permanecido aislados entre sí durante decenas o cientos de miles de años.

Pero esta premisa está equivocada. La revolución del genoma ha revelado que no vivimos ningún momento especial cuando se contempla desde la perspectiva de la inmensidad del pasado humano. Las mezclas entre grupos muy divergentes se han producido una y otra vez y han homogeneizado poblaciones tan distintas entre sí como europeos, africanos y nativos de América. Y en muchas de esas mezclas ha sido fundamental el emparejamiento de hombres con mucho poder social dentro de una población con mujeres de otra.

### **Los padres fundadores**

No mucho después de la Convención Constitucional de 1787, el hombre que se convertiría en tercer presidente de Estados Unidos, Thomas Jefferson, inició una relación sexual con su esclava Sally Hemings. Jefferson poseía una extensa plantación en el estado de Virginia, donde en torno al 40 % de la población estaba esclavizada.<sup>5</sup> Sally Hemings era una esclava afroamericana



con tres abuelos europeos. Pero la madre de su madre era una esclava de procedencia africana y, según la ley de Virginia, la condición de esclavo se heredaba por vía materna. Jefferson y Hemings tuvieron seis hijos en común.<sup>6</sup>

La relación entre Jefferson y Hemings ha sido cuestionada por algunos que defienden que Jefferson, el mayor pensador estadounidense de la Ilustración y autor de la Declaración de Independencia de este país, no habría mantenido una familia ilegítima. Sin embargo, un estudio genético publicado en 1998 reveló una concordancia en el cromosoma Y entre la línea de descendientes masculinos de Eston Hemings Jefferson, el hijo menor de Sally Hemings, y la línea masculina de descendientes del tío paterno de Jefferson.<sup>7</sup> En teoría, estos datos genéticos podrían explicarse si el padre del chico fuera un pariente masculino de Jefferson, en lugar del propio Jefferson, pero no hay ningún indicio histórico de que se diera esta posibilidad, mientras que sí existe un testimonio creíble sobre la relación entre Hemings y Jefferson procedente de Madison Hemings, otro hijo de Hemings. Un estudio realizado por la Fundación en Memoria de Thomas Jefferson concluyó en el año 2000 que es muy probable que la historia sea cierta.<sup>8</sup>

De acuerdo con el relato de Madison Hemings, su madre tuvo la oportunidad de quedar en libertad porque se unió a Jefferson en Francia, donde la esclavitud era ilegal, pero aceptó regresar como esclava a Estados Unidos con Jefferson con la condición de que sus hijos acabaran logrando la libertad. Hemings era 30 años más joven que Jefferson, y en Francia, donde inició su relación con él entre los 14 y los 16 años de edad, dependía de él. Asimismo, era medio hermana de la esposa de Jefferson, Martha Randolph, quien había fallecido varios años antes por complicaciones durante un parto y cuyo padre había mantenido una relación secreta con la madre de Sally Hemings.<sup>9</sup>

Los historiadores han intentado cuantificar cuántas familias de este tipo hubo en Estados Unidos. Las uniones con ascendencia mixta no solían documentarse y, cuando se hacía, los hijos se inscribían en categorías diferentes en cada estado. La genética puede ayudar aquí. Aunque de momento nadie ha analizado ADN de cementerios de afroamericanos para cartografiar el surgimiento de una comunidad de ascendencia mixta en

Estados Unidos, los estudios genéticos de la población afroamericana actual ya están enriqueciendo nuestro conocimiento del asunto. Mark Shriver dirigió un estudio en 2001 que analizó mutaciones con una frecuencia extremadamente distinta entre los europeos y los africanos occidentales actuales, con la intención de estudiar las poblaciones afroamericanas de Carolina del Sur. Shriver y sus colaboradores usaron los resultados para calcular la proporción de ancestros que vivió en Europa varias docenas de generaciones antes.<sup>10</sup> La mayor proporción, en torno a un 18 %, se encuentra en la capital del estado, Columbia, situada en el interior, uno de los porcentajes más bajos dentro del conjunto de ciudades de otros estados estadounidenses. Calcularon alrededor de un 12 % de ascendencia europea a lo largo de la costa de Carolina del Sur, incluido el puerto esclavista de Charleston, donde creyeron que las oleadas de importación de esclavos se reflejarían en una ascendencia africana elevada. Estimaron la proporción más baja de antepasados europeos, en torno a un 4 %, en las Sea Islands (islas del Mar) situadas frente a las costas de ese estado, lo que refleja la historia de aislamiento de los esclavos que se afincaron allí, un aislamiento testimoniado por el hecho de que los isleños son los únicos afroamericanos que todavía hablan una lengua de gramática africana, el idioma gullah. El cotejo de los tipos de cromosoma Y y de ADN mitocondrial con una frecuencia muy diferente entre afroamericanos y europeos también revela que la inmensa mayoría de la ascendencia europea en estas poblaciones procede de varones, como consecuencia de una desigualdad social en la que las parejas mixtas eran sobre todo entre hombres libres y mujeres esclavas.<sup>11</sup>

Los patrones observados en Carolina del Sur son un microcosmos de los de Estados Unidos en su conjunto. Katarzyna Bryc, de la empresa privada 23andMe, dedicada a estudiar las raíces genéticas de sus clientes, trabajó conmigo para analizar a más de 5.000 personas de la base de datos de la compañía que se consideran afroamericanas, y descubrió que la proporción promedio de ascendencia europea en la mayoría del genoma era del 27 % pero de tan solo el 23 % en el cromosoma X.<sup>12</sup> El cotejo de proporciones de ancestros en el cromosoma X y el resto de cromosomas permite desvelar diferencias en cuanto al comportamiento masculino y femenino durante la mezcla poblacional, porque dos tercios de los cromosomas X del mundo los

portan las mujeres, frente a tan solo alrededor de la mitad de todos los demás cromosomas, de modo que el cromosoma X está bastante más influido por la historia femenina. Calculando la proporción de ancestros masculinos y femeninos europeos necesarios para producir la diferencia observada en la ascendencia europea entre el cromosoma X y los autosomas, Bryc consiguió estimar la proporción por separado de hombres (38 %) y mujeres (10 %) de ancestros europeos en afroamericanos. Estas cantidades implican que la aportación de hombres americanos europeos a la composición genética de la población afroamericana actual es unas cuatro veces la de las mujeres americanas europeas. Cuando comenté estos resultados con el sociólogo Orlando Patterson, me señaló que la fracción de ascendencia europea en afroamericanos procedente de hombres (que si no asciende a la mitad se denomina «sesgo sexual») debió de ser mucho mayor en la época esclavista. Desde el movimiento de los derechos civiles que surgió en Estados Unidos a mediados del siglo XX, los cambios culturales han alterado ese sesgo sexual con más emparejamientos entre hombres negros y mujeres blancas. Si analizáramos el ADN de esqueletos afroamericanos de cien años atrás, tendría sentido esperar un sesgo sexual aún mayor.

Los patrones genéticos apuntan a que el modelo de Thomas Jefferson y Sally Hemings se repitió un sinnúmero de veces en otras parejas. Esta historia la conocemos porque es reciente y afecta a un personaje célebre, pero hay muchas razones para pensar que el sesgo sexual ha sido crucial en la historia de nuestra especie. La revolución del genoma permite medir sesgos sexuales en épocas de las que no existen registros y, por tanto, empezar a entender el modo en que la desigualdad ha podido condicionar la humanidad desde tiempos remotos.

## **La huella genómica de la desigualdad**

Las hondas diferencias biológicas entre sexos en la especie humana conllevan que un solo hombre tenga la capacidad física de tener muchos más hijos que una sola mujer. Las mujeres gestan sus hijos durante nueve meses y suelen atenderlos a lo largo de varios años antes de tener más hijos.<sup>13</sup> Los hombres, en cambio, pueden procrear invirtiendo mucho menos tiempo en la

concepción y la atención temprana de cada hijo, una diferencia biológica cuyos efectos se ven acrecentados por factores sociales, como el hecho de que muchas sociedades cuenten con que los hombres pasen poco tiempo con sus hijos. Y esta es la razón por la que, tal como se ha medido en la aportación a cada generación, los hombres poderosos tienen la capacidad de influir mucho más que las mujeres poderosas, y esto se ve en los datos genéticos.

La inmensa variabilidad entre varones en cuanto al número de descendientes conlleva que al buscar huellas genómicas de la variabilidad en cuanto a número de hijos que han tenido los hombres en el pasado, se obtenga información genética sobre el grado de desigualdad dentro de una sociedad en todo su conjunto y no solo entre hombres y mujeres. Un ejemplo extraordinario de ello lo ofrece la desigualdad en el número de descendientes varones que parece haber caracterizado al imperio que instauró Gengis Kan, quien gobernó un territorio que abarcaba desde China hasta el mar Caspio. Tras su fallecimiento en el año 1227, sus sucesores, incluidos varios de sus hijos y nietos, ampliaron aún más el Imperio mongol (hasta Corea por el este, Europa central por el oeste y el Tíbet por el sur). Los mongoles mantenían caballos frescos en puestos estratégicos para permitir una comunicación veloz a lo largo de su territorio de más de 8.000 kilómetros de ancho. El Imperio mongol unido duró poco (por ejemplo, la dinastía Yuan que fundaron en China cayó en el año 1368), pero su ascenso al poder les permitió dejar un impacto genético extraordinario en Eurasia.<sup>14</sup>

Un estudio de 2003 dirigido por Christopher Tyler-Smith reveló que un número bastante reducido de hombres poderosos que vivieron durante el periodo mongol logró dejar una huella impresionante en los miles de millones de personas que viven hoy en Eurasia oriental.<sup>15</sup> Este estudio de cromosomas Y sugería que un solo hombre que vivió hacia la época del dominio mongol dejó muchos millones de descendientes directos por línea paterna en todo el territorio que ocuparon los mongoles. El indicio es que alrededor del 8 % de los hombres que viven en los territorios que ocuparon los mongoles comparte una secuencia característica del cromosoma Y o una que solo difiere de ella en unas pocas mutaciones. Tyler-Smith y sus compañeros lo denominaron «cúmulo estelar» para reflejar la idea de un solo ancestro con muchos descendientes, y calcularon que la fecha del fundador

de este linaje se sitúa entre 1.300 y 700 años atrás basándose en el ritmo estimado de acumulación de mutaciones en el cromosoma Y. La fecha coincide con la época en que vivió Gengis Kan, lo que sugiere que ese cromosoma Y único y tan exitoso pudo ser el suyo.

Los «cúmulos estelares» no son exclusivos de Asia. El genetista Daniel Bradley y sus colaboradores identificaron un tipo de cromosoma Y que está presente en tres millones de personas actuales y que deriva de un ancestro que vivió hace unos 1.500 años.<sup>16</sup> Es muy común en personas que portan el apellido O'Donnell, descendientes de una de las familias soberanas más poderosas de la Irlanda medieval, «descendientes de Niall», en alusión a Niall *Noígíallach* («Niall de los nueve rehenes»), un rey legendario del primer periodo de la historia medieval irlandesa. Si Niall existió de verdad, tuvo que vivir hacia la época adecuada para coincidir con el ancestro del cromosoma Y.

Los «cúmulos estelares» atrapan la imaginación porque se pueden relacionar, aunque de forma especulativa, con figuras históricas. Pero lo más importante es que el análisis de los «cúmulos estelares» arroja información sobre desplazamientos dentro de la estructura social ocurridos en el pasado remoto que son difíciles de conocer de otras maneras. Por tanto, esta es una materia en la que el análisis del cromosoma Y y el ADN mitocondrial puede resultar instructivo, incluso sin contar con datos del genoma completo. Por ejemplo, un debate eterno entre los historiadores ha sido hasta qué punto el pasado humano ha estado determinado por individuos aislados cuyas acciones han dejado un impacto desproporcionado en las generaciones subsiguientes. El análisis de «cúmulos estelares» proporciona información objetiva sobre la relevancia de desigualdades extremas de poder en distintos momentos del pasado.

Dos estudios, uno dirigido por Toomas Kivisild y el otro dirigido por Mark Stoneking, han comparado los resultados del análisis de «cúmulos estelares» en secuencias del cromosoma Y y en secuencias de ADN mitocondrial, y han llegado a conclusiones extraordinarias.<sup>17</sup> Al contar la cantidad de diferencias por cada letra de ADN entre pares de secuencias (que reflejan como un reloj mutaciones acumuladas a lo largo del tiempo), estos estudios calcularon el tiempo transcurrido desde que distintos pares de individuos compartieron

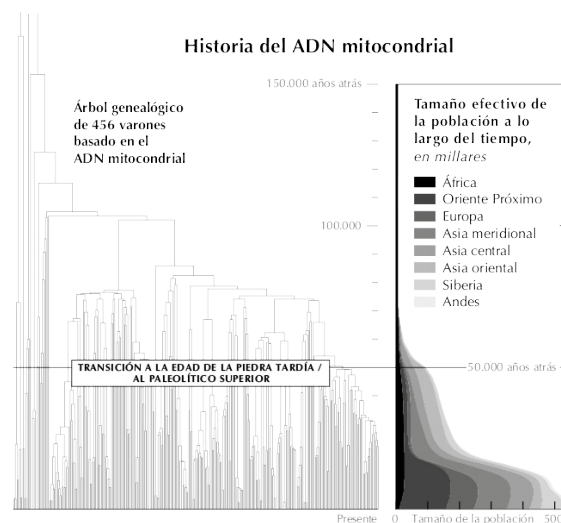
ancestros comunes en todo el linaje masculino (cromosoma Y) y en todo el linaje femenino (ADN mitocondrial).

En los datos del ADN mitocondrial, todos los estudios detectaron que la mayoría de las parejas pertenecientes a una población actual tienen una probabilidad muy baja de compartir un ancestro común a lo largo de toda su línea femenina de los últimos diez mil años, un periodo posterior a la transición hacia la práctica de la agricultura en muchas partes del mundo. Esto es exactamente lo esperable si las poblaciones durante este periodo tuvieron un tamaño grande, pero en el cromosoma Y los estudios encontraron un patrón muy diferente. En asiáticos orientales, europeos, habitantes de Oriente Próximo y africanos del norte, los autores descubrieron muchos «cúmulos estelares» con ancestros masculinos comunes que vivieron en torno a 5.000 años atrás.<sup>18</sup>

El periodo en torno a 5.000 años atrás coincide en Eurasia con lo que el arqueólogo Andrew Sherratt denominó «la revolución de los productos secundarios», momento en que la gente empezó a encontrar numerosos usos para los animales domesticados más allá de la producción de carne, incluido su empleo para tirar de carros y arados o para generar productos de consumo diario y para vestirse, como la lana.<sup>19</sup> Esto también coincidió con el comienzo de la Edad del Bronce, un periodo de gran incremento de la movilidad humana y de la acumulación de riquezas facilitadas por la domesticación del caballo, la invención de la rueda y de los vehículos con ruedas y la acumulación de metales raros, como el cobre y el estaño, que son los ingredientes del bronce y debían importarse desde cientos o incluso miles de kilómetros de distancia. Los patrones del cromosoma Y revelan que aquel también fue un tiempo de gran aumento de la desigualdad, un reflejo genético de la concentración sin precedentes del poder en pequeños segmentos de la población que empezó a ser posible en este periodo debido a la nueva economía. Los hombres poderosos de esta época dejaron un influjo extraordinario en las poblaciones subsiguientes (más que en cualquier periodo anterior), de tal modo que algunos legaron su ADN a más descendientes actuales que Gengis Kan.

A partir de la combinación del ADN antiguo con la arqueología estamos empezando a hacernos una idea de lo que pudo significar esta desigualdad.

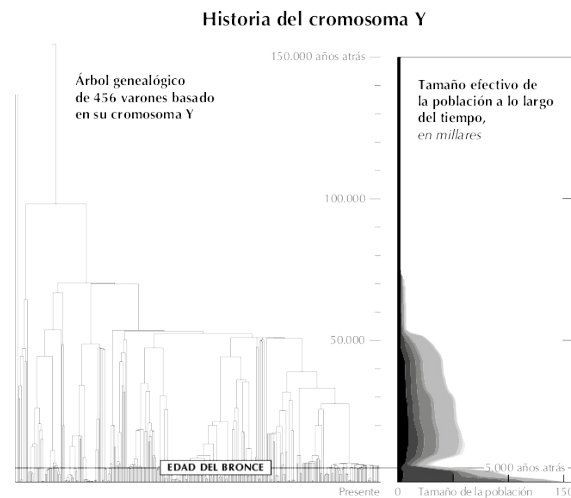
El periodo en torno a 5.000 años atrás en el norte del mar Negro y el mar Caspio se corresponde al ascenso de los yamnaya, quienes, tal como se expuso en la parte II, aprovecharon el caballo y la rueda para explotar los recursos de la estepa abierta por primera vez.<sup>20</sup> Los datos genéticos muestran que los yamnaya y sus descendientes tuvieron un éxito extraordinario que desplazó en gran medida a los agricultores del norte de Europa hacia el oeste y a los cazadores-recolectores de Asia central hacia el este.<sup>21</sup>



**Figura 28a.** Las poblaciones humanas han experimentado una expansión espectacular en los últimos 50.000 años. Esto se aprecia en los árboles de relación creados a partir del ADN mitocondrial, donde la rareza de ancestros comunes recientes durante este periodo refleja un tamaño de población grande.

La arqueóloga Marija Gimbutas ha defendido que la sociedad yamnaya tenía un sesgo sexual sin precedentes y que estaba estratificada. Los yamnaya dejaron tras de sí grandes túmulos, alrededor del 80 % de ellos con esqueletos de varones en sus centros, a menudo con signos de heridas violentas y enterrados entre terroríficas dagas y hachas metálicas.<sup>22</sup> Gimbutas sostenía que la llegada de los yamnaya a Europa preconizó un desplazamiento de las relaciones de poder entre ambos sexos. Coincidió con el declive de la «vieja Europa», la cual, según Gimbutas, era una sociedad con pocos signos de violencia y en la que las mujeres desempeñaban un papel social central, tal como se aprecia en las omnipresentes estatuillas de venus paleolíticas. De acuerdo con su reconstrucción, la «vieja Europa» fue

reemplazada por una sociedad centrada en el varón, lo que se evidencia no solo en la arqueología sino también en las mitologías androcéntricas griega, nórdica e hindú de las culturas indoeuropeas que seguramente difundieron los yamnaya.<sup>23</sup>



**Figura 28b.** En el cromosoma Y mucha gente tuvo ancestros comunes hace unos 5.000 años. Esto se corresponde con el inicio de la Edad del Bronce, un periodo caracterizado por las primeras sociedades con una estratificación social acusada, cuando algunos hombres lograron acumular poder y contribuir de forma extraordinaria a la siguiente generación.

Cualquier intento de reconstruir una imagen veraz de cómo era la cultura humana antes del periodo de los textos escritos debe tomarse con cautela. Aun así, los datos del ADN antiguo han aportado indicios de que los yamnaya fueron realmente una sociedad donde el poder estuvo concentrado en un pequeño número de hombres privilegiados. Los cromosomas Y que portaban los yamnaya eran casi todos de unos pocos tipos, lo que evidencia que una cantidad limitada de hombres tuvo que tener un éxito extraordinario en la transmisión de sus genes. En cambio, en el ADN mitocondrial de los yamnaya se aprecian secuencias más diversas.<sup>24</sup> Los descendientes de los yamnaya o de sus parientes cercanos diseminaron sus cromosomas Y por Europa e India, y esta expansión tuvo una repercusión demográfica de gran calado, ya que los tipos de cromosoma Y que portaban no existían en Europa e India antes de la Edad del Bronce, pero son dominantes en ambos lugares en la actualidad.<sup>25</sup>



Esta expansión yamnaya tampoco pudo ser muy amistosa, lo que se aprecia con claridad en el hecho de que la proporción de cromosomas Y de origen estepario tanto en Europa occidental<sup>26</sup> como en India<sup>27</sup> en la actualidad es mucho mayor que la proporción de ascendencia esteparia en el resto del genoma. Esta preponderancia de antepasados masculinos de origen estepario implica que los descendientes varones de los yamnaya con poder político o social tuvieron más éxito al competir por conseguir parejas locales que los hombres de los grupos autóctonos. El ejemplo más llamativo que conozco es el de Iberia, en el sudoeste de Europa, donde la ascendencia derivada de los yamnaya llegó a comienzos de la Edad del Bronce hace entre 4.500 y 4.000 años atrás. El laboratorio de Daniel Bradley y el mío trabajaron por separado para extraer ADN antiguo de individuos de este periodo.<sup>28</sup> Descubrimos que en torno al 30 % de la población ibérica fue reemplazada por completo con la llegada de los antepasados esteparios. Sin embargo, la suplantación de los cromosomas Y fue mucho más intensa: en nuestros datos, alrededor del 90 % de los hombres con ascendencia yamnaya tiene un tipo de cromosoma Y de origen estepario que no existía en Iberia antes de aquella época. Es evidente que las expansiones desde la región esteparia estuvieron dominadas por unas jerarquías y unos desequilibrios de poder extraordinarios.

El trabajo con «cúmulos estelares» se basa en los cromosomas Y y en el ADN mitocondrial. Pero ¿qué puede añadir el análisis del genoma completo? Cuando se usan datos de todo el genoma para reconstruir el tamaño de la población ancestral de la mayoría de los grupos agrícolas de los últimos 10.000 años, se ve que documentan un crecimiento poblacional a lo largo de ese periodo, sin ningún rastro de los cuellos de botella poblacionales de la Edad del Bronce que se detectan en los cromosomas Y.<sup>29</sup> Esto no es lo que cabría esperar del promedio del ADN mitocondrial y los cromosomas Y; más bien evidencia que el cromosoma Y era una parte no representativa del genoma en la que ciertos tipos genéticos tenían más éxito que otros para transmitirse a generaciones posteriores. En principio, una explicación posible de ello es la selección natural, de tal modo que ciertos cromosomas Y dieran alguna ventaja biológica a sus portadores, como una fertilidad mayor. Pero el hecho de que este patrón genético se manifestara hacia la misma época en múltiples lugares del mundo (durante un periodo coincidente con la

aparición de sociedades socialmente estratificadas) es un patrón demasiado llamativo para explicarse mediante la selección natural de múltiples mutaciones ventajosas surgidas de manera independiente. Considero más creíble la explicación de que durante este periodo empezó a haber más posibilidad de que un solo individuo acumulara tanto poder que no solo tuviera acceso a un número mayor de mujeres, sino que, además, podía trasladar su prestigio social a las generaciones siguientes y garantizar así que sus descendientes varones tuvieran un éxito similar. Este proceso hizo que los cromosomas Y que portaban esos hombres aumentaran su frecuencia de generación en generación, dejando una huella genética que dice mucho sobre las sociedades pretéritas.

También es posible que en este periodo las mujeres individuales empezaran a acumular más poder del que habían tenido jamás. Pero como es biológicamente imposible que una mujer, por muy poderosa que sea, tenga una cantidad de hijos extremadamente elevada, los efectos genéticos de la desigualdad social se detectan con mucha más facilidad en el linaje masculino.

### **Sesgo sexual en la mezcla de poblaciones**

Hay muchas maneras de que distintas poblaciones confluyan, como, por ejemplo, a través de invasiones, migraciones hacia territorios natales de otros pueblos, la expansión demográfica dentro de un mismo territorio y el intercambio comercial y cultural. Las poblaciones se pueden mezclar en igualdad de condiciones (por ejemplo, por la superposición de dos poblaciones con los mismos recursos que se desplacen de forma pacífica hacia la misma zona), pero es mucho más frecuente que se dé una asimetría en la relación, tal como reflejan las mezclas en las que intervienen hombres de un grupo y mujeres del otro, tal como sucedió en la historia de los afroamericanos y en la historia de los yamnaya. Las distintas historias de hombres y mujeres que han quedado registradas en diferentes partes del genoma permiten estudiar esas mezclas y, por tanto, obtener información clave sobre interacciones culturales ocurridas mucho tiempo atrás.

Algunos de los ejemplos de sesgos sexuales revelados por los datos

genéticos son verdaderamente antiguos. Consideremos, por ejemplo, la fundación de la población ancestral de los no africanos. Cualquier análisis genético de no africanos revela signos de un cuello de botella poblacional fechado algo antes de 50.000 años atrás, es decir, un pequeño número de individuos dio lugar a muchos descendientes actuales. En 2009 trabajé con Alon Keinan, un investigador posdoctoral de mi laboratorio, para comparar la variación genética en el cromosoma X, el más grande de los dos cromosomas sexuales que tenemos, con el resto del genoma. Para nuestra sorpresa, descubrimos una variación genética mucho menor en el cromosoma X de no africanos de la que cabría esperar a partir del nivel de variación en el resto del genoma, si se da por supuesto que hombres y mujeres participaron por igual en la fundación de la población ancestral de no africanos. El patrón era demasiado acusado para explicarlo con un escenario sencillo donde participaran más hombres que mujeres en la fundación de esas poblaciones ancestrales. Pero descubrimos que ese patrón podría explicarse si después del surgimiento de la población ancestral de no africanos, esa población recibiera una aportación genética por parte de varones de otros grupos. Como los hombres portan una copia del cromosoma X por cada dos copias de otros cromosomas, un proceso de oleadas sucesivas de inmigración masculina reduciría la diversidad del cromosoma X (lo que significa que habría menos variación genética en la población) en comparación con el resto del genoma, lo que crearía el patrón observado.<sup>30</sup>

Esta hipótesis gana cierto peso con lo que sabemos acerca de la interacción de las poblaciones de cazadores-recolectores pigmeos de África central con las poblaciones agrícolas hablantes de bantú circundantes. Cuando las poblaciones bantúes se desplegaron por primera vez fuera del centro occidental de África hace varios milenios, ejercieron una influencia inmensa en las poblaciones indígenas cazadoras-recolectoras que se encontraron en las selvas tropicales, tal como evidencia el hecho de que en la actualidad ningún pueblo pigmeo habla lenguas no bantúes y todos portan una cantidad considerable de ascendencia bantú. Incluso hoy el patrón dominante es que los hombres bantúes se mezclan con mujeres pigmeas y los hijos resultantes se crían en comunidades pigmeas.<sup>31</sup> Las oleadas de genes emparentados con el linaje bantú que han pasado a la población pigmea son similares a la

hipótesis que propusimos Keinan y yo para la población ancestral de no africanos. La consecuencia genética de este patrón antropológico se refleja en que los pigmeos tienen un grado de diversidad genética muy reducido en el cromosoma X comparado con lo esperable a partir del resto del genoma.<sup>32</sup> Tal vez actuaran procesos similares en la historia común de los no africanos, lo que explicaría la reducida diversidad del cromosoma X en relación con el resto del genoma también en este caso.

Los signos de sesgos sexuales en la mezcla de poblaciones humanas se están convirtiendo en algo habitual. La contribución europea de sesgo masculino a las poblaciones mixtas de América es intensa en los afroamericanos, pero es realmente extraordinaria en poblaciones de América central y del sur, lo que refleja historias como la de Hernán Cortés y la Malinche. Andrés Ruiz-Linares y sus colaboradores han documentado que en la región de Antioquia de Colombia, que permaneció bastante aislada entre los siglos XVI y XIX, en torno al 94 % de los cromosomas Y es de origen europeo, mientras que alrededor del 90 % de las secuencias de ADN mitocondrial procede de nativos americanos.<sup>33</sup> Esto refleja una selección social en contra de los hombres nativos de América. Como casi toda la ascendencia masculina procede de europeos y casi toda la ascendencia femenina procede de nativos americanos, la ingenuidad podría llevarnos a pensar que la gente de la actual Antioquia debe alrededor de la mitad de su ascendencia del genoma completo a los europeos y la otra mitad a los nativos americanos, pero no es así. La realidad es que en torno al 80 % de los ancestros de Antioquia procede de europeos.<sup>34</sup> La explicación es que Antioquia se vio invadida por migrantes varones a lo largo de muchas generaciones. Los primeros hombres europeos que llegaron allí se mezclaron con mujeres nativas de América. Más tarde llegaron más migrantes masculinos europeos. A través de oleadas sucesivas de migración europea masculina, la proporción de ascendencia europea fue aumentando en todas las regiones del genoma excepto en el ADN mitocondrial, porque todo el ADN mitocondrial lo transmiten a la siguiente generación las mujeres.

Entre 4.000 y 2.000 años atrás también ocurrieron sesgos sexuales masivos en mezclas de población durante la formación de las poblaciones actuales de India.<sup>35</sup> Tal como se expuso en la parte II, los grupos endógamos de India

que tradicionalmente han tenido una posición social más elevada suelen tener más ascendencia emparentada con eurasiáticos que otros grupos con una posición social tradicionalmente más baja,<sup>36</sup> y el efecto es un sesgo sexual muy acusado, puesto que el ADN mitocondrial suele ser en gran medida de origen local, mientras que una proporción mucho mayor de tipos de cromosoma Y tiene afinidad con eurasiáticos occidentales.<sup>37</sup> Es probable que este patrón refleje una historia en la que los varones de ascendencia emparentada con eurasiáticos occidentales ocuparan una posición más elevada dentro del sistema de castas y a veces se unieran a mujeres de un nivel social inferior. Revela una fusión espectacular de poblaciones en desigualdad social para dar lugar a la estructura genética actual de India.

El ADN tiene la capacidad de tumbar las expectativas de otras disciplinas, y en este caso también ha revelado una sorpresa sobre las mezclas con sesgo sexual. En la actualidad, casi toda la población de las islas del Pacífico porta alguna ascendencia de gente originaria de la parte continental de Asia oriental. Tal como se describió en la parte II, esta ascendencia deriva de personas cuyos ancestros surgieron en la isla de Taiwán e inventaron la navegación a largas distancias y la usaron para diseminar su pueblo, su lengua y sus genes. Pero casi todas las poblaciones de las islas del Pacífico portan también ascendencia papuana emparentada con los cazadores-recolectores indígenas de la isla de Nueva Guinea. Curiosamente, teniendo en cuenta que los hombres de una población en expansión suelen mezclarse con las mujeres locales, los primeros estudios del ADN mitocondrial y de los cromosomas Y revelaron que las poblaciones mixtas del Pacífico en la actualidad deben la mayoría de su ADN de origen asiático oriental no a ancestros masculinos, sino femeninos.<sup>38</sup>

Una de las explicaciones propuestas de esta observación es que en las primeras sociedades isleñas del Pacífico las propiedades solían heredarse por vía materna y los hombres eran los que más se movían entre islas.<sup>39</sup> Pero existe otro proceso que tal vez también contribuyera a ello. Tal como se dijo en la parte II, mi laboratorio mostró que las primeras personas que se aventuraron en mar abierto por el Pacífico apenas tenían ascendencia papuana.<sup>40</sup> Revelamos que oleadas ulteriores de migración de gente con ascendencia mixta papuana y de Asia oriental continental explican la

ubicuidad de la ascendencia papuana hoy en las regiones remotas del Pacífico. Si los hombres de esta población que llegó más tarde tenían ventajas sociales frente a la población residente allí con anterioridad, puede que esta circunstancia favoreciera la llegada de más hombres de ascendencia sobre todo papuana que se mezclaran con mujeres previamente afincadas allí de ascendencia sobre todo emparentada con asiáticos orientales.

El ejemplo de los isleños del Pacífico pone de manifiesto la importancia de no dar por supuesto sencillamente que los análisis genéticos de acontecimientos con sesgo sexual confirmarán las expectativas de la antropología. Ahora que ha llegado la revolución del genoma con su capacidad para refutar teorías aceptadas durante mucho tiempo, debemos dejar de abordar cuestiones relacionadas con el pasado humano con grandes expectativas. Para desentrañar quiénes somos debemos plantearnos el pasado con humildad y con una mente abierta, y estar dispuestos a cambiar de idea por respeto al poder de los datos fehacientes.

### **El futuro de los estudios genéticos de la desigualdad**

Los métodos que utilizamos hoy en día para la aplicación de datos genéticos al estudio de sesgos sexuales en la historia humana son tan primitivos que resultan frustrantes. Muchos de los descubrimientos más interesantes hasta la fecha en relación con el sesgo sexual se han basado tan solo en dos posiciones del genoma, el cromosoma Y y el ADN mitocondrial, lo que representa una porción minúscula de nuestro árbol genealógico. Los estudios de la dinámica de poblaciones con sesgo sexual usando estos segmentos del genoma se vuelven casi inútiles para conocer acontecimientos ocurridos más de 10.000 años atrás, porque en épocas tan remotas todos los habitantes del mundo descendían de un puñado de ancestros masculinos y femeninos de un número demasiado reducido para realizar una medición con rigor estadístico del sesgo sexual.

Sin embargo, los estudios futuros de mezclas con sesgo sexual aprovecharán al máximo el potencial del genoma completo. Los estudios del genoma completo permiten comparar los miles de genealogías independientes registradas en el cromosoma X con las decenas de miles de genealogías

independientes que portamos en el resto del genoma. El cotejo de la variación genética en el cromosoma X con la variación genética en cualquier otro lugar del genoma debería ofrecer, en teoría, una resolución estadística mucho mayor, pero, si bien algunos estudios de este tipo han resultado reveladores, la precisión de sus estimaciones ha sido decepcionante hasta ahora, lo que podría deberse a que episodios intensos de selección natural hayan afectado más al cromosoma X que a otros cromosomas, lo que dificultaría todavía más la interpretación de sus patrones. Por tanto, aunque es muy posible que el sesgo sexual estuviera presente en muchas de las grandes mezclas humanas (como la de los pastores esteparios y los granjeros de Europa o la de neandertales y denisovanos con humanos modernos en épocas previas de nuestra prehistoria), hoy en día es todo un reto detectarlo mediante el cotejo de fracciones de ascendencia en el cromosoma X con el resto del genoma.<sup>41</sup> Pero los problemas actuales para emitir estimaciones precisas del sesgo sexual basadas en el cromosoma X son sobre todo técnicos, lo que refleja las limitaciones de las técnicas estadísticas disponibles en la actualidad. En años venideros se desarrollarán métodos nuevos que desatarán todo el potencial del cotejo del cromosoma X con el resto del genoma. Yo tengo la esperanza de que esos métodos mejorados, sumados a datos directos de ADN antiguo procedente de gente que vivió en los tiempos en que se produjo la mezcla, arrojarán nuevas revelaciones genómicas sobre la naturaleza de la desigualdad en el pasado humano remoto.

Los signos genómicos de la antigüedad de la desigualdad (entre hombres y mujeres y entre gente del mismo sexo pero con mayor y menor poder) dan que pensar en vista de la persistencia innegable de la desigualdad en el presente. Una respuesta posible sería concluir que la desigualdad forma parte de la naturaleza humana y que deberíamos aceptarla sin más. Pero yo creo que la lección es justo lo contrario: el esfuerzo constante para luchar contra nuestros demonios (contra los hábitos sociales y conductuales inherentes a nuestra biología) es uno de los comportamientos más nobles de la especie humana y ha sido crucial para alcanzar muchos de nuestros triunfos y logros. Los signos de la antigüedad de la desigualdad deberían animarnos a luchar contra ella de una manera más elaborada en la actualidad y a comportarnos un poco mejor en nuestros días.

## 11. La genómica de la raza y la identidad

### **El temor a la diferencia biológica**

Cuando inicié mi primer trabajo académico en 2003, aposté mi carrera a que la historia de mestizaje entre africanos occidentales y europeos en América permitiría encontrar factores de riesgo que conllevan diferencias de salud con enfermedades tales como el cáncer de próstata, que tiene una incidencia en torno a 1,7 veces mayor en afroamericanos que en americanos europeos.<sup>1</sup> Esta disparidad en particular no se ha podido explicar a partir de diferencias en la dieta o el entorno, lo que sugiere que puede haber factores genéticos implicados.

Los afroamericanos actuales deben alrededor del 80 % de su ascendencia a africanos esclavos llevados a América del Norte entre los siglos XVI y XIX. Dentro de un grupo grande de afroamericanos se espera que la proporción de ascendencia africana en cualquier posición del genoma se acerque al promedio (definiendo la proporción de ascendencia africana como la fracción de antepasados que estaba en África occidental antes de unos 500 años atrás). Sin embargo, si hay factores de riesgo para el cáncer de próstata que se dan con una frecuencia más alta en africanos occidentales que en europeos, entonces es de esperar que los afroamericanos con cáncer de próstata hayan heredado una ascendencia africana superior a la media en las inmediaciones de esas variaciones genéticas. Y esta idea se puede utilizar para identificar genes vinculados a la enfermedad.

Para hacer viables esos estudios, monté un laboratorio de biología molecular para identificar mutaciones con distinta frecuencia en africanos occidentales y en europeos. Mis compañeros y yo desarrollamos métodos que usaran la información de estas mutaciones para localizar los puntos del genoma donde la gente porta segmentos de ADN derivados de sus ancestros africanos occidentales y europeos.<sup>2</sup> Para demostrar que aquellas ideas funcionaban en la práctica, las apliqué a muchos rasgos, incluidos el cáncer



de próstata, miomas uterinos, insuficiencia renal avanzada, esclerosis múltiple, niveles bajos de glóbulos blancos y diabetes de tipo 2.

En 2006 mis colaboradores y yo aplicamos nuestros métodos a 1.597 hombres afroamericanos con cáncer de próstata, y descubrimos que en una región del genoma tenían alrededor de un 2,8 % más de ascendencia africana que el promedio en el resto de su genoma.<sup>3</sup> La probabilidad de detectar un aumento tan grande en la ascendencia africana por casualidad era de diez millones a una. Cuando observamos con más detenimiento descubrimos que esta región contenía al menos siete factores de riesgo independientes para el cáncer de próstata, todos ellos más comunes en africanos occidentales que en europeos.<sup>4</sup> Nuestros resultados podían explicar por completo que el índice de incidencia de cáncer de próstata sea más elevado en afroamericanos que en americanos europeos. Llegamos a esta conclusión porque los afroamericanos que resultaron tener ascendencia completamente europea en esta pequeña parte de su genoma tenían el mismo riesgo de sufrir cáncer de próstata que cualquier americano europeo elegido al azar.<sup>5</sup>

En 2008 di una conferencia relacionada con mi investigación del cáncer de próstata que trataba sobre las disparidades de salud entre diferentes grupos étnicos de Estados Unidos. Durante mi exposición, procuré transmitir mi entusiasmo por este enfoque científico y mi convencimiento de que serviría para detectar factores genéticos de riesgo para otras enfermedades. Sin embargo, al acabar, una antropóloga del público me cuestionó airada al considerar que el estudio de segmentos «africanos occidentales» o «europeos» del ADN para conocer diferencias biológicas entre grupos era coquetear con el racismo. Sus preguntas recibieron el apoyo de otros asistentes y me encontré con reacciones semejantes en otros encuentros. Una persona especialista en ética legal que oyó otra de mis intervenciones sobre un tema parecido me sugirió que tal vez debería llamar «cúmulo A» y «cúmulo B» a las poblaciones de las que descienden afroamericanos. Pero respondí que sería deshonesto ocultar el modelo histórico que estaba impulsando aquel trabajo. Todos los rasgos de los datos observados revelaban que aquel modelo tenía significado científico, ya que aportaba estimaciones precisas de los lugares del genoma donde la gente porta segmentos de ADN de ancestros que vivieron en África occidental o en Europa a lo largo de las

veinte últimas generaciones, antes del mestizaje causado por el colonialismo y el comercio de esclavos. Asimismo era evidente que el procedimiento identificaba factores de riesgo reales para enfermedades que tienen distinta frecuencia entre poblaciones, lo que da lugar a descubrimientos con potencial para mejorar la salud.

Lejos de caer en el extremismo, mis interlocutores expresaron una idea muy extendida sobre el riesgo de analizar diferencias biológicas entre poblaciones humanas. En 1942, el antropólogo Ashley Montagu escribió la obra *Man's Most Dangerous Myth: The Fallacy of Race* [El mito más peligroso del hombre: la falacia de la raza], en la que defendía que la raza es un concepto social sin ninguna realidad biológica, y en la que fijó el tono con el que antropólogos y muchos biólogos han abordado la cuestión desde entonces.<sup>6</sup> Un ejemplo clásico citado a menudo es el de la precaria definición de «negro». En Estados Unidos la gente se considera «negra» (*black*) si tiene alguna ascendencia del África subsahariana, por pequeña que sea, y aunque tenga un color de piel muy claro. En Gran Bretaña el término «negro» (*black*) suele aludir a cualquiera con ascendencia africana subsahariana pero que, además, tenga la piel oscura. En Brasil la definición vuelve a cambiar: una persona es «negra» únicamente si todos sus antepasados son africanos. Si el término *negro* tiene tantas definiciones incongruentes, ¿cómo va a haber un significado biológico para *raza*?

A comienzos de 1972 empezaron a introducirse argumentos genéticos en las afirmaciones de antropólogos sobre la inexistencia de diferencias biológicas entre poblaciones humanas. Aquel mismo año Richard Lewontin publicó un estudio sobre la variación de los tipos de proteínas en la sangre.<sup>7</sup> Agrupó las poblaciones analizadas en siete «razas» (eurasiáticos occidentales, africanos, asiáticos orientales, asiáticos meridionales, nativos americanos, oceánicos –de Oceanía– e indígenas australianos), y descubrió que alrededor del 85 % de la variación en los tipos de proteínas era atribuible a variaciones *dentro* de las distintas poblaciones y «razas», y solo el 15 % a variaciones *entre* ellas. Su conclusión fue: «Las razas y poblaciones son muy similares entre sí, de tal modo que la mayor parte, con gran diferencia, de la variación humana se debe a divergencias entre individuos. La clasificación racial humana no tiene ningún valor social y es sumamente destructiva para las relaciones

sociales y humanas. Como ahora sabemos que esta clasificación racial tampoco tiene ningún sentido genético ni taxonómico, no hay nada que justifique su mantenimiento».

De este modo, la colaboración entre antropólogos y genetistas instauró el consenso de que no hay ninguna diferencia lo bastante grande entre poblaciones humanas como para respaldar el concepto de «raza biológica». Los resultados de Lewontin dejaban claro que con la inmensa mayoría de los rasgos, las poblaciones humanas coinciden hasta tal punto que es imposible identificar un solo rasgo biológico que diferencie a la gente de dos grupos determinados cualesquiera, que es lo que tendemos a creer intuitivamente cuando pensamos en «razas biológicas».

Pero esta idea consensuada de muchos antropólogos y genetistas se ha transformado, al parecer sin ningún cuestionamiento, en una ortodoxia que defiende que las diferencias biológicas entre poblaciones humanas son tan nimias que en la práctica deberían ignorarse y, además, como plantean tantos problemas, el estudio de diferencias biológicas entre poblaciones debería evitarse dentro de lo posible. Por tanto, no debería sorprendernos que algunos antropólogos y sociólogos consideren problemática la investigación genética de diferencias entre poblaciones, aun cuando se realice con buenas intenciones. Les preocupa que el estudio de estas diferencias se utilice para validar conceptos de raza que deberían considerarse desacreditados. Contemplan estos trabajos en un terreno resbaladizo que conduce a la clase de argumentos seudocientíficos sobre diferencias biológicas que se usaron en el pasado para intentar justificar el comercio de esclavos, el movimiento eugenésico para esterilizar a los discapacitados por defectuosos biológicos y el asesinato nazi de seis millones de judíos.

La preocupación es tan grande que la experta en ciencias políticas Jacqueline Stevens ha llegado a proponer la prohibición de la investigación y hasta la discusión de diferencias biológicas por correo electrónico, y que Estados Unidos «debería promulgar una norma que prohibiera a sus funcionarios o becarios [...] la publicación en cualquier forma (incluidos documentos internos y menciones a otros estudios) de afirmaciones sobre aspectos genéticos relacionados con variables de raza, etnicidad, nacionalidad o cualquier otra categoría poblacional observada o imaginada como

heredable, a menos que existan disparidades estadísticamente significativas entre grupos y que la descripción de las mismas arroje claros beneficios para la salud pública, de acuerdo con el criterio de un comité permanente al que deberán someterse dichas afirmaciones para su autorización».<sup>8</sup>

## **El lenguaje de la ascendencia**

Pero, nos guste o no, la revolución del genoma es imparable. Es imposible mantener la ortodoxia instaurada a lo largo del último medio siglo con los resultados que está arrojando, ya que están revelando datos fehacientes de diferencias sustanciales entre poblaciones.

El primer gran compromiso al que tuvieron que llegar la revolución del genoma y la ortodoxia antropológica se produjo en 2002, cuando Marc Feldman y sus colaboradores evidenciaron que el estudio de suficientes lugares en el genoma (ellos analizaron 377 posiciones variables) permite agrupar a la mayoría de la gente de una muestra de población mundial en cúmulos que mantienen una correlación intensa con las categorías convencionales de raza en Estados Unidos: «africanos», «europeos», «asiáticos orientales», «oceánicos» (de Oceanía) o «nativos americanos».<sup>9</sup> Aunque las conclusiones de Feldman eran coherentes en gran medida con las de Lewontin en cuanto a que sus datos también revelaban más variación dentro de los grupos que entre ellos, su estudio definía los cúmulos en términos de combinaciones de mutaciones en lugar de hacerlo de acuerdo con mutaciones individuales, tal como había hecho Lewontin.

Los científicos se apresuraron a responder. Uno de ellos fue Svante Pääbo, quien ocho años después dirigiría el trabajo para secuenciar genomas completos de neandertales y denisovanos arcaicos. Pääbo intervino en el debate sobre la naturaleza de la estructura poblacional humana como director fundador del Instituto Max Planck de Antropología Evolutiva de Leipzig, creado en 1997 con la intención de resituar Alemania en una disciplina en la que había sido puntera antes de la Segunda Guerra Mundial, pero que había abandonado casi por completo debido a la contribución crucial de los antropólogos al desarrollo de la teoría de razas nazi.

Pääbo se tomó en serio su responsabilidad moral como encargado de un

ambicioso instituto alemán de antropología, y se preguntó si la verdad sobre la estructura poblacional humana podría asemejarse más bien a la propuesta del antropólogo Frank Livingstone de que «no existen las razas, sino las clinas», un planteamiento en el que la variación genética humana se caracteriza por gradientes geográficos graduales que reflejan cruces entre poblaciones vecinas.<sup>10</sup> Para estudiar esta posibilidad, Pääbo averiguó si los cúmulos hallados por el estudio de Feldman se mostraban bien definidos, porque las poblaciones de la muestra se habían elegido de una manera no aleatoria en todo el mundo. Para entender de qué manera una muestra no aleatoria podría arrojar este resultado, consideremos el caso de Estados Unidos, un país con una diversidad extraordinaria, pero donde las discontinuidades genéticas entre grupos, como afroamericanos, americanos europeos y asiáticos orientales, son más marcadas que en los lugares de procedencia de las poblaciones inmigrantes, puesto que Estados Unidos ha sacado sus inmigrantes de un subconjunto de lugares del mundo. Por ejemplo, en Estados Unidos, la mayoría de la ascendencia africana procede de unos pocos grupos de África occidental,<sup>11</sup> la mayoría de los ancestros europeos proceden del noroeste de Europa y la mayoría de los antepasados asiáticos provienen del noreste de Asia. Pääbo puso de manifiesto que una muestra no aleatoria de este tipo podría causar algunos de los efectos observados por Feldman y sus colaboradores. Sin embargo, el trabajo posterior demostró que un muestreo no aleatorio no podía responder de la mayor parte de la estructura, puesto que se observa un agrupamiento sustancial de poblaciones humanas incluso cuando se repiten los análisis con conjuntos de muestras con una distribución geográfica más equitativa.<sup>12</sup>

Otra oleada de debates llegó después de la publicación en 2003 de un artículo dirigido por Neil Risch en el que se afirmaba que la agrupación racial es útil en investigación médica, no solo para detectar diferencias socioeconómicas y culturales, sino también porque mantiene una correlación con diferencias genéticas que son importantes para saber cuándo diagnosticar y tratar la enfermedad.<sup>13</sup> Risch se convenció con ejemplos como la anemia falciforme, que se da mucho más a menudo en afroamericanos que en otras poblaciones de Estados Unidos. Él defendía la conveniencia de que los médicos sean más propensos a pensar en la anemia falciforme si el paciente

es afroamericano.

En 2005 la Administración de Alimentos y Medicamentos de EE. UU. apoyó este planteamiento al aprobar los tratamientos con BiDil, una combinación de dos fármacos para tratar la insuficiencia cardiaca en afroamericanos, porque los datos indicaban que era más eficaz con este colectivo que con americanos europeos. Pero, como contrapunto de esta argumentación, David Goldstein planteó que las categorías raciales en Estados Unidos predicen tan levemente la mayoría de los resultados biológicos que carecen de valor a largo plazo.<sup>14</sup> Él y su equipo evidenciaron que la frecuencia de variantes genéticas que condicionan reacciones peligrosas a medicamentos apenas pueden predecirse mediante las categorías del censo estadounidense. Él reconocía que basarse en categorías raciales y étnicas resulta útil en vista del escaso conocimiento actual, pero auguraba que en el futuro se harán estudios directos de cada individuo para saber qué mutaciones porta, y se desterrará para siempre la clasificación racial como base para tomar decisiones sobre una atención médica individualizada.

En este contexto de controversia surgieron trabajos como el mío, centrados en métodos para determinar el origen de la población no solo a partir de los ancestros de cada cual, sino también a partir de segmentos específicos del genoma. La antropóloga Duana Fullwiley ha escrito que el desarrollo de lo que ella denomina «tecnología de mezclas» y el lenguaje de la «ascendencia» que han adoptado genetistas como yo es una vuelta a las ideas tradicionales de la raza biológica.<sup>15</sup> Ella ha señalado que en Estados Unidos los términos «ancestrales» que usamos se acercan bastante a las categorías raciales tradicionales, y en su opinión la comunidad dedicada a la genética de poblaciones ha inventado una serie de eufemismos para tratar temas que se han convertido en tabú. El convencimiento de que hemos adoptado eufemismos también lo comparten algunas personas situadas en el extremo opuesto del espectro político. Durante un encuentro al que asistí en 2010 en el Laboratorio Cold Spring Harbor, el periodista Nicholas Wade manifestó su indignación por el hecho de que los especialistas en genética de poblaciones usen el término *ascendencia*, cuando «*raza* es una palabra perfectamente válida en inglés».

Pero *ascendencia* no es un eufemismo, ni tampoco un sinónimo de *raza*. El

término surgió más bien de la necesidad urgente de utilizar un lenguaje preciso para hablar de diferencias genéticas entre personas en un momento en el que los avances científicos aportaron al fin las herramientas para detectarlas. Ahora es innegable que existen diferencias genéticas promedio nada triviales entre poblaciones en múltiples rasgos, y el término *raza* está muy poco definido y arrastra una carga histórica demasiado pesada para resultar útil. Si seguimos usándolo no seremos capaces de salir del debate actual, enredado en una disputa entre dos posturas insostenibles: por un lado se cree que la naturaleza de las diferencias se basa en la intolerancia y apenas tiene correspondencia con la realidad; por el otro impera la idea de que cualquier diferencia biológica entre poblaciones es tan pequeña que puede ignorarse y solaparse a efectos de políticas sociales. Ya es hora de salir de esta falsa dicotomía paralizante y de descifrar lo que nos está transmitiendo en realidad el genoma.

### **La diferencia biológica real**

Me siento muy identificado con el temor de que los descubrimientos genéticos sobre diferencias entre poblaciones puedan tergiversarse para justificar el racismo. Pero, justamente por eso, me preocupa que la gente que niega la posibilidad de que haya diferencias biológicas sustanciales entre poblaciones en una serie de rasgos, se esté atrincherando en una postura insostenible que no soportará la embestida de la ciencia. A lo largo de las dos últimas décadas, la mayoría de los especialistas en genética de poblaciones ha procurado no contradecir la ortodoxia. Cuando nos preguntaban sobre la posibilidad de que existan diferencias biológicas entre poblaciones humanas, tendíamos a ofuscarnos con declaraciones matemáticas al estilo de Richard Lewontin para explicar que la diferencia promedio entre individuos de una misma población cualquiera es unas seis veces mayor que la diferencia promedio entre individuos de poblaciones distintas. Señalamos que las mutaciones relacionadas con algunos rasgos que inducen diferencias enormes entre poblaciones (el ejemplo clásico es el color de la piel) son inusuales, y que cuando observamos el genoma está claro que las diferencias típicas en cuanto a frecuencia de mutaciones entre poblaciones son muchas menos.<sup>16</sup>

Pero esta formulación expresada con tanto tiento enmascara deliberadamente la posibilidad de que haya diferencias promedio sustanciales en rasgos biológicos entre distintas poblaciones.

Para entender por qué ya no es una opción para los genetistas que vayan agarrados del brazo de los antropólogos y que supongan que las diferencias entre poblaciones humanas son tan modestas que pueden ignorarse, basta con visitar a los «blogueros del genoma». Desde que comenzó la revolución del genoma, Internet bulle de comentarios sobre los artículos dedicados a la variación humana, y algunos blogueros del genoma se han convertido incluso en avezados analistas de los datos accesibles al gran público. Comparados con la mayoría de los académicos, los blogueros del genoma manifiestan una inclinación política hacia la derecha, como Razib Khan<sup>17</sup> y Dienekes Pontikos,<sup>18</sup> que escriben sobre descubrimientos de diferencias promedio entre poblaciones en rasgos que incluyen el aspecto físico y la capacidad atlética. El blog *Eurogenes* vierte en ocasiones hasta mil comentarios en respuesta a publicaciones sobre un tema tan polémico como qué pueblos antiguos fueron los que difundieron las lenguas indoeuropeas,<sup>19</sup> un tema muy sensible puesto que, tal como comentamos en la parte II, las historias que se cuentan sobre la expansión de los hablantes de lenguas indoeuropeas se han usado para construir mitos nacionales,<sup>20</sup> y a veces se han llegado a tergiversar, como ocurrió en la Alemania nazi.<sup>21</sup> Las ideas políticas de los blogueros del genoma se alimentan en parte de la idea de que cuando se trata de debatir sobre diferencias biológicas entre poblaciones, los estudiosos no hacen honor a la máxima científica de perseguir la verdad. Los blogueros del genoma se complacen en señalar contradicciones entre los mensajes políticamente correctos que suelen emitir los académicos sobre los rasgos indistinguibles entre poblaciones y los artículos que escriben, los cuales revelan que no es ahí a donde se dirige la ciencia.

¿Qué diferencias reales conocemos? No podemos negar la existencia de diferencias genéticas promedio sustanciales entre poblaciones, no solo en rasgos tales como el color de la piel, sino también en cuanto a dimensiones corporales, la capacidad para digerir bien el almidón o la lactosa, la capacidad para respirar con facilidad a gran altitud y la susceptibilidad a padecer determinadas enfermedades. Estas diferencias no son más que el comienzo.



Confío en que la razón por la que no conocemos una cantidad mucho mayor de diferencias entre poblaciones humanas sea que aún no se han realizado estudios con la capacidad estadística adecuada para detectarlas. Para la inmensa mayoría de rasgos existe, tal como dijo Lewontin, mucha más variación dentro de poblaciones que entre poblaciones. Esto significa que en cualquier población pueden darse individuos con valores extremadamente altos o bajos de la gran mayoría de rasgos. Pero esto no impide la existencia de diferencias promedio más sutiles entre poblaciones en cuanto a ciertos rasgos.

La ortodoxia se revela insostenible una y otra vez. En 2016 asistí a una conferencia sobre raza y genética que dio el biólogo Joseph L. Graves en el Museo Peabody de Arqueología y Etnología de Harvard. En cierto momento, Graves comparó las cinco mutaciones aproximadas que se sabe que tienen gran incidencia en la pigmentación de la piel, y que claramente poseen una frecuencia distinta en diferentes poblaciones, con los más de 10.000 genes que se sabe que están activos en el cerebro humano. Él sostenía que, a diferencia de los genes de la pigmentación, los patrones de genes especialmente activos en el cerebro seguramente se promediarían por estar repartidos sobre muchísimas ubicaciones, de tal modo que algunas mutaciones impulsarán rasgos cognitivos y conductuales en una dirección, mientras que otras lo harán en otra dirección. Pero este argumento no se sostiene, porque lo cierto es que, si la selección natural ha ejercido distintas presiones en dos poblaciones desde que se separaron, los rasgos influidos por muchas mutaciones tendrán la misma capacidad para inducir grandes diferencias promedio entre poblaciones que los rasgos influidos por pocas mutaciones. Y, de hecho, ya se sabe que los rasgos determinados por muchas mutaciones (como probablemente sea el caso del comportamiento y la cognición) son objetivos al menos igual de importantes para la selección natural que otros rasgos inducidos por una cantidad pequeña de mutaciones, como es el caso del color de la piel.<sup>22</sup> El mejor ejemplo que tenemos en la actualidad de un rasgo regido por muchas mutaciones es la estatura. Estudios con cientos de miles de personas han evidenciado que la estatura está determinada por miles de posiciones variables a lo largo del genoma. Un análisis de 2012 dirigido por Joel Hirschhorn reveló que la selección natural

de esas posiciones es responsable de que la estatura media sea más baja entre los europeos del sur que entre los europeos del norte.<sup>23</sup> La estatura no es el único ejemplo. Jonathan Pritchard dirigió un estudio que evidenció que a lo largo de los dos últimos milenios aproximadamente se ha producido una selección de variaciones genéticas que repercuten en muchos otros rasgos en Gran Bretaña, incluido el aumento del tamaño medio del cráneo infantil y un incremento del tamaño medio de la cadera en las mujeres (posiblemente para adaptarse al incremento del tamaño medio del cráneo infantil durante el parto).<sup>24</sup>

Resulta tentador aducir que una cosa es la repercusión genética en las dimensiones del cuerpo, y otra, los rasgos cognitivos y conductuales. Pero esa línea ya se ha cruzado. A menudo cuando una persona participa en el estudio genético de una enfermedad, tiene que rellenar un formulario en el que aporta información sobre su estatura, peso y nivel de formación académica. Daniel Benjamin y sus colaboradores recopilaron información sobre la cantidad de años de formación de más de 400.000 personas de ascendencia europea cuyo genoma se analizó en estudios de diversas enfermedades, e identificaron 74 variaciones genéticas claramente más comunes en gente con más años de formación académica que en gente con menos años de formación, incluso después de controlar posibles factores de desviación como la heterogeneidad en la población del estudio.<sup>25</sup> Benjamin y sus compañeros también revelaron que el poder de la genética para predecir la cantidad de años de formación no es nada trivial, aun cuando no hay ninguna duda de que las condiciones sociales tienen una repercusión media más elevada en este comportamiento que la genética. Evidenciaron que con la población de ascendencia europea en la que basaron su estudio debería poder crearse un indicador genético predictivo que revelara que la vigésima parte de la gente con la predicción más alta tendría una probabilidad del 96 % de completar 12 años de formación académica, frente al 37 % de probabilidad de la gente con la predicción más baja.<sup>26</sup>

¿Cómo influyen estas variaciones genéticas en el rendimiento educativo? La sospecha inmediata es que tienen un efecto directo en la capacidad académica, pero probablemente no sea así. Un estudio de más de 100.000 islandeses reveló que esas variaciones también incrementan la edad a la que

la mujer tiene su primer hijo, y que este efecto es más intenso que el que repercute en la cantidad de años de formación académica. Es posible que estas variaciones ejerzan un efecto indirecto al animar a la gente a retrasar la concepción de los hijos, lo que facilita que acaben su formación académica.<sup>27</sup> Este ejemplo ilustra que cuando se descubren diferencias biológicas que condicionan el comportamiento, puede que no actúen de la manera en que podría pensarse de un modo ingenuo.

Aún no se han identificado diferencias promedio entre poblaciones en cuanto a la frecuencia de las mutaciones que repercuten en el rendimiento educativo. Pero un descubrimiento que da que pensar es que la gente mayor de Islandia difiere sistemáticamente de la juventud en que la predicción genética les atribuye un número mayor de años de formación.<sup>28</sup> Augustine Kong, autor principal del estudio con islandeses, mostró que esto refleja una selección natural a lo largo del último siglo contra gente con más nivel de formación pronosticado, probablemente por la selección de gente que empezó a tener hijos a una edad más temprana. Puesto que los fundamentos genéticos de la cantidad de años de formación que consigue reunir una persona han cambiado cuantitativamente a lo largo de un siglo en una misma población por presión de la selección natural, parece muy probable que este rasgo también difiera entre poblaciones.

Nadie sabe cómo repercuten las variaciones genéticas que condicionan el rendimiento educativo en el comportamiento de la gente de ascendencia no europea, o en sistemas sociales estructurados de otro modo. Dicho esto, parece probable que si estas mutaciones tienen alguna incidencia en el comportamiento dentro de una población también lo tendrán en otras, aunque sus efectos difieran dependiendo del contexto social. Y es probable que el rendimiento académico como rasgo no sea más que la punta de un iceberg de rasgos conductuales condicionados por la genética. El estudio de Benjamin ya se ha unido a otros que han detectado indicadores genéticos predictivos de rasgos conductuales,<sup>29</sup> incluido uno basado en más de 70.000 personas que encontró mutaciones en más de veinte genes especialmente predictivos del rendimiento en pruebas de inteligencia.<sup>30</sup>

Tal vez la salida más natural para quienes deseen rebatir que haya diferencias biológicas entre poblaciones lo bastante grandes como para

inducir diferencias en cuanto a capacidades y propensiones de la gente, consista en aducir que, aunque tales diferencias existan, serán pequeñas. El argumento sería que incluso si hay diferencias promedio entre poblaciones humanas en cuanto a rasgos determinados por la genética que afecten a la cognición o el comportamiento, ha pasado tan poco tiempo desde la separación de poblaciones que es probable que las diferencias cuantitativas entre unas y otras sean insignificantes, lo que vuelve a llevarnos al razonamiento de Lewontin de que la diferencia genética promedio entre poblaciones es mucho más baja que la diferencia promedio entre individuos. Pero este argumento tampoco se sostiene. El tiempo medio de separación entre pares de poblaciones humanas desde su divergencia de las poblaciones ancestrales comunes (que asciende a unos 50.000 años en algunos pares de poblaciones no africanas y hasta 200.000 años o más en el caso de algunos pares de poblaciones del África subsahariana), no es nada despreciable a la escala temporal de la evolución humana. Si la selección puede repercutir en la estatura y la circunferencia del cráneo infantil en un par de miles de años,<sup>31</sup> no parece muy acertado defender que no puede haber diferencias promedio semejantes en cuanto a rasgos cognitivos o conductuales. Incluso aunque aún no sepamos en qué consisten esas diferencias, deberíamos preparar nuestra ciencia y nuestras sociedades para ser capaces de asumir la realidad de las diferencias en lugar de meter la cabeza bajo la tierra y hacer como si no pudieran descubrirse esas diferencias. La postura de guardar silencio, de dar a entender al público y a los colegas la improbabilidad de que existan diferencias sustanciales en cuanto a rasgos entre poblaciones es una estrategia que los científicos ya no nos podemos permitir y que, de hecho, es decididamente dañina. Si como científicos decidimos abstenernos de establecer una base racional para debatir sobre las diferencias humanas, dejaremos un vacío que se llenará con la seudociencia, lo que dará lugar a un resultado mucho peor que el que podríamos alcanzar hablando sin tapujos.

### **Interpretación de la revolución del genoma**

En relación con la cuestión de si las categorías sociales tradicionales de raza se corresponden con categorías biológicas significativas, la revolución del

genoma ya nos ha proporcionado datos novedosos que trascienden la información con la que contaba la primera generación de genetistas y antropólogos que abordó este asunto. De este modo, los datos aportados por la revolución del genoma podrían resultar liberadores en tanto que ofrecen la oportunidad de un avance intelectual más allá del obsoleto marco actual del debate.

Hasta 2012 seguía pareciendo razonable interpretar que los datos genéticos humanos apuntan hacia categorías inmutables como «asiáticos orientales», «caucásicos», «africanos occidentales», «nativos americanos» y «australasiáticos», de manera que cada uno de esos grupos hubiera permanecido separado y libre de mestizaje durante decenas de miles de años. El estudio de 2002 dirigido por Marc Feldman arrojó cúmulos que se correspondían bastante bien con esas categorías, y el modelo parecía funcionar para describir la variación en muchas partes del mundo (con algunas excepciones).<sup>32</sup> En otros artículos Feldman y sus colaboradores proponían un modelo para explicar cómo pudo surgir esta clase de estructura entre poblaciones humanas. Su propuesta fue que los humanos que salieron de África y de Oriente Próximo a partir de unos 50.000 años atrás dejaron poblaciones de descendientes suyos por el camino, las cuales dieron lugar a su vez a sus propias poblaciones descendientes, de tal modo que los habitantes actuales de cada región descienden directamente de los primeros humanos modernos que llegaron al lugar.<sup>33</sup> Aquel modelo de «fundadores en serie» era más sofisticado que el imaginado por los teóricos de la raza biológica de los siglos XVII al XX, pero compartía con este último la predicción de que, una vez afincadas, las poblaciones humanas apenas se mezclaron entre sí.

Pero los descubrimientos del ADN antiguo han declarado insostenible el modelo de los fundadores en serie. Ahora sabemos que la estructura actual de las poblaciones no refleja la que existía muchos miles de años atrás.<sup>34</sup> Más bien las poblaciones actuales del mundo son mezclas de poblaciones muy divergentes que ya no existen en su forma pura, como, por ejemplo, los eurasiáticos antiguos del norte, que aportaron gran cantidad de la ascendencia de los europeos actuales, así como de los nativos americanos,<sup>35</sup> y múltiples poblaciones antiguas de Oriente Próximo, cada una de ellas tan

diferenciada del resto como la diferenciación que existe hoy en día entre europeos y asiáticos orientales.<sup>36</sup> La mayoría de las poblaciones actuales no desciende en exclusiva de las poblaciones que vivieron en esos mismos territorios diez mil años atrás.

El descubrimiento de que la naturaleza de la estructura poblacional humana no es como pensábamos debería servir de advertencia a quienes creen saber que la verdadera naturaleza de las diferencias entre poblaciones humanas se corresponderá con estereotipos raciales. De la misma manera que teníamos una idea imprecisa de los primeros orígenes humanos antes de que la revolución del ADN antiguo liberara un torrente de sorpresas, también deberíamos desconfiar de los presentimientos que tenemos acerca de las diferencias biológicas. Aún no contamos con muestras de un tamaño suficiente para realizar estudios concluyentes de la mayoría los rasgos cognitivos y conductuales, pero ya contamos con la tecnología necesaria y, una vez que se efectúen estudios de alta calidad (tal como ocurrirá en algún lugar del mundo nos guste o no), no podrán negarse las asociaciones genéticas que descubran. Entonces deberemos afrontar esos estudios y reaccionar con responsabilidad cuando se publiquen, pero ya podemos tener la seguridad de que algunos de los resultados nos sorprenderán.

Por desgracia, hoy en día hay una nueva generación de autores y especialistas que afirman no solo que existen diferencias genéticas promedio, sino además que son capaces de intuir cuáles son basándose en estereotipos raciales tradicionales.

La persona que ha emitido más recientemente una defensa notoria de que los estereotipos sobre diferencias entre poblaciones humanas tienen una base genética es el periodista del *New York Times* Nicholas Wade, quien en 2014 publicó la obra *A Troublesome Inheritance: Genes, Race and Human History*.<sup>37</sup> El tema eterno de las denuncias de Wade es la propensión de los académicos a aliarse para imponer ortodoxias y a ser puestos en evidencia por una pandilla de rebeldes que cuentan la verdad (él ha escrito sobre fraude científico, ha descrito el Proyecto Genoma Humano como un monolito que dilapida el dinero público, y ha criticado el valor de los estudios de asociación del genoma completo por detectar variaciones genéticas comunes que contribuyen al riesgo de padecer enfermedades). La obra *A Troublesome*

*Inheritance* vuelve al mismo tema al insinuar que se ha creado una alianza de antropólogos y genetistas políticamente correctos para borrar la verdad de que existen diferencias significativas entre poblaciones humanas, y que esas diferencias se corresponden con los estereotipos clásicos. Una parte de su exposición es atinada, y Wade señala con acierto el problema de una comunidad académica que intenta imponer una ortodoxia inverosímil. Sin embargo, la «verdad» que él presenta como contrapunto, la idea de que no solo hay diferencias sustanciales sino que probablemente se corresponden con estereotipos raciales tradicionales, no tiene ningún valor. El libro de Wade combina contenidos convincentes con fragmentos completamente especulativos y lo presenta todo con la misma autoridad y con el mismo tono, de modo que los lectores ingenuos que acepten las partes bien argumentadas estarán tentados a aceptar también el resto. Y lo que es peor: si se compara esta obra con otros textos previos de Wade donde los rebeldes que cuentan la verdad son académicos con creatividad y éxito, aquí no identifica a ningún especialista serio en genética que avale sus especulaciones.<sup>38</sup> Y, sin embargo, al aplaudir a los que se han opuesto a la ortodoxia viciada, insinúa falsamente que sus teorías alternativas tienen que ser correctas.

Por poner un ejemplo de las especulaciones a las que Wade atribuye un lugar privilegiado, uno de sus capítulos se centra en un ensayo de 2006 de Gregory Cochran, Jason Hardy y Henry Harpending que plantea que el elevado cociente intelectual (CI) promedio de los judíos asquenazíes (más de una desviación estándar por encima de la media mundial) y su desproporcionado índice de premios Nobel (en torno a cien veces la media mundial) podrían reflejar una selección natural debido a una historia milenaria en la que las poblaciones judías han practicado el prestamismo, una actividad que exigía escribir y calcular.<sup>39</sup> Asimismo señalaban el elevado índice de las enfermedades de Tay-Sachs y de Gaucher, debidas a mutaciones que afectan al almacenamiento de grasa en las células del cerebro y que, según la hipótesis de estos autores, aumentaron su frecuencia por la presión de la selección de variaciones genéticas que contribuyen a la inteligencia (ellos sostenían que esas mutaciones podrían ser beneficiosas cuando ocurren en una sola copia, y no en las dos necesarias para causar la enfermedad). Esta explicación se contradice con los datos que apuntan a que

ambas enfermedades deben su origen casi con toda seguridad a una mala fortuna casual: el hecho de que durante el cuello de botella poblacional ocurrido en la Edad Media que afectó a los judíos asquenazíes, dio la casualidad de que el pequeño número de individuos que tuvieron muchos descendientes portaba estas mutaciones<sup>40</sup>, pero Wade resalta este trabajo basándose en que *podría* ser cierto. Harpending tiene un amplio historial de especulaciones sin ninguna prueba sobre las causas de las diferencias conductuales entre poblaciones. Durante una conferencia que dio en 2009 titulada «Preserving Western Civilization» [«Preservación de la civilización occidental»], afirmó que la gente con ascendencia de África subsahariana no posee ninguna propensión a trabajar cuando no tiene la obligación de hacerlo. «Nunca he visto a nadie con una afición en África», dijo, porque, según él, los africanos subsaharianos no han atravesado la misma selección natural para el trabajo duro en los últimos milenios que algunos eurasiáticos.<sup>41</sup>

Wade también destacaba la obra *A Farewell to Alms*, del economista Gregory Clark, donde se defiende que la Revolución Industrial despegó en Gran Bretaña antes que en ningún otro sitio por el elevado índice de natalidad entre la gente adinerada que hubo en ese país durante los cinco siglos previos, en comparación con la gente con menos recursos. Clark afirma que este índice más elevado de natalidad difundió entre la población los rasgos necesarios para un auge capitalista que incluía el individualismo, la paciencia y la tendencia a trabajar muchas horas.<sup>42</sup> Clark admite que no puede distinguir entre la transmisión de genes y la transmisión de cultura entre generaciones, pero aun así Wade considera esta explicación como un signo de que la genética *podría* haber tenido alguna repercusión.

He dedicado cierto espacio a comentar los errores del libro de Wade porque me parece importante explicar que el mero hecho de que muchos académicos se hayan dedicado a intentar mantener una ortodoxia poco convincente, no significa que cualquier «hereje» heterodoxo esté en lo cierto. Y, sin embargo, esto es precisamente lo que sugiere Wade. Él escribe que «cada una de las grandes civilizaciones ha desarrollado las instituciones idóneas para sus circunstancias y supervivencia. Pero, aunque esas instituciones están muy imbuidas de tradiciones culturales, están cimentadas



sobre una base de comportamiento humano modelado por la genética. Y cuando una civilización crea un conjunto diferenciado de instituciones que resiste muchas generaciones, es señal de que se apoya en un conjunto de variaciones en los genes que influye en el comportamiento social humano». <sup>43</sup> En una versión escrita de una negativa guiñando el ojo, Wade está sugiriendo que las ideas racistas populares sobre las diferencias que existen entre poblaciones tienen algo de verdad.

Wade dista mucho de ser la única persona que está convencida de conocer la verdad sobre las diferencias entre poblaciones. Durante aquel mismo encuentro de 2010 titulado «DNA, Genetics, and the History of Mankind» [«ADN, genética y la historia de la humanidad»] en el que me encontré por primera vez con Wade, oí un murmullo detrás de mi hombro y me giré sorprendido para ver a James Watson, codescubridor de la estructura del ADN en 1953. Hasta unos años antes Watson había sido el director del Laboratorio Cold Spring Harbor en el que se celebraba aquel encuentro. Hace un siglo el laboratorio fue el epicentro del movimiento eugenésico en Estados Unidos y guardaba registros de rasgos de mucha gente, con la finalidad de ayudar a orientar la selección artificial y hacer presión para la redacción de la ley, que se aprobó en muchos estados, para esterilizar a gente considerada defectuosa y para combatir la degradación aparente del acervo génico. Era irónico, por tanto, que Watson fuera obligado a retirarse de la dirección de Cold Spring Harbor después de una entrevista para el periódico británico *Sunday Times* en la que había afirmado que «lo apenaba en lo más hondo el panorama de África», añadiendo que «[todas] nuestras políticas sociales se basan en que su inteligencia igual que la nuestra, mientras que todas las pruebas revelan que en realidad no lo es». <sup>44</sup> (No hay ningún indicio genético en favor de esta afirmación). Cuando vi a Watson en Cold Spring Harbor, se inclinó hacia mí para susurrarnos a mí y a la genetista Beth Shapiro, sentada a mi lado, algo así como: «A ver, tíos, ¿cuándo os vais a poner a investigar por qué los judíos sois mucho más listos que el resto?». Entonces dijo que los judíos y los bramanes indios consiguen grandes logros debido a las ventajas genéticas recibidas a lo largo de miles de años de selección natural para ser estudiosos. Prosiguió susurrándonos que, según su experiencia, los indios también son serviciales, igual que creía que lo habían

sido mientras estuvieron sometidos al colonialismo británico, y especuló con que ese rasgo había surgido por selección bajo el sistema de castas. También comentó que los estudiantes asiáticos orientales tienden a ser conformistas debido a la selección para la conformidad en la antigua sociedad china.

El gusto de Watson por desafiar las ideas establecidas es legendario. Puede que esta rebeldía fuera importante para su éxito como científico. Pero ahora, como anciano de 82 años, había perdido su rigor intelectual y lo único que conservaba era el deseo de ventilar sus impresiones viscerales sin someterlas a ninguna de las comprobaciones que caracterizaron su trabajo científico con el ADN.

En el momento en que escribo me estremece pensar que Watson o Wade o sus predecesores estén detrás de mis hombros. La historia de la ciencia ha revelado una y otra vez el peligro de confiar en los instintos o de dejarse llevar por los sesgos personales, de estar demasiado seguros de que sabemos la verdad. Hemos cometido grandes errores, como pensar que el Sol gira alrededor de la Tierra, que el linaje humano se separó del linaje de los grandes simios decenas de millones de años atrás, o que la estructura de la población humana actual tiene 50.000 años de antigüedad, cuando en realidad sabemos que se forjó mediante mezclas de poblaciones ocurridas sobre todo durante los últimos 5.000 años. Todos estos errores y algunos más deberían servirnos de escarmiento para no confiar en nuestros instintos viscerales ni en las expectativas estereotipadas que encontramos a nuestro alrededor. Si podemos confiar en algo es en que, con independencia de las diferencias que creamos percibir, lo más probable es que nuestras expectativas estén equivocadas. Lo que convierte en racistas las afirmaciones de Watson, Wade y Harpending es su manera de saltar desde la observación de que la comunidad académica rechaza que haya diferencias creíbles, hasta la afirmación sin ninguna base científica<sup>45</sup> de que saben cuáles son esas diferencias y, también, que esas diferencias se corresponden con estereotipos populares inveterados, una convicción equivocada con bastante seguridad.

Lo cierto es que en este momento no tenemos ni idea de cuál será la naturaleza o la dirección de las posibles diferencias en cuanto a código genético entre poblaciones. Un ejemplo lo ofrece la sobreabundancia extrema de gente de ascendencia africana occidental entre los velocistas de elite.

Todos los finalistas masculinos de la carrera olímpica de cien metros desde 1980, incluidos los europeos y americanos, tenían ascendencia africana occidental reciente.<sup>46</sup> La hipótesis genética a la que se apela con frecuencia para explicar este hecho es que la gente con esta ascendencia ha experimentado un desplazamiento al alza en cuanto a capacidad media para correr con velocidad debido a la selección natural. Un pequeño aumento en la media no parece mucho, pero puede marcar una gran diferencia en los extremos de capacidad alta. Por ejemplo, si se produjera un aumento de 0,8 veces la desviación estándar en la capacidad media para esprintar en africanos occidentales, cabría esperar que se multiplicara por cien la proporción de gente por encima del percentil 99,9999999 de los europeos. Pero una explicación alternativa que arrojaría la predicción de un efecto de la misma magnitud es que simplemente hay más variación en la capacidad para correr con velocidad entre la gente de ascendencia africana occidental, de manera que esa población incluye a más personas con una capacidad tanto muy alta como muy baja.<sup>47</sup> Una dispersión mayor en torno a la misma media y un enriquecimiento de cien veces más en africanos occidentales en relación con la gente que cae por encima del punto 99,9999999 del percentil observado en europeos es, en realidad, justo lo esperable en vista de la diversidad genética en torno a un 33 % mayor entre africanos occidentales que entre europeos.<sup>48</sup> Con independencia de si esto explica o no la supremacía de los africanos occidentales como velocistas, es de esperar que en muchos rasgos biológicos (incluidos los cognitivos) haya una proporción mayor de africanos subsaharianos con capacidades extremas genéticamente predecibles.

Entonces, ¿cómo deberíamos prepararnos para la posibilidad de que en años venideros los estudios genéticos revelen que los rasgos conductuales o cognitivos están influidos por la variación genética, y que esos rasgos diferirán en promedio de unas poblaciones humanas a otras tanto en cuanto a su promedio como en cuanto a su variación dentro de una misma población? Aunque aún no sepamos cuáles serán esas diferencias, debemos encontrar una forma nueva de pensar capaz de encajar esas diferencias, en lugar de negar categóricamente que tales diferencias puedan existir y vernos acorralados sin una estrategia clara cuando aparezcan.

En los albores de la revolución del genoma sería tentador apalancarse sobre un nuevo tópico reconfortante que apele a la historia de sucesivas mezclas del pasado humano para defender que las diferencias entre poblaciones son irrelevantes. Pero esta afirmación es desatinada, ya que si eligiéramos al azar a dos personas de todas las que viven hoy en el mundo, encontraríamos que muchos de los linajes poblacionales que condujeron hasta ellas han permanecido aislados entre sí durante un tiempo suficiente para que hayan tenido numerosas oportunidades de que surgieran diferencias biológicas medias sustanciales entre ellas. La manera correcta de afrontar el inevitable descubrimiento de diferencias sustanciales entre poblaciones consiste en darse cuenta de que su existencia no debería influir en nuestra forma de comportarnos. Como sociedad deberíamos comprometernos a acordar igualdad de derechos para todos a pesar de las diferencias que existan entre individuos. Si aspiramos a tratar a todos los individuos con respeto al margen de las extraordinarias diferencias que existen entre individuos dentro de una población, no supondrá un gran esfuerzo aceptar las diferencias promedio menores, aunque aún significativas, que existen entre poblaciones.

Más allá de la obligación de otorgar el mismo respeto a todo el mundo, también es importante tener presente que hay una gran diversidad de rasgos humanos, que no solo incluyen los cognitivos y conductuales, sino también disciplinas tales como la capacidad atlética, la destreza manual y la habilidad para la interacción social y la empatía. Con la mayoría de los rasgos, el grado de variación entre individuos es tan elevado que cualquier persona de cualquier población puede sobresalir en cualquier rasgo con independencia de su población de origen, incluso aunque determinadas poblaciones tengan valores promedio diferentes debido a una mezcla de influencias genéticas y culturales. Con la mayoría de los rasgos, el trabajo duro y el entorno adecuado bastan para permitir que alguien con una genética que pronostique un rendimiento más bajo destaque en algo entre gente con una genética que pronostique un rendimiento más alto. Dada la multidimensionalidad de los rasgos humanos, la gran variación que existe entre individuos, y la capacidad del entrenamiento y el aprendizaje para compensar las dotes genéticas, el único planteamiento sensato consiste en celebrar cada persona y cada población como una plasmación extraordinaria de la genialidad humana, y

en dar a cada persona todas las oportunidades para que triunfe en la vida, con independencia de la combinación particular promedio de propensiones genéticas que le haya atribuido el azar.

En mi opinión, la respuesta natural ante este desafío consiste en aprender del ejemplo de las diferencias biológicas que existen entre hombres y mujeres. Las diferencias entre sexos son en realidad más profundas que las que existen entre distintas poblaciones humanas, ya que reflejan más de cien millones de años de evolución. Los hombres y las mujeres difieren en segmentos inmensos de material genético: un cromosoma Y que tienen los hombres y las mujeres no, y un segundo cromosoma X que las mujeres tienen y los hombres no. La mayoría de la gente acepta que las diferencias genéticas entre hombres y mujeres son profundas, y que aportan diferencias promedio en cuanto a tamaño y fuerza física, así como en cuanto a temperamento y comportamiento, aunque también se cuestione hasta qué punto ciertas diferencias particulares se ven influidas por expectativas sociales y por la educación (por ejemplo, muchos puestos de trabajo de la industria y de las profesiones que ahora desempeñan en gran número las mujeres tenían una representación femenina escasa hace un siglo). Hoy aspiramos tanto a reconocer que las diferencias biológicas existen como a otorgar a todo el mundo las mismas libertades y oportunidades con independencia de ellas. Las constantes desigualdades promedio que persisten entre hombres y mujeres dejan claro que la consecución de esas aspiraciones supone todo un reto y, sin embargo, es importante aceptar y hasta entender las diferencias reales que existen, al mismo tiempo que luchamos para llegar a un lugar mejor.

En última instancia, la verdadera ofensa del racismo es juzgar a los individuos a través de un supuesto estereotipo relacionado con su grupo, ignorar el hecho de que, cuando se aplican a individuos concretos, los estereotipos casi siempre son engañosos. No hay ninguna duda de que afirmaciones como «eres negro, así que tienes que ser musical» o «eres judío, así que tienes que ser listo» son muy perniciosas. Cada cual es uno mismo, con fortalezas y debilidades únicas, y debería ser tratado como tal. Imagina que te encomiendan el entrenamiento de un equipo de atletismo y que se te acerca una persona joven y te pide participar en la carrera de cien metros

lisos, donde la gente con ascendencia de África occidental tiene una representación estadística abrumadora, lo que sugiere la posibilidad de que la genética tenga alguna relación. Para un buen entrenador, la raza es irrelevante. Es sencillo comprobar la velocidad de carrera de esa persona joven: basta con sacarla a la pista a competir contra el cronómetro. La mayoría de las situaciones son así.

## **Una base nueva para la identidad**

Lo cierto es que la revolución del genoma es una fuerza mucho más efectiva para una interpretación nueva de la diferencia y la identidad humanas (para entender el lugar que corresponde a cada cual dentro del mundo que lo rodea), que para promover viejas creencias que la mayoría de las veces son erróneas.

Para entender el poder de la revolución del genoma para socavar rancios estereotipos sobre identidad y para construir una base nueva para la identidad, consideremos cómo el descubrimiento de mezclas reiteradas en la historia humana ha tumbado casi todos los argumentos que solían usarse para respaldar el nacionalismo de base biológica. La ideología nazi de una raza aria «pura» hablante de indoeuropeo, con hondas raíces en Alemania y que se puede rastrear en la cultura de la cerámica cordada, ha quedado ensombrecida por el hallazgo de que la gente que utilizaba aquellos artefactos procedía de una migración en masa desde la estepa rusa, una región que los nacionalistas alemanes habrían repudiado como lugar de origen.<sup>49</sup> La ideología hindutva que defiende que no hubo una gran contribución a la cultura india por parte de migrantes de fuera de Asia meridional, se ha visto socavada por el hecho de que alrededor de la mitad de los ancestros de los indios actuales deriva de múltiples oleadas de migraciones masivas procedentes de Irán y de la estepa eurasiática ocurridas a lo largo de los últimos 5.000 años.<sup>50</sup> De manera análoga, no tiene ningún sentido la creencia de que los tutsis de Ruanda y Burundi poseen ancestros procedentes de agricultores de Eurasia occidental, mientras que los hutus no (una idea incorporada a los argumentos para justificar el genocidio)<sup>51</sup>. Ahora sabemos que casi todos los grupos actuales son producto de repetidas mezclas de

poblaciones acaecidas a lo largo de miles y decenas de miles de años. El mestizaje forma parte de la naturaleza humana, y ninguna población es, ni podría ser, «pura».

Fuera del ámbito científico ya se ha apreciado el potencial de la revolución del genoma para crear relatos nuevos. Los afroamericanos se han situado en la primera línea de este movimiento. Durante el comercio de esclavos, los africanos se vieron desarraigados y privados a la fuerza de su cultura, con el efecto consiguiente de que en cuestión de unas pocas generaciones perdieron la religión, la lengua y las tradiciones de sus ancestros. En 1976 la novela *Raíces* de Alex Haley utilizó la literatura para empezar a reclamar las raíces perdidas narrando la odisea del esclavo Kunta Kinte y sus descendientes.<sup>52</sup> Siguiendo la tradición, el profesor de literatura de la Universidad de Harvard Henry Louis Gates ha aprovechado el potencial de los estudios genéticos para recuperar las raíces perdidas de los afroamericanos. En su serie televisiva titulada *Faces of America* y la serie *Finding Your Roots*, que siguió a la anterior, comunica al violonchelista Yo-Yo Ma, quien es capaz de trazar su ascendencia hasta la China del siglo XIII, que él, Gates, como afroamericano, nunca sabrá lo que es eso, pero evidencia que la genética es capaz de aportar mucha información incluso sobre afroamericanos con un registro genealógico limitado.<sup>53</sup>

Ha surgido un nuevo negocio, «el rastreo de la genealogía personal», para aprovechar el potencial de la revolución del genoma para establecer las bases de nuevos relatos y comparar los genomas de los clientes con otros ya analizados. Los programas de televisión que ha producido Gates se han montado en torno a la idea de trazar la genealogía y el ADN de invitados famosos, utilizando el recurso literario de contar la historia personal de famosos para ayudar a los televidentes a comprender el poder de los datos genéticos para revelar rasgos de sus antepasados que de otro modo no conocerían. Por ejemplo, los programas revelaron relaciones remotas desconocidas entre pares de invitados al programa (ancestros comunes a lo largo de los últimos siglos). Asimismo usaban pruebas genéticas para determinar no solo en qué continente vivieron los ancestros de la gente, sino también en qué regiones dentro de cada continente. Como ciudadano blanco estadounidense con su propia historia de privación forzosa de los pueblos que

conformaron sus raíces, siento que todo el mundo (en especial afroamericanos y nativos americanos) tiene derecho a intentar utilizar datos genéticos para completar las piezas que faltan de su historia familiar. Sin embargo, para quienes consideren que los resultados de un estudio genético personal tienen autoridad científica, es importante no perder de vista que muchos de los resultados son fáciles de malinterpretar y rara vez incluyen las advertencias que adjuntan los científicos sobre hallazgos inciertos.

Algunos de los mejores ejemplos provienen del negocio surgido para proporcionar información genética a afroamericanos. Una empresa dedicada a esto es African Ancestry, la cual ofrece a sus clientes información sobre la tribu de África occidental y el país donde es más común su tipo de cromosoma Y y de ADN mitocondrial. Es fácil excederse en la interpretación de estos resultados, ya que las frecuencias de los tipos de cromosoma Y y de ADN mitocondrial son demasiado similares en toda África occidental como para emitir valoraciones exactas con seguridad. Consideremos como ejemplo un tipo de cromosoma Y que aparece con una frecuencia algo mayor en la etnia hausa que en las etnias vecinas yoruba, mandinga, fulani y beni. Cuando African Ancestry mande su informe debería dejar claro que un hombre afroamericano tiene un tipo de cromosoma Y más común en la etnia hausa que en otra.<sup>54</sup> Pero es bastante posible y hasta probable que el verdadero ancestro de ese individuo no fuera hausa, puesto que hay muchas tribus en África occidental y ninguna de ellas aportó más que una modesta fracción de la ascendencia africana de los afroamericanos.<sup>55</sup> Y, sin embargo, la gente que se ha sometido a estas pruebas suele volver con la impresión de que conocen sus orígenes. El genetista Rick Kittles, experto en genética de poblaciones y cofundador de African Ancestry, describió este sentimiento al afirmar: «Mi línea materna se remonta a Nigeria del norte, territorio de la tribu hausa. Después viajé a Nigeria y hablé con la gente y conocí la cultura y la tradición hausa. Aquello me dio cierta idea sobre quién soy».<sup>56</sup> Los test de ascendencia de todo el genoma tienen mucho más poder en teoría que los test basados en cromosomas Y y en el ADN mitocondrial. Pero en la actualidad, ni siquiera los métodos para analizar todo el genoma son lo bastante buenos como para proporcionar información de alta resolución sobre el lugar de África en el que vivieron los antepasados de una persona



afroamericana, en parte porque las bases de datos de las poblaciones actuales en África occidental no son lo bastante completas. Hay que hacer mucha más investigación para poder realizar estudios de este tipo con alguna fiabilidad.

Otra posible frustración para los afroamericanos tal vez sea que el trastorno cultural que se produjo tras la llegada de esclavos africanos a América del Norte fue de tal magnitud, que hoy en día apenas hay diferencias entre afroamericanos relacionadas con los lugares de África de los que llegaron sus ancestros. Los africanos de una parte del continente se vendieron por todas partes y se mezclaron con los de otros lugares, lo que dio como resultado que en unas pocas generaciones la gran diversidad cultural y la gran variación de ascendencias que existía entre los primeros esclavos se fueron desdibujando hasta quedar irreconocibles. La homogeneización casi completa que se produjo de la ascendencia africana resultó patente en un estudio inédito que realicé en 2012 con Kasia Bryc, quien analizó datos del genoma completo de más de 15.000 afroamericanos de Chicago, Nueva York, San Francisco, Misisipi, Carolina del Norte y las Sea Islands (islas del Mar) de Carolina del Sur, y comprobó si algunas poblaciones afroamericanas estaban más emparentadas con unos africanos occidentales concretos que con otros, tal como sería de esperar dada la heterogeneidad de las rutas de suministro de esclavos a América.<sup>57</sup> Era lógico contar con algunas diferencias. De los cuatro grandes puertos de recepción de esclavos, Nueva Orleans comerciaba sobre todo con esclavistas franceses, mientras que a Baltimore, Savannah y Charleston llegaba sobre todo el suministro británico desde diferentes puntos de África. Pero lo que encontramos fue una mezcla tan profunda de ancestros africanos occidentales en los afroamericanos actuales, que no hubo manera de detectar ninguna diferencia en las poblaciones africanas matrices para las poblaciones actuales en territorio continental. Solo en las Sea Islands situadas frente a las costas de Carolina del Sur detectamos indicios de una conexión especial con un lugar de África, en este caso con gente de Sierra Leona, el lugar de origen de la lengua de gramática africana que todavía hablan los isleños gullah. Se necesitarán estudios de ADN antiguo de la primera generación de africanos esclavizados para trazar de verdad las raíces hasta África.<sup>58</sup>

El problema con los resultados que a veces proporcionan las empresas que

estudian la genealogía personal no se limita a la población afroamericana. Se trata de un escollo más general que proviene del incentivo monetario que tienen estas empresas para proporcionar a la gente una información que le pueda parecer relevante. Y este problema lo tienen hasta las empresas más rigurosas. Entre 2011 y 2015 la compañía de análisis genéticos 23andMe entregaba a sus clientes una estimación de su proporción de ascendencia neandertal que les permitía establecer una conexión personal con la investigación que revela que los no africanos deben en torno al 2 % de su genoma a los neandertales.<sup>59</sup> Sin embargo, la medición realizada por el test era muy inexacta, ya que la verdadera variación de la proporción neandertal en la mayoría de las poblaciones asciende tan solo a unas pocas décimas de porcentaje, y la prueba informaba de variaciones de hasta varios puntos porcentuales.<sup>60</sup> Algunas personas me han contado entusiasmadas que el resultado de su evaluación neandertal a través de 23andMe las sitúa entre el escaso porcentaje de personas en todo el mundo con mayor cantidad de ascendencia neandertal, pero, dadas las imprecisiones de la prueba, hay una probabilidad muy poco mayor que 50/50 de que la gente que obtuvo un valor neandertal tan elevado a través de 23andMe tenga realmente una proporción de ascendencia neandertal por encima de la media. Planteé este problema a miembros del equipo de la empresa 23andMe y hasta señalé las dificultades en un artículo científico de 2014.<sup>61</sup> Con posterioridad 23andMe modificó su informe para no volver a emitir este tipo de conclusiones. Sin embargo, la empresa sigue ofreciendo a sus clientes una valoración de la cantidad de mutaciones que portan derivadas de neandertales.<sup>62</sup> Esta valoración tampoco aporta pruebas fehacientes de que los clientes hayan heredado más ADN neandertal que la media de su población.

No todas las conclusiones a las que llegan las empresas dedicadas a averiguar la ascendencia personal son inexactas, y mucha gente ha conseguido una información que considera satisfactoria de este tipo de pruebas, sobre todo al trazar genealogías cuando no hay registros en papel. Un ejemplo lo ofrecen las personas adoptadas que buscan a sus progenitores biológicos; otro lo encontramos en el rastreo de familias muy extensas.

Desde mi punto de vista, en cambio, este enfoque no parece satisfactorio. Mientras preparaba la redacción de este libro me planteé si debía enviar mi

ADN a una de estas empresas o analizarlo en mi propio laboratorio para exponer aquí los resultados, imitando la manera de proceder de muchos periodistas que abordan el tema del estudio de la genealogía personal. Pero, sinceramente, no siento ningún interés. El grupo al que pertenezco (el de los judíos asquenazíes) ya está más que estudiado. Estoy seguro de que mi genoma se parecerá mucho al de cualquier persona de esa población. Me gustaría mucho más dedicar los recursos de los que dispongo a secuenciar el genoma de gente poco estudiada. También me preocupa el problema intelectual del estudio de uno mismo. Tengo una desconfianza innata por los científicos hiperinteresados en su propia familia o cultura. Sencillamente, les importa demasiado. En mi propio laboratorio hay investigadores de todo el mundo a los que animo, aunque no siempre con éxito, a elegir proyectos sobre pueblos diferentes al suyo. Me parece provinciano y poco gratificante el empleo del genoma como una herramienta para conectarme con el mundo que me rodea a través de vínculos personales familiares y tribales.

Sin embargo, lo que nos ha brindado la revolución del genoma es una manera aún más importante para afrontar quiénes somos, una manera de tomar conciencia de la extraordinaria diversidad humana que existe hoy y que ha existido en el pasado. Considero crucial el problema de entender las conexiones que existen entre el yo y el mundo, y eso es lo que ha guiado el interés que he sentido toda la vida por la geografía, la historia y la biología. Curiosamente para una persona nada religiosa como yo, hay un ejemplo en la Biblia que me revela cómo puede ayudar la revolución del genoma a resolver este problema existencial.

Todos los años durante la fiesta de la Pascua los judíos se sientan alrededor de la mesa de comer y vuelven a contar la historia de la salida de Egipto (el Éxodo). La festividad de la Pascua es importante para los judíos, porque les recuerda cuál es su lugar en el mundo y los anima a extraer lecciones sobre cómo deben comportarse. Este relato ha tenido un éxito extraordinario, tal como revela el hecho de que los judíos hayan mantenido su identidad a lo largo de miles de años siendo una minoría afincada en tierras ajenas.

La historia de la Pascua comienza con el mito de los patriarcas de la antigua tierra de Israel: la primera generación fue la de Abraham y Sara; la segunda fue la de Isaac y Rebeca; la tercera fue la de Jacob, Lea, Raquel, Bilhá y Zilpá,

y la cuarta generación estuvo formada por doce hijos varones (los fundadores de las doce tribus de Israel) y una hija llamada Dina. Estas personas están demasiado apartadas de las grandes masas de población actuales como para tener una conexión significativa con el presente. El recurso literario que vincula esta familia antigua con las multitudes que le siguieron es José, uno de los hijos de Jacob, a quien sus hermanos vendieron como esclavo en Egipto, donde alcanzó una posición de gran poder. Cuando una hambruna azotó el territorio, el resto de la familia también migró a Egipto, donde fue recibida por José a pesar de la felonía que habían cometido contra él en el pasado. Pasaron 400 años y sus descendientes se multiplicaron exponencialmente hasta crear una nación con más de 600.000 hombres en edad militar y un número aún mayor de mujeres y niños. Bajo el mando de Moisés, rompieron las cadenas que los oprimían, vagaron docenas de años y confeccionaron sus leyes. Después regresaron a la Tierra Prometida de sus ancestros. Tras leer la historia de la Pascua los judíos comprenden de manera intuitiva que dentro de su población, formada por millones de personas, están relacionados entre sí y con el pasado. El relato permite a los judíos contemplar a esos millones de correligionarios como parientes directos (y tratarlos a todos con el mismo respeto y la misma seriedad, aunque no conozcan exactamente qué parentesco los une) para salir de la trampa de pensar en el mundo desde la perspectiva de la pequeña familia en la que crecimos.

En mi opinión, la multitud de poblaciones interconectadas que han contribuido a formar cada uno de nuestros genomas tiene una historia similar que me ayuda a comprender qué lugar me corresponde dentro del mundo, y que impide que me sienta intimidado por la enorme cantidad de personas que conforman nuestra especie (la inmensidad de la población humana asciende a miles de millones de individuos). La posición central que ocupa el mestizaje en la historia de nuestra especie, tal como ha revelado en los últimos años la revolución del genoma, implica que todos estamos interconectados y que continuaremos conectándonos unos con otros en el futuro. Esta historia de conexión me permite sentirme judío aunque tal vez no descienda de las matriarcas y los patriarcas de la Biblia. Me siento estadounidense aunque no descienda de los indígenas de América o de los

primeros europeos o africanos que se afincaron aquí. Hablo inglés, una lengua que no hablaban mis antepasados de hace un siglo. Procedo de una tradición intelectual, la Ilustración europea, que no es la de mis ancestros directos. Reivindico estas cosas como mías, aunque no fueran un invento de mis antepasados, aunque no tenga ninguna relación genética cercana con ellas. La cuestión no es cuáles son los ancestros particulares de cada cual. La revolución del genoma revela una historia común que, si se observa con atención, debería darnos alternativas a los males del racismo y el nacionalismo, y que nos hará ver que todos somos titulares, por igual, de nuestro patrimonio humano.

## 12. El futuro del ADN antiguo

### **La segunda revolución científica en arqueología**

La primera revolución científica dentro de la arqueología comenzó en 1949, cuando el químico Willard Libby hizo un descubrimiento que transformaría esta disciplina para siempre y que le valió el premio Nobel 11 años después.<sup>1</sup> Él evidenció que al medir la fracción de átomos de carbono de 14 nucleones que portan los restos orgánicos, en lugar de los más comunes de 12 o 13 nucleones, podía determinar la fecha en que el carbono entró por primera vez en la cadena alimenticia. En la Tierra, el isótopo radiactivo del carbono 14 se forma en su mayoría por el bombardeo de rayos cósmicos que recibe la atmósfera, lo que mantiene la proporción de todos los átomos de carbono de este tipo a un nivel aproximado de una parte por billón. Durante la fotosíntesis, las plantas absorben carbono de la atmósfera y lo convierten en azúcares. A partir de ahí, pasa a formar parte de todas las demás moléculas de la vida. Cuando un ser vivo muere, la mitad de los átomos de carbono 14 se desintegran en nitrógeno 14 al cabo de 5.730 años. Esto significa que la fracción de todos los átomos de carbono de los restos antiguos que portan 14 nucleones decrece a un ritmo conocido, lo que permite concretar la fecha en la que ese carbono pasó a formar parte de ese ser vivo, siempre y cuando hayan transcurrido desde entonces menos de unos 50.000 años (cuando el periodo transcurrido es mayor la fracción de carbono 14 es demasiado baja para medirla).

La datación por radiocarbono transformó la arqueología porque permitió determinar la edad real de los materiales yendo más allá de lo posible mediante el estudio de los estratos de restos. Los hallazgos que logró así la arqueología fueron trascendentales. En *El alba de la civilización: la revolución del radiocarbono (C14) y la Europa prehistórica*, Colin Renfrew expuso que la datación por radiocarbono evidenciaba una prehistoria humana que se remontaba mucho más atrás en el tiempo de lo que se creía hasta entonces, y

describió que la revolución del radiocarbono tumbó la creencia de que todas las grandes innovaciones de la prehistoria europea se importaron desde Oriente Próximo.<sup>2</sup> Aunque la agricultura y la escritura sí tuvieron allí su origen, las innovaciones en cuanto a metalurgia y a construcciones colosales, como el levantamiento de megalitos como los de Stonehenge, no llegaron del antiguo Egipto ni de Grecia. Estos descubrimientos y muchos otros relacionados con la edad real de restos antiguos suscitaron un reconocimiento nuevo de las culturas indígenas en todas partes.

La incorporación de la datación por radiocarbono en todos los ámbitos de la arqueología se manifiesta en los más de cien laboratorios que ofrecen datación por radiocarbono a los arqueólogos y, también, en el hecho de que una de las competencias esenciales que aprenden los arqueólogos serios en la universidad es la de interpretar la datación por radiocarbono de forma crítica. La datación por radiocarbono ha cambiado incluso la vara para medir el tiempo que se usa en arqueología. Los chinos de la antigüedad lo medían contando los años transcurridos desde la llegada de los emperadores al trono; los romanos lo medían desde la fundación mítica de su ciudad, y los judíos, desde la fecha de la creación del mundo según la Biblia. Casi todo el mundo habla hoy de los años transcurridos antes y después de la supuesta fecha de nacimiento de Jesús. En arqueología el tiempo se mide ahora de acuerdo con la cantidad de años para la desintegración del carbono Antes del Presente (BP), fijado en 1950, el año aproximado en que Willard Libby descubrió la datación por radiocarbono.

La revolución del radiocarbono transformó la disciplina de la arqueología en otra que en la década de 1960 dejó de ser una mera rama de las humanidades para desarrollar sólidas raíces científicas, y que ahora requería un estándar elevado de pruebas para respaldar hipótesis.<sup>3</sup> En el periodo siguiente los especialistas en arqueología adoptaron muchas otras técnicas científicas, incluidas la flotación para identificar restos de plantas antiguas y el estudio de proporciones de isótopos atómicos distintos al carbono para determinar los tipos de alimentos que ingerían personas y animales, y si se movieron por el entorno a lo largo de su existencia. El rico espectro de nuevas herramientas científicas a disposición de esta disciplina permitió analizar los yacimientos arqueológicos de maneras inaccesibles a generaciones

previas de especialistas, y llegar a conclusiones más fiables.

Es tentador contemplar el ADN antiguo como una más de las nuevas técnicas científicas aparecidas después de la revolución por radiocarbono, pero eso sería subestimarla. Antes del estudio del ADN antiguo los arqueólogos tenían algunas pistas sobre los movimientos poblacionales basadas en los cambios morfológicos de los esqueletos antiguos y en la clase de artefactos que construía la gente, pero esos datos son difíciles de interpretar. En cambio, la secuenciación del genoma completo de individuos antiguos permite ahora conocer con un detalle exquisito la relación entre todo el mundo.

Una tecnología revolucionaria se mide por el ritmo al que revela sorpresas y, en este sentido, el ADN antiguo es más revolucionario que ninguna otra técnica científica previa para estudiar el pasado, incluida la datación por radiocarbono. Encontramos una analogía más atinada en la invención del microscopio óptico en el siglo XVII, el cual permitió ver un universo de microbios y células que nadie había llegado siquiera a imaginar. Cuando un instrumento nuevo abre las puertas a la contemplación de un mundo que no se había explorado con anterioridad, todo lo que muestra es nuevo y todo constituye una sorpresa. Esto es lo que está ocurriendo ahora con el ADN antiguo; está aportando respuestas definitivas a cuestiones sobre si los cambios en el registro arqueológico reflejan movimientos de personas o comunicación cultural. Una y otra vez está desvelando hallazgos que casi nadie esperaba.

### **Un atlas de la humanidad basado en el ADN antiguo**

De momento la revolución del ADN antiguo está siendo muy eurocéntrica. De las 551 muestras publicadas con datos del genoma completo de ADN antiguo hasta finales de 2017, casi el 90 % procede de Eurasia occidental. El foco en Eurasia occidental refleja que fue en Europa donde se desarrolló la mayoría de la tecnología necesaria para el análisis de ADN antiguo, y que es en Europa donde los arqueólogos han estado estudiando su propia casa y reuniendo restos desde hace más tiempo. Pero la revolución del ADN antiguo se va extendiendo y ya ha brindado varios descubrimientos



asombrosos sobre la historia humana fuera de Eurasia occidental, sobre todo en relación con pueblos de América<sup>4</sup> y de las islas remotas del Pacífico.<sup>5</sup> Como los avances técnicos<sup>6</sup> han permitido ahora extraer ADN antiguo de zonas cálidas y hasta tropicales, no tengo ninguna duda de que en la próxima década el ADN antiguo de Asia central, Asia meridional, Asia oriental y África deparará sorpresas igual de inesperadas. El resultado de estos esfuerzos será un atlas de la humanidad basado en el análisis de ADN antiguo obtenido con profusión de distintas épocas y lugares. Este atlas será un recurso que en mi opinión rivalizará con los primeros mapas de todo el orbe terrestre realizados entre los siglos XV y XIX en cuanto a su contribución al conocimiento humano. El atlas no responderá todos los interrogantes sobre la historia de las poblaciones, pero proporcionará una base, una referencia a la que siempre regresaremos al estudiar nuevos yacimientos arqueológicos.

Hay muchos motivos para esperar un torrente de grandes descubrimientos a partir del ADN antiguo en los próximos años a medida que se trace ese atlas. Una de las fronteras determinantes apenas tocadas por el ADN antiguo es el periodo que va desde 4.000 años atrás hasta el presente. La inmensa mayoría de las muestras analizadas hasta ahora han sido más antiguas, pero, por supuesto, a partir de los registros escritos y de las huellas arqueológicas sabemos que los tiempos más recientes (el periodo del desarrollo de la escritura y las sociedades e imperios con una estratificación compleja) han sido extraordinariamente movidos. El corpus de datos de ADN antiguo incluso en Eurasia occidental es como el viaducto de una autopista que aún está en construcción y que se interrumpe en el aire, puesto que no conecta las poblaciones del pasado con las actuales. El empleo del ADN para conocer lo que ocurrió durante este periodo sin duda se sumará a lo que ya sabemos a partir de otras disciplinas.

Para construir el puente de los últimos 4.000 años que permita enlazar el pasado con el presente no basta con reunir datos de ADN antiguo de periodos recientes. Los métodos estadísticos que han funcionado tan bien para estudiar los periodos previos fracasan a la hora de examinar datos de tiempos más recientes. En particular, los métodos basados en los test de cuatro poblaciones deben su poder a la medición de las proporciones de ancestros procedentes de poblaciones muy diferenciadas (las ascendencias

muy diferentes actúan como marcadores que permiten rastrear sus proporciones cambiantes). Sin embargo, en Europa, donde se ha logrado la mayoría de los avances en la revolución del ADN hasta la fecha, sabemos que 4.000 años atrás muchas poblaciones ya tenían una composición ancestral muy similar a la de las poblaciones actuales.<sup>7</sup> Por ejemplo, sabemos que los antiguos britanos de Gran Bretaña, que surgieron a partir de 4.500 años atrás con gente que enterraba a sus muertos con vasos campaniformes de boca ancha, portaban una mezcla de ascendencias muy similar a la de los britanos actuales.<sup>8</sup> Sin embargo, sería un error concluir de ello que la gente británica actual descende sin ninguna mezcla del «pueblo del vaso campaniforme». De hecho, la población britana se ha transformado a través de múltiples oleadas migratorias subsiguientes de pueblos continentales con una genética similar a la de los pueblos asociados con los enterramientos con vasos campaniformes. Se necesitan métodos nuevos, más sensibles, para determinar cuánta ascendencia británica procede de oleadas posteriores.

Para afrontar este reto, los expertos en genética estadística están desarrollando nuevos tipos de métodos que permitan rastrear mezclas y migraciones, incluso de poblaciones muy similares en cuanto a composición ancestral remota. El secreto consiste en centrarse en la historia común *antigua*. Cuando se analiza a la vez un número lo bastante amplio de muestras se pueden hallar segmentos del genoma donde pares de individuos compartan ancestros cercanos más o menos a lo largo de las últimas cuarenta generaciones, y si nos centramos en esos segmentos del genoma podemos conocer qué ocurrió en la historia humana a lo largo de ese periodo temporal (unos 1.000 años).<sup>9</sup> Con la pequeña cantidad de muestras con las que han contado los estudios de ADN antiguo hasta ahora, estos métodos no han resultado de especial utilidad puesto que solo un par extraordinario de individuos que mantengan un parentesco lo bastante cercano compartirá segmentos largos idénticos de ADN. Pero a medida que aumente el número de individuos de los que dispongamos de ADN antiguo, la cantidad de pares que se puedan analizar para detectar parentescos aumentará de acuerdo con el cuadrado del número de muestras. Al ritmo al que se están generando ahora datos de ADN antiguo, es razonable esperar que en unos pocos años un solo laboratorio como el mío esté produciendo datos del genoma

completo de miles de individuos antiguos al año. Esto permitirá ofrecer una crónica detallada sobre cómo han cambiado las poblaciones humanas a lo largo de los últimos milenios.

El potencial de este procedimiento ya se puede ver en el estudio de 2015 titulado «The People of the British Isles», que reunió muestras de más de 2.000 individuos actuales de Reino Unido cuyos cuatro abuelos nacieron a menos de 80 kilómetros de distancia entre sí.<sup>10</sup> El estudio descubrió mediante mediciones convencionales que la población británica era muy homogénea. Por ejemplo, la medición británica clásica de la diferenciación genética entre dos poblaciones es unas cien veces más pequeña que la misma medición de diferenciación poblacional que compara europeos con asiáticos orientales. Sin embargo, a pesar de la homogeneidad, los autores lograron clasificar la población británica en 17 grupos bien definidos mediante la localización de cúmulos en los que todos los pares de individuos tienen altos índices de ascendencia genética común reciente. Al plasmar las ubicaciones geográficas en un mapa, observaron una estructura genética extraordinaria que se ha mantenido a pesar de que la gente se ha movido continuamente de un lugar a otro por el campo británico a lo largo del último milenio, un proceso que cabría esperar que homogeneizara la población. Las líneas divisorias de los cúmulos señalan la frontera entre los condados sudoccidentales de Devon y Cornualles; las islas Orkney situadas frente a las costas septentrionales de Escocia; un cúmulo muy poco diferenciado que cruza el mar de Irlanda y que refleja la migración de protestantes escoceses a Irlanda del Norte en los últimos siglos y, dentro de Irlanda del Norte, dos cúmulos singulares y apenas mezclados que sin duda se corresponden con las poblaciones protestante y católica, divididos por la religión y por cientos de años de hostilidad bajo el dominio británico. El éxito de este análisis, realizado tan solo con gente actual, infunde esperanzas para ampliar la aplicación de este procedimiento a muestras más antiguas. En mi laboratorio ya hemos generado datos del genoma completo de más de 300 britanos antiguos; mediante su cotejo con análisis de britanos actuales, incluidos los del estudio «The People of the British Isles», esperamos poder conectar los puntos entre el pasado y el presente en esta pequeña parte del mundo.

Los estudios de ADN antiguo con gran cantidad de muestras también

ofrecen la oportunidad de calcular el tamaño de la población humana en distintos momentos del pasado, un tema sobre el que apenas existe información fiable para el periodo anterior a la invención de la escritura, pero que es relevante para entender no solo la historia y evolución humanas, sino también su economía y la ecología. Dentro de una población de muchos cientos de millones de individuos (como los chinos han), es de esperar que un par de personas escogidas al azar compartan pocos o ningún segmento de ADN durante las últimas 40 generaciones, porque descienden de ancestros diferentes casi por completo en ese periodo. En cambio, en una población pequeña (como los pueblos indígenas de la isla Pequeño Andamán, que tiene un censo de menos de cien personas), todos los pares de individuos mantendrán un parentesco cercano y revelarán signos de tal parentesco a través de muchos segmentos comunes de ADN. La medición de cómo es la gente emparentada se ha utilizado para desvelar, correctamente, que el tamaño de la población de Inglaterra en los últimos siglos ha ascendido de media a muchos millones.<sup>11</sup> En un trabajo que está en curso, Pier Palamara y yo hemos revelado que el mismo procedimiento se puede usar para mostrar que los primeros agricultores de Anatolia de unos 8.000 años atrás formaron parte de poblaciones mucho mayores que los cazadores-recolectores de Suecia meridional contemporáneos suyos, tal como era de esperar, puesto que la agricultura es capaz de mantener mayor densidad de población. No tengo ninguna duda de que la aplicación de este método al ADN antiguo brindará mucha información sobre cómo fue cambiando el tamaño de las poblaciones con el paso del tiempo.

### **La esperanza de conocer la biología humana con ADN antiguo**

En principio, el ADN antiguo tiene la misma capacidad para revelar cómo ha cambiado con el tiempo la biología humana que para esclarecer migraciones y mezclas humanas. Y, sin embargo, aunque el poder del ADN antiguo para revelar transformaciones poblacionales ha tenido un éxito arrollador, hasta ahora ha arrojado una información escasa sobre biología humana. Un motivo crucial es que para rastrear los cambios biológicos que ha experimentado el ser humano con el tiempo es importante poder estudiar cómo cambia la

frecuencia de las mutaciones. Pero esto requiere cientos de muestras y, hasta la fecha, los conjuntos de muestras de ADN antiguo han sido de un tamaño bastante reducido, formados por un puñado de muestras de cada contexto cultural. ¿Qué ocurrirá cuando tengamos datos del genoma completo de un millar de agricultores europeos que vivieran poco después de la transición a la agricultura? El cotejo de resultados de un rastreo de selección natural reciente en esos individuos con los resultados de un rastreo equivalente en europeos actuales, debería revelar si el ritmo y la naturaleza de la adaptación humana han cambiado entre los tiempos previos a la agricultura y el tiempo transcurrido desde la transición a la agricultura. Hasta es posible que logremos determinar si la selección natural se ha frenado en el último siglo debido a los avances médicos que permiten la supervivencia de individuos con enfermedades genéticas, y que generen familias que a su vez vivan y procreen. Como ejemplos de esas afecciones médicas tenemos los problemas de vista, que ahora se pueden corregir por completo con gafas, o de infertilidad, que se pueden corregir mediante intervención médica, o deficiencias cognitivas, que ahora se pueden controlar mediante medicación y psicoterapia. Es posible que este cambio en la selección natural esté conduciendo a una acumulación de mutaciones que contribuyan a modificar esos rasgos en la población.<sup>12</sup>

La capacidad del ADN antiguo para rastrear el ritmo al que han cambiado las frecuencias de mutaciones biológicas importantes es crucial no solo porque ofrece la oportunidad de seguir la evolución de rasgos específicos, sino también porque brinda una herramienta inexistente hasta ahora para entender los principios fundamentales que rigen el funcionamiento de la selección natural. Un interrogante central en biología evolutiva humana es si la evolución humana suele actuar con grandes cambios en la frecuencia de mutaciones en una cantidad más bien reducida de posiciones del genoma, como en el caso de la pigmentación, o si lo hace con pequeños cambios de frecuencia en una cantidad muy amplia de mutaciones, como en el caso de la estatura.<sup>13</sup> Es importante comprender la importancia relativa de cada tipo de adaptación, pero el esclarecimiento de esta cuestión es más complejo cuando la única herramienta disponible es el análisis de gente que ha vivido dentro de una ventana temporal única. El ADN antiguo vence este obstáculo, el

problema temporal de solo ser capaces de estudiar el presente.

La investigación del ADN antiguo también desvela evolución patógena. Cuando se muelen restos humanos a veces se encuentra ADN de microorganismos que estaban en el flujo sanguíneo del individuo en el momento de su fallecimiento, de modo que fueron la causa probable de la muerte. Este procedimiento ha demostrado que la bacteria *Yersinia pestis* fue la causante de la peste negra de los siglos XVI a XVIII de nuestra era,<sup>14</sup> de la plaga de Justiniano que azotó el Imperio romano entre los siglos VI y VIII de nuestra era,<sup>15</sup> y de una epidemia responsable de al menos del 7 % de las muertes de los esqueletos hallados en enterramientos de toda la estepa eurasiática a partir de unos 5.000 años atrás.<sup>16</sup> Los estudios de patógenos antiguos han revelado asimismo la historia y los orígenes de la lepra de la antigüedad,<sup>17</sup> de la tuberculosis,<sup>18</sup> y en plantas, de la hambruna irlandesa de la patata.<sup>19</sup> Los estudios de ADN antiguo están obteniendo ahora con regularidad material procedente de microbios que viven en nuestro interior, incluidos los de la placa dental y las heces, lo que está aportando información sobre los alimentos que consumían nuestros ancestros.<sup>20</sup> Solo estamos empezando a extraer el mineral de esta nueva veta de información.

### **La conquista del salvaje Oeste de la revolución del ADN antiguo**

La velocidad a la que avanza la revolución del ADN antiguo es escalofriante. La tecnología está evolucionando tan deprisa que muchos artículos que se están publicando ahora mismo han usado métodos que estarán obsoletos dentro de unos años. Los especialistas en ADN antiguo se multiplican (por ejemplo, en mi propio laboratorio acaban de graduarse tres personas que han fundado sus propios laboratorios de ADN antiguo). Se tiende mucho a la especialización. Los iniciadores de la revolución del ADN antiguo dedicaron gran parte de su tiempo a viajar por el mundo hasta lugares remotos para hablar con arqueólogos y autoridades locales y traerse restos únicos que después analizaban en sus laboratorios de biología molecular. Para esta manera de hacer ciencia es crucial viajar a sitios exóticos y caer en una fiebre del oro en busca de huesos decisivos. Algunos especialistas de la segunda generación que estudió el ADN antiguo adoptaron ese modelo. Pero otros,

entre los que me incluyo, viajan mucho menos para dedicar la mayoría de su tiempo a desarrollar conocimientos sobre técnicas de laboratorio o análisis estadísticos mejorados, y obtienen sus muestras de estudio a través de colaboraciones cada vez más igualadas con arqueólogos y antropólogos.

Los laboratorios de ADN antiguo también se volverán más especializados. En la actualidad, quienes trabajamos con ADN antiguo tenemos el privilegio de investigar poblaciones de todas las partes del mundo y de épocas muy diversas. Somos como Robert Hooke cuando usó su microscopio para describir una variedad extraordinaria de objetos diminutos en su obra *Micrographia*, o como exploradores de finales del siglo XVIII surcando los mares para llegar a todos los rincones del orbe. Pero en el mejor de los casos, tenemos un conocimiento superficial del trasfondo histórico, arqueológico y lingüístico de cualquiera de los temas en los que trabajamos y, a medida que aumente la información, será necesario un conocimiento más profundo de cada región y de los interrogantes específicos asociados con cada una de ellas para seguir avanzando. Espero que a lo largo de las dos próximas décadas contraten a especialistas en ADN antiguo en todos los departamentos serios de antropología y arqueología, incluso de historia y biología. Los profesionales que ocupen esos puestos estarán especializados en el estudio de zonas específicas, por ejemplo, el sudeste asiático o el nordeste de China, y sus investigaciones no tendrán que viajar de China a América, Europa y África, como ocurre con la mía en la actualidad.

El ADN antiguo también exige especialización y hasta profesionalización para montar laboratorios de servicios, análogos a los laboratorios de servicios que existen para la datación por radiocarbono. Los laboratorios de servicios de ADN antiguo analizarán muestras, extraerán datos del genoma completo y ofrecerán informes fáciles de interpretar, de manera análoga a los que proporcionan en la actualidad las empresas comerciales que estudian la genealogía personal. Los informes revelarán relaciones entre especies, sexos y familias, y la relación que existe entre los individuos estudiados con aquellos de los que ya se tenían datos. Los investigadores que cedan las muestras recibirán una copia electrónica de los datos para que puedan usarla como deseen. Todo el proceso no debería costar más del doble de lo que cuesta la datación por radiocarbono.

Proliferarán los laboratorios de servicios, pero los especialistas que analicen los datos para estudiar la historia de las poblaciones nunca quedarán reemplazados del todo. Los arqueólogos interesados en estudiar poblaciones antiguas utilizando el ADN siempre se verán obligados a colaborar con expertos en genómica si quieren usar esta tecnología para resolver cualquier cuestión delicada. Con el tiempo, la obtención de información sobre sexo, especies, parentesco y ascendencias atípicas a partir del ADN antiguo se convertirá en una rutina. Pero es poco probable que informes estandarizados de este tipo lleguen a esclarecer adecuadamente interrogantes científicos más profundos que se pueden resolver con datos de ADN antiguo (como la manera en que se mezclaron y migraron poblaciones, o cómo actuó la selección natural a lo largo del tiempo).

El futuro que me atrae para los laboratorios de ADN antiguo se basa en un modelo surgido en los laboratorios de datación por radiocarbono. Por ejemplo, la Unidad de Acelerador de Radiocarbono de Oxford cobra una tarifa por procesar gran cantidad de muestras, y utiliza esa fuente de ingresos para financiar una factoría que produce datos rutinarios y genera datos más económicos, eficientes y de mayor calidad de lo que sería posible si esos científicos se limitaran a resolver sus propias indagaciones. Pero esos científicos se apoyan entonces en la potencia de la factoría de datación por radiocarbono que han construido para realizar ciencia de vanguardia, como el estudio dirigido por Thomas Higham que resolvió el misterio de la desaparición de los neandertales de los yacimientos europeos al revelar que desaparecieron de todas partes en cuestión de unos pocos milenios de contacto con humanos modernos.<sup>21</sup> Este es también el modelo que aprendí cuando fui científico posdoctoral en el Instituto de Tecnología de Massachusetts, en uno de la media docena de centros dedicados a la secuenciación que se encargaron de aportar la fuerza bruta para el Proyecto del Genoma Humano, financiado por contratos de gran producción de datos con los Institutos Nacionales de Salud estadounidenses. El director de aquel centro y supervisor de mi actividad, Eric Lander, también aprovechó la circunstancia de que podía dedicar el potencial de su centro de secuenciación a resolver cuestiones científicas que lo intrigaban a él. Este es también mi modelo: construir una factoría y después utilizarla para responder grandes



interrogantes sobre el pasado.

### **Por respeto a los huesos antiguos**

La primera vez que viajé a Jerusalén tenía siete años de edad y lo hice en compañía de mi madre, mi hermano mayor y mi hermana pequeña. Aquel verano y el siguiente nos quedamos en un apartamento que poseía mi abuelo en un barrio pobre y ultraortodoxo, repleto de hombres con largos caftanes de color negro y mujeres con modestos vestidos de capas y tocadas con velo. Los niños acudían a las escuelas religiosas desde la mañana hasta la noche, pero las tardes del viernes, antes del sabbat, salían antes y solían participar en manifestaciones políticas. Durante las protestas a veces incendiaban contenedores y tiraban piedras a la policía. Recuerdo ver a los niños correr con trapos liados en la cabeza y los ojos irritados por los gases lacrimógenos que les lanzaban los agentes.

Algunas de aquellas protestas se debían a las excavaciones en la Ciudad de David, un yacimiento diseminado por la colina que se despliega al sur del Monte del Templo y que ocupa buena parte del espacio que se convirtió en la capital de Judea a partir de unos 3.000 años atrás. Los manifestantes se quejaban de que las excavaciones perturbarían tumbas judías antiguas, una posibilidad permanente siempre que se excava en Israel. Para aquella gente, el levantamiento de tumbas, ya fuera por accidente o con finalidades científicas, era una profanación.

¿Qué pensarían aquellos manifestantes de lo que se hace ahora en mi laboratorio, donde cada mes se trituran huesos de cientos de personas antiguas? Tal vez no les importaran mucho las muestras procedentes de fuera de Israel, pero creo que se trata de una cuestión más general, y me veo reflexionando cada vez más sobre la apertura de tumbas y la toma de muestras de los restos de cualquier humano antiguo. Es probable que mucha de la gente de la que tenemos muestras de huesos no deseara que sus restos se usaran de este modo.

Un argumento que han esgrimido algunos especialistas en ADN antiguo y arqueólogos es que la mayoría de los esqueletos que estudiamos proceden de culturas tan alejadas en el tiempo que no mantienen ningún vínculo

rastrear con pueblos de hoy. Esta es la norma que figura en el Acta de Protección y Repatriación de Tumbas de Nativos Americanos (NAGPRA) de EE. UU., la cual establece que los restos deben ser devueltos a las tribus de nativos americanos cuando haya indicios de que mantienen una conexión cultural o biológica con pueblos actuales. Sin embargo, esta norma se está incumpliendo ahora, tal como se vio con el ejemplo del esqueleto de unos 8.500 años de antigüedad del hombre de Kennewick y el esqueleto de unos 10.600 años de antigüedad de la cueva Spirit, que se devolvieron a las tribus a pesar de no mantener ninguna relación cultural o genética clara con grupos específicos actuales.<sup>22</sup> A medida que estudiamos esqueletos cada vez más próximos en el tiempo, es importante plantearse las implicaciones de las reivindicaciones modernas sobre muestras antiguas. Los restos antiguos pertenecieron a gente real cuya integridad física tal vez deberíamos violar únicamente si hay buenas razones para ello.

En 2016 decidí pedir consejo a un rabino, en este caso el hermano de mi madre. Él es judío ortodoxo, lo que significa que sigue las complejas reglas especificadas en la tradición oral judía. Yo tenía la esperanza de que estuviera abierto a mi pregunta, ya que también ha sido un defensor de la máxima adaptación del judaísmo ortodoxo al mundo moderno, al tiempo que respetaba las restricciones de sus reglas fijas, un movimiento inclusivo que se ha denominado «ortodoxia abierta» (hace muy poco organizó un seminario religioso para formar a mujeres como rabinas ortodoxas, un papel del que las mujeres habían estado excluidas hasta entonces en esa comunidad). Le comenté que en mi laboratorio molemos huesos de personas antiguas, muchas de las cuales quizá no habrían querido que sus restos se tocaran, y que tenía la impresión de no haber reflexionado lo suficiente sobre ello. Está claro que aquello lo preocupó, y me pidió que le diera tiempo para pensar. Algo después regresó con la consideración que emite un rabino para asesorar a los demás cuando no existe un precedente en decisiones o valoraciones previas de otros rabinos. Dijo que todas las tumbas humanas son sagradas, pero que hay circunstancias atenuantes que tornan permisible el levantamiento de una tumba siempre que haya oportunidad de fomentar el conocimiento, de romper barreras entre personas.

El estudio de la variación humana no siempre se ha usado para el bien. En

la Alemania nazi, alguien con experiencia en la interpretación de datos genéticos se habría dedicado a clasificar a la gente de acuerdo con sus antepasados, de haber sido posible con la ciencia de los años 1930. Pero en nuestros días los descubrimientos logrados a partir del ADN antiguo dejan poco margen al racismo o a la tergiversación nacionalista. En esta disciplina, la búsqueda de la verdad en sí misma ha servido de una manera abrumadora para tumbar estereotipos, minar prejuicios y poner de manifiesto conexiones entre pueblos que antes se ignoraban. Soy optimista en cuanto a que la tendencia de mi trabajo y el de mis colegas es promover el entendimiento, y agradezco la oportunidad que tenemos de hacer todo lo posible con la gente, antigua y moderna, que hemos tenido el privilegio de estudiar. Creo que tenemos la obligación de contribuir a que el ADN antiguo se convierta en una disciplina útil no solo para genetistas sino también para arqueólogos y el público general, por su potencial extraordinario para averiguar quiénes somos.

## Notas sobre las ilustraciones

Fuentes de los mapas. Todos los mapas se han elaborado con datos de Natural Earth (<http://www.natural-earth-data.com/>).

Figura 1. Los contornos del mapa (a) se basan en la Fig. 2A de L. L. Cavalli-Sforza, P. Menozzi y A. Piazza, «Demic Expansions and Human Evolution», *Science* 259 (1993): 639-46. Los contornos del mapa (b) se basan en la interpolación de los números que aparecen en la Fig. 3 de W. Haak *et al.*, «Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe», *Nature* 522 (2015): 207-11. La interpolación se efectuó usando el programa POPSutilities.R de F. Jay *et al.*, «Forecasting Changes in Population Genetic Structure of Alpine Plants in Response to Global Warming», *Molecular Ecology* (2012): 2354-68 y las configuraciones de parámetros recomendadas en O. Francois, «Running Structure-like Population Genetic Analyses with R», junio de 2016, <http://membres-timc.imag.fr/Olivier.Francois/tutoRstructure.pdf>.

Figura 2. La gráfica muestra los 3.748 individuos únicos que figuraban en la base de datos interna del laboratorio del autor el 19 de noviembre de 2017 desglosados de acuerdo con los años en que estuvieron disponibles.

Figura 4. El cálculo del número de ancestros genealógicos que han aportado ADN a una persona actual se basa en resultados de simulaciones compartidos con el autor por Graham Coop. Las simulaciones se realizaron tal como se describe en G. Coop, «How Many Genetic Ancestors Do I Have», *gcbias* blog, 11 de noviembre de 2013, <https://gcbias.org/2013/11/11/how-does-your-number-of-genetic-ancestors-grow-back-over-time/>.

Figura 5. El número de mutaciones dentro de un segmento dado que difiere entre el genoma que una persona recibe de su padre y el que recibe de su

madre se puede usar para calcular cuánto tiempo ha transcurrido desde el ancestro común para esa posición del genoma. La gráfica (2), basada en los análisis expuestos en S. Mallick *et al.*, «The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations», *Nature* 538 (2016): 201-6, ilustra el tiempo que se estima que ha transcurrido desde el ancestro común más reciente promediado entre 250 pares de genomas no africanos (línea continua) y 44 pares de genomas del África subsahariana, medido en posiciones del ADN con el mismo espaciamiento. La gráfica (3) muestra el tiempo máximo estimado en cada posición del genoma a partir de 299 pares de genomas y se basa en análisis del mismo estudio.

Figura 6. El alcance aproximado de los neandertales se ha adaptado a partir de la figura 1 de J. Krause *et al.*, «Neanderthals in Central Asia and Siberia», *Nature* 449 (2007): 902-4.

Figura 7. El recuento de las mutaciones compartidas se basa en la comparación entre franceses, san y neandertales que figura en la tabla S48 de los Materiales complementarios *online* (Supplementary Online Materials) de R. E. Green *et al.*, «A Draft Sequence of the Neandertal Genome», *Science* 328 (2010): 710-22.

Figura 8. La ilustración se basa en los datos de la figura 2 de Q. Fu *et al.*, «An Early Modern Human from Romania with a Recent Neanderthal Ancestor», *Nature* 524 (2015): 216-19.

Figura 9. Esta ilustración reproduce los datos mostrados en la figura 2 de Q. Fu *et al.*, «The Genetic History of Ice Age Europe», *Nature* 534 (2016): 200-5.

Figura 10. Los datos de los diagramas de sectores proceden de las columnas AJ y AK de la tabla complementaria 2 de S. Mallick *et al.*, «The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations», *Nature* 538 (2016): 201-6. Cada población se representa mediante un promedio de individuos de esa población. La proporción de ascendencia arcaica se expresa como una fracción del máximo observado en cualquier población en el conjunto de los datos. Las cifras inferiores a 0,03 se han redondeado a 0, y las cifras superiores a 0,97 se han redondeado a 1. Aquí se

representa un subconjunto de 47 poblaciones con la finalidad de mostrar la distribución geográfica sin que se produzca demasiada aglomeración visual.

Figura 13. Esta ilustración representa las migraciones dentro de Europa descritas en Q. Fu *et al.*, «The Genetic History of Ice Age Europe», *Nature* 534 (2016): 200-5. La extensión de la capa de hielo se ha trazado tomando como base una figura colgada en Internet de «Extent of Ice Sheets in Europe», Map. *Encyclopaedia Britannica Online*, <https://www.britannica.com/place/Scandinavian-Ice-Sheet?oasmId=54573>.

Figura 14. El gráfico (a) es una reelaboración basada en datos ampliados de la figura 4 de W. Haak *et al.*, «Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe», *Nature* 522 (2015): 207-11. El gráfico (b) y el recuadro interior que contiene se han adaptado con permiso a partir de las figuras 1 y 2 de D. W. Anthony y D. Ringe, «The Indo-European Homeland from Linguistic and Archaeological Perspectives», *Annual Review of Linguistics* 1 (2015): 199-219.

Figura 15. Los diagramas de puntos de los tres recuadros se basan en el análisis de componentes principales mostrado en la figura 1b de I. Lazaridis *et al.*, «Genetic Origins of the Minoans and Mycenaeans», *Nature* 548 (2017): 214-8. Los ejes *x* e *y* se han rotado para alinear las posiciones genéticas y geográficas.

Figura 16. Los diagramas de sectores se basan en 180 individuos de la cultura del vaso campaniforme de los que existen suficientes datos de ADN antiguo como para realizar estimaciones bastante precisas sobre su ascendencia esteparia. Los individuos se han agrupado por países dentro de la Europa actual. Los datos proceden de una versión revisada de I. Olalde *et al.*, «The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe», *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135962.

Figura 17. En el gráfico (a) se han retocado las fronteras de la familia de lenguas de Asia meridional tomando como base una gráfica que aparece en la obra *A Historical Atlas of South Asia*, edición de Joseph E. Schwartzberg (Oxford: Oxford University Press, 1992). El diagrama de puntos del gráfico (b) se basa en el análisis de componentes principales de la figura 3 del

artículo de D. Reich *et al.*, «Reconstructing Indian Population History», *Nature* 461 (2009): 489-94. Los ejes *x* e *y* se han rotado para conseguir la alineación aproximada de las ubicaciones genéticas y geográficas.

Figura 18. Los contornos geográficos y las fechas estimadas de la difusión del cultivo del trigo y la cebada se han trazado de acuerdo con un boceto cedido amablemente por Dorian Fuller. Los contornos de la mitad occidental del mapa se rigen por la figura 2 de F. Silva y M. Vander Linden en el artículo «Amplitude of Travelling Front as Inferred From 14C Predicts Levels of Genetic Admixture Among European Early Farmers», *Scientific Reports* 7 (2017): 11985.

Figura 19. La placa de hielo de América del Norte y las ubicaciones en la línea de costa proceden de las figuras de las páginas 380-83 de A. S. Dyke, «An Outline of North American Deglaciation with Emphasis on Central and Northern Canada», *Quaternary Glaciations-Extent and Chronology, Part II: North America*, ed. Jürgen Ehlers y Philip L. Gibbard (Ámsterdam: Elsevier, 2004), 373-422. Las ubicaciones de la placa de hielo eurasiática proceden de la figura 4 de H. Patton *et al.*, «Deglaciation of the Eurasian Ice Sheet Complex», *Quaternary Science Reviews* 169 (2017): 148-72. La ubicación del hielo y de la línea de costa de América del Sur procede de la figura 5.1 de D. J. Meltzer, «The Origins, Antiquity and Dispersal of the First Americans», en *The Human Past*, 4ª edición, ed. Chris Scarre (Londres: Thames and Hudson, proyectada para comienzos del año 2018), 149-71. La antigua línea de costa de Siberia se ha interpolado.

Figura 20. Esta ilustración combina información de la figura 2 de D. Reich *et al.*, «Reconstructing Native American Population History», *Nature* 488 (2012): 370-74 y de la figura 5 de P. Flegontov *et al.*, «Paleo-Eskimo Genetic Legacy Across North America», *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101.203018.

Figura 21. Esta ilustración reproduce los datos de la figura 1 de P. Skoglund *et al.*, «Genetic Evidence for Two Founding Populations of the Americas», *Nature* 525 (2015): 104-8.

Figura 23. Las posibles rutas migratorias de los primeros hablantes de lenguas tai-kadai, austroasiáticas y austronesias se han trazado tomando como base la

figura 2 de J. Diamond y P. Bellwood, «Farmers and Their Languages: The First Expansions», *Science* 300 (2003): 597-603.

Figura 24. La línea de costa antigua del panel (1) se asemeja a la del mapa que aparece en A. Cooper y C. Stringer, «Did the Denisovans Cross Wallace's Line?» *Science* 342 (2013): 321-23.

Figura 25. Esta ilustración se basa en la figura 3D de P. Skoglund *et al.*, «Reconstructing Prehistoric African Population Structure», *Cell* 171 (2017): 59-71.

Figura 26. Las familias de lenguas africanas tienen aproximadamente las fronteras que aparecen en la figura 3 de M. C. Campbell, J. B. Hirbo, J. P. Townsend y S. A. Tishkoff, «The Peopling of the African Continent and the Diaspora into the New World», *Current Opinion in Genetics and Development* 29 (2014): 120-32. Las posibles rutas migratorias asociadas a la expansión bantú son similares a las que constan en Campbell *et al.*, «The Peopling of the African Continent», pero también incorporan información de Scott MacEachern y datos descubiertos por estudios genéticos subsiguientes, que apuntan a que una expansión al norte de la selva tropical tal vez no aportara demasiada ascendencia a los hablantes actuales de bantú en el este de África (G. B. Busby *et al.*, «Admixture into and Within Sub-Saharan Africa», *eLife* 5 (2016): e15266 y E. Patin *et al.*, «Dispersals and Genetic Adaptation of Bantu-Speaking Populations in Africa and North America», *Science* 356 (2017): 543-46).

Figura 27. Esta ilustración combina datos de las figuras 2B y 2C de P. Skoglund *et al.*, «Reconstructing Prehistoric African Population Structure», *Cell* 171 (2017): 59-71.

Figura 28. Adaptación con permiso de la figura 2 de M. Karmin *et al.*, «A Recent Bottleneck of Y Chromosome Diversity Coincides with a Global Change in Culture», *Genome Research* 25 (2015): 459-66.



## Introducción

1. Luigi Luca Cavalli-Sforza, Paolo Menozzi y Alberto Piazza, *The History and Geography of Human Genes* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994).
2. Luigi Luca Cavalli-Sforza y Francesco Cavalli-Sforza, *The Great Human Diasporas: The History of Diversity and Evolution* (Reading, MA: Addison-Wesley, 1995).
3. N. A. Rosenberg *et al.*, «Genetic Structure of Human Populations», *Science* 298 (2002): 2381-85.
4. P. Menozzi, A. Piazza y L. L. Cavalli-Sforza, «Synthetic Maps of Human Gene Frequencies in Europeans», *Science* 201 (1978): 786-92; L. L. Cavalli-Sforza, P. Menozzi y A. Piazza, «Demic Expansions and Human Evolution», *Science* 259 (1993): 639-46.
5. Albert J. Ammerman y Luigi Luca Cavalli-Sforza, *The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1984).
6. J. Novembre y M. Stephens, «Interpreting Principal Component Analyses of Spatial Population Genetic Variation», *Nature Genetics* 40 (2008): 646-49.
7. O. François *et al.*, «Principal Component Analysis Under Population Genetic Models of Range Expansion and Admixture», *Molecular Biology and Evolution* 27 (2010): 1257-68.
8. A. Keller *et al.*, «New Insights into the Tyrolean Iceman's Origin and Phenotype as Inferred by Whole-Genome Sequencing», *Nature Communications* 3 (2012): 698; P. Skoglund *et al.*, «Origins and Genetic Legacy of Neolithic Farmers and Hunter-Gatherers in Europe», *Science* 336 (2012): 466-69; I. Lazaridis *et al.*, «Ancient Human Genomes Suggest Three Ancestral Populations for Present-Day Europeans», *Nature* 513 (2014): 409-13.
9. J. K. Pickrell y D. Reich, «Toward a New History and Geography of Human Genes Informed by Ancient DNA», *Trends in Genetics* 30 (2014): 377-89.
10. R. E. Green *et al.*, «A Draft Sequence of the Neandertal Genome», *Science* 328 (2010): 710-22.
11. D. Reich *et al.*, «Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia», *Nature* 468 (2010): 1053-60.
12. M. Rasmussen *et al.*, «Ancient Human Genome Sequence of an Extinct Palaeo-Eskimo», *Nature* 463 (2010): 757-62.
13. W. Haak *et al.*, «Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe», *Nature* 522 (2015): 207-11.
14. M. E. Allentoft *et al.*, «Population Genomics of Bronze Age Eurasia», *Nature* 522 (2015): 167-72.
15. I. Mathieson *et al.*, «Genome-Wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians», *Nature* 528 (2015): 499-503.
16. Q. Fu *et al.*, «DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 2223-27.
17. H. Shang *et al.*, «An Early Modern Human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 104 (2007): 6573-78.

18. Haak *et al.*, «Massive Migration».
19. I. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East», *Nature* 536 (2016): 419-24.
20. P. Skoglund *et al.*, «Genomic Insights into the Peopling of the Southwest Pacific», *Nature* 538 (2016): 510-13.
21. Lazaridis *et al.*, «Ancient Human Genomes».
22. Pickrell y Reich, «Toward a New History».

## 1 Cómo explica el genoma quiénes somos

1. J. D. Watson y F. H. Crick, «Molecular Structure of Nucleic Acids; a Structure for Deoxyribose Nucleic Acid», *Nature* 171 (1953): 737-38.
2. R. L. Cann, M. Stoneking y A. C. Wilson, «Mitochondrial DNA and Human Evolution», *Nature* 325 (1987): 31-36.
3. Cann *et al.* «Mitochondrial DNA and Human Evolution».
4. Q. Fu *et al.*, «A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes», *Current Biology* 23 (2013): 553-59.
5. D. E. Lieberman, B. M. McBratney y G. Krovitz, «The Evolution and Development of Cranial Form in *Homo sapiens*», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 99 (2002):1134-39.
6. Richter *et al.*, «The Age of the Hominin Fossils from Jebel Irhoud, Morocco y the Origins of the Middle Stone Age», *Nature* 546 (2017): 293-96.
7. H. S. Groucutt *et al.*, «Rethinking the Dispersal of *Homo sapiens* Out of Africa», *Evolutionary Anthropology* 24 (2015): 149-64.
8. C.-J. Kind *et al.*, «The Smile of the Lion Man: Recent Excavations in Stadel Cave (Baden-Württemberg, South-Western Germany) and the Restoration of the Famous Upper Palaeolithic Figurine», *Quartär* 61 (2014): 129-45.
9. T. Higham *et al.*, «The Timing and Spatiotemporal Patterning of Neanderthal Disappearance», *Nature* 512 (2014): 306-9.
10. Richard G. Klein y Blake Edgar, *The Dawn of Human Culture* (Nueva York: Wiley, 2002).
11. J. Doebley, «Mapping the Genes That Made Maize», *Trends in Genetics* 8 (1992): 302-7.
12. S. McBrearty y A. S. Brooks, «The Revolution That Wasn't: A New Interpretation of the Origin of Modern Human Behavior», *Journal of Human Evolution* 39 (2000): 453-563.
13. C. S. L. Lai *et al.*, «A Forkhead-Domain Gene Is Mutated in a Severe Speech and Language Disorder», *Nature* 413 (2001): 519-23.
14. W. Enard *et al.*, «Molecular Evolution of *FOXP2*, a Gene Involved in Speech and Language», *Nature* 418 (2002): 869-72.
15. W. Enard *et al.*, «A Humanized Version of *FOXP2* Affects Cortico-Basal Ganglia Circuits in Mice», *Cell* 137 (2009): 961-71.
16. J. Krause *et al.*, «The Derived *FOXP2* Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals», *Current Biology* 17 (2007): 1908-12.
17. T. Maricic *et al.*, «A Recent Evolutionary Change Affects a Regulatory Element in the Human *FOXP2* Gene», *Molecular Biology and Evolution* 30 (2013): 844-52.
18. S. Pääbo, «The Human Condition—a Molecular Approach», *Cell* 157 (2014): 216-26.
19. R. E. Green *et al.*, «A Draft Sequence of the Neandertal Genome», *Science* 328 (2010): 710-22; K. Prüfer *et al.*, «The Complete Genome Sequence of a Neandertal from the Altai Mountains», *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature 1288.
20. R. Lewin, «The Unmasking of Mitochondrial Eve», *Science* 238 (1987): 24-26.

20. A. Kong *et al.*, «A High-Resolution Recombination Map of the Human Genome», *Nature Genetics* 31 (2002): 241-47.
21. «Descent of Elizabeth II from William I», Familypedia, [http://familypedia.wikia.com/wiki/Descent\\_of\\_Elizabeth\\_II\\_from\\_William\\_I#Shorter\\_line\\_of\\_desce](http://familypedia.wikia.com/wiki/Descent_of_Elizabeth_II_from_William_I#Shorter_line_of_desce)
22. S. Mallick *et al.*, «The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations», *Nature* 538 (2016): 201-6.
23. Green *et al.*, «Draft Sequence».
24. H. Li y R. Durbin, «Inference of Human Population History from Individual Whole-Genome Sequences», *Nature* 475 (2011): 493-96.
25. *Ibid.*
26. S. Schiffels y R. Durbin, «Inferring Human Population Size and Separation History from Multiple Genome Sequences», *Nature Genetics* 46 (2014): 919-25.
27. Mallick *et al.*, «Simons Genome Diversity Project».
28. I. Gronau *et al.*, «Bayesian Inference of Ancient Human Demography from Individual Genome Sequences», *Nature Genetics* 43 (2011): 1031-34.
29. Mallick *et al.*, «Simons Genome Diversity Project».
30. P. C. Sabeti *et al.*, «Detecting Recent Positive Selection in the Human Genome from Haplotype Structure», *Nature* 419 (2002): 832-37; B. F. Voight, S. Kudaravalli, X. Wen y J. K. Pritchard, «A Map of Recent Positive Selection in the Human Genome», *PLoS Biology* 4 (2006): e72.
31. K. M. Teshima, G. Coop y M. Przeworski, «How Reliable Are Empirical Genomic Scans for Selective Sweeps?», *Genome Research* 16 (2006): 702-12.
32. R. D. Hernandez *et al.*, «Classic Selective Sweeps Were Rare in Recent Human Evolution», *Science* 331 (2011): 920-24.
33. S. A. Tishkoff *et al.*, «Convergent Adaptation of Human Lactase Persistence in Africa and Europe», *Nature Genetics* 38 (2006): 31-40.
34. M. C. Turchin *et al.*, «Evidence of Widespread Selection on Standing Variation in Europe at Height-Associated SNPs», *Nature Genetics* 44 (2012): 1015-19.
35. I. Mathieson *et al.*, «Genome-Wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians», *Nature* 528 (2015): 499-503.
36. Y. Field *et al.*, «Detection of Human Adaptation During the Past 2000 Years», *Science* 354 (2016): 760-64.
37. D. Welter *et al.*, «The NHGRI GWAS Catalog, a Curated Resource of SNP- Trait Associations», *Nucleic Acids Research* 42 (2014): D1001-6.
38. D. B. Goldstein, «Common Genetic Variation and Human Traits», *New England Journal of Medicine* 360 (2009): 1696-98.
39. A. Okbay *et al.*, «Genome-Wide Association Study Identifies 74 Loci Associated with Educational Attainment», *Nature* 533 (2016): 539-42; M. T. Lo *et al.*, «Genome-Wide Analyses for Personality Traits Identify Six Genomic Loci and Show Correlations with Psychiatric Disorders», *Nature Genetics* 49 (2017): 152- 56; G. Davies *et al.*, «Genome-Wide Association Study of Cognitive Functions and Educational Attainment in UK Biobank (N=112 151)», *Molecular Psychiatry* 21 (2016): 758-67.

## 2 Encuentros con neandertales

1. Charles Darwin, *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (Londres: John Murray, 1871). Versión en castellano: *El origen del hombre*, trad. de Joandomènech Ros; Barcelona: Crítica, 2009.
2. Erik Trinkaus, *The Shanidar Neanderthals* (Nueva York: Academic Press, 1983).
3. D. Radovčić, A. O. Sršen, J. Radovčić y D. W. Frayer, «Evidence for Neandertal Jewelry: Modified

- White-Tailed Eagle Claws at Krapina», *PLoS One* 10 (2015): e0119802.
4. J. Jaubert *et al.*, «Early Neanderthal Constructions Deep in Bruniquel Cave in Southwestern France», *Nature* 534 (2016): 111-14.
  5. W. L. Straus y A. J. E. Cave, «Pathology and the Posture of Neanderthal Man», *Quarterly Review of Biology* 32 (1957): 348-63.
  6. William Golding, *The Inheritors* (Londres: Faber and Faber, 1955). Versión en castellano: *Los herederos*, trad. de Luis Echávarri; Barcelona: Minotauro, 1993.
  7. Jean M. Auel, *The Clan of the Cave Bear* (Nueva York: Crown, 1980). Versión en castellano: *El clan del oso cavernario*; trad. Leonor Tejada Conde-Pelayo; Barcelona: Océano Expres: Maeva, 2012.
  8. T. Higham *et al.*, «The Timing and Spatiotemporal Patterning of Neanderthal Disappearance», *Nature* 512 (2014): 306-9.
  9. T. Higham *et al.*, «Chronology of the Grotte du Renne (France) and Implications for the Context of Ornaments and Human Remains Within the Châtel-perronian», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 107 (2010): 20234-39; O. Bar-Yosef y J.-G. Bordes, «Who Were the Makers of the Châtel-perronian Culture?», *Journal of Human Evolution* 59 (2010): 586-93.
  10. R. Grün *et al.*, «U-series and ESR Analyses of Bones and Teeth Relating to the Human Burials from Skhul», *Journal of Human Evolution* 49 (2005): 316-34.
  11. H. Valladas *et al.*, «Thermo-Luminescence Dates for the Neanderthal Burial Site at Kebara in Israel», *Nature* 330 (1987): 159-60.
  12. E. Trinkaus *et al.*, «An Early Modern Human from the Peștera cu Oase, Romania», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 100 (2003): 11231-36.
  13. M. Krings *et al.*, «Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans», *Cell* 90 (1997): 19-30.
  14. C. Posth *et al.*, «Deeply Divergent Archaic Mitochondrial Genome Provides Lower Time Boundary for African Gene Flow into Neanderthals», *Nature Communications* 8 (2017): 16046.
  15. Krings *et al.*, «Neandertal DNA Sequences».
  16. M. Currat y L. Excoffier, «Modern Humans Did Not Admix with Neanderthals During Their Range Expansion into Europe», *PLoS Biology* 2 (2004): e421; D. Serre *et al.*, «No Evidence of Neandertal mtDNA Contribution to Early Modern Humans», *PLoS Biology* 2 (2004): e57; M. Nordborg, «On the Probability of Neandertal Ancestry», *American Journal of Human Genetics* 63 (1998): 1237-40.
  17. R. E. Green *et al.*, «Analysis of One Million Base Pairs of Neandertal DNA», *Nature* 444 (2006): 330-36.
  18. J. D. Wall y S. K. Kim, «Inconsistencies in Neandertal Genomic DNA Sequences», *PLoS Genetics* 3 (2007): 1862-66.
  19. Krings *et al.*, «Neandertal DNA Sequences».
  20. S. Sankararaman *et al.*, «The Date of Interbreeding Between Neandertals and Modern Humans», *PLoS Genetics* 8 (2012): e1002947.
  21. P. Moorjani *et al.*, «A Genetic Method for Dating Ancient Genomes Provides a Direct Estimate of Human Generation Interval in the Last 45,000 Years», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 5652-7.
  22. G. Coop, «Thoughts On: The Date of Interbreeding Between Neandertals and Modern Humans», *Haldane's Sieve*, 18 de septiembre de 2012, <https://haldanessieve.org/2012/09/18/thoughts-on-neandertal-article/>.
  23. K. Prüfer *et al.*, «The Complete Genome Sequence of a Neandertal from the Altai Mountains», *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature 12886.
  24. *Ibid.*
  25. *Ibid.*; M. Meyer *et al.*, «A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual»,

- Science* 338 (2012): 222-26; J. D. Wall *et al.*, «Higher Levels of Neanderthal Ancestry in East Asians Than in Europeans», *Genetics* 194 (2013): 199-209.
26. Q. Fu *et al.*, «The Genetic History of Ice Age Europe», *Nature* 534 (2016): 200-5.
  27. I. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East», *Nature* 536 (2016): 419-24.
  28. Trinkaus *et al.*, «An Early Modern Human».
  29. Q. Fu *et al.*, «An Early Modern Human from Romania with a Recent Neanderthal Ancestor», *Nature* 524 (2015): 216-19.
  30. N. Teyssandier, F. Bon y J.-G. Bordes, «Within Projectile Range: Some Thoughts on the Appearance of the Aurignacian in Europe», *Journal of Anthropological Research* 66 (2010): 209-29; P. Mellars, «Archeology and the Dispersal of Modern Humans in Europe: Deconstructing the “Aurignacian”», *Evolutionary Anthropology* 15 (2006): 167-82.
  31. M. Currat y L. Excoffier, «Strong Reproductive Isolation Between Humans and Neanderthals Inferred from Observed Patterns of Introgression», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 108 (2011): 15129-34.
  32. S. Sankararaman *et al.*, «The Genomic Landscape of Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans», *Nature* 507 (2014): 354-57; B. Vernot y J. M. Akey, «Resurrecting Surviving Neanderthal Lineages from Modern Human Genomes», *Science* 343 (2014): 1017-21.
  33. N. Patterson *et al.*, «Genetic Evidence for Complex Speciation of Humans and Chimpanzees», *Nature* 441 (2006): 1103-8.
  34. *Ibíd*; R. Burgess y Z. Yang, «Estimation of Hominoid Ancestral Population Sizes Under Bayesian Coalescent Models Incorporating Mutation Rate Variation and Sequencing Errors», *Molecular Biology and Evolution* 25 (2008): 1975-94.
  35. J. A. Coyne y H. A. Orr, «Two Rules of Speciation», en *Speciation and Its Consequences*, ed. Daniel Otte y John A. Endler (Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1989), 180-207.
  36. P. K. Tucker *et al.*, «Abrupt Cline for Sex-Chromosomes in a Hybrid Zone Between Two Species of Mice», *Evolution* 46 (1992): 1146-63.
  37. H. Li y R. Durbin, «Inference of Human Population History from Individual Whole-Genome Sequences», *Nature* 475 (2011): 493-96.
  38. T. Mailund *et al.*, «A New Isolation with Migration Model Along Complete Genomes Infers Very Different Divergence Processes Among Closely Related Great Ape Species», *PLoS Genetics* 8 (2012): e1003125.
  39. J. Y. Dutheil *et al.*, «Strong Selective Sweeps on the X Chromosome in the Human-Chimpanzee Ancestor Explain Its Low Divergence», *PLoS Genetics* 11 (2015): e1005451.
  40. Sankararaman *et al.*, «Genomic Landscape»; B. Jégou *et al.*, «Meiotic Genes Are Enriched in Regions of Reduced Archaic Ancestry», *Molecular Biology and Evolution* 34 (2017): 1974-80.
  41. Q. Fu *et al.*, «Ice Age Europe».
  42. I. Juric, S. Aeschbacher y G. Coop, «The Strength of Selection Against Neanderthal Introgression», *PLoS Genetics* 12 (2016): e1006340; K. Harris y R. Nielsen, «The Genetic Cost of Neanderthal Introgression», *Genetics* 203 (2016): 881-91.
  43. G. Bhatia *et al.*, «Genome-Wide Scan of 29,141 African Americans Finds No Evidence of Directional Selection Since Admixture», *American Journal of Human Genetics* 95 (2014): 437-44.
  44. Johann G. Fichte, *Grundlage der gesamten Wissenschaftslehre* (Jena, Germany: Gabler, 1794).

### 3 El ADN antiguo abre las compuertas

1. J. Krause *et al.*, «Neanderthals in Central Asia and Siberia», *Nature* 449 (2007): 902-4.

2. J. Krause *et al.*, «The Complete Mitochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia», *Nature* 464 (2010): 894-97.
3. C. Posth *et al.*, «Deeply Divergent Archaic Mitochondrial Genome Provides Lower Time Boundary for African Gene Flow into Neanderthals», *Nature Communications* 8 (2017): 16046.
4. Krause *et al.*, «Unknown Hominin».
5. D. Reich *et al.*, «Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia», *Nature* 468 (2010): 1053-60.
6. K. Prüfer *et al.*, «The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains», *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature 12886.
7. Jerry A. Coyne y H. Allen Orr, *Speciation* (Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2004).
8. S. Sankararaman, S. Mallick, N. Patterson y D. Reich, «The Combined Landscape of Denisovan and Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans», *Current Biology* 26 (2016): 1241-47.
9. P. Moorjani *et al.*, «A Genetic Method for Dating Ancient Genomes Provides a Direct Estimate of Human Generation Interval in the Last 45,000 Years», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 5652-7.
10. Sankararaman *et al.*, «Combined Landscape».
11. D. Reich *et al.*, «Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersals into Southeast Asia and Oceania», *American Journal of Human Genetics* 89 (2011): 516-28.
12. Q. Fu *et al.*, «DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 2223-27; M. Yang *et al.*, «40,000-Year-Old Individual from Asia Provides Insight into Early Population Structure in Eurasia», *Current Biology* 27 (2017): 3202-8.
13. Prüfer *et al.*, «Complete Genome».
14. C. B. Stringer e I. Barnes, «Deciphering the Denisovans», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 112 (2015): 15542-43.
15. G. A. Wagner *et al.*, «Radiometric Dating of the Type-Site for *Homo Heidelbergensis* at Mauer, Germany», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 107 (2010): 19726-30.
16. C. Stringer, «The Status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908)», *Evolutionary Anthropology* 21 (2012): 101-7.
17. A. Brumm *et al.*, «Age and Context of the Oldest Known Hominin Fossils from Flores», *Nature* 534 (2016): 249-53.
18. Reich *et al.*, «Denisova Admixture».
19. Prüfer *et al.*, «Complete Genome».
20. Ibíd.; Sankararaman *et al.*, «Combined Landscape».
21. E. Huerta-Sánchez *et al.*, «Altitude Adaptation in Tibetans Caused by Introgression of Denisovan-like DNA», *Nature* 512 (2014): 194-97.
22. F. H. Chen *et al.*, «Agriculture Facilitated Permanent Human Occupation of the Tibetan Plateau After 3600 B.P.», *Science* 347 (2015): 248-50.
23. S. Sankararaman *et al.*, «The Genomic Landscape of Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans», *Nature* 507 (2014): 354-57; B. Vernot y J. M. Akey, «Resurrecting Surviving Neandertal Lineages from Modern Human Genomes», *Science* 343 (2014): 1017-21.
24. Prüfer *et al.*, «Complete Genome».
25. G. P. Rightmire, «*Homo erectus* and Middle Pleistocene Hominins: Brain Size, Skull Form, and Species Recognition», *Journal of Human Evolution* 65 (2013): 223-52.
26. M. Martín-Torres *et al.*, «Dental Evidence on the Hominin Dispersals During the Pleistocene», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 104 (2007): 13279-82; M. Martín-Torres, R. Dennell y J. M. B. de Castro, «The Denisova Hominin Need Not Be an Out of Africa Story»,

- Journal of Human Evolution* 60 (2011): 251-55; J. M. B. de Castro y M. Martín-Torres, «A New Model for the Evolution of the Human Pleistocene Populations of Europe», *Quaternary International* 295 (2013): 102-12.
27. De Castro y Martín-Torres, «A New Model» .
28. J. L. Arsuaga *et al.*, «Neandertal Roots: Cranial and Chronological Evidence from Sima de los Huesos», *Science* 344 (2014): 1358-63; M. Meyer *et al.*, «A Mitochondrial Genome Sequence of a Hominin from Sima de los Huesos», *Nature* 505 (2014): 403-6.
29. M. Meyer *et al.*, «Nuclear DNA Sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos Hominins», *Nature* 531 (2016): 504-7.
30. Meyer *et al.*, «A Mitochondrial Genome»; Meyer *et al.*, «Nuclear DNA Sequences».
31. Krause *et al.*, «Unknown Hominin»; Reich *et al.*, «Genetic History».
32. Posth *et al.*, «Deeply Divergent Archaic».
33. *Ibíd.*
34. Prüfer *et al.*, «Complete Genome».
35. S. McBrearty y A. S. Brooks, «The Revolution That Wasn't: A New Interpretation of the Origin of Modern Human Behavior», *Journal of Human Evolution* 39 (2000): 453-563.
36. M. Kuhlwilm *et al.*, «Ancient Gene Flow from Early Modern Humans into Eastern Neanderthals», *Nature* 530 (2016): 429-33.

#### 4 Fantasmas de la humanidad

1. Charles R. Darwin, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (Londres: John Murray, 1859). Versión en castellano: *El origen de las especies por medio de la selección natural*, trad. de Antonio de Zulueta; Madrid: Alianza, 2009.
2. C. Becquet *et al.*, «Genetic Structure of Chimpanzee Populations», *PLoS Genetics* 3 (2007): e66.
3. R. E. Green *et al.*, «A Draft Sequence of the Neandertal Genome», *Science* 328 (2010): 710-22.
4. N. J. Patterson *et al.*, «Ancient Admixture in Human History», *Genetics* 192 (2012): 1065-93.
5. Ernst Mayr, *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist* (Nueva York: Columbia University Press, 1942).
6. J. K. Pickrell y D. Reich, «Toward a New History and Geography of Human Genes Informed by Ancient DNA», *Trends in Genetics* 30 (2014): 377-89.
7. A. R. Templeton, «Biological Races in Humans», *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Science* 44 (2013): 262-71.
8. M. Raghavan *et al.*, «Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans», *Nature* 505 (2014): 87-91.
9. I. Lazaridis *et al.*, «Ancient Human Genomes Suggest Three Ancestral Populations for Present-Day Europeans», *Nature* 513 (2014): 409-13.
10. I. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East», *Nature* 536 (2016): 419-24.
11. *Ibíd.*
12. F. Broushaki *et al.*, «Early Neolithic Genomes from the Eastern Fertile Crescent», *Science* 353 (2016): 499-503; E. R. Jones *et al.*, «Upper Palaeolithic Genomes Reveal Deep Roots of Modern Eurasians», *Nature Communications* 6 (2015): 8912.
13. B. M. Henn *et al.*, «Genomic Ancestry of North Africans Supports Back-to-Africa Migrations», *PLoS Genetics* 8 (2012): e1002397.
14. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights».
15. O. Bar-Yosef, «Pleistocene Connections Between Africa and Southwest Asia: An Archaeological

- Perspective», *African Archaeological Review* 5 (1987): 29-38.
16. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights».
  17. Lazaridis *et al.*, «Ancient Human Genomes».
  18. Q. Fu *et al.*, «The Genetic History of Ice Age Europe», *Nature* 534 (2016): 200-5.
  19. Q. Fu *et al.*, «Genome Sequence of a 45,000-Year-Old Modern Human from Western Siberia», *Nature* 514 (2014): 445-49.
  20. Q. Fu *et al.*, «An Early Modern Human from Romania with a Recent Neanderthal Ancestor», *Nature* 524 (2015): 216-19.
  21. F. G. Fedele, B. Giaccio y I. Hajdas, «Timescales and Cultural Process at 40,000 BP in the Light of the Campanian Ignimbrite Eruption, Western Eurasia», *Journal of Human Evolution* 55 (2008): 834-57; A. Costa *et al.*, «Quantifying Volcanic Ash Dispersal and Impact of the Campanian Ignimbrite Super-Eruption», *Geophysical Research Letters* 39 (2012): L10310.
  22. Fedele *et al.*, «Timescales and Cultural Process».
  23. A. Seguin-Orlando *et al.*, «Genomic Structure in Europeans Dating Back at Least 36,200 Years», *Science* 346 (2014): 1113-18.
  24. Fu *et al.*, «Ice Age Europe».
  25. Andreas Maier, *The Central European Magdalenian: Regional Diversity and Internal Variability* (Dordrecht, Países Bajos: Springer, 2015).
  26. Fu *et al.*, «Ice Age Europe».
  27. N. A. Rosenberg *et al.*, «Clines, Clusters, and the Effect of Study Design on the Inference of Human Population Structure», *PLoS Genetics* 1 (2005): e70; G. Coop *et al.*, «The Role of Geography in Human Adaptation», *PLoS Genetics* 5 (2009): e1000500.
  28. Q. Fu *et al.*, «DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 2223-27.
  29. Fu *et al.*, «Recent Neanderthal Ancestor»; W. Haak *et al.*, «Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe», *Nature* 522 (2015): 207-11.
  30. R. Pinhasi *et al.*, «Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone», *PLoS One* 10 (2015): e0129102.
  31. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights».
  32. *Ibíd.*; Broushaki *et al.*, «Early Neolithic Genomes».
  33. I. Olalde *et al.*, «Derived Immune and Ancestral Pigmentation Alleles in a 7,000-Year-Old Mesolithic European», *Nature* 507 (2014): 225-28.
  34. I. Mathieson *et al.*, «Genome-Wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians», *Nature* 528 (2015): 499-503.
  35. I. Mathieson *et al.*, «The Genomic History of Southeastern Europe», *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135616.
  36. Haak *et al.*, «Massive Migration»; M. E. Allentoft *et al.*, «Population Genomics of Bronze Age Eurasia», *Nature* 522 (2015): 167-72.
  37. Templeton, «Biological Races».

## 5 La forja de la Europa moderna

1. B. Bramanti *et al.*, «Genetic Discontinuity Between Local Hunter-Gatherers and Central Europe's First Farmers», *Science* 326 (2009): 137-40.
2. A. Keller *et al.*, «New Insights into the Tyrolean Iceman's Origin and Phenotype as Inferred by Whole-Genome Sequencing», *Nature Communications* 3 (2012): 698.
3. W. Muller *et al.*, «Origin and Migration of the Alpine Iceman», *Science* 302 (2003): 862-66.



4. P. Skoglund *et al.*, «Origins and Genetic Legacy of Neolithic Farmers and Hunter-Gatherers in Europe», *Science* 336 (2012): 466-69.
5. Albert J. Ammerman y Luigi Luca Cavalli-Sforza, *The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1984).
6. N. J. Patterson *et al.*, «Ancient Admixture in Human History», *Genetics* 192 (2012): 1065-93.
7. M. Raghavan *et al.*, «Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans», *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature12736.
8. I. Lazaridis *et al.*, «Ancient Human Genomes Suggest Three Ancestral Populations for Present-Day Europeans», *Nature* 513 (2014): 409-13.
9. C. Gamba *et al.*, «Genome Flux and Stasis in a Five Millennium Transect of European Prehistory», *Nature Communications* 5 (2014): 5257; M. E. Allentoft *et al.*, «Population Genomics of Bronze Age Eurasia», *Nature* 522 (2015): 167-72; W. Haak *et al.*, «Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe», *Nature* 522 (2015): 207-11; I. Mathieson *et al.*, «Genome-Wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians», *Nature* 528 (2015): 499-503.
10. Luigi Luca Cavalli-Sforza, Paolo Menozzi y Alberto Piazza, *The History and Geography of Human Genes* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994).
11. Haak *et al.*, «Massive Migration»; Mathieson *et al.*, «Genome-Wide Patterns».
12. Q. Fu *et al.*, «The Genetic History of Ice Age Europe», *Nature* 534 (2016): 200-5.
13. I. Mathieson, «The Genomic History of Southeastern Europe», *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135616.
14. K. Douka *et al.*, «Dating Knossos and the Arrival of the Earliest Neolithic in the Southern Aegean», *Antiquity* 91 (2017): 304-21.
15. Haak *et al.*, «Massive Migration»; M. Lipson *et al.*, «Parallel Palaeogenomic Transects Reveal Complex Genetic History of Early European Farmers», *Nature* 551 (2017): 368-72.
16. Colin Renfrew, *Before Civilization: The Radiocarbon Revolution and Prehistoric Europe* (Londres: Jonathan Cape, 1973). Versión en castellano: *El alba de la civilización: la revolución del radiocarbono (C14) y la Europa prehistórica*, trad. de José María Gómez Tabanera; Madrid: Istmo, cop. 1986.
17. Marija Gimbutas, *The Prehistory of Eastern Europe, Part I: Mesolithic, Neolithic and Copper Age Cultures in Russia and the Baltic Area* (American School of Prehistoric Research, Harvard University, Bulletin No. 20) (Cambridge, MA: Peabody Museum, 1956).
18. David W. Anthony, *The Horse, the Wheel, and Language: How Bronze-Age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2007).
19. *Ibíd.*
20. *Ibíd.*
21. Haak *et al.*, «Massive Migration».
22. *Ibíd.*; I. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East», *Nature* 536 (2016): 419-24.
23. M. Ivanova, «Kaukasus Und Orient: Die Entstehung des 'Maikop-Phänomens' im 4. Jahrtausend v. Chr.», *Praehistorische Zeitschrift* 87 (2012): 1-28.
24. Haak *et al.*, «Massive Migration»; Allentoft *et al.*, «Bronze Age Eurasia».
25. *Ibíd.*
26. G. Kossinna, «Die Deutsche Ostmark: Ein Heimatboden der Germanen», *Berlin* (1919).
27. B. Arnold, «The Past as Propaganda: Totalitarian Archaeology in Nazi Germany», *Antiquity* 64 (1990): 464-78.
28. H. Härke, «The Debate on Migration and Identity in Europe», *Antiquity* 78 (2004): 453-56.
29. V. Heyd, «Kossinna's Smile», *Antiquity* 91 (2017): 348-59; M. Vander Linden, «Population History in Third-Millennium-BC Europe: Assessing the Contribution of Genetics», *World Archaeology* 48

- (2016): 714-28; N. N. Johannsen, G. Larson, D. J. Meltzer y M. Vander Linden, «A Composite Window into Human History», *Science* 356 (2017): 1118-20.
30. Vere Gordon Childe, *The Aryans: A Study of Indo-European Origins* (Londres y Nueva York: K. Paul, Trench, Trubner and Co. y Alfred A. Knopf, 1926).
  31. Härke, «Debate on Migration and Identity».
  32. Peter Bellwood, *First Migrants: Ancient Migration in Global Perspective* (Chichester, West Sussex, UK / Malden, MA: Wiley-Blackwell, 2013).
  33. Colin McEvedy y Richard Jones, *Atlas of World Population History* (Harmondsworth, Middlesex, UK: Penguin, 1978).
  34. K. Kristiansen, «The Bronze Age Expansion of Indo-European Languages: An Archaeological Model», in *Becoming European: The Transformation of Third Millennium Northern and Western Europe*, ed. Christopher Prescott y Hakon Glørstad (Oxford: Oxbow Books, 2011), 165-81.
  35. S. Rasmussen *et al.*, «Early Divergent Strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 Years Ago», *Cell* 163 (2015): 571-82.
  36. A. P. Fitzpatrick, *The Amesbury Archer and the Boscombe Bowmen: Bell Beaker Burials at Boscombe Down, Amesbury, Wiltshire* (Salisbury, UK: Wessex Archaeology Reports, 2011).
  37. I. Olalde *et al.*, «The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe», *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135962.
  38. L. M. Cassidy *et al.*, «Neolithic and Bronze Age Migration to Ireland and Establishment of the Insular Atlantic Genome», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 368-73.
  39. Colin Renfrew, *Archaeology and Language: The Puzzle of Indo-European Origins* (Cambridge: Cambridge University Press, 1997).
  40. *Ibíd.*
  41. P. Bellwood, «Human Migrations and the Histories of Major Language Families», in *The Global Prehistory of Human Migration* (Chichester, UK y Malden, MA: Wiley-Blackwell, 2013), 87-95.
  42. Renfrew, *Archaeology and Language*; Peter Bellwood, *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies* (Malden, MA: Blackwell, 2005).
  43. Haak *et al.*, «Massive Migration»; Allentoft *et al.*, «Bronze Age Eurasia».
  44. D. W. Anthony y D. Ringe, «The Indo-European Homeland from Linguistic and Archaeological Perspectives», *Annual Review of Linguistics* 1 (2015): 199-219.
  45. Léon Poliakov, *The Aryan Myth: A History of Racist and Nationalist Ideas in Europe* (Nueva York: Basic Books, 1974).

## 6 El choque que formó India

1. *The Rigveda*, traducción al inglés de Stephanie W. Jamison y Joel P. Brereton (Oxford: Oxford University Press, 2014), himnos 1.33, 1.53, 2.12, 3.30, 3.34, 4.16 y 4.28.
2. M. Witzel, «Early Indian History: Linguistic and Textual Parameters», in *The Indo-Aryans of Ancient South Asia: Language, Material Culture and Ethnicity*, ed. George Erdosy (Berlín: Walter de Gruyter, 1995), 85-125.
3. Rita P. Wright, *The Ancient Indus: Urbanism, Economy, and Society* (Cambridge: Cambridge University Press, 2010); Gregory L. Possehl, *The Indus Civilization: A Contemporary Perspective* (Lanham, MD: AltaMira Press, 2002).
4. *Ibíd.*
5. Asko Parpola, *Deciphering the Indus Script* (Cambridge: Cambridge University Press, 1994); S. Farmer, R. Sproat y M. Witzel, «The Collapse of the Indus-Script Thesis: The Myth of a Literate

- Harappan Civilization», *Electronic Journal of Vedic Studies* 11 (2004): 19-57.
6. Richard H. Meadow, ed., *Harappa Excavations 1986-1990: A Multidisciplinary Approach to Third Millennium Urbanism* (Madison, WI: Prehistory Press, 1991); A. Lawler, «Indus Collapse: The End or the Beginning of an Asian Culture?», *Science* 320 (2008): 1281-83.
  7. Jaan Puhvel, *Comparative Mythology* (Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1987).
  8. Wright, *The Ancient Indus*; Possehl, *The Indus Civilization*.
  9. Alfred Rosenberg, *The Myth of the Twentieth Century: An Evaluation of the Spiritual-Intellectual Confrontations of Our Age*, trad. al inglés de Vivian Bird (Torrance, CA: Noontide Press, 1982).
  10. Léon Poliakov, *The Aryan Myth: A History of Racist and Nationalist Ideas in Europe* (Nueva York: Basic Books, 1974).
  11. B. Arnold, «The Past as Propaganda: Totalitarian Archaeology in Nazi Germany», *Antiquity* 64 (1990): 464-78.
  12. Bryan Ward-Perkis, *The Fall of Rome and the End of Civilization* (Oxford: Oxford University Press, 2005). Versión en castellano: *La caída de Roma y el fin de la civilización*, trad. de David Hernández de la Fuente; Madrid: Espasa, 2007.
  13. Peter Bellwood, *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies* (Malden, MA: Blackwell, 2005).
  14. *Ibíd.*
  15. M. Witzel, «Substrate Languages in Old Indo-Aryan (Rgvedic, Middle and Late Vedic)», *Electronic Journal of Vedic Studies* 5 (1999): 1-67.
  16. K. Thangaraj *et al.*, «Reconstructing the Origin of Andaman Islanders», *Science* 308 (2005): 996; K. Thangaraj *et al.*, «*In situ* Origin of Deep Rooting Lineages of Mitochondrial Macrohaplogroup 'M' in India», *BMC Genomics* 7 (2006): 151.
  17. R. S. Wells *et al.*, «The Eurasian Heartland: A Continental Perspective on Y-chromosome Diversity», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 98 (2001): 10244-49; M. Bamshad *et al.*, «Genetic Evidence on the Origins of Indian Caste Populations», *Genome Research* 11 (2001): 994-1004; I. Thanseem *et al.*, «Genetic Affinities Among the Lower Castes and Tribal Groups of India: Inference from Y Chromosome and Mitochondrial DNA», *BMC Genetics* 7 (2006): 42.
  18. Thangaraj *et al.*, «Andaman Islanders».
  19. D. Reich *et al.*, «Reconstructing Indian Population History», *Nature* 461 (2009): 489-94.
  20. R. E. Green *et al.*, «A Draft Sequence of the Neandertal Genome», *Science* 328 (2010): 710-22.
  21. Thangaraj *et al.*, «Deep Rooting Lineages».
  22. Reich *et al.*, «Reconstructing Indian Population History»; P. Moorjani *et al.*, «Genetic Evidence for Recent Population Mixture in India», *American Journal of Human Genetics* 93 (2013): 422-38.
  23. *Ibíd.*
  24. Irawati Karve, *Hindu Society: An Interpretation* (Pune, India: Deccan College Post Graduate and Research Institute, 1961).
  25. P. A. Underhill *et al.*, «The Phylogenetic and Geographic Structure of Y-Chromosome Haplogroup R1a», *European Journal of Human Genetics* 23 (2015): 124-31.
  26. S. Perur, «The Origins of Indians: What Our Genes Are Telling Us», *Fountain Ink*, 3 de diciembre de 2013, <http://fountainink.in/?p=4669&all=1>.
  27. K. Bryc *et al.*, «The Genetic Ancestry of African Americans, Latinos, and European Americans Across the United States», *American Journal of Human Genetics* 96 (2015): 37-53.
  28. L. G. Carvajal-Carmona *et al.*, «Strong Amerind/White Sex Bias and a Possible Sephardic Contribution Among the Founders of a Population in Northwest Colombia», *American Journal of Human Genetics* 67 (2000): 1287-95; G. Bedoya *et al.*, «Admixture Dynamics in Hispanics: A Shift in the Nuclear Genetic Ancestry of a South American Population Isolate», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 103 (2006): 7234-39.

29. Moorjani *et al.*, «Recent Population Mixture».
30. *Ibíd.*
31. Romila Thapar, *Early India: From the Origins to AD 1300* (Berkeley: University of California Press, 2002); Karve, *Hindu Society*; Susan Bayly, *Caste, Society and Politics in India from the Eighteenth Century to the Modern Age* (Cambridge: Cambridge University Press, 1999); M. N. Srinivas, *Caste in Modern India and Other Essays* (Bombay: Asia Publishing House, 1962); Louis Dumont, *Homo Hierarchicus: The Caste System and Its Implications* (Chicago: University of Chicago Press, 1980).
32. Kumar Suresh Singh, *People of India: An Introduction* (People of India National Series) (Nueva Delhi: Oxford University Press, 2002); K. C. Malhotra y T. S. Vasulu, «Structure of Human Populations in India», en *Human Population Genetics: A Centennial Tribute to J. B. S. Haldane*, ed. Partha P. Majumder (Nueva York: Plenum Press, 1993), 207-34.
33. Karve, «Hindu Society».
34. *Ibíd.*
35. Nicholas B. Dirks, *Castes of Mind: Colonialism and the Making of Modern India* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001); N. Boivin, «Anthropological, Historical, Archaeological and Genetic Perspectives on the Origins of Caste in South Asia», en *The Evolution and History of Human Populations in South Asia*, ed. Michael D. Petraglia y Bridget Allchin (Dordrecht, Países Bajos: Springer, 2007), 341-62.
36. Reich *et al.*, «Reconstructing Indian Population History».
37. M. Arcos-Burgos y M. Muenke, «Genetics of Population Isolates», *Clinical Genetics* 61 (2002): 233-47.
38. N. Nakatsuka *et al.*, «The Promise of Discovering Population-Specific Disease-Associated Genes in South Asia», *Nature Genetics* 49 (2017): 1403-7.
39. Reich *et al.*, «Reconstructing Indian Population History».
40. I. Manoharan *et al.*, «Naturally Occurring Mutation Leu307Pro of Human Butyrylcholinesterase in the Vysya Community of India», *Pharmacogenetics and Genomics* 16 (2006): 461-68.
41. A. E. Raz, «Can Population-Based Carrier Screening Be Left to the Community?», *Journal of Genetic Counseling* 18 (2009): 114-18.
42. I. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East», *Nature* 536 (2016): 419-24; F. Broushaki *et al.*, «Early Neolithic Genomes from the Eastern Fertile Crescent», *Science* 353 (2016): 499-503.
43. *Ibíd.*
44. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights».
45. Resultados inéditos del laboratorio de David Reich.

## 7 En busca de los ancestros de los nativos americanos

1. Betty Mindlin, *Unwritten Stories of the Suruí Indians of Rondônia* (Austin: Institute of Latin American Studies; distribuido por University of Texas Press, 1995).
2. D. Reich *et al.*, «Reconstructing Native American Population History», *Nature* 488 (2012): 370-74.
3. P. Skoglund *et al.*, «Genetic Evidence for Two Founding Populations of the Americas», *Nature* 525 (2015): 104-8.
4. P. D. Heintzman *et al.*, «Bison Phylogeography Constrains Dispersal and Viability of the Ice Free Corridor in Western Canada», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 8057-63; M. W. Pedersen *et al.*, «Postglacial Viability and Colonization in North America's Ice-Free Corridor», *Nature* 537 (2016): 45-49.
5. José de Acosta, *Historia Natural y Moral de las Indias: En que se Tratan las Cosas Notables del Cielo y*

- Elementos, Metales, Plantas y Animales de Ellas; y los Ritos, Ceremonias, Leyes y Gobierno y Guerras de los Indios* (Sevilla: Juan de León, 1590).
6. David J. Meltzer, *First Peoples in a New World: Colonizing Ice Age America* (Berkeley: University of California Press, 2009).
  7. J. H. Greenberg, C. G. Turner II y S. L. Zegura, «The Settlement of the Americas: A Comparison of the Linguistic, Dental, and Genetic Evidence», *Current Anthropology* 27 (1986): 477-97.
  8. P. Forster, R. Harding, A. Torroni y H.-J. Bandelt, «Origin and Evolution of Native American mtDNA Variation: A Reappraisal», *American Journal of Human Genetics* 59 (1996): 935-45; E. Tamm *et al.*, «Beringian Standstill and Spread of Native American Founders», *PloS One* 2 (2017): e829.
  9. T. D. Dillehay *et al.*, «Monte Verde: Seaweed, Food, Medicine, and the Peopling of South America», *Science* 320 (2008): 784-86.
  10. D. L. Jenkins *et al.*, «Clovis Age Western Stemmed Projectile Points and Human Coprolites at the Paisley Caves», *Science* 337 (2012): 223-28.
  11. M. Rasmussen *et al.*, «The Genome of a Late Pleistocene Human from a Clovis Burial Site in Western Montana», *Nature* 506 (2014): 225-29.
  12. Povos Indígenas No Brasil, «Karitiana: Biopiracy and the Unauthorized Collection of Biomedical Samples», <https://pib.socioambiental.org/en/povo/karitiana/389>.
  13. N. A. Garrison y M. K. Cho, «Awareness and Acceptable Practices: IRB and Researcher Reflections on the Havasupai Lawsuit», *AJOB Primary Research* 4 (2013): 55-63; A. Harmon, «Indian Tribe Wins Fight to Limit Research of Its DNA», *New York Times*, 21 de abril de 2010.
  14. Ronald P. Maldonado, «Key Points for University Researchers When Considering a Research Project with the Navajo Nation», [http://nptao.arizona.edu/sites/nptao/files/navajonationkeyresearchrequirements\\_0.pdf](http://nptao.arizona.edu/sites/nptao/files/navajonationkeyresearchrequirements_0.pdf).
  15. Rebecca Skloot, *The Immortal Life of Henrietta Lacks* (Nueva York: Crown, 2010). Versión en castellano: *La vida inmortal de Henrietta Lacks*, trad. de M.<sup>a</sup> Jesús Asensio; Barcelona: Temas de Hoy, 2012.
  16. B. L. Shelton, «Consent and Consultation in Genetic Research on American Indians and Alaska Natives», [http://www.ipcb.org/publications/briefing\\_papers/files/consent.html](http://www.ipcb.org/publications/briefing_papers/files/consent.html).
  17. R. R. Sharp y M. W. Foster, «Involving Study Populations in the Review of Genetic Research», *Journal of Law, Medicine and Ethics* 28 (2000): 41-51; International HapMap Consortium, «The International HapMap Project», *Nature* 426 (2003): 789-96.
  18. T. Egan, «Tribe Stops Study of Bones That Challenge History», *New York Times*, 30 de septiembre de 1996; Douglas W. Owsley y Richard L. Jantz, *Kennewick Man: The Scientific Investigation of an Ancient American Skeleton* (College Station: Texas A&M University Press, 2014); D. J. Meltzer, «Kennewick Man: Coming to Closure», *Antiquity* 348 (2015): 1485-93.
  19. M. Rasmussen *et al.*, «The Ancestry and Affiliations of Kennewick Man», *Nature* 523 (2015): 455-58.
  20. *Ibíd.*
  21. J. Lindo *et al.*, «Ancient Individuals from the North American Northwest Coast Reveal 10,000 Years of Regional Genetic Continuity», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 114 (2017): 4093-98.
  22. Samuel J. Redman, *Bone Rooms: From Scientific Racism to Human Prehistory in Museums* (Cambridge, MA y Londres: Harvard University Press, 2016).
  23. M. Rasmussen *et al.*, «An Aboriginal Australian Genome Reveals Separate Human Dispersals into Asia», *Science* 334 (2011): 94-98.
  24. Rasmussen *et al.*, «Genome of a Late Pleistocene Human».
  25. Rasmussen *et al.*, «Ancestry and Affiliations of Kennewick Man».
  26. A. S. Malaspinas *et al.*, «A Genomic History of Aboriginal Australia», *Nature* 538 (2016): 207-14.

27. E. Callaway, «Ancient Genome Delivers ‘Spirit Cave Mummy’ to US tribe», *Nature* 540 (2016): 178-79.
28. *Ibíd.*
29. M. Livi-Bacci, «The Depopulation of Hispanic America After the Conquest», *Population and Development Review* 32 (2006): 199-232; Lewis H. Morgan, *Ancient Society; Or, Researches in the Lines of Human Progress from Savagery Through Barbarism to Civilization* (Chicago: Charles H. Kerr, 1909).
30. Reich *et al.*, «Reconstructing Native American Population History».
31. Lindo *et al.*, «Ancient Individuals».
32. Lyle Campbell y Marianne Mithun, *The Languages of Native America: Historical and Comparative Assessment* (Austin: University of Texas Press, 1979).
33. L. Campbell, «Comment on Greenberg, Turner and Zegura», *Current Anthropology* 27 (1986): 488.
34. Peter Bellwood, *First Migrants: Ancient Migration in Global Perspective* (Chichester, Sussex Occidental, Reino Unido / Malden, MA: Wiley-Blackwell, 2013).
35. Reich *et al.*, «Reconstructing Native American Population History».
36. W. A. Neves y M. Hubbe, «Cranial Morphology of Early Americans from Lagoa Santa, Brazil: Implications for the Settlement of the New World», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 102 (2005): 18309-14.
37. Rasmussen *et al.*, «Ancestry and Affiliations of Kennewick Man».
38. P. Skoglund *et al.*, «Genetic Evidence for Two Founding Populations of the Americas», *Nature* 525 (2015): 104-8.
39. Povos Indígenas No Brasil, «Surui Paiter: Introduction», <https://pib.socioambiental.org/en/povo/surui-paiter>; R. A. Butler, «Amazon Indians Use Google Earth, GPS to Protect Forest Home», *Mongabay: News and Inspiration from Nature’s Frontline*, 15 de noviembre de 2006, <https://news.mongabay.com/2006/11/amazon-indians-use-google-earth-gps-to-protect-forest-home/>.
40. «Karitiana: Biopiracy and the Unauthorized Collection».
41. Povos Indígenas No Brasil, «Xavante: Introduction», <https://pib.socioambiental.org/en/povo/xavante>.
42. M. Raghavan *et al.*, «Genomic Evidence for the Pleistocene and Recent Population History of Native Americans», *Science* 349 (2015): aab3884.
43. E. J. Vajda, «A Siberian Link with Na-Dene Languages», en *Anthropological Papers of the University of Alaska: New Series*, ed. James M. Kari y Ben Austin Potter, 5 (2010): 33-99.
44. Reich *et al.*, «Reconstructing Native American Population History».
45. M. Rasmussen *et al.*, «Ancient Human Genome Sequence of an Extinct PalaeoEskimo», *Nature* 463 (2010): 757-62.
46. M. Raghavan *et al.*, «The Genetic Prehistory of the New World Arctic», *Science* 345 (2014): 1255832.
47. P. Flegontov *et al.*, «Paleo-Eskimo Genetic Legacy Across North America», *bioRxiv* (2017): [doi.org/10.1101.203018](https://doi.org/10.1101.203018).
48. Flegontov *et al.*, «Paleo-Eskimo Genetic Legacy».
49. T. M. Friesen, «Pan-Arctic Population Movements: The Early Paleo-Inuit and Thule Inuit Migrations», en *The Oxford Handbook of the Prehistoric Arctic*, ed. T. Max Friesen y Owen K. Mason (Nueva York: Oxford University Press, 2016), 673-92.
50. Reich *et al.*, «Reconstructing Native American Population History».
51. J. Diamond y P. Bellwood, «Farmers and Their Languages: The First Expansions», *Science* 300 (2003): 597-603; Peter Bellwood, *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies* (Malden, MA: Blackwell, 2005).
52. R. R. da Fonseca *et al.*, «The Origin and Evolution of Maize in the Southwestern United States»,

*Nature Plants* 1 (2015): 14003.

## 8 Los orígenes genómicos de los asiáticos orientales

1. X. H. Wu *et al.*, «Early Pottery at 20,000 Years Ago in Xianrendong Cave, China», *Science* 336 (2012): 1696-1700.
2. R. X. Zhu *et al.*, «Early Evidence of the Genus *Homo* in East Asia», *Journal of Human Evolution* 55 (2008): 1075-85.
3. C. C. Swisher III *et al.*, «Age of the Earliest Known Hominids in Java, Indonesia», *Science* 263 (1994): 1118-21; Peter Bellwood, *First Islanders: Prehistory and Human Migration in Island Southeast Asia* (Oxford: Wiley-Blackwell, 2017).
4. D. Richter *et al.*, «The Age of the Hominin Fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the Origins of the Middle Stone Age», *Nature* 546 (2017): 293-96; J. G. Fleagle, Z. Assefa, F. H. Brown y J. J. Shea, «Paleoanthropology of the Kibish Formation, Southern Ethiopia: Introduction», *Journal of Human Evolution* 55 (2008): 360-65.
5. T. Sutikna *et al.*, «Revised Stratigraphy and Chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia», *Nature* 532 (2016): 366-69.
6. Y. Ke *et al.*, «African Origin of Modern Humans in East Asia: A Tale of 12,000 Y Chromosomes», *Science* 292 (2001): 1151-53.
7. J. Qiu, «The Forgotten Continent: Fossil Finds in China Are Challenging Ideas About the Evolution of Modern Humans and Our Closest Relatives», *Nature* 535 (2016): 218-20.
8. R. J. Rabett y P. J. Piper, «The Emergence of Bone Technologies at the End of the Pleistocene in Southeast Asia: Regional and Evolutionary Implications», *Cambridge Archaeological Journal* 22 (2012): 37-56; M. C. Langley, C. Clarkson y S. Ulm, «From Small Holes to Grand Narratives: The Impact of Taphonomy and Sample Size on the Modernity Debate in Australia and New Guinea», *Journal of Human Evolution* 61 (2011): 197-208; M. Aubert *et al.*, «Pleistocene Cave Art from Sulawesi, Indonesia», *Nature* 514 (2014): 223-27.
9. Langley, Clarkson y Ulm, «From Small Holes to Grand Narratives»; J. F. Connell y J. Allen, «The Process, Biotic Impact, and Global Implications of the Human Colonization of Sahul About 47,000 Years Ago», *Journal of Archaeological Science* 56 (2015): 73-84.
10. J.-J. Hublin, «The Modern Human Colonization of Western Eurasia: When and Where?», *Quaternary Science Reviews* 118 (2015): 194-210.
11. R. Foley y M. M. Lahr, «Mode 3 Technologies and the Evolution of Modern Humans», *Cambridge Archaeological Journal* 7 (1997): 3-36.
12. M. M. Lahr y R. Foley, «Multiple Dispersals and Modern Human Origins», *Evolutionary Anthropology* 3 (1994): 48-60.
13. H. Reyes-Centeno *et al.*, «Testing Modern Human Out-of-Africa Dispersal Models and Implications for Modern Human Origins», *Journal of Human Evolution* 87 (2015): 95-106.
14. H. S. Groucutt *et al.*, «Rethinking the Dispersal of *Homo sapiens* Out of Africa», *Evolutionary Anthropology* 24 (2015): 149-64.
15. R. Grün *et al.*, «U-series and ESR Analyses of Bones and Teeth Relating to the Human Burials from Skhul», *Journal of Human Evolution* 49 (2005): 316-34.
16. S. J. Armitage *et al.*, «The Southern Route “Out of Africa”: Evidence for an Early Expansion of Modern Humans into Arabia», *Science* 331 (2011): 453-56; M. D. Petraglia, «Trailblazers Across Africa», *Nature* 470 (2011): 50-51.
17. M. Kuhlwilm *et al.*, «Ancient Gene Flow from Early Modern Humans into Eastern Neanderthals», *Nature* 530 (2016): 429-33.

18. M. Rasmussen *et al.*, «An Aboriginal Australian Genome Reveals Separate Human Dispersals into Asia», *Science* 334 (2011): 94-98.
19. D. Reich *et al.*, «Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia», *Nature* 468 (2010): 1053-60; M. Meyer *et al.*, «A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual», *Science* 338 (2012): 222-26.
20. S. Mallick *et al.*, «The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations», *Nature* 538 (2016): 201-6.
21. Q. Fu *et al.*, «Genome Sequence of a 45,000-Year-Old Modern Human from Western Siberia», *Nature* 514 (2014): 445-49; S. Sankararaman, S. Mallick, N. Patterson y D. Reich, «The Combined Landscape of Denisovan and Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans», *Current Biology* 26 (2016): 1241-47; P. Moorjani *et al.*, «A Genetic Method for Dating Ancient Genomes Provides a Direct Estimate of Human Generation Interval in the Last 45,000 Years», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 5652-7.
22. Mallick *et al.*, «Simons Genome Diversity Project»; M. Lipson y D. Reich, «A Working Model of the Deep Relationships of Diverse Modern Human Genetic Lineages Outside of Africa», *Molecular Biology and Evolution* 34 (2017): 889-902.
23. Mallick *et al.*, «Simons Genome Diversity Project»; A. S. Malaspinas *et al.*, «A Genomic History of Aboriginal Australia», *Nature* 538 (2016): 207-14; L. Pagani *et al.*, «Genomic Analyses Inform on Migration Events During the Peopling of Eurasia», *Nature* 538 (2016): 238-42.
24. Hublin, «Modern Human Colonization of Western Eurasia».
25. M. Raghavan *et al.*, «Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans», *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature12736.
26. Hugo Pan-Asian SNP Consortium, «Mapping Human Genetic Diversity in Asia», *Science* 326 (2009): 1541-45.
27. S. Ramachandran *et al.*, «Support from the Relationship of Genetic and Geographic Distance in Human Populations for a Serial Founder Effect Originating in Africa», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 102 (2005): 15942-47; B. M. Henn, L. L. Cavalli-Sforza y M. W. Feldman, «The Great Human Expansion», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 109 (2012): 17758-64.
28. J. K. Pickrell y D. Reich, «Toward a New History and Geography of Human Genes Informed by Ancient DNA», *Trends in Genetics* 30 (2014): 377-89.
29. Resultados inéditos del laboratorio de David Reich.
30. V. Siska *et al.*, «Genome-Wide Data from Two Early Neolithic East Asian Individuals Dating to 7700 Years Ago», *Science Advances* 3 (2017): e1601877.
31. Peter Bellwood, *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies* (Malden, MA: Blackwell, 2005).
32. J. Diamond y P. Bellwood, «Farmers and Their Languages: The First Expansions», *Science* 300 (2003): 597-603.
33. S. Xu *et al.*, «Genomic Dissection of Population Substructure of Han Chinese and Its Implication in Association Studies», *American Journal of Human Genetics* 85 (2009): 762-74; J. M. Chen *et al.*, «Genetic Structure of the Han Chinese Population Revealed by Genome-Wide SNP Variation», *American Journal of Human Genetics* 85 (2009): 775-85.
34. B. Wen *et al.*, «Genetic Evidence Supports Demic Diffusion of Han Culture», *Nature* 431 (2004): 302-5.
35. F. H. Chen *et al.*, «Agriculture Facilitated Permanent Human Occupation of the Tibetan Plateau After 3600 B.P.», *Science* 347 (2015): 248-50.
36. Resultados inéditos del laboratorio de David Reich.
37. T. A. Jinam *et al.*, «Unique Characteristics of the Ainu Population in Northern Japan», *Journal of*



- Human Genetics* 60 (2015): 565-71.
38. Ibíd.; P. R. Loh *et al.*, «Inferring Admixture Histories of Human Populations Using Linkage Disequilibrium», *Genetics* 193 (2013): 1233-54.
  39. Resultados inéditos del laboratorio de David Reich; Bellwood, *First Migrants*.
  40. Diamond y Bellwood, «Farmers and Their Languages».
  41. M. Lipson *et al.*, «Reconstructing Austronesian Population History in Island Southeast Asia», *Nature Communications* 5 (2014): 4689.
  42. R. Blench, «Was There an Austroasiatic Presence in Island Southeast Asia Prior to the Austronesian Expansion?», *Bulletin of the Indo-Pacific Prehistory Association* 30 (2010): 133-44.
  43. Bellwood, *First Migrants*.
  44. A. Crowther *et al.*, «Ancient Crops Provide First Archaeological Signature of the Westward Austronesian Expansion», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 113 (2016): 6635-40.
  45. Lipson *et al.*, «Reconstructing Austronesian Population History».
  46. A. Wollstein *et al.*, «Demographic History of Oceania Inferred from Genome-Wide Data», *Current Biology* 20 (2010): 1983-92; M. Kayser, «The Human Genetic History of Oceania: Near and Remote Views of Dispersal», *Current Biology* 20 (2010): R194-201; E. Matisoo-Smith, «Ancient DNA and the Human Settlement of the Pacific: A Review», *Journal of Human Evolution* 79 (2015): 93-104.
  47. D. Reich *et al.*, «Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersals into Southeast Asia and Oceania», *American Journal of Human Genetics* 89 (2011): 516-28; P. Skoglund *et al.*, «Genomic Insights into the Peopling of the Southwest Pacific», *Nature* 538 (2016): 510-13.
  48. R. Pinhasi *et al.*, «Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone», *PLoS One* 10 (2015): e0129102.
  49. Skoglund *et al.*, «Genomic Insights».
  50. Ibíd.
  51. Resultados inéditos del laboratorio de David Reich y del laboratorio de Johannes Krause.
  52. Ibíd.

## 9 Reincorporación de África a la historia de la humanidad

1. J. Lachance *et al.*, «Evolutionary History and Adaptation from High-Coverage Whole-Genome Sequences of Diverse African Hunter-Gatherers», *Cell* 150 (2012): 457-69.
2. V. Plagnol y J. D. Wall, «Possible Ancestral Structure in Human Populations», *PLoS Genetics* 2 (2006): e105; J. D. Wall, K. E. Lohmueller y V. Plagnol, «Detecting Ancient Admixture and Estimating Demographic Parameters in Multiple Human Populations», *Molecular Biology and Evolution* 26 (2009): 1823-27.
3. M. F. Hammer *et al.*, «Genetic Evidence for Archaic Admixture in Africa», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 108 (2011): 15123-28.
4. K. Harvati *et al.*, «The Later Stone Age Calvaria from Iwo Eleru, Nigeria: Morphology and Chronology», *PLoS One* 6 (2011): e24024; I. Crevecoeur, A. Brooks, I. Ribot, E. Cornelissen y P. Semal, «The Late Stone Age Human Remains from Ishango (Democratic Republic of Congo): New Insights on Late Pleistocene Modern Human Diversity in Africa», *American Journal of Physical Anthropology* 96 (2016): 35-57.
5. Resultados inéditos del laboratorio de David Reich.
6. D. Richter *et al.*, «The Age of the Hominin Fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the Origins of the Middle Stone Age», *Nature* 546 (2017): 293-96; J. G. Fleagle, Z. Assefa, F. H. Brown y J. J. Shea, «Paleoanthropology of the Kibish Formation, Southern Ethiopia: Introduction», *Journal of Human*

- Evolution* 55 (2008): 360-65.
7. H. Li y R. Durbin, «Inference of Human Population History from Individual Whole-Genome Sequences», *Nature* 475 (2011): 493-96.
  8. Li y Durbin, «Inference of Human Population History»; K. Prüfer *et al.*, «The Complete Genome Sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains», *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature12886.
  9. P. H. Dirks *et al.*, «The Age of Homo Naledi and Associated Sediments in the Rising Star Cave, South Africa», *eLife* 6 (2017): e24231.
  10. I. Gronau *et al.*, «Bayesian Inference of Ancient Human Demography from Individual Genome Sequences», *Nature Genetics* 43 (2011): 1031-34.
  11. P. Skoglund *et al.*, «Reconstructing Prehistoric African Population Structure», *Cell* 171 (2017): 5694.
  12. S. Mallick *et al.*, «The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations», *Nature* 538 (2016): 201-6; Gronau *et al.*, «Bayesian Inference».
  13. S. A. Tishkoff *et al.*, «The Genetic Structure and History of Africans and African Americans», *Science* 324 (2009): 1035-44.
  14. C. J. Holden, «Bantu Language Trees Reflect the Spread of Farming Across Sub-Saharan Africa: A Maximum-Parsimony Analysis», *Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences* 269 (2002): 793-99; P. de Maret, «Archaeologies of the Bantu Expansion», en *The Oxford Handbook of African Archaeology*, ed. Peter Mitchell y Paul J. Lane (Oxford: Oxford University Press, 2013), 627-44.
  15. K. Bostoen *et al.*, «Middle to Late Holocene Paleoclimatic Change and the Early Bantu Expansion in the Rain Forests of Western Central Africa», *Current Anthropology* 56 (2016): 354-84; K. Manning *et al.*, «4,500-Year-Old Domesticated Pearl Millet (*Pennisetum glaucum*) from the Tilemsi Valley, Mali: New Insights into an Alternative Cereal Domestication Pathway», *Journal of Archaeological Science* 38 (2011): 312-22.
  16. D. Killick, «Cairo to Cape: The Spread of Metallurgy Through Eastern and Southern Africa», *Journal of World Prehistory* 22 (2009): 399-414.
  17. De Maret, «Archaeologies of the Bantu Expansion».
  18. Holden, «Bantu Language Trees».
  19. Bostoen *et al.*, «Middle to Late Holocene»; Manning *et al.*, «4,500-Year-Old».
  20. D. J. Lawson, G. Hellenthal, S. Myers y D. Falush, «Inference of Population Structure Using Dense Haplotype Data», *PLoS Genetics* 8 (2012): e1002453; G. Hellenthal *et al.*, «A Genetic Atlas of Human Admixture History», *Science* 343 (2014): 747-51; C. de Filippo, K. Bostoen, M. Stoneking y B. Pakendorf, «Bringing Together Linguistic and Genetic Evidence to Test the Bantu Expansion», *Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences* 279 (2012): 3256-63; E. Patin *et al.*, «Dispersals and Genetic Adaptation of Bantu-Speaking Populations in Africa and North America», *Science* 356 (2017): 543-46; G. B. Busby *et al.*, «Admixture Into and Within Sub-Saharan Africa», *eLife* 5(2016): e15266.
  21. Tishkoff *et al.*, «Genetic Structure and History»; G. Ayodo *et al.*, «Combining Evidence of Natural Selection with Association Analysis Increases Power to Detect Malaria-Resistance Variants», *American Journal of Human Genetics* 81 (2007): 234-42.
  22. C. Ehret, «Reconstructing Ancient Kinship in Africa», en *Early Human Kinship: From Sex to Social Reproduction*, ed. Nicholas J. Allen, Hilary Callan, Robin Dunbar y Wendy James (Malden, MA: Blackwell, 2008), 200-31; C. Ehret, S. O. Y. Keita y P. Newman, «The Origins of Afroasiatic», *Science* 306 (2004): 1680-81.
  23. J. Diamond y P. Bellwood, «Farmers and Their Languages: The First Expansions», *Science* 300 (2003): 597-603; P. Bellwood, «Response to Ehret *et al.* “The Origins of Afroasiatic”», *Science* 306 (2004): 1681.
  24. D. Q. Fuller y E. Hildebrand, «Domesticating Plants in Africa», en *The Oxford Handbook of African*

- Archaeology*, ed. Peter Mitchell y Paul J. Lane (Oxford: Oxford University Press, 2013), 507-26; M. Madella *et al.*, «Microbotanical Evidence of Domestic Cereals in Africa 7000 Years Ago», *PLoS One* 9 (2014): e110177.
25. I. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East», *Nature* 536 (2016): 419-24; Skoglund *et al.*, «Reconstructing Prehistoric African Population Structure».
  26. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights»; Skoglund *et al.*, «Reconstructing Prehistoric African Population Structure»; V. J. Schuenemann *et al.*, «Ancient Egyptian Mummy Genomes Suggest an Increase of Sub-Saharan African Ancestry in Post-Roman Periods», *Nature Communications* 8 (2017): 15694.
  27. T. Güldemann, «A Linguist's View: Khoe-Kwadi Speakers as the Earliest Food-Producers of Southern Africa», *Southern African Humanities* 20 (2008): 93-132.
  28. J. K. Pickrell *et al.*, «Ancient West Eurasian Ancestry in Southern and Eastern Africa», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 111 (2014): 2632-37.
  29. Pagani *et al.*, «Ethiopian Genetic Diversity».
  30. Skoglund *et al.*, «Reconstructing Prehistoric African Population Structure».
  31. Luigi Luca Cavalli-Sforza y Francesco Cavalli-Sforza, *The Great Human Diasporas: The History of Diversity and Evolution* (Reading, MA: Addison-Wesley, 1995).
  32. M. Gallego Llorente *et al.*, «Ancient Ethiopian Genome Reveals Extensive Eurasian Admixture Throughout the African Continent», *Science* 350 (2015): 820-22.
  33. Donald N. Levine, *Greater Ethiopia: The Evolution of a Multiethnic Society* (Chicago: University of Chicago Press, 2000).
  34. L. Van Dorp *et al.*, «Evidence for a Common Origin of Blacksmiths and Cultivators in the Ethiopian Ari Within the Last 4500 Years: Lessons for Clustering-Based Inference», *PLoS Genetics* 11 (2015): e1005397.
  35. D. Reich *et al.*, «Reconstructing Indian Population History», *Nature* 461 (2009): 489-94.
  36. Skoglund *et al.*, «Reconstructing Prehistoric African Population Structure».
  37. *Ibíd.*
  38. *Ibíd.*
  39. J. K. Pickrell *et al.*, «The Genetic Prehistory of Southern Africa», *Nature Communications* 3 (2012): 1143; C. M. Schlebusch *et al.*, «Genomic Variation in Seven Khoe-San Groups Reveals Adaptation and Complex African History», *Science* 338 (2012): 374-79; Mallick *et al.*, «Simons Genome Diversity Project».
  40. M. E. Prendergast *et al.*, «Continental Island Formation and the Archaeology of Defaunation on Zanzibar, Eastern Africa», *PLoS One* 11 (2016): e0149565.
  41. Skoglund *et al.*, «Reconstructing Prehistoric African Population Structure».
  42. P. Ralph y G. Coop, «Parallel Adaptation: One or Many Waves of Advance of an Advantageous Allele?», *Genetics* 186 (2010): 647-68.
  43. S. A. Tishkoff *et al.*, «Convergent Adaptation of Human Lactase Persistence in Africa and Europe», *Nature Genetics* 39 (2007): 31-40.
  44. Ralph y Coop, «Parallel Adaptation».

## 10 La genómica de la desigualdad

1. Peter Wade, *Race and Ethnicity in Latin America* (Londres y Nueva York: Pluto Press, 2010). Versión en castellano: *Raza y etnicidad en Latinoamérica*, trad. de María Teresa Jiménez M.; Quito: Ediciones ABYA-YALA, 2000.
2. Base de datos del comercio trasatlántico de esclavos, [www.slavevoyages.org/assessment/estimates](http://www.slavevoyages.org/assessment/estimates).

3. K. Bryc *et al.*, «The Genetic Ancestry of African Americans, Latinos, and European Americans Across the United States», *American Journal of Human Genetics* 96 (2015): 37-53.
4. Piers Anthony, *Race Against Time* (Nueva York: Hawthorn Books, 1973).
5. El primer censo federal de Estados Unidos de 1790 documentó 292.627 esclavos varones en Virginia en una población masculina total de 747.610; disponible en Internet en [www.nationalgeographic.org/media/us-census-1790/](http://www.nationalgeographic.org/media/us-census-1790/).
6. Joshua D. Rothman, *Notorious in the Neighborhood: Sex and Families Across the Color Line in Virginia, 1787-1861* (Chapel Hill: University of North Carolina Press, 2003).
7. E. A. Foster *et al.*, «Jefferson Fathered Slave's Last Child», *Nature* 396 (1998): 27-28.
8. «Statement on the TJMF Research Committee Report on Thomas Jefferson and Sally Hemings», 26 de enero de 2000, disponible en Internet en [https://www.monticello.org/sites/default/files/inline-pdfs/jefferson-hemings\\_report.pdf](https://www.monticello.org/sites/default/files/inline-pdfs/jefferson-hemings_report.pdf).
9. M. Hemings, «Life Among the Lowly, No. 1», *Pike County (Ohio) Republican*, 13 de marzo de 1873.
10. E. J. Parra *et al.*, «Ancestral Proportions and Admixture Dynamics in Geographically Defined African Americans Living in South Carolina», *American Journal of Physical Anthropology* 114 (2001): 18-29.
11. *Ibíd.*
12. Bryc *et al.*, «Genetic Ancestry».
13. J. N. Fenner, «Cross-Cultural Estimation of the Human Generation Interval for Use in Genetics-Based Population Divergence Studies», *American Journal of Physical Anthropology* 128 (2005): 415-23.
14. David Morgan, *The Mongols* (Malden, MA y Oxford: Blackwell, 2007).
15. T. Zerjal *et al.*, «The Genetic Legacy of the Mongols», *American Journal of Human Genetics* 72 (2003): 717-21.
16. L. T. Moore *et al.*, «A Y-Chromosome Signature of Hegemony in Gaelic Ireland», *American Journal of Human Genetics* 78 (2006): 334-38.
17. S. Lippold *et al.*, «Human Paternal and Maternal Demographic Histories: Insights from High-Resolution Y Chromosome and mtDNA Sequences», *Investigative Genetics* 5 (2014): 13; M. Karmin *et al.*, «A Recent Bottleneck of Y Chromosome Diversity Coincides with a Global Change in Culture», *Genome Research* 25 (2015): 459-66.
18. *Ibíd.*
19. A. Sherratt, «Plough and Pastoralism: Aspects of the Secondary Products Revolution», en *Pattern of the Past: Studies in Honour of David Clarke*, ed. Ian Hodder, Glynn Isaac y Norman Hammond (Cambridge: Cambridge University Press, 1981), 261-306.
20. David W. Anthony, *The Horse, the Wheel, and Language: How Bronze-Age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2007).
21. W. Haak *et al.*, «Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe», *Nature* 522 (2015): 207-11; M. E. Allentoft *et al.*, «Population Genomics of Bronze Age Eurasia», *Nature* 522 (2015): 167-72.
22. E. Murphy y A. Khokhlov, «A Bioarchaeological Study of Prehistoric Populations from the Volga Region», en *A Bronze Age Landscape in the Russian Steppes: The Samara Valley Project, Monumenta Archaeologica* 37, ed. David W. Anthony, Dorcas R. Brown, Aleksandr A. Khokhlov, Pável V. Kuznétsov y Oleg D. Mochalov (Los Ángeles: Cotsen Institute of Archaeology Press, 2016), 149-216.
23. Marija Gimbutas, *The Prehistory of Eastern Europe, Part I: Mesolithic, Neolithic and Copper Age Cultures in Russia and the Baltic Area* (American School of Prehistoric Research, Harvard University, Bulletin No. 20) (Cambridge, MA: Peabody Museum, 1956).
24. Haak *et al.*, «Massive Migration».
25. R. S. Wells *et al.*, «The Eurasian Heartland: A Continental Perspective on Y-Chromosome

- Diversity», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 98 (2001): 10244-49.
26. R. Martiniano *et al.*, «The Population Genomics of Archaeological Transition in West Iberia: Investigation of Ancient Substructure Using Imputation and Haplotype-Based Methods», *PLoS Genetics* 13 (2017): e1006852.
  27. M. Silva *et al.*, «A Genetic Chronology for the Indian Subcontinent Points to Heavily Sex-Biased Dispersals», *BMC Evolutionary Biology* 17 (2017): 88.
  28. Martiniano *et al.*, «West Iberia»; resultados inéditos del laboratorio de David Reich.
  29. J. A. Tennessen *et al.*, «Evolution and Functional Impact of Rare Coding Variation from Deep Sequencing of Human Exomes», *Science* 337 (2012): 64-69.
  30. A. Keinan, J. C. Mullikin, N. Patterson y D. Reich, «Accelerated Genetic Drift on Chromosome X During the Human Dispersal out of Africa», *Nature Genetics* 41 (2009): 66-70; A. Keinan y D. Reich, «Can a Sex-Biased Human Demography Account for the Reduced Effective Population Size of Chromosome X in Non-Africans?», *Molecular Biology and Evolution* 27 (2010): 2312-21.
  31. P. Verdu *et al.*, «Sociocultural Behavior, Sex-Biased Admixture, and Effective Population Sizes in Central African Pygmies and Non-Pygmies», *Molecular Biology and Evolution* 30 (2013): 918-37.
  32. S. Mallick *et al.*, «The Simons Genome Diversity Project: 300 Genomes from 142 Diverse Populations», *Nature* 538 (2016): 201-6.
  33. L. G. Carvajal-Carmona *et al.*, «Strong Amerind/White Sex Bias and a Possible Sephardic Contribution Among the Founders of a Population in Northwest Colombia», *American Journal of Human Genetics* 67 (2000): 1287-95.
  34. Bedoya *et al.*, «Admixture Dynamics in Hispanics: A Shift in the Nuclear Genetic Ancestry of a South American Population Isolate», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 103 (2006): 7234-39.
  35. P. Moorjani *et al.*, «Genetic Evidence for Recent Population Mixture in India», *American Journal of Human Genetics* 93 (2013): 422-38.
  36. M. Bamshad *et al.*, «Genetic Evidence on the Origins of Indian Caste Populations», *Genome Research* 11 (2001): 994-1004; D. Reich *et al.*, «Reconstructing Indian Population History», *Nature* 461 (2009): 489-94.
  37. Bamshad *et al.*, «Genetic Evidence»; I. Thanseem *et al.*, «Genetic Affinities Among the Lower Castes and Tribal Groups of India: Inference from Y Chromosome and Mitochondrial DNA», *BMC Genetics* 7 (2006): 42.
  38. M. Kayser, «The Human Genetic History of Oceania: Near and Remote Views of Dispersal», *Current Biology* 20 (2010): R194-201; P. Skoglund *et al.*, «Genomic Insights into the Peopling of the Southwest Pacific», *Nature* 538 (2016): 510-13.
  39. F. M. Jordan, R. D. Gray, S. J. Greenhill y R. Mace, «Matrilocal Residence Is Ancestral in Austronesian Societies», *Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences* 276 (2009): 1957-64.
  40. Skoglund *et al.*, «Genomic Insights».
  41. I. Lazaridis y D. Reich, «Failure to Replicate a Genetic Signal for Sex Bias in the Steppe Migration into Central Europe», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 114 (2017): E3873-74.

## 11 La genómica de la raza y la identidad

1. Centros para el Control y la Prevención de enfermedades, «Prostate Cancer Rates by Race and Ethnicity», <https://www.cdc.gov/cancer/prostate/statistics/race.htm>.
2. N. Patterson *et al.*, «Methods for High-Density Admixture Mapping of Disease Genes», *American Journal of Human Genetics* 74 (2004): 979-1000; M. W. Smith *et al.*, «A High-Density Admixture Map

- for Disease Gene Discovery in African Americans», *American Journal of Human Genetics* 74 (2004): 1001-13.
3. M. L. Freedman *et al.*, «Admixture Mapping Identifies 8q24 as a Prostate Cancer Risk Locus in African-American Men», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 103 (2006): 14068-73.
  4. C. A. Haiman *et al.*, «Multiple Regions within 8q24 Independently Affect Risk for Prostate Cancer», *Nature Genetics* 39 (2007): 638-44.
  5. Freedman *et al.*, «Admixture Mapping Identifies 8q24».
  6. M. F. Ashley Montagu, *Man's Most Dangerous Myth: The Fallacy of Race* (Nueva York: Columbia University Press, 1942).
  7. R. C. Lewontin, «The Apportionment of Human Diversity», *Evolutionary Biology* 6 (1972): 381-98.
  8. J. M. Stevens, «The Feasibility of Government Oversight for NIH-Funded Population Genetics Research», en *Revisiting Race in a Genomic Age* (Studies in Medical Anthropology), ed. Barbara A. Koenig, Sandra Soo-Jin Lee y Sarah S. Richardson (New Brunswick, NJ: Rutgers University Press, 2008), 320-41; J. Stevens, «Racial Meanings and Scientific Methods: Policy Changes for NIH-Sponsored Publications Reporting Human Variation», *Journal of Health Policy, Politics and Law* 28 (2003): 1033-87.
  9. N. A. Rosenberg *et al.*, «Genetic Structure of Human Populations», *Science* 298 (2002): 2381-85.
  10. D. Serre y S. Pääbo, «Evidence for Gradients of Human Genetic Diversity Within and Among Continents», *Genome Research* 14 (2004): 1679-85; F. B. Livingstone, «On the Non-Existence of Human Races», *Current Anthropology* 3 (1962): 279.
  11. J. Dreyfuss, «Getting Closer to Our African Origins», *The Root*, 17 de octubre de 2011, [www.theroot.com/getting-closer-to-our-african-origins-1790866394](http://www.theroot.com/getting-closer-to-our-african-origins-1790866394).
  12. N. A. Rosenberg *et al.*, «Clines, Clusters, and the Effect of Study Design on the Inference of Human Population Structure», *PLoS Genetics* 1 (2005): e70.
  13. E. G. Burchard *et al.*, «The Importance of Race and Ethnic Background in Biomedical Research and Clinical Practice», *New England Journal of Medicine* 348 (2003): 1170-75.
  14. J. F. Wilson *et al.*, «Population Genetic Structure of Variable Drug Response», *Nature Genetics* 29 (2001): 265-69.
  15. D. Fullwiley, «The Biological Construction of Race: 'Admixture' Technology and the New Genetic Medicine», *Social Studies of Science* 38 (2008): 695-735.
  16. Lewontin, «The Apportionment of Human Diversity»; A. R. Templeton, «Biological Races in Humans», *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Science* 44 (2013): 262-71.
  17. Razib Khan, [www.razib.com/wordpress](http://www.razib.com/wordpress).
  18. Dienekes' Anthropology Blog, [dienekes.blogspot.com](http://dienekes.blogspot.com).
  19. Eurogenes Blog, <http://eurogenes.blogspot.com>.
  20. Léon Poliakov, *The Aryan Myth: A History of Racist and Nationalist Ideas in Europe* (Nueva York: Basic Books, 1974).
  21. B. Arnold, «The Past as Propaganda: Totalitarian Archaeology in Nazi Germany», *Antiquity* 64 (1990): 464-78.
  22. J. K. Pritchard, J. K. Pickrell y G. Coop, «The Genetics of Human Adaptation: Hard Sweeps, Soft Sweeps, and Polygenic Adaptation», *Current Biology* 20 (2010): R208-15; R. D. Hernández *et al.*, «Classic Selective Sweeps Were Rare in Recent Human Evolution», *Science* 331 (2011): 920-24.
  23. M. C. Turchin *et al.*, «Evidence of Widespread Selection on Standing Variation in Europe at Height-Associated SNPs», *Nature Genetics* 44 (2012): 1015-19.
  24. Y. Field *et al.*, «Detection of Human Adaptation During the Past 2000 Years», *Science* 354 (2016): 760-64.

25. A. Okbay *et al.*, «Genome-Wide Association Study Identifies 74 Loci Associated with Educational Attainment», *Nature* 533 (2016): 539-42.
26. Para calcular la diferencia esperada en el número de años de formación académica entre el 5 % más alto y el 5 % más bajo de rendimiento académico genéticamente predicho tomando como base los números del estudio de 2016 de Benjamin y sus colaboradores, realicé el siguiente cálculo: (1) El número de años de formación en el grupo analizado por Benjamin y su equipo se da como  $14,3 \pm 3,7$ . Yo deduje la desviación estándar de 3,7 años a partir del hecho de que el estudio calcula que la magnitud del efecto en semanas asciende a «entre 0,014 y 0,048 desviaciones estándar por alelo (entre 2,7 y 9,0 semanas de escolarización)». Estos números se traducen en un intervalo que va desde 188 (=  $9,0 / 0,048$ ) hasta 193 (=  $2,7 / 0,014$ ) semanas. Al dividirlo entre las 52 semanas que tiene un año se obtiene 3,7. (2) Benjamin y sus colaboradores también hablan de un indicador genético predictivo del número de años de formación que explica el 3,2 % de la variancia del rasgo. Por tanto, la correlación entre el valor predicho y el valor real equivale a  $\sqrt{0,032} = 0,18$ . Esto se puede expresar mediante un modelo matemático usando una distribución normal bidimensional. (3) La probabilidad de que una persona situada en el 5% más bajo de la distribución predicha (más de 1,64 desviaciones estándar por debajo de la media) cuente con más de 12 años de formación académica viene dada entonces por la proporción de gente que cae dentro del 5 % inferior de la distribución predicha y que también cuenta con más de 12 años de formación (lo que se puede calcular midiendo el área de la distribución normal bidimensional que cuadra con estos criterios), dividida entre 0,05. Esto arroja una probabilidad del 60 %. Un cálculo similar para hallar la proporción de gente situada en el 5 % más alto de la distribución predicha arroja una probabilidad del 84 %. (4) El estudio de Benjamin también sugiere que con suficientes muestras sería posible crear un indicador genético predictivo fiable que explique el 20 % de la variancia. La repetición de los cálculos usando el 20 % en lugar del 3,2 % arroja la predicción de que un 37 % de la gente que cae en el 5 % más bajo de la distribución predicha completaría 12 años de formación académica frente al 96 % del 5 % más alto.
27. A. Kong *et al.*, «Selection Against Variants in the Genome Associated with Educational Attainment», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 114 (2017): E727-32.
28. Kong *et al.*, «Selection Against Variants», calcula que el número de años de formación académica que predice la genética ha experimentado una disminución estimada de 0,1 desviaciones estándar a lo largo del último siglo, por la presión de la selección natural.
29. G. Davies *et al.*, «Genome-Wide Association Study of Cognitive Functions and Educational Attainment in UK Biobank ( $N = 112\,151$ )», *Molecular Psychiatry* 21 (2016): 758-67; M. T. Lo *et al.*, «Genome-Wide Analyses for Personality Traits Identify Six Genomic Loci and Show Correlations with Psychiatric Disorders», *Nature Genetics* 49 (2017): 152-56.
30. S. Sniekers *et al.*, «Genome-Wide Association Meta-Analysis of 78,308 Individuals Identifies New Loci and Genes Influencing Human Intelligence», *Nature Genetics* 49 (2017): 1107-12.
31. I. Mathieson *et al.*, «Genome-wide Patterns of Selection in 230 Ancient Eurasians», *Nature* 528 (2015): 499-503; Field *et al.*, «Detection of Human Adaptation».
32. N. A. Rosenberg *et al.*, «Genetic Structure of Human Populations», *Science* 298 (2002): 2381-85.
33. S. Ramachandran *et al.*, «Support from the Relationship of Genetic and Geographic Distance in Human Populations for a Serial Founder Effect Originating in Africa», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 102 (2005): 15942-47; B. M. Henn, L. L. Cavalli-Sforza y M. W. Feldman, «The Great Human Expansion», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 109 (2012): 17758-64.
34. J. K. Pickrell y D. Reich, «Toward a New History and Geography of Human Genes Informed by Ancient DNA», *Trends in Genetics* 30 (2014): 377-89.
35. M. Raghavan *et al.*, «Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native

- Americans», *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature 12736.
36. I. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East», *Nature* 536 (2016): 419-24.
  37. Nicholas Wade, *A Troublesome Inheritance: Genes, Race and Human History* (Nueva York: Penguin Press, 2014).
  38. G. Coop *et al.*, «A Troublesome Inheritance» (cartas al director), *New York Times*, 8 de agosto de 2014.
  39. G. Cochran, J. Hardy y H. Harpending, «Natural History of Ashkenazi Intelligence», *Journal of Biosocial Science* 38 (2006): 659-93.
  40. P. F. Palamara, T. Lencz, A. Darvasi e I. Pe'er, «Length Distributions of Identity by Descent Reveal Fine-Scale Demographic History», *American Journal of Human Genetics* 91 (2012): 809-22; M. Slatkin, «A Population-Genetic Test of Founder Effects and Implications for Ashkenazi Jewish Diseases», *American Journal of Human Genetics* 75 (2004): 282-93.
  41. H. Harpending, «The Biology of Families and the Future of Civilization» (minuto 38), Preserving Western Civilization, conferencia de 2009, grabación de audio disponible en [www.preservingwesternciv.com/audio/07%20Prof.\\_Henry\\_Harpending--The\\_Biology\\_of\\_Families\\_and\\_the\\_Future\\_of\\_Civilization.mp3](http://www.preservingwesternciv.com/audio/07%20Prof._Henry_Harpending--The_Biology_of_Families_and_the_Future_of_Civilization.mp3) (2009).
  42. G. Clark, «Genetically Capitalist? The Malthusian Era, Institutions and the Formation of Modern Preferences» (2007), [www.econ.ucdavis.edu/faculty/gclark/papers/Capitalism%20Genes.pdf](http://www.econ.ucdavis.edu/faculty/gclark/papers/Capitalism%20Genes.pdf); Gregory Clark, *A Farewell to Alms: A Brief Economic History of the World* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2007).
  43. Wade, *A Troublesome Inheritance*.
  44. C. Hunt-Grubbe, «The Elementary DNA of Dr. Watson», *The Sunday Times*, 14 de octubre de 2017.
  45. Coop *et al.* cartas, *New York Times*.
  46. David Epstein, *The Sports Gene: Inside the Science of Extraordinary Athletic Performance* (Nueva York: Current, 2013).
  47. *Ibíd.*
  48. Realicé este cálculo del siguiente modo. (1) El percentil 99,9999999 de un rasgo se corresponde con 6,0 desviaciones estándar respecto de la media, mientras que el percentil 99,99999 se corresponde con 5,2 desviaciones estándar. Por tanto, un desplazamiento de 0,8 desviaciones estándar se corresponde con un enriquecimiento de los individuos en un factor cien. (2) Di por supuesto que la variación genética 1,33 veces mayor de los africanos subsaharianos no solo se aplica a mutaciones aleatorias en el genoma, sino también a mutaciones que modulan rasgos biológicos. Por tanto, la desviación estándar esperada asciende a  $1,15 = \sqrt{1,33}$  veces mayor en africanos subsaharianos, de acuerdo con la fórmula que figura en el artículo de J. J. Berg y G. Coop titulado «A Population Genetic Signal of Polygenic Adaptation», *PLoS Genetics* 10 (2014): e1004412, de modo que el umbral de 6,0 desviaciones estándar en no africanos se corresponde con  $5,2 = 6,0 / 1,15$  en africanos subsaharianos, lo que arroja el mismo enriquecimiento multiplicado por cien predicho por encima del percentil 99,9999999.
  49. W. Haak *et al.*, «Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe», *Nature* 522 (2015): 207-11; M. E. Allentoft *et al.*, «Population Genomics of Bronze Age Eurasia», *Nature* 522 (2015): 167-72.
  50. D. Reich *et al.*, «Reconstructing Indian Population History», *Nature* 461 (2009): 489-94; Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights».
  51. Michael F. Robinson, *The Lost White Tribe: Explorers, Scientists, and the Theory That Changed a Continent* (Nueva York: Oxford University Press, 2016).
  52. Alex Haley, *Roots: The Saga of an American Family* (Nueva York: Doubleday, 1976). Versión en castellano: *Raíces*, trad. de Rolando Costa Picazo; Madrid: Ultramar, 1979.



53. «Episode 4: (2010) Know Thyself» (minuto 17) en *Faces of America with Henry Louis Gates Jr.*, <http://www.pbs.org/wnet/facesofamerica/video/episode-4-know-thyself/237/>.
54. African Ancestry, «Frequently Asked Questions», «About the Results», pregunta 3 (2016), <http://www.africanancestry.com/faq/>.
55. Dreyfuss, «Getting Closer to Our African Origins».
56. S. Sailer, «African Ancestry Inc. Traces DNA Roots», United Press International, 28 de abril de 2003, [www.upi.com/inc/view.php?StoryID=20030428-074922-7714r](http://www.upi.com/inc/view.php?StoryID=20030428-074922-7714r).
57. Resultados inéditos del laboratorio de David Reich.
58. H. Schroeder *et al.*, «Genome-Wide Ancestry of 17th-Century Enslaved Africans from the Caribbean», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 112 (2015): 3669-73.
59. R. E. Green *et al.*, «A Draft Sequence of the Neanderthal Genome», *Science* 328 (2010): 710-22.
60. E. Durand, 23andMe: «White Paper 23-05: Neanderthal Ancestry Estimator» (2011), [https://23andme.com/res/pdf/hXitekfSJellCly7-Q72XA\\_23-05\\_Neanderthal\\_Ancestry.pdf](https://23andme.com/res/pdf/hXitekfSJellCly7-Q72XA_23-05_Neanderthal_Ancestry.pdf); S. Sankararaman *et al.*, «The Genomic Landscape of Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans», *Nature* 507 (2014): 354-57.
61. Sankararaman *et al.*, «Genomic Landscape».
62. [#13514](https://customer.care.23andme.com/hc/en-us/articles/212873707-Neanderthal-Report-Basics).

## 12 El futuro del ADN antiguo

1. J. R. Arnold y W. F. Libby, «Age Determinations by Radiocarbon Content—Checks with Samples of Known Age», *Science* 110 (1949): 678-80.
2. Colin Renfrew, *Before Civilization: The Radiocarbon Revolution and Prehistoric Europe* (Londres: Jonathan Cape, 1973). Versión en castellano: *El alba de la civilización: la revolución del radiocarbono (C14) y la Europa prehistórica*, trad. de José María Gómez Tabanera; Madrid: Istmo, cop. 1986.
3. Lewis R. Binford, *In Pursuit of the Past: Decoding the Archaeological Record* (Berkeley: University of California Press, 1983).
4. M. Rasmussen *et al.*, «Ancient Human Genome Sequence of an Extinct Palaeo-Eskimo», *Nature* 463 (2010): 757-62; M. Rasmussen *et al.*, «The Genome of a Late Pleistocene Human from a Clovis Burial Site in Western Montana», *Nature* 506 (2014): 225-29; M. Raghavan *et al.*, «Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans», *Nature* (2013): doi: 10.1038/nature12736.
5. P. Skoglund *et al.*, «Genomic Insights into the Peopling of the Southwest Pacific», *Nature* 538 (2016): 510-13.
6. J. Dabney *et al.*, «Complete Mitochondrial Genome Sequence of a Middle Pleistocene Cave Bear Reconstructed from Ultrashort DNA Fragments», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 15758-63; M. Meyer *et al.*, «A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual», *Science* 338 (2012): 222-26; Q. Fu *et al.*, «DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 110 (2013): 2223-27; R. Pinhasi *et al.*, «Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone», *PLoS One* 10 (2015): e0129102.
7. I. Lazaridis *et al.*, «Genomic Insights into the Origin of Farming in the Ancient Near East», *Nature* 536 (2016): 419-24.
8. I. Olalde *et al.*, «The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe», *bioRxiv* (2017): doi.org/10.1101/135962.
9. P. F. Palamara, T. Lencz, A. Darvasi e I. Pe'er, «Length Distributions of Identity by Descent Reveal

- Fine-Scale Demographic History», *American Journal of Human Genetics* 91 (2012): 809-22; D. J. Lawson, G. Hellenthal, S. Myers y D. Falush, «Inference of population structure using dense haplotype data», *PLoS Genetics* 8 (2012): e1002453.
10. S. Leslie *et al.*, «The Fine-Scale Genetic Structure of the British Population», *Nature* 519 (2015): 309-14.
  11. S. R. Browning y B. L. Browning, «Accurate Non-parametric Estimation of Recent Effective Population Size from Segments of Identity by Descent», *American Journal of Human Genetics* 97 (2015): 404-18.
  12. M. Lynch, «Rate, Molecular Spectrum, and Consequences of Human Mutation», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 107 (2010): 961-68; A. Kong *et al.*, «Selection Against Variants in the Genome Associated with Educational Attainment», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 114 (2017): E727-32.
  13. J. K. Pritchard, J. K. Pickrell y G. Coop, «The Genetics of Human Adaptation: Hard Sweeps, Soft Sweeps, and Polygenic Adaptation», *Current Biology* 20 (2010): R208-15.
  14. S. Haensch *et al.*, «Distinct Clones of *Yersinia pestis* Caused the Black Death», *PLoS Pathogens* 6 (2010): e1001134; K. I. Bos *et al.*, «A Draft Genome of *Yersinia pestis* from Victims of the Black Death», *Nature* 478 (2011): 506-10.
  15. I. Wiechmann y G. Grupe, «Detection of *Yersinia pestis* DNA in Two Early Medieval Skeletal Finds from Aschheim (Upper Bavaria, 6th Century AD)», *American Journal of Physical Anthropology* 126 (2005): 48-55; D. M. Wagner *et al.*, «*Yersinia pestis* and the Plague of Justinian 541-543 AD: A Genomic Analysis», *Lancet Infectious Diseases* 14 (2014): 319-26.
  16. S. Rasmussen *et al.*, «Early Divergent Strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 Years Ago», *Cell* 163 (2015): 571-82.
  17. P. Singh *et al.*, «Insight into the Evolution and Origin of Leprosy Bacilli from the Genome Sequence of *Mycobacterium lepromatosis*», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 112 (2015): 4459-64.
  18. K. I. Bos *et al.*, «Pre-Columbian Mycobacterial Genomes Reveal Seals as a Source of New World Human Tuberculosis», *Nature* 514 (2014): 494-97.
  19. K. Yoshida *et al.*, «The Rise and Fall of the *Phytophthora infestans* Lineage That Triggered the Irish Potato Famine», *eLife* 2 (2013): e00731.
  20. C. Warinner *et al.*, «Pathogens and Host Immunity in the Ancient Human Oral Cavity», *Nature Genetics* 46 (2014): 336-44.
  21. T. Higham *et al.*, «The Timing and Spatiotemporal Patterning of Neanderthal Disappearance», *Nature* 512 (2014): 306-9.
  22. E. Callaway, «Ancient Genome Delivers 'Spirit Cave Mummy' to US Tribe», *Nature* 540 (2016): 178-79.