

WOLFGANG HAAK
VANESSA VILLALBA-MOUÇO
ROBERTO RISCH

MIGRACIONES Y PERFILES GENÓMICOS DE LAS POBLACIONES PREHISTÓRICAS

Los recientes avances en la investigación arqueogenética han contribuido de manera decisiva al conocimiento de las épocas pasadas y sus poblaciones. Mientras que los estudios arqueológicos se basan principalmente en la distribución de los restos materiales –recipientes de cerámica, instrumental lítico, objetos de metal, etc.– para reconstruir la historia de la ocupación de una zona y, en la medida de lo posible, detectar indicios de comercio e intercambio y elementos de continuidad (y discontinuidad) a lo largo del tiempo, la genética ha venido a ofrecer la posibilidad de escribir la historia de la humanidad «a partir de los propios seres humanos». Consecuencia de ello ha sido que diversos modelos explicativos arqueológicos vigentes durante décadas se hayan visto confirmados, refutados o revisados, o se haya reconocido que su alcance se había subestimado.

Durante mucho tiempo se ha debatido, por ejemplo, si el advenimiento de la agricultura y la ganadería en Europa durante el Neolítico (alrededor de 6000-5000 a. C.) fue consecuencia de la expansión de los primeros agricultores del Creciente Fértil de Oriente Próximo, o producto de la difusión cultural de ideas, prácticas y tecnologías. Tal y como ha logrado demostrar ahora la arqueogenética, la transición de una sociedad de cazadores-recolectores-pescadores a una agricultura sedentaria estuvo asociada a un importante movimiento migratorio cuyos orígenes deben buscarse en Anatolia y Oriente Próximo.

Gracias a los enormes progresos realizados en los últimos años en el campo de la arqueogenética (Fig. 1), la información sobre el genoma completo de seres humanos de la Prehistoria ha aumentado rápidamente. Hasta la fecha se han estudiado más de 10.000 sujetos, procedentes en su mayoría de zonas en las que las condiciones ambientales favorecen la conservación del ADN. Sin embargo, el continuo perfeccionamiento de los protocolos de procesamiento y la cuidadosa selección de muestras han permitido realizar un número creciente de análisis con información extraída de regiones (sub)tropicales, un logro que se consideraba inalcanzable hace tan solo una década. Asimismo, y mientras la evidencia más antigua de ADN prehistórico retrocede cada vez más hacia el pasado (hasta hace unos 500.000 años), en ciertas condiciones excepcionales han podido recuperarse incluso trazas de moléculas de ADN humano a partir de los sedimentos de niveles arqueológicos de habitación, de artefactos con un uso o un desgaste intensos, como adornos y colgantes, o de sustancias para mascar, como la brea de abedul.

En esta contribución se presenta el trasfondo genético de los acontecimientos que tuvieron lugar en el Bronce Antiguo, cuando el continente europeo fue escenario del surgimiento de sistemas políticos complejos como los de los grupos arqueológicos de Unetice, El Argar y Otomani-Füzesabony. La figura 3 muestra los resultados de un análisis de componentes principales, que reduce la multidimensionalidad de los datos a los elementos esenciales convirtiéndola en bidimensional. La base de datos está formada por unas 600.000 posiciones variables dentro del genoma humano que proporcionan información genética sobre la población. A través de la comparación con las poblaciones actuales pueden inferirse los principales cambios en el acervo génico durante los últimos 10.000 años, lo cual a su vez permite reconstruir la historia genética de los europeos contemporáneos.

Los datos recabados de varias docenas de individuos del Mesolítico procedentes de numerosas regiones de Europa central y occidental muestran que los grupos que las ocupaban eran muy similares entre sí desde el punto de vista genético, por lo que, en la jerga técnica, reciben el nombre de «cazadores-recolectores occidentales» (WHG, *western hunter gatherers*). El perfil genético de los europeos mesolíticos (triángulos de color azul claro y azul oscuro) sigue una progresión de oeste a este (Fig. 3, del lado inferior izquierdo al lado superior izquierdo), es decir, desde los cazadores-recolectores occidentales, pasando por individuos del curso bajo del Danubio y Ucrania (no reflejados en el gráfico), hasta los «cazadores-recolectores orientales» (EHG, *eastern hunter gatherers*) de las zonas europeas de Rusia, que constituyen otra piedra angular genética en el noreste. En otras palabras, es posible distinguir a los cazadores-recolectores occidentales de los orientales, si bien también hay individuos que se sitúan entre ambos desde el punto de vista tanto geográfico como genético.

Diversos restos óseos del Neolítico han contribuido a entender mejor que, en sus inicios, la agricultura y la forma de vida sedentaria no tuvieron su origen en la población indígena, sino que llegaron a Europa central y occidental con la expansión de los primeros agricultores procedentes de Oriente Próximo y Anatolia (Fig. 3, rombos rojos y rosas).



FIG. 1
Trabajo en las cámaras estériles del
Laboratorio de Arqueogenética del antiguo
Instituto Max Planck de Ciencias de la Historia
Humana de Jena, Alemania.

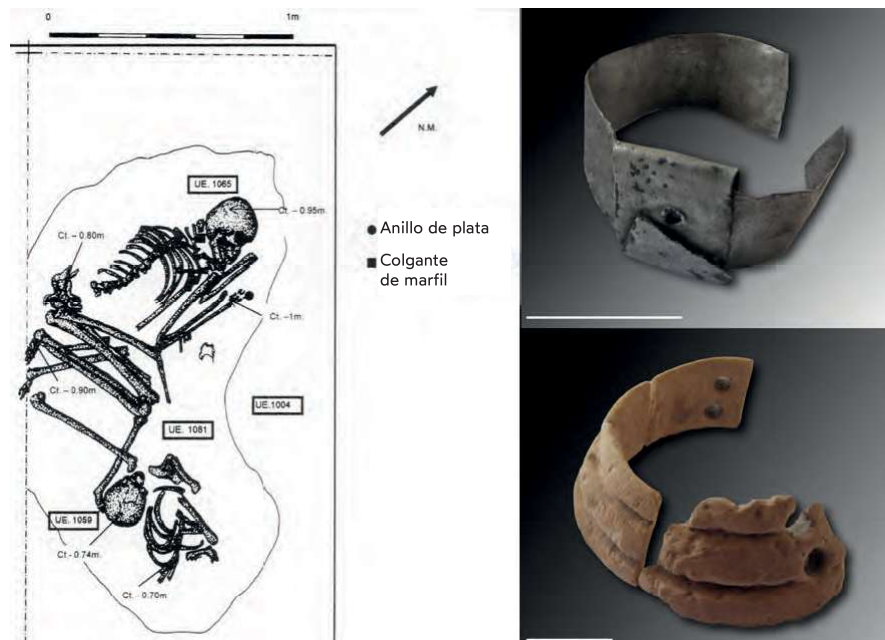


FIG. 2
Tumba 2 del yacimiento de Molinos de Papel (Caravaca, Murcia), que albergaba los restos de un hombre y una mujer adultos, además del ajuar funerario de plata y marfil correspondiente a la inhumación masculina (UE-1065), fechados en torno a 2200-2050 a. C. Los perfiles genéticos de ambos individuos contienen una alta proporción de linaje estepario por primera vez en el sur de la península ibérica

La descodificación del primer genoma completo de un individuo de la cultura de la cerámica de bandas del Neolítico Antiguo encontrado en Stuttgart-Mühlhausen (Alemania), así como de individuos del Mesolítico de Loschbour (Luxemburgo) y La Braña (España), reveló importantes divergencias genéticas entre ambos grupos, y se ha utilizado desde entonces como punto de referencia para realizar análisis comparativos.

Gracias a los avances metodológicos recientes, en la actualidad es posible enriquecer específicamente hasta 1,2 millones de posiciones informativas dentro del genoma humano, de manera que también las muestras peor conservadas puedan ser objeto de análisis genómico. Al contar con una base de datos más amplia enseguida quedó de manifiesto que los primeros agricultores de toda Europa eran muy similares genéticamente, y que guardaban una relación estrecha con las primeras sociedades agrícolas de Anatolia occidental. La expansión de aquellos primeros portadores de la agricultura no llegó a desplazar del todo a los cazadores-recolectores locales, sino que ambas poblaciones se mezclaron gradualmente. La figura 3 apunta a este proceso de mestizaje, por ejemplo, en los casos en los que la posición de los individuos neolíticos centroeuropeos se aleja ligeramente de los primeros agricultores de Anatolia y se acerca a los cazadores-recolectores occidentales.

No obstante, se aprecian claras diferencias regionales y cronológicas en cuanto a la proporción de la mezcla. Si bien la parte cazadora-recolectora todavía era pequeña a principios del Neolítico, particularmente en el sudeste de Europa (0-5%), se observa un aumento en el tiempo de hasta un 10-20% cuanto más hacia el oeste del continente nos encontramos. En Europa central, la proporción del linaje cazador-recolector en los genomas de los primeros agricultores también es baja, y hasta el Neolítico Medio no se registra un incremento, cuantificado en individuos entre más de 1.000 y 1.500 años más recientes. Esto indica que personas con diferentes culturas materiales y distintas prácticas económicas vivieron durante mucho tiempo en paralelo. De hecho, numerosos hallazgos recientes han mostrado que grupos cazadores-recolectores se movieron en la periferia de los asentamientos agrícolas durante casi 2.000 años, aunque hayan permanecido prácticamente invisibles en el registro arqueológico. El mestizaje entre comunidades de agricultores y cazadores-recolectores también tuvo lugar en la península ibérica, en la que el linaje cazador-recolector alcanzaba en torno a un 30% en individuos de la posterior Edad del Cobre (fig. 3, rombos amarillos).

La figura 3 muestra claramente que ni los genes de los cazadores-recolectores del Mesolítico (marcados en azul) ni los de los primeros y los últimos agricultores de Europa (marcados en rojo, rosa y amarillo) se solapan con los de los europeos actuales. Por lo tanto, tuvieron que producirse otros cambios en el acervo génico. Una vez más, el material óseo hallado en numerosas zonas de Europa ha permitido reconocer una nueva transformación en torno al año 3000 a. C. Su alcance fue enorme, lo cual ha causado sorpresa entre los arqueólogos especializados en la incipiente Edad del Bronce, y en este caso tuvo que ver con las poblaciones pastoriles que habitaban en las estepas y los bosques esteparios de Europa oriental entre el mar Negro, el mar Báltico y los Urales. Desde el punto de vista arqueológico, estos grupos se asocian a las culturas yamna y de la cerámica cordada de Europa oriental y central, que desempeñaron un papel protagonista.

Un dato interesante es que los individuos pertenecientes a la cultura de la cerámica cordada del centro de Europa (rombos de color verde oscuro) muestran similitudes con los pastores de comienzos del cuarto milenio de las zonas esteparias rusas (rombos de color verde claro) relacionados con el horizonte de las tumbas de pozo de la cultura Yamna (Fig. 3). Llama la atención que los individuos de ambas culturas poseen una firma genética que difiere significativamente de la de los agricultores del Neolítico Antiguo y Medio, anteriores al 3000 a. C. Los datos de alta resolución y los métodos estadísticos permiten cuantificar los respectivos componentes genéticos. Así, entre el 60% y el 90% de los individuos de la cultura de la cerámica cordada llevaban una firma genética muy similar a la de los portadores de la cultura yamna, con ancestros genealógicos comunes, varias generaciones antes, en los grupos esteparios del Calcolítico (no reflejados en el gráfico). La firma genética de los pastores esteparios del Calcolítico y el Bronce Antiguo puede remontarse, a su vez, a unos orígenes mesolíticos compuestos por cazadores-recolectores del sur del Cáucaso e Irán (fig. 3; CHG, triángulos rosa). Además de este “componente estepario”, entre un 10% y un 40% del linaje genético de los individuos pertenecientes a la cultura de la cerámica cordada puede derivarse de agricultores del Neolítico Antiguo y Medio de Europa oriental, como los de la cultura de las ánforas globulares, lo cual indica otro episodio de mezcla cuando los grupos de pastores se expandieron hacia el oeste y penetraron en Europa central.

Hacia 2600-2400 a. C. surgió en Europa central el fenómeno arqueológico del vaso campaniforme, caracterizado por un peculiar conjunto de ajueres y prácticas funerarias, que se extendió por el centro y el oeste del continente, desde Polonia hasta Portugal y desde Sicilia hasta Irlanda. Sus portadores también muestran vínculos genéticos con la expansión previa de los grupos de pastores procedentes del este, ya que el perfil genético de la mayoría de los individuos enterrados con estos objetos revela igualmente la adquisición de un «linaje estepario» (Fig. 3, triángulos morados), aunque más variable y en proporciones no tan altas como las de las precedentes culturas yamna y de la cerámica cordada. Por ejemplo, diversos estudios arqueogenéticos han demostrado que al horizonte del vaso campaniforme corresponde una renovación genética casi total en Gran Bretaña, donde las proporciones de linaje estepario también son altas, mientras que en el sur y el suroeste de Europa continental el impacto genético fue más leve. En la península ibérica, en la que las tumbas colectivas fueron la forma funeraria dominante durante la Edad del Cobre, las primeras tumbas intrusivas individuales del vaso campaniforme aparecieron en torno al 2500/2400 a. C. en el norte de España, y varias generaciones después también en el sureste.

Pero la transformación genética de las poblaciones europeas de la Edad del Bronce de casi todas las regiones del continente se completó en el paso del tercer al segundo milenio a.C. En este sentido, todos los individuos pertenecientes a las culturas de la Edad del Bronce poseen proporciones variables de «linaje estepario» en su perfil genético, en gradientes que, en términos generales, decrecen de este a oeste y de norte a sur. De hecho, los genomas de los europeos actuales pueden dividirse en tres componentes principales: una parte corresponde a los cazadores-recolectores, otra está relacionada con la llegada de los primeros agricultores, y la tercera es atribuible a los migrantes procedentes de las regiones esteparias de Europa Oriental. Paralelamente a la expansión del componente estepario, se observa una sustitución casi completa de los cromosomas Y heredados exclusivamente por vía paterna, de lo cual se ha inferido una proporción desigual de personas de uno y otro sexo en esa migración con un exceso de varones, aunque también con diferencias regionales en cuanto a la forma y el alcance del fenómeno. En cambio, la variabilidad de los linajes mitocondriales heredados por vía materna refleja en términos generales la distribución tripartita del linaje genético autosómico.

También hubo regiones europeas que no entraron en contacto con portadores del componente estepario hasta más tarde. Los datos más recientes de las regiones alpinas y del área en torno a los lagos suizos muestran que el perfil genético del Neolítico Medio y Tardío perduró en esas zonas hasta mil años después del inicio de las culturas de la cerámica cordada y el vaso campaniforme. La proporción de firmas genéticas neolíticas volvió incluso a aumentar a lo largo de la Edad del Bronce. Algunas regiones de Cerdeña, el sur de los Balcanes y el Egeo se vieron menos afectadas por esta evolución o expuestas a influencias genéticas diferentes del Mediterráneo oriental y el Levante. Todo ello apunta a un entramado, similar a un mosaico, de grupos con diferentes firmas genéticas, lo cual explica la amplia dispersión de individuos de la Edad del Bronce entre el 2400 y el 1600 a. C. que, en términos generales, sentó las bases para las diferentes proporciones en la mezcla genética de los europeos actuales. Todo ello sin descartar otras dinámicas posteriores, como la de la Roma imperial.

Por ejemplo, los individuos de la cultura de Unetice del Bronce Antiguo (círculos azules) de las actuales Austria, Alemania, Polonia y Chequia muestran un perfil genético similar al de los individuos pertenecientes a la cultura del vaso campaniforme, aunque con una dispersión ligeramente menor y una tendencia hacia la cultura precedente de la cerámica cordada. Es posible que en esta época se iniciara un proceso de consolidación, homogeneización e integración, como se ha propuesto al menos para el área de distribución de la cultura de Unetice, y con él una mezcla de portadores de la cultura del vaso campaniforme con una nueva afluencia de gentes del noreste posiblemente vinculada al comercio a lo largo de las rutas del ámbar de Europa central y oriental (ver el artículo 51 del catálogo).

Paralelamente, el comienzo de la Edad del Bronce en la Península Ibérica se caracteriza por la continua mezcla de inmigrantes asociados a la cultura del vaso campaniforme (triángulos morados con contorno) con grupos locales del Calcolítico Antiguo (rombos amarillos con contorno), que dio lugar a culturas nuevas de la Edad del Bronce, como El Argar (círculos celestes con contorno), el Bronce valenciano y otros grupos arqueológicos de esa época (círculos azules con contorno). En ellos, la proporción de linaje estepario está más diluida por el sustrato ibérico local, como puede verse en la figura 3, en comparación con los individuos de la cultura Unetice

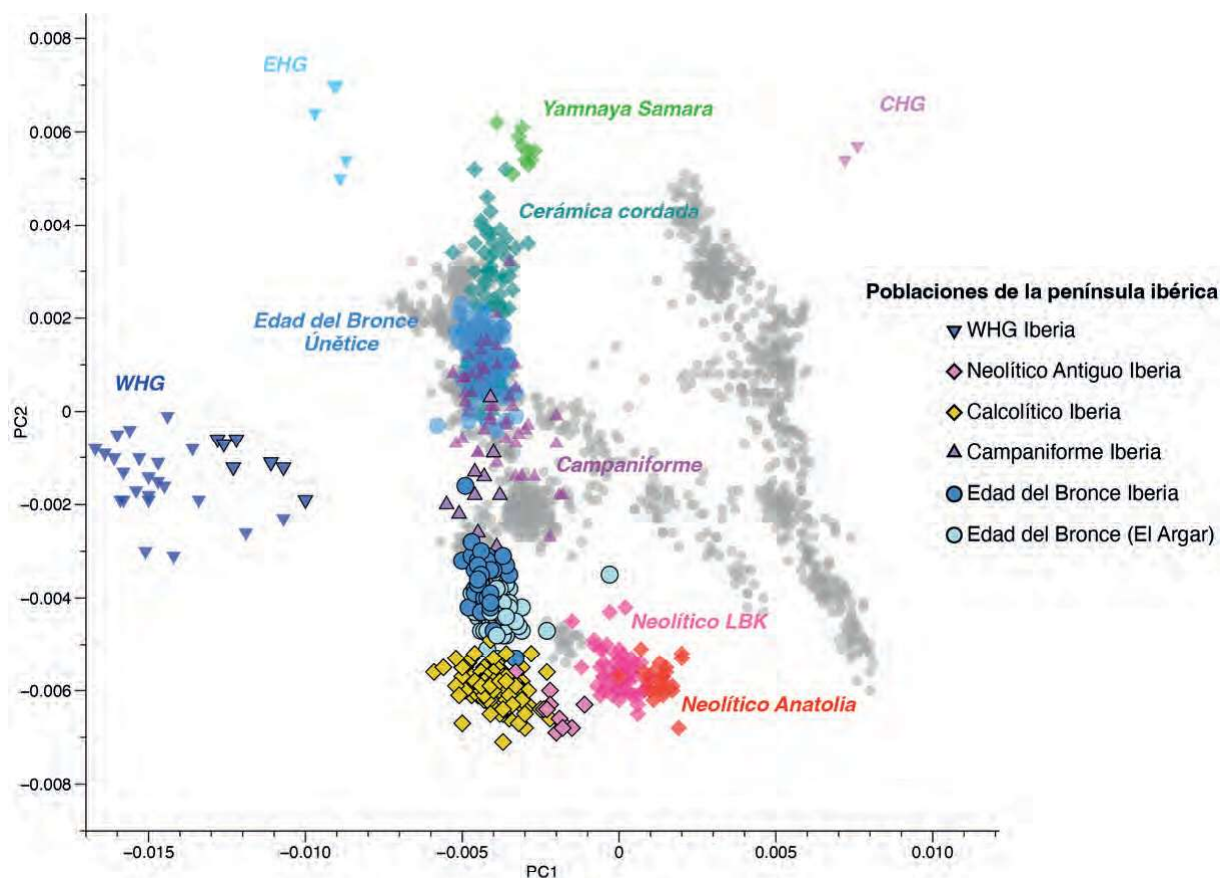


FIG. 3
Análisis de componentes principales de datos del genoma completo de individuos y grupos prehistóricos relevantes de la península ibérica (símbolos de color con contorno negro) y poblaciones de comparación antiguas (símbolos de color sin contorno) y modernas de Eurasia occidental (puntos grises en segundo plano). El gráfico representa la diversidad genética de los individuos prehistóricos, reducida a dos dimensiones principales, sobre la base de centenares de miles de variantes informativas dentro del genoma humano. La distancia entre símbolos simula la distancia genética entre individuos.

centroeuropea. En el caso de El Argar se ha identificado asimismo una tercera contribución menor, relacionada con poblaciones del Mediterráneo central y oriental, a lo largo de los 450 años durante los que se practicó la inhumación de algunos miembros de esta sociedad dentro de los asentamientos (2000-1550 a. C. aprox.). Esta conexión mediterránea también se observa en la fig. 3 en forma de un ligero desplazamiento hacia la derecha de la nube de puntos, particularmente acentuado en dos casos.

Por ahora los datos genómicos asociados a la cultura Otomani-Füzesabony de lo que hoy es Rumanía occidental y Hungría oriental se limitan a un número muy reducido de individuos, por lo que no han podido estudiarse convenientemente (estos datos no se muestran en la figura). No obstante, en la cuenca panónica la Edad del Bronce fue escenario de procesos análogos de mezcla poblacional a raíz de la expansión de las culturas Yamna y de las catacumbas, con distinta repercusión sobre las poblaciones de las llanuras esteparias a lo largo del Danubio y sus afluentes, por un lado, y las de las tierras del interior y las regiones más montañosas de los Cárpatos y los Balcanes por otro. También aquí los individuos pertenecientes a las diferentes culturas del Bronce Antiguo configuran un mosaico de influencias genéticas y culturales que guardan relación con la época de transformaciones que fue el comienzo de la Edad del Bronce. El hecho de que todas las entidades sociopolíticas complejas que se presentan en la exposición Dinastías tengan en común un componente de «linaje estepario», junto con la relación de El Argar con otros grupos mediterráneos, ofrece un sólido respaldo no solo a la idea de la movilidad, sino también de las posibles relaciones a larga distancia entre estas sociedades.

Los estudios arqueogenéticos han dejado patente la naturaleza transformadora de los acontecimientos del pasado, así como sus repercusiones en la configuración del acervo génico europeo. No cabe duda de que los esfuerzos combinados y sostenidos, y la estrecha colaboración entre arqueólogos, antropólogos y genetistas seguirán siendo fuente de descubrimientos apasionantes. En este sentido, cabe mencionar los estudios regionales, incluidos los análisis intracomunitarios sobre parentesco y organización social, que enriquecen la historia local con nuevos matices, pero también los testimonios de períodos posteriores, como la Edad del Hierro o la Alta y la Baja Edad Media, que permitirán conciliar los hallazgos genéticos con las fuentes escritas.

- Furtwängler A, Rohrlach AB, Lamnidis TC, Papac L, Neumann GU, Siebke I, Reiter E, Steuri N, Hald J, Denaire A, Schnitzler B, Wahl J, Ramstein M, Schuenemann VJ, Stockhammer PW, Hafner A, Lössch S, Haak W, Schiffels S, Krause J (2020): Ancient genomes reveal social and genetic structure of Late Neolithic Switzerland. *Nature Communications* 11, 1915. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15560-x>.
- Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, Brandt G, Nordenfelt S, Harney E, Stewardson K, Fu Q, Mittnik A, Bánffy E, Economou C, Francken M, Friederich S, Garrido Pena R, Hallgren F, Khartanovich V, Khokhlov A, Kunst M, Kuznetsov P, Meller H, Mochalov O, Moiseyev V, Nicklisch N, Pichler SL, Risch R, Rojo Guerra MA, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Wahl J, Meyer M, Krause J, Brown D, Anthony D, Cooper A, Alt KW, Reich D (2015) Massive migration from the steppe is a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 522: 207-211. doi:10.1038/nature14317.
- Lazaridis I, Patterson N, Mittnik A, Renaud G, Mallick S, Sudmant PH, Schraiber JG, Castellano S, Kirsanow K, Economou C, Bollongino R, Fu Q, Bos K, Nordenfelt S, de Filippo C, Prüfer K, Sawyer S, Posth C, Haak W, Hallgren F, Fornander E, Ayodo G, Babiker HA, Balanovska E, Balanovsky O, Ben-Ami H, Bene J, Berrada F, Brisighelli F, Busby GBJ, Cali F, Churnosov M, Cole DEC, Damba L, Delsate D, van Driem G, Dryomov S, Fedorova SA, Francken M, Gallego Romero I, Gubina M, Guinet JM, Hammer M, Henn B, Helvig T, Hodoglugil U, Jha AR, Kittles R, Khusnutdinova E, Kivisild T, Kucinskas V, Khusainova R, Kushniarevich A, Laredj L, Litvinov S, Mahley RW, Melegh B, Metspalu E, Mountain J, Nyambo T, Osipova L, Parik J, Platonov F, Posukh OL, Romano V, Rudan I, Ruizbakiev R, Sahakyan H, Salas A, Starikovskaya EB, Tarekgn A, Toncheva D, Turdikulova S, Uktverye I, Utevska O, Voevoda M, Wahl J, Zalloua P, Yepiskoposyan L, Zemunik T, Cooper A, Capelli C, Thomas MG, Tishkoff SA, Singh L, Thangaraj K, Vilems R, Comas D, Sukernik R, Metspalu M, Meyer M, Eichler EE, Burger J, Slatkin M, Pääbo S, Kelso J, Reich D, Krause J (2014) Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 513: 409–413. doi:10.1038/nature13673.
- Marcus JH, Posth C, Ringbauer H, Lai L, Skeates R, Sidore C, Beckett J, Furtwängler A, Anna Olivieri A, Chiang CWK, Al-Asadi H, Dey K, Joseph TA, Liu, C-C, Der Sarkissian C, Radzeviciute R, Michel M, Gradoli MG, Marongiu P, Rubino S, Mazzarello V, Rovina D, La Fragola A, Serra RM, Bandiera P, Bianucci R, Pompianu E, Murgia C, Guirguis M, Pla Orquin R, Tuross N, van Dommelen P, Haak W, Reich D, Schlessinger D, Cucca F, Krause J, Novembre J (2020) Genetic history from the Middle Neolithic to present on the Mediterranean island of Sardinia. *Nature Communications* 11, 93. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14523-6>.
- Mathieson I, Alpaslan-Roodenberg S, Posth C, Szécsényi-Nagy A, Rohland N, ..., Haak W, ..., Krause J, Pinhasi R, Reich D (2018) The genomic history of southeastern Europe. *Nature* 555:197-203. doi: 10.1038/nature25778.
- Olalde I, Brace S, Allentoft ME, Armit I, Kristiansen K, ..., Pinhasi R, Haak W, Barnes I, Lalueza-Fox C, Reich D (2018) The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe. *Nature* 555: 190-196. doi:10.1038/nature25738.
- Olalde I, Mallick S, Patterson N, Rohland N, Villalba-Mouco V, Silva M, ..., Kennett DJ, Richards MB, Werner Alt K, Haak W, Pinhasi R, Lalueza-Fox C, Reich D (2019) The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years. *Science* 363(6432):1230-1234. doi: 10.1126/science.aav4040.
- Papac L, Ernée M, Dobeš M, Langová M, Rohrlach AB, Aron F, Neumann GU, Spyrou MA, Rohland N, Velemínský P, Kuna M, Brzobohatá H, Culleton B, Daněček D, Danielisová A, Dobšíková M, Hložek J, Kennett DJ, Klementová J, Kostka M, Křišťuf P, Kuchařík M, Hlavová JK, Limburský P, Malýková D, Mattiello L, Pecinová M, Petříšáková K, Průchová E, Stránská P, Smejtek L, Špaček J, Šumberová R, Švejcár O, Trefný M, Vávra M, Kolář J, Heyd V, Krause J, Pinhasi R, Reich D, Schiffels S, Haak W (2021) Dynamic changes in genomic and social structures in third millennium BCE central Europe. *Science Advances* 7(35):eabi6941. doi:10.1126/sciadv.abi6941.
- Rivollat M, Jeong C, Schiffels S, Küçükalıpcı I, Pemonge M-H, Rohrlach AB, Alt KW, Binder D, Friederich S, Ghesquière, Gronenborn D, Laporte L, Lefranc P, Meller H, Reveillas H, Rosenstock E, Rottier S, Scarre C, Soler L, Wahl J, Krause J, Deguilloux M-F, Haak W (2020) Ancient genome-wide DNA from France highlights the complexity of interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers. *Science Advances* 6, eaaz5344. DOI: 10.1126/sciadv. eaaz5344.
- Villalba-Mouco V, Oliart C, Rihuete-Herrada C, Childebayeva A, Rohrlach AB, Fregeiro MI, Beltrán EC, Velasco-Felipe C, Aron F, Himmel M, Freund C, Alt KW, Salazar-García DC, Atiénzar GG, de Ibáñez MPM, Pérez MSH, Barciela V, Romero A, Ponce J, Martínez A, Lomba J, Soler J, Martínez AP, Fernández AA, Haber-Uriarte M, de Muñoz CRT, Olalde I, Lalueza-Fox C, Reich D, Krause J, Sanjuán LG, Lull V, Micó R, Risch R, Haak W (2021) Genomic transformation and social organization during the Copper Age - Bronze age transition in Southern Iberia. *Science Advances* 7(47): eabi7038.