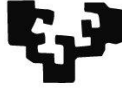


eman ta zabal zazu



Universidad del País Vasco Euskal Herriko Unibertsitatea

**HISTORIAKO GRADUA
2019-2020 IKASTURTEA**

Gradu Amaierako Lana

HISTORIAURREKO DNA AZTERKETAK

Egilea: Andrea Pérez Catena
Tutorea: Naroa Garcia Ibaibarriaga
Geografia, Historiaurrea eta Arkeologia saila

LABURPENA

Antzinako aztarnetan egindako ikerketa genetikoaren garrantzia handitu egin da azken hamarkadetan, batez ere biologiak biomolekulen gaineko ezagutza handitzearen ondorioz. Iraganeko populazioen inguruko hipotesiak planteatzea edo birplanteatzea ahalbidetu du antzinako DNAk, eremu-zientifiko honen erabilera arkeologian geroz eta nabarmenagoa delarik. Hori dela eta, disziplinaren erabilgarritasuna adierazteko, lau kasu edo adibide azalduko ditugu lan honen bitartez: basahuntz pirenaikoa eta alpetarrarena, neandertal eta GAMrena, Denisovarrena eta Solent-eko gariarena. Guztiak, izaera desberdinetako ikerketa genetikoak dira, hau da, metodologia eta hipotesi desberdinak sortu dituzten azterketak. Horrela, antzinako informazio genetikoaren azterketa oinarri duten ikerketen aniztasuna ikusiko dugu, erabilpenak sor ditzazkeen arazoekin batera. Azken honekin lotuta, eremu-zientifikoak izan ditzakeen izaera desberdinetako arazoak azalduko ditugu. Alde batetik, manipulazioak berak ekar ditzazkeen arazoak, eta bestetik, bestelako disziplina desberdinen arteko desadostasun eta koordinazio faltak ere ekar ditzazkeenak.

Hau guztia, iturri eta oinarri desberdinetako artikuluen zientifikoaren erabilaren bitartez azalduko dugu, ikerketa bakoitzak erabilitako metodo, interpretazio eta kritika desberdinak kontuan hartuko ditugularik. Soilik horrela, kasu bakoitzaren ikerketa-eboluzioa eta hipotesi berrien azalpenak ezagutuko ditugu, betiere gainerako ikertzaileek hauekiko adierazitako baliogarritasun edo onespena kontuan hartuz. Horrela, basahuntz alpetarraren eta pirenaikoaren inguruko bi hipotesi nagusi daudela, neandertala eta GAM-ren artean ekarpen genetikoak egon zirela, Mesolitoan Ekialde Hurbiletik Solent itsasarteko eremura beharbada nekazaritza iritsi zela eta neandertalen garaikidea zen espezie bat egon zela azalduko dugu. Ikerketa hauen hasierako metodologiari erreparaturik, hauetan emandako aurrerapenei esker, emaitza eraginkorrago eta oinarri sendoagoa duten hipotesiak eratuko direla ikusiko dugu, lanean zehar aipatutako arazoei aurre egiteko estrategia desberdinekin batera. Hau, batez ere, eremu zientifiko desberdinetako ikerlarien arteko koordinazio eta kooperazioaren bitartez lortu daitekeela azpimarratuko dugu, bakoitzaren interesetatik at.

Antzinako DNAREN erabilgarritasuna arkeologian nabarmena dela ikus dezakegun arren, oraindik ere eremu zientifikoaren baitan egin daitezkeen aldaketak eta konponketak badaude. Egia da disziplinak izandako aurrerapenak nabarmenak izan direla arkeologiaren baitan, baina ezin ditzakegu ikerketa guztiak DNAREN erabilerara mugatu, hau da, arkeologiak mota desberdinetako eremu-zientifikoak erabili behar ditu. Hortaz, ikerketa askoren oinarria suposatuko duten arren, arkeologiak disziplina desberdinen laguntza edo beharra dauka, betiere ikuspegi edo hipotesi desberdinak planteatzeko.

Aurkibidea

1. Sarrera.....	3
2. Genetikaren erabilera.....	4
2.1. Antzinako DNA-ren aplikazio metodologikoak eta arazoak.....	4
2.2. DNA motak.....	6
2.3. Paleoinguruaren ezagutza, DNA sedimentarioa.....	7
3. Basahuntzaren eboluzioa eta hedapena Europan. <i>Capra pyrenaica</i> eta <i>Capra ibex</i> -aren kasuak.....	8
3.1. Bi olatuen teoria.....	10
3.2. Olatu bakarraren teoria.....	11
3.3. Azterketa molekularrak.....	11
4. <i>Homo neanderthalensis</i> -aren genoma-azterketa <i>Homo sapiens</i> -aren jatorrirako.....	14
5. Espezie berri baten agerpena: Denisovarrak.....	18
6. Bouldnor Cliff-eko <i>Triticum</i> -aren ikerketak.....	20
7. Ondorioak.....	22
8. Bibliografia.....	25

1. Sarrera

XX.mendeko ikerlariek DNAREN inguruko ezagutzak handitu zituzten, gure identitate eta herentzia genetikoa non kokatzen zen eta nolakoa zen jakitea ahalbidetu zutelarik. Biomolekularen ezagutza handitzeak, iraganeko informazio genetikoa ulertzea, eta ondorioz, manipulatzeko aukera ere eman zuen. Azken hau, antzinako informazio genetikorekin lotu dezakegu batez ere, izaera honetako iraganeko ikerketak XX.mendearen azken herenean sortu eta hedatu baitziren. Honek, jadanik eratutako teoria askoren birplanteaketa edota hipotesi berriaren sorrera suposatu zuen.

Iraganeko informazio genetikoa oso baliagarria da gaur egungo historiaurreko ikerketa askotan. Izan ere, antzinakotasunaren ezaugarriak gehienetan arkeologiaren baitan arazoak sortzen ditu, batez ere kontserbazioaren aldetik. Antzinako DNAk ondoren azalduko ditugu zenbait arazoak dituen arren, egia da paleogenetikaren metodo eta teknika garaikide askori esker, iraganari buruzko informazio ugari ezagutzea ahalbidetu duela. Hori dela eta, lan honen bitartez, zenbait kasu helaraziko ditugu, biomolekulak arkeologian duen erabilgarritasuna adierazteko. Adibideak, espezie berri baten aurkikuntza, Denisovarrak; Paleolitoko bi espezieen arteko kontaktuak eboluzioan izandako eragina, Neandertal eta GAMren kasua; espezie baten hedapena eta taxonomía sailkapena, basahuntz pirenaiako eta alpetarraren adibidearekin; eta azkenik, landare bate informazio genetikorekin erabilera, nekazaritzaren hedapen teoriaren birplanteaketarako eta garaiko Britainia Handiko paleoingurua ezagutzeko. Dena den, kasu bakoitzaren azalpenaz gain, DNAREN inguruko argibideak ere eman nahi izan ditugu, ondoren azalduko diren zenbait kontzeptu, prozesu eta arazo hobeto ulertzeko.

Guzti hau lantzeko, aurrera eramandako metodoa, iturri edota aldizkari desberdinetako artikulu zientifikoaren erabilpena izan da. Ikerketa bakoitzaren helburuak eta erabilitako metodoak hartu dira kontuan, baita beste autoreek ikerketaren inguruko kritikak ere. Horrela, adibide bakoitza iturri desberdinetan kontsultatu da, analisi osatu baten eraketa burutzeko.

2. Genetikaren erabilera

Azterketa genetikoaren oinarria DNA¹ molekularen analisisia da. Organismoetan aukitzen den biomolekula izanik, organismoen garapen eta funtzionamendurako informazio edo irizpideak ditu. Bizidun edo organismoen informazioaren biltegia da (Alcalá, 2015). Hori dela eta, herentziarekin erlazioa daukan biomolekula da eta zeluletako mitokondrietan eta nukleoan aurki daiteke (Palomo eta Arroyo, 2012).

Arkeologiak, azken hamarkadetan populazioen baliabiltate genetikoa, eta ondorioz, izan zituzten mugimendu, nahasketa eta eboluzioa ezagutzeko erabili du (Ureña, 2015). Horrela, paleogenetikaren kontzeptua sortu zen, antzinako organismoen aztarnetako DNA sekuentziak aztertzen dituen arkeologiaren eremua definitzeko (Roy, 2017). Aztertu ohi diren laginak, mikroorganismo, landare, animalia zein gizakien aztarna biologikoak izaten dira (Pilipenko eta Molodin, 2019).

2.1. Antzinako DNA-ren aplikazio metodologikoak eta arazoak

Dena den, arkeologiaren baitan izandako ekarpenak, XX.mendean molekula honen inguruko ezagutzen aurrerapenei esker eman ziren (Palomo eta Arroyo, 2012). Izan ere, antzinako DNA ateraketa eta anplifikazioaren lehenengo ikerketak ez dira 80ko hamarkadara arte iritsiko. Ordutik aurrera, DNA sekuentziak lortzeko, klonazioa edo bikoizketa eta zuzeneko sekuentziazioa erabiltzen hasi ziren (Ureña Herradón, 2015). Antzinako material genetikoaren lehenengo laginak, Pilipenko eta Molodinen arabera (2011), zaldi espezie desagertu batenak izan ziren, duela 140 urteko *Equus quagga* batenak hain zuzen. Lehenengo azterketa paleogenetikoei esker, antzinakotasun handiagoko aztarnen gaineko ikerketak ahalbidetu ziren, oro har, Pääbok 1985.urtean 2400 urteko Egiptoko momia bati egindakoak (Palomo eta Arroyo, 2012). 1989tik aurrera marko

¹Nahiko berezia da egiturari dagokionez, izan ere, zelularen zein molekulen kondentsazio mailaren arabera modu batekoa edo bestekoa izango da. Lehenengo mailan egitura lineala mantentzen du molekularen oinarritzko unitateen bitartez, hau da, nukleotidoen bitartez. Nukleotido kate hauek osagarria den beste nukleotido kate batekin elkartzen da, base nitrogenatuen bitartez; base hauek adenina, guanina, zitosina eta timina izan daitezke eta nukleotidoaren zati bat suposatzen dute, horrela kontrako noranzkoak edo antiparaleloak diren bi kate sortuko dira hidrogeno lotura kobalenteen bitartez. Hauek, kiribildu egiten dira proteinekin kromatina sortuz. (Jiménez eta Merchant, 2003; Palomo eta Arroyo, 2012).

kronologiko zabalago baten aztarnen ikerketak ahalbidetu ziren, 300 eta 5500 urte tarteko hezurren gaineko analisiak egitea lortu baitzuten².

Paleogenetikak hamarkada horretan izandako aurrerapenik aipagarriena, polimerasa kate erreazioaren ezagutza izan zen, 1986an Kary Mullis-en eskutik. Metodo honek, DNA molekularen degradazioak sortzen dituen arazoei aurre egitea zuen helburu. Izan ere, organismoa hiltzean kate edo sekuentzia genetikoak askatu eta DNAren hondamendi kimikoa hasten da, ezin daitekularik nukleotido berrien atxikipena edo DNA polimerasaren blokeoaren bitartez katearen luzapenik eman. Hondamendi hauek, Hofreiteren arabera (2001), hidrolitiko eta oxidatiboak dira. Erreakzio oxidatiboekin, base nitrogenatuen deribatuak sor daitezke; bestalde, base hauen lekualdatzea ere gerta daiteke. Trantsizio kimiko honek, erreakzio gehienak bezala, arrasto edo substantzia batzuk sortzen ditu, zeintzuk informazio genetikoan konposizio berriak sortzea eragiten duten, sekuentziak aldatuz. Honek azken batean zenbait ikerketaren gaineko emaitza faltsuak lortzea eragin zuen (Ureña, 2015). Hala ere, entzimek sortutako erreakzio kimikoetatik gain, molekularen hondatzea bestelako faktore fisiko-kimikoek ere eragiten dute, hala nola: lurraren hezetasuna, gazitasuna, lurreko inhibitzaileak eta tenperatura (Palomo eta Arroyo, 2012). Bestalde, hondatzea arintzen duten organismoak ere badaude: onddoak eta bakteriak, besteak beste.

Laginen manipulazioa eta ateraketarekin ere arazoak sortu dira. Horietako bat laginen urritasuna da, nahiz eta polimerasa kate erreazioari esker kopia gehiago lortu daitezkeen, arestian azaldutako molekularen hondatze-faktoreek ateraketa zailtzen dute (Palomo eta Arroyo, 2012). Bestalde, laginaren kutsatze-probabilitate altua daukagu, DNA modernoarekin nahasteko gaitasun handia baitu.

Oztopo guzti hauek gainditzeko, laborategietan zenbait metodo eta prozesu aurrera eramaten dira. DNA-ren kutsadurarekin amaitzeko, *criterios de autenticidad* argitaratu zen kutsatze iturri kopurua txikitzeko (Palomo eta Arroyo, 2012). Inhibitzaileen infiltrazioa polimerasa kate erreazioa egin ondoren burutzen da material genetikoak gel batean utziz,

²1997an Neandertal baten DNA mitokondrialak aztertzea lortu zen (Palomo eta Arroyo, 2012) eta 2001. urtean desagertutako espezie baten genoma mitokondrial osoa lortu zen, Zelanda Berriko Moa-rena.

kate erreakzioaren bitartezko sekuntzia baliagarria den edo ez jakiteko (Palomo eta Arroyo, 2012). Nukleotido kateen fragmentazioaren arazoari dagokionez, sekuentzia txikien handitzea egiten da, bestelako kate zati txikien gainjarpena ematen delarik (Palomo eta Arroyo, 2012).

2.2. DNA motak

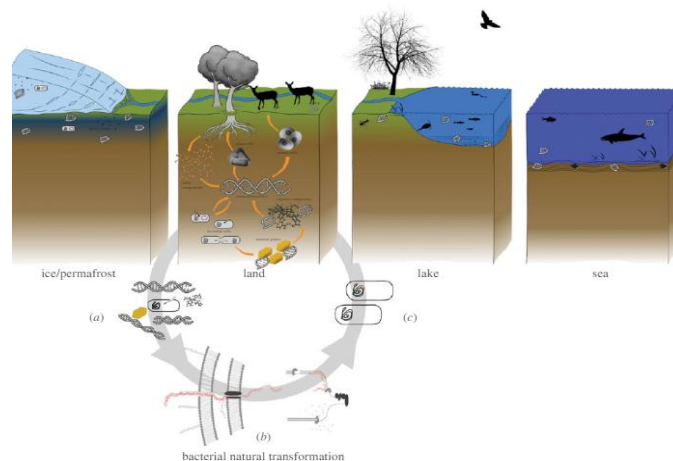
Animali zelula guztietan bi DNA mota hauek aurki daitezke: nuklearra zelularen nukleoan, eta mitokondriala, mitokodrietan (Palomo eta Arroyo, 2012). DNA nuklearraren azterketei esker, etnien eta haplotaldean informazioa lortu daiteke. Izan ere, nukleoan dagoen informazio genetikoa zelularen bizi-zikloan zehar, kromosometan antolatzen da, bi motatako kromosomak aurkitu daitezkeelarik: autosomiko eta ugalketa kromosomak (Palomo eta Arroyo, 2012). Azterketa gehienak bigarren kromosoma hauetan kontzentratzen dira, harreman familiarak edota aitaren aldetik erlazio filogenetikoak ezagutzeko. Azken hau, Y kromosomaren bitartez lortu dezakegu; X kromosomaren bitartez, ordea, aita-alaba erlazioak.

DNA mitokondrialaren kasuan, Y kromosomaren bitartez lortzen denaren informazio nahiko antzekoa eskuratzen da. Batez ere populazioen inguruko informazioa eskeintzen digu, oro har, populazioaren eboluzioa ezagutu dezakegu errekonbinazio faltarengatik. Mitokondrietako informazio genetikoa amarengandik herentzian hartutakoa da, izan ere, espermatozoideetan aitaren mitokondriak desagertarazten baitira zehazki. Gainera, honen transmisioa errekonbinaziorik gabe burutzen da, eta horrek informazio genetikoaren nahasketa ekiditzen du, ondorengoei aldaketarik gabe helarazten zaielarik (Cardoso et al., 2011). Jatorri honetako informazio genetikoaren desabantailen artean bariabilitatea daukagu, hau da, mutazio-tasa altua eta obuluen erreprodukzioan mitokondrien kopuruaren gutxitzea; honek azkenean haplotalde eta haplotipo desberdinen sorrera suposatzen du. Dena den, DNA mitokondrialak nuklearra baino kalitate hobea izan ohi du, izan ere, zelula bakoitzeko mitokondria bat baino gehiago dauzkagu, soilik nukleo bakar baten aurrean; eta mitokondriek mitz bikoitza duten bitartean, nukleoak mintz bakarra dauka.

2.3. Paleoinguruaren ezagutza, DNA sedimentarioa

Antzinako DNAREN azterketek populazioen mugimendu, taxonomia-determinazioa eta eboluzioa ezagutzeko aukera emateaz gain, garai bateko ekosistemen ezagutza ere ahalbidetzen dute. Ingurumenaren DNAREN bitartez, iraganeko biodibertsitatearen inguruko informazioa eskuratu dezakegu (Pedersen et al., 2015). Hori dela eta, aurkitutako makrofauna aztarnetaz gain, paleoingurunearen ezagutzan, organismoek uzten duten DNA extrazelularra ere hartu behar da kontuan: azala, ezkata, gernua, gorozkiak, arraultz-oskolak, ilea, listua, lumak, egagropilak, sustraietako zelulak, etab. Horretaz gain, antzinako produkzio-gaiak ezagutzeko kontserbatutako landareen haziak oso baliagarriak dira, hau da, nekazaritzarako erabilitako produktuak ezagutzeko. Horretarako haziak oso erabilgarriak izaten da askotan, izan ere, nekazaritzako erabilitako lehenengoetariko lehengaiak izan ziren (Allaby et al., 1997).

Egia da makrofosilek eskaintzen diguten informazioa oso baliagarria dela, baina hauek ere urriagoak dira. DNA sedimentarioan aurkitutako aztarnak, aldiz, ugariagoak izaten dira, batez ere kontserbazio oneko lekuetan (Zobel et al., 2018). Hauek normalean, tenperatura oso hotzak dauden lekuetan, bereziki glaziarretan; lurzoruan; ur-eremu guztietan, aurki daitezke (1.irudia).



1.irudia: Animalien eta landareen DNA aurkitu daitezkeen inguruneak: glaziarretan, lurreko sedimentuetan, aintziretan, ibaietan eta itsasoan. Landare eta animalien DNA aztarnek bakterien genoma aldatu dezakete. *Iturria: Pedersen et al., 2015.*

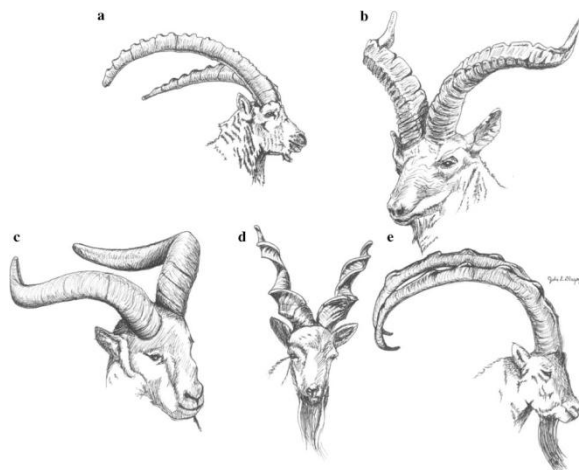
3. Basahuntzaren eboluzioa eta hedapena Europan. *Capra pyrenaica* eta *Capra ibex*-aren kasuak

Gaur egun, *Capra* generoaren taxoi anitz aurki daitezke munduan zehar (Ropiquet eta Hassanin, 2006). Hori dela eta, generoak hainbat espezie dituela esan dezakegu, eremu domestiko edo basatian bizi direnak Autoreen arteko eztabaidak sortu dira genero honen taxoi-determinazioa egitean, izan ere, hauek sailkatzeko irizpide eta ikuspuntu desberdinak erabiltzen dituzte. Honi, bariabilitate genetiko txikia ere gehitu behar zaio (García-González, 2011). Taxoien determinazio horren adibide Ropiquet eta Hassanin (2006) ditugu, zeintzuk espezie etxekotu bakarra eta zortzi espezie basati identifikatu zituzten. Hala ere, UICN-ko (<https://www.iucnredlist.org/>) zerrendan oinarrituko gara, generoaren bederatzi espezie sartuko ditugularik: *C. aegagrus*, *C. caucasica*, *C. cylindricornis*, *C. falconeri*, *C. ibex*, *C. nubiana*, *C. pyrenaica*, *C. sibirica* eta *C. walie*.

Generoari dagokionez, honi dagozkion espezie basatien inguruan hitz egingo dugu, Europan zeharreko hedapena eta eboluzioa aztertzean, bi espezieetan zentratuko garelarik batez ere. Horretarako, generoak egun hartzen dituen esparru geografikoa ezagutzea lagungarria izango zaigu. Eremu geografiko zabala hartzen du, batez ere mendiguneak: Afrikako eta Arabiako ipar-ekialdean, Caucaso, Himalaya eta Asia erdialdeko belardiak okupatzen ditu (Ureña Herradón, 2015).

Generoaren sorrerari dagokionez, lehengo arrastoak Europako Erdi Pleistozenokoak dira, hala ere, ikerlariak Asiako Pliozenoan sortu zela esaten dute (Ropiquet eta Hassanin, 2006). Hori dela eta, Ureñaren arabera (2015), generoaren sorrera Pliozeno eta Pleistozeno hasieran koka dezakegu, izan ere, bertan emandako aldaketa klimatikoek, basahuntza mendialdeko guneetako animalietara eboluzionatu zen, modu azkar batean mendiguneko espezie ugari sortuko zirelarik. Habitataren faktoreak, nolabaiteko oztopoa suposatzen du, izan ere, toki hauetako irisgarritasun txikia dela eta, aztarna gutxi aurkitu dira. Hori dela eta, genero honen historiaren inguruan oso gutxi dakigu.

Taxoi-determinazioaren gaira bueltatuz, azken hamarkadetara arte erabilitako irizpide tradizionalak eztabaidagarriak dira. Hauek, batez ere morfologikoak dira (2.irudia) eta egungo ikerketa genetikoaren aurrerapenekin zalantzan jarri dira. Izan ere, irizpide morfologikoen erabilera subjektiboa izan daiteke askotan, zehaztasun faltarengatik³ nagusiki (Ureña et al., 2018). Honi ahaidetuta dauden organismo desberdinen arteko nahasketa



2.Irudia: *Capra* generoko espezieen adar-morfologia. Iturria: Ureña, 2015.

edo hibridazio ugalkorrak gehitu behar zaizkio, oztopo bat suposatzen baitute taxoi hauen determinazioa burutzeko orduan. Dena den, espezie basatien garapen anitzak ahalbidetu ziren hibridazio arin horri esker (Ropiquet eta Hassanin, 2006). Hori dela eta, espezie kopuruen inguruko iritzi desberdinak aurki ditzazkegu.

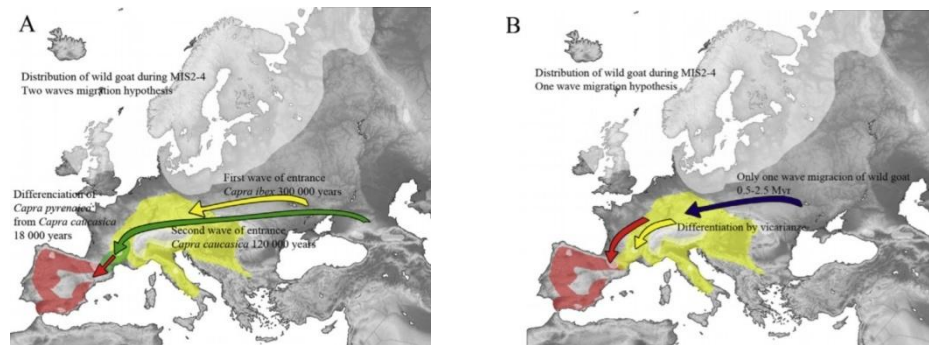
Geografikoki Europara mugatzen baldin bagara, azken urteetan bi espezie zehatzei arreta jarri zaie batez ere: *Capra pyrenaica* eta *Capra ibex-a*. Hala ere, kontuan hartzekoa da *C. pyrenaica*ren bi azpiespezie soilik aurki daitezkeela egun (Groves eta Grubb, 2011) eta honek ere oztopoa suposatzen duela. Parametro morfologikoak kontuan hartuz, bi espeziak berdina direla⁴, edo bata beestearen azpiespezia dela ondorioztatu dute zenbait autoreek (Ureña et al., 2018). *C. pyrenaica*-ri dagokionez, taxonomia-determinazio arazo berdina gertatzen dira azpiespezieak sailkatzeko orduan (García-González 2011). Cabrerak 1917an, arren adarretan eta ilean oinarriturik azpiespezieak sailkatu zituen. Aldi berean, Cameranok bi espezie sailkatu zituen: *C. pyrenaica* eta *C. hispanica*, eta gainerako azpiespeziak bi espezie hauenak izango dira, antzekotasun morfologiko handiena duenaren arabera. Bestalde, De la Cerda & De la Peñak, 1971an, azpiespezieen sailkapena alboratzen dute, mota eta eremu geografikoen arabeko arrazak bezala sailkatu behar direla esanez.

³Orain dela gutxi arte erabilitako metodologia taxonomikoak morfologia zuen oinarri. Batez ere adarren forma eta kolorea hartzen ziren kontutan. Hala ere, azken hamarkadetan alboratzen hasi dira zenbait arrazoiren ondorioz, batez ere hautespen sexuala eta ingurumenarekin lotutako faktoreak (Ureña, 2015).

⁴Espezie bakar bezala definituak izan direnean *C. Ibex* bezala aurkeztua izan da; azpiespezie bezala adierazi denean, aldiz, *C. ibex-ari*, *C. ibex ibex* izena aitortu zaio (Ureña et al., 2018).

Couturierrek, aldiz, 1962an guztiak Pirineotako taxoi iberiarrarengandik etor daitezkeela dio, azken batean espezie guztien arteko hibridazioa eman denez, hauek ezin dira bereiztu eta. Hala ere, guk egunean UICN-ren (2020) eredu jarraituko dugu sailkapena egiteko orduan, Pirinioetako ahuntzari lau azpiespezie aitortuko zaizkiolarik: *C. p. pyrenaica*, *C. p. victoriae*, *C. p. hispanica* eta *C. lusitanica*; Alpeetako basahuntza *Capra ibex* bezala kontsideratuko dugu.

Jatorriaren kasuan bezala, espeziak Europan izandako hedapena nola izan zen ez dago argi. Bi hipotesi nagusi daude: oinarri morfologikoa duena, olatuen bitartezko hedapen teoria; eta oinarri genetiko duena, olatu bakarraren teoria.



3. Irudia: *Capra pyrenaica* eta *Capra ibex*-a Europan izan zuen hedapenaren teoriak: (A) bi olatuen teoria eta (B) olatu bakarraren teoria. Iturria: Ureña et al., 2018.

3.1. Bi olatuen teoria

Crégut-Bonnuore izango da teoria honen sustatzaile nagusia, zein basahuntz pirenaiko eta alpetarraren hedapena Europan zehar bi aldietan eman zela defendatzen duen. Lehenengo hedapen baten bitartez, ahuntz alpetarra edo *C. ibex*-aren etorrera eman zela esango du; eta bigarren batean, ahuntz pirenaikoaren aitzindariarena, hau da, *Capra caucasica*-rekin ahaidetasuna zuen espeziearena (Ureña, 2015; Magniez, 2009).

Honetarako, Frantziako Lazaret eta Italiako Alpeetako Prince izeneko kobazulo baten aurkitutako erregistroari erreparatu zion, hezurretako nukleoan eta hortzen ezaugarri morfologikoei erreparatu. Lehenengo olatua duela 250.000-127.000 urte iritsi zen *Capra*

ibex-arekin, Asiatik zetorren (3.irudia). Horrela, Alpeetara eta Frantziako erdialdeko mendigunean ezarri zen. Bigarren olatua, 80.000an izan zela defendatuko du, *Capra caucasica*-ren aintzindaria zena. Hau, basahuntz alpetarraren antzera, Europako mendebaldera arte iritsiko da, baina ez du lehenengo olatuko *Capra*-rekin kontakturik izango; izan ere, bi espezie hauen esparru geografikoa, hein handi batean, mendebaldea izango den arren, ez dute inolako kontakturik izango. Basahuntz iberiarra Frantziako erdialdeko eta mendebaldeko Alpeetan zegoen bitartean, pirenaikoaren aintzindariak zonalde hau saihestu eta Frantziako erdialdeko mendigunera eta Pirinioetako ekialdera iritsi zen. Bertan, *C. pyrenaica*-ra eboluzionatuko du eta 18.000 urtearen inguruan Pirinioak zeharkatu zituen.

3.2. Olatu bakarraren teoria

Teoria honek, aurrekoarekin alderaturik, emigrazio bakar bateko hedapena eman zela defendatuko du. DNA mitokondrialak, DNA nuklearraren Y kromosomaren azterketa eta alozimen analisiaren bitartez lortutako emaitzek sortu zuten hipotesia (Crégut-Bonnoure, 2009). Datatutako aztarnen arabera, Erdi-Behe Pleistozenoan eman zen hedapena Asiatik. Dena den, aurreko teoriarekin kontrastatuz, bi espezie hauek kontaktuan egon zirenen ebidentziak aurkitu dituzte Turingiako aztarnategi batean, Alemanian (Manceau et al., 1999); hau hibridazio baten kasua izango litzateke, gazezur baten aurkikuntza oinarri duena. Horretaz gain, bi espezie hauetako DNA mitokondrialak aztertuz, bien arteko desberdintasun genetikoa %2 baino gutxiagokoa zela ikusi zuten (Hassanin et al., 2012). Bestalde, Bonnoure-ren teoria deuseztatzen dituzten ebidentzien artean, kronologia daukagu. Izan ere, basahuntz pirenikoaren Behe eta Goi Pleistozenoko aztarnak aurkitu dira, Bonnuerek esaten zuena baino askoz ere lehenagokoak, espeziearen sorrera uste baino goiztiarragoa izan zelarik beraz (Manceau et al., 1999).

3.3. Azterketa molekularrak

80. hamarkadako antzinako DNAREN aurrerapenek, *Capra* generoaren inguruko hipotesi alternatibo baten oinarriak ahalbidetu zuten 90ko hamarkadan zehar. Harlt eta Manceauk,

Bonnouren teoria deuseztatzen zuten emaitzak lortu zituzten lehenengoetarikoak izan ziren (Manceau et al., 1999). Harlt-ek bi espezieen arteko distantzia genetiko oso txikia zegoela ikusi zuen bi modutan: alde batetik, “neighbour-joining” eta “maximum-likelihood” analisi filogenetikoekin; eta bestetik, alozimen emaitzen bitartez. Dena den, aurretiazko edo lehenengo emaitzak izanik, hauen akats-margina kontuan hartu behar zela esan zuen. Azken batean, ordura arte sendotuta zegoen hipotesi baten deuseztapena frogatzen zuten lehenengoetariko azterketa genetikoak ziren, antzinako aztarnen gaineko ikerketa genetikoaren gaineko ezagutza oso hedatuta ez zegoelarik (Harlt et al., 1992). Manceauk DNA mitokondrialaren azterketak eraman zituen aurrera, museoetako eta aztarnategietan aurkitutako hezurren gainean batez ere. Erabili zituen metodoen artean, b zitokromoaren azterketak eta DNA-ren kontrolatzeko eremuarena ditugu (Manceau et al., 1999). Hori dela eta, 34 aztarna erabili zituen, zehaztzeko filogenetikoa burutzeko (Kazanskaya et al., 2007).

Planteamendu berriaren sorreraz geroztik, azterketa anitzak egin dira generoaren inguruan. Honek, azken batean, olatu bakarreko teoria sendotu du hein handi batean. Hiru metodo erabili dira populazioaren hedapena eta izan zituzten kontaktuak ezagutzeko: DNA mitokondrialean oinarritutakoak, batez ere b zitokromoaren eta haplotaldearen gainekoak; eta markadore nuklearraren metodoa erabili dutenak (García-González, 2011). Azterketa molekular guztiek bi espezieen arteko erlazio monofiletikoa frogatzen dute, beharbada *Capra camburgensis*-arekin erlazionatutako arbaso komuna izan zutelarik (García-González, 2012).

Manceauz gain, DNA mitokondrialaren inguruko azterketak burutu dituzten autoreak badaude. Horren adibide, Kazanskaya eta beste zenbait autore ditugu (2007); *Capra* generoko espezie guztien genoma mitokondrialen sekuentziak aztertu zituzten, zitokromo b-ko 59 sekuentzia eta DNA mitokondrialaren zati baliabilea erabiliz. Honen bitartez, Manceauk ondorioztatutakoa lortu zuten: *C. pyrenaica* eta *C. ibex*-aren antzekotasun genetiko oso handia zela. Bestalde, Ureña eta beste autore batzuen ikerketa dugu (2018), zeintzuk 33 laginen b zitokromoa aztertu zituzten. Horrela, *C. caucasica* eta bahahuntz pirenaikoaren arteko erlazioa ez zegoela, *C. hispanica* eta *C. victoriae*-ren

arteko desberdintasun genetiko txikia zela, eta *C. pyrenaica* eta *C. ibex*-aren arteko kontaktuaren ebidentziak ondorioztatu zituzten. Horrela, hiru haplotaldeen presentzia antzeman dute: basahuntz alpetarra, hau da, *C. ibex*; *C. pyrenaica pyrenaica*; eta bestelako basahuntz iberiarrak. Marquez-ek mitokondrietako informazio genetikoaren bitartez haplotaldeak sortu zituen, 276 basahuntz pirenaikoaren azpiespezieen aztarnak erabiliz. DNA mitokondrial eta zitokromo b metodoen bitartez, Andaluzian hamar haplotaldeen existentzia zegoela ondorioztatu zuen (García-González, 2011).

Hala ere, DNA mitokondrialaren gaineko azterketak zalantzan jartzen dituzten autoreak badaude, horren adibide, Angelone-Alaasad (2017) dugularik. Espezie hauen, eta bereziki basahuntz pirenaikoaren, desagertzearen ondorioz XX.mendean zehar, gizakiak aurrera eramandako, dokumentatu gabeko translokazio eta birpopulatze saiakerak metodo hau zalantzagarrria izatea eragin dute autoren honen arabera, ondorioz markatzaile nuklearren metodoa erabili zuen baieztatzeko. Metodo honen erabilera adierazten duten beste ikerketa batzuen artean, N. Jiménez eta beste ikertzaile batzuen dugu (1999). Basahuntz piranikoaren azpiespezieen eta *Capra ibex*-aren 53 lagin hartu ziren, hauen arteko dibertsitate genetiko eta bariabilitate txikia ikusi zutelarik. Hala ere, basahuntz pirenaikoaren azpiespezieen arteko desberdintasun genetiko txikiagoa zen, basahuntz alperraren emaitzekin alderatuz gero. Urte batzuk geroago, M. Amills-ek, Jiménez eta beste autore batzuek (2004), MHC DRB1 genearen azterketa burutu zuten, basahuntz pirenaiko mota desberdinetako erlazio genetiko estua zegoela baieztatuz.

Orokorrean, basahuntz pirenaikoaren eta iberiarraren arteko desberdintasun txikia ondorioztatu da ikerketa genetikoaren bitartez. Bien arteko erlazio filogenetikoek, arbaso komun bat izan zutela erakusten digute, beharbada *C. camburgensis* izan litekela. DNA mitokondrial eta markatzaile nuklearrak kontuan hartzen dituzte ikerketek, *C. pyrenaica* eta gainerako basahuntz iberiarren arteko desberdintasun genetiko txikia zegoela erakutsi zuten, %4,9-koa; *C. pyrenaica* eta *C. ibex*-aren artekoa handiagoa zen, %5,3-koa (García-González, 2011). Beraz, basahuntz iberiarren eta pirenaikoaren arteko desberdintasunak dauden arren, autore askoren aburuz, hauen arteko monofilia eta antzinako kontakua adierazgarriak dira. Azterketa molekularren, antzinako DNA mitokondrial zein nuklearra,

eta bereziki b zitokromoaren eta DNA mitokondrialaren kontrolezko eremuaren azterketaren bitartez, aukera egon da bi olatuen bitartezko hedapenaren teoria deuseztatzeko eta espezieen taxonomia metodoan zalantzak sortzeko.

4. *Homo neanderthalensis*-aren genoma-azterketa *Homo sapiens*-aren jatorrirako

Homo neanderthalensis-aren lehenengo aztarnak 1856an aurkitu ziren, Alemaniako Neander bailaran, Feldhofer izeneko aztarnategian (Green et al., 2006). Hiru hipotesi sortu ziren aztarna hauen inguruan: Europako populazioaren arbaso zuzenak izan zirela; neandertalek zenbait ekarpen genetiko egin zizkion GAM-ari; GAM-aren bitartez erabat ordezkatuak izan zirela inolako ekarpen edota nahasketa genetikorik egon gabe (Kriigs et al., 1997). Dena den, pisu gehien izan duen teoria, hirugarrena da. Azken hamarkadetako ikerketa genetikoek, DNA mitokondrialak zein nuklearrean oinarritutakoak, neandertalak GAMetik bereiztuak zeuden espeziea zela adierazi dute, eta *Homo sapiens*-aren eboluzioan inolako ekarpen genetikorik izan ez zuela, zenbait momentutan nahasketak eman ziren arren. Aldi berean, GAM-aren jatorriaren inguruko bi eredu indarrean zeuden (Hodgson et al., 2010): eredu multierregionala eta Afrikatik zetorrenarena. Lehenengoak, *Homo erectus*-etik eskualdekako eboluzioa eman zela eta ondorioz *Homo sapiens*-a sortu zela aldarrikatzen du. Bigarrenak, aldiz, eboluzioa Afrikan eman zela defendatuko du; ondoren, kontinentetik atera eta munduan zehar hedatu zela, gainerako giza espezieak ordezkatzuz. Ikerketa gehienek GAM-a 35.000 urte inguruan Europan⁵ eta Asian zegoela esaten dute, Neandertalekin kontaktuan egon zirelarik (Orlando et al., 2006), azken batean bata bestea ordezkatu zuen arte (Green et al., 2006).

1991an, Feldhofer-eko aztarnategian aurkitutako neandertal hezurren gaineko lehenengo DNA ikerketak egiten hasi ziren. Hauek, sekuentzien ateraketan oinarrituta daude, batez ere neandertalaren eboluzioa eta GAM-rekin duen erlazioa ezagutzeko helburuarekin. Dena den, lehenengo ikerketa aipagarria 1997an eman zen, non bi espezieen

⁵Bacho Kiro (Bulgaria) aztarnategian aurkitutako GAM-aren letagin baten eta zenbait hezurren aurkikuntzak, Europako GAM-aren aztarnarik zaharrenak aukitzea suposatu du, duela 45.000 urte inguruko datazioarekin. Esan beharra dago, datazio hau ezarri zuten ikerketak bazeudela, baina hauek testuinguru arkeologikoaren datazioak ziren, eta ez hezurren gaineko zuzeneko datazio (Fewlass et al., 2020).

arteko arbaso berdina duela 500.000 urtekoa zela ezagutu zen. Hau, Krings eta bere lagunak DNA mitokondrialaren ikerketaren bitartez jakin zen (Green et al. 2006). Bestalde, neandertalak GAM-ri ez ziola ekarpen genetikorik egin eta eredu afrikarraren alde ere jarri ziren. Ikerkuntza honen ondoren, XXI.mendearen lehenengo hamarkadan batez ere, bestelako aztarnategietako⁶ aztarnak erabiliko dituzte, batez ere sekuentzien ateraketa eta konparazioaren bitartez.

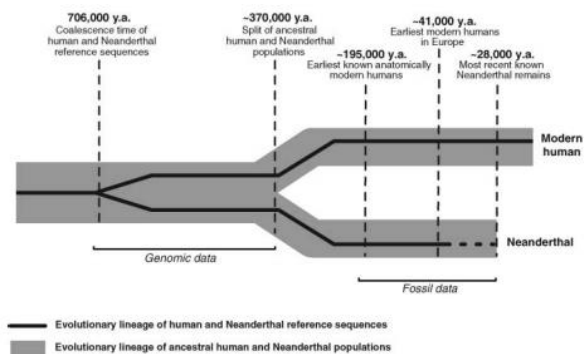
2006.urtean neandertalaren ikerketa ugari argitaratu ziren. Horietako bat, Orlando eta bere kideena izan zen (2006), zeinetan duela 100.000 urteko aztarna batetik eta 42.000-29.000 urte bitarteko bederatzi neandertal aztarnetatik, polimerasa kate erreakzioen bitartezko sekuentziak lortu zituzten. Scladina aztarnategiko neandertal baten DNA mitokondrialetik ateratako sekuentzien bidez egin zen. Data desberdinetako sekuentziak konparatu zituzten, eta informazio genetikoa desberdina zutela ikusi zuten, hau da, Scladina-ko neandertal aztarnak eta 42.000-29.000 urte bitartekoak, desberdinak zirela. Bigarrenak, GAM-rekin kontaktuan egon ziren, eta ondorioz, nolabaiteko ekarpena egon zitekeela esango dute.

Urte berean emango den beste ikerketa bat, Green eta bere lagunena da (2006). Hauek ikerketa metodo aldatu zuten, sekuentziazio-teknika erabili zuten nukleo-kateen zorizko irakurketak egiteko. Hala ere, teknika honek DNA hondatu egiten du, eta ondorioz, erabilgarritasuna zalantzan jartzen du (Green et al., 2006). Gainerako ikerlarien hildo bera jarraituko du, neandertalak Afrikatik etorritako GAM-en bitartez ordezkatuak izan zirelarena. Ikerketaren helburu nagusiak, Neandertalaren genoma osoa lortzea eta, horrekin, *H. sapiens*-arekin izandako harreman genetikoa ulertzea ziren. Horrela, Vindija aztarnategiko hiru neandertalen eta eremu geografiko desberdinetako bost GAM garaikideren konparazioak egin zituzten (Hodgson et al., 2010). Neandertala eta GAM-ren arteko kontaktua eman zela adierazten dute, ekarpen genetikoa 0.1-25%-koa eginez, *H. sapiens*-aren eboluzioan eraginik izan ez zuelarik (Green et al., 2006). Horrekin batera, bi espezieen arteko gurutzaketa Ekialde Hurbilean eman zela esango dute, uste zena baino lehenago: duela 100.000-60.000 urte (<https://www.nytimes.com/>). Alabaina, gurutzaketaren

⁶Mezmaiskaya, Errusia; Vindija, Kroazia; Engis, Belgika; La Chapelle-aux-Saints eta Rochers de Villeneuve, Frantzia; Scladina, Belgika; Monte Lessini, Italiarra; eta El Sidrón, Espainia (Green et al., 2006).

kokaleku honekin desados dauden ikerlariak ere badaude, Richard Klein adibidez. Honek, aurreko ikerketen emaitzak kontuan hartu gabe ondorioztatu zutela esango du. Beste batzuk, aldiz, laginen kontaminazio prebentzioak zalantzan jarriko dituzte, emaitzen fidagarritasunarekin batera. Bi espezieen arteko konparaketa egiteaz gain-azken batean hauek garaikideak izan ziren hein batean- neandertala, tximinoarekin ere konparatu zuten, hauen arteko desberdintasun eta antzekotasunak aztertu zituztelarik. Hau, beharbada erlazio filogenetiko berdina zuten bi espezie arbasoen talde txikiak zonalde geografikoaren hedapen zabalaren ondorioz izan liteke (Green et al., 2006).

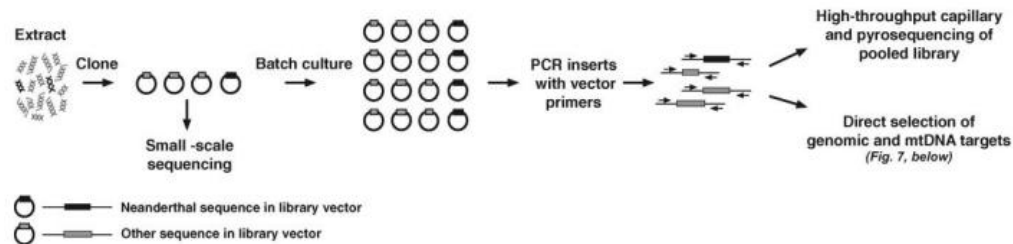
Esan beharra dago, Green-ek eta bere kideek beste ikerketa bat burutu zutela 2006.urteko ikerketaren helburu berdinekin. Honetan, Vindija aztarnategiko 21 neandertal aztarna erabili zituzten, 44.000 urte inguruan datatutakoak. Ikerkuntza honek, *Out of Africa* eredua jarraitu zuen. GAM-a Eurasiara ailegatzearen ondorioz, kontaktua dela eta, bertako populazio modernoek Afrikako populazioak baino neandertalarekin lotura estuagoa zutela esango du. Neandertalak GAM-ari ekarpen genetikoak egin zizkietela ikusiko dute, baina ez alderantziz. Hau baliteke espezie kolonizatzailea izateagatik gertatu izana, hauek eremu geografikoan zehar hedatzean ekarpenak egin zituztelarik. Hala ere, neandertalek GAM-ari egindako ekarpenaren ebidentziak ere badaude egun, hauek oso txikiak izan arren (Green et al., 2010).



4.irudia: Neandertal eta GAM-aren eskema filogenetikoa Noonan eta bere kideen arabera.
Iturria: Noonan et al., 2006.

Noonan eta bere kideen ikerketak metodo aldaketa ere suposatu zuen, konparaketa metagenomikoan (5.irudia) eta neandertalaren DNA bakteriatzuen gaineko txertaketan oinarritu baitzen (Noonan et al., 2006). Tenika hauen bitartez, kontaminazio probabilitateak

jaitzi zituzten, baita DNA laginen hondaketa ere. Dena den, ezin izan zen Neandertalaren genoma guztia ezagutu. Vindija-ko aztarnategiko 38.000 urteko neandertal baten aztarnak erabili zituzten, 65.250 bikote-base berreskuratu zirelarik. Horrela, txinpantzearekin antzekotasuna zuela ikusi zuten eta GAM-ren eta neandertalaren arbaso komunaren inguruan jakitea ahalbidetu zuen (4.irudia). Hala ere, Noonek, Green-en antzera, bi espezieen eboluzioa eta erlazioa ulertzeko, neandertalaren genoma osoa ezagutu nahi izan zuen, baina ez zuten ez batak ez besteak lortu (<https://www.nytimes.com/>).



5.irudia: Noonan-en genoteka metagenomikoaren metodoa. *Iturria: Noonan et al., 2006.*

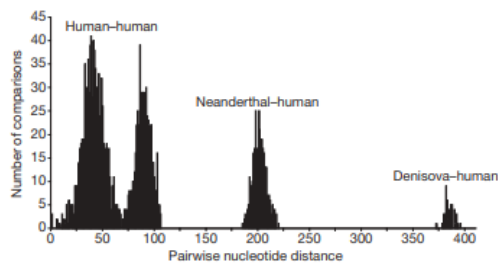
Neandertalaren sekuentzia genomiko guztia ez zen 2014.urtera arte ezagutu (Prüfer et al., 2014). Altai mendietako neandertal baten genoma ikertu zuten. Hala ere, Europako neandertalaren genoma sekuentziekin zenbait desberdintasun zituen, beharbada Asiako eremu geografiko honetan aurkitutako beste espezie baten nahasketen ondorioz, hau da, Denisovarrekin izandako kontaktuarengatik izan zitekeela esan zuten. Hau frogatzeko, Alemaniako Hohlenstein-Stadel haitzuloan aurkitutako 120.000 urteko neandertalaren DNA mitokondrial zein nuklearraren azterketak egin zituzten. Honen bitartez, ondoren Europara sartu ziren neandertalek, duela 120.000 urtekoekin antzekotasun handiagoak zituztela Altai mendietako garaikideak ziren neandertalekin baino ondorioztatu zuten (<https://www.nationalgeographic.com/>). Altaiko neandertalaren informazio genetikoak, hasiera batean Denisovarren nahasketak izan dituzten arren, ondoren, hau da, GAM Eurasiara iristean, nolabaiteko ordezkapena eman zela adierazten dute zenbait ikerlariek. Hori dela eta, ez da harrizkoa Sima de los Huesos-en DNA denisovarra aurkitu izana, hauek GAM-a iritsi aurretik egon baitziren (Posth et al., 2017).

Neandertal eta *H. sapiens*-ren arteko erlazio filogenetiko eta jatorriaren inguruko ikerketak ugariak izan dira XXI.mendearen hasieran. Arazo nagusienetarikoen artean,

neandertal genomaren sekuentziario osoa ez ezagutzea izan zen, ikerlariek azterketa desberdinak eratu zituztelarik, horren adibide Noonan eta Green ditugu. Bestalde, zonalde geografikoen arabeko desberdintasunek arazoa ere suposatu dute, baina gehienak *Out of Africa* eta ekarpen genetiko txikien alde jarri dira.

5. Espezie berri baten agerpena: Denisovarrak

Altaieko mendiguneko Denisova haitzuloan aurkitu ziren aztarna arkeologikoek *Homo neanderthalensis* eta Gizaki anatomikoki modernoaz gain, Asiako zonalde honetan beste espezie baten existentzia egon zela adierazten dute. Hala ere, espezie berri honen inguruko hipotesiak anitzak diren arren, egun indarra daukan teoria neandertalekin monofiletikoa delarena da; eta hauekin, zein gizaki anatomikoki modernoarekin, urruneko arbasoa izan zutela.



6. Irudia: egungo gizakiaren, neandertalen, *Pan paniscus* eta *Pan troglodytes*-aren DNAm bikote osoetako nukleotido desberdintasunak. *Iturria: D. Reich, 2010.*

2008an 9-12 urteko haur baten behatzaren aurkikuntzarekin eman zen hipotesi honen sorrera, zeinak desberdintasun morfologiko nabariak zituen bai *H. neanderthalensis*, bai Gizaki Anatomikoki Modernoarekin. "Denisovar 3" bezala identifikatua izan zen elementua, eta aurretik aurkitutako beste hartz bat, ordura arte espeziea identifikatu gabea zuena, "Denisovar 4" bezala (Krause et al., 2010; Sawyer et al., 2015). Hala ere, ondorengo urteetan aztarna gehiago aurkitu ziren bereziki 2010ean, "Denisovar 5 eta 8" –rekin eta 2012an "Denisovar 11", azken hau delarik aipagarriena, 90.000 urteko hezurra aurkitu baitzen, dataziorik zaharrena.

Espezie berri honen sorreraren azterketak, genetikaren ingurukoak izan dira nagusiki. Esan beharra dago neandertalen eta GAM-aren arteko desberdintasun genetikoa %1,2-koa den bitartean, Denisovarren eta GAM-aren artekoa bikoitza dela, %2,5ekoa (Krause et al., 2010). Nukleotidoen posizioari erreparatzen badiogu, aztertutako 10 neandertalen eta GAM-aren artean 202 kokapen desberdin daude; Denisovar eta GAM-aren artean, aldiz, 385 (6.irudia). Ikerketa honetan aztertutako

neandertalen aztarnak kokapen geografiko anitzak dituzte, eta baliteke mendebalderanzko migrazio azkar baten ondorioz, denisovar eta neandertalen arteko genomen desberdintasuna handiago izana. Bestalde, GAM-aren etorrerak neandertal eta gizaki modernoaren arteko hibridazioen ondorioz genomen desberdintasuna txikiagoa izatea eragin zuen, hauek adar filogenetiko desberdinetatik datozen arren (7.irudia).

Honi esker, neandertalen, denisovarren eta GAM-aren arbaso komunaren gutxi gora beherako data ezartzea lortu zen, duela 1.313.500- 779.300 urtekoa (7.Irudia). Hala ere, neandertalen eta Denisovarren monofilia aztertzeke, DNAMt-ko proteinak aztertu zituzten, oro har, kodifikatutako 12 proteina edo aminoazidoetan oinarritu ziren. Bi entzimekin lan egin zen, DNA urazilo-glikosilasa, honek nukleotidoetako uraziloak kentzen ditu; eta endonukleasa VIII, zein nukleotiko sekuentziak mozten dituen, 5' → 3' norabidean (Reich et al., 2010). Hau batez ere “Denisovar 3”-ren gainean egin zen, DNAMt-aren kalitate oneko sekuentzia lortu baitzen. Horrela, espezie bakoitzaren dibertjentzia unea jakin zuten. Badirudi Denisovarren eta Neandertalen artekoa duela 600.000 urtekoa izan zela (Sánchez-Quinto eta Lalueza-Fox, 2015).

Eremu geografikoan zehar zenbateko hedapena izan zuen aztertzeke, “Denisovar 3”-ren behatzeko DNA mitokondrialak erabili zuten. Neandertalen informazio genetikoa baino dibertsifikazio handiagoa zuela ikusi zen, denisovarraren genoma aztertuz. Honek, azken batean, Denisovarren hedapen handia adierazte du, oro har, espezie berri honek Asia osoan zehar zabaldu zela.



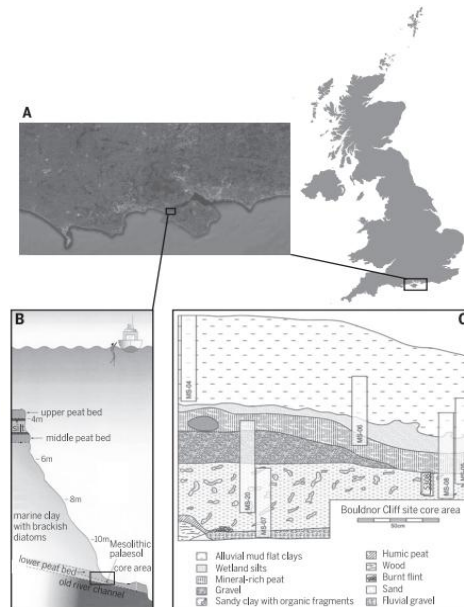
7.Irudia: Denisovar, Neandertalen eta GAM-aren arbaso komunaren eta eboluzioaren teoriaren eskema. *Iturria: Gokhman et al., 2014*

Gainerako ikertzaileek alboratzen duten hipotesiak ere badaude. Horien artean, *Homo heidelbergensis*-etik datorrelaren teoria; honen alborakuntza arrazoi kronologikoengatik izan da, espezie hau duela 250.000 urte desagertu baitzen.

Guzti honekin, Europako Paleolito osoko ezpezieen hedakuntza eta nahasketak nahiko desberdinak izan zirela ondorioztatzen dugu, Asiako ereduarekin alderatzen badugu. Izan ere, Europako, eta batez ere Erdi Paleolitoko populazioaren teoriek, neandertala eta GAM-a hartzen dute bere baitan. Asian, aldiz, hiru espezieen existentziak ezagutu ditugu, haien arteko hibridazioak eman zirelarik. Hala ere, Denisovar eta bestelako espezieen arteko nahasketak bestelako zonalde geografikoetan eman zirela ere badirudi, arestian esan bezala Asia osoan zehar hedatu baitziren. Honek, eredu multierrejonalaren⁷ aldeko ebidentziak ematen dizkigu (<https://mundo.sputniknews.com/>).

6. Bouldnor Cliff-eko *Triticum*-aren ikerketak

Solent itsasartean 2015ean egindako lan arkeologikoek gariaren zantzuak aurkitu zituzten. Itsasartea, Wight uhartea eta Ingalaterrako zati kontinentalaren artean kokatzen da, Britania Handiko hegoaldean (8.irudia). Bouldnor Cliff aztarnategiak, 12 metrotako sakonera dauka gutxi gora behera eta ur-azpian kokatuta dago (Rich et al., 2016). Aztarnategiaren sorrerari dagokionez, azken glaziazioaren ondorioz itsas-maila igo zen, hasieran aintzira, eta ondoren itsasoa egon zelarik (Larson, 2015). Itsas-mailaren igoeraren aurreko zoruaren datazioa, 8.000 urte ingurukoa izan zen, hau da, Mesolitokoa; turbera baten aztarnekin adierazten duten mailaren azpian. Hori dela eta, garaiko zoruaren aurkitutako tresneriaren kontserbazio-maila oso ona izan zen, horren adierazleak egurra eta gariaren aurkikuntzak izan zirelarik.



8.Irudia: (A) Bouldnor Cliff-eko aztarnategiaren kokalekua Solent-eko itsasartean. (B) Aztarnategiaren bertikalaren ilustrazioa. (C) Aztarnategiaren estratigrafia eta DNA sedimentarioa lortzeko hartutako laginen kokalekua. Iturria: *Smith et al, 2015*.

⁷2016an 13 urteko haur baten esku zati bat aurkitu zutenean hasi zen hipotesi honen sorrera batez ere. Neandertalen eta Denisovarren arteko hibridazio baten emaitza izan litekeelarik. Aurkikuntzak GAM-aren aurreko espezieen arteko nahasketak eman zirela gizaki modernoaren sorrera arte adierazten du (<https://mundo.sputniknews.com/>).

Alabaina, kotserbazio-mailaren eta antzinako DNAREN egiazkotasunarekin erlazionatutako eztabaidak sortuko ziren gariaren aztarnak azaldu zirenean (Callaway, 2015). Smith eta lankideek 2015ean gariaren inguruko ikerketak egin zituenean, gariaren DNAREN aztarnak aurkitu zituzten, 8030-7980 cal BP-ko datazioarekin. Bouldnor Cliff-eko 72 milioi zuntz aztertu zituzten, zeintzuk, horietatik, 152 sekuentziak gariarekin bat egin zuten (Callaway, 2015). *Triticum monococcum*-arekin bat egin zuten ebidentziak izan ziren zehazki, Europa iparraldeko etxekotutako gariaren espezie basatiekin inolako erlaziorik ez dutenak eta, aldiz, Ekialde Hurbileko *Triticum*-arekin antzekotasun handiak dituztenak. Hori dela eta, Ekialde Hurbileko jatorria zuen espeziea izanik, hedapena 2.000 urte lehenago eman zelaren hipotesia planteatu zen (Smith et al., 2015).

Aurkikuntzak, neolitizazioaren teoriaren norabide-aldaketa suposatu zuen, izan ere, Mesolitotik Neolitorako trantsizioan parte hartu zuten aldaketen artean, nekazaritzaren ezarpena eta landare eta animalien etxekopena ditugu. Praktika berri hauen inguruko lehenengo aztarnak, duela 10.000 urte ingurukoak dira, Asiakoak. Anatoliako penintsulan, etxekopenarekin erlazionatutako aztarnarik zaharrenak, duela 10.500 urtekoak dira. Bertatik, Balkanetara hedatu zela uste da, Europako aztarna zaharrenak bertan agertu baitira, 9.000-8.000 urte ingurukoak (Larson, 2015). Bertatik, hedapenak bi norabide hartu zituen: bata Mediterraneoetik eta bestea Danubio ibaitik Frantziako eta Renaniako ekialderaino 7.500 urtearen inguruan. Hedapena zeramika lineala eta kardialaren bitartez eman zen (Smith et al., 2015). Orain arte, Britainia Handira 6.000 urtearen inguruan irtsi zela pentsatu izan da, Britania Handia eta Europa kontinentalaren arteko alde kronologiko nabarmena suposatzen duelarik. Aldi berean, teoria hau kontraesankorra izan daiteke, klimaren berotzearen ondorioz itsas-maila igota baitzegoen jada, zerealen laborantza bideratzeko aukerarik egon gabe. Smith-ek et al. (2015), hedapen azkar baten hipotesia proposatu zuten, non komunitate mesolitikoen arteko harreman-sarea egongo zen. Gainera, Britania Handia eta Europa kontinentalaren arteko konexio zuzena egon zitekeela esango du 8.000. urtean.

Dena den, urte horretan Smith-en teoriaren aurka egiten zuen ikerketa azaldu zen. DNAk zuen hondatze-mailan oinarritzen zen, Smith-en ikerketa taldeak aurkitutako

gariaren informazio genetikoarena hain zuzen ere (Callaway, 2015). Weiß eta beste hainbat ikertzailek (2015), antzinako DNAREN kontaminazioa eman ahal izan zela adierazi zuten. Izan ere, aurkitutako *Triticum*-aren DNA sekuentzien hondatze-maila, oso txikia zen 8000 urteko antzinakotasuna izateko. Normalean, aztarnaren adinaren arabera, hondatze-patroi zehatz batzuk daude, eta hauek ez zituen Smith-ek ikertutako gariak betetzen⁸. Horretarako, XIX.mendeko patataren hostoetako DNA erabili zuten, Bouldnor Cliff-eko gariarenarekin konparatzeko. Bien arteko hondatze-patroi mailak nahiko antzekoak zirela ikusi zuten (Callaway, 2015), zerealaren antzinakotasunaren hipotesia alde batera utzi zutelarik.

Smith-ek (2015), eta berarekin lan egin zutenek, DNAREN kontaminazioaren faktorea hartu zuten kontutan haien ikerketaren emaitzak baloratzeko orduan. Baina kontaminazioaren probabilitateak oso txikiak zirela zioten, izan ere, antzinako DNA ikertzen den eraikinetan aztertu zen eta laginak neguan eta ur azpian hartu ziren. Hori dela eta, haren kontserbazio ona, ura eta temperatura bajeen ondorioz izan zela diote. Azken batean, bataz beste 4°C –tan egon den aztarnategia da, eta justifikazio moduan erabiliko dute (Callaway, 2015). Hala eta guztiz ere, Weiß-ek hau nahikoa ez dela esango du. Ötziren adibidea erabiliko du horretarako, nahiz eta duela 5.300 urte izoztutako gizakia izan, aztertutako garia baino DNAREN hondatze-maila altuagoa zuelako.

Bouldnor Cliff-eko gariaren inguruko bi hipotesiak mantentzen dira egun, bata nekazaritzaren hedapen arina gertatu zelaren aldekoa; eta bestea laginaren antzinakotasuna zalantzan, eta ondorioz, nekazaritzaren hedapenenaren teorien alde jartzen dena.

7. Ondorioak

Guzti honekin, DNA oinarri duten ikerketen aniztasuna ikus daiteke, hau da, helburu desberdinak dituzten azterketak aurki daitezke, metodo desberdinekin. Izan ere, populazioaren bariabilitate genetikoa, espezie berrien ezagutza, populazioen mugimendu edota hedapen geografikoa, nahasketak eta eboluzioa ezagutu daitezke. Hori dela eta, teoria berrien planteamendua edo antzinakoen birplanteaketa ahalbidetu du antzinako aztarnen

⁸Hondatze-patroiak DNAREN nukleotido sekuentzien muturretan egondako desaminazioan oinarritzen dira (Weiß et al., 2015).

informazio genetikoaren erabilerak ikerkuntzan. Hau, batez ere, biomolekulen gaineko ezagutzaren handitzeari esker eman da, metodo eta teknika berrien aurrerapenak ere ematen ari baitira, informazio baliabide desberdinak eskainiz. Horren adibide, neandertalaren genoma osoaren ezagutza daukagu, non bi ikerketa taldek metodo desberdinak erabili zituzten espeziearen gene guztiak ezagutzeko.

Dena den, ezin dezakegu iraganeko aztarnen ikerketa informazio genetikora soilik mugatu. Hau da, era berean, paleogenetikak gainerako disziplinen laguntzaren beharra ere badauka. Guztien arteko kolaborazioa beharrezkoa da, izan ere, DNAk bestelako aztarnetan oinarritutako ikerketak zalantzaren barnean planteatutako hipotesiak berrestu ditu askotan. Horrela, aztarnategi, prozesu edo espezie baten inguruko ikuspegi zabala edukitzea lortzen da, baita paleoinguruneko ikuspegi batetik ere.

Erabilitako kasu gehienak animalienak dira, makrofaunaren hezurren kontserbazioa eta, ondorioz DNAren presentzia egoteko aukerak handiagoak direlako. Hala ere, DNA extrazelularrak eman dezakeen informazioa ere erabilgarria da. Horregatik, izaera desberdinetako kasuak plazaratu ditugu informazio genetikoaren erabilgarritasuna adierazteko. Paleogenetikaren hedapenaren pertsonai aipagarrietako bat, Svante Pääbo dugu, zein Max Planck eboluzio-antropologiako institutuko ikerlaria den. Honek giza eboluzioaren inguruko ekarpen aipagarriak egin ditu, horien artean, neandertalaren genoma osoaren ikerketa dugu (<https://mujeresconciencia.com/>).

Dena den, paleogenetikak antropologo, arkeologo eta zenbait ikerlarien arteko arazoak sustatu ditu, izan ere, kolaborazio eta ulermen arazo ugari izan dituzte, emaitza eraginkorrik lortu gabe. Izan ere, azken hamarkadetako biologo molekularrek, bi jarrera izan dituzten: arkeologoek aurretik formulatutako hipotesien artean, haien emaitzekin bat zetorrena aukeratzen dute, berezko analisi interpretatiborik egin gabe; eta bestalde, deskribapenezko analisiak egiten dituzte, iraganeko populazioen inguruko ezagutza mugatua eskaintzen digutelarik (Laluenza-Fox, 2012). Arkeologo eta antropologoek aldetik, jarrera nahiko partziala hartu dute ikerketa genetikoei dagokionez. Batzuetan, zenbait emaitza genetikoren alderaketa burutzen dute; besteetan, ikerketa genetikoen emaitzak populazioan

traszentalak izan ohi dira, eta ondorioz, ikerketan parte hartutako disziplinen gainera ondorioak azaltzen dituzte, gainerako eremu zientifikoaren interpretazio edo iritziak kontuan hartu gabe. Hala ere, arkeologoen arteko desadostasunak ere badira. Horren adibide garbiak lan bibliografiko honen bitartez azaldutako lau kasuak ditugu.

Arazo guzti hauen gainera, metodologian emandako aurrerapenak aipagarriak direla esan beharra dago. Hau, batez ere, informazio genetikoaren ezagutzaren handitzearen ondorio da, ultrasekuentziazio teknika asmatu delarik, besteak beste. Honek, adibidez, neandertalaren genoma osoa errekuaratzea ahalbidetu zuen. Metodo berriekin batera, disziplina desberdinetako ikerlarien arteko komunikazioa sustatuz, etorkizuneko paleogenetikak emaitza eraginkorragoak izango ditu, eta ondorioz, iraganaren ikerkuntza ezinbesteko eremu-zientifikoak izango da. Dena den, geroz eta erabilgarritasun handiagoa duen esparru zientifikoak den arren, arkeologiak bestelako disziplinak eman ditzaketen laguntza edo ekarpenak ere ezin daitezke alboratu, soilik horrela hipotesi edo ikuspuntu desberdinak sor daitezke.

8. Bibliografia

Alcalá, A. 2015. *Genética de la emoción: El origen de la enfermedad*. España: Penguin Random House.

Allaby, R. G., O'Donoghue, K., Sallares, R., Jones, M. K., Brown, T. A. 1997. Evidence for Survival of Ancient DNA in Charred Wheat Seeds from European Archaeological Sites. *Ancient Biomolecules*, 2: 119-129.

Amills, M., Jiménez, N., Jordana, J., Riccardi, A., Fernández-Arias, A., Guiral, J., Bouzat, J. L., Folch, J., Sánchez, A. 2004. Low diversity in the major histocompatibility complex class II DRB1 gene of the Spanish ibex, *Capra pyrenaica*. *Heredity*, 93: 266-272.

Angelone-Alasaad, S., Biebach, I., Pérez, J. M., Soringuer, R. C., Granados, J. E. 2017. Molecular Analysis Reveal Unexpected Genetic Structure in Iberian Ibex Populations. *Plos one*, 12: 1-13.

Callaway, E. 2015. Ancient DNA dispute raises questions about wheat trade in prehistoric Britain. Nature News, <https://www.nature.com/news/ancient-dna-dispute-raises-questions-about-wheat-trade-inprehistoric-britain-1.18702>

Cardoso, S., Valverde, L., Palencia, L., Martínez de Pancorbo, M., López, J. C., Guenaga, A. 2011. Análisis de ADN mitocondrial en los restos humanos de la cueva de Santimamiñe (Kortezubi, Bizkaia). *Kobie, Bizkaiko arkeologi indusketak*, 1: 383-392.

Crégut-Bonnoure, E. 2009. Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale : l'apport des genres *hemitragus* et *capra*. *Quaternaire*, 4: 481-508.

Fewlass, H., Talamo, S., Wacker, L., Kromer, B., Tuna, T., Fagault, Y., Bard, E., McPherron, S. P., Aldeias, V., Maria, R., Martisius, N. L., Paskulin, L., Rezek, Z., Sinet-Mathiot, V., Sirakova, S., Smith, G. M., Spasov, R., Welker, F., Sirakov, N., Tsanova, T., Hublin, J. 2020. A 14C chronology for the Middle to Upper Palaeolithic transition at Bacho Kiro Cave, Bulgaria. *Nature Ecology & Evolution*, doi:10.1038/s41559-020-1136-3.

García-González, R. 2011. Elementos para una filogeografía de la cabra montes ibérica. *Revista de la Ecología de la Montaña*, 166: 87-122.

García-González, R. 2012. New Holocene *Capra pyrenaica* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) skulls from the southern Pyrénées. *Science*, 11: 241-249.

Green, R. E., Krause, J., Ptak, S. E., Briggs, A. W., Ronan, M. T., Simons, J. F., Du, L., Egholm, M., Rothberg, J. M., Paunovic, M., Pääbo, S. 2006. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature*, 444: 330-336.

Green, R. E., Krause, J., Briggs, A. W., Maricic, T., Stenzel, U., Kircher, M., Patterson, N., Li, H., Zhai, W., Fritz, M. H., Hansen, N. F., Durand, E. Y., Malaspina, A., Jensen, J. D., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Prüfer, K., Meyer, M., Burbano, H. A., Good, J. M., Schultz, R., Aximu-Petri, A., Butthof, A., Höber, B., Höffner, B., Siegemund, M., Weihmann, A., Nusbaum, C., Lander, E. S., Russ, C., Novod, N., Affourtit, J., Egholm, M., Verna, C., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Željko, K., Gušić, I., Doronichev, V. B., Golovanova, L. V., Lalueza-Fox, C., De la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Schmitz, R. W., Johnson, P. L. F., Eichler, E. E., Falush, D., Birney, E., Mullikin, J. C., Slatkin, M., Nielsen, R., Kelso, J., Lachmann, M., Reich, D., Pääbo, S. 2010. A Draft Sequence of the Neanderthal Genome. *Science*, 5979: 710-722.

Groves, C., Grubb, P. 2011. *Ungulate taxonomy*. Baltimore : Johns Hopkins University Press.

Harlt, G. B., Meneguz, P. G., Apollonio, M., Sanchez I., Nadlinger, K., Suchentrunk F. 1991. Molecular systematics of Ibex in western Europe. *Actas del I Congreso Internacional del Género Capra en Europa*, Ronda: 21-26.

Hassanin, A., Delsuc, A., Ropiquet, A., Hammer, C., Jansen van vuuren, B., Matthee, C., Ruiz-Garcia, M., Catzefilis, F., Areskoug, V., Nguyen, T. T., Couloux, A. 2012. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *Science*, 335: 32-50.

Hodgson, J. A., Bergey, C. M., Disotell, T. R. 2010. Neandertal Genome: The Ins and Outs of African Genetic Diversity. *Current Biology*, 12: 517-519.

Hofreiter, M., Jaenicke, V., Serre, D., Von Haeseler, A., Pääbo, S. 2001. DNA sequences from multiple amplifications reveal artifact induced by cytosine deamination in ancient DNA. *Nucleic Acids Research*, 23: 4793-4799.

Jiménez, N., Folch, J., Fernández-Arias, A., Guiral, J., Sánchez, A. 1999. Estudio genético mediante marcadores microsátelites de las poblaciones de cabra montes. *ITEA*, 20: 300-32.

Jiménez Garcia, L. F., Merchant H. 2003. *Biología celular y molecular*. México: Pearson Educación.

Kazanskaya, E. Y., Kuznetsova, M. V., Danilkin, A. A. 2007. Phylogenetic Reconstructions in the Genus *Capra* (Bovidae, Artiodactyla) Based on the Mitochondrial DNA Analysis. *Russian Journal of Genetics*, 2: 181-189.

Krause, J., Fu, Q., Good, J. M., Viola, B., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., Pääbo, S. 2010. The complete mitochondrial DNA genome of a unknown hominin from southern Siberia. *Nature*, 464: 894-897.

Krings, M., Stone, A., Schmitz, R. W., Krainitzki, H., Stoneking, M., Pääbo, S. 1997. Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans. *Cell*, 1: 19-30.

Laluenza-Fox, C. 2012. Aplicaciones de las técnicas paleogenómicas a la reconstrucción del pasado. Non García Alfonso, E. *Movilidad, contacto y cambio*. II Congreso de Prehistoria de Andalucía. Sevilla, 39-49.

Larson, G. 2015. How wheat came to Britain. *Science*, 347: 945-946.

Magniez, P. 2009. Nouvelles données sur le genre *Capra* Linné, 1758 (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène supérieur de la Grotte Tournal (Bize-Minervois, France) : implications biochronologiques et évolutives. *Quaternaire*, 4: 509-525.

Manceau, V., Després, L., Bouvet, J., Taberlet, P. 1999. Systematics of the Genus *Capra* inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetic and evolution*, 2: 504-519.

Noonan, J. P., Graham, C., Kudaravalli, S., Smith, D., Krause, J., Alessi, J., Chen, F., Platt, D., Pääbo, S., Pritchard, J. K., Rubin, E. M. 2006. Sequencing and Analysis of Neanderthal Genomic DNA. *Science*, 5802: 1113-1118.

Orlando, L., Darlu, P., Toussaint, M., Bonjean, D., Otte, M., Hänni, C. 2006. Revisiting Neandertal diversity with a 100,000 year old mtDNA sequence. *Current biology*, 11: 400-402.

Palomo, S., Arroyo, E. 2012. Arqueogenética: una introducción a las aplicaciones de la genética sobre los restos arqueológicos. Non Hernández, D., López, J. P. (eds). *Nuevos paradigmas en la investigación arqueológica*. Madrid, 51-64.

Pedersen, M., Overballe-Petersen, S., Ermini, L., Sarkissian, C. D., Haile, J., Hellstrom, M., Spens, J., Thomsen, P. F., Bohmann, K., Cappellini, E., Baerholm, I.,

Wales, N. A., Carøe, C., Campos, P., Schmidt, A., Gilbert, T., Hansen, A., Orlando, L., Willerslev, E. 2015. Ancient and modern environmental DNA. *Philosophical Transactions B*, 370: 1-9.

Pilipenko, A. S., Molodin, V. I., Romashchenko, A. G. 2012. Mitochondrial DNA of a Late Neolithic woman from Kaminnaia Cave (Gorny, Altai). *Russian Journal of Genetics*, 3: 214-221.

Pilipenko, A. S., Molodin, V. I. 2011. Paleogenetic Analysis in Archaeological Studies. *Russian Journal of Genetics*, 1: 51-72.

Posth, C., Wißing, C., Kitagawa, K., Pagani, L., Van Holstein, L., Racimo, F., Wehrberger, K., Conard, N. J., Kind, C. J., Bocherens, H., Krause, J. 2017. Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals. *Nature*, 8: 1-9.

Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N., Jay, F., Sankararamann, S., Sawyer, S., Heinze, A., Renaud, G., Sudmant, P. H., De Filippo, C., Li, H., Mallick, S., Dannemann, M., Fu, Q., Kircher, M., Kuhlwilm, M., Lachmann, M., Meyer, M., Onglyerth, M., Siebauer, M., Theunert, C., Tandon, A., Moorjani, P., Prickrell, J., Mullikin, J. C., Vohr, S. H., Green, R. E., Hellmann, I., Johnson, P. L. F., Blanche, H., Cann, H., Kitzman, J. O., Shendure, J., Eichler, E. E., Lein, E. S., Bakken, T. E., Golovanova, L. V., Doronichev, V. B., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., Viola, B., Slatkin M., Reich, D., Kelso, J., Pääbo, S. 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505: 43-49.

Reich, D., Green, R. E., Kircher, M., Krause, J., Patterson, N., Durand, E. Y., Viola, B., Briggs, A. W., Stenzel, U., Johnson, P. L. F., Maricic, T., Good, J. M., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Fu, Q., Mallick, S., Li, H., Meyer, M., Eichler, E. E., Stoneking, M., Richards, M., Talamo, S., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., Hublin,

J., Kelso, J., Slatkin, M., Pääbo, S. 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, 468: 1053-1060.

Rich, S., Watts, R., Momber, G. 2016. Mesolithic woodworking, experimental archaeology & underwater heritage in Hampshire and the Isle of Wight (UK). *MM*, 24: 3-12.

Ropiquet, A., Hassanin A. 2006. Hybrid origin of the Pliocene ancestor of wild goats. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 395–404.

Roy, C. P. 2017. La Paleogenética y sus tres letras para conocer el árbol evolutivo. *Enresa*, 118: 32-36.

Sánchez-Quinto, F., Lalueza-Fox, C. 2015. Almost 20 years of Neandertal paleogenetics: adaptation, admixture, diversity, demography and extinction. *Philosophical Transaction The Royal Society*, 370: 1-8.

Sawyer, S., Renaud, G., Viola, B., Hublin, J. J., Gansauge, M. T., Shunkov, M. A., Derevianko, A. P., Prüfer, K., Kelso, J., Pääbo, S. 2015. Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *PNAS*, vol. 112, 51: 15696-15700.

Smith, O., Momber, G., Bates, R., Farwood, P., Fitch, S., Pallen, M., Gaffney, V., Allaby, R. 2015. Sedimentary DNA from a submerged site reveals wheat in the British Isles 8000 years ago. *Science*, 347: 998-1001.

Ureña, I. 2015. *Paleogenética de la cabra montés y el íbice alpino: un estudio microevolutivo*. Doktore tesia. Madrid: Universidad Complutense de Madrid.

Ureña, I., Ersmark, E., Samaniego, J. A., Galindo-Pellicena, M. A., Crégut-Bonnouere, E., Bolívar, H., Gómez-Olivencia, A., Rios-Garaizar, J., Garate, D., Dalén,

L., Arsuaga, J. L., Valdiosera, C. E. 2018. Unraveling the genetic history of the wild goats. *Quaternary Science Reviews*, 185: 189-198.

Weiß, C., Dannemann, M., Prüfer, K., Burbano, H. 2015. Contesting the presence of wheat in the British Isles 8,000 years ago by assessing ancient DNA authenticity from lowcoverage data. *eLIFE*, 4: 1-10.

Zobel, M., Davison, J., Edwards, M., Brochmann, C., Coissac, E., Taberlet, P., Willerslev, E., Moora, M. 2018. Ancient environmental DNA reveals shifts in dominant mutualisms during the late Quaternary. *Nature communications*, 9: 1-9.

Webgrafia

<https://www.iucnredlist.org/search/list?taxonomies=122745&searchType=species>

<https://mujeresconciencia.com/2019/08/06/cientificas-en-los-debates-de-una-nueva-disciplina-la-paleogenetica/>

<https://mundo.sputniknews.com/ciencia/201811091083327959-desciframiento-genoma-hominido-denisova/>

<https://www.nationalgeographic.com/science/2019/06/neanderthals-spread-across-europe-asia-gets-new-twist-from-ancient-dna/>

<https://www.nytimes.com/2010/05/07/science/07neanderthal.html>

Irudien Bibliografia

1. Irudia: Pedersen, M., Overballe-Petersen, S., Ermini, L., Sarkissian, C. D., Haile, J., Hellstrom, M., Spens, J., Thomsen, P. F., Bohmann, K., Cappellini, E., Baerholm, I., Wales, N. A., Carøe, C., Campos, P., Schmidt, A., Gilbert, T., Hansen, A., Orlando, L., Willerslev, E. 2015. Ancient and modern environmental DNA. *Philosophical Transactions B*, 370: 1-9.

2. Irudia: Ureña, I. 2015. *Paleogenética de la cabra montés y el ibice alpino: un estudio microevolutivo*. Doktore tesia. Madrid: Universidad Complutense de Madrid.

3. Irudia: Ureña, I., Ersmark, E., Samaniego, J. A., Galindo-Pellicena, M. A., Crégut-Bonnoure, E., Bolívar, H., Gómez-Olivencia, A., Rios-Garaizar, J., Garate, D., Dalén, L., Arsuaga, J. L., Valdiosera, C. E. 2018. Unraveling the genetic history of the wild goats. *Quaternary*, 185: 189-198.

4. eta 5. Irudia: Noonan, J. P., Graham, C., Kudaravalli, S., Smith, D., Krause, J., Alessi, J., Chen, F., Platt, D., Pääbo, S., Pritchard, J. K., Rubin, E. M. 2006. Sequencing and Analysis of Neanderthal Genomic DNA. *Science*, 5802: 1113-1118.

6. Irudia: Reich, D., Green, R. E., Kircher, M., Krause, J., Patterson, N., Durand, E. Y., Viola, B., Briggs, A. W., Stenzel, U., Johnson, P. L. F., Maricic, T., Good, J. M., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Fu, Q., Mallick, S., Li, H., Meyer, M., Eichler, E. E., Stoneking, M., Richards, M., Talamo, S., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., Hublin, J., Kelso, J., Slatkin, M., Pääbo, S. 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, 468: 1053-1060.

7. Irudia: Gokhman, D., Lavi, E., Prüfer, K., Fraga, M., Riancho, J. A., Kelso, J., Pääbo, S., Meshorer, E., Carmel, L. 2014. Reconstructing the DNA Methylation Maps of the Neandertal and the Denisovan. *Science*, 344: 523-527.

8. Irudia: Smith, O., Momber, G., Bates, R., Farwood, P., Fitch, S., Pallen, M., Gaffney, V., Allaby, R. 2015. Sedimentary DNA from a submerged site reveals wheat in the British Isles 8000 years ago. *Science*, 347: 998-1001.