

CKQ

05

LEIOA

2015

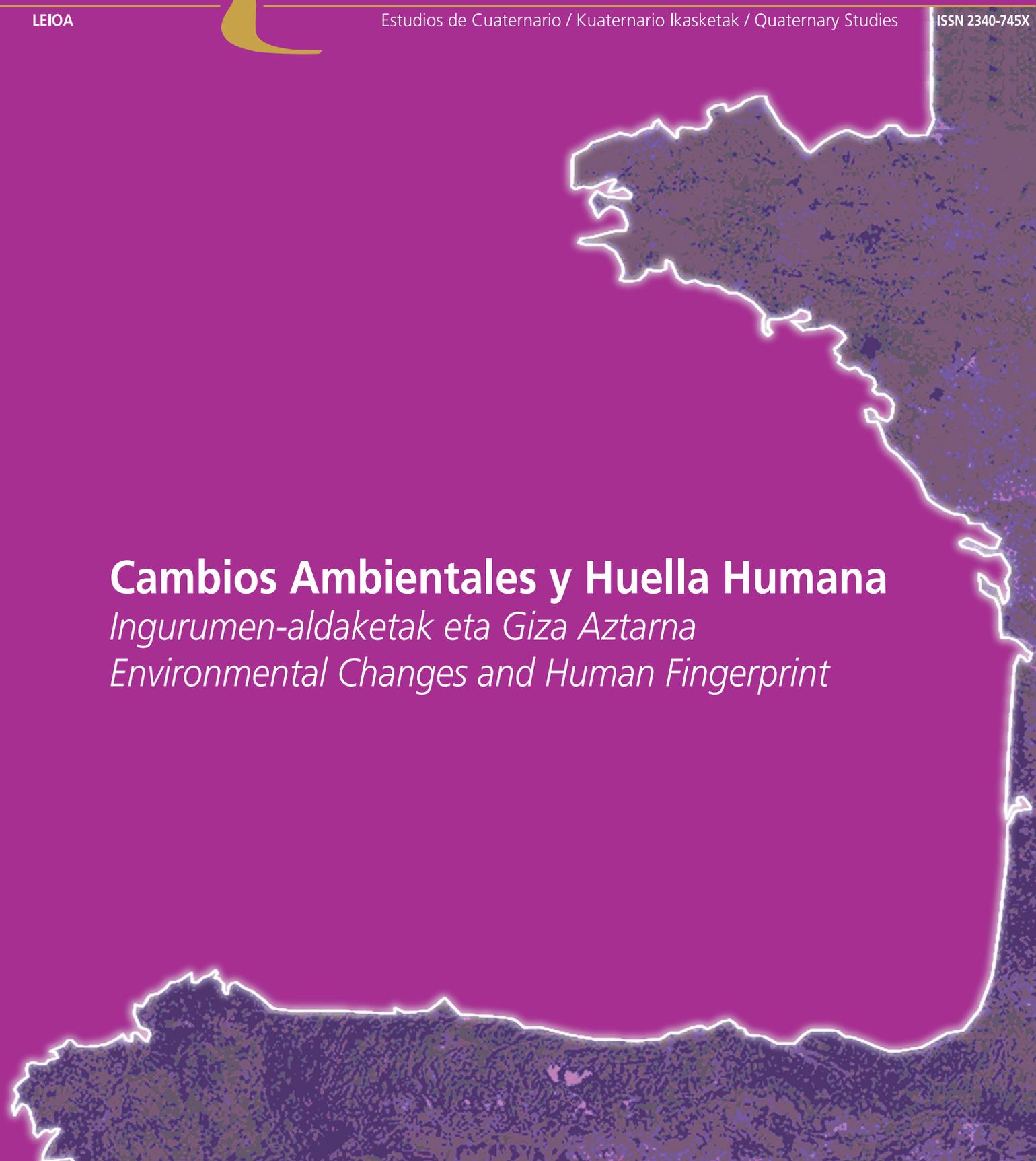
Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies

ISSN 2340-745X

Cambios Ambientales y Huella Humana

Ingurumen-aldaketak eta Giza Aztarna

Environmental Changes and Human Fingerprint





CKQ (Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies) es una revista de la Sociedad de Ciencias Aranzadi editada en colaboración con la Universidad del País Vasco UPV/EHU gracias al Convenio firmado para el desarrollo del programa formativo de los Estudios de Postgrado (Máster y Doctorado) en Cuaternario.

Cada número de **CKQ (Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies)** está constituido por las Memorias de Tesis que han sido defendidas durante ese curso académico dentro del Máster Universitario en Cuaternario: Cambios Ambientales y Huella Humana (www.ehu.es/mastercuaternario) que se imparte actualmente en la Universidad del País Vasco UPV/EHU. La revista presenta trabajos de investigación inéditos en diferentes líneas centradas en la Prehistoria, la Antropología y la Geología del Cuaternario.



CKQ (Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies) Aranzadi Zientzia Elkartearen aldizkari bat da, UPV/EHUK argitaratzen duena Euskal Herriko Unibertsitatearekin lankidetzan. Izan ere, bi erakundeen artean hitzarmen bat sinatu zen Graduondoko Kuaternario Ikasketen (Masterraren eta Doktoregoaren) prestakuntza-programa garatzeko.

CKQ (Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies) aldizkariaren ale bakoitzean, gaur egun UPV/EHUK eskaintzen duen “Kuaternarioa: Ingurugiro Aldaketak eta Giza Oinatza (www.ehu.es/mastercuaternario)” unibertsitate-masterrean ikasturte akademiko horretan defendatutako hiru tesi-memoriak jasotzen dira. Aldizkarian, inoiz argitaratu gabeko ikerketa-lanak aurkezten dira, Kuaternarioko Geologiaren, Antropologiaren eta Historiaurrearen hainbat lerrori buruzkoak.



CKQ (Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies) is a Journal of the Aranzadi Science Society edited thanks to the Agreement signed with the University of the Basque Country (UPV/EHU) for the development of the Postgraduate formative programme (Master and Doctorate) in Quaternary Science.

Every issue of **CKQ (Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies)** is constituted by the MSc thesis dissertations carried out during the last academic course within the Master in Quaternary: Environmental Changes and Human Fingerprint (www.ehu.es/mastercuaternario) taught presently at the University of the Basque Country (UPV/EHU). The journal includes different works dedicated to variable research lines focusing on Prehistory, Anthropology and Quaternary Geology.



CKQ

Estudios de Cuaternario / Kuaternario Ikasketak / Quaternary Studies

5

2015

LEIOA

ISSN 2340-745X



UNIVERSIDAD DEL PAIS VASCO
EUSKAL HERRIKO UNIBERTSITATEA



ARANZADI

zientzia elkarteak . society of sciences
sociedad de ciencias . société de sciences

nº 5	LEIOA	2015	ISSN 2340-745X
------	-------	------	----------------



*Directores / Zuzendariak / Editors: Dr. Alejandro Cearreta - Universidad del País Vasco/EHU - S.C. Aranzadi
Dra. Lydia Zapata - Universidad del País Vasco/EHU*

Comité Editorial Prehistoria / Historiaurreko Argitalpen Batzordea / Prehistory Editorial Board:

*Dr. Javier Fernández Eraso: Universidad del País Vasco/EHU
Dra. María José Iriarte Chiapusso: Universidad del País Vasco/EHU
Dr. Marcos García: Universidad del País Vasco/EHU
Dr. Pedro Castaños: S.C. Aranzadi*

Comité Editorial Geología / Geologiako Argitalpen Batzordea / Geology Editorial Board:

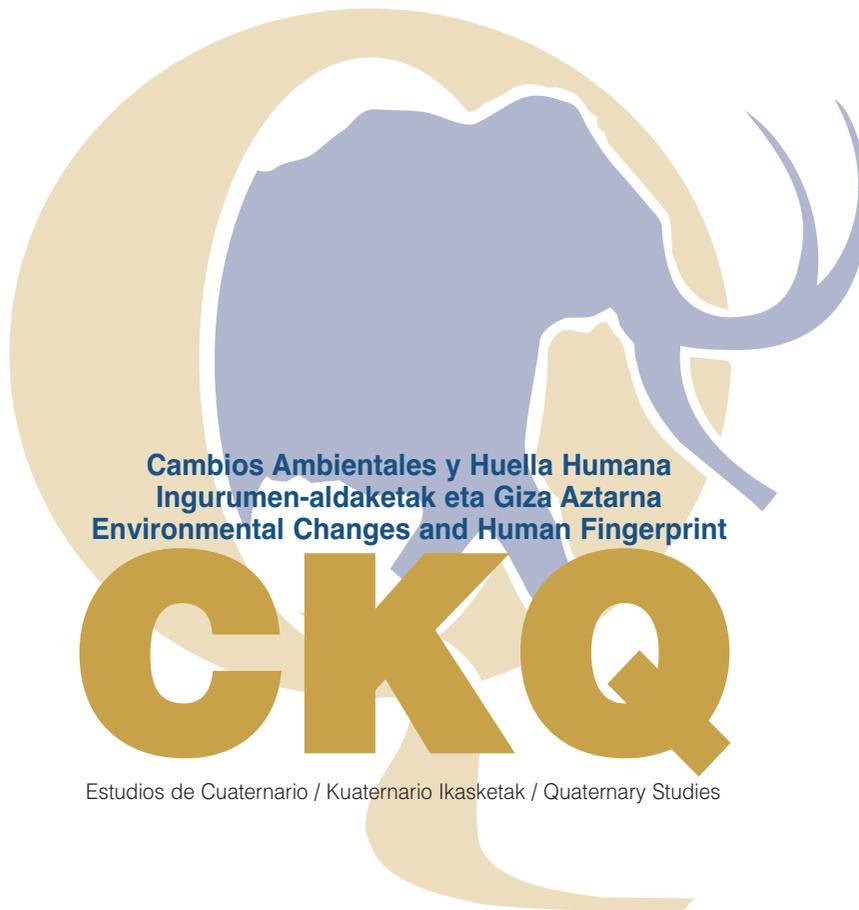
*Dr. Julio Rodríguez-Lázaro: Universidad del País Vasco/EHU
Dr. Alejandro Cearreta: Universidad del País Vasco/EHU - S.C. Aranzadi
Dr. Arantza Aranburu: Universidad del País Vasco/EHU
Dr. Iñaki Yusta: Universidad del País Vasco/EHU*

Consejo de Redacción / Erredakzio Kontseilua / Editorial Board:

*Dr. Alejandro Cearreta: Secretario de Redacción (Universidad del País Vasco/EHU - S.C. Aranzadi)
Dra. Lydia Zapata: Secretaria de Redacción (Universidad del País Vasco/EHU)
D. Juanxo Agirre-Mauleon: Secretario General, S.C. Aranzadi
Dña. Lourdes Ancín: Responsable de Biblioteca. S.C. Aranzadi*

Redacción e intercambio / Erredakzio eta Trukaketa: Sociedad de Ciencias Aranzadi/Zientzia Elkartea

*Zorroagagaina 11 - 20014 Donostia
Tel: 34 943 46 61 42 / Fax: 34 943 45 58 11
Redacción: ckq@aranzadi-zientziak.org
Intercambio: liburutegia@aranzadi-zientziak.org
www.aranzadi-zientziak.org*



ÍNDICE/ AURKIBIDEA/ CONTENTS

ASIER ABAUNZA-URIONABARRENETXEA

- Los inicios de la expresión gráfica en el Pirineo occidental y la Cornisa Cantábrica: bases cronológicas a partir de soportes mobiliarios..... 3-25

ERIK AREVALO MUÑOZ

- Una aproximación a la industria ósea durante el Calcolítico y Edad del Bronce y del Hierro en el Oriente Cantábrico y Alto Ebro y Duero: Puntas de flecha, alfileres y agujas..... 27-57

MARÍA CARBAJO ARANA

- Aportación al conocimiento de la economía de la cultura Cogotas I: Análisis zooarqueológico del yacimiento de Canto Blanco (León) 59-72

SARA DE FRANCISCO RODRÍGUEZ

- El análisis funcional lítico en la *Early Stone Age* (ESA) africana: Estado de la cuestión y prospectiva 73-87

GAIZKA ESPERESATE MAGDALENO	
- El fin del estilo paleolítico a través del arte mueble de la Península Ibérica	89-110
HUGO HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ	
- ¿Reemplazo demográfico en el Neolítico europeo? El punto de vista de la Genética	111-140
VÍCTOR RUIZ GONZÁLEZ	
- Calidad ambiental de los sedimentos de la Ría de Bilbao: evidencias micropaleontológicas y geoquímicas	141-156
IZASKUN SARASKETA GARTZIA	
- Las primeras necrópolis en la Europa Atlántica: prácticas funerarias y dieta durante el Mesolítico	157-174

Foto de portada:
Salida de campo al
yacimiento de Atapuerca
(Burgos) con el profesor
J.M. Bermúdez de
Castro (CENIEH),
11 Octubre 2013.

¿Reemplazo demográfico en el Neolítico europeo? El punto de vista de la Genética

Population replacement during the European Neolithic? The point of view of Genetics

PALABRAS CLAVES: Europa, Neolitización, ADN antiguo, Genética de Poblaciones.
KEY WORDS: Europe, Neolithization, ancient DNA, Population Genetics.

Hugo H. HERNÁNDEZ⁽¹⁾

RESUMEN

El trabajo realiza una aproximación a la situación actual de los estudios de ADN antiguo humano en Europa, recopilando los datos de los individuos analizados hasta 2013 (n=700), a modo de síntesis interpretativa continental y regional de los territorios para los cuales se han obtenido resultados significativos (Centroeuropa, Cornisa Cantábrica, Mediterráneo occidental, Escandinavia-Báltico-Rusia y Alpes orientales). Las hipótesis se expresan en términos de continuidad o discontinuidad genética entre los grupos humanos habitantes de un territorio, centradas en la problemática de la neolitización, en una horquilla cronocultural del Paleolítico superior a la Edad del Bronce. Los resultados se resumen en (1) una preponderancia del clado mitocondrial U para muestras preneolíticas; (2) la posibilidad de una intrusión démica en una fase inicial de la neolitización centroeuropea -tipo N1a, con pérdida posterior de ese haplogrupo mitocondrial-; (3) la evidencia del proceso neolitizador como heterogéneo y con diferente impacto a escala regional; (4) una estabilización del acervo genético europeo actual como resultado de eventos postneolíticos; y (5) las posibilidades analíticas de la genética aplicada a las poblaciones antiguas como un instrumento de gran interés, observándose la necesidad de realizar más analíticas con recorrido diacrónico.

ABSTRACT

The present work is an approach to the current status of ancient DNA studies in Europe, collecting data for analyzed individuals until 2013 (n=700), as a continental and regional interpretative synthesis for the territories with significant results (Central Europe, Cantabrian Coast, Western Mediterranean, Scandinavia-Baltic Region-Russia and Eastern Alps). The hypotheses are expressed in terms of genetic continuity or discontinuity among human groups inhabitants of a territory, being focused on the issue of neolithization, in a chronocultural span from Upper Palaeolithic to Bronze Age. The results are summarized in (1) a prevalence of mitochondrial clade U for preneolithic samples; (2) the possibility of a demic intrusion event at an early stage of the Central European Neolithic -with types like N1a, with the subsequent loss of the mitochondrial haplogroup-; (3) evidence of the neolithization process as heterogeneous, with different regional impacts; (4) stabilization of the current European gene pool as a result of postneolithic events; and (5) the analytical possibilities of applied Genetics on the field of ancient populations as an instrument of great interest, noting the need for more analytics in a diachronic path.

1.- INTRODUCCIÓN

1.1. El debate actual sobre el Neolítico y la neolitización de Europa

La población humana que habitaba el Próximo Oriente asiático al comienzo del Holoceno, realizó profundas transformaciones en sus estructuras socioeconómicas, cuyas evidencias nos han llegado en términos de cultura material y restos biológicos. Se trata de una transición desde un modo de vida basado en la recolección y la caza, hacia una economía enfocada en la manipulación y producción de alimentos. Pero este cambio no fue homogéneo ni cronológica y culturalmente, ni en el propio lugar de origen ni en las áreas hacia donde se extendió. Así, son tres las tendencias principales para explicarlo, si enfocamos el problema en el continente europeo: (1) modelos que apoyan un aporte demográfico desde Oriente Próximo (CHILDE, 1925), que habría trasladado la economía neolítica, con un rol reducido para las poblaciones cazadoras-recolectoras preexistentes; (2) interpretaciones basadas en el protagonismo de las poblaciones locales, centrándose en la difusión cultural como eje vertebrador del cambio (ZVELEBIL, 1986; ARIAS CABAL, 1991); y (3) los enfoques integracionistas, que intentan reflejar la compleja situación de la transición mesoneolítica teniendo en cuenta aportes demográficos de mediana-pequeña escala,

⁽¹⁾ Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología / Geografía, Historiaurrea eta Arkeologia Saila. Universidad del País Vasco / Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV / EHU). Francisco Tomás y Valiente Kalea, s/n, 01006 Vitoria-Gasteiz • Director: Alfonso Alday

contextos socioculturales y mecanismos de adopción de mejoras por parte de la población local (ZVELEBIL, 2002). El debate actual, muy intenso, genera una importante producción bibliográfica, observándose una situación mesolítica en mosaico: las posibilidades geocológicas de cada territorio impusieron unos condicionantes específicos, lo que significa que la trama de la neolitización fue compleja y múltiple y que cada caso debe evaluarse individualmente dentro de una lógica histórica, obteniendo de ese modo soluciones diferenciadas. Se han concretado diversos procesos de neolitización a escala regional (Mediterráneo, Balcanes, centro y norte de Europa, etc.), tan diferentes entre sí como heterogéneos internamente. La investigación actual señala su rapidez, como en el caso de la Península Ibérica (ALDAY, 2009), con perspectivas que enfatizan la actuación de fuerzas complementarias, como la influencia norteafricana en el Mesolítico peninsular (MANEN *et al.*, 2007), o la importancia de mecanismos previos (GARCÍA BORJA *et al.*, 2011; ALDAY, 2012).

El enfoque démico, tradicional interpretación de las evidencias arqueológicas, creó a lo largo del siglo XX modelos como el de la “ola de avance”, según el cual, a partir del análisis de marcadores genéticos clásicos y dataciones de yacimientos, las innovaciones neolíticas eran vistas como el resultado de una expansión lenta y continuada de poblaciones procedentes de Oriente Próximo, con un ligero aporte demográfico por parte de poblaciones preexistentes, asimiladas culturalmente (AMMERMAN y CAVALLI-SFORZA, 1984). Con posterioridad, aduciendo un contexto arqueológico relativamente homogéneo de la costa mediterránea occidental, se ha enunciado el modelo de “colonización marítima pionera”, por el cual habría existido un rápido desembarco démico en ese entorno, con ocupación de territorios de baja demografía (ZILHÃO, 2001). Como contrapartida, dentro de las corrientes basadas en la difusión cultural, conviene destacar el modelo social de Lewthwaite (1986), según el cual los elementos neolíticos irían adoptándose por parte de las poblaciones colectoras por prestigio a través de contactos, y con el tiempo se convertirían en objetos y prácticas de uso cotidiano. Vicent (1997) propuso un modelo “capilar”, basado en contactos recíprocos entre poblaciones de cazadores-recolectores tolerantes a las innovaciones. Otras líneas de investigación enfatizan el autoctonismo, esto es, la invención de las técnicas agrícolas y ganaderas por las comunidades de cazadores-recolectores, por aceleración o puesta en marcha de procesos locales por contactos con comunidades neolíticas (ARIAS CABAL, 1991).

Como vía intermedia, los enfoques integracionistas intentan conciliar los potenciales eventos de migración y aculturación en términos de selección territorial, movilidad fronteriza y contactos entre las poblaciones implicadas. El modelo dual, como hipótesis desarrollada para el Mediterráneo ibérico, implica una convivencia entre ambos grupos, con una adopción progresiva de elementos neolíticos por parte de las poblaciones de cazadores-recolectores, aunque sus “sistemas culturales” fuesen incompatibles con los estilos de vida del Neolítico (JUAN CABANILLES y MARTÍ OLIVER, 2000; SAMPIETRO *et al.*, 2007). En esta corriente, el *leap-frog* propone, en especial para Europa Central, el asentamiento de poblaciones Neolíticas en territorios aptos para el desarrollo de economía agropecuaria, que conformarían sus propias redes de intercambio y, progresivamente, una adopción de esas mismas técnicas por parte de las poblaciones adyacentes (DEGUILLLOUX *et al.*, 2012); el proceso descrito para el caso del valle de Ambrona (Soria) ofrece pareja argumentación (ROJO *et al.*, 2008). Otro modelo es el de disponibilidad, por el cual las poblaciones campesinas procedentes de Próximo Oriente se habrían encontrado con los cazadores-recolectores europeos, quienes a largo plazo adoptarían las formas del Neolítico por contactos e intercambios, con tres fases progresivas de disponibilidad, sustitución y consolidación (ZVELEBIL y ROWLEY-CONWY, 1984). Es necesario advertir que esta última opción se propuso para el escenario noreuropeo, con una dinámica y cronología bien diferente al resto de Europa, si bien se ha trasladado, sin crítica, a otros territorios (ARIAS CABAL, 1991; GARCÍA GAZÓLAZ, 1994).

1.2. La aplicación de la genética al pasado prehistórico

En el estudio multidisciplinar de los restos prehistóricos intervienen especialistas de diversas disciplinas científicas. En este sentido, los paleogenetistas juegan un papel crucial en el análisis de restos de origen humano (objeto del presente estudio), pero también de origen animal (LARSON *et al.*, 2007; BOLLONGINO *et al.*, 2012) y vegetal (FULLER, 2007; GLÉMIN y BATAILLON, 2009). Dichos trabajos abren sugerentes perspectivas, como las especies implicadas en la domesticación, sus lugares de origen, agrotipos y redistribución, sus recorridos espaciales y cronológicos, las prácticas regionales de integración, etc.

Como se ha expuesto, se ha debatido ampliamente si la transición neolítica implicó un fuerte movimiento de poblaciones o, por el contrario, se produjo una pequeña migración poblacional y la transición supuso en su mayor parte contactos culturales. En este sentido, el estudio de la variabilidad genética humana ha suscitado gran interés para la arqueología, por su capacidad de corroborar de forma directa hipótesis inferidas a partir de datos arqueológicos, intentando poner en relación los diferentes movimientos poblacionales y la distribución de la diversidad genética, como en el caso del proceso neolítico, siendo los primeros estudios en la materia los análisis de muestras de población actual. Cabe destacar la pionera colaboración entre ambas disciplinas, de la mano del arqueólogo Ammerman y el genetista Cavalli-Sforza (1984), quienes, a partir del análisis de marcadores genéticos "clásicos" (sistemas de grupos sanguíneos, antígenos leucocitarios humanos o HLA, etc.), y fechas de radiocarbono, realizaron mapas isócronos que mostraban un gradiente sureste-noroeste, con una tasa constante, aunque aproximada, de neolitización, con origen en Oriente Próximo, formulando un modelo de difusión démica de "ola de avance", que sugería que las comunidades con una subsistencia productora se expandirían a medida que sus poblaciones se incrementaran, absorbiendo a su vez a la población cazadora-recolectora. En la misma línea, el análisis de frecuencias alélicas de loci nucleares en muestras europeas contemporáneas propuesto por Chikhi *et al.* (1998), ofreció la evidencia de clinas con gradientes sureste-noroeste que fueron interpretadas como de aporte demográfico de Oriente Próximo. Sin embargo, se ha demostrado que el principal problema de estas hipótesis es que las distribuciones clinales no pueden ser datadas, por lo que no se puede concretar si pertenecen a un aporte demográfico de época neolítica, o a movimientos previos o posteriores. La validez de la interpretación de las clinas se ha cuestionado mediante simulaciones informáticas, demostrando que las frecuencias alélicas en Europa podrían ser igual de probables bajo un modelo difusionista o uno aculturador, careciendo de una correlación respecto a cualquier narrativa histórica. De hecho, podría encontrarse una explicación plausible a través de la primera expansión de humanos anatómicamente modernos en Europa, por lo que los propulsores del modelo difusionista podrían haber sobreestimado el impacto genético de la difusión neolítica y la uniformidad de su propagación (CURRAT y EXCOFFIER, 2005).

Con las innovaciones producidas en el seno de la disciplina genética, se han generalizado estudios de secuencias del ADN mitocondrial (ADNmt), prestando especial atención a la Región Hipervariable I (HVR-I) en muestras actuales, lo que ha permitido tipificar polimorfismos (haplotipos) de acuerdo a una secuencia de referencia¹, definiendo clados y subclados que agrupan esos haplotipos, denominados haplogrupos del ADN mitocondrial (haplogrupos-mt). El tratamiento de estos datos mediante técnicas filogenéticas y filogeográficas ha permitido el "mapeo" de genealogías genéticas en el tiempo y el espacio (RICHARDS *et al.*, 2000; SOARES *et al.*, 2010; DEGUILLLOUX *et al.*, 2012). El mismo proceso ha sido aplicado a análisis de la Región No-Recombinante del cromosoma Y (NRY), a pesar de poseer una mayor tasa de mutación que en el caso del ADNmt (SEMINO *et al.*, 2004; BALARESQUE *et al.*, 2010; SOARES *et al.*, 2010).

Los análisis diferenciales de los marcadores genéticos han generado incongruencias en el discurso referente a las migraciones y su impacto en el solar europeo, algo natural, en parte, dado el origen diferente de los datos y que las migraciones pueden implicar a proporciones diferentes de hombres y mujeres. Al contrario que los análisis previos de marcadores no moleculares, los datos mitocondriales sugieren que sólo una pequeña fracción de los europeos actuales pudieron ser descendientes de los granjeros procedentes de Oriente Próximo, con linajes-mt incorporados en el Neolítico de alrededor del 20%, mientras que su mayor parte parecen tener origen en el Paleolítico superior, en la primera expansión en el continente o la reexpansión humana postglacial (TORRONI *et al.*, 1998; RICHARDS *et al.*, 2000). Por su parte, la filogeografía aplicada a los haplogrupos-Y parece confirmar un 20-25% de mezcla de población durante el Neolítico. A pesar de este aparente consenso en los datos generados por los marcadores uniparentales, estudios posteriores han demostrado que el grado de población europea con ancestros neolíticos sigue siendo controvertido, mostrando que el análisis de ciertos marcadores por sí solos puede generar deformaciones en las interpretaciones de sus patrones de diversidad (CURRAT y EXCOFFIER, 2005).

La hipótesis démica con origen en Oriente Próximo a partir de muestras actuales es tomada en consideración a partir de la distribución geográfica de la diversidad microsatelital del haplogrupo-Y R1b1b2. Sin embargo, los investigadores discrepan sobre su significado: mientras que Balaresque *et al.* (2010) lo vinculan a su difusión a una única fuente, Próximo Oriente, en tiempos neolíticos, otros enfoques, como las

¹ CRS o Secuencia de Referencia de Cambridge (ANDERSON *et al.*, 1981).

simulaciones demográficas del proceso, han dado poco crédito a movimientos poblacionales (GALETA *et al.*, 2012), al advertirse la complejidad de otros factores implicados en la evolución genética de los haplogrupos-*mt* e *Y*, sobre los cuales no es posible saber con certeza su implicación en los resultados de los análisis: (a) la presión selectiva del genoma mitocondrial; (b) las crisis demográficas, desencadenantes de procesos de deriva genética, efectos fundadores y cuellos de botella; (c) el efecto de las *back migrations* y los aspectos socioculturales inherentes a los procesos migratorios; y (d) condiciones biogeográficas específicas (RICHARDS *et al.*, 2000; DEGUILLLOUX, *et al.*, 2012; PINHASI *et al.*, 2012).

1.3. Perspectiva actual de la investigación

Las discrepancias teóricas, metodológicas y conclusivas de los estudios descritos intentan ser superadas, en gran medida, gracias al aporte de analíticas de ADN antiguo humano (ADNa), procedente de contextos arqueológicos, investigaciones que están permitiendo testar las modelizaciones teóricas inferidas de datos actuales. Esto, unido a la investigación arqueológica, permite proponer patrones de continuidad y discontinuidad genética en el poblamiento del pasado, que pueden ser puestos en relación diacrónica con otras analíticas y con los resultados de muestras actuales.

Para el proceso de neolitización, resulta de gran interés observar si las poblaciones preexistentes en un territorio presentan los mismos caracteres genéticos que las muestras procedentes de yacimientos con economía de producción, así como la comparación de estos resultados con los de población actual. Sin embargo, la metodología de investigación del ADNa muestra obstáculos en términos de extracción, contaminación con ADN exógeno y alteración por procesos diagenéticos, por lo que los resultados requieren de un protocolo riguroso para ser considerados válidos (HOFREITER *et al.*, 2001). Para el continente europeo, las muestras, si bien se han incrementado en número y calidad metodológica con los nuevos estudios, siguen siendo escasas para muchos territorios europeos, lo que deja un panorama continental sesgado y con una representación irregular a escala regional (la mayoría de las analíticas son de Europa Central, en detrimento de la parte meridional del continente), y cultural (pocas evidencias para los grupos mesolíticos frente a las de comunidades neolíticas). En este sentido, el debate debe atender, seriamente, al significado real de las muestras disponibles. Asimismo, la representatividad de los análisis procedentes de contextos funerarios es un asunto que plantea muchos interrogantes aún por resolver.

Los objetivos del presente trabajo, por tanto, son:

- Mostrar el panorama actual de la investigación en ADNa, compilando las analíticas de ADNa realizadas para el ámbito europeo y su neolitización, y sus comparaciones regionales con muestras de población actual.
- Definir regiones de acuerdo tanto a la atribución cronocultural de los restos humanos arqueológicos con determinación de sus linajes uniparentales (Europa Central, Cornisa Cantábrica, Mediterráneo occidental, Escandinavia-Báltico-Rusia y Alpes orientales), analizándolas según el número de resultados disponibles, principal determinante para una explicación más clara de las tesis propuestas de acuerdo a la distribución de haplogrupos-*mt* e *Y*.
- Unir esos resultados al discurso de la neolitización para las áreas europeas en las que la investigación paleogenética se ha desarrollado, con un rango cronológico adecuado a las diversas áreas estudiadas, sin excluir analíticas que muestren un recorrido diacrónico (Paleolítico superior-Edad del Bronce) del poblamiento regional.
- Reflexionar acerca de la interpretación de estos datos de carácter biológico, ya que su capacidad para explicar los movimientos de las poblaciones del pasado está sujeta a su representatividad, en términos de número de muestras en relación con la población coetánea existente, y de sus parámetros socioculturales y del contexto arqueológico, teniendo presente que, en la mayoría de los estudios, las interpretaciones del registro paleogenético dependen de la diferente historia evolutiva de los hombres y las mujeres, no de la población en su conjunto.

2.- MATERIALES Y METODOLOGÍAS EMPLEADAS

2.1. Muestras de ADN actual y de restos en contexto arqueológico

El estudio de muestras de ADNa está sujeto a la comparación con las secuencias genéticas de muestras actuales, que en la última década han conformado una extensa base de datos a través de ins-

tituciones como el Genographic Consortium, que sirve a los paleogenetistas para determinar afinidades genéticas entre las culturas prehistóricas y las poblaciones de hoy en día, en comparaciones regionales o de mayor escala territorial. En comparación con las muestras de ADN de poblaciones actuales, que son relativamente fáciles de extraer, amplificar y secuenciar, las procedentes de contextos arqueológicos presentan problemas de conservación, degradación y contaminación, que en numerosas ocasiones impiden su tratamiento en laboratorio con resultados positivos. En general, el ADN tiende a degradarse en la naturaleza inmediatamente después de la muerte del espécimen por procesos tafonómicos (oxidación, radiación, hidrólisis, despurinación –que libera bases nucleicas, adenina o guanina, deaminación –eliminación de grupos amino-), si bien, bajo circunstancias tales como una rápida desecación, bajas temperaturas o altas concentraciones de sal, los mecanismos internos de degradación del ADN pueden ralentizarse o desactivarse. En este sentido, uno de los sesgos más importantes a los que se enfrenta la investigación en ADN en Europa es el bajo número de muestras procedentes del sudoeste y el Mediterráneo, por efecto de un clima menos frío (RICAUT *et al.*, 2012). A este deterioro hay que añadir el problema de las contaminaciones con ADN exógeno, que pueden ocurrir durante la deposición de los restos, la extracción de la muestra del contexto arqueológico o durante su manipulación en museos y laboratorios.

La extracción y secuenciación de las muestras de ADN en laboratorio se realiza mediante un proceso de PCR (*Polymerase Chain Reaction*). Una vez verificado que se ha obtenido la suficiente cantidad de ADN y la ausencia de contaminación, se procede a secuenciar el fragmento recuperado, que para los estudios de genética de poblaciones suelen ser las HVR-I y II del ADNmt y la NRY o Región No Recombinante del cromosoma Y. Para la determinación del linaje humano mitocondrial, del cromosoma Y y otros caracteres genéticos de interés, se utilizan diversas técnicas, como el RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*), cuyo resultado más tarde se compara con secuencias de referencia actuales, con el fin de detectar los polimorfismos de nucleótido simple o SNPs, que son los marcadores principales para detectar los haplogrupos-*mt* e *Y*. Asimismo, en estudios más recientes, se ha venido secuenciando completamente el genoma mitocondrial, con técnicas como la pirosecuenciación (ERMINI *et al.*, 2008; SKOGLUND *et al.*, 2012). A la vista de los problemas de recuperación y secuenciación del ADN, se ha desarrollado todo un protocolo de criterios de autenticación para determinar la veracidad de los resultados del análisis, entre los que destacan un espacio de trabajo físicamente aislado, el análisis genético de todos los profesionales implicados en el proceso, la reproducción independiente de los resultados y el análisis de restos asociados a la muestra para descartar contaminaciones antiguas (HOFREITER *et al.*, 2001). La problemática de la contaminación y replicación de ADN exógeno es un aspecto que las técnicas de secuenciación de nueva generación (NGS) o metagenómica pueden salvar en gran medida, ya replican todas las secuencias que existan en la muestra, y es el análisis bioinformático posterior el que permite la discriminación de las secuencias endógenas y exógenas a partir de patrones de degradación de ADN (DE LA RÚA y HERVELLA, 2013). No obstante, puede ocurrir que los huesos/dientes analizados tengan una contaminación exógena antigua, de difícil discriminación. Por otra parte, estos procesos aún son costosos y sólo han sido aplicados en muestras muy bien preservadas, por lo que su eficacia en aquellas altamente degradadas es aún desconocido (PINHASI *et al.*, 2012).

Atendiendo a la documentación publicada en relación a nuestros intereses (genética y neolitización) y la calidad metodológica del tratamiento de las muestras –motivo por el cual se han descartado análisis preliminares de individuos, resultados manifiestamente dudosos o que no han seguido un protocolo riguroso y aceptable de autenticación del ADN (GARCÍA-BOUR *et al.*, 1999; FERNÁNDEZ *et al.*, 2000; BAMFORTH *et al.*, 2003; CARDOS *et al.*, 2004; CHANDLER *et al.*, 2005; BOUWMAN *et al.*, 2008; OLIVER FOIX *et al.*, 2008; BRAMANTI *et al.*, 2009; MELCHIOR *et al.*, 2010; CARDOSO *et al.*, 2010; ALDECOA-OTALORA ASTARLOA, 2011; GUBA *et al.*, 2011; HANNA *et al.*, 2012)–, para nuestra revisión se han tenido en cuenta un total de 78 yacimientos europeos con un rango cronocultural que abarca del Paleolítico superior a la Edad del Bronce (Tabla I), sumando un total de 698 analíticas de ADN realizadas sobre el ADN mitocondrial (Anexo 3). En contra, sólo existen en la actualidad 35 análisis, de 4 yacimientos y del análisis metagenómico de Ötzi (KELLER *et al.*, 2012), para la determinación de haplogrupos-*Y* (Anexo 4). Este dato refleja la mayor dificultad metodológica que entraña la recuperación del ADN nuclear frente al ADNmt (DEGUILLLOUX *et al.*, 2012).

	EUROPA CENTRAL		CANTÁBRICO		MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL		ESCADINAVIA, BÁLTICO Y RUSIA		ALPES		TOTAL	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
PALEOLÍTICO SUPERIOR	1	2	3	3					1	1	5	6
MESOLÍTICO	4	9	2	3			11	32			17	44
NEOLÍTICO ANTIGUO Y MEDIO	23	245	4	43	5	31	1	3	2	2	35	324
NEOLÍTICO FINAL Y CALCOLÍTICO	9	75	4	117	1	29	1	2	1	1	16	224
EDAD DEL BRONCE	12	94	2	7			1	1			15	102
TOTAL	39	425	15	173	6	60	14	38	4	4	78	700

Tabla 1. Relación cuantitativa de yacimientos y muestras de ADN a tenidos en cuenta en este estudio. A) Número de yacimientos. B) Número de individuos analizados.
Table 1. Quantitative list of sites and aDNA samples considered in this study. A) Number of archaeological sites. B) Number of individuals analysed.

Como se observa, la mayoría de los yacimientos se encuentran en Europa Central, 39 al incluir aquí los yacimientos franceses de Péré C (DEGUILLOUX *et al.*, 2011) y Gurgy-Les-Noisats², atribuidos por contexto cultural al horizonte de la Cerámica de Bandas o LBK (DEGUILLOUX *et al.*, 2012). Esta región ofrece una relación diacrónica, específicamente para el Neolítico y momentos posteriores, con un total de 425 muestras analizadas (61% de las disponibles). Con un recorrido diacrónico relativamente completo, pero con muestras procedentes de pocos yacimientos, los análisis de la Cornisa Cantábrica (173 a partir de 15 yacimientos) están concentrados en el área vasca. Por su parte, sólo 6 yacimientos de época neolítica han sido analizados para el Mediterráneo occidental (costa catalana y sureste francés, incluyendo las analíticas de Chaves, en Huesca), con un total de 60 muestras, que no permiten realizar comparaciones con períodos pre/postneolíticos para esa zona. Las muestras procedentes de Antepomerania, Escandinavia, el Báltico, Polonia y Rusia han sido agrupadas por mostrar una alta correlación entre las muestras mesolíticas bálticas y las de complejos tardíos de cazadores-recolectores, como es el caso de Ostorf (BRAMANTI *et al.*, 2009) y los yacimientos de la isla sueca de Götland (MALMSTRÖM *et al.*, 2009). Finalmente, en la zona alpina oriental se tienen secuencias mitocondriales de 4 muestras, provenientes de 3 yacimientos y del estudio genético de Ötzi, el hombre eneolítico congelado encontrado en 1991 (del cual también contamos con la determinación de su haplogrupo-Y), suponiendo un recorrido diacrónico sesgado y muy reducido. La distribución geográfica de la información genética de la Europa prehistórica es, por tanto, muy desigual. En este sentido, en el caso concreto de la neolitización, el 76% de las muestras del Neolítico antiguo y medio pertenecen a Europa Central mientras sólo el 10% provienen del Mediterráneo occidental. Teniendo en cuenta que los procesos neolíticos, según la documentación arqueológica, siguen pautas diferentes en cada caso, es peligroso extender los resultados derivados de una región a otra. En similar sentido, hay que advertir que, para todo el continente europeo, sólo se dispone de 44 muestras mesolíticas, para un rango cronológico de varios milenios. Por tanto, para la comparación de los datos de ADN a mesolítico y neolítico debe reforzarse la base de datos de las últimas sociedades cazadoras-recolectoras.

2.2. Procedimientos de investigación genética aplicados a la Neolitización

Una disciplina que resulta de una utilidad directamente relacionada con el tránsito a la economía de producción es la filogenia de los clados uniparentales, junto a los análisis de fundación de las ramificaciones de ambos árboles filogenéticos mediante relojes moleculares (Anexo 1 y 2). Recordando que el origen de un linaje determinado puede situarse muy atrás en el tiempo respecto a su implantación poblacional en un área específica, de estos análisis se puede extraer que los linajes-*mt* más antiguos de Europa son los correspondientes al clado U (U5 y U8: 56.000-37.000 años), con un linaje potencialmente asociado a la ascendencia masculina del Paleolítico superior, el haplogrupo-Y I, restringido a Europa (SOARES *et al.*, 2010). De los análisis filogenéticos también se puede inferir que a partir del Último

² Datos no publicados individualmente, pero incluidos en el análisis filogeográfico disponible en DEGUILLOUX *et al.*, 2012: 33.

Máximo Glaciar (c. 25.000-19.000 BP), las poblaciones humanas de la época tendieron a concentrarse en “refugios” situados en el sur europeo, esto es, las penínsulas Ibérica e Itálica, los Balcanes y el Levante asiático, así como en pequeñas concentraciones en las planicies del este europeo, con una re-expansión poblacional y asentamiento en Europa Central y Septentrional tras la mejora climática. En esa línea argumentativa, la fundación de ciertos linajes-mt parece datar de esa época (V, H1, H3, H5, U5b1), presumiblemente originados en el sudoeste, expandiéndose más tarde hacia el este, centro y norte del continente (TORRONI *et al.*, 1998). Sin embargo, el haplogrupo-mt H, el más frecuente en Europa en la actualidad (45%), tiene una fundación en Oriente Próximo de hace c. 18.000 años y en Europa de c. 15.000 BP (SOARES *et al.*, 2010). Esto sugiere su entrada en el continente con posterioridad al Último Máximo Glaciar, aunque análisis más recientes parecen indicar que la expansión de ciertos clados, como el V, el H1 y el H3 (11.500-11.000 BP), responden a expansiones demográficas posteriores al Dryas Reciente, tras el cual las condiciones climáticas se estabilizaron hasta los niveles actuales (SOARES *et al.*, 2010).

Por su parte, los haplogrupos-Y implicados en las reexpansiones tardiglaciares y postglaciares conforman la mayoría de los linajes patrilineales predominantes en la actualidad, potencialmente expandidos a partir de “refugios” situados en la Península Ibérica (I1 y I2b1) y los Balcanes (I2a1), de acuerdo a Rootsi *et al.* (2004). Sin embargo, los subclados del haplogrupo R1, como R1b1b2, muy extendidos actualmente, no son indígenas de Eurasia Occidental, sino del sur de Asia, discutiéndose su llegada durante el Tardiglaciar (WILSON *et al.*, 2001) o durante el Neolítico (BALARESQUE *et al.*, 2010). Para este último período, los análisis de fundación de linajes uniparentales parecen no estar de acuerdo con las hipótesis démicas. Éstos están basados en la diversidad genética del sustrato de Oriente Próximo (Natufiense), y sugieren que menos del 15% de los linajes europeos pueden encontrar sus orígenes en componentes procedentes del Neolítico asiático, con una gran mayoría descendientes del Tardiglaciar y expansiones postglaciares, lo que sugiere un asentamiento de pequeños grupos productores en Europa y una posterior adopción de las técnicas agropecuarias por parte de las poblaciones mesolíticas (RICHARDS *et al.*, 2000). A pesar de que otros enfoques, como los modelos de mezcla de poblaciones (DUPANLOUP *et al.*, 2004), conceden altos niveles de migración para momentos neolíticos, éstos están basados en hipótesis *ad hoc*, asumiendo una homogeneidad genética preneolítica y sin tener en cuenta posibles eventos de *back migration* de población europea en Oriente Próximo, lo que resultaría en acervos genéticos más homogéneos entre ambos territorios (RICHARDS *et al.*, 2000).

La combinación de analíticas sobre ADN de muestras actuales y los análisis filogeográficos (DEGUILLOUX *et al.*, 2012), ensayan la correlación de episodios demográficos de interés con los árboles filogenéticos de marcadores específicos y sus edades estimadas, infiriendo posibles escenarios que concilian los árboles genéticos con momentos concretos de movimiento poblacional. Asimismo, los análisis de componentes principales o PCA (AMMERMAN y CAVALLI-SFORZA, 1984; WILSON *et al.*, 2001) pueden resultar útiles a la hora de compilar los datos e inferir conclusiones a partir de hipótesis respecto a la historia de las poblaciones humanas, pero su interpretación debe realizarse con cautela, ya que: (1) su edad no puede ser asegurada científicamente; (2) los marcadores genéticos de origen paleolítico, mesolítico y neolítico no están claros; y (3) los diferentes loci tienen su propia historia evolutiva y genealógica, por lo que es necesario combinar la información de múltiples marcadores genéticos para poder llegar a una imagen más certera de las relaciones entre las poblaciones del pasado (CURRAT y EXCOFFIER, 2005; PINHASI *et al.*, 2012). El mismo tipo de críticas pueden ser dirigidas a los análisis de autocorrelación de distancias y frecuencias genéticas (CHIKHI *et al.*, 1998; SIMONI *et al.*, 2000). Asimismo, las diferencias en las pautas que presentan el ADNmt y el nuclear pueden ser explicadas por la diferente movilidad entre hombres y mujeres (BARBUJANI y GOLDSTEIN, 2004). Todos estos análisis, y las incongruencias entre ellos, demuestran la necesidad de que las analíticas realizadas sobre bases de datos de muestras genéticas de población actual, para el estudio de los movimientos demográficos del pasado, deben combinarse con los datos disponibles procedentes del estudio del ADN (FU *et al.*, 2012). En este sentido, una de las técnicas actualmente empleadas para relacionar los resultados de los diferentes análisis de muestras de ADN desde el enfoque filogeográfico es el *Median Joining Network*, que señala las variaciones genéticas que definen los haplotipos de varias muestras dadas, con sus frecuencias en las diferentes poblaciones estudiadas, tanto actuales como pasadas (HERVELLA *et al.*, 2012; DEGUILLOUX *et al.*, 2012).

3.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Panorama continental de los resultados del ADN mitocondrial y del cromosoma Y

El escenario continental de los resultados del ADN en el rango cronológico Paleolítico superior – Edad del Bronce (Anexo 3 y 4), está basado principalmente en los resultados del ADNmt, mientras que los análisis del cromosoma Y, a pesar del débil número de muestras, parecen indicar una distribución diferencial respecto al ADNmt. Los datos señalan patrones diferentes en la movilidad de hombres y mujeres durante el largo período histórico analizado (DEGUILLLOUX *et al.*, 2012).

Respecto a la distribución de los linajes matrilineales, las muestras paleolíticas son muy escasas (6), por lo que no conviene tomar sus resultados como representativos de la población de esa época. Se ha constatado la presencia del haplogrupo-mt H en dos muestras magdalenenses de la Cornisa Cantábrica (HERVELLA *et al.*, 2012) y en la analítica de Villabruna (DI BENEDETTO *et al.*, 2000). Las otras tres muestras pertenecen al clado mitocondrial U, tradicionalmente asociado a las expansiones humanas del Paleolítico superior (RICHARDS *et al.*, 2000; SOARES *et al.*, 2010; PINHASI *et al.*, 2012).

En el conjunto de Europa, el período mesolítico está esencialmente caracterizado por una baja diversidad del ADNmt, con predominancia de los haplogrupos derivados del clado U (U*, U4, U5a y U5b). Sin embargo, existen excepciones, como los resultados de las muestras suecas (MALMSTRÖM *et al.*, 2010; SKOGLUND *et al.*, 2012), con linajes-mt T, K y J, si bien este hecho puede deberse a posibles mestizajes con poblaciones productoras contemporáneas a los yacimientos de la *Pitted Ware Culture* (PWR), de economía no productora tardía, de modo que esos linajes matrilineales pueden haber sido introducidos en períodos ya neolíticos (PINHASI *et al.*, 2012). En esta línea, las muestras procedentes de Ostorf, enclave mesolítico en medio de yacimientos neolíticos, evidencia la presencia de los haplogrupos-mt citados (BRAMANTI *et al.*, 2009). Respecto a la transición mesoneolítica, se advierte una disminución de la proporción de las muestras adscritas al clado U y la aparición de nuevos haplogrupos-mt, quizá resultado de flujo genético procedente de las reexpansiones postglaciales (H, K, T2), o de aportes demográficos procedentes del este (J2, N1, T2) (HAAK *et al.*, 2010). En especial, la presencia del haplogrupo-mt N1a, de alta frecuencia en muestras del Neolítico antiguo de Centroeuropa, sugiere la llegada de gentes del Próximo Oriente. Estos resultados apuntan a una discontinuidad genética entre las primeras comunidades campesinas y las poblaciones centroeuropeas actuales, con una posible dilución de esos linajes en el acervo genético de los cazadores-recolectores aculturados de la región (HAAK *et al.*, 2005; BARBUJANI y CHIKHI, 2006).

En relación a la dinámica Neolítico final/Calcolítico/Edad del Bronce, se observa un cambio genético considerable, con incremento de los clados U5 y X y descenso de U3, U4, U5a, J, N1, T, T2 y W: de los datos se infiere un panorama demográficamente disruptivo. A partir de la Edad del Bronce se observan pocas evidencias de cambio en las frecuencias de los haplogrupos hasta la conformación del acervo genético europeo actual, excepto por reducción de los clados U5, J1 y X, y un incremento sustancial del haplogrupo H, que en la actualidad domina el panorama genético mitocondrial de Europa Occidental con una frecuencia del 42%, pudiendo decirse que la diversidad genética europea actual se estableció mayoritariamente a partir de la Edad del Bronce (PINHASI *et al.*, 2012).

En contraste con el ADNmt, los datos procedentes del cromosoma Y de muestras antiguas (Anexo 4), dadas las pocas analíticas disponibles, resultan aún poco informativos, si bien ciertos hallazgos muestran algunos patrones, como la alta predominancia del haplogrupo G2a en el Neolítico Final de Les Treilles (Midi-Pyrénées) y Cova de l'Avellaner (Cataluña), lo que ha sido interpretado como resultado de colonización marítima mediterránea sexualmente diferenciada o de una sociedad fuertemente patrilocal (LACAN *et al.*, 2011a, 2011b). Asimismo, la consecución de secuencias autosómicas, mitocondriales y de marcadores del cromosoma Y de algunos restos humanos correspondientes al Neolítico tardío del yacimiento alemán de Eulau (Sajonia-Anhalt), ha proporcionado la evidencia de la familia nuclear recuperada más antigua. En combinación con los datos isotópicos, puede afirmarse que la sociedad presente en ese yacimiento era exógama y patrilocal (HAAK *et al.*, 2008; DEGUILLLOUX *et al.*, 2012).

3.2. Estudios regionales de ADN antiguo

3.2.1. Europa Central

Es la región europea con más desarrollo de los estudios paleogenéticos, con 425 individuos analizados procedentes de 39 yacimientos (Figura 1). Más de la mitad de las muestras corresponden al Neolítico

antiguo y medio. Para el Paleolítico superior y el Mesolítico sólo se dispone de 11 análisis de restos humanos de 5 yacimientos, lo que genera una fuerte descompensación a la hora de contrastar los resultados de los diferentes períodos.

El primer trabajo realizado por Haak *et al.* (2005), para muestras del Neolítico antiguo de yacimientos de Alemania, Austria y Hungría, afirmaba que los primeros pobladores neolíticos del territorio compartían un haplogrupo-mt, el N1a (7,81%), ausente en muestras de períodos anteriores y sin una continuidad en el tiempo (0,2% para el conjunto de los europeos actuales). Los autores concluían que los primeros neolíticos centroeuropeos, si bien pudieran tener un origen alóctono, no han dejado huella de peso en el acervo genético europeo matrilineal, proponiendo por ello un origen predominantemente paleolítico de los linajes-mt europeos, aunque no descartaban la posibilidad de eventos postneolíticos como explicación a la quasi desaparición del N1a. Sin embargo, este trabajo pionero recibió algunas críticas, como la de Ammerman *et al.* (2006), quienes señalaron la extensión prematura de las conclusiones centroeuropeas al resto del continente y una revisión de la cronología atribuida a los yacimientos, en particular Ecsegfalva I (Békés, Hungría) y Flomborn (Renania-Palatinado, Alemania), que no correspondían al momento del tránsito Mesolítico-Neolítico, sino a momentos más avanzados. En todo caso, el haplogrupo-mt mencionado, también ha sido reconocido en los yacimientos neolíticos de Derenburg-Meerstieg II (HAAK *et al.*, 2010),

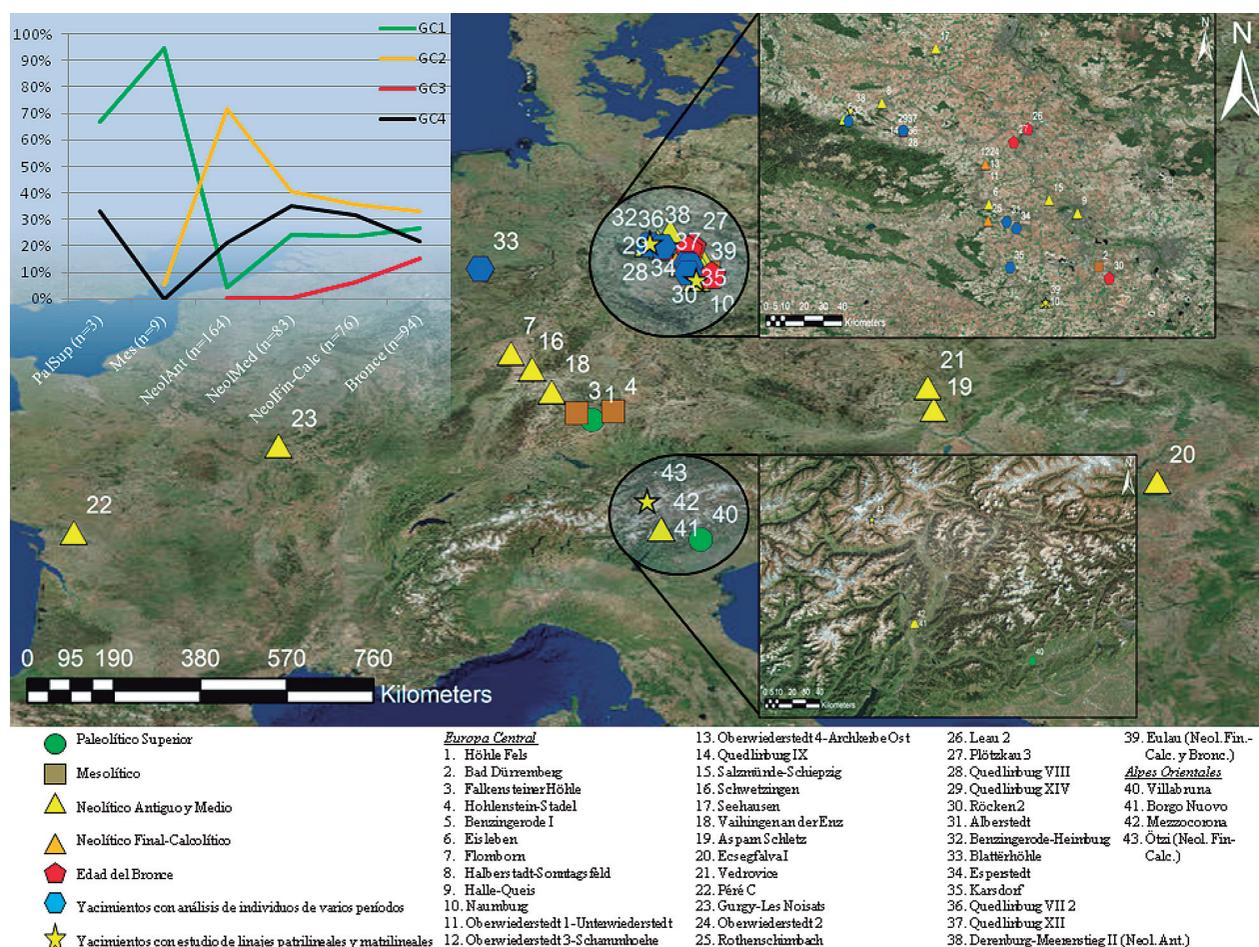


Figura 1. Mapa regional de los yacimientos con individuos analizados paleogenéticamente, adscritos, respectivamente, a Europa Central y los Alpes, en el presente trabajo. Se adjunta una gráfica de la evolución por períodos de la frecuencia porcentual de los haplogrupos-mt de ambas regiones, agrupados de acuerdo a la información descrita por SOARES *et al.*, 2010; HAAK *et al.*, 2010; BRANDT *et al.*, 2013. GC1: grupo clástico 1 (haplogrupos de cazadores-recolectores: U*, U4, U5, U8, U2). GC2: grupo clástico de los primeros campesinos europeos (N*, T*, K, J, HV, W, X). GC3: grupo clástico de poblaciones postneolíticas (I, T1, R). GC4: otros haplogrupos (H*, U3, V).

Figure 1. Regional map of the archaeological deposits with palaeogenetic analyses of individuals, assigned respectively to Central Europe and the Alps in the present work. It includes a graph of the diachronic evolution of the percentage frequency of mt-haplogroups of both defined regions, grouped after SOARES *et al.*, 2010; HAAK *et al.*, 2010; BRANDT *et al.*, 2013. GC1: Cladistic Group 1 (haplogroups of hunter-gatherers: U*, U4, U5, U8, U2). GC2: Cladistic Group 2 (haplogroups of early European farmers: N*, T*, K, J, HV, W, X). GC3: Cladistic Group 3 (haplogroups of postneolithic populations: I, T1, R). GC4: other haplogroups (H*, U3, V).

Oberwiederstedt 1, Halberstadt-Sonntagsfeld, Karsdorf, Oberwiederstedt 4, Salzmünde-Schiepzig, Quedlinburg VII 2 (BRANDT *et al.*, 2013) y el yacimiento francés de Péré C (DEGUILLLOUX *et al.*, 2011). Este último dato resulta decisivo a la hora de apoyar la idea de la difusión neolítica de la LBK desde Centroeuropa hacia el oeste del continente (DEGUILLLOUX *et al.*, 2012).

En 2009, Bramanti *et al.* realizaron analíticas de ADN mitocondrial de cazadores-recolectores centroeuropeos y otros territorios situados más al este (Polonia, los países bálticos y Rusia), con el objetivo de comparar sus resultados con los de muestras neolíticas y actuales. La mayoría de los tipos-*mt* encontrados (82%) eran muy raros tanto entre las poblaciones neolíticas como entre las actuales, por lo que los autores concluyeron que los primeros agricultores de Europa Central no eran descendientes de los cazadores-recolectores europeos, sino inmigrantes llegados del foco neolitizador de Oriente Próximo, pudiendo trazarse rutas potenciales de su dispersión, como por ejemplo a través del corredor conformado por los ríos Danubio y Dniester, compartiendo además algunas afinidades genéticas con las poblaciones actuales de Hungría, Anatolia y Oriente Próximo. Sin embargo, las muestras de ese estudio, comparadas con las de granjeros LBK centroeuropeos, no resultan muy apropiadas para evidenciar la discontinuidad genética del Neolítico regional, ya que se encuentran en zonas geográficamente dispersas, con estructuras geográficas y temporales diferentes entre sí (DEGUILLLOUX *et al.*, 2012).

En 2013, Brandt *et al.* llevaron a cabo un importante estudio de 364 individuos, con el objetivo de identificar cambios en la composición genética durante el período neolítico y revelando una estabilización de los patrones del acervo genético de la zona en el Neolítico final, Calcolítico y Edad del Bronce, con aspectos como la alta frecuencia del haplogrupo-*mt* I y U2 a partir de estos momentos (12,90%, Figura 1), ligada por los autores a la expansión de poblaciones de la Cerámica Cordada o CWR (2800-2200/2050 calBC). Otro estudio de ese año propuso, combinando la paleogenética y el análisis de variaciones isotópicas de carbono, nitrógeno y estroncio en el yacimiento de Blättelhöhle (Renania del Norte-Westfalia), la perduración del modo de vida cazador-recolector durante más de 2000 años en Europa Central una vez introducida la economía de producción en el territorio (BOLLONGINO *et al.*, 2013).

Respecto a los análisis de haplogrupos-Y disponemos de 6 muestras procedentes de 2 yacimientos, Derenburg (Neolítico antiguo) y Eulau (Neolítico final). Aunque la cantidad de los resultados es reducida como para hacer inferencias respecto a la organización social o los patrones matrimoniales de ambos grupos, han servido, junto a los análisis mitocondriales, para evidenciar relaciones de parentesco entre los individuos de una misma tumba colectiva (HAAK *et al.*, 2008).

De este modo, para la región descrita, una combinación de colonización y contacto es el mecanismo más plausible para la transición neolítica, de acuerdo a las evidencias arqueológicas, genéticas y paleogenéticas, a través del modelo de colonización *leapfrog*, con grupos campesinos asentándose en lugares específicos de fértil suelo de loess y, más tarde, producirse una adopción por parte de las poblaciones locales de la economía campesina a través de contactos alrededor del núcleo campesino original, con aculturación y mezcla genética entre las dos poblaciones. A escala regional, este proceso pudo causar un importante reemplazo genético a favor de los linajes-*mt* de los cazadores-recolectores, como parece atestiguar una mayor frecuencia de los clados-*mt* U a partir del Neolítico medio de las muestras de Europa Central (Figura 1). Esto implicaría la formación de complejos materiales híbridos, como la cultura Cerny en Francia (SCARRE, 2002), o la sustitución de los grupos cazadores-recolectores escandinavos por poblaciones productoras como la Cultura de los Vasos de Embudo o FBC, con un reflujó de linajes matrilíneales preneolíticos hacia Europa Central (BRANDT *et al.*, 2013).

3.2.2. Cornisa Cantábrica

Los análisis de ADN realizados para este territorio suman 173 muestras para 15 yacimientos (Figura 2), con una distribución descompensada espacial y cronológicamente: el 68% corresponde al análisis de 4 yacimientos del Neolítico final y el Calcolítico, mientras que para períodos como el Paleolítico superior o el Mesolítico las muestras son muy escasas (3 en cada caso); geográficamente, las muestras se concentran en el área vasco-navarra para momentos neolíticos y postneolíticos, pero las de épocas anteriores provienen de áreas más occidentales (Cantabria). Asimismo, se han incluido los análisis procedentes de dos individuos mesolíticos de La Braña-Arintero (León), por cercanía geográfica al conjunto cantábrico; con

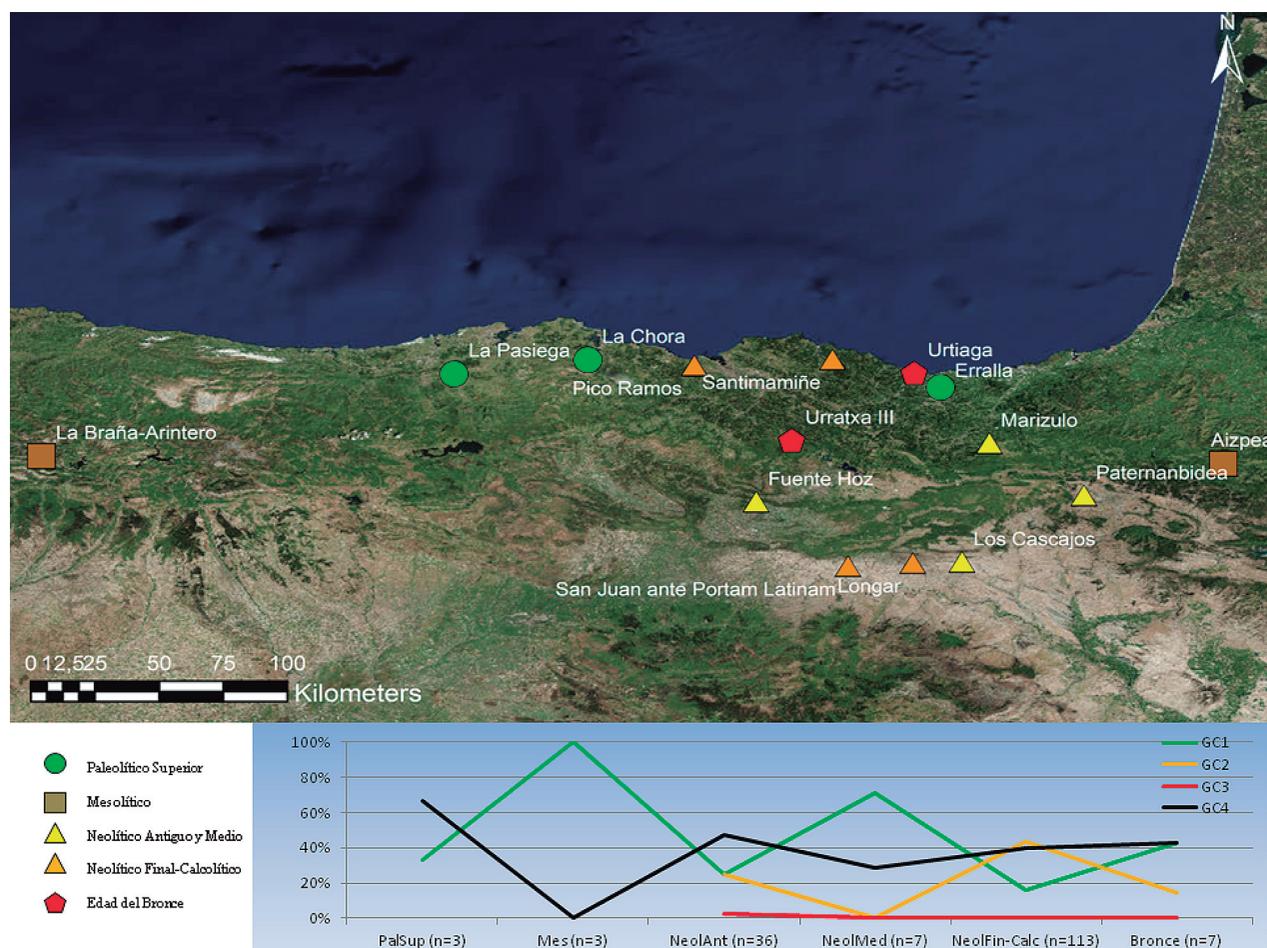


Figura 2. Mapa regional de los yacimientos con individuos analizados paleogenéticamente, adscritos a la Cornisa Cantábrica de la Península Ibérica, en el presente trabajo. Se adjunta una gráfica de la evolución por períodos de la frecuencia porcentual de los haplogrupos-mt de la región, agrupados de acuerdo a la información descrita por SOARES *et al.*, 2010; HAAK *et al.*, 2010; BRANDT *et al.*, 2013. GC1: grupo cladístico 1 (haplogrupos de cazadores-recolectores: U*, U4, U5, U8, U2). GC2: grupo cladístico de los primeros campesinos europeos (N*, T*, K, J, HV, W, X). GC3: grupo cladístico de poblaciones postneolíticas (I, T1, R). GC4: otros haplogrupos (H*, U3, V). INDET.: n=4.

Figure 2. Regional map of the archaeological deposits with palaeogenetic analyses of individuals, assigned to Cantabrian Coast in the present work. It includes a graph of the diachronic evolution of the percentage frequency of mt-haplogroups, grouped after SOARES *et al.*, 2010; HAAK *et al.*, 2010; BRANDT *et al.*, 2013. GC1: Cladistic Group 1 (haplogroups of hunter-gatherers: U*, U4, U5, U8, U2). GC2: Cladistic Group 2 (haplogroups of early European farmers: N*, T*, K, J, HV, W, X). GC3: Cladistic Group 3 (haplogroups of postneolithic populations: I, T1, R). GC4: other haplogroups (H*, U3, V). INDET.: n=4.

subhaplogrupos pertenecientes al clado mitocondrial U, parecen reafirmar la idea de la uniformidad genética matrilineal, al menos de las poblaciones mesolíticas de la zona (SÁNCHEZ-QUINTO *et al.*, 2012). Respecto al estudio del cromosoma Y, aún no disponemos de este tipo de analíticas para el territorio.

Las primeras analíticas corresponden al trabajo pionero de Izagirre y de la Rúa (1999), quienes utilizaron el ADN para contestar hipótesis de movimientos poblacionales emanadas del estudio del ADN europeo actual (TORRONI *et al.*, 1996, 1998) y fundamentadas en la frecuencia del haplogrupo-mt V. Sus resultados, si bien no son analíticas completas (las secuencias diana del RFPLs contemplaban los haplotipos-mt descritos como caucásicos por Torroni *et al.*, 1996), contrastan con la imagen teórica de la población vasca como heredera inalterada de los pobladores preneolíticos de la zona (DUPANLOUP *et al.*, 2004), proponiendo un origen del acervo genético vasco actual en momentos posteriores al Neolítico, tesis apoyada por análisis de ADN de población de cronología histórica (ALZUALDE *et al.*, 2005). En ese sentido, el trabajo de Cardoso *et al.* (2011), a partir del estudio del ADN de un individuo de cronologías calcolíticas avanzadas y su comparación con el acervo genético de poblaciones actuales de la zona, propone que individuos portadores del linaje matrilineal T2b pudieron participar en los procesos de recolonización postglaciar del continente europeo, ocurridos presumiblemente tras el Dryas Reciente, ya que en otros yacimientos con estudios paleogenéticos para este ámbito geográfico se ha

observado presencia del clado T (Los Cascajos, San Juan ante Portam Latinam, Longar y Pico Ramos), si bien las cronologías de estas evidencias no van más allá del 5700 calBC, por lo que no se pueden descartar, ante la falta de datos procedente de yacimientos del Neolítico antiguo, intrusiones démicas posteriores a la llegada de la economía de producción a la región. Asimismo, las altas frecuencias de ese haplogrupo-mt en el estudio genético de poblaciones actuales de las zonas nortes de Navarra y Cantabria oriental -no así en las muestras provenientes del País Vasco-, pueden interpretarse como signo de continuidad en el acervo genético de la región, o como resultado de la deriva genética (CARDOSO *et al.*, 2011).

El posterior estudio de Hervella *et al.* (2012), en consonancia con las tendencias actuales de investigación paleogenética, realiza un amplio recorrido cronológico (Paleolítico superior-Edad del Bronce), teniendo como resultado una configuración diferente de la distribución de haplogrupos-mt respecto de muestras de población actual y entre las diferentes épocas, y rechazando modelos puramente démicos o aculturadores para la neolitización del territorio, revelando un panorama complejo del proceso regional. Los autores enuncian que el fenómeno de adopción de la economía de producción sigue pautas diferentes en el Cantábrico respecto de otras áreas como Europa Central o el Mediterráneo occidental. Asimismo, la existencia del haplogrupo-mt H en muestras preneolíticas, debe ser tenida en cuenta como un rasgo diferencial respecto a otras regiones, al igual que el ascenso del haplogrupo-mt U en momentos avanzados del Neolítico, presente en todas las muestras descritas como mesolíticas (HERVELLA *et al.*, 2012; SÁNCHEZ-QUINTO *et al.*, 2012). Sin embargo, el bajo número de análisis de ADN para fechas preneolíticas impide por el momento desarrollar conclusiones con una base sólida.

3.2.3. Costa Mediterránea Occidental

Para la costa mediterránea occidental sólo se han realizado estudios paleogenéticos relativos al Neolítico (Figura 3), por lo que no existe un recorrido diacrónico que nos permita realizar comparaciones con momentos pre/postneolíticos. Disponemos de 60 analíticas correspondientes a 6 yacimientos (5 del Neolítico antiguo y medio y 1 del Neolítico final-Calcolítico, figura 4). La distribución geográfica es bastante homogénea, con la mayoría de yacimientos en la costa catalana, un yacimiento prepirenaico (Chaves) y otro, de cronología más avanzada (Les Treilles), en el sureste francés. En los inicios de la investigación en ADN del territorio, debido a las similitudes entre los resultados del yacimiento de Camí de Can Grau (Granollers), del 3500-3000 calBC (SAMPJETRO *et al.*, 2007) y las analíticas de población actual de la Península Ibérica, los investigadores se decantaron por un proceso neolitizador de fuerte componente démico, proponiendo que el impacto demográfico de los grupos neolíticos que migraron a Iberia fue suficiente como para mantenerse su acervo genético hasta la actualidad, hecho que parecería estar en consonancia con las interpretaciones de la evidencia arqueológica del horizonte de la cerámica impresa (ZILHÃO, 2000). Sin embargo, ese grupo es muy posterior a la llegada del Neolítico cardial a la región (c. 5500 BC), por lo que no puede descartarse que la genética regional se haya mantenido estable desde momentos mesolíticos o paleolíticos (DEGUILLLOUX *et al.*, 2012). En la misma línea, el yacimiento de Les Treilles (Midi-Pyrenées), del final del Neolítico regional (3695-2939 calBC), no es válido para dibujar el panorama del primer Neolítico, aparte de que el territorio francés es un escenario de gran complejidad, con las dos grandes corrientes del proceso, mediterránea y danubiana, interactuando de manera directa e indirecta, como parece atestiguar la arqueología y la filiación LBK del sitio de Péré C (DEGUILLLOUX *et al.*, 2011). El yacimiento presenta excelentes características para la conservación del material genético, y de su estudio (LACAN *et al.*, 2011a) se ha podido extraer información del ADNmt de 29 individuos y 22 haplogrupos-Y, aparte de información microsatelital. Los resultados conjuntos muestran una sociedad patrilocal, con 2 clados Y (G2a, predominante, e I2a), lo que abre también la vía de un rito funerario selectivo. Los linajes matrilineales están más diversificados (U, J, X, H, T y K).

Can Sadurní y Chaves (GAMBA *et al.*, 2012), con cronologías más antiguas, presentan en general haplogrupos-mt no comunes entre los que conocemos de las poblaciones mesolíticas de otras regiones, por lo que cautelarmente no contradicen la tesis démica; es más, Can Sadurní posee tres individuos de clado N, lo que abre la posibilidad de que en el futuro, con análisis más afinados, pueda darse la misma circunstancia que en Europa Central. Por su parte, Cova de l'Avellaner (LACAN *et al.*, 2011b) y Sant Pau

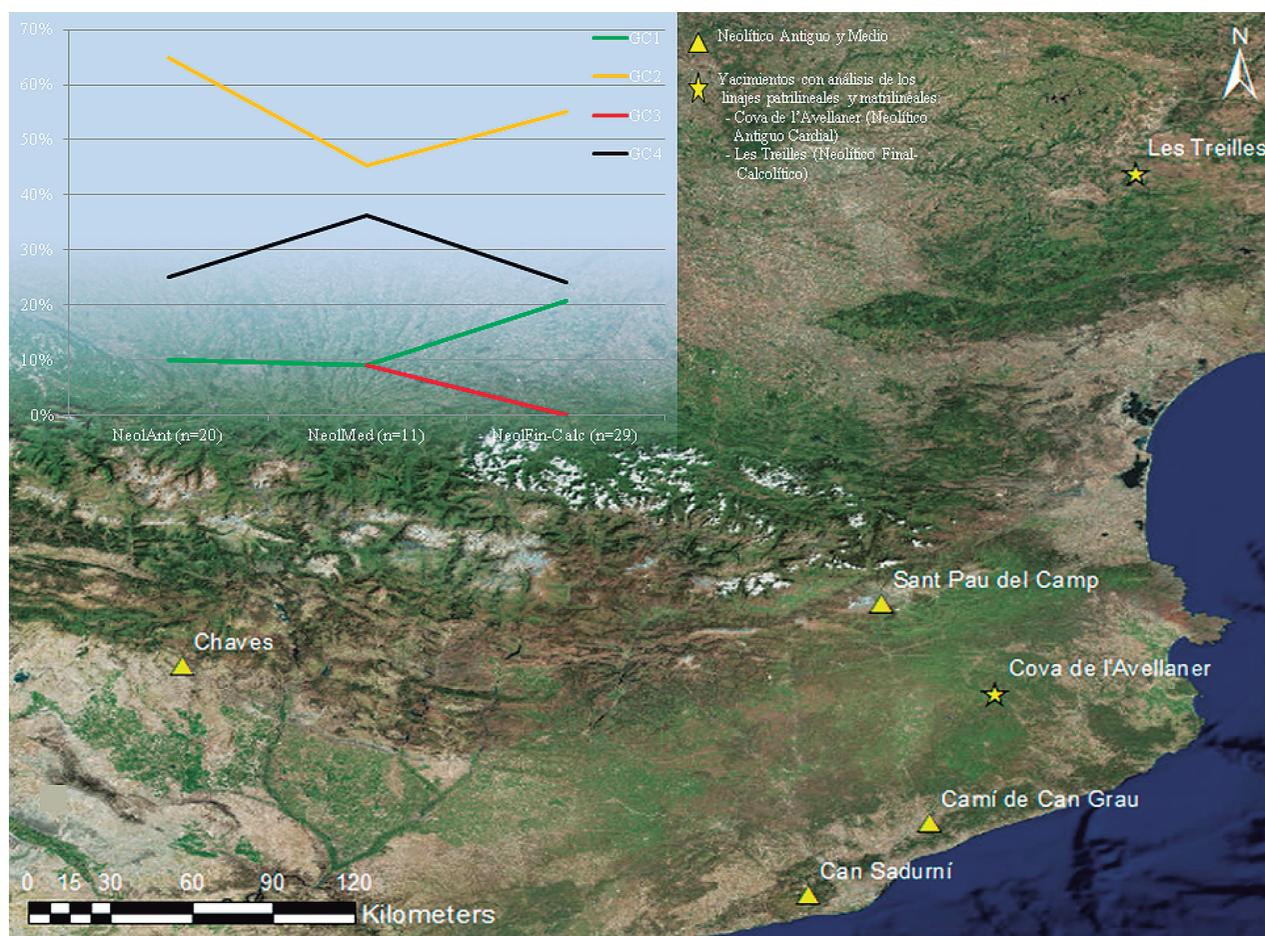


Figura 3. Mapa regional de los yacimientos con individuos analizados paleogenéticamente, adscritos al Mediterráneo occidental, en el presente trabajo. Se adjunta una gráfica de la evolución por períodos de la frecuencia porcentual de los haplogrupos-mt de la región, agrupados de acuerdo a la información descrita por SOARES *et al.*, 2010; HAAK *et al.*, 2010; BRANDT *et al.*, 2013. GC1: grupo cladístico 1 (haplogrupos de cazadores-recolectores: U*, U4, U5, U8, U2). GC2: grupo cladístico de los primeros campesinos europeos (N*, T*, K, J, HV, W, X). GC3: grupo cladístico de poblaciones postneolíticas (I, T1, R). GC4: otros haplogrupos (H*, U3, V).

Figure 3. Regional map of the archaeological deposits with palaeogenetic analyses of individuals, assigned to Western Mediterranean in the present work. It includes a graph of the diachronic evolution of the percentage frequency of mt-haplogroups, grouped after SOARES *et al.*, 2010; HAAK *et al.*, 2010; BRANDT *et al.*, 2013. GC1: Cladistic Group 1 (haplogroups of hunter-gatherers: U*, U4, U5, U8, U2). GC2: Cladistic Group 2 (haplogroups of early European farmers: N*, T*, K, J, HV, W, X). GC3: Cladistic Group 3 (haplogroups of postneolithic populations: I, T1, R). GC4: other haplogroups (H*, U3, V).

del Camp (GAMBA *et al.*, 2012), también del Neolítico antiguo, comparten afinidades con los dos anteriores, presentando un individuo con haplogrupo-mt N. Sin embargo, en este momento de la investigación, y sin analíticas regionales de períodos preneolíticos, es imposible discernir entre grupos neolíticos descendientes de las primeras comunidades campesinas establecidas en la región, de las comunidades de cazadores-recolectores que hubieran adoptado un modo de vida campesino (DEGUILLOUX *et al.*, 2012). Por su parte, Cova de l'Avellaner, que cuenta con analíticas del cromosoma Y, ha revelado la existencia de dos clados, Eb1b1a1b y G2a, este último predominante.

3.2.4. Escandinavia, el Báltico y Rusia

Este grupo espacial, más heterogéneo que los anteriores, contiene los resultados de 38 individuos analizados (Figura 4) de 14 yacimientos de Rusia, Lituania, Polonia, Suecia, Dinamarca, y un yacimiento de la región alemana de Antepomerania, Ostorf, que por su cultura material y contexto biogeológico es más cercano a Escandinavia. Los estudios paleogenéticos están descompensados: la mayoría de restos analizados son mesolíticos o de complejos de cazadores-recolectores tardíos (84%), mientras que para yacimientos con una cultura material plenamente productora tenemos 6 muestras procedentes de 3 yacimientos de Dinamarca y Suecia. No existen aún resultados de haplogrupos-Y.

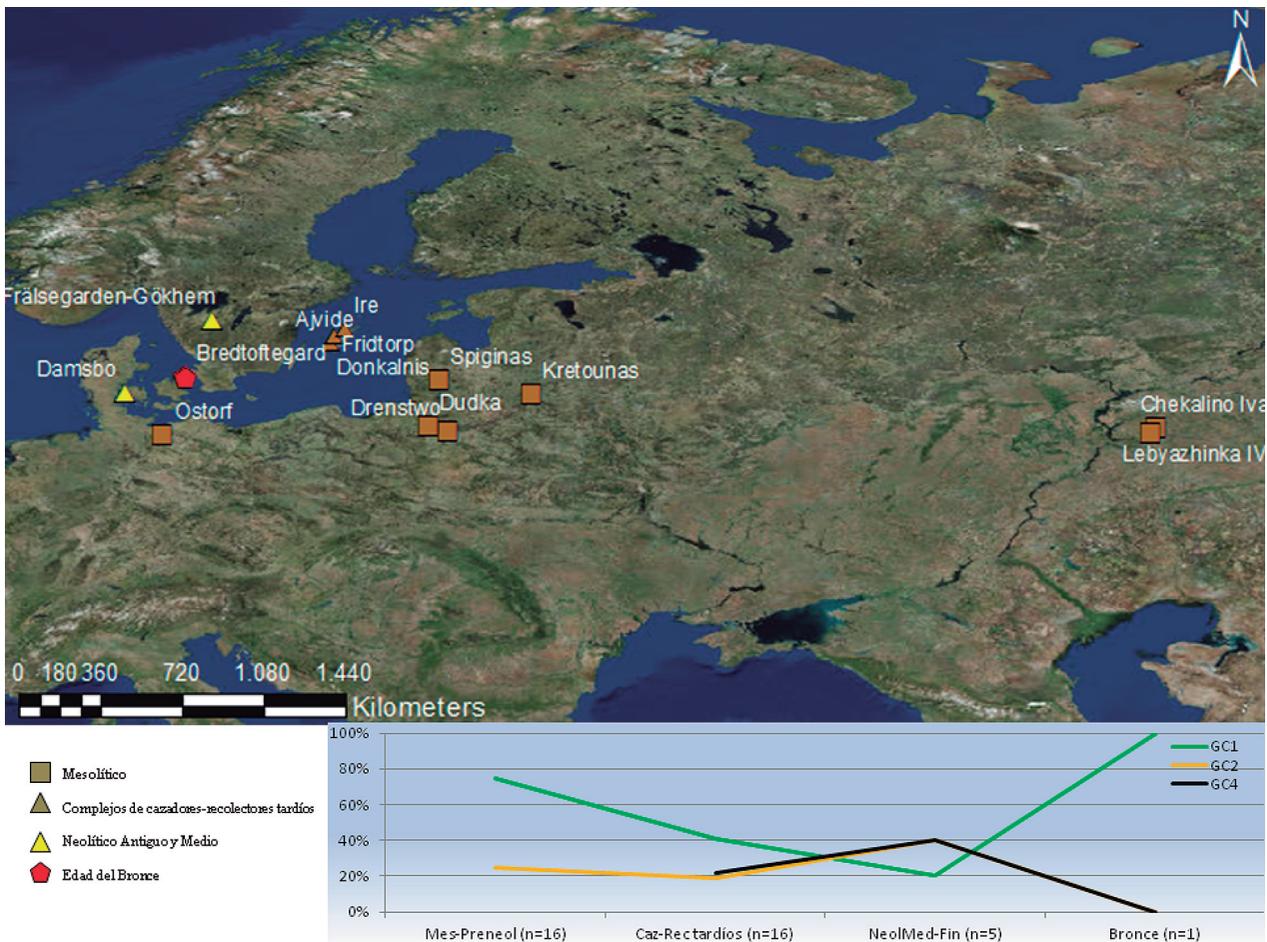


Figura 4. Mapa regional de los yacimientos con individuos analizados paleogenéticamente, adscritos a Escandinavia, el Báltico y la Rusia europea, en el presente trabajo. Se adjunta una gráfica de la evolución por períodos de la frecuencia porcentual de los haplogrupos-mt de la región, agrupados de acuerdo a la información descrita por SOARES *et al.*, 2010; HAAK *et al.*, 2010; BRANDT *et al.*, 2013. GC1: grupo cladístico 1 (haplogrupos de cazadores-recolectores: U*, U4, U5, U8, U2). GC2: grupo cladístico de los primeros campesinos europeos (N*, T*, K, J, HV, W, X). GC4: otros haplogrupos (H*, U3, V).

Figure 4. Regional map of the archaeological deposits with palaeogenetic analyses of individuals, assigned to Scandinavia-Baltic Region-Russia in the present work. It includes a graph of the diachronic evolution of the percentage frequency of mt-haplogroups, grouped after SOARES *et al.*, 2010; HAAK *et al.*, 2010; BRANDT *et al.*, 2013. GC1: Cladistic Group 1 (haplogroups of hunter-gatherers: U*, U4, U5, U8, U2). GC2: Cladistic Group 2 (haplogroups of early European farmers: N*, T*, K, J, HV, W, X). GC3: Cladistic Group 3 (haplogroups of postneolithic populations: I, T1, R). GC4: other haplogroups (H*, U3, V).

Las muestras mesolíticas más antiguas muestran una exclusividad del haplogrupo-mt U. Sin embargo, los yacimientos de cultura material no productora tardía muestran más variabilidad, quizá como resultado de flujos genéticos con poblaciones neolíticas: en Ostorf se documentan clados K, J y T, mientras que en los yacimientos de la isla sueca de Gotland, de cultura material PWC (MALMSTRÖM *et al.*, 2009; SKOGLUND *et al.*, 2012), se constata la presencia de V, J, T, etc. Este complejo cultural es una de las últimas y mayores etapas de cazadores-recolectores, y la arqueología parece indicar que los primeros campesinos neolíticos en Escandinavia fueron reemplazados por estas sociedades durante el transcurso del Neolítico medio, pudiendo ser procedentes de la zona báltica, hacia el 3000 BC. En su estudio, Malmström *et al.* (2009) encontraron, a partir de los 16 restos humanos de Ajvide, Ire y Fridtorp, una alta incidencia de U4, H1b, U5 y U5a, todos ellos muy poco frecuentes entre las poblaciones escandinavas actuales, por lo que proponen un reemplazo poblacional de los grupos PWC por una nueva ola de granjeros. Sin embargo, a partir de las muestras danesas del yacimiento neolítico de Damsbo (2200 calBC) y el del Bronce de Bredtoftogård (1500-1300 calBC), Melchior *et al.* (2010) han propuesto una persistencia en la zona sur de Escandinava de los linajes matrilineales U en la horquilla temporal Neolítico – Edad del Bronce, tesis que entra en directa contradicción con la propuesta de Malmström *et al.* (2009). Consideramos que la muestra escandinava y báltica de ADN es insuficiente, sobre todo para épocas neolíticas y postneolíticas, para poder llegar a conclusiones con un apoyo documental de peso.

3.2.5. Alpes Orientales

Esta región, que trataremos por separado por tratarse de un medio ambiente bastante diferente de las grandes llanuras centroeuropeas, está en un momento incipiente de los estudios paleogenéticos: con tal sólo 4 analíticas mitocondriales realizadas (Figura 1), correspondientes a 1 yacimiento preneolítico, 2 neolíticos y al análisis genético de Ötzi, de época calcolítica (HANDT *et al.*, 1994; ERMINI *et al.*, 2008), no pueden inferirse conclusiones de calado. Sin embargo, de acuerdo a Di Benedetto *et al.* (2000), los pocos resultados obtenidos en el territorio muestran que, junto al haplogrupo-mt de Ötzi (K1), todos los linajes matrilineales de ADN_a están presentes en el acervo actual de la zona, por lo que propugnan una continuidad genética del poblamiento hasta la actualidad. Sin embargo, el haplotipo mitocondrial de la muestra de Villabruna (Feltre, Véneto), del 15703-14442 calBC, no ha sido observado en muestras actuales, lo que abre la vía de la discontinuidad genética entre los pobladores mesolíticos y los actuales. Esta última característica también puede aplicarse al haplotipo-mt de Ötzi, que sin embargo es eneolítico. Sin duda, más analíticas podrán responder en un futuro a las tesis de los investigadores de la zona oriental de los Alpes.

Para la región descrita, disponemos asimismo de la determinación del haplogrupo patrilineal de Ötzi -G2a4- (KELLER *et al.*, 2012), cuyo clado ha sido descrito para 24 individuos del Mediterráneo Occidental con cronologías cercanas (LACAN *et al.*, 2011a, 2011b), y para un individuo del yacimiento centroeuropeo de Derenburg-Meerstieg II, de adscripción cronocultural LBK tardía (HAAK *et al.*, 2010).

3.3. Las capacidades de la genética aplicada a la reconstrucción del pasado: límites y problemática desde el punto de vista de la Prehistoria

Junto a los problemas metodológicos propios del estudio del ADN_a (alta fragmentación, preservación, degradación y limitación en su replicación mediante métodos tradicionales), y su alta incidencia de contaminación con ADN exógeno, es necesario remarcar otras problemáticas en cuanto a su aplicación en la reconstrucción del pasado. En general, desde la paleogenética se han propuesto comparativas genéticas directas entre los antiguos habitantes de Europa y los actuales, lo cual, si bien proporciona una oportunidad para determinar hasta qué punto las poblaciones europeas de hoy conservan la herencia genética de los grupos anteriores asentados en el territorio, también se enfrenta a numerosos problemas:

- La diferente problemática del ADN_a frente al ADN actual, en términos de extracción, reproducibilidad y amplificación, sugiere que las comparativas entre ambas muestras sean tratadas con cautela.
- El ADN_a proviene de muestras arqueológicas que no son más que un sesgo de la población de la época a la que representan, por lo que estadísticamente resultan muy poco representativas respecto a las muestras genéticas de población actual para las mismas regiones. En este sentido, la cuantificación estimada de las poblaciones pasadas, la incidencia del flujo genético entre poblaciones, las tasas de mutación de los diferentes marcadores genéticos y el establecimiento de un reloj molecular fiable, se revelan como de gran importancia (BARBUJANI y CHIKHI, 2006).
- A falta de un escenario evolutivo de la población en su conjunto, las interpretaciones del proceso de neolitización emanadas de la paleogenética están sujetas a la diferente historia evolutiva de los linajes patrilineales y matrilineales, sobre todo de estos últimos.
- En general, hay que tener en cuenta que realizar comparaciones entre el ADN_a y el actual de la población de una misma región no necesariamente implica cambios en la dinámica neolitizadora de la zona, sino que puede deberse a la multitud de movimientos poblacionales que ese territorio haya sufrido con posterioridad.

Para el caso específico de la neolitización, los diferentes patrones regionales de intercambios culturales, movimientos poblacionales y otros eventos resultantes de la interacción entre las poblaciones de cazadores-recolectores y las productoras, como la aculturación, la conflictividad y la incidencia de enfermedades, pero también relaciones positivas de mutualismo, esto es, comercio e intercambio de bienes y de seres humanos (AMMERMAN y CAVALLI-SFORZA, 1984) resultan de gran interés para poder inferir conclusiones explicativas de los resultados de las analíticas paleogenéticas. En este sentido, la mayoría de ellas están realizadas sobre muestras procedentes de contextos funerarios, por lo que los parámetros socioculturales (los cuales desconocemos) de las poblaciones a las que pertenecieron los enterrados, juegan un importante papel interpretativo de los resultados:

- Es importante tener en cuenta que la población enterrada puede no ser representativa del común de la población de la época, y por tanto, no ser significativa por minoritaria, esto es, ¿podemos estar seguros que los enterramientos que nos han llegado no corresponden, por ejemplo, a una élite alóctona del territorio, con un potencial haplogrupo no representativo del conjunto de la población de esa zona y época?
- No puede obviarse que los resultados similares en el caso de las muestras provenientes de enterramientos puede deberse a relaciones de parentesco, lo que resulta de gran utilidad para la reconstrucción de los ritos funerarios, la organización social del grupo humano estudiado y los patrones de parentesco (p. e., HAAK *et al.*, 2008), pero para el estudio paleogenético representa un sesgo potencial en la representatividad de esas muestras respecto al conjunto de la población sincrónica (MELCHIOR *et al.*, 2010).
- El número muy reducido de analíticas para restos de época mesolítica reduce el valor de su comparativa respecto a poblaciones neolíticas para una misma región, lo que realmente podría indicarnos o no cambios en la genética poblacional de ese territorio.
- Incidimos en la importancia de los cambios posteriores al Neolítico en la diversidad genética europea. De hecho, no puede asegurarse que la distancia genética entre las poblaciones mesolíticas y actuales se produjese en el Neolítico, tal y como sugieren Alzualde *et al.* (2005) para el área vasca. Resultan también de interés a este respecto las catástrofes demográficas como redefinidoras de la diversidad genética de las poblaciones subsecuentes a estos eventos, por generar efectos de cuello de botella y fundadores. Sin embargo, este punto sigue resultando polémico (TÖPF *et al.*, 2007; MELCHIOR *et al.*, 2010).
- Finalmente, y no menos importante, debe recordarse que las muestras de ADN se recuperan en contextos arqueológicos determinados, los cuales deben ser cuidadosamente evaluados para comprender su verdadera filiación. Para el ámbito cronológico de nuestro discurso, debe de determinarse con seguridad la naturaleza mesolítica o neolítica de los contextos, lo que obliga a una estrecha colaboración y comunicación por parte de las dos ciencias implicadas.

4.- CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE FUTURO

A lo largo del presente trabajo se ha intentado realizar una aproximación a la situación actual de los estudios de ADN antiguo humano sobre una amplia base geográfica, el continente europeo, realizando para ello una síntesis interpretativa continental y regional de los individuos analizados hasta 2013 (n=700), reflejando en cada territorio para los cuales se han obtenido resultados significativos, las principales hipótesis planteadas a partir de éstos, intentando conjugar esas conclusiones con la problemática de la neolitización de Europa en términos de continuidad o discontinuidad genética entre los diferentes grupos humanos habitantes de un mismo territorio, en una horquilla cronocultural que abarca del Paleolítico Superior a la Edad del Bronce. Para ello se han definido y analizado regiones, basadas en la geografía y las diferentes culturas arqueológicas, a saber: Europa Central, la Cornisa Cantábrica, la costa del Mediterráneo occidental, Escandinavia, el Báltico y la Rusia europea, y los Alpes orientales. A grandes rasgos, esos resultados se resumen en (1) una preponderancia del clado mitocondrial U para muestras preneolíticas, (2) la posibilidad de una intrusión démica en los albores de la neolitización centroeuropea, atestiguada por haplogrupos como el tipo N1a, con una posterior disminución drástica de su frecuencia; (3) la evidencia del proceso neolitizador como heterogéneo y con diferente impacto genético a escala regional; (4) una estabilización del acervo genético europeo actual como resultado de eventos postneolíticos, y (5) la necesidad de realizar más analíticas paleogenéticas con recorrido diacrónico en un mismo territorio. En cualquier caso, la diversidad de situaciones que se van describiendo casa bien con la actual visión de un proceso neolitizador complejo y arrítmico, una suma de procesos históricos sin resultados genéticos uniformes.

El estudio y análisis del ADN procedente del registro arqueológico de las épocas inherentes al acceso a la economía de producción, tanto de genética humana como de flora y fauna asociada con el proceso de la domesticación, se presenta de gran importancia para la reconstrucción de la evolución de las poblaciones para una misma región, así como sus movimientos demográficos y redes de intercambio. Sin embargo, se plantea la necesidad de adopción de nuevas técnicas y mejoras en el campo de la genética, como la secuenciación de nueva generación, con objeto de paliar los problemas de contaminación

de las muestras de ADN. También resulta de gran importancia la datación directa de las muestras para poder realizar sucesiones cronológicas fiables, así como asegurar la representatividad de las muestras obtenidas para con el yacimiento del que provengan, poniendo especial atención sobre el significado social y simbólico de los enterramientos, origen de las analíticas, intentando resolver, en la medida de lo posible, la incógnita de si los enterramientos de un contexto poblacional concreto corresponden a un uso general de esa práctica, o más bien se trata de un hábito reservado para un porcentaje determinado de la población. En todo caso, la falta de datos regionales para períodos como el Mesolítico, y la dificultad real para relacionar cambios genéticos con acontecimientos históricos, se revelan como los verdaderos retos del futuro de la conjunción disciplinar Prehistoria-Arqueología-Paleogenética, incluyendo la información procedente de los estudios de los caracteres autosómicos del ADN (con áreas de investigación como el rol de la persistencia a la lactasa en el proceso de domesticación del ganado), junto con aportes a la problemática desde otros enfoques científicos: estudios anatómicos-craniométricos, de marcadores isotópicos, patrones de asentamiento humano y estimaciones cuantitativas de población del pasado, etc., construyendo así una verdadera comunicación interdisciplinar.

5.- AGRADECIMIENTOS

Quiero reconocer especialmente al Dr. A. Alday su entrega y apoyo para supervisar y dirigir este estudio; asimismo, agradezco los buenos consejos de los integrantes del Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología de la UPV/EHU, en especial a los Drs. A. Arrizabalaga, M. García-Díez, J. Fernández Eraso y M. J. Iriarte-Chiapusso, y a las Dras. especialistas en Paleogenética M. Hervella y B. Bramanti, por su soporte en cuestiones técnicas y bibliográficas. Finalmente, quiero agradecer el apoyo mutuo y las reflexiones críticas de los integrantes del Máster en Cuaternario: Cambios Ambientales y Huella Humana de la UPV/EHU, así como a U. Perales y A. Prieto.

6.- BIBLIOGRAFÍA

ALDAY, A.

2009 El final del Mesolítico y los inicios del Neolítico en la Península Ibérica: cronología y fases. *Munibe*, 60 (1): 157-173.

2012. The Neolithic in the Iberian Peninsula: an explanation from the perspective of the participation of Mesolithic communities. *Zephyrus*, LXIX: 75-94.

ALDECOA-OTALORA ASTARLOA, E.

2011 Estudio de ADN antiguo de los restos dentales de Mandubi Zelaia. In: *Los primeros agricultores y ganaderos en Gipuzkoa del Neolítico a la Edad del Hierro*. J. A. Mujika y J. M. Edeso (Eds.): 351-373. Diputación Foral de Gipuzkoa. Donostia-San Sebastián.

ALTUNA, J.

1985 Dataciones de carbono 14 del yacimiento de Erralla. Comparación con las dataciones de otros yacimientos próximos. *Munibe*, 37: 25-28.

ALZUALDE, A., IZAGIRRE, N., ALONSO, S. *et al.*

2005 Temporal mitochondrial DNA variation in the Basque Country: influence of post-neolithic events. *Annals of Human Genetics*, 69: 665-679.

AMMERMAN, A. J. y CAVALLI-SFORZA, L. L.

1984 *The Neolithic transition and the Genetics of populations in Europe*. Princeton University Press. Princeton.

AMMERMAN, A. J., PINHASI, R. y BÁNFFY, E.

2006 Comment on "Ancient DNA from the first European farmers in 7500-year-old Neolithic sites". *Science*, 312: 1875a-1875b.

ANDERSON, S., BANKIER, T., BARREL, B. G. *et al.*

1981 Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290: 457-465.

ARIAS CABAL, P.

1991 *De cazadores a campesinos: la transición al Neolítico en la región cantábrica*. Universidad de Cantabria. Santander.

- BALARESQUE, P., BOWDEN, G., ADAMS, S. *et al.*
2010 A predominantly neolithic origin for European paternal lineages. *PLoS Biology*, 8 (1): e1000285.
- BALSAN, L. y CONSTANTINI, G.
1972 Étude archéologique et synthèse sur le Chalcolithique des Grands Causses. *Gallia Préhistoire*, 15 (1): 229-250.
- BAMFORTH, F., JACKES, M. y LUBELL, D.
2003 Mesolithic-Neolithic population relationships in Portugal: the evidence from ancient DNA. In: Mesolithic on the Move. *Papers presented at the Sixth International Conference on the Mesolithic in Europe, Stockholm 2000*. L. Larsson, H. Kingren, K. Knutsson *et al.* (Eds.): 581-587. Oxbow Books. Stockholm.
- BARBUJANI, G. y CHIKHI, L.
2006 DNAs from the European Neolithic. *Heredity*, 97: 84-86.
- BARBUJANI, G. y GOLDSTEIN, D.
2004 Africans and Asians abroad: genetic diversity in Europe. *Annual Review of Genomic and Human Genetics*, 5 (177): 199-150.
- BOLLONGINO, R., BURGER, J., POWELL, A. *et al.*
2012 Modern taurine cattle descended from small number of Near-Eastern founders. *Molecular Biology and Evolution*, 29 (9): 2101-2104.
- BOLLONGINO, R., NEHLICH, O., RICHARDS, M. P. *et al.*
2013 2000 years of parallel societies in Stone Age Central Europe. *Science*, 342: 479-481.
- BOSCH i LLORET, À. y TARRÚS i GALTER, J.
1990 *La cova sepulcral del Neolític Antic de l'Avellaner. Cogolls – Les Planes d'Hostoles (La Garrotxa)*. Centre d'Investigacions Arqueològiques de Girona. Girona.
- BOUWMAN, A. S., BROWN, K. A., PRAG, A. J. N. W. y BROWN, T. A.
2008 Kinship between burials from Grave Circle B at Mycenae revealed by ancient DNA typing. *Journal of Archaeological Science*, 35 (9): 2580-2584.
- BRAMANTI, B.
2008 Ancient DNA: genetic analysis of aDNA from sixteen skeletons of the Vedrovice collection. *Anthropologie*, XLVI (2-3): 147-154.
- BRAMANTI, B., THOMAS, M. G., HAAK, W. *et al.*
2009 Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and Central Europe's first farmers. *Science*, 326 (123): 137-140.
- BRANDT, G., HAAK, W., ADLER, C. J. *et al.*
2013 Ancient DNA reveals key stages in the formation of Central European mitochondrial genetic diversity. *Science*, 342 (6155): 257-261.
- CARDOS, G., STOIAN, S., MIRITOIU, N. *et al.*
2004 Paleo-mtDNA analysis and population genetic aspects of old Thracian populations from South-East of Romania. *Romanian Journal of Legal Medicine*, 12 (4): 239-246.
- CARDOSO, S., AMORY, S., KEYSER, C. *et al.*
2010 ADN antiguo: una mirada al pasado. Resultados preliminares del yacimiento calcolítico Las Yurdinas II. *Munibe*, 32 (Suplemento): 342-352.
- CARDOSO, S., VALVERDE, L., PALENCIA, L. *et al.*
2011 Análisis de ADN mitocondrial en los restos humanos de la cueva de Santimamiñe (Kortezubi, Bizkaia). In: *La cueva de Santimamiñe: revisión y actualización (2004-2006)*. J. C. López Quintana (Dir.): 383-393. Kobie. Diputación Foral de Bizkaia. Bilbao.
- CAVA, A.
1978 El depósito arqueológico de la cueva de Marizulo (Guipúzcoa). *Munibe*, 4: 155-172.

CHANDLER, H., SYKES, B. y ZILHÃO, J.

2005 Using ancient DNA to examine genetic continuity at the Mesolithic-Neolithic transition in Portugal. In: *Actas del III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica*. P. Arias Cabal, R. Ontañón y C. García-Moncó (Eds.): 781-786. Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas (Monografías, 1). Santander.

CHIKHI, L., DESTRO-BISOL, G., BERTORELLE, G. *et al.*

1998 Clines of nuclear DNA markers suggest a largely Neolithic ancestry of the European gene pool. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 95 (15): 9053-9058.

CHILDE, V. G.

1925 *The dawn of European civilization*. Kegan Paul. London.

CURRAT, M. y EXCOFFIER, L.

2005 The effect of the Neolithic expansion on European molecular diversity. *Proceedings of the Royal Society. Series B*, 272: 679-688.

DE LA RÚA, C. y HERVELLA, M.

2013 Paleogenética humana. In: *Métodos y Técnicas de Análisis y Estudio en Arqueología Prehistórica*. M. García-Díez y L. Zapata (Eds.): 427-439. Universidad del País Vasco. Leioa.

DEGUILLOUX, M.-F., LEAHY, R., PEMONGE, M.-H. y ROTTIER, S.

2012 European Neolithization and ancient DNA: an assessment. *Evolutionary Anthropology*, 21: 24-37.

DEGUILLOUX, M.-F., SOLER, L., PEMONGE, M.-H. *et al.*

2011 News from the West: ancient DNA from a French Megalithic burial chamber. *American Journal of Physical Anthropology*, 144: 108-118.

DI BENEDETTO, G., NASIDZE, I. S., STENICO, M. *et al.*

2000 Mitochondrial DNA sequences in prehistoric human remains from the Alps. *European Journal of Human Genetics*, 8: 669-677.

DIVISOVÁ, M.

2004 Current knowledge of the Neolithisation process: a Central European perspective. *Interdisciplinaria Archaeologica*, III (1): 141-153.

DUPANLOUP, I., BERTORELLE, G., CHIKHI, L. y BARBUJANI, G.

2004 Estimating the impact of Prehistoric admixture on the genome of Europeans. *Molecular Biology and Evolution*, 21 (7): 1361-1372.

ERMINI, L., OLIVIERI, C., RIZZI, E. *et al.*

2008 Complete mitochondrial genome sequence of the Tyrolean Iceman. *Current Biology*, 18 (21): 1687-1693.

ERMINI, L., SÁNCHEZ, J. J., PICHLER, I. *et al.*

2009 Genotyping human ancient mtDNA control and coding region polymorphisms with a multiplexed Single-Base-Extension assay: the singular maternal history of the Tyrolean Iceman. *BMC Genetics*, 10: 29.

FERNÁNDEZ, E., GARCÍA-BOUR, J., ARENAL, I. *et al.*

2000 Hacia el origen de los vascos. Secuencias de DNA mitocondrial antiguo del País Vasco. *Complutum*, 11: 101-111.

FU, Q., RUDAN, P., PÄÄBO, S. y KRAUSE, J.

2012 Complete mitochondrial genomes reveal Neolithic expansion into Europe. *PLoS One*, 7 (3): e32473.

FULLER, D. Q.

2007 Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeological insights from the *Old World*. *Annals of Botany*, 100: 903-924.

GALETA, P., SLÁDEK, V., SOSNA, D. y BRUZEK, J.

2012 Modelling Neolithic dispersal in Central Europe. Demographic implications. *American Journal of Physical Anthropology*, 146 (1): 104-115.

GAMBA, C., FERNÁNDEZ, E., TIRADO, M. *et al.*

2012 Ancient DNA from an Early Neolithic Iberian population supports a pioneer colonization by first farmers. *Molecular Ecology*, 21: 45-56.

GARCÍA-BOUR, J, FERNÁNDEZ, E., ZILHÃO, J. y TURBÓN, D.

1999 Estudio preliminar de DNA humano del Neolítico de la Península Ibérica. *Saguntum*, Extra-2 (ejemplar dedicado a: II Congrés del Neolític a la Península Ibérica): 393-395.

GARCÍA BORJA, P., AURA TORTOSA, J. E. y JORDÁ PARDO, J. F.

2011 La cerámica decorada del Neolítico Antiguo de la Cueva de Nerja (Málaga, España): la Sala del Vestíbulo. In: *Las primeras producciones cerámicas: el VI milenio cal AC en la Península Ibérica*. J. Bernabeu Aubán, M. A. Rojo Guerra y L. Molina Balaguer (Coords.): 217-231. *Saguntum* (vol. Extra-12). València.

GARCÍA GAZÓLAZ, J.

1994 Los orígenes de las economías de producción en el País Vasco meridional: de la descripción a la explicación. *Illunzar*, 2: 87-99.

GLÉMIN, S. y BATAILLON, T.

2009 A comparative view of the evolution of grasses under domestication. *New Phytologist*, 183: 273-290.

GUBA, Z., HADADI, E., MAJOR, A. *et al.*

201 HVS-I polymorphism screening of ancient human mitochondrial DNA provides evidence for N9a discontinuity and East Asian haplogroups in the Neolithic Hungary. *Journal of Human Genetics*, 56: 784-796.

HAAK, W., BALANOVSKY, O., SÁNCHEZ, J. J. *et al.*

2010 Ancient DNA from European Early Neolithic farmers reveals their Near Eastern affinities. *PLoS Biology*, 8 (11): e1000536.

HAAK, W., BRANDT, G., DE JONG, H. N. *et al.*

2008 Strontium isotopes and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA*, 105 (47): 18226-18231.

HAAK, W., FORSTER, P., BRAMANTI, B. *et al.*

2005 Ancient DNA from the first European farmers in 7500-year-old Neolithic sites. *Science*, 310: 1016-1018.

HANDT, O., RICHARDS, M. B., TROMMSDORFF, M. *et al.*

1994 Molecular genetic analyses of the Tyrolean Ice Man. *Science*, 264: 1775-1778.

HANNA, J., BOUJWMAN, A. S., BROWN, K. A. *et al.*

2012 Ancient DNA typing shows that a Bronze Age mummy is a composite of different skeletons. *Journal of Archaeological Science*, 39: 2774-2779.

HERVELLA, M., IZAGIRRE, N., ALONSO, S. *et al.*

2012 Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe. *PLoS One*, 7 (4): e34417.

HOFREITER, M., SERRE, D., POINAR, H. N. *et al.*

2001 Ancient DNA. *Nature Reviews. Genetics*, 2: 353-359.

IZAGIRRE, N. y DE LA RÚA, C.

1999 An mtDNA analysis in Basque populations: implications for haplogroup V as a marker for a major Paleolithic expansion from southwestern Europe. *American Journal of Human Genetics*, 65: 199-207.

JUAN CABANILLES, J. y MARTÍ OLIVER, B.

2000 Dualitat cultural i territorial en el Neolític valencià. In: *Scripta in honorem Enrique A. Llobregat Conesa*. M. H. Olcina Domenech y J. A. Soler Díaz (Eds.): 119-136 (vol. 1). Instituto Alicantino Juan Gil-Albert. Alicante.

KELLER, A., GRAEFEN, A., BALL, M. *et al.*

2012 New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. *Nature Communications*, 3: 698.

LACAN, M., KEYSER, C., RICAUT, F.-X. *et al.*

2011a Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA*, 108 (24): 9788-9791.

2011b Ancient DNA suggest the leading role played by men in the Neolithic dissemination. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA*, 108 (45): 18255-18259.

LARSON, G., ALBARELLA, U., DOBNEY, K. *et al.*

2007 Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA*, 104: 15276-15281.

LEWTHWAITE, J.

1986 The transition to food production: a Mediterranean perspective. In: *Hunters in transition: Mesolithic Societies of temperate Eurasia and their transition to farming*. M. Zvelebil (Ed.): 53-66. Cambridge University Press. Cambridge.

MALMSTRÖM, H., GILBERT, M. T. P., THOMAS, M. G. *et al.*

2009 Ancient DNA reveals lack of continuity between Neolithic hunter-gatherers and contemporary Scandinavians. *Current Biology*, 19 (20): 1758-1762.

MANEN, C., MARCHAND, G. y CARVALHO, A. F.

2007 Le Néolithique ancien de la péninsule Ibérique: vers une nouvelle évaluation du mirage africain? In: *Congrès du Centenaire: Un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire*. J. Évin (Ed.): 133-151 (vol. 3). Société Préhistorique Française. Paris.

MELCHIOR, L., LYNNERUP, N., SIEGISMUND, H. R. *et al.*

2010 Genetic diversity among ancient Nordic populations. *PLoS One*, 5 (7): e11898.

OLIVER FOIX, A., ARROYO PARDO, E. y FERNÁNDEZ, E.

2008 Secuencias genéticas matrilineales de los restos óseos humanos de la Costa Lloguera (Castellón). *Verdolay*, 11: 37-48.

PINHASI, R., THOMAS, M. G., HOFREITER, M. *et al.*

2012 The genetic history of Europeans. *Trends in Genetics*, 10: 496-505.

RICAUT, F.-X., COX, M. P., LACAN, M. *et al.*

2012 A time series of prehistoric mitochondrial DNA reveals Eastern European genetic diversity was largely established by the Bronze Age. *Advances in Anthropology*, 2 (1): 14-23.

RICHARDS, M., MACAULAY, V., HICKEY, E. *et al.*

2000 Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. *American Journal of Human Genetics*, 67: 1251-1276.

ROJO, M. A.

2008 *Paisajes de la Memoria: asentamientos del Neolítico antiguo en el Valle de Ambrona (Soria, España)*. Universidad de Valladolid. Valladolid.

ROLLO, F., ERMINI, L., LUCIANI, S. *et al.*

2006 Fine characterization of the Iceman's mtDNA haplogroup. *American Journal of Physical Anthropology*, 130: 557-564.

ROOTSI, S., MAGRI, C., KIVISILD, T. *et al.*

2004 Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe. *American Journal of Human Genetics*, 75: 128-137.

SAMPIETRO, L., LAO, O., CARAMELLI, D. *et al.*

2007 Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society. Series B*, 274: 2161-2167.

SÁNCHEZ-QUINTO, F., SCHROEDER, H., RAMÍREZ, O. *et al.*

2012 Genomic affinities of two 7,000-year-old Iberian hunter-gatherers. *Current Biology*, 22 (16): 1494-1499.

SCARRE, C.

2002 Contexts of monumentalism: regional diversity at the Neolithic transition in North-west France. *Oxford Journal of Archaeology*, 21: 23-61.

SEMINO, O., MAGRI, C., BENUZZI, G. *et al.*

2004 Origin, diffusion and differentiation of Y-chromosome haplogroups E and J: inferences on the Neolithization of Europe and later migratory events in the Mediterranean Area. *American Journal of Human Genetics*, 74 (5): 1023-1034.

SIMONI, L., CALAFELL, F., PETTENER, D. *et al.*

2000 Geographic patterns of mtDNA diversity in Europe. *American Journal of Human Genetics*, 66: 262-278.

SKOGLUND, P., MALSMTRÖM, H., RAGHAVAN, M. *et al.*

2012 Origins and genetic legacy of Neolithic farmers and hunter-gatherers in Europe. *Science*, 336: 466-469.

SOARES, P., ACHILLI, A., SEMINO, O. *et al.*

2010 The Archaeogenetics of Europe. *Current Biology*, 20 (4): R174-R183.

SOARES, P., ERMINI, L., THOMPSON, N. *et al.*

2009 Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock. *American Journal of Human Genetics*, 84: 740-759.

TÖPF, A. L., GILBERT, M. P. L., FLEISCHER, R. C. y HOELZEL, A. R.

2007 Ancient human mtDNA genotypes from England reveals lost variation over the last millennium. *Biology Letters*, 3: 550-553.

TORRONI, A., BANDELT, H. J., D'URBANO, L. *et al.*

1998 MtDNA analysis reveals a major late Paleolithic population expansion from southwestern to northeastern Europe. *American Journal of Human Genetics*, 62 (5): 1137-1152.

TORRONI, A., HUOPONEN, K., FRANCALACCI, P. *et al.*

1996 Classification of European mtDNAs from an analysis of three European populations. *Genetics*, 144: 1835-1850.

VICENT, J. M.

1997 The Island Filter Model revisited. In: *Encounters and transformations. The Archaeology of Iberia in transition*. M. S. Balmuth, A. Gilman y L. Prados Torreira (Eds.): 1-12. Sheffield Academic Press. Sheffield.

VIDAL ENCINAS, J. M., PRADA MARCOS, M. E. y ARIAS CABAL, P.

2010 *Los hombres mesolíticos de la cueva de La Braña-Arintero (Valdelugeros, León)*. Consejería de Cultura y Turismo, Junta de Castilla y León. Museo de León. León.

WILSON, J. F., WEISS, D. A., RICHARDS, M. B. *et al.*

2001 Genetic evidence for different male and female roles during cultural transitions in the British Isles. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA*, 98: 5078-5083.

ZILHÃO, J.

2000 From the Mesolithic to the Neolithic in the Iberian Peninsula. In: *Europe's first farmers*. T. Price (Ed.): 183-196. Cambridge University Press. Cambridge.

2001 Radiocarbon evidence for maritime pioneer colonization at the origins of farming in West Mediterranean Europe. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA*, 98: 14180-14185.

ZVELEBIL, M.

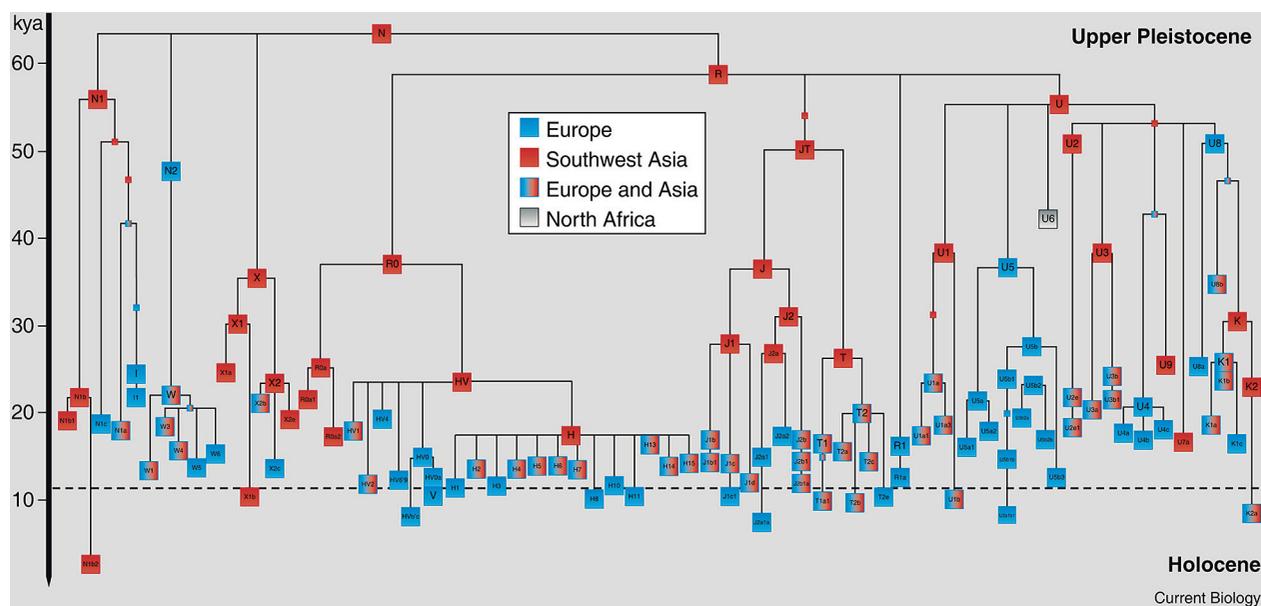
1986 Mesolithic societies and the transition to farming: problems of time, scale and organization. In: *Hunters in transition: Mesolithic Societies of temperate Eurasia and their transition to farming*. M. Zvelebil (Ed.): 167-188. Cambridge University Press. Cambridge.

2002 Demography and dispersal of early farming populations at the Mesolithic-Neolithic transition: linguistic and genetic implication. In: *Examining the farming/language dispersal hypothesis*. D. Bellwood y C. Renfrew (Eds.): 379-394. McDonald Institute Monographs. Cambridge.

ZVELEBIL, M. y ROWLEY-CONWY, P.

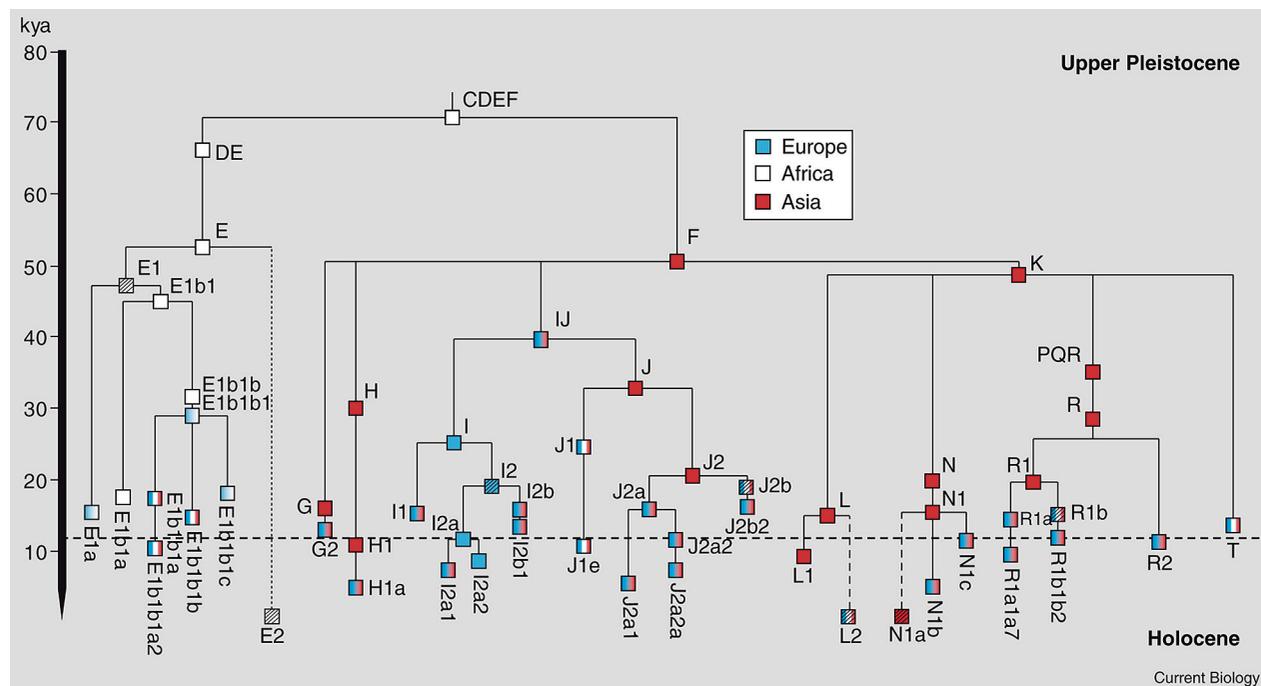
1984. Transition to farming in Northern Europe: a hunter-gatherer perspective. *Norwegian Archaeological Review*, 17: 104-128.

7.- ANEXOS



Anexo 1. Árbol filogenético de los haplogrupos mitocondriales más comunes en europeos, asiáticos sudoccidentales y norteafricanos. La escala temporal está basada en el máximo estimado por un reloj genómico mejorado del ADNmt (SOARES *et al.*, 2009). La nomenclatura de los haplogrupos está basada en <http://www.phylotree.org> (SOARES *et al.*, 2010).

Annexe 1. Phylogenetic tree of human mitochondrial DNA haplogroups commonly observed in Europeans, southwest Asians and North Africans. The time-scale is based on maximum likelihood (ML) estimates and a time-dependent complete mtDNA genome clock (SOARES *et al.*, 2009). Haplogroup nomenclature can be found at <http://www.phylotree.org> (SOARES *et al.*, 2010).



Anexo 2. Árbol filogenético de los haplogrupos del cromosoma Y observados en Europa, muchos de ellos compartidos con asiáticos y africanos. Los nodos conectados con línea discontinua son aproximados en cuanto a su crono-localización (SOARES *et al.*, 2010).

Annexe 2. Phylogenetic tree of human Y-chromosome haplogroups observed in Europe. Some haplogroups are shared with Asians, Africans, or both. The time location of the striped nodes as well as of the nodes at the end of dashed lines is arbitrary due to lack of information (SOARES *et al.*, 2010).

1	2	3	4	5	6
EUROPA CENTRAL (I)					
HOHLE FELS	2	14045-13381 13680-12836	(MAG)	U (n=2)	BRAMANTI et al., 2009
BLÄTTERHÖHLE	5	8541-8308 8209-7613 8179-7597 7910-7575 7812-7571	MESOL	U2e U5b2a2 UJK U5a2c3 U5a	BOLLONGINO et al., 2013
FALKERSTEINER HÖHLE	1	7458-7045	MESOL	U5b2	BRAMANTI et al., 2009
BAD DÜRREMBERG	1	7061-6610	MESOL T	U4	BRAMANTI et al., 2009
HOHLENSTEINSTADEL	2	7029-6499 calBC 7029-6499 calBC	MESOL T	U5b1 U5b2	BRAMANTI et al., 2009
ASPARNSCHLETZ	1	CARQ (c. 5450)	NA (LBK)	H	HAAK et al., 2005
EISLEBEN	1	CARQ (c. 5450)	NA (LBK)	H	HAAK et al., 2005
SCHWETZINGEN	4	CARQ (c. 5450)	NA (LBK)	T (n=3) H	HAAK et al., 2005
SEEHAUSEN	1	CARQ (c. 5450)	NA (LBK)	J	HAAK et al., 2005
OBERWIEDERSTEDT 1-UNTERWIEDERSTEDT	8	CARQ (c. 5450)	NA (LBK)	K (n=2) J (n=2) N1a1a3 (n=2) T2b23a T2f	HAAK et al., 2005 BRANDT et al., 2013
VAIHINGEN ANDER ENZ	1	CARQ (c. 5450)	NA (LBK)	U3	HAAK et al., 2005
VEDROVICE	6	CARQ (c. 5450)	NA (LBK)	T2 (n=2) K (n=2) H J1c	BRAMANTI et al., 2008 DIVISOVÁ, 2012
ELOMBORN	5	CARQ (c. 5300)	NA (LBK T)	K (n=2) T H N1a	HAAK et al., 2005 AMMERMAN et al., 2006
ECSEGFALVAI	1	CARQ (c. 5300)	NA (AVK T)	N1a	HAAK et al., 2005; AMMERMAN et al., 2006
HALBERSTADT-SONNTAGSFELD	30	5320-5084 5295-5057 5295-5057 5214-5021 5212-4992 5211-4963 5210-5002 5202-4852 5201-4850 5199-4857	NA (LBK T)	T2b (n=6) K1a (n=4) N1a1 (n=2) K (n=2) N1a1a (n=2) N1a1a3 (n=2) H1e W N/X T2c H V R/V HV H26 J H23 R0HV	HAAK et al., 2005 BRANDT et al., 2013
NAUMBURG	4	CARQ (5300-4775)	NA (LBK T)	T2b J K1a T2c	BRANDT et al., 2013
KARSDORF	23	5216-5025 5210-4984 5209-5002 5207-4951 5207-4934	NA (LBK T)	H (n=5) J1c (n=2) K1a (n=2) K T2b J U5a H1b J1c2 K1b1a T2f N1a1a3 T2e H46b HV U5b K2a5	BRANDT et al., 2013
DERENBURGMEERENSTIEG II	27	5318-5075 calBC 5290-5049 calBC 5211-5011 calBC 5211-5004 calBC 5211-4998 calBC 5210-5004 calBC 5210-4999 calBC 5208-4999 calBC 5207-4943 calBC 5057-4850 calBC 5055-4848 calBC 5037-4843 calBC 5000-4802 calBC	NA (LBK T)	HV (n=3) J (n=3) V (n=2) K (n=2) T2b (n=2) K1a (n=2) T (n=2) W (n=2) N1a N1a1a N1a1a3 H1j H88 H T2b23a T2f U5a1	HAAK et al., 2005 HAAK et al., 2010 BRANDT et al., 2013

1	2	3	4	5	6
EUROPA CENTRAL (II)					
GURGY-LES-NOISATS	3	CARQ (4800-4550)	NA (LBK)	X T/T2 J	DEGUILLOUX et al., 2012
ESPERSTEDT	1	4787-4487	NA (RÖSSEN)	T2e	BRANDT et al., 2013
OBERWIEDERSTEDT 3-SCHRAMMHOEHE	8	4728-4466 4670-4366	NA (RÖSSEN)	T2f H5b H16 H89 H1 X2cN K HV0	BRANDT et al., 2013
OBERWIEDERSTEDT 4-ARCHKERBE OST	1	CARQ (4625-4250)	NA (RÖSSEN)	N1a1a	BRANDT et al., 2013
HALBERSTADT-SONNTAGSFELD	1	CARQ (4625-4250)	NA (RÖSSEN)	V	BRANDT et al., 2013
PÉRÉ C	3	4366-4076 4340-4171	NA (LBK)	U5b X2 N1a	DEGUILLOUX et al., 2011
SALZMÜNDE-SCHIEPZIG	33	4252-3991 4241-4044 4238-3987 4238-3987 4228-3975 4228-3948 4227-3944 4044-3960	NA (SCHÖNINGEN)	K1a (n=6) K (n=4) J1c (n=3) W1c (n=3) T2b (n=2) H (n=3) H10a HV U5b3 J J2b1a H1e7 X2b U5b2a2c T2c T2f N1a1a3 U8b1	BRANDT et al., 2013
ESPERSTEDT	1	3970-3710	NM (BAALBERGE)	H1e1a5	BRANDT et al., 2013
HALLE-QUEIS	1	CARQ (3950-3400)	NM (BAALBERGE)	H7d5	BRANDT et al., 2013
SALZMÜNDE-SCHIEPZIG	1	CARQ (3950-3400)	NM (BAALBERGE)	H	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG VII2	8	3765-3382	NM (BAALBERGE)	K1a (n=2) N1a1a U8a1a H T2c U5b2a2 X	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG IX	6	3764-3521 3641-3376 3640-3376 3634-3370	NM (BAALBERGE)	X2c J T2e T2b H HV	BRANDT et al., 2013
BENZINGERODE I	17	3621-3097 3339-2921 3337-2913 3337-2910 3335-2906	NM (BERNBURG)	U5a (n=2) K1a (n=2) T2b (n=2) H (n=2) U5b2a1a U5b1c1 W H5 K1 U5b V X H1e1a3	BRANDT et al., 2013
SÄLMÜNDE-SCHIEPZIG	28	3486-3092 3363-3025 3345-3097 3339-3029 3335-3018	NM (SALZMÜNDE)	H5 (n=5) J1c (n=4) U3a (n=3) H3 (n=2) H (n=2) N1a1a3 (n=2) V K1a4a1a2 U5b HV K1 J T2b K1a J2b1a X2b	BRANDT et al., 2013
ESPERSTEDT	1	CARQ (3400-3100/3025)	NM (SALZMÜNDE)	T2b	BRANDT et al., 2013

1	2	3	4	5	6
EUROPA CENTRAL (II)					
BLÄTTERHÖHLE	20	3982-3862 3928-3810 3764-3688 3700-3662 3700-3662 3686-3646 3672-3560 3652-3554 3620-3534 3618-3524 3615-3411 3610-3406 3501-3397 3489-3369 3484-3358 3481-3355 3471-3199 3299-3093 3081-2959	NMNF	U5 (n=4) U5b2a2 (n=3) H5 (n=3) U5b (n=2) U5b2b U5b2b2 H11a U5b2a5 H1c3 J ≠U H	BOLLONGINO et al., 2013
EULAU	14	2914-2759 2880-2669 2880-2666 2861-2572 2857-2494 2851-2493 2849-2494 2835-2487 2833-2486 2621-2486 2618-2468 2574-2350	NFCALC (CWR)	K1 (n=2) H2a1 X2b K1a24a H5 K1 U5b1 X2b H10e I T1a	BRANDT et al., 2013
KARSDORF	13	2868-2586 2859-2504 2576-2472 2452-2153	NFCALC (CWR)	T1a (n=2) T2b4f (n=2) U5a1b1 K2a5 J1c U4a1 U2e2 T2 U4 H U5b	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG VII2	1	CARQ (2800-2200/2050)	NFCALC (CWR)	H	BRANDT et al., 2013
OBERSWIEDERSTEDT 2	4	CARQ (2800-2200/2050)	NFCALC (CWR)	H (n=2) T2c HV0e	BRANDT et al., 2013
BENZINGERODE-HEIMBURG	1	CARQ (2800-2200/2050)	NFCALC (CWR)	H1ca1	BRANDT et al., 2013
ESPERSTEDT	12	2625-2291 2559-2209	NFCALC (CWR)	J (n=3) U5a (n=2) X U4 K W6 U5a1 H6a1a T2b2b	BRANDT et al., 2013
ALBERSTEDT	2	2581-2210 2472-2146	NFCALC (CAMP)	H H3b	BRANDT et al., 2013
ROTHENSCHIRMBACH	5	2575-2299 2475-2204 2458-2140	NFCALC (CAMP)	H5a3 H H3a02 H5a3 K	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG VII2	7	2489-2144 2467-2142 2455-2034	NFCALC (CAMP)	H1 (n=2) H U5b U5a1 H5 T2e	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG XII	1	2456-2041	NFCALC (CWR)	H4a1	BRANDT et al., 2013
EULAU	3	2460-2208 2266-2035	NFCALC (CAMP ANIFORME)	H W T1a	BRANDT et al., 2013
KARSDORF	3	2456-2203 2205-2033	NFCALC (CAMP)	U4c1 (n=2) U5b	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG XII	3	2457-2142 2346-2033 2194-1900	NFCALC (CAMP)	H13a1a2c J H4a1	BRANDT et al., 2013
BENZINGERODE-HEIMBURG	6	2287-2041 2279-2041 2270-2036	NFCALC (CAMP)	U5a1 (n=2) W T2a1b U5a1b1 H1e8	BRANDT et al., 2013

1	2	3	4	5	6
EUROPA CENTRAL (IV)					
EULAU	19	2276-2041 2140-1960 2132-1923 2128-1922 2029-1900 2027-1902 2026-1891 2021-1883	BRONCE (UNETICE)	Ila1 (n=4) H (n=3) J1b1a1 U5 K2 V T2b U2e1f H4a1a1a2 K K1a W Hb HV6	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG VII2	14	2271-1906 2197-1785 2196-1830 2114-1751 2113-1704	BRONCE (UNETICE)	X (n=2) J (n=2) W3a1 (n=2) H5 (n=2) T1a U8a1a R U2e1f J1c3f U2e2	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG VIII	6	2204-1942 2200-1896 2131-1768 2023-1751	BRONCE (UNETICE)	T1a U5a H7h U5a1 U2e2 U	BRANDT et al., 2013
ESPERSTEDT	11	2289-1953 2116-1751 1885-1619	BRONCE (UNETICE)	Ea (n=2) X (n=2) T2b T2c U5a1 W3a1 U5b1 U5a2a II	BRANDT et al., 2013
KARSDORF	12	2202-2036 2136-1953 2028-1890 2022-1782 1744-1619	BRONCE (UNETICE)	H (n=4) U5a1 (n=2) U5a U5b2b3a1a H5 I T2 K1a24a	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG XII	1	2021-1753	BRONCE (UNETICE)	U5a1	BRANDT et al., 2013
QUEDLINBURG XIV	1	CARQ (2200-1550)	BRONCE (UNETICE)	T2	BRANDT et al., 2013
ALBERSTEDT	1	CARQ (2200-1550)	BRONCE (UNETICE)	HV	BRANDT et al., 2013
LEAU2	3	CARQ (2200-1550)	BRONCE (UNETICE)	V (n=2) H6a1b3	BRANDT et al., 2013
PLÖTZKAU3	8	CARQ (2200-1550)	BRONCE (UNETICE)	U5a (n=3) H (n=2) Ila1 (n=2) J2b1a	BRANDT et al., 2013
RÖCKEN 2	9	CARQ (2200-1550)	BRONCE (UNETICE)	U8b1a1 (n=2) U2e1 U4 H J1c2e I U2e2 K1a	BRANDT et al., 2013
BENZINGERODE-HEIMBURG	9	2120-1905 2120-1896 1955-1776 1935-1771 1915-1750 1744-1619	BRONCE (UNETICE)	X (n=2) U5a1 H2a1a3 Ba T2b K H11a H82a	BRANDT et al., 2013

1	2	3	4	5	6
CORNISA CANTÁBRICA					
LA CHORA	1	CARQ	(MAG)	H6	HERVELLA et al., 2012
LAPASEGA	1	CARQ	(MAG)	H	HERVELLA et al., 2012
ERRALLA	1	13132-11838	(MAGF)	U5	ALTUNA, 1985 HERVELLA et al., 2012
LA BRAÑA-ARINTERO	2	5990-5740	MESOL	U5b2c1 (n=2)	VIDAL ENCINAS et al., 2010 SÁNCHEZ-QUINTO et al., 2012
AIZPEA	1	5646-5468	MESOL	U5b1	HERVELLA et al., 2012
PATERNANBIDEA	9	5203-4729	NA	H (n=3) H3 (n=2) U K HV I	HERVELLA et al., 2012
LOS CASCAJOS	27	5662-3523	NA	H (n=12) U (n=7) K1a (n=3) J (n=2) U5 T2 X	HERVELLA et al., 2012
MARIZULO	1	4315-3973	NM	U5	CAVA, 1978 HERVELLA et al., 2012
FUENTE HOZ	6	4225-3948	NM	H (n=2) U (n=3) U5a	HERVELLA et al., 2012
SAN JUAN ANTE PORTAM LATINAM	63	4253-3536 4228-3522	NFCALC	H (n = 23) K (n=14) U (n = 11) J (n=10) T/X (n=3) INDET. (n = 2)	IZAGIRRE & DE LARÚA, 1999
LONGAR	29	3630-3022 3341-2924	NFCALC	H (n=11) K (n = 6) U (n = 4) T/X (n=4) OTROS (n = 2) INDET. (n=2)	IZAGIRRE & DE LARÚA, 1999
PICORAMOS	24	3911-3346 2913-2347	CALC	H (n=9) J (n = 4) K (n=4) U (n = 3) T/X (n=4)	IZAGIRRE & DE LARÚA, 1999
SANTIMAMIÑE	1	2270-1977	CALC T-BRONCE	T2b	CARDOSO et al., 2011
URTIAGA	2	1878-1691	BRONCE	H U5a	HERVELLA et al., 2012
URRATXA III	5	2022-1614 1887-1530	BRONCE	H (n=2) U (n=2) J	IZAGIRRE & DE LARÚA, 1999
MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL					
CAN SADURNÍ	7	5475-5305	NA (CARDIAL)	N (n=3) X1 K H U5	GAMBA et al., 2012
CHAVES	3	5329-4999	NA (CARDIAL)	H (n=2) K	GAMBA et al., 2012
COVADE L'AVELLANER	7	5292-4401	NA (EPICARDIAL)	K1a (n=3) T2b (n=2) H3 U5 K	BOSCH i LLORET & TARRÚS i GALTER, 1990 LANCAN et al., 2011b
SANT PAUDEL CAMP	3	4250-3700	NA F (POSTCARDIAL)	H20 N	GAMBA et al., 2012
CAMÍ DE CANGRAU	11	3500-3000	NM	H (n=4) J1c (n=2) T2 (n=2) II W1 U4	SAMPIETRO et al., 2007
LESTREILLES	29	3695-3018 3640-2939 3640-2939	NFCALC	J1 (n=5) U5 (n=4) X2 (n=4) H3 (n=3) H1 (n=3) HV0 (n=2) T2b (n=2) K1a (n=2) U J1c U5b1c V	BALSAN & CONSTANTINI, 1972 LANCAN et al., 2011

1	2	3	4	5	6
ESCANDINAVIA, BÁLTICO Y RUSIA					
CHEKALINO IV a	1	CARQ (c. 7800)	PRE-N YELSHANSKAYA	U5a	BRAMANTII et al., 2009
LEBYAZHINKA IV	1	CARQ (8000-7000)	PRE-N YELSHANSKAYA	U5a1	BRAMANTII et al., 2009
SPIGINAS	1	6439-6232	MESOL (KUNDA)	U4	BRAMANTII et al., 2009
DONKALNIS	1	CARQ	MESOL	U5b2	BRAMANTII et al., 2009
KREITUONAS	2	4548-4328 4459-3821	MESOL (NARVA)	U5b2 U5b3	BRAMANTII et al., 2009
DUDKA	2	CARQ (4000-3000)	MESOL	U5b1 (n=2)	BRAMANTII et al., 2009
OSTORF	7	CARQ (3200-2950)	MESOL T	T2e (n=2) U5 (n=2) K J U5a	BRAMANTII et al., 2009
DRENSTWO	1	2466-2038	MESOL	U5a	BRAMANTII et al., 2009
AJVIDE	9	3350-2050	PWC	V U4d/U4a2 J, T, U4/H1b, U5, U5a, OTROS (n=7)	SKOGLUND et al., 2012 MÅLMSTROM et al., 2009
IRE	4	3350-2050	PWC	U4d J, T, U4/H1b, U5, U5a, OTROS (n=3)	SKOGLUND et al., 2012 MÅLMSTROM et al., 2009
FRIDTORP	3	3350-2050	PWC	J, T, U4/H1b, U5, U5a, OTROS (n=3)	MÅLMSTROM et al., 2009
FRÅLSEGARDEN-GÖKHEM	3	3071-2871	NM (TRB)	H J T	MÅLMSTROM et al., 2009 SKOGLUND et al., 2012
DAMSBO	2	2884-2760	NM-NF	U4 U5a	MELCHIOR et al., 2010
BREDTOFTEGARD	1	1951-1456	BRONCE	U4	MELCHIOR et al., 2010
ALPES ORIENTALES					
VILLABRUNA	1	15703-14442	PSUP-MESOL	H	DI BENEDETTO et al., 2000
MEZZOCORONA	1	5478-5229	NA-NM	T	DI BENEDETTO et al., 2000
BORGO NOUVO	1	5371-4617	NA-NM	H	DI BENEDETTO et al., 2000
ÖTZI	1	4335-3776	NF-CALC	K1	HANDT et al., 1994 DI BENEDETTO et al., 2000 ROLLO et al., 2006 ERMINI et al., 2008, 2009 KELLER et al., 2012

Annexo 3. Tabla de muestras de ADNmt incluidas en el presente estudio. La calibración de las fechas se ha realizado con el software OxCal 4.2 (curva de calibración IntCal 13). Leyenda: 1) Yacimiento; 2) Número de muestras. 3) Dataciones asociadas. 4) Atribución cronocultural. 5) Haplogrupos-mt 6) Referencias bibliográficas. MAG: Magdaleniense. MESOL: Mesolítico. T: tardío. CARQ: contexto arqueológico. NA: Neolítico antiguo. LBK: Cultura de la Cerámica de Bandas. AVK: Cultura de la Cerámica de Bandas de Hungría. NM: Neolítico medio. NF: Neolítico final. CALC: Calcolítico. CWR: Cultura de la Cerámica Cordada. CAMP: Campaniforme. PRE-N: Preneolítico. PWC: Pitted Ware Culture. TRB: Cultura de los Vasos de Embudo. PSUP: Paleolítico superior. Observaciones: los resultados de San Juan ante Portam Latinam y Longar muestran resultados INDET. y OTROS, ya que en el estudio de origen (IZAGIRRE y DE LA RUA, 1999) sólo se describen los haplogrupos-mt encontrados en las muestras (incluyendo los resultados de Pico Ramos y Urriaga) de entre los descritos como caucásicos por Torroni *et al.* (1996); los datos cladísticos de los yacimientos suecos de Ajvide, Ire y Fridtorp se agrupan en la tabla porque en el estudio de origen (MÅLMSTRÖM *et al.*, 2009) se ofrecen los resultados de los tres yacimientos de manera indiferenciada.

Annexe 3. Table of mtDNA samples included in this study. Calibration of 14C datings was made with the OxCal 4.2 suite (IntCal 13 calibration curve). 1) Archaeologic site; 2) Number of samples analysed; 3) Associated datings; 4) Chrono-cultural attribution; 5) mt-haplogroups; 6) References. MAG: Magdalenian. MESOL; Mesolithic. T: late. CARQ: archaeological context. NA: Early Neolithic. LBK: Linear Pottery Culture. AVK: Alföld Linear Pottery Culture (Hungary). NM: Middle Neolithic. NF: Late Neolithic. CALC: Chalcolithic. CWR: Corded Ware Culture. CAMP: Bell-Beaker Culture. PRE-N: Pre-Neolithic. PWC: Pitted Ware Culture. TRB: Funnelbeaker Culture; PSUP: Upper Palaeolithic. Remarks: results from San Juan ante Portam Latinam and Longar show outcomes INDET. And OTHER, as the study of origin (IZAGIRRE y DE LA RUA, 1999) only describe mt-haplogroups from the samples (including results of Pico Ramos and Urriaga) between those described as Caucasian by Torroni *et al.*, (1996); cladistic data of sweden Ajvide, Ire and Fridtorp sites are grouped in the table because at the study of origin (MÅLMSTRÖM *et al.*, 2009) the results of the three sites are indiscriminately offered.

1	2	3	4	5	6
EUROPA CENTRAL					
DERENBURG-MEERENSTIEG II	3	5318-5075	NA (LBK T)	F (n=2) G2a3	HAAK et al, 2010
EULAU	3	2849-2494 2621-2486	NF-CALC (CWR)	R 1a (n=3)	HAAK et al, 2008
MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL					
COVA DE L'AVELLANER	5	5292-4401	NA (EPICARDIAL)	G2a (n=4) E1b1b1a1b	LACAN et al, 2011b
LES TREILLES	22	3695-3018 3640-2939 3640-2939	NF-CALC	G2a (n=20) I2a (n=2)	LANCAN et al, 2011a
ALPES ORIENTALES					
ÖTZI	1	4335-3776	NF-CALC	G2a4	KELLER et al, 2012

Anexo 4. Tabla de resultados del análisis de muestras para la determinación del haplogrupo-Y. La calibración de las fechas a calBC se ha realizado con el software OxCal 4.2 (curva de calibración IntCal 13). Leyenda: 1) Yacimiento; 2) Número de muestras. 3) Dataciones asociadas. 4) Atribución cronocultural. 5) Haplogrupos-mt y del cromosoma Y. 6) Referencias bibliográficas. NA: Neolítico antiguo. LBK: Cultura de la Cerámica de Bandas. T: tardío. NF: Neolítico final. CALC: Calcolítico. CWR: Cultura de la Cerámica Cordada.

Annexe 4. Table of samples and its results for determination of Y-haplogroups. Calibration of ¹⁴C datings was made with the OxCal 4.2 suite (IntCal 13 calibration curve). 1) Archaeologic site; 2) Number of samples analysed; 3) Associated datings; 4) Chrono-cultural attribution; 5) Y-haplogroups; 6) References. NA: Early Neolithic. LBK: Linear Pottery Culture. T: late. NF: Late Neolithic. CALC: Chalcolithic. CWR: Corded Ware Culture.

ASIER ABAUNZA-URIONABARRENETXEA

Los inicios de la expresión gráfica en el Pirineo occidental y la Cornisa Cantábrica:
bases cronológicas a partir de soportes mobiliarios

ERIK AREVALO MUÑOZ

Una aproximación a la industria ósea durante el Calcolítico y Edad del Bronce y del Hierro en el Oriente Cantábrico
y Alto Ebro y Duero: Puntas de flecha, alfileres y agujas

MARÍA CARBAJO ARANA

Aportación al conocimiento de la economía de la cultura Cogotas I:
Análisis zoológico del yacimiento de Canto Blanco (León)

SARA DE FRANCISCO RODRÍGUEZ

El análisis funcional lítico en la *Early Stone Age* (ESA) africana: Estado de la cuestión y prospectiva

GAIZKA ESPERESATE MAGDALENO

El fin del estilo paleolítico a través del arte mueble de la Península Ibérica

HUGO HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ

¿Reemplazo demográfico en el Neolítico europeo? El punto de vista de la Genética

VÍCTOR RUIZ GONZÁLEZ

Calidad ambiental de los sedimentos de la Ría de Bilbao: evidencias micropaleontológicas y geoquímicas

IZASKUN SARASKETA GARTZIA

Las primeras necrópolis en la Europa Atlántica: prácticas funerarias y dieta durante el Mesolítico



Leioa
UDALA-AYUNTAMIENTO



eman ta zabal zazu
Universidad
del País Vasco Euskal Herriko
Unibertsitatea



ARANZADI

zientzia elkarteak . society of sciences
sociedad de ciencias . société de sciences