

20 AÑOS DE ESTUDIOS DE ADN ANTIGUO DE LA POBLACIÓN ABORIGEN DE CANARIAS¹

20 YEARS OF ANCIENT DNA RESEARCH ON THE INDIGENOUS PEOPLE OF THE CANARY ISLANDS

Rosa Fregel Lorenzo*  y Javier G. Serrano** 

Fecha de recepción: 03 de junio de 2024

Fecha de aceptación: 31 de julio de 2024

Cómo citar este artículo/Citation: Rosa Fregel Lorenzo y Javier G. Serrano (2024). «20 años de estudios de ADN antiguo de la población aborigen de Canarias». *Anuario de Estudios Atlánticos*; núm. 71: 071-005. <https://revistas.grancanaria.com/index.php/aea/article/view/11122/aea>
ISSN 2386-5571. <https://doi.org/10.36980/11122/aea>

Resumen: En este año se cumple el vigésimo aniversario de la publicación del primer trabajo de investigación dedicado al análisis de ADN antiguo en la población aborigen de Canarias. En estas dos décadas, la aplicación de metodologías para el análisis de ADN antiguo ha permitido confirmar las pruebas obtenidas por otras disciplinas, pero también aportar nuevos datos sobre la prehistoria del Norte de África, la colonización aborigen de las islas y la evolución de estas poblaciones a lo largo del tiempo. En este trabajo revisamos brevemente cómo se han desarrollado las técnicas de análisis de ADN antiguo y presentamos qué pruebas han aportado sobre la población aborigen de Canarias. Finalmente, se realiza una discusión crítica de los resultados paleogenómicos y de las futuras avenidas de estudio.

Palabras clave: ADN antiguo, paleogenómica, Canarias, población aborigen.

Abstract: This year marks the twentieth anniversary of the publication of the first research work focused on the analysis of ancient DNA of the indigenous population of the Canary Islands. In these two decades, the application of ancient DNA methodologies not only made it possible to confirm evidence obtained by other disciplines but also provided new data on the prehistory of North Africa, the indigenous colonization of the islands, and the evolution of these populations throughout the time. In this work, we briefly review how ancient DNA analysis techniques have been developed and present what evidence they have provided about the indigenous population of the Canary Islands. Finally, we critically discuss all the paleogenomic results obtained so far and the possible research avenues for the future.

Keywords: Ancient DNA, paleogenomics, Canary Islands, indigenous people.

* Grupo de investigación «Evolución, genética de poblaciones y paleogenómica». Área de Genética. Departamento de Bioquímica, Microbiología, Biología Celular y Genética. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Francisco Sánchez, s/n. 38207. San Cristóbal de La Laguna, Tenerife. España. Teléfono: +34922316502 (extensión 6485); correo electrónico: rfregel@ull.edu.es

** Grupo de investigación «Evolución, genética de poblaciones y paleogenómica». Área de Genética. Departamento de Bioquímica, Microbiología, Biología Celular y Genética. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Francisco Sánchez, s/n. 38207. San Cristóbal de La Laguna, Tenerife. España. Teléfono: +34922316502 (extensión 6485); correo electrónico: jgonzase@ull.edu.es

1 Este trabajo ha sido financiado por proyectos de I+D+i con referencias PGC2018-094101-A-I00 y PID2021-123080NB-I00, financiados por MICIU/AEI/10.13039/501100011033/ y por «FEDER. Una manera de hacer Europa», por el proyecto 851733-ISOCAN-ERC-2019-STG financiado por el Consejo Europeo de Investigación y por el proyecto 2018PATRI16 financiado por la Fundación CajaCanarias/La Caixa.



1. INTRODUCCIÓN

Las Islas Canarias fueron descubiertas por navegantes europeos en el siglo XIII, iniciando la fase de contacto con las poblaciones aborígenes del archipiélago. Los cronistas de la conquista relataron que las islas estaban habitadas por poblaciones en diferentes etapas culturales, que hablaban distintos dialectos y que desconocían la navegación². El estudio de la población aborigen canaria se ha abordado tanto desde la interpretación de las fuentes históricas escritas como del análisis de las pruebas arqueológicas. La mayoría de los datos arqueológicos y antropológicos apoyan un origen norteafricano para los aborígenes canarios, más exactamente relacionado con el mundo bereber³. Además, los datos obtenidos a partir del análisis de ADN de poblaciones actuales mostraron la existencia de linajes norteafricanos en Canarias en una frecuencia superior a la observada en la Península Ibérica. Concretamente, se observaron los haplogrupos U6 del ADN mitocondrial y E-M81 del cromosoma Y, ambos considerados como autóctonos del Norte de África⁴. Sin embargo, es necesario considerar que la presencia de linajes norteafricanos en Canarias no se explica obligatoriamente por una contribución genética de la población aborigen. La necesidad de mano de obra tras la conquista europea dio lugar a la introducción de esclavos moriscos en las islas desde la costa del noroeste de África⁵.

Por tanto, los linajes norteafricanos presentes en la población actual podrían proceder de una contribución de esta región debido al tráfico de esclavos desde la costa de Berbería. Para confirmar el origen norteafricano de la población aborigen de Canarias y su contribución a la población actual fue necesario realizar un análisis directo de su composición genética mediante la recuperación del ADN de sus restos biológicos, conocido comúnmente como ADN antiguo. El objetivo de este trabajo es revisar las aportaciones de la paleogenética al estudio de la población aborigen, desde la publicación del primer trabajo 20 años atrás, hasta las contribuciones más recientes derivadas del desarrollo de metodologías de secuenciación masiva.

2. LOS ANÁLISIS DE ADN ANTIGUO COMO HERRAMIENTA PARA ESTUDIAR EL PASADO

2.1. Metodologías clásicas basadas en la amplificación mediante PCR

El estudio genético de las poblaciones humanas modernas ha permitido explorar nuestra historia evolutiva como especie. Por ejemplo, el análisis de ADN mitocondrial de 150 individuos procedentes de cinco regiones geográficas diferentes sirvió para situar el origen de los humanos modernos en el continente africano⁶. Sin embargo, dada la complejidad de los patrones de migración de las poblaciones humanas, en ocasiones no es posible desentrañar qué ocurrió en el pasado mediante el análisis de la variación genética presente. Por esta razón, el estudio del ADN antiguo se planteó como una oportunidad única para explorar la historia demográfica humana y de otras especies⁷. La primera prueba de conservación de información molecular en restos antiguos se obtuvo en la década de los años 70 y 80⁸, culminando con las primeras extracciones de ADN antiguo en los años 1984 y 1985⁹. En esta misma década, el desarrollo de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, del inglés «Polymerase Chain Reaction»)¹⁰ permitió la obtención de ADN antiguo en cantidades suficientes para ser analizado, abriendo paso al desarrollo de una nueva disciplina: la paleogenética. La aplicación de la PCR al análisis del ADN antiguo sirvió para explorar por primera vez la composición genética de las poblaciones del pasado, permitiendo, por ejemplo, el estudio de la domesticación de plantas

2 ABREU GALINDO (1977).

3 MITCHELL (2022); NAVARRO (1997).

4 FLORES Y OTROS (2003); RANDO y otros (1999).

5 ANAYA HERNÁNDEZ (1999); LOBO CABRERA (1982).

6 CANN, STONEKING y WILSON (1987).

7 PÄÄBO y otros (2004).

8 WANG Y LU (1981).

9 HIGUCHI, BOWMAN, FREIBERGER, RYDER y WILSON (1984); PÄÄBO (1985).

10 MULLIS y otros (1986).

y animales, del origen de diversas poblaciones humanas e incluso de las relaciones de los humanos modernos con otros homínidos¹¹.

Aunque el análisis de ADN antiguo abrió un mundo de posibilidades para explorar el pasado, las propias características de este material tan degradado pueden provocar la generación de resultados artefactuales, especialmente cuando se combina con el uso de la PCR. Ya en los estudios realizados en los años 80 se demostró que el ADN antiguo se caracteriza por su alta fragmentación, resultando en una baja concentración en la muestra. Más tarde, se ha visto que las moléculas de ADN antiguo se ven afectadas por diversos procesos de degradación *post mortem*¹², siendo la rotura de las cadenas y la modificación química de las citosinas los procesos más comunes (Figura 1), complicando enormemente su estudio. Por un lado, la baja cantidad de ADN presente en los restos antiguos y el estado fragmentado de las moléculas limita la capacidad de la PCR para realizar copias del material genético. Por otro lado, el alto nivel de degradación del ADN antiguo hace que sea propenso a sufrir contaminación con material genético moderno procedente del ambiente. Este problema es especialmente peligroso en el estudio de las poblaciones humanas antiguas, ya que, si no se manipula adecuadamente, se puede producir la contaminación de los restos humanos con el ADN del personal involucrado en su estudio¹³.

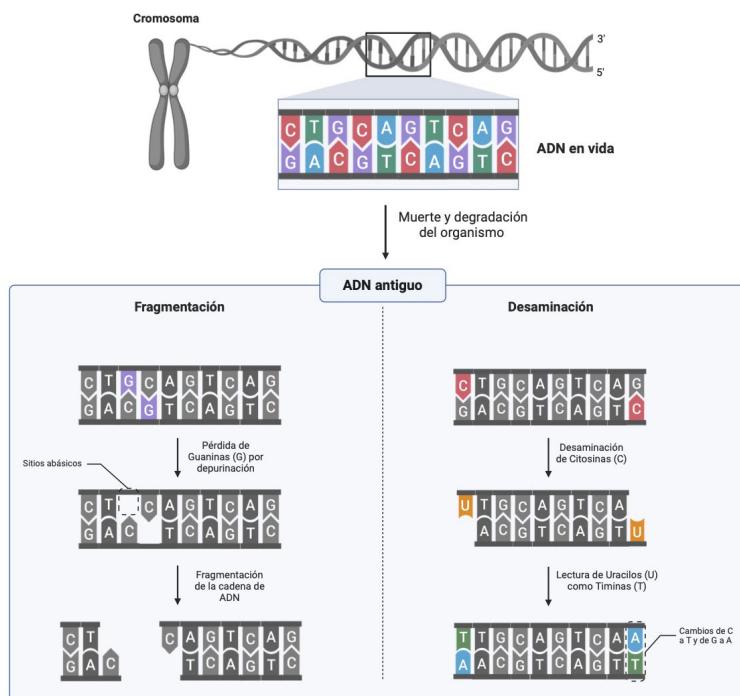


Figura 1. Representación gráfica del daño químico presente en moléculas de ADN antiguo. Izquierda: La fragmentación de moléculas ocurre mediante la depuración de las bases nitrogenadas (indicadas en color violeta) lo que da lugar a sitios abásicos y finalmente a la rotura de las cadenas en fragmentos de unos 100 nucleótidos. Derecha: La modificación de las bases ocurre mediante desaminación oxidativa de las citosinas en extremos monocatenarios (color rojo), lo que da lugar a cambios de citosina a uracilo (color amarillo) que finalmente se convierten en cambios de citosina a timina (color verde) y de guanina a adenina (color azul) tras la amplificación del ADN. Creado con BioRender.com.

Los problemas de la degradación y la baja concentración del ADN antiguo se solventaron parcialmente dirigiendo los análisis a una región concreta del genoma: el ADN mitocondrial. Esta molécula tiene la ventaja de ser muy abundante en los extractos de ADN antiguo ya que, a diferencia de las

11 PÄÄBO y otros (2004).

12 DABNEY, MEYER y PÄÄBO (2013).

13 PÄÄBO y otros (2004).

dos copias de ADN nuclear que posee cada célula, el ADN mitocondrial puede llegar a alcanzar un total de 100-10.000 copias por célula¹⁴. Además, el estudio del ADN mitocondrial es ventajoso debido a que su herencia por línea materna facilita la interpretación de los resultados, ya que ésta se transmite de forma directa de madres a hijos, sin recombinación. Finalmente, una parte importante de la variación genética del ADN mitocondrial se encuentra limitada a una región de tan solo 500 nucleótidos (región hipervariable o *D-loop*), lo que hace posible obtener información genética a partir de ADN antiguo altamente fragmentado. Por otro lado, la posibilidad de contaminación con ADN moderno se trató de mitigar estableciendo una serie de criterios que aseguraran la autenticidad del material genético antiguo, incluyendo la replicación de los resultados en distintos laboratorios y la manipulación del ADN antiguo en condiciones de esterilidad. Concretamente, se estableció que los análisis de ADN se debían realizar en instalaciones exclusivas y físicamente aisladas de laboratorios donde se estudiara ADN moderno¹⁵.

2.2. Aplicación de las metodologías de secuenciación masiva al estudio del ADN antiguo

Los análisis de poblaciones antiguas usando metodologías clásicas permitieron el establecimiento del ADN antiguo como disciplina. Sin embargo, los estudios genéticos de individuos antiguos estuvieron condicionados por la pequeña cantidad de ADN que podía analizarse y por el riesgo constante de contaminación con ADN moderno. Estas limitaciones se resolvieron con el desarrollo de las técnicas de secuenciación masiva. Así, tal como la PCR significó una revolución en el campo del ADN antiguo a finales de los años 80, la secuenciación masiva abrió un nuevo abanico de posibilidades para el análisis de poblaciones del pasado a principios de la década de los 2010¹⁶.

El aspecto revolucionario de la secuenciación masiva es que, a diferencia de la PCR, la obtención de información genética no se centra en una región concreta, sino que permite la recuperación del ADN total contenido en una muestra. De esta manera, se pudo avanzar desde el análisis de pequeños fragmentos de ADN hacia la reconstrucción de genomas completos (Figura 2). La aplicación de las técnicas de secuenciación masiva al estudio del ADN antiguo ha dado lugar al desarrollo de una nueva disciplina: la paleogenómica. La paleogenómica tiene la ventaja de poder solventar algunas de las limitaciones del ADN antiguo, pudiendo confirmar la autenticidad de los resultados obtenidos al permitir la identificación de su patrón de daño característico. En concreto, es posible determinar el tamaño de las moléculas de ADN recuperadas del material arqueológico y confirmar que su nivel de fragmentación es el esperado para el material genético antiguo (Figura 3a). También se pueden identificar las modificaciones químicas de las citosinas propias del ADN antiguo. Se espera que las modificaciones químicas se acumulen en los extremos de las moléculas de ADN, por lo que la representación del daño a lo largo de las secuencias debe seguir una distribución de forma convexa (Figura 3b). De esta manera y, por primera vez, fue posible autenticar los resultados obtenidos a partir de material antiguo e identificar qué muestras están contaminadas con ADN moderno.

La aplicación de técnicas paleogenómicas ha supuesto una auténtica revolución en el estudio del pasado. Sin duda, uno de los logros más sorprendente de esta disciplina ha sido el descubrimiento de una nueva especie de homínido, los Denisovanos, basándose únicamente en información de ADN antiguo¹⁷. Además, la paleogenómica ha permitido determinar la mezcla genética de los humanos modernos con otros humanos arcaicos, incluyendo los Neandertales y los Denisovanos¹⁸, llegando incluso a identificar individuos resultado de la mezcla reciente de ambos¹⁹. Dentro de la reconstrucción del pasado de nuestra propia especie, la paleogenómica ha ayudado a desentrañar el debate de la transición neolítica en Eurasia, indicando que la adquisición de técnicas agrícolas se realizó mayoritariamente por el movimiento de personas, existiendo también mezcla con poblaciones

14 WAI y otros (2010).

15 COOPER y POINAR (2000).

16 RASMUSSEN y otros (2010).

17 REICH y otros (2010).

18 GREEN y otros (2010); REICH y otros (2010).

19 SLON y otros (2018).

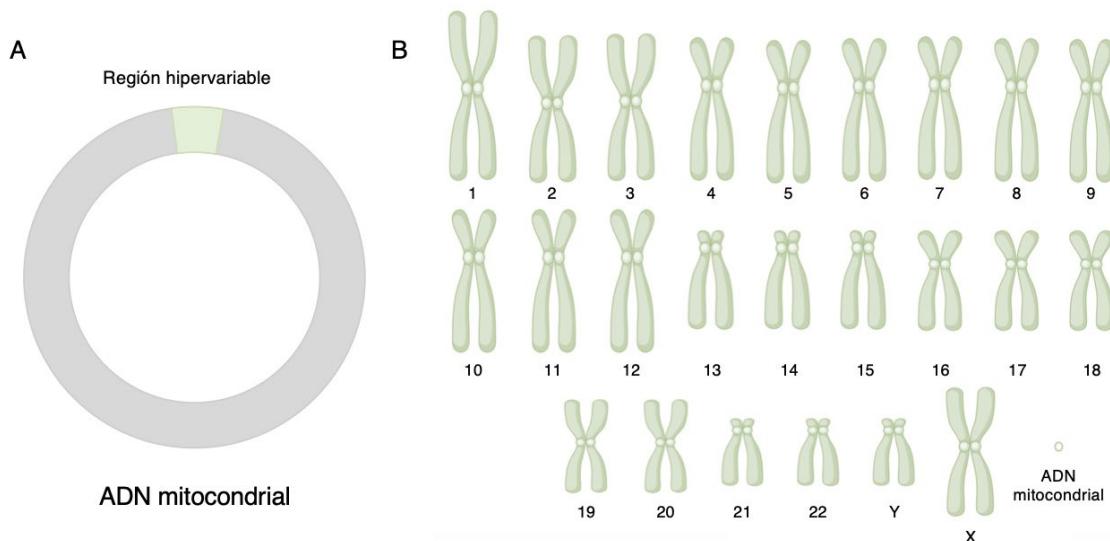


Figura 2. Representación gráfica de la diferencia en magnitud de los estudios de PCR, basados principalmente en ADN mitocondrial, y los análisis a nivel de genoma completo. A: Una gran parte de los estudios de ADN antiguos basados en amplificación por PCR se han centrado en el análisis de la región hipervariante del ADN mitocondrial, de unos 500 nucleótidos de longitud (color verde). B: Los análisis paleogenómicos tienen la potencialidad de obtener una parte importante del genoma completo de los individuos (aproximadamente 3 billones de nucleótidos) y la secuencia del ADN mitocondrial completo (16.569 nucleótidos). Nota: en el gráfico de la derecha el ADN mitocondrial no se representa a escala con el resto del genoma. Creado con BioRender.com.

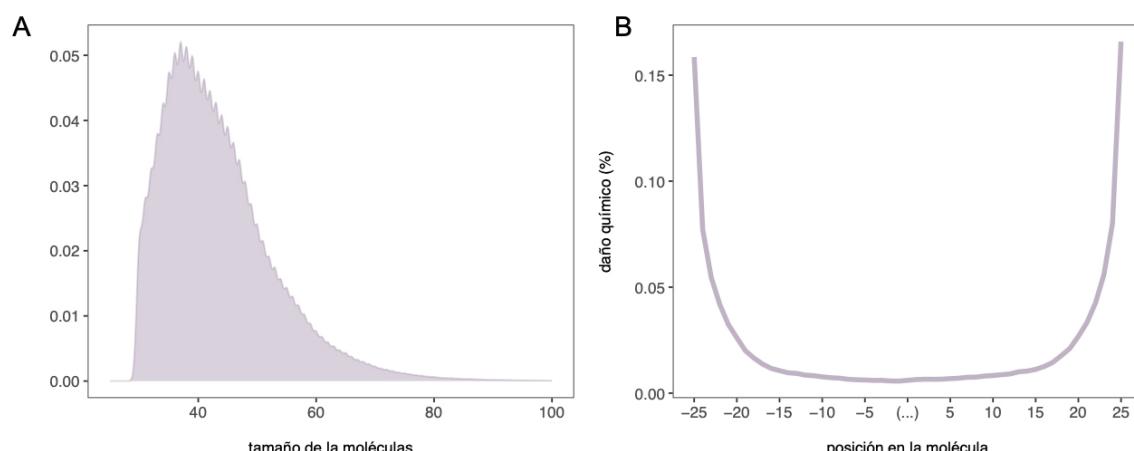


Figura 3. Daño *post mortem* esperado en el ADN antiguo. A) La existencia de fragmentación del ADN puede determinarse mediante la representación de la distribución del tamaño de las moléculas de ADN obtenidas a partir del material antiguo. El patrón de daño es compatible con material genético antiguo cuando el tamaño medio las moléculas se encuentra por debajo de 100 pares de bases. B) La existencia de modificación química del ADN puede determinarse mediante la representación del porcentaje de daño observado en función de la posición de las bases a lo largo de las moléculas. El patrón de daño es compatible con ADN antiguo cuando observamos un incremento del daño en ambos extremos de las moléculas.

cazadoras-recolectoras locales²⁰. Otros hallazgos han sido el estudio de ADN antiguo de humanos arcaicos y fauna del Pleistoceno a partir de sedimentos de unos 200.000 años de antigüedad²¹ o la obtención de ADN humano a partir de un colgante paleolítico de unos 20.000 años de antigüedad²².

20 LAZARIDIS y otros (2016).

21 ZAVALA y otros (2021).

22 ESSEL y otros (2023).

3. ESTUDIOS DE ADN ANTIGUO EN LA POBLACIÓN ABORIGEN CANARIA

3.1. Aplicación de metodologías clásicas de PCR para esclarecer el origen de los aborígenes canarios

En el año 2004 se publicó el primer análisis directo de la composición genética de los aborígenes de las Islas Canarias, iniciándose la línea de investigación centrada en el estudio del ADN antiguo de esta población²³. En este trabajo, liderado por la Dra. Nicole Maca-Meyer, se analizó una muestra miscelánea de la población del archipiélago incluyendo individuos de Tenerife, La Gomera, El Hierro y Gran Canaria (Tabla 1).

Tabla 1. Islas, yacimientos y número de individuos (N) analizados en el estudio de Maca-Meyer y col. (2004)		
Isla	Yacimiento	N
El Hierro	La Lajura	7
La Gomera	Antoncojo; Asomada del Palmarejo; Cañada de La Caleta; Los Polieros; La Rajita; Tazo; Tejeleche	22
Tenerife	Arenas; Cabrera Pinto; Cueva Bermeja; MA	36
Gran Canaria	Guayadeque	6

Debido a las ventajas que presenta, el ADN mitocondrial fue el marcador genético usado para este primer estudio de ADN antiguo en poblaciones aborígenes de Canarias. Brevemente, se usaron técnicas de PCR para amplificar la región hipervariable del ADN mitocondrial, así como para el análisis de mutaciones informativas fuera de la región hipervariable, mejorando la clasificación de los individuos dentro de haplogrupos (conjunto de linajes que comparten un origen común). Este estudio permitió confirmar el origen norteafricano de la población aborigen de Canarias mediante la identificación directa del haplogrupo U6 en restos humanos prehispánicos. Además, la comparación de los aborígenes con poblaciones de referencia determinó que la población norteafricana más similar era la bereber de Marruecos²⁴. Finalmente, la detección del sub-haplogrupo mitocondrial U6b1 (denominado U6b1a en la actualidad), presente únicamente en la población canaria actual, apoyó la contribución aborigen al pool genético materno actual de la población canaria.

Tabla 2. Yacimientos y número de individuos (N) analizados en los estudios dirigidos a caracterizar la diversidad del ADN mitocondrial de las islas de La Palma, La Gomera y El Hierro			
Isla	Yacimiento	N	Publicación
La Palma	El Espigón; Los Llanos de Aridane; Mazo; S/C de La Palma	38	FREGEL y otros (2009a)
La Gomera	Acceso al Pescante de Vallehermoso; Cañada de La Caleta; Gerián; La Cordillera; La Cueva de Las Moradas; La Cueva de los Huesos; La Cueva Encantada; Los Polieros; Riscos del Paridero; Tejeleche	52	FREGEL y otros (2015)
El Hierro	Punta Azul	56	ORDÓÑEZ y otros (2017)

Tras la publicación del primer estudio del archipiélago, se inició el análisis del ADN mitocondrial a nivel insular, con la intención de determinar si las poblaciones de las distintas islas tenían o no la misma composición genética. Usando técnicas de PCR, se comparó el ADN mitocondrial de la isla

23 MACA MEYER y otros (2004).

24 MACA MEYER y otros (2004).

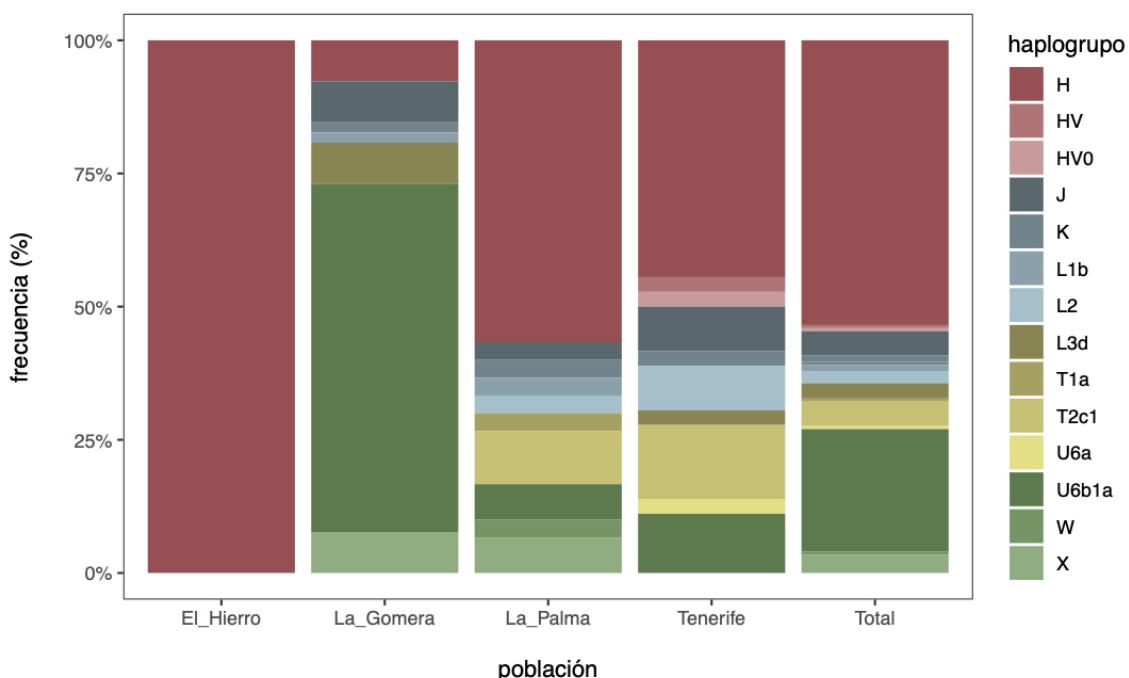


Figura 4. Frecuencias de los haplogrupos del ADN mitocondrial obtenidas usando técnicas clásicas de PCR para las islas de El Hierro (ORDÓÑEZ y otros (2017), La Gomera (FREGEL y otros (2015), La Palma (FREGEL y otros (2009a) y Tenerife (MACA MEYER y otros (2004)), así como del total del archipiélago. En las islas de El Hierro y La Gomera se observa la alta frecuencia de determinados linajes: H en El Hierro (color rojo oscuro) y U6b1a en La Gomera (color verde oscuro).

de Tenerife²⁵ con el de nuevos datos generados para La Palma²⁶, La Gomera²⁷ y El Hierro²⁸ (Tabla 2). Esta línea de trabajo produjo resultados muy interesantes, ya que se observó que las islas de Tenerife y La Palma presentaban una alta diversidad mitocondrial, al contrario que en La Gomera y El Hierro, con la fijación parcial del linaje U6b1a en La Gomera y la fijación completa del linaje H1-16260 en El Hierro (Figura 4). Esta diferenciación a nivel de poblaciones es muy importante ya que sugiere que la colonización de las islas fue un proceso heterogéneo y/o que diferentes islas podrían haber tenido diferentes historias evolutivas. En concreto, se propuso que las islas más pequeñas podrían haberse visto afectadas en mayor medida por la insularidad y por un bajo tamaño poblacional, dando lugar a la pérdida de diversidad. Este resultado pondría de manifiesto el aislamiento de las poblaciones aborígenes de El Hierro y La Gomera, demostrando la ausencia de migración hacia estas islas.

Durante esta época también se analizó la población aborigen masculina del archipiélago para el cromosoma Y. El interés del cromosoma Y radica en que éste es la contrapartida masculina del ADN mitocondrial, ya que se hereda de manera directa por línea paterna. Su estudio confirmó, de nuevo, el origen norteafricano de la población aborigen mediante la detección del marcador E-M81 del cromosoma Y, que es un linaje considerado autóctono del Norte de África²⁹, así como otros haplogrupos frecuentes en esta región (Figura 5). Además, estos linajes identificados en los aborígenes de Canarias tenían frecuencias similares a poblaciones actuales de Argelia y Túnez.

Por otra parte, uno de los primeros análisis moleculares realizados en la población canaria fue la determinación del grupo sanguíneo AB0 en momias aborígenes mediante el uso de antígenos eritrocitarios³⁰. La alta frecuencia del alelo 0 (91%-97%), similar a la encontrada en el norte de África³¹,

25 MACA MEYER y otros (2004).

26 FREGEL y otros (2009a).

27 FREGEL y otros (2015).

28 ORDÓÑEZ y otros (2017).

29 FREGEL y otros (2009B).

30 SCHWARZFISCHER y LIEBRICH (1963).

31 MESSERLIN y LORHO (1951).

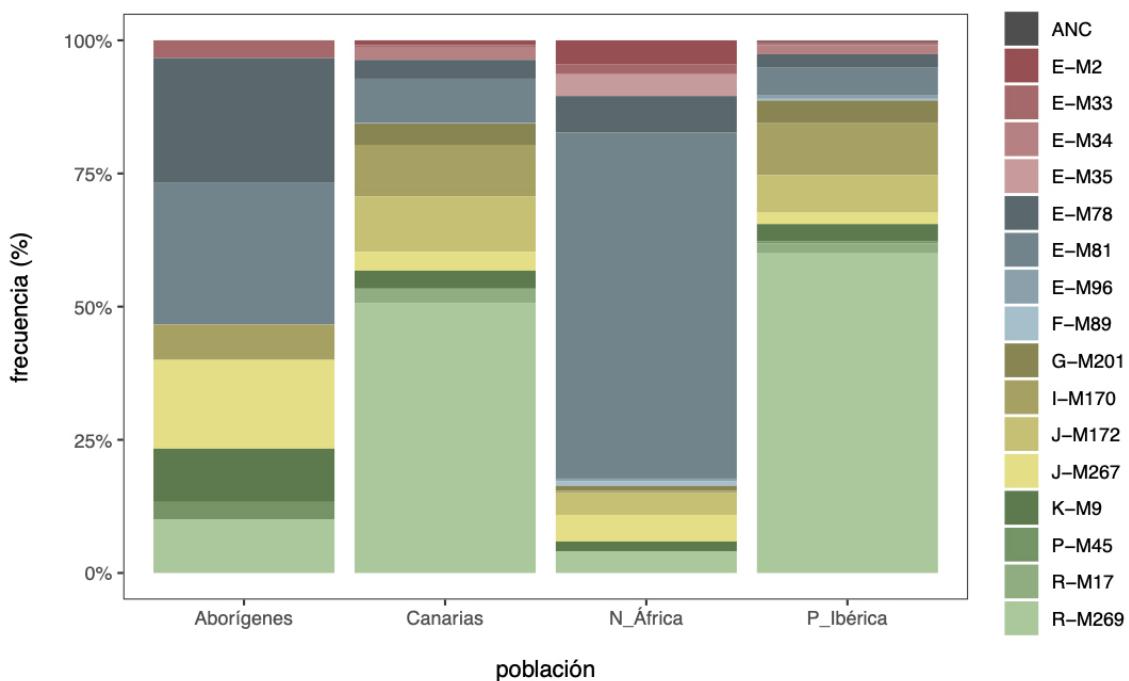


Figura 5. Frecuencias de los haplogrupos del cromosoma Y obtenidas usando técnicas clásicas de PCR para la población aborigen de Canarias («Aborigenes»), en comparación con las observadas para la población actual de Canarias («Canarias»), el Norte de África («N_Africa») y la Península Ibérica («P_Iberica»), basado en FREHEL y otros (2009b).

corroboró las pruebas arqueológicas y antropológicas que relacionaban la población aborigen con esta región geográfica. Sin embargo, este trabajo presentaba ciertas limitaciones técnicas ya que el alelo 0 se identifica por la falta de señal antigénica, que puede producirse también por la degradación del tejido momificado. Décadas después, se repitió este estudio caracterizando los grupos sanguíneos a nivel de ADN y confirmando la prevalencia del alelo 0, aunque con una frecuencia inferior a la determinada con análisis antigénicos (70,7%). Por otro lado, las frecuencias alélicas identificadas con ADN no presentaban diferencias significativas con las observadas actualmente en Marruecos o en el Sáhara Occidental³², apoyando de nuevo el origen norteafricano de esta población.

3.2. Primer estudio paleogenómico en la población aborigen canaria

Los análisis de ADN antiguo usando técnicas clásicas de PCR han sido fundamentales para sentar las bases del estudio paleogenético de la población aborigen canaria. Sin embargo, han estado centrados mayoritariamente en la región hipervariable del ADN mitocondrial, que es una porción muy limitada de su genoma (Figura 2). En el año 2017, se realizó el primer estudio paleogenómico de la población aborigen canaria³³, que incluyó el análisis de once individuos descontextualizados de Tenerife y Gran Canaria datados entre los siglos VII y XI d. C. Sin embargo, solo se recuperaron datos a nivel de genoma completo para cinco de ellos (Tabla 3).

La cantidad de datos genómicos recuperados se mide con un parámetro denominado profundidad, que viene determinado por el número promedio de veces que se lee una posición del genoma. Un genoma con profundidad 30X indica que, como promedio, cada base del genoma se secuenció de manera independiente 30 veces. Por otro lado, una profundidad inferior a 1X refleja el porcentaje del genoma que ha sido secuenciado: por ejemplo, una profundidad de 0,5X indicaría que sólo se ha secuenciado un 50% del genoma. En este primer estudio paleogenómico de los aborígenes de Canarias, se obtuvo un genoma completo con una profundidad de aproximadamente 4X (gun011) y cuatro genomas de baja profundidad, con valores de entre 0,2X – 0,5X.

32 FREHEL y otros (2009C).

33 RODRÍGUEZ VARELA y otros (2017).

Tabla 3. Resumen de los datos obtenidos en el primer análisis paleogenómico de aborígenes canarios realizado por Rodríguez-Varela y otros (2017)						
Individuo	Origen	Sexo molecular	Profundidad genoma	ADN mitocondrial	Cromosoma Y	Datación calibrada
gun001	Tenerife	XY	0,016	U6b1a	no analizado	-
gun002	Tenerife	XY	0,21	H1cf	E-M183	1089.4 ± 65.5
gun004	Tenerife	NA	0,004	J1c3	no analizado	-
gun005	Gran Canaria	XX	0,47	H2a	-	956.0 ± 61.0
gun006	Gran Canaria	XY	0,027	L3b1a	no analizado	-
gun007	Gran Canaria	XY	0,003	L3b1a	no analizado	-
gun008	Gran Canaria	XX	0,30	L3b1a	-	935.5 ± 56.5
gun011	Tenerife	XY	3,93	T2c1d2	E-M183	791.5 ± 96.5
gun012	Tenerife	XY	0,54	U6b1a	E-M183	621.0 ± 39.0
gun013	Tenerife	NA	0,005	U6b1a	no analizado	-
gun014	Tenerife	XY	0,008	U6b1a	no analizado	-

Los genomas de antiguos canarios confirmaron el origen norteafricano de esta población mediante la comparación de los datos a nivel de genoma completo con el de poblaciones actuales. Uno de los análisis más comunes cuando se trata con datos genómicos es el análisis de componentes principales (PCA, del inglés, *Principal Component Analysis*). Debemos tener en cuenta que la secuenciación masiva permite caracterizar cientos de miles e incluso millones de variantes genéticas, por lo que la cantidad de datos que genera es enorme y para poder explorarlos es necesario usar herramientas estadísticas que permitan resumirlos. El PCA analiza datos genómicos para extraer variables no correlacionadas, denominadas componentes principales (PC), que expliquen la diferenciación genética que existe en un conjunto de individuos de distintas poblaciones. De esta manera, para cada individuo de cada población se genera una coordenada dentro de cada PC, reflejando cómo su composición genética se posiciona dentro de la variación que explica dicho PC. Los componentes se generan en orden, de manera que los dos primeros componentes (PC1 y PC2) explicarán la gran mayoría de variación genética de las poblaciones analizadas. La manera más común de visualizar los resultados de un PCA es la representación de las coordenadas de cada individuo para PC1 y PC2, de manera que aquellos individuos que sean genéticamente similares se agruparán y aquellos que sean diferentes se situarán en coordenadas alejadas del PCA. En la Figura 6 se ha reproducido el análisis realizado por Rodríguez-Varela y colaboradores (2017), en el que se comparan los aborígenes canarios con poblaciones actuales del Norte de África, de Oriente Próximo y de Europa. En el primer componente se diferencian las tres regiones geográficas, colocando a Europa en un extremo y el Norte de África en el otro extremo, quedando Oriente Próximo en el centro. En el segundo componente se explica la diferenciación dentro del Norte de África, en el que se incluyen los aborígenes, confirmando su afinidad con esta región.

El trabajo de Rodríguez-Varela y colaboradores³⁴ también aportó una visión más detallada de los linajes mitocondriales y de cromosoma Y presentes en el archipiélago en la antigüedad. Además de confirmarse la presencia del haplogrupo U6b1a, al obtenerse secuencias completas de ADN mitocondrial fue posible clasificar los linajes previamente identificados como H1-16260, L3b y T2c1 dentro de los sub-haplóglulos H1cf, L3b1a y T2c1d2. De la misma manera, se determinó que los cromosomas Y de todos los aborígenes analizados pertenecían al sub-haplógrupo E-M183, derivado de E-M81, y considerado el linaje más frecuente en el Norte de África (Tabla 3). Finalmente, los datos paleogenómicos también aportaron pruebas novedosas sobre las características de esta población. Por ejemplo, analizando los alelos presentes en los aborígenes para fenotipos de interés, se observó que los rasgos dominantes en esta población eran la intolerancia a la lactosa, el cabello oscuro, el color de piel claro o medio y los ojos marrones.

34 RODRÍGUEZ VARELA y otros (2017).

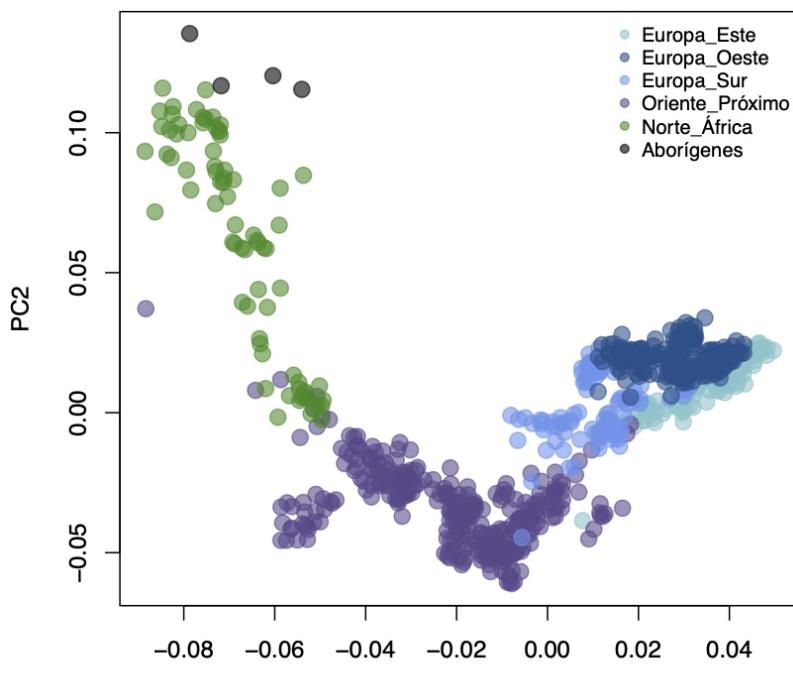


Figura 6. PCA comparando a los aborígenes de Canarias con poblaciones actuales de Europa, Oriente Próximo y el Norte de África, a partir de los datos publicados por Rodríguez-Varela y otros (2017).

3.3. Análisis paleogenómico de la población aborigen de Canarias en el contexto de la prehistoria norteafricana

Dada la conexión de la población aborigen canaria con el Norte de África, una limitación importante del trabajo de Rodríguez-Varela fue la ausencia de datos de poblaciones antiguas norteafricanas para realizar análisis comparativos. En el año 2018 se publicaron los primeros datos a nivel de genoma completo de poblaciones prehistóricas del Norte de África³⁵, incluyendo individuos cazadores-recolectores del yacimiento de Taforalt (Paleolítico Superior; 15.000 años de antigüedad) e individuos neolíticos de los yacimientos de Ifri n'Amr or Moussa (Neolítico Temprano; 7000 años de antigüedad) y Kelif el Boroud (Neolítico Tardío; 5000 años de antigüedad), todos ellos en Marruecos. Estos trabajos desvelaron que la composición genética de las poblaciones norteafricanas del Paleolítico Superior y del Neolítico Temprano eran similares, lo que indicaría que el Norte de África habría permanecido aislado al menos durante 7000 años. Sin embargo, la población del Neolítico Tardío muestra la contribución de un componente asociado a agricultores tempranos de Europa, lo que evidenció una migración de individuos neolíticos europeos al Norte de África hace, al menos, unos 5000 años.

En la Figura 7 se muestra el mismo PCA que el realizado por Rodríguez-Varela (Figura 6), en el que se han incluido los datos antiguos del Norte de África, así como genomas antiguos de Europa y Oriente Próximo. En este PCA se observa que los individuos del Paleolítico y del Neolítico temprano (rombos y triángulos invertidos de color verde oscuro, respectivamente) se colocan cerca de las poblaciones actuales del Norte de África en el PC1, pero en una situación más extrema, ya que representan el componente magrebí ancestral que se mantuvo aislado en esta región, al menos, durante 7000 años. Los individuos de Marruecos del Neolítico Tardío (triángulos de color verde oscuro) se colocan a medio camino entre el clúster del Paleolítico y Neolítico Temprano marroquí y el clúster formado por individuos neolíticos tempranos de Anatolia y Europa (triángulos invertidos de color azul oscuro y claro, respectivamente). Este resultado es consistente con la mezcla en el Neolítico Tardío marroquí de dos componentes: uno asociado a las poblaciones antiguas del Norte de África y otro

³⁵ FREGEL y otros (2018); VAN DE LOOSDRECHT y otros (2018).

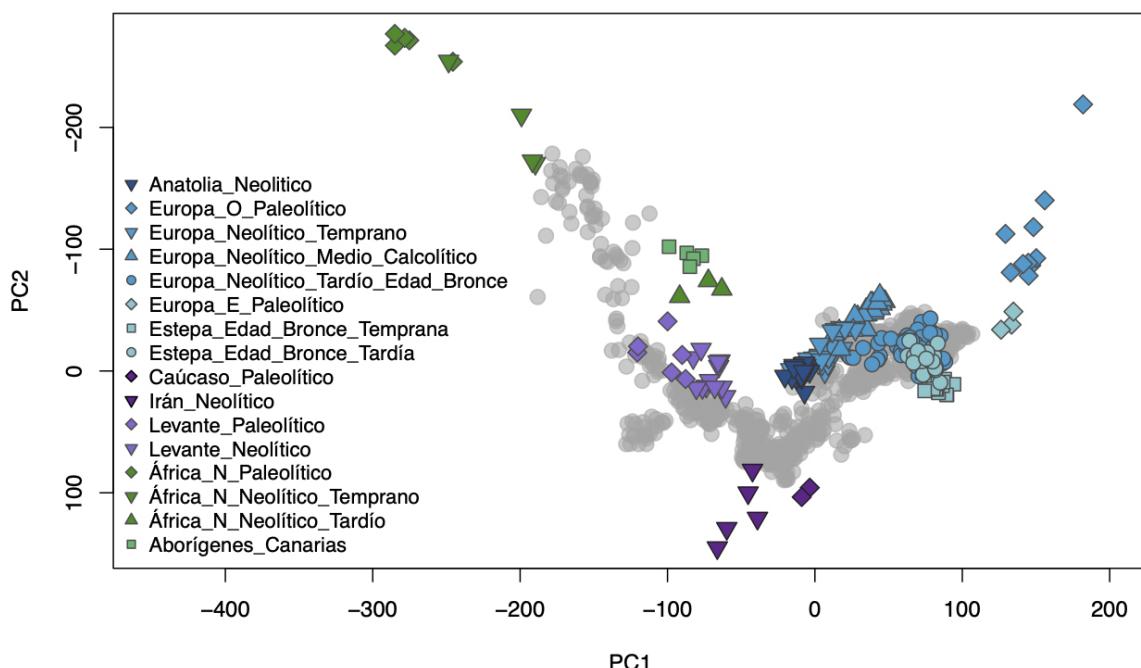


Figura 7. PCA comparando los aborígenes de Canarias con poblaciones actuales y antiguas de Europa, Oriente Próximo y el Norte de África, siguiendo a FREGEL y otros (2018). Las poblaciones actuales (mostradas en gris) son las mismas que las incluidas en la Figura 6.

a agricultores tempranos de Europa. Respecto a los individuos aborígenes de Canarias analizados por Rodríguez-Varela y otros (2017) (cuadrados de color verde claro), éstos se colocan cerca de las poblaciones neolíticas tardías de Marruecos³⁶, lo cual es razonable pues ésta es la población antigua del Norte de África más cercana temporalmente a los aborígenes de Canarias (Figura 7).

Para determinar si la composición de los aborígenes es similar a la de poblaciones neolíticas tardías de Marruecos, se realizó un análisis de agrupamiento no supervisado. Este análisis consiste en agrupar un conjunto de individuos de tal manera que aquellos que estén en el mismo grupo o clúster sean más similares entre sí que con respecto a individuos de otros grupos. Se denomina «no supervisado» porque no se proporciona al algoritmo información sobre la posible organización de los datos. En nuestro caso concreto, sólo se introducen los datos genómicos de los individuos analizados y no su origen geográfico, que en la mayoría de los casos es conocido. Cuando analizamos datos genómicos, lo que pretendemos es asignar a los individuos a distintas poblaciones ancestrales, mostrando qué porcentaje de su composición genética se asocia a cada una de ellas. En la Figura 8 se muestra el análisis de agrupamiento no supervisado realizado por Fregel y otros (2018), comparando los aborígenes de Canarias obtenidos por Rodríguez-Varela y otros (2017) con poblaciones antiguas de Eurasia y el Norte de África. Este análisis revela que los aborígenes canarios no son idénticos a la población neolítica tardía de Marruecos. Los agricultores tardíos de Marruecos están compuestos mayoritariamente por la mezcla de un componente magrebí antiguo (en color verde en la Figura 8), que representa el 100% de individuos de períodos anteriores en el Norte de África, y un componente asociado a agricultores tempranos de Europa y Anatolia (en color azul oscuro). También se detectaron trazas de un componente asociado al Neolítico del Levante en los individuos de Neolítico Tardío (en color violeta), pero éste no fue confirmado hasta la publicación del análisis genómico realizado por Simões³⁷. Estos resultados se explican en el siguiente capítulo.

Además de la mezcla poblacional ya observada hace 5000 años en Marruecos, los aborígenes de Canarias presentan componentes adicionales, posiblemente relacionados con migraciones transaharianas (componente africano, en color rojo) y con la expansión de las poblaciones de la Edad del

36 FREGEL y otros (2018).

37 SIMÕES y otros (2023).

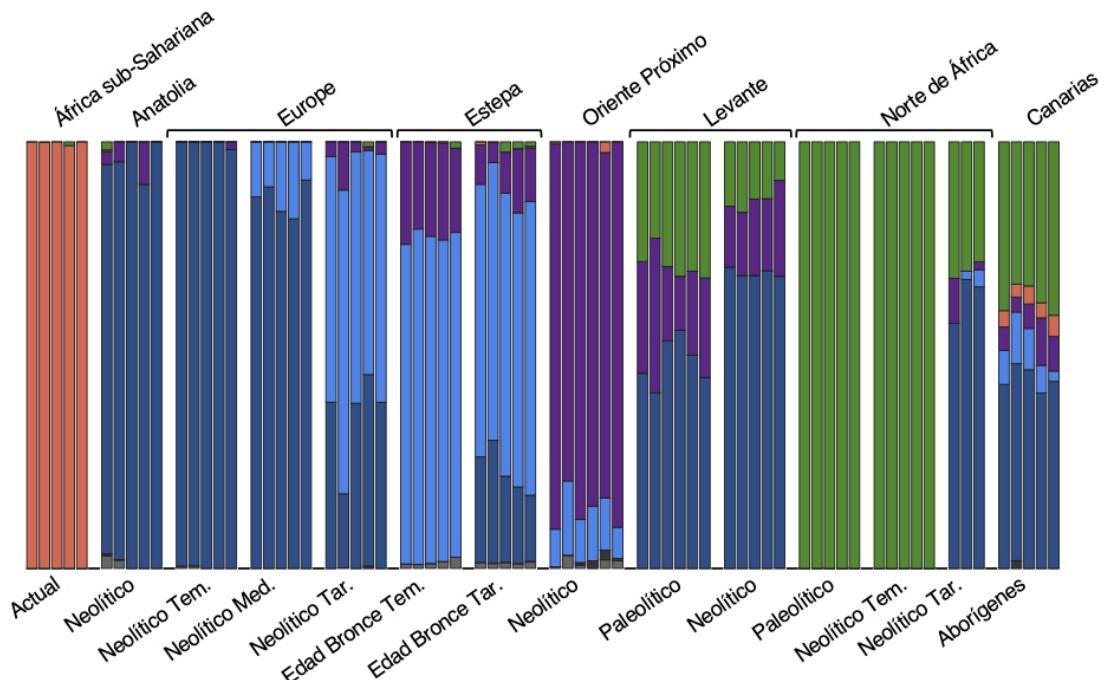


Figura 8. Resumen del análisis de agrupamiento no supervisado de los aborígenes de Canarias con poblaciones actuales del África sub-Sahariana y antiguas de Europa, Oriente Próximo y el Norte de África, siguiendo a FREGEL y otros (2018).

Bronce en Eurasia (en color azul claro). Como se ha estimado que el momento de la colonización del archipiélago fue entre el siglo I a. C. y el siglo I d. C.³⁸, la población neolítica tardía de Marruecos y las poblaciones que habitaban el Norte de África cuando se poblaron las islas, están separadas por un periodo temporal de unos 3000 años. Por ello, es lógico esperar que se produjeran oleadas migratorias adicionales. Además, estas influencias poblacionales en el Norte de África ya se habían propuesto basándose en otras pruebas. Por ejemplo, el impacto europeo durante la Edad del Bronce puede inferirse también por la presencia de cerámica campaniforme en el registro arqueológico del norte de África³⁹. Respecto a la influencia del África sub-Sahariana, se había detectado un componente asociado a esta región en la población actual del Norte de África, pero se había asociado exclusivamente a procesos demográficos históricos⁴⁰. De esta manera, se demuestra que el estudio de los aborígenes de Canarias no es sólo relevante para el archipiélago, sino que es un recurso valioso para entender la Prehistoria del Norte de África.

3.4. Estudio de la variación de secuencias mitocondriales completas de la población aborigen canaria

Aunque los datos paleogenómicos generados por Rodríguez-Varela y otros (2017) han resultado de gran interés, es importante considerar que éstos sólo proceden de dos de las siete islas. Dado que los resultados previos indican que es posible que cada una de las islas experimentara diferentes procesos evolutivos, no es apropiado hacer inferencias sobre la totalidad de la población aborigen sin incluir individuos de cada una de las poblaciones insulares. Otra de las limitaciones del trabajo de Rodríguez Varela⁴¹ es que el yacimiento de origen de los individuos es desconocido, ya que las muestras se tomaron de restos humanos descontextualizados depositados en el Museo Anatómico de la Universidad de Edimburgo. De esta manera, se ha perdido información vital para determinar si existen diferencias espaciales a nivel insular.

38 SANTANA y otros (2024).

39 BOKBOT y BEN-NCER (2008).

40 HENN y otros (2012).

41 RODRÍGUEZ VARELA y otros (2017).

El primer estudio que incluyó individuos de todas las islas se publicó en el 2019 y se centró en el uso de técnicas paleogenómicas para obtener secuencias de ADN mitocondrial completas de 48 individuos procedentes de 25 yacimientos arqueológicos diferentes (Tabla 4)⁴². En este trabajo se realizó, por primera vez, un análisis filogenético de secuencias completas del ADN mitocondrial de la población aborigen, comparándolas con secuencias de poblaciones antiguas y actuales de distintas regiones geográficas, con la intención de inferir su origen de manera más precisa. Los resultados de este análisis indican que la mayoría de los linajes aborígenes de Canarias se asocian con un componente autóctono del norte de África (por ejemplo, el haplogrupo U6 o el M1)⁴³ o con poblaciones neolíticas de Europa y Oriente Próximo (por ejemplo, los haplogrupos T2 y J2)⁴⁴. Por otro lado, la presencia de linajes africanos subsaharianos (L1b y L3b1a)⁴⁵ y linajes asociados a la Edad del Bronce en Europa (H1e1a y H4a1)⁴⁶ confirman lo que ya se había inferido en el trabajo de Fregel y otros⁴⁷, demostrando la influencia de migraciones adicionales en el Norte de África tras el Neolítico.

Tabla 4. Islas, yacimientos y número de individuos analizados para la región hipervariable del ADN mitocondrial y para el genoma mitocondrial completo en el estudio de FREGEL y otros. (2019), incluyendo datos publicados anteriormente. La procedencia de las secuencias completas de ADN mitocondrial se indica mediante el subrayado del nombre de los yacimientos

Isla	Yacimientos	Región hipervariable del ADN mitocondrial	Genoma mitocondrial completo
El Hierro	El Julán, La Lajura y <u>Punta Azul</u>	70	4
Fuerteventura	<u>Huriamen</u> , Montaña Tirba, Museo Canario y <u>procedencia desconocida</u> (fondos del Museo Canario)	13	4
Gran Canaria	Crucecita, <u>Cuermeja</u> , <u>El Agujero</u> , <u>El Hormiguero</u> , <u>Guayadeque</u> , <u>La Fortaleza</u> , Lomo Caserones, <u>Lomo Galeón</u> , Maspalomas, <u>Puente de la Calzada</u> , Restinga y <u>procedencia desconocida</u> (fondos del Anatomical Museum Edinburgh University)	87	22
La Gomera	<u>Antoncojo</u> , <u>Barranco Majona</u> , Cañada de La Caleta, <u>Gerián</u> , La Cordillera, La Cueva Encantada, La Cueva de Las Moradas, La Cueva de los Huesos, Los Polieros, Pescante, Riscos del Paridero y Tejeleches	57	5
La Palma	<u>Cueva del Agua</u> , <u>El Espigón</u> , <u>Huerto de los Morales</u> , Los Llanos de Aridane, <u>Los Pasitos</u> , Mazo, S/C de La Palma y <u>Salto Casimiro</u>	35	5
Lanzarote	<u>Montaña Mina</u>	7	2
Tenerife	<u>Angostura</u> , <u>Arenas</u> , Buenavista, <u>Cascajo</u> , <u>Cedro</u> , Cueva Bermeja, El Capricho, <u>El Portillo</u> , <u>Salitre</u> y <u>procedencia desconocida</u> (fondos del Anatomical Museum Edinburgh University)	53	17
Total		322	59

42 FREGEL y otros (2019).

43 SECHER y otros (2014).

44 FU, RUDAN, PÄÄBO y KRAUSE (2012).

45 SALAS y otros (2004).

46 OLALDE y otros (2018).

47 FREGEL y otros (2018).

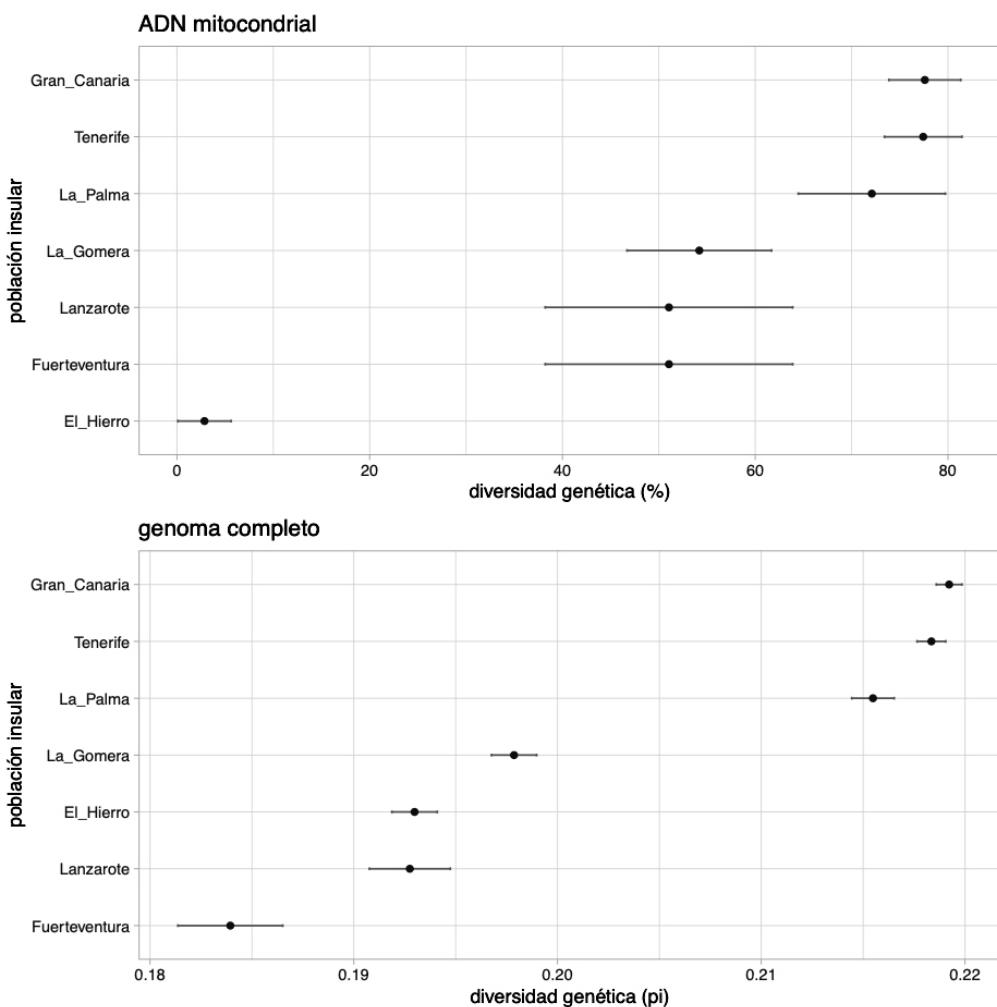


Figura 9. Diversidad genética observada para las poblaciones aborígenes de Canarias para el ADN mitocondrial y a nivel de genoma completo, siguiendo Fregel y otros (2019) y Serrano y otros (2023), respectivamente. Dado que el tamaño muestral de Fuerteventura y Lanzarote fue muy bajo en el estudio de ADN mitocondrial, la diversidad genética mostrada para ambas poblaciones es la resultante de combinar los individuos de ambas islas.

En este trabajo también se presentaron 130 individuos nuevos analizados para la región hiper-variable del ADN mitocondrial. Al combinarlos con los datos publicados en trabajos anteriores⁴⁸ se alcanzó un total de 322 individuos (Tabla 4). Al comparar por primera vez las frecuencias de haplogrupos de ADN mitocondrial de todas las islas, se determinó que las poblaciones aborígenes de Gran Canaria, Tenerife y La Palma poseían una alta diversidad genética, mientras que las de El Hierro, La Gomera, Fuerteventura y Lanzarote poseían valores bajos de diversidad (Figura 9). En concreto, El Hierro se caracteriza por una frecuencia elevada del haplogrupo H1cf (~80%), La Gomera por una alta frecuencia de U6b1a (~70%) y Lanzarote y Fuerteventura de H* (~65%) (Figura 10). Este resultado se podría explicar por una diferencia en el número de individuos que llegaron a cada una de las islas, de manera que aquellas que tienen una menor diversidad se iniciaron con una población fundadora más pequeña. También puede explicarse por una diferencia de recursos, con las islas más grandes y con más recursos siendo capaces de albergar una población lo suficientemente extensa para retener su diversidad genética a lo largo del tiempo. Por otro lado, las poblaciones de El Hierro, La Gomera, Fuerteventura y Lanzarote se pudieron ver afectadas por procesos que redujeron su diversidad. Esta reducción de diversidad genética puede generarse por una pérdida de variantes

48 FREGEL y otros (2015); FREGEL y otros (2009A); MACA MEYER y otros (2004); ORDÓÑEZ y otros (2017); RODRIGUEZ VARELA y otros (2017).

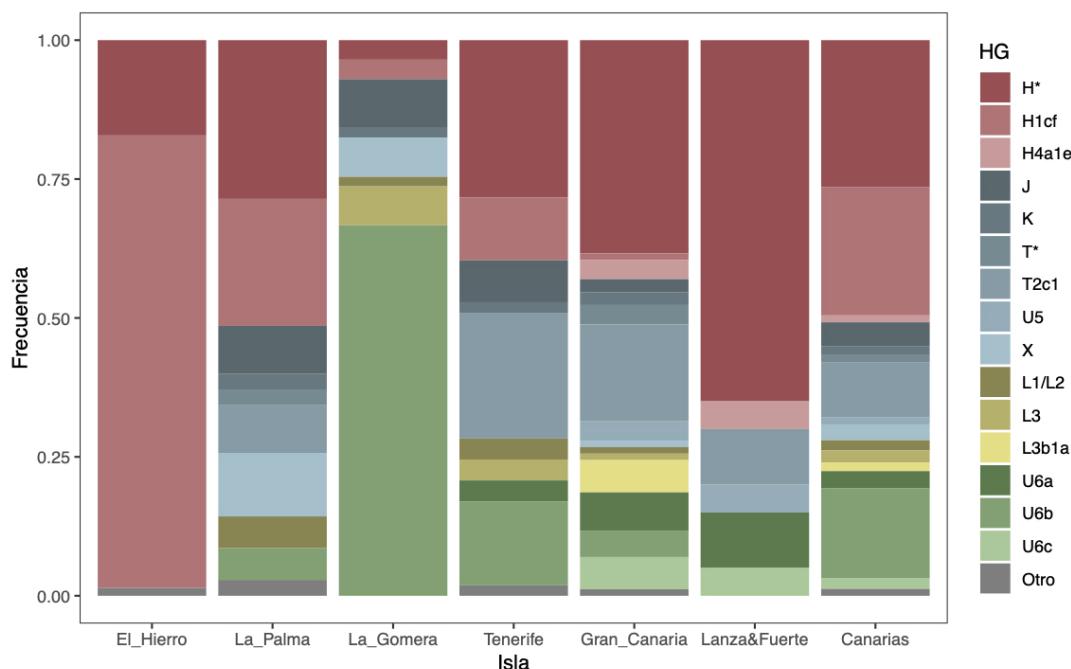


Figura 10. Frecuencias de los haplogrupos del ADN mitocondrial obtenidas por FREGEL y otros (2019).

progresiva debida al aislamiento (deriva génica) o por eventos catastróficos que redujeran de manera drástica la población (cuello de botella).

Otro resultado interesante de este trabajo fue la identificación de diferencias entre las islas del este y del oeste, con varios linajes del ADN mitocondrial apareciendo en frecuencias más altas en las islas más cercanas al continente africano. Si nos fijamos en la Figura 10, se observa que los haplogrupos H4e1a, L3b1a y U6c aparecen solo en las islas más cercanas al continente africano: Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote. Este resultado, junto con pruebas arqueológicas⁴⁹ y resultados obtenidos a partir de datos de ADN moderno⁵⁰, podrían sugerir que la colonización aborigen pudo haber involucrado más de una arribada de población. En análisis genéticos previos de la población canaria actual se detectó una distribución asimétrica para el ADN mitocondrial y el cromosoma Y que se interpretó como el resultado de migraciones asimétricas en el archipiélago⁵¹. Los resultados de ADN antiguo confirman la existencia de una distribución desigual del ADN mitocondrial, con los haplogrupos H4a1e, L3b1a12 y U6c1 presentes solo en las islas orientales. Esto podría explicarse con al menos dos arribadas de población: una migración común a todo el archipiélago y otra que afectó tan sólo a las islas más cercanas al continente africano.

Para aproximar la fecha en la que se podría haber producido esta migración a las islas orientales, se revisaron las fechas de radiocarbono disponibles de los yacimientos donde se excavaron los individuos pertenecientes a dichos haplogrupos. La mayoría de los yacimientos donde se han observado estos linajes tenían fechas de radiocarbono alrededor del siglo XIII, y todos, excepto uno, eran posteriores al siglo X. Por ello, basándose en pruebas arqueológicas que apuntan a cambios en las estrategias productivas en torno al siglo XI y XII⁵², se estimó que esta migración hacia las islas orientales podría haberse producido en torno al siglo X. Sin embargo, debemos tener en cuenta que uno de los haplogrupos se ha observado en el yacimiento de Guayadeque, con pruebas de ocupación desde el siglo VI d.C.⁵³), por lo que la presencia de estos linajes podría ser anterior.

49 ALBERTO BARROSO, VELASCO VÁZQUEZ, DELGADO DARIAS y MORENO BENÍTEZ (2021).

50 FLORES y otros (2003); SANTOS y otros (2010).

51 FLORES y otros (2003); SANTOS y otros (2010).

52 ALBERTO BARROSO, DELGADO DARIAS, MORENO BENÍTEZ y VELASCO VÁZQUEZ (2019); ALBERTO BARROSO y otros (2021).

53 DELGADO DARIAS, ALBERTO BARROSO y VELASCO VÁZQUEZ (2018).

3.5. Estudio paleogenómico de la población aborigen canaria

Los primeros datos a nivel de genoma completo para individuos de todas las islas fueron publicados en el año 2023⁵⁴, casi 20 años después de la primera publicación de ADN antiguo en Canarias. En este trabajo se seleccionaron los individuos mejor conservados del trabajo de Fregel y otros⁵⁵ para obtener datos genómicos. Un aspecto interesante de este trabajo es que todos los individuos analizados fueron datados de forma directa, lo que permitió explorar si la variación genética de los aborígenes cambió a lo largo del tiempo. De hecho, los individuos analizados generaron dataciones que cubren un periodo de 1.300 años, desde el siglo III hasta el XVI.

En la Figura 11 se comparan los nuevos individuos aborígenes de Canarias con poblaciones antiguas de Eurasia y el Norte de África. En este trabajo se vuelven a confirmar los resultados del ADN mitocondrial que indicaban que las poblaciones de las islas orientales (Gran Canaria, Lanzarote y Fuerteventura) y occidentales (El Hierro, La Palma, La Gomera y Tenerife) poseían una composición genética diferenciada. En el análisis de componentes principales (Figura 11) se puede observar cómo los individuos de las islas occidentales (cuadrados de color verde medio) tienen una mayor afinidad por las poblaciones del Paleolítico, del Epipaleolítico y del Neolítico temprano de Marruecos. Por el contrario, las islas orientales (cuadrados de color verde claro) se colocan más cerca de las poblaciones antiguas europeas.

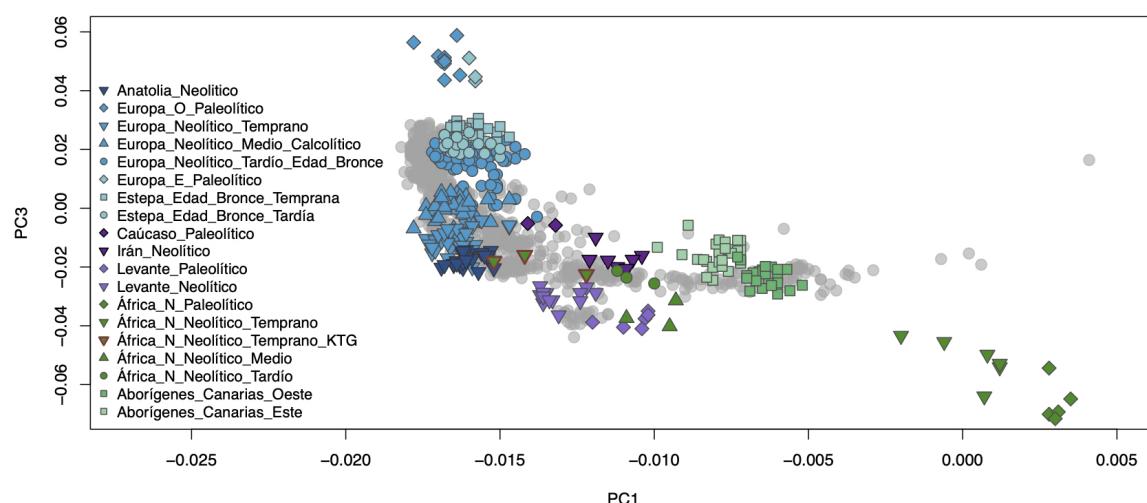


Figura 11. PCA comparando a los aborígenes de Canarias estudiados hasta la fecha⁵⁶ con poblaciones actuales y antiguas de Europa, Oriente Próximo y el Norte de África, incluyendo los genomas norteafricanos antiguos generados por Simões y otros (2023).

Recientemente se han publicado poblaciones antiguas norteafricanas adicionales por Simões y otros⁵⁷. Aunque éstas aún no estaban disponibles cuando se publicó el artículo de Serrano y otros⁵⁸, se han incluido en el presente trabajo, con la intención de considerar su relación con los aborígenes de Canarias. A grandes rasgos, se dispone de poblaciones antiguas del Norte de África de cuatro periodos temporales: Paleolítico (Taforalt), Epipaleolítico (Ifri Ouberrid), Neolítico Temprano (Kaf Taht el Ghar e Ifri n'Amr ou Moussa), Neolítico Medio (Skhirat-Rouazi) y Neolítico Tardío (Kelif el Boroud).

Los individuos del Epipaleolítico (rombos de color verde oscuro) se agrupan con el clúster de la población del Paleolítico (Taforalt) y del Neolítico Temprano (Ifri n'Amr ou Moussa), confirmando que el componente magrebí ancestral se mantuvo aislado en esta región desde hace 15.000 años hasta

54 SERRANO y otros (2023).

55 FREGEL y otros (2019).

56 RODRÍGUEZ VARELA y otros (2018); ALBERTO BARROSO y otros (2021); SERRANO y otros (2023).

57 SIMÕES y otros (2023).

58 SERRANO y otros (2023).

la llegada de poblaciones agrícolas. Aunque Kaf Taht el Ghar (triángulos invertidos de color verde oscuro y línea roja) también pertenece al Neolítico Temprano y es ligeramente anterior a la población de Ifri n'Amr ou Moussa, los resultados que se obtienen son completamente diferentes. En el caso de Kaf Taht el Ghar, la población se desplaza hacia el grupo formado por agricultores tempranos de Anatolia (triángulos invertidos de color azul oscuro) y Europa (triángulos invertidos de color azul medio), indicando que es una mezcla del componente norteafricano ancestral y un componente neolítico europeo. Este resultado pone de manifiesto que el efecto de las migraciones en un área determinada puede ser muy variable, existiendo la posibilidad de que haya regiones que no se vean afectadas por la llegada de nueva población. En el Neolítico Medio, los individuos de Skhirat-Rouazi (triángulos de color verde oscuro) se colocan en una posición intermedia entre individuos neolíticos del Levante (triángulos invertidos de color violeta claro) y el grupo ancestral norteafricano, cerca de los individuos de Kelif el Boroud (círculos de color verde oscuro).

Al realizar el análisis de agrupamiento no supervisado (Figura 12) se observa que los individuos del Paleolítico, del Epipaleolítico y del Neolítico Temprano de Ifri n'Amr ou Moussa se corresponden al 100% con el componente norteafricano ancestral (color verde). Los individuos del Neolítico Temprano de Kaf Taht el Ghar pueden ser explicados con un componente mayoritario del Neolítico europeo (color azul) y una aportación más pequeña del norte africano antiguo (10-30%). Un resultado interesante del trabajo de Simões y otros⁵⁹ fue el obtenido para el Neolítico Medio, en el que se observa una clara mezcla de Neolítico europeo, Neolítico levantino (color violeta) y el componente ancestral norteafricano. Finalmente, en el Neolítico Tardío se observa de nuevo una mezcla de los tres componentes, pero con una mayor aportación del Neolítico europeo y una reducción del componente levantino.

Finalmente, la población aborigen de Canarias muestra una mezcla similar a la del Neolítico Tardío, pero con componentes adicionales relacionados con la expansión de la Edad de Bronce en Europa (color azul claro) y migraciones transaharianas (color rojo). De nuevo, puede apreciarse la diferenciación entre las regiones del este y del oeste. Para las islas orientales, la aportación del componente estepario de la Edad de Bronce es mayor (9,8%) comparado con las occidentales (3,1%). Por el contrario, el componente magrebí ancestral es mayor en las islas occidentales (39,6%) que en las orientales (32,4%). Se observa también que el componente levantino es más elevado en las islas occidentales (9,6% vs. 6,6%).

Para explorar el proceso de mezcla que dio lugar a la población norte africana que colonizó Canarias, se realizó un modelado de mezcla poblacional que permite determinar qué modelo de mezcla se ajusta más a los datos obtenidos. El modelo más probable para los aborígenes canarios fue la mezcla del Neolítico Temprano (6,9%) y Tardío de Marruecos (73,3%), con contribuciones de la Edad del Bronce europea (13,4%) y del África subsahariana (6,4%). Al realizar el mismo análisis para las islas orientales y occidentales de manera separada, se observó que las islas occidentales tienen un exceso del componente magrebí del Neolítico Temprano respecto a las orientales (8,3% vs. 4,9%), mientras que las islas del este tienen una contribución ligeramente mayor de poblaciones europeas de la Edad del Bronce (16,0% vs. 11,4%). Todos estos resultados tomados en su conjunto indicaron que diversas migraciones se produjeron en el Norte de África⁶⁰: a) una migración de vuelta a África que llevó el componente norte africano ancestral observado en el Paleolítico, Epipaleolítico y algunas poblaciones neolíticas tempranas; b) una migración de agricultores tempranos europeos que produjo la mezcla de este componente con el componente local en Kaf Taht el Ghar; c) una migración de poblaciones neolíticas del Levante que dio lugar a la mezcla de este componente y el componente local en Skhirat-Rouazi y Kelif el Boroud; d) una migración de individuos de la Edad de Bronce europea y una migración transahariana que llevaron los componentes esteparios y africanos a los ancestros de los primeros pobladores de Canarias.

Respecto a la diferenciación este y oeste de Canarias, este resultado podría explicarse de dos formas diferentes. Por un lado, podría deberse a migraciones asimétricas desde el Norte de África (Figura 13a): primero se produciría una migración que afectaría por igual a todo el archipiélago

59 SIMÕES y otros (2023).

60 FREGEL y otros (2019); SERRANO y otros (2023); SIMÕES y otros (2023); VAN DE LOOSDRECHT y otros (2018).

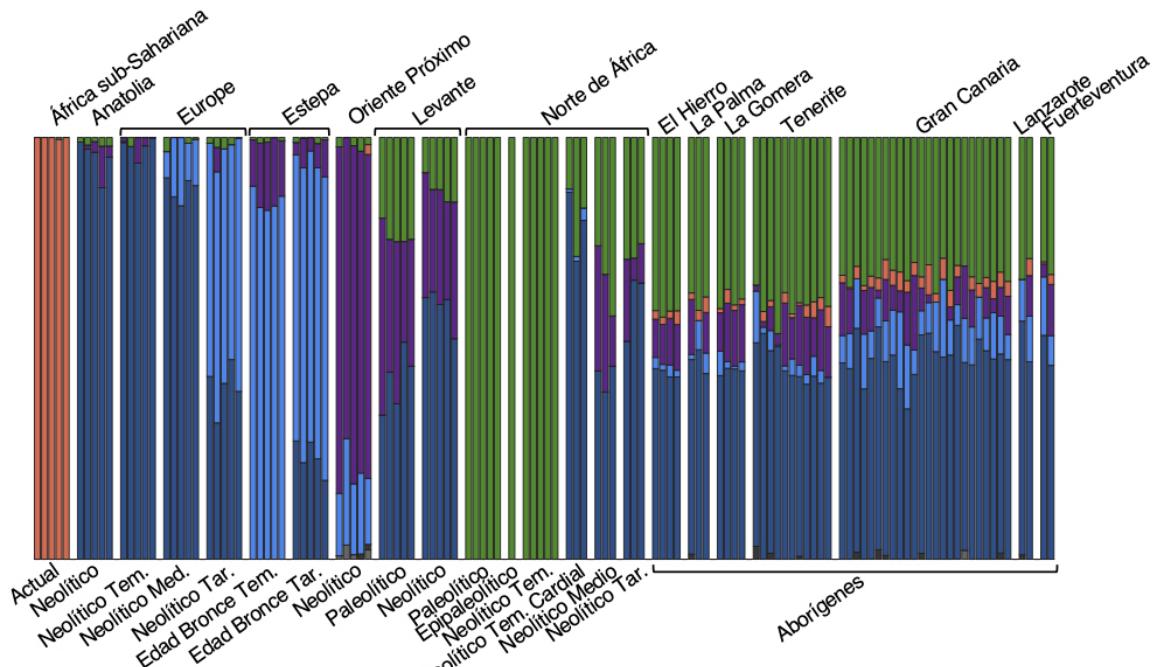


Figura 12. Resumen del análisis de agrupamiento no supervisado de los aborígenes de Canarias con poblaciones actuales del África sub-Sahariana y antiguas de Europa, Oriente Próximo y el Norte de África con los datos obtenidos por Serrano y otros (2023) y Simões y otros (2023).

(pasos 1-2), con un componente ancestral norteafricano elevado, y luego una segunda migración que afectaría únicamente a las islas más cercanas al continente (pasos 3-4), con una contribución mayor del componente asociado a la Edad de Bronce, generando la diferenciación entre ambas regiones. Es importante destacar que el orden de estas dos migraciones también podría ser el contrario y se generaría el mismo resultado. Es decir, que exista primero una migración que llegó sólo a las islas orientales, y luego una que afectara a todo el archipiélago. Otra manera de explicar esta diferenciación sería la colonización de las dos regiones por poblaciones norteafricanas con composiciones genéticas diferentes (Figura 13b): una con un mayor componente ancestral norteafricano que llegara a las islas occidentales y otra con un mayor componente de la Edad de Bronce que colonizara las islas orientales.

Con los datos existentes en este momento, no es posible decantarse por ninguna de las dos hipótesis, ya que no se dispone de suficientes individuos de fechas tempranas de todas las islas para determinar si la composición genética de las islas se modificó a lo largo del tiempo. Sin embargo, para toda la serie temporal que se dispone de Gran Canaria (la isla mejor estudiada), la composición de sus individuos parece ser homogénea desde el siglo III hasta la colonización europea en el siglo XV. Esto sugeriría que, si el modelo de migraciones asimétricas es correcto, éstas tendrían que haberse producido en fechas tempranas⁶¹.

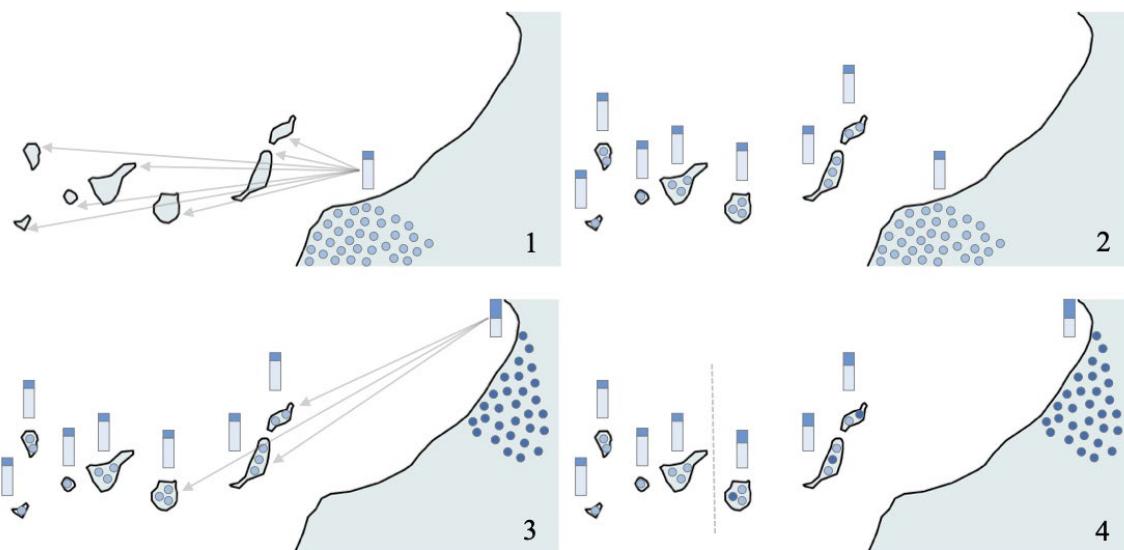
Los datos genómicos de las siete poblaciones insulares se usaron también para hacer estimas de diversidad, esta vez basadas en datos a nivel de genoma completo⁶². Los resultados obtenidos confirmaron que las poblaciones de las islas más pequeñas (El Hierro y La Gomera) o con menos recursos (Lanzarote y Fuerteventura) muestran una diversidad menor que las islas más grandes y con más recursos disponibles (La Palma, Tenerife y Gran Canaria) (Figura 9), reflejando los resultados obtenidos para el ADN mitocondrial⁶³.

61 SERRANO y otros (2023).

62 SERRANO y otros (2023).

63 FREGEL y otros (2019).

A



B

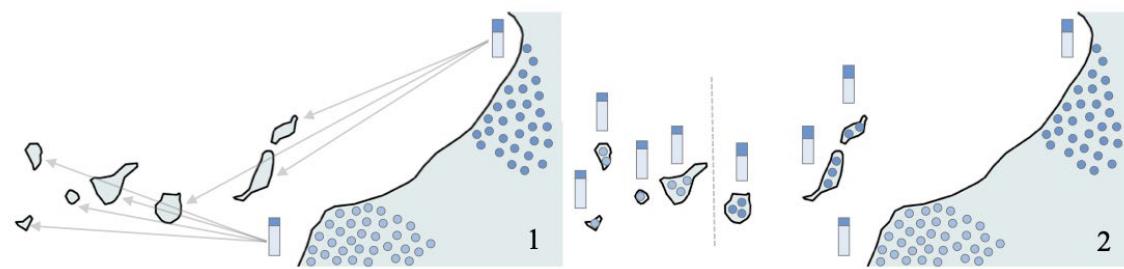


Figura 13. Representación gráfica de las dos hipótesis presentadas por Serrano y otros (2023) para explicar las diferencias genéticas observadas entre las islas occidentales y orientales. Estas diferencias podrían explicarse por migraciones asimétricas (A) o bien por la colonización de los dos grupos de islas por regiones norteafricanas ligeramente diferentes (B). Es importante resaltar que en esta figura la localización del origen de las migraciones norteafricanas se ha asignado de manera arbitraria con fines ilustrativos.

Una cuestión que se exploró también en este trabajo fue si se detectaban señales de aislamiento en las poblaciones aborígenes⁶⁴. Una de las señales de ausencia de migración es precisamente la pérdida de diversidad, que se confirma en las islas de El Hierro, La Gomera, Lanzarote y Fuerteventura. Otra de las señales de aislamiento y de bajo tamaño poblacional sostenido a lo largo del tiempo es el aumento de la consanguinidad. Para estimar el nivel consanguinidad, se determina la presencia en los genomas de tramos de homocigosidad, que son regiones de nuestro genoma en las que ambas copias (una heredada de nuestra madre y otra de nuestro padre) son idénticas porque proceden del mismo ancestro. Estas situaciones se dan en poblaciones endogámicas y poblaciones de pequeño tamaño en las que los padres de los individuos comparten ancestros comunes (por ejemplo, en el caso de que la madre y el padre de un individuo compartan los mismos abuelos). En todos los aborígenes se observaron tramos de homocigosidad de pequeño y medio tamaño, que son compatibles con tamaños poblacionales reducidos, tal como se esperaría de poblaciones insulares en la que la llegada de nuevos individuos está restringida. Además, cuatro individuos de las islas más pequeñas y/o islas con más limitaciones ecológicas (La Gomera, El Hierro, Lanzarote y Fuerteventura) y un individuo de Tenerife tienen una parte importante de su genoma en homocigosidad, lo cual es compatible con poblaciones aisladas y con un tamaño de población reducido.

64 SERRANO y otros (2023).

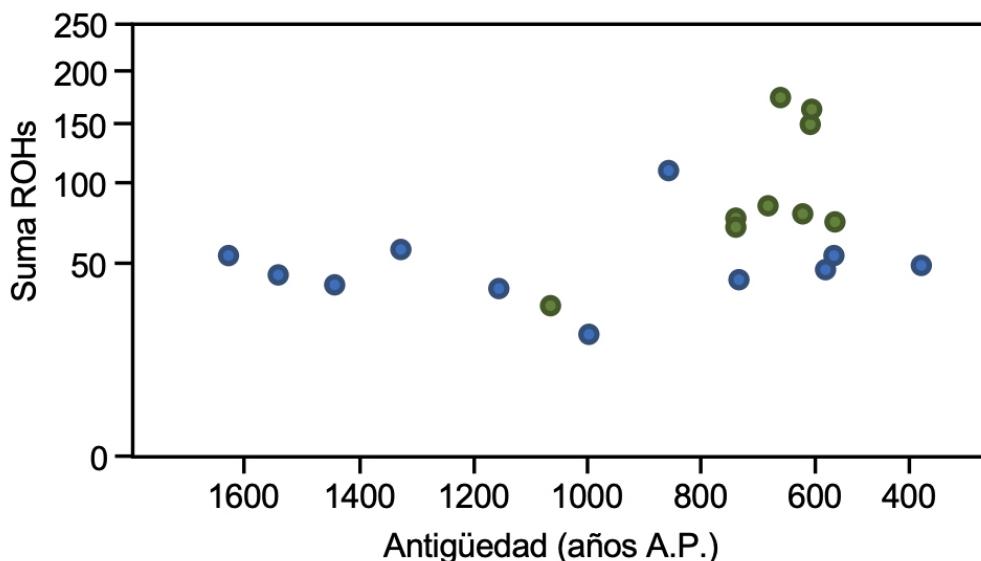


Figura 14. Valores de consanguinidad de los individuos, mostrados como la suma de los tramos de homocigosidad o ROHs (del inglés, *runs of homozygosity*) en comparación con la antigüedad de los mismos. Los individuos de las islas con mayor diversidad se muestran en color azul, mientras que los de islas con menor diversidad se muestran en color verde.

Combinando estos resultados con los datos de carbono 14, Serrano y otros⁶⁵ determinaron cómo los niveles de consanguinidad se modificaron a lo largo del tiempo en las diferentes islas (Figura 14). Considerando a un individuo de La Gomera del siglo IX como representativo del nivel de endogamia de la población en ese momento, se detectó un fuerte aumento en la pérdida de diversidad a lo largo del tiempo para las islas de La Gomera, Lanzarote, Fuerteventura y El Hierro (color verde en la Figura 14). Por el contrario, cuando se consideraron los individuos de Gran Canaria, La Palma y Tenerife (color azul), el valor de diversidad permaneció relativamente constante durante todo el período de ocupación indígena. Unos niveles de diversidad estables se pueden mantener con tamaños poblacionales relativamente grandes o con migración esporádica. Es interesante que los valores de diversidad no aumentan significativamente en Tenerife y Gran Canaria, las islas mejor estudiadas, por lo que no parece que se produjeran migraciones de grandes contingentes poblacionales.

Serrano y colaboradores⁶⁶ consiguieron estimar la existencia de posibles movimientos migratorios identificando fragmentos de los genomas de los individuos que son idénticos por descendencia (IBD, del inglés *identity by descent*). Se considera que dos fragmentos de ADN son idénticos por descendencia cuando proceden de un mismo ancestro. En este tipo de análisis se determina con quién comparte cada uno de los individuos analizados más fragmentos IBD y, en función de este resultado, los individuos se agrupan según su historia genética. Se observó que los individuos de El Hierro comparten una parte importante de sus genomas en IBD, formando su propio grupo, aparte del resto de las islas. Este resultado destaca el efecto excepcional de la insularidad en El Hierro en comparación con el resto de las islas. El resto de los individuos se organizaron en dos grupos, separando los individuos de las islas orientales de los de las islas occidentales y poniendo de manifiesto la separación entre ambos grupos poblacionales. Exceptuando Lanzarote y Fuerteventura, de los que no existen aún datos suficientes, el resto de los individuos se colocaron con otros individuos de la misma isla. De esta forma, los individuos de La Gomera, por ejemplo, compartirían más fragmentos en IBD entre ellos que con La Palma que, a su vez, comparten más entre ellos que con Tenerife y La Gomera, y así sucesivamente. Este resultado es compatible con la ausencia de 1) migrantes en el set de individuos analizados en este estudio y 2) migraciones que hayan afectado de manera importante

65 SERRANO y otros (2023).

66 SERRANO y otros (2023).

a las poblaciones de cada isla, al menos en el periodo estudiado. La existencia de migrantes puntuales o a regiones concretas de alguna isla no puede descartarse.

Finalmente, Serrano y colaboradores⁶⁷ exploraron cómo se produjo el poblamiento inicial de las islas gracias a las señales genéticas que deja este proceso. Cuando un grupo de individuos se escinde de una población mayor para colonizar un nuevo territorio, se produce una pérdida de diversidad, que denominamos efecto fundador. De esta manera, la nueva población, normalmente fundada por un grupo reducido, llevará consigo una pequeña parte de la diversidad genética qué existía en la población original. La estima de efectos fundadores pudo realizarse únicamente en las tres islas con un mayor número de individuos con datos a nivel de genoma completo: El Hierro, Tenerife y Gran Canaria. Para Tenerife y Gran Canaria, se observaron eventos de reducción de diversidad entre el siglo IV a. C. y el siglo II d. C., y entre el siglo I a.C. y el siglo III d.C., respectivamente. Dado que estos periodos coinciden con las fechas de colonización estimadas a partir de datos de carbono 14, son compatibles con la existencia de un efecto fundador en Tenerife y Gran Canaria. Sin embargo, para la isla de El Hierro se detectó un evento de reducción de diversidad entre los siglos VII y XII d.C., con una intensidad mucho mayor que la observada para Tenerife y Gran Canaria. Los datos de carbono 14 indican que El Hierro también se colonizó alrededor del siglo III, por lo que este resultado es una prueba de una reducción del tamaño de la población tras la colonización inicial de la isla. Teniendo en cuenta que El Hierro es una isla con recursos limitados y sabiendo que se produjeron eventos de inestabilidad climática en torno al siglo IX, es posible que éstos afectaran gravemente la disponibilidad de recursos naturales y la producción de cultivos en El Hierro, dando lugar a una reducción del tamaño de la población. Aunque las poblaciones de las islas de Tenerife y Gran Canaria también se vieran afectadas por estos periodos de inestabilidad climática, es posible que su mayor disponibilidad de recursos les permitiera mantener sus tamaños poblacionales y su diversidad genética⁶⁸.

4. OTRAS APORTACIONES DE LA PALEOGENÉTICA Y LA PALEOGENÓMICA A LA ARQUEOLOGÍA DE CANARIAS

En un marco más multidisciplinar, otra de las aportaciones del ADN antiguo ha estado enfocada a la determinación del sexo molecular. Aunque la asignación del sexo a partir de aspectos morfológicos es posible cuando se dispone del esqueleto completo, esta tarea es más complicada cuando sólo se dispone de parte de él o fragmentos de huesos. De igual forma, es imposible el sexado en individuos neonatos e infantiles al no haber alcanzado la madurez sexual, y no mostrar las características morfológicas usadas para distinguir ambos性. En estos casos, la asignación del sexo usando metodologías moleculares puede resultar ventajosa. Esta puede realizarse tanto usando técnicas basadas en la amplificación por PCR, como mediante la aplicación de metodologías genómicas. La asignación del sexo mediante PCR se hace a través de la amplificación de un fragmento del gen de la amelogenina, que incluye una delección de 6 nucleótidos en el cromosoma Y. De esta manera, se amplifica un fragmento de 66 nucleótidos a partir del cromosoma X y de 72 a partir del cromosoma Y, permitiéndonos diferenciar una mujer (XX, sólo fragmentos de 66 nucleótidos) de un hombre (XY, ambos fragmentos)⁶⁹. Por otro lado, en el sexado a partir de datos de secuenciación genómica se utiliza la proporción de secuencias que se alinean con los cromosomas X e Y, de tal manera que se asigna como masculino cuando este valor es elevado y superior a un límite establecido (0,077), mientras que se identifica como mujer si el valor es bajo e inferior a 0,016⁷⁰.

Cuando no se dispone de esqueletos completos en conexión anatómica, el sexado de huesos concretos se puede realizar mediante el uso de funciones discriminantes, que se basan en la toma de varias medidas siguiendo criterios estándar y la obtención de una estima del sexo a partir de la combinación de éstas, usando una fórmula matemática. Sin embargo, es importante que estas funciones

⁶⁷ SERRANO y otros (2023).

⁶⁸ SERRANO y otros (2023).

⁶⁹ SULLIVAN, MANNUCCI, KIMPTON y GILL (1993).

⁷⁰ SKOGLUND, STORA, GOTHERSTROM y JAKOBSSON (2013).

discriminantes estén adaptadas a las características particulares de cada población, ya que la forma o tamaño de los huesos pueden ser diferentes en distintas regiones del mundo o en distintos períodos históricos. Para adaptar una función discriminante a una población determinada, se necesitan individuos de esta población que hayan sido inequívocamente asignados a cada uno de los sexos. En Canarias, se han usado datos de ADN antiguo para obtener funciones discriminantes a partir de la morfología de la mandíbula en individuos de Gran Canaria⁷¹ y a partir de la morfología de la tibia⁷² y del astrágalo⁷³ en individuos del yacimiento de Punta Azul en El Hierro. Además, en este último trabajo, la aplicación de tecnologías de secuenciación masiva ha permitido determinar si las marcas de actividad en el astrágalo son diferentes en hombres y mujeres de Punta Azul⁷⁴. A pesar del bajo rendimiento de la extracción de ADN a partir de astrágalos, la mayor sensibilidad de las metodologías genómicas permitió el sexado de 19 individuos (54% de rendimiento) que fueron usados para el refinamiento de las funciones discriminantes del astrágalo. Con ellas, fue posible sexar un total de 114 astrágalos de la población de Punta Azul. Los autores observaron diferencias marcadas entre el patrón del *os trigonum* de hombres y mujeres, que podrían estar reflejando diferencias en la actividad diaria de hombres y mujeres, con los hombres realizando una mayor proporción de movimientos asociados al salto y la escalada, posiblemente relacionados con el pastoreo de cabras. El análisis de marcas de actividad en astrágalos también mostró una alta prevalencia de modificaciones asociadas al trabajo en cuclillas, tanto en individuos femeninos como masculinos. Este resultado podría ser compatible con actividades como el marisqueo siendo realizadas por ambos sexos.

Finalmente, también en un marco más multidisciplinar, se han usado datos de secuenciación masiva en Canarias para determinar el sexo molecular de neonatos del yacimiento de Cendro en Gran Canaria⁷⁵. El yacimiento de Cendro se caracteriza por una gran abundancia de restos de fauna y neonatos. Los entierros de neonatos de Cendro se han interpretado, entre otros, como el resultado del infanticidio femenino como mecanismo de control de la natalidad, tal como se describe en las crónicas europeas. El objetivo de este análisis genético fue determinar si el depósito de individuos perinatales estaba o no relacionado con prácticas de infanticidio femenino. Los resultados indicaron que los cuatro individuos analizados correspondían tanto al sexo masculino ($n = 3$) como al femenino ($n = 1$). Por ello y por el cálculo de edad realizado sobre los restos humanos, los autores concluyeron que la abundancia de neonatos en este yacimiento estuvo posiblemente relacionada con una alta tasa de mortalidad infantil más que con el feminicidio de perinatales.

Aunque aún no son muy abundantes, estos trabajos multidisciplinares ponen de manifiesto la gran aplicabilidad que tienen las técnicas de ADN como herramienta arqueológica para conocer mejor el estilo de vida de los aborígenes canarios.

5. FUTURO DE LA PALEOGENÓMICA EN EL ESTUDIO DE LOS ABORÍGENES CANARIOS

Desde sus inicios como disciplina, los grandes hitos de la paleogenómica han dejado patente su capacidad para explorar el pasado con un nivel de detalle nunca visto antes. Sin embargo, uno de los aspectos que es fundamental para aprovechar toda la potencialidad de las técnicas paleogenómicas es la disponibilidad de una muestra poblacional representativa y adecuadamente contextualizada, de manera que los datos generados a partir del ADN puedan ser discutidos en conjunto con las pruebas de otras disciplinas. Aunque ya se dispone de datos genómicos de un número significativo de individuos de la población aborigen de Canarias, dada la heterogeneidad de la diversidad y composición genética de las poblaciones insulares, queda patente que los estudios realizados hasta la fecha son insuficientes. Para entender la complejidad del poblamiento humano del archipiélago, los estudios futuros deben encaminarse a proporcionar una mayor cobertura espacial, incluyendo el análisis de individuos procedentes de distintos yacimientos de cada una de las islas. Pero además

71 ARNAY DE LA ROSA y otros (2007).

72 ORDONEZ y otros (2013).

73 COCKERILL y otros (2022).

74 COCKERILL y otros (2022).

75 ALBERTO BARROSO y otros (2022).

de este eje espacial, es de vital importancia tener en cuenta el aspecto temporal dentro de los estudios de ADN antiguo de Canarias. Dado que los datos de carbono 14 indican que la llegada de los primeros habitantes a Canarias se produjo en torno al cambio de Era⁷⁶ y la conquista por parte de la Corona de Castilla se inició en el siglo XV, es necesario explorar si la composición genética de las poblaciones aborígenes cambió a lo largo del tiempo o si permaneció inalterada durante casi 1500 años. De esta manera, el estudio combinado de ADN antiguo y dataciones de carbono 14 será necesario para pasar de una lectura plana de la composición genética de las poblaciones aborígenes a un análisis exhaustivo de su evolución a lo largo del tiempo. Además, la capacidad de estos estudios para investigar el pasado de las islas se verá reforzada si estos se encuadran en un marco de trabajo multidisciplinar, lo cual nos permitirá explorar los modos de vida aborigen y determinar si los cambios culturales que se observan en las poblaciones aborígenes se correlacionan o no con cambios en su composición genética.

REFERENCIAS

- ABREU GALINDO, J. (1977). *Historia de la conquista de las siete islas de Canaria*. En A. Cioranescu (Ed.). Santa Cruz de Tenerife: Goya Ediciones.
- ALBERTO BARROSO, V., DELGADO DARIAS, T., MORENO BENÍTEZ, M. y VELASCO VÁZQUEZ, J. (2019). «La dimensión temporal y el fenómeno sepulcral entre los antiguos canarios». *Zephyrus*, julio-diciembre, pp. 136-160.
- ALBERTO BARROSO, V.; DELGADO DARIAS, T.; ORDÓÑEZ, A. C.; SERRANO, J. G.; FREGEL, R. y VELASCO VÁZQUEZ, J. (2022). «Perinatal burials at pre-Hispanic noncemetary sites in Gran Canaria: Tophet, infanticide, or natural mortality?». *Int J Osteoarchaeol*, 32(1), pp. 100-110.
- ALBERTO BARROSO, V.; VELASCO VÁZQUEZ, J.; DELGADO DARIAS, T. y MORENO BENÍTEZ, M. (2021). «Cementerios, cambio social y migración en el tiempo de los antiguos canarios». *Tabona: Revista de Prehistoria y de Arqueología*, 22, 189-215.
- ANAYA HERNÁNDEZ, L. A. (1999). «La cuantificación los moriscos canarios a través del cómputo inquisitorial de 1595». En PEREIRA IGLESIAS, J. L., DE BERNARDO ARES, J. M. y MANUEL G. B. J. (eds.), *V Reunión Científica Asociación Española de Historia Moderna. Tomo 1: Felipe II y su tiempo*. Cádiz: Servicio de Publicaciones de la Universidad de Cádiz, vol. 1, pp. 401-408.
- ARNAY DE LA ROSA, M.; GONZÁLEZ REIMERS, E.; FREGEL, R.; VELASCO VÁZQUEZ, J.; DELGADO DARIAS, T.; GONZÁLEZ, A. M. y LARRUGA, J. M. (2007). «Canary islands aborigen sex determination based on mandible parameters contrasted by amelogenin analysis». *Journal of Archaeological Science*, 34, pp. 1515-1522.
- BOKBOT, Y. y BEN NCER, A. (2008). «Decouvertes campaniformes récentes dans les plateaux de Zemmour (Maroc)». En BAIONI, M.; LEONINI, D.; LO VETRO, F.; MARTINI, F.; POGGIANI KELLER, R. y SARTI, L. (eds.), *Bell Beaker in Everyday Life*. Florencia, Italia: Museo Fiorentino di Preistoria ‘Paolo Graziosi’, pp. 327-330.
- CANN, R. L.; STONEKING, M. y WILSON, A. C. (1987). «Mitochondrial DNA and human evolution». *Nature*, 325, pp. 31-36.
- COCKERILL, S. J.; ORDÓÑEZ, A. C.; GUAMÁN CHULUNCHANA, R. G.; SERRANO, J. G.; FREGEL, R.; DÍAZ-PÉREZ, C.; ARNAY DE LA ROSA, M. (2022). «The talus of the pre-Hispanic population from Punta Azul (El Hierro, Canary Islands): Variability and sexual dimorphism of nonmetric traits». *International Journal of Osteoarchaeology*, 32(6), pp. 1198-1212.
- COOPER, A. y POINAR, H. N. (2000). «Ancient DNA: do it right or not at all». *Science*, 289, p. 1139.
- DABNEY, J.; MEYER, M. y PÄÄBO, S. (2013). «Ancient DNA damage». *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 5(7).
- DELGADO DARIAS, T.; ALBERTO BARROSO, V. y VELASCO VÁZQUEZ, J. (2018). «Violence in paradise: Cranial trauma in the prehispanic population of Gran Canaria (Canary Islands)». *Am J Phys Anthropol.* 166, pp. 70-83.

76 VELASCO VÁZQUES y otros (2020); SANTANA y otros (2024).

- ESSEL, E.; ZAVALA, E. I.; SCHULZ KORNAS, E.; KOZLIKIN, M. B.; FEWLASS, H.; VERNOT, B. y MEYER, M. (2023). «Ancient human DNA recovered from a Palaeolithic pendant». *Nature*, 618(7964), pp. 328-332.
- FLORES, C.; MACA MEYER, N.; PEREZ, J. A.; GONZALEZ, A. M.; LARRUGA, J. M. y CABRERA, V. M. (2003). «A predominant European ancestry of paternal lineages from Canary Islanders». *Ann Hum Genet*, 67, pp. 138-152.
- FREGEL, R.; BETANCOR, E.; SUAREZ, N. M.; CABRERA, V. M.; PESTANO, J.; LARRUGA, J. M. y GONZALEZ, A. M. (2009c). «Temporal evolution of the ABO allele frequencies in the Canary Islands: the impact of the European colonization». *Immunogenetics*, 61, pp. 603-610.
- FREGEL, R.; CABRERA, V. M.; LARRUGA, J. M.; HERNANDEZ, J. C.; GAMEZ, A.; PESTANO, J. J. ... GONZALEZ, A. M. (2015). «Isolation and prominent aboriginal maternal legacy in the present-day population of La Gomera (Canary Islands)». *Eur J Hum Genet*, 23, pp. 1236-1243.
- FREGEL, R.; GOMES, V.; GUSMAO, L.; GONZALEZ, A. M.; CABRERA, V. M.; AMORIM, A. y LARRUGA, J. M. (2009b). «Demographic history of Canary Islands male gene-pool: replacement of native lineages by European». *BMC Evol Biol*, 9, p. 181.
- FREGEL, R.; MENDEZ, F. L.; BOKBOT, Y.; MARTIN SOCAS, D.; CAMALICH MASSIEU, M. D.; SANTANA, J. y BUSTAMANTE, C. D. (2018). «Ancient genomes from North Africa evidence prehistoric migrations to the Maghreb from both the Levant and Europe». *Proc Natl Acad Sci U S A*, 115, pp. 6774-6779. doi:10.1073/pnas.1800851115
- FREGEL, R.; ORDONEZ, A. C.; SANTAN-CABRERA, J.; CABRERA, V. M.; VELASCO VÁZQUEZ, J.; ALBERTO, V. y BUSTAMANTE, C. D. (2019). «Mitogenomes illuminate the origin and migration patterns of the indigenous people of the Canary Islands». *PLoS One*, 14, e0209125.
- FREGEL, R.; PESTANO, J.; ARNAY, M.; CABRERA, V. M.; LARRUGA, J. M. y GONZALEZ, A. M. (2009a). «The maternal aborigine colonization of La Palma (Canary Islands)». *Eur J Hum Genet*, 17, pp. 1314-1324.
- FU, Q.; RUDAN, P.; PÄÄBO, S. y KRAUSE, J. (2012). «Complete mitochondrial genomes reveal neolithic expansion into Europe». *PLoS One*, 7, e32473.
- GREEN, R. E.; KRAUSE, J.; BRIGGS, A. W.; MARICIC, T.; STENZEL, U.; KIRCHER, M. ... PÄÄBO, S. (2010). «A draft sequence of the Neandertal genome». *Science*, 328, pp. 710-722.
- HENN, B. M.; BOTIGUE, L. R.; GRAVEL, S.; WANG, W.; BRISBIN, A.; BYRNES, J. K.; ... COMAS, D. (2012). «Genomic ancestry of North Africans supports back-to-Africa migrations». *Plos Genetics*, 8, e1002397-e1002397.
- HIGUCHI, R.; BOWMAN, B.; FREIBERGER, M.; RYDER, O. A. y WILSON, A. C. (1984). «DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family». *Nature*, 312, pp. 282-284.
- LAZARIDIS, I.; NADEL, D.; ROLLEFSON, G.; MERRETT, D. C.; ROHLAND, N.; MALLICK, S. ... REICH, D. (2016). «Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East». *Nature*, 536, pp. 419-424.
- LOBO CABRERA, M. (1982). *La esclavitud en las Canarias orientales en el siglo XVI*. Las Palmas de Gran Canaria: Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria.
- MACA MEYER, N.; ARNAY, M.; RANDO, J. C.; FLORES, C.; GONZALEZ, A. M.; CABRERA, V. M. y LARRUGA, J. M. (2004). «Ancient mtDNA analysis and the origin of the Guanches». *Eur J Hum Genet*, 12, pp. 155-162.
- MESSERLIN, A. y LORHO, Y. (1951). «Groupes Sanguins et Facteur Rhesus au Maroc». *Bull Inst Hyg Maroc*, 11, pp. 97-119.
- MITCHELL, P. J. (2022). *African islands: a comparative archaeology*. London: Routledge.
- MULLIS, K.: FALOONA, F.; SCHAFER, S.; SAIKI, R.; HORN, G. y ERLICH, H. (1986). «Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction». *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 51, pp. 263-273.
- NAVARRO, J. F. (1997). «Arqueología de las Islas Canarias». *Espacio, tiempo y forma. Serie I, Prehistoria y Arqueología*, 10, pp. 447-478.
- OLALDE, I.; BRACE, S.; ALLENTOFT, M. E.; ARMIT, I.; KRISTIANSEN, K.; BOOTH, T. ... REICH, D. (2018). «The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe». *Nature*, 555, pp. 190-196.

- ORDÓÑEZ, A. C.; ARNAY DE LA ROSA, M.; FREGEL, R.; TRUJILLO, A.; PESTANO, J. y GONZÁLEZ REIMERS, E. (2013). «Genetic sexing to determine the optimal discriminant functions for the analysis of archaeological remains from El Hierro (Canary Islands)». *J Archaeol Sci*, 40, pp. 4411-4419.
- ORDÓÑEZ, A. C.: FREGEL, R.: TRUJILLO MEDEROS, A.; HERVELLA, M.; DE LA RÚA, C. y ARNAY DE LA ROSA, M. (2017). «Genetic studies on the prehispanic population buried in Punta Azul cave (El Hierro, Canary Islands)». *J Archaeol Sci*, 78, pp. 20-28.
- PÄÄBO, S. (1985). «Molecular cloning of Ancient Egyptian mummy DNA». *Nature*, 314, pp. 644-645.
- PÄÄBO, S.; POINAR, H.; SERRE, D.; JAENICKE-DESPRES, V.; HEBLER, J.; ROHLAND, N. ... HOFFREITER, M. (2004). «Genetic analyses from ancient DNA». *Annu Rev Genet*, 38, pp. 645-679.
- RANDO, J. C.; CABRERA, V. M.; LARRUGA, J. M.; HERNANDEZ, M.; GONZALEZ, A. M.; PINTO, F. y BANDELT, H. J. (1999). «Phylogeographic patterns of mtDNA reflecting the colonization of the Canary Islands». *Ann Hum Genet*, 63, pp. 413-428.
- RASMUSSEN, M.; LI, Y.; LINDGREEN, S.; PEDERSEN, J. S.; ALBRECHTSEN, A.; MOLTKE, I. y WILLERSLEV, E. (2010). «Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo». *Nature*, 463, pp. 757-762.
- REICH, D.; GREEN, R. E.; KIRCHER, M.; KRAUSE, J.; PATTERSON, N.; DURAND, E. Y.; PÄÄBO, S. (2010). «Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia». *Nature*, 468, pp. 1053-1060.
- RODRÍGUEZ-VARELA, R.; GUNTHER, T.; KRZEWINSKA, M.; STORA, J.; GILLINGWATER, T. H.; MACCALLUM, M. y GIRDLAND-FLINK, L. (2017). «Genomic Analyses of Pre-European Conquest Human Remains from the Canary Islands Reveal Close Affinity to Modern North Africans». *Curr Biol*, 27, pp. 3396-3402.
- SALAS, A.; RICHARDS, M.; LAREU, M. V.; SCOZZARI, R.; COPPA, A.; TORRONI, A. ... CARRACEDO, A. (2004). «The African diaspora: Mitochondrial DNA and the Atlantic slave trade». *Am J Hum Genet*, 74, pp. 454-465.
- SANTANA, J.; DEL PINO, M.; MORALES, J.; FREGEL, R.; HAGENBLAD, J.; MORQUECHO, A. y GILSON, S.-P. (2024). «The chronology of the human colonization of the Canary Islands». *Proc Natl Acad Sci U S A*, in press.
- SANTOS, C.; FREGEL, R.; CABRERA, V. M.; GONZALEZ, A. M.; LARRUGA, J. M. y LIMA, M. (2010). «Mitochondrial DNA patterns in the Macaronesia islands: Variation within and among archipelagos». *Am J Phys Anthropol*, 141, pp. 610-619.
- SCHWARZFISCHER, F. y LIEBRICH, K. (1963). «Serologische Untersuchungen an prähistorischen Bevölkerungen, insbesondere an altkanarischen Mumien». *Homo*, 14, pp. 129-133.
- SECHER, B.; FREGEL, R.; LARRUGA, J. M.; CABRERA, V. M.; ENDICOTT, P.; PESTANO, J. J. y GONZALEZ, A. M. (2014). «The history of the North African mitochondrial DNA haplogroup U6 gene flow into the African, Eurasian and American continents». *BMC Evol Biol*, 14, p. 109.
- SERRANO, J. G.; ORDÓÑEZ, A. C.; SANTANA, J.; SÁNCHEZ-CAÑADILLAS, E.; ARNAY, M.; RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, A. ... FREGEL, R. (2023). «The genomic history of the indigenous people of the Canary Islands». *Nat Commun*, 14(1), p. 4641.
- SIMÕES, L. G.; GÜNTHER, T.; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, R. M.; VERA-RODRÍGUEZ, J. C.; IRIARTE, E.; RODRÍGUEZ-VARELA, R. ... JAKOBSSON, M. (2023). «Northwest African Neolithic initiated by migrants from Iberia and Levant». *Nature*, 618(7965), pp. 550-556.
- SKOGLUND, P.; STORA, J.; GOTHERSTROM, A. y JAKOBSSON, M. (2013). «Accurate sex identification of ancient human remains using DNA shotgun sequencing». *J Archaeol Sci*, 40, pp. 4477-4482.
- SLON, V.; MAFESSONI, F.; VERNOT, B.; DE FILIPPO, C.; GROTE, S.; VIOLA, B.; PÄÄBO, S. (2018). «The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father». *Nature*, 561(7721), pp. 113-116.
- SULLIVAN, K. M.; MANNUCCI, A.; KIMPTON, C. P. y GILL, P. (1993). «A rapid and quantitative DNA sex test: fluorescence-based PCR analysis of X-Y homologous gene amelogenin». *BioTechniques*, 15, pp. 636-638, 640-631.

- VAN DE LOOSDRECHT, M.; BOUZOUGGAR, A.; HUMPHREY, L.; POSTH, C.; BARTON, N.; AXIMU-PETRI, A. y KRAUSE, J. (2018). «Pleistocene North African genomes link Near Eastern and sub-Saharan African human populations». *Science*, 360, pp. 548-552.
- VELASCO-VÁZQUEZ, J.; ALBERTO BARROSO, V.; DELGADO DARIAS, T.; MORENO BENÍTEZ, M.; LECUYER, C. y RICHARDIN, P. (2020). «Poblamiento, colonización y primera historia de Canarias: El C14 como paradigma». *Anuario de Estudios Atlánticos*, 66, pp. 1-24.
- WAI, T.; AO, A.; ZHANG, X.; CYR, D.; DUFORT, D. y SHOUBRIDGE, E. A. (2010). «The role of mitochondrial DNA copy number in mammalian fertility». *Biol Reprod*, 83(1), pp. 52-62.
- WANG, G. H. y LU, C. L. (1981). «Isolation and identification of nucleic acids of the liver from a corpse from the Changsha tomb». *Shen Wu Hua Hsueh Yu Sheng Wu Chin Chan*, 17, pp. 70-75.
- ZAVALA, E. I.; JACOBS, Z.; VERNOT, B.; SHUNKOV, M. V.; KOZLIKIN, M. B.; DEREVIANKO, A. P. y MEYER, M. (2021). «Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave». *Nature*, 595(7867), pp. 399-403.