

UC Irvine

UC Irvine Previously Published Works

Title

Razas humanas

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/7692b9s3>

Journal

Pasajes. Revista de Pensamiento Contemporáneo, 44(Spring)

Authors

Ayala, FJ

Cela Conde, CJ

Publication Date

2014

Peer reviewed

Razas humanas

Camilo Cela Conde y Francisco J. Ayala

Hablar de “raza” es, en términos científicos, un compromiso. Si bien la ciencia se sirve a menudo de palabras sacadas de la lengua popular para nombrar conceptos técnicos —los ejemplos de la física, con expresiones como “fuerza” o “masa”, son indicios suficientes—, los atropellos históricos que se han cometido en nombre de la raza han llevado a que, hoy por hoy, quede bajo sospecha cualquier investigador que utilice esa palabra, ligada ya para siempre al fenómeno del racismo.

La corrección política no debería tener la última palabra en la ciencia y no siempre la tiene. Pese a la consideración bien extendida del machismo como una plaga a combatir, el término “macho” sigue siendo de uso común en las ciencias de la vida. Pero con “raza” parece haberse impuesto la conveniencia de desechar semejante término. Una búsqueda rápida y superficial en Medline indica que, en todo caso, se une a “etnia” para quitarle el estigma que asociamos a azotes como el del pensamiento nacionalsocialista.

Sería ingenuo creer, no obstante, que con un mero cambio de nombre desaparecen todos los inconvenientes que asociamos al uso de la raza como vía capaz de conducir a los genocidios. Si hablamos de “variedades”, “etnias” o incluso “poblaciones”, el riesgo continúa igual de vivo que antes. El verdadero problema no es el de disponer de un concepto como el de raza sino el de asignar a éste o a cualquier otro un contenido que puede llevar a que, dentro de la especie humana, se establezcan espacios estancos en los que se meten a los individuos identificándolos por medio de algunos marcadores fenotípicos fácilmente identificables y asignándoles, en virtud de ellos, diferentes capacidades e incluso la posesión o no de derechos. El color de la piel es un buen ejemplo. Las consecuencias a que lleva definir a determinadas personas como “negros” no desaparecen porque les llamemos “de color”. Las cuestiones

básicas consisten en (i) si es posible en términos científicos establecer grupos humanos que se distingan por la coloración cutánea y (ii) si, en caso de ser viable tal operación, dichos grupos diferirían no sólo en ese rasgo fenotípico sino —de forma asociada— en otros capaces de afectar a sus capacidades y, en último término, a su condición más o menos “humana”.

En este artículo vamos a abordar sólo la primera cuestión, adelantando que conduce a una respuesta negativa. La segunda no la consideraremos pero tampoco querríamos dejar de indicar que, incluso de ser posible el realizar una clasificación correcta en términos raciales, la atribución de mayor o menor “humanidad” a cada uno de esos grupos sería inviable. Si bien es cierto que cabe apreciar el grado individual de sensibilidad ética o estética —incluyendo en este apartado la música—, la corrección lingüística del hablante de cualquier idioma o la capacidad personal para las operaciones matemáticas, no existen medios para definir siquiera en qué podría consistir la correlación entre un determinado aspecto fenotípico y tales grados de competencia en el lenguaje, la moral, la estética, la música, el cálculo o cualquier otra característica que consideremos útil para definir la condición humana.

En consecuencia, nos limitaremos a enmarcar las fronteras de lo que supone dicha condición humana en términos generales mediante dos operaciones sucesivas: (I) indicar, mediante el análisis del proceso de aparición de los humanos modernos —que es como se conocen en términos informales los miembros de nuestra especie— las diferencias que existen entre *Homo sapiens* y las especies más próximas con las que estamos emparentados y (II) exponer algunos criterios que muestran el alcance de la variabilidad intraespecífica de esas diferencias. Dicho de otro modo, la variabilidad de los rasgos que nos distinguen de otros miembros del linaje humano ya desaparecidos o de los primates actuales más próximos en términos genéticos a nosotros.

El origen africano: la coalescencia del mtDNA actual

El proceso de aparición de los humanos modernos es un asunto un tanto controvertido. Durante las últimas décadas habían prevalecido dos hipótesis,

incompatibles una con otra: la Hipótesis Multirregional (HM) y la Hipótesis del Reemplazamiento (HR). Para que la HM sea viable, deberían haber existido migraciones continuas que asegurasen un intercambio genético entre las poblaciones de los continentes africano, europeo y asiático a lo largo del proceso evolutivo que condujo desde los humanos arcaicos —considerando de manera informal como tales los linajes existentes a comienzos del Pleistoceno Medio— a los humanos modernos. La HR, por su parte, niega que ese intercambio haya tenido lugar.

Las evidencias moleculares apoyan la HR, aunque no en su forma extrema. La formulación radical de la HR sostiene que la transición entre el *Homo sapiens* arcaico y el moderno estuvo asociada a un episodio de cuello de botella poblacional muy estrecho en el origen africano. El cuello de botella poblacional supondría una disminución drástica del número de nuestros ancestros inmediatos hasta el punto de que muy pocos individuos (incluso sólo dos) serían los antepasados de todos los humanos actuales. La versión más extrema de la HR, llamada del 'Arca de Noé' o de la 'Eva Mitocondrial' (Brown, 1980; Lowenstein, 1986), sostiene que todos los humanos modernos descendemos de una única mujer. Vamos a ver, haciendo uso de la teoría de la coalescencia, por qué resulta inviable.

La teoría de la coalescencia examina las relaciones genealógicas que existen entre los genes (Griffiths 1980; Hudson, 1990). De acuerdo con ella, todos los alelos presentes en las poblaciones actuales descienden de un solo gen, al que, remontándose generación tras generación, coalescen. La evidencia molecular que se utiliza en el modelo 'Arca de Noé' deriva del estudio de las genealogías del DNA mitocondrial (mtDNA). En alrededor de 100-200 mil años, coalescen en un mtDNA haploide, ancestro de todos los mtDNA actuales.

Pero los argumentos aducidos en favor de la hipótesis del 'Arca de Noé' proceden de una confusión existente entre genealogías de genes y genealogías de individuos. Los genes coalescen gradualmente en menos y menos ancestros y, en última instancia, en un ancestro único. Los individuos, por el contrario, se expanden a partir de cualquier individuo que consideremos con un factor x2 por cada generación ancestral. A medida que nos remontamos a muchas generaciones atrás, aparecerán innumerables sujetos como

ancestros. La diferencia entre genes ancestrales y parientes ancestrales puede ser ilustrada mediante una analogía. El apellido Ayala es compartido por mucha gente que vive en España, México, Filipinas y otros países. Los historiadores han sacado la conclusión de que todos los Ayala descienden de Don Lope Sánchez de Ayala, nieto de Don Vela, vasallo del rey Alfonso VI, quien estableció el señorío de Ayala en el año de 1085 en la actual provincia de Álava del País Vasco (Marqués de Lozoya, 1972; Luengas Otaola, 1974). Don Lope es el Adán del que todos los que llevan el nombre de Ayala son descendientes por línea paterna, pero los Ayala actuales descienden también de muchos otros hombres y mujeres que vivieron tanto en el siglo XI como antes y después.

Un análisis del mtDNA de 100 individuos étnicamente heterogéneos ha mostrado que las secuencias de mtDNA de los humanos modernos coalescen en una secuencia ancestral existente en África hace unos 200.000 años (Cann et al, 1987; Stoneking et al, 1990; Vigilant et al, 1991). Así, la Eva Mitocondrial no es una mujer de la que descienden todos los humanos actuales sino una molécula de mtDNA de la que descienden todas las moléculas de mtDNA humanas actuales. Una persona hereda el mtDNA mitocondrial de su bisabuela por la línea materna, pero también hereda otros genes de las otras tres bisabuelas y de los cuatro bisabuelos. El mtDNA que conservamos de la Eva mitocondrial representa 1/400.000 del DNA presente en cualquier humano moderno. El resto del material genético procede de otros individuos contemporáneos de la Eva mitocondrial y de sus ancestros. Muchas mujeres contemporáneas de la que portaba esa molécula de mtDNA han dejado descendientes en la humanidad moderna, a la que han transmitido los genes nucleares.

Árbol genealógico del mtDNA

La reconstrucción del árbol genealógico del mtDNA sitúa sus raíces —el mtDNA ancestral— en África (Cann et al, 1987; M. Stoneking & al., 1990; Vigilant et al, 1991; Ruvolo, 1993; Horai et al, 1995). Los estudios mencionados acerca del mtDNA se centraron, por lo común, en la región hipervariable HRV que no tiene un papel codificador y supone sólo alrededor del 7% de toda la información genética mitocondrial. Pero un trabajo mucho más completo sobre

una muestra de 53 individuos de la que se secuenció todo el mtDNA, con sus 16.500 pares de bases, obtuvo los mismos resultados del origen africano (Ingman et al, 2000).

Por sí misma, esta evidencia no sería concluyente. El mtDNA se basa en una cantidad mínima de ácido desoxirribonucleico; el total del DNA en los humanos es 400.000 veces mayor que el que existe en el mitocondrial. Como indicaron Wolpoff et al (1988), si los neandertales contribuyeron como ancestros al genoma del 25% de los humanos actuales, existe más del 50% de probabilidades de que los genes mitocondriales de los neandertales hayan desaparecido ya del todo.

Pero hay otros indicios añadidos respecto de la coalescencia africana. Lo confirman tanto las distancias genéticas obtenidas a partir de estudios de SSR —microsatélites en el DNA de los cromosomas— (Goldstein et al, 1995) como el análisis de un gran número de genes distribuidos a través de todo el genoma humano (Cavalli-Sforza, Menozzi & Piazza, 1994).

El árbol genealógico resultante del cálculo de las distancias genéticas que existen en promedio entre todas las poblaciones estudiadas separa a los africanos ancestrales de las demás poblaciones —las no africanas— derivadas de ellos. La divergencia más profunda en el árbol genealógico se sitúa hace 156.000 años (con un error posible de decenas de miles de años). Se trata de la cifra que indica el tiempo en que los humanos modernos se dispersaron desde África hacia el resto del mundo.

Luigi Luca Cavalli-Sforza y colaboradores (1994) indicaron que la fecha de la bifurcación entre las poblaciones africanas y las no africanas es de alrededor de 100.000 años según los genes nucleares y de cerca de 200.000 de acuerdo con el mtDNA. La discrepancia de fechas no tiene por que sorprender a nadie. Los tiempos de divergencia estimados en los estudios indicados muestran grandes variaciones debido, en buena parte, a que los datos en que se basan son relativamente reducidos. No es de extrañar, pues, que la coalescencia del polimorfismo del mtDNA se haya estimado por parte de Horai y colaboradores (1995) en 143.000 años y por Ruvolo y colaboradores (1993) en 298.000 años, estando situado el intervalo de confianza del 95% del estudio de estos últimos autores en una horquilla que va nada menos que de

129.000 a 536.000 años. La aparición de diferencias con un factor de dos entre las distintas estimaciones de DNA mitocondrial y nuclear no tiene, pues, por que ser considerada como preocupante dado el alto grado de incertidumbre presente en los cálculos. Muy al contrario, lo asombroso es que algunos científicos moleculares hablen de fechas precisas de evolución inferidas de sus análisis. En cualquier caso, a partir del análisis de 30 polimorfismos de SSR (microsatélites) nucleares, Goldstein y colaboradores (1995) han estimado la divergencia entre las poblaciones africanas y no africanas en 156.000 años, que es una fecha intermedia entre las que se obtienen por medio de los genes nucleares y del DNA mitocondrial.

En resumen, el peso de la evidencia molecular apoya la hipótesis de un origen africano reciente para los humanos modernos. La diferenciación étnica entre las poblaciones modernas sería reciente en términos filogenéticos: el resultado de la evolución divergente entre poblaciones que llevan separadas sólo los últimos 50.000 ó 100.000 años. Esta conclusión es consistente, además, con los extensos estudios del polimorfismo genético que hacen referencia a un gran número de genes en poblaciones de todo el mundo.

Tamaño y edad de las poblaciones humanas ancestrales

La idea de una 'Eva mitocondrial' referida a una única mujer que habría dado lugar, por sí sola, a toda la diversidad humana actual es, como hemos visto, el resultado de un malentendido. Pero, ¿cuál sería la población en el momento en que aparece nuestra especie?

El número ancestral de individuos por generación puede ser determinado por medio de la teoría genética de la coalescencia estudiando genes muy polimórficos, como son los del complejo histocompatible principal (MHC, *Major Histocompatibility Complex*) del sistema inmunitario que nos protege contra las infecciones de patógenos y parásitos. En los humanos, los genes MHC forman el llamado complejo antígeno del leucocito humano (HLA, *Human Leukocyte Antigen*).

Los resultados que ofrece la teoría de la coalescencia han sido confirmados mediante experimentos computacionales. En esos trabajos se

crean poblaciones con un número dado de individuos que se reproducen con arreglo a las normas de las poblaciones humanas y se mantienen con ese proceso de reproducción durante tantos miles de generaciones como se desee. Tales estudios confirman que, para que en la humanidad actual existan, como es el caso, unos 59 alelos del gen *DRB1*, uno de los 100 genes que constituyen el HLA en los mamíferos y otros vertebrados (Klein, 1986; Kaufman, Völk y Wall, 1995), se requiere que, durante los últimos dos millones de años —desde el origen de *Homo erectus* al menos—, las poblaciones humanas de que descendemos hayan tenido en promedio un mínimo de cien mil individuos, el mismo número obtenido mediante la teoría de la coalescencia (véase, en particular, Ayala 1995 y Ayala y Escalante 1996).

La cifra de la población ancestral en el momento de la aparición de nuestra especie obtenida mediante el estudio del polimorfismo de los genes *DRB1* humanos puede calcularse también utilizando otras técnicas:

- Mediante el mtDNA. Si su coalescencia tuvo lugar hace 200.000 años, el número promedio de antepasados de que descendemos sería de unos diez mil (Ayala 1995; Wills, 1995). Otros cálculos indican que la coalescencia del mtDNA tiene lugar entre unas fechas que van desde 143.000 a 298.000 años (Ruvolo et al, 1993; Horai et al, 1995), o incluso entre 622.000 y 889.000 años (Wills, 1995). Esas cifras corresponderían a una población ancestral promedio de entre 31.100 y 44.450 individuos.
- Mediante los cromosomas Y. La teoría de la coalescencia indica que el origen de los humanos actuales se remonta a un cromosoma Y de hace unos 270.000 años, con un margen de confianza que se extiende de cero a 800.000 años. Si asumimos 20 años por generación, la coalescencia del gen *ZFY* conduce a un tamaño de población efectivo de 13.500 individuos, con un límite superior de confianza del 95% que establece una población de 40.000 individuos. Pero si tomamos en cuenta la desviación estándar de la media de la coalescencia, el límite superior del 95%o sube a 80.000 individuos (Ayala 1995).

El efecto fundador

Las teorías de especiación basadas en el 'efecto fundador' proponen que la aparición de una nueva especie tiene lugar precisamente como consecuencia de un acontecimiento fundador o 'cuello de botella', de manera que la nueva población se establece a partir de muy pocos individuos e incluso de sólo uno (una hembra fecundada). Ese fenómeno puede darse cuando una población sufre una reducción drástica debido a causas biológicas o físicas (climáticas, por ejemplo) o, más a menudo, cuando los 'fundadores' ocupan un nuevo hábitat como es una isla, un lago, o un territorio antes deshabitado. Si la población prospera, su acervo genético puede ser muy diferente del original debido a los llamados errores de muestreo, de manera que tiene lugar una 'revolución genética' durante el proceso de reajuste del nuevo acervo genético (Mayr, 1954; 1963; 1982).

La importancia de la especiación por efecto fundador es un asunto sujeto a debate. Ciertos experimentos han llevado a la conclusión de que esa forma de especiación es menos probable de lo que algunos autores proponen (Moya y Ayala, 1989; Galiana et al, 1993). Sin embargo, el efecto fundador fue, según algunos autores (por ejemplo, Brown 1980; Cann et al. 1987; Stoneking et al. 1990; Vigilant et al. 1991), la circunstancia que favoreció la evolución de los caracteres distintivos de los humanos modernos, quienes descenderían de muy pocos individuos

Es factible examinar la posibilidad de que uno o varios cuellos de botella hayan podido tener lugar en la evolución humana. La conclusión a la que llevan tanto los estudios teóricos como los modelos de simulación en computadora indica que, si hubo algún cuello de botella poblacional así, nunca implicó una reducción que llevase a menos de cinco a diez mil individuos (Ayala y Escalante, 1996). Este número es consistente con las estimaciones más bajas derivadas de los polimorfismos del mtDNA y el gen ZFY (del cromosoma Y). Por el contrario, es posible demostrar que durante millones de años las poblaciones de que descendemos contaron con un promedio de al menos 100.000 individuos a través de la historia (Ayala, 1995; Ayala et al, 1994).

La huella de los primeros humanos modernos

Las evidencias nucleares apoyan la hipótesis del origen africano reciente (≈ 100.000 años) de los humanos modernos, pero con unos matices interesantes que es preciso comentar. Comenzaremos por la huella que ha quedado en las poblaciones actuales de ese episodio de aparición de los humanos modernos. ¿Existe algún grupo de los de hoy que podamos calificar de más próximo a aquellos primeros *Homo sapiens*?

Kivisild y colaboradores (2006) llevaron a cabo un análisis del mtDNA completo de 277 pertenecientes a cinco haplogrupos africanos, L0 a L5. El cladograma más parsimonioso obtenido indica que el sub-haplogrupo L0d, correspondiente a la población Khoe-San, es el ancestral respecto del resto de los africanos.

Los análisis recientes de los polimorfismos de nucleótido único (SNP) en el DNA nuclear apoyaron el origen subsahariano de los humanos modernos (Jakobsson et al, 2008; Li et al, 2008). El trabajo de comparación del genoma completo llevado a cabo por Schuster y colaboradores (2010) permitió precisar aún más la relación de los Khoe-San —que hablan una lengua peculiar, de ‘clicks’, distinta a todas las demás del mundo aunque compartida con otros cazadores-recolectores africanos como los Hadza o los Sandawe (Gonder et al, 2007)— con el de otras etnias. Schuster et al (2010) obtuvieron el DNA nuclear completo de un bosquimano San y un Bantú —otra etnia sudafricana cuya lengua, bantú, no pertenece al grupo de los lenguajes de clicks—, junto a las regiones codificadoras de proteínas de tres grupos más de cazadores-recolectores de distintos grupos Khoe-San del Kalahari.

Los bosquimanos San resultaron contar en promedio con mayores diferencias genéticas entre sus distintos grupos que las que existen, por ejemplo, entre un europeo y un asiático (Schuster et al, 2010).

El detalle de la variación genética de los Khoe-San ha sido ofrecido por Schlebusch y colaboradores (2012) a través del genotipado de $\approx 2,3$ millones de SNPs en 220 sudafricanos. Los resultados del trabajo indicaron que la divergencia entre los Khoe-San y el resto de los humanos modernos africanos

tuvo lugar hace más de 100.000 años —es decir, muy cerca del propio proceso de aparición de *Homo sapiens*—, aunque la distribución genética interna de los Khoe-San actuales se remonta sólo a unos 35.000 años.

De acuerdo con la distribución de las variaciones genéticas determinada por Schlebusch et al (2012), las regiones con mayor probabilidad de haber sufrido una selección positiva en los primeros humanos modernos serían las que contienen los genes:

- *ROR2*, implicado en la regulación del desarrollo de huesos y cartílagos
- *SPTLC1*, relacionado con la neuropatía sensorial hereditaria
- *SULF2*, que regula el desarrollo de los cartílagos y cuyas anomalías distorsionan el desarrollo cerebral
- *RUNX2*, regulador del cierre de la fontanela, con alelos asociados a la displasia cleidocraneal (Schlebusch et al, 2012).
- *SDCCAG8*, implicado en la microcefalia.
- *LRAT*, que ha sido asociado al Alzheimer

Las dos primeras de esas regiones son las que cuentan con indicios más altos de selección positiva. De las cuatro restantes, la que contiene *RUNX2* es la más extensa (≈900 kilobases). Y todas ellas guardan alguna relación con el desarrollo del cerebro.

La dispersión de los humanos modernos: ¿hubo hibridación con otros linajes humanos?

Los bosquimanos San aparecen en los estudios últimos como el mejor candidato disponible a la hora de identificar a los humanos actuales más próximos a los primeros *Homo sapiens*. Con la perspectiva geográfica centrada en África, y la temporal que apunta hacia los 115.000 años como fecha más probable para la divergencia entre los San y los demás grupos (Stoneking y Krause, 2012), la secuencia de dispersión de los humanos modernos que mejor se ajusta a los datos disponibles implica la emigración de los humanos modernos de África hasta el Oriente Próximo y Medio —con una eventual

extensión hacia el Sur de Siberia—, un proceso que pudo haber tenido lugar hace unos 100.000 años, aunque la llegada al Asia Central y Oriental, Oceanía y Europa se habría retrasado probablemente hasta unas fechas de entre 60.000 y 35.000 años (Schaffner et al, 2005; Mellars, 2006; Lohmueller et al, 2009; Wollstein et al, 2010; Higham et al, 2011; Hublin, 2012). Los restos arqueológicos y los datos de DNA apoyan la hipótesis de que la colonización de América comenzó hace 15.000 a 16.000 años, siguiendo una ruta a través de Canadá y, tal vez, otra por la costa occidental —puede que gracias al uso de embarcaciones, en parte—, llegando hasta Monte Verde, en Chile, hace 14.600 años (Curry, 2012).

Un secuencia de dispersión así pone de manifiesto que los primeros humanos modernos salidos de África tuvieron la oportunidad de coincidir con los pobladores homínidos locales tanto en Oriente Próximo y Medio como en Asia Central. De acuerdo con el origen africano de *Homo sapiens*, se trataría de un "reencuentro" entre linajes que divergieron mucho antes de esos cerca de 100.000 años atribuidos a la salida de los humanos modernos de África.

¿Qué relaciones podrían haber existido entre ellos? De acuerdo con la HM, debió existir una hibridación continua e importante que llevó a un proceso de incorporación de los genomas de los homínidos europeos y asiáticos al de los humanos modernos llegados desde África. La HR, por el contrario, negaría que tal proceso de hibridación pudiese haber tenido lugar.

La respuesta acerca de cuál de los dos hipótesis acierta ha podido darse gracias a la recuperación del DNA antiguo. Las relaciones genéticas entre *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* comenzaron a ser conocidas gracias al análisis de Richard Green y colaboradores (2006) realizado sobre un millón de pares de bases de genoma neandertal. Las comparaciones de SNPs entre la totalidad del genoma neandertal y cinco individuos de diferentes etnias de humanos actuales procedentes de África Occidental (Yoruba), África del Sur (San), Francia, China (Han) y Nueva Guinea (Papúa), con el genoma del chimpancé y orangután como contraste para determinar el carácter ancestral, permitieron precisar las distancias genéticas existentes entre las distintas poblaciones (Green et al, 2010).

Uno de los resultados más sorprendentes del trabajo de Green y colaboradores (2006; 2010) es el de haber descubierto que los neandertales se encuentran más alejados de los individuos africanos que de los europeos y asiáticos. Entre el 2 y el 4% del genoma de los humanos no africanos o africanos del Norte del Sahara procede del genoma neandertal, pero esa huella genética no existe en las poblaciones sub-saharianas. La explicación más parsimoniosa de ese hecho apunta a que existió un flujo genético entre los neandertales y los humanos modernos posterior a la salida de África de éstos pero anterior a la diferenciación de las poblaciones no africanas, es decir, en una fecha cercana a los 80.000 años. El lugar más probable para ese flujo sería Oriente Próximo (Green et al, 2010).

Resulta, pues, que al comparar los genomas neandertal y humano ni la HM ni la HR se sostienen. *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* son especies diferentes que habían divergido ya antes de que algunas de sus poblaciones se encontrasen —cosa que falsa la hipótesis HM— pero se habrían cruzado dando descendencia fértil después de que las dos especies hubiesen en gran parte divergido —en contra de lo que sostiene la HR. Algunos de éstos habrían seguido cruzándose con individuos de *H. sapiens* a través de varias generaciones, de manera que la proporción de DNA neandertal en los descendientes sería solo una fracción pequeña del DNA de los humanos actuales. Estamos hablando, pues, de dos especies distintas, no de dos poblaciones que pudiesen estar en continuo proceso de mezcla, pero las barreras del aislamiento reproductivo que separan las especies no impidieron una hibridación parcial.

Los datos más recientes de comparación entre el genoma neandertal de alta precisión obtenido a partir de un ejemplar de las montañas Altai (Siberia) y el de un número importante de humanos actuales pertenecientes a poblaciones africanas, europeas y asiáticas (Sankararaman et al., 2014; Vernot & Akey, 2014), confirman que los neandertales se cruzaron con nuestra especie cuando ésta abandonaba África. Los resultados obtenidos reiteran esa hibridación aunque la limitan a un porcentaje pequeño de genes heredados de los neandertales: cerca de un 1,3%. Sin embargo, el hecho de que esos genes se incorporasen sólo a las poblaciones no africanas parece ser un elemento clave

para explicar la rápida transformación de los genotipos hacia las pieles de tonalidad más clara que caracterizan a los no africanos.

Pero las hibridaciones de los humanos modernos con poblaciones de otros linajes humanos no se reducen al contacto genético con los neandertales. La secuenciación de alto rendimiento del DNA ha hecho posible obtener librerías de DNA a partir de muestras pequeñísimas de material humano antiguo, menos de 50 mg, incluyendo, además de las muestras de huesos de neandertales ya indicadas, (Green et al, 2010), una fracción de un dedo de la cueva de Denisova (Meyer et al, 2012; Reich et al, 2010) y el primer genoma secuenciado de un humano antiguo, obtenido a partir de una muestra congelada de pelo de hace 4.000 años, derivada de un habitante ("*Saggaq*") de Groenlandia (Rasmussen et al, 2010). La obtención del genoma del ejemplar de Denisova (Reich et al, 2011) permitió comprobar que, tratándose de los nativos de Australia y Nueva Guinea, al genoma procedente de los neandertales se le añade cerca de otro 3% compartido con los denisovanos (Meyer et al, 2012). Este segundo episodio de hibridación debió tener lugar a través de posibles migraciones de denisovanos hacia Nueva Guinea y Australia (Rasmussen et al, 2011; Skoglund & Jakobsson, 2011).

La secuenciación de los respectivos genomas ha permitido estimar las fechas de divergencia entre las respectivas poblaciones de humanos modernos, neandertales y denisovanos. La primera separación se produjo entre los humanos actuales y una población hominina ancestral que emigró de África hacia Europa y Asia, episodio que se estima que tuvo lugar hace unos 350.000 años (Green et al, 2010; Reich et al, 2010). En la medida en que los genomas manifiestan que neandertales y denisovanos están más relacionados entre sí que lo están con los humanos modernos, la interpretación más razonable apunta a que tanto los neandertales como los denisovanos se originaron a partir de esa primera población salida de África.

La fecha de divergencia entre denisovanos y neandertales se estima entre 125.000 y 150.000 años (Green et al, 2010; Schuster et al, 2010; Meyer et al, 2012). A su vez, los datos moleculares indican, como ya hemos dicho, que los humanos modernos aparecieron en África hace entre 115.000 y 150.000 años,

es decir, unos 200.000 años después de la salida de África de la población ancestral común de las tres especies.

La diversidad genética humana

La variación fenotípica humana actual es inmensa. ¿Por qué? La respuesta parece obvia: nuestra especie ha colonizado todos los continentes — menos la Antártida— adaptándose a climas muy diversos desde hace decenas, si no centenares de miles, de años. El resultado no puede ser otro que el de una gran variabilidad de fenotipos sobre cuya base genética volveremos más adelante. Para poder entender su alcance y sentido vamos a examinar antes cómo tuvo lugar el origen y dispersión de *H. sapiens*.

Comparadas con las de los neandertales, las principales características morfológicas que distinguen a los humanos modernos han sido indicadas por Wood (2005) (ver tabla 1).

Morfología	Humanos modernos	Neandertales
Tamaño del cerebro (absoluto)	Grande	Muy grande
Bordes de cejas	Débiles	Anchos y arqueados
Nariz y centro de cara	Planos	Prognatos
Bóveda craneal	Lados rectos	Lados salientes
Región occipital	Redondeada	Saliente
Dientes incisivos	Pequeños	Grandes
Pecho	Estrecho	Ancho
Cadera	Pequeña y estrecha	Grande y ancha
Huesos de los miembros	Rectos	Curvados
Articulación de los miembros	Pequeña	Grande
Pulgar	Corto	Largo
Desarrollo de huesos y dientes	Lento	Rápido
Tabla 1. Principales diferencias morfológicas existentes entre humanos		

Tales características distintivas son compartidas por todos los humanos actuales y sin duda reflejan tanto la unidad específica como el origen relativamente reciente de las diferencias que aparecen en *Homo sapiens*. Los rasgos, a veces llamados “raciales”, que identifican a grosso modo las poblaciones humanas de distintas regiones del mundo, evolucionaron por separado después de la dispersión por los distintos continentes. Estos rasgos regionales distintivos incluyen, como es harto sabido, la pigmentación de la piel, el tipo de cabello, la configuración de la cara —incluyendo la de los ojos— y el tamaño y estructura del cuerpo. Dichos rasgos han evolucionado en parte debido a la selección natural, incluyendo la selección sexual y las preferencias culturales —tal y como Darwin enfatizó en *El Origen del hombre* (1871)—, pero también a causa de procesos azarosos como la deriva genética, incluyendo el efecto fundador que, como hemos visto, obedece al número pequeño de individuos colonizadores de las distintas regiones y a los tamaños también pequeños de las diversas poblaciones a través del tiempo (Carroll, 2003; Stringer, 2012).

La dispersión gradual reciente de los humanos modernos, en su mayor parte hace menos de 60.000 años, es consistente con los estudios del polimorfismo genético humano. Cuando se trata de distribuir la diversidad genética de las poblaciones humanas entre sus componentes geográficos, el resultado que se obtiene es notable porque resulta del todo opuesto a lo que nos dice la intuición. La diversidad genética total de la humanidad se distribuye así (Barbujani et al, 1997; Jorde et al, 1997; Kaessman et al, 1999):

- un 85% está presente en cualquier población local, es decir, en cualquier pueblo o ciudad sea del continente que sea (aunque los genes que contribuyen a ese 85% varían de una población a otra)
- un 5-6% adicional de la diversidad genética de la humanidad aparece cuando se comparan poblaciones locales del mismo continente
- el 10% restante aparece cuando se comparan poblaciones de distintos continentes.

Estos resultados no permiten por sí mismos determinar la fecha de dispersión de los humanos modernos a través del mundo, pero indican, al menos, que esa dispersión no puede ser muy antigua dada la poca diferenciación genética existente entre localidades y continentes.

Los cálculos acerca de la diversidad genética extendida parecen tropezar con una dificultad propia del concepto implicado. Como decimos, el 85% de la diversidad genética actual podría estar presente en cualquier población siempre que en cada una de éstas existiera un número pequeño de inmigrantes cuyo peso no fuese muy alto en términos de lo que podríamos llamar impacto social pero sí suficiente para indicar que la diversidad ha llegado a esa localidad. En ese caso, la diversidad genética extendida podría ser compatible con una ‘agrupación geográfica’ capaz de hacer coincidir algunos continentes —o todos ellos— con “razas”. África sería, así, el “continente negro”, Asia el “amarillo”, etc.

El trabajo de Rosenberg y colaboradores (2002) podría interpretarse como un apoyo a la hipótesis de la ‘agrupación geográfica’. Utilizando datos obtenidos por Cann y colaboradores (2002), quienes pusieron a disposición de los investigadores el “Panel de diversidad CEPH”, constituido por 1.064 líneas celulares procedentes del CEPH, Centre d’Étude du Polymorphisme Humain (Fondation Jean Dausset, París), Rosenberg y colaboradores (2002) estudiaron 377 satélites autosómicos procedentes de 1.056 sujetos de 52 poblaciones de diversas regiones del mundo.

Los resultados del estudio de Rosenberg et al (2002) indicaron que las diferencias entre individuos de la misma población representan el 93-95% de toda la variación genética y las diferencias entre grupos constituyen sólo entre el 3 y el 5%. De los 4.119 alelos analizados, el 46,7% de ellos aparecen en todas esas regiones y sólo el 7,4% son exclusivos de una sola región. Tales cifras parecen apoyar la idea de una gran extensión de la diversidad genética.

Pero el algoritmo computacional *Structure* utilizado por los autores dio un resultado diferente. Para aplicar el algoritmo, el primer paso consiste en elegir un número determinado *K* de *clusters* (grupos inferidos). Tras indicar el número de *clusters* deseado, el programa *Structure* asigna cada individuo de la muestra —sin información alguna a priori sobre su origen— a uno o a varios de los

clusters K elegidos (grupos inferidos). Así, con $K = 2$, el programa asignó los distintos sujetos a los dos grupos inferidos de partida, que quedaron separados por distancias genéticas relativamente notables correspondientes a agrupaciones muy amplias de regiones geográficas (vid tabla 2). Al ir añadiendo *clusters*, esas agrupaciones van dividiéndose albergando los sujetos más próximos en términos genéticos. Para $K = 5$, los grupos inferidos que obtuvieron Rosenberg et al (2002) correspondían en buena medida a las grandes regiones geográficas de África, Europa, Asia Central, Asia del Este y América.

K	grupos inferidos				
2	África+Europa+Asia Central	Asia del Este+América			
3	África	Europa+Asia Central	Asia del Este+América		
4	África	Europa+Asia Central	Asia del Este	América	
5	África	Europa	Asia Central	Asia del Este	América
Tabla 2. Asignación de grupos de cercanía genética mediante el programa <i>Structure</i> (vid texto).					

No es fácil hacerse con una idea intuitiva de los resultados indicados por Rosenberg et al (2002). Pero en el nivel $K = 5$, parecen haberse identificado discontinuidades genéticas entre continentes. Dicho de otro modo, cabría entender —en términos populares no utilizados por los autores— que, pese a la gran dispersión que caracteriza desde el punto de vista genético a los humanos, todavía cabe detectar agrupamientos que equivaldrían en cierta forma a la asignación de “razas” a “continentes”.

Sin embargo, la crítica realizada por Serre y Pääbo (2004) indicó algunos puntos débiles del análisis de Rosenberg et al (2002). Así, al incrementar el número de *clusters* hasta $K = 6$, el nuevo grupo inferido no correspondía a ninguna región geográfica sino, en su mayor parte, a los Kalash del Norte de

Pakistán (Rosenberg et al, 2002; los autores indicaron ya esa clase de agrupación aparecida con $K = 6$). No parece quedar claro, pues, qué número de *clusters* representaría mejor la diversidad genética humana.

Serre y Pääbo (2004) plantearon que la clave de las posibles discontinuidades genéticas detectadas entre regiones geográficas puede estar en un desequilibrio introducido al obtener la muestra de sujetos del análisis. Para desechar esa posible fuente de errores, Serre y Pääbo utilizaron tres diferentes muestras incluyendo en cada una de ellas 5 sujetos distintos de cada población de las 52 del panel de diversidad CEPH. Al introducir esa corrección de posibles desequilibrios geográficos, Serre y Pääbo (2004) obtuvieron, tras la aplicación de *Structure* con $K = 4$ grupos inferidos (A, B, C y D), que la mayoría de los sujetos de la muestra se encontraban muy mezclados entre todos esos *clusters*, de tal forma que no era posible una asignación de *clusters* a continentes:

- Los sujetos procedentes de poblaciones africanas mostraban ‘mezcla’ de los grupos inferidos A, B y C
- Los sujetos procedentes de Eurasia y Oceanía mostraban mezcla de A y B
- Los sujetos de América mostraban mezcla de B y D.

Por ‘mezcla’ no se entiende aquí el mestizaje de los sujetos sino el hecho de que éstos eran colocados por *Structure* en uno o más de los grupos inferidos K . Un individuo se coloca en un grupo cuando sus características genéticas se aproximan mucho a las de los demás miembros del grupo. Esa condición se expresa diciendo que cuenta con un coeficiente de ancestralidad elevado.

El resultado más interesante obtenido por Serre y Pääbo (2004) tiene que ver con la aparición de gradientes geográficos relativos a los coeficientes de ancestralidad (vid recuadro). Así, por lo que hace al grupo B (con sujetos pertenecientes a poblaciones de África, Eurasia, Oceanía y América), la ancestralidad varía en función de la procedencia del sujeto (figura 1).

Figura 1. Representación geográfica de los coeficientes de ancestralidad correspondientes a los sujetos del grupo inferido B (vid texto). Los círculos rojos representan individuos definidos por su procedencia geográfica (eje x longitud, eje y latitud) y coeficiente de ancestralidad (eje z). Ilustración de Serre y Pääbo (2004).

Respecto de Eurasia, la ancestralidad expresada por la dimensión vertical Z de la figura (coincidencia genética entre los miembros del grupo B), es mucho mayor en la población de Asia del Este que en la de Europa. La población de Oceanía se acerca a la ancestralidad de Asia del Este. Melanesia se acerca a la del Sudeste Asiático. En América, la población de Méjico se aproxima a los coeficientes de ancestralidad de Melanesia, mientras que la de Brasil es mucho más baja. En África, la ancestralidad tiene un cierto gradiente Norte-Sur, aunque pequeño, con mayores coeficientes en la zona septentrional.

Los trabajos de Rosenberg et al (2002) y Serre y Pääbo (2004) son los que han utilizado un número mayor de sujetos para determinar el alcance de la diversidad genética. Aun así, si hablamos de muestras que incluyen menos de diez sujetos en cada una de las 52 poblaciones analizadas, las posibilidades de introducir sesgos estadísticos es muy alta; estamos de hecho ante un fenómeno de “cuello de botella” en cada población analizada. Por añadidura, las 52 poblaciones disponibles en el panel de diversidad CEPH no cubren la totalidad del planeta; el panel no cuenta, por ejemplo, con sujetos de Norteamérica. Pese a tales limitaciones, lo cierto es que estamos ante indicios de peso acerca de la manera como se distribuye la diversidad genética humana. Unos indicios que ponen de manifiesto que las agrupaciones geográfico-étnicas al estilo del “continente negro” carecen de apoyo científico suficiente.

Cambios fenotípicos adaptativos

Si tenemos en cuenta lo fácil que es distinguir a un congoleño de un sueco o de un japonés, parece sorprendente que la diferenciación genética existente entre los humanos de distintos continentes implique solo un 10% de

los genes. Ese hecho tiene, sin embargo, una explicación. Las diferenciaciones étnicas basadas tanto en el color de la piel como en otras características morfológicas obvias son causadas por un número reducido de genes que tienen un valor adaptativo alto respecto de los distintos climas. Así sucede con la presencia de melanina—piel oscura— en las zonas tropicales, que protege la piel contra los rayos ultravioletas y, por tanto, contra el cáncer, frente a su ausencia en los países nórdicos, donde los rayos solares son mucho más limitados y, si se redujeran más aún mediante un filtro como el de la melanina, no bastarían para la síntesis de la vitamina D en los tejidos interiores de la dermis.

El índice de reflectancia es la medida de la relación existente entre la potencia electromagnética de la luz que incide en una unidad de superficie corporal no protegida y la potencia electromagnética que se refleja. El índice expresa, por así decirlo, la cantidad de energía luminosa —esencialmente rayos ultravioleta— que absorbe el cuerpo por unidad de superficie. El incremento de la reflectancia está asociado a una gran presencia de melanina, es decir, a la piel oscura propia de las poblaciones indígenas tropicales. Por su parte, la dosis UVMED se define como la cantidad de radiación ultravioleta necesaria para producir un enrojecimiento apenas perceptible en las pieles poco pigmentadas. Los promedios de UVMED para distintas regiones del planeta han sido establecidos con la ayuda de las mediciones realizadas en el satélite Nimbus-7 entre 1978 y 1993 por medio del *Total Ozone Mapping Spectrometer* de la NASA (vid Jablonski & Chaplin, 2000).

Jablonski y Chaplin (2000) llevaron a cabo un estudio acerca de la manera como correlacionan el potencial para la síntesis de la previtamina D₃ y el promedio anual UVMED en el planeta, obteniendo la gráfica que aparece en la figura 2. Los colores de la gráfica indican los diversos potenciales que, de mayor a menor, corresponden a los colores violeta, azul, naranja, amarillo, verde y gris de la ilustración. La zona sin puntear situada sobre el Ecuador es la que cuenta con un potencia de síntesis suficiente para obtener a través de una exposición esporádica durante todo el año la cantidad de vitamina necesaria para el cuerpo humano. La zona de puntuación débil indica que se producirá, en promedio, un síntesis vitamínica insuficiente durante al menos un

mes. La zona de punteado fuerte indica que la síntesis será insuficiente durante todo el año.

Figura 2. Potencia de síntesis de D en pieles humanas poco pigmentadas en función de los promedios anuales de UVMED. Para la explicación del código de colores, vid texto. Ilustración de Jablonski y Chaplin (2000).

En la medida en que el gráfico de la figura 2 corresponde a grandes rasgos a la pigmentación más oscura o más clara de las poblaciones indígenas, Jablonski y Chaplin (2000) concluyeron que los resultados de su estudio sugieren que la pigmentación de la piel es un tanto lábil, produciéndose adaptaciones a condiciones locales en periodos breves —breves en términos de tiempo geológico. Siendo así, los grupos humanos podrían haber pasado por periodos de pigmentación y despigmentación sucesivos al moverse de una región con un determinado promedio UVMED a otras de promedios UVMED distintos. Aunque no hay que olvidar que, ya en tiempos prehistóricos, las soluciones culturales —vestido, abrigo— habrían contribuido a compensar los posibles excesos de exposición a las radiaciones solares (Jablonski, 2004).

Tanto la comprobación del alcance de la diversidad genética en la humanidad y su expresión geográfica como las explicaciones acerca del carácter adaptativo de las principales diferencias étnicas ponen de manifiesto una cuestión de interés. La enorme movilidad de los individuos de la especie humana moderna es un factor muy potente en favor del mestizaje. En términos zoológicos, sería difícil de entender que unas poblaciones extendidas por áreas geográficas tan diversas y distantes no hubiese emprendido procesos de especiación —de división en diferentes especies. En términos antropológicos, la tendencia es la contraria: la especie humana cuenta con una movilidad y, por ende, una tendencia al mestizaje tan alta que la cantidad de alelos presentes en casi cualquier lugar del planeta es cada vez más alta.

- Ayala, F.J. (1995), The Myth of Eve: Molecular Biology and Human Origins. *Science* 270:1930-1936.
- Ayala, F.J. y Escalante, A. (1996), The evolution of human populations: a molecular perspective. *Mol. Phylogenet. Evol.* vol. V, No.1:188-201
- Ayala, F.J., Escalante, A., O'Huigin, C. y Klein, J. (1994), Molecular genetics of speciation and human origins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91, 6787.
- Barbujani, G., Magagni, A., Minch, E. & Cavalli-Sforza, L. L. (1997). An apportionment of human DNA diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 4516-4519.
- Brown, W.M. (1980). Polymorphism in mitochondrial DNA of humans as revealed by restriction endonuclease analysis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 77, 3605-3609.
- Cann, R.L., Stoneking, M. y Wilson, A.C. (1987), Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 325: 31-36.
- Carroll, S. 2003. Genetics and the making of *Homo sapiens*. *Nature* 422:849-857.
- Cavalli-Sforza, L.L., Menozzi, P. y Piazza, A. (1994), *The History and Geography of Human Genes*. Princeton: NJ.: Princeton Univ. Press.
- Curry, A. (2012). Coming to America. *Nature* 485, 30-32.
- Galiana, A., Moya, A. y Ayala, F.J. (1993), Founder-flush speciation in *Drosophila pseudoobscura*: A large-scale experiment. *Evolution*, 47: 432-444.
- Goldstein, D. B., Ruiz Linares, A., Cavalli Sforza, LL. y Feldman, M.W. (1995), Microsatellite loci, genetic distances, and human evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 6723-6727.
- Gonder, M. K., Mortensen, H. M., Reed, F. A., de Sousa, A. & Tishkoff, S. A. (2007). Whole-mtDNA Genome Sequence Analysis of Ancient African Lineages. *Molecular Biology and Evolution*, 24(3), 757-768.
- Green, R. E. et al (2006). Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature*, 444(7117), 330-336.
- Green, R. E., et al (2010). A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science*, 328(5979), 710-722. doi: 10.1126/science.1188021
- Griffiths, R. C. (1980) Lines of descent in the diffusion approximation of neutral Wright-Fisher models. *Theor. Popul. Biol.* 17, 37-50.
- Higham, T., Compton, T., Stringer, C., Jacobi, R., Shapiro, B., Trinkaus, E., Chandler, B., Gröning, F., Collins, C., Hillson, S., O'Higgins, P., FitzGerald, C. & Fagan, M. (2011). The earliest evidence for anatomically modern humans in northwestern Europe. *Nature*, 479, 521-524
- Horai, S., Hayasaka, K., Kondo, R., Tsugane, K. y Takahata, N. (1995), Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 92: 532-536.
- <http://www.nature.com/nature/journal/vaop/ncurrent/abs/nature12961.html> - supplementary-information
- Hublin, J.-J. (2012). The earliest modern human colonization of Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 109, 13471-13472.

- Hudson, R. R. (1990). Gene genealogies and the coalescent process. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 7, 1-44.
- Ingman, M., Kaessmann, H., Pääbo, S. y Gyllensten, U. (2000), Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature*, 408: 708-713.
- Jablonski, N. (2004). The Evolution of Human Skin and Skin Color. *Annu. Rev. Anthropol.*, 33, 585-623.
- Jablonski, N. G. & Chaplin, G. (2000). The evolution of human skin coloration. *Journal of Human Evolution*, 39(1), 57-106.
- Jakobsson, M. et al (2008). Genotype, haplotype and copy-number variation in worldwide human populations. *Nature*, 451, 998–1003
- Jorde, L. B., Rogers, A. R., Bamshad, M., Watkins, W. S., Krakowiak, P., Sung, S., Kere, J. & Harpending, H. C. (1997). Microsatellite diversity and the demographic history of modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 3100-3103.
- Kaessmann, H., Heissig, F., von Haeseler, A. & Pääbo, S. (1999) DNA sequence variation in a non-coding region of low recombination on the human X chromosome. *Nat. Genet.*, 22, 78-81.
- Kaufman, J., Völk, H. y Wall, H.-J. (1995), A 'minimal essential Mhc' and an 'unrecognized Mhc': Two extremes in selection for polymorphism. *Immunol. Rev.* 143:63-88.
- Kivisild, T., et al (2006). The Role of Selection in the Evolution of Human Mitochondrial Genomes. *Genetics*, 172(1), 373-387.
- Klein, J. (1986) *The Natural History of the Major Histocompatibility Complex*. New York, N.Y.: Wiley.
- Li, J. Z. et al (2008). Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. *Science*, 319, 1100–1104.
- Lohmueller, K. E., Bustamante, C. D. & Clark, A. G. (2009). Methods for human demographic inference using haplotype patterns from genomewide single-nucleotide polymorphism data. *Genetics*, 182, 217–231.
- Lowenstein, J.M.: 1986, 'Outplaying Nature (Counterpoints in Science)'. *Pacific Discovery*, 39: 37-39.
- Lozoya, Marqués de (Juan de Contreras y Lopez de Ayala) (1972), *Introducción a la Biografía del Canciller Ayala*. Bilbao: Editorial Vizcaina.
- Luengas Otaola, V.G. (1974), *Introducción a la Historia de la muy noble y muy leal Tierra de Ayala*. Bilbao: Editorial Vizcaina.
- Mayr, E. (1954). Change of genetic environment and evolution, en J.S. Huxley, A.C. Hardy y E.B. Ford (eds.), *Evolution as a Process*, Londres, Allen and Unwin, pp. 156-180.
- Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- Mayr, E. (1982). Processes of speciation in animals, en C. Barigozzi (ed.), *Mechanisms of Speciation*, Nueva York, NY, Liss, pp. 1-19.
- Mellars, P. (2006). Going east: new genetic and archaeological perspectives on the modern human colonization of Eurasia. *Science*, 313, 796–800.
- Meyer, M et al (2012). A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science* 1224344Published online 30 August 2012

- Moya, A. y Ayala, F. J. (1989), Fertility interactions in *Drosophila*: Theoretical model and experimental tests. *J. Evolutionary Biology*, 2: 1-12.
- Rasmussen, M. et al. (2010). Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. *Nature*, 463, 757–762.
- Rasmussen, M., et al (2011). An aboriginal Australian genome reveals separate human dispersals into Asia. *Science* 334, 94-98
- Reich, D., et al. 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468:1053-1060.
- Reich, D. et al. (2011). Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersals into Southeast Asia and Oceania. *American journal of human genetics*, 89(4), 516-528.
- Rosenberg, N.A. et al. (2002). Genetic Structure of Human Populations. *Science*, 298, 2381-2385
- Ruvolo, M., Zehr, S., von Dornum, M., Pan, D., Chang, B. y Lin, J. (1993) Mitochondrial COII sequences and modern human origins. *Mol. Biol. Evol.* 10:1115-1135.
- Sankararaman, S., et al. (2014). The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature, advance online publication*. doi: 10.1038/nature12961
- Schaffner, S. F. et al (2005). Calibrating a coalescent simulation of human genome sequence variation. *Genome Res.*, 15, 1576–1583.
- Schlebusch, C. M., et al (2012). Genomic Variation in Seven Khoe-San Groups Reveals Adaptation and Complex African History. *Science*, 338, 374-379.
- Schuster, S. C. et al (2010). Complete Khoisan and Bantu genomes from southern Africa. *Nature*, 463, 943–947
- Serre, D., & Pääbo, S. (2004). Evidence for Gradients of Human Genetic Diversity Within and Among Continents. *Genome Research*, 14, 1679-1685.
- Skoglund, P. & Jacobsson, M. (2011). Archaic human ancestry in East Asia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108, 18301-18306.
- Stoneking, M., Jorde, L.B., Bhatia, K. y Wilson, A.C. (1990), Geographic variation of human mitochondrial DNA from Papua New Guinea. *Genetics*, 124: 717-733.
- Stoneking, M., & Krause, J. (2012). Learning about human population history from ancient and modern genomes. *Nature Reviews / Genetics*, 12, 603-614.
- Stringer, C. (2012). Evolution: What makes a modern human. *Nature* 485:33-35.
- Vernot, B., & Akey, J. M. (2014). Resurrecting Surviving Neandertal Lineages from Modern Human Genomes. *Science*. 343:1017-1021
- Vigilant, L., Stoneking, M., Harpending, H., Hawkes, K. y Wilson, A.C. (1991), African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science*, 253: 1503-1507.
- Wills, C. (1995), When Did Eve Live? An Evolutionary Detective Story. *Evolution*, 49: 593-607.
- Wollstein, A. et al (2010). Demographic history of Oceania inferred from genome-wide data. *Curr. Biol.*, 20, 1983–1992 .

- Wolpoff, M., Spuhler, J., Smith, F., Radovicic, J., Pope, G., Frayer, D., . . . Clark, G. (1988). Modern human origins. *Science*, 241, 772-774.
- Wood, B.A. (2005). *Human Evolution. A Very Short Introduction*. New York, NY: Oxford University Press.