

POBLAMIENTO HUMANO, DIFERENCIACIÓN ECOLÓGICA Y DIVERSIFICACIÓN FENOTÍPICA EN AMÉRICA

S. Ivan Perez *

Resumen

Los humanos modernos han ocupado progresivamente diferentes regiones del mundo durante los últimos 80.000 años. América fue el último continente al que llegaron durante su expansión. En este trabajo se revisará y discutirá el conocimiento de la dispersión, divergencia y diversificación de las poblaciones americanas empleando evidencia molecular, arqueológica y morfométrica. La primera muestra una divergencia a partir de grupos del Centro de Asia 15.000 años atrás y posteriormente un efecto fundador serial durante la dispersión de las poblaciones en América. Asimismo, los estudios morfométricos sugieren que estas poblaciones se diversificaron fenotípicamente en relación a variables ecológicas como la dieta durante el Holoceno. Futuras investigaciones requerirán el empleo de marcadores moleculares nucleares, muestras con una mayor antigüedad, una discusión sobre las causas de la variación morfométrica y molecular, y el análisis de la importancia de la variación ecológica. Estas investigaciones permitirán tener un panorama más rico acerca de la diversificación de los aborígenes americanos.

Palabras Clave: Dispersión de los Humanos Modernos; Poblaciones Americanas; Variación Molecular; Evidencia Arqueológica; Morfología Craneofacial

HUMAN PEOPLING, ECOLOGICAL DIFFERENTIATION AND PHENOTYPIC DIVERSIFICATION IN AMERICA

Abstract

Modern humans have occupied different regions of the world for the past 80,000 years. America was the last continent to which they arrived during this process of expansion. This paper reviews and discusses current knowledge regarding the dispersion, divergence and diversification of American populations using molecular, archaeological and morphometric evidence. Molecular evidence supports a divergence from Central Asia ca. 15,000 years ago and a serial founder effect during human dispersion into America. In addition, morphometric studies suggest that environmental variables such as diet played an important role on the phenotypic diversification among these populations during the Holocene. However, further investigations will require the use of nuclear molecular markers, older skeletal samples, as well as discussing the causes of molecular and morphometric variation and the importance of ecological variation. These investigations will enable a more complex picture of the diversification of Native Americans.

Key words: Modern human dispersion; American populations; Molecular variation; Archaeological evidence; Craniofacial morphology

* Doctor en Ciencias Naturales, Licenciado en Antropología. Profesor Adjunto-UNCPBA. Investigador Adjunto de CONICET. División Antropología, Museo de La Plata (Buenos Aires, Argentina). Dirección electrónica: iperez@fcnym.unlp.edu.ar. **Fecha de realización:** marzo de 2011. **Fecha de entrega:** abril de 2011. **Fecha de aprobación:** mayo de 2011

INTRODUCCIÓN

Comprender la historia evolutiva y los procesos involucrados en el poblamiento de una región ha sido de gran interés para la biología evolutiva y la antropología. Cuando una población coloniza un nuevo territorio se produce un proceso de dispersión geográfica,¹ acompañado por el surgimiento, la divergencia² y la extinción de poblaciones, así como por el establecimiento de patrones de flujo génico entre ellas. Estos procesos definen la dimensión histórica del poblamiento de la región, que en adelante denominaré su historia evolutiva. Conjuntamente con la dispersión y divergencia de las poblaciones se produce un proceso de diferenciación ecológica y diversificación fenotípica.³ Estos procesos pueden interactuar de manera compleja durante la historia evolutiva para generar patrones característicos de variación. Particularmente, las influencias ambientales experimentadas por los individuos durante la dispersión y divergencia de las poblaciones pueden dar lugar a diferencias fenotípicas a través de la diferenciación genética –es decir, los factores ecológicos pueden actuar directamente como un agente selectivo– o a través de respuestas fenotípicas durante el desarrollo (Katzmarzyk y Leonard, 1998; Schluter, 2000; Perez et al., 2011).

Los humanos modernos se han dispersado progresivamente hacia diferentes regiones del mundo durante los últimos 80.000 años (Cavalli-Sforza y Feldman, 2003; Forster, 2004; Mellars, 2006). Durante este proceso el continente americano fue el último territorio en ser ocupado por los humanos modernos. La evidencia arqueológica y molecular sugiere que el ingreso a nuestro continente se habría producido hace aproximadamente 15.000 años antes del presente (AP) (Fagundes et al., 2008; Goebel et al., 2008; Steele y Politis, 2009). El número de poblaciones fundadoras, las características de la dispersión a través del continente y las causas de los patrones de variación fenotípica resultantes han sido objeto de intenso debate desde comienzos del siglo XX en el seno de la antropología americana (Hrdlicka, 1937; Imbelloni, 1938; Neves y Pucciarelli, 1989; Perez et al., 2007a; Goebel et al., 2008; González-José et al., 2008; Pucciarelli, 2009).

Los estudios bioantropológicos realizados recientemente se han centrado en el relevamiento de distintas características craneométricas y moleculares con el fin de estudiar únicamente la historia evolutiva de las poblaciones en el continente (e.g., Neves y Pucciarelli, 1989; Bonatto y Salzano, 1997; Neves et al., 2003; Goebel et al., 2008; González-José et al., 2008; Pucciarelli, 2009). Estos trabajos en general han tratado ambos tipos de evidencia como equivalentes en cuanto a su capacidad para estimar la historia de los humanos modernos en América. Estudios recientes en biología del desarrollo, biología molecular y ecología de poblaciones sugieren que los marcadores moleculares como las secuencias de ADN mitocondrial (ADNmt) y cromosoma Y constituyen una excelente fuente de información para el estudio de la historia evolutiva. Sin embargo, muchos de los rasgos morfológicos empleados tradicionalmente como los craneométricos podrían estar relacionados con factores ecológicos, particularmente en regiones geográficas con una divergencia temporal corta como es el caso de América (Carroll et al., 2007; Perez et al., 2011).

En este trabajo se seguirá una aproximación alternativa a la que emplea información morfológica y molecular únicamente con el fin de estudiar la historia evolutiva en América. En particular se revisará y discutirá la historia evolutiva y los procesos asociados de diferenciación ecológica y diversificación fenotípica de las poblaciones americanas, principalmente los observados en Sudamérica, empleando evidencia molecular, arqueológica y morfométrica. En primer lugar, se estudiarán el patrón, el tiempo de dispersión y la divergencia de las poblaciones americanas, así como su origen a partir de las poblaciones del Viejo Mundo, utilizando información de diferentes marcadores moleculares. En segundo lugar, se resumirá el escenario ecológico inferido a partir de información arqueológica y climática disponible para las poblaciones americanas. En tercer lugar, se describirá el patrón de variación fenotípica empleando evidencia morfométrica craneofacial, dental y postcraneal. Finalmente, sobre esta base, se discutirá el proceso de diversificación fenotípica de las poblaciones americanas durante su divergencia evolutiva y su dispersión en ambientes variados, así como los nuevos desafíos que impone la investigación del mismo.

ORIGEN, DISPERSIÓN Y DIVERGENCIA DE LAS POBLACIONES AMERICANAS

La discusión acerca de la historia evolutiva de las poblaciones americanas se ha desarrollado alrededor de tres problemáticas centrales: a) ¿cuál es el origen geográfico de la población, o poblaciones ancestrales, a partir de la/s cuál/es divergen las poblaciones americanas?; b) ¿en qué momento se produjo esta divergencia?; y c) ¿cuáles son las características del patrón y tiempo de divergencia así como de dispersión de las poblaciones humanas en América? En este apartado emplearemos exclusivamente información de diferentes marcadores moleculares para discutir las preguntas planteadas más arriba. Nuestra elección está justificada en estudios recientes en biología molecular que sugieren que los marcadores moleculares como las secuencias de ADN mitocondrial (ADNmt) y cromosoma Y constituyen una excelente fuente de información para el estudio de la historia evolutiva de las poblaciones humanas dado que estas moléculas se heredan exclusivamente por vía materna o paterna y por lo tanto, no se produce recombinación entre el ADN materno y paterno, transmitiéndose intactas de madres o padres a hijos. Asimismo, estas moléculas generalmente no son modificadas por la influencia ambiental durante la ontogenia y algunas porciones de las mismas presentan una tasa relativamente alta de mutación que permite estudiar patrones de divergencia entre individuos y poblaciones que han divergido recientemente (Brown et al., 1979). Otra característica muy importante de ciertas regiones, como la D-loop del ADNmt, es que puede ser empleada para estimar el tiempo de divergencia entre grupos e individuos, ya que su tasa de mutación es relativamente constante y puede ser fácilmente conocida para un grupo particular si se cuenta con información externa adecuada que permita calibrarla –por ejemplo, con fechados radiocarbónicos de eventos geológicos relevantes para la historia de las poblaciones.

Con respecto al origen geográfico de las poblaciones americanas, los estudios del ADNmt y del cromosoma Y sugieren un origen asiático (Forster, 2004; Schurr, 2004; Goebel et al., 2008). La información del ADNmt de grupos actuales señalan que las variantes presentes en las poblaciones americanas pueden ser clasificadas en cuatro haplogrupos principales denominados A, B, C y D (Schurr, 2004; Goebel et al., 2008). Asimismo, se ha encontrado otro haplogrupo denominado X, aunque en menor frecuencia y con una distribución geográfica muy restringida en Norteamérica. Estos haplogrupos en conjunto, comprenden más del 95% de toda la variación en el ADNmt de los nativos americanos actuales. Su análisis también ha mostrado consistentemente que estos haplogrupos están relacionados con los presentes en las poblaciones asiáticas localizadas en la región central y del este de Asia (Figura 1; Schurr, 2004; Goebel et al., 2008).

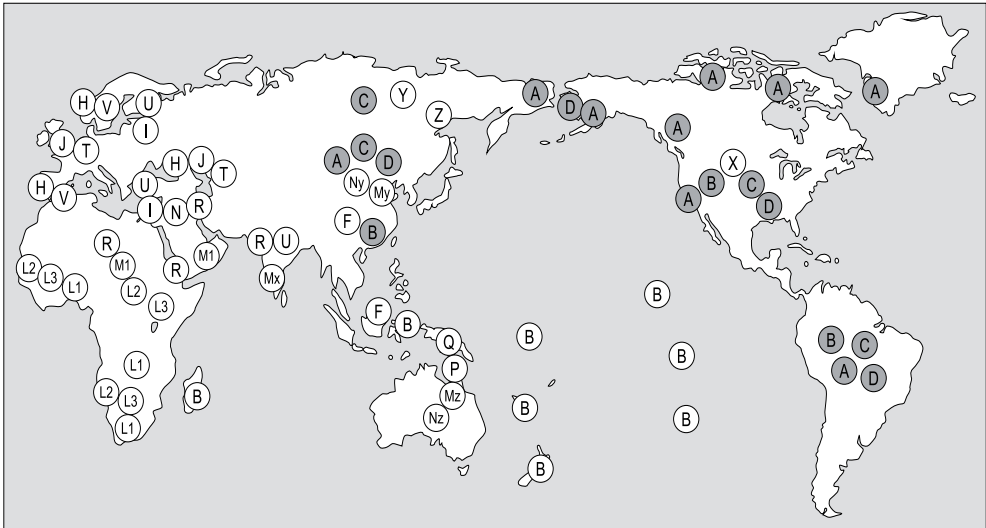


Figura 1: Distribución de haplogrupos mitocondriales en el Mundo. En gris oscuro son indicadas las variantes americanas. Modificado a partir de Forster (2004).

Otros marcadores moleculares, como los grupos sanguíneos y el cromosoma Y, también han evidenciado semejanzas entre las poblaciones aborígenes americanas y las del centro y este de Asia (Figura 2; Cavalli-Sforza et al., 1994; Schurr, 2004; Goebel et al., 2008). En particular, los linajes americanos del cromosoma Y consisten principalmente en el haplogrupo Q, que se dispersa de norte a sur del continente, y del haplogrupo C, que se encuentra restringido al norte de Norteamérica, ambos están emparentados con variantes asiáticas (Goebel et al., 2008).

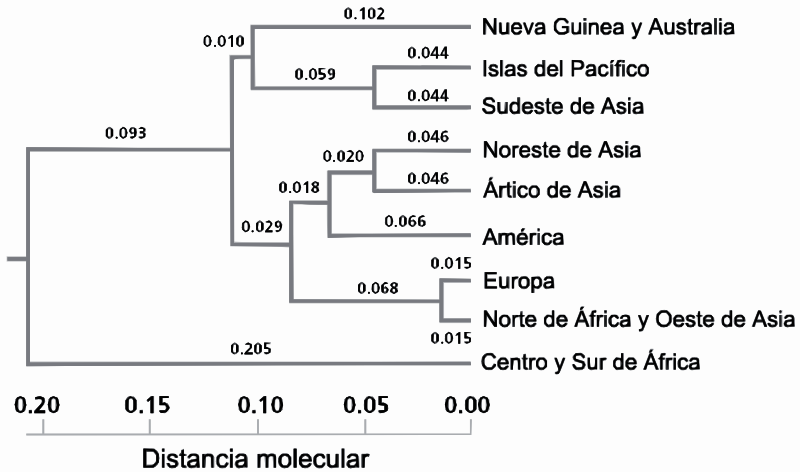


Figura 2: Árbol filogenético calculado sobre las distancias F_{st} basadas en polimorfismos de 120 proteínas de las poblaciones humanas agrupadas por regiones continentales. Modificado a partir de Cavalli-Sforza y Feldman (2003).

Por otro lado, con relación al tiempo de divergencia entre las poblaciones asiáticas y americanas, los estudios basados en datos moleculares sugieren que este proceso ocurrió entre 25.000 y 11.000 años AP. En particular, los análisis filogenéticos y de coalescencia del ADNmt de poblaciones recientes muestran que los linajes mitocondriales americanos divergieron de los asiáticos entre 25.000 y 20.000 años AP (Goebel et al., 2008). Sin embargo, también sugieren que las variantes exclusivamente americanas de los haplogrupos mitocondriales principales divergieron en el lapso de 20.000-11.000 años AP (Figura 3; Fagundes et al., 2008; Goebel et al., 2008; Tamm et al., 2008). Este resultado indica que la colonización de América podría haber ocurrido varios miles de años después de la divergencia entre los linajes americanos y asiáticos, y que la población ancestral que dio origen a los americanos permaneció en Beringia aislada del resto de las poblaciones asiáticas (Fagundes et al., 2008; Goebel et al., 2008). La existencia de valores similares de diversidad interna en los haplogrupos americanos también sugiere la existencia de una única población ancestral para la mayoría de los grupos americanos, con excepción de los pueblos Na-Dene y Aleutianos-Eskimales, que habrían ingresado independientemente del resto de los aborígenes al continente (Bonatto y Salzano, 1997; Schurr, 2004; Fagundes et al., 2008; Tamm et al., 2008; Goebel et al., 2008). Finalmente, el escenario propuesto por estos autores considera que los grupos asiáticos establecidos en Beringia habrían sufrido un evento de reducción drástica del tamaño poblacional (un cuello de botella), previamente a la dispersión por el continente americano, con una consecuente disminución de la variación en el ADNmt.

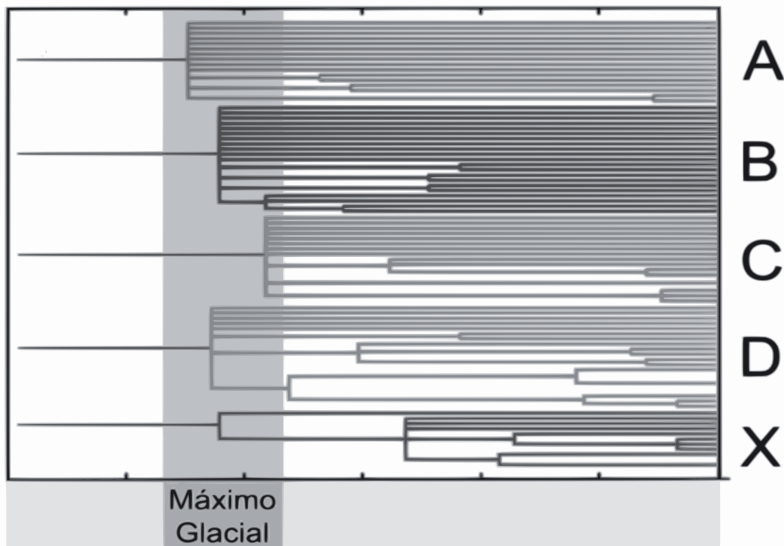


Figura 3: Árbol filogenético de 80 secuencias de haplogrupos de ADNmt de aborígenes americanos. El eje temporal fue calculado empleando un modelo de reloj molecular paramétrico calibrado usando la divergencia entre *Homo sapiens* y *Pan troglodytes* en 6.5 millones de años. Modificado a partir de Fagundes et al. (2008).

Una vez que la población fundadora establecida en Beringia ingresó al continente, los estudios moleculares sugieren que se produjo una divergencia y dispersión relativamente rápida de las poblaciones americanas. Varios trabajos han mostrado que la frecuencia de los haplogrupos mitocondriales de las poblaciones aborígenes recientes de América se asocian con la geografía (Figura 4; Merriwether et al., 1995; Moraga et al., 2000; Schurr, 2004). En este sentido, el haplogrupo A muestra un decrecimiento en su frecuencia en un sentido norte-sur, mientras que los haplogrupos C y D muestran un aumento en su frecuencia en el mismo sentido. B se encuentra en mayor frecuencia en la región central del continente. Tanto A como B están ausentes en el extremo sur de América. Finalmente, X sólo ha sido detectado en poblaciones de Norteamérica. Este patrón de variación observado en el ADNmt ha sido interpretado como el producto de un efecto fundador serial generado por la divergencia sucesiva entre las poblaciones durante la dispersión inicial en el continente Americano (Merriwether et al., 1995; Moraga et al., 2000; Schurr, 2004; Goebel et al., 2008). Un patrón similar de variación espacial ha sido observado para otros marcadores moleculares, como medidas de distancia molecular y variabilidad calculadas a partir de *loci* de microsatélites (Ramachandran et al., 2005; Wang et al., 2007). Aunque existe numerosa evidencia para apoyar este escenario, algunos trabajos señalan que en parte este patrón espacial podría estar relacionado con procesos posteriores de migración que afectaron principalmente a Norteamérica. Los datos principalmente apoyan

la existencia de flujo génico bidireccional entre las poblaciones humanas recientes de Siberia y del Ártico Norteamericano (Goebel et al., 2008; Tamm et al., 2008).

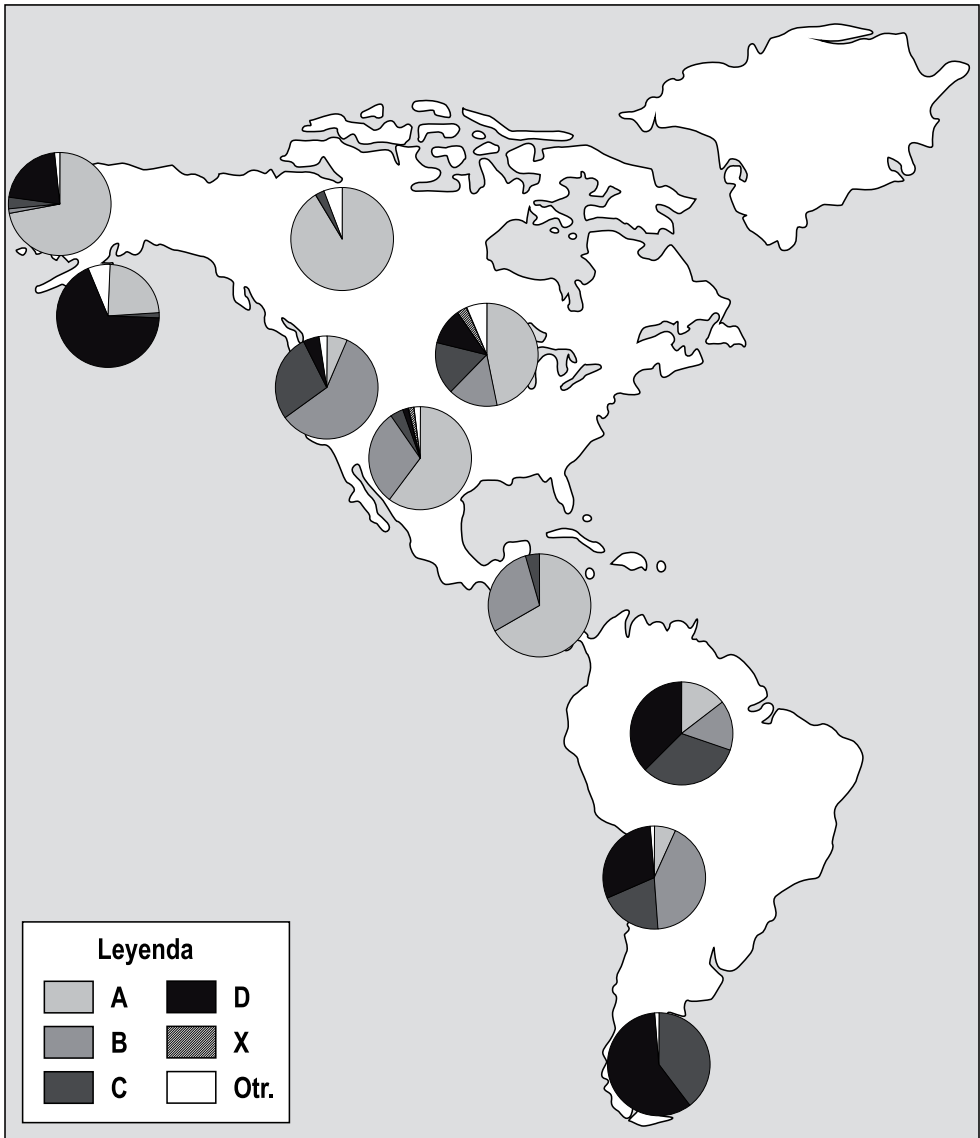


Figura 4: Frecuencia de los haplogrupos de ADNmt de las poblaciones aborígenes americanas. Modificado a partir de Schurr (2004).

Los estudios de ADN mitocondrial antiguo (ADNma) han permitido investigar las preguntas enumeradas al comienzo de este apartado a lo largo de la dimensión temporal. Con respecto al origen de las poblaciones americanas, en general los estudios del ADNma y del cromosoma Y antiguo también sustentan un origen Asiático de las poblaciones Americanas, revelando que la mayoría de las secuencias antiguas pueden ser adscriptas a alguno de los haplogrupos conocidos en las poblaciones recientes (Schurr, 2004). Sin embargo, Malhi y colaboradores (2007) analizaron tres individuos del Holoceno medio (5.000 años AP) de Norteamérica y reportaron la presencia del haplogrupo M en dos de los individuos, un haplogrupo común en el Este de Asia, pero ausente hasta este análisis en América. Este resultado sugiere que las poblaciones antiguas de América se habrían caracterizado por una diversidad genética mayor a la reconocida hasta recientemente y señalan la necesidad de incrementar los estudios de ADNma en sitios del Pleistoceno final y Holoceno temprano para alcanzar una mayor comprensión de la historia evolutiva de los humanos en el continente.

Con respecto al proceso de dispersión de las poblaciones en América, la información del ADNma proveniente del Holoceno temprano y medio disponible para algunas regiones, como el Sur de Sudamérica, sugiere el mismo proceso de efecto fundador serial inferido a partir de las muestras modernas. Lalueza y colaboradores (1997) mostraron que el ADN obtenido a partir de muestras de restos óseos humanos procedentes del extremo sur de Patagonia y de la desembocadura del Río Negro –Argentina– puede ser adscrito a los haplogrupos C y D. Es decir, los mismos que se encuentran presentes en las poblaciones aborígenes contemporáneas de la región (Merriwether et al., 1995; Schurr, 2004). Asimismo, los análisis de muestras provenientes del sitio Arroyo Seco 2 (6300-7800 años AP; Buenos Aires, Argentina) indican frecuencias más altas de los haplogrupos C y B, y más bajas para el haplogrupo D, con ausencia de A (Figueiro, 2006), reproduciendo también el patrón observado en los grupos aborígenes contemporáneos.

DIFERENCIACIÓN ECOLÓGICA EN AMÉRICA

La dispersión de las poblaciones humanas modernas en América se produjo en un continente con un ambiente diferente del actual. Durante el Pleistoceno final el clima fue más extremo en el hemisferio norte, con glaciares ocupando gran parte del territorio, mientras que en Sudamérica se mantuvo cierta variedad de paisajes y los glaciares estuvieron restringidos a los sectores pericordilleranos (Miotti y Salemme, 2004; Goebel et al., 2008; Prates y Perez, 2011). Las poblaciones humanas que habitaron Sudamérica en este período cazaron y consumieron especies extintas –i.e. *Hemiauchenia* sp. y *Megatherium americanum*, *Lama gracilis*– y varias vivientes actualmente –*Lama guanicoe*, *Myocastor coypus*, *Lagostomus maximus*, *Rhea americana*. En conjunto, la evidencia arqueológica de los primeros sitios en Sudamérica sugiere que las poblaciones humanas habrían subsisti-

do sobre la base de un amplio espectro de recursos, que contrasta con la economía más especializada regionalmente característica del Holoceno medio (Gutiérrez y Martínez, 2008; Prates y Perez, 2011).

Con posterioridad al Holoceno temprano se inició un proceso de expansión, aumento demográfico y regionalización de las poblaciones en un ambiente muy heterogéneo. Durante este período el territorio sudamericano también sufrió un proceso de cambio que derivó en una gran variación climática y ambiental en el Holoceno tardío (3.000 años AP) que incluye estepas áridas y frías, bosques andinos húmedos, montes, planicies herbáceas y una gran región litoral en los océanos Atlántico y Pacífico. En el Holoceno tardío las poblaciones humanas se asentaron en numerosas regiones del continente y alcanzaron una marcada diferenciación en los patrones de asentamiento, estilos de vida, dieta y zonas climáticas que ocuparon (Borrero, 1999; Scheinsohn, 2003; Pearsall, 2008; Rothhammer y Dillehay, 2009). Los grupos incorporaron gran cantidad de nuevas tecnologías, como la cerámica, el arco y flecha, la agricultura, entre otras, que impactaron fuertemente en su variación ecológica o ambiental en sentido amplio (Miotti y Salemme, 2004; Pearsall, 2008; Rothhammer y Dillehay, 2009; Prates y Perez, 2011).

Para Sudamérica han sido intensamente estudiados algunos aspectos particulares de la dimensión ecológica, como la temperatura y la dieta, con el fin de comprender el proceso de diversificación fenotípica de las poblaciones durante el Holoceno (Bernal et al., 2010a; Perez et al., 2011). En particular, estos dos factores ecológicos habrían tenido un rol importante para modelar la variación fenotípica entre poblaciones humanas a escala mundial (Katzmarzyk y Leonard, 1998; Bogin y Rios, 2003). En Sudamérica la temperatura varía principalmente en sentido Este-Oeste (Figura 5a), siendo baja para la región cordillerana y en el extremo sur del mismo. Con respecto a la dieta, se observa una gran variación en su composición, particularmente en la proporción de carbohidratos de plantas domesticadas y proteínas de mamíferos terrestres (Perez et al., 2011).

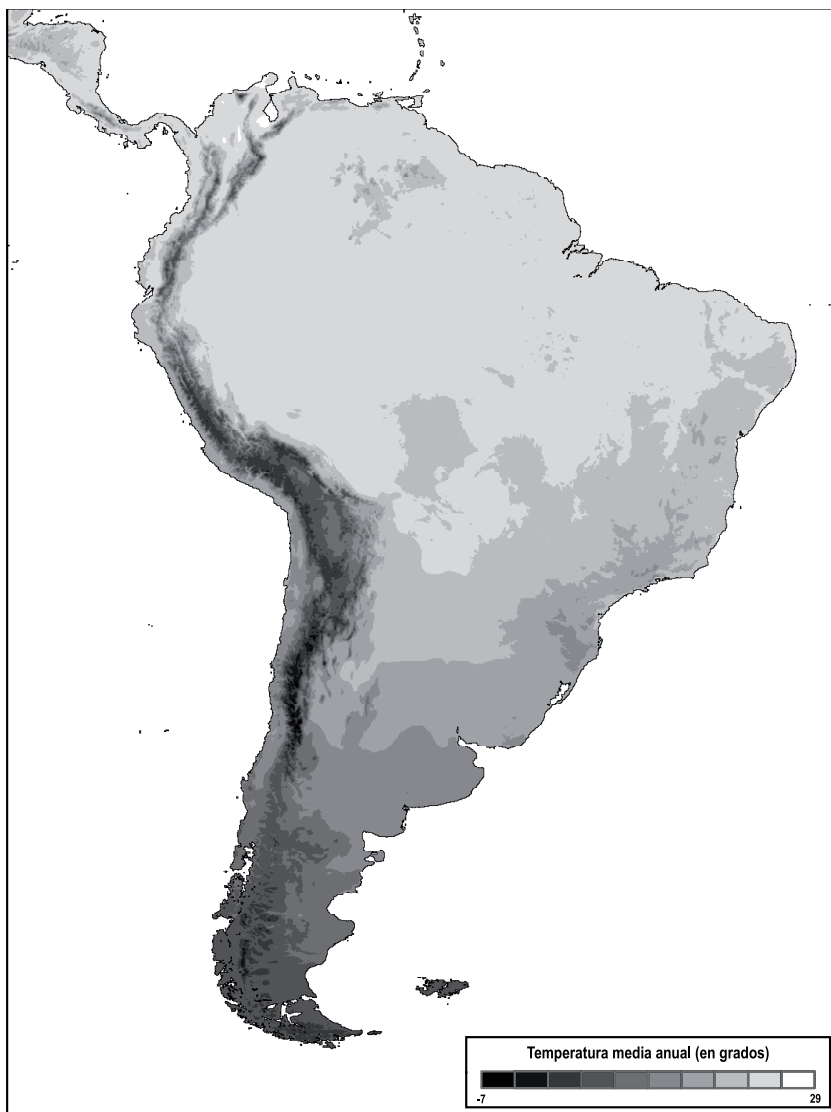


Figura 5a: Mapa de Sudamérica mostrando de manera esquemática la variación actual en la temperatura media anual. Modificado a partir de Perez y colaboradores (2011).

Sobre la base de información arqueológica y etnohistórica, las poblaciones de Sudamérica pueden ser clasificadas en las siguientes categorías: 1) dietas ricas en carbohidratos, 2) dietas ricas en carbohidratos con un componente menor de proteína de origen marino, 3) dietas ricas en proteínas de origen marino con un componente menor de carbohidratos,

y 4) dietas ricas en proteínas (Figura 5b; Perez et al., 2011). Otros aspectos de la variación ambiental de las poblaciones sudamericanas como la presencia de cerámica, elementos de molienda u otros artefactos que pueden ser empleados para el procesamiento de alimentos no serán abordados en este trabajo debido a que probablemente no habrían tenido un rol importante en la región para modelar la variación fenotípica debido a que se encuentran presentes en gran parte de las poblaciones (Bernal et al, 2010a).

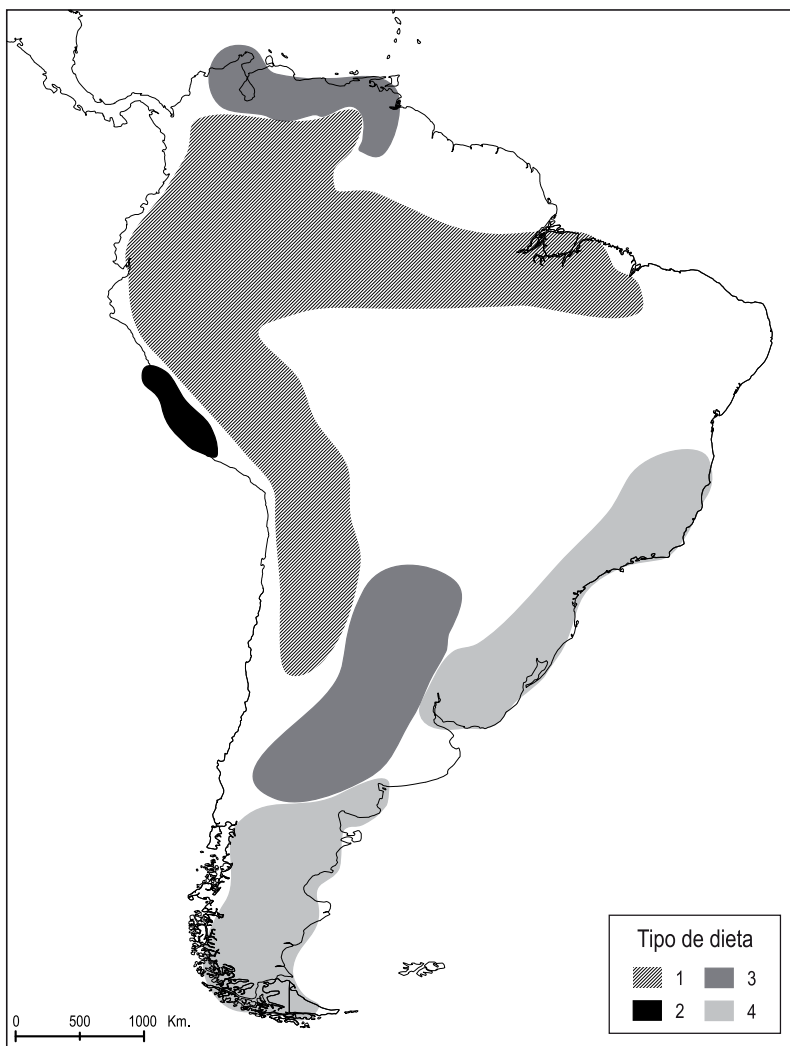


Figura 5b: Mapa de Sudamérica mostrando de manera esquemática las diferencias en la dieta de algunas poblaciones americanas del Holoceno tardío. Modificado a partir de Perez y colaboradores (2011).

DIVERSIFICACIÓN FENOTÍPICA DE LAS POBLACIONES AMERICANAS

La variación fenotípica de las poblaciones humanas en América ha sido muy estudiada, tanto a partir de la morfología del cráneo como del postcráneo, y se han propuesto diversas hipótesis para explicar los patrones observados (e.g., Neves y Pucciarelli, 1989; Béguelin, 2010; Perez et al., 2011). Aunque los primeros estudios tendientes a investigar el poblamiento americano han empleado evidencia morfométrica craneofacial para investigar la historia evolutiva (e.g. Neves y Pucciarelli, 1989; González-José et al., 2003; Neves et al., 2003), estudios recientes en biología del desarrollo y ecología de poblaciones sugieren que muchos de estos rasgos morfológicos podrían estar relacionados a factores ecofenotípicos (Carroll et al., 2007; Perez et al., 2011). Particularmente, si bien se ha mostrado que la evidencia craneofacial podría ser empleada para estimar divergencia evolutiva entre poblaciones humanas en otras regiones del mundo y a otras escalas espaciales (Relethford, 1994; Perez et al., 2007b), los estudios recientes a escala continental o subcontinental en América señalan que el ambiente –dieta, temperatura– podría ser el factor más importante para comprender la variación métrica craneofacial y postcraneal (Perez y Monteiro, 2009; Béguelin, 2010; Perez et al., 2011). Considerando estos resultados, en el presente apartado describiremos y discutiremos: a) el patrón de variación craneal y postcraneal en Sudamérica; b) la cantidad de variación morfológica de las poblaciones sudamericanas; y c) en qué medida la variación morfológica se asocia al proceso de dispersión y divergencia entre las poblaciones (i.e. el patrón descrito por la evidencia molecular) y/o a la dimensión ecológica.

Los estudios morfológicos sobre poblaciones del Holoceno tardío señalan que la diversidad craneofacial de las poblaciones americanas varía entre dos extremos: desde grupos caracterizados por un neurocráneo corto y ancho –braquicéfalo–, caras anchas y desplazadas hacia atrás, y orbitas y nariz altas, hasta grupos que presentan un neurocráneo largo y angosto –dolicocefalo–, caras proyectadas hacia delante, y órbitas y nariz bajas (Figura 6; González-José et al., 2003; Sardi et al., 2005; Perez et al., 2011). Los análisis craneométricos efectuados a partir de secuencias de muestras del Holoceno temprano-medio al Holoceno tardío de Sudamérica mostraron un patrón de variación similar al descrito para las poblaciones del Holoceno tardío (Neves y Pucciarelli, 1989; Pucciarelli et al., 2010). Estos análisis también indicaron que los cráneos antiguos se diferencian de muchas de las poblaciones recientes del continente, pero mostrando algunas similitudes con poblaciones recientes del Sur de América (Perez et al., 2009; Pucciarelli et al., 2010). Asimismo, estudios recientes sobre tamaño, robustez y proporciones corporales han señalado que las poblaciones del extremo sur de América se caracterizaron por un tamaño corporal semejante al de las poblaciones adaptadas al Ártico en el hemisferio norte. En cambio, las poblaciones del centro del subcontinente presentan valores significativamente más bajos, sugiriendo que las poblaciones del extremo sur de América probablemente presentaron los valores más altos de estatura, masa corporal y robustez de Centro y Sudamérica (Hernández et al., 1998; Béguelin, 2010).

Las medidas de la cantidad de variación en estos rasgos morfométricos craneofaciales y postcraneales en las poblaciones americanas han mostrado la existencia de valores altos de variación morfométrica comparados a los observados en otras regiones del mundo y a los presentes en los marcadores moleculares (Sardi et al., 2005; Perez y Monteiro, 2009; Bernal et al., 2010b; Béguelin, 2010). El índice *Fst*, particularmente, ha mostrado que las poblaciones sudamericanas del Holoceno tardío presentan niveles de variación craneofacial dos veces mayores que los observados en marcadores moleculares como proteínas y grupos sanguíneos (Cavalli-Sforza et al., 1994; Sardi et al., 2005), mientras que otras medidas métricas como las dentales de la misma región presentan valores considerablemente más bajos (Bernal et al., 2010b). Asimismo, los resultados obtenidos por estos estudios sugieren que la cantidad de variación craneofacial en Sudamérica es comparable a aquella observada a nivel mundial.

Recientemente se han contrastado estos resultados usando pruebas derivadas de la genética cuantitativa que evalúan la cantidad de cambio observado entre poblaciones en función de la cantidad esperada por el tiempo de la divergencia entre las mismas (Perez y Monteiro, 2009). Las estimaciones de la cantidad de variación en la forma y tamaño craneofacial en el sur de Sudamérica en función de la divergencia temporal entre las poblaciones comparadas sugieren que el cambio observado es mayor al esperado por procesos aleatorios como la deriva génica (Perez y Monteiro, 2009; Perez et al., 2011). Estos estudios sugieren la acción de factores no aleatorios (plasticidad fenotípica, selección) involucrados en el modelado de la variación craneofacial inter-poblacional en la región. Resultados similares han sido encontrados para medidas que estiman la estatura y la masa corporal en poblaciones del sur del continente (Béguelin, 2010), sugiriendo que los factores no aleatorios que generaron la gran variación morfológica en la región probablemente actúen de manera sistémica (Perez y Monteiro, 2009).

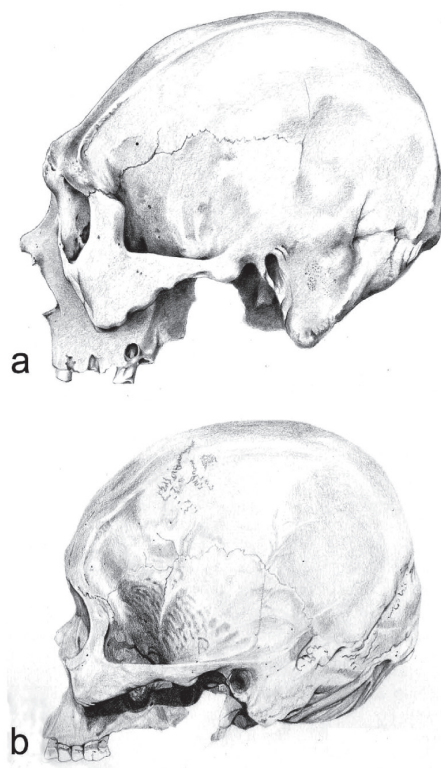


Figura 6: Individuos masculinos del Sur de Patagonia y de Pampa Grande en el Noroeste Argentino. Los cráneos están dibujados a escala para mostrar las diferencias en tamaño y forma entre los individuos. Los dibujos fueron realizados por Marina Perez y Jennifer Castello, respectivamente.

Finalmente, varios estudios morfométricos recientes han explorado la asociación entre la variación en forma y tamaño craneofacial, dental y postcraneal entre las poblaciones del Holoceno tardío de Sudamérica con distancias biológicas entre las mismas y variables ecológicas (Figura 7 y 8; Pucciarelli et al., 2006, 2008; Bernal et al., 2010b; Béguelin, 2010; Perez et al., 2011).

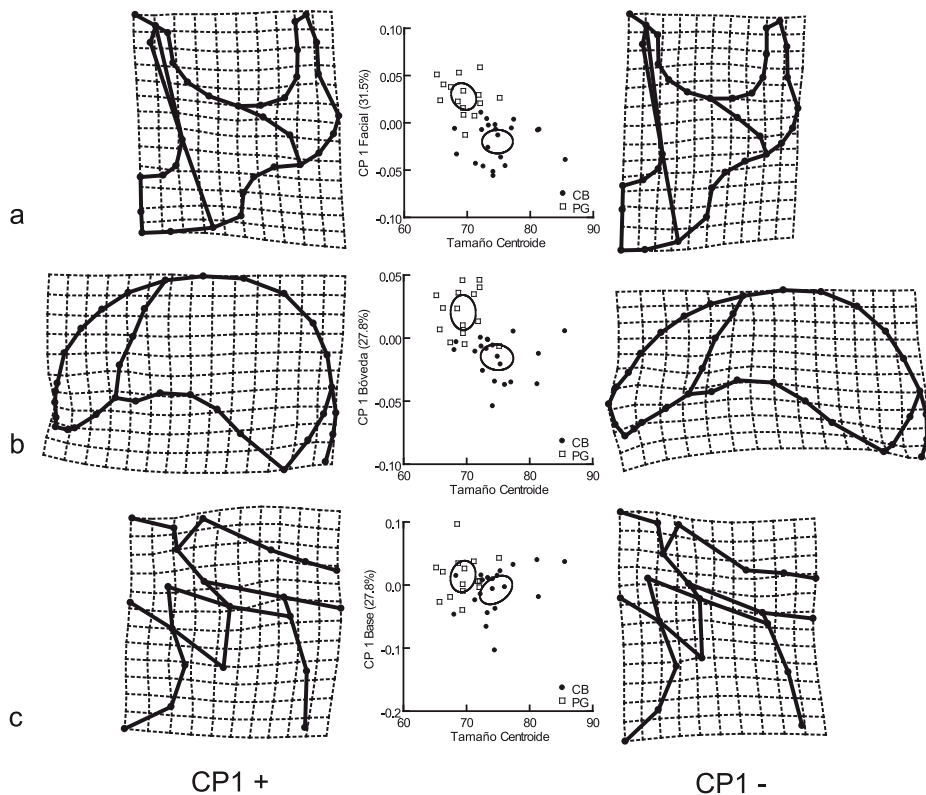


Figura 7: Ordenamiento de una muestra de Pampa Grande (PG) y otra del Canal del Beagle (CB) basado en dos ejes describiendo la variación en forma (CP 1) y tamaño (Tamaño Centroides) del esqueleto facial (a) de la calota (b) y la base (c) entre los individuos de cada muestra. Cada muestra presenta una elipse de 95% de confianza alrededor de su media. Asimismo, se grafica las grillas de deformación para cada estructura.



Figura 8: Patrón de diferencias en el tamaño craneal entre 40 muestras de Sudamérica. Modificado a partir de Perez y colaboradores (2011).

Estos estudios han mostrado que las variables de forma dental tienen una asociación muy alta con las distancias moleculares y geográficas (Bernal et al., 2010a, 2010b). En cambio, la forma craneofacial y el tamaño dental y craneofacial sólo se asocian con las distancias moleculares calculadas entre poblaciones ubicadas a escala espacial pequeña (Perez y Monteiro, 2009; Bernal et al., 2010a; Perez et al., 2011). La variación en estas propiedades se asocia de manera significativa con la variación en la dieta de las poblaciones del Holoceno tardío del sur de Sudamérica (Figura 9; Bernal et al., 2010a; Perez et al., 2011). Los análisis de asociación junto con aquellos de la genética cuantitativa sugieren que los factores no aleatorios relacionados con la variación ecológica son de gran importancia para comprender la variación fenotípica entre las poblaciones del Holoceno tardío de la región (Perez y Monteiro, 2009; Bernal et al., 2010a; Perez et al., 2011).

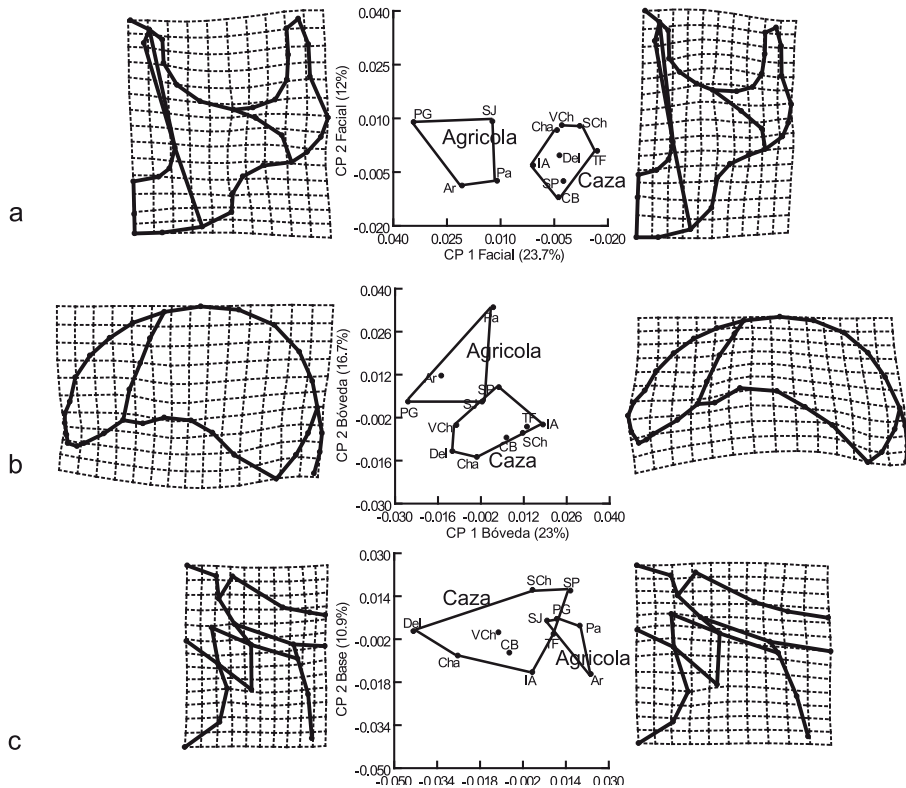


Figura 9: Ordenamiento basado en diferencias en la forma (PC1 y 2) entre las medias de muestras del sur de Sudamérica basado en el esqueleto facial (a) de la calota (b) y la base (c). Asimismo, se grafica las grillas de deformación para cada estructura. Modificado a partir de Perez y Monteiro (2009).

CONCLUSIONES

En el estado actual de las investigaciones sobre el poblamiento americano puede observarse que la evidencia molecular correspondiente a poblaciones actuales es altamente consistente y ha permitido establecer las características fundamentales de este proceso. Claramente, las poblaciones americanas tienen un origen biológico asiático, probablemente en el centro de Asia entre 25.000 y 20.000 años AP (Cavalli-Sforza et al., 1994; Schurr, 2004; Goebel et al., 2008). Luego de esta divergencia, las poblaciones habrían permanecido en Beringia, ingresando posteriormente al continente americano. Durante su dispersión dentro del continente se habría producido la divergencia sucesiva de estas poblaciones, dando lugar a un proceso conocido como efecto fundador serial (Merriwether et al., 1995; Moraga et al., 2000; Schurr, 2004; Goebel et al., 2008). Como consecuencia de tal proceso es esperable que las poblaciones espacialmente cercanas presenten mayor similitud biológica que lo esperado por azar y se observe un patrón de variación clinal.

Por lo tanto, si como la evidencia molecular lo sugiere, el continente fue poblado por una o un conjunto de poblaciones altamente relacionadas, la diversificación morfológica observada en el Holoceno tardío en América habría ocurrido dentro del continente (Perez et al., 2007; Perez y Monteiro, 2009). Este es un escenario altamente probable si consideramos un poblamiento relativamente rápido, con poblaciones pequeñas, que se dispersaron a lo largo de un continente con gran diversidad ecológica (Borrero, 1999; Scheinsohn, 2003; Goebel et al., 2008; Pearsall, 2008; Rothhammer y Dillehay, 2009). En este escenario, la selección natural o la deriva génica actuando sobre la variación heredable, y los factores ambientales que producen modificaciones no-heredables durante el desarrollo, habrían tenido una gran importancia, actuando rápidamente sobre pequeñas poblaciones dispersándose en el continente. Un patrón de gran disparidad fenotípica asociada con la dimensión ecológica es esperable cuando la divergencia entre taxa es relativamente reciente, la variación ecológica es grande y existe un relativo aislamiento de los grupos (Felsenstein, 1985). Por lo tanto, contrariamente a lo señalado en trabajos previos (Neves y Pucciarelli, 1989; Neves et al., 2003; González-José et al., 2008), los patrones de variación craneométricos probablemente presenten mayor relación con factores ecológicos que con la historia de dispersión y divergencia de las poblaciones americanas.

En este sentido, la información discutida aquí sustenta un abordaje del poblamiento de América desde una perspectiva que integra los patrones observados a partir de distintos tipos de evidencia, a la vez que considera sus particularidades en cuanto a los procesos que los generan. A diferencia de numerosos trabajos previos que han empleado de forma indistinta los datos morfológicos y moleculares, esta perspectiva permitirá contar con una historia evolutiva de las poblaciones americanas firmemente establecida sobre la base de marcadores moleculares, así como profundizar nuestra comprensión de los factores que resultaron en los elevados niveles de diversificación fenotípica observados en el continente. Sin embargo la comprensión de la complejidad del poblamiento requiere aun de más estudios morfológicos y moleculares. Hasta el presente, la mayoría de nuestras interpretaciones

sobre la historia evolutiva de las poblaciones americanas han estado basadas en marcadores uniparentales, por lo que es necesario desarrollar estudios que incorporen información de otros marcadores moleculares nucleares para alcanzar una mejor comprensión de la historia evolutiva de las mismas. Asimismo, es importante notar la ausencia de estudios moleculares y morfométricos acerca de las poblaciones del Pleistoceno-Holoceno temprano debido a la escasez de restos humanos anteriores a 8.000-9.000 años AP.⁴ Por lo tanto, la recuperación y estudio de muestras con una antigüedad mayor al Holoceno medio es uno de los grandes desafíos de las futuras investigaciones a fin de contrastar los modelos sobre el poblamiento y la diversificación humana en América propuestos sobre la base de muestras tardías. Con respecto a la variación fenotípica, las investigaciones más recientes indican que la ecología habría tenido una fuerte influencia en la diversificación morfológica de las poblaciones americanas, resaltando la necesidad de incorporar la dimensión ecológica de manera sistemática en los modelos evolutivos tendientes a explicar el patrón de variación fenotípica en América. El avance de nuestras investigaciones en los diferentes aspectos mencionados anteriormente promete mostrarnos una historia evolutiva y un proceso de diversificación de las poblaciones humanas modernas en América mucho más rico que el aceptado en la actualidad.⁵

NOTAS

¹ Dispersión es el proceso en el cual los grupos humanos ocupan nuevos territorios.

² Divergencia entre poblaciones implica el proceso por el cual las poblaciones se dividen de manera progresiva en poblaciones descendientes.

³ Diversificación refiere al proceso por el cual las poblaciones se diferencian en características biológicas como la morfología durante su divergencia y consecuente dispersión en un ambiente nuevo.

⁴ Los estudios morfométricos disponibles en la actualidad (Neves y Hubbe, 2005; Perez et al., 2009; Pucciarelli et al., 2010) han sido realizados sobre muestras con fechados radiocarbónicos que las ubican principalmente en el Holoceno temprano-medio (4.000-8.000 años AP): (Lagoa Santa ca. 2.500-9.000 años AP, Neves y Hubbe, 2005, Dillehay, 2000; Tequendama, ca. 5.800-7.300 años AP, Correal Urrego y Van Der Hammen, 1977; Arroyo Seco 2 ca. 6.000-8.000 años AP, Scabuzzo y Politis, 2007).

⁵ El autor agradece la ayuda prestada por Diego Gobbo (UNLP-CONICET) en la realización de las figuras 1, 4, 5 y 8 del presente trabajo. Los dibujos de la figura 6 fueron realizados por Marina Perez y Jennifer Castello.

BIBLIOGRAFÍA

- BÉGUELIN, Marien. 2010. "Tamaño corporal y temperatura en poblaciones cazadoras recolectoras del Holoceno tardío de Pampa y Patagonia". *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 12:27-36.
- BERNAL, Valeria, PEREZ, S. Ivan, GONZALEZ, Paula y DINIZ-FILHO José Alexandre F. 2010a. "Ecological and evolutionary factors in dental morphological diversification among modern human populations from southern South America". *Proceedings of Royal Society B. Biological Sciences*, 277:1107-1112.

- BERNAL, Valeria, PEREZ, S. Ivan, GONZALEZ, Paula Natalia, SARDI, Marina y PUCCIARELLI, Héctor. 2010b. "Spatial patterns and evolutionary processes in southern South America: a study of dental morphometric variation". *American Journal of Physical Anthropology*, 142:95-104.
- BOGIN, Barry y RIOS, Luis. 2003. "Rapid morphological change in living humans: implications for modern human origins". *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 136:71-84.
- BONATTO, Sandro y SALZANO, Francisco. 1997. "Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World". *American Journal of Human Genetics*, 61:1413-1423.
- BORRERO, Luis. 1999. "The prehistoric exploration and colonization of Fuego-Patagonia". *Journal of World Prehistory*, 13:321-355.
- BROWN, Wesley, GEORGE JR., Matthew, y WILSON, Allan. 1979. "Rapid evolution of animal mitochondrial DNA". *Proceedings of National Academy of Science USA*, 76:1967-1971.
- CARROLL, Scott, HENDRY, Andrew, REZNICK, David y FOX, Charles. 2007. "Evolution on ecological time-scales". *Functional Ecology*, 21:387-393.
- CAVALLI-SFORZA, Luca, MENOZZI, Paolo y PIAZZA, Alberto. 1994. *The history and geography of human genes*. Princeton: Princeton University Press.
- CAVALLI-SFORZA, Luca y FELDMAN, Marcus. 2003. "The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution". *Nature Genetics Supplement*, 33:266-275.
- CORREAL URREGO, Gonzalo y VAN DER HAMMEN, Thomas. 1977. *Investigaciones arqueológicas en los abrigos rocosos del Tequendana*. Bogotá: Banco Popular.
- DILLEHAY, Thomas. 2000. *The settlement of the Americas: A new prehistory*. New York: Basic books.
- FAGUNDES, Nelson, KANITZ, Ricardo, ECKERT, Roberta, VALLS, Ana, BOGO, Mauricio, SALZANO, Francisco, SMITH, David Glenn, SILVA, Wilson, ZAGO, Marco, RIBEIRO-DOS-SANTOS, Andrea, SANTOS, Sidney, PETZL-ERLER, Maria Luiza y BONATTO, Sandro. 2008. "Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas". *American Journal of Human Genetics*, 82:583-592.
- FELSENSTEIN, Joseph. 1985. "Phylogenies and the comparative method". *American Naturalist*, 125:1-15.
- FIGUEIRO, Gonzalo. 2006. *Estudio de las características y la continuidad de la población prehistórica de Arroyo Seco, Argentina, a través del ADN mitochondrial*. Tesis de Maestría, Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas, Montevideo.
- FORSTER, Peter. 2004. "Ice Ages and the mitochondrial DNA chronology of human dispersals: a review". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359:255-264.

- GOEBEL, Tedd, WATERS, Michael y O'ROURKE, Dennis. 2008. "The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas". *Science*, 319:1497-1502.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, Rolando, GONZÁLEZ-MARTÍN, Antonio, HERNÁNDEZ, Miquel, PUCCIARELLI, Héctor, SARDI, Marina, ROSALES, Alfonso, VAN DER MOLEN, Silvina. 2003. "Cranio-metric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California". *Nature*, 425:62-65.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, Rolando, BORTOLINI, Maria, SANTOS, Fabricio y BONATTO, Sandro. 2008. "The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view". *American Journal of Physical Anthropology*, 137:175-187.
- GUTIÉRREZ, María y MARTÍNEZ Gustavo. 2008. "Trends in the faunal human exploitation during the Late Pleistocene and Early Holocene in the Pampean region (Argentina)". *Quaternary International*, 191, 53-68.
- HERNÁNDEZ, Miquel, GARCÍA-MORO, Clara y LALUEZA-FOX, Carles. 1998. "Brief communication: Stature estimation in extinct Aónikenk and the myth of Patagonian gigantism". *American Journal of Physical Anthropology*, 105:545-551.
- HRDLICKA, Alex. 1937. "The origin and antiquity of the American Indian". *Annual Report of the Smithsonian Institution Washington*, 1923:481-494.
- IMBELLONI, José. 1938. "Tabla clasificatoria de los indios. Regiones biológicas y grupos raciales humanos de América". *Physis*, 12:228-248.
- KATZMARZYK, Peter y LEONARD, William. 1998. "Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends". *American Journal of Physical Anthropology*, 106:483-503.
- LALUEZA, Carles, PEREZ-PEREZ, Alejandro, PRATS, Eva, CORNUDELLA, Lluís y TURBON, Daniel. 1997. "Lack of founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra de Fuego-Patagonia". *Human Molecular Genetics*, 6:41-46.
- MALHI, Ripan, KEMP, Brian, ESHLEMAN, Jason, CYBULSKI, Jerome, SMITH, David Glenn, COUSINS, Scott y HARRY, Harold. 2007. "Mitochondrial haplogroup M discovered in prehistoric North Americans". *Journal of Archaeological Science*, 34:642-648.
- MELLARS, Paul. 2006. "Why did modern human populations disperse from Africa 60,000 years ago? A new model". *Proceedings of National Academy of Science USA*, 103:9381-9386.
- MERRIWETHER, Andrew, ROTHHAMMER, Francisco y FERRELL, Robert. 1995. "Distribution of the four lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave of migration for the New World". *American Journal of Physical Anthropology*, 98:411-430.
- MIOTTI, Laura y SALEMME, Mónica. 2004. "Poblamiento, movilidad y territorios entre las sociedades cazadoras recolectoras de Patagonia". *Complutum*, 15:177-206.
- MORAGA, Mauricio, ROCCO Paola, MIQUEL, Juan, NERVI, Flavio, LLOP, Elena, CHAKRABORTY, Ranajit, ROTHHAMMER, Francisco y CARVALLO, Pilar. 2000. "Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean aboriginal populations: implications for the peopling of the southern cone of the continent". *American Journal of Physical Anthropology*, 113:19-29.

- NEVES, Walter, PROUS, André, GONZÁLEZ-JOSÉ, Rolando, KIPNIS, Renato y POWELL Joseph. 2003. "Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: implications for the settlement of the New World". *Journal of Human Evolution*, 45:759-782.
- NEVES, Walter y HUBBE, Mark. 2005. "Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa, Brazil: implications for the settlement of the New World". *Proceedings of National Academy of Science USA*, 102:18309-18318.
- NEVES, Walter y PUCCIARELLI, Héctor. 1989. "Extra-continental biological relationships of early South American human remains: a multivariate analysis". *Ciencia Cultura*, 41:566-575.
- PEARSALL, Deborah. 2008. "Plant domestication and the shift to agriculture in the Andes". En: H. Silverman y W. Isbell (Eds.), *The handbook of South American archaeology*. New York: Springer. pp. 105-120.
- PEREZ, Sergio Ivan, BERNAL, Valeria y Paula GONZALEZ. 2007a. "Morphological differentiation of aboriginal human populations from Tierra del Fuego (Patagonia): Implications for South American peopling". *American Journal of Physical Anthropology*, 133:1067-1079.
- PEREZ, Sergio Ivan, BERNAL, Valeria y GONZALEZ, Paula. 2007b. "Evolutionary relationships among prehistoric human populations: an evaluation of facial morphometric data employing molecular based genealogies". *Human Biology*, 79:25-50.
- PEREZ, Sergio Ivan, BERNAL, Valeria, GONZALEZ, Paula, SARDI, Marina y POLITIS, Gustavo. 2009. "Discrepancy between cranial and DNA data of Early Americans: Implications for American peopling". *PLoS ONE*, 4(5):e5746.
- PEREZ, Sergio Ivan y MONTEIRO, Leandro. 2009. "Non-random factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern South American populations". *Evolution*, 63:978-993.
- PEREZ, Sergio Ivan, LEMA, Veronica, DINIZ-FILHO, José Alexandre F., BERNAL, Valeria, GONZALEZ, Paula, GOBBO, Diego, y PUCCIARELLI, Héctor. 2011. "The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and rate tests". *Journal of Biogeography*, 38:148-163.
- PRATES, Luciano y PEREZ, S. Ivan. 2011. "Continuity and change in early Southern South America". En: Aldenderfer, M. y Lanata, J.L. (Eds.), *The Oxford Handbook of South American Archaeology. Studying Human Diversity from Late Pleistocene to Colonial Times*. Oxford: Oxford University Press. Aceptado.
- PUCCIARELLI, Héctor, NEVES, Walter, GONZÁLEZ-JOSÉ, Rolando, SARDI, Marina, RAMÍREZ ROZZI, Fernando, STRUCK, Adelaida y BONILLA, Mary. 2006. "East-West cranial differentiation in human pre-Columbian populations of South America". *Homo*, 57:133-150.
- PUCCIARELLI, Héctor, GONZÁLEZ-JOSÉ, Rolando, NEVES, Walter, SARDI, Marina, RAMÍREZ ROZZI, Fernando. 2008. "East-West cranial differentiation in pre-columbian populations from Central and North America". *Journal of Human Evolution*, 54:296-308.

- PUCCIARELLI, Héctor, PEREZ, S. Ivan y POLITIS, Gustavo. 2010. "Early Holocene human remains from the Argentinean Pampas: Additional evidence for distinctive cranial morphology of Early South Americans". *American Journal of Physical Anthropology*, 143:298-305.
- PUCCIARELLI, Héctor. 2009. "Explicando el Paleoamericano y su probable extinción, a través de inferencias comparativas y experimentales". *RUNA*, 30(1):9-27.
- RAMACHANDRAN, Sohini, DESHPANDE, Omkar, ROSEMAN, Charles, ROSENBERG Noah, FELDMAN, Marcus y CAVALLI-SFORZA, Luca. 2005. "Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa". *Proceedings of National Academy of Science USA*, 102:15942-15947.
- RELETHFORD, John. 1994. "Cranio-metric variation among modern human populations". *American Journal of Physical Anthropology*, 95:53-62.
- ROTHHAMMER, Francisco y DILLEHAY, Tom. 2009. "The late Pleistocene colonization of South America: An interdisciplinary perspective". *Annals of Human Genetics*, 73:540-549.
- SARDI, Marina, RAMÍREZ ROZZI, Fernando, GONZÁLEZ-JOSÉ, Rolando y PUCCIARELLI, Héctor. 2005. "South Amerindian craniofacial morphology: diversity and implications for Amerindian evolution". *American Journal of Physical Anthropology*, 128:747-756.
- SCABUZZO, Clara y POLITIS, Gustavo. 2007. "Early-Holocene secondary burials in the Pampas of Argentina". *Current Research in Pleistocene*, 23:64-66.
- SCHEINSOHN, Vivian. 2003. "Hunter-gatherer archaeology in South America". *Annual Review of Anthropology*, 32:339-361.
- SCHLUTER, Dolph. 2000. *The Ecology of adaptive radiation*. Oxford: Oxford University Press.
- SCHURR, Theodore. 2004. "The peopling of the new world: perspectives from molecular anthropology". *Annual Review of Anthropology*, 33:551-583.
- STEELE, James y POLITIS, Gustavo. 2009. AMS 14C dating of early human occupation of southern South America. *Journal of Archaeological Science*, 36:419-429.
- TAMM, Erika, KIVISILD, Toomas, REIDLA, Maere, METSPALU, Mait, SMITH, David Glenn, MULLIGAN, Connie, BRAVI, Claudio, RICKARDS, Olga, MARTINEZ-LABARGA, Cristina, KHUSNUTDINOVA, Elsa, FEDOROVA, Sardana, GOLUBENKO, Maria, STEPANOV, Vadim, GUBINA, Marina, ZHADANOV, Sergey, OSSIPOVA, Ludmila, DAMBA, Larisa, VOEVODA, Mikhail, DIPIERRI, Jose, VILLEMS, Richard y MALHI, Ripan. 2008. "Beringian standstill and spread of Native American founders". *PLoS ONE*, 9:e829.
- WANG, Sijia, LEWIS, Cecil, JAKOBSSON, Mattias, RAMACHANDRAN, Sohini, RAY, Nicolas, BEDOYA, Gabriel, ROJAS, Winston, PARRA, Maria, MOLINA, Julio, GALLO, Carla, MAZZOTTI, Guido, POLETTI, Giovanni, HILL, Kim, HURTADO, Ana, LABUDA, Damian, KLITZ, William, BARRANTES, Ramiro, BORTOLINI, Maria Cátira, SALZANO, Francisco, PETZL-ERLER, Maria Luiza, TSUNETO, Luiza, LLOP, Elena, ROTHHAMMER, Francisco, EXCOFFIER, Laurent, FELDMAN, Marcus, ROSENBERG, Noah y RUIZ-LINARES, Andrés. 2007. "Genetic variation and population structure in native Americans". *PLoS Genetics*, 3:e185.