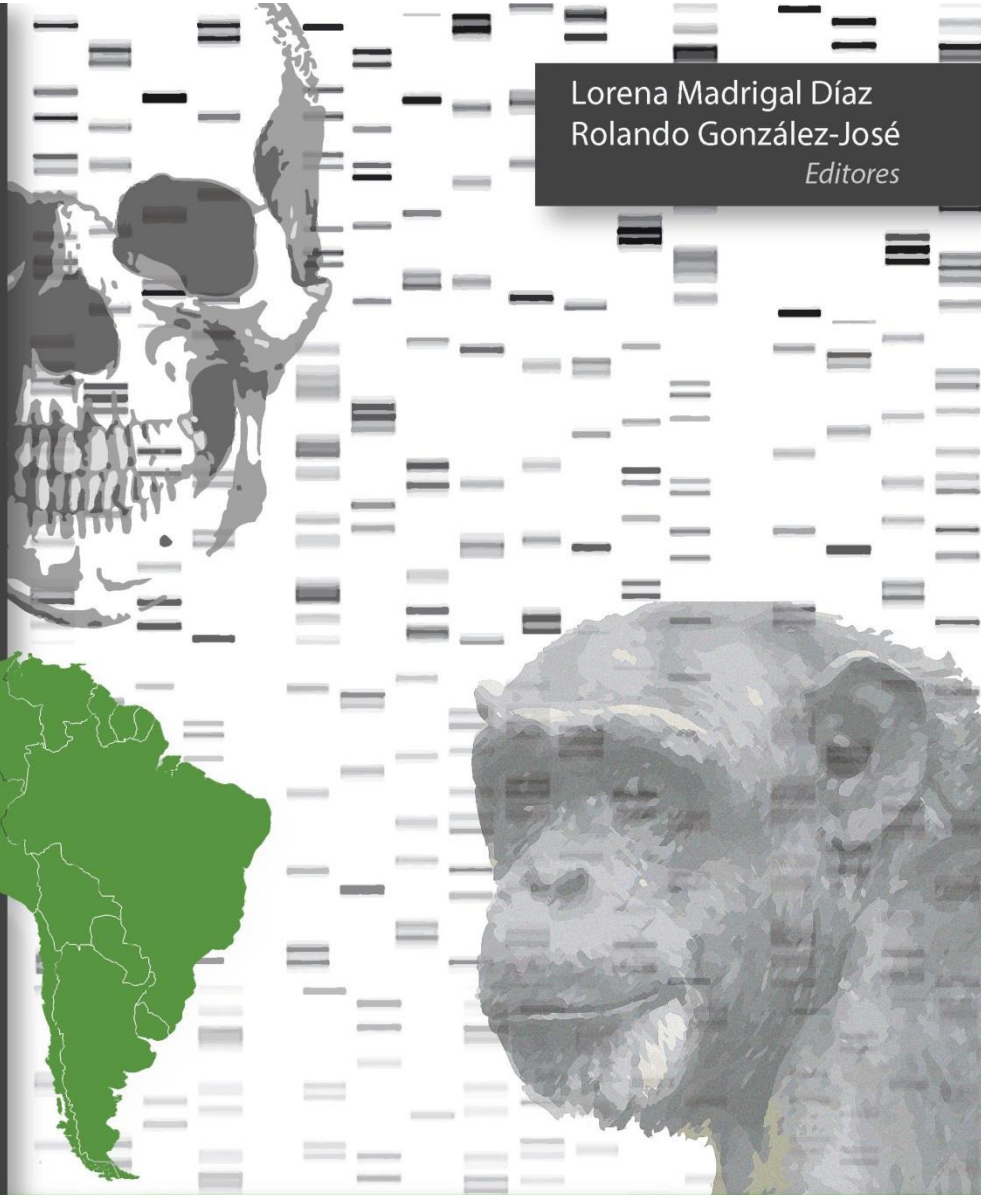




Lorena Madrigal Díaz  
Rolando González-José  
*Editores*



Introducción a la

# Antropología Biológica



# INTRODUCCIÓN A LA ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA.

Un libro publicado bajo los auspicios de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica (ALAB).

Editado por:

Lorena Madrigal Díaz y

Rolando González-José

ISBN 978-987-33-9562-8

Fecha de publicación: Enero, 2016.

Libro escrito, editado, producido y puesto en línea gratis y sin fin de lucro. Ninguna parte del libro puede venderse.

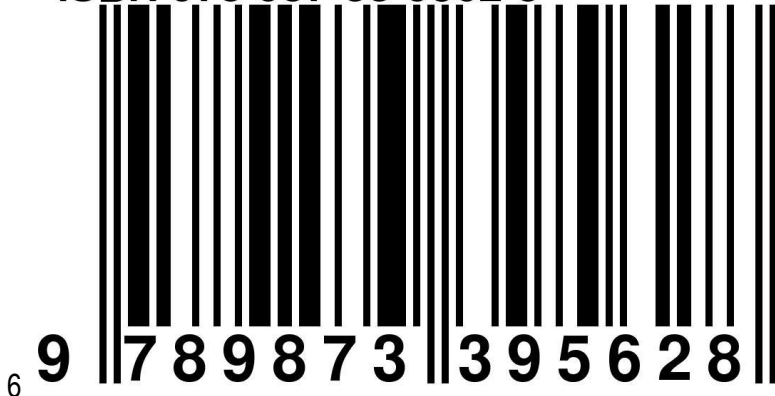
© Los autores y la ALAB. 2016.

La manera correcta de citar éste libro es:

Madrigal, L. y González-José R. (2016) Introducción a la Antropología Biológica. Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica. 679 pags. ISBN: 978-987-33-9562-8.

Diseño de portada: Mirsha Quinto Sánchez (Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas, Centro Nacional Patagónico-CONICET)

**ISBN 978-987-33-9562-8**



# Índice

Página

**Prólogo:** Un experimento en solidaridad y cooperación.

Madrigal Díaz, L y González-José, R..... 3

**Introducción:** La antropología biológica. González-José, R. y Madrigal Díaz, L. .... 5

## Primera Unidad: Teoría evolutiva y genética

1. El desarrollo de la Antropología Biológica en América Latina y la fundación de la ALAB. Salzano, F.M. y Rothhammer, F ..... 8
2. La evolución de la teoría evolutiva. Primera parte. Colantonio, S. et al.....20
3. La evolución de la teoría evolutiva. Segunda parte. Manríquez, G..... 39
4. Intersecciones entre la política cultural europea, el racismo y la bioantropología. Carnese, F.R. .... 62
5. Genética: De Mendel al conocimiento del funcionamiento del genoma. De Oliveira SF y Arcanjo Silva AC ..... 83

## Segunda Unidad: Los humanos en el contexto del orden Primates.

6. Explorando al orden Primates: La primatología como disciplina bioantropológica. Kowalewski, M. et al. .... 121
7. Ecología reproductiva humana. Núñez de la Mora A. et al. .... 174
8. Osteología antropológica. Conociendo la biología esquelética desde la antropología. Hernández Espinoza, PO. .... 213
9. Antropología forense: métodos, aplicaciones y derechos humanos en América Latina. Pacheco Revilla, G. .... 237
10. El análisis de ADN como herramienta de la antropología forense. Silva de Cerqueira, CC y Ramallo V. .... 261

## Tercera Unidad. Paleo-antropología y diáspora humana

11. Reconstrucción biocultural de la dieta en poblaciones antiguas: reflexiones, tendencias y perspectivas desde la bioarqueología. Cadena, B. et al.....283
12. Paleopatología: interpretaciones actuales sobre la salud en el pasado. Suby, J. et. al ..... 322
13. Evolución de los Primates: desde su origen hasta los primeros registros de homínidos. Tejedor, MF. .... 360
14. La evolución de los géneros *Australopithecus* y *Paranthropus*. Makinistian, A..... 418
15. El género *Homo*. Martínez Latrach, F ..... 442
16. La dispersión de *Homo sapiens* y el poblamiento temprano de América. Bisso-Machado R. et al. .... 468

17. Aportes de la Paleogenética a la comprensión de la filogenia de <i>Homo sapiens</i> . Dejean, CB. ....	496
---	-----

#### **Cuarta Unidad. El estudio de los humanos contemporáneos.**

18. Transición demográfica, epidemiología, y modelos de eficacia biológica (fitness) en América Latina. Luna Gómez F y González-Martín A.....	513
19. Ecología de las poblaciones humanas: desarrollo ontogénico, alimentación y nutrición. Rosique Gracia J. y García AF.....	538
20. Co-evolución genes-cultura. Araneda Hinrich N.....	574
21. La evolución en poblaciones Americanas. Sans, M.....	588
22. Caracterización de la dentición humana y aportes de la antropología dental para los estudios evolutivos, filogenéticos y adaptativos. Bollini, GA et al....	619
23. Evolución, desarrollo y salud. Nepomnaschy A. et al.....	650

<b>LISTA DE AUTORE (A)S Y EDITORE(A)S.....</b>	<b>674</b>
--	------------

---

# CAPÍTULO 16. LA DISPERSIÓN DE *HOMO SAPIENS* Y EL POBLAMIENTO TEMPRANO DE AMÉRICA.

RAFAEL BISSO-MACHADO<sup>1</sup>, VIRGINIA RAMALLO<sup>2</sup>, FRANCISCO MAURO SALZANO<sup>3</sup>, MARIA CÁTIRA BORTOLINI<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Universidad de la República. Tacuarembó, Uruguay. rafaebmachado@gmail.com

<sup>2</sup> CONICET. Puerto Madryn, Argentina. ramallo@cenpat-conicet.gob.ar

<sup>3</sup> Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Brasil. francisco.salzano@ufrgs.br

<sup>4</sup> Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Brasil. maria.bortolini@ufrgs.br.

## 1. INTRODUCCIÓN

Desde hace mucho tiempo, el ser humano emplea la ciencia para responder a las preguntas que se formula sobre sí mismo, sobre su origen como especie, su actual distribución geográfica o las características particulares que identifican a cada población. La arqueología y la paleoantropología son las disciplinas que tradicionalmente investigan el pasado humano, en particular de aquellos grupos que no dejaron ningún tipo de registro escrito. A partir de la revolución de la genética y la biología molecular, dos campos relativamente recientes del conocimiento, se cuenta con nueva información para rescatar la historia aún no contada de nuestra especie. La antropología biológica incorpora así nuevas perspectivas y nuevas herramientas de trabajo.

En este capítulo se presenta una revisión de hallazgos científicos sobre el surgimiento del *Homo sapiens*, pasando por su dispersión alrededor del planeta y su llegada al continente americano, haciendo especial hincapié en datos genéticos.

## 2. ÁFRICA COMO CUNA DE ORIGEN

Antes de hablar de la especie *Homo sapiens* y su dispersión, precisamos centrarnos en su origen. Inicialmente se creía que *Australopithecus* era el género más antiguo de homínidos, pero esta idea cambió con el hallazgo de tres especies con registros mucho más remotos (~4-7 millones de años atrás o *Mya*, por sus siglas en inglés): *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet et al., 2002), *Orrorin tugenensis* (Haile-Selassie, 2001) y *Ardipithecus ramidus* (Suwa et al., 2009; White et al., 2009). En

las tres se han descrito indicios de bipedismo, característica que ha llevado a incluirlas en la filogenia humana (ver capítulo al respecto en este libro).

Aunque aún existe mucha controversia sobre la filogenia y nomenclatura de los homínidos (González-José et al., 2008b; Endicott et al., 2010; Schwartz y Tattersall, 2010), es posible trazar una línea probable de origen y descendencia, desde *Ardipithecus ramidus* (~4,4 Mya) pasando por *Australopithecus anamensis* (~3,5 Mya), *Australopithecus afarensis* (~3,5 Mya), *Australopithecus africanus* (~3,3 Mya), *Paranthropus* y *Homo* (~2,5 Mya; Johanson y Edgar, 1996; Leakey et al., 1998; Kimbel y Deleuzene, 2009).

Se identificaron varias especies dentro del género *Homo*, tres de ellas (*Homo habilis*, *Homo rudolfensis* y *Homo ergaster*) convivieron en la misma región, alrededor del lago Turkana, Kenia, hace aproximadamente 2 Mya (Tattersall, 1997). La superposición temporal dificulta estimar relaciones precisas de ancestro-descendiente (Johanson y Edgar, 1996). Hasta ese momento, la presencia de homínidos se encontraba restringida a África. Sin embargo, hace ~1,8 Mya, esta historia comienza a cambiar, ya que los registros paleoantropológicos señalan la presencia de homínidos en Europa, Asia y Oceanía. En 1891, en la isla de Java, Eugene Dubois encontró el primer ejemplar de lo que luego se conocería como *Homo erectus*.

El surgimiento del *Homo sapiens* moderno habría tenido lugar hace aproximadamente 155.000 años atrás, siguiendo una línea que incluye a *Homo erectus*, *Homo sapiens* arcaico y, finalmente, *Homo sapiens* moderno. Todos estos eventos evolutivos sucesivos ocurrieron en África (Gibbons, 2002; Schwartz y Tattersall, 2010), el fósil más antiguo de un espécimen identificado como *Homo sapiens* moderno fue encontrado en Etiopia, datado en ~195.000 años atrás (White et al., 2003; Haile-Selassie et al., 2004; McDougall et al., 2005).

Los datos resumidos en el párrafo anterior fueron obtenidos a partir de investigaciones paleoantropológicas, estudios genéticos posteriores empleando muestras de individuos contemporáneos corroboraron este origen africano de *Homo sapiens*. Trabajos pioneros con ADN mitocondrial (Primera Región Hipervariable o *HVS-I*, ver Box 1) introdujeron la hipótesis de la monogénesis africana (Cann et al., 1987; Vigilant et al., 1991) según la cual el *Homo sapiens* moderno se habría originado en un evento relativamente reciente (~160.000 años atrás) a partir de una población pequeña y aislada de *Homo sapiens* arcaico africano, pudiendo inclusive ser identificada una madre común para toda la humanidad, popularmente conocida como la “Eva mitocondrial”.

Los postulantes de esta hipótesis señalaron que esta “madre” no fue la primera mujer, pero sí

**Box 1 Algunas definiciones importantes en Genética Poblacional.** Se denomina *genoma* al conjunto total de ADN presente en una célula. El *genoma mitocondrial humano* comprende sólo 16.569 pares de bases, en tanto el *genoma nuclear* comprende más de 6 billones de pares de bases, organizados en 22 cromosomas autosómicos y un par de cromosomas sexuales (X e Y). El cromosoma Y es transmitido en forma directa desde el padre a sus hijos varones, mientras que el ADN mitocondrial es heredado desde la madre a todos sus hijos, a través del óvulo (*herencia uniparental*).

En el ADN es posible identificar regiones codificantes y no codificantes. Las primeras, al expresar un producto funcional, están sujetas a presiones selectivas por lo que su margen de variación es acotado. El ADN no codificante puede cambiar modificando su composición o longitud. Si las variantes son heredadas, pueden llegar a presentar frecuencias diferenciales y la variante se clasifica como un **marcador polimórfico**. Con el paso del tiempo, algunas poblaciones serán portadoras del estado o alelo ancestral para determinado marcador y otras del derivado. Estas relaciones jerárquicas pueden graficarse en un árbol filogenético que ilustra los efectos de la migración y la deriva, dos fuerzas que moldean la variabilidad poblacional (Underhill y Kivisild, 2007). Cada rama del árbol es un linaje o **haplogrupo** y se distingue por un conjunto de mutaciones características, heredadas todas en bloque, para las que puede suponerse un origen común. El término **haplotipo** se refiere a la combinación de los posibles estados alélicos de distintos marcadores en una misma molécula de ADN (Jobling et al., 2004). El *genoma mitocondrial humano* es una molécula circular cuya región no codificante se denomina **región control** o **D-loop** y es altamente variable de una población a otra. Se divide en secciones menores llamadas **Regiones Hipervariables** o **HVS**, por sus siglas en inglés (Hypervariable Segment). Se han establecido árboles filogenéticos tanto para el ADN mitocondrial como para el cromosoma Y, en los que las distintas ramas se designan mediante una combinación de letras y números (como, por ejemplo, A2, B2, C1 o D1). Cada rama tiene una distribución geográfica particular, lo que hace de las filogenias poblacionales una herramienta especialmente útil en investigaciones antropológicas, médicas o forenses.

la mujer que portaba el linaje mitocondrial ancestral a todos los demás (Stoneking, 1994). Estudios posteriores con diferentes tipos de marcadores, incluyendo los del genoma nuclear, han corroborado sistemáticamente la “*Out-of-Africa hypothesis*” (véase Gravel et al., 2011; Li y Durbin, 2011; McEvoy et al., 2011; Lukic y Hey, 2012).

### 3. LA LLEGADA A EUROPA, ASIA Y OCEANÍA

La primera migración desde África de *Homo sapiens* anatómicamente moderno ocurrió probablemente hace ~140.000 y ~52.000 años, durante un período interglaciar (Gutenkunst et al., 2009; Armitage et al., 2011; Lukic y Hey, 2012). En Europa, las primeras señales de presencia de

*Homo sapiens* moderno están datadas entre 40.000-30.000 años atrás (Dodge, 2012; Haber et al., 2013). Considerando que otros homínidos ya vivían en Europa, Asia y Oceanía en el mismo período, es bastante probable que hayan interactuado, aunque las consecuencias de esos posibles contactos no aparecen de manera clara en los registros fósiles y arqueológicos (Schwartz y Tattersall, 2010; Dodge, 2012). Estudios con secuencias completas de genomas nucleares y mitocondriales revelan detalles de lo sucedido durante el contacto entre *Homo sapiens* modernos y Neandertales y también entre *Homo sapiens* y Denisovanos (Green et al., 2010; Reich et al., 2010). Estos últimos constituyen probablemente una rama hermana, aunque divergente, de los típicos Neandertales. El espécimen conocido como Hombre de Denisova fue encontrado en la caverna del mismo nombre en las montañas Altai, en el sur de Siberia. Estos individuos habrían vivido desde épocas remotas hasta hace cerca de 30 mil años atrás (Green et al., 2010; Lowery et al., 2013). Según los datos genómicos, los no-africanos modernos tienen entre 1% a 7,3% de ADN nuclear de origen Neandertal (Green et al., 2010; Lohse y Frantz, 2014). Los melanesios contemporáneos tendrían de 4% a 6% de genes de origen Denisovano, porcentaje que llegaría a 6% en poblaciones de Papua, Nueva Guinea (Meyer et al., 2012). Sánchez-Quinto et al. (2012) también encontraron señales de hibridación Neandertal (pre-Neolítico) en individuos del norte de África, apuntalando la hipótesis que las únicas poblaciones no afectadas por eventos de flujo génico con Neandertales fueron las sub-saharianas.

Estas evidencias de hibridación entre humanos modernos y otros representantes del género *Homo* nos lleva a plantearnos si habrían sido o no realmente especies diferentes (Gibbons, 2002). La sustitución completa por humanos modernos, postulada por el modelo “*Out-of-Africa*” puede ser cuestionada a favor de modelos alternativos que admitan algún nivel de asimilación entre homínidos locales arcaicos y los migrantes modernos (Paixão-Côrtes et al., 2012).

Hace 30-25 mil años atrás desaparecen todos los vestigios de Neandertales y Denisovanos en Eurasia. A partir de entonces no existen otras especies competidoras y todos los continentes, incluida América, fueron colonizados por *Homo sapiens*.

## 4. EL POBLAMIENTO DE AMÉRICA Y LOS NATIVOS AMERICANOS

### a. EL PAPEL DE BERINGIA

Beringia era una extensión de tierra de alrededor de 1.000.000 km<sup>2</sup>, expuesta durante la última glaciación en el Pleistoceno tardío (hace ~21.000 años) y no habitada por ningún grupo humano hasta entonces (Santos et al., 2007). Los migrantes del Este habrían permanecido por lo menos 5.000 años



en ese lugar, tiempo suficiente para el surgimiento de variantes genéticas autóctonas, tanto en el genoma nuclear (Schroeder et al., 2007) como en el mitocondrial (Bonatto y Salzano, 1997a; Fagundes et al., 2008) y en el cromosoma Y (Pena et al., 1995; Bortolini et al., 2003).

La Figura 1 sintetiza el papel de Beringia durante el poblamiento de América, desde su surgimiento en el Último Máximo Glacial hasta su desaparición y consecuente formación del Estrecho de Bering. En la misma figura se resume la propuesta de González-José et al. (2008a) en la que datos de morfología craneana, de marcadores mitocondriales autosómicos y de cromosoma Y, además de lingüísticos y culturales, fueron utilizados en conjunto para construir un modelo interdisciplinario sobre el poblamiento de nuestro continente.

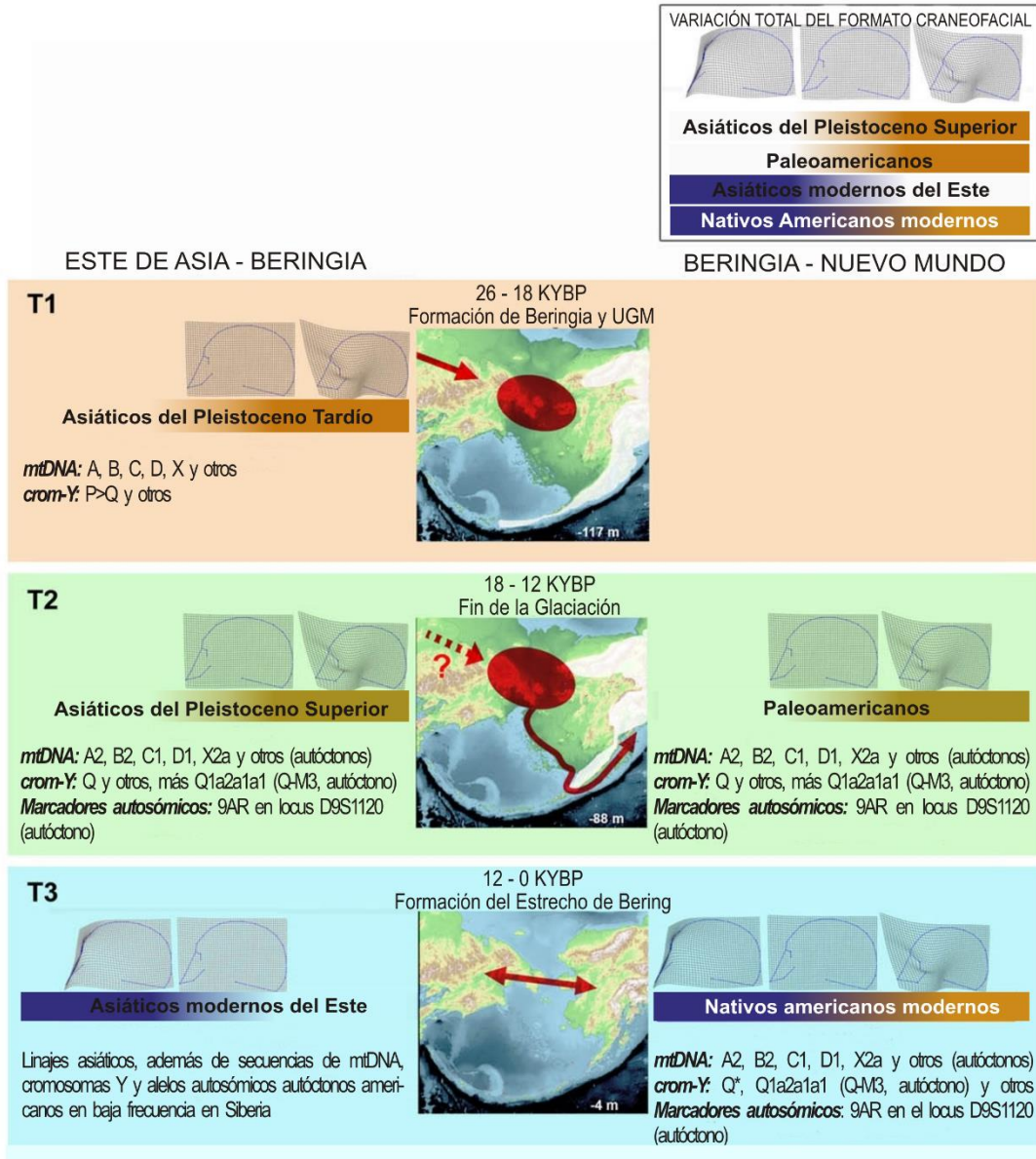
Beringia era considerada la región de origen de los linajes mitocondriales que ingresaron a América (Bonatto y Salzano, 1997a), teoría que fue fuertemente corroborada por los estudios posteriores con genomas mitocondriales completos, revelando la presencia de haplogrupos autóctonos (A2, B2, C1, D1 y X2a) derivados de los asiáticos A, B, C, D y X (ver BOX 1). Dentro de los haplogrupos autóctonos americanos se identificaron linajes “privados” del ADN mitocondrial (en adelante, ADNmt), que resultan útiles para rastrear los movimientos poblacionales en regiones específicas (Figueiro et al., 2011). Chatters y colaboradores (2014) informaron el hallazgo de un esqueleto humano en una caverna sumergida en la Península del Yucatán, México (datado en 12.000-13.000 años antes del presente), identificándose la presencia temprana en América del haplogrupo D1, un linaje mitocondrial derivado de Beringia.

Resulta evidente que Beringia fue algo más que un simple corredor de pasaje. En su estadía en esta región, quienes luego ocuparán América empezaron a diferenciarse de las poblaciones asiáticas de las que provenían (Bonatto y Salzano, 1997a; Tamm et al., 2007; Fagundes et al., 2008), lo que también fue constatado por estudios de cromosoma Y (Pena et al., 1995; Santos et al., 1999). La transición C→T en la posición 181 del locus DYS199/M3 define el haplogrupo actualmente denominado como Q1a2a1a1 (International Society of Genetic Genealogy, 2014). Anteriormente llamado Q1a3a (Karafet et al., 2008) o Q3 (The Y Chromosome Consortium, 2002), es el linaje de la mayoría de los varones nativos contemporáneos. Esta mutación debe haberse originado en Beringia (Underhill et al., 1996; Lell et al., 1997; Santos et al., 2007). Estudios con marcadores de tipo STR (llamados así por sus siglas en inglés *short tandem repeat*, secuencias en las que un fragmento de pocos pares de bases se repiten en forma consecutiva. También son llamados microsátélites) en cromosomas pertenecientes a este linaje, mostraron claramente una acumulación de nuevas variantes asociadas

al proceso de radiación poblacional a lo largo del continente (Scozzari et al., 1997; Bortolini et al., 2003), como la variante andina (Q1a3a4) descrita por Jota y colaboradores (2011). Para más detalles sobre estos linajes, léase la reciente revisión completa de Bisso-Machado y colaboradores (2012).

La presencia de haplogrupos mitocondriales en común entre polinesios y nativos americanos (Cann, 1994) llevó a considerar al océano Pacífico como una posible ruta alternativa de colonización. Bonatto y colaboradores (1996) refutaron esta idea, pero recientemente volvió a plantearse debido al hallazgo de linajes mitocondriales característicos de Polinesia obtenidos en cráneos de botocudos, un grupo extinto del interior de Brasil, que datan del siglo XIX (Gonçalves et al., 2013). Sin embargo, los autores descartan un contacto directo trans-Pacífico y consideran más probable la introducción de estos linajes por el comercio de esclavos africanos, ya que los mismos haplogrupos se encuentran en la isla de Madagascar, vecina a Mozambique, una ex – colonia portuguesa y conocido puerto proveedor de esclavos hacia Brasil.

Dadas las dificultades evidentes de salvar la gran distancia marítima, el océano Pacífico como vía de colonización del Nuevo Mundo aún es controversial, pero tal vez la costa pacífica de nuestro continente haya sido una alternativa para la expansión norte-sur de los primeros americanos. En un estudio del año 2013, Roewer y colaboradores analizaron los linajes paternos de 1011 sudamericanos, representando 50 poblaciones nativas diferentes y detectaron por primera vez variantes del haplogrupo C3\* en Ecuador. Estos linajes de origen asiático estaban prácticamente confinados a Norteamérica y no se han detectado aún en Centroamérica, lo que sugiere una introducción tardía de C3\* en América del Sur hace más de 6.000 años, a través de rutas costeras. La baja tasa de migración posterior explicaría la ausencia de este linaje masculino en el resto del continente.



**Figura 1:** Síntesis del modelo interdisciplinario propuesto por González-José et al. (2008a).

T1: Beringia se forma durante el Último Máximo Glacial y los migrantes venidos desde Asia se establecen allí. Estos individuos tenían una morfología craneofacial poco diferenciada y traían consigo los haplogrupos mitocondriales basales: A, B, C, D, X y el haplogrupo Q del cromosoma Y.

T2: La glaciación termina, Beringia comienza a sumergirse mientras se abren corredores de pasaje en América del Norte, gracias a la retracción de los glaciares. La ruta costera fue la primera en establecerse. Los fósiles humanos de este periodo, tanto asiáticos como Paleoamericanos presentan una morfología craneofacial aún poco diferenciada. Durante la estadía en Beringia, surgen haplogrupos/alelos autóctonos del cromosoma Y, ADNmt y genoma nuclear (9AR, por ejemplo).

T3: Ver página siguiente.

## b. ORIGEN DE LAS MIGRACIONES

Ya en 1589, el jesuita español José Acosta sugirió que algunos grupos de cazadores – recolectores habrían llegado a América desde Asia siguiendo a sus presas (Santos et al., 2007). Muchos siglos después, estudios con marcadores genéticos clásicos corroboraron tal postulación (Spuhler, 1972; Salzano et al., 1986; Cavalli-Sforza et al., 1994; Crawford, 1998; O'Rourke, 2006).

En cuanto a la región de origen de los primeros americanos, los estudios iniciales con haplogrupos mitocondriales postulaban que habrían llegado desde Siberia y/o Mongolia (Neel et al., 1994; Forster et al., 1996; Merriwether et al., 1996). A partir de datos del cromosoma Y, otros autores planteaban que los migrantes serían oriundos de la región en torno al lago Baikal (Karafet et al., 1999), en el sudoeste de Siberia. También se sugirió que los pueblos que habitan en la cuenca del río Yenisey y las montañas Altai, tendrían un ancestro común con los nativos americanos (Santos et al., 1999; Wells et al., 2001; Seielstad et al., 2003; Zegura et al., 2004; Dulik et al., 2012b). Bortolini et al. (2003) encontraron evidencias de que los migrantes habrían llegado desde el norte de la actual Mongolia o el sudeste de Siberia y corroboraron la probable conexión euroasiática identificada anteriormente en el estudio de Santos y colegas (1999).

A partir de la secuencia completa del genoma nuclear de un espécimen de 24.000 años encontrado en Mal'ta, Siberia, se postuló que la población a la que habría pertenecido el llamado "*Mal'ta boy*" sería genéticamente próxima a los nativos americanos. Se estima que entre 14% a 38% del genoma nativo americano tendría su origen en esta región (Raghavan et al., 2014). Los autores, sin embargo, no consiguieron articular sus hallazgos con los datos provenientes de otras áreas del conocimiento y dejaron un margen para interpretaciones equivocadas sobre el origen de los nativos americanos, como una supuesta conexión más directa con Europa (Yong, 2013).

---

T3: Beringia ya no existe y en su lugar se ha formado el Estrecho de Bering. En las poblaciones asiáticas del este se registra una morfología craneofacial bastante derivada. En los nativos americanos se verifica un gradiente, desde poco hasta bastante derivada, pasando por todos los tipos craneofaciales intermedios. En América existe haplogrupos autóctonos tanto de ADNmt como de cromosoma Y. En el este de Asia, además de los linajes propios, también se encuentran linajes de cromosoma Y, ADNmt y alelos autosómicos nativos de América. Estas variantes en baja frecuencia en Siberia demuestran la existencia de un flujo génico continuo en el Círculo Polar Ártico.

### c. LA ÉPOCA DE LA LLEGADA A AMÉRICA

Las estimaciones sobre el periodo de llegada varían mucho de acuerdo al escenario considerado o a la metodología empleada. Las investigaciones a partir de *HVS-I* o *HVS-I + HVS-II* del ADNmt (*HVS* por sus siglas en inglés *Hypervariable Segment*, regiones altamente polimórficas del genoma mitocondrial) postulan una fecha de llegada/diferenciación/expansión que varía entre 40.000 a 6.000 años antes del presente (Torroni et al., 1992; Forster et al., 1996; Bonatto y Salzano, 1997a, b; Starikovskaya et al., 1998; Stone y Stoneking, 1998; Tamm et al., 2007; Figueiro et al., 2011). Los estudios con genoma mitocondrial completo consiguen dar mayor especificidad: hace 23.000 a 19.000 años atrás se habría iniciado la diferenciación de las poblaciones asiáticas que colonizaron y habitaron Beringia, siendo registrada una fuerte expansión hace ~18.000 años, finalizando hace ~15.000 años (Fagundes et al., 2008). Estos autores postulan la posibilidad que dicha expansión habría estado asociada a la entrada al continente americano, los registros arqueológicos en América del Norte, en Siberia y en las regiones aún expuesta de la antigua Beringia avalan estas dataciones (Goebel et al., 2008).

Los primeros estudios a partir de datos de cromosoma Y eran más limitados y apenas podían señalar que el poblamiento de América se habría producido en algún momento durante el Pleistoceno (Pena et al., 1995). Dataciones más recientes, basadas en la variación de marcadores *STRs* en cromosomas de los linajes Q1a2a1a1/Q3/Q1a3a, apuntan que los migrantes habrían llegado hace entre ~18.000 y ~13.000 años atrás (Bortolini et al., 2003; Zegura et al., 2004; Santos et al., 2007; Malyarchuk et al., 2011). Estos números son compatibles con los resultados de estudios con ADNmt y con los datos obtenidos con *SNPs* autosómicos (*SNP* por sus siglas en inglés *Single-nucleotide polymorphism*, polimorfismos de una sola base) (Reich et al., 2012). Jacobs y colaboradores (2004) publicaron dataciones equivalentes a partir de datos paleontológicos: la entrada a América estaría asociada al final de la última glaciación, hace aproximadamente 13.000 años atrás. Sin embargo, los datos paleoclimáticos señalan dos ventanas de tiempo en las cuales este ingreso al Nuevo Mundo habría sido ecológicamente posible: la primera entre 40.000 a 20.000 años atrás y la segunda de 16.000 a 12.500 años atrás (Pielou, 1992; Hoffecker y Elias, 2007). La inmensa mayoría de los hallazgos señalan que la entrada efectiva se habría producido durante la ventana de tiempo más reciente. No obstante, Fariña et al. (2013) obtuvieron un fechado de 30 mil años para las marcas de una supuesta acción humana en restos óseos de perezoso gigante, en un sitio arqueológico de Uruguay. Si existieron migraciones en épocas tan tempranas, éstas fueron protagonizadas por

individuos que no dejaron registros arqueológicos o paleantropológicos incuestionables, ni tampoco una señal detectable a nivel genómico entre los aborígenes actuales.

#### d. EL NÚMERO TOTAL DE MIGRACIONES

En 1986, el lingüista J.H. Greenberg, junto con el bioantropólogo C.G. Turner II y el genetista S.L. Zegura propusieron un modelo de colonización de tres oleadas migratorias. Esta propuesta, innovadora para su época, buscaba integrar datos de las diferentes áreas e indicaba que la primera migración habría sucedido hace 12.000 años atrás, dando origen a los Amerindios (*Amerinds*), mientras que la segunda habría originado a los grupos Na-dene y la tercera a los Aleutianos y Esquimales (Greenberg et al., 1986). Aunque muy controvertido, este planteo sirvió como un importante paradigma y solo 22 años después se propuso un nuevo modelo integral (González-José et al., 2008a; ver síntesis en la Figura 1). En este último trabajo, los autores destacan que la mayor dificultad fue la falta de conexión entre las diferentes áreas del conocimiento y que solo una visión integrada podría exponer un escenario realista para el poblamiento americano y todas sus consecuencias. (González-José et al., 2008a). Existen, además, otros factores intrínsecos rara vez considerados, como el relativamente bajo pero constante flujo génico bi-direccional entre los habitantes del extremo oeste de Alaska y los del extremo este de Siberia. La idea que los pueblos del Nuevo y Viejo Mundo habrían permanecido en completo aislamiento reproductivo luego de la desaparición de Beringia es un mito (González-José et al., 2008a). Los diferentes patrones craneofaciales encontrados en América pueden deberse tanto a estas migraciones como a una evolución autóctona a partir de un *stock* ancestral con amplia variación intrínseca. Otros estudios con datos de *STRs* y simulaciones demográficas por computadora corroboraron el modelo propuesto por González-José y colegas (Ray et al., 2010). La cada vez mejor conocida variabilidad de genomas mitocondriales americanos (Achilli et al., 2013) también puede ser interpretada dentro del modelo.

Como ya se mencionó, los estudios iniciales con *HVS-I* mostraban que los genomas mitocondriales presentes en los amerindios contemporáneos poseen las mutaciones características de los haplogrupos asiáticos A, B, C, D y X (Schurr y Sherry, 2004; ver revisión más reciente en Bisso-Machado et al., 2012). Para algunos autores, este hecho era compatible con la hipótesis de múltiples migraciones hacia el continente, cada una introduciendo un nuevo linaje (Torroni et al., 1992, 1993; Horai et al., 1993). Investigaciones posteriores con nuevas metodologías y un número mayor de muestras postularon que la población ancestral de todos los nativos americanos era polimórfica a nivel de haplogrupos mitocondriales, habiendo entonces ocurrido desde Asia una única y gran migración

(Merriwether et al., 1995; Bonatto y Salzano, 1997a, b; Stone y Stoneking, 1998; Malhi et al., 2002; Fagundes et al., 2008).

La existencia de un único haplotipo fundador de cromosoma Y (Q1a2a1a1/Q3/Q1a3a; Pena et al., 1995) corroboraba la idea de que los colonizadores habrían llegado en una única corriente migratoria, pero posteriormente, el hallazgo de dos linajes fundadores diferentes (Karafet et al., 1999; Ruiz-Linares et al., 1999; Lell et al., 2002; Bortolini et al., 2003) llevó a postular la existencia de dos grandes eventos migratorios. Sin embargo, la existencia de estos dos linajes, con patrones filogeográficos diferentes, no resulta evidencia necesaria ni tampoco suficiente como para sostener la ocupación en dos migraciones (Tarazona-Santos y Santos, 2002). Dulik et al. (2012a) investigaron la variabilidad del cromosoma Y, ADNmt y marcadores nucleares de herencia bi-parental y propusieron que nuestro continente habría sido colonizado por una corriente migratoria principal, seguido de una secundaria y de la consecuente expansión demográfica por el territorio. A su vez, la presencia en América de diferentes morfologías craneofaciales (una no-diferenciada y otra derivada/mongoloide), también abonó la idea de dos corrientes migratorias principales (Neves y Pucciarelli, 1991; Neves y Hubbe, 2005).

En una de las publicaciones más recientes en esta área, se analizaron ~365.000 SNPs autosómicos en muestras de 52 poblaciones nativas americanas y 17 siberianas, (Reich et al., 2012), señalando un patrón similar al anterior modelo de Greenberg et al. (1986). No fueron tres migraciones equivalentes: la primera y más importante habría sido la responsable de la ocupación humana de todo el continente, seguida por al menos dos migraciones más, con impacto más restringido. Amorim et al. (2013) también propone un rescate del trabajo de Greenberg, analizando la concordancia de los diferentes modelos lingüísticos con los datos genéticos de nativos americanos.

Recientemente, Bortolini et al. (2014) reforzaron la importancia y actualidad del modelo de González-José con nuevos datos craneométricos y nuevos análisis en muestras de cromosoma Y, destacando la importancia de integrar diferentes áreas del conocimiento a fin de conseguir interpretaciones más robustas.

## 5. MIGRACIONES INTERNAS DENTRO DEL CONTINENTE AMERICANO

Un punto aún no dilucidado es la fecha de entrada a América del Sur. Estudios con ADNmt indican aproximadamente 15.000 años atrás (Bodner et al., 2012; de Saint Pierre et al., 2012a,b). Si bien esta estimativa es coherente con las dataciones del sitio arqueológico de Monte Verde, Chile

(~14.500 años atrás; Dillehay, 1999; Dillehay et al., 2008), presenta cierta superposición con las dataciones del ingreso a América del Norte, como se mencionara en los párrafos anteriores. De cualquier modo, el desplazamiento a lo largo del continente habría sido rápido (Bortolini et al., 2003) y especialmente importante a través de la ruta costera (Reich et al., 2012).

Además de la entrada a América del Sur, resulta especialmente interesante conocer las migraciones posteriores y las diferentes rutas mediante las cuales el sub-continente fue ocupado. Podemos citar el caso de dos pueblos pertenecientes a los dos troncos lingüísticos con mayor número de hablantes en Brasil: Tupi y Ge. El grupo ancestral que originaría todas las tribus Tupí habría partido desde la margen sur del río Amazonas, hace aproximadamente 4.000 años antes del presente, expandiéndose con enorme éxito y estableciéndose hasta el sur y sudeste del litoral brasileiro, además de Paraguay, Argentina y Uruguay (Marrero et al., 2007). Este punto de origen aún es foco de cierta controversia, dependiendo del método utilizado para determinarlo (Rodrigues, 1964; Migliazza, 1982; Urban, 1996, 1998; Heckenberger et al., 1998; Noelli, 2008). Los estudios morfológicos también indican un origen amazónico para los Tupi (Neves et al., 2011). Marrero et al. (2007), analizando ADNmt de muestras guaraníes (pertenecientes al tronco lingüístico Tupi), encontraron una significativa pérdida de la diversidad desde la región de origen, hacia el sur (Marrero et al., 2007).

La dispersión de los Tupí se considera una de las migraciones más grandes y exitosas a nivel continental (Rodrigues, 1964; Migliazza, 1982; Urban, 1996, 1998; Heckenberger et al., 1998; Noelli, 2008). De hecho, es considerada una expansión, debido a la eficacia en la explotación de los recursos del medio y a la ocupación permanente de los nuevos territorios conquistados (Noelli, 2008). Los motivos pueden haber sido muy diversos y no mutuamente excluyentes: presiones demográficas y/o socioculturales, búsqueda de nuevas tierras cultivables, sequías prolongadas, etc. (Schmitz, 1997).

El origen de la familia lingüística Ge puede especularse entre los ríos San Francisco y Tocantins (Brasil; Carneiro da Cunha, 1998). Los pueblos Ge, en su gran mayoría, habitan las regiones central y este del llamado *Cerrado* brasileño, que es un macizo precámbrico que cubre la mayoría de las regiones oriental, meridional y central del Brasil, con alturas máximas de 2890 metros.. Hace aproximadamente 3.000 años atrás, también tuvo lugar un gran desplazamiento hacia el sur (Marrero et al., 2007). Los grupos Tupi y Ge tuvieron patrones migratorios distintos, con la interesante consecuencia que las lenguas habladas por pueblos distantes podrían estar próximamente relacionadas (Migliazza, 1982; Urban, 1996; Rodrigues, 2002).



Utilizando datos de ADNmt de 36 tribus de Brasil, Ramallo y colaboradores (2013), aportaron más información sobre los diferentes modelos demográficos. El patrón de dispersión de aldeas conocido como de *fusión-fisión* (Neel y Salzano; 1967; ver más detalles abajo) es un fenómeno cultural con potencial catalizador para cambios microevolutivos, que influyó en el perfil genético de las poblaciones involucradas. Entre los Ge, algunas tribus localizadas próximas geográficamente resultaron bastante diferentes en sus linajes mitocondriales y fue posible inferir que mientras las razones que llevaron a la fisión (peleas, enfrentamientos por hechicerías, etc.) no desaparecieran de la memoria colectiva de los grupos involucrados (Halbwachs, 1992; Russell, 2006), las fusiones no tendrían lugar (Ramallo et al., 2013).

## 6. VARIABILIDAD EN LAS POBLACIONES AMERINDIAS

Los grupos humanos que colonizaron América tuvieron que adaptarse rápidamente a nuevos ambientes y se espera que parte de la diversidad genética encontrada en las poblaciones nativas sea resultado de procesos no-casuísticos (ver ejemplos en Bamshad y Wooding, 2003; Harris y Meyer, 2006; Hughes et al., 2008; Acuña-Alonzo et al., 2010; Hünemeier et al., 2012a). Sin embargo, para un panorama completo de la historia evolutiva, se deben considerar también aquellos factores microevolutivos casuísticos, como la deriva genética, que ocasionan una fluctuación aleatoria en la frecuencia de los alelos.

Estudios con marcadores neutros mostraron que los nativos americanos tiene un patrón de diversidad genética característica: menor diversidad intra-poblacional y altos niveles de estructuración (mayor diversidad intrapoblacional), diferente a lo reportado en poblaciones nativas de otros continentes (Cavalli-Sforza et al., 1994; Rosenberg et al., 2002; Wang et al., 2007). Este particular patrón de diversidad/divergencia es producto de procesos demográficos (sucesivos cuellos de botella seguidos de expansiones poblacionales, por ejemplo) que nuestra especie ha atravesado en su larga trayectoria al salir de África (Alonso y Armour, 2001; Ramachandran et al., 2005; Fagundes et al., 2007; Santos-Lopes et al., 2007; Wang et al., 2007).

En América del Sur, estudios con microsatélites del cromosoma Y mostraron que las poblaciones andinas tienen niveles significativamente más altos de variabilidad intrapoblacional, a diferencia de las llamadas poblaciones de Tierras Bajas (Amazonia, Macizo Central Brasileño y Chaco) que serían más estructuradas (Tarazona-Santos et al., 2001). Las poblaciones amerindias en el área andina tuvieron históricamente un tamaño efectivo mayor y mayores niveles de flujo génico, lo que

llevo a una relativa homogeneización de su acervo génico. En las poblaciones de Tierras Bajas, más pequeñas y aisladas, se favorece la acción de la deriva (Tarazona-Santos et al., 2001). Bortolini y colaboradores (2003) sugieren que la tribalización temprana, con su consiguiente aislamiento, hizo que fenómenos de naturaleza estocástica tuvieran gran impacto en la historia evolutiva de las poblaciones de Tierras Bajas. Esta dicotomía entre el este y el oeste de América del Sur fue posteriormente corroborada por los datos nucleares (Wang et al., 2007), sin diferencias significativas con los estudios de ADN mitocondrial (Lewis y Long, 2008).

Entre los distintos modelos propuestos que subrayan acción de la deriva genética, puede citarse el modelo de *fisión-fusión*, postulado por Neel y Salzano (1967), que considera también factores socioculturales. Un estudio sobre las poblaciones Xavante del centro de Brasil mostró que, debido a tensiones sociales existentes dentro de la tribu, ésta sufre periódicamente procesos de fisión y parte de sus miembros acaban fundando una aldea diferente (Salzano, 2009). Las fisiones involucran generalmente a grupos emparentados (Hunley et al., 2008). Esta nueva aldea, a su vez, puede fusionarse posteriormente con otra formada por miembros de la misma tribu inicial o de una tribu diferente, en un proceso relativamente continuo de rupturas y uniones. En los últimos años, diferentes estudios han permitido una mayor comprensión de las consecuencias genéticas de estos procesos (Hunley et al., 2008; Ramallo et al., 2013). Hünemeier et al. (2012b) destacan a la cultura como catalizador de fenómenos microevolutivos, tales como la deriva. Los Xavante tienen una craneomorfología bastante diferenciada de otros grupos de la misma región. Estas diferencias son mucho más marcadas cuando se los compara con los Kayapó, que es un grupo próximamente relacionado. El estudio demostró que la divergencia morfológica en el espacio de tiempo de poco más de 1.500 años sólo puede ser explicada como consecuencia de un fenómeno sociocultural. Entre los Xavante, la poligamia es una práctica marital permitida, de modo que los hombres que son figuras de poder dentro de la tribu pueden relacionarse hasta con cinco mujeres y pueden tener una mayor descendencia. Alelos específicos responsables por una morfología craneofacial diferenciada, presentes en estos hombres poderosos, aumentarán rápidamente de frecuencia en la población (Hünemeier et al., 2012b) y se volverán comunes al cabo de una serie de generaciones.

## 7. EL IMPACTO DE LA LLEGADA DE EUROPEOS Y AFRICANOS

Como ya se ha mencionado, la ocupación del continente americano por su población originaria tiene una gran profundidad temporal. Al momento en que Cristóbal Colón llegó, existía una enorme diversidad de culturas e idiomas que surgieron *in situ* (Long y Bortolini, 2011), desarrollo que fue acompañado también por el surgimiento de particularidades biológicas. Sin embargo, la forma tradicional de vida, así como toda la historia evolutiva de las poblaciones americanas cambiaron en forma irreversible con la llegada de los conquistadores europeos en el siglo XV y los esclavos africanos en el siglo XVI. Se estima que, al momento del contacto, vivían en América entre 9 a 100 millones de aborígenes (Salzano y Callegari-Jacques, 1988; Salzano y Bortolini, 2002). Este número fue reducido drásticamente después del contacto debido a enfrentamientos directos entre nativos y conquistadores, enfermedades introducidas, etc.

La declinación de los amerindios coincide con el aumento de la población migrante, oriunda de otros continentes. A partir de entonces se da en América una particular dinámica de mestizaje, las investigaciones en genética han establecido que la fusión entre europeos, africanos y amerindios fue extensa, aunque con enormes variaciones regionales dentro y entre países (Sans, 2000; Salzano y Bortolini, 2002; Price et al., 2007; Wang et al., 2008).

Analizando marcadores de herencia uniparental (ADNmt y cromosoma Y) pudo saberse que el mestizaje fue un fenómeno fundamentalmente asimétrico (varones europeos con mujeres indígenas y africanas), lo que resultó determinante del perfil genético de las poblaciones contemporáneas, en especial en América Latina (Bortolini et al., 1999; Alves-Silva et al., 2000; Sans, 2000; Carvalho-Silva et al., 2001; Marrero et al., 2007). Estos estudios resultaron esenciales para comprender que el criterio fenotípico no puede seguirse para clasificar a las poblaciones como mestizas (Bortolini et al., 1999; Sans, 2000; Parra et al., 2003; Guerreiro-Junior et al., 2009; Santos et al., 2009) y revelaron también particularidades genéticas interesantes. Por ejemplo, el pueblo Charrúa, considerado extinto por los especialistas, habría dejado un legado cultural en las poblaciones gauchas que habitan la misma región geográfica en América del Sur y también un legado genético a través de sus mujeres, ya que sus linajes mitocondriales están presentes en la población mestiza actual (Marrero et al., 2007; Sans et al., 2012).

Otros estudios también buscan cuantificar el mestizaje a nivel genético. Corach et al. (2010) analizaron muestras de tres regiones de Argentina: las variantes de origen europeo, africano y amerindio eran detectables en el genoma, pero mostraban una gran heterogeneidad interindividual,

dependiendo del sistema analizado. Avena et al. (2012) reportaron resultados similares: la ascendencia promedio considerando todos los marcadores fue de un 65% de origen europeo, 31% nativo y 4% africano. Se observaron diferencias estadísticamente significativas en la ascendencia europea entre las diferentes regiones, así como en la historia auto-referida de los voluntarios. Este complejo cuadro de ancestralidad genética no es exclusivo de un país o de una región, sino que es esperable en cualquier lugar del mundo donde personas con diferente ascendencia continental viven geográficamente próximas entre sí.

## 8. CONCLUSIÓN

En este capítulo se resume la dispersión del *Homo sapiens*, desde su surgimiento en África hasta el poblamiento del continente americano. La búsqueda por comprender tan interesante temática atraviesa varias áreas de conocimiento: arqueología, paleoantropología, geo-climatología, lingüística y genética, disciplina que fue particularmente revisada aquí. Nuestra especie surgió en África, convivió en este continente con otras especies del mismo género y al dispersarse por el resto del planeta, entró en contacto con otros humanos, tales como los Neandertales y Denisovanos, dejando señales de ese mestizaje en nuestro genoma actual. En este proceso gradual de búsqueda de nuevos hábitat, la Tierra se fue ocupando y América es el último continente en ser colonizado por *Homo sapiens*. Los primeros nativos americanos habrían llegado desde Asia, muy probablemente de la región de las montañas Altai, ocupando primero Beringia durante el Último Máximo Glacial. En esta región permanecieron durante un largo periodo de tiempo hasta adentrarse finalmente en el continente, al final de la era glacial. Durante la estadía en Beringia surgieron características genéticas autóctonas, registrándose un prolongado flujo génico entre las poblaciones allí asentadas y los grupos nativos de América del Norte. Los migrantes tuvieron éxito en su empresa, colonizando totalmente el continente, ganando a lo largo del proceso una nueva y rica diversidad, tanto biológica como cultural. Finalmente, a partir del siglo XVI, se registra una declinación demográfica acentuada en los amerindios, concomitante al surgimiento de una gran población mestiza, resultado del encuentro con los conquistadores europeos y los esclavos introducidos desde África. También se encuentran en todo el continente descendientes de grupos originarios, que aún luchan para garantizar sus derechos y perpetuar su legado cultural.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Achilli A, Perego UA, Lancioni H, Olivieri A, Gandini F, Hooshar Kashani B, Battaglia V, Grugni V, Angerhofer N, Rogers MP, Herrera RJ, Woodward SR, Labuda D, Smith DG, Cybulski JS, Semino O, Malhi RS, Torroni A. 2013. Reconciling migration models to the Americas with the variation of North American native mitogenomes. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 110:14308-14313.
- Acuña-Alonzo V, Flores-Dorantes T, Kruit JK, Villarreal-Molina T, Arellano-Campos O, Hünemeier T, Moreno-Estrada A, Ortiz-López MG, Villamil-Ramírez H, León-Mimila P, Villalobos-Comparan M, Jacobo-Albavera L, Ramírez-Jiménez S, Sikora M, Zhang LH, Pape TD, Granados-Silvestre Mde A, Montufar-Robles I, Tito-Alvarez AM, Zurita-Salinas C, Bustos-Arriaga J, Cedillo-Barrón L, Gómez-Trejo C, Barquera-Lozano R, Vieira-Filho JP, Granados J, Romero-Hidalgo S, Huertas-Vázquez A, González-Martín A, Gorostiza A, Bonatto SL, Rodríguez-Cruz M, Wang L, Tusié-Luna T, Aguilar-Salinas CA, Lisker R, Moises RS, Menjivar M, Salzano FM, Knowler WC, Bortolini MC, Hayden MR, Baier LJ, Canizales-Quinteros S. 2010. A functional ABCA1 gene variant is associated with low HDL-cholesterol levels and shows evidence of positive selection in Native Americans. *Hum Mol Genet* 19:2877-2885.
- Alonso S, Armour JA. 2001. A highly variable segment of human subterminal 16p reveals a history of population growth for modern humans outside Africa. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98:864-869.
- Alves-Silva J, Santos MS, Guimaraes PM, Ferreira ACS, Bandelt H-J, Pena SDJ, Prado VF. 2000. The ancestry of Brazilian mtDNA lineages. *Am J Hum Genet* 67:444-461.
- Amorim CE, Bisso-Machado R, Ramallo V, Bortolini MC, Bonatto SL, Salzano FM, Hünemeier T. 2013. A bayesian approach to genome/linguistic relationships in native South Americans. *PLoS One* 8:e64099.
- Armitage SJ, Jasim SA, Marks AE, Parker AG, Usik VI, Uerpmann HP. 2011. The southern route "Out of Africa": Evidence for an early expansion of modern humans into Arabia. *Science* 331:453-456.
- Avena S, Via M, Ziv E, Pérez-Stable EJ, Gignoux CR, Dejean C, Huntsman S, Torres-Mejía G, Dutil J, Matta JL, Beckman K, Burchard EG, Parolin ML, Goicoechea A, Acreche N, Boquet M, Ríos Part Mdel C, Fernández V, Rey J, Stern MC, Carnese RF, Fejerman L. 2012. Heterogeneity in genetic admixture across different regions of Argentina. *PLoS ONE* 7:e34695.
- Bamshad M, Wooding SP. 2003. Signatures of natural selection in the human genome. *Nature Rev Genet* 4:99-111.
- Bisso-Machado R, Bortolini MC, Salzano FM. 2012. Uniparental genetic markers in South Amerindians. *Genet Mol Biol* 35: 365-387.
- Bodner M, Perego UA, Huber G, Fendt L, Röck AW, Zimmermann B, Olivieri A, Gómez-Carballa A, Lancioni H, Angerhofer N, Bobillo MC, Corach D, Woodward SR, Salas A, Achilli A, Torroni

- A, Bandelt HJ, Parson W. 2012. Rapid coastal spread of First Americans: novel insights from South America's Southern Cone mitochondrial genomes. *Genome Res* 22:811-820.
- Bonato SL, Salzano FM. 1997a. A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc Natl Acad Sci U S A* 94:1866-1871.
- Bonato SL, Salzano FM. 1997b. Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World. *Am J Hum Genet* 61:1413-1423.
- Bonato SL, Redd AJ, Salzano FM, Stoneking M. 1996. Lack of ancient Polynesian-Amerindian contact. *Am J Hum Genet* 59:253-258.
- Bortolini MC, González-José R, Bonatto SL, Santos FR. 2014. Reconciling pre-Columbian settlement hypotheses requires integrative, multidisciplinary, and model-bound approaches. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:E213-214.
- Bortolini MC, Salzano FM, Thomas MG, Stuart S, Nasanen SP, Bau CH, Hutz MH, Layrisse Z, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Hill K, Hurtado AM, Castro-de-Guerra D, Torres MM, Groot H, Michalski R, Nymadawa P, Bedoya G, Bradman N, Labuda D, Ruiz-Linares A. 2003. Y-Chromosome for differing ancient demographic histories in the Americas. *Am J Hum Genet* 73:524-539.
- Bortolini MC, Silva Júnior WA, Castro-de-Guerra D, Remonato G, Mirandola R, Hutz MH, Weimer TA, Zago MA, Salzano FM. 1999. Africa-derived South American populations: a history of symmetrical and asymmetrical matings according to sex revealed by bi and uniparental genetic markers. *Am J Hum Biol* 11:551-563.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye HT, Likius A, Ahounta D, Beauvilain A, Blondel C, Bocherens H, Boisserie JR, De Bonis L, Coppens Y, Dejax J, Denys C, Düringer P, Eisenmann V, Fanone G, Fronty P, Geraads D, Lehmann T, Lihoreau F, Louchart A, Mahamat A, Merceron G, Mouchelin G, Otero O, Pelaez Campomanes P, Ponce De Leon M, Rage JC, Sapanet M, Schuster M, Sudre J, Tassy P, Valentin X, Vignaud P, Viriot L, Zazzo A, Zollikofer C. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418:145-151.
- Cann RL. 1994. mtDNA and Native Americans: A Southern perspective. *Am J Hum Genet* 55:7-11.
- Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325:31-36.
- Carneiro da Cunha M. 1998. *História dos índios no Brasil*, 2nd ed. São Paulo: Companhia das Letras.
- Carvalho-Silva DR, Santos FR, Rocha J, Pena SD. 2001. The phylogeography of Brazilian Y-chromosome lineages. *Am J Hum Genet* 68:281-286.
- Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1994. *The history and geography of human genes*. Princeton: Princeton University Press.
- Chatters JC, Kennett DJ, Asmerom Y, Kemp BM, Polyak V, Blank AN, Beddows PA, Reinhardt E, Arroyo-Cabrales J, Bolnick DA, Malhi RS, Culleton BJ, Erreguerena PL, Rissolo D, Morell-Hart S, Stafford TW Jr. 2014. Late Pleistocene human skeleton and mtDNA link Paleoamericans and modern Native Americans. *Science* 344:750-754.

- Corach D, Lao O, Bobillo C, van Der Gaag K, Zuniga S, Vermeulen M, van Duijn K, Goedbloed M, Vallone PM, Parson W, de Knijff P, Kayser M. 2010. Inferring continental ancestry of argentineans from autosomal, Y-chromosomal and mitochondrial DNA. *Ann Hum Genet* 74:65–76.
- Crawford MH. 1998. Environments of northwestern North America before the Last Glacial Maximum. *The origins of Native Americans: evidence from anthropological genetics*. New York: Cambridge University Press.
- de Saint Pierre M, Bravi CM, Motti JM, Fuku N, Tanaka M, Llop E, Bonatto SL, Moraga M. 2012a. An alternative model for the early peopling of southern South America revealed by analyses of three mitochondrial DNA haplogroups. *PLoS One* 7:e43486.
- de Saint Pierre M, Gandini F, Perego UA, Bodner M, Gómez-Carballa A, Corach D, Angerhofer N, Woodward SR, Semino O, Salas A, Parson W, Moraga M, Achilli A, Torroni A, Olivieri A. 2012b. Arrival of Paleo-Indians to the southern cone of South America: new clues from mitogenomes. *PLoS One* 7:e51311.
- Dillehay TD. 1999. The late Pleistocene cultures of South America. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 7:206–216.
- Dillehay TD, Ramírez C, Pino M, Collins MB, Rossen J, Pino-Navarro JD. 2008. Monte Verde: seaweed, food, medicine, and the peopling of South America. *Science* 320:784–786.
- Dodge DR. 2012. A molecular approach to Neanderthal extinction. *Quatern Int* 259:22-32.
- Dulik MC, Owings AC, Gaieski JB, Vilar MG, Andre A, Lennie C, Mackenzie MA, Kritsch I, Snowshoe S, Wright R, Martin J, Gibson N, Andrews TD, Schurr TG; Genographic Consortium. 2012a. Y-chromosome analysis reveals genetic divergence and new founding native lineages in Athapaskan- and Eskimoan-speaking populations. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109:8471-8476.
- Dulik MC, Zhadanov SI, Osipova LP, Askapuli A, Gau L, Gokcumen O, Rubinstein S, Schurr TG. 2012b. Mitochondrial DNA and Y chromosome variation provides evidence for a recent common ancestry between Native Americans and indigenous Altaians. *Am J Hum Genet* 90:229–246.
- Endicott P, Ho SYW, Stringer C. 2010. Using genetic evidence to evaluate four palaeoanthropological hypotheses for the timing of neanderthal and modern human origins. *J Hum Evol* 59:87-95.
- Fagundes NJ, Kanitz R, Eckert R, Valls AC, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva WA Jr, Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SE, Petzl-Erler ML, Bonatto SL. 2008. Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *Am J Hum Genet* 82:583-592.
- Fagundes NJ, Ray N, Beaumont M, Neuenschwander S, Salzano FM, Bonatto SL, Excoffier L. 2007. Statistical evaluation of alternative models of human evolution. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:17614-17619.

- Fariña RA, Tambusso PS, Varela L, Czerwonogora A, Di Giacomo M, Musso M, Bracco R, Gascue A. 2013. Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: a fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. *Proc Biol Sci* 281:2013-2211.
- Figueiro G, Hidalgo PC, Sans M. 2011. Control region variability of haplogroup C1d and the tempo of the peopling of the Americas. *PLoS One* 6:e20978.
- Forster P, Harding R, Torroni A, Bandelt HJ. 1996. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. *Am J Hum Genet* 59:935-945.
- Gibbons A. 2002. In search of the first hominids. *Science* 295:1214-1219.
- Goebel T, Waters MR, O'Rourke DH. 2008. The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science* 319:1497-1502.
- Gonçalves VF, Stenderup J, Rodrigues-Carvalho C, Silva HP, Gonçalves-Dornelas H, Líryo A, Kivisild T, Malaspina AS, Campos PF, Rasmussen M, Willerslev E, Pena SD. 2013. Identification of Polynesian mtDNA haplogroups in remains of Botocudo Amerindians from Brazil. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:6465-6469.
- González-José R, Bortolini MC, Santos FR, Bonatto SL. 2008a. The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *Am J Phys Anthropol* 137:175-187.
- González-José R, Escapa I, Neves WA, Cúneo R, Pucciarelli HM. 2008b. Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution. *Nature* 453:775-778.
- Gravel S, Henn B, Gutenkunst R, Indap AR, Marth GT, Clark AG, Yu F, Gibbs RA; 1000 Genomes Project, Bustamante CD. 2011. Demographic history and rare alleles sharing among human populations. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:11983-11988.
- Greenberg JH, Turner II CG, Zegura SL. 1986. The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental and genetic evidence. *Curr Anthropol* 27:477-495.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz MH, Hansen NF, Durand EY, Malaspina AS, Jensen JD, Marques-Bonet T, Alkan C, Prüfer K, Meyer M, Burbano HA, Good JM, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Höber B, Höffner B, Siegemund M, Weihmann A, Nusbaum C, Lander ES, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Z, Gusic I, Doronichev VB, Golovanova LV, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz RW, Johnson PL, Eichler EE, Falush D, Birney E, Mullikin JC, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D, Pääbo S. 2010. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328:710-722.
- Guerreiro-Junior VF, Bisso-Machado R, Marrero AR, Hünemeier T, Salzano FM, Bortolini MC. 2009. Genetic signatures of parental contribution in black and white populations from Brazil. *Genet Mol Biol* 32:1-11.



- Gutenkunst R, Hernandez R, Williamson S, Bustamante C. 2009. Inferring the joint demographic history of multiple populations from multidimensional SNP frequency data. *PLoS Genet* 5:e100695.
- Haber M, Gauguier D, Youhanna S, Patterson N, Moorjani P, Botigué LR, Platt DE, Matisoo-Smith E, Soria-Hernanz DF, Wells RS, Bertranpetit J, Tyler-Smith C, Comas D, Zalloua PA. 2013. Genome-wide diversity in the levant reveals recent structuring by culture. *PLoS Genet* 9:e1003316.
- Haile-Selassie Y, Asfaw B, White TD. 2004. Hominid cranial remains from Upper Pleistocene deposits at Aduma, Middle Awash, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 123:1-10.
- Haile-Selassie Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412:178-181.
- Halbwachs M. 1992. *On collective memory*. Chicago: University of Chicago Press.
- Harris EE, Meyer D. 2006. The molecular signature of selection underlying human adaptations. *Am J Phys Anthropol* 43:89-130.
- Heckenberger MJ, Neves EG, Petersen JB. 1998. De onde surgem os modelos? As origens e expansões Tupi na Amazônia Central. *Rev Antropol* 41:69-96.
- Hoffecker JF, Elias SA. 2007. *Human ecology of Beringia*. New York: Columbia University Press.
- Horai S, Kondo S, Nakagawa-Hattori Y, Hayashi S, Sonoda S, Tajima K. 1993. Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mitochondrial DNA. *Mol Biol Evol* 10:23-47.
- Hughes DA, Tang K, Strotmann R, Schöneberg T, Prenen J, Nilius B, Stoneking M. 2008. Parallel Selection on TRPV6 in Human Populations. *PLoS One* 3:e1686.
- Hünemeier T, Amorim CE, Azevedo S, Contini V, Acuña-Alonzo V, Rothhammer F, Dugoujon JM, Mazières S, Barrantes R, Villarreal-Molina MT, Paixão-Côrtes VR, Salzano FM, Canizales-Quinteros S, Ruiz-Linares A, Bortolini MC. 2012a. Evolutionary responses to a constructed niche: ancient Mesoamericans as a model of gene-culture coevolution. *PLoS One* 7:e38862.
- Hünemeier T, Gómez-Valdés J, Ballesteros-Romero M, de Azevedo S, Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, Bonatto SL, Salzano FM, Bortolini MC, González-José R. 2012b. Cultural diversification promotes rapid phenotypic evolution in Xavante Indians. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109:73-77.
- Hunley KL, Spence JE, Merriwether DA. 2008. The impact of group fissions on genetic structure in Native South America and implications for human evolution. *Am J Phys Anthropol* 135:195-205.
- International Society of Genetic Genealogy. 2014. Y-DNA Haplogroup Tree 2014, Version: 9.22, Date:13 February 2014, <http://www.isogg.org/tree/> 20 February 2014.
- Jacobs DK, Haney TA, Louie KD. 2004. Genes, diversity, and geologic process on the Pacific Coast. *Annu Rev Earth Planet Sci* 32:601-652.

- Johanson DC, Edgar B. 1996. *From Lucy to Language*. New York: Simon & Schuster.
- Jota MS, Lacerda DR, Sandoval JR, Vieira PP, Santos-Lopes SS, Bisso-Machado R, Paixão-Cortes VR, Revollo S, Paz-Y-Miño C, Fujita R, Salzano FM, Bonatto SL, Bortolini MC, Santos FR; Genographic Consortium. 2011. *Am J Phys Anthropol* 146:553-559.
- Karafet TM, Mendez FL, Meilerman MB, Underhill PA, Zegura SL, Hammer MF. 2008. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Res* 18:830-838.
- Karafet TM, Zegura SL, Posukh O, Osipova L, Bergen A, Long J, Goldman D, Klitz W, Harihara S, de Knijff P, Wiebe V, Griffiths RC, Templeton AR, Hammer MF. 1999. Ancestral Asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes. *Am J Hum Genet* 64:817-831.
- Kimbel WH, Deleuzene LK. 2009. "Lucy" redux: A review of research on *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 140:42-48.
- Jobling MA, Hurles ME, Tyler-Smith C. 2004. *Human Evolutionary Genetics: Origins, Peoples and Disease*. London/New York: Garland Science Publishing.
- Leakey MG, Feibel CS, McDougall I, Ward C, Walker A. 1998. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature* 393:62-66.
- Lell JT, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Su B, Jin L, Schurr TG, Underhill PA, Wallace DC. 2002. The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes. *Am J Hum Genet* 70:192-206.
- Lell JT, Brown MD, Schurr TG, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Torroni A, Moore LG, Troup GM, Wallace DC. 1997. Y chromosome polymorphisms in Native American and Siberian populations: identification of Native Y chromosome haplotypes. *Hum Genet* 100:536-543.
- Lewis Jr CM, Long JC. 2008. Native American genetic structure and prehistory inferred from hierarchical modeling of mtDNA. *Mol Biol Evol* 25:478-486.
- Li H, Durbin R. 2011. Inference of human population history from individual whole-genome sequences. *Nature* 475:493-496.
- Lohse K, Frantz LAF. 2014. Neandertal admixture in Eurasia confirmed by Maximum likelihood analysis of three genomes. *Genetics*, on line publication: doi 10.1534/genetics.114.162396.
- Long J, Bortolini MC. 2011. New developments in the origins and evolution of Native American populations. *Am J Phys Anthropol* 146:491-494.
- Lowery RK, Uribe G, Jimenez EB, Weiss MA, Herrera KJ, Regueiro M, Herrera RJ. 2013. Neandertal and Denisova genetic affinities with contemporary humans: introgression versus common ancestral polymorphisms. *Gene* 530:83-94.
- Lukic S, Hey J. 2012. Demographic inference using spectral methods on SNP data, with an analysis of the human out-of-Africa expansion. *Genetics* 192:619-639.

- McEvoy BP, Powell JE, Goddard ME, Visscher PM. 2011. Human population dispersal "Out of Africa" estimated from linkage disequilibrium and allele frequencies of SNPs. *Genome Res* 21:821-829.
- Malhi RS, Eshleman JA, Greenberg JA, Weiss DA, Schultz, Shook BA, Kaestle FA, Lorenz JG, Kemp BM, Johnson JR, Smith DG. 2002. The structure of diversity within New World mitochondrial DNA haplogroups: implications for the prehistory of North America. *Am J Hum Genet* 70:905-919.
- Malyarchuk B, Derenko M, Denisova G, Maksimov A, Wozniak M, Grzybowski T, Dambueva I, Zakharov I. 2011. Ancient links between Siberians and Native Americans revealed by subtyping the Y chromosome haplogroup Q1a. *J Hum Genet* 56:583-588.
- Marrero AR, Silva-Junior WA, Bravi CM, Hutz MH, Petzl-Erler ML, Ruiz-Linares A, Salzano FM, Bortolini MC. 2007. Demographic and evolutionary trajectories of the Guarani and Kaingang natives of Brazil. *Am J Phys Anthropol* 132:301-310.
- McDougall I, Brown FH, Fleagle JG. 2005. Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature* 433:733-736.
- Merriwether DA, Hall WW, Vahne A, Ferrell RE. 1996. mtDNA variation indicates Mongolia may have been the Source for the founding population for the New World. *Am J Hum Genet* 59:204-212.
- Merriwether DA, Rothhammer F, Ferrell RE. 1995. Distribution of the four founding lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave of migration for the New World. *Am J Phys Anthropol* 98:411-430.
- Meyer M, Kircher M, Gansauge MT, Li H, Racimo F, Mallick S, Schraiber JG, Jay F, Prüfer K, de Filippo C, Sudmant PH, Alkan C, Fu Q, Do R, Rohland N, Tandon A, Siebauer M, Green RE, Bryc K, Briggs AW, Stenzel U, Dabney J, Shendure J, Kitzman J, Hammer MF, Shunkov MV, Derevianko AP, Patterson N, Andrés AM, Eichler EE, Slatkin M, Reich D, Kelso J, Pääbo S. 2012. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science* 338:222-226.
- Migliazza EC. 1982. Linguistic prehistory and the refuge model in Amazonia. In: Prance GT, editor. *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press. p 497-519.
- Neel JV, Salzano FM. 1967. Further studies on the Xavante Indians. X. Some Hypotheses-generalizations resulting from these studies. *Am J Hum Genet* 19:554-574.
- Neel JV, Biggar RJ, Sukernik RI. 1994. Virologic and genetic studies relate Amerind origins to the indigenous people of the Mongolia/Manchuria/southeastern Siberia region. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91:10737-10741.
- Neves WA, Hubbe M. 2005. Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa, Brazil: implications for the settlement of the New World. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 18309-18314.

- Neves WA, Pucciarelli HM. 1991. Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on South American human remains. *J Hum Evol* 21:261-273.
- Neves WA, Bernardo DV, Okumura M, Almeida TF, Strauss AM. 2011. Origin and dispersion of the Tupiguarani: What does cranial morphology say? *Bol Mus Para Emílio Goeldi Cienc Hum* 6:95–122.
- Noelli FS. 2008. The Tupi expansion. In: Silverman H, Isbell W, editors. *Handbook of South American archaeology*. New York: Springer. p 659–670.
- O'Rourke DH. 2006. Blood groups, immunoglobulins, and genetic variation. In: Sturtevant WC, Ubelaker D, editors. *Handbook of North American Indians, Vol.3: Environment, origins, and population*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. p 762–776.
- Paixão-Côrtes VR, Viscardi LH, Salzano FM, Hünemeier T, Bortolini MC. 2012. Homo sapiens, Homo neanderthalensis and the Denisova specimen: New insights on their evolutionary histories using whole-genome comparisons. *Genet Mol Biol* 35:904-911.
- Parra FC, Amado RC, Lambertucci JR, Rocha J, Antunes CM, Pena SD. 2003. Color and genomic ancestry in Brazilians. *Proc Natl Acad U S A* 100:177-182.
- Pena SD, Santos FR, Bianchi NO, Bravi CM, Carnese FR, Rothhammer F, Gerelsaikhan T, Munkhtuja B, Oyunsuren T. 1995. A major founder Y-chromosome haplotype in Amerindians. *Nat Genet* 11:15-16.
- Pielou EC. 1992. *After the ice age: the return of life to glaciated North America*. Chicago: University of Chicago Press.
- Price AL, Patterson N, Yu F, Cox DR, Waliszewska A, McDonald GJ, Tandon A, Schirmer C, Neubauer J, Bedoya G, Duque C, Villegas A, Bortolini MC, Salzano FM, Gallo C, Mazzotti G, Tello-Ruiz M, Riba L, Aguilar-Salinas CA, Canizales-Quinteros S, Menjivar M, Klitz W, Henderson B, Haiman CA, Winkler C, Tusie-Luna T, Ruiz-Linares A, Reich D. 2007. *Am J Hum Genet* 80:1024-1036.
- Raghavan M, Skoglund P, Graf KE, Metspalu M, Albrechtsen A, Moltke I, Rasmussen S, Stafford TW Jr, Orlando L, Metspalu E, Karmin M, Tambets K, Rootsi S, Mägi R, Campos PF, Balanovska E, Balanovsky O, Khusnutdinova E, Litvinov S, Osipova LP, Fedorova SA, Voevoda MI, DeGiorgio M, Sicheritz-Ponten T, Brunak S, Demeshchenko S, Kivisild T, Villems R, Nielsen R, Jakobsson M, Willerslev E. 2014. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature* 505:87-91.
- Ramachandran S, Deshpande O, Roseman CC, Rosenberg NA, Feldman MW, Cavalli-Sforza LL. 2005. Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:15942-15947.
- Ramallo V, Bisso-Machado R, Bravi C, Coble MD, Salzano FM, Hünemeier T, Bortolini MC. 2013. Demographic expansions in South America: enlightening a complex scenario with genetic and linguistic data. *Am J Phys Anthropol* 150:453-463.

- Ray N, Wegmann D, Fagundes NJ, Wang S, Ruiz-Linares A, Excoffier L. 2010. A statistical evaluation of models for the initial settlement of the American continent emphasizes the importance of gene flow with Asia. *Mol Biol Evol* 27:337-345.
- Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, Parra MV, Rojas W, Duque C, Mesa N, García LF, Triana O, Blair S, Maestre A, Dib JC, Bravi CM, Bailliet G, Corach D, Hünemeier T, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Acuña-Alonzo V, Aguilar-Salinas C, Canizales-Quinteros S, Tusié-Luna T, Riba L, Rodríguez-Cruz M, Lopez-Alarcón M, Coral-Vazquez R, Canto-Cetina T, Silva-Zolezzi I, Fernandez-Lopez JC, Contreras AV, Jimenez-Sanchez G, Gómez-Vázquez MJ, Molina J, Carracedo A, Salas A, Gallo C, Poletti G, Witonsky DB, Alkorta-Aranburu G, Sukernik RI, Osipova L, Fedorova SA, Vasquez R, Villena M, Moreau C, Barrantes R, Pauls D, Excoffier L, Bedoya G, Rothhammer F, Dugoujon JM, Larrouy G, Klitz W, Labuda D, Kidd J, Kidd K, Di Rienzo A, Freimer NB, Price AL, Ruiz-Linares A. 2012. Reconstructing Native American population history. *Nature* 488:370–374.
- Reich D, Green RE, Kircher M, Krause J, Patterson N, Durand EY, Viola B, Briggs AW, Stenzel U, Johnson PL, Maricic T, Good JM, Marques-Bonet T, Alkan C, Fu Q, Mallick S, Li H, Meyer M, Eichler EE, Stoneking M, Richards M, Talamo S, Shunkov MV, Derevianko AP, Hublin JJ, Kelso J, Slatkin M, Pääbo S. 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468:1053-1060.
- Roewer L, Nothnagel M, Gusmão L, Gomes V, González M, Corach D, Sala A, Alechine E, Palha T, Santos N, Ribeiro-Dos-Santos A, Geppert M, Willuweit S, Nagy M, Zweynert S, Baeta M, Núñez C, Martínez-Jarreta B, González-Andrade F, Fagundes de Carvalho E, da Silva DA, Builes JJ, Turbón D, Lopez Parra AM, Arroyo-Pardo E, Toscanini U, Borjas L, Barletta C, Ewart E, Santos S, Krawczak M. 2013. Continent-wide decoupling of Y-chromosomal genetic variation from language and geography in Native South Americans. *PLoS Genet* 9:e1003460.
- Rodrigues AD. 2002. *Línguas brasileiras: para o conhecimento das línguas indígenas*, 4th ed. São Paulo: Edições Loyola.
- Rodrigues AD. 1964. Classificação do tronco linguístico Tupi. *Rev Antropol* 12:99–104.
- Rosenberg NA, Pritchard JK, Weber JL, Cann HM, Kidd KK, Zhivotovsky LA, Feldman MW. 2002. Genetic structure of human populations. *Science* 298:2381-2385.
- Ruiz-Linares A, Ortíz-Barrientos D, Figueroa M, Mesa N, Múnera JG, Bedoya G, Vélez ID, García LF, Pérez-Lezaun A, Bertranpetit J, Feldman MW, Goldstein DB. 1999. Microsatellites provide evidence for Y chromosome diversity among the founders of the New World. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96:6312-6317.
- Russell N. 2006. Collective memory before and after Halbwachs. *French Rev* 79:792–804.
- Salzano FM, Bortolini MC. 2002. *Evolution and genetics of Latin American populations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Salzano FM, Callegari-Jacques SM. 1988. *South American Indians: a case study in evolution*. Oxford Science Publications. New York: Oxford University Press.

- Salzano FM. 2009. The Fission-Fusion concept. *Curr Anthropol* 50:959.
- Salzano FM, Gershowitz H, Mohrenweiser H, Neel JV, Smouse PE, Mestriner MA, Weimer TA, Franco MH, Simões AL, Constans J, Oliveira AE, de Melo E Freitas MJ. 1986. Gene flow across tribal barriers and its effect among the Amazonian Içana River Indians. *Am J Phys Anthropol* 69:3–14.
- Sánchez-Quinto F, Botigué LR, Civit S, Arenas C, Avila-Arcos MC, Bustamante CD, Comas D, Lalueza-Fox C. 2012. North African populations carry the signature of admixture with Neandertals. *PLoS One* 7:e47765.
- Sans M, Figueiro G, Hidalgo PC. 2012. A new mitochondrial C1 lineage from the prehistory of Uruguay: population genocide, ethnocide, and continuity. *Hum Biol* 84:287-305.
- Sans M. 2000. Admixture studies in Latin America: from the 20th to the 21st century. *Hum Biol* 72:155-177.
- Santos RV, Fry PH, Monteiro S, Maio MC, Rodrigues JC, Bastos-Rodrigues L, Pena SDJ. 2009. Color, race, and genomic ancestry in Brazil: dialogues between anthropology and genetics. *Curr Anthropol* 50:787-819.
- Santos FR, Bonatto SL, Bortolini MC. 2007. Molecular evidence from contemporary indigenous populations to the Peopling of America. In: Santos C and Lima M. (Org.). *Recent advances in molecular biology and evolution: Applications to biological anthropology*. Kerala: Research Signpost. p 1-13.
- Santos FR, Pandya A, Tyler-Smith C, Pena SDJ, Schanfield M, Leonard WR, Osipova L, Crawford MH, Mitchell RJ. 1999. The Central Siberian origin for native American Y chromosomes. *Am J Hum Genet* 64:619-628.
- Santos-Lopes SS, Pereira RW, Wilson IJ, Pena SD. 2007. A worldwide phylogeography for the human X chromosome. *PLoS One* 2:e557.
- Schmitz PI. 1997. Migrantes da Amazônia: a tradição Tupi-Guarani. In: Kern AA (org) *Arqueologia pré-histórica do Rio Grande do Sul*, 2nd ed. Porto Alegre: Mercado Aberto. p 295–330.
- Schroeder KB, Schurr TG, Long JC, Rosenberg NA, Crawford MH, Tarskaia LA, Osipova LP, Zhadanov SI, Smith DG. 2007. A private allele ubiquitous in the Americas. *Biol Lett* 3:218-223.
- Schurr TG, Sherry ST. 2004. Mitochondrial DNA and the peopling of the Americas: evolutionary and demographic evidence. *Am J Hum Biol* 16:420-439.
- Schwartz JH, Tattersall I. 2010. Fossil evidence for the origin of *Homo sapiens*. *Am J Phys Anthropol* 143:94-121.
- Scozzari R, Cruciani F, Malaspina P, Santolamazza P, Ciminelli BM, Torroni A, Modiano D, Wallace DC, Kidd KK, Olckers A, Moral P, Terrenato L, Akar N, Qamar R, Mansoor A, Mehdi SQ,

- Meloni G, Vona G, Cole DE, Cai W, Novelletto A. 1997. Differential structuring of human populations for homologous X and Y microsatellite loci. *Am J Hum Genet* 61:719-733.
- Seielstad M, Yuldasheva N, Singh N, Underhill P, Oefner P, Shen P, Wells RS. 2003. A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the Americas. *Am J Hum Genet* 73:700-705.
- Spuhler J. 1972. Genetic, linguistic and geographical distances in native North America. In: Weiner J, Huizinga J, editors. *The assessment of population affinities in man*. Oxford: Oxford University Press. p 73-95.
- Starikovskaya YB, Sukernik RI, Schurr TG, Kogelnik AM, Wallace DC. 1998. mtDNA diversity in Chukchi and Siberian Eskimos: implication for the genetic history of Ancient Beringia and the peopling of the New World. *Am J Hum Genet* 63:1473-1491.
- Stone AC, Stoneking M. 1998. mtDNA analysis of a prehistoric Oneota population: implications for the peopling of the New World. *Am J Hum Genet* 62:1153-1170.
- Stoneking M. 1994. Mitochondrial DNA and human evolution. *J Bioenerg Biomembr* 26:251-259.
- Suwa G, Asfaw B, Kono RT, Kubo D, Lovejoy OC, White TD. 2009. The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for hominid origins. *Science* 326:681-687.
- Tamm E, Kivisild T, Reidla M, Metspalu M, Smith DG, Mulligan CJ, Bravi CM, Rickards O, Martinez-Labarga C, Khusnutdinova EK, Fedorova SA, Golubenko MV, Stepanov VA, Gubina MA, Zhadanov SI, Ossipova LP, Damba L, Voevoda MI, Dipierri JE, Villems R, Malhi RS. 2007. Beringian standstill and spread of Native American founders. *PLoS One* 2:e829.
- Tarazona-Santos E, Santos FR. 2002. The peopling of the Americas: a second major migration? *Am J Hum Genet* 70:1377-1380.
- Tarazona-Santos E, Carvalho-Silva DR, Pettener D, Luiselli D, De Stefano GF, Labarga CM, Rickards O, Tyler-Smith C, Pena SDJ, Santos FR. 2001. Genetic differentiation in South Amerindians is related to environmental and cultural diversity: evidence from the Y chromosome. *Am J Hum Genet* 68:1485-1496.
- Tattersall I. 1997. Out of Africa again... and again? *Sci Am* 276:60-67.
- The Y Chromosome Consortium. 2002. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups. *Genome Res* 12:339-348.
- Torrioni A, Sukernik RI, Schurr TG, Starikovskaya YB, Cabell MF, Crawford MH, Comuzzie AG, Wallace DC. 1993. mtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans. *Am J Hum Genet* 53:591-608.
- Torrioni A, Schurr TG, Yang C-C, Szathmary EJE, Williams RC, Schanfield MS, Troup GA, Knowler WC, Lawrence DN, Weiss KM, Wallace DC. 1992. Native American mitochondrial DNA analysis indicates that the Amerind and the Nadene populations were founded by two independent migrations. *Genetics* 130:153-162.

- Underhill PA, Jin L, Zeman R, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL. 1996. A pre-Columbian Y chromosome-specific transition and its implications for human evolutionary history. *Proc Natl Acad Sci USA* 93:196-200.
- Underhill PA, Kivisild T. 2007. Use of Y Chromosome and Mitochondrial DNA Population Structure in Tracing Human Migrations. *Annu Rev Genet* 41:539-564.
- Urban G. 1998. A história da cultura brasileira segundo as línguas nativas. In: Carneiro da Cunha M, organizer. *História dos índios no Brasil*. São Paulo: Companhia das Letras. p 87–102.
- Urban G. 1996. On the geographical origins and dispersion of Tupian languages. *Rev Antropol* 39:61–104.
- Vigilant L, Stoneking M, Harpending H, Hawkes K, Wilson AC. 1991. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science* 253:1503-1507.
- Wang S, Ray N, Rojas W, Parra MV, Bedoya G, Gallo C, Poletti G, Mazzotti G, Hill K, Hurtado AM, Camarena B, Nicolini H, Klitz W, Barrantes R, Molina JA, Freimer NB, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Dipierri JE, Alfaro EL, Bailliet G, Bianchi NO, Llop E, Rothhammer F, Excoffier L, Ruiz-Linares A. 2008. *PLoS Genet* 4:e1000037.
- Wang S, Lewis CM, Jakobsson M, Ramachandran S, Ray N, Bedoya G, Rojas W, Parra MV, Molina JA, Gallo C, Mazzotti G, Poletti G, Hill K, Hurtado AM, Labuda D, Klitz W, Barrantes R, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Llop E, Rothhammer F, Excoffier L, Feldman MW, Rosenberg NA, Ruiz-Linares A. 2007. Genetic variation and population structure in Native Americans. *PLoS Genet* 3:e185.
- Wells RS, Yuldashva N, Ruzibakiev R, Underhill PA, Evseeva I, Blue-Smith J, Jin L, Su B, Pitchappan R, Shanmugalakshmi S, Balakrishnan K, Read M, Pearson NM, Zerjal T, Webster MT, Zholoshvili I, Jamarjashvili E, Gambarov S, Nikbin B, Dostiev A, Aknazarov O, Zalloua P, Tsoy I, Kitaev M, Mirrakhimov M, Chariev A, Bodmer WF. 2001. The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:10244–10249.
- White TD, Asfaw B, Degusta D, Gilbert H, Richards GD, Suwa G, Clark H. 2003. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 423:742-747.
- White TD, Asfaw B, Beyene Y, Haile-Selassie Y, Lovejoy OC, Suwa G, Wolde Gabriel G. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326:75-86.
- Yong E. 2013. Americas' natives have European roots. *Nature News & Comment* 20 November 2013.
- Zegura SL, Karafet TM, Zhivotovsky LA, Hammer MF. 2004. High-Resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas. *Mol Biol Evol* 21:164-175.