

O Povoamento da América – Contribuições da Genética

André Strauss – Museu de Arqueologia e Etnologia da USP (strauss@usp.br)

Tiago Ferraz da Silva - Instituto de Biociências da USP (tferraz@ib.usp.br)

Tábíta Hünemeier – Instituto de Biociências da USP (hunemeier@usp.br)

Resumo

Os recentes avanços na área da arqueogenética, bem como nos estudos genéticos de populações atuais, trazem informações fundamentais para entender a temporalidade e a história populacional do povoamento da América. Os dados genéticos de marcadores uniparentais de populações nativas americanas acumulados nas últimas décadas apontam de forma consistente para uma origem única no nordeste asiático há não mais do que vinte mil anos. Análises genômicas mais recentes confirmam esse cenário, ainda que tenham identificado um potencial sinal marginal de ancestralidade de origem australasiana em algumas populações sul americanas. Os dados arqueogenéticos obtidos de esqueletos datados da fronteira do Pleistoceno/Holoceno, incluindo de Clóvis e Lagoa Santa, confirmam que essas populações apresentam de forma majoritária afinidades exclusivamente nativas americana.

Introdução

As relações de ancestralidade entre os primeiros grupos que chegaram ao Novo Mundo e os nativos americanos atuais é tema de debate entre arqueólogos e antropólogos desde o século XIX (*e.g.* Ten Kate 1885; Hrdlička 1912; Rivet 1942; Imbelloni 1938). A ampla gama de hipóteses sobre o tema divide-se entre aquelas que defendem a inexistência de migrações secundárias expressivas e de fluxo gênico recorrente entre o Novo Mundo e a Ásia após os eventos iniciais de povoamento (*e.g.* Perez *et al.*, 2009; Raghavan *et al.*, 2015), as que suportam uma única onda migratória que teria dado origem a maioria das populações atuais, seguida de ondas secundárias menores e de intenso fluxo gênico recorrente com o leste asiático (González-José *et al.*, 2008; Reich *et al.*, 2012) e as que entendem que o povoamento da América deve ter acontecido por meio de mais de um onda migratória (*e.g.* Neves e Hubbe, 2005; Skoglund *et al.*, 2015). Outro tema relacionado e amplamente debatido é o momento da chegada dos primeiros humanos ao continente americano, havendo pesquisadores que favorecem uma cronologia curta pós-Último Máximo Glacial (UMG) (*e.g.* O'Brien 2018), e outros que favorecem uma cronologia de ocupação profunda pré-UMG (*e.g.* Lahaye *et al.*, 2019). Os estudos genéticos de populações atuais, bem como os recentes avanços na área da arqueogenética trazem informações que são fundamentais para ambas as discussões e no presente capítulo apresentaremos uma breve revisão sobre o tema.

Morfologia craniana

Antes do advento da arqueogenética os debates sobre relações de ancestralidade entre populações do presente e do passado eram amplamente baseados em análises de afinidades morfológicas. Assim, a estruturação diacrônica da variabilidade morfocraniana no Novo Mundo foi o foco de inúmeros estudos nos últimos séculos com o objetivo de recapitular a história populacional profunda do continente (vide Neves *et al.*, 2014 para uma revisão). Devido à presença de esqueletos bem preservados datando do Holoceno Inicial, a região de Lagoa Santa sempre ocupou uma posição de destaque nesse debate. Neves e Hubbe (2005) demonstraram que a morfologia dos crânios oriundos dessa região é distinta da morfologia apresentada pelos nativos americanos, na medida em que os mesmos apresentam neurocrânio longo e estreito e faces prognáticas com órbitas relativamente baixas e largas. Essa morfologia é chamada de 'paleoamericana'. Ainda que haja um relativo consenso a respeito da existência dessas diferenças morfológicas (para opinião contrária ver Raghavan *et al.*, 2015), existem teorias divergentes sobre como elas se estabeleceram. Para alguns, a magnitude dessa diferença não poderia ser explicada por processos microevolutivos atuando

dentro do próprio continente (*i.e.* seleção e/ou deriva). Portanto, essa alta variabilidade diacrônica implicaria em um processo de povoamento caracterizado pela entrada de dois grupos geneticamente distintos no Novo Mundo, o chamado ‘modelo dos dois componentes biológicos principais’ (MDCBP) (Neves and Hubbe 2005).

Outros, porém, consideram que essas distintas morfologias são os dois extremos de um contínuo morfológico altamente variável que caracteriza as populações do Novo Mundo (González-José *et al.*, 2008). De acordo com essa teoria seriam elementos centrais na geração do padrão de diversidade morfológico ameríndio o fluxo gênico recorrente com o nordeste da Ásia e um hipotético evento de diversificação populacional na Beríngia (de Azevedo *et al.*, 2011). Outra linha explicativa enfatiza a plasticidade durante o desenvolvimento que em virtude dos distintos climas presentes no continente americano e das diferentes dietas adotadas pelos grupos humanos que o habitaram, teria gerado a alta diversidade morfológica observada (Menéndez *et al.*, 2014; Perez and Monteiro 2009). O emprego da morfologia craniana para inferir história populacional, portanto, poderia ser problemático devido às incertezas sobre a relativa importância da seleção natural e da deriva em sua evolução (Roseman and Weaver 2004; Hubbe, Hanihara, and Harvati 2009; von Cramon-Taubadel 2009), bem como às incertezas sobre a intensidade com a qual a plasticidade fenotípica age sobre o complexo craniofacial (Menéndez *et al.*, 2014; Perez and Monteiro 2009).

Nesse sentido, os recentes avanços no campo da arqueogenética são importantes, pois permitem testar de forma direta hipóteses centenárias sobre as relações de ancestralidade entre os grupos antigos e recentes da América. Entretanto, devido à complexidade técnica envolvida no processo de extração de DNA de esqueletos antigos (Prufer and Meyer 2015) e à dificuldade de preservação de material orgânico em regiões tropicais, até recentemente poucos estudos dessa natureza tinham obtido sucesso com material americano (Rasmussen *et al.*, 2014; Fehren-Schmitz *et al.*, 2015; Rasmussen *et al.*, 2015). Rapidamente, esta realidade vem mudando com novos estudos arqueogenéticos sendo publicados em ritmo crescente (e.g. Lindo *et al.*, 2017; Moreno-Mayar *et al.*, 2018^a; Moreno-Mayar *et al.*, 2018^b; Posth *et al.*, 2018; Scheibe *et al.*, 2018). Entretanto, muito antes do advento da arqueogenética estudos de antropologia molecular de populações nativas americanas atuais já contribuía de forma significativa para o entendimento da história populacional do Novo Mundo, conforme detalhado na próxima sessão.

A diversidade genética nativa americana: implicações para o povoamento do Novo Mundo

A variação genética entre populações humanas foi estudada primeiramente a partir de análises filogeográficas baseadas na variação contida na região hipervariável (HVS) do DNA mitocondrial (mtDNA) e na porção não-recombinante do cromossomo Y (e.g. Bonatto and Salzano 1997; Zegura *et al.*, 2004). Os estudos utilizando o genoma mitocondrial e o cromossomo Y foram popularizados por se tratarem de moléculas de DNA curtas e altamente variáveis que possibilitavam a detecção de novas variantes e a identificação de processos demográficos históricos que contribuíram para a diversidade genética encontrada atualmente.

Entre a variação encontrada nas linhagens mitocondriais é possível identificar agrupamentos atribuídos às variantes que compartilham uma ancestralidade comum. A frequência dessas linhagens, ou haplogrupos, entre diferentes regiões geográficas auxilia na estimativa de eventos demográficos anteriores que moldaram os padrões de diversidade genética observados atualmente. Os haplogrupos que são encontrados entre as populações nativas de praticamente todo o continente americano – ainda que em frequências diferentes – são os haplogrupos A2, B2, C1 (C1b, C1c e C1d) e D1 (Tamm *et al.*, 2007). Esses haplogrupos fundadores americanos são derivados dos encontrados em populações do sudeste e leste asiático, confirmando que estes grupos e os nativos americanos compartilham uma história populacional comum recente.

Outro aspecto de grande interesse relativo às análises do mtDNA é que elas permitem estimar há quanto tempo duas populações divergiram entre si. Essa técnica é conhecida popularmente como ‘relógio molecular’ e parte do pressuposto de que as taxas de mutação são constantes ao longo do tempo. Assim, conhecendo-se a taxa de mutação é possível estimar quanto tempo passou desde que as diferenças genéticas entre duas linhagens começaram a acumular. No que se refere aos haplogrupos americanos existem dois fatos de fundamental importância que decorrem desse tipo de análise. O primeiro é que a diversidade genética mitocondrial nativa americana total tem origem há aproximadamente 18.400 anos, de acordo com as estimativas mais recentes (Llamas *et al.*, 2016). Mesmo estudos mais antigos, que trabalhavam com margens de erro maiores, indicam um limite superior do intervalo de confiança de não mais que 26.300 anos atrás. Portanto, a magnitude da diversidade genética nativa americana atual é incompatível com uma cronologia profunda pré-UMG para a ocupação do Novo Mundo. Naturalmente, os dados genéticos de populações recentes não provam que não existiu essa ocupação, mas indicam que, se haviam pessoas no continente há mais de 20.000 anos, elas não possuíam uma relação direta de ancestralidade com os grupos

nativos atuais. Em outras palavras, se existiu tal população, ela desapareceu sem deixar descendência na América. O segundo fato de fundamental importância é que todos os haplogrupos nativos da América – inclusive os de distribuição geográfica restrita – apresentam datas de divergência semelhantes. Isso indica que essas diferentes linhagens ancestrais não representam eventos distintos de chegada ao Novo Mundo mas sim que todos os indivíduos nativos americanos devem originar-se de uma única população ancestral que chegou de forma coesa ao Novo Mundo.

A análise do mtDNA também permite estimar o tamanho populacional das linhagens fundadoras, evidenciando que a pouca variação encontrada entre as linhagens mitocondriais americanas descende de uma única população heterogênea que experimentou uma severa redução populacional no final do UMG (Mulligan *et al.*, 2008). Em relação às populações dos demais continentes os nativos americanos apresentam o menor nível de diferenciação genética intra-populacional, sendo as populações africanas aquelas que apresentam o maior nível de diversidade genética. A hipótese de parada na região livre de gelo da Beríngia (*Beringia Standstill model*) (Szathmary 1993) sugere que os grupos ancestrais dos nativos americanos teriam ficado isolados das outras populações do leste asiático, e por decorrência de processos microevolutivos haveriam se diferenciado geneticamente dos grupos siberianos, antes da entrada no continente e posterior expansão em direção ao sul (Tamm *et al.*, 2007; Kitchen *et al.*, 2008).

Além das linhagens mitocondriais americanas mais frequentes citadas anteriormente, existem também haplogrupos fundadores raros e com distribuição geográfica restrita. Os mais conhecidos e debatidos são os haplogrupos X2a e D4h3a (Tamm *et al.*, 2007). A rara presença do haplogrupo X2a entre os grupos nativos americanos atuais, e o fato de que esse haplogrupo ocorre em frequências mais elevadas entre as populações europeias e do Cáucaso, foram utilizados para dar suporte a chamada ‘hipótese Solutrense’ que postula uma migração transatlântica a partir da Europa como fonte para a chegada e expansão da cultura Clóvis na América do Norte (Stanford & Bradley, 2013; Oppenheimer *et al.*, 2014). De acordo com essa teoria o haplogrupo X2a estaria associado às populações Clóvis e sua distribuição filogeográfica distinta seria uma prova da origem européia das mesmas (Oppenheimer *et al.*, 2014). Contudo, análises de dados genômicos foram incapazes de confirmar o padrão observado com base na linhagem materna e atualmente há consenso entre geneticistas de que os dados moleculares não dão suporte à hipótese Solutrense (Reidla *et al.*, 2003; Perego *et al.*, 2009; Raghavan *et al.*, 2014). Outro haplogrupo cuja distribuição restrita que foi discutida no âmbito do povoamento da América é o D4h3a. Atualmente ele aparece em baixa frequência

exclusivamente em populações localizadas na franja pacífica do continente. O padrão filogeográfico do haplogrupo D4h3a foi interpretado como uma possível evidência a favor de uma rota migratória original via costa pacífica e não através dos corredores livres de gelo do interior do continente (Perego *et al.*, 2009; Perego *et al.*, 2010).

Sob a perspectiva das linhagens paternas, os estudos focados na variabilidade genética do cromossomo Y de populações nativas americanas recentes demonstram que os haplogrupos Q e C são as linhagens paternas mais frequentes. A hipótese vigente é que estes haplogrupos representam entradas alternativas e concomitantes na América: uma vinda pelo corredor livre de gelo formado pela separação dos glaciais que cobriam a América do Norte durante o UMG, e outro pela costa do Pacífico. Estudos baseados tanto em marcadores do cromossomo Y quanto em marcadores de mtDNA corroboram o modelo de entrada única com potencial origem no sudoeste da Sibéria (Zegura *et al.*, 2004).

Contudo, é importante ressaltar que apesar da contribuição fundamental desses estudos para o conhecimento da história populacional nativa americana, sua resolução, ou seja, o nível de detalhamento alcançado a partir do genoma mitocondrial e do cromossomo Y - os chamados marcadores uniparentais - são insuficientes para testar cenários demográficos mais complexos. Em ambos os casos a informação disponível refere-se a uma única linhagem ancestral quando nossa trajetória populacional é composta por centenas ou milhares de linhagens ancestrais, cada uma com uma história potencialmente única. Assim, nos últimos dez anos o foco dos estudos moleculares foi direcionado para as análises genômicas que incluem milhões de marcadores do DNA nuclear.

Estudos genômicos: população Y e novas contribuições

Os estudos genômicos mudaram substancialmente nossa compreensão sobre a história global das migrações humanas assim como refinaram o conhecimento sobre a história das populações nativas americanas. A maior expectativa em relação às primeiras análises do DNA nuclear em escala continental na América (e.g. Wang *et al.*, 2007) talvez tenha sido a possibilidade da identificação de alguma linhagem ancestral que não havia sido previamente detectada através dos marcadores uniparentais. Nesse sentido, os resultados iniciais corroboraram a hipótese de que todas os ameríndios descendem de uma única população que migrou do nordeste asiático há não mais do que 20 mil anos atrás (Reich *et al.*, 2012). As únicas exceções seriam as populações que habitam o Círculo Polar Ártico cuja ancestralidade incluiria aportes populacionais posteriores, também oriundos do nordeste asiático. O primeiro destes aportes teria se misturado muito pouco aos nativos da América do Norte, contribuindo

para a formação de algumas populações norte americanas (*i.e.*, Na Dene), e o segundo teria originado os Esquimós, que seriam uma mistura de asiáticos e nativos americanos (Reich *et al.*, 2012). Entretanto, de acordo com os dados genômicos, nenhuma dessas duas levas tardias teriam tido qualquer impacto populacional na América do Sul.

Os dados genômicos também identificam cerca de 3% de um potencial componente ancestral australasiano (*i.e.* populações da Austrália, das Ilhas Andaman e da Papua-Nova Guiné) nas populações amazônicas Karitiana e Suruí, e na população Xavante, do planalto central brasileiro (Skoglund *et al.*, 2015). Este é o primeiro registro de um sinal de ancestralidade oriundo de uma população desconhecida, chamada de “população Y” (Ypykuéra, ancestral em Tupí). No entanto, de acordo com o modelo, a população Y seria uma migração posterior, e teria chegado na América do Sul provavelmente já miscigenada com os primeiros americanos. A existência da população Y, bem como sua possível contribuição para a ancestralidade nativa amazônica e para o planalto central brasileiro, ainda permanece em debate (Skoglund *et al.*, 2015).

Arqueogenética do Novo Mundo

Impulsionado pelos avanços tecnológicos computacionais e pelo desenvolvimento de tecnologias mais avançadas de extração e sequenciamento de DNA, as investigações no campo da arqueogenética (ou o estudo de genomas antigos; ou paleogenética) tem crescido consideravelmente, proporcionando uma excelente oportunidade para explorar questões que permanecem em constante debate entre a comunidade arqueológica (para revisões ver Llamas *et al.*, 2017; Nielsen *et al.*, 2017; Skoglund & Mathieson, 2018).

Entre os estudos publicados com amostras paleoamericanas, destaca-se o genoma de uma criança encontrada no sítio arqueológico Anzick em associação com artefatos líticos da cultura Clóvis e diretamente datado em ~12.746–12.660 (cal) AP (Becerra-Valdivia *et al.*, 2018). As análises genéticas indicam que Anzick-1 tem ancestralidade plenamente ameríndia, sem qualquer tipo de influência extracontinental, porém apresenta maior afinidade genética com as populações atuais da América Central e Sul do que com os indivíduos norte-americanos (Rasmussen *et al.*, 2014).

Outro estudo recente propõe a existência de uma população siberiana que teria se diferenciado geneticamente das demais populações locais, onde já se manteria relativamente coesa, embora apresentando fluxo gênico com outras populações. Após a chegada na Beríngia, essa população teria se isolado e se diferenciado nos primeiros nativos que depois entraram no continente americano. No entanto, tal população teria originado dois ramos

distintos durante a parada na Beríngia: o ramo descrito acima que deu origem aos nativos americanos atuais e outro ramo extinto, representado pelo genoma antigo encontrado na região leste da Beríngia, *Upward Sun River* (USR1) datado em 11.600–11.230 (cal) AP (Moreno-Mayar *et al.*, 2018^a; Potter *et al.*, 2014).

DNA de Lagoa Santa

Recentemente, um trabalho foi publicado apresentando dados genômicos de 49 esqueletos da América (Posth *et al.*, 2018), dentre eles indivíduos do sítio da Lapa do Santo (Strauss *et al.*, 2016), de sambaquis do litoral brasileiro e de sambaquis fluviais. Tal trabalho contribuiu de forma significativa na caracterização da história populacional da América do Sul, pois pela primeira vez apresenta um panorama de como essas populações se relacionavam no passado e qual sua ligação com as populações nativo americanas atuais.

Apesar de sua morfologia pouco similar a dos nativos americanos atuais, como reconstruído no emblemático rosto de Luzia, os haplogrupos mitocondriais encontrados na população de Lapa do Santo são todos nativos americanos (A, B, C ou D) (Figura 1). Um dos haplogrupos encontrados foi o D4h3a, que ocorre atualmente em frequência muito baixa e apenas em populações localizadas próximas à costa pacífica do continente. Conforme discutido anteriormente, foi proposto que este haplogrupo daria suporte para a hipótese do povoamento da América através de uma rápida expansão costeira. Entretanto, os dados arqueogenéticos mostram que esse haplogrupo era muito mais comum no passado, estando presente em diversas populações antigas do continente que habitavam regiões não costeiras. Naturalmente, isso não invalida a hipótese da migração costeira mas mostra que utilizar a distribuição atual de marcadores parentais para fazer inferências sobre estrutura populacional no passado pode levar a conclusões equivocadas.

De acordo com as análises arqueogenômicas os indivíduos analisados da Lapa do Santo (Posth *et al.* 2018) não apresentam afinidades genéticas extracontinentais com populações fora da América. Ou seja, a população que habitava a região de Lagoa Santa há cerca de 9600 anos atrás compartilhava uma origem única com as populações que vieram da Ásia para a América através da Beríngia há cerca de 20 mil anos e que deram origem a todas as populações ameríndias sub-Árticas. Por outro lado, os dados arqueogenéticos indicaram a existência de uma série eventos migratórios intracontinentais que não haviam sido anteriormente detectados pelas análises genéticas de populações atuais. Uma dessas ondas migratórias do norte para o sul do continente americano estaria exclusivamente associada às amostras mais antigas incluídas nas análises: Los Rieles no Chile (10.100 cal AP), Lapa do

Santo (9.600 cal AP) e Mayahak Cab Pek em Belize (9.300 cal AP). Esses indivíduos mais antigos apresentam afinidade genética com o indivíduo de Anzick-1, encontrado no noroeste dos Estados Unidos e que está associado a artefatos da cultura Clovis. Portanto, os dados arqueogenéticos indicam a existência de um componente populacional, ou onda migratória, que inclui os grupos Clovis, na América do Norte, e o Povo de Lagoa Santa, na América do Sul, que teve uma ampla dispersão geográfica durante o início do Holoceno, mas que parece ter deixado de existir há cerca de 9.000 anos. É importante enfatizar que essa ancestralidade Clovis nas populações antigas da América Central e América do Sul não é direta e homogênea se expressando de maneira distinta em Mayahak Cab Pek (Belize), Los Rieles (Chile) e Lapa do Santo (Brasil). Ainda assim, parece razoável supor que esse componente ancestral resulta de uma continuação espaço-temporal da expansão da cultura Clovis que a partir da fronteira dos EUA e México se desassociou da cultura material típica daqueles grupos. Finalmente, é fundamental esclarecer que esse componente ancestral relacionado à Clovis identificado através de análises genômicas não guarda nenhuma relação com o debate a respeito desta ser ou não a evidência mais antiga da presença humana no continente. De todas as formas, o fato é que o indivíduo de Anzick é milhares de anos mais antigo do que todos os indivíduos nos quais o mesmo sinal populacional foi identificado (i.e. Mayahak Cab Pek, Los Rieles e Lapa do Santo) e que estes são mais antigos – ainda que sejam apenas alguns séculos – do que todos os demais indivíduos analisados em que não foi encontrado o sinal de afinidade genética com Clovis. Mesmo considerando-se um modelo de ocupação pós-UMG para o continente Americano as populações de Lagoa Santa estão longe de representarem os ‘primeiros americanos’. Pelo contrário, são grupos relativamente tardios conforme fica claro nos genomas analisados da Lapa do Santo já que estes não se apresentam como basais mas sim o resultado de uma complexa série de eventos populacionais que ocorreram dentro do próprio continente americano (Posth *et al.*, 2018).

Uma outra onda migratória é aquela que caracteriza a quase totalidade das populações nativas atuais da América do Sul. Os dados arqueogenéticos indicam que essa população encontra seus representantes mais antigos nos indivíduos dos sítios arqueológicos de Cuncacha (9.000 cal AP) e Lauricocha (8.600 cal AP) no Peru, Arroyo Seco 2 (7.700 cal AP) na Argentina, Saki Tzul (7.400 cal AP) em Belize e Laranjal (6.700 cal AP) no Brasil. Portanto, os dados disponíveis indicam que a partir de aproximadamente nove mil anos atrás existe uma expressiva continuidade populacional em distintas regiões do continente sul americano. Até o momento não é possível determinar com base nos dados genéticos quais desses dois componentes populacionais chegou primeiro à América do Sul mas as datações

radiocarbônicas parecem indicar que o componenten associado à Anzick antecedeu o componentente que predomina atualmente entre as populações nativas.

Análises arqueogenéticas de Lagoa Santa também incluíram os esqueletos escavados por Peter Lund da Gruta do Sumidouro na primeira metade do século XIX (Moreno-Mayar *et al.*, 2018^b). Os resultados obtidos em grande medida são análogos aos descritos anteriormente para a Lapa do Santo. Uma importante diferença, porém, é que em um único indivíduo da Gruta do Sumidouro foi encontrado sinal de ancestralidade compartilhada com a população Y em um indivíduo da região de Lagoa Santa. Ou seja, assim como os Suruí, Karitiana e Xavante um indivíduo de Lagoa Santa também apresenta um excesso de afinidade com populações do sudeste asiático como Onge, Austrália e Nova Guiné. A princípio a presença desse sinal numa população antiga poderia dar suporte para a hipótese de que existiu uma migração para a América não relacionada a grande maioria dos nativos atuais e seus ancestrais. Entretanto, a frequência encontrada no indivíduo da Gruta do Sumidouro de 10 mil anos é a mesma que é encontrada nos amazônicos atuais (entre 2-3%), o que torna muito improvável uma onda migratória vinda de outra região para a América. A ideia é que se esse sinal de fato representa uma população anterior aos nativos americanos ele deveria ter sido diluído ao longo dos milênios se apresentando de forma mais intensa nas populações antigas. Além disso, é muito difícil explicar porque esse sinal aparece em apenas um dentre os inumeros indivíduos com mais de nove mil anos analisados. Mesmo em outros indivíduos encontrados na mesma Gruta do Sumidouro o sinal não foi detectado. No momento inexistente consenso sobre como explicar os dados. Podemos estar diante da evidência de um fenômeno populacional desconhecido que pode mudar completamente nossa compreensão sobre o povoamento do continente ou apenas de um falso positivo de um teste estatístico. Apenas com a geração de mais dados será possível solucionar essa questão.

Os estudos arqueogenéticos na América do Sul ainda se encontram em estágio embrionário e as conclusões propostas até o momento devem ser vistas como temporárias. Nos próximos anos certamente o volume de dados disponíveis irá aumentar de forma exponencial permitindo consolidar ou modificar os modelos propostos até aqui. De todas as formas, o conjunto de evidências genéticas disponíveis até o momento apoiam uma cronologia pós-UMG para o povoamento do continente e apontam para a inexistência de populações anteriores aos ancestrais dos atuais nativos americanos. Para aqueles que consideram convincentes as evidências da presença humana pré-UMG na América os dados arqueogenéticos implicam no total desaparecimento dessas populações – um evento demográfico tão drástico que não encontraria correlato nem mesmo na substituição dos

neandertais por humanos modernos no oeste da Eurásia. Fica na conta dos proponentes da ocupação pré-UMG, portanto, propor um modelo para explicar como e porque tal evento teria ocorrido.

Agradecimentos

Os autores agradecem o Prof. Lucas Bueno e à Prof. Adriana Dias pelo convite para contribuir neste volume e à FAPESP pelo apoio financeiro às suas pesquisas (processo FAPESP nº 2015/26875-9, processo FAPESP nº 2016/12371-1 e processo FAPESP nº 2017/16451-2; processo CNPQ 435980/2018-1).

Referências Bibliográficas

- Azevedo, Soledad de, Ariadna Nocera, Carolina Paschetta, Lucía Castillo, Marina González, e Rolando González-José. 2011. “Evaluating Microevolutionary Models for the Early Settlement of the New World: The Importance of Recurrent Gene Flow with Asia.” *American Journal of Physical Anthropology* 146 (4): 539–52. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21564>.
- Becerra-Valdivia, Lorena, Michael R Waters, Thomas W Stafford, Sarah L Anzick, Daniel Comeskey, Thibaut Devièse, and Thomas Higham. 2018. “Reassessing the Chronology of the Archaeological Site of Anzick.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (27): 7000 LP-7003. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803624115>.
- Bonato, Sandro Luis, and Francisco Mauro Salzano. 1997. “A Single and Early Migration for the Peopling of the Americas Supported by Mitochondrial DNA Sequence Data.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94 (5): 1866–71. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9050871>.
- Cramon-Taubadel, Noreen von. 2009. “Congruence of Individual Cranial Bone Morphology and Neutral Molecular Affinity Patterns in Modern Humans.” *American Journal of Physical Anthropology* 140 (2): 205–15. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21041>.
- Fehren-Schmitz, Lars, Bastien Llamas, Susanne Lindauer, Elsa Tomasto-Cagigao, Susan Kuzminsky, Nadin Rohland, Fabrício R. Santos, *et al.* 2015. “A Re-Appraisal of the Early Andean Human Remains from Lauricocha in Peru.” *PLoS ONE* 10 (6): 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127141>.
- González-José, Rolando, Maria Cátira Bortolini, Fabrício R Santos, and Sandro L Bonatto. 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 (2): 175–87. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20854>.
- Hrdlička, Ales. 1912. “Early Man in South America.” *Bureau of American Ethnology* 52.
- Hubbe, Mark, Tsunehiko Hanihara, and Katerina Harvati. 2009. “Climate Signatures in the Morphological Differentiation of Worldwide Modern Human Populations.” *The Anatomical Record* 292 (11): 1720–33. <https://doi.org/10.1002/ar.20976>.
- Imbelloni, J. 1938. “Tabla Classificatoria de Los Indios. Regiones Biológicas y Grupos Raciales Humanos de América.” *Physis* 12: 229–49.
- Kitchen, Andrew, Michael M. Miyamoto, and Connie J. Mulligan. 2008. “A Three-Stage Colonization Model for the Peopling of the Americas.” *PLoS One* 3 (2): e1596. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001596>.
- Lahaye, Christelle., Guillaume. Guérin, Maria Gluchy, Christine Hatté, Michel Fontugne, Ignacio Clemente-Conte, Janaina C. Santos, *et al.* 2019. “Another Site, Same Old Song: The Pleistocene-Holocene Archaeological Sequence of Toca Da Janela Da Barra Do Antonião-North, Piauí, Brazil.” *Quaternary Geochronology* 49 (December 2017): 223–29. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2018.03.006>.
- Llamas, Bastien, Lars Fehren-Schmitz, Guido Valverde, Julien Soubrier, Swapan Mallick, Nadin Rohland, Susanne Nordenfelt, *et al.* 2016. “Ancient Mitochondrial DNA Provides High-Resolution Time Scale of the Peopling of the Americas.” *Sci Adv* 2 (4): e1501385. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501385>.
- Lindo J, Achilli A, Perego UA, Archer D, Valdiosera C, Petzelt B, Mitchell J, *et al.* 2017. “Ancient individuals from the North American Northwest coast reveal 10,000 years of regional genetic continuity”. *PNAS*: 114:4093-4098.
- Menéndez, Lumila, Valeria Bernal, Paula Novellino, and Sergio Ivan Perez. 2014. “Effect of Bite Force and Diet Composition on Craniofacial Diversification of Southern South American Human Populations.” *American Journal of Physical Anthropology* 155: 114–27.
- Moreno-Mayar, J. Víctor, Ben A. Potter, Lasse Vinner, Matthias Steinrucken, Simon Rasmussen, Jonathan Terhorst, John A. Kamm, *et al.* 2018^a. “Terminal Pleistocene Alaskan Genome Reveals First Founding Population of Native Americans.” *Nature* 553 (7687): 203–7. <https://doi.org/10.1038/nature25173>.
- Moreno-Mayar, J. Víctor, Lasse Vinner, Peter de Barros Damgaard, Constanza de la Fuente, Jeffrey Chan, Jeffrey P. Spence, Morten E. Allentoft, *et al.* 2018^b. “Early Human Dispersals within the Americas.” *Science* 362 (6419). <https://doi.org/10.1126/science.aav2621>.

- Mulligan, Connie J., Andrew Kitchen, and Michael M. Miyamoto. 2008. "Updated Three-Stage Model for the Peopling of the Americas." *PLoS ONE* 3 (9): 7–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003199>.
- Neves, Walter A., and Mark Hubbe. 2005. "Cranial Morphology of Early Americans from Lagoa Santa, Brazil: Implications for the Settlement of the New World." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (51): 18309–14.
- Neves, Walter A., Mark Hubbe, Mercedes Okumura, Rolando González-José, Levy Figuti, Sabine Eggers, and Paulo Antonio Dantas De Blasis. 2005. "A New Early Holocene Human Skeleton from Brazil: Implications for the Settlement of the New World." *Journal of Human Evolution* 48 (4): 403–14. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.12.001>.
- Neves, W.A., Mark Hubbe, André Menezes Strauss, and Danilo Vicensotto Bernardo. 2014. "Morfologia Craniana Dos Remanescentes Ósseos Humanos Da Lapa Do Santo, Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil: Implicações Para o Povoamento Das Américas." *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Humanas* 9 (3): 715–40.
- Nielsen R, Akey JM, Jakobsson M, Pritchard JK, Tishoff S, Willerslev E. 2017. Tracing the peopling of the world through genomics. *Nature* 541:302-310.
- O'Brien, Michael. 2018. "Setting the Stage: The Late Pleistocene Colonization of North America." *Quaternary* 2 (1): 1.
- Oppenheimer S, Bradley B, Stanford D. 2014. "Solutrean hypothesis: genetics, the mammoth in the room." *World Archaeology* 46 (5): 752-774.
- Perego, Ugo A, Alessandro Achilli, Norman Angerhofer, Matteo Accetturo, Maria Pala, A Olivieri, B Hooshiar Kashani, *et al.* 2009. "Distinctive Paleo-Indian Migration Routes from Beringia Marked by Two Rare MtDNA Haplogroups." *Curr Biol* 19 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.058>.
- Perego, Ugo A., Norman Angerhofer, Maria Pala, Anna Olivieri, Hovirag Lancioni, Baharak Hooshiar Kashani, Valeria Carossa, *et al.* 2010. "The Initial Peopling of the Americas: A Growing Number of Founding Mitochondrial Genomes from Beringia." *Genome Research* 20 (9): 1174–79. <https://doi.org/10.1101/gr.109231.110>.
- Perez, S. Ivan, Valeria Bernal, Paula González, Marina L Sardi, and Gustavo G Politis. 2009. "Discrepancy between Cranial and DNA Data of Early Americans: Implications for American Peopling." *PloS One* 4: e5746.d.
- Perez, S. Ivan, and Leandro R. Monteiro. 2009. "Nonrandom Factors in Modern Human Morphological Diversification: A Study of Craniofacial Variation in Southern South American Populations." *Evolution* 63 (4): 978–93. <https://doi.org/10.1111/j.1558->

- Posth, Cosimo, Nathan Nakatsuka, Iosif Lazaridis, Pontus Skoglund, Swapan Mallick, Thiseas C Lamnidis, Nadin Rohland, *et al.* 2018. “Reconstructing the Deep Population History of Central and South America.” *Cell* 175 (5): 1185–1197 e22. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.10.027>.
- Potter, Ben A., Joel D. Irish, Joshua D. Reuther, and Holly J. McKinney. 2014. “New Insights into Eastern Beringian Mortuary Behavior: A Terminal Pleistocene Double Infant Burial at Upward Sun River.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (48): 17060–65. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413131111>.
- Prüfer, Kay, and Matthias Meyer. 2015. “Comment on ‘Late Pleistocene Human Skeleton and MtDNA Link Paleoamericans and Modern Native Americans.’” *Science* 347 (6224): 835–835. <https://doi.org/10.1126/science.1260617>.
- Raghavan, Maanasa, Matthias Steinrücken, Kelley Harris, Stephan Schiffels, Simon Rasmussen, Michael DeGiorgio, Anders Albrechtsen, *et al.* 2015. “Genomic Evidence for the Pleistocene and Recent Population History of Native Americans.” *Science* 349 (6250): aab3884. <https://doi.org/10.1126/science.aab3884>.
- Rasmussen, Morten, Sarah L Anzick, M R Waters, Pontus Skoglund, Michael DeGiorgio, Thomas W Stafford, Simon Rasmussen, *et al.* 2014. “The Genome of a Late Pleistocene Human from a Clovis Burial Site in Western Montana.” *Nature* 506 (7487): 225–29. <https://doi.org/10.1038/nature13025>.
- Rasmussen, Morten, Martin Sikora, Anders Albrechtsen, Thorfinn Sand Korneliussen, J. Víctor Moreno-Mayar, G. David Poznik, Christoph P. E. Zollikofer, *et al.* 2015. “The Ancestry and Affiliations of Kennewick Man.” *Nature*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/nature14625>.
- Reich, David, Nick Patterson, Desmond Campbell, Arti Tandon, Stéphane Mazieres, Nicolas Ray, Maria V. Parra, *et al.* 2012. “Reconstructing Native American Population History.” *Nature* 488 (7411): 370–74. <https://doi.org/10.1038/nature11258>.
- Reidla, Maere, Toomas Kivisild, Ene Metspalu, Katrin Kaldma, Kristiina Tambets, Helle-Viivi Tolk, Jüri Parik, *et al.* 2003. “Origin and Diffusion of MtDNA Haplogroup X.” *The American Journal of Human Genetics* 73 (5): 1178–90.
- Rivet, Paul. 1942. *Les Origines de l’Homme Américain*. Montreal: Les Éditions l’Arbre.
- Roseman, Charles, and Timothy D. Weaver, 2004. “Multivariate Apportionment of Global Human Craniometric Diversity.” *American Journal of Physical Anthropology* 125 (3): 257–63.

- Scheib CL, Li H, Sesai T, Link V, Kendall C, Dewar G, *et al.* 2018. “Ancient human parallel lineages within North America contributed to a coastal expansion” *Science* 360: 1024-1027.
- Skoglund, P, Swapan Mallick, Maria Cátira Bortolini, Niru Chennagiri, Tábita Hünemeier, Maria Luiza Petzl-Erler, Francisco Mauro Salzano, Nick Patterson, and David Reich. 2015. “Genetic Evidence for Two Founding Populations of the Americas.” *Nature* 525 (7567): 104–10. <https://doi.org/10.1038/nature14895>.
- Skoglund P, Mathieson I. 2018. Ancient human genomics: the first decade. *Annual review of genomics and human genetics* 19(8):8.1-8.24.
- Stanford DJ, Bradley BA. 2013. *Across Atlantic Ice – The origins of America’s Clovis Culture*. University of California Press.
- Strauss A, Oliveira RE, Villagran X, Bernardo DV, Salazar-Garcia DC, Bissaro MC, Pugliese F, Hermenegildo T, Santos R, Barioni A, Oliveira EC, Moreno de Souza JC, Jaouen K, Ernani M, Hubbe M, Inglez M, Rockwell HM, Machado MC, Souza GN, Chemale F, Kawashita K, O’Connell T, Israde I, Black S, Feathers J, Castro C, Richards MP, Kipnis R, Wahl J, Araujo A, Neves WA. 2016. “Early Holocene ritual complexity in South America: the archaeological record of Lapa do Santo (east-central Brasil)”. *Antiquity* 90:1454-1473.
- Tamm, Erika, Toomas Kivisild, Maere Reidla, Mait Metspalu, David G. Smith, Connie J. Mulligan, Claudio M. Bravi, *et al.* 2007. “Beringian Standstill and Spread of Native American Founders.” *PLoS One* 2 (9): e829. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000829>.
- Ten Kate, H. 1885. “Sur Les Crânes de Lagoa Santa.” *Bull. Soc. Anthropol.* 8: 240–44.
- Wang S, *et al.* 2007. Genetic variation and population structure in Native Americans. *PLoS Genetics* 3:e185.
- Zegura, Stephen L, Tatiana M. Karafet, Lev A. Zhivotovsky, and Michael F. Hammer. 2004. “High-Resolution SNPs and Microsatellite Haplotypes Point to a Single, Recent Entry of Native American Y Chromosomes into the Americas.” *Molecular Biology and Evolution* 21 (1): 164–75. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh009>.

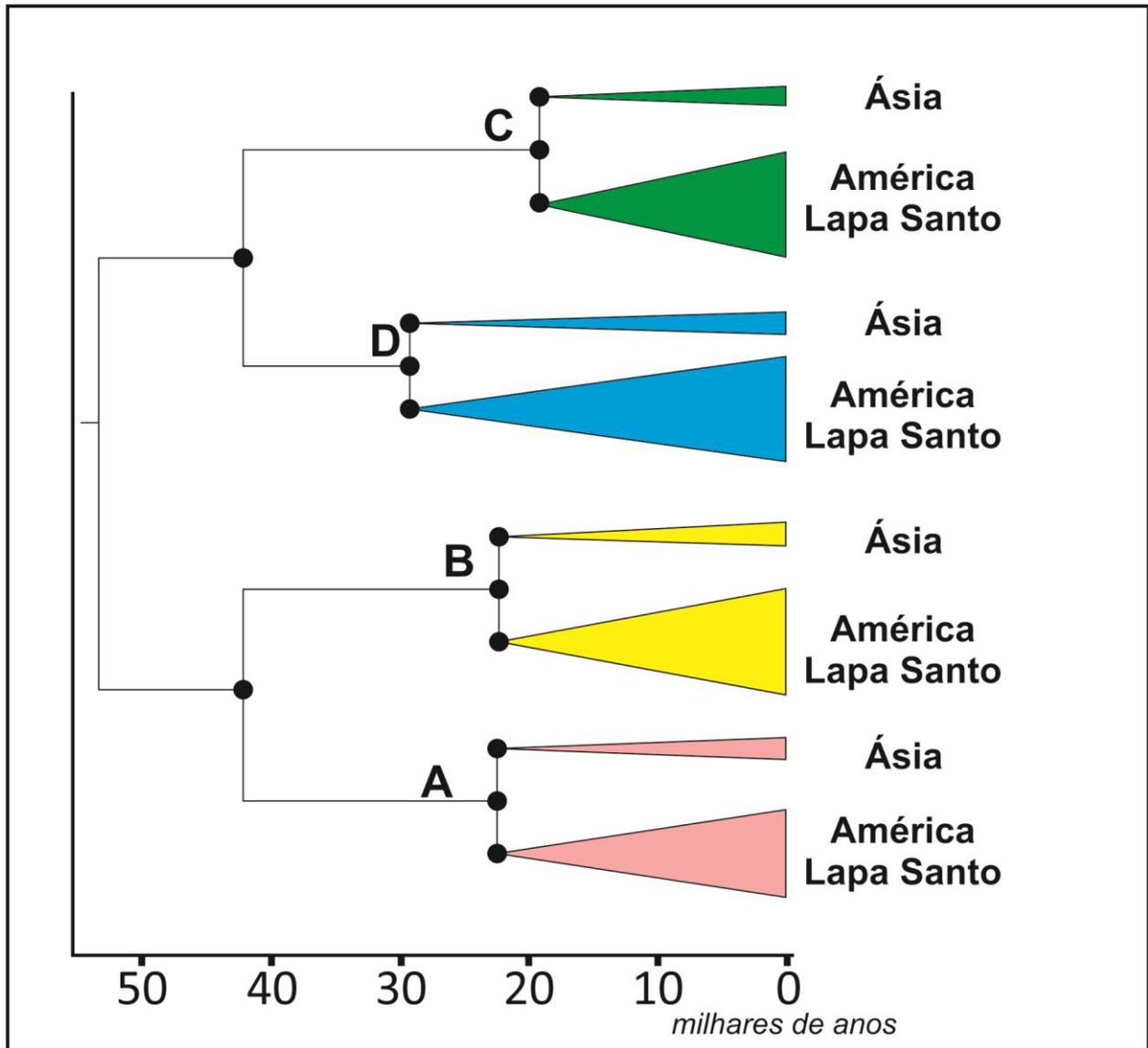


Figura 1. Representação esquemática adaptada de Llamas *et al.*, 2016 mostrando a filogenia dos quatro principais haplogrupos mitocondriais encontrados no continente americano e sua relação de proximidade genética com as populações asiáticas. Os indivíduos de Lagoa Santa para os quais foi possível sequenciar o mitogenoma apresentam haplogrupo mitocondrial tipicamente americano. Os quatro haplogrupos americanos apresentam tempo estimado de divergência muito próximo, indicando uma origem única para todos os grupos nativos americanos recentes e antigos há aproximadamente 20 mil anos.