

# ANÁLISIS MORFOGEOMÉTRICO DE CUATRO CRÁNEOS ANTIGUOS DEL VALLE DE MÉXICO: PEÑÓN III, METRO BALDERAS, CHIMALHUACÁN Y CUEVA DEL TECOLOTE\*

*Rolando González-José*

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (conicet), Buenos Aires; Centro Nacional Patagónico-conicet, Argentina

*Neus Martínez-Abadías*

Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia, Secció d'Antropologia

*Antonio González-Martín*

Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid; Área Académica de Historia y Antropología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

*Walter Neves*

Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos, Departamento de Biologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

*Héctor M. Pucciarelli*

Departamento Científico de Antropología del Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina  
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (conicet), Buenos Aires

*Miquel Hernández*

Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia, Secció d'Antropologia

**RESUMEN:** *En este artículo se presenta un análisis morfogeométrico de cinco cráneos del Holoceno Temprano del valle central de México. Los especímenes estudiados fueron: Peñón III, Metro Balderas, Chimalhuacán y Cueva del Tecolote. Los resultados demuestran una mayor afinidad entre estos cráneos tempranos de México con paleoamericanos de Brasil y otros restos del Pleistoceno tardío de Asia y África,*

\* Este trabajo fue financiado por el Ministerio Español de Educación y Ciencia (CGL2004-00903/BTE, subsidio a MH), Fondos Europeos de Desarrollo Regional (FEDER), la Wenner Gren Foundation for Anthropological Research (subsidio GR6863 a RGJ) y FAPESP (Proceso 04/01321-6 a WAN). Walter Neves tuvo una beca de investigación de CNP (Proceso 305918/85-0) durante la investigación y preparación del presente manuscrito.

que con series amerindias y mexicanas modernas. La gran dispersión geográfica de los paleoamericanos y su presencia en México a comienzos del Holoceno arrojan nuevas interrogantes acerca del poblamiento del continente americano.

**ABSTRACT:** Here we present a Geometric Morphometric study of five skulls from the Early Holocene from Mexico basin. They are: Peñón III, Metro Balderas, Chimalhuacán and Cueva del Tecolote specimens. Results show that those crania are morphologically more associated to the Paleoamericans from Brazil and other late Pleistocene remains from Asia and Africa, than to several Mexican and Amerindian modern series. The large geographic dispersal of Paleoamericans and their presence in Mexico during the Early Holocene raises new issues about the continent's settlement scenario.

**PALABRAS CLAVE:** Peñón III, Chimalhuacán, Metro Balderas, Cueva del Tecolote, morfometría geométrica, poblamiento de América

**KEY WORDS:** Peñón III, Chimalhuacan, Metro Balderas, Cueva del Tecolote, geometric morphometric, Americas

## INTRODUCCIÓN

La morfometría geométrica (MG), definida como la fusión entre la geometría y la biología, comprende el estudio de la forma craneofacial en un espacio bi o tridimensional [Bookstein, 1982]. Esto permite investigar en profundidad los cambios morfológicos.

Dicha técnica está revolucionando el campo de estudio en torno a las estructuras morfológicas, a partir de un cambio rotundo en la definición de su tamaño y forma. En lugar de enfocarse en el análisis multivariante de un conjunto de medidas lineales entre puntos morfométricos, la MG propone estudiar los cambios a partir del desplazamiento en el plano (2D) o espacio (3D) de un conjunto de puntos morfométricos o *landmarks*.

La relación espacial en dos o tres dimensiones de estos *landmarks* siempre se conserva a lo largo de todo el análisis, lo cual permite "reconstruir" la forma y tamaño del espécimen estudiado con tanta precisión como se desee.

Este conjunto de métodos analíticos y gráficos ha sido desarrollado desde finales de la década de los ochenta; permite observar y estudiar estadísticamente los cambios espaciales de una estructura, sean éstos globales o bien localizados en unos pocos *landmarks*. Una inspección de la bibliografía de los últimos años (para un resumen véase a Dryden y Mardia [1998]) refleja la aceptación de estos métodos en aquellas disciplinas con una larga historia y tradición en la medición de las formas biológicas.

La morfometría se define como el estudio de la variación en la forma y su covariación con otras [Bookstein, 1991; Dryden y Mardia, *op. cit.*]. Su enfoque clásico, tradicional [Marcus, 1990; Reyment, 1991] o multivariante [Blackith y

Reyment, 1971] consiste en aplicar métodos estadísticos de este tipo a un conjunto de variables morfológicas.

En un estudio de morfología clásica, la forma y tamaño del objeto en cuestión son capturados a partir de un conjunto de variables cuantitativas tales como longitud, anchura, altura o ángulo. En éstas se aplican análisis estadísticos multivariantes destinados a “condensar” o “resumir” el cambio producido en el espacio multidimensional, y transformarlo o traducirlo en pocos parámetros que expliquen la variación [Bookstein, *op. cit.*].

La interpretación de estos parámetros, los cuales resumen la compleja multidimensionalidad del cambio, conlleva necesariamente una abstracción matemática y la pérdida de visualización directa de éste. Por ejemplo, en un análisis de componentes principales, el primero puede reflejar variación en la longitud de un proceso y en el engrosamiento de la región facial; y el segundo, en anchura de la zona cefálica.

Paralelamente, podría observarse que el primer componente expresa 58% de la variación; mientras que el segundo, 18%. Sin embargo, en nuestros resultados no estamos observando de manera directa los cambios a lo largo del proceso, el engrosamiento de la zona facial y, en menor medida, la modificación en la zona cefálica. Sólo estamos infiriéndolo mediante de los componentes principales. Por supuesto, en la mayoría de los casos la interpretación de éstos, raíces canónicas y distancias, entre otros, es más compleja que en el ejemplo aquí planteado. A diferencia del enfoque clásico, en la MC prima el estudio de la geometría de las estructuras y esta información se conserva a lo largo de todo el análisis estadístico. En un trabajo de revisión, Rohlf y Marcus [1993] lo llamaron “morfometría geométrica”. Numerosos estudios han demostrado previamente que la variación en la forma se expresa, usualmente, de forma localizada y altamente estructurada. El verdadero potencial de la MC es que los análisis dan cuenta explícita de esta heterogeneidad espacial, asociada con la anatomía y los orígenes ontogenéticos de las estructuras biológicas.

Bookstein [*op. cit.*] sostiene que la transición de la morfometría a una disciplina en sí misma (mediante la síntesis entre geometría, estadística y biología) puede encontrarse por primera vez en el trabajo de D’Arcy Thompson, *On Growth and Form* [1917]. Este autor sugirió que los cambios de una forma biológica podían ser modelados y descritos a partir de lo que él llamó “transformaciones cartesianas”.

Durante los años treinta se publicaron diversos intentos para formalizar el concepto “transformación cartesiana” y adaptarlo a problemas biométricos, a partir de la noción que el estudio estadístico de la forma debería practicarse como una descripción de dicha transformación. Sin embargo, esta corriente de pensamiento no recibió el interés de los estadísticos sino hasta los ochenta, con los trabajos de Kendall [1999] y Bookstein [1982, 1991].

A partir de estos trabajos, la MG se abastece de una rigurosa teoría estadística para el análisis de la forma, la cual hace posible el uso combinado de los métodos multivariantes y otros pensados para la visualización directa de una forma. Bookstein [*op. cit.*] se refirió a este cambio como “síntesis morfométrica”, y Rohlf y Marcus [*op. cit.*] pronosticaron en torno a estos métodos una “revolución morfométrica”.

La aplicación de estos métodos al caso del poblamiento americano en general, y del mexicano en particular, es de especial relevancia porque numerosos modelos microevolutivos propuestos para explicar la dispersión del *Homo sapiens* en la región están firmemente basados en la evidencia craneofacial [v. Neves y Pucciarelli, 1991].

Durante 2002 comenzó a elaborarse una base de datos con imágenes digitalizadas de cráneos humanos. Un primer análisis, el cual comprendía series de Baja California Sur, Tlatelolco y cráneos paleoamericanos, puede consultarse en la obra de González-José et al. [2003]. Más recientemente (junio y julio de 2003), dicha base fue expandida a otras poblaciones de América, Asia y Oceanía.

La digitalización de imágenes permite analizar la variación de la forma a partir de la MG. A continuación se presenta el análisis morfogeométrico de cuatro cráneos pertenecientes al Holoceno Temprano en el valle central de México: Peñón III, Metro Balderas, Chimalhuacán y Cueva del Tecolote. El objetivo principal es evaluar, a partir de una base de datos ampliada, las afinidades morfológicas de estos cuatro ejemplares en relación con otras muestras durante el mismo periodo en Brasil (llamados a partir de ahora paleoamericanos), grupos amerindios, asiáticos y australo-melanesios modernos.

Tomemos en cuenta que el modelo de poblamiento americano de dos componentes biológicos [v. Neves y Pucciarelli, *op. cit.*; Neves et al., 2003, 2004; Pucciarelli et al., 2003] asume que el primer estrato (paleoamericano) presenta características morfológicas generalizadas y diferenciadas de la mayoría de los amerindios y este-asiáticos modernos (sus supuestos descendientes y *sister group*, respectivamente). Así, evaluar las afinidades morfológicas en los restos del Holoceno Temprano en el valle central de México es fundamental para validar (o cuestionar) dicho modelo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Cráneos tempranos en el valle central de México, contexto arqueológico y cronológico*

Los cuatro cráneos fueron encontrados en el valle central de México. Sus dataciones corresponden al Holoceno Temprano, y una descripción más detallada al respecto por C<sup>14</sup> puede encontrarse en González-José et al. [2003].

- 1) Peñón III: Fue descubierto en 1959 durante una excavación en el cerro Peñón de los Baños, que a finales del Pleistoceno fue una isla rodeada por géiseres, en el centro del lago Texcoco. El húmero de este ejemplar fue directamente fechado por *Accelerator Mass Spectrometry* (AMS) en 10 755+/-75 RCYBP (*Radio-carbonic years before present*) [González-José *et al.*, 2003].
- 2) Metro Balderas: El cráneo fue encontrado en 1970 a una profundidad de 3.10 m durante la construcción de la estación Balderas del metro, en el centro del Distrito Federal, México. Los restos estaban incluidos en una capa de tefras marcadoras (las cenizas tripartitas o pumitas superiores del Toluca) de la cuenca de México, que fueron recientemente reevaluadas y fechadas en 10 500 años RCYBP [Arce, Macías y Vázquez, 2003; González-José *et al.*, 2003]. Las cenizas volcánicas tomadas del interior del cráneo fueron recientemente asociadas con la erupción de las pumitas superiores del Toluca por González *et al.* [2001]. Ésta fue la única manera de fechar el espécimen dado que no presentaba preservación de colágeno, necesaria para el fechado radiocarbónico.
- 3) Chimalhuacán: Este esqueleto casi completo fue encontrado accidentalmente en 1984 en la colonia Embarcadero (Chimalhuacán, Estado de México), con algunos instrumentos en piedra y lascas de obsidiana [Pompa y Padilla, 1988]. Estos restos no presentaron preservación de colágeno dada su mineralización. Sin embargo, el fechado de los sedimentos encontrados dentro del cráneo presentaron, al igual que en el ejemplar anterior, pumitas del Toluca Superior. En consecuencia, se asume un fechado alrededor de los 10 500 RCYBP [González-José *et al.*, 2003].
- 4) Cueva del Tecolote: Se trata de uno de los dos enterratorios en cueva encontrados en 1959 por Cynthia Irwin Williams en Huapalcalco, Hidalgo. No existe preservación de colágeno para este espécimen, pero Pompa y Padilla y Serrano Carreto [2001] atribuyen una edad de 9 000 a 7 000 años antes del presente (AAP) a este cráneo, basándose en la estratigrafía y el contexto arqueológico.

Las imágenes de los especímenes fueron tomadas de publicaciones previas [González-José *et al.*, 2003; Pompa y Padilla y Serrano, *op. cit.*].

### *Series de referencia*

Las muestras de referencia utilizadas comprenden restos paleoamericanos, ejemplares del Pleistoceno Tardío en África (Herto, Etiopía) y Asia (Liujiang y Upper Cave 101, China), así como grupos modernos en Asia, América y Australo-Melanesia. Los detalles concernientes al tamaño de muestra, sexo, cronología y codificación de los especímenes se presentan en el cuadro 1.

CUADRO 1. Muestras utilizadas en el análisis morfogeométrico: cronología, sexo, y tamaño muestral

POBLACIÓN/ESPÉCIMEN/ PROCEDENCIA	CRONOLOGÍA	SEXO (F/M)	CÓDIGO	N
Ainú, Japón	Modernos	3/7	AIN	10
Alta California, Estados Unidos	Modernos	21/27	ACA	48
Aborígenes, Australia	Modernos	16/20	AUS	36
Baja California Sur, México	Modernos*	11/12	BCS	23
Calama, Chile	Modernos	11/10	CAL	21
Paltacalo, Ecuador	Modernos	27/28	ECU	55
Esquimales, Groenlandia	Modernos	26/18	ESK	44
Mapure, Venezuela	Modernos	17/21	MAP	38
Ancón, Perú	Modernos	19/17	PER	36
Ourga, Siberia	Modernos	16/12	SIB	28
Tlatelolco, México	Modernos	12/14	TLA	26
Patagonia, Argentina	Modernos	22/23	PAT	45
Herto, Etiopía	160 000- 154 000 AAP	M?	Herto	1
Liujiang, Guangxi Zhuang, China	60 000 AAP?	F	Liu	1
Upper Cave, Zhoukoudian, China	10 175 ± 360 AAP	M	uc101	1
Wizard Beach, Estados Unidos	9 225 AAP	M	Wizard	1
Peñon III, México	10 755+-75 AAP	F	Peñon	1
Metro Balderas, México	9 000 AAP	M	Metro	1
Cueva del Tecolote, México	10 500 AAP	M	Teco	1
Chimalhuacán, México	10 500 AAP	M	Chima	1
Santana do Riacho, Brasil	8 200-9 500 AAP	F	SR1II	1
Santana do Riacho, Brasil	8 200-9 500 AAP	M	SR1XXII	1
Lagoa Santa, Brasil	9 330 ± 69 AAP	F	Luzia	1
Total				421

Los datos originales provienen de fotografías en norma lateral de cada cráneo, controlando la orientación en los planos de Frankfort, transversal y sagital. Las fotografías fueron escaladas utilizando una regla incluida en cada fotografía. Se consideraron 15 *landmarks* que se describen en la figura 1. Las fotografías fueron tomadas por el primer autor en el Musée de l'Homme (París, Francia) y en la Escuela Nacional de Antropología e Historia (ciudad de México).



Así, la forma de un cráneo consiste en todas sus propiedades geométricas que permanecen inalteradas cuando se le escala, rota y traslada en un sistema arbitrario de coordenadas. Un método usual para eliminar los efectos de escala, rotación y traslación es el método generalizado de superposición Procrustes [Goodall, 1991; Rohlf, 1999].

Estas formas invariantes son las que se comparan mediante la estadística multivariante clásica. La variación en la forma es descrita por la diferencia entre cada individuo y una referencia (usualmente un consenso entre todos los individuos de la muestra), luego de haber sido aplicada la superposición de Procrustes. Después, los individuos son representados por sus *partial warp scores*, que describen la contribución de cada uno a la deformación de la referencia, definida por todos los individuos. Su cálculo se desarrolla en la obra de Bookstein [*op. cit.*].

Los valores resultantes de cada individuo se representan en una *weight matrix*, de acuerdo con Rohlf [1993]. Las primeras  $n$  columnas de esta matriz ( $n$ =número de *landmarks*  $\times$  2 dimensiones -4) reflejan puramente el cambio no uniforme; es decir, el cambio en la forma de los desplazamientos no lineales de los *landmarks*, ubicados en diferentes regiones del objeto. A estas  $n$  columnas se le añaden dos más para representar los cambios uniformes.

La *weight matrix* puede entonces ser utilizada como una nueva fuente de datos para la estadística multivariante clásica, con el fin de explorar diferencias entre y dentro de los grupos. Se presentan los resultados del análisis canónico realizado a los especímenes y la posición de los cuatro cráneos estudiados en relación con las series de referencia.

Por otro lado, los cambios de forma en vista lateral proyectada fueron ilustrados mediante el método *Thin-Plate Spline* [Bookstein, *op. cit.*]. Éste permite expresar las diferencias en la deformación de una retícula luego de que los *landmarks* de un espécimen (la "referencia") son forzados a coincidir con los de otro (la forma "objetivo").

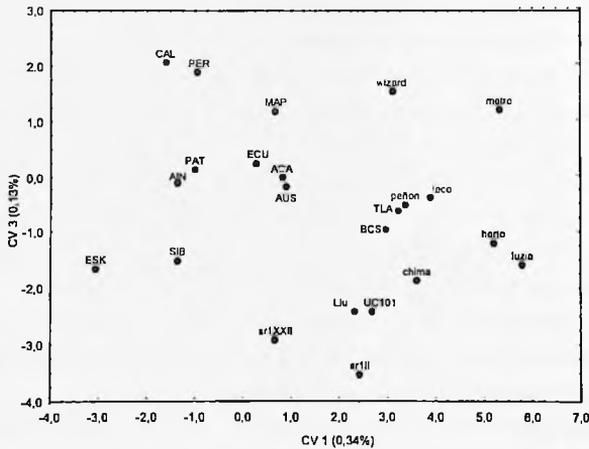
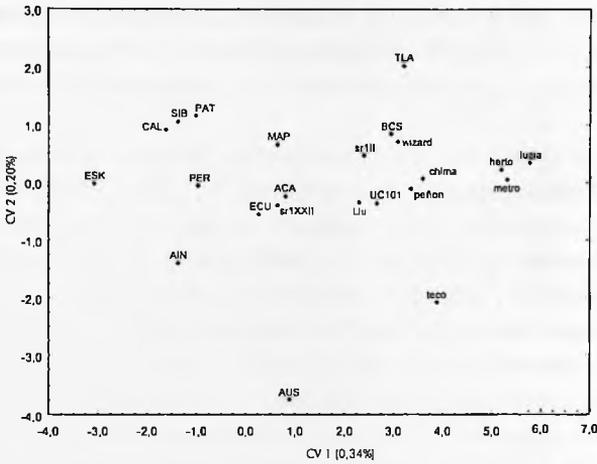
En este caso se trabajó con las deformaciones producidas por los individuos "consenso"; es decir, el individuo hipotético resultante de la forma promedio para cada muestra. Las retículas de deformación asociadas con el análisis canónico se obtuvieron mediante una regresión de los *partial warps* en las variables canónicas.

## RESULTADOS

Los resultados del análisis canónico se presentan en la figura 2. En la dispersión de las muestras de acuerdo con su posición en las dos primeras raíces canónicas se percibe, además de la alta variabilidad presente en la de los amerindios

modernos, que la de Baja California Sur es la única muestra moderna asociada claramente con los restos paleoamericanos en cuanto a su morfología, así como con los más antiguos conocidos para Asia del Este.

FIGURA 2. Dispersión de las muestras en torno a las tres primeras raíces canónicas (67% de la variación explicada)



- a) Raíz canónica 1 versus 2
- b) Raíz canónica 1 versus 3

Los especímenes no modernos se presentan en letras minúsculas, de acuerdo con los códigos presentados en el cuadro 1.

De hecho, la primera raíz canónica contribuye claramente a la discriminación entre este grupo (formado por Baja California, Tlatelolco, restos pleistocénicos de Asia y África, paleoamericanos, y los cuatro especímenes de interés) y los restantes grupos amerindios y asiáticos. Por otro lado, la segunda y tercera explican la variación interna entre estos dos grandes patrones morfológicos.

Cabe destacar que en función de la tercera raíz canónica, la serie de Tlatelolco se asocia con el conjunto formado por Baja California Sur y restos antiguos. El único espécimen paleoamericano estrechamente mejor relacionado con muestras modernas es SR1XII, que presenta grandes afinidades con las series de California (Estados Unidos) y Ecuador. No obstante, al observar la variación contemplada en dicha raíz este fósil se agrupa claramente con restos antiguos de América, Asia y África.

El fósil más antiguo conocido para nuestra especie, el cráneo de Herto [White et al., 2003], se ubica más próximo a restos paleoamericanos (Metro Balderas y Luzia) que a otras muestras. Las afinidades entre los pericúes de Baja California y sus implicaciones en los modelos de poblamiento de América fueron discutidas en una publicación previa [v. González-José et al., 2003].

Los cuatro especímenes antiguos de México ocupan una posición sin ambigüedades en los valores positivos de la primera raíz canónica e intermedios de la segunda. Esto los asocia morfológicamente con otros restos paleoamericanos, los de Baja California, y con los materiales pleistocénicos de Asia y África.

Chimalhuacán y Peñón III parecen aproximarse en mayor grado a Upper Cave 101; y Metro Balderas, a Herto y Luzia. Cueva del Tecolote ocupa una posición más distanciada que los otros tres cráneos, alejándose ligeramente de la nube de puntos descrita anteriormente y en dirección a la serie australiana. Sin embargo, cuando se observa la tercera raíz canónica Cueva del Tecolote comparte una posición muy cercana a Peñón III.

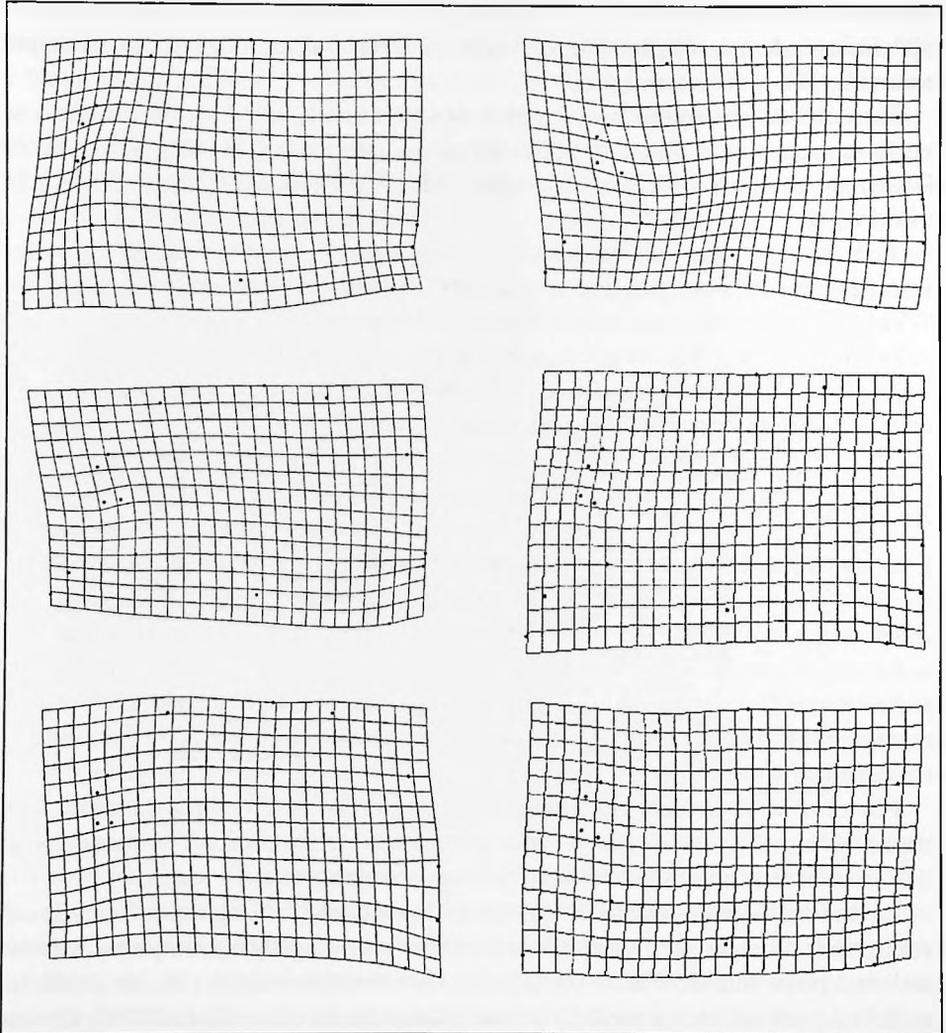
¿En qué se basan estas diferencias y semejanzas en términos morfológicos? En la figura 3 se presentan las retículas de deformación resultantes de las pruebas de *Thin-Plate Spline* correspondientes a los valores positivos y negativos de las tres primeras raíces canónicas. La observación de dichas retículas (que marcan la dirección y magnitud del cambio que implicaría llevar el *landmark* desde la ubicación en la referencia hasta la forma objetivo) permiten determinar la localización y el tipo de modificación en la forma.

Cabe destacar que en este caso, la referencia es el individuo consenso para toda la muestra (que al mismo tiempo ocupa el origen de coordenadas en la figura 2); y la forma objetivo es algún valor en el extremo positivo y negativo de las muestras estudiadas a lo largo de cada raíz canónica.

La observación de la variación, explicada por la primera raíz canónica, refleja que en las muestras estudiadas la mayor cantidad de cambio se concentra en

la región asociada con la glabella, nasion, frontomalar orbitario y yugal, puntos cuya relación dan una idea del grado de aplastamiento facial.

FIGURA 3. Retículas de deformación (*Thin Plate Splines*) correspondientes a los valores positivos (derecha) y negativos (izquierda) de las raíces canónicas 1 (arriba), 2 (centro) y 3 (abajo)



El grupo esquimal, el cual ocupa los valores extremos negativos de la primera raíz, genera una gran deformación en la referencia utilizada, dada básicamente por la proyección del frontomalar orbitario y del yugal hacia adelante, así como un retroceso en la glabella y en el espacio supraglabelar. En estas zonas del cráneo, las muestras presentan un menor aplastamiento a medida que se avanza hacia los valores positivos de la primera raíz.

La altura de la cara en relación con el neurocráneo, la longitud de la bóveda y el prognatismo subnasal, se observan en el comportamiento de las muestras a lo largo de la segunda raíz canónica. En el caso de la referencia, los australianos presentan las caras más bajas y Tlatelolco las más altas, mientras que los cuatro especímenes de interés presentan posiciones intermedias, al igual que otros paleoamericanos y restos antiguos.

Finalmente, el cambio morfológico descrito por la tercera raíz canónica se centra en una mayor altura del neurocráneo posterior (en los valores positivos de la raíz), pero no contribuye a disgregar los conglomerados formados por la primera.

En términos generales, los cuatro especímenes analizados tienden a asociarse con grupos de morfología generalizada, fácilmente observable en restos del Pleistoceno Tardío en Asia; y del Holoceno Temprano, en América; así como en Baja California Sur. En concordancia, los cráneos estudiados no presentan semejanzas con los grupos modernos de América y Asia, cuya morfología ha sido catalogada como "especializada" o "mongoloide".

## DISCUSIÓN

En líneas generales, los patrones morfológicos de mayor poder discriminatorio intergrupar reflejaron dos tendencias principales. Por un lado los paleoamericanos, pericúes de Baja California, cráneos pleistocénicos de Asia y África, más los cuatro restos antiguos de México, se agrupan bajo una morfología generalizada (por cuanto está presente en los restos más antiguos). Se caracterizan por cráneos largos, caras bajas en relación con la altura del neurocráneo y poco o nulo aplastamiento facial superior.

Por otro lado, los grupos amerindios modernos y del este asiático se distinguen por presentar un grado de aplastamiento facial medio o elevado, caras altas en relación con el neurocráneo y bóvedas relativamente cortas.

La denominación de esta última morfología como "mongoloide" puede ser problemática. Existe gran variabilidad interna en este grupo acompañada de un gradiente norte-sur, donde se atenúan las características típicas de las poblaciones del noreste asiático a medida que se avanza hacia el sur [Lahr, 1996]. Obvia-

mente, los dos *stocks* aquí descritos no son homogéneos, sino que presentan un importante grado de variabilidad interna, lo cual probablemente refleja procesos microevolutivos complejos.

En resumen, los cuatro cráneos estudiados no presentan un patrón craneofacial común con respecto al de los amerindios modernos o asiáticos del este, como debería esperarse en el caso de que el continente hubiera sido poblado desde una fuente única ubicada en el noreste asiático, según postulan varios autores [Bianchi *et al.*, 1997, 1998; Bonatto y Salzano, 1997a y b; Forster *et al.*, 1996; Merriwether, Rothhammer y Ferrel, 1995; Silva *et al.*, 2002; Schurr *et al.*, 1990; Szathmáry, 1984, 1993a y b].

Esta morfología generalizada y ausente en el noreste asiático de finales del Pleistoceno fue descrita previamente en restos paleoamericanos en Sudamérica y Norteamérica [Neves y Pucciarelli, 1991; Steele y Powell, 1992, 1993; Neves *et al.*, 1999a, b, 2003, 2004; Powell y Neves, 1999; González-José *et al.*, 2001; Jantz y Owsley, 2001, 2003], y en algunos grupos modernos como los fueguinos [González-José *et al.*, 2002; Lahr, 1995, 1996; Mena *et al.*, 2003] y los pericúes de Baja California [González-José *et al.*, 2003]. De acuerdo con Lahr [1995, 1996] y Neves *et al.* [2003], estos grupos de morfología generalizada derivarían de una primera salida de *Homo sapiens* fuera de África, siguiendo una ruta de dispersión a lo largo del océano índico.

#### *Posibles escenarios de poblamiento en América: los grupos de morfología paleoamericana y la variabilidad americana*

Las evidencias reportadas por la mayoría de los estudios de variación molecular e información proveniente de la lingüística indican que los grupos humanos de América se caracterizan por una alta homogeneidad intrapoblacional. Esto es sin duda consecuencia de su poblamiento reciente, pero curiosamente acompañada por los niveles más elevados de diversificación genética interpoblacional (o intracontinente) y una pobre relación entre distancia geográfica y genética de las poblaciones americanas.

Por ejemplo, Rosenberg *et al.* [2002] analizaron 377 microsatélites repartidos por todo el genoma en poblaciones de cada continente (lo cual constituye probablemente el estudio de mayor cobertura genómica hasta ahora). Descubrieron que América tiene la menor diversidad genética intragrupal.

Evidencias de marcadores más clásicos como el DNA mitocondrial (en América sólo hay cinco linajes comparados con los diez o más que se encuentran en Asia), el cromosoma Y o polimorfismos sanguíneos clásicos indican la eliminación de variación genética entre Asia y América por el efecto de la deriva en el poblamiento. No obstante lo anterior, América es al mismo tiempo el continente con mayor diferenciación intergrupala (o diversidad intracontinente) [Rosenberg *et al.*, *op. cit.*; Bortolini *et al.*, 1997; Mesa *et al.*, 2000].

Debido a problemas de muestreo en algunas poblaciones históricas y prehistóricas, puede que esta diversidad intergrupala tienda a aumentar en el futuro, como ha quedado demostrado en el análisis de muestras de Baja California Sur, o en la detección del haplogrupo mitocondrial X en Estados Unidos [Brown *et al.*, 1998]. En definitiva, América es el continente con mayor diferenciación intergrupala a pesar de ser el último en ocuparse por la especie humana [Howells, 1989] y presentar una importante disminución en su diversidad intragrupal.

A pesar de que algunos arqueólogos se resisten a aceptar los fechados de sitios anteriores a la cultura clovis [Fiedel, 2004; Roosevelt *et al.*, 1996], cada vez existen evidencias más sólidas en favor de un ingreso previo. En efecto, los niveles de variabilidad y su distribución espacial pueden ser explicados a partir de una entrada en tiempos anteriores a los establecidos en el paradigma de esta cultura. Fue protagonizada por grupos de morfología generalizada que habrían llegado al sudeste asiático hace unos 60 000 AAP, expandiéndose desde África [Lahr y Foley, 1998].

Este estrato poblacional habría ocupado Australia-Melanesia hace unos 50-40 000 AAP; y más tardíamente, en algún momento entre los 50 000 y 20 000 AAP, se habrían expandido hacia el norte asiático y de ahí hacia América. Para algunos autores [Kamminga y Wright, 1988; Neves y Pucciarelli, 1998; Neves *et al.*, 2003], la existencia de esta población ancestral en Asia está reflejada en los restos de la cueva superior de Zhoukoudian. Así, la similitud entre los restos de este lugar, australo-melanesios y paleoamericanos se explicaría entonces por ancestría común con los grupos dispersados inicialmente desde África por la ruta surasiática, la primera gran expansión de la especie humana fuera de dicho continente [Lahr y Foley, *op. cit.*].

Durante gran parte del Pleistoceno Superior y hasta el Holoceno Temprano (65-11 000 AAP), Beringia y Norteamérica permanecieron cubiertas por masas glaciares [Hoffecker, Powers y Goebel, 1993; Hopkins, 1982; McManus *et al.*, 1983], las cuales desmentirían la existencia de posibles corredores terrestres libres para facilitar la dispersión humana de Asia en dirección hacia América.

La alternativa más obvia sería una ruta costera bordeando el Pacífico. Esta hipótesis es fuertemente defendida por algunos arqueólogos [Gruhn, 1988, 1994; Dixon, 2001]. Un análisis geológico reciente indica que un pasaje costero, abierto en Beringia hace 13 500 AAP aproximadamente, constituyó un posible sitio de entrada y dispersión apropiado para los grupos humanos tempranos. En una extensa revisión de los sitios arqueológicos en el noroeste americano, Dixon [*op. cit.*] sostiene que la colonización temprana de América se produjo por vía marítima hace alrededor de 13 500 AAP.

Esta hipótesis recibe diversos sustentos (para un desarrollo exhaustivo ver a Dixon [*op. cit.*]). En primer lugar, debe tenerse en cuenta que la ruta más temprana no ocupada por glaciares no es precisamente terrestre sino costera. Las franjas

insulares y continentales estuvieron disponibles como ruta migratoria a partir de 13500 AAP [Josenhans *et al.*, 1997].

Por el contrario, la ruta terrestre sólo se abrió hace unos 11000 AAP, cuando se formó el corredor Alberta que a su vez presentó muchos problemas para ser reconocido como pasaje aceptable. El simple hecho de que existan sitios como Monte Verde, con un fechado anterior a la apertura de dicho corredor, invalida cualquier hipótesis acerca del poblamiento mediante una ruta terrestre.

Asimismo, alrededor de 11000-12000 AAP las culturas regionales estaban bien adaptadas al medio en el sur y norte de América, lo cual sugiere un ingreso más temprano. Sumado a ello, la expansión de la cultura paleoindia de Norteamérica (de donde habría derivado el complejo clovis) parece haberse producido hace 11500 AAP de sur a norte, dado que el grado de complejidad tecnológica es creciente en esta dirección.

Lo anterior indica que existían grupos de tradición paleoindia al sur de las masas glaciares antes de la formación del corredor Alberta. Además, esta cultura temprana paleoindia es indicativa de un patrón de subsistencia generalizado, no específico, típico en grupos que comienzan a colonizar una región [(para una descripción más acabada de este argumento véase a Borrero, 2001)].

Cabe destacar que durante años se asumió que existían fuertes evidencias de un sitio arqueológico ancestral a la cultura clovis en la península de Kamchatka, en las orillas del lago Ushki. Sin embargo, estudios y redataciones recientes descartan drásticamente que los materiales de este lugar sean más antiguos que las puntas de dicha cultura halladas en América [Goebel, Walters y Dikova, 2003]. Este estudio da por tierra el único sitio que se vislumbraba como la "fuente" asiática de los grupos de tecnología clovis americanos.

Finalmente, debe tenerse en cuenta que la navegación costera está bien documentada en la especie humana en fechas anteriores a 14000 años. Además, entre los primeros sistemas de lanzamiento de armas en el Nuevo Mundo está el denominado *atlatl*, el cual parece derivar más de un sistema adaptado a la caza marina que a la terrestre. En síntesis, numerosos datos arqueológicos parecen sustentar un ingreso americano costero en vez de por tierra.

Las similitudes en el ADN mitocondrial entre poblaciones de la costa oeste de Norteamérica también parecen sustentar la hipótesis de una expansión desde Beringia asociada con el flujo génico a través de dicha costa [Eshleman, Malhi y Smith, 2003]. En este contexto, si se considera como fecha putativa de entrada unos 13500 AAP (la expansión costera es siempre más rápida al ser unidireccional) sería consecuente con una velocidad de expansión lo suficientemente rápida como para alcanzar Monte Verde hacia 12500 AAP y no acumular cambios morfológicos severos (si los primeros habitantes de América siguieron esta ruta, ello explicaría la similitud morfológica entre los pobladores de Baja California Sur y los paleoamericanos).

En resumen, el escenario planteado contempla los siguientes factores: expansión demográfica desde Asia por parte de grupos altamente diferenciados morfológicamente (y con probabilidad en lo genético), ingreso a través de una ruta costera, dispersión de estos grupos por todo el continente, y supervivencia del *stock* paleoamericano hasta nuestros días, además del mestizaje entre ambos.

Estos factores son suficientes para explicar las afinidades morfológicas entre los cuatro especímenes aquí estudiados, así como la variabilidad molecular y morfológica observada en el continente americano desde el Holoceno Temprano hasta la actualidad.

Inferir que los grupos amerindios modernos hayan surgido por procesos selectivos desde un ancestro paleoamericano resulta poco parsimonioso, dado el corto intervalo transcurrido entre los fechados más tempranos de ocupación humana en América (por ejemplo 12 500 AAP en Monte Verde) y las primeras evidencias de características morfológicas amerindias clásicas (8 000 AAP en Sudamérica) [Munford, Zanini y Neves, 1998]. Por otro lado, una simple lógica geográfica (basada en que los sitios más antiguos están en el sur; y la evidencia clovis más temprana, en el norte) indicaría que ese periodo de tiempo fue tal vez más reducido.

De esta manera, resulta poco probable que el *stock* amerindio moderno haya surgido pura y exclusivamente del paleoamericano por evolución local mediante procesos puramente selectivos.

#### *Validez de los modelos basados en números de oleadas*

El estado actual del conocimiento acerca de los linajes mitocondriales en América no logra solucionar el problema de las afinidades genéticas en torno a los primeros habitantes del continente. Como se explica en una revisión reciente respecto a la variación del ADN mitocondrial americano provista por Eshleman, Malhi y Smith [*op. cit.*]; los análisis detallados de los haplotipos parecen brindar más información acerca de la ancestría que el simple estudio de distribución de frecuencias de los haplogrupos, estudio en el cual se ha depositado el grueso del esfuerzo en los últimos años.

Así las cosas, debe tenerse en cuenta que el hecho de sostener un ingreso paleoamericano en América no está en contradicción directa con las principales conclusiones de quienes defienden el modelo de una única oleada. En efecto, nada impide que los grupos paleoamericanos hayan portado también alguno de los cuatro (o cinco) haplogrupos fundadores.

Dado que no hay información acerca de la variabilidad mitocondrial en las poblaciones antiguas de Asia, el hecho de que los haplogrupos confluyan en un ancestro único no brinda información alguna en relación con el número de

oleadas migratorias. En esta línea, Malhi *et al.* [2002] demostraron que la construcción de redes de haplotipos a partir de la región HV1 del ADN mitocondrial da como resultado un esquema de altísima variabilidad, donde la existencia de haplotipos iguales en Asia y América no significa necesariamente iguales por descendencia, sino por convergencia. Esto lleva a los autores a desestimar las inferencias con respecto al número de oleadas migratorias a partir de estimaciones de diversidad intrahaplogrupo.

Además, los árboles genéticos no son equivalentes a los poblacionales y las inferencias acerca de las relaciones interpopulacionales derivadas de los primeros deben ser postuladas muy cautelosamente, sobre todo porque cada gen tiene su propia historia evolutiva [Harpending *et al.*, 1998; Karafet *et al.*, 1999]. Por otro lado, y a la luz de las evidencias arqueológicas que sustentan un ingreso costero plausible en un periodo tan dilatado (65-11 000 AAP), la idea de una oleada migratoria discreta y acotada en el tiempo no parece de mucha utilidad.

El modelo de oleada única, así como el de tres oleadas, no constituye una explicación sólida a la variabilidad molecular, arqueológica, morfológica y lingüística en América. Simplemente es una descripción minuciosa de las frecuencias de los haplogrupos a uno y otro lado del Pacífico. Aunque no existe consenso al respecto [v. Eshleman, Mahli y Smith, *op. cit.*] el estudio en torno a la diversidad interna de cada uno de los linajes permitiría inferir la antigüedad relativa de cada uno de los haplogrupos.

No obstante, una diversidad equivalente dentro de diferentes haplogrupos es sinónimo de origen único sólo si el número de haplotipos fundadores es el mismo [*ibid.*]. Por otro lado, cabe esperar que la evidencia mitocondrial se equipare con los datos provenientes de otros marcadores. Sin embargo, algunos análisis cladísticos de variación en el cromosoma Y [Karafet *et al.*, 1997, 1999] de grupos asiáticos y amerindios se ajustan perfectamente a un escenario de al menos dos expansiones de rango desde Asia hasta América (¿paleoamericanos y amerindios?).

#### *Formalización de un modelo de poblamiento para América*

Con base en lo discutido anteriormente se formalizará a continuación un modelo para el poblamiento del continente americano, detallando las principales evidencias en favor de cada punto.

- 1) América fue inicialmente poblada por grupos de morfología craneofacial indiferenciada, generalizada, o al menos carente de los rasgos morfológicos que caracterizan a las poblaciones actuales del este asiático y a muchas poblaciones amerindias modernas. Esta población ancestral formaría parte del mismo *stock* que ocupa el sudeste asiático y puebla Australia y Melanesia desde hace unos 40 000 AAP. En favor de este punto puede detallarse la gran

cantidad de estudios craneométricos realizados a series paleoamericanas en donde se halló falta de similitud con grupos asiáticos del este y con la mayoría de los grupos amerindios, vinculándose mas fuertemente en cambio con grupos australiano/melanésicos y con restos del Pleistoceno Tardío en China (Zhoukoudian).

- 2) Este desplazamiento o expansión sigue una ruta costera a lo largo del Pacífico y su fecha de ingreso al continente habría sido alrededor de 13 500 AAP. En favor de estos datos se sitúan las similitudes entre grupos de Baja California Sur y paleoamericanos, las nuevas evidencias arqueológicas y glaciológicas provenientes de Norteamérica, la profundidad temporal de algunos sitios sudamericanos, y la continuidad genética entre los grupos de la costa pacífica de Norteamérica.
- 3) Acerca de este primer estrato poblacional se superponen grupos de morfología craneofacial especializada que evolucionaron en Asia a partir de la última glaciación y penetraron a América hace unos 11 500 AAP. Las evidencias moleculares apuntan hacia algunas poblaciones actuales de Asia central como las más relacionadas filogenéticamente con la mayoría de los amerindios, aunque algunos resultados de análisis cladísticos moleculares estarían detectando marcadores de mayor antigüedad (¿introducidos por los paleoamericanos?). Estos grupos desplazan a —o se mestizan con— los grupos paleoamericanos. Por algún mecanismo, su morfología se vuelve preponderante en Asia y se dispersa por gran parte del continente americano. En favor de esta observación pueden listarse los análisis craneofaciales que denotan una fuerte disrupción entre los patrones morfológicos del Holoceno Temprano y Medio. La vía de ingreso de estas poblaciones puede haber sido tanto marítima como terrestre, ya que en esas fechas el corredor de Alberta se encontraba libre de hielos.
- 4) Algunos relictos de poblaciones paleoamericanas lograron persistir hasta épocas modernas en refugios configurados por áreas de alto aislamiento geográfico. Éste sería el caso de los grupos de Baja California Sur y, más inciertamente, Tierra del Fuego. Las evidencias morfológicas y paleoambientales en la península de Baja California, así como los análisis craneométricos y de ADN antiguo de los grupos fuego-patagónicos, parecen sustentar este postulado.

El cúmulo de datos que se discute actualmente y lo complejo de su interpretación es un reflejo de cómo los mecanismos microevolutivos operan de forma compleja y conjunta par dar lugar a la variabilidad espacio-temporal. Por otro lado, la lectura integrada de los análisis realizados desde disciplinas tan diversas como geología, glaciología, paleontología, lingüística, biología molecular, del esqueleto o arqueología, da clara muestra del excelente laboratorio evolutivo que constituyó el poblamiento humano de América.

## BIBLIOGRAFÍA

- Arce, J. L., J. L. Macías y L. Vázquez**  
2003 "The 10.5 KA eruption of Nevado de Toluca Volcano Mexico: Stratigraphy and Hazard Implications", en *Bulletin of the Geological Society of America*, vol. 115, pp. 230-248.
- Bianchi, N. O. et al.**  
1997 "Origin of Amerindian Y-chromosomes as Inferred by the Analysis of Six Polymorphic Markers", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 102, pp. 79-89.  
1998 "Characterization of Ancestral and Derived Y Chromosome Haplotypes of New World Native Populations", en *American Journal of Human Genetics*, vol. 63, pp. 1862-1871.
- Blackith, R. y R. A. Reyment**  
1971 *Multivariate Morphometrics*, Nueva York, Academic Press.
- Bonato, S. L. y F. M. Salzano**  
1997a "Diversity and Age of the Four Major MT DNA Haplogroups and Their Implications for the Peopling of the New World", en *American Journal of Humuman Genetics*, vol. 61, pp. 1413-1423.  
1997b "A Single and Early Migration for the Peopling of the Americas Supported by Mitochondrial DNA Sequence Data", en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 94, pp. 1866-1871.
- Bookstein, F. L.**  
1982 "Foundation of Morphometrics", en *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 13, pp. 451-470.  
1991 *Morphometric Tools for Landmark Data. Geometry and Biology*, Nueva York, Cambridge University Press.
- Borrero, L. A.**  
2001 *El poblamiento de la Patagonia. Toldos, milodones, volcanes*, Buenos Aires, Emecé.
- Bortolini, M. C. et al.**  
1997 "Genetic Variability in Two Brazilian Ethnic Groups: A Comparison of Mitochondrial and Protein Data", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 103, pp. 147-156.
- Brown, M. D. et al.**  
1998 "MT DNA Haplogroup X: An Ancient Link Between Europe/Western Asia and North America?", en *American Journal of Human Genetics*, vol. 63, pp. 1852-1861.
- Dixon, E. J.**  
2001 "Human Colonization of the Americas: Timing, Technology and Process", en *Quaternary Science Review*, vol. 20, pp. 277-299.
- Dryden, I. L. y K. V. Mardia**  
1998 *Statistical Shape Analysis*, Chichester, John Wiley and Sons.
- Eshleman, J. A., R. S. Malhi y D. Glenn Smith**  
2003 "Mitochondrial DNA Studies of Native Americans: Conceptions and Misconceptions of the Population Prehistory of the Americas", en *Evolutionary Anthropology*, vol. 12, pp. 7-18.
- Fiedel, S. J.**  
2004 "The Kennewick Follies: 'New' Theories About the Peopling of the Americas", en *Journal of Anthropological Research*, vol. 60, pp. 75-110.

**Forster, P. et al.**

1996 "Origin and Evolution of Native American  $MT\ DNA$  Variation: A Reappraisal", en *American Journal of Human Genetics*, vol. 59, pp. 935-945.

**Goebel, T., M. R. Waters y M. Dikova**

2003 "The Archaeology of Ushki Lake, Kamchatka, and the Pleistocene Peopling of the Americas", en *Science*, vol. 301, pp. 501-505.

**González, S. et al.**

2001 "Mammoths, Volcanism and Early Humans in the Basin of Mexico During the Late Pleistocene/Early Holocene", en Cavarreta, G. et al. (eds.), *The World of Elephants, Proceedings of the First International Congress*, Roma, pp. 704-706.

2002 "New Carbon-14 Dates for Early Humans in Mexico", en *Mammoth Trumpet*, vol. 17, p. 16.

2003 "Earliest Humans in the Americas: New Evidence from México", en *Journal of Human Evolution*, vol. 44, pp. 379-387.

**González, José et al.**

2001 "Cranio-metric Variation and the Settlement of the Americas: Testing Hypotheses by Means of R Matrix and Matrix Permutation Tests", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 116, pp. 154-166.

2002 "The Origin of the Fuegian Patagonians: An Approach to Population History and Population Structure Using R Matrix and Matrix Permutation Methods", en *American Journal of Human Biology*, vol. 14, pp. 308-320.

2003 "Cranio-metric Evidence for Palaeoamerican Survival in Baja California", en *Nature*, vol. 425, pp. 62-65.

**Goodall, C.**

1991 "Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape", en *Journal of the Royal Statistical Society*, vol. 53, Series B, pp. 285-339.

**Gruhn, R.**

1988 "Linguistic Evidence in Support of the Coastal Route of Earliest Entry in the New World", en *Man*, vol. 23, pp. 77-100.

1994 "The Pacific Coast Route of Initial Entry: An Overview", en Bonnicksen, R. y D. G. Steele (eds.), *Method and Theory for Investigating the Peopling of the Americas*, Corvallis, Center for the Study of the First Americans, pp. 249-264.

**Harpending, H. C. et al.**

1998 "Genetic Traces of Ancient Demography", en *Proceedings of the National Academy of Science*, vol. 95, pp. 1961-1967.

**Hoffecker, J. F., W. R. Powers y T. Goebel**

1993 "The Colonization of Beringia and the Peopling of the New World", en *Science*, vol. 259, pp. 46-53.

**Hopkins, D. M.**

1982 "Aspects of Paleogeography of Beringia During the Late Pleistocene", en Hopkins, D. M. et al. (eds.), *Paleoecology of Beringia*, Nueva York, Academic Press, pp. 3-28.

**Howells, W. W.**

1989 *Skull Shapes and the Map. Papers of the Peabody Museum*, Cambridge, Harvard University Press.

**Jantz, R. L. y D. W. Owsley**

- 2001 "Variation Among Early North American Crania", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 114, pp. 146-155.
- 2003 "Reply to Van Vark *et al.*: Is European Upper Paleolithic Cranial Morphology a Useful Analogy for Early Americans?", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 121, pp. 185-188.

**Josenhans, H. W. *et al.***

- 1997 "Early Humans and Rapidly Changing Holocene sea Levels in the Queen Charlotte Islands-Hecate Strait, British Columbia, Canada", en *Science*, vol. 277, pp. 71-74.

**Kamminga, J. y R. V. S. Wright**

- 1988 "The Upper Cave at Zhoukoudian and the Origins of the Mongoloid", en *Journal of Human Evolution*, vol. 17, pp. 739-767.

**Karafet, T. M. *et al.***

- 1997 "Y Chromosome Markers and Trans-Bering Strait Dispersals", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 102, pp. 301-314.
- 1999 "Ancestral Asian Source(s) of New World Y Chromosome Founder Haplotypes", en *American Journal Human Genetics*, vol. 64, pp. 817-831.

**Kendall, D. G., D. Barden, T. K. Came y H. Le**

- 1999 *Shape and Shape Theory*, Wiley, Chichester.

**Lahr, M. M.**

- 1995 "Patterns of Modern Human Diversification: Implications for Amerindian Origins", en *Yearbook of Physical Anthropology*, vol. 38, pp. 163-198.
- 1996 *The Evolution of Modern Human Diversity: A Study of Cranial Variation*, Cambridge, Cambridge University Press.

**Lahr, M. M. y R. Foley**

- 1998 "Towards a Theory of Modern Human Origins: Geography, Demography, and Diversity in Recent Human Evolution", en *Yearbook of Physical Anthropology*, vol. 41, pp. 137-176.

**Malhi, R. S. *et al.***

- 2002 "The Structure of Diversity Within New World Mitochondrial DNA Haplogroups: Implications for the Prehistory of North America", en *American Journal Human Genetics*, vol. 70, pp. 905-919.

**Marcus, L. F.**

- 1990 "Traditional Morphometrics", en Rohlf, F. J. y F. L. Bookstein (eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop II*, Ann Harbor, University of Michigan Museum of Zoology, pp. 77-122.

**McManus, D. A.**

- 1983 "The Holocene Transgression on the Arctic Flank of Beringia", en Master, P. M. y N. C. Flemming (eds.), *Quaternary Coastlines and Marine Archaeology: Towards the Prehistory of Land Bridges and Continental Shelves*, Nueva York, Academic Press, pp. 365-388.

**Mena, F. *et al.***

- 2003 "Early Human Remains from Baño Nuevo-Cave, Central Patagonian Andes, Chile", en *Quaternary International*, vol. 109, pp. 113-121.

**Merriwether, D. A, F. Rothhammer y R. E. Ferrel**

- 1995 "Distribution of the Four Founding Lineage Haplotypes in Native Americans Suggests a Single Wave of Migration for the New World", *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 98, pp. 411-430.

**Mesa, N. et al.**

- 2000 "Autosomal, mt DNA, and Y Chromosome Diversity in Amerinds: Pre- and Post-Columbian Patterns of Gene Flow in South America", en *American Journal Human Genetics*, vol. 67, pp. 1 277-1 286.

**Munford, D., M. C. Zanini y W. A. Neves**

- 1998 "Human Cranial Variation in South America: Implications for the Settlement of the New World", en *Brazilian Journal of Genetics*, vol. 18, pp. 673-688.

**Neves, W. A. y H. M. Pucciarelli**

- 1991 "Morphological Affinities of the First Americans: An Exploratory Analysis Based on Early South American Human Remains", en *Journal of Human Evolution*, vol. 21, pp. 261-273.

- 1998 "The Zhoukoudian Upper Cave Skull 101 as Seen from the Americas", en *Journal of Human Evolution*, vol. 34, pp. 219-222.

**Neves, W. A. et al.**

- 1999a "Cranial Morphological Variation in South America and the Colonization of the New World: Towards a Four Migration Model?", en *Ciencia e Cultura, Journal of the Brazilian Association of Advanced Sciences*, vol. 51, pp. 151-165.

- 1999b "Lapa Vermelha IV Hominid 1: Morphological Affinities of the Earliest Known American", en *Genetics and Molecular Biology*, vol. 22, pp. 1-5.

- 2003 "Early Holocene Human Skeletal Remains from Santana do Riacho, Brazil: Implications for the Settlement of the New World", en *Journal of Human Evolution*, vol. 45, pp. 759-782.

- 2004 "Early Holocene Human Skeletal Remains from Cerca Grande, Lagoa Santa, Central Brazil, and the Origins of the First Americans", en *World Archaeology*, vol. 36, pp. 479-501.

**Pompa y Padilla, J. A.**

- 1988 "Nueva evidencia en México: datos preliminares del Hombre de Chimalhuacán", en González A. (ed.), *Orígenes del hombre americano*, México, SEP, pp. 177-207.

**Pompa y Padilla, J. A. y E. Serrano Carreto**

- 2001 "Los más antiguos americanos", en *Arqueología Mexicana*, vol. 9, pp. 36-41.

**Powell, J. F. y W. A. Neves**

- 1999 "Craniofacial Morphology of the First Americans: Pattern and Process in the Peopling of the New World", en *Yearbook of Physical Anthropology*, vol. 42, pp. 153-188.

**Pucciarelli, H. M. et al.**

- 2003 "Early Peopling and Evolutionary Diversification in America", en *Quaternary International*, pp. 123-132.

**Reyment, R. A.**

- 1991 *Multidimensional Paleobiology*, Nueva York, Pergamon Press.

**Rohlf, F. J.**

- 1993 "Relative Warp Analysis and an Example Application to Mosquito Wings", en Marcus, L. F., E. Bello y A. García-Valdecasas (eds.), *Contribution to Morphometrics*, Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, pp. 131-190.

- 1999 "Shape Statistics: Procrustes Superimpositions and Tangent Spaces", en *Journal of Classification*, vol. 16, pp. 197-223.
- Rohlf, F. J. y L. F. Marcus**
- 1993 "A Revolution in Morphometrics", en *Tree*, vol. 8, pp. 129-132.
- Roosevelt, A. C. et al.**
- 1996 "Paleoindian Cave Dwellers in the Amazon: The Peopling of the Americas", en *Science*, vol. 272, pp. 373-384.
- Rosenberg, N. A. et al.**
- 2002 "Genetic Structure of Human Populations", en *Science*, vol. 298, pp. 2381-2385.
- Schurr, T. G. et al.**
- 1990 "Amerindian Mitochondrial DNA's Have Rare Mutations at High Frequencies, Suggesting they Derived from four Primary Maternal Lineages", en *American Journal of Human Genetics*, vol. 46, pp. 613-623.
- Silva, W. A. et al.**
- 2002 "Mitochondrial Genome Diversity of Native Americans Supports a Single Early Entry of Founder Populations Into America", en *American Journal of Human Genetics*, vol. 71, pp. 187-192.
- Steele, G. y J. F. Powell**
- 1992 "Peopling of the Americas: Paleobiological Evidence", en *Human Biology*, vol. 64, pp. 303-336.
- 1993 "Paleobiology of the First Americans", en *Evolutionary of Anthropology*, vol. 2, pp. 138-146.
- Szathmáry, E. J. E.**
- 1984 "Peopling of Northern North American: Clues From Genetic Studies", en *Acta Anthropogenetica*, vol. 8, pp. 79-109.
- 1993a "MT DNA and the Peopling of the Americas", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 53, pp. 793-799.
- 1993b "Genetics of Aboriginal North Americans", en *Evolutionary of Anthropology*, vol. 1, pp. 202-220.
- Thompson, D. W.**
- 1917 *On Growth and Form*, Cambridge, Cambridge University Press.
- White, T. D.**
- 2003 "Pleistocene Homo Sapiens From Middle Awash, Etiopia", en *Nature*, vol. 423, pp. 742-747.