

CAPÍTULO 7

Variación Craneofacial de los Primeros Habitantes de las Pampas Argentinas: Implicancias para el Poblamiento de América

Lumila Paula Menéndez^{1,2*}, Mariano Bonomo^{2,3}, Pablo Gerónimo Messineo^{2,4}, Mariela Edith Gonzalez^{2,4}, Gustavo Gabriel Politis^{2,3,4}, S. Ivan Perez^{1,2}

Craniofacial comparisons between the earliest and latest human skeletons of America have suggested the existence of a complex scenario underlying the biological evolution of American populations. Particularly, these studies proposed migratory processes -physical movement of large number of people across the space- as the main factor behind the craniofacial variation in America. At the end of 19th and the early 20th centuries, Florentino Ameghino initiated the discussions on the high antiquity of humans and their ancestors on the extensive grasslands of the pampean region. However, only recently, the importance of Argentinean pampas samples to discuss the evolution of American populations had been revisited because of the radiocarbon dating of eight samples of human bones from seven archaeological sites excavated by Ameghino and collaborators. In this study, we present a review and analysis concerning those early samples from the pampean region measured and studied by Héctor Pucciarelli and collaborators in the last years. The early samples were compared against Late Holocene samples, showing pronounced differences. The analyzed samples present the greatest morphological variation when plotted with other early American samples. However, using solely cranial morphometric differences it is hard to support the hypotheses that morphological variations between early and late American samples are related to migratory processes or other factors. Molecular evidence from the same samples suggests population continuity. Although craniometric evidence was very important to understand the human peopling and diversification in South America, it is necessary to jointly consider further evidences (e.g., archaeological and molecular).

¹*División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata B1900FWA. Argentina*

²*Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Buenos Aires. Argentina*

³*División Arqueología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata B1900FWA. Argentina*

⁴*INCUAPA-CONICET. Facultad de Ciencias Sociales. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Olavarría B7400JWI. Argentina*

*Correspondencia a: DFG Center for Advanced Studies. University of Tübingen. Rümelinstraße 23. D-72070 Tübingen. Alemania. lumila.menendez@ifu.uni-tuebingen

El poblamiento Americano ha sido durante décadas un tema de debate cuya discusión continúa hasta hoy en día (Hrdlička, 1912; Powell y Neves, 1999; Goebel et al., 2008; Meltzer, 2009). Particularmente, la variación biológica de las poblaciones americanas fue investigada de manera intensiva durante los últimos ciento cincuenta años (e.g., Lund, 1842; Ameghino, 1909; Hrdlička, 1912; Turner, 1983; Neves y Pucciarelli, 1991; Bonatto y Salzano, 1997; Moraga et al., 2005; Perez et al., 2009; de Saint Pierre et al., 2012; Battaglia et al., 2013; de Azevedo et al., 2015; Hubbe et al., 2015). Los análisis morfológicos comparativos entre los esqueletos americanos más tempranos y más recientes han sugerido la existencia de un escenario complejo subyacente a la evolución biológica de estas poblaciones. A fines de la década del 80, Walter Neves y Héctor Pucciarelli plantearon un modelo de migración y reemplazo poblacional mediante dos componentes biológicos, para explicar la variación morfológica craneana de las poblaciones sudamericanas (Neves y Pucciarelli, 1989, 1991; Neves et al., 2003, 2007; Pucciarelli et al., 2010). Según este modelo, la gran variación morfológica puede ser agrupada en dos morfologías que se corresponden con cronologías tempranas y tardías: Paleoamericanos, caracterizados por bóvedas craneanas alargadas y estrechas lateralmente, asociadas al Pleistoceno final y Holoceno temprano y Amerindios, que exhiben una bóveda craneana baja y ancha, así como esqueletos faciales amplios, asociados al Holoceno tardío (Neves y Hubbe, 2005; Pucciarelli et al., 2010).

Sin embargo, estos resultados morfológicos contrastan con el bajo nivel de variación molecular encontrada entre las poblaciones americanas (Bonatto y Salzano, 1997; Schurr, 2004; Moraga et al., 2005; de Saint Pierre et al., 2012; Battaglia et al., 2013). Estudios de ADN mitocondrial en poblaciones actuales y antiguas muestran que los linajes maternos de todos los nativos americanos coalescen en cuatro haplogrupos A-D y un haplogrupo menor X presente en Norteamérica (Bonatto y Salzano, 1997; Schurr, 2004; Fagundes et al., 2008; Goebel et al., 2008). Estos resultados sugieren que parte de Norteamérica y todo Sudamérica fueron principalmente pobladas mediante una expansión temprana (entre ca. 20000 a 15000 ¹⁴C años AP; Bonatto y Salzano, 1997; Moraga et al., 2005; de Saint Pierre et al., 2012; Llamas et al., 2016) con la excepción de la dispersión de los grupos Esquimales-Aleutianos del norte de Norteamérica (Schurr, 2004; Goebel et al., 2008). Un escenario similar para el poblamiento americano ha sido planteado en base a datos del cromosoma-Y (Battaglia et al., 2013).

En Argentina, entre fines del siglo XIX y principios del siglo XX, Florentino Ameghino (1889, 1910a, b) inició la discusión acerca de los orígenes y la profunda antigüedad de la humanidad en las extensas llanu-

ras de las pampas argentinas. Ameghino investigó intensamente esqueletos humanos, huesos de fauna extinta y conjuntos de artefactos líticos, con los que propuso la existencia de un “hombre-terciario” originario de las pampas, que se expandió mediante puentes terrestres que comunicaban los distintos continentes (Ameghino 1909, 1910a). Aleš Hrdlička (1869-1943) desconfió de cualquier argumento sobre la existencia de seres humanos de la edad terciaria y fue especialmente escéptico respecto de los trabajos que mencionaron la presencia de humanos en las Américas antes del final de la “Edad Glacial”. Si bien algunos investigadores continuaron defendiendo las ideas de Ameghino (e.g., Castellanos, 1937; Rusconi, 1959; véase Bonomo, 2002) como producto de estas y otras críticas (e.g., Blanco, 1916) los restos humanos de las pampas argentinas no fueron utilizados para estudiar y discutir hipótesis acerca de la evolución humana en Sudamérica durante la mayor parte del siglo XX.

Recientemente, estas muestras fueron reestudiadas debido a que gran parte de los restos humanos excavados por Ameghino y sus colaboradores, han sido fechados mediante radiocarbono (Pucciarelli et al., 2010; Politis y Bonomo, 2011; Politis et al., 2011; Bonomo et al., 2013). Además, se obtuvieron nuevas muestras con cronologías tempranas (ca. 7000 y 9000 ^{14}C años AP; Politis et al., 2012, 2014). Por otra parte, Pucciarelli y colaboradores (Pucciarelli et al., 2010; Menéndez et al., 2015) iniciaron un programa de estudio acerca de la variación craneofacial en muestras tempranas de la región pampeana empleando técnicas morfométricas craneofuncionales. Estos estudios permitieron por un lado, incorporar muestras muy valiosas a la discusión acerca del origen y evolución de las poblaciones americanas y por otro, explorar la variación morfológica temprana de la región pampeana en un contexto Sudamericano (Menéndez et al., 2015).

En este capítulo, presentamos una revisión y análisis de los datos craneométricos de ocho muestras tempranas de las pampas argentinas que fueron medidos y estudiados en los últimos años por Héctor Pucciarelli y colaboradores (Pucciarelli et al., 2010; Menéndez et al., 2015) procedentes de seis sitios arqueológicos: Arroyo La Tigra, Necochea, Arroyo Chocorí, Arroyo del Moro, Arroyo Seco 2, Laguna de los Pampas (Figuras 1 y 2). Estas son comparadas con muestras del Holoceno tardío de la región pampeana, así como también con otras muestras tempranas americanas (Lagoa Santa en Brasil; Camarones 14 en Chile; Aguazuque, Checua y Tequendama en Colombia; Tabla 1). Además de describir el patrón de variación craneana en las muestras de la región, discutimos explicaciones alternativas para comprender la variación observada. Cabe destacar que las dataciones radiocarbónicas presentadas aquí se encuentran entre las más tempranas

sobre hueso humano fechado de manera directa en sitios arqueológicos argentinos (para excepciones véase Cornero et al., 2014). Todas las muestras de las pampas argentinas fueron datadas directamente mediante AMS ^{14}C en distintos laboratorios, muchas recibieron tratamiento especial debido a su relevancia y potencial antigüedad, en el cual se discriminó los aminoácidos más abundantes y estables. Dos de ellas (La Tigra y Chocorí) fueron tratadas previamente por Tom Stafford (quien discriminó los aminoácidos más abundantes y estables para ser datados) y luego fueron enviadas al *Lawrence Livermore del National Laboratory's Center* para análisis mediante AMS (Politis et al., 2011).



Figura 1. Ubicación geográfica de las muestras de las pampas argentinas: Ara: Araucano, Del: Paraná Delta, SBI: San Blas (negro=muestras tempranas; gris=muestras tardías). La muestra de Fontezuelas fue incluida en el mapa porque fue ampliamente discutida en trabajos previos, pero nótese que está fechada en el Holoceno tardío.

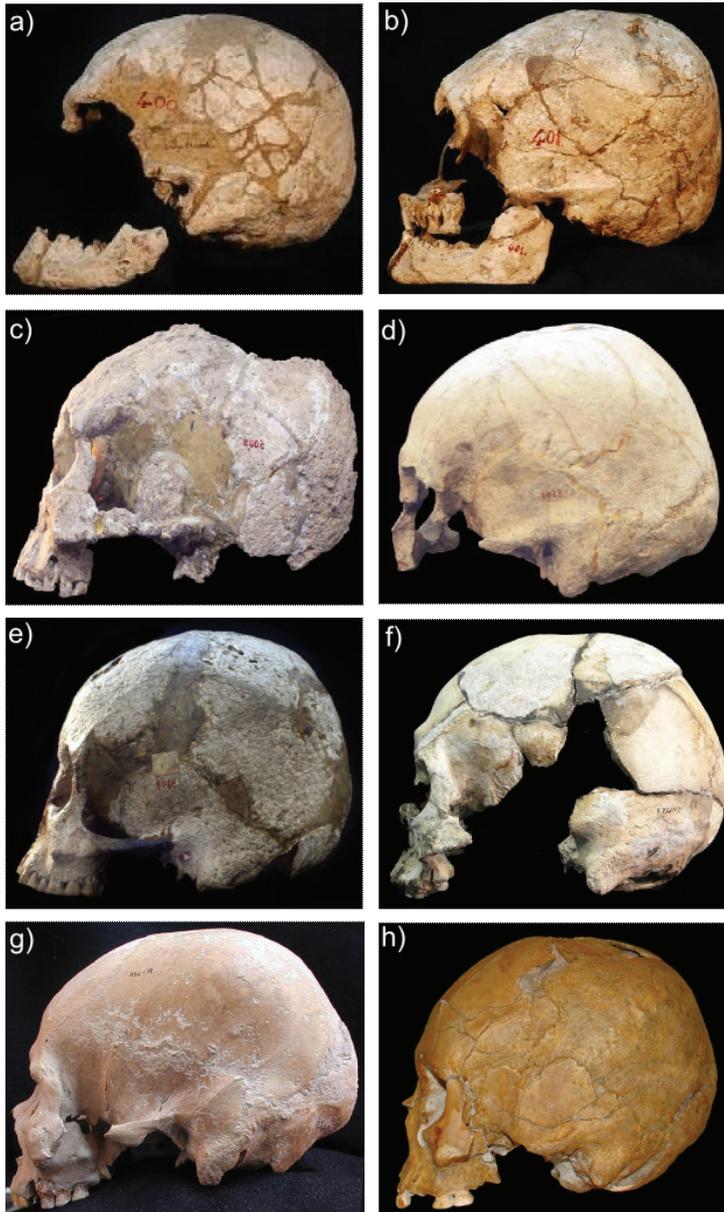


Figura 2. Vista lateral de los cráneos de las muestras tempranas de las pampas argentinas. Referencias: a) Arroyo Chocorí (MLP-400), b) Arroyo La Tigra (MLP-401), c) Necochea (MACN-Pv 5008), d) Arroyo del Moro (MACN-Pv 5141), e) Arroyo del Moro (MACN-Pv 5142), f) Laguna de los Pampas (L.LLP.S2.3), g) Arroyo Seco 2 (AS-19), h) Arroyo Seco 2 (AS-8).

Tabla 1. Muestras arqueológicas incluidas en este estudio

Muestra	País	N	Periodo	Museo*
Araucano	Pampas argentinas	11	Holoceno tardío	MLP
Paraná Delta	Pampas argentinas	11	Holoceno tardío	MLP
San Blas	Pampas argentinas	17	Holoceno tardío	MLP
Fontezuelas	Pampas argentinas	1	Holoceno tardío	ZMUC
Pampas Tempranos	Pampas argentinas	8	Holoceno temprano	INCUAPA-MLP-MACN
Aguazuque	Colombia	27	Holoceno temprano	ICN
Chequa	Colombia	9	Holoceno temprano	ICN
Tequendama	Colombia	10	Holoceno temprano	MNC
Camarones 14	Chile	5	Holoceno temprano	MNHN
Lagoa Santa-Sumiduroro	Brasil	25	Holoceno temprano	ZMUC
Lagoa Santa-Cerca Grande	Brasil	6	Holoceno temprano	MNUFRJ
Lagoa Santa-Lapa**	Brasil	8	Holoceno temprano	MNUFRJ
Total		138		

El tamaño muestral o número de individuos analizados se expresa como N.

*ICN: Instituto de Ciencias Naturales (UNC, Colombia); INCUAPA: INCUAPA-CONICET (Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano, Facultad de Ciencias Sociales, UNICEN); MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina); MLP: Museo de La Plata (La Plata, Argentina); MNC: Museo Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia); MNHN: Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile); MNUFRJ: Museu Nacional Universidade Federal de Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, Brazil); ZMUC: Zoological Museum University of Copenhagen (Copenhagen, Denmark).

**La muestra de Lagoa Santa-Lapa incluye individuos que provienen de los sitios Lapa do Caetano, Lapa Mortuoria, Lapa de Carrancas y Lapa Vermelha IV.

Análisis de la Variación Craneofacial Humana en Sudamérica

Muestras Estudiadas

Fueron analizados un total de 138 cráneos provenientes de distintos sitios arqueológicos de Sudamérica correspondientes al Holoceno temprano (10200-7100 años ¹⁴C calibrados AP; N=98) y tardío (3000-500 años AP; N=40; Tabla 1). Las muestras del Holoceno tardío solo incluyen individuos masculinos, mientras que las muestras del Holoceno temprano in-

cluyen mayoritariamente masculinos y unos pocos femeninos. Geográficamente, las muestras provienen de cuatro regiones: 1) Colombia (N=46), 2) Chile (N=5), 3) Brasil Central (N=39) y 4) las pampas argentinas (N=48). Las muestras tardías solo corresponden a esta última región.

La muestra de Colombia incluye individuos de los sitios arqueológicos Tequendama, Aguazuque y Checua; la muestra de Chile proviene del sitio Camarones 14; la muestra de Brasil proviene de los sitios Sumiduro, Cerca Grande, Lapa do Caetano, Lapa Mortuoria, Lapa de Carrancas y Lapa Vermelha 4 (Tabla 1). La muestra tardía de las pampas argentinas (N=40) incluye individuos provenientes de distintos sitios arqueológicos, que fueron clasificados en cuatro grupos de acuerdo a la localización espacial (Sudeste de Pampa, San Blas, Delta del Paraná, Fontezuelas). Los ocho individuos restantes fueron agrupados dentro del Holoceno temprano y provienen de seis sitios arqueológicos, Arroyo Chocorí, Arroyo La Tigra, Necochea, Arroyo del Moro, Arroyo Seco 2, Laguna de los Pampas (para más detalles ver Tablas 1 y 2).

La muestra temprana de las pampas argentinas incluye seis individuos masculinos y dos femeninos de diferentes sitios arqueológicos: 1) Necochea (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Paleontología de Vertebrados = MACN-Pv 5008; Figura 2c): Ameghino reconoció en este esqueleto los mismos rasgos que los de Arroyo La Tigra, asignándolo a la especie *Homo pampæus*. El astrágalo derecho del individuo aquí estudiado fue datado en 7013 ± 67 ^{14}C años AP (Politis y Bonomo, 2011; Bonomo et al., 2013); 2) Arroyo del Moro (MACN-Pv 5141 y MACN-Pv 5142; Figura 2d-e): utilizando dos esqueletos de este sitio Ameghino definió en 1910 a la especie *Homo sinemto*, considerada como otro ancestro humano (Ameghino, 1910a). Un fragmento de bóveda correspondiente a MACN-Pv 5141 fue datado en 6885 ± 73 ^{14}C años AP (Politis y Bonomo, 2011; Bonomo et al., 2013); 3) Arroyo Chocorí (MLP-400; Figura 2a): Ameghino los consideró como la variación local del cráneo de Arroyo La Tigra. Un fragmento de hueso del radio fue datado en 7010 ± 60 ^{14}C años AP (Politis et al., 2011); 4) Arroyo La Tigra o Miramar (MLP-401; Figura 2b): a partir de sus rasgos “primitivos”, Ameghino asignó dicho espécimen a *Homo pampæus* (Ameghino, 1909). Recientemente, un fragmento de radio fue datado en 7270 ± 60 ^{14}C años AP (Politis et al., 2011); 5) Laguna de los Pampas: excavado en 2009, se recuperaron 10 individuos (8 adultos y 2 subadultos). Se obtuvieron dos fechados radiocarbónicos de 8971 ± 77 ^{14}C años AP (Entierro 1, Individuo 1; Figura 2f) y 8835 ± 83 ^{14}C años AP (hueso aislado Entierro 1, Individuo 2) (Politis et al., 2012). De este sitio, el único esqueleto del Entierro 1, fue estudiado

Tabla 2. Detalle de las muestras tempranas de las Pampas incluidas en este estudio

Sitio Arqueológico	Localidad	N	Investigador	Cronología (años ^{14}C AP)	ID	Referencia Bibliográfica
Arroyo Chocorí	Mar del Sur	1	Francisco Larrumbe	7010 ± 60	MLP-400	Politis, Bonomo, 2011
Arroyo La Tigra	Mar del Sur	1	Andrés Canesa	7270 ± 60	MLP-401	Politis, Bonomo, 2011
Necochea	Necochea	5	Carlos y Florentino Ameghino	7013 ± 67	MACN-5008	Politis, Bonomo, 2011
Arroyo del Moro	Lobería	2	Lorenzo Parodi	6885 ± 73	MACN-5141	Politis, Bonomo, 2011
					-	MACN-5142
Laguna de los Pampas	Lincoln	10	Gustavo Politis	8971 ± 77	L.LLP.S2.3	Politis et al., 2012
Arroyo Seco 2	Tres Arroyos	45	Gustavo Politis	6860 ± 60	AS-19	Politis et al., 2014
					-	AS-8

Localidad: área geográfica donde se localiza el sitio arqueológico; N: número de individuos recuperados en el sitio; Investigador: investigador responsable de la excavación; Cronología: fechas radiocarbónicas realizados sobre hueso humano; ID: número identificador de las muestras tempranas de Pampa incluidas en este estudio. Fontezuelas fue incluida en esta tabla porque fue ampliamente discutida en trabajos previos, pero nótese que está fechada en el Holoceno tardío.

en el presente capítulo (Tabla 2); 6) Arroyo Seco 2: este sitio fue excavado entre 1980s y 1990s, recuperándose un alto número de esqueletos (N=45). De los dos individuos estudiados aquí, AS19 (Figura 2g) y AS8 (Figura 2h) el primero fue datado en 6860 ± 60 ^{14}C años AP.

Además, se estudió el cráneo de Fontezuelas (ZMK-11/1885) que fue excavado por Santiago Roth a fines del siglo XIX y luego comprado por el Museo Zoológico de la Universidad de Copenhagen. A pesar de que los restos humanos aparecían cubiertos con un caparazón de Gliptodonte, se trataría de una falsa asociación, ya que una falange de este esqueleto arrojó una edad de 1985 ± 15 años ^{14}C AP (Politis y Bonomo, 2011).

La Aproximación Morfométrica Craneofuncional

Para estudiar la variación morfológica a lo largo de las poblaciones tempranas y tardías sudamericanas, se definieron 30 variables craneofaciales en base a la teoría craneofuncional (Tabla 3). Este marco teórico fue inspirado por la propuesta de van der Klaauw's (1948-1952) de la independencia funcional de los componentes craneanos en mamíferos, así como estudios posteriores de Moss e Young (1960; más detalles en Pucciarelli et al., 2010). Todas las medidas fueron registradas por un único investigador (HMP). Algunos de los cráneos usados en este estudio presentan una mala preservación, lo cual es esperable en muestras arqueológicas con una gran profundidad temporal. Dado que los análisis morfométricos requieren que las bases de datos se encuentren completas, se imputaron datos perdidos mediante algoritmos de estimaciones múltiples (Schafer y Olsen, 1998). Este método reemplaza los datos perdidos por datos simulados, los cuales son generados a partir de la estructura de covariación de las otras variables (Schafer y Olsen, 1998).

Las medidas craneofaciales fueron usadas para calcular variables de forma de Mosimann, dividiendo cada variable original por la media geométrica (MG) total, la cual fue computada como la n -ésima raíz del producto de n variables (Jungers et al., 1995). Luego, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) basado en la matriz de covarianza de las variables de forma. Los primeros ejes principales constituyen una representación de reducidas dimensiones de la matriz de distancias euclidianas entre las muestras y como tal, proveen interesantes visualizaciones para estudiar diferencias morfológicas. Se realizaron dos ACP: el primero fue efectuado con todas las muestras tempranas, para evaluar la relación de las muestras de las pampas argentinas con las otras muestras tempranas de Sudamérica; el segundo se realizó con las muestras tempranas y tardías de las pampas argentinas para evaluar la existencia de los dos componentes biológicos diferenciados.

El Patrón de Variación Espacio - Temporal en Sudamérica

El ACP realizado a partir de todas las muestras tempranas (véase Figura 3a), muestra que ambos ejes explican en conjunto ca. 30% de la variación total de la muestra. A lo largo del primer eje, las muestras de Colombia (Tequendama y Checua) se encuentran localizadas en el extremo negativo, separadas de las muestras de Brasil (Lagoa Santa) que se encuentran localizadas en el extremo positivo. Las muestras del norte de Chile (Camarones 14) aparecen en el centro de la distribución. En general, las muestras se encuentran agrupadas en los CPs de acuerdo a la

Tabla 3. Medidas craneométricas empleadas en el presente trabajo

Número	Abreviatura	Nombre	Descripción*	Calibre	Método**
1	LN	Longitud neurocraneana	Nasion-Opistocraneo ¹	Ramas curvas	Directo
2	AN	Ancho neurocraneano	Eurion-Eurion ¹	Ramas curvas	Directo
3	HN	Altura neurocraneana	Basion-Vertex ¹	Ramas curvas	Directo
4	LF	Longitud facial	Prostion interno-Vomerobasilar ²	Poech	Proyectado
5	AF	Ancho facial	Cigion-Cigion ¹	Ramas curvas	Directo
6	HF	Altura facial	Nasion-Prostion ¹	Poech	Proyectado
7	LNA	Longitud neurocraneana anterior	Glabela-Bregma ¹	Calibre Poech	Proyectado
8	ANA	Ancho neurocraneano anterior	Pterion-Pterion ¹	Ramas curvas	Directo
9	HNA	Altura neurocraneana anterior	Bregma-Vomerobasilar ²	Ramas curvas	Directo
10	LNM	Longitud neurocraneana media	Bregma-Lambda ¹	Poech	Proyectado
11	ANM	Ancho neurocraneano medio	igual a AN	Ramas curvas	Directo
12	HNM	Altura neurocraneana media	Basion-Bregma ¹	Ramas curvas	Directo
13	LNP	Longitud neurocraneana posterior	Opistion-Opistocraneo ¹	Poech	Proyectado
14	ANP	Ancho neurocraneano posterior	Asterion-Asterion ¹	Ramas curvas	Directo

Tabla 3. (Continuación)

Número	Abreviatura	Nombre	Descripción*	Calibre	Método**
15	HNP	Altura neurocraneana posterior	Lambda-Opistion ¹	Poech	Proyectado
16	LOT	Longitud ótica	Borde timpánico inferior-punto medio del borde interno del hueso petroso ³	Agujas	Directo
17	AOT	Ancho ótico	Ancho del meato auditivo externo ³	Agujas	Directo
18	HOT	Altura ótica	Altura del meato auditivo externo ³	Agujas	Directo
19	LO	Longitud óptica	Dacrion-foramen interesfenoidal ³	Profundímetro	Directo
20	AO	Ancho óptico	Dacrion-Ectoconquio ¹	Vernier	Directo
21	HO	Altura óptica	Punto supraorbitario medio-punto infraorbitario medio ¹	Poech	Directo
22	LR	Longitud respiratoria	Subnasal-espina nasal posterior ¹	Ramas curvas	Directo
23	AR	Ancho respiratorio	Alar derecho-alar izquierdo ¹	Vernier	Directo
24	HR	Altura respiratoria	Nasion-subnasal ¹	Poech	Proyectado
25	LM	Longitud masticatoria	Borde inferior sincondrosis cigomática-borde posterior cavidad glenoidea ³	Poech	Proyectado
26	AM	Ancho masticatorio	Borde anterior de ala mayor del esfenoides-punto inferior de sutura cigotemporal ³	Agujas	Proyectado
27	HM	Altura masticatoria	Estefanion ⁴ -punto inferior de sutura cigotemporal ³	Poech	Proyectado

Tabla 3. (Continuación)

Número	Abreviatura	Nombre	Descripción*	Calibre	Método**
28	LA	Longitud alveolar	Prostion-borde alveolar posterior ¹	Calibre Vernier	Directo
29	AA	Ancho alveolar	Ectomolar izquierdo-ectomolar derecho ¹	Vernier	Directo
30	HA	Altura alveolar	Profundidad palatina sagital a la altura del ectomolar ³	Coordinado	Directo

* Ver Buikstra y Ubelaker (1994), Howells (1973), Knussman (1988), Pucciarelli (2008), Pucciarelli et al. (2010), y Steele y Bramblett (1988) para definiciones de landmarks y descripciones de medidas.

** Para las medidas proyectadas, el cráneo debe ser posicionado lateralmente en un cuadrado de 50x50 cm de cartón blanco, para alcanzar un paralelismo aceptable con el calibre y/o sus ramas. El posicionamiento debe ser realizado con cuidado, rotando el cráneo hasta alcanzar una equiparación entre los puntos auricular-infraorbitario (plano de Frankfurt). Anteriormente, la correcta ubicación anteroposterior y vertical del cráneo debía estar garantizada mediante la equiparación de los puntos prostion e inion con respecto al plano horizontal, y por la posición perpendicular de los primeros molares palatinos con respecto a este plano. El plano de Frankfurt puede ser realizado mediante la colocación de un hilo de nylon a no más de 1 cm por encima del cráneo y se mantiene paralelo a una de las líneas del cartón. El hilo debe ser quitado después de que se haya alcanzado la correcta ubicación y antes de comenzar la medición. Las mediciones directas pueden ser realizadas a partir del plano de Frankfurt. Se recomienda tomar todas las medidas proyectadas primero y luego todas las mediciones directas o viceversa.

¹Buikstra y Ubelaker (1994), Howells (1973), y Steele y Bramblett (1988).

²El punto de intersección entre el vomer y basioccipital en el plano medio sagital.

³Pucciarelli (2008) y Pucciarelli et al. (2010).

⁴El punto donde la línea superior del temporal se cruza con la sutura coronal (Steele y Bramblett, 1988).

región de donde proceden. Sin embargo, se debe notar que las muestras de las pampas argentinas presentan la mayor variación, encontrándose dispersas a lo largo de ambos ejes. Uno de los cráneos de Arroyo Seco 2 se agrupa con las muestras de Aguazuque y Checua, mientras que ambos cráneos de Arroyo del Moro se agrupan con las muestras de Camarones 14. Chocorí se encuentra asociado con las muestras de Lagoa Santa y Tequendama. Las otras muestras (Laguna de los Pampas, La Tigra y Necochea) se mantienen en los extremos, cercanas a la distribución de las muestras de Lagoa Santa.

Cuando se comparan las muestras tempranas y tardías de las pampas argentinas (Figura 3b) se puede apreciar que existen variaciones morfológicas a lo largo del primer eje de variación, que parecen relacionarse con la dimensión temporal. A lo largo del primer eje, las muestras tempranas se encuentran localizadas en el extremo positivo, mientras que las tardías se agrupan en el extremo negativo. El cráneo de Fontezuelas, con una cronología del Holoceno tardío, muestra una morfología similar a la de las muestras tempranas de las pampas. Las diferencias entre las muestras del Holoceno temprano y tardío de las llanuras pampeanas están en general, relacionadas con cambios en el ancho del cráneo, altura basion-bregma, longitud occipital y ancho esfenoideo-cigotemporal. Las muestras tardías presentan cráneos más anchos que las más tempranas a nivel del esqueleto facial y neurocráneo, pero no a nivel masticatorio. Por otro lado, las muestras tempranas se caracterizan por presentar esqueletos faciales angostos y bóvedas craneanas alargadas antero-posteriormente (Figura 2).

Los Modelos de Poblamiento de América Mirados desde las Pampas Argentinas

Los resultados obtenidos en este capítulo muestran que en las pampas argentinas, las muestras tardías (con excepción del cráneo Fontezuelas) se diferencian de las tempranas, confirmando el patrón de dos conjuntos de morfologías craneanas, que se corresponden con las muestras de cronologías tempranas y tardías observadas en estudios previos (Neves y Pucciarelli, 1991; Pucciarelli et al., 2010). La principal hipótesis o modelo formulado para explicar las diferencias morfológicas entre muestras tempranas y tardías es la hipótesis migratoria o de dos componentes biológicos, que sugiere que la variación biológica entre los grupos de Sudamérica es el resultado de dos oleadas migratorias sucesivas. De acuerdo a esta hipótesis, el primer componente (Paleoamericano *sensu* Neves y Pucciarelli, 1991) habría derivado de poblaciones Pleistocénicas del sudeste de Asia y se habría expandido hacia América hace alrededor de 13000 ¹⁴C años AP; mientras que

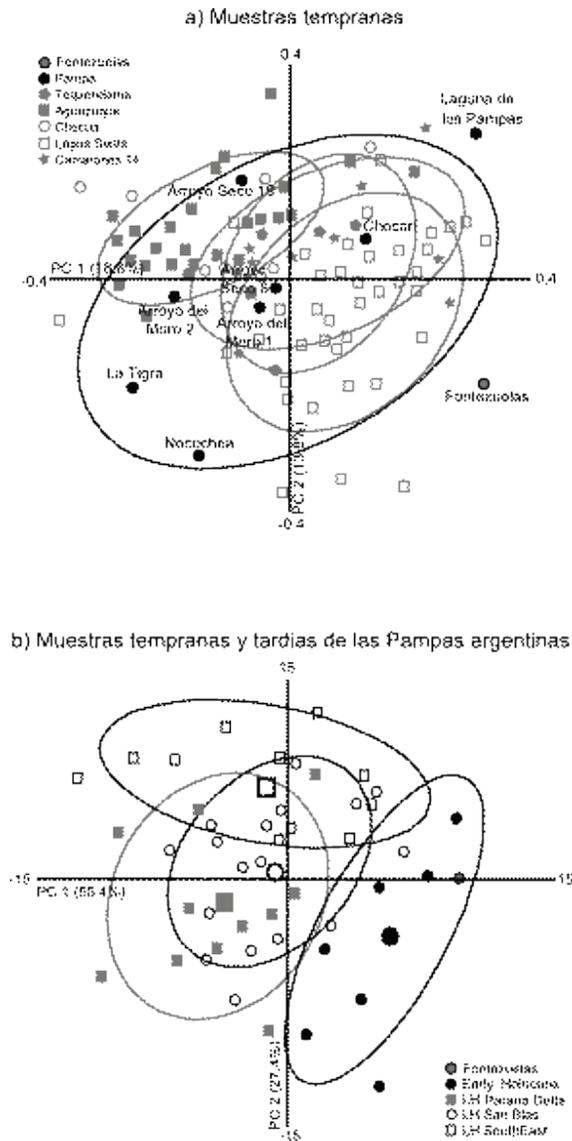


Figura 3. Análisis de Componentes Principales. Referencias: a) Todas las muestras tempranas (Fontezuelas fue incluido en este análisis porque fue ampliamente discutido en trabajos previos, pero nótese que está fechado en el Holoceno tardío), b) muestras tempranas y tardías de las Pampas argentinas. Los símbolos grandes representan la media de cada grupo.

el segundo componente (Amerindio *sensu* Neves y Pucciarelli, 1991) del cual deriva la mayoría de los grupos nativos americanos, corresponde a una migración procedente de una población del noreste de Asia, que habría ingresado a las Américas durante el Holoceno temprano (ca. 8000 ¹⁴C años AP; Neves et al., 2003; Neves y Hubbe, 2005).

Cabe destacar que la variación morfológica que presenta el cráneo de Fontezuelas lo diferencia de las otras muestras del Holoceno tardío. A pesar de que tiene una cronología tardía (1985 ± 15 años ¹⁴C AP; Politis y Bonomo, 2011) morfológicamente es similar a los cráneos del Holoceno temprano. Si bien constituye un caso aislado en este estudio, dicho patrón morfológico resulta de interés ya que ha sido observado en otras muestras de Pampa y Patagonia con fechados similares (e.g., Laguna del Juncal y Mata Molle; Gordón et al., 2013) y en otras regiones de América ha sido atribuido a la retención de características de las poblaciones del Holoceno temprano en poblaciones del Holoceno medio/tardío (e.g., Sabana de Bogotá, Colombia [Neves et al., 2007]; Baja California, México [Gonzalez-José et al., 2003]; Centro-Este de Brasil [Strauss et al., 2015] y Tierra del Fuego, Argentina [Gonzalez-José et al., 2001; ver discusión en Perez et al., 2007]).

Es importante destacar que cuando se comparan datos de ADNmt de muestras diacrónicas de las pampas (de 8000 a 400 ¹⁴C años AP) incluso los individuos más tempranos que muestran rasgos atribuibles a cráneos Paleoamericanos (e.g., Arroyo Seco 2) presentan los mismos haplogrupos de ADNmt que las muestras tardías de morfologías Amerindias (Figueiro y Sans, 2007; Perez et al., 2009; Llamas et al., 2016). Por lo tanto, la explicación de las diferencias craneométricas entre las muestras tempranas y tardías, tanto en la región pampeana como en Sudamérica en general, necesita de más estudios y mayor discusión.

En el marco del modelo de la diversificación local, alternativo a los planteos efectuados por Neves y Pucciarelli, la cantidad y el patrón de variación morfológica de las poblaciones sudamericanas descritas en este capítulo puede ser resultado de la acción de factores locales aleatorios (i.e., deriva génica) y no-aleatorios (e.g., selección y plasticidad; Powell y Neves, 1999; Perez et al., 2009). Particularmente, se ha sugerido que los factores no-aleatorios -tales como la selección direccional y plasticidad fenotípica- pueden haber jugado un rol importante en la evolución morfológica en Sudamérica; en particular considerando la correspondencia entre morfología craneofacial y variables ecológicas, que han sido observadas previamente (Perez y Monteiro, 2009; Perez et al., 2011; Menéndez et al., 2014). La importancia de factores aleatorios y no-aleatorios locales para explicar la diferenciación morfológica de las poblaciones sudamericanas

debe ser considerada con detenimiento teniendo en cuenta el pequeño tamaño poblacional, el poblamiento rápido y la gran diversidad ecológica del continente (Powell y Neves, 1999; Moraga et al., 2005; Fagundes et al., 2008; Perez et al., 2009).

De esta discusión se desprende que debido a la importancia que podría tener la plasticidad y otros factores locales en la divergencia morfológica, usar sólo análisis morfométricos craneanos resulta insuficiente para apoyar las hipótesis de que las diferencias morfológicas entre muestras americanas tempranas y tardías están relacionadas con procesos migratorios o el modelo de los dos componentes biológicos. En este sentido, si bien actualmente la mayoría de los estudios moleculares sugieren que todas las poblaciones sudamericanas habrían descendido de una misma población ancestral y por tanto, las diferencias morfológicas son el resultado de procesos evolutivos locales (Merriwether et al., 1995; Schurr, 2004; Perego et al., 2009; Perez et al., 2009; Reich et al., 2012; de Azevedo et al., 2015; Raghavan et al., 2015; Scott et al., 2016), algunos resultados aislados le dan un soporte relativo al modelo de los dos componentes biológicos (Skoglund et al., 2015). Por lo tanto, aunque la evidencia craneométrica es muy importante para comprender el poblamiento humano y la diversificación en América, estudios y modelos futuros sobre el poblamiento americano basados en este tipo de evidencias deben incorporar mayor cantidad de datos moleculares, morfológicos y arqueológicos en conjunto.

Conclusión

Los resultados de este capítulo muestran que las diferencias morfométricas en el cráneo entre muestras del Holoceno temprano y tardío son amplias en las llanuras pampeanas. Asimismo, las muestras del Holoceno temprano presentan mayor dispersión y por ende mayor variación que las tardías. Estos resultados están en línea con los obtenidos en los últimos años por Pucciarelli y colaboradores (Pucciarelli et al., 2010; Menéndez et al., 2015) donde se demostró que la evolución craneofacial de las poblaciones de Sudamérica tienen una mayor complejidad que la sugerida por los trabajos de la década de 1990. Además, muestran la necesidad de incorporar otros tipos de datos biológicos y arqueológicos en la discusión acerca del origen y evolución de las poblaciones americanas.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Sra. María Cristina Muñe, Técnica del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

por su valiosa colaboración en este trabajo. También al personal de las instituciones de América y Europa por permitir el acceso a las colecciones de esqueletos humanos bajo su custodia. A Diego Gobbo (División Arqueología, FCNyM, UNLP) por su ayuda con el mapa de la Figura 1. Parte del presente trabajo fue realizado en el marco del proyecto “Arqueología de ambientes acuáticos del Centro-este argentino” (UNLP Código 11/N770).

Literatura Citada

- Ameghino F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Buenos Aires: Jacobo Peuser.
- Ameghino F. 1909. *Le Diprothomo platenses*. Un précurseur de l'homme du pliocène inférieur de Buenos Aires. *Anales Mus Nac Hist Nat Buenos Aires* 19 (XII):107-209.
- Ameghino F. 1910a. La industria lítica del *Homo Pampaeus*, procedente de la región litoral de Mar del Plata a Necochea. Buenos Aires: Actas del XVII Congreso Científico Internacional Americano. p 143-146.
- Ameghino F. 1910b. Descubrimiento de dos esqueletos humanos fósiles en el pampeano inferior del Moro. Buenos Aires: Actas del XVII Congreso Científico Internacional Americano. p 10-25.
- Battaglia V, Grugni V, Perego UA, Angerhofer N, Gomez-Palmieri JE, Woodward SR, Achilli A, Myres N, Torroni A, Semino O. 2013. The first peopling of South America: New evidence from Y-chromosome haplogroup Q. *PLOS ONE* 8(8):e71390.
- Blanco JM. 1916. La evolución antropológica y Ameghino. Buenos Aires: Conferencias.
- Bonatto SL, Salzano FM. 1997. A single and early migration for the people of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc Natl Acad Sci* 94(5):1866-1871.
- Bonomo M. 2002. El Hombre Fósil de Miramar. *Intersecciones* 2:69-85.
- Bonomo M, Scabuzzo C, Leon C. 2013. Cronología y dieta en la costa atlántica pampeana. *Intersecciones* 14:5-18.
- Buikstra JE, Ubelaker DH. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. *Research Series*, N° 44. Fayetteville: Arkansas Archaeological Survey.
- de Azevedo S, Quinto-Sanchez M, Paschetta C, Gonzalez-José R. 2015. The first human settlement of the New World: A closer look at craniofacial variation and evolution of early and late Holocene Native American groups. *Quatern Int*. En prensa. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.012>

- de Saint Pierre M, Bravi CM, Motti JMB, Fuku N, Tanaka M, Llop E, Bonatto SL, Moraga M. 2012. An alternative model for the early peopling of Southern South America revealed by analyses of three mitochondrial DNA haplogroups. *PLOS ONE* 7(9):e43486. doi:10.1371/journal.pone.0043486
- Castellanos A. 1937. Ameghino y la antigüedad del hombre sudamericano. *Publicación* 2:47-163.
- Cornero S, Neves W, Rivero D. 2014. Nuevos aportes a la cronología de las ocupaciones tempranas en las sierras de Córdoba. *La Gruta de Candonga (Córdoba, Argentina). Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 39(1):285-292.
- Fagundes NJR, Kanitz R, Eckert R, Valls ACS, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva-Jr WA, Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SEB, Petzl-Erler ML, Bonatto SL. 2008. Mitochondrial population genomics supports a single pre-clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *Am J Hum Genet* 82:583-592.
- Figueiro G, Sans M. 2007. Primeros resultados del análisis de ADN mitocondrial del sitio Arroyo Seco 2, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev Arg Antrop Biol* 9(1):78.
- Goebel T, Waters MR, O'Rourke DH. 2008. The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science* 319:1497-1502.
- González-José R, Dahinten SL, Luis MA, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001. Craniometric variation and the settlement of the Americas: Testing hypotheses by means of R matrix and matrix permutation tests. *Am J Phys Anthropol* 116:154-166.
- González-José R, González-Martín A, Hernández M, Pucciarelli HM, Sardi M, Alfonso Rosales A, Van der Molen S. 2003. Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature* 425:62-65.
- Gordon F, Béguelin M, Vázquez RC, Cobos VA, Pucciarelli HM, Bernal V. 2013. El "Hombre Fósil de Mata Molle" (Neuquén, Argentina): Cronología y variación craneofacial en el contexto de las poblaciones de Patagonia y Sudamérica. *Rev Arg Antrop Biol* 15:77-89.
- Hrdlička A. 1912. *Early man in South America*. Washington D.C.: Smithsonian Institution. Bureau of American Ethnology. Bulletin 52.
- Howells WW. 1973. *Cranial variation in man: A study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations*. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Cambridge: Peabody Museum.

- Hubbe M, Strauss A, Hubbe A, Neves WA. 2015. Early South Americans cranial morphological variation and the origin of american biological diversity. *PIOS ONE* 10(10):e0138090.
- Jungers WL, Falsetti AB, Wall CE. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *Yrbk Phys Anthropol* 38:137-161.
- Knussman R. 1988. Somatometrie. En: Knussman R, Schwidetzky I, Jurgens HW, Zieglmayer G, editores. *Anthropologie*. 1 Teil. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. p 232-285.
- Llamas B, Fehren-Schmitz L, Valverde G, Soubrier J, Mallick S, Rohland N, Nordenfelt S, Valdiosera C, Richards SM, Rohrlach A, Barreto Romero MI, Flores Espinoza I, Tomasto Cagigao E, Watson Jiménez L, Makowski K, LeBoreiro Reyna IS, Mansilla Lory J, Ballivián Torrez JA, Rivera MA, Burger RL, Ceruti MC, Reinhard J, Wells RS, Politis G, Santoro CM, Standen VG, Smith C, Reich D, Ho SYW, Cooper A, Haak W. 2016. Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. *Sci Adv* 2(4):e1501385.
- Lund PW. 1842. Carta escripta de Lagoa Santa ao senhor Primeiro Secretário do Instituto. *Revista do Instituto Histórico e Geográfico Brasileiro* 4:30-87.
- Meltzer DJ. 2009. First peoples in a new world: Colonizing ice age America. California: University of California Press Foundation.
- Menéndez LP, Bernal V, Novellino P, Perez SI. 2014. Effect of bite force and diet composition on craniofacial diversification of Southern South American human populations. *Am J Phys Anthropol* 155(1):114-127.
- Menéndez LP, Perez SI, Pucciarelli HM, Bonomo M, Messineo PG, Gonzalez ME, Politis GG. 2015. Argentinean Pampas early human remains, cranial variation in South America and the American peopling. *PaleoAmerica* 1(3):251-265.
- Merriwether DA, Rothhammer F, Ferrell RE. 1995. Distribution of the four founding lineage haplotypes in native americans suggests a single wave of migration for the New World. *Am J Phys Anthropol* 98:411-430.
- Moraga M, Santoro CM, Standen VG, Carvallo P, Rothhammer F. 2005. Microevolution in prehistoric Andean populations: Chronologic mtDNA variation in the desert valleys of northern Chile. *Am J Phys Anthropol* 127(2):170-181.
- Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol* 18:281-292.

- Neves WA, Pucciarelli HM. 1989. Extra-continental biological relationships of early South American human remains: A multivariate analysis. *Ciencia e Cultura* 41:566-575.
- Neves WA, Pucciarelli H. 1991. Morphological affinities of the first Americans: An exploratory analysis based of the early South American human remains. *J Hum Evol* 21:261-273.
- Neves WA, Prous A, González-José R, Kipnis R, Powell J. 2003. Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: Implications for the settlement of the New World. *J Hum Evol* 45:759-782.
- Neves WA, Hubbe M. 2005. Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa. Brazil: Implications for the settlement of the New World. *Proc Natl Acad Sci* 102:18309-18318.
- Neves WA, Hubbe M, Correal G. 2007. Human skeletal remains from sabana de Bogotá, Colombia: A case of Paleoamerican morphology late survival in South America? *Am J Phys Anthropol* 133:1080-1098.
- Perego UA, Achilli A, Angerhofer N, Accetturo M, Pala M, Olivieri A, Kashani BH, Ritchie KH, Scozzari R, Kong QP, Myres NM, Salas A, Semino O, Bandelt HJ, Woodward SR, Torroni A. 2009. Distinctive Paleo-Indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. *Current Biology* 19:1-8.
- Perez SI, Monteiro LR. 2009. Non-random factors in modern human morphological diversification: A study of craniofacial variation in southern South American populations. *Evolution* 63:978-993.
- Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN. 2007. Morphological differentiation of aboriginal human populations from Tierra del Fuego (Patagonia): Implications for South American peopling. *Am J Phys Anthropol* 133:1067-1079.
- Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN, Sardi M, Politis GG. 2009. Discrepancy between cranial and DNA data of early Americans: Implications for American peopling. *PLOS ONE* 4(5), e5746. doi:101371/journal.pone.0005746.
- Perez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN, Gobbo D, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: An approach based on spatial regression and divergence rate tests. *J Biogeogr* 38(1):148-163.
- Politis GG, Bonomo M. 2011. Nuevos datos sobre el “Hombre Fósil” de Ameghino. *Publicación Especial Asociación Paleontológica Argentina* 12:101-135.

- Politis GG, Barrientos G, Stafford TW. 2011. Revisiting Ameghino: new ^{14}C dates from ancient human skeletons from the Argentine pampas. En: Vialou D, editor. *Peuplements et préhistoire en Amériques*. Paris: Editions du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques. p 43-53.
- Politis GG, Messineo PG, González ME, Álvarez MC, Favier Dubois C. 2012. Primeros resultados de las investigaciones en el sitio Laguna de Las Pampas (partido de Lincoln, provincia de Buenos Aires). *Relaciones XXXVII* (2):463-472.
- Politis GG, Barrientos G, Scabuzzo C. 2014. Los entierros humanos de Arroyo Seco 2. En: Politis GG, Gutiérrez MA, Scabuzzo C, editores. *Estado actual de las investigaciones en el sitio arqueológico Arroyo Seco 2. Serie Monográfica N°5*. Tandil: Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. p 329-369.
- Powell JF, Neves WA. 1999. Craniofacial morphology of the first Americans: Pattern and process in the peopling of the New World. *Yrbk Phys Anthropol* 42:153-188.
- Pucciarelli HM. 2008. Evolución y diversificación biológica humana desde la perspectiva craneofuncional. México: Universidad Autónoma de México. Instituto de Investigaciones Antropológicas. ENAH.
- Pucciarelli HM, Perez SI, Politis GG. 2010. Early Holocene human remains from the Argentinean pampas: Additional evidence for distinctive cranial morphology of early south americans. *Am J Phys Anthropol* 143(2):298-305.
- Raghavan M, Steinrücken M, Harris K, Schiffels S, Rasmussen S, DeGiorgio M, Albrechtsen A, Valdiosera C, Ávila-Arcos MC, Malaspina AS, Eriksson A, Moltke I, Metspalu M, Homburger JR, Wall J, Cornejo OE, Moreno-Mayar JV, Korneliussen TS, Pierre T, Rasmussen M, Campos PF, Damgaard PB, Allentoft ME, Lindo J, Metspalu E, Rodríguez-Varela R, Mansilla J, Henriksen C, Seguin-Orlando A, Malmström H, Stafford Jr. T, Shringarpure SS, Moreno-Estrada A, Karmin M, Tambets K, Bergström A, Xue Y, Warmuth V, Friend AD, Singarayer J, Valdes P, Balloux F, Lebreiro I, Vera JL, Rangel-Villalobos H, Pettener D, Luiselli D, Davis LG, Heyer E, Zollikofer CPE, Ponce de León MS, Smith CI, Grimes V, Pike KA, Deal M, Fuller BT, Arriaza B, Standen V, Luz MF, Ricaut F, Guidon N, Osipova L, Voevodina MI, Posukh OL, Balanovsky O, Lavryashina M, Bogunov Y, Khusnutdinova E, Gubina M, Balanovska E, Fedorova S, Litvinov S, Malyarchuk B, Derenko M, Moshier MJ, Archer D, Cybulski J, Petzelt B,

- Mitchell J, Worl R, Norman PJ, Parham P, Kemp BM, Kivisild T, Tyler-Smith C, Sandhu MS, Crawford M, VILLEMS R, Smith DG, Waters MR, Goebel T, Johnson JR, Malhi RS, Jakobsson M, Meltzer DJ, Manica A, Durbin R, Bustamante CD, Song YS, Nielsen R, Willerslev E. 2015. Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of native americans. *Science* 349(6250). DOI:10.1126/science.aab3884
- Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, Parra MV, Rojas W, Duque C, Mesa N, García LF, Triana O, Blair S, Maestre A, Dib JC, Bravi CM, Bailliet G, Corach D, Hünemeier T, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Acuña-Alonzo V, Aguilar-Salinas C, Canizales-Quinteros S, Tusié-Luna T, Riba L, Rodríguez-Cruz M, Lopez-Alarcón M, Coral-Vazquez R, Canto-Cetina T, Silva-Zolezzi I, Fernandez-Lopez JC, Contreras AV, Jimenez-Sanchez G, Gómez-Vázquez MJ, Molina J, Carracedo A, Salas A, Gallo C, Poletti G, Witonsky DB, Alkorta-Aranburu G, Sukernik RI, Osipova LS, Fedorova A, Vasquez R, Villena M, Moreau C, Barrantes R, Pauls D, Excoffier L, Bedoya G, Rothhammer F, Dugoujon JM, Larrouy G, Klitz W, Labuda D, Kidd J, Kidd K, Di Rienzo A, Freimer NB, Price AL, Ruiz-Linares A. 2012. Reconstructing native American population history. *Nature* 488:370-374.
- Rusconi C. 1959 Acerca del hombre fósil argentino y sus relaciones con las faunas extinguidas. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* XII:13-113.
- Schafer JL, Olsen MK. 1998. Multiple imputation for multivariate missing-data problems: A data analyst's perspective. *Multivar Behav Res* 33:545-571.
- Schurr TG. 2004. The peopling of the New World: Perspectives from molecular anthropology. *Annu Rev Anthropol* 33:551-583.
- Scott GR, Schmitz K, Heim KN, Paul KS, Schomberg R, Pilloud MA. 2016. Sinodonty, sundadonty, and the Beringian standstill model: Issues of timing and migrations into the New World. *Quatern Int*. En prensa. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2016.04.027>.
- Skoglund P, Mallick S, Bortolini MC, Chennagiri N, Hünemeier T, Petzl-Erler ML, Salzano FM, Patterson N, Reich D. 2015. Genetic evidence for two founding populations of the Americas. *Nature* 525:104-108.
- Steele DG, Bramblett CA. 1988. *The anatomy and biology of the human skeleton*. College Station: Texas A&M University Press.

- Strauss A, Hubbe M, Neves WA, Bernardo DV, Atuí JPV. 2015. The cranial morphology of the Botocudo Indians, Brazil. *Am J Phys Anthropol* 157:202-216.
- Turner II CG. 1983. Dental evidence for the peopling of the Americas. En: Shutler R Jr, editor. *Early man in the new world*. Beverly Hills: Sage Publications. p 147-157.