

**Marcos Araújo Castro e Silva**

**“Perspectiva genômica sobre a origem, história e diversidade dos povos indígenas da América do Sul: do povoamento inicial à colonização europeia”**

“Genomic perspective on the origin, history, and diversity of indigenous peoples from South America: from the initial settlement to the European colonization”

**Tábita Hünemeier**  
Orientadora

São Paulo  
2021



---

**Marcos Araújo Castro e Silva**

**“Perspectiva genômica sobre a origem, história e diversidade dos povos indígenas da América do Sul: do povoamento inicial à colonização europeia”**

“Genomic perspective on the origin, history, and diversity of indigenous peoples from South America: from the initial settlement to the European colonization”

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Doutor em Ciências, na área de Biologia/Genética.

Orientadora: Tábita Hünemeier

São Paulo  
2021

# FICHA CATALOGRÁFICA

---

Castro e Silva, Marcos Araújo

Perspectiva genômica sobre a origem, história e diversidade dos povos indígenas da América do Sul: do povoamento inicial à colonização europeia.

237 páginas.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

Palavras-chave:

1. Genômica de populações;
2. Genética antropológica;
3. Nativos brasileiros;
4. Povoamento da América;
5. Diversidade genética.

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

## Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dra. Tábita Hünemeier

*Dedico aos meus professores  
e aos povos indígenas do Brasil,  
em especial aos Tupiniquim.*

“Povo” só (r)existe no plural — povoS. Um povo é uma multiplicidade singular, que supõe outros povos, que habita uma terra pluralmente povoada de povos. Quanto em uma entrevista perguntaram ao escritor Daniel Munduruku se ele “enquanto índio etc.”, ele cortou no ato: “não sou índio; sou Munduruku”. Mas ser Munduruku significa saber que existem Kayabi, Kayapó, Matis, Guaraní, Tupinambá, e que esses não são Munduruku, mas tampouco são Brancos. Quem inventou os “índios” como categoria genérica foram os grandes especialistas na generalidade, os Brancos, ou por outra, o Estado branco, colonial, imperial, republicano.

[...]

O povo tem a forma do Múltiplo. Forçados a se descobrirem “índios”, os índios brasileiros descobriram que haviam sido unificados na generalidade por um poder transcendente, unificados para melhor serem des-multiplicados, homogeneizados, abasileirados.

[...]

Os índios são os primeiros indígenas do Brasil. As terras que ocupam não são sua propriedade — não só porque os territórios indígenas são terras da “União”, mas porque são eles que pertencem à terra e não o contrário. Pertencer à terra, em lugar de ser proprietário dela, é o que define o indígena.

(VIVEIROS DE CASTRO, 2017)

# AGRADECIMENTOS

---

Agradeço à minha orientadora Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Tábita Hünemeier pela oportunidade de poder perseguir meus interesses e me dedicar a um tema de pesquisa que sempre me fascinou, no qual felizmente pude me sentir realizado, e pelo incentivo para sempre seguir em frente.

Agradeço à Dr<sup>a</sup>. Kelly Nunes e ao Dr. Renan Barbosa Lemes pela amizade, pelos valiosos ensinamentos e pela generosidade em compartilhar o seu conhecimento comigo, principalmente na época mais difícil do início do doutorado.

Sou muito grato aos amigos do Laboratório de Genômica Populacional Humana (LGPH/USP), Tiago Ferraz, Cainã Couto e Gabrielle Rizzato por terem tornado mais fácil e agradável essa longa jornada do doutorado. Principalmente pela ajuda na adaptação a São Paulo e ao laboratório, pelo companheirismo, pelas brincadeiras e pelas muitas discussões sem fim ao longo desses anos.

Aos amigos do “Porão da Evolução” e do Departamento de Genética pelo encorajamento e pelos momentos agradáveis compartilhados, em especial ao André Fonseca, Lilian Kimura, Barbara Costa e Daniela Rossoni.

Aos colegas de “república” Jorge Arthuzzi, Fábio Sartorio e Flavio Segundo, pela amizade, pelas inúmeras conversas e momentos de descontração.

Aos amigos que embora distantes, se fizeram presentes no dia a dia com conselhos e escuta, dividindo o peso da jornada comigo, sobretudo à Karine Munck e ao Vinícius Carvalho.

Aos povos indígenas do Brasil pela generosidade e pelo exemplo de resistência e superação das adversidades com alegria e beleza.

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Cátira Bortolini, Prof. Dr. David Comas, Prof. Dr. José Geraldo Mill, Prof. Dr. Alexandre da Costa Pereira, Prof. Dr. José Eduardo Krieger, Prof. Dr. Carlos Eduardo Guerra Amorim e Dr. Àlex Mas Sandoval, pela colaboração e apoio; e à Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Priscilla Zamberlan pela ajuda com a revisão da tese.

Ao Prof. Dr. Francisco Mauro Salzano (*in memoriam*) pelo pioneirismo no estudo da genética de populações humanas, principalmente dos povos indígenas brasileiros, abrindo caminhos para as novas gerações de geneticistas e pelo exemplo de amor à ciência.

Aos funcionários e técnicos do Departamento de Genética e Biologia Evolutiva e do Instituto de Biociências, especialmente à Erika Camargo pela disponibilidade e atenção em sempre ajudar nas questões burocráticas.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq: 140155/2017-1) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP: 2015/26875-9 e 2018/013716) pelo apoio financeiro.

Finalmente, agradeço a minha família pelo incentivo, suporte e carinho que me impulsionaram até aqui, sem os quais nada disso seria possível. Ao meu pai pelos ensinamentos e pelo suporte. Ao meu irmão pelas muitas portas abertas, pela inspiração pra encontrar o meu caminho e principalmente pela amizade. Agradeço especialmente a minha mãe, pelo exemplo de vida e de luta que me ensinou a sonhar e por seu amor incondicional.



# **APOIO FINANCEIRO**

---

Esta tese foi realizada com o apoio financeiro do projeto CNPq 140155/2017-1 e dos projetos FAPESP 2015/26875-9 e 2018/013716.

# SUMÁRIO

---

<b>FICHA CATALOGRÁFICA</b>	ii
<b>AGRADECIMENTOS</b>	v
<b>APOIO FINANCEIRO</b>	vii
<b>LISTA DE PUBLICAÇÕES</b>	1
<b>INTRODUÇÃO</b>	2
Formação das populações americanas contemporâneas	2
Origem dos povos nativos americanos	5
Cronologia e contexto do povoamento inicial	12
Ancestralidades dos nativos da América do Sul	14
Demografia e história populacional da América do Sul	15
Dinâmicas populacionais e expansões dêmicas do Holoceno tardio	21
Sub-representatividade de populações indígenas em estudos genéticos	26
<b>OBJETIVOS</b>	29
Objetivos específicos	29
<b>CAPÍTULO 1</b>	31
Afinidade genética profunda entre nativos da costa do Pacífico e da Amazônia evidenciada pela ancestralidade australo-asiática	31
<b>CAPÍTULO 2</b>	36
Histórias populacionais e diversidade genômica dos nativos sul-americanos	36
<b>CAPÍTULO 3</b>	71
Inferências genômicas sobre as origens e dispersão dos nativos da costa brasileira	71
<b>DISCUSSÃO</b>	79
Desafios e abordagens para o estudo da genética de populações nativas americanas	79
Impactos do contato com os europeus e da colonização	86
Mapeamento da história da população Y no espaço e no tempo	90
Fatores influenciadores da diversidade genética	100
Além da divisão Andes-Amazônia: demografia e estrutura genética	108
<b>CONCLUSÕES</b>	117
<b>RESUMO</b>	121
<b>ABSTRACT</b>	122
<b>APROVAÇÃO ÉTICA E PLANO DE GESTÃO DOS DADOS</b>	123
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	124
<b>ANEXOS</b>	138
Material suplementar do Capítulo 1	138
Material suplementar do Capítulo 2	149
Material suplementar do Capítulo 3	177

# LISTA DE PUBLICAÇÕES

---

- **Capítulo 1:**

CASTRO E SILVA, M. A. et al. Deep Genetic Affinity between Coastal Pacific and Amazonian Natives Evidenced by Australasian Ancestry. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 118, n. 14, 6 abr. 2021.

- **Capítulo 2:**

CASTRO E SILVA, M. A. et al. Population histories and genomic diversity of South American natives. **Manuscrito submetido ao periódico Molecular Biology and Evolution (MBE) (em revisão)**.

- **Capítulo 3:**

CASTRO E SILVA, M. A. et al. Genomic insight into the origins and dispersal of the Brazilian coastal natives. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 117, n. 5, p. 2372–2377, 2020.

# INTRODUÇÃO

---

## Formação das populações americanas contemporâneas

A história humana nas Américas, segundo o modelo mais aceito pela comunidade científica atualmente, se inicia com a entrada dos primeiros grupos de *Homo sapiens* no continente durante o fim do último período glacial, há aproximadamente 16.000 AP<sup>1</sup>. Entretanto, é provável que a variabilidade genética dos povos americanos atuais tenha sido fortemente influenciada por eventos desencadeados pelo contato dos povos originários da atual América<sup>2</sup> com populações não nativas a partir do século 15. A invasão desse novo continente pelos povos europeus daria início então a alguns dos maiores eventos demográficos e migratórios da história humana.

À época da chegada dos europeus, estima-se que dezenas de milhões (entre 8,4 e 112,5 milhões) de pessoas habitavam a América (G.; SANCHEZ-ALBORNOZ, 1976; THORNTON, 1987, 2005; DENEVAN, 1992), sendo que a maior densidade populacional ocorria nos Andes, com estimativas de 3 a 37 milhões de pessoas (DENEVAN, 1992), ao passo que no território do que viria a se tornar o Brasil, o número estimado era de aproximadamente 3 milhões de pessoas (IBGE, 2000), dos quais um terço deles teria habitado a região da costa do Atlântico. Este contingente populacional foi drasticamente reduzido em aproximadamente 90-95% a partir de 1492, como consequência de diferentes processos decorrentes da colonização europeia, com destaque para as epidemias devido a introdução de novas doenças, escravização, incitação de conflitos entre grupos<sup>3</sup> indígenas<sup>4</sup> rivais, guerras de conquista, deslocamento forçado de territórios, e destruição de habitats e interrupção dos meios de subsistência e conhecimentos tradicionais (THORNTON, 1987; STANNARD, 1993; MONTENEGRO; STEPHENS, 2006; UBELAKER, 2006). De tal forma que, ainda no século 18, as populações do litoral brasileiro

---

<sup>1</sup> Anos antes do presente.

<sup>2</sup> Antes de ser batizada de “América” pelos invasores europeus, os povos indígenas utilizaram vários nomes para designar o continente ou porções dele onde habitavam, como Abya Yala que na língua do povo Kuna ou Guna significa “Terra madura”, “Terra viva” ou “Terra em florescimento” e Pindorama que nas línguas Tupí-Guaraní significa “Terra das palmeiras”.

<sup>3</sup> Nesta tese, quando utilizamos o termo “grupo” estamos nos referindo a um conjunto de indivíduos de um mesmo grupo étnico (e.g. Parakanã, Xávante) ou população com uma delimitação espaço-temporal específica, aqui também chamado algumas vezes de “população”, com o mesmo significado. Quando fazemos referência a outros níveis hierárquicos de agrupamento, o uso do termo “grupo” é acompanhado de alguma especificação, como por exemplo grupo linguístico (i.e. tronco ou família linguística).

<sup>4</sup> Por sua vez, os termos “indígena” (ou “indígena americano”) e “nativo americano” são usados nesta tese como sinônimos para nos referirmos aos povos que já habitavam o continente americano antes da chegada dos europeus, assim como aos seus descendentes contemporâneos que fazem parte de comunidades indígenas ou se identificam como parte da herança cultural indígena, independente de critérios de genéticos e/ou fenotípicos de ancestralidade.

foram (equivocadamente) consideradas extintas e os grupos indígenas que resistiram a este processo se encontravam em sua maioria no interior do país, principalmente na região amazônica (DA CUNHA, 1992).

Concomitantemente, ocorreu também uma ampla miscigenação entre estes povos, anteriormente separados por milhares de anos de história evolutiva e que agora se encontravam reunidos no continente americano. As populações latino americanas atuais seriam desse modo majoritariamente formadas pela convergência de três grandes grupos continentais de ancestralidade, sendo o primeiro componente proveniente dos próprios nativos americanos e os outros dois introduzidos pela colonização das Américas pelos europeus, e por fim pelos africanos aprisionados e trazidos em enormes quantidades durante o tráfico transatlântico de escravos (SALZANO; BORTOLINI, 2005; ADHIKARI et al., 2016, 2017; ONGARO et al., 2019).

Num primeiro momento, a colonização da América foi predominantemente realizada por povos originários da península ibérica (i.e. Espanha e Portugal), iniciando a ocupação pelo Caribe e posteriormente avançando para a América Central e do Sul (MCALISTER, 1987; KAMEN, 2003; FERNÁNDEZ-ARRESTO, 2004). Outros povos europeus, sobretudo ingleses, franceses e holandeses, deram início ou intensificaram a colonização apenas no século 16. Durante o período colonial, até o século 19, um milhão de espanhóis e portugueses migraram para as suas colônias americanas, sendo aproximadamente metade de cada grupo (MCALISTER, 1987; KAMEN, 2003; FERNÁNDEZ-ARRESTO, 2004). Ao mesmo tempo, um milhão de ingleses, franceses e holandeses também migraram para as Américas (ALTMAN et al., 1991). Apenas nos séculos 19 e 20, o contingente de europeus que imigraram para as Américas totaliza mais de 50 milhões, sendo que 78% deles foram para a América do Norte e o restante (aproximadamente 11 milhões) foi para a América Latina, um terço dos quais vieram especificamente para o Brasil (ALVIM, 1998; SCHWARCZ; STARLING, 2015). Os imigrantes que se dirigiram a América Latina eram compostos de pouco mais de um terço de italianos (38%), quase um terço de espanhóis (28%), uma porção menor mas ainda significativa de portugueses (11%) e pequenas contribuições de franceses e alemães (3%) (ALVIM, 1998; SCHWARCZ; STARLING, 2015).

Neste contexto, a população brasileira foi formada por contribuições majoritárias de portugueses, italianos e espanhóis, respectivamente representando 38,05%, 28,04% e 12,02% da quantidade total estimada de 5.774.000 imigrantes europeus recebidos no período de 1500 a 1960 EC<sup>5</sup> (PENA, 2002), além de números menos significativos de imigrantes alemães (250.000) ou com origem no Leste Asiático e Oriente Médio, principalmente japoneses (229.000), sírios, libaneses e turcos (185.000) (PENA, 2002). Essa imigração é estruturada em dois períodos principais, no primeiro período de 1500 a 1808 EC virtualmente apenas portugueses migraram

---

<sup>5</sup> Era Comum.

para o Brasil, enquanto que de 1808 a 1960 EC a diversidade de origem dos imigrantes aumentou, particularmente após a abolição da escravatura em 1888 EC (PENA, 2002).

Os ibéricos foram os primeiros a iniciar o tráfico de africanos escravizados para as Américas, seguidos pelos ingleses, franceses e holandeses. Durante o período escravagista do Atlântico, africanos foram trazidos principalmente de algumas regiões específicas da África, as quais também possuíam destinos preferenciais nas Américas. Nesse sentido, particularmente a América portuguesa<sup>6</sup> recebeu em torno de 42% de todo o contingente populacional de aproximadamente 10 milhões de pessoas (CURTIN, 1972)<sup>7</sup> e os africanos trazidos eram originários majoritariamente de três regiões da África Subsaariana, as quais enumeradas de acordo com o volume do tráfico, segundo dados do banco *Slave Trade database*<sup>8</sup> (SEARING; ELTIS, 2001), são: (i) centro-oeste da África (Angola e Congo), (ii) sudeste da África (Moçambique) e (iii) oeste da África (Senegâmbia, Golfo do Benim, Golfo de Biafra, Costa do Marfim, Costa do Ouro e Serra Leoa); correspondendo a origem de 73,2%, 17,3% e 9,5% do número total de pessoas escravizadas, respectivamente. Estas também são as principais origens da diáspora africana para o restante do continente americano, sendo o centro-oeste africano, do mesmo modo, a origem predominante, e por sua vez as regiões oeste e sudeste africanas exibindo padrões contrastantes, com maiores contribuições para porção setentrional e meridional das Américas, respectivamente (ADHIKARI et al., 2017).

Este processo de miscigenação ocorreu de forma diferencial no tempo e no espaço, sendo bastante influenciado pelos contextos locais de densidade populacional indígena, de disponibilidade de recursos específicos de interesse dos europeus e do conseqüente volume de imigrantes, mas também dependente de outros fatores como a intensidade do emprego de mão-de-obra escrava africana e indígena em cada região específica, assim como dos contextos socioculturais que determinaram a frequência e a extensão com que a miscigenação ocorreu (ADHIKARI et al., 2017). Assim sendo, o resultado final é um mosaico em constante mudança formado por ancestralidades de diversas origens sub-continentais, as quais foram sendo introduzidas na América em momentos históricos distintos.

Além disso, ao longo do tempo ocorreram extensos movimentos populacionais macro e micro regionais no interior do continente e portanto os padrões de distribuição desse mosaico de ancestralidades se alteraram ainda mais até chegar a atual configuração (SALZANO; BORTOLINI, 2005; RUIZ-LINARES et al., 2014; MONTINARO et al., 2015; ADHIKARI et al., 2016, 2017; CHACÓN-DUQUE et al., 2018; ONGARO et al., 2019). Este processo foi também

---

<sup>6</sup> Regiões da América colonizadas pelos Portugueses, as quais em sua maioria deram origem ao Brasil.

<sup>7</sup> Do total de africanos escravizados, ~25% foram levados a colônias britânicas, ~15% colônias espanholas e ~14% para colônias francesas.

<sup>8</sup> O banco *Slave Trade database* reúne dados sobre 1,3 milhões de indivíduos.

influenciado por profundas diferenças em diversos aspectos socioculturais e históricos entre as colônias ibéricas e britânicas, que determinaram uma maior amplitude de miscigenação entre povos de diferentes ancestralidades nas colônias ibéricas, e a uma segregação mais pronunciada nas colônias britânicas, o que pode ainda ser observado em estudos sobre a diversidade genéticas de populações contemporâneas (MONTINARO et al., 2015; ADHIKARI et al., 2017; ONGARO et al., 2019).

Particularmente a miscigenação envolvendo indígenas ocorreu de forma preferencialmente local, de modo que hoje a ancestralidade indígena de populações miscigenadas remonta consistentemente aos grupos que ocupavam a mesma região no passado, permitindo assim revelar o padrão de estrutura e diversidade genética do período pré-contato<sup>9</sup> através do estudo destas populações, ao menos do período mais imediatamente anterior, padrão esse que foi ocultado pela chegada dos colonizadores e pelo extermínio da maior parte dos povos indígenas (WANG et al., 2008; MORENO-ESTRADA et al., 2014; KEHDY et al., 2015; MONTINARO et al., 2015; ADHIKARI et al., 2016; HARRIS et al., 2018).

## **Origem dos povos nativos americanos**

Considerando esse quadro de dinâmicas populacionais intensas após o contato com os europeus, resta agora compreender onde se originaram, como se formaram e se dispersaram os diferentes povos nativos americanos. Nesse sentido, o povoamento inicial das Américas permanece um tópico de pesquisa ativa apesar de mais de um século de estudos e ainda que alguns dos principais aspectos desse processo tenham sido elucidados, persistem diversas dúvidas particularmente no que diz respeito a contextos mais específicos e locais, assim como em relação a dinâmicas populacionais internas ao continente, e também sobre a própria composição dos primeiros grupos humanos colonizadores e as rotas de entrada e dispersão<sup>10</sup> tomadas por elas. Atualmente há um consenso de que todos os povos nativos americanos têm origem em populações que antes ocupavam o leste asiático, o que é suportado por um vasto corpo de evidências provenientes de diversas áreas como a arqueologia (DILLEHAY, 2009; MELTZER, 2009; BRAJE et al., 2017; POTTER et al., 2017), a linguística (GREENBERG et al., 1986; NICHOLS, 2015), a análise de caracteres morfológicos (TURNER, 1985; NEVES; MEYER;

---

<sup>9</sup> Período anterior a chegada dos europeus às Américas, que tem início em 1492 EC com a chegada da frota de Cristóvão Colombo.

<sup>10</sup> O termo dispersão é usado nesta tese para fazer referência a movimentos populacionais de forma genérica, sem especificar se seria um movimento caracterizado pelo abandono do território original e motivado por fatores ambientais ou culturais, o que configura uma migração, ou se seria um movimento causado pelo crescimento populacional e difusão dessa população (i.e. difusão dêmica) pelo território configurando uma expansão (ou expansão dêmica) (SANJEK, 2003).

PUCCIARELLI, 1996; POWELL; NEVES, 1999) e a genética (REICH et al., 2012; LLAMAS et al., 2016; MORENO-MAYAR et al., 2018b; POSTH et al., 2018; SCHEIB et al., 2018). A hipótese de uma origem asiática dos indígenas americanos é bastante antiga (DE ACOSTA, 1589), tendo sido aventada inicialmente devido às semelhanças morfológicas evidentes entre os povos nativos americanos e asiáticos. Hoje sabemos que esta semelhança fenotípica se deve ao fato de que os nativos americanos se originaram no leste da Ásia e entraram nas Américas através da plataforma continental entre a Sibéria e o Alasca, exposta pelos níveis dos oceanos até 130 metros abaixo dos atuais (LAMBECK et al., 2014), durante o último máximo glacial<sup>11</sup> (UMG) entre ~24.000 a 17.000 AP (BROMLEY et al., 2016).

Para entender o povoamento do continente americano é necessário inicialmente contextualizar a dispersão dos primeiros humanos modernos no nordeste asiático, isto porque o povoamento das Américas através da Beríngia necessariamente ocorreu após a chegada e ocupação da Sibéria. Nessa perspectiva, as evidências arqueológicas mais antigas apontam para o início da ocupação do nordeste asiático ainda no período anterior ao UMG, com datações de ~31.600 AP na região do Rio Yana, próximo ao litoral do Oceano Ártico no nordeste da Rússia, (GRAF; BUVIT, 2017) e 24.000 AP em Mal'ta no centro-sul da Sibéria (RAGHAVAN et al., 2014). A Beríngia, por sua vez, teria passado a ser ocupada continuamente apenas entre ~15.000 e 13.600 AP (GRAF; BUVIT, 2017), o que estabelece um limite máximo para a entrada de humanos modernos na América, ou ao menos para a intensificação do processo de ocupação dos grupos que contribuíram para a composição genética dos nativos americanos. Nesse sentido, a Sibéria era então ocupada por uma população conhecida como Siberianos Antigos do Norte (ANS)<sup>12</sup>, a qual estima-se que teria divergido dos eurásianos do oeste por volta de 39.000 AP, relativamente pouco tempo após a divergência entre os eurásianos do oeste e os asiáticos do leste (43.100 AP) (SIKORA et al., 2019). Os ANS apresentam uma afinidade genética tanto com populações contemporâneas do norte europeu quanto com nativos americanos, diferentemente de outros euroasiáticos, inclusive mais antigos, como os encontrados em Sunghir no oeste da Rússia (~34.000 AP) (SIKORA et al., 2017) e em Tianyuan no sudeste da China (39.565 AP) (FU et al., 2013), os quais apresentam similaridade genética mais específica com os euroasiáticos do oeste e asiáticos do leste, respectivamente. Os ANS não chegaram até os dias atuais como uma população geneticamente diferenciada, mas contribuíram geneticamente para os ancestrais de todos os nativos americanos através de um fluxo gênico entre eles e um grupo do Leste Asiático a aproximadamente 20.000-18.000 AP (SIKORA et al., 2019)<sup>13</sup>. Essa mistura teria levado a

---

<sup>11</sup> Faixa de tempo do último período glacial (o qual vai de 115.000 a 11.700 AP) na qual os glaciares continentais estavam na sua extensão máxima, com ápice a ~20.500 AP.

<sup>12</sup> *Ancient North Siberians*.

<sup>13</sup> Anteriormente esse fluxo gênico era inferido como uma contribuição de 40% da ancestralidade dos nativos americanos partindo de uma população chamada *Ancestral North Eurasians* (ANE), representada



formação de pelo menos duas linhagens distintas, a primeira delas são os chamados Paleo Siberianos Antigos<sup>14</sup>, cujos descendentes hoje habitam o nordeste siberiano e a segunda linhagem seria a ancestral dos nativos americanos.

Ao contrário das populações americanas não-indígenas, as quais se constituíram como algumas das mais heterogêneas do mundo pelo seu histórico de ampla miscigenação, a análise da diversidade genética de populações indígenas americanas sempre revelou um nível mais baixo de diversidade em relação a outras regiões do globo. Tal padrão genético foi primeiramente detectado em análises de DNA mitocondrial e indica a presença de uma gargalo de garrafa<sup>15</sup> populacional antes ou durante o processo de entrada para as Américas, de modo que o tamanho da população formadora dos nativos americanos atuais é estimado entre algumas centenas até poucos milhares de indivíduos (WALLACE; GARRISON; KNOWLER, 1985; TORRONI et al., 1993; FAGUNDES; KANITZ; BONATTO, 2008; O'ROURKE; RAFF, 2010; LLAMAS et al., 2016; FAGUNDES et al., 2018; BERGSTRÖM et al., 2020).

Além disso, todos os nativos americanos estudados até hoje são descendentes de poucas linhagens fundadores: quatro patrilineares (os haplogrupos da região não recombinante do cromossomo Y: Q-M3, Q-CTS1780, C3-MPB373 e C3-P39/Z30536)<sup>16</sup> e nove matrilineares (os haplogrupos mitocondriais: A2, B2, C1b, C1c, C1d, D1 e os menos frequentes C4c, D4h3a e X2a). Ao mesmo tempo é possível concluir que estas linhagens se originaram no leste asiático, por integrarem um ramo irmão às linhagens asiáticas, e ainda pode-se inferir que passaram por um período de redução populacional prévia ou concomitante ao povoamento inicial, visto que algumas destas linhagens são completamente exclusivas às Américas, motivando a hipótese de que os primeiros humanos a migrarem para o continente teriam permanecido na região da Beríngia, ao menos parcialmente isolados de outras populações asiáticas durante um período do UMG, o que ficou conhecido como hipótese da permanência na Beríngia<sup>17</sup> (SZATHMARY, 1993; BONATTO; SALZANO, 1997; TAMM et al., 2007; WANG et al., 2007; KITCHEN; MIYAMOTO; MULLIGAN, 2008; MULLIGAN; KITCHEN; MIYAMOTO, 2008; BISSO-MACHADO et al., 2011; WATERS, 2019; BISSO-MACHADO; FAGUNDES, 2021). Estima-se que este período de isolamento tenha durado entre 4.600 (PINOTTI et al., 2019) e 15.000 AP (GRAF; BUVIT, 2017), porém o local onde eles permaneceram na Beríngia, ou mesmo fora dela, ainda não é um consenso

---

pelo indivíduo de Mal'ta (RAGHAVAN et al., 2014), posteriormente se demonstrou que essa linhagem pode ser modelada como descendente dos ANS (SIKORA et al., 2019).

<sup>14</sup> *Ancient Paleo-Siberians*.

<sup>15</sup> Uma redução populacional temporária.

<sup>16</sup> Q-M3, o haplogrupo mais frequente do cromossomo Y, além de três haplogrupos mais raros Q-CTS1780, C3-MPB373 e C3-P39/Z30536, estes últimos presentes apenas na América do Sul e do Norte, respectivamente. O haplogrupo C3-P39/Z30536 possivelmente representa uma dispersão posterior e portanto não seria uma linhagem fundadora (MORENO-MAYAR et al., 2018a; PINOTTI et al., 2019).

<sup>17</sup> *Beringian standstill hypothesis*.

(MORENO-MAYAR et al., 2018a) Outro aspecto ainda indeterminado é o motivo dessa permanência, que pode ter sido causado desde por barreiras ecológicas (TAMM et al., 2007) ou até mesmo pelo fato de a Beríngia ter atuado como um refúgio com condições bioclimáticas mais adequadas para a sobrevivência de seres humanos durante o UMG (SIKORA et al., 2019; RAE et al., 2020).

Um segundo evento de divergência populacional muito importante na história evolutiva dos nativos americanos teria ocorrido durante esse período de permanência na Beríngia ou próximo a ele, aproximadamente a 22.000-18.000 AP, quando a população dos chamados Beringianos Antigos (AB)<sup>18</sup> teria se separado dos ancestrais dos nativos americanos (ANA) (RAGHAVAN et al., 2015; MORENO-MAYAR et al., 2018a). Por sua vez, o ramo dos ANA teria se estruturado geneticamente entre 17.500 e 14.600 AP (MORENO-MAYAR et al., 2018b), dividindo a ancestralidade desta população nos componentes chamados de Nativos Americanos do Sul (SNA) e Nativos Americanos do Norte (NNA)<sup>19</sup> (REICH et al., 2012; RASMUSSEN et al., 2014; MORENO-MAYAR et al., 2018b; POSTH et al., 2018; SCHEIB et al., 2018). A determinação da região específica onde ocorrem esses eventos de estruturação e diversificação ainda é alvo de pesquisa e as evidências mais antigas apontam para o leste da Beríngia como a região candidata mais provável (POTTER et al., 2018; WATERS, 2019). Entretanto, evidências indicam que a divergência entre os AB e os ANA ocorreram no nordeste da Ásia e Sibéria (MORENO-MAYAR et al., 2018a), e que portanto a população beringiana já era estruturada geneticamente. Além disso, até mesmo a separação entre os NNA e os SNA pode ter ocorrido na Ásia, imediatamente após o período de permanência na Beríngia, de acordo com o modelo mais parcimonioso capaz de explicar um sinal de afinidade genética às populações da Bacia do Rio Amur, localizada no nordeste da China, presente em alguns AB (NING et al., 2020).

Todavia, durante o UMG a entrada por via terrestre nas Américas a partir da Beríngia estava bloqueada por geleiras continentais, as quais à época ocupavam todo o norte da América do Norte (MELTZER, 2009), o que não necessariamente impedia a entrada por rotas alternativas. Uma dessas possibilidades alternativas é a entrada pela chamada rota da costa do Pacífico<sup>20</sup>, através da qual teria sido possível migrar para a América do Norte a partir de ~17.000 a 15.000 AP (FAGUNDES et al., 2008; PEREGO et al., 2009; MENOUNOS et al., 2017; DARVILL et al., 2018; LESNEK et al., 2018; DELSER et al., 2021), em oposição a hipótese de uma entrada mais tardia por um corredor livre de gelo formado ao longo das Montanhas Rochosas,

---

<sup>18</sup> *Ancient Beringians.*

<sup>19</sup> *Southern Native American e Northern Native American, ou Ancestral A e Ancestral B* (SCHEIB et al., 2018), respectivamente.

<sup>20</sup> *Pacific coastal route.*

que passava pela divisão entre duas geleiras continentais<sup>21</sup> e que permitia a passagem até o interior da América do Norte (PEREGO et al., 2009; POTTER et al., 2018). Entretanto esta rota pode não ter sido viável até 15.000-13.000 AP (HEINTZMAN et al., 2016; PEDERSEN et al., 2016; MARGOLD et al., 2019), sendo que o registro da presença humana mais antiga na região onde o corredor foi formado é datado em ~12.350 AP (DRIVER et al., 1996). No entanto, é importante ressaltar que estas rotas não são mutuamente exclusivas e que portanto ambas muito provavelmente foram utilizadas (POTTER et al., 2018), sendo assim, resta saber quais foram as contribuições e impactos de cada uma para a composição genética e cultural dos grupos nativos americanos.

Todos os nativos americanos, sejam antigos ou atuais, cujos dados genéticos foram analisados até o momento, derivam de um dos dois ramos, SNA ou NNA, dado que esses grupos divergiram entre 17.500 e 14.600 AP no nordeste da Ásia ou na Beríngia. Isto coloca um limite superior para a passagem pelas geleiras, visto que todos sul-americanos analisados até o momento apresentam exclusivamente ancestralidade SNA, de modo que a dispersão pela América do Sul deve ter ocorrido somente após a divergência entre os ramos (POSTH et al., 2018). Além disso, interessantemente alguns estudos indicam que ao menos parte das populações da América do Sul e Central são formadas por uma combinação das duas ancestralidades (SCHEIB et al., 2018). Exceções a esse padrão seriam as populações falantes de línguas Na-Dené (Chipewyan) e Esquimó-Aleuta (incluindo Paleo Inuítes e Thules, anteriormente conhecidos como Neo-Esquimós) para as quais seriam ainda necessários fluxos gênicos adicionais posteriores, provenientes de linhagens asiáticas distintas, para explicar a sua estrutura e diversidade genética (RASMUSSEN et al., 2010; REICH et al., 2012; MORENO-MAYAR et al., 2018a; FLEGONTOV et al., 2019). Por esse motivo, quando nos referirmos aos nativos americanos nesta tese, estaremos excluindo dessa definição os grupos Na-Dené e Esquimó-Aleuta (a menos que especificado de outra forma), e focando apenas nos grupos nativos americanos sub-árticos ou não-árticos.

Como dito anteriormente, apesar deste delineamento da história populacional inicial, algumas questões permanecem em aberto e portanto ainda é necessária uma maior resolução para o modelo de origem e dispersão dos nativos americanos. Uma das questões principais se refere a um excesso relativo de compartilhamento de alelos entre populações amazônicas brasileiras e populações australo-asiáticas (RAGHAVAN et al., 2015; SKOGLUND et al., 2015), que se expressa em maior grau quando se comparam algumas populações amazônicas com mesoamericanos da etnia Mixe, estes últimos são representantes de um dos ramos iniciais dos SNA, se posicionando como um grupo externo aos sul-americanos e portanto com divergência

---

<sup>21</sup> i.e. *Laurentide glacier* e *Cordilleran ice sheet*.

anterior a todos estes (REICH et al., 2012). Curiosamente, é inferido que os Mixe apresentam um sinal significativo de contribuição de uma população não amostrada<sup>22</sup>, a qual teria divergido provavelmente durante o período de permanência na Beríngia a partir da população ancestral beringiana, que era estruturada geneticamente (MORENO-MAYAR et al., 2018b).

O excesso de ancestralidade australo-asiática por sua vez também foi modelado como a contribuição de uma população não amostrada (SKOGLUND et al., 2015), que recebeu o nome de população “Ypikuéra”<sup>23</sup> ou “Y”, sugerindo uma história populacional mais complexa do que a definida até aquele momento, provavelmente envolvendo um fluxo populacional adicional a partir da Beríngia na formação da composição genética dos nativos americanos ou a existência de estruturação genética adicional das populações iniciais (dentre outras possibilidades bastante controversas e bem menos plausíveis, como migrações transpácificas ou transatlânticas). Uma nova linha de evidência também citada anteriormente (NING et al., 2020), indica que a divergência entre os grupos AB, NNA e SNA pode ter ocorrido na Ásia, o que se comprovado teria favorecido o contato com diversos grupos do leste Asiático, tornando mais provável a introdução desta ancestralidade na composição genética dos grupos formadores dos nativos americanos. Contudo, interessantemente o sinal não pode ser detectado em nenhum indivíduo antigo da Sibéria ou da Beríngia, nem nos indivíduos de ancestralidade NNA (MORENO-MAYAR et al., 2018a; POSTH et al., 2018; SIKORA et al., 2019).

Ademais, como essa ancestralidade chegou até os dias atuais sendo detectada apenas em populações amazônicas ainda é uma questão que permanece sem resposta e portanto um dos enigmas mais intrigantes da história das migrações humanas. No passado a possibilidade de fluxos populacionais adicionais e distintos já havia sido aventada, sendo que uma das hipóteses mais relevantes se baseava na assim chamada morfologia craniana “paleoamericana”, sobretudo de alguns indivíduos encontrados no sítio da Lapa do Santo, assim como de outras regiões como a Mesoamérica (NEVES; MEYER; PUCCIARELLI, 1996; POWELL; NEVES, 1999; GONZÁLEZ-JOSÉ et al., 2005), os quais supostamente representariam uma ocupação inicial do continente, composta por indivíduos com uma morfologia e ancestralidade distintas dos atuais grupos indígenas, ao passo que estes últimos teriam portanto substituído os primeiros colonizadores.

Por um lado esse modelo de dois componentes de ancestralidade distintos foi contestado por análises de morfologia craniofacial, cujos resultados apontavam para uma extensa diversidade morfológica, de modo que as morfologias craniofaciais paleoamericana e “mongolóide”<sup>24</sup> seriam apenas os extremos do espectro de variação, sendo assim a primeira

---

<sup>22</sup> Referência a população denominada de *unsampled population A*. Populações não amostradas são algumas vezes também chamadas de *ghost populations*.

<sup>23</sup> Termo Tupí cujo significado é “ancestral”.

<sup>24</sup> Termo utilizado para designar a morfologia de povos da Ásia, Polinésia e também das Américas, de acordo com o modelo de divisão da espécie humana em três raças (Caucasianos, Mongolóides e

conservaria uma proporção maior de caracteres ancestrais e mais prevalentes nos grupos do povoamento inicial do Pleistoceno, enquanto que a segunda apresentaria um conjunto maior de fenótipos derivados como achatamento facial, os quais teriam evoluído e se dispersado a partir do Ártico durante o Holoceno<sup>25</sup> (GONZÁLEZ-JOSÉ et al., 2008; BORTOLINI et al., 2014). Por outro lado, uma análise recente da morfometria craniana das amostras de 89 populações antigas e contemporâneas do leste asiático (MATSUMURA et al., 2019) evidenciou uma separação desses indivíduos em dois grupos principais, a saber: (i) populações do nordeste e leste asiático, além de grupos iniciais de agricultores do sudeste asiático e do período mais recente; (ii) populações australo-papuanas<sup>26</sup> e grupos do Pleistoceno tardio e Holoceno inicial do sudeste asiático, estes últimos fortemente associados a contextos arqueológicos pré-agriculturalistas dos chamados hoabinhianos<sup>27</sup>.

Para explicar esse padrão de variação foi também proposto um modelo de duas camadas (ou dois componentes), algo que já era indicado e suportado por análises anteriores<sup>28</sup>. Segundo o modelo durante a dispersão inicial pelo leste da Eurásia teria ocorrido uma divergência bastante antiga (até 65.000-50.000 AP) entre os grupos do nordeste (NEA)<sup>29</sup> e do sudeste (SEA)<sup>30</sup>, sendo que estes últimos teriam migrado para o sudeste asiático, Sondaalândia<sup>31</sup> e para o antigo continente do Sahul<sup>32</sup>, ao passo que os primeiros teriam se dispersado para o nordeste asiático e posteriormente para as Américas (MATSUMURA et al., 2019). Interessantemente alguns grupos apresentam sinais de sobreposição ou troca entre os dois componentes, o que segundo Matsumura et al. indica a ocorrência de miscigenação, sendo que algumas amostras dos SEA, em especial alguns indivíduos das Ilhas Andamão, apresentam um sinal de afinidade com populações NEA (MATSUMURA et al., 2019), as quais provavelmente deram origem aos nativos americanos. Coincidentemente o grupo que produz a detecção mais significativa do sinal australo-asiático em populações nativas americanas é justamente o dos Onge das ilhas de

---

Negróides) proposto originalmente pela *Göttingen School of History*, entretanto o conceito de raças humanas se tornou obsoleto no sentido biológico e estes termos são hoje considerados pejorativos ou mesmo racistas (ACKERMANN et al., 2019).

<sup>25</sup> Período atual da escala de tempo geológica, iniciado a 11.700-11.650 AP.

<sup>26</sup> Populações contemporâneas nativas do sul da Ásia e de Papua Nova Guiné.

<sup>27</sup> *Hòabinhians*.

<sup>28</sup> Ver debates sobre os modelos de onda única (*Single Wave Model*) e ondas múltiplas (*Multiple Waves Model*) para a dispersão dos humanos anatomicamente modernos a partir da África (HUGO PAN-ASIAN SNP CONSORTIUM et al., 2009; STONEKING; DELFIN, 2010; RASMUSSEN et al., 2011; REYES-CENTENO et al., 2014; TASSI et al., 2015; BAE; DOUKA; PETRAGLIA, 2017).

<sup>29</sup> *Northeast asians*.

<sup>30</sup> *Southeast asians*.

<sup>31</sup> Região da plataforma continental do sudeste asiático, que une a Península da Malásia, as ilhas de Bornéu, Java e Sumatra, e arquipélagos da região, exposta pelos níveis até 130 metros mais baixos dos oceanos (LAMBECK et al., 2014) durante o último período glacial, sobretudo durante o UMG.

<sup>32</sup> Continente formado pela plataforma continental incluindo Austrália, Tasmânia e Nova Guiné, também exposto durante o último período glacial.

Andamão (RAGHAVAN et al., 2015; SKOGLUND et al., 2015; MORENO-MAYAR et al., 2018b; POSTH et al., 2018). Portanto, é plausível que este sinal de afinidade morfológica esteja remontando ao mesmo evento de miscigenação que teria introduzido a ancestralidade australo-asiática em alguns grupos nativos americanos e que desta forma essa ancestralidade estaria associada a uma fração do espectro de variação crânio-morfológica com caracteres ancestrais prevalentes, nos moldes do que ficou conhecida como morfologia paleoamericana (NEVES; MEYER; PUCCIARELLI, 1996; POWELL; NEVES, 1999; GONZÁLEZ-JOSÉ et al., 2005, 2008; BORTOLINI et al., 2014). Entretanto, a hipótese de associação entre a diversidade genética e morfológica foi testada em indivíduos nativos americanos e se demonstrou que aqueles identificados como portadores da morfologia paleoamericana não apresentam excesso significativo de compartilhamento de alelos com populações australo-asiáticas, com apenas uma exceção, e que portanto mais parcimoniosamente tais indivíduos poderiam ser considerados descendentes dos mesmos grupos ancestrais que o restante dos nativos americanos, antigos e contemporâneos, sem a necessidade da contribuição da ancestralidade de grupos adicionais (MORENO-MAYAR et al., 2018b; POSTH et al., 2018).

## **Cronologia e contexto do povoamento inicial**

Uma hipótese muito duradoura sobre o povoamento inicial das Américas (HAYNES, 1964) preconizava que os primeiros americanos teriam sido caçadores de megafauna, abundante no continente até aquele momento, e se baseia na ampla distribuição geográfica de um conjunto específico de artefatos tecnológicos, particularmente de pontas de projéteis bastante características e uniformes, encontradas pela primeira vez em Clovis no Novo México, sudoeste dos Estados Unidos (FIGGINS; COOK, 1927). Segundo esse modelo, as pontas Clovis, como ficaram conhecidas, em conjunto com as chamadas pontas Rabo de Peixe<sup>33</sup>, com distribuição na América Central e do Sul (LYNCH, 1978), seriam registros das primeiras ocupações humanas no continente, dado que ambas são aproximadamente contemporâneas e relativamente similares (SUTTER, 2021), e essa dispersão inicial teria ocorrido pelo corredor livre de gelo (POTTER et al., 2018).

Entretanto mais recentemente, esse modelo do povoamento inicial por parte de povos associados a cultura Clovis (chamado de modelo Clovis Primeiro)<sup>34</sup> (HAYNES, 1964) foi paulatinamente contestado por um corpo crescente de evidências, como por exemplo pelo período relativamente curto de existência da cultura, ao menos dos sítios seguramente datados,

---

<sup>33</sup> *Fishtail points.*

<sup>34</sup> *Clovis first model.*

aproximadamente entre 13.000 e 12.700 AP (GOEBEL; WATERS; O'ROURKE, 2008), muito posterior a faixa de tempo quando teoricamente se torna possível a entrada no continente pela Beríngia (~17.000-15.000 AP), sobretudo pela rota da costa do Pacífico (MENOUNOS et al., 2017; DARVILL et al., 2018; LESNEK et al., 2018). As evidências mais fortes vem principalmente da existência de sítios arqueológicos datados de período anterior e portanto definitivamente oriundos de ocupações pré-Clovis na América do Norte (e.g. Paisley Cave (GILBERT et al., 2008)) e do Sul (e.g. Monte Verde I e II (DILLEHAY et al., 2008, 2015)).

Soma-se isso a linha do tempo inferida a partir dos dados genéticos de nativos americanos atuais, a qual aponta que o clado formado pelos indivíduos SNA mais antigos, nomeadamente Anzick-1<sup>35</sup> (~12.800 AP), Spirit Cave (10.700 AP) e Lagoa Santa (10.400 AP), teria sofrido a primeira divergência entre ~14.900 e 13.200 AP, quando os ancestrais comuns de Anzick-1 e Spirit Cave se separaram dos ancestrais comuns de Lagoa Santa e da população mesoamericana contemporânea da etnia Mixe, ao passo que os ramos ancestrais de Lagoa Santa e Mixe teriam divergido entre ~14.800 e 12.800 (MORENO-MAYAR et al., 2018b). Ambas as estimativas de divergência são incompatíveis com o modelo Clovis Primeiro; no entanto, estão alinhadas com as datações de sítios pré-Clovis (DILLEHAY et al., 2008, 2015). Além disso, análises recentes indicam que a entrada na América do sul teria ocorrido entre ~15.500-14.600 AP e que o continente americano estaria totalmente colonizado a 13.200 AP (PRATES; POLITIS; PEREZ, 2020; DELSER et al., 2021).

Contudo é preciso fazer uma distinção entre os sítios pré-Clovis do período posterior ou final do UMG (pós-UMG), como os supracitados, e aqueles datados para o período anterior ao UMG (pré-UMG), dos quais alguns dos representantes mais importantes na América do Sul são: Pedra Furada no Piauí (GUIDON, 1986) e Pikimachay no Peru (MACNEISH et al., 1981) com datações entre ~50.000 e 30.000 AP, ou mesmo mais antigas. Ao contrário dos sítios pós-UMG que são mais amplamente aceitos pela comunidade científica, os sítios pré-UMG ainda são alvo de debate (SUTTER, 2021). Além disso, como discutido anteriormente, a ocupação por humanos modernos do nordeste Asiático e sobretudo da Sibéria necessariamente condiciona quando se torna possível a presença de humanos modernos nas Américas, o que ocorre apenas a partir de aproximadamente 32.000 AP (GRAF; BUVIT, 2017). Ao passo que no período posterior a chegada de grupos de humanos modernos ao nordeste asiático, se torna teoricamente possível que estes tenham chegado ao continente americano ainda no pré-UMG, considerando ainda que estes vivassem em grupos relativamente pequenos, seria plausível que os vestígios

---

<sup>35</sup> Anzick-1 é o esqueleto de uma criança do sexo masculino encontrada em Montana, no centro-sul dos Estados Unidos, em associação a artefatos presentes no local alegadamente pertencentes à cultura Clovis (LAHREN; BONNICHSEN, 1974; OWSLEY; HUNT, 2001), e portanto seria ao mesmo tempo um dos representantes mais antigos dos SNA e o único representante da cultura Clovis cujos dados genéticos estão disponíveis (RASMUSSEN et al., 2014).

arqueológicos deixados por eles sejam muito raros e que a contribuição para a composição genética dos nativos americanos seja nula ou insignificante (SUTTER, 2021).

## **Ancestralidades dos nativos da América do Sul**

Considerando apenas o cenário mais provável do povoamento no pós-UMG<sup>36</sup>, a dispersão dos nativos americanos da América do Norte até a América do Sul teria ocorrido de forma extremamente rápida. A luz das evidências atuais, os primeiros habitantes do continente sul-americano teriam chegado tão cedo quanto 15.000-14.000 AP (BODNER et al., 2012; RASMUSSEN et al., 2015; DILLEHAY et al., 2017) entretanto, uma estimativa baseada na distribuição de probabilidades de datações de radiocarbono de sítios arqueológicos coloca o limite cronológico mais provável para a primeira chegada em ~15.500 AP<sup>37</sup> (com limite superior de 16.600 AP e estimativa mais conservadora de 15.100 AP) (PRATES; POLITIS; PEREZ, 2020), o que também reforça uma cronologia pré-Clovis e pós-UMG do povoamento das Américas. Modelos demográficos de dispersão populacional indicam ainda, que considerando uma chegada a 13.800 AP dos primeiros habitantes do Brasil, partindo da abertura oeste da geleira *Cordilleran* (i.e. rota da costa do Pacífico) a 17.000 AP, a velocidade da dispersão necessária seria de 4,1 Km por ano, algo dentro do observado para grupos caçadores-coletores atuais (DELSER et al., 2021). De todo modo o continente já estava amplamente ocupado a ~13.200-12.000 AP (DELSER et al., 2021; SUTTER, 2021), usando como entrada o Istmo do Panamá, inicialmente através da costa do Pacífico (WANG et al., 2007; BODNER et al., 2012; DILLEHAY et al., 2017; LINDO et al., 2017; BRANDINI et al., 2018) e/ou da costa do Atlântico (GÓMEZ-CARBALLA et al., 2018). É preciso ponderar o fato de que quaisquer vestígios de ocupação inicial deixados nas plataformas continentais costeiras que se encontravam expostas durante o UMG, hoje provavelmente estão sob mais de uma centena de metros (~100-120 metros) de água dos Oceanos Pacífico e Atlântico, o que portanto dificulta enormemente o acesso aos vestígios do povoamento inicial da América do Sul e do continente americano como um todo, além de enviesar as inferências tanto sobre a data de entrada, quanto sobre as rotas migratórias utilizadas (LAMBECK et al., 2014; GOLDBERG; MYCHAJLIW; HADLY, 2016; SUTTER, 2021).

---

<sup>36</sup> Ou ao menos a intensificação do processo de povoamento, de modo que os primeiros grupos humanos a habitarem o continente não teriam contribuído para a composição genética dos nativos americanos antigos e contemporâneos.

<sup>37</sup> De modo geral é razoável a premissa de que durante o povoamento inicial de novos territórios são produzidos apenas registros altamente escassos e dispersos da presença humana e portanto bastante difíceis de serem detectados, sobretudo em decorrência da baixa densidade populacional característica dessa fase, consequentemente pode-se assumir que o início da ocupação ocorreu algum tempo antes da idade do registro mais antigo (PRATES; POLITIS; PEREZ, 2020).



No que se refere a ancestralidade, infere-se que os indígenas da América do Sul receberam a contribuição de quatro dispersões populacionais geneticamente distintas (POSTH et al., 2018). Os primeiros colonizadores da América do Sul seriam representantes do grupo SNA geneticamente próximos ao indivíduo Anzick-1 (RASMUSSEN et al., 2014). Essa primeira onda de povoamento inicial teria sido então substituída, a partir de aproximadamente 9.000 AP, por uma segunda dispersão de grupos SNA sem esta afinidade específica ao Anzick-1, evidenciando uma substituição dêmica ao menos parcial dos primeiros colonizadores (POSTH et al., 2018). Além destas duas dispersões principais, outras duas contribuições foram também identificadas para grupos específicos e mais restritos geograficamente. Isto posto, a terceira dispersão populacional seria portanto uma contribuição de grupos SNA geneticamente relacionados a indivíduos antigos das Ilhas do Canal da Califórnia<sup>38</sup> direcionadas especificamente para populações da porção mais central dos Andes, os quais teriam se difundido na região a aproximadamente 4.200 AP, sendo que o fluxo gênico que deu origem a esse padrão teria ocorrido portanto antes desta data (POSTH et al., 2018) e provavelmente está ligado à dispersão da agricultura a partir da Mesoamérica (SUTTER, 2021). Por fim, a quarta e última dispersão seria representada pela população Y, como discutido previamente, cuja contribuição pode ser detectada em populações viventes da Amazônia e planalto central brasileiro (Karitiana, Suruí e Xávante) (SKOGLUND et al., 2015), mas também como um sinal mais fraco em um indivíduo antigo de Lagoa Santa, em Minas Gerais, com datação de 10.000 AP (MORENO-MAYAR et al., 2018b).

## Demografia e história populacional da América do Sul

A história demográfica do continente sul-americano compreende duas fases principais e distintas, de acordo com uma inferência feita pela análise conjunta da distribuição espaço-temporal de 5.464 datações de radiocarbono calibradas de 1.147 sítios arqueológicos da América do Sul, com datas distribuídas entre 13.000 e 2.000 AP (GOLDBERG; MYCHAJLIW; HADLY, 2016): (i) durante a primeira fase, no período compreendido entre 13.000 e ~5.500 AP, houve uma rápida expansão geográfica inicial com ocupação de grande parte do continente, seguida de uma fase de crescimento populacional dependente de densidade, de modo que no início a população aumentou rapidamente até que a capacidade de suporte<sup>39</sup> foi atingida (a qual seria definida pelo ambiente e pelas estratégias de subsistências, nesse período

---

<sup>38</sup> *California Channel Islands.*

<sup>39</sup> É o tamanho ou densidade de uma população de uma dada espécie suportados por um ambiente específico, dada a disponibilidade de recursos do mesmo e as estratégias de subsistência adotadas, dentre outros fatores. Quando abaixo desse valor a população tende a aumentar, quando acima tende a diminuir.

predominantemente caçadoras-coletoras) e desse ponto em diante os tamanhos populacionais se mantiveram relativamente constantes entre 9.000 e ~5.500 AP; (ii) somente a partir de ~5.500 AP (até 2.000 AP), com a ampliação do sedentarismo e intensificação da produção de alimentos, se iniciou um período de crescimento populacional exponencial, ao menos em alguns centros culturais, sobretudo naqueles localizados nas porções central e setentrional dos Andes. Ainda segundo este modelo mais da metade do crescimento populacional teria ocorrido na fase de crescimento exponencial entre 5.500 e 2.000 AP, atingindo um total estimado de 615.000-1.000.000 de pessoas na América do Sul a 2.000 AP, considerando uma população inicial de 1.000 indivíduos (GOLDBERG; MYCHAJLIW; HADLY, 2016). Adicionalmente, esse padrão de crescimento logístico inicial (i.e. dependente de densidade) é corroborado por uma análise mais recente de um conjunto de dados com controle de qualidade rigoroso com mais 1.600 datações de radiocarbono do período inicial de ocupação da América do Sul (PRATES; POLITIS; PEREZ, 2020), indicando que o referido modelo se ajusta melhor aos dados do que um modelo de crescimento exponencial. Essa análise evidencia ainda que a estabilidade demográfica (i.e. limite da capacidade de suporte) é atingida a 11.000 AP e que ocorreram alguns picos temporários de crescimento acima da capacidade de suporte, apontando a existência de dinâmicas populacionais diferenciadas durante alguns períodos específicos.

Outros estudos baseados na análise conjunta de datações por radiocarbono e de dados moleculares de marcadores genéticos corroboram o padrão de aceleração do crescimento populacional no período de 7.000 a 5.000 AP na Patagônia (PEREZ et al., 2016), assim como evidenciam uma diferenciação espaço-temporal das taxas de crescimento populacional, de modo que, por exemplo, as regiões centro e sul dos Andes apresentam um crescimento precoce e mais acentuado a partir de 9.000 AP, enquanto que no noroeste da Patagônia o crescimento é mais lento e tardio, com início entre 7.500 e 7.000 AP (PEREZ; POSTILLONE; RINDEL, 2017). Tais observações também se alinham aos resultados da análise do banco curado de Prates et al., que apontam como pontos iniciais de adensamento populacional a parte central e meridional dos Andes, assim como a região dos Pampas, além de também indicarem que as maiores taxas de crescimento populacional no período inicial do povoamento (15.100-11.500 AP) ocorrem nas porções central e setentrional dos Andes (PRATES; POLITIS; PEREZ, 2020).

Revertendo um padrão de clima mais seco e maior variabilidade de precipitação do Holoceno médio (DEININGER et al., 2019), no fim do Holoceno médio (~6.000 AP) teve início um aumento consistente da precipitação nas florestas tropicais do Hemisfério Sul, uma tendência de longo prazo que se mantém até o presente (IRIARTE et al., 2017). Se por um lado o período mais seco do Holoceno médio é coetâneo a um decréscimo populacional (iniciado a ~8.600 AP) (RIRIS; ARROYO-KALIN, 2019), por outro lado o aumento da precipitação levou a uma expansão das florestas tropicais entre 5.000 e 1.000 AP, particularmente da porção sul da

floresta amazônica, o que inclusive possui implicações sobre a ocorrência da Expansão Tupí (IRIARTE et al., 2017), conforme será discutido posteriormente. Assim sendo, a aceleração da taxa de crescimento populacional é concomitante a uma transição para climas mais úmidos e também para um cenário de aumento do sedentarismo e do aumento da relevância da agricultura como estratégia de subsistência (GOLDBERG; MYCHAJLIW; HADLY, 2016), algo evidenciado pelas modificações da paisagem, que se tornam muito mais frequentes durante o Holoceno tardio, as quais eram realizadas intencionalmente ou não, mas de todo modo intensificaram a produção, o manejo e a coleta de alimentos (IRIARTE et al., 2020).

Ademais, é importante destacar que por volta de 9.000 e 8.000 AP as últimas espécies da megafauna foram extintas<sup>40</sup> (BORRERO, 2009; MARTÍNEZ et al., 2016), e foi aproximadamente nesse período também que teve início a domesticação de plantas e animais, a qual estava completa no caso de algumas espécies a aproximadamente 6.000 AP (LARSON et al., 2014) embora os primeiros sinais do uso de diversas espécies de plantas na dieta apareçam ainda no final do Pleistoceno e início do Holoceno (IRIARTE et al., 2020) e o cultivo de mandioca (*Manihot* sp.) a 10.400 AP e abóbora (*Cucurbita* sp.) a 10.300 AP (LOMBARDO et al., 2020). De todo modo, o conseqüente advento da produção de alimentos não conduziu diretamente a um incremento abrupto das taxas de crescimento populacional, o que teria ocorrido apenas com a transição da produção de alimentos como uma estratégia suplementar para uma consolidação de sistemas de agricultura intensiva em alguns centros culturais, o que por sua vez produziu um aumento significativo da capacidade de suporte desses ambientes específicos (PEREZ; POSTILLONE; RINDEL, 2017; SUTTER, 2021). Por fim, no caso específico da Amazônia, alguns estudos sugerem que este crescimento exponencial se sustentou até a chegada dos europeus (ARROYO-KALIN, 2018), porém algumas linhas de evidências vem apontando para uma desaceleração no período pré-contato, talvez novamente causada pelo tamanho populacional ter alcançado o limite da capacidade de suporte desses ambientes (ARROYO-KALIN; RIRIS, 2021). Uma análise recente de pólen fossilizado de 39 lagos amazônicos vai além e indica que o período mais intenso de desocupação das terras da região e intensificação do crescimento das florestas ocorreu entre 300 a 600 anos antes do contato com europeus, o que supostamente teria sido desencadeado por fatores como epidemias de doenças autóctones, mudanças climáticas e/ou sociais (BUSH et al., 2021). Todavia análises genéticas e arqueológicas apontam que o ponto mais intenso do processo de depopulação e mortalidade dos nativos americanos não ocorre no período pré-contato e provavelmente não imediatamente após a chegada dos europeus nas Américas, mas sim em um período mais tardio durante a colonização, com

---

<sup>40</sup> A extinção da megafauna provavelmente sofreu o maior impacto a partir de 12.000 AP (METCALF et al., 2016).

variações entre diferentes regiões subcontinentais (e.g. (BROWNING et al., 2018; JONES et al., 2021)).

No que concerne a história populacional, o primeiro marco temporal é representado pela divergência genética entre os grupos que povoaram as três principais regiões ecogeográficas do continente, ao menos da porção norte deste, são elas a costa do Pacífico, os Andes e a Amazônia, o que teria ocorrido por volta de ~12.000 AP (HARRIS et al., 2018), relativamente cedo na ocupação da América do Sul. Essa estruturação inicial entre ecorregiões distintas foi certamente modificada ao longo do tempo, sobretudo pela intensificação de movimentos populacionais, particularmente em três períodos principais: (i) no decorrer do Holoceno médio e tardio com as expansões demográficas e territoriais desencadeadas pela sedentarização e intensificação da produção de alimentos, com movimentos internos e fluxo de fora para dentro do continente (GOLDBERG; MYCHAJLIW; HADLY, 2016; POSTH et al., 2018; SUTTER, 2021); (ii) durante o período mais recente de desenvolvimento de civilizações agrícolas e socialmente hierarquizadas, as quais se mostraram bastante disruptivas em termos das dinâmicas populacionais, provocando a miscigenação, homogeneização e migração de diversos povos indígenas, como no casos dos impérios Tiwanaku, Wari, e Inca (HARRIS et al., 2018; BORDA et al., 2020); e (iii) a partir da invasão das Américas por colonizadores europeus e o consequente impacto causado na distribuição, densidade e dispersão de grupos indígenas (ADHIKARI et al., 2017; ONGARO et al., 2019).

A divisão entre estas três regiões, principalmente a divisão entre os Andes e a Amazônia, por um lado se mostrou um modelo útil para compreender diversos aspectos e padrões etnolinguísticos, arqueológicos, demográficos e genéticos, mas por outro lado limitou durante muitas décadas e gerou um viés na forma como os povos indígenas da América do Sul são estudados, particularmente no que se refere a diversidade genética (BARBIERI, 2020; FEHRENSCHMITZ, 2020; SANTOS, 2020). Nessa perspectiva foi concebido um modelo evolutivo das populações nativas da América do Sul para o período pré-contato (TARAZONA-SANTOS et al., 2001), o qual postula um padrão antagônico de intensidade de forças evolutivas, sobretudo a deriva genética e o fluxo gênico, na história dos grupos de terras altas e dos grupos de terras baixas, grosso modo correspondendo a nativos da porção central dos Andes e nativos da Amazônia (e Platô central brasileiro), respectivamente. Essencialmente, esse modelo se baseia na observação de que os habitantes das terras altas apresentam uma diversidade genética intrapopulacional maior e evidências de um amplo fluxo gênico entre grupos com uma consequente baixa diferenciação genética entre eles, ao passo que os habitantes de terras baixas exibem uma baixa diversidade genética intrapopulacional, além de baixo fluxo gênico, de modo que existe uma maior diferenciação genética entre grupos (TARAZONA-SANTOS et al., 2001; FUSELLI et al., 2003; BARBIERI et al., 2014b; SANTOS, 2020).

Por sua vez, esses padrões seriam resultantes de histórias demográficas distintas entre as duas regiões, (i) de um lado os Andes sendo ocupado por grandes populações com produção intensiva de alimentos, e eventualmente dando origem a sociedades hierarquizadas e a um sistema interconectado de estradas, com uma relativa homogeneidade ambiental e sociocultural; (ii) por outro lado a Amazônia sendo habitada por grupos pequenos predominantemente caçadores-coletores, isolados, ocupando ambientes bastante heterogêneos e com ampla diversificação cultural interpopulacional (TARAZONA-SANTOS et al., 2001; FUSELLI et al., 2003; BARBIERI et al., 2014b; SANTOS, 2020). Entretanto, essas diferenças de complexidade sociocultural e demográfica vem sendo revistas de acordo com novas evidências de uma ocupação mais densa e da existência de sociedades mais complexas na Amazônia (HECKENBERGER et al., 2003; HECKENBERGER; NEVES, 2009; ROOSEVELT, 2013; DE SOUZA et al., 2019; BERESFORD-JONES; MURILLO, 2020). Além disso, estudos mais recentes baseados em dados de genotipagem de alta densidade inferem a ocorrência de fluxo gênico entre populações viventes dos Andes e da Amazônia (BARBIERI et al., 2014b, 2019; HARRIS et al., 2018; BARBIERI, 2020) e inclusive apontam um fluxo gênico assimétrico com origem em grupos andinos contribuindo com ~5% da ancestralidade de alguns grupos da Amazônia peruana (GNECCHI-RUSCONE et al., 2019a), evidenciando assim que ao menos um modelo de divisão abrupta entre os Andes e a Amazônia é equivocado.

Uma dimensão adicional dessa paisagem de diversidade dos povos indígenas é resultante da interação entre estes grupos humanos e a imensa diversidade ambiental do continente sul-americano, o que produziu uma série de adaptações aos diversos contextos ecogeográficos locais, mediadas tanto pela evolução biológica, quanto cultural, o que em última instância moldou a diversidade genética e cultural das populações indígenas antigas e atuais (FEHREN-SCHMITZ, 2020). Esse processo dinâmico proporcionou o surgimento de uma das maiores diversidades culturais do mundo (SALZANO et al., 1988), com a presença de diversas famílias linguísticas representadas por centenas de línguas faladas ainda hoje (DIXON et al., 1999; RODRIGUES, ARYON D. & CABRAL, ANA SUELLY A. C., 2012a). Além disso, os grupos humanos não apenas se adaptam aos seus habitats, como também os modificam, não necessariamente de forma intencional, de modo que estes passam a atender melhor às suas necessidades e ao seu modo de vida. Desta maneira tanto caçadores-coletores quanto horticultores e agriculturalistas estabelecem processos de construção de nicho, essenciais para a sua sobrevivência (HÜNEMEIER et al., 2012b; FLORES; LEVIS, 2021), o que inclui por exemplo a domesticação e o cultivo de espécies vegetais, assim como o manejo de espécies semi-domesticadas (LARSON et al., 2014; IRIARTE et al., 2020; FLORES; LEVIS, 2021), além da

formação das terras pretas da Amazônia<sup>41</sup> (i.e. terras pretas de índio) (MCMICHAEL et al., 2014), as quais são geralmente encontradas em terras mais altas e bem drenadas das chamadas terras firmes (terras não inundáveis e não ribeirinhas) (KERN et al., 2003), e que são tão antigas quanto 6.000 AP porém se tornam mais amplamente distribuídas pela Amazônia somente a ~2.500 AP (IRIARTE et al., 2020).

Contraditoriamente, algumas linhas de evidências apontam que os nativos amazônicos não modificaram de forma muito significativa os ambientes florestais, conforme indicado pela ausência de indícios de impacto da ação humana nos últimos 5.000 AP em grande parte das florestas das terras firmes das bacias hidrográficas do Médio Putumayo-Algodón no nordeste do Peru (PIPERNO; MCMICHAEL, 2021). Entretanto, deve-se salientar, que os povos amazônicos no período pré-contato praticavam o que ficou conhecido como policultura agroflorestal, a qual combina o cultivo de plantas domesticadas com o manejo de espécies semi-domesticadas em meio aos ambientes florestais, o que é historicamente bastante diferente das práticas de outras populações agriculturalistas do mundo, as quais geralmente envolviam uma ênfase na monocultura de uma ou poucas espécies cereais em ambientes homogêneos (ou artificialmente homogêneos), ou mesmo das práticas atuais de alguns grupos indígenas que incluem o corte e a queima da floresta (NEVES, 2013; IRIARTE et al., 2020), de modo que isso potencialmente explicaria o impacto reduzido causado pelos nativos amazônicos aos ambientes de floresta amazônica. Com efeito, diversas linhas de evidências indicam que os povos indígenas contribuíram para o enriquecimento e diversidade de plantas comestíveis e medicinais não apenas na Amazônia, mas também na Mata Atlântica. Alguns exemplos de plantas cuja distribuição e abundância foram modificadas pela ação humana são a castanha-do-pará (*Bertholletia excelsa*), o pequiheiro (*Caryocar* spp.), o cacaueteiro (*Theobroma cacao*) e a araucária (*Araucaria angustifolia*) (FLORES; LEVIS, 2021).

Apesar dessa imensa diversidade ambiental e cultural, não há uma equivalência dos níveis de diversidade genética, os quais se apresentam extremamente baixos em comparação aos de populações dos demais continentes. Essa baixa diversidade genética se expressa entre outras formas como um baixo nível de heterozigosidade, o qual diminui num gradiente que se inicia no norte da América do norte e vai até o sul da América do Sul (WANG et al., 2007; REICH et al., 2012), ao passo que na América do Sul um segundo gradiente se direciona do oeste para o leste, ambos muito provavelmente remontando aos eventos iniciais de povoamento e aos gargalos de garrafa populacionais em série enfrentados por estes grupos, isto porque o efeito da deriva genética em grupos pequenos e isolados é maior, o que leva a um aumento da taxa de perda da diversidade genética, de modo que a Amazônia é muito possivelmente o lar das

---

<sup>41</sup> *Amazonian Dark Earths*.

populações viventes com os menores níveis de heterozigosidade do mundo (FEHREN-SCHMITZ, 2020; SANTOS, 2020). Ao contrário da diversidade genética, a diferenciação genética entre populações tende a aumentar de norte a sul nas Américas e de oeste a leste na América do Sul (WANG et al., 2007; O'ROURKE; RAFF, 2010; REICH et al., 2012; VERDU et al., 2014).

## **Dinâmicas populacionais e expansões dêmicas do Holoceno tardio**

Apesar de estudos genéticos em escala continental das populações indígenas da América do Sul não terem encontrado uma relação clara entre a distribuição da variabilidade genética e cultural (HUNLEY et al., 2007; ROEWER et al., 2013; BISSO-MACHADO; FAGUNDES, 2021), é possível identificar alguns casos onde a cultura influenciou os padrões genéticos de forma significativa, especialmente em contextos regionais. Um bom exemplo dessa relação entre cultura e genética pode ser observada nos grupos das terras baixas, sobretudo nos Xávante do platô central brasileiro, que apresentam uma dinâmica populacional de eventos de fissão-fusão motivados por fatores culturais, que consiste na divisão e migração não-aleatória de grupos, os quais podem evoluir isoladamente ou se fundir novamente ao grupo original, ou ainda a outros grupos da mesma etnia (NEEL; SALZANO, 1967). Além disso, esses grupos tendem a ser altamente endogâmicos, fatores que em conjunto acarretam uma aceleração da taxa de evolução genotípica e fenotípica, conforme evidenciado pela rápida evolução da morfologia craniana dos próprios Xávante (HÜNEMEIER et al., 2012a).

Muitos padrões de estrutura genética hoje observados estão relacionados a fatores culturais subjacentes, sobretudo influenciados pelas estratégias de subsistência, sendo que o processo de transição e intensificação da produção de alimentos por meio da agricultura (acompanhada ou não do desenvolvimento de outras tecnologias como criação de animais, pesca, etc.) acarretou muitas vezes uma aceleração da taxa de crescimento populacional, com consequente aumento do tamanho populacional e difusão dêmica desses povos, um padrão bem documentado e recorrente na história humana (SOKAL; ODEN; WILSON, 1991; CORDAUX, 2004; WEN et al., 2004; DE FILIPPO et al., 2012; AMMERMAN; CAVALLI-SFORZA, 2014), o qual também é evidenciado pela distribuição das maiores famílias linguísticas do mundo (BELLWOOD; OTHERS, 2005).

Dessa forma, o panorama genético relativamente homogêneo das populações andinas seria o resultado não somente das taxas mais altas de fluxo gênico, como também de eventos de expansão dêmica de populações agriculturalistas no passado (BARBIERI et al., 2017, 2019), os quais se infere que teriam se originado na costa do Pacífico (STANISH, 2001), de maneira que ainda hoje grupos habitantes da região central dos Andes falantes de línguas Uro, e derivados de

grupos caçadores-coletores, são geneticamente diferenciados de grupos historicamente agriculturistas e falantes de línguas Aymara e Quechua da mesma região (SANDOVAL et al., 2013).

Igualmente, esses eventos de expansão dêmica também ocorreram entre povos da Amazônia, associados a grupos com maior prevalência de estratégias de subsistência agriculturistas, de tal modo que a estrutura genética de populações viventes coincide com as expectativas da ocorrência de expansões no passado. Como exemplo, os grupos agriculturistas falantes de línguas Tupí apresentam um padrão de isolamento por distância indicativo de uma expansão populacional, ao passo que infere-se um padrão não-linear de dispersão para os grupos falantes de línguas Jê e predominantemente caçadores-coletores, um padrão que é discordante da expectativa da ocorrência de expansões dêmicas no passado (RAMALLO et al., 2013).

Ainda nesse sentido, as maiores famílias linguísticas da América do Sul possuem uma extensa distribuição geográfica no continente (DIXON et al., 1999) e desde muito tempo foi proposta uma correlação entre estas famílias e algumas das tradições<sup>42</sup> de cultura material mais importantes do Holoceno tardio, as quais também apresentam grande amplitude geográfica (NEVES, 2011), contudo, não há uma correspondência exata entre elas. De todo modo, as evidências suportam as hipóteses de que pelo menos algumas dessas tradições teriam se expandido de fato por meio de difusões dêmicas (NOELLI, 2008; GREGORIO DE SOUZA; ALCAINA MATEOS; MADELLA, 2020). Efetivamente, as quatro maiores famílias linguísticas da América do Sul, nomeadamente Arawak, Karib, Jê (parte do tronco Macro-Jê) e Tupí-Guaraní (parte do tronco Tupí), estariam relacionadas às tradições (GREGORIO DE SOUZA; ALCAINA MATEOS; MADELLA, 2020): Saladóide-Barrancóide (LATHRAP, 1970; BROCHADO, 1984), Inciso Ponteadada (LATHRAP, 1970), Una (BROCHADO, 1984; NOELLI, 2005) e Tupiguarani (NOELLI, 2008; CORRÊA, 2014), respectivamente. Além disso, as famílias linguísticas possuem inerentemente um caráter expansivo e divergente, independente do mecanismo envolvido na sua expansão geográfica ser uma expansão dêmica ou uma difusão cultural<sup>43</sup>. De modo que, essa expansão geográfica implica necessariamente na migração de pelo menos alguns falantes da língua, os quais podem no limite levar os habitantes de outras regiões a um processo de substituição linguística, no qual a língua originalmente falada é substituída pela língua dos migrantes, seja por motivos culturais ou demográficos (HEGGARTY, 2020).

Dentre as quatro tradições citadas, as únicas a se expandirem para fora da Amazônia foram a Saladóide-Barrancóide e a Tupiguarani, a primeira atingiu até as ilhas de Porto Rico e

---

<sup>42</sup> Simplificadamente se refere a um conjunto de estilos e técnicas de produção cultural com ampla persistência temporal e amplitude espacial.

<sup>43</sup> Disseminação de traços culturais, práticas, tradições, hábitos, técnicas, idéias, estilos, religiões ou línguas entre indivíduos de um mesmo grupo cultural ou não.



Hispaniola no Caribe (KEEGAN, 1995), enquanto que a segunda se expandiu por um raio de mais de 4.000 quilômetros por boa parte das terras baixas amazônicas e não-amazônicas, incluindo o cerrado da região central brasileira, zonas de caatinga do Nordeste, uma porção significativa da costa do Atlântico, áreas de mata atlântica do Sudeste e do Sul, até as regiões dos pampas argentinos (NOELLI, 1998, 2008). A tradição Tupiguarani pode ainda ser dividida em três sub-tradições principais, que seriam a Guaraní, Tupinambá da Amazônia e Tupinambá da Mata Atlântica, estando predominantemente circunscritas à bacia do Paraná, ao sudeste da Amazônia e ao litoral atlântico, respectivamente, e portanto ocorreram em regiões geográficas distintas (ALMEIDA; NEVES, 2015). Da mesma forma, línguas das famílias Arawak (DAVIS; GOODWIN, 1990) e Tupí-Guaraní (URBAN, 1992; RODRIGUES, ARYON D. & CABRAL, ANA SUELLY A. C., 2012b) se expandiram para as regiões correspondentes a das respectivas tradições associadas e eram faladas por povos nativos dessas regiões até o contato com europeus iniciado em 1492. De fato, há muito tempo se percebeu a similaridade linguística e cultural entre os Guaraní<sup>44</sup> e os Tupinambá<sup>45</sup> que permitiria a unificação destes num único grupo, o qual foi chamado de Tupí-Guaraní<sup>46</sup> (NOELLI, 1998, 2008). Desta forma, a família linguística com a distribuição geográfica mais ampla no território brasileiro é a Tupí-Guaraní, a qual integra o tronco linguístico Tupí em conjunto com outras nove famílias linguísticas restritas a populações amazônicas (URBAN, 1992; RODRIGUES, ARYON D. & CABRAL, ANA SUELLY A. C., 2012b).

Atualmente, é um consenso que toda a imensa diversidade das famílias linguísticas do tronco Tupí teve um centro de origem comum (NOELLI, 2008), ao passo que um conjunto de fortes evidências de análises linguísticas (e.g. (WALKER et al., 2012)), também suportados por dados arqueológicos (e.g. (MILLER, 2009)) e genéticos (RAMALLO et al., 2013; SANTOS et al., 2015) apontam como centro de diversidade e de dispersão dos povos falantes de línguas Tupí a região sudoeste da Amazônia, mais especificamente a região entre os rios Madeira e Guaporé (conhecida como Região Madeira Guaporé), localizada na bacia do rio Madeira. Em tempo, seguindo a mesma lógica o centro de dispersão dos Tupí-Guaraní por sua vez parece ter sido a região entre e próxima aos rios Xingu e Tocantins no sudeste amazônico, isto porque reúne a maior diversidade linguística e de cultura material do grupo, além de indícios consistentes de uma longa ocupação, sendo que a 1.000 AP a região já seria extensamente ocupada (ALMEIDA; NEVES, 2015). Entretanto, essa hipótese ainda não pode ser analisada e corroborada em termos da distribuição da diversidade genética.

---

<sup>44</sup> Grupos Tupí-Guaraní do Centro Oeste e Sul do Brasil.

<sup>45</sup> Grupos Tupí-Guaraní do litoral atlântico e da região amazônica. É também o nome de uma etnia específica do litoral brasileiro.

<sup>46</sup> Os nomes de famílias linguísticas ou das próprias línguas as vezes são utilizados para se referir aos seus respectivos grupos de falantes.

A dispersão dos Tupí-Guaraní a partir do centro de origem teria iniciado a aproximadamente 2.400 AP e muito rapidamente atingido tanto a bacia do Paraná a 2.200 AP quanto a costa do Atlântico a 1.800 AP, segundo a distribuição dos sítios arqueológicos mais antigos (NOELLI, 2008; MACARIO et al., 2009). Ao longo de mais de um século de pesquisa arqueológica, linguística, historiográfica e etnográfica, diversas rotas para a dispersão dos Tupí-Guaraní foram propostas, assim como os fatores climáticos, socioculturais e/ou demográficos envolvidos.

Nesse sentido, o antropólogo Alfred Métraux, baseado em dados históricos e de linguística histórica, propôs um modelo segundo o qual os Tupí-Guaraní teriam se utilizado das extensas conexões fluviais da bacia amazônica para se dispersar rapidamente para a região sul e a bacia do Paraná e a partir dessa região eles teriam ocupado o litoral atlântico, sendo que esse evento seria próximo temporalmente do contato com os europeus, tendo ocorrido apenas algumas centenas de anos antes (MÉTRAUX, 1927). É importante destacar que segundo Métraux o processo teria ocorrido sob a forma de migrações, o que significa dizer que as regiões originalmente ocupadas teriam sido abandonadas em busca de novos territórios. Esse modelo foi então mais tarde reinterpretado para incluir a ocorrência de mudanças climáticas como fator impulsionador da dispersão, as quais teriam provocado uma fragmentação da floresta e levado a uma busca por refúgios mais adequadas aos modos de vida e estratégias de subsistência desses grupos em regiões ao sul da Amazônia, e portanto assim desencadeado as migrações para a bacia do Paraná e assim por diante (MEGGERS, 1974, 1977, 1982; MEGGERS AND CLIFFORD, 1978).

Alternativamente o arqueólogo Donald Lathrap propôs o que ficou conhecido como o “modelo cardíaco” para a dispersão dos povos Tupí-Guaraní, o qual propunha uma expansão radial gradativa e mais profunda temporalmente, todavia também por meio das redes fluviais, a partir de um centro de dispersão amazônico, e se baseia em dados linguísticos, etnográficos e sobretudo arqueológicos (LATHRAP, 1970). Este modelo foi posteriormente aprimorado pelo arqueólogo brasileiro José Brochado, que buscando estabelecer relações entre os dados linguísticos e a evolução da cultura material, propôs que a diferenciação das línguas e tradições cerâmicas teria sido uma consequência da divergência e diferenciação dos Proto-Tupí, a qual por sua vez teria sido causada por um crescimento demográfico contínuo na região central amazônica causado pela produção de alimentos por meio da agricultura (BROCHADO; LATHRAP, 1982; BROCHADO, 1984). Dado que o caráter do evento proposto é o de uma expansão dêmica, isso implica que os territórios originalmente ocupados pelos Tupí-Guaraní não foram abandonados no processo, além disso esses grupos teriam se expandido em um movimento de pinça a partir de um centro de dispersão no sudeste amazônico, de modo que um dos ramos se dirigiu ao sul e a bacia do Paraná, e o outro em direção ao leste seguindo o curso

do Rio Amazonas, até a foz e depois em direção ao litoral atlântico, o qual teria sido ocupado em seguida até a região de Cananéia no litoral de São Paulo, respectivamente o ramo do sul daria origem então aos Guaraní e o ramo do leste aos Tupinambá (BROCHADO; LATHRAP, 1982; BROCHADO, 1984).

Em suma, esses dois modelos possuem premissas fundamentalmente distintas no que diz respeito a pontos centrais para a compreensão da dispersão dos povos Tupí-Guaraní, principalmente a forma com que os movimentos populacionais ocorreram, a profundidade temporal desses eventos e os fatores desencadeadores do processo. Entretanto, ao mesmo tempo eles concordam no entendimento de que tanto as línguas, quanto a cultura material foram dispersas por meio de um movimento populacional e não simplesmente pela difusão cultural. Um segundo ponto de concordância aqui citado é a visão de que estes deslocamentos teriam ocorrido por meio de rotas fluviais, o que vem sendo contestado por uma série de evidências que mostram uma ocupação e reocupação de terras firmes por parte dos Tupí-Guaraní em uma longa escala temporal, sobretudo na região do sudeste da Amazônia, entre os rios Tocantins e Xingu, indicando que rotas terrestres também tem de ser consideradas nos modelos que buscam explicar o fenômeno da expansão Tupí-Guaraní (ALMEIDA; NEVES, 2015).

É importante destacar também que essas regiões por onde os Tupí-Guaraní se expandiram não estavam desocupadas antes da chegada deles, sendo que o litoral atlântico, assim como algumas áreas ribeirinhas eram habitados por populações de pescadores-coletores construtoras de sambaquis<sup>47</sup> desde aproximadamente 8.000 AP (GASPAR et al., 2008). É possível que a ocupação seja ainda mais antiga, dado que muitos sambaquis podem ter sido formados sobre a plataforma continental, e atualmente estariam ocultos sob o oceano Atlântico (GASPAR et al., 2008). Estes grupos sambaquianos, como são conhecidos, teriam portanto ocupado o litoral brasileiro desde pelo menos 8.000 AP até a chegada de grupos Tupí-Guaraní e também de falantes de línguas Macro-Jê, não necessariamente nessa ordem, como evidenciado pela presença de cerâmicas das tradições Tupiguarani e Taquara/Itararé<sup>48</sup> nas camadas mais superiores de alguns sambaquis, respectivamente (GASPAR et al., 2008).

---

<sup>47</sup> Termo derivado do Tupi usado no Brasil para se referir aos “montes de conchas” ou “concheiros” amplamente distribuídos no litoral atlântico, assim como em lagunas e rios brasileiros. Os sambaquis são depósitos culturais com tamanho e estratigrafias variáveis, além de possuírem origens e funções diversas. Efetivamente existem concheiros em diversas partes do mundo, sendo chamados em inglês de *shell mounds* ou *middens*, entre outros termos.

<sup>48</sup> A tradição Taquara/Itararé é associada a grupos Jê do sul do Brasil, como os Xokleng e Kaingang (GASPAR et al., 2008).

## Sub-representatividade de populações indígenas em estudos genéticos

Como foi demonstrado aqui a história dos povos americanos é extremamente profunda e complexa, se iniciando com a formação e entrada dos primeiros grupos nativos americanos ainda no Pleistoceno tardio a partir do nordeste asiático e da Beríngia, passando pela entrada no continente através da Beríngia, dispersão e diferenciação desses grupos por todo o continente, com alguns fluxos populacionais adicionais contribuindo especificamente para populações nativas do norte da América do Norte, prosseguindo com as dinâmicas e movimentos populacionais do Holoceno, os quais foram amplificados pela intensificação da produção de alimentos com a domesticação de plantas e animais, e o desenvolvimento da agricultura a partir do Holoceno médio, chegando ao desenvolvimento de sociedades agrícolas hierarquizadas que se mostraram bastante disruptivas em suas zonas de influência, sobretudo na Mesoamérica e na porção central dos Andes durante o Holoceno tardio, até por fim os eventos catastróficos causados e desencadeados pela invasão européia, que gerou uma reconfiguração gigantesca da distribuição, diversidade e no tamanho das populações indígenas.

Apesar desse panorama uma série de fatores inibiram e continuam prejudicando o estudo da diversidade genética de populações americanas, principalmente o fato de que historicamente populações não-europeias, sobretudo as indígenas, foram negligenciadas e continuam largamente sub-representadas no esforço global de estudo da diversidade genômica humana. Efetivamente, até o ano de 2009 os estudos de associação ampla do genoma<sup>49</sup> contavam com uma maioria absoluta de 96% (de um total de 1,7 milhões de amostras) de participantes de ascendência europeia (NEED; GOLDSTEIN, 2009). Esta situação não foi muito aprimorada até o ano de 2016, quando apenas 19% (de um total de 35 milhões de amostras) dos participantes possuíam ascendência não-europeia, ainda assim correspondendo predominantemente a indivíduos de origem asiática (POPEJOY; FULLERTON, 2016). No presente momento, segundo o GWAS Diversity Monitor<sup>50</sup> a proporção total de participantes europeus, asiáticos e africanos é de 88,64%, 7,11% e 0,33%, respectivamente, sendo o restante composto por afro-americanos e afro-caribenhos (0,85%), hispânicos ou latino-americanos (0,78%) e miscigenados ou outros (2,28%) (MILLS; RAHAL, 2020), demonstrando que uma

---

<sup>49</sup> *Genome-wide association studies* (GWAS), consiste basicamente na comparação das frequências de marcadores genéticos e caracteres fenotípicos entre indivíduos ou grupos, buscando identificar uma associação entre marcadores e fenótipos de interesse, como por exemplo fatores genéticos relacionados a doenças.

<sup>50</sup> Site consultado em 5 de Julho de 2021; <https://gwasdiversitymonitor.com/>.

posição absolutamente secundária é relegada às populações indígenas das Américas, da África e da Oceania.

A sub-representação dos nativos americanos nos painéis de dados genômicos globais, produz uma série de distorções, como por exemplo viés na aplicação de resultados de estudos de associação de marcadores genéticos a fenótipos, inclusive de fenótipos com relevância médica, o que se deve ao fato de que boa parte destes estudos foi conduzida em populações europeias, nas quais a frequência e a distribuição das variantes genéticas difere significativamente daquelas de populações indígenas de outras partes do globo. Exemplificadamente, devido a essas diferenças genéticas entre populações distintas, um marcador genético pode estar associado a um risco maior ou menor, de acordo com a ancestralidade do indivíduo ou até mesmo do segmento genômico no qual se localiza o marcador genético específico. Este viés de amostragem também significa que muitas associações relevantes entre caracteres fenotípicos e variantes genéticas estão sendo ignoradas (POPEJOY; FULLERTON, 2016).

Nesse sentido, a falta de representatividade de populações não-europeias pode levar a uma menor efetividade e até a risco na aplicação de certas drogas (BURKE, 2021). Soma-se a isto o fato de que as populações mais prejudicadas pela sub-representação tendem a ser aquelas originárias de regiões do globo mais periféricas e afetadas por fatores como baixo desenvolvimento econômico, problemas sociais e ambientais (POPEJOY; FULLERTON, 2016). Uma camada adicional do problema da baixa diversidade e falta de representatividade vem do fato de que a pesquisa em genômica é predominantemente realizada por institutos de pesquisa e universidades europeias e americanas, e os grupos de pesquisa também majoritariamente compostos por pessoas de ascendência europeia (BONHAM; GREEN, 2021), o que certamente produz ainda mais distorções e assimetrias no que diz respeito às abordagens utilizadas, aos objetivos das pesquisas e até ao benefício gerado para as populações estudadas. Desta forma, estas populações sub-representadas ainda têm o acesso bastante limitado aos avanços proporcionados por pesquisas em genômica, como serviços de testes genéticos, estimativas de risco de doenças e tratamentos médicos advindos destes estudos (BURKE, 2021).

Nesta perspectiva, a subamostragem de populações nativas das Américas, e sobretudo de amostras de indivíduos antigos, é particularmente problemática para o estudo da história destas populações, dado que peças essenciais do quebra-cabeças formado pelos eventos do passado certamente estão sendo completamente ignoradas por estarem ausentes nos dados disponíveis, um fato que na última década foi reiteradamente demonstrado pelas descobertas científicas resultantes do estudo de novas amostras (e.g. (REICH et al., 2012; SKOGLUND et al., 2015; POSTH et al., 2018)).

Esta tese portanto faz parte de um esforço para aumentar a representatividade de estudos sobre a diversidade genética das populações indígenas e não-indígenas brasileiras, essencialmente através (i) de uma amostragem mais ampla de povos nativos (e miscigenados) com distribuição por diferentes ecorregiões brasileiras; (ii) produção de dados genômicos a partir das melhores técnicas disponíveis, em quantidade e qualidade suficientes para permitir o estudo adequado destas populações; e (iii) finalmente pela análise da diversidade genética e produção de conhecimento acerca de aspectos históricos, demográficos e evolutivos.

# CONCLUSÕES

---

- As amostras inéditas publicadas nos artigos que compõem essa tese somam-se a um esforço recente para reduzir a sub-representação de populações nativas americanas nos painéis globais de dados genômicos, contribuindo principalmente para preencher uma lacuna de dados genômicos sobre a diversidade das populações do leste da América do Sul.
- As comunidades dos Tupiniquim e Guaraní Mbyá localizadas em Aracruz (ES) na costa atlântica são compostas por indivíduos com um grau de miscigenação superior ao observado em outras populações nativas da América do Sul. Essa maior proporção de miscigenação no litoral brasileiro aponta um impacto mais drástico do contato com os europeus e do processo de colonização para a região, algo esperado pela densidade populacional ter sido historicamente muito maior no litoral e regiões adjacentes. Entretanto, não há correlação entre o grau de miscigenação e a localização geográfica, ao menos no nível continental.
- O histórico de tamanho efetivo populacional do período pós-contato dos diferentes grupos indígenas americanos revela um maior impacto da colonização na porção leste da América do Sul e no México, apontando uma maior redução proporcional da diversidade nas populações do litoral atlântico brasileiro (Tupiniquim) e México, seguidas pelos Tupí (incluindo os Guaraní e Tupí Amazônicos), pelos Quechua, pelos Jê e por fim pelas comunidades da costa do Pacífico. O mínimo de diversidade genética é estimado há 7-8 gerações e demonstra que o processo de extermínio dos povos indígenas provavelmente se intensificou ao longo do tempo desde o contato.
- O compartilhamento de segmentos de IBD intrapopulacional (e HBD) indica um aumento da frequência de casamentos consanguíneos no período pós-contato, muito provavelmente causado pela redução e fragmentação das populações indígenas. Ao passo que o compartilhamento de IBD entre populações é reduzido no mesmo período, sugerindo um aumento da proporção de casamentos dentro dos grupos (i.e. intrapopulacionais).
- O excesso de afinidade genética com populações australo-asiáticas foi encontrado nos Guaraní Kaiowá do sul da região Centro-Oeste brasileira e nos Chotuna do litoral norte do Peru, indicando que a extensão da presença dessa ancestralidade é muito superior à anteriormente inferida, que estava restrita à Amazônia (Karitiana e Suruí) e ao planalto central brasileiro (Xávante). A pequena contribuição da ancestralidade australo-asiática para os grupos onde foi detectada (entre 1 e 3%) e a grande variabilidade do sinal entre populações e indivíduos sugerem ainda que a significância estatística pode estar sendo perdida por meio da diluição do sinal e sua presença, ocultada em alguns grupos.
- Outros fatores que podem contribuir para explicar a ausência do sinal australo-asiático na maioria das populações nativas americanas são:
  - Miscigenação com grupos de ancestralidade inteiramente nativa americana;

- Efeito extremo da deriva genética com grande perda da diversidade;
  - Dinâmicas populacionais e expansões dêmicas que contribuíram para Homogeneização genética a nível continental e sub-continental;
  - Extinção de diversos grupos e drástica redução da diversidade genética como consequência da invasão e colonização europeia;
  - Sub-amostragem, sobretudo na América do Norte.
- A ancestralidade australo-asiática teria sido introduzida, mais parcimoniosamente, durante o povoamento inicial da América do Sul, o qual teria sido feito por uma população bastante estruturada geneticamente e tem como limite máximo de chegada ~12.000 AP, a data de divergência inferida entre os grupos da costa do Pacífico, Andes e Amazônia (HARRIS et al., 2018). Isto porque hipóteses alternativas requerem mais de um evento de miscigenação independente com grupos amazônicos e da costa do pacífico, resultando em proporções muito similares de ancestralidade australo-asiática. Além disso, nossos modelos de história populacional corroboram a hipótese de dispersão inicial pela rota da costa do Pacífico, o que também poderia ajudar a explicar a ausência do sinal australo-asiático na América Central e do Norte, principalmente considerando que estes primeiros grupos humanos adotariam estratégias de subsistência predominantemente pescadoras-coletoras e portanto adaptadas à vida costeira.
  - A ancestralidade das comunidades indígenas atuais apresentam evidências de uma continuidade genética parcial em relação aos grupos que ocupavam as mesmas regiões ou regiões adjacentes no passado. Adicionalmente, o padrão de afinidade genética entre grupos contemporâneos e antigos indica a existência de um gradiente de variação genética que remonta aos eventos de povoamento inicial, com diferenciação no sentido norte-sul e oeste-leste. Indicando portanto que a distribuição da variação genética nativa americana foi significativamente influenciada pelo povoamento inicial das Américas.
  - A correlação entre distâncias genéticas e geográficas, somadas a redução da diversidade genética do oeste para o leste da América do sul, como demonstrada pela correlação entre o coeficiente de endogamia e a longitude e pela diferença significativa entre o coeficiente de endogamia médio de grupos das duas regiões, evidencia que a variação genética clinal observada foi formada como consequência tanto do isolamento por distância quanto dos gargalos populacionais em série, provavelmente durante o povoamento inicial. Soma-se ainda a essas evidências o padrão inferido de divergência dos grupos ao longo da história populacional que se inicia no oeste e continua progressivamente em direção ao leste. Finalmente, são inferidas maiores distâncias genéticas entre grupos do leste da América do Sul.
  - As diversidades linguística e ambiental são capazes de explicar apenas uma parte da variação genética e não é possível rejeitar a hipótese de que os acasalamentos são aleatórios entre indivíduos dos mesmos grupos, entretanto existe variação genética significativa entre os grupos, um padrão esperado para populações pequenas e isoladas, onde o efeito da deriva genética é maior e do fluxo gênico menor.



- Um conjunto robusto de evidências indica que os Kokama localizados no oeste amazônico e falantes de uma língua da família Tupí-Guaraní passaram por um processo de substituição linguística e são muito provavelmente descendentes de povos falantes de Arawak ou proximamente relacionados, visto que possuem uma afinidade genética muito maior com grupos do oeste amazônico e com os Arawak, em especial com os Chamicuro do Peru, do que com os Tupí ou mesmo com os outros Tupí-Guaraní. A grande similaridade do perfil de afinidades genéticas dos Kokama do Peru e dos Kokama da Colômbia corrobora uma cronologia pré-contato para o evento de substituição linguística, isto porque estes encontram-se a centenas de quilômetros de distância um do outro, o que torna improvável que movimentos e dinâmicas populacionais desencadeadas pela colonização ou eventos recentes de êxodo rural e adensamento em centros urbanos tenham gerado independentemente esses perfis genéticos similares, como consequência de uma possível homogeneização genética das populações da região.
- Os Tupiniquim do litoral atlântico localizados na região Sudeste brasileira (ES) são mais similares geneticamente a grupos Tupí amazônicos do que a outros nativos brasileiros, incluindo os próprios Guaraní (Tupí-Guaraní do Centro-Oeste e Sul brasileiros). Os Tupiniquim ainda apresentam bom ajuste como grupo irmão dos Tupí-Guaraní amazônicos em modelos de história populacional. Esse resultado possui algumas implicações importantes para a história dos Tupí-Guaraní:
  - Demonstra que a Expansão Tupí foi um processo de expansão dêmica, visto que os Tupiniquim, descendentes do ramo costeiro da expansão, são geneticamente mais próximos aos Tupí Guaraní amazônicos como seria esperado, o que ao mesmo tempo se contrapõe a possibilidade de que as línguas Tupí-Guaraní tenham se expandido apenas sob a forma de uma difusão cultural, caso em que seria esperada uma maior similaridade com outros grupos indígenas, provavelmente com os Jê;
  - Rejeita a hipótese proposta por Métraux (MÉTRAUX, 1927) e corrobora a hipótese proposta por Brochado (BROCHADO, 1984), segundo a qual os Tupí-Guaraní se expandiram para fora da amazônia devido a um aumento da taxa de crescimento populacional proporcionado pela agricultura no interior da Amazônia, ainda segundo esta hipótese os Tupí-Guaraní da costa (i.e. os Tupinambá) e os do sul (i.e. os Guaraní) foram formados por ramos distintos que teriam divergido no início da Expansão Tupí, entre 3.000 e 2.000 AP.
- Ao passo que os Guaraní do sul da região Centro-Oeste brasileira (MS), sobretudo os Mbyá e os Nandeva, muito provavelmente foram formados por um evento de miscigenação entre o ramo sul da Expansão Tupí e populações do Chaco, e se apresentam como um grupo monofilético em relação aos outros Tupí e nativos brasileiros. Além disso, os Guaraní são mais relacionados aos Jê do que os outros Tupí, visto que os Guaraní Kaiowá podem ser modelados como grupo irmão dos Xávante, e os outros Guaraní como uma mistura de um ramo irmão dos Kaiowá e de uma outra linhagem mais basal, a qual ao que tudo indica seria proveniente de um grupo do Chaco.
- Os padrões de diversidade genética encontrados corroboram a existência de diferenças

entre o leste e oeste da América do Sul, indicando um histórico de maior tamanho efetivo e um menor coeficiente de endogamia no oeste em comparação com o leste, enquanto que o número e comprimento total dos segmentos de IBD (HBD, intra e interpopulacional) apresentam o padrão oposto, ou seja maiores níveis no leste e menores no oeste. Além disso, a distância genética entre grupos também é maior no leste, apesar da estimativa aparentemente contraditória de uma maior porcentagem da variação genética entre grupos do oeste.

- Em contrapartida, um modelo de divisão abrupta entre os Andes e a Amazônia é refutado por diversas linhas de evidência, entre elas: a ocorrência de expansões dêmicas com centro de dispersão na Amazônia, o compartilhamento de componentes de ancestralidade e de segmentos de IBD formados no período pré-contato entre grupos da costa do Pacífico, Andes e Amazônia, assim como a correlação do gradiente de variação genética e do nível de diversidade genética com a longitude.
- Por fim, foram identificados 4 grupos principais de similaridade genética entre os nativos das terras baixas do leste sul-americano: os Guaraní, os Jê, um grupo incluindo toda porção central e leste da Amazônia, e último grupo localizado no oeste amazônico e que se apresenta como uma mistura entre os componentes do oeste sul-americano e do centro-leste amazônico. A análise de estrutura genética ainda identificou pelo menos 3 grupos no oeste da América do Sul, sendo separados basicamente na porção norte dos Andes, incluindo o Equador e Bolívia, e porções norte e sul dos Andes peruanos, corroborando resultados anteriormente observados.

## RESUMO

A origem dos nativos americanos remonta a povos do nordeste asiático que teriam chegado a Beríngia durante o Último Máximo Glacial e após o seu fim teriam cruzado as geleiras do norte da América do Norte dando início ao povoamento do continente. Com exceção de populações do ártico, o restante dos nativos americanos foram formados por uma população ancestral comum, entretanto algumas comunidades indígenas atuais e um indivíduo antigo do Brasil apresentam um componente de ancestralidade adicional, que exibe maior afinidade genética com populações do sul da Ásia, Melanésia e Austrália e foi modelado como a contribuição de uma população não-amostrada (População Y). Durante o povoamento inicial os primeiros americanos passaram por um processo de adaptação à imensa diversidade ambiental das Américas, mediado tanto pela evolução biológica quanto cultural, assim como pela construção de nichos, resultando em uma das maiores diversidades culturais do mundo, com aproximadamente 350 grupos étnicos e mais de 180 línguas nativas apenas na Amazônia. Posteriormente, durante o Holoceno médio e tardio alguns fatores como a intensificação da produção de alimentos e mudanças climáticas produziram dinâmicas populacionais que reconfiguraram significativamente a paisagem genética, entre esses eventos a Expansão Tupí é provavelmente o mais relevante para o leste da América do Sul. Além disso, a invasão e colonização europeia, a partir do fim do século 15, levou a um extermínio massivo dos indígenas, particularmente do litoral brasileiro que era predominantemente ocupado pelos Tupí. Aqui nós analisamos os dados genômicos inéditos de 139 nativos americanos contemporâneos de 9 grupos étnicos do Brasil, genotipados nas plataformas *Axiom Human Origins - Affymetrix* (49) e *Axiom InCor BB - Affymetrix* (95) (5 indivíduos presentes em ambas) e combinados a bancos de dados públicos de comunidades indígenas contemporâneas e de indivíduos antigos. No Capítulo 1, nós demonstramos que o sinal de afinidade genética australo-asiática apresenta grande variação intra e interpopulacional, e está muito mais extensamente distribuído na América do Sul do que anteriormente demonstrado, estando presente mais ao sul da região Centro-Oeste brasileira nos Guaraní Kaiowá e também do outro lado da Cordilheira dos Andes nos Chotuna do litoral norte do Peru. Adicionalmente, os modelos de história populacional corroboram que o povoamento inicial das Américas ocorreu pela rota da costa do Pacífico. Enquanto que, no Capítulo 2 nós encontramos um padrão de estrutura genética parcialmente relacionado a diversidade linguística entre os indígenas do leste e oeste da América do Sul, com pelo menos 3 divisões primárias em cada região e um grupo transicional no oeste amazônico, incluindo populações das encostas orientais andinas. Contudo, tanto a variação genética quanto o nível de homozigose são correlacionados à longitude, além da distância genética que é correlacionada a geográfica, sugerindo portanto um efeito conjunto de isolamento por distância e de gargalos populacionais em série, possivelmente remontando a dispersão inicial a partir da costa do Pacífico. Interessantemente, a subestruturação genética de populações indígenas contemporâneas recapitula a ancestralidade subcontinental de indivíduos antigos. Nós ainda encontramos evidências de expansões dêmicas no Holoceno tardio e de uma maior resistência ao colapso populacional no pós-contato entre os grupos do oeste sul-americano. Por fim, diversas linhas de evidências apontam que os Kokama do oeste amazônico passaram por um processo de substituição linguística. Ao passo que, no Capítulo 3 nós mostramos que os Tupiniquim do Espírito Santo no litoral brasileiro, são descendentes do antigo ramo Tupí da costa, além disso nós também datamos os períodos de intensificação da miscigenação com povos europeus e africanos, os quais remontam a alguns eventos históricos particularmente relevantes para a demografia brasileira. Por último, modelos baseados em hipóteses alternativas da Expansão Tupí corroboram a interpretação do arqueólogo brasileiro José P. Brochado, segundo a qual os Tupí da costa (i.e. Tupinambá) e os Guaraní teriam divergido e se expandido a partir da Amazônia por rotas independentes, os primeiros seguindo o curso Rio Amazonas em direção ao leste e depois através do litoral atlântico e os últimos indo diretamente para o sul ao longo dos rios até a Bacia do Paraná.

# ABSTRACT

The origin of the native americans traces back to northeastern asian peoples which would have reached Beringia during the Last Glacial Maximum and after its end they would have crossed the northern North America ice sheets initiating the settlement of the continent. Excepting the arctic populations, the remaining native americans were formed by a common ancestral population, however some present-day indigenous communities and one ancient individual from Brazil exhibit an additional ancestry component, which presents higher genetic affinity with populations from southern Asia, Melanesia and Australia and has been modelled as a contribution from an unsampled population (Population Y). During the initial settlement which the first americans underwent a process of adaptation to the vast environmental diversity of the Americas, mediated by both biological and cultural evolution, as well as by niche construction, resulting in one of the greatest cultural diversities of the world, with approximately 350 ethnic groups and over 180 native languages in the Amazon alone. Later, during the mid and late Holocene some factors such as the intensification of food production and climate change produced population dynamics that significantly reconfigured the genetic landscape, among these events the Tupí Expansion is probably the most relevant for eastern South America. Furthermore, the European invasion and colonization, starting in the end of the 15th century, led to a massive extermination of the indigenous people, particularly on the Brazilian coast, which was predominantly occupied by the Tupi. Here we analyze unpublished genomic data from 139 contemporary Native Americans from 9 ethnic groups of Brazil, genotyped on the Axiom Human Origins - Affymetrix (49) and Axiom InCor BB - Affymetrix (95) platforms (5 individuals present in both) and merged to public databases of contemporary indigenous communities and ancient individuals. In Chapter 1, we demonstrate that the Australasian genetic affinity signal has high intra- and interpopulation variation, and is much more widely distributed in South America than previously demonstrated, being present further south in the Brazilian midwest region in the Guaraní Kaiowá and also across the Andes in the Chotuna of the northern peruvian coast. Additionally, the population history models corroborate that the initial settlement of the Americas occurred along the Pacific coast route. Whereas, in Chapter 2 we find a pattern of genetic structure partially related to linguistic diversity among the indigenous peoples of eastern and western South America, with at least 3 primary divisions in each region and a transitional group in the western Amazon, including populations from the Andean eastern slopes. However, both genetic variation and homozygosity level are correlated with longitude, in addition to genetic distance, which is correlated with geographic distance, thus suggesting a joint effect of isolation by distance and serial population bottlenecks, possibly dating back to the initial dispersion from Pacific coast. Interestingly, the genetic substructure of contemporary indigenous populations recapitulates the subcontinental ancestry of ancient individuals. We also find evidence of demic expansions in the late Holocene and a greater resistance to post-contact population collapse among western South American groups. Finally, several lines of evidence indicate that the Kokama of the western Amazon underwent a process of linguistic substitution. While in Chapter 3 we show that the Tupiniquim from Espírito Santo, on the Brazilian coast, are descendants of the ancient coastal Tupi branch, furthermore we also date the periods of admixture intensification with European and African peoples, which trace back to some historical events particularly relevant to Brazilian demography. Finally, models based on alternative Tupí expansion hypotheses corroborate the interpretation of the Brazilian archaeologist José P. Brochado, according to which the coastal Tupí (i.e. Tupinambá) and the Guaraní would have diverged and expanded from the Amazon by independent routes, the first following the Amazon River course towards the east and then through the Atlantic coast and the latter going directly south along the rivers to the Paraná Basin.

# APROVAÇÃO ÉTICA E PLANO DE GESTÃO DOS DADOS

---

A aprovação ética para a coleta das amostras apresentadas nesta tese foi fornecida pela Comissão Nacional de Ética em Pesquisa (CONEP Resolution no. 123 and 4599). A CONEP também aprovou o consentimento oral e o uso dessas amostras em estudos de história populacional e evolução humana. Consentimentos orais individuais e/ou tribais foram obtidos dos participantes que não eram capazes de ler ou escrever. Todas as amostras foram coletadas pelos pesquisadores Francisco Mauro Salzano e José Geraldo Mill e seus colaboradores, de forma consistente com a Declaração de Helsinki e com as leis e regulações vigentes à época da amostragem. Suporte Logístico para a coleta das amostras foi dada pela Fundação Nacional do Índio.

Os dados genômicos inéditos gerados no âmbito deste projeto e incluídos nas análises dos manuscritos publicados (CASTRO E SILVA et al., 2020, 2021) foram integralmente depositados no repositório *European Genome-phenome Archive* (EGA) e encontram-se disponíveis sob os números de acesso EGAS00001004036 e EGAS00001005022. Colocamos abaixo os links para acesso, assim como uma breve descrição dos datasets depositados em relação ao número de indivíduos, grupos de origem e plataforma de genotipagem:

1. (CASTRO E SILVA et al., 2020):

<https://ega-archive.org/studies/EGAS00001004036/>

- a. EGAD00010001801: 47 Tupiniquim (with local ancestry masking of non-Native American ancestry) (Axiom InCor BB - Affymetrix)
- b. EGAD00010001802: 47 Tupiniquim e 48 Guaraní Mbyá (Axiom InCor BB - Affymetrix)
- c. EGAD00010001803: 1 Tupiniquim, 4 Guaraní Mbyá, 2 Wajãpi, 3 Parakanã e 2 Gavião (Axiom Human Origins - Affymetrix)

2. (CASTRO E SILVA et al., 2021):

<https://ega-archive.org/studies/EGAS00001005022/>

- a. EGAD00010002061: 1 Asurini, 2 Munduruku, 7 Xikrin e 27 Xávante (Axiom Human Origins - Affymetrix)

Os dados podem ser requisitados através do sistema do EGA, o qual permite o contato entre os solicitantes e um comitê de acesso aos dados (*Data Access Committee* - DAC). Tal comitê julga a adequação dos pedidos de acesso em relação a um conjunto de requisitos sobre o grupo de pesquisa e objetivos do projeto, e por fim, caso defira a solicitação o DAC também requisita a assinatura de um acordo de acesso aos dados (*Data Access Agreement* - DAA).

# REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

1000 GENOMES PROJECT CONSORTIUM et al. A Global Reference for Human Genetic Variation. **Nature**, v. 526, n. 7571, p. 68–74, 1 out. 2015.

ACKERMANN, R. et al. AAPA Statement on Race and Racism. **American Association of Physical Anthropologists**, v. 27, 2019.

ADHIKARI, K. et al. Admixture in Latin America. **Current opinion in genetics & development**, v. 41, p. 106–114, dez. 2016.

ADHIKARI, K. et al. The Genetic Diversity of the Americas. **Annual review of genomics and human genetics**, v. 18, p. 277–296, 31 ago. 2017.

ALMEIDA, F. O. de; NEVES, E. G. Evidências arqueológicas para a origem dos tupi-guarani no leste da amazônia. **Mana**, 2015. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/0104-93132015v21n3p499>>.

ALTMAN, I. et al. **“To Make America”: European Emigration in the Early Modern Period**. [s.l.] University of California Press, 1991.

ALVIM, Z. Imigrantes: a vida privada dos pobres do campo. In: **República: Da Belle Époque à era do rádio**. [s.l.: s.n.]p. 215–287.

AMMERMAN, A. J.; CAVALLI-SFORZA, L. L. **The Neolithic Transition and the Genetics of Populations in Europe**. [s.l.] Princeton University Press, 2014.

ARROYO-KALIN, M. Human Niche Construction and Population Growth in Pre-Columbian Amazonia. **Archaeology International**, v. 20, p. 122–136, 2018. . Acesso em: 14 jun. 2021.

ARROYO-KALIN, M.; RIRIS, P. Did Pre-Columbian Populations of the Amazonian Biome Reach Carrying Capacity during the Late Holocene? **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 376, n. 1816, p. 20190715, 18 jan. 2021.

BAE, C. J.; DOUKA, K.; PETRAGLIA, M. D. On the Origin of Modern Humans: Asian Perspectives. **Science**, v. 358, n. 6368, 8 dez. 2017. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/science.aai9067>>.

BAILEY, R. G.; HOGG, H. C. A World Ecoregions Map for Resource Reporting. **Environmental conservation**, v. 13, n. 3, p. 195–202, 1986. Acesso em: 13 jul. 2021.

BARBIERI, C. et al. Between Andes and Amazon: The genetic profile of the Arawak-speaking Yanésa. **American journal of physical anthropology**, v. 155, n. 4, p. 600–609, 2014a.

BARBIERI, C. et al. Between Andes and Amazon: The Genetic Profile of the Arawak-Speaking Yanésa. **American journal of physical anthropology**, v. 155, n. 4, p. 600–609, dez. 2014b.

BARBIERI, C. et al. Enclaves of Genetic Diversity Resisted Inca Impacts on Population History. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 17411, 12 dez. 2017.

BARBIERI, C. et al. The Current Genomic Landscape of Western South America: Andes, Amazonia, and Pacific Coast. **Molecular biology and evolution**, v. 36, n. 12, p. 2698–2713, 1 dez. 2019.

BARBIERI, C. Genetic exchanges in the highland/lowland transitional environments of South America. In: **Rethinking the Andes--Amazonia Divide: a cross-disciplinary exploration**. [s.l.] UCL Press, 2020. p. 152–163.

BELLWOOD, P.; OTHERS. Examining the farming/language dispersal hypothesis in the East Asian context. **The peopling of East Asia: Putting together archaeology, linguistics and genetics**, v. 1, p. 17–30, 2005.

- BERESFORD-JONES, D. G.; MURILLO, E. M. Archaeology. In: PEARCE, A. J.; BERESFORD-JONES, D. G.; HEGGARTY, P. (Ed.). **Rethinking the Andes–Amazonia Divide: A cross-disciplinary exploration**. [s.l.] UCL Press, 2020. p. 21–34.
- BERGSTRÖM, A. et al. Insights into Human Genetic Variation and Population History from 929 Diverse Genomes. **Science**, v. 367, n. 6484, 20 mar. 2020. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/science.aay5012>>.
- BISSO-MACHADO, R. et al. Distribution of Y-Chromosome Q Lineages in Native Americans. **American journal of human biology: the official journal of the Human Biology Council**, v. 23, n. 4, p. 563–566, jul. 2011.
- BISSO-MACHADO, R.; FAGUNDES, N. J. R. Homo sapiens dispersal and the peopling of the Americas. **A Companion to Anthropological Genetics**, p. 165–185, 2019.
- BISSO-MACHADO, R.; FAGUNDES, N. J. R. Uniparental Genetic Markers in Native Americans: A Summary of All Available Data from Ancient and Contemporary Populations. **American journal of physical anthropology**, n. ajpa.24357, 28 jun. 2021. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ajpa.24357>>.
- BODNER, M. et al. Rapid Coastal Spread of First Americans: Novel Insights from South America’s Southern Cone Mitochondrial Genomes. **Genome research**, v. 22, n. 5, p. 811–820, maio 2012.
- BOLNICK, D. A. et al. Native American Genomics and Population Histories. 21 out. 2016. Disponível em: <<https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-anthro-102215-100036>>. Acesso em: 23 jun. 2021.
- BONATTO, S. L.; SALZANO, F. M. Diversity and Age of the Four Major mtDNA Haplogroups, and Their Implications for the Peopling of the New World. **American journal of human genetics**, v. 61, n. 6, p. 1413–1423, dez. 1997.
- BONHAM, V. L.; GREEN, E. D. The Genomics Workforce Must Become More Diverse: A Strategic Imperative. **American journal of human genetics**, v. 108, n. 1, p. 3–7, 7 jan. 2021.
- BORDA, V. et al. The Genetic Structure and Adaptation of Andean Highlanders and Amazonians Are Influenced by the Interplay between Geography and Culture. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 117, n. 51, p. 32557–32565, 22 dez. 2020.
- BORRERO, L. A. The elusive evidence: the archeological record of the South American extinct megafauna. In: HAYNES, G. (Ed.). **American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene**. Springer, 2009. pp 145-168.
- BORTOLINI, M. C. et al. Reconciling pre-Columbian settlement hypotheses requires integrative, multidisciplinary, and model-bound approaches. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 14 jan. 2014. .
- BRAJE, T. J. et al. Finding the First Americans. **Science**, v. 358, n. 6363, p. 592–594, 3 nov. 2017.
- BRANDINI, S. et al. The Paleo-Indian Entry into South America According to Mitogenomes. **Molecular biology and evolution**, v. 35, n. 2, p. 299–311, 1 fev. 2018.
- BROCHADO, J. P. **An Ecological Model of the Spread of Pottery and Agriculture Into Eastern South America**. [s.l.] University of Illinois at Urbana-Champaign, 1984.
- BROCHADO, J. P.; LATHRAP, D. Chronologies in the New World: Amazonia. **Illinois: University of Illinois, Urbana-Champaign**, 1982.
- BROMLEY, G. R. M. et al. A cosmogenic  $^{10}\text{Be}$  chronology for the local last glacial maximum and termination in the Cordillera Oriental, southern Peruvian Andes: Implications for the tropical role in global climate. **Quaternary science reviews**, v. 148, p. 54–67, 15 set. 2016.

- BROWNING, S. R. et al. Ancestry-Specific Recent Effective Population Size in the Americas. **PLoS genetics**, v. 14, n. 5, p. e1007385, maio 2018.
- BURKE, W. Utility and Diversity: Challenges for Genomic Medicine. **Annual review of genomics and human genetics**, 1 abr. 2021. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1146/annurev-genom-120220-082640>>.
- BUSH, M. B. et al. Widespread Reforestation before European Influence on Amazonia. **Science**, v. 372, n. 6541, p. 484–487, 30 abr. 2021.
- CASTRO E SILVA, M. A. et al. Genomic insight into the origins and dispersal of the Brazilian coastal natives. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 117, n. 5, p. 2372–2377, 2020.
- CASTRO E SILVA, M. A. et al. Deep Genetic Affinity between Coastal Pacific and Amazonian Natives Evidenced by Australasian Ancestry. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 118, n. 14, 6 abr. 2021. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.2025739118>>.
- CEBALLOS, F. C. et al. Runs of Homozygosity: Windows into Population History and Trait Architecture. **Nature reviews. Genetics**, v. 19, n. 4, p. 220–234, abr. 2018.
- CHACÓN-DUQUE, J.-C. et al. Latin Americans show wide-spread Converso ancestry and imprint of local Native ancestry on physical appearance. **Nature Communications**, 2018. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/s41467-018-07748-z>>.
- CORDAUX, R. Genetic Evidence for the Demic Diffusion of Agriculture to India. **Science**, 2004. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/science.1095819>>.
- CORRÊA, Â. A. **Pindorama de mboia e îakaré: continuidade e mudança na trajetória das populações Tupi**. 2014. Universidade de São Paulo, 2014. Disponível em: <<http://seer.pucgoias.edu.br/index.php/habitus/article/viewFile/4257/2447>>.
- COSTA, G. C. et al. Biome Stability in South America over the Last 30 Kyr: Inferences from Long-term Vegetation Dynamics and Habitat Modelling. **Global ecology and biogeography: a journal of macroecology**, v. 27, n. 3, p. 285–297, mar. 2018.
- CURTIN, P. D. **The Atlantic Slave Trade: A Census**. [s.l.] Univ of Wisconsin Press, 1972.
- DA CUNHA, M. C. (ed.). **História dos índios no Brasil**. [s.l.] Companhia das Letras, 1992.
- DARVILL, C. M. et al. Retreat of the Western Cordilleran Ice Sheet Margin during the Last Deglaciation. **Geophysical research letters**, v. 45, n. 18, p. 9710–9720, 28 set. 2018.
- DAVIS, D. D.; GOODWIN, R. C. Island Carib Origins: Evidence and Nonevidence. **American antiquity**, v. 55, n. 1, p. 37–48, 1990.
- DE ACOSTA, J. **Natural and moral history of the indies**. [s.l.: s.n.] 1589.
- DE FILIPPO, C. et al. Bringing Together Linguistic and Genetic Evidence to Test the Bantu Expansion. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 279, n. 1741, p. 3256–3263, 22 ago. 2012.
- DEININGER, M. et al. Late Quaternary Variations in the South American Monsoon System as Inferred by Speleothems—New Perspectives Using the SISAL Database. **Quaternary**, v. 2, n. 1, p. 6, 28 jan. 2019. . Acesso em: 2 ago. 2021.
- DELSER, P. M. et al. **Climate and mountains shaped human ancestral genetic lineages**. 13 jul. 2021. Disponível em: <<https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.07.13.452067v1>>. Acesso em: 16 jul. 2021.
- DEMETER, F. et al. Early Modern Humans from Tam Pà Ling, Laos: Fossil Review and Perspectives.



- Current anthropology**, v. 58, n. S17, p. S527–S538, 1 dez. 2017.
- DENEVAN, W. M. **The Native Population of the Americas in 1492**. [s.l.] Univ of Wisconsin Press, 1992.
- DE SOUZA, J. G. et al. Climate Change and Cultural Resilience in Late Pre-Columbian Amazonia. **Nature ecology & evolution**, v. 3, n. 7, p. 1007–1017, jul. 2019.
- DILLEHAY, T. D. et al. Monte Verde: Seaweed, Food, Medicine, and the Peopling of South America. **Science**, v. 320, n. 5877, p. 784–786, 9 maio 2008.
- DILLEHAY, T. D. Probing Deeper into First American Studies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. 4, p. 971–978, 27 jan. 2009.
- DILLEHAY, T. D. et al. New Archaeological Evidence for an Early Human Presence at Monte Verde, Chile. **PloS one**, v. 10, n. 11, p. e0141923, 18 nov. 2015.
- DILLEHAY, T. D. et al. Simple Technologies and Diverse Food Strategies of the Late Pleistocene and Early Holocene at Huaca Prieta, Coastal Peru. **Science advances**, v. 3, n. 5, p. e1602778, maio 2017.
- DIXON, R. M. W. et al. **The Amazonian Languages**. [s.l.] Cambridge University Press, 1999.
- DOBSON, J. E.; SPADA, G.; GALASSI, G. The Bering Transitory Archipelago: Stepping Stones for the First Americans. **Comptes rendus: Geoscience**, v. 353, n. 1, p. 55–65, 28 abr. 2021.
- DRIVER, J. C. et al. Stratigraphy, Radiocarbon Dating, and Culture History of Charlie Lake Cave, British Columbia. **Arctic**, v. 49, n. 3, p. 265–277, 1996.
- EBERHARD, D. M., SIMONS, G. F., & FENNIG, C. D. (ed.). **Ethnologue. Languages of the World**. [s.l.] SIL International, 2020.
- ERLANDSON, J. M. et al. The Kelp Highway Hypothesis: Marine Ecology, the Coastal Migration Theory, and the Peopling of the Americas. **The Journal of Island and Coastal Archaeology**, v. 2, n. 2, p. 161–174, 30 out. 2007.
- EXCOFFIER, L.; SMOUSE, P. E.; QUATTRO, J. M. Analysis of Molecular Variance Inferred from Metric Distances among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data. **Genetics**, v. 131, n. 2, p. 479–491, jun. 1992.
- FAGUNDES, N. J. R. et al. Mitochondrial Population Genomics Supports a Single Pre-Clovis Origin with a Coastal Route for the Peopling of the Americas. **American journal of human genetics**, v. 82, n. 3, p. 583–592, mar. 2008.
- FAGUNDES, N. J. R. et al. How Strong Was the Bottleneck Associated to the Peopling of the Americas? New Insights from Multilocus Sequence Data. **Genetics and molecular biology**, v. 41, n. 1 suppl 1, p. 206–214, 2018.
- FAGUNDES, N. J. R.; KANITZ, R.; BONATTO, S. L. A Reevaluation of the Native American mtDNA Genome Diversity and Its Bearing on the Models of Early Colonization of Beringia. **PloS one**, v. 3, n. 9, p. e3157, 17 set. 2008.
- FEHREN-SCHMITZ, L. et al. Climate Change Underlies Global Demographic, Genetic, and Cultural Transitions in Pre-Columbian Southern Peru. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 26, p. 9443–9448, 1 jul. 2014.
- FEHREN-SCHMITZ, L. Genetics. In: PEARCE, A. J.; BERESFORD-JONES, D. G.; HEGGARTY, P. (Ed.). **Rethinking the Andes–Amazonia Divide: A cross-disciplinary exploration**. [s.l.] UCL Press, 2020. p. 48–57.
- FERNÁNDEZ-ARMESTO, F. **The Americas: The History of a Hemisphere**. [s.l.] Orion Publishing Group, 2004.

- FIGGINS, J. D.; COOK, H. J. **The antiquity of man in America**. [s.l.] American Museum of Natural History, 1927.
- FLEGONTOV, P. et al. Palaeo-Eskimo Genetic Ancestry and the Peopling of Chukotka and North America. **Nature**, v. 570, n. 7760, p. 236–240, jun. 2019.
- FLORES, B. M.; LEVIS, C. Human-Food Feedback in Tropical Forests. **Science**, v. 372, n. 6547, p. 1146–1147, 11 jun. 2021.
- FU, Q. et al. DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 110, n. 6, p. 2223–2227, 5 fev. 2013.
- FU, Q. et al. An Early Modern Human from Romania with a Recent Neanderthal Ancestor. **Nature**, v. 524, n. 7564, p. 216–219, 13 ago. 2015.
- FUSELLI, S. et al. Mitochondrial DNA Diversity in South America and the Genetic History of Andean Highlanders. **Molecular biology and evolution**, v. 20, n. 10, p. 1682–1691, out. 2003.
- GASPAR, M. D. et al. Sambaqui (Shell Mound) Societies of Coastal Brazil. In: SILVERMAN, H.; ISBELL, W. H. (Ed.). **The Handbook of South American Archaeology**. New York, NY: Springer New York, 2008. p. 319–335.
- GILBERT, M. T. P. et al. DNA from Pre-Clovis Human Coprolites in Oregon, North America. **Science**, v. 320, n. 5877, p. 786–789, 9 maio 2008.
- G., M.; SANCHEZ-ALBORNOZ, N. **The Population of Latin America: A History Population and Development Review**, 1976. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2307/1971673>>.
- GNECCHI-RUSCONE, G. A. et al. Dissecting the Pre-Columbian Genomic Ancestry of Native Americans along the Andes–Amazonia Divide. **Molecular biology and evolution**, v. 36, n. 6, p. 1254–1269, 20 mar. 2019a. . Acesso em: 15 set. 2020.
- GNECCHI-RUSCONE, G. A. et al. Dissecting the Pre-Columbian Genomic Ancestry of Native Americans along the Andes–Amazonia Divide. **Molecular biology and evolution**, v. 36, n. 6, p. 1254–1269, 1 jun. 2019b. . Acesso em: 9 ago. 2019.
- GOEBEL, T.; WATERS, M. R.; O’ROURKE, D. H. The Late Pleistocene Dispersal of Modern Humans in the Americas. **Science**, v. 319, n. 5869, p. 1497–1502, 14 mar. 2008.
- GOLDBERG, A.; MYCHAJLIW, A. M.; HADLY, E. A. Post-Invasion Demography of Prehistoric Humans in South America. **Nature**, v. 532, n. 7598, p. 232–235, 14 abr. 2016.
- GÓMEZ-CARBALLA, A. et al. The Peopling of South America and the Trans-Andean Gene Flow of the First Settlers. **Genome research**, v. 28, n. 6, p. 767–779, jun. 2018.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, R. et al. Late Pleistocene/Holocene Craniofacial Morphology in Mesoamerican Paleoindians: Implications for the Peopling of the New World. **American journal of physical anthropology**, v. 128, n. 4, p. 772–780, dez. 2005.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, R. et al. The Peopling of America: Craniofacial Shape Variation on a Continental Scale and Its Interpretation from an Interdisciplinary View. **American journal of physical anthropology**, v. 137, n. 2, p. 175–187, out. 2008.
- GOUVEIA, M. H. et al. **Origins, admixture dynamics and homogenization of the African gene pool in the Americas**. 28 maio 2019. . Disponível em: <<https://www.biorxiv.org/content/10.1101/652701v1.abstract>>. Acesso em: 22 out. 2019.
- GRAF, K. E.; BUVIT, I. Human Dispersal from Siberia to Beringia: Assessing a Beringian Standstill in Light of the Archaeological Evidence. **Current anthropology**, v. 58, n. S17, p. S583–S603, 1 dez. 2017.

- GREENBERG, J. H. et al. The Settlement of the Americas: A Comparison of the Linguistic, Dental, and Genetic Evidence [and Comments and Reply]. **Current anthropology**, v. 27, n. 5, p. 477–497, 1 dez. 1986.
- GREGORIO DE SOUZA, J.; ALCAINA MATEOS, J.; MADELLA, M. Archaeological Expansions in Tropical South America during the Late Holocene: Assessing the Role of Demic Diffusion. **PloS one**, v. 15, n. 4, p. e0232367, 27 abr. 2020.
- GUIDON, N. Las unidades culturales de São Raimundo Nonato—sudeste del Estado de Piauí— Brazil. In: BRYAN, A. L. (Ed.). **New evidence for the Pleistocene peopling of the Americas**. [s.l.] Center for the Study of Early Man, University of Maine Orono, ME, 1986. p. 157–171.
- HAMMARSTRÖM, H. **glottolog/glottolog: Glottolog database 4.4**, 14 maio 2021. . Disponível em: <<https://zenodo.org/record/4761960>>. Acesso em: 13 jul. 2021.
- HARRIS, D. N. et al. Evolutionary Genomic Dynamics of Peruvians Before, During, and after the Inca Empire. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 115, n. 28, p. E6526–E6535, 10 jul. 2018.
- HAYNES, C. V., Jr. Fluted Projectile Points: Their Age and Dispersion: Stratigraphically Controlled Radiocarbon Dating Provides New Evidence on Peopling of the New World. **Science**, v. 145, n. 3639, p. 1408–1413, 25 set. 1964.
- HECKENBERGER, M. J. et al. Amazonia 1492: Pristine Forest or Cultural Parkland? **Science**, v. 301, n. 5640, p. 1710–1714, 19 set. 2003.
- HECKENBERGER, M.; NEVES, E. G. Amazonian Archaeology. 11 set. 2009. Disponível em: <<https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-anthro-091908-164310>>. Acesso em: 29 jul. 2021.
- HEGGARTY, P. Linguistics. In: **Rethinking the Andes--Amazonia Divide: a cross-disciplinary exploration**. [s.l.] UCL Press, 2020. p. 35–47.
- HEINTZMAN, P. D. et al. Bison Phylogeography Constrains Dispersal and Viability of the Ice Free Corridor in Western Canada. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, n. 29, p. 8057–8063, 19 jul. 2016.
- HILL, J. History, power, and identity: Amazonian perspectives. **Acta Historica Universitatis Klaipedensis XIX, Studia Anthropologica**, v. 3, p. 25–47, 2009.
- HINDORFF, L. A. et al. Prioritizing Diversity in Human Genomics Research. **Nature reviews. Genetics**, v. 19, n. 3, p. 175–185, mar. 2018.
- HORNBORG, A. Ethnogenesis, Regional Integration, and Ecology in Prehistoric Amazonia. **Current Anthropology**, 2005. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1086/431530>>.
- HUGO PAN-ASIAN SNP CONSORTIUM et al. Mapping Human Genetic Diversity in Asia. **Science**, v. 326, n. 5959, p. 1541–1545, 11 dez. 2009.
- HÜNEMEIER, T. et al. Cultural Diversification Promotes Rapid Phenotypic Evolution in Xavánte Indians. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, n. 1, p. 73–77, 3 jan. 2012a.
- HÜNEMEIER, T. et al. Evolutionary Responses to a Constructed Niche: Ancient Mesoamericans as a Model of Gene-Culture Coevolution. **PloS one**, v. 7, n. 6, p. e38862, 21 jun. 2012b.
- HUNLEY, K. L. et al. A Formal Test of Linguistic and Genetic Coevolution in Native Central and South America. **American journal of physical anthropology**, v. 132, n. 4, p. 622–631, abr. 2007.
- IBGE. **500 anos de povoamento**. Rio de Janeiro. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, , 2000. . Disponível em: <<https://brasil500anos.ibge.gov.br/estatisticas-do-povoamento.html>>.

- IRIARTE, J. et al. Out of Amazonia: Late-Holocene climate change and the Tupi-Guarani trans-continental expansion. **Holocene**, v. 27, n. 7, p. 967-975, 1 jul. 2017.
- IRIARTE, J. et al. The origins of Amazonian landscapes: Plant cultivation, domestication and the spread of food production in tropical South America. **Quaternary science reviews**, v. 248, p. 106582, 15 nov. 2020.
- JENKINS, D. L. et al. Clovis Age Western Stemmed Projectile Points and Human Coprolites at the Paisley Caves. **Science**, v. 337, n. 6091, p. 223-228, 13 jul. 2012.
- Ji, X. et al. The oldest Hoabinhian technocomplex in Asia (43.5 ka) at Xiaodong rockshelter, Yunnan Province, southwest China. **Quaternary International**, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.09.080>>.
- JONES, T. L. et al. Historic and bioarchaeological evidence supports late onset of post-Columbian epidemics in Native California. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 2021. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.2024802118>>.
- JOSEPH, G.; RUHLEN, M. **An Amerind Etymological Dictionary. Department of Anthropological Sciences**. Stanford: Stanford University, , 2007. .
- KAMEN, H. **Spain's Road to Empire: The Making of a World Power, 1492-1763**. [s.l.] Penguin UK, 2003.
- KAMVAR, Z. N.; BROOKS, J. C.; GRÜNWALD, N. J. Novel R Tools for Analysis of Genome-Wide Population Genetic Data with Emphasis on Clonality. **Frontiers in genetics**, v. 6, p. 208, 10 jun. 2015.
- KAMVAR, Z. N.; TABIMA, J. F.; GRÜNWALD, N. J. Poppr: An R Package for Genetic Analysis of Populations with Clonal, Partially Clonal, And/or Sexual Reproduction. **PeerJ**, v. 2, p. e281, 4 mar. 2014.
- KEEGAN, W. F. Modeling dispersal in the prehistoric West Indies. **World archaeology**, v. 26, n. 3, p. 400-420, 1 fev. 1995.
- KEHDY, F. S. G. et al. Origin and Dynamics of Admixture in Brazilians and Its Effect on the Pattern of Deleterious Mutations. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 112, n. 28, p. 8696-8701, 14 jul. 2015.
- KERN, D. C. et al. Distribution of Amazonian Dark Earths in the Brazilian Amazon. In: LEHMANN, J. et al. (Ed.). **Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2003. p. 51-75.
- KITCHEN, A.; MIYAMOTO, M. M.; MULLIGAN, C. J. A Three-Stage Colonization Model for the Peopling of the Americas. **PLoS one**, v. 3, n. 2, p. e1596, 13 fev. 2008.
- LAHREN, L.; BONNICHSEN, R. Bone Foreshafts from a Clovis Burial in Southwestern Montana. **Science**, v. 186, n. 4159, p. 147-150, 11 out. 1974.
- LAMBECK, K. et al. Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1411762111>>.
- LARSON, G. et al. Current Perspectives and the Future of Domestication Studies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 17, p. 6139-6146, 29 abr. 2014.
- LATHRAP, D. W. **The Upper Amazon**. London: Thames & Hudson, 1970. 256 p.
- LESNEK, A. J. et al. Deglaciation of the Pacific Coastal Corridor Directly Preceded the Human Colonization of the Americas. **Science advances**, v. 4, n. 5, p. eaar5040, maio 2018.
- LINDO, J. et al. Ancient Individuals from the North American Northwest Coast Reveal 10,000 Years of

- Regional Genetic Continuity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 114, n. 16, p. 4093–4098, 18 abr. 2017.
- LLAMAS, B. et al. Ancient Mitochondrial DNA Provides High-Resolution Time Scale of the Peopling of the Americas. **Science advances**, v. 2, n. 4, p. e1501385, abr. 2016.
- LOMBARDO, U. et al. Early Holocene Crop Cultivation and Landscape Modification in Amazonia. **Nature**, v. 581, n. 7807, p. 190–193, maio 2020.
- LOOG, L. et al. Estimating Mobility Using Sparse Data: Application to Human Genetic Variation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 114, n. 46, p. 12213–12218, 14 nov. 2017.
- LYNCH, T. F. The South American Paleo-Indians. **Ancient Native Americans**, p. 455–489, 1978.
- MACARIO, K. D. et al. The Long-Term Tupiguarani Occupation in Southeastern Brazil. **Radiocarbon**, v. 51, n. 3, p. 937–946, 2009. . Acesso em: 17 jun. 2021.
- MACNEISH, R. S. et al. **Prehistory of the Ayacucho Basin, Peru: Volume II: Excavations and Chronology**. [s.l.] University of Michigan Press, 1981.
- MARGOLD, M. et al. Beryllium-10 dating of the Foothills Erratics Train in Alberta, Canada, indicates detachment of the Laurentide Ice Sheet from the Rocky Mountains at 15 ka. **Quaternary Research**, v. 92, n. 2, p. 469–482, 2019.
- MARTÍNEZ, G. et al. Subsistence strategies in Argentina during the late Pleistocene and early Holocene. **Quaternary science reviews**, v. 144, p. 51–65, 15 jul. 2016.
- MAS-SANDOVAL, A. et al. Reconstructed Lost Native American Populations from Eastern Brazil Are Shaped by Differential Jê/Tupi Ancestry. **Genome biology and evolution**, v. 11, n. 9, p. 2593–2604, 1 set. 2019.
- MATSUMURA, H. et al. Craniometrics Reveal “Two Layers” of Prehistoric Human Dispersal in Eastern Eurasia. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 1–12, 5 fev. 2019. . Acesso em: 6 jul. 2021.
- MCALISTER, L. N. Spain and Portugal in the New World, 1492-1700. **The American Historical Review**, 1987. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2307/1862976>>.
- MCCOLL, H. et al. The Prehistoric Peopling of Southeast Asia. **Science**, v. 361, n. 6397, p. 88–92, 6 jul. 2018.
- MCMICHAEL, C. H. et al. Predicting Pre-Columbian Anthropogenic Soils in Amazonia. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 281, n. 1777, p. 20132475, 22 fev. 2014.
- MEGGERS AND CLIFFORD, B. Lowland South America and the Antilles. In: JENNINGS, J. D. (Ed.). **Ancient Native Americans**. CA: San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1978. p. 543–591.
- MEGGERS, B. J. **A reconstrução da pré-história amazônica: algumas considerações teóricas**. [s.l.] Instituto de Geografia da Universidade de São Paulo, 1974.
- MEGGERS, B. J. Vegetational fluctuation and prehistoric cultural adaptation in Amazonia: Some tentative correlations. **World archaeology**, v. 8, n. 3, p. 287–303, 1 fev. 1977.
- MEGGERS, B. J. Archeological and ethnographic evidence compatible with the model of forest fragmentation. 1982. Disponível em: <<https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US19840108828>>.
- MELTZER, D. J. **First Peoples in a New World: Colonizing Ice Age America**. [s.l.] University of California Press, 2009.

- MENOUNOS, B. et al. Cordilleran Ice Sheet Mass Loss Preceded Climate Reversals near the Pleistocene Termination. **Science**, v. 358, n. 6364, p. 781–784, 10 nov. 2017.
- METCALF, J. L. et al. Synergistic Roles of Climate Warming and Human Occupation in Patagonian Megafaunal Extinctions during the Last Deglaciation. **Science advances**, v. 2, n. 6, p. e1501682, jun. 2016.
- MÉTRAUX, A. Migrations historiques des Tupi-Guarani. **Journal de la Société des Américanistes**, 1927. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3406/jsa.1927.3618>>.
- MICHAEL, L. On the Pre-Columbian Origin of Proto-Omagua-Kokama. **Journal of Language Contact**, v. 7, n. 2, p. 309–344, 14 maio 2014. Acesso em: 18 set. 2020.
- MILLER, E. T. A Cultura Cerâmica do Tronco Tupí no alto Ji-Paraná, Rondônia, Brasil: algumas reflexões teóricas, hipotéticas e conclusivas. **Revista Brasileira de Linguística Antropológica**, 2009. Disponível em: <<http://periodicos.unb.br/index.php/ling/article/download/12288/10774>>.
- MILLS, M. C.; RAHAL, C. A Scientometric Review of Genome-Wide Association Studies. **Communications biology**, v. 2, p. 9, 7 jan. 2019.
- MILLS, M. C.; RAHAL, C. The GWAS Diversity Monitor Tracks Diversity by Disease in Real Time. **Nature genetics**, v. 52, n. 3, p. 242–243, mar. 2020.
- MONTENEGRO, R. A.; STEPHENS, C. Indigenous Health in Latin America and the Caribbean. **The Lancet**, v. 367, n. 9525, p. 1859–1869, 3 jun. 2006.
- MONTINARO, F. et al. Unravelling the Hidden Ancestry of American Admixed Populations. **Nature communications**, v. 6, p. 6596, 24 mar. 2015.
- MORENO-ESTRADA, A. et al. Reconstructing the Population Genetic History of the Caribbean. **PLoS genetics**, v. 9, n. 11, p. e1003925, nov. 2013.
- MORENO-ESTRADA, A. et al. Human Genetics. The Genetics of Mexico Recapitulates Native American Substructure and Affects Biomedical Traits. **Science**, v. 344, n. 6189, p. 1280–1285, 13 jun. 2014.
- MORENO-MAYAR, J. V. et al. Terminal Pleistocene Alaskan Genome Reveals First Founding Population of Native Americans. **Nature**, v. 553, n. 7687, p. 203–207, 11 jan. 2018a.
- MORENO-MAYAR, J. V. et al. Early Human Dispersals within the Americas. **Science**, v. 362, n. 6419, 7 dez. 2018b. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/science.aav2621>>.
- MULLIGAN, C. J.; KITCHEN, A.; MIYAMOTO, M. M. Updated Three-Stage Model for the Peopling of the Americas. **PLoS one**, v. 3, n. 9, p. e3199, 17 set. 2008.
- NAKATSUKA, N. et al. A Paleogenomic Reconstruction of the Deep Population History of the Andes. **Cell**, v. 181, n. 5, p. 1131–1145.e21, 28 maio 2020.
- NEED, A. C.; GOLDSTEIN, D. B. Next Generation Disparities in Human Genomics: Concerns and Remedies. **Trends in genetics: TIG**, v. 25, n. 11, p. 489–494, nov. 2009.
- NEEL, J. V.; SALZANO, F. M. Further Studies on the Xavante Indians. X. Some Hypotheses-Generalizations Resulting from These Studies. **American journal of human genetics**, v. 19, n. 4, p. 554–574, jul. 1967.
- NEVES, E. G. Archaeological cultures and past identities in the pre-colonial Central Amazon. **Ethnicity in ancient Amazonian: reconstructing past identities from Archaeology, Linguistic and Ethnohistory**. Boulder: University Press of Colorado, p. 1–27, 2011.
- NEVES, E. G. Was Agriculture a Key Productive Activity in Pre-Colonial Amazonia? The Stable Productive Basis for Social Equality in the Central Amazon. In: BRONDÍZIO, E. S.; MORAN, E. F. (Ed.). **Human-Environment Interactions: Current and Future Directions**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. p. 371–388.

NEVES, W. A.; MEYER, D.; PUCCIARELLI, H. M. Early skeletal remains and the peopling of the Americas. **Revista de antropologia social / Departamento de Antropologia Social, Facultad de Ciencias Políticas y Sociología, Universidad Complutense de Madrid**, v. 39, n. 2, p. 121–139, 1996.

NICHOLS, J. **How America Was Colonized: Linguistic Evidence Mobility and Ancient Society in Asia and the Americas**, 2015. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-15138-0\\_9](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-15138-0_9)>.

NING, C. et al. The genomic formation of First American ancestors in East and Northeast Asia. **bioRxiv**, 2020. Disponível em: <<https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2020.10.12.336628v1.abstract>>.

NOELLI, F. S. The Tupi: explaining origin and expansions in terms of archaeology and of historical linguistics. **Antiquity**, v. 72, n. 277, p. 648–663, set. 1998. . Acesso em: 16 jun. 2021.

NOELLI, F. S. Rethinking Stereotypes and the History of Research on Jê Populations in South Brazil: An Interdisciplinary Point of View. In: FUNARI, P. P.; ZARANKIN, A.; STOVEL, E. (Ed.). **Global Archaeological Theory: Contextual Voices and Contemporary Thoughts**. Boston, MA: Springer US, 2005. p. 167–190.

NOELLI, F. S. The Tupi Expansion. **The Handbook of South American Archaeology**, 2008. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1007/978-0-387-74907-5\\_33](http://dx.doi.org/10.1007/978-0-387-74907-5_33)>.

ONGARO, L. et al. The Genomic Impact of European Colonization of the Americas. **Current biology: CB**, v. 29, n. 23, p. 3974–3986.e4, 2 dez. 2019.

O'ROURKE, D. H.; RAFF, J. A. The Human Genetic History of the Americas: The Final Frontier. **Current biology: CB**, v. 20, n. 4, p. R202–7, 23 fev. 2010.

OWSLEY, D. W.; HUNT, D. R. Clovis and Early Archaic Crania from the Anzick Site (24PA506), Park County, Montana. **Plains anthropologist**, v. 46, n. 176, p. 115–124, 1 maio 2001.

PATTERSON, N. et al. Ancient Admixture in Human History. **Genetics**, 2012. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1534/genetics.112.145037>>.

PEDERSEN, M. W. et al. Postglacial Viability and Colonization in North America's Ice-Free Corridor. **Nature**, v. 537, n. 7618, p. 45–49, 1 set. 2016.

PENA, S. D. J. Homo brasiliis: aspectos genéticos, lingüísticos, históricos e socioantropológicos da formação do povo brasileiro. In: **Homo Brasiliis: aspectos genéticos, lingüísticos, históricos e socioantropológicos da formação do povo brasileiro**. [s.l: s.n.]p. 192–192.

PEREGO, U. A. et al. Distinctive Paleo-Indian Migration Routes from Beringia Marked by Two Rare mtDNA Haplogroups. **Current biology: CB**, v. 19, n. 1, p. 1–8, 13 jan. 2009.

PEREZ, S. I. et al. Peopling time, spatial occupation and demography of Late Pleistocene-Holocene human population from Patagonia. **Quaternary international: the journal of the International Union for Quaternary Research**, v. 30, p. 1e10, 2016.

PEREZ, S. I.; POSTILLONE, M. B.; RINDEL, D. Domestication and Human Demographic History in South America. **American journal of physical anthropology**, v. 163, n. 1, p. 44–52, maio 2017.

PICKRELL, J. K.; PRITCHARD, J. K. Inference of Population Splits and Mixtures from Genome-Wide Allele Frequency Data. **PLoS genetics**, v. 8, n. 11, p. e1002967, 15 nov. 2012.

PINOTTI, T. et al. Y Chromosome Sequences Reveal a Short Beringian Standstill, Rapid Expansion, and Early Population Structure of Native American Founders. **Current biology: CB**, v. 29, n. 1, p. 149–157.e3, 7 jan. 2019.

PIPERNO, D. R.; MCMICHAEL, C. H. A 5,000-year vegetation and fire history for tierra firme forests in the Medio Putumayo-Algodón watersheds, northeastern Peru. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 2021. Disponível em: <<https://www.pnas.org/content/early/2021/06/04/2022213118.short>>.

- POPEJOY, A. B.; FULLERTON, S. M. Genomics is failing on diversity. **Nature**, 13 out. 2016. .
- POSTH, C. et al. Reconstructing the Deep Population History of Central and South America. **Cell**, v. 175, n. 5, p. 1185–1197.e22, 15 nov. 2018.
- POTTER, B. A. et al. Early colonization of Beringia and Northern North America: Chronology, routes, and adaptive strategies. **Quaternary international: the journal of the International Union for Quaternary Research**, v. 444, p. 36–55, 20 jul. 2017.
- POTTER, B. A. et al. Current Evidence Allows Multiple Models for the Peopling of the Americas. **Science advances**, v. 4, n. 8, p. eaat5473, ago. 2018.
- POWELL, J. F.; NEVES, W. A. Craniofacial Morphology of the First Americans: Pattern and Process in the Peopling of the New World. **American journal of physical anthropology**, v. Suppl 29, p. 153–188, 1999.
- PRATES, L.; POLITIS, G. G.; PEREZ, S. I. Rapid Radiation of Humans in South America after the Last Glacial Maximum: A Radiocarbon-Based Study. **PLoS one**, v. 15, n. 7, p. e0236023, 22 jul. 2020.
- PRUGNOLLE, F.; MANICA, A.; BALLOUX, F. Geography Predicts Neutral Genetic Diversity of Human Populations. **Current biology: CB**, v. 15, n. 5, p. R159–60, 8 mar. 2005.
- RAE, J. W. B. et al. Overturning Circulation, Nutrient Limitation, and Warming in the Glacial North Pacific. **Science advances**, v. 6, n. 50, dez. 2020. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/sciadv.abd1654>>.
- RAFF, J.; TACKNEY, J.; O'ROURKE, D. H. South from Alaska: A Pilot aDNA Study of Genetic History on the Alaska Peninsula and the Eastern Aleutians. **Human biology**, v. 82, n. 5-6, p. 677–693, dez. 2010.
- RAGHAVAN, M. et al. Upper Palaeolithic Siberian Genome Reveals Dual Ancestry of Native Americans. **Nature**, v. 505, n. 7481, p. 87–91, 2 jan. 2014.
- RAGHAVAN, M. et al. POPULATION GENETICS. Genomic Evidence for the Pleistocene and Recent Population History of Native Americans. **Science**, v. 349, n. 6250, p. aab3884, 21 ago. 2015.
- RAMACHANDRAN, S. et al. Support from the Relationship of Genetic and Geographic Distance in Human Populations for a Serial Founder Effect Originating in Africa. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 44, p. 15942–15947, 1 nov. 2005.
- RAMALLO, V. et al. Demographic expansions in South America: Enlightening a complex scenario with genetic and linguistic data. **American Journal of Physical Anthropology**, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.22219>>.
- RASMUSSEN, M. et al. Ancient Human Genome Sequence of an Extinct Palaeo-Eskimo. **Nature**, v. 463, n. 7282, p. 757–762, 11 fev. 2010.
- RASMUSSEN, M. et al. An Aboriginal Australian Genome Reveals Separate Human Dispersals into Asia. **Science**, v. 334, n. 6052, p. 94–98, 7 out. 2011.
- RASMUSSEN, M. et al. The Genome of a Late Pleistocene Human from a Clovis Burial Site in Western Montana. **Nature**, v. 506, n. 7487, p. 225–229, 13 fev. 2014.
- RASMUSSEN, M. et al. The Ancestry and Affiliations of Kennewick Man. **Nature**, v. 523, n. 7561, p. 455–458, 23 jul. 2015.
- REICH, D. et al. Reconstructing Native American Population History. **Nature**, v. 488, n. 7411, p. 370–374, 16 ago. 2012.
- REYES-CENTENO, H. et al. Genomic and Cranial Phenotype Data Support Multiple Modern Human Dispersals from Africa and a Southern Route into Asia. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 20, p. 7248–7253, 20 maio 2014.



- RIRIS, P.; ARROYO-KALIN, M. Widespread Population Decline in South America Correlates with Mid-Holocene Climate Change. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 6850, 9 maio 2019.
- RODRIGUES, ARYON D. & CABRAL, ANA SUELLY A. C. The indigenous languages of South America: a comprehensive guide. In: CAMPBELL, L.; GRONDONA, V. (Ed.). **The Indigenous Languages of South America: A Comprehensive Guide**. [s.l.] Walter de Gruyter, 2012a. p. 495–574.
- RODRIGUES, ARYON D. & CABRAL, ANA SUELLY A. C. Tupían. In: CAMPBELL, L.; GRONDONA, V. (Ed.). **The Indigenous Languages of South America: A Comprehensive Guide**. Berlin: Walter de Gruyter Mouton, 2012b. p. 495–574.
- ROEWER, L. et al. Continent-Wide Decoupling of Y-Chromosomal Genetic Variation from Language and Geography in Native South Americans. **PLoS genetics**, v. 9, n. 4, p. e1003460, abr. 2013.
- ROOSEVELT, A. C. The Amazon and the Anthropocene: 13,000 years of human influence in a tropical rainforest. **Anthropocene**, v. 4, p. 69–87, 1 dez. 2013.
- RUIZ-LINARES, A. et al. Admixture in Latin America: Geographic Structure, Phenotypic Diversity and Self-Perception of Ancestry Based on 7,342 Individuals. **PLoS genetics**, v. 10, n. 9, p. e1004572, set. 2014.
- SALZANO, F. M. et al. **South American Indians: A Case Study in Evolution**. [s.l.] Clarendon Press, 1988.
- SALZANO, F. M.; BORTOLINI, M. C. **The Evolution and Genetics of Latin American Populations**. [s.l.] Cambridge University Press, 2005.
- SALZANO, F. M.; SANS, M. Interethnic Admixture and the Evolution of Latin American Populations. **Genetics and molecular biology**, v. 37, n. 1 Suppl, p. 151–170, mar. 2014.
- SANDOVAL, J. R. et al. The Genetic History of Indigenous Populations of the Peruvian and Bolivian Altiplano: The Legacy of the Uros. **PloS one**, v. 8, n. 9, p. e73006, 11 set. 2013.
- SANJEK, R. Rethinking Migration, Ancient to Future. **Global Networks-A Journal Of Transnational Affairs**, v. 3, n. 3, p. 315–336, jul. 2003.
- SANTOS, E. J. M. dos et al. Origins and Demographic Dynamics of Tupí Expansion: A Genetic Tale. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas**, v. 10, n. 2, p. 217–228, 2015. . Acesso em: 8 ago. 2019.
- SANTOS, F. R. Genetic diversity patterns in the Andes and Amazonia. In: PEARCE, A. J.; BERESFORD-JONES, D. G.; HEGGARTY, P. (Ed.). **Rethinking the Andes–Amazonia Divide: A cross-disciplinary exploration**. [s.l.] UCL Press, 2020. p. 143–151.
- SCHEIB, C. L. et al. Ancient Human Parallel Lineages within North America Contributed to a Coastal Expansion. **Science**, v. 360, n. 6392, p. 1024–1027, 1 jun. 2018.
- SCHRAIBER, J. G.; AKEY, J. M. Methods and Models for Unravelling Human Evolutionary History. **Nature reviews. Genetics**, v. 16, n. 12, p. 727–740, dez. 2015.
- SCHWARCZ, L. M. O espetáculo das raças: cientistas, instituições e questão racial no Brasil. **São Paulo: Companhia das Letras**, p. 99–133, 1993.
- SCHWARCZ, L. M.; STARLING, H. M. **Brasil: uma biografia: Com novo pós-escrito**. [s.l.] Editora Companhia das Letras, 2015.
- SEARING, J. F.; ELTIS, D. The Trans-Atlantic Slave Trade: A Database on CD-ROM. **The American Historical Review**, 2001. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2307/2692332>>.
- SIKORA, M. et al. Ancient Genomes Show Social and Reproductive Behavior of Early Upper Paleolithic Foragers. **Science**, v. 358, n. 6363, p. 659–662, 3 nov. 2017.

- SIKORA, M. et al. The Population History of Northeastern Siberia since the Pleistocene. **Nature**, v. 570, n. 7760, p. 182–188, jun. 2019.
- SKIDMORE, T. E. Brazil: Five Centuries of Change. **OUP Catalogue**, 2009. Disponível em: <<https://ideas.repec.org/b/oxp/obooks/9780195374551.html>>. Acesso em: 9 ago. 2019.
- SKOGLUND, P. et al. Genetic Evidence for Two Founding Populations of the Americas. **Nature**, v. 525, n. 7567, p. 104–108, 3 set. 2015.
- SKOGLUND, P.; REICH, D. A Genomic View of the Peopling of the Americas. **Current opinion in genetics & development**, v. 41, p. 27–35, dez. 2016.
- SOKAL, R. R.; ODEN, N. L.; WILSON, C. **Genetic evidence for the spread of agriculture in Europe by demic diffusion** **Nature**, 1991. . Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/351143a0>>.
- STANISH, C. The Origin of State Societies in South America. **Annual review of anthropology**, v. 30, n. 1, p. 41–64, out. 2001.
- STANNARD, D. E. **American Holocaust: The Conquest of the New World**. [s.l.] Oxford University Press, USA, 1993.
- STAPLES, J.; NICKERSON, D. A.; BELOW, J. E. Utilizing Graph Theory to Select the Largest Set of Unrelated Individuals for Genetic Analysis. **Genetic epidemiology**, v. 37, n. 2, p. 136–141, fev. 2013.
- STONEKING, M.; DELFIN, F. The Human Genetic History of East Asia: Weaving a Complex Tapestry. **Current biology: CB**, v. 20, n. 4, p. R188–93, 23 fev. 2010.
- SUTTER, R. C. The Pre-Columbian Peopling and Population Dispersals of South America. **Journal of Archaeological Research**, v. 29, n. 1, p. 93–151, 1 mar. 2021.
- SZATHMARY, E. J. mtDNA and the Peopling of the Americas. **American journal of human genetics**, v. 53, n. 4, p. 793–799, out. 1993.
- TAMM, E. et al. Beringian Standstill and Spread of Native American Founders. **PloS one**, v. 2, n. 9, p. e829, 5 set. 2007.
- TARAZONA-SANTOS, E. et al. Genetic Differentiation in South Amerindians Is Related to Environmental and Cultural Diversity: Evidence from the Y Chromosome. **American journal of human genetics**, v. 68, n. 6, p. 1485–1496, jun. 2001.
- TASSI, F. et al. Early Modern Human Dispersal from Africa: Genomic Evidence for Multiple Waves of Migration. **Investigative genetics**, v. 6, p. 13, 6 nov. 2015.
- THORNTON, R. **American Indian Holocaust and Survival: A Population History Since 1492**. [s.l.] University of Oklahoma Press, 1987.
- THORNTON, R. Native American Demographic and Tribal Survival into the Twenty-first Century. **American studies**, v. 46, n. 3/4, p. 23–38, 2005.
- TORRONI, A. et al. Asian Affinities and Continental Radiation of the Four Founding Native American mtDNAs. **American journal of human genetics**, v. 53, n. 3, p. 563–590, set. 1993.
- TURNER, C. G. I. I. The dental search for Ntive American origins. **Out of Asia: peopling the Americas and the Pacific**, p. 31–78, 1985.
- UBELAKER, D. H. Population size, contact to nadir. **Handbook of North American Indians**, v. 3, p. 694–701, 2006.
- URBAN, G. A história da cultura brasileira segundo as línguas nativas. In: DA CUNHA, M. C. (Ed.). **História dos índios no Brasil**. São Paulo: Companhia das Letras, 1992.

- VERDU, P. et al. Patterns of Admixture and Population Structure in Native Populations of Northwest North America. **PLoS genetics**, v. 10, n. 8, p. e1004530, ago. 2014.
- VIVEIROS DE CASTRO, E. Os involuntários da pátria: elogio do subdesenvolvimento. **Caderno de leituras**, n. 65, p. 1–9, 2017.
- WALKER, R. S. et al. Cultural Phylogenetics of the Tupi Language Family in Lowland South America. **PloS one**, v. 7, n. 4, p. e35025, 10 abr. 2012.
- WALLACE, D. C.; GARRISON, K.; KNOWLER, W. C. Dramatic Founder Effects in Amerindian Mitochondrial DNAs. **American journal of physical anthropology**, v. 68, n. 2, p. 149–155, out. 1985.
- WANG, S. et al. Genetic Variation and Population Structure in Native Americans. **PLoS genetics**, v. 3, n. 11, p. e185, nov. 2007.
- WANG, S. et al. Geographic Patterns of Genome Admixture in Latin American Mestizos. **PLoS genetics**, v. 4, n. 3, p. e1000037, 21 mar. 2008.
- WATERS, M. R. et al. Pre-Clovis Mastodon Hunting 13,800 Years Ago at the Manis Site, Washington. **Science**, v. 334, n. 6054, p. 351–353, 21 out. 2011.
- WATERS, M. R. et al. Pre-Clovis Projectile Points at the Debra L. Friedkin Site, Texas—Implications for the Late Pleistocene Peopling of the Americas. **Science Advances**, v. 4, n. 10, p. eaat4505, 1 out. 2018. . Acesso em: 1 jul. 2021.
- WATERS, M. R. Late Pleistocene Exploration and Settlement of the Americas by Modern Humans. **Science**, v. 365, n. 6449, 12 jul. 2019. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/science.aat5447>>.
- WEN, B. et al. Genetic Evidence Supports Demic Diffusion of Han Culture. **Nature**, v. 431, n. 7006, p. 302–305, 16 set. 2004.
- WESTAWAY, K. E. et al. An Early Modern Human Presence in Sumatra 73,000-63,000 Years Ago. **Nature**, v. 548, n. 7667, p. 322–325, 17 ago. 2017.
- WILLERSLEV, E.; MELTZER, D. J. Peopling of the Americas as Inferred from Ancient Genomics. **Nature**, v. 594, n. 7863, p. 356–364, jun. 2021.
- WILLIAMS, T. J. et al. Evidence of an Early Projectile Point Technology in North America at the Gault Site, Texas, USA. **Science advances**, v. 4, n. 7, p. eaar5954, jul. 2018.
- ZHENG, X. et al. A High-Performance Computing Toolset for Relatedness and Principal Component Analysis of SNP Data. **Bioinformatics**, v. 28, n. 24, p. 3326–3328, 15 dez. 2012.