

TIAGO FERRAZ DA SILVA



# INFERÊNCIAS DA HISTÓRIA HUMANA NA AMÉRICA DO SUL A PARTIR DE DADOS ARQUEOGENÉTICOS

Contribuições genômicas para a história dos grupos construtores de Sambaqui  
da Costa Sul-Sudeste brasileira

São Paulo

2021

**Arte**

Tiago Ferraz da Silva

Este trabalho foi desenvolvido no Laboratório de Genômica Populacional Humana da Universidade de São Paulo - USP, no departamento de Arqueogenética do Max Planck Institute for the Science of Human History e no Museu de Arqueologia e Etnologia da USP entre agosto de 2016 e setembro de 2021, com o financiamento do Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) - processo: 142005/2016-9, da Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) - processo: 2016/12371-1 e do Serviço Alemão de Intercâmbio Acadêmico (DAAD).

TIAGO FERRAZ DA SILVA

# INFERÊNCIAS DA HISTÓRIA HUMANA NA AMÉRICA DO SUL A PARTIR DE DADOS ARQUEOGENÉTICOS

Contribuições genômicas para a história dos grupos construtores de Sambaqui  
da Costa Sul-Sudeste brasileira

# INFERENCES OF SOUTH AMERICA HUMAN HISTORY FROM ARCHAEOGENETICS

Genomic contributions to the history of Sambaqui construction groups in the  
South-Southeast Brazilian Coast

Tese apresentada ao Programa de  
Pós-Graduação de Genética e Biologia  
Evolutiva para obtenção do Título de  
Doutor em Biologia Genética.

Área de Atuação: Arqueogenética

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Tábita Hünemeier

Coorientador: Prof. Dr. André Strauss

São Paulo

2021

## FICHA CATALOGRÁFICA

Ficha catalográfica elaborada pelo Serviço de Biblioteca do Instituto de Biociências da USP, com os dados fornecidos pelo autor no formulário:

*<https://biblioteca.ib.usp.br/ficha-catalografica/src/ficha.php>*

Ferraz da Silva, Tiago

Inferências sobre o povoamento da América do Sul a partir de dados arqueogenéticos: contribuições genômicas para a história dos grupos construtores de Sambaqui da Costa Sul-Sudeste Brasileira / Tiago Ferraz da Silva; orientadora Tábita Hünemeier; coorientador André Strauss -- São Paulo, 2021.

p.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Evolutiva.

1. Arqueogenética. 2. Sambaqui. 3. DNA antigo. 4. Demografia Histórica. I. Hünemeier, Tábita, orienta. II. Strauss, André, coorient. III. Título. Elisabete da Cruz Neves - CRB - 8/6228 Ferraz da Silva, Tiago

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE GENÉTICA E BIOLOGIA EVOLUTIVA  
LABORATÓRIO DE GENÔMICA POPULACIONAL HUMANA  
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOLOGIA EVOLUTIVA

Candidato(a): Tiago Ferraz da Silva

Título da Tese: Inferências da História Humana na América do Sul a partir de dados Arqueogenéticos: Contribuições genômicas para a história dos grupos construtores de Sambaqui da Costa Sul-Sudeste brasileira

Orientadora: Tábita Hünemeier

A comissão Julgadora dos Trabalhos de defesa da Tese de Doutorado, em sessão pública realizada a \_\_/\_\_/\_\_, considerou,

Aprovado(a)

Reprovado(a)

Examinador(a):

Assinatura:

---

Nome:

Instituição:

Examinador(a):

Assinatura:

---

Nome:

Instituição:

Examinador(a):

Assinatura:

---

Nome:

Instituição:

Presidente:

---

Nome: Tábita Hünemeier

Instituição: Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

Aos amigos, familiares e ancestrais que nunca tiveram a oportunidade de estudar.  
A todos aqueles que não puderam prosseguir.  
Em respeito aos que se foram e as comunidades tradicionais.  
Dedico as palavras e imagens desta tese.



*“... Broken down gods survive  
in the crevasses and mudpots  
of every beleaguered city  
where it is obvious  
there are too many bodies  
to cart to the ovens  
or galloves  
and our uses have become  
more important than our silence  
after the fall  
too many empty cases  
of blood to bury or burn  
there will be no body left  
to listen  
and our labor  
has become more important  
than our silence.  
Our labor has become  
more important  
than our silence.”*

Audre Lorde – *A song for many movements*



---

## Agradecimentos

*“...ele falou assim: nós temos olhos que se abrem para dentro, esses que usamos para ver os sonhos. O que acontece, meu filho, é que quase todos estão cegos, deixaram de ver esses outros que nos visitam. Os outros? Sim, esses que nos acenam da outra margem... - Estórias abensonhadas, 1994 de Mia Couto”*

As palavras retiradas do conto “Nas águas do tempo” de Mia Couto trazem-me mais que uma história fantástica. Nelas estão contidas histórias partilhadas por muitos de nós que esquecem de ver em si, o outro. Adverte-me “Seja gentil com você!”, com suas limitações e com todos aqueles que te guiaram por um caminho seguro à margem de um lugar melhor.

Em respeito e carinho a todos os panos a margem que me guiaram durante essa jornada, deixarei aqui meu simples, porém verdadeiro agradecimento aqueles que como tantos outros tornaram o caminho agradável e seguro.

Agradeço aos professores que tive a oportunidade de conviver, mesmo que por pouco tempo durante minha jornada acadêmica. Às professoras Eliane Santarém, Cristina Bonorino e Maria Antonieta, por me ensinarem a celebrar cada nova descoberta e a importância de partilhar o conhecimento adquirido.

Sou agradecido também ao professor Francisco Mauro Salzano, em memória, que com seu jeito simples me ensinou a respeitar e celebrar o outro em toda sua complexidade.

A professora Tábita Hünemeier por tornar possível o sonho de ser um cientista. Obrigado por acreditar, pelo apoio, confiança e suporte sempre que necessário. Aos professores André, Johannes, Tatiana, Sônia, Rodrigo e tantos outros que à sua maneira me ensinaram tantas coisas sobre a vida e a academia. Faltariam páginas e memória para descrever e agradecer a cada um pelo que aprendi.

Aos familiares e amigos que viveram esse doutoramento comigo, sentiram as frustrações e celebrações de cada conquista, dedico as palavras a seguir.

Minha família não é tradicional, não servimos ao modelo familiar proposto, porque somos um clichê “seres humanos complexos” e por mais que eu queira descrever e tornar único esse conjunto não aparentado de indivíduos, não terei como. Então tentarei expressar minimamente minha gratidão a essas pessoas tão especiais.

Aos meus pais biológicos (Rogério e Alvoir) e adotivos (Marco e Regina) meu mais sincero obrigado. Pela paciência, incentivo, carinho, acolhimento, longas conversas sobre as inquietudes da vida e maravilhosos quitutes feitos com tanto afeto. Esse título é de vocês, vocês tornaram possível!

Aos amigos queridos e irmãos de luta, seguem algumas palavras risonhas. Vocês estavam na linha de frente dessa luta o tempo todo e me sinto privilegiado de ter vocês; Giovanna, Phelipe, Nicole, Ana Laura, Cássio, Luisa, Priscilla Z. (Pri), Thainá, Cecili, Andressa, Dani, Tafinha, Gi, Raquel, Gauri e tantos outros que minha memória me impede de citar. Vocês à sua maneira se tornaram essenciais ao longo desta jornada - Obrigado.

As amigas e amigos de longa data. Lilian, minha irmã, nós não partilhamos o mesmo conjunto parental (risos), mas eu lembro quando entramos na PUCRS juntos, ambos bolsistas, filhos da classe trabalhadora. Se eu pudesse teria te guardado em uma caixinha para nunca perder, mas você cresceu tanto que agora não terei caixa suficiente para tal. Então deixarei eternizado aqui nossa amizade e gratidão por tornar possível habitar esse espaço, nem sempre gentil.

Isa, você esteve sempre presente, sempre acolhedora, seu amor e carinho foi um bálsamo pras noites ansiosas e sombrias. Dividimos um bocado de encrencas juntos, mas no final sempre achávamos um jeito de rir das situações absurdas da vida. Você é muito maior que qualquer tentativa de agradecimento, te adoro um tanto que não cabe em palavras.

Aos recém chegados, não sei se vocês sabem onde estão amarrando o barco de vocês... Mas posso dizer que alguns de vocês tornaram meus dias mais sorridentes. Mariana Inglez, não sei como expressar a gratidão que tenho por te conhecer "Ami" e por dividir esse espaço com você, então vou deixar aqui uma passagem de um dos meus poemas favoritos de Audre lorde, chamado Winds of the Orishas.

*"...the beautiful Oshun and I lie down together  
in the heat of her body truth my voice comes stronger  
Shango will be my brother roaring out of the sea  
earth shakes our darkness swelling into each other  
warning winds will announce us living  
as Oya, Oya my sister my daughter  
destroys the crust of the tidy beaches  
and Eshu's black laughter turns up the neat  
sleeping sand..."*

Aos amigos e colegas do Departamento de Arqueogenética do Instituto Max Planck de Ciência da História Humana, Rodrigo (Rock), Selina, Karen, Maité, Aisheen, Betsy, Irini, Michal, Maria e Thiseas obrigado pelo acolhimento e carinho. Em especial gostaria de registrar minha gratidão a essas três pessoas, Cosimo, Kathrin e Rita. Acredito que vocês não têm a dimensão do carinho que tenho por vocês três, que tiveram tanta paciência, generosidade e cuidado - Obrigado.

Aos colegas e amigos (as) do Laboratório de Genômica Populacional Humana, Renan, Cainã, Marcos e Maíra. Vocês tornaram o dia a dia mais leve, meus jovens. Obrigado por todo o *script* compartilhado, toda a ideia e proseado seguido de um bom “cafezin”.

Não sei se um dia essas palavras chegaram a vocês, mas não poderia deixar de eternizar minha gratidão a Lilian Kimura, Eli, Lisi, Maria, Helenice e Marcio. Obrigado pelas conversas, pelo acolhimento durante minha passagem pelo IB. Vocês são pessoas muito especiais, obrigado pelo carinho.

Lari, você foi uma peça chave e assertiva no final desse processo, agradeço de coração o carinho e o profissionalismo a cada novo desafio que enfrentamos.

Como disse o grande Emicida - “*Cê vai atrás desse diploma, com a fúria da beleza do Sol, entendeu? Faz isso por nós!*” e assim o farei.

Por fim, agradeço ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (CNPq) pelo auxílio financeiro inicial para esse projeto, à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa de estudos (Número do Processo: 2016/12371-1), ao Max Planck Institute for Science of Human History em especial ao diretor professor Johannes Krause pelo apoio financeiro - técnico; ao *Deutscher Akademischer Austauschdienst* - *German Academic Exchange Service* (DAAD) pelo suporte financeiro durante os dois anos de estágio no exterior e aos professores Fabrício R. Santos e Maria Cátira Bortolini pela generosidade pela hospitalidade durante as visitas aos respectivos laboratórios.

Obrigado.

# Sumário

---

Lista de figuras	4
Lista de abreviaturas e siglas	5
Declarações e parecer de ética	6
Introdução geral	7
1.1 DIVERSIDADE GENÉTICA DOS GRUPOS HUMANOS PRÉ-COLONIAIS DA AMÉRICA	7
1.2 EVIDÊNCIAS ARQUEOLÓGICAS PARA O POVOAMENTO ANTIGO DA AMÉRICA	10
1.3 HISTÓRIA POPULACIONAL DA COSTA ATLÂNTICA BRASILEIRA	15
1.4 ESTUDOS ARQUEOGENÉTICOS DE POPULAÇÕES INDÍGENAS SUL-AMERICANAS	19
1.5 ANCESTRALIDADE DOS POVOS INDÍGENAS E O CONTROVERSO SINAL AUSTRALO-ASIÁTICO	24
2. Objetivo geral	28
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	28
3. Lista de publicações	29
MANUSCRITO A – APRESENTADO E DISCUTIDO NA VERSÃO COMPLETA DESSA TESE	29
MANUSCRITO B – APÊNDICE B	29
4. Contribuições e síntese dos manuscritos que compõem a tese	30
5. Manuscrito A – removido da versão Simplificada	31
6. Discussão Geral – removido da versão Simplificada	31
7. Conclusões	32
8. Apêndices	32
8.2 Apêndice B. Deep genetic affinity between coastal Pacific and Amazonian natives evidenced by Australasian ancestry	33
Resumo	33
9.1 Abstract	37
9.2 Resumo	38
10. Referências do Corpo da Tese	39

---

## Lista de figuras

### INTRODUÇÃO

- Figura 1:** Representação gráfica dos principais sítios arqueológicos para contextualização de ocupação humana antiga na América..... 16
- Figura 2:** Tradições ceramistas do holoceno tardio..... 22

---

## Lista de abreviaturas e siglas

AP - Antes do Presente

DNA - Ácido desoxirribonucleico

aDNA - DNA antigo

km - quilômetros

mtDNA - DNA mitocondrial

SGAD - Sequenciamento Genômico de Alto Desempenho

PCA - *Principal Component Analysis* - Análise de Componentes Principais

PCR - *Polymerase Chain Reaction* - Reação em Cadeia da Polimerase

SNP - *Single-nucleotide polymorphism* - Polimorfismo de Base Única

UDG - *Uracil DNA Glycosylase*

MDS - *Multidimensional Scaling Plot*

UMAP - *Uniform Manifold Approximation and Projection*

3' - extremidade 3' da fita de DNA

5' - extremidade 5' da fita de DNA

UMG - Último Máximo Glacial

---

## Declarações e parecer de ética

As amostras antigas analisadas neste estudo fazem parte de um projeto binacional colaborativo entre o Laboratório de Arqueologia, Antropologia Ambiental e Evolutiva (LAAAE), o Laboratório de Genômica Populacional Humana (LGPH) da Universidade de São Paulo e o Instituto Max Planck de Ciência da História Humana (MPI-SHH) - Jena (Alemanha).

As porções ósseas foram escavadas e armazenadas em acervos arqueológicos Brasileiros e posteriormente cedidas ao nosso grupo de pesquisa por meio do contato direto com os pesquisadores representantes das instituições e coleções arqueológicas. As autorizações oficiais para transporte e realização de análises destrutivas para recuperação do aDNA preservado nesses espécimes foram concedidas por meio da submissão de pedido de autorização ao “Instituto do Patrimônio Histórico e Artístico Nacional” (IPHAN).

Os grupos indígenas contemporâneos aqui analisados em conjunto com as amostras antigas fazem parte do estudo publicado recentemente intitulado “*Deep genetic affinity between coastal Pacific and Amazonian natives evidenced by Australasian ancestry*” - Apêndice B e foram coletadas no banco de amostras biológicas de comunidades originárias do Laboratório de Evolução Humana e Molecular (LEHM) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, atualmente sob coordenação da professora Maria Cátira Bortolini.

A aprovação do comitê de ética para o estudo das populações indígenas utilizadas foi concedida pela Comissão Nacional de Ética em Pesquisa (CONEP; Pareceres N° 123 e 4599). O consentimento livre e esclarecido foi obtido de todos os participantes, em caso de indivíduos analfabetos o consentimento foi informado oralmente, e realizado dentro das premissas da Declaração de Helsinki (<https://www.wma.net/policies-post/wma-declaration-of-helsinki-ethical-principles-for-medical-research-involving-human-subjects/>). As permissões de ética do comitê de pesquisa aqui citado incluem consentimento oral, bem como o uso das informações resultantes das coletas em estudos populacionais e evolutivos.

---

## Introdução geral



### 1.1 Diversidade genética dos grupos humanos pré-coloniais da América

---

As relações de ancestralidade entre as primeiras levas migratórias humanas que se estabeleceram na América e as populações indígenas contemporâneas foram exploradas primeiramente através do estudo das informações genéticas contida em marcadores uniparentais como os fragmentos genômicos mitocondrial ou a porção não recombinante do cromossomo Y de populações nativas americanas modernas (BISSO-MACHADO *et al.*, 2011; BONATTO; SALZANO, 1997; SZATHMARY, 1993; TORRONI *et al.*, 1993).

Estudos mitocondriais descrevem uma diversidade genética nativa reduzida em comparação com outras partes do mundo, representada por apenas algumas linhagens os haplogrupos A2, B2, C1b, C1c, C1d, D1 e D4h3 (PEREGO *et al.*, 2010). Essas primeiras evidências genéticas, aliadas aos estudos paleontológicos, arqueológicos, linguísticos e ambientais, nos possibilitaram descrever, em termos bastante gerais, a passagem de algumas populações humanas (morfologicamente modernas) pelo estreito de Bering entre final do Pleistoceno - início do Holoceno (~24.000 e 16.000 AP) até a chegada de grupos humanos no extremo Sul patagônico.

A extensiva análise de pequenos fragmentos, como a região controladora, ou mesmo o genoma completo mitocondrial, sugere que os grupos ancestrais dos nativos americanos vindos do leste asiático teriam ficado isolados das outras populações de mesma origem por aproximadamente 15.000 anos. Em decorrência disso, houve acúmulo de mudanças genéticas causadas pelos processos microevolutivos. Assim, estes grupos se distanciaram geneticamente dos grupos siberianos, antes da entrada no continente e posterior expansão em direção ao Sul (KITCHEN; MIYAMOTO; MULLIGAN, 2008; TAMM *et al.*, 2007). Os dados genéticos corroboram com a hipótese de parada na região livre de gelo da Beríngia (*Beríngia Standstill model*) (SZATHMARY, 1993) que postula a permanência dos grupos pré-americanos no corredor de terra (Beríngia) que atualmente compreende as Montanhas *Verkhoyansk*, na Sibéria, até o rio Mackenzie, no Canadá, por alguns milhares de anos durante o último máximo glacial (WATSON, 2017). Embora estes modelos proponham a passagem e permanência de grupos humanos no “continente perdido - Beríngia” não há um



consenso sobre o local exato dessa diferenciação dos grupos pré-americanos ou mesmo sobre a rota migratória de entrada no continente americano.

O crescimento expressivo no número de genomas mitocondriais antigos e modernos publicados recentemente nos permitiu reavaliar as flutuações em frequência dos principais haplogrupos americanos ao longo do tempo e identificar sub-haplogrupos. Tal fato tornou possível observar a estabilidade em frequência de algumas linhagens por milhares de anos em algumas regiões, bem como mudanças de prevalência de variantes em outras. Como exemplo, o haplogrupo D4h3a é encontrado em maior frequência entre as amostras antigas do Sul americanas anteriores a 8.000 AP e com restrita representatividade entre as os povos indígenas recentes do holoceno tardio (~3.000 AP) (MORENO-MAYAR *et al.*, 2018; POSTH *et al.*, 2018b; ROCA-RADA *et al.*, 2021).

Assim como a redução da variabilidade haplotípica encontrada entre linhagens maternas, as linhagens paternas dos povos indígenas americanos também apresentam um padrão similar quando comparadas com a variabilidade mundial. Apresentam de tal modo quatro linhagens independentes Q-M3, Q-CTS1780, Q1a-M8 e Q1b-C128, dentre as quais a Q-M3 é a mais frequente nos indivíduos modernos e Q1b-C128, uma das variantes mais raras (PINOTTI *et al.*, 2019).

No que se refere à história antiga dos grupos americanos contada através das linhagens masculinas também é proposta uma permanência dos grupos pré-americanos na Beríngia, porém mais curta que a estimada através das linhagens maternas, não excedendo 4.600 anos. Essa parada teria sido seguida pela expansão dos grupos paleoamericanos em toda a extensão do território de forma rápida e possivelmente posterior a 15.000 AP (PINOTTI *et al.*, 2019).

O nosso entendimento sobre a diversidade dos povos indígenas contemporâneos americanos está fundamentado na reduzida informação genômica disponível. Ainda há poucos genomas completos de grupos nativos brasileiros publicados e os dados genômicos de painéis comerciais talvez não representem a diversidade genética intra-continental existente (PATTERSON *et al.*, 2012). Contudo, os estudos autossômicos disponíveis evidenciam a ancestralidade compartilhada entre os grupos do Leste da Ásia e os povos indígenas americanos, corroborando os achados dos marcadores uniparentais e tornando explícita a possível origem dos primeiros grupos americanos na Beríngia (REICH *et al.*, 2012; WANG *et al.*, 2007).

Considerando o número de levas migratórias necessárias para explicar a variação dos povos originários estudados é possível concluir, com base nos dados autossômicos, que grande parte dos achados genéticos tendem a corroborar o modelo de uma única entrada, e

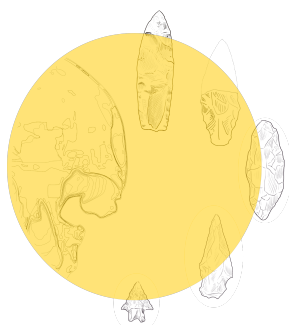
portanto, seguido de uma diferenciação rápida dos grupos holocênicos em resposta à eventos microevolutivos presentes durante a expansão dos grupos humanos na América do Sul (BARBIERI *et al.*, 2019; CASTRO E SILVA *et al.*, 2020; REICH *et al.*, 2012).

Do ponto de vista genético, os povos originários brasileiros descendem de uma linhagem genética que se diferenciou dos grupos andinos, dando origem a divisão Andes e Amazônia ou Leste-Oeste continental (GNECCHI-RUSCONE *et al.*, 2019). No entanto, o isolamento atribuído às linhagens genéticas que representam essas macro-ecorregiões (Andes e Amazônia) tem sido revisto a partir de evidências de conexão genética entre e dentre grupos nativos amazônicos e andinos (BARBIERI *et al.*, 2019). A teorização do uso de rotas costeiras de ocupação humana também tem ganhado notoriedade no debate acadêmico com o aumento da representação genética de povos indígenas nos estudos populacionais humanos (CASTRO E SILVA *et al.*, 2021, 2020)

Em termos bastante gerais, após a invasão europeia no século XVI, a longa história de tráfico humano e escravização de povos africanos adicionou mais complexidade à história dos povos indígenas Sul-americanos. O processo violento de miscigenação e o genocídio das comunidades indígenas e negras, principalmente no território brasileiro, deram início ao processo histórico de apagamento dos grupos originários e surgimento de um estereótipo de uma população miscigenada atribuído aos grupos humanos brasileiros pós-coloniais (NASCIMENTO, 2016)

O estudo recente de grupos indígenas brasileiros miscigenados, autodeclarados Tupiniquim, nos proporcionou novas perspectivas sobre a expansão Tupi no território brasileiro e conectou populações amazônicas e costeiras a um processo de dispersão em duas vias: uma ao Sul do território - associada à expansão de grupos Guarani na região sudoeste e outra pela costa atlântica chegando à região do Espírito Santo, local de residência dos descendentes povos Tupiniquim e Tupinambá (CASTRO E SILVA *et al.*, 2020). Esses achados são importantes porque testam as hipóteses de expansão dos grupos falantes de língua Tupi descritas através das evidências linguísticas e arqueológicas (CASTRO E SILVA *et al.*, 2020).

Em que pese o fato de trazerem evidências contundentes e importantes para o entendimento dos processos demográficos e genéticos associados às dinâmicas populacionais pré-coloniais de povoamento Sul-americano, tais estudos não nos permitem investigar o passado humano desses grupos originários com maior grau de refinamento. Neste sentido, seguem em aberto questões de longa data sobre a relação entre os povos indígenas contemporâneos e os diversos grupos antigos presentes nos registros arqueológicos espalhados pelo continente americano.



## 1.2 Evidências arqueológicas para o povoamento antigo da América

---

A temporalidade das ocupações humanas no continente americano foi ponderada em duas vertentes ideológicas distintas, uma que se apoia em evidências arqueológicas que apontavam para cronologias mais amplas e antigas muito anteriores ao complexo Clovis (possivelmente anteriores ao fim do UMG) e outra que considera como válidas apenas cronologias mais restritas e recentes (BUENO; DIAS; ISNARDIS, 2021).

As cronologias mais antigas foram consideradas controversas e contrastavam com a hipótese popularmente aceita, conhecida como *Clovis-first*, que apresentava evidências de presença humana na América, temporalmente próxima ao fim do UMG (~16.000 AP). Tal hipótese foi estruturada com base nos achados arqueológicos que caracterizavam uma indústria lítica descrita pela primeira vez em um sítio arqueológico na região sudoeste dos Estados Unidos próximo a cidade Clovis (COOK, 1926).

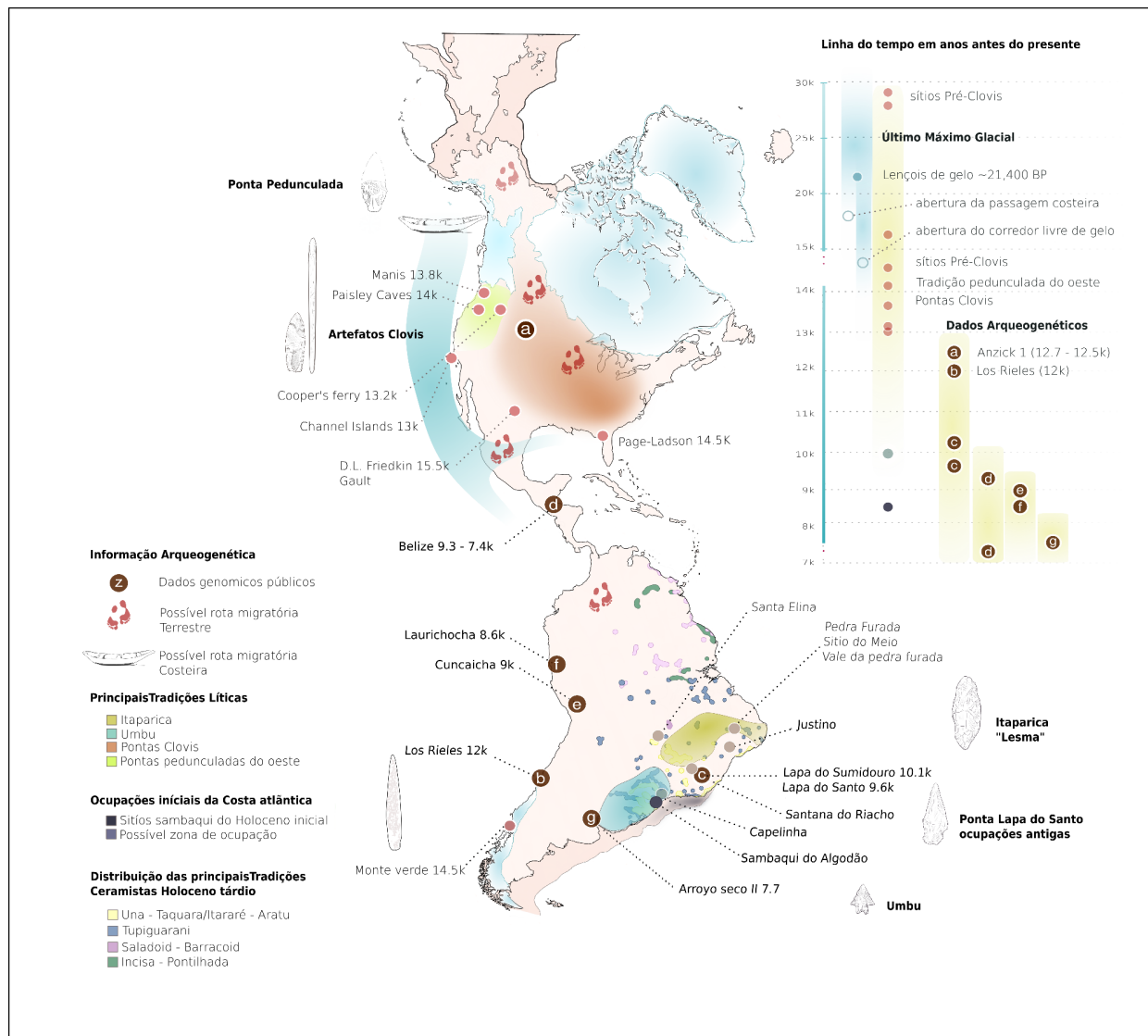
Posteriormente, esses artefatos líticos foram agrupados em um complexo tecno-cultural conhecido popularmente como "Pontas Clovis" (COOK, 1926; LYNCH, 1974). A ampla distribuição das pontas bifaciais foi o fio condutor da hipótese que defendia que os grupos humanos que produziram esses artefatos líticos representavam os primeiros grupos americanos, tornando a hipótese *Clovis-first* o foco dos debates arqueológicos sobre a história profunda de povoamento da América (HAYNES, 1964; SUTTER, 2021).

Contudo, nos últimos anos o modelo *Clovis-First* tem sido desconstruído dando espaço ao crescente número de evidências consistentes que suportam a presença humana na América durante o UMG e, portanto, pré-Clovis. O conjunto de evidências de ocupações na costa do Pacífico anteriores a Clovis vem crescendo em importância (BRAJE *et al.*, 2017). A presença de peças líticas distintas às Pontas-Clovis como os projéteis pedunculados encontrados no sítio Paisley Cave no Oregon - ~14.000 AP; Page Ladson - 14.550 AP; Cooper's Ferry em Idaho- ~16.500; Gault Sítio arqueológico localizado no Texas, datação anterior a ~16.000 (LOE); Debra L. Friedkin no Texas, o sítio apresenta uma quantidade robusta de artefatos datados ~13.200 e 15.500 AP (DAVIS *et al.*, 2019; JENKINS *et al.*, 2014; WATERS, 2019; WATERS *et al.*, 2011, 2018). Somadas, essas evidências deram origem ao que ficou conhecido como Tradição Pedunculada do Oeste, cujos artefatos têm um papel

importante para o entendimento da história profunda paleoamericana do Pleistoceno superior (~11.500 AP) por representarem a diversidade de tecnologias líticas dos grupos humanos que possivelmente habitaram as regiões de refúgio na Beríngia durante o UMG, assim como dão suporte à hipótese da entrada dos primeiros americanos via costa do Pacífico.

No que diz respeito às ocupações mais antigas da América do Sul, podemos destacar que os achados descritos a seguir foram centro de um extenso debate na comunidade científica sobre a confiabilidade das estimativas e dos registros encontrados. A região da serra da Capivara no Nordeste do Brasil apresenta registros de ocupações humanas com datações radiocarbônicas calibradas anteriores a 29.000 AP (e.g. sítios como Pedra Furada, Sítio do Meio e Vale da Pedra Furada). Similar à região Nordeste, o sítio Santa Elina na região Centro-Oeste brasileira também possui datações anteriores a ~ 25.000 AP. Esses achados motivaram o início de um longo debate sobre o possível efeito de contaminação no processo de datação dos registros arqueológicos encontrados e os impactos desses nas estimativas até então produzidas. Entretanto, dentro do contexto de povoamento Sul-americano, parece haver um consenso acadêmico no que diz respeito aos vestígios de ocupação humana encontrados em Monte Verde, no Chile, datado em aproximadamente ~18.500 e 14.500 AP (STRAUSS *et al.*, 2020; SUTTER, 2021)- Figura 1.

Considerando os sítios Sul americanos com a presença de esqueletos do final do Pleistoceno - início do Holoceno podemos destacar o sítio Los Rieles no Centro Norte do Chile, datado em ~12.000 anos; a região de lagoa Santa em Minas Gerais - Brasil (e.g sítio Lapa do Sumidouro - ~10100 AP, Lapa vermelha IV - ~11.000 e Lapa do Santo - 9.600 AP); sítio Santana do Riacho que apresenta sepultamentos datados em ~10.000 AP; o sítio Justino localizado na sub-região do Xingó no Sergipe, nordeste do Brasil, datado em ~8.900 AP; o sítio Toca dos Coqueiros na região da serra da Capivara, com um esqueleto diretamente datado em ~9.500 AP (JACKSON; MÉNDEZ; ASPILLAGA, 2012; MENÉNDEZ *et al.*, 2021; STRAUSS *et al.*, 2020) - Figura 1.



**Figura 1: Representação gráfica dos principais sítios arqueológicos para contextualização de ocupação humana antiga na América.** No canto superior direito há síntese dos principais eventos durante o processo de povoamento em uma escala temporal. As formas sob o mapa em preenchimento de cor em degradê e transparência representam uma abstração da distribuição geográfica das principais indústrias líticas do Holoceno inicial (adaptado de Waters 2019 e Strauss et al. 2020). As formas em preenchimento de cor sólida representam as distribuições das principais tradições ceramistas no território brasileiro durante o Holoceno tardio (adaptado de De Souza, Mateos, and Madella 2020). No canto inferior esquerdo do mapa estão as descrições para os símbolos e cores utilizados na síntese gráfica dos principais eventos que contribuíram para a história profunda da América.

Entre a transição que marca o final do Pleistoceno e o início do Holoceno (entre 12.5–8.0 AP) podemos considerar três horizontes arqueológicos que foram importantes para

a contextualização dos eventos migratórios que resultaram da ocupação do território brasileiro. Em ordem cronológica, o primeiro caracteriza a ocupação das florestas tropicais e da região do cerrado entre ~12.000 - 11.000 AP, o qual é representado por indivíduos que apresentavam modo de subsistência caçador-coletor e hábitos produtores de projéteis unifaciais, alongados e plano-convexos conhecidos como lesmas, característicos da indústria lítica reconhecida posteriormente como tradição Itaparica (BUENO; DIAS, 2015; STRAUSS *et al.*, 2020).

O segundo horizonte marca a ocupação do extremo Sul continental e da paleo-ecorreção de Mata Atlântica entre ~10.000 - 8.000 AP. A sazonalidade das ocupações se torna mais evidente nos registros arqueológicos durante esse período. Os grupos humanos que correspondem a esse período baseavam seu modo de subsistência na caça e coleta, utilizando-se de artefatos líticos distintos dos grupos do Brasil Central e Nordeste (tradição Itaparica), caracterizados pela presença de lascas associadas e projéteis bifaciais com haste, usados como pontas de flechas ou lanças, reconhecidos como tradição Umbu (ARAUJO, Astolfo G M, 2014; BUENO; DIAS, 2015).

Em um contexto regional podemos destacar os artefatos líticos presente na região de Lagoa Santa. que apresentam certa variabilidade de formas, materiais e objetos líticos fabricados durante o longo processo de ocupação do território, alguns semelhantes aos produzidos ao Sul do território brasileiro, outros às pontas plano-convexas do Brasil Central e Nordeste. Contudo, para explicar a rara presença de projéteis líticos do Holoceno inicial na região, os especialistas propõem que a região de cavernas de Lagoa Santa serviria de área confluência de tradições líticas - possivelmente de contato entre esses grupos humanos e/ou um local de ativa movimentação e passagem de grupos humanos antigos (ver Strauss *et al.* 2020 para uma revisão mais detalhada).

Por fim, a ocupação humana da costa atlântica brasileira marca o terceiro horizonte tecno-cultural composto por uma diversidade de contextos arqueológicos regionais que praticavam um modo de subsistência baseado na utilização dos recursos marinhos/fluviais e na construção de montes ou montículos conhecidos como concheiros ou Sambaquis (DEBLASIS; GASPAR, 2009).

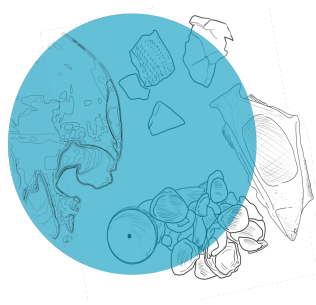
Os Sambaquis representam as evidências arqueológicas de ocupação litorânea atlântica mais antigas entre ~8.600 e 1.000 AP. A existência de ocupações anteriores a 10.000 AP na linha costeira brasileira foi proposta tendo como horizonte teórico o estudo aprofundado dos registros arqueológicos deixados pelos grupos costeiros e lacustres (CALIPPO, 2010; GASPAR *et al.*, 2008). Entre os assentamentos humanos no litoral Sul-americano anteriores às cronologias encontradas no território brasileiro, podemos

destacar os sítios Monte Verde - ~14.500 AP, na costa do Chile e Huaca Prieta ~14.200 AP, na costa do Peru (DILLEHAY, 1999; DILLEHAY *et al.*, 2012).

De acordo com os estudos teóricos sobre horizonte tecno-cultural da costa atlântica Sul, a ocupação da região costeira seria anterior às cronologias propostas com base nos registros arqueológicos disponíveis. Partindo do estudo aprofundado das relações dos grupos construtores de Sambaquis com os recursos e com o paleoambiente seria plausível assumir que os ancestrais dos grupos Sambaquis teriam ocupado a plataforma costeira exposta durante o UMG. Com a elevação do nível do mar no final do UMG, os descendentes dessas primeiras populações costeiras teriam migrado para o interior, habitando as áreas férteis ao longo da costa à medida que o nível do mar subia (CALIPPO, 2010).

No entanto, os registros arqueológicos mais antigos para populações construtoras de Sambaquis estão localizados a alguns quilômetros da Costa Atlântica (e.g o Sambaqui fluvial Capelinha (NEVES, W.A. *et al.*, 2005) no vale do Ribeira, São Paulo, e o Sambaqui fluvial Taperinha (ROOSEVELT *et al.*, 1991) na região amazônica de Santarém, ambos com datações do Holoceno inicial entre 8.000 e 10.000 AP). Já as ocupações litorâneas são posteriores a essas cronologias (e.g Sambaqui do Algodão - ~8.700 AP na região Sudeste - Rio de Janeiro (LIMA, T. A. *et al.*, 2002), Cambriu Grande - ~7.800 AP (CALIPPO, 2004) e o sítio Caipora - ~7.400 AP na Região Sul em Santa Catarina (GIANNINI *et al.*, 2010).

A ausência de registros mais antigos preservados na plataforma costeira atlântica - atualmente submersa - levou os especialistas a considerar que a hipótese de origem mais parcimoniosa das sociedades costeiras seria nas áreas mais afastadas da costa, no interior continental e posteriormente esses grupos caçadores/pescadores-coletores migraram para a zona costeira (CALIPPO, 2010). A hipótese de ocupação da plataforma costeira, contudo, não foi totalmente descartada. Aliada à essa teoria, a hipótese de dispersão dos grupos humanos vindos da América do Norte - entre 20.000 e 15.000 AP, seguindo uma rota migratória litorânea pela costa do Pacífico até o istmo do Panamá e posteriormente se ramificando em duas rotas migratórias principais, uma seguindo a costa do Pacífico e outra atlântica (DAVIS; MADSEN, 2020; ERLANDSON *et al.*, 2007; ERLANDSON; BRAJE, 2015), coloca as ocupações litorâneas iniciais no centro dos debates de origem, diversidade e estruturação dos grupos construtores de Sambaquis.



### 1.3 História populacional da costa atlântica Brasileira

---

As populações que se estabeleceram na costa brasileira, entre 8.600 a 1000 AP são reconhecidas pelas centenas de estruturas monticulares construídas em praticamente toda a extensão litorânea e as margens de corpos d'água (VILLAGRAN, 2013). Esses sítios arqueológicos monticulares são resultado de um longo processo cultural de deposição de conchas, fauna marinha e um intrincado registro histórico-cultural dos grupos indígenas antigos que construíram esses espaços (DEBLASIS; GASPAR, 2009; GASPAR *et al.*, 2008). Conhecidos popularmente como Sambaquis, termo brasileiro de origem Tupi “*Tamba ki*”, usado pelos povos nativos falantes de língua para descrever os “montes de conchas” ou “amontoado de conchas” (PROUS, 1991) durante o processo de invasão/colonização europeia. Os grupos Sambaquis são um dos fenômenos demográficos mais expressivos da arqueologia brasileira costeira e são pouco compreendidos (DEBLASIS *et al.*, 2007; FIGUTI, 2008; GASPAR *et al.*, 2008; LIMA, Tânia Andrade, 2000).

Os “concheiros” ou “*shellmounds*” apresentam uma ampla distribuição geográfica que não compreende unicamente a Costa Atlântica brasileira. Desconsiderando a similaridade da aparência desses concheiros com os Sambaquis brasileiros, esses sítios espalhados pelo globo não representam uma unidade biológica amplamente distribuída ou evolutivamente conectada, podendo refletir unicamente uma convergência no que diz respeito à aparência macro-morfológica dos sítios em localidades e cronologias completamente diferentes (OKUMURA, 2007).

Os Sambaquis estão presentes nos registros arqueológicos históricos brasileiros desde o século XIX. No entanto, esses assentamentos só foram considerados acúmulos intencionais e incluídos nos debates acerca do significado simbólico sociocultural desses espaços muito recentemente (DE BLASIS *et al.*, 1998; DEBLASIS *et al.*, 2007; PROUS, 1991). Por um longo período histórico, os concheiros foram interpretados como grandes acúmulos



de restos alimentares ou depósitos ocasionalmente criados com a movimentação das marés durante o Holoceno (SCHEEL-YBERT *et al.*, 2009)<sup>1</sup>.

À medida que estudos arqueológicos mais aprofundados foram sendo realizados, os aspectos socioculturais e a magnitude das diferenças regionais dos sítios se tornam cada vez mais evidentes (OKUMURA, 2007; VILLAGRAN, 2013).

As mudanças na composição do substrato depositado sob as construções ou em sítios no entorno dos concheiros, o tamanho dos montes, a relação dos construtores com os recursos disponíveis, o cuidado com os mortos e os padrões de estruturação dos assentamentos tornam evidentes a diversidade e dinâmica populacional no Holoceno médio e tardio - em alguns casos é possível evidenciar um estreitamento de relações com grupos horticulturalistas do Planalto Meridional (DEBLASIS FARIAS, D., & KNEIP, A., 2014; DEBLASIS *et al.*, 2007; VILLAGRAN, 2013).

A presença dos Sambaquis no litoral brasileiro é descontínua do estado do Rio Grande do Sul até o Recôncavo Baiano, do estado do Maranhão até o Pará - havendo um desaparecimento dos registros arqueológicos na região de falésias do litoral nordeste brasileiro (DE BLASIS *et al.*, 1998).

Os concheiros tidos como monumentais estão concentrados na região Sul, principalmente na costa dos estados do Paraná e Santa Catarina, chegando até 30 metros de altura e 150 metros de diâmetro (Lima 1999-2000). Já os Sambaquis da região Sudeste localizados ao norte do Paraná são em geral menores, com poucos metros de altura (e.g. alguns dos sítios Sambaquis da costa do Rio de Janeiro com altura média dos montículos de 2m - DeBlasis et al. 2007) (Figura 2). Somado a isto, outro tipo de sítio costeiro é encontrado na Costa Sudeste brasileira, compostos por acumulações de sedimento fino, com pouca presença de pescado e menores que 1m. Esses sítios rasos ficaram conhecidos por “acampamentos costeiros” ou “Sambaquis tardios” e marcam um período tardio de ocupação da zona costeira, podendo ocorrer também sobre concheiros (DEBLASIS; GASPAR, 2009; VILLAGRAN, 2013) (Figura 2).

Em aproximadamente 500 AP os concheiros desaparecem do registro arqueológico dando lugar a outros tipos de ocupação que apresentam elementos que os conectam com grupos interioranos. A presença de solo, ausência de conchas como material construtivo principal, prevalência de restos de pescado no topo de alguns Sambaquis ou mesmo a presença de cerâmica sob as camadas superficiais são evidências robustas de mudanças

---

<sup>1</sup> Necessário salientar que tal reconhecimento tardio impacta na produção também tardia de políticas públicas voltadas à conservação dos registros arqueológicos presentes nesses contextos. A legislação brasileira que dispõe sobre monumentos arqueológicos e pré-históricos - Lei No 3.924 - é relativamente recente no que tange às políticas de conservação, oriunda da década 60.

significativas na dinâmica populacional da região litorânea (DEBLASIS FARIAS, D., & KNEIP, A., 2014; DEBLASIS *et al.*, 2007).

Os sítios Sambaquis do Sudeste são conhecidos pela ausência de indústrias cerâmicas associadas às camadas mais antigas dos assentamentos, baseando seu estilo de subsistência na pesca, caça e coleta.

Dentre as cerâmicas presentes nas regiões Sul e Sudeste, ao final da era sambaquiiana podemos destacar as tradições Tupiguarani e Taquara-Itararé, ambas diretamente relacionadas aos ancestrais das famílias linguísticas Tupi-Guarani e Jê do Sul, principais grupos etnolinguísticos que ocupavam a costa durante o Holoceno tardio (DE SOUZA; MATEOS; MADELLA, 2020b; NOELLI, 2008).

As populações tradicionais que habitavam a costa brasileira antes da invasão européia em sua maioria pertencem ao tronco linguístico Tupi, dentro do qual a família linguística Tupi-Guarani teria sido mais amplamente distribuída (do Rio Grande do Sul ao Amapá), porém não a única (e.g os Tupinambás, tupiniquins, Botocudos ou Tapuias e Puris - Macro-Jê no litoral Sudeste) (BENTIVOGLIO; OLIVEIRA, 2015). Os registros arqueológicos e históricos nos apontam para uma migração mais recente dos grupos Tupi-Guarani do interior amazônico em direção a região litorânea brasileira poucas centenas de anos antes da chegada dos invasores europeus (NOELLI, 2008).

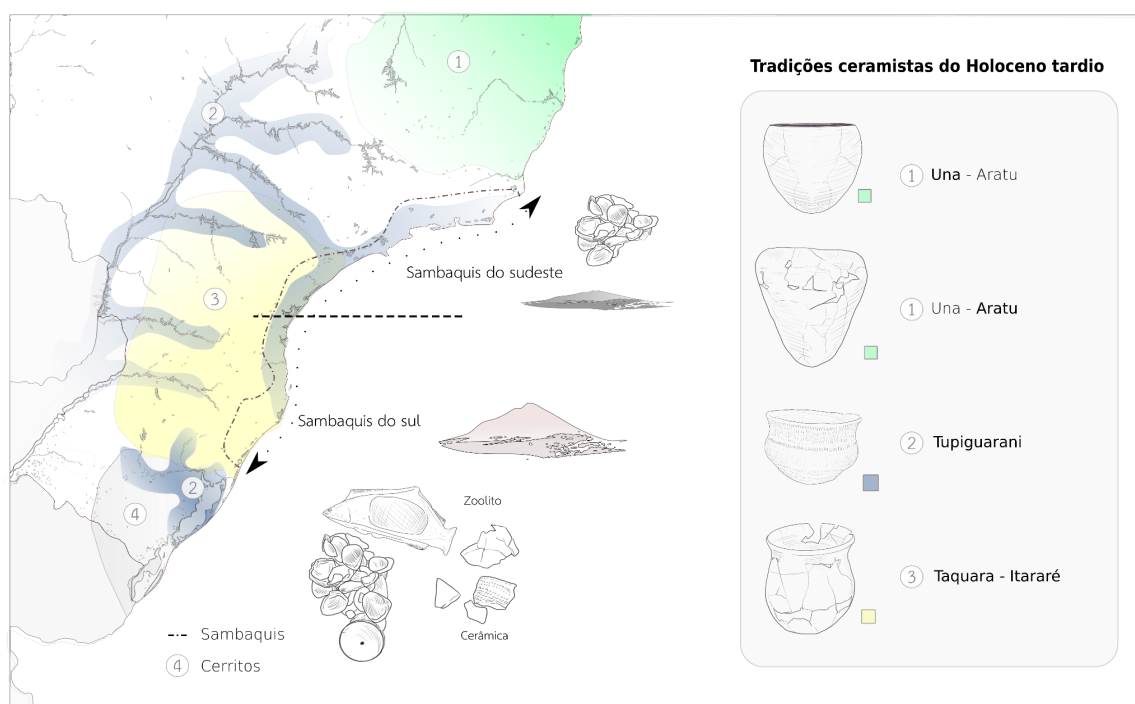
A presença de cerâmica Taquara-Itararé sob construções sambaqueiras na região de Laguna (DEBLASIS FARIAS, D., & KNEIP, A., 2014) e em outros locais da costa brasileira marca a chegada da expansão dos falantes das línguas Jê do Sul (Kaingang, Laklãnõ Xokleng e os extintos Kimdá e Ingáin) do planalto meridional brasileiro há cerca de 3.000 anos atrás até a chegada na costa depois de 2000 AP (ARAUJO, Astolfo Gomes de Mello, 2007; DE SOUZA; MATEOS; MADELLA, 2020b; DEBLASIS FARIAS, D., & KNEIP, A., 2014). As implicações socioculturais de tal evento permanecem um mistério, estando no centro dos debates sobre arqueologia costeira atlântica por décadas.

A chegada dos grupos interioranos no litoral brasileiro possivelmente marca um dos eventos demográficos mais importantes para a história profunda dos grupos Sambaqui. O desaparecimento dos registros arqueológicos característicos das ocupações antigas sambaqueiras está diretamente associado às interações socioculturais desses dos grupos locais e os recém chegados imigrantes do Planalto Meridional (DEBLASIS *et al.*, 2007; GASPAR *et al.*, 2008; OKUMURA, 2007).

Dentre as tradições horticulturalistas ceramistas ancestrais dos falantes Jê podemos destacar as tradições *Una* e *Aratu* na região central (SCHMITZ; ROGGE, 2008; SOARES, 2013) - associado então aos grupos ancestrais ou proto-jê do Planalto Central e a tradição

*Taquara Itararé* diretamente associada aos grupos proto-jê do Planalto Meridional (NOELLI; DE SOUZA, 2017) - Figura 2.

Contemporâneos à chegada de grupos interioranos à costa estão os cerritos de índios ou aterros que são sítios arqueológicos monticulares do Holoceno tardio, amplamente distribuídos nas áreas úmidas do estado do Rio Grande do Sul (*Wetlands*), Costa Atlântica Sul e região que compreende o Uruguai (IRIARTE *et al.*, 2017)- Figura 2. As ocupações dos Cerritos podem ser divididas em duas fases distintas: uma mais antiga marcada pela ausência de registros cerâmicos nos montes (~4.700 a 3.000 AP) e ocupações mais recentes, portanto posteriores a 3.000 AP, representando a fase ceramista dos construtores de Cerritos (IRIARTE *et al.*, 2017).



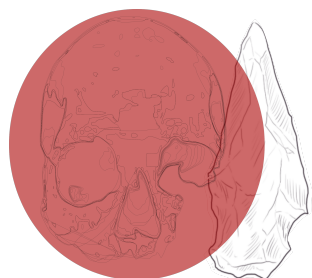
**Figura 2: Tradições ceramistas do Holoceno tardio.** Representação gráfica das principais tradições ceramistas relevantes para o contexto de ocupação da Costa Sudeste Sul atlântica. À direita apresentamos algumas formas cerâmicas características de cada tradição, indicada por números e cores no mapa à esquerda.

Assim como os Cerritos, alguns sítios Sambaqui da região de Laguna no litoral Sul de Santa Catarina (Brasil) apresentam uma fase de ocupação dos sítios mais antiga sem a presença de cerâmica associada aos níveis arqueológicos e ocupações tardias com presença de cerâmica entre as deposições mais recentes.

O sítio arqueológico Galheta IV é um sítio cerimonial situado entre dezenas de outros Sambaquis da região de Laguna. Porém, esse concheiro apresenta características peculiares e o distingue dos outros concheiros da região, sendo um dos sítios amostrados que

evidencia a chegada de cerâmica associada à tradição Taquara-Itararé nas camadas mais superficiais, e portanto mais recentes do sítio (DEBLASIS FARIAS, D., & KNEIP, A., 2014)

A dinâmica cultural na região litorânea de Santa Catarina nos oferece uma oportunidade única de tornar evidente se a transição tecno-cultural observada entre os “Sambaquis clássicos” ou concheiros e os assentamentos Sambaqui com cerâmica representam o desaparecimento imediato dos construtores de Sambaqui da região com a chegada dos novos migrantes, caracterizando uma substituição dêmica ou se tal fato foi um processo gradual de aculturação e miscigenação, ou simplesmente a difusão tecno-cultural de ideias entre povos do interior e litoral (DEBLASIS FARIAS, D., & KNEIP, A., 2014; DEBLASIS *et al.*, 2007; FIGUTI, 2008; GASPAR *et al.*, 2008; HUBBE; HANIHARA; HARVATI, 2009; OKUMURA, 2007; VILLAGRAN, 2013).



#### 1.4 Estudos arqueogenéticos de populações indígenas Sul-americanas

---

O desenvolvimento tecnológico associado aos métodos de amplificação de DNA por PCR e, posteriormente, ao sequenciamento genômico de alto desempenho (SGAD) foi a força motora do estudo de populações humanas no mundo todo. Em compasso a esses avanços tecnológicos, a habilidade de extrair e sequenciar fragmentos de DNA preservado por milhares ou centenas de anos em tecidos orgânicos tem sido aprimorada de forma exponencial, principalmente nas últimas décadas (ORLANDO *et al.*, 2021; PÄÄBO *et al.*, 2004).

Atualmente, é possível extrair aDNA de diversas fontes biológicas como coprólitos (POINAR *et al.*, 2003), solo (SLON *et al.*, 2017), ossos (PINHASI *et al.*, 2019, 2015), tecidos mumificados (SCHUENEMANN *et al.*, 2017), materiais inorgânicos usados por grupos antigos como betume e goma (JENSEN *et al.*, 2019), cálculo dentário (ZIESEMER *et al.*, 2019) e plantas (KISTLER *et al.*, 2020). Tais feitos demonstram o amplo potencial metodológico do aDNA para inferências históricas de grupos passados.

O sucesso na obtenção dos genomas antigos se deve também ao estado de preservação do material biológico encontrado. Os processos naturais de decomposição *post mortem*, como a fragmentação do DNA, as modificações químicas nos grupamentos amino dos nucleotídeos e as elevadas taxas de contaminantes presentes nas amostras levam esse material a um estado de precariedade, tornando-o vulnerável a pequenos níveis de

contaminação residual após extração e preparação de bibliotecas (DABNEY; MEYER; PÄÄBO, 2013).

As condições climáticas como temperatura, umidade e acidez do solo desempenham um papel importante para a conservação do DNA endógeno na matriz óssea (KONTOPOULOS *et al.*, 2019). A proporção de aDNA pode variar expressivamente em uma escala global, entre as diferentes regiões geográficas, e em menor escala, entre indivíduos ou materiais de um mesmo sítio arqueológico ou mesmo entre elementos ósseos de um mesmo indivíduo (PARKER *et al.*, 2020; PINHASI *et al.*, 2015). Em regiões quentes e úmidas como os trópicos, os desafios técnicos do estudo do aDNA são maiores, devido à limitada quantidade de DNA endógeno presente no material e consecutivamente à cobertura genômica humana sequenciada.

Dentre algumas das aplicações do aDNA nos estudos sobre a história humana estão; I - investigar a relação entre humanos morfologicamente modernos e os outros representantes do gênero *Homo*, como Neandertais e Denisovanos; II - estimar possíveis rotas migratórias nos processos de dispersão humana ao longo do globo; III - investigar eventos locais de mistura recente, radiações e substituições dêmicas; IV - reconstruir relações de ancestralidade (consanguinidade) entre grupos; V - investigar processos evolutivos que moldaram as populações do passado e como essas frequências alélicas mudaram ao longo do tempo.

Os estudos de relações de ancestralidade a partir dos dados genômicos de grupos modernos não foram capazes de resolver algumas questões históricas com precisão, devido a diversas limitações dos dados disponíveis. Motivados por essa carência de resolução, os estudos arqueogenéticos têm contribuído com a contextualização da diversidade genética antiga e com o refinamento dos modelos de povoamento humano no mundo.

O primeiro genoma americano antigo foi publicado em 2010. No estudo foram avaliadas pequenas porções de cabelo humano preservadas através de milhares de anos na região permanentemente congelada do Ártico - permafrost de Qeqertasussuk, em um depósito cultural associado à tradição Saqqaq do entorno da Baía Disko - Groenlândia. As ocupações humanas antigas na região datam de 4.750 a 2.500 AP (RASMUSSEN, M *et al.*, 2010).

As excelentes condições ambientais de preservação do aDNA associadas ao sítio Saaqaq possibilitaram o sequenciamento e captura de 79% do genoma diplóide desse espécime. Além de apresentar aproximadamente 350.000 SNPs com alta cobertura, o que permitiu que os autores concluíssem que o espécime em questão apresentou um mosaico genético diferente aos demais nativos americanos. Com base em evidências contundentes

desse distanciamento genético foi possível propor que Saaqqaq descende de uma onda migratória distinta a que deu origem aos grupos nativos americanos atuais (RASMUSSEN, M *et al.*, 2010).

Assim, tal evidência apontou para presença de pelo menos dois eventos migratórios distintos vindos da região do Nordeste asiático, ocupando a região da Beríngia e adentrando o continente americano durante o fim último máximo glacial, o que caracteriza a leva migratória que deu origem aos grupos americanos, bem como a outra, mais recente, que deu origem aos grupos árticos (RASMUSSEN, M *et al.*, 2010).

As evidências arqueogenéticas para história de povoamento da região Polar Ártica demonstram, de forma sintética, uma complexa relação entre os grupos que povoaram a região durante ~5.000 AP. Há evidências robustas de proximidade genética entre os Paleo-Inuit e a linhagem fundadora dos grupos do ártico americano, falantes de língua Aleut, sugerindo um processo de continuidade genética corroborado pelas evidências de continuidade na cultura material desses grupos (FLEGONTOV *et al.*, 2017). Já os grupos recentes “Thule-Inuit” ~ 1,350 – 1,150 apresentam evidências genéticas de substituição demica dos assentamentos originais associada a chegada de grupos migrantes do Nordeste Asiático.

No que diz respeito às relações de ancestralidade com grupos nativos americanos antigos e contemporâneos norte-americanos, os grupos indígenas falantes de língua Na-Dene apresentam uma contribuição genética substancial associada aos Paleo-Inuit. Estima-se que os grupos Paleo-Inuit e ancestrais dos Na-Dene viveram em simpatria por pelo menos mil anos, apesar dos esparsos registros arqueológicos que suportem tal contato (FLEGONTOV *et al.*, 2017).

Por fim, a ausência de sinais de fluxo gênico entre as populações indígenas contemporâneas Sul-americanas e os grupos do ártico americano (Paleo-Inuit e Thule-Inuit) reforça a presença de ondas migratórias distintas para a formação das linhagens originárias de populações ao norte e ao Sul da distribuição continental (FLEGONTOV *et al.*, 2017).

Desde a publicação do primeiro genoma americano, diversos outros espécimes foram analisados. O indivíduo Anzick-1 ficou notoriamente conhecido por ser o único indivíduo antigo representante da tradição lítica Clovis (datado em 12,800 anos AP) a ter seu DNA analisado. A análise dos dados genômicos desse espécime com mais de 25% de DNA endógeno não deixou dúvidas quanto à proximidade genética com os grupos nativos americanos atuais. Anzick poderia ser um descendente direto do grupo ancestral comum nativo americano (RASMUSSEN, Morten *et al.*, 2014), o que mostra-se em acordo com os

modelos anteriores propostos com dados mitocondriais de populações contemporâneas. Os referidos modelos previam a expansão de uma única leva ancestral nativa americana; entretanto, o sequenciamento em ampla escala de diversos genomas americanos antigos e modernos tem nos mostrado um cenário de ocupação mais complexo e com delimitações entre linhagens menos definidas.

Partindo da análise de 91 genomas antigos de duas regiões geográficas distintas, com presença humana em pelo menos ~13.000 AP, sendo elas as ilhas do canal da Califórnia - *California Channel Islands* na região oeste e *Southwestern Ontario* (ASO) na região leste da América do Norte, foi proposta a subdivisão das linhagens ancestrais dos grupos nativos americanos em duas (ancestralidades A e B) com a finalidade de explicar a diversidade genética encontrada na América. A primeira (Anc. A) representa o conjunto de indivíduos que compartilham alelos em excesso com o indivíduo Clóvis (Anzick 1) e subsequentemente com grupos indígenas centro-sul americanos. A segunda leva teria dado origem ao grupo ASO (SCHEIB *et al.*, 2018).

Ademais, os autores demonstram que essas linhagens não ficaram isoladas por muito tempo, dando origem a grupos que apresentam diferentes proporções de ambas ancestralidades associadas ao contato dessas duas linhagens genéticas como Surui, *Northern Channel Islands* e Santa Bárbara que apresentam contribuições similares de ambas ancestralidades; o grupo Pima presente na região centro-sul do Arizona que apresenta uma contribuição maior do ramo ancestral B; por fim, *Early San Nicolas*, que apresenta o padrão inverso carregando uma maior contribuição genética associada a ancestralidade A e portanto mais próxima a Clovis (SCHEIB *et al.*, 2018).

A ampliação do número de espécimes antigos estudados (de diferentes regiões da América e períodos) deu suporte a subdivisão das ancestralidades A e B. Além de demonstrar que a afinidade genética entre Anzick e os grupos indígenas contemporâneos também pode ser identificada entre alguns grupos-indivíduos do Holoceno inicial da região central e Sul-americana (e.g. a ocupação antiga dos sítios Mayahak Cab Pek ~9.300AP, Los Rieles ~12.000AP e Lapa do Santo ~9.600 AP) (POSTH *et al.*, 2018a).

Para além de uma afinidade genética, com o indivíduo Clóvis foi possível delimitar outras duas ancestralidades que contribuíram para o arcabouço genético dos grupos indígenas antigos e atuais da América central e Sul, sendo estas; a linhagem que deu origem ao componente genético predominante nos grupos indígenas atuais, representada pelos grupos-indivíduos de sítios arqueológicos localizados na Argentina, Belize, Brasil, Chile e Peru (Arroyo Seco 2 ~7.700 AP, Saki Tzul ~7.400 AP, Laranjal ~6.700 AP, Cuncaicha ~9.000

AP, e Lauricocha ~8.600 AP) e uma linhagem genética específica que deu origem aos grupos tardios (~4.200 AP) da região central dos Andes (POSTH *et al.*, 2018a).

Esses achados têm implicações diretas sobre os modelos de povoamento da América, trazendo evidências robustas de uma subestruturação da população fundadora e diferenciação dos grupos que ocuparam a América do Sul. Apesar da ausência de testes específicos que estimem o período de chegada dos ancestrais dos povos indígenas atuais, seria plausível considerar que a diversificação dos descendentes da ancestralidade A ocorreu logo após a separação da linhagem ancestral norte americana B entre ~17.500 a 14.600 AP (MORENO-MAYAR *et al.*, 2018; POSTH *et al.*, 2018a).

A rápida diversificação dos grupos humanos Sul-americanos durante o processo de povoamento ainda é pouco entendida. Os dados genômicos, disponíveis indicam uma expressiva continuidade populacional a partir de 9.000 AP em algumas regiões do continente Sul-americano (MORENO-MAYAR *et al.*, 2018; POSTH *et al.*, 2018a). Entretanto, em uma escala local podemos observar que os cenários de ocupação humana em regiões mais ao extremo Sul continental, como a região Sul patagônica, por exemplo, são complexos e dinâmicos, apresentando sinais de continuidade genética dos povos nativos Sul patagônicos a partir de ~6.600 AP, seguido de evidências de fluxo gênico associado a transições tecno-culturais costeiras em um primeiro momento e tardiamente afetando os grupos continentais da região (NAKATSUKA *et al.*, 2020).

Os estudos recentes têm demonstrado o potencial dos dados arqueogenéticos em contribuir com a investigação de processo demográficos e questões histórico populacionais mantidas por décadas nos debates acadêmicos. Ponderando as limitações dos achados genéticos antigos descritos até o momento para regiões geograficamente importantes para a história humana na América, não é possível determinar a temporalidade dos eventos ou mesmo determinar de forma mais assertiva qual a ordem de chegada dos componentes populacionais antigos que contribuíram para o povoamento Sul-americano.





## 1.5 Ancestralidade dos povos indígenas e o controverso sinal australo-asiático

---

A ampliação da representação indígena nos bancos de dados genéticos vem ocorrendo a passos lentos nos últimos anos (BARBIERI *et al.*, 2019; CASTRO E SILVA *et al.*, 2020). A descoberta de uma contribuição genética não nativa americana (estimada entre ~3 a 5% dos SNP's analisados), anterior ao contato com populações europeias durante a invasão no século XVI, teve implicações diretas sobre os modelos demográficos que buscavam descrever a movimentação humana dos grupos originários na América (SKOGLUND *et al.*, 2015).

A presença dessa contribuição genética transcontinental foi teorizada a partir de uma população artificial descrita como “população Y” em referência ao termo Tupi - Ypykuera “ancestral”. Tal sinal genético amplificou o debate em torno do número mínimo de levas migratórias necessárias para explicar a diversidade etnolinguística e bio-arqueológica presente no território brasileiro (RAGHAVAN *et al.*, 2014; SKOGLUND *et al.*, 2015).

Em geral, as populações fantasmas ou “*ghost population*” como a População-Y e as linhagens mesoamericanas não amostradas UpopA e UpopA' - que foram apresentadas como ancestrais de grupos mesoamericanos atuais, os Mixe e responsáveis pela formação das linhagens Sul-americanas (MORENO-MAYAR *et al.*, 2018) são usadas como artifícios interpretativos, nos ajudando a descrever e analisar sinais genéticos de populações ancestrais ainda ausentes no bancos de dados genéticos ou padrões de ancestralidade complexos e de difícil interpretação.

Antes do surgimento da arqueogenética, as inferências sobre a história profunda dos grupos nativos americanos holocênicos estavam apoiadas unicamente em evidências arqueológicas e bio-antropológicas - como a variação morfológica. Os modelos mais aceitos dentro desse debate são oriundos de duas fontes distintas. O primeiro partia de análises morfológicas de crânios antigos na busca de impulsionar os modelos que descrevem o povoamento das Américas (Neves and Hubbe 2005) e o segundo, de limitações dos achados genéticos antigos descritos até o momento para regiões geograficamente importantes para a história humana na América não é possível determinar a temporalidade dos eventos ou

mesmo determinar de forma mais assertiva qual a ordem de chegada dos componentes populacionais antigos que contribuíram para o povoamento Sul americano.

A ampliação da representação indígena nos bancos de dados genéticos parte de uma abordagem multidisciplinar, cujos resultados sugerem que a grande diversidade craniofacial encontrada ao longo do tempo no continente americano teria se originado por meio de processos microevolutivos ocorridos após a diferenciação da população beringiana, e se intensificado durante a dispersão dentro da América (GONZÁLEZ-JOSÉ *et al.*, 2008).

A teoria de dois componentes biológicos estava centrada nos registros esqueléticos antigos americanos e propunha que o processo de povoamento da América do Sul se deu por meio de dois eventos migratórios (levas migratórias) distintos de entrada no continente (Neves and Hubbe 2005).

A primeira leva migratória seria composta por indivíduos com características craniofaciais mais generalizadas ou uma morfologia nomeada posteriormente como paleoamericana, oriunda do Norte do Sudeste Asiático e caracterizada pela presença de traços craniométricos específicos como o alongamento e estreitamento do neurocrânio (dolicocefalia), assim como, faces prognáticas com órbitas relativamente baixas e largas. Já o segundo componente, evento migratório que teria ocorrido no final do Pleistoceno, seria representado por indivíduos com características craniofaciais mais derivadas que se assemelham fenotípicamente as populações indígenas contemporâneas (Neves and Hubbe 2005).

Os desafios interpretativos associados a tal abordagem estão diretamente conectados às incertezas que temos sobre a importância dos fatores microevolutivos atuantes na manutenção desses caracteres plásticos da morfologia craniana (HUBBE; HANIHARA; HARVATI, 2009; ROSEMAN; WEAVER, 2004; VON CRAMON-TAUBADEL, 2009)

Neste contexto, já foi demonstrado que fatores microevolutivos podem ser amplamente intensificados por fatores culturais. Um exemplo desse intrincado relacionamento é a morfologia craniofacial dos grupos Xavântes atuais. Os Xavântes se apresentam morfologicamente distintos do seu grupo irmão, os Kayapó. Tal diferenciação se deu nos últimos 1500 anos, e foi, provavelmente, intensificada por fatores como isolamento e casamentos preferenciais (HUNEMEIER *et al.*, 2012). Além disso, sabemos que alguns genes como o *Ectodysplasin A receptor (EDAR)*, *RUNX Family Transcription Factor 2 (RUNX2)*, *GLI Family Zinc Finger 3 (GLI3)*, *Dachsous Cadherin-Related 2 (DCHS2)* e o *Paired box 1 (PAX1)* estão diretamente envolvidos na manutenção da morfologia de estruturas craniofaciais, como o formato dos dentes (*EDAR*), o comprimento do palato (*RUNX2*), a largura das estruturas ósseas e cartilaginosas da cavidade nasal (*DCHS2*) e na protrusão do

queixo em populações humanas como os ancestrais do Leste Asiático e nativos americanos (*EDAR*) (ADHIKARI *et al.*, 2016)

Em um panorama global, os estudos arqueogenéticos proporcionaram um novo horizonte para comunidade científica, pois moldaram a compreensão sobre o passado e as dinâmicas populacionais humanas. Na América, especificamente, a chegada dos estudos genéticos de indivíduos antigos contribuiu para o ajuste dos modelos demográficos propostos que descrevem a movimentação dos grupos humanos na América desde as ondas migratórias de saída do Nordeste da Ásia em direção à Beríngia até as subsequentes rotas migratórias que levaram alguns grupos humanos modernos a ocupar a América Central e do Sul.

O sequenciamento dos indivíduos antigos da Lapa do Sumidouro e Lapa do Santo, usando uma quantidade robusta de marcadores genéticos, reabriu a discussão sobre a morfologia paleoamericana e suas relações com o sinal transcontinental (atribuído à população Y) encontrada em grupos amazônicos contemporâneos.

Seria o povo de Lagoa Santa representantes diretos do grupo ancestral Y? Esse questionamento foi em parte solucionado com a publicação dos genomas antigos desses e de outros contextos arqueológicos antigos brasileiros, nos quais foram encontrados em níveis bem reduzidos, entre 2 a 3% de afinidade genética entre um indivíduo antigo da Lapa do Sumidouro e os grupos australiano, Papuan - Nova Guiné e Onge (MORENO-MAYAR *et al.*, 2018). Esse sinal genético extracontinental restrito a um único indivíduo da Lapa do Sumidouro e ausente nos demais indivíduos do sítio arqueológico vizinho, Lapa do Santo (com características morfológicas similares e com idades de ocupação do sítio próximas) abriu o debate para a presença de outra fonte genética ainda ausente no registro fóssil estudado que possivelmente tenha contribuído geneticamente para essa ancestralidade que conecta, de certa forma, os grupos Sul-americanos às populações da Oceania (POSTH *et al.*, 2018a).

Adicionalmente, a afinidade genética controversa associada à morfologia paleoamericana também foi identificada em outros grupos étnicos antigos e recentes dentro e fora do continente americano. Entre os grupos antigos, os *Hoabinhians* no Sudeste asiático apresentam uma proximidade genética com os grupos Onge das ilhas Andaman e portanto, poderiam representar a presença dessa ancestralidade “australasiana” em alguns dos grupos humanos que se miscigenaram na saída continente asiático em direção a América e posteriormente acabaram contribuído para a formação de grupos pré-amazônicos.

Por outro lado, a presença dessa ancestralidade fora da região amazônica em grupos nativos atuais traz mais complexidade aos cenários de povoamento que consideram tal linhagem ancestral.

Identificada entre populações nativas da região costeira do Peru, Equador e sub-amazônicas, a contribuição genética australo-asiática indica uma história evolutiva dos grupos da Costa Sul americana ao oeste e leste continental mais profunda, relacionada ao compartilhamento desse sinal entre populações amazônicas e dos grupos indígenas da costa do Pacífico. Tais evidências não propõem uma reavaliação dos modelos de povoamento mais antigos, relacionados aos primeiros grupos humanos que povoaram o continente (para mais detalhes ler Apêndice B). Em contrapartida, propõem a hipótese de dispersão costeira dos grupos indígenas antigos, geneticamente diversos, via costa do Pacífico, como uma alternativa para explicar a presença restrita dessa ancestralidade em alguns grupos indígenas específicos.

Impulsionada pelos dados genéticos recentes, a teoria da rota migratória costeira tem ganhado espaço entre o debate acadêmico como uma das possíveis explicações para a interpretação dos sinais genéticos encontrados em alguns grupos durante o processo de povoamento do Novo Mundo o que apresenta conformidade como as reconstruções paleoclimáticas para a região que compreende o território norte-americano, que nos mostram que durante o último período de glaciação duas massas de gelo (*Cordilleran* e *Laurentide*) com quilômetros de espessura (~3 km) cobriam o território norte americano - impedindo a passagem da megafauna e portanto também dos primeiros migrantes humanos isolados na Beríngia (BATCHELOR *et al.*, 2019; PEDERSEN *et al.*, 2016; STOKES *et al.*, 2014).

Atualmente, as evidências robustas de presença humana na América anterior a 20.000 AP reforçam a teoria de uma rota migratória pela costa do Pacífico, evidenciando os ancestrais de algumas das contribuições genéticas encontradas em alguns grupos atuais (*e.g.* o sinal australasiano), Apesar de não haver um consenso ou evidências robustas que comprovem um possível conhecimento náutico atribuído a esses grupos humanos.

## 2. Objetivo geral

---

O presente estudo busca contribuir com o conhecimento da variação genética dos grupos holocênicos brasileiros, de forma a conciliar os dados arqueológicos, bio-antropológicos e genéticos de povos indígenas antigos e atuais, além de aplicar uma abordagem sistemática de estudo da história antiga da América do Sul a partir de dados arqueogenéticos de quatro grandes regiões brasileiras: Costa Atlântica, Brasil central, Nordeste e Amazônia.

### 2.1 Objetivos específicos

- Estimar os padrões de contribuição genética entre populações indígenas antigas e atuais, testando o número mínimo de grupos geneticamente distintos ou levas migratórias que contribuíram para a manutenção da diversidade genética encontrada entre os indivíduos estudados.
- Contribuir com o melhor entendimento das questões demográficas históricas entre os grupos Sambaqui da Costa Sul e Sudeste.
- Investigar os padrões de diversidade e consanguinidade dos grupos litorâneos Sul e Sudeste.
- Investigar se houve uma contribuição genética de populações horticulturalistas ceramistas associada a chegada desses grupos nos assentamentos costeiros durante o Holoceno tardio na região da costa atlântica Sul e Sudeste.
- Investigar a presença do tão controverso sinal australasiano entre os grupos antigos Sul-americanos, descrevendo a extensão do sinal e as possíveis implicações para os modelos demográficos vigentes.

---

### 3. Lista de publicações

---

#### Manuscrito A – apresentado e discutido na versão completa dessa tese

---

**Ferraz, T.** et al., Krause J \*, Strauss, A. \*, Posth, C. \* and Hünemeier, T. \* “*Genomic history of Brazilian Sambaqui (shellmound) societies*”. Manuscrito a ser submetido ao periódico Science (2021). (\*) - *Corresponding authors*

---

#### Manuscrito B – Apêndice B

---

Araújo Castro e Silva, M\*, **Ferraz, T.\***, Cátira Bortolini, M., Comas, D. & Hünemeier, T. “*Deep genetic affinity between coastal Pacific and Amazonian natives evidenced by Australasian ancestry*”. Proc. Natl Acad. Sci. USA 118, e2025739118 (2021). <https://doi.org/10.1073/pnas.2025739118> . (\*) - Primeira autoria compartilhada.

## 4. Contribuições e síntese dos manuscritos que compõem a tese

---

O manuscrito central, apresentado e discutido com maior detalhamento nesta tese, resulta de um longo e complexo processo de trabalho multidisciplinar construído em parceria com instituições de ponta na área, como o Max Planck Institute for the Science of Human History, o Instituto de Biociências (IB-USP) o Museu de Arqueologia e Etnografia (MAE-USP). O processamento molecular das 96 amostras antigas avaliadas no manuscrito “A” foi realizado nas dependências do departamento de Arqueogenética do Max Planck Institute for the Science of Human History (SHH). O trabalho de curadoria, documentação e contextualização do material arqueológico analisado foi realizado pelo time de arqueólogos colaboradores do projeto e sob a supervisão do professor André Strauss. O trabalho laboratorial, que consiste na documentação fotográfica, descontaminação, amostragem, extração, preparação de bibliotecas de DNA, preparação do material para sequenciamento e captura genômica direcionada e mitocondrial foi executado pelo autor do trabalho, sob a orientação de Tábita Hünemeier e supervisão técnica de Cosimo Posth.

O manuscrito principal foi escrito pelo autor com a contribuição crítica dos autores envolvidos no estudo, assim como a confecção das figuras, tabelas e ilustrações envolvidas na preparação do mesmo para submissão.

Os dados genômicos dos povos indígenas contemporâneos foram obtidos através da colaboração entre os grupos de pesquisa em nativos americanos do Laboratório de Genômica Populacional Humana (LGPH) da Universidade de São Paulo e o Laboratório de Evolução Humana e Molecular (EHM) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). A curadoria das informações etnolinguísticas e biológicas dos indivíduos incluídos neste estudo foram feitas em colaboração com os idealizadores do projeto (Tábita Hünemeier e Maria Cátira Bortolini). A extração das amostras selecionadas foi realizada nas dependências de ambas instituições pelo autor e pela colaboradora Dra. Vanessa Jacovas. Tais amostras foram posteriormente enviadas para sequenciamento por captura genômica direcionada no laboratório comercial brasileiro Affymetrix | Thermo Fisher Scientific - Brasil. Os dados foram analisados e interpretados em conjunto com o Dr. Marcos Araújo Castro e Silva, que divide a primeira autoria do artigo publicado na revista científica PNAS, aqui apresentado como Apêndice B e discutido sob a luz dos dados antigos inéditos produzidos durante o período de doutoramento.

## 5. Manuscrito A – removido da versão Simplificada

---

## 6. Discussão Geral – removido da versão Simplificada



## 7. Conclusões

---

- A produção dos dados genéticos antigos durante o período de doutoramento nos permitiu estimar os padrões de contribuição genética entre populações indígenas antigas e atuais. Confrontando nossos dados com as inúmeras contribuições arqueológicas vigentes propiciam um primeiro passo para o melhor entendimento sobre os processos e levas migratórias que contribuíram para a manutenção da diversidade genética dos grupos Sambaqui da Costa Sul e Sudeste do Brasil.
- As estimativas dos padrões de contribuição genética entre populações indígenas antigas revelam a radiação de um único grupo ancestral e diferenciações populacionais mais restritas a algumas localidades e contextos arqueológicos específicos.
- Há diferenças significativas entre os padrões de diversidade genética entre os grupos Sambaqui da Costa Sul e as demais populações brasileiras antigas, tornando evidente o impacto de um evento recente de redução populacional ou os efeitos da consanguinidade em algumas populações costeiras.
- Os grupos construtores de Sambaqui das regiões Sul e Sudeste representam linhagens genéticas distintas que ocuparam a região litorânea há pelo menos 3000 AP, até a chegada de pulsos migratórios vindos do interior trazendo novos componentes genéticos a ~2.000 AP e dando origem aos sepultamentos tardios analisados.
- O debate sobre a magnitude do sinal genético autralasiano nas populações antigas permanece em aberto, não havendo um consenso no que diz respeito à presença do sinal em grupos paleoamericanos e tampouco entre as ocupações tardias que apresentaram esse compartilhamento transcontinental de alelos.

## 8. Apêndices

---

## 8.2 Apêndice B. Deep genetic affinity between coastal Pacific and Amazonian natives evidenced by Australasian ancestry

### Resumo

Diferentes modelos foram propostos para elucidar as origens das populações fundadoras da América, juntamente com o número de ondas migratórias e rotas utilizadas por esses primeiros exploradores. Assentamentos, tanto ao longo da costa do Pacífico quanto em terra, foram evidenciados em estudos genéticos e arqueológicos. No entanto, o número de levas migratórias e a origem dos imigrantes ainda são temas polêmicos. Aqui, mostramos que o sinal genético da Australásia está presente na região da costa do Pacífico, indicando uma distribuição mais ampla do sinal na América do Sul e implicando um contato antigo entre os habitantes do Pacífico e da Amazônia. Demonstramos que a contribuição da população da Australásia foi introduzida na América do Sul através da rota costeira do Pacífico antes da formação do braço amazônico, provavelmente na antiga população costeira do Pacífico/Amazônia. Além disso, detectamos uma quantidade significativa de variação interpopulacional e intrapopulacional neste sinal genético na América do Sul. Este estudo elucidar as relações genéticas de diferentes componentes ancestrais no povoamento inicial da América do Sul e propõe que a rota migratória utilizada por migrantes portadores de ascendência australiana levou à ausência desse sinal nas populações da América Central e do Norte.



# Deep genetic affinity between coastal Pacific and Amazonian natives evidenced by Australasian ancestry

Marcos Araújo Castro e Silva<sup>a,1</sup>, Tiago Ferraz<sup>a,1</sup>, Maria Cátira Bortolini<sup>b</sup>, David Comas<sup>c</sup>, and Tábita Hünemeier<sup>a,2</sup>

<sup>a</sup>Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 05508-090 São Paulo, SP, Brazil; <sup>b</sup>Departamento de Genética, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 91501-970 Porto Alegre, RS, Brazil; and <sup>c</sup>Institut de Biologia Evolutiva, Departament de Ciències Experimentals i de la Salut, Universitat Pompeu Fabra, 08003 Barcelona, Spain

Edited by Elsa M. Redmond, American Museum of Natural History, New York, NY, and approved February 17, 2021 (received for review December 14, 2020)

Different models have been proposed to elucidate the origins of the founding populations of America, along with the number of migratory waves and routes used by these first explorers. Settlements, both along the Pacific coast and on land, have been evidenced in genetic and archeological studies. However, the number of migratory waves and the origin of immigrants are still controversial topics. Here, we show the Australasian genetic signal is present in the Pacific coast region, indicating a more widespread signal distribution within South America and implicating an ancient contact between Pacific and Amazonian dwellers. We demonstrate that the Australasian population contribution was introduced in South America through the Pacific coastal route before the formation of the Amazonian branch, likely in the ancient coastal Pacific/Amazonian population. In addition, we detected a significant amount of interpopulation and intrapopulation variation in this genetic signal in South America. This study elucidates the genetic relationships of different ancestral components in the initial settlement of South America and proposes that the migratory route used by migrants who carried the Australasian ancestry led to the absence of this signal in the populations of Central and North America.

settlement of South America | Australasian | genetics | Native Americans | Pacific coastal route

A signal of genetic affinity between present-day and ancient natives from South America and present-day indigenous groups of South Asia, Australia, and Melanesia has been previously reported (1–4). This Australasian–Native American connection persists as one of the most intriguing and poorly understood events in human history. The controversial Australasian population genetic component (i.e., “Ypikuéra population” or “Y population” component) was identified exclusively in the present-day Amazonian populations (2), suggesting at least two different founding waves leading to the formation of the people of this region. The first wave was inferred to be composed of direct descendants of the Beringian standstill population, and a second wave was formed by an admixed population of Beringian and southeast Asian ancestors that reached Beringia more recently. Both these populations would have settled and admixed in the Amazon region.

The contribution of an unsampled population to the autochthonous gene pool is thought to have led to the origin of the Australasian shared ancestry (2). In this sense, the Y population would be part of the first colonizing groups of the American continent. However, data from ancient South American samples indicated a weak Y signal around 10,000 yBP (3). This evidence indicates that, rather than a second wave entering South America from southeast Asia, the Y ancestry might be traced back to common ancestors of Native Americans, who lived in northeast Asia. Furthermore, a new line of evidence indicates that the first American clades split in East Asia, not in Beringia, which makes the gene flow of the Y ancestry from the ancestral East Asian groups even more likely (5). However, the paucity of the signal among present-day and ancient groups, along with the endemic and apparently random pattern of detection, has raised the possibility that it could be a false-positive detection, likely

due to the strong genetic drift effects experienced by the Amazonian populations (and other indigenous South Americans). However, it might be the other way around, a scenario in which the signal went below the significance level in some populations, due to the high drift effects they experienced (i.e., false negatives).

We explored our dataset (*SI Appendix, Extended Methods*), which is currently the most comprehensive set of genomic data from South American populations (383 individuals; 438,443 markers), to shed light on this question. Ethical approval for sample collection was provided by the Brazilian National Ethics Commission (CONEP Resolutions 123 and 4599). CONEP also approved oral consent for the use of these samples in population history and human evolution studies. Individual and/or tribal informed oral consent was obtained from participants who were not able to read or write.

Our results showed that the Australasian genetic signal, previously described as exclusive to Amazonian groups, was also identified in the Pacific coastal population, pointing to a more widespread signal distribution within South America, and possibly implicating an ancient contact between Pacific and Amazonian dwellers. In addition, a significant amount of interpopulation and intrapopulation variation of this genetic signal was detected.

To test the existence of this excess allele sharing, we calculated the D(Mbuti, Australasian; Y, Z) statistic for every pair of Y and Z indigenous groups or individuals in our dataset (*Dataset S14*), where “Australasian” is also iterated over the Australasian groups, namely Australian (and Australian.DG), Melanesian, Onge (i.e., ONG.SG), and Papuan (6–9). In the tests between groups, signal detection was reproduced in Karitiana and Suruí (Amazonia), but it was also observed in Chotuna (Mochica descendants from the Pacific coast), Guaraní Kaiowá (central west Brazil), and Xavánte (Central Brazilian Plateau) (*Dataset S3*). When we used the maximum unrelated set of individuals (*Dataset S14*), the signal lost significance level in Karitiana, Suruí, and Guaraní Kaiowá (*Dataset S3*). However, the signal was still evident in the Pacific coast population and in the central Brazilian natives (Fig. 1 and *Dataset S3*).

We also aimed to detect whether some individuals would present a higher number of significant tests than others from the same population, which could indicate a heterogeneous genetic ancestry within the positive populations. Our analysis showed that, indeed, some individuals presented a higher number of tests pointing to excess allele sharing, but also that some are more

Author contributions: T.H. designed research; M.C.B. and D.C. contributed new reagents/analytic tools; M.A.C.e.S. and T.F. analyzed data; and M.A.C.e.S. and T.H. wrote the paper. The authors declare no competing interest.

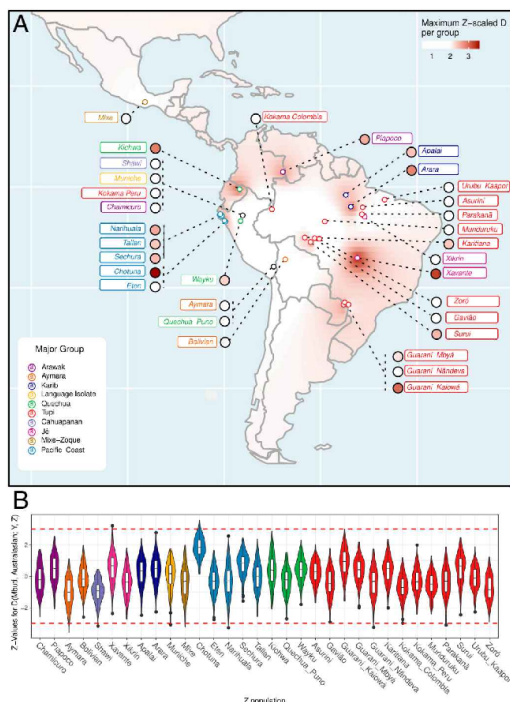
This open access article is distributed under Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives License 4.0 (CC BY-NC-ND).

<sup>1</sup>M.A.C.e.S. and T.F. contributed equally to this work.

<sup>2</sup>To whom correspondence may be addressed. Email: hunemeier@usp.br.

This article contains supporting information online at <https://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.2025739118/-DCSupplemental>.

Published March 29, 2021.



**Fig. 1.** Relative patterns of genetic affinity of Australasians among Native American groups. (A) Maximum Z values per population interpolated with the inverse distance weighting method. (B) Distribution of all estimated Z values (y axis) for each “Z” population (x axis) as violin and box plots. In B, the black dots represent outliers, and the red dashed lines indicate the Z-value thresholds of  $Z = -3$  and  $Z = 3$ .

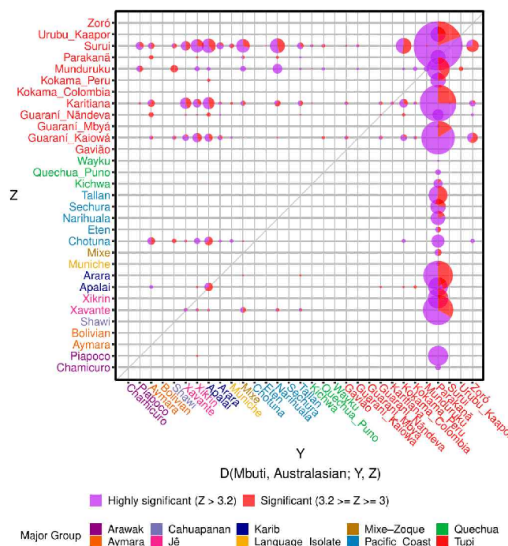
likely to present a significant deficit of this ancestry in comparison to the others (Fig. 2 and Dataset S4 C and D). From these results, it is evident that the loss of signal significance upon the shift from the complete set to the maximum unrelated set of samples (Dataset S3) was caused by the exclusion of specific individuals with higher levels of allele sharing with Australasians rather than by the removal of a bias caused by the relatedness among the tested samples in the first place.

This provides strong evidence that a significant variability of this signal exists not only at an interpopulation level but also between individuals from the same populations. These results suggest that the intrapopulation variability of this signal is not rare (Fig. 2) and is observed in several groups (Aparai, Guaraní Nādeva, Karitiana, Munduruku, Parakanā, and Xavānte). Most significant tests detected this excess signal in Tupi-speaking individuals, but the signal was also detected in individuals from every major linguistic group (Fig. 2 and Dataset S4) and, at the same time, presented a widespread geographic distribution within South America (Fig. 1). Conversely, a considerable number of samples were inferred to have a deficit of allele sharing with Australasians (Fig. 2 and Dataset S4D). Strikingly, the individual PAR137 (Parakanā) presented an extremely high proportion of significant tests (31.64%), indicating a relative deficit. This individual is not an outlier neither in the principal component analysis of the Native American samples (Dataset S1 B and C), nor regarding its missingness rate (Dataset S1A), nor in a multidimensional scaling

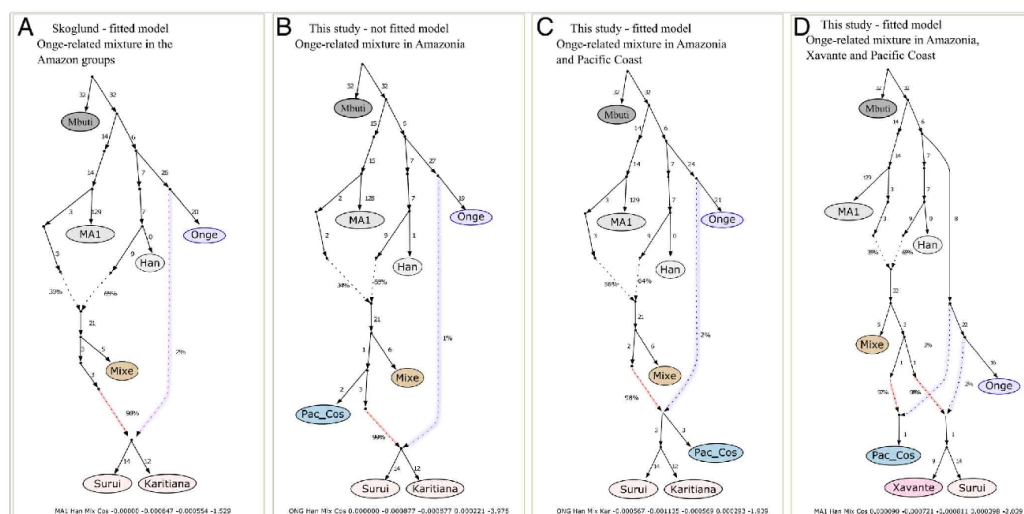
(MDS) of pairwise genetic distances between samples in the unrelated and unadmixed subset (Dataset S1D). Besides, the distribution of Y-population ancestry among present-day indigenous groups of South America showed no relationship with ethnolinguistic diversity or geographic location.

To further characterize the ancestry of Central and South American indigenous groups, we replicated a series of tests performed with qpWave by Skoglund et al. (2) to investigate the minimum number of ancestry streams necessary for the formation of these populations. Essentially, we selected four populations from each of the six global regions (sub-Saharan Africa, western Europe, East Asia, South Asia, Siberia/central Asia, and Oceania) as outgroups, and 14 indigenous groups with more than three unadmixed and unrelated individuals as test groups (SI Appendix, Extended Methods). These groups were tested in a few combinations, and the results are summarized in Dataset S5 (qpWave weights for the full dataset in Dataset S5B). These results reproduce the estimates obtained by Skoglund et al. (2) also indicating that at least two streams of migration are necessary to explain the present-day genetic diversity of Central and South American populations.

As the Chotuna group in the Pacific coast also exhibited excess allele sharing (Fig. 1 and Dataset S3) with the Australasians as estimated by D statistic (Mbuti; Australasians: Y, Z), we created admixture graph models based on the scaffold of Skoglund et al. (2) (Fig. 3A) with the addition of the Pacific coastal groups Sechura, Chotuna, and Narihuala. The best-fitted model showed that the Pacific coast is a mixed group of South American ancestry and a small non-American contribution associated with a sister branch of Onge (Fig. 3C), as also observed for Karitiana and Surui. When the Xavānte were included in the analysis, the best-fitted model showed a direct contribution of the Australasian component in the Pacific coast, followed by a strong drift of this signal, giving rise to Amazonian groups (Fig. 3D). Although



**Fig. 2.** Excess affinity of Native Americans with Australasians. The y axis indicates the group affiliation of the individual used at the Z position of the statistic (excess in allele sharing). The x axis represents the group affiliation of the individual at the Y position of the statistic (deficit in allele sharing). Estimates were clustered by groups, and the number of significant tests was weighted by the number of individuals in the comparison.



**Fig. 3.** Admixture graph modeling of the Y-population contribution to Amazonia and Pacific coast. (A) Previously published model proposed by Skoglund et al. (2). To investigate these genetic affinities, we first create (B and C) admixture graphs adding the Pacific coastal groups Sechura, Chotuna, and Narihuala (Pac\_Cos) to the previous models, and (D) add Xavante and the Pacific coast, followed by Surui and Karitiana.

Fig. 3D could indicate two independent events, the small genetic distances between the nodes in this model reinforced the single admixture event evidence. The Treemix (10) analysis also showed a pattern of diversification in which Pacific coastal and Andean groups diverged first (Dataset S6), followed by the eastern Andean slopes populations and then, finally, the Amazonians and other eastern South Americans. These findings suggest that the Y-population contribution was introduced before the formation of the Amazonian branch, likely in the ancestors of Pacific coastal/Amazonian populations.

Different migration routes to the South American region have been previously proposed and evidenced. Archeological and genetic data demonstrated that both routes, Pacific coastal and inland, were likely used by the first migrants (11). Our models point to an ancient genetic affinity between the Pacific coast and Amazonian populations that could be explained by the presence of Y ancestry in both geographic regions. In addition, this shared

ancestry seems to precede the separation of the Pacific and Amazon branches, showing an entry through the west coast, followed by successive events of genetic drift in the Brazilian populations. This genetic evidence for the presence of Y ancestry on the South American Pacific coast indicates that this ancestry likely reached this region through the Pacific coastal route, and therefore could explain absence of this genetic component in the populations of North and Central America studied so far.

**Data Availability.** The newly genotyped datasets reported in this paper have been deposited in the European Genome-phenome Archive and are available for download under accession no. EGAS00001005022.

**ACKNOWLEDGMENTS.** M.A.C.e.S was supported by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (2018/013716; 2015/26875-9) and T.F. was funded by FAPESP (2016/12371-1; 2015/26875-9).

- M. Raghavan et al., Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. *Science* 349, aab3884 (2015).
- P. Skoglund et al., Genetic evidence for two founding populations of the Americas. *Nature* 525, 104–108 (2015).
- J. V. Moreno-Mayar et al., Early human dispersals within the Americas. *Science* 362, eaav2621 (2018).
- C. Posth et al., Reconstructing the deep population history of Central and South America. *Cell* 175, 1185–1197.e22 (2018).
- C. Ning, D. Fernandes, P. Changmai, O. Flegontova, The genomic formation of First American ancestors in East and Northeast Asia. *bioRxiv* [Preprint] (2020). <https://doi.org/10.1101/2020.10.12.336628>. Accessed 15 October 2020.
- I. Lazaridis et al., Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 513, 409–413 (2014).
- K. Prüfer et al., The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505, 43–49 (2014).
- N. Patterson et al., Ancient admixture in human history. *Genetics* 192, 1065–1093 (2012).
- M. Mondal et al., Genomic analysis of Andamanese provides insights into ancient human migration into Asia and adaptation. *Nat. Genet.* 48, 1066–1070 (2016).
- J. K. Pickrell, J. K. Pritchard, Inference of population splits and mixtures from genome-wide allele frequency data. *PLoS Genet.* 8, e1002967 (2012).
- B. A. Potter et al., Current evidence allows multiple models for the peopling of the Americas. *Sci. Adv.* 4, eaat5473 (2018).

---

## 9.1 Abstract

### INFERENCES OF SOUTH AMERICA HUMAN HISTORY FROM ARCHAEOGENETICS DATA: Genomic contributions to the history of Sambaqui groups in the South-Southeast Brazilian Coast

---

FERRAZ, S. T. N. Pages: 173 PhD Thesis (Genetics and Evolutionary Biology) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo 2021.

Along the Brazilian coast, the presence of thousands of shellmounds is remarkable, some of which are more than 40 meters high. They were constructed from the intentional accumulation of mollusc shells and marine fauna over hundreds or thousands of years. The uses of the shellmounds varied widely in time and space, but many of them were used as burial ground preserving hundreds of skeletons in a single location. The ancient population history of these coastal groups was previously investigated through the analysis of anatomical markers and material culture. However, the ambiguity inherent in such markers resulted in divergent models to explain the origins, dispersion and destitution of these groups, as well as their relationship with other neighboring societies. In the present study, we contribute to these questions by evaluating 34 genome-wide data extracted from ancient human remains dated between ~10,000 and 100 years before the present, distributed over four Brazilian macro-regions. The results obtained reveal the presence of a strong local genetic component, restricted to some specific archaeological contexts, as well as evidence of population reductions or consanguinity effects in some of the coastal populations in the South. Furthermore, it was possible to describe the arrival of migratory pulses from the interior bringing new genetic components to the late burials of the Sambaquis groups in the South and Southeast.

Key words: Archaeogenetics, Ancient DNA, Historical Demography, Sambaqui

---

## 9.2 Resumo

### INFERÊNCIAS SOBRE O POVOAMENTO DA AMÉRICA DO SUL A PARTIR DE DADOS ARQUEOGENÉTICOS: Contribuições genômicas para a história dos grupos construtores de Sambaqui da Costa Sul-Sudeste Brasileira

---

FERRAZ, S. T. p: 173. Tese de doutorado em Genética e Biologia Evolutiva - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo 2021.

Ao longo da costa brasileira é notável a presença de milhares de construções monticulares, algumas com mais de 40 metros de altura, construídas a partir do acúmulo intencional de conchas de moluscos e fauna marinha por centenas ou milhares de anos. A função dos concheiros variava muito no tempo e no espaço, mas muitos deles eram usados como cemitérios, preservando centenas de esqueletos enterrados em um único local. A história populacional antiga desses grupos costeiros foi anteriormente investigada através da análise de marcadores anatômicos e da cultura material. No entanto, a ambiguidade inerente a tais marcadores resultou em modelos divergentes para explicar as origens, dispersão e destituição desses grupos, bem como sua relação com outras sociedades vizinhas. No presente estudo, contribuimos com essas questões ao avaliar 34 capturas genômicas extraídas de restos humanos antigos datados entre cerca de 10.000 e 100 anos antes do presente, distribuídos ao longo de quatro macro regiões brasileiras. Os resultados obtidos revelam a presença de um forte componente genético local, restrito a alguns contextos arqueológicos específicos, assim como evidências de redução populacional ou efeitos de consanguinidade em algumas populações costeiras ao sul. Ademais, foi possível descrever a chegada de pulsos migratórios vindos do interior trazendo novos componentes genéticos aos sepultamentos tardios dos grupos Sambaquis da região Sul e Sudeste.

Palavras chave: Arqueogenética, DNA Antigo, Demografia Histórica, Sambaqui

## 10. Referências do Corpo da Tese

- ADHIKARI, K.; FUENTES-GUJARDO, M.; QUINTO-SÁNCHEZ, M.; MENDOZA-REVILLA, J.; CAMILO CHACÓN-DUQUE, J.; ACUÑA-ALONZO, V.; JARAMILLO, C.; ARIAS, W.; LOZANO, R. B.; PÉREZ, G. M.; GÓMEZ-VALDÉS, J.; VILLAMIL-RAMÍREZ, H.; HUNEMEIER, T.; RAMALLO, V.; SILVA DE CERQUEIRA, C. C.; HURTADO, M.; VILLEGAS, V.; GRANJA, V.; GALLO, C.; ... RUIZ-LINARES, A. A genome-wide association scan implicates DCHS2, RUNX2, GLI3, PAX1 and EDAR in human facial variation. *Nature Communications*, vol. 7, no. May, p. 1–11, 2016. <https://doi.org/10.1038/ncomms11616>.
- ALPASLAN-ROODENBERG, S.; ANTHONY, D.; BABIKER, H.; BÁNFFY, E.; BOOTH, T.; CAPONE, P.; DESHPANDE-MUKHERJEE, A.; EISENMANN, S.; FEHREN-SCHMITZ, L.; FRACHETTI, M.; FUJITA, R.; FRIEMAN, C. J.; FU, Q.; GIBBON, V.; HAAK, W.; HAJDINJAK, M.; HOFMANN, K. P.; HOLGUIN, B.; INOMATA, T.; ... ZAHIR, M. Ethics of DNA research on human remains: five globally applicable guidelines. *Nature*, no. March, p. 25–27, 2021. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04008-x>.
- ARAUJO, A. G. de M. A tradição cerâmica Itararé-Taquara: características, área de ocorrência e algumas hipóteses sobre a expansão dos grupos Jê no sudeste do Brasil. *Revista de Arqueologia*, vol. 20, no. 1, p. 9–38, 2007. <https://doi.org/10.24885/sab.v20i1.225>.
- ARAUJO, A. G. M. REFERENCE FOR THIS BOOK CHAPTER: ARAUJO, A. G. M. 2014 . Paleoenvironments and Paleoindians in Eastern South America. In: Dennis Stanford; Alison Stenger. (Org.). *Pre-Clovis in the Americas: International Science Conference Proceedings*. 1ed. Washington, DC. no. January 2014, p. 221–261, 2014. .
- BARBIERI, C.; BARQUERA, R.; ARIAS, L.; SANDOVAL, J. R.; ACOSTA, O.; ZURITA, C.; AGUILAR-CAMPOS, A.; TITO-ÁLVAREZ, A. M.; SERRANO-OSUNA, R.; GRAY, R. D.; MAFESSONI, F.; HEGGARTY, P.; SHIMIZU, K. K.; FUJITA, R.; STONEKING, M.; PUGACH, I.; FEHREN-SCHMITZ, L. The Current Genomic Landscape of Western South America: Andes, Amazonia, and Pacific Coast. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 36, no. 12, p. 2698–2713, 2019. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz174>.
- BATCHELOR, C. L.; MARGOLD, M.; KRAPP, M.; MURTON, D. K.; DALTON, A. S.; GIBBARD, P. L.; STOKES, C. R.; MURTON, J. B.; MANICA, A. The configuration of Northern Hemisphere ice sheets through the Quaternary. *Nature Communications*, vol. 10, no. 1, p. 1–10, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11601-2>.
- BENTIVOGLIO, J.; OLIVEIRA, J. M. de. História dos Povos Indígenas no Espírito Santo: Os Puri. [S. l.: s. n.], 2015. vol. 3, .
- BISSO-MACHADO, R.; JOTA, M. S.; RAMALLO, V.; PAIXÃO-CÔRTEZ, V. R.; LACERDA, D. R.; SALZANO, F. M.; BONATTO, S. L.; SANTOS, F. R.; BORTOLINI, M. C. Distribution of Y-chromosome Q lineages in native Americans. *American Journal of Human Biology*, vol. 23, no. 4, p. 563–566, 2011. <https://doi.org/10.1002/ajhb.21173>.
- BONATTO, S. L.; SALZANO, F. M. A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc Natl Acad Sci U S A*, vol. 94, no. 5 ed. 1997/03/04, p. 1866–1871, 1997. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9050871>.
- BRAJE, T. J.; DILLEHAY, T. D.; ERLANDSON, J. M.; KLEIN, R. G.; RICK, T. C. Finding the first Americans. *Science*, vol. 358, no. 6363, p. 592–594, 2017. <https://doi.org/10.1126/science.aa05473>.
- BUENO, L.; DIAS, A. Povoamento inicial da América do Sul: contribuições do contexto brasileiro. *Estudos Avancados*, vol. 29, no. 83, p. 149–171, 2015. <https://doi.org/10.1590/S0103-40142015000100007>.
- BUENO, L.; DIAS, A.; ISNARDIS, A. “Plural peopling”: Discontinuities and cultural diversity in the process of Ancient peopling of Eastern South America. *Boletín Americanista*, no. 81, p. 39–61, 2021. <https://doi.org/10.1344/BA2020.81.1002>.
- CALIPPO, F. R. OS SAMBAQUIS SUBMEROS DE CANANÉIA: UM ESTUDO DE CASO DE



ARQUEOLOGIA SUBAQUÁTICA. 2004. 55 f. 2004. Available at: <http://eprints.uanl.mx/5481/1/1020149995.PDF>.

CALIPPO, F. R. Sociedade sambaqueira, comunidades marítimas. 2010. 82–101 f. 2010. <https://doi.org/10.24885/sab.v24i1.316>.

CASTRO E SILVA, M. A.; FERRAZ, T.; BORTOLINI, M. C.; COMAS, D.; HÜNEMEIER, T.; CASTRO E SILVA, M. A.; FERRAZ, T.; BORTOLINI, M. C.; COMAS, D.; HÜNEMEIER, T. Deep genetic affinity between coastal Pacific and Amazonian natives evidenced by Australasian ancestry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 118, no. 14, p. e2025739118, 6 Apr. 2021. DOI 10.1073/pnas.2025739118. Available at: <http://www.pnas.org/content/118/14/e2025739118.abstract>. Accessed on: 7 Sep. 2021.

CASTRO E SILVA, M. A.; NUNES, K.; LEMES, R. B.; MAS-SANDOVAL, Â.; AMORIM, C. E. G.; KRIEGER, J. E.; MILL, J. G.; SALZANO, F. M.; BORTOLINI, M. C.; DA COSTA PEREIRA, A.; COMAS, D.; HÜNEMEIER, T.; CASTRO E SILVA, M. A.; NUNES, K.; LEMES, R. B.; MAS-SANDOVAL, Â.; GUERRA AMORIM, C. E.; KRIEGER, J. E.; MILL, J. G.; ... HÜNEMEIER, T. Genomic insight into the origins and dispersal of the Brazilian coastal natives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 117, no. 5, p. 2372 LP – 2377, 4 Feb. 2020. DOI 10.1073/pnas.1909075117. Available at: <http://www.pnas.org/content/117/5/2372.abstract>.

COOK, H. J. The Antiquity of Man in America: Who Were the First Americans? Whence Came They? *Scientific American*, vol. 11:334–336, no. 5, p. 334–336, 1926. Available at: <file:///C:/Documents and Settings/Matthew G. Hill/My Documents/Bibliographies/E Articles/Scientific American/Cook 1926 SA.pdf>.

DABNEY, J.; MEYER, M.; PÄÄBO, S. Ancient DNA damage. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, vol. 5, no. 7, 2013. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a012567>.

DAVIS, L. G.; MADSEN, D. B. The coastal migration theory: Formulation and testable hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, vol. 249, p. 106605, 2020. DOI 10.1016/j.quascirev.2020.106605. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106605>.

DAVIS, L. G.; MADSEN, D. B.; BECERRA-VALDIVIA, L.; HIGHAM, T.; SISSON, D. A.; SKINNER, S. M.; STUEBER, D.; NYERS, A. J.; KEEN-ZEBERT, A.; NEUDORF, C.; CHEYNEY, M.; IZUHO, M.; IIZUKA, F.; BURNS, S. R.; EPPS, C. W.; WILLIS, S. C.; BUVIT, I. R. ES E A RC H Late Upper Paleolithic occupation. vol. 897, no. August, p. 891–897, 2019. .

DE BLASIS, P.; FISH, S.; GASPAR, M.; FISH, P. Some references for the discussion of complexity among the sambaqui moundbuilders from the southern shores of Brazil. *Revista de arqueologia americana*, no. 15, p. 75–105, 1998. <https://doi.org/10.2307/27768414>.

DE SOUZA, J. G.; MATEOS, J. A.; MADELLA, M. Archaeological expansions in tropical South America during the late Holocene: Assessing the role of demic diffusion. [*S. l.: s. n.*], 2020a. vol. 15, . DOI 10.1371/journal.pone.0232367. Available at: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0232367>.

DE SOUZA, J. G.; MATEOS, J. A.; MADELLA, M. Archaeological expansions in tropical South America during the late Holocene: Assessing the role of demic diffusion. [*S. l.: s. n.*], 2020b. vol. 15, . <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232367>.

DEBLASIS FARIAS, D., & KNEIP, A., P. Velhas tradições e gente nova no pedaço: perspectivas longevas de arquitetura funerária na paisagem do litoral sul catarinense. 24, vol. 109–136., 2014. DOI <https://doi.org/10.11606/issn.2448-1750.revmae.2014.109328>. Available at: <http://www.revistas.usp.br/revmae/article/download/109328/107820>.

DEBLASIS, P.; GASPAR, M. Os sambaquis do sul catarinense: retrospectiva e perspectivas de dez anos de pesquisas. *Cadernos de Ciências Humanas.*, vol. vs. 11 e 1, p. 83–126, 2009. .

DEBLASIS, P.; KNEIP, A.; SCHEEL-YBERT, R.; GIANNINI, P. C.; GASPAR, M. D. Sambaquis e Paisagem – Dinâmica natural e arqueologia regional no litoral do sul do Brasil. *Arqueología Suramericana*, vol. 3, no. 1, p. 29–61, 2007. .

DILLEHAY, T. D. The late pleistocene cultures of South America. *Evolutionary Anthropology*, vol. 7, no. 6, p. 206–216, 1999. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1999\)7:6<206::AID-EVAN5>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1999)7:6<206::AID-EVAN5>3.0.CO;2-G).

DILLEHAY, T. D.; BONAVIDA, D.; GOODBRED, S. L.; PINO, M.; VÁSQUEZ, V.; THAM, T. R. A late Pleistocene human presence at Huaca Prieta, Peru, and early Pacific Coastal adaptations. *Quaternary Research*, vol. 77, no. 3, p. 418–423, 2012. DOI 10.1016/j.yqres.2012.02.003. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.yqres.2012.02.003>.

ERLANDSON, J. M.; BRAJE, T. J. Stemmed Points, the Coastal Migration Theory, and the Peopling of the Americas. *Mobility and Ancient Society in Asia and the Americas*. [S. l.: s. n.], 2015. p. 1–202. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15138-0>.

ERLANDSON, J. M.; GRAHAM, M. H.; BOURQUE, B. J.; CORBETT, D.; ESTES, J. A.; STENECK, R. S. The kelp highway hypothesis: Marine ecology, the coastal migration theory, and the peopling of the Americas. *Journal of Island and Coastal Archaeology*, vol. 2, no. 2, p. 161–174, 2007. <https://doi.org/10.1080/15564890701628612>.

FIDALGO, D.; HUBBE, M.; WESOLOWSKI, V. Population history of Brazilian south and southeast shellmound builders inferred through dental morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 176, no. 2, p. 192–207, 2021. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24342>.

FIGUTI, L. A Recipe for a Sambaqui: Considerations on Brazilian Shell Mound Composition and Building. *Early human impact on megamolluscs*, no. January 2005, p. 65–78, 2008. .

FLEGONTOV, P.; ALTINISIK, N. E.; CHANGMAI, P.; ROHLAND, N.; MALLICK, S.; BOLNICK, D. A.; CANDILIO, F.; FLEGONTOVA, O.; JEONG, C.; HARPER, T. K.; KEATING, D.; KENNETT, D. J.; KIM, A. M.; LAMNIDIS, T. C.; OLALDE, I.; RAFF, J.; SATTLER, R. A.; SKOGLUND, P.; VAJDA, E. J.; ... SCHIFFELS, S. Paleo-Eskimo genetic legacy across North America. *bioRxiv*, , p. 203018, 2017. DOI 10.1101/203018. Available at: <https://www.biorxiv.org/content/biorxiv/early/2017/10/13/203018.full.pdf>.

GASPAR, M. D. Cultura: comunicação, arte, oralidade na pré-história do Brasil. *Revista do Museu de Arqueologia e Etnologia*, no. 14, p. 153, 2004. <https://doi.org/10.11606/issn.2448-1750.revmae.2004.89664>.

GASPAR, M. D.; DEBLASIS, P.; FISH, S. K.; FISH, P. R. Sambaqui (Shell Mound) Societies of Coastal Brazil. *The Handbook of South American Archaeology*. [S. l.: s. n.], 2008. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-74907-5\\_18](https://doi.org/10.1007/978-0-387-74907-5_18).

GIANNINI, P. C. F.; VILLAGRAN, X. S.; FORNARI, M.; RODRIGUES, D.; MENEZES, P.; TANAKA, A. P.; ASSUNÇÃO, D.; DE BLASIS, P.; AMARAL, P. Interações entre evolução sedimentar e ocupação humana pré-histórica na costa centro-sul de Santa Catarina , Brasil Interactions between sedimentary evolution and prehistoric human occupation in the south-central coast of Santa Catarina , Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Série Ciências Humanas*, vol. 5, no. 1, p. 105–128, 2010. Available at: <http://www.scielo.br/pdf/bgoeldi/v5n1/ao8v5n1>.

GNECCHI-RUSCONE, G. A.; SARNO, S.; DE FANTI, S.; GIANVINCENZO, L.; GIULIANI, C.; BOATTINI, A.; BORTOLINI, E.; CORCIA, T. Di; MELLADO, C. S.; FRANCIÀ, T. J. D.; GENTILINI, D.; DI BLASIO, A. M.; COSIMO, P. Di; CILLI, E.; GONZALEZ–MARTIN, A.; FRANCESCHI, C.; FRANCESCHI, Z. A.; RICKARDS, O.; SAZZINI, M.; ... PETTENER, D. Dissecting the pre-Columbian genomic ancestry of Native Americans along the Andes–Amazonia divide. *Molecular Biology and Evolution*, vol. 36, no. 6, p. 1254–1269, 2019. <https://doi.org/10.1093/molbev/mszo66>.

GOLDBERG, A.; MYCHAJLIW, A. M.; HADLY, E. A. Post-invasion demography of prehistoric humans in South America. *Nature*, 2016. <https://doi.org/10.1038/nature17176>.

GONZÁLEZ-JOSÉ, R.; BORTOLINI, M. C.; SANTOS, F. R.; BONATTO, S. L.; GONZALEZ-JOSE, R.; BORTOLINI, M. C.; SANTOS, F. R.; BONATTO, S. L. The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *Am J Phys Anthropol*, vol. 137, no. 2 ed. 2008/05/16, p. 175–187, 2008. DOI 10.1002/ajpa.20854. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18481303>.

HAYNES, C. V. Fluted projectile points: Their age and dispersion. *Science*, vol. 145, no. 3639, p. 1408–1413, 1964. <https://doi.org/10.1126/science.145.3639.1408>.

HUBBE, M.; HANIHARA, T.; HARVATI, K. Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *The anatomical record*, vol. 292, no. 11, p. 1720–33, Nov. 2009. <https://doi.org/10.1002/ar.20976>.

- HUNEMEIER, T.; GOMEZ-VALDES, J.; BALLESTEROS-ROMERO, M.; DE AZEVEDO, S.; MARTINEZ-ABADIAS, N.; ESPARZA, M.; SJOVOLD, T.; BONATTO, S. L.; SALZANO, F. M.; BORTOLINI, M. C.; GONZALEZ-JOSE, R. Cultural diversification promotes rapid phenotypic evolution in Xavante Indians. *Proc Natl Acad Sci U S A*, vol. 109, no. 1 ed. 2011/12/21, p. 73–77, 2012. DOI 10.1073/pnas.1118967109. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22184238>.
- IRIARTE, J.; DEBLASIS, P.; DE SOUZA, J. G.; CORTELETTI, R. Emergent Complexity, Changing Landscapes, and Spheres of Interaction in Southeastern South America During the Middle and Late Holocene. *Journal of Archaeological Research*, vol. 25, no. 3, p. 251–313, 2017. <https://doi.org/10.1007/s10814-016-9100-0>.
- JACKSON, D.; MÉNDEZ, C.; ASPILLAGA, E. Human Remains Directly Dated to the Pleistocene-Holocene Transition Support a Marine Diet for Early Settlers of the Pacific Coast of Chile. *Journal of Island and Coastal Archaeology*, vol. 7, no. 3, p. 363–377, 2012. <https://doi.org/10.1080/15564894.2012.708009>.
- JENKINS, D. L.; DAVIS, L. G. J.; STAFFORD, T. W.; CAMPOS, P. F.; HOCKETT, B.; JONES, G. T.; CUMMINGS, L. S.; YOST, C.; CONNOLLY, T. J.; II, R. M. Y.; GIBBONS, S. C.; RAGHAVAN, M.; RASMUSSEN, M.; PAIJMANS, J. L. A.; HOFREITER, M.; KEMP, B. M.; BARTA, J. L.; MONROE, C.; GILBERT, T. P.; WILLERSLE, E. Clovis Age Western Stemmed Projectile Points and Human Coprolites at the Paisley Caves Dennis. *Human Biology*, vol. 86, no. July, p. 223–228, 2014. .
- JENSEN, T. Z. T.; NIEMANN, J.; IVERSEN, K. H.; FOTAKIS, A. K.; GOPALAKRISHNAN, S.; VÅGENE, Å. J.; PEDERSEN, M. W.; SINDING, M. H. S.; ELLEGAARD, M. R.; ALLENTOFT, M. E.; LANIGAN, L. T.; TAUROZZI, A. J.; NIELSEN, S. H.; DEE, M. W.; MORTENSEN, M. N.; CHRISTENSEN, M. C.; SØRENSEN, S. A.; COLLINS, M. J.; GILBERT, M. T. P.; ... SCHROEDER, H. A 5700 year-old human genome and oral microbiome from chewed birch pitch. *Nature Communications*, vol. 10, no. 1, p. 1–10, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13549-9>.
- KISTLER, L.; THAKAR, H. B.; VANDERWARKER, A. M.; DOMIC, A.; BERGSTRÖM, A.; GEORGE, R. J.; HARPER, T. K.; ALLABY, R. G.; HIRTH, K.; KENNETT, D. J. Archaeological Central American maize genomes suggest ancient gene flow from South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 117, no. 52, p. 33124–33129, 2020. <https://doi.org/10.1073/PNAS.2015560117>.
- KITCHEN, A.; MIYAMOTO, M. M.; MULLIGAN, C. J. A three-stage colonization model for the peopling of the Americas. *PLoS One*, vol. 3, no. 2 ed. 2008/02/14, p. e1596, 2008. DOI 10.1371/journal.pone.0001596. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18270583>.
- KNEIP, A.; FARIAS, D.; DEBLASIS, P. Longa duração e territorialidade da ocupação sambaqueira na laguna de Santa Marta, Santa Catarina. *Revista de Arqueologia*, vol. 31, no. 1, p. 25–51, 2018. <https://doi.org/10.24885/sab.v31i1.526>.
- KONTOPOULOS, I.; PENKMAN, K.; MCALLISTER, G. D.; LYNNERUP, N.; DAMGAARD, P. B.; HANSEN, H. B.; ALLENTOFT, M. E.; COLLINS, M. J. Petrous bone diagenesis: a multi-analytical approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 518, no. January, p. 143–154, 2019. DOI 10.1016/j.palaeo.2019.01.005. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.01.005>.
- LAVALLE SULLASI, H. S.; SANTOS, A. L. C.; DA SILVA, S. F. S. M. Bone diagenesis study of the burials from the Pedra do Alexandre archaeological site, Carnaúba dos Dantas, RN. *Cadernos do LEPAARQ (UFPEL)*, vol. 15, no. 30, p. 162, 2018. <https://doi.org/10.15210/lepaarq.v15i30.12955>.
- LIMA, T. A.; MACARIO, K. D.; ANJOS, R. M.; GOMES, P. R. S.; COIMBRA, M. M.; ELMORE, D.; LIMA T,MACARIO K, A. R. et al. The antiquity of the prehistoric settlement of the Central-South Brazilian coast. *Radiocarbon*, vol. 44, no. 3, p. 733–738, 2002. <https://doi.org/10.1017/S0033822200032185>.
- LIMA, Tânia Andrade. Em Busca Dos Frutos Do Mar Os Pescadores-Coletores Do Litoral Centro-Sul Do Brasil. *Revista USP*, vol. 0, no. 44, p. 270, 2000. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9036.voi44p270-327>.
- LYNCH, T. F. The antiquity of man in South America. *Quaternary Research*, vol. 4, no. 3, p. 356–377, 1974. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(74\)90022-2](https://doi.org/10.1016/0033-5894(74)90022-2).
- MENÉNDEZ, L. P.; LÓPEZ-SOSA, M. C.; FRANCISCO, S.; MONTEIRO, S.; MARTIN, G.; PESSIS, A. Early

humans in South America : the first direct radiocarbon dating and morphometric study of the Toca dos Coqueiros ' skull ( Serra da Capivara , Brazil ). , p. 1–23, 2021. .

MORENO-MAYAR, J. V.; VINNER, L.; DE BARROS DAMGAARD, P.; DE LA FUENTE, C.; CHAN, J.; SPENCE, J. P.; ALLENTOFT, M. E.; VIMALA, T.; RACIMO, F.; PINOTTI, T.; RASMUSSEN, S.; MARGARYAN, A.; IRAETA ORBEGOZO, M.; MYLOPOTAMITAKI, D.; WOOLLER, M.; BATAILLE, C.; BECERRA-VALDIVIA, L.; CHIVALL, D.; COMESKEY, D.; ... WILLERSLEV, E. Early human dispersals within the Americas. *Science*, vol. 362, no. 6419 ed. 2018/11/10, 2018. DOI 10.1126/science.aav2621. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/30409807>.

NAKATSUKA, N.; LUISI, P.; MOTTI, J. M. B.; SALEMME, M.; SANTIAGO, F.; D'ANGELO DEL CAMPO, M. D.; VECCHI, R. J.; ESPINOSA-PARRILLA, Y.; PRIETO, A.; ADAMSKI, N.; LAWSON, A. M.; HARPER, T. K.; CULLETON, B. J.; KENNETT, D. J.; LALUEZA-FOX, C.; MALLICK, S.; ROHLAND, N.; GUICHÓN, R. A.; CABANA, G. S.; ... REICH, D. Ancient genomes in South Patagonia reveal population movements associated with technological shifts and geography. *Nature Communications*, vol. 11, no. 1, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17656-w>.

NASCIMENTO, A. do. O GENOCÍDIO DO NEGRO BRASILEIRO: PROCESSO DE UM RACISMO MASCARADO. [S. l.: s. n.], 2016.

NEVES, W. A. A.; HUBBE, M. Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa, Brazil: Implications for the settlement of the new world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 102, no. 51, p. 18309–18314, Dec. 2005. DOI 10.1073/pnas.0507185102. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1317934/pdf/pnas-0507185102.pdf>.

NEVES, W. A.; HUBBE, M.; OKUMURA, M.; GONZÁLEZ-JOSÉ, R.; FIGUTI, L.; EGGERS, S.; DE BLASIS, P. A. D. A new early Holocene human skeleton from Brazil: implications for the settlement of the New World. *Journal of Human Evolution*, vol. 48, no. 4, p. 403–14, Apr. 2005. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.12.001>.

NOELLI, F. S. The Handbook of South American Archaeology. [S. l.: s. n.], 2008. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-74907-5>.

NOELLI, F. S.; DE SOUZA, J. G. Novas perspectivas para a cartografia arqueológica Jê no Brasil meridional. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi: Ciências Humanas*, vol. 12, no. 1, p. 57–84, 2017. <https://doi.org/10.1590/1981.81222017000100004>.

OKUMURA, M. M. M. Diversidade morfológica craniana, micro-evolução e ocupação pré-histórica da costa brasileira. 2007. 2007.

ORLANDO, L.; ALLABY, R.; SKOGLUND, P.; DER SARKISSIAN, C.; STOCKHAMMER, P. W.; ÁVILA-ARCOS, M. C.; FU, Q.; KRAUSE, J.; WILLERSLEV, E.; STONE, A. C.; WARINNER, C. Ancient DNA analysis. *Nature Reviews Methods Primers*, vol. 1, no. 1, 2021. <https://doi.org/10.1038/s43586-020-00011-0>.

PÄÄBO, S.; POINAR, H.; SERRE, D.; JAENICKE-DESPRÉS, V.; HEBLER, J.; ROHLAND, N.; KUCH, M.; KRAUSE, J.; VIGILANT, L.; HOFREITER, M. Genetic analyses from ancient DNA. *Annual Review of Genetics*, vol. 38, p. 645–679, 2004. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.37.110801.143214>.

PARKER, C.; ROHRLACH, A. B.; FRIEDERICH, S.; NAGEL, S.; MEYER, M.; KRAUSE, J.; BOS, K. I.; HAAK, W. A systematic investigation of human DNA preservation in medieval skeletons. *Scientific Reports*, vol. 10, no. 1, p. 1–16, 2020. DOI 10.1038/s41598-020-75163-w. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75163-w>.

PATTERSON, N.; MOORJANI, P.; LUO, Y.; MALLICK, S.; ROHLAND, N.; ZHAN, Y.; GENSCHORECK, T.; WEBSTER, T.; REICH, D. Ancient admixture in human history. *Genetics*, 2012. <https://doi.org/10.1534/genetics.112.145037>.

PEDERSEN, M. W.; RUTER, A.; SCHWEGER, C.; FRIEBE, H.; STAFF, R. A.; KJELDSEN, K. K.; MENDOZA, M. L. Z.; BEAUDOIN, A. B.; ZUTTER, C.; LARSEN, N. K.; POTTER, B. A.; NIELSEN, R.; RAINVILLE, R. A.; ORLANDO, L.; MELTZER, D. J.; KJÆR, K. H.; WILLERSLEV, E. Postglacial viability and colonization in North America's ice-free corridor. *Nature*, 2016. <https://doi.org/10.1038/nature19085>.

PEREGO, U. A.; ANGERHOFER, N.; PALA, M.; OLIVIERI, A.; LANCIONI, H.; KASHANI, B. H.; CAROSSA,

V.; EKINS, J. E.; GÓMEZ-CARBALLA, A.; HUBER, G.; ZIMMERMANN, B.; CORACH, D.; BABUDRI, N.; PANARA, F.; MYRES, N. M.; PARSON, W.; SEMINO, O.; SALAS, A.; WOODWARD, S. R.; ... TORRONI, A. The initial peopling of the Americas: A growing number of founding mitochondrial genomes from Beringia. *Genome Research*, vol. 20, no. 9, p. 1174–1179, 2010. <https://doi.org/10.1101/gr.109231.110>.

PINHASI, R.; FERNANDES, D. M.; SIRAK, K.; CHERONET, O. Isolating the human cochlea to generate bone powder for ancient DNA analysis. *Nature Protocols*, vol. 14, no. 4, p. 1194–1205, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41596-019-0137-7>.

PINHASI, R.; FERNANDES, D.; SIRAK, K.; NOVAK, M.; CONNELL, S.; ALPASLAN-ROODENBERG, S.; GERRITSEN, F.; MOISEYEV, V.; GROMOV, A.; RACZKY, P.; ANDERS, A.; PIETRUSEWSKY, M.; ROLLEFSON, G.; JOVANOVIĆ, M.; TRINH HOANG, H.; BAR-OZ, G.; OXENHAM, M.; MATSUMURA, H.; HOFREITER, M. Optimal ancient DNA yields from the inner ear part of the human petrous bone. *PLoS ONE*, vol. 10, no. 6, p. 1–13, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129102>.

PINOTTI, T.; BERGSTRÖM, A.; GEPPERT, M.; BAWN, M.; OHASHI, D.; SHI, W.; LACERDA, D. R.; SOLLI, A.; NORSTEDT, J.; REED, K.; DAWTRY, K.; GONZÁLEZ-ANDRADE, F.; PAZ-Y-MIÑO, C.; REVOLLO, S.; CUELLAR, C.; JOTA, M. S.; SANTOS, J. E.; AYUB, Q.; KIVISILD, T.; ... TYLER-SMITH, C. Y Chromosome Sequences Reveal a Short Beringian Standstill, Rapid Expansion, and early Population structure of Native American Founders. *Current Biology*, vol. 29, no. 1, p. 149–157.e3, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.029>.

POINAR, H.; KUCH, M.; MCDONALD, G.; MARTIN, P.; PAABO, S. Nuclear Gene Sequences from a Late Pleistocene Sloth Coprolite. *Chemistry & Biology*, vol. 10, p. 161–168, 2003. <https://doi.org/10.1016/S>

POSTH, C.; NAKATSUKA, N.; LAZARIDIS, I.; SKOGLUND, P.; MALLICK, S.; LAMNIDIS, T. C.; ROHLAND, N.; NÄGELE, K.; ADAMSKI, N.; BERTOLINI, E.; BROOMANDKHOSHBAKHT, N.; COOPER, A.; CULLETON, B. J.; FERRAZ, T.; FERRY, M.; FURTWÄGLER, A.; HAAK, W.; HARKINS, K.; HARPER, T. K.; ... REICH, D. Reconstructing the Deep Population History of Central and South America. *Cell*, vol. 175, no. 5, p. 1185–1197.e22, 2018a. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.10.027>.

POSTH, C.; NAKATSUKA, N.; LAZARIDIS, I.; SKOGLUND, P.; MALLICK, S.; LAMNIDIS, T. C. T. C.; ROHLAND, N.; NÄGELE, K.; ADAMSKI, N.; BERTOLINI, E.; BROOMANDKHOSHBAKHT, N.; COOPER, A.; CULLETON, B. J. B. J.; FERRAZ, T.; FERRY, M.; FURTWÄGLER, A.; HAAK, W.; HARKINS, K.; HARPER, T. K. T. K.; ... REICH, D. Reconstructing the Deep Population History of Central and South America. *Cell*, vol. 175, no. 5, p. 1185–1197.e22, 2018b. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.10.027>.

PROUS, A. (Prous, 1986, 1991) André Prous: *Arqueologia Brasileira* 1991. [*S. l.: s. n.*], 1991.

RAGHAVAN, M.; SKOGLUND, P.; GRAF, K. E.; METSPALU, M.; ALBRECHTSEN, A.; MOLTKE, I.; RASMUSSEN, S.; STAFFORD JR, T. W.; ORLANDO, L.; METSPALU, E.; KARMIN, M.; TAMBETS, K.; ROOTSI, S.; MÄGI, R.; CAMPOS, P. F.; BALANOVSKA, E.; BALANOVSKY, O.; KHUSNUTDINOVA, E.; LITVINOV, S.; ... WILLERSLEV, E. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature*, vol. 505, no. 7481, p. 87–+, 20 Nov. 2014. DOI 10.1038/nature12736. Available at: <https://www.nature.com/articles/nature12736.pdf>.

RASMUSSEN, M.; LI, Y. R.; LINDGREEN, S.; PEDERSEN, J. S.; ALBRECHTSEN, A.; MOLTKE, I.; METSPALU, M.; METSPALU, E.; KIVISILD, T.; GUPTA, R.; BERTALAN, M.; NIELSEN, K.; GILBERT, M. T. P.; WANG, Y.; RAGHAVAN, M.; CAMPOS, P. F.; KAMP, H. M.; WILSON, A. S.; GLEDHILL, A.; ... WILLERSLEV, E. Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. *Nature*, vol. 463, no. 7282, p. 757–762, 2010. DOI 10.1038/nature08835. Available at: <https://www.nature.com/articles/nature08835.pdf>.

RASMUSSEN, Morten; ANZICK, S. L.; WATERS, M. R.; SKOGLUND, P.; DEGIORGIO, M.; STAFFORD, T. W.; RASMUSSEN, S.; MOLTKE, I.; ALBRECHTSEN, A.; DOYLE, S. M.; POZNIK, G. D.; GUDMUNDSOTTIR, V.; YADAV, R.; MALASPINAS, A.-S. S.; WHITE, S. S. th; ALLENTOFT, M. E.; CORNEJO, O. E.; TAMBETS, K.; ERIKSSON, A.; ... WILLERSLEV, E. The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana. *Nature*, vol. 506, no. 7487 ed. 2014/02/14, p. 225–229, Feb. 2014. DOI 10.1038/nature13025. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24522598>.

REICH, D.; PATTERSON, N.; CAMPBELL, D.; TANDON, A.; MAZIERES, S.; RAY, N.; PARRA, M. V.; ROJAS, W.; DUQUE, C.; MESA, N.; GARCIA, L. F.; TRIANA, O.; BLAIR, S.; MAESTRE, A.; DIB, J. C.;

BRAVI, C. M.; BAILLIET, G.; CORACH, D.; HUNEMEIER, T.; ... RUIZ-LINARES, A. Reconstructing Native American population history. *Nature*, vol. 488, no. 7411 ed. 2012/07/18, p. 370–374, 2012. DOI 10.1038/nature11258. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22801491>.

ROCA-RADA, X.; POLITIS, G.; MESSINEO, P. G.; SCHEIFLER, N.; SCABUZZO, C.; GONZÁLEZ, M.; HARKINS, K. M.; REICH, D.; SOUILMI, Y.; TEIXEIRA, J. C.; LLAMAS, B.; FEHREN-SCHMITZ, L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. *iScience*, vol. 24, no. 6, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.102553>.

ROOSEVELT, A. C.; HOUSLEY, R. A.; IMAZIO DA SILVEIRA, M.; MARANCA, S.; JOHNSON, R. Eighth Millennium Pottery from a Prehistoric Shell Midden in the Brazilian Amazon. *Science*, vol. 234, no. 19, p. 1621–1624, 1991. .

ROSEMAN, C.; WEAVER, T. D. Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 125, no. 3, p. 257–63, Nov. 2004. .

SCHEEL-YBERT, R.; EGGERS, S.; WESOLOWSKI, V.; PETRONILHO, C. C.; BOYADJAN, C. H.; GASPAR, M. D.; BARBOSA-GUIMARÃES, M.; TENÓRIO, M. C.; DEBLASIS, P. Subsistence and lifeway of coastal brazilians moundbuilders. *Treballs D'Arqueologia*, vol. 7, no. March 2015, p. 37–53, 2009. Available at: <http://www.arqueologia.mn.ufrj.br/docs/papers/rita/treballsdetnoarqueologia2009.pdf>.

SCHEIB, C. L.; LI, H.; DESAI, T.; LINK, V.; KENDALL, C.; DEWAR, G.; GRIFFITH, P. W.; MÖRSEBURG, A.; JOHNSON, J. R.; POTTER, A.; KERR, S. L.; ENDICOTT, P.; LINDO, J.; HABER, M.; XUE, Y.; TYLER-SMITH, C.; SANDHU, M. S.; LORENZ, J. G.; RANDALL, T. D.; ... KIVISILD, T. Ancient human parallel lineages within North America contributed to a coastal expansion. *Science*, vol. 360, no. 6392, p. 1024–1027, 2018. <https://doi.org/10.1126/science.aar6851>.

SCHMITZ, P. I.; ROGGE, J. H. Um sítio da tradição cerâmica Aratu em Apucarana, PR. *Revista do Museu de Arqueologia e Etnologia*, no. 18, p. 47, 2008. <https://doi.org/10.11606/issn.2448-1750.revmae.2008.89828>.

SCHUENEMANN, V. J.; PELTZER, A.; WELTE, B.; VAN PELT, W. P.; MOLAK, M.; WANG, C. C.; FURTWÄNGLER, A.; URBAN, C.; REITER, E.; NIESELT, K.; TESSMANN, B.; FRANCKEN, M.; HARVATI, K.; HAAK, W.; SCHIFFELS, S.; KRAUSE, J. Ancient Egyptian mummy genomes suggest an increase of Sub-Saharan African ancestry in post-Roman periods. *Nature Communications*, vol. 8, no. May, 2017. <https://doi.org/10.1038/ncomms15694>.

SKOGLUND, P.; MALLICK, S.; BORTOLINI, M. C.; CHENNAGIRI, N.; HÜNEMEIER, T.; PETZL-ERLER, M. L.; SALZANO, F. M.; PATTERSON, N.; REICH, D. Genetic evidence for two founding populations of the Americas. *Nature*, vol. 525, no. 7567, p. 104–110, 2015. <https://doi.org/10.1038/nature14895>.

SLON, V.; HOPFE, C.; WEISS, C. L.; MAFESSONI, F.; DE LA RASILLA, M.; LALUEZA-FOX, C.; ROSAS, A.; SORESSI, M.; KNUL, M. V.; MILLER, R.; STEWART, J. R.; DEREVIANKO, A. P.; JACOBS, Z.; LI, B.; ROBERTS, R. G.; SHUNKOV, M. V.; DE LUMLEY, H.; PERRENOUD, C.; GUŠIĆ, I.; ... MEYER, M. Supplementary Materials for: Neandertal and Denisovan DNA from Pleistocene sediments. *Science*, vol. 356, no. 6338, p. 605–608, 2017. .

SOARES, J. Discutindo a tradição Aratu: proposta de um modelo de dispersão e implantação nas zonas de tensão ecológica. *Revista do Museu de Arqueologia e Etnologia da USP*, vol. 23, p. 61–77, 2013. .

STOKES, C. R.; TARASOV, L.; BLOMDIN, R.; CRONIN, homas M.; FISHER, T. G.; GYLLENCREUTZ, R.; HÄTTESTRAND, C.; HEYMAN, J.; HINDMARSH, R. C. A.; HUGHES, A. L. C.; JAKOBSSON, M.; KIRCHNER, N.; LIVINGSTONE, S. J.; MARGOLD, M.; MURTON, J. B.; NOORMETS, R.; PELTIER, W. R.; PETEET, D. M.; PIPER, D. J. W.; ... TELLE, J. T. On the Reconstruction of Palaeo-Ice Sheets: Recent Advances and Future Challenges. *Critical Studies on Security*, vol. 2, no. 2, p. 210–222, 2014. .

STRAUSS, A.; MARIANO RODRIGUES, I. M.; BAETA, A.; VILLAGRAN, X. S.; ALVES, M.; PUGLIESE, F.; BISSARO, M.; DE OLIVEIRA, R. E.; DE SOUZA, G. N.; BUENO, L.; DE SOUSA, J. C. M.; MORROW, J. J.; REINHARD, K. J.; HERMENEGILDO, T.; PEREZ, G. C.; CHIM, E. N.; DE OLIVEIRA DOS SANTOS, R.; DE PAIVA, M.; KIPNIS, R.; NEVES, W. The Archaeological Record of Lagoa Santa (East-Central Brazil): From the Late Pleistocene to Historical Times. [*S. l.: s. n.*], 2020. p. C1–C1.

[https://doi.org/10.1007/978-3-030-35940-9\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-030-35940-9_15).

SUTTER, R. C. The Pre-Columbian Peopling and Population Dispersals of South America. [S. l.]: Springer US, 2021. vol. 29. DOI 10.1007/s10814-020-09146-w. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10814-020-09146-w>.

SZATHMARY, E. J. mtDNA and the peopling of the Americas. *American journal of human genetics*, vol. 53, no. 4, p. 793-9, 1993. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7692724> <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=PMC1682381>.

TAMM, E.; KIVISILD, T.; REIDLA, M.; METSPALU, M.; SMITH, D. G.; MULLIGAN, C. J.; BRAVI, C. M.; RICKARDS, O.; MARTINEZ-LABARGA, C.; KHUSNUTDINOVA, E. K.; FEDOROVA, S. A.; GOLUBENKO, M. V.; STEPANOV, V. A.; GUBINA, M. A.; ZHADANOV, S. I.; OSSIPOVA, L. P.; DAMBA, L.; VOEVODA, M. I.; DIPIERRI, J. E.; ... MALHI, R. S. Beringian standstill and spread of native American founders. *PLoS ONE*, vol. 2, no. 9, p. 1-6, 2007. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000829>.

TORRONI, A.; SCHURR, T. G.; CABELL, M. F.; BROWN, M. D.; NEEL, J. V.; LARSEN, M.; SMITH, D. G.; VULLO, C. M.; WALLACE, D. C. Asian affinities and continental radiation of the four founding Native American mtDNAs. *American Journal of Human Genetics*, vol. 53, no. 3, p. 563-590, 1993. .

VILLAGRAN, X. S. O que sabemos dos grupos construtores de sambaquis? Breve revisão da arqueologia da costa sudeste do Brasil, dos primeiros sambaquis até a chegada da cerâmica Jê. *Revista Do Museu De Arqueologia E Etnologia*, vol. 23, p. 139-154, 2013. DOI <https://doi.org/10.11606/issn.2448-1750.revmae.2013.107182>. Available at: <http://www.revistas.usp.br/revmae/article/download/107182/105721>.

VON CRAMON-TAUBADEL, N. Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *American journal of physical anthropology*, vol. 140, no. 2, p. 205-15, Oct. 2009. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21041>.

WANG, S.; LEWIS, C. M.; JAKOBSSON, M.; RAMACHANDRAN, S.; RAY, N.; BEDOYA, G.; ROJAS, W.; PARRA, M. V.; MOLINA, J. A.; GALLO, C.; MAZZOTTI, G.; POLETTI, G.; HILL, K.; HURTADO, A. M.; LABUDA, D.; KLITZ, W.; BARRANTES, R.; BORTOLINI, M. C.; SALZANO, F. M.; ... RUIZ-LINARES, A. Genetic variation and population structure in native Americans. *PLoS Genet*, vol. 3, no. 11 ed. 2007/11/28, p. e185, 2007. DOI 10.1371/journal.pgen.0030185. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18039031>.

WATERS, M. R. Late Pleistocene exploration and settlement of the Americas by modern humans. *Science*, vol. 365, no. 6449, 2019. <https://doi.org/10.1126/science.aat5447>.

WATERS, M. R.; KEENE, J. L.; FORMAN, S. L.; PREWITT, E. R.; CARLSON, D. L.; WIEDERHOLD, J. E. Pre-clovis projectile points at the Debra L. Friedkin site, Texas - Implications for the late pleistocene peopling of the Americas. *Science Advances*, vol. 4, no. 10, 2018. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4505>.

WATERS, M. R.; STAFFORD, T. W.; MCDONALD, H. G.; GUSTAFSON, C.; RASMUSSEN, M.; CAPPELLINI, E.; OLSEN, J. V.; SZKLARCZYK, D.; JENSEN, L. J.; GILBERT, M. T. P.; WILLERSLEV, E. Pre-Clovis mastodon hunting 13,800 years ago at the Manis site, Washington. *Science*, vol. 334, no. 6054, p. 351-353, 2011. <https://doi.org/10.1126/science.1207663>.

WATSON, T. Is theory about peopling of the Americas a bridge too far? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 114, no. 22, p. 5554-5557, 2017. <https://doi.org/10.1073/pnas.1705966114>.

ZIESEMER, K. A.; RAMOS-MADRIGAL, J.; MANN, A. E.; BRANDT, B. W.; SANKARANARAYANAN, K.; OZGA, A. T.; HOOGLAND, M.; HOFMAN, C. A.; SALAZAR-GARCÍA, D. C.; FROHLICH, B.; MILNER, G. R.; STONE, A. C.; ALDENDERFER, M.; LEWIS, C. M.; HOFMAN, C. L.; WARINNER, C.; SCHROEDER, H. The efficacy of whole human genome capture on ancient dental calculus and dentin. *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 168, no. 3, p. 496-509, 2019. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23763>.