

DIVERSIFICACIÓN MORFOLÓGICA Y POBLAMIENTO TEMPRANO DEL NOROCCIDENTE DE SURAMÉRICA:

un estudio de la variación craneofacial

MIGUEL EDUARDO DELGADO BURBANO^{A,B}

(medelgado@fcnym.unlp.edu.ar)

Resumen

Se presenta un estudio de la variación craneofacial en muestras del noroccidente de Suramérica, distribuidas ampliamente en un sentido espacial y temporal, con el objetivo de proponer hipótesis sobre el poblamiento inicial. Se llevaron a cabo diferentes análisis (matriz-R, correlación de matrices y morfometría geométrica) para estudiar la historia y la estructura poblacional a nivel regional. Los resultados sugieren una alta diversidad morfológica, así como la existencia de patrones de estructuración espacial y temporal; también indican que ciertos eventos poblacionales y la acción de fuerzas evolutivas afectaron notablemente la diversidad craneofacial a través del tiempo. A partir de la comparación de distintos tipos de evidencia se propone un modelo sobre la forma y el tiempo del poblamiento temprano de la región y la subsecuente evolución poblacional a lo largo del Holoceno.

PALABRAS CLAVE: poblamiento temprano, morfología craneofacial, morfometría geométrica, noroccidente de Sur América.

MORPHOLOGICAL DIVERSIFICATION AND THE EARLY PEOPLING OF NORTHWEST SOUTH AMERICA: AN ANALYSIS OF THE CRANIOFACIAL VARIATION

Abstract

A study of the craniofacial diversity among samples from Northwest South America, temporal and spatially scattered, is presented in order to create hypotheses for the early peopling of the region. Several kinds of statistical procedures (R-matrix, matrix correlation analysis and geometric morphometrics) were performed in order to assess the population history and structure at the regional level. The results revealed high morphological diversity and patterns of spatial and temporal structuring, additionally, they suggest that distinct population events and the action of evolutionary factors highly affected the craniofacial diversity over time. On the basis of different kinds of evidences, a model on the mode and tempo of the early peopling of the region and the subsequent population evolution throughout the Holocene is presented.

KEYWORDS: early peopling, craniofacial morphology, geometric morphometrics, Northwest South America.

A División Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

B Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Conicet), Argentina.

INTRODUCCIÓN

El noroccidente de Suramérica, que se corresponde con el actual territorio colombiano, es una región clave para el estudio del proceso de poblamiento inicial del subcontinente debido a su posición geográfica, sobre todo si se asume un ingreso por vía terrestre en sentido general norte-sur. El estudio de la evidencia arqueológica y paleoambiental ha conformado un gran cuerpo de información sobre dicho proceso (Aceituno 2007; Correal 1986; Delgado, Aceituno y Barrientos 2012; Gnecco 2000; López 2008; Marchant et ál. 2002; Nieuwenhuis 2002; Van der Hammen y Correal 1992). En consecuencia, los modelos existentes actualmente sobre la forma y el tiempo de la colonización inicial se han basado en el registro arqueológico y paleoambiental. Otra clase de evidencias de tipo morfológico y genético han sido apenas tenidas en cuenta. Si bien los estudios sobre la diversidad molecular de los grupos amerindios actuales y prehispánicos de la región se han incrementado durante las dos últimas décadas, ese no es el caso de los estudios sobre la variación morfológica. Dado que el poblamiento temprano parece haber sido un proceso bastante complejo, es necesario integrar diferentes tipos de información para comprender mejor su dinámica. Así, el estudio de los patrones de diversidad morfológica en articulación con otras líneas de evidencia puede aportar información relevante para la discusión del poblamiento inicial a nivel regional.

MODELOS DE POBLAMIENTO TEMPRANO DEL NOROCCIDENTE DE SURAMÉRICA A PARTIR DE EVIDENCIAS GENÉTICAS Y MORFOLÓGICAS

Recientemente se han propuesto varios modelos sobre el poblamiento temprano de la región, empleando distintas clases de evidencia biológica. Así, a través del estudio de múltiples marcadores moleculares de herencia biparental y uniparental —autosómicos, cromosoma X, mitocondriales (ADNmt), cromosoma Y— en grupos amerindios contemporáneos, varios autores han sugerido hipótesis sobre el tiempo de entrada de los primeros pobladores, el número de dispersiones, las rutas de ingreso, etc. (Briceño et ál. 2003; Keyeux et ál. 2002; Keyeux y Usaqué 2006; Mesa et ál. 2000; Ruiz-Linares et ál. 1999; Wang et ál.

2007). Keyeux et ál. (2002) y Keyeux y Usaquéen (2006), basándose en los patrones de distribución geográfica de haplogrupos del ADNmt en grupos amerindios de Colombia, propusieron la existencia de una importante diferenciación poblacional que se relaciona tanto con el aislamiento genético causado por la barrera natural de la cordillera de los Andes, como con el ingreso de dos poblaciones fundadoras a finales del Pleistoceno. Una de ellas arribó desde América Central a través del istmo de Panamá y colonizó la región noroccidental (NO) de Colombia, integrada por la región andina y por las costas pacífica y atlántica. Una segunda población ancestral llegó desde el sur de Norteamérica a través de la cadena insular antillana y pobló la región suroriental (SO), conformada por las cuencas del Amazonas y del Orinoco. El patrón geográfico emergente indica que aquellas poblaciones ubicadas en la región NO presentan altas frecuencias del haplogrupo A y una total ausencia del haplogrupo D, mientras que las que habitan la región SO exhiben frecuencias altas y medias de D y bajas frecuencias de A. Dicho patrón parece tener un sustento lingüístico, es decir, la rama SO está compuesta por grupos de lenguas makú, tucano-barbacoa y wuitoto-saliva, mientras que la rama NO está integrada por poblaciones de lengua chocó-chibcha.

Otros estudios genéticos basados en un espectro más amplio de marcadores (ADNmt, autosómicos y del cromosoma Y) sugieren la posible existencia de dos o más poblaciones fundadoras, las cuales habrían seguido una ruta de poblamiento única a través del istmo de Panamá. La ausencia de una clara diferenciación regional o estructuración espacial entre estos grupos obedecería a los efectos de la deriva y el flujo génico diferencial, los cuales actuaron desde por lo menos el Holoceno Temprano (entre *ca.* 10.000 y 9000 años ¹⁴C A. P.) (Mesa et ál. 2000; Ruiz-Linares et ál. 1999; Torres et ál. 2006). Por otro lado, Wang et ál. (2007), con base en el estudio de marcadores autosómicos (microsatelitales), sugirieron que la diversidad genética muestra una clara estructura espacial, de manera que los amerindios del occidente y los del oriente son muy diferentes entre sí. Se detectó mayor variación y menor estructura poblacional en el lado occidental que en el oriental. Adicionalmente, sus datos son consecuentes con la probabilidad de una única población fundadora, aunque altamente diversa, así como con una ruta de ingreso costera y una serie de efectos fundadores durante la fase del poblamiento inicial.

Por otra parte, algunos investigadores han obtenido información genética (ADNmt) en muestras prehispánicas de Colombia; pero debido a la existencia de sesgos relacionados con la ausencia de contextos arqueológicos y cronológicos confiables, así como a la falta de controles sobre los efectos tafonómicos, e incluso de los protocolos de extracción y control de contaminación, dichos resultados deben ser vistos con precaución (Fernández 1999; Monsalve et ál. 1996; Silva et ál. 2008). Sin embargo, recientemente se han obtenido resultados confiables (Barreto et ál. 2007; Casas-Vargas et ál. 2011) que ofrecen una aproximación a la variabilidad genética prehispánica, aunque con una profundidad temporal no mayor a los 3000 ¹⁴C años A. P., ya que los estudios sobre muestras del Holoceno Temprano y Medio (Fernández 1999) no presentaron los controles necesarios para evitar sesgos. En estas investigaciones, en distintas muestras de la región nororiental, del altiplano cundiboyacense y del valle del río Cauca se encontraron frecuencias variables de los cuatro haplogrupos mitocondriales americanos A, B, C y D. Esto descartaría, al menos durante el lapso de tiempo considerado, la presencia de componentes genéticos extraamericanos en la región antes de la conquista europea (contra Neves, Hubbe y Correal 2007). No obstante, Casas-Vargas et ál. (2011) reportaron coincidencias a nivel haplotípico entre guanés prehispánicos y grupos contemporáneos de China, Mongolia y Siberia, quienes representan algunos de los ancestros de los amerindios. Los análisis de biodistancias mostraron un patrón de estructuración geográfica similar al actual, que indica una alta diversidad y múltiples orígenes.

En cuanto a la evidencia morfológica, actualmente existen muy pocos modelos que expliquen el poblamiento inicial de la región. Uno de ellos fue propuesto por José Vicente Rodríguez (1999, 2001, 2007) y Rodríguez y Vargas (2010), sobre la base de la comparación de los patrones craneofaciales y dentales en muestras prehispánicas de la región, para proponer un escenario de poblamiento conservativo en el que una única población ancestral ingresó a la región durante la frontera Pleistoceno/Holoceno y se dispersó por todo el territorio. Dicha población habría arribado por el interior (istmo de Panamá) y se habría desplazado a través de los valles interandinos, entre ellos, con un papel preponderante, el valle del río Magdalena. Las muestras más tempranas de la sabana de Bogotá serían las representantes de la población antecesora, que habría llegado a través del valle

del río Sogamoso-Chicamocha para dar origen, posteriormente, a la rama chibcha septentrional, compuesta por los muiscas de Tunja y Sogamoso y por los guanes, laches y chitareros. Otra porción de la población antecesora pudo llegar a través del valle del río Bogotá y ser el origen de la rama chibcha meridional, integrada por los muiscas de Bogotá (Rodríguez 2007, 323). Posteriormente, algunos grupos cazadores-recolectores, después de traspasar la cordillera Central, se habrían expandido hacia el valle del río Cauca y desde allí, hacia el sur del país (Rodríguez 2007; Rodríguez y Vargas 2010). La población ancestral permanecería estable durante gran parte del Holoceno y se diversificaría levemente hacia el Holoceno Tardío debido a factores microevolutivos y presiones ambientales (Rodríguez 2001, 2007; Rodríguez y Vargas 2010). Esta interpretación sugiere que la divergencia poblacional se relaciona con la adaptación y no con la llegada de nuevas morfologías (ancestros).

A pesar de la importancia de este modelo de cambio evolutivo gradual, existen aspectos metodológicos que pudieron haber incidido en la interpretación de la diversidad morfológica, que deben ser mencionados. Primero, según el autor (Rodríguez 2001, 2007), las medidas comúnmente empleadas en análisis craneométricos (variables howellianas) son pobres discriminadoras entre muestras, y algunas de ellas, por estar significativamente correlacionadas entre sí, no poseen valor estadístico. Aparte, sugiere que la metodología propuesta por investigadores rusos, como Valeri P. Alexeev (1978), en lo referente a las medidas de proyección facial (ángulos), es más apropiada para el estudio de la diferenciación poblacional. Sin embargo, Rodríguez (2001, 2007) no tuvo en cuenta, por un lado, la amplia aplicación de las variables craneométricas propuestas por Martín, Saller y Howells, eficientes en los estudios de diversificación poblacional en diferentes contextos a nivel local, regional y global (Howells 1973; Lahr 1996); y, por otro lado, el concepto de integración morfológica¹, el cual sugiere que de hecho muchos caracteres están asociados en un sentido estadístico si comparten la misma función, substrato genético o incluso la acción de la selección estabilizadora (en rasgos que pertenecen al mismo complejo funcional) (Cheverud 1982). En este sentido

1 Otro concepto importante a tener en cuenta es el carácter modular de la variación craneofacial, es decir, el cráneo humano está compuesto por módulos, los cuales son conjuntos de rasgos que están internamente integrados por interacciones complejas entre ellos, pero que son relativamente independientes de otros módulos (Klingenberg 2008).

la pregunta pertinente no es si hay correlación entre caracteres, sino por qué causa funcional, genética, evolutiva o combinaciones de ellas se asocian los rasgos. La metodología basada en la observación de ángulos y en la proyección facial tiene un uso restringido en América, y puesto que se basa exclusivamente en medidas faciales supone un sesgo metodológico. Estudios recientes han mostrado que la historia poblacional se ve pobremente reflejada en el esqueleto facial, sujeto a mayor influencia ambiental que la bóveda y la base del cráneo (Harvati y Weaver 2006; Roseman 2004; Von Cramon-Taubadel 2009). Segundo, a pesar de la existencia de casi un centenar de individuos ubicados entre los 2500 y 10.000 años ^{14}C A. P., el autor solo incluyó menos de la mitad de los individuos disponibles. Así mismo, el manejo de la cronología es discutible, ya que el autor agrupa las muestras de acuerdo con el sitio arqueológico, a pesar de que individuos pertenecientes a un mismo sitio presentan diferentes cronologías, como sucede en Tequendama (7235 ± 65 hasta *ca.* 2500 ^{14}C A. P.), Checua (*ca.* 8200-7500 hasta *ca.* 3500 ^{14}C A. P.) y Aguazuque (5025 ± 40 hasta 2725 ± 35 ^{14}C A. P.). Tercero, algunas de las comparaciones poblacionales llevadas a cabo por el autor (Rodríguez 1999, 2001, 2007) pueden estar sesgadas, ya que incluyó variables ampliamente afectadas por la deformación craneal artificial (p. e., GOL, BNL, BBH, FRC, PAC, OCC). Finalmente, Rodríguez (1999, 2001, 2007) y Rodríguez y Vargas (2010) llevaron a cabo los estudios estadísticos multivariados sobre diversidad craneofacial y dental utilizando medidas lineales crudas, sin emplear ningún tipo de estandarización. Esto implica un grave problema, ya que las variables crudas deben ser ajustadas para aislar el efecto del tamaño (Jungers, Falsetti y Wall 1995), con lo cual las comparaciones poblacionales se basarán en la forma. Estas omisiones de tipo metodológico sugieren que la historia poblacional, la estructuración espacial y los patrones de relaciones evolutivas entre los grupos prehispánicos de Colombia deben ser reevaluados, controlando los sesgos mencionados para formular una interpretación más confiable del proceso de poblamiento y de la posterior diversificación poblacional.

Otros estudios sobre la variación dental no métrica en grupos amerindios actuales han propuesto hipótesis sobre la cantidad de las poblaciones fundadoras y sobre los procesos de estructuración espacial. Zagarra et ál. (1995) estudiaron la morfología dental de once grupos amerindios actuales de Colombia y sugirieron una

importante diferenciación poblacional consistente con más de una población fundadora. Delgado Burbano (2012a) reanalizó los datos de Zagarra et ál. (1995) e incluyó datos inéditos de tres grupos de la cuenca del Amazonas, así como datos adicionales de los grupos investigados en el proyecto Expedición Humana. Por medio de análisis de biodistancias y correlación de matrices, el autor encontró que la variación dental no métrica se corresponde con un modelo de aislamiento por distancia geográfica y que se estructura espacialmente, de manera que los grupos del occidente presentan patrones morfológicos que difieren significativamente de los del oriente (Wang et ál. 2007). Adicionalmente, los patrones morfológicos y su estructuración sugieren una alta diversidad biológica, inconsistente con una única población fundadora.

A modo de resumen puede decirse que el problema de la variación biológica de las poblaciones del sector noroccidental de Sudamérica, en relación con el poblamiento inicial, tanto en la dimensión espacial como en la temporal, requiere una profunda revisión debido a la diversidad de los resultados obtenidos.

La presente investigación pretende explorar los patrones de variación morfológica craneofacial a nivel espacial y temporal, y, después de considerar otros tipos de evidencias, plantear un modelo sobre la forma y el tiempo del poblamiento temprano de la región, así como sobre la evolución poblacional posterior. Específicamente tres hipótesis serán evaluadas: h_1) las poblaciones tempranas que habitaron el territorio colombiano pertenecieron a un único *stock* fundador; h_2) en la dimensión espacial, las poblaciones se estructuraron en función únicamente de la distancia existente entre ellas; h_3) en la dimensión temporal, la variación morfológica es compatible con un modelo de cambio microevolutivo gradual a partir de una única población fundadora.

MATERIALES INVESTIGADOS Y MÉTODOS EMPLEADOS

Muestras esqueléticas investigadas

Un total de 582 individuos adultos de ambos sexos, pertenecientes a 22 muestras arqueológicas espacial y cronológicamente dispersas a nivel regional, fueron estudiados (figura 1, tabla 1).

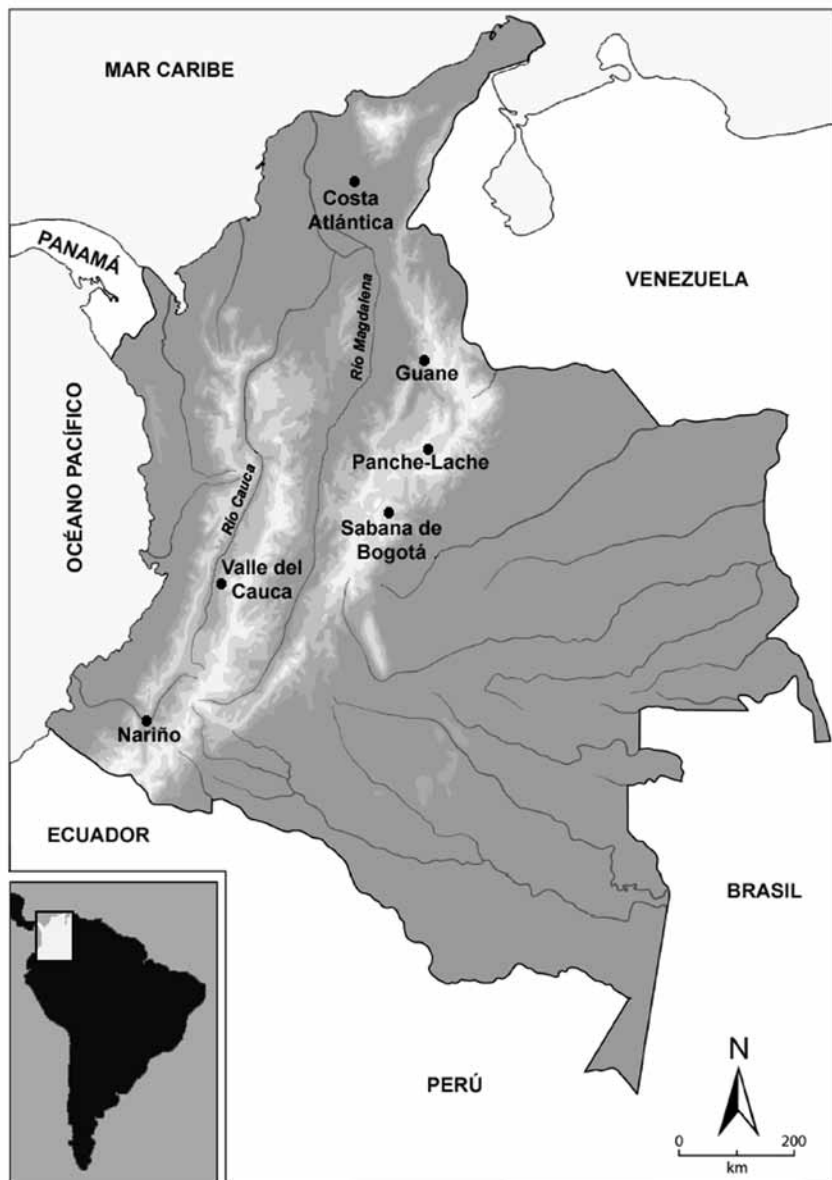


FIGURA 1. MAPA DE COLOMBIA CON LA UBICACIÓN GEOGRÁFICA APROXIMADA DE LAS MUESTRAS ESTUDIADAS

Nota: Cada ubicación representa el "epicentro" de cada grupo regional de muestras indicado en la tabla 1. En la sabana de Bogotá se ubican las muestras del Holoceno Temprano, Medio y Tardío inicial mencionadas en el texto.

Fuente: Elaboración del autor.

TABLA 1. MUESTRAS EMPLEADAS EN LOS ANÁLISIS MORFOLÓGICOS CRANEOFACIALES, CLASIFICADAS SEGÚN LA REGIÓN, LA CRONOLOGÍA Y EL TAMAÑO

Sitio/nombre del grupo	Muestra regional	Cronología	Número de individuos por sitio
Muestras de la sabana de Bogotá			
Holoceno Tardío final (HTF)	Soacha, Marín, Portalegre, Candelaria, Bojacá, Las Delicias, Tunjuelito, Bogotá	Periodo Muisca, ca. 1500-500 ¹⁴ C años A. P.	134
Holoceno Tardío inicial (HTI)	Aguazuque, Checua, Madrid, Mosquera, Tequendama, Zipacón	Periodos Herrera y PreHerrera, ca. 3500-2500 ¹⁴ C años A. P.	33
Holoceno Medio (HM)	Aguazuque, Chía III	Ca. 5000-3800 ¹⁴ C años A. P.	44
Holoceno Temprano medio (HTM)	Checua, Tequendama, Guavio ¹ , Sueva ² , Galindo, Potreroalto	Ca. 8000-6000 ¹⁴ C años A. P.	27
Muestras de otras regiones de Colombia			
Costa atlántica (CA)	Cueva Trementina, Perijá, Sabanalarga, Simití, Guajira, Gamarra, Manaure, Turbaná	Ca. 1000 ¹⁴ C años A. P.	16
Guane	Cueva del Santuario, Los Santos, Santander, Norte de Santander	Ca. 1325-300 ¹⁴ C años A. P.	37
Panche-Lache (P/L)	Agua de Dios, Tibacuy, Jaricó	Ca. 1840 ¹⁴ C años A. P. Siglo XVI	31
Valle del Cauca (Valle)	Coronado, El Cerrito, Estadio, Guacarí, Malagana, Santa Bárbara	Ca. 2950-2000 ¹⁴ C años A. P.	33
Nariño	Ancuyá, Bomboná, Tajumbina, La Paloma, Maridíaz	Ca. 3000 ¹⁴ C años A. P. Siglo XVII	16
Total			371

1 Fechado asociado: 9360 ± 45 años ¹⁴C A. P.

2 Fechado asociado: 10.090 ± 90 años ¹⁴C A. P.

Fuente: Elaboración del autor.

No obstante, después de un proceso de depuración (ver abajo), la muestra final se redujo considerablemente (tabla 1). Antes del registro de las variables se llevó a cabo la estimación y determinación del sexo y la edad, de acuerdo con Buikstra y Ubelaker (1994). Un análisis de funciones discriminantes se llevó a cabo cuando no se pudo estimar con seguridad el sexo. Igualmente, se evaluaron los tipos y grados de las deformaciones craneales artificiales, para descartar la variación relacionada con esta práctica, siguiendo la clasificación de Torres-Rouff (2007). Las muestras se clasificaron de acuerdo con su origen geográfico y su cronología (figura 1, tabla 1). Exceptuando las muestras de la sabana de Bogotá, las restantes pertenecen al Holoceno Tardío: costa atlántica (ca. 1000 años ^{14}C A. P.), Guane (ca. 1325-300 años ^{14}C A. P.), Nariño (ca. 1000 años ^{14}C A. P.), Panche-Lache (ca. 1000 años ^{14}C A. P.) y Valle del Cauca (ca. 3000-2000 años ^{14}C A. P.). En el caso de la sabana de Bogotá se conformaron grupos cronológicos: Holoceno Temprano-Medio (HTM: ca. 8000-6000 años ^{14}C A. P.); Holoceno Medio (HM: ca. 5000-3800 años ^{14}C A. P.); Holoceno Tardío inicial (HTI: ca. 3500-2500 años ^{14}C A. P.) y Holoceno Tardío final (HTF: ca. 1500-500 años ^{14}C A. P.).

Análisis de la morfología craneofacial

Treinta y dos medidas craneofaciales (tabla 2) fueron registradas, de acuerdo con la metodología propuesta por Howells (1973). Con el objetivo de mejorar los análisis se llevaron a cabo diferentes procedimientos: 1) solo fueron incluidos cráneos no deformados; 2) fueron excluidos de los análisis individuos con más del 40% de valores perdidos estos procedimientos redujeron la muestra total; 3) dado que muchos análisis estadísticos requieren conjuntos de datos completos, se empleó un programa de imputación múltiple, denominado NORM 2.03 (Schafer 1999), para hacer una estimación de los valores perdidos usando un algoritmo de aumentación de datos. Una prueba de t ($p < 0,05$) entre los conjuntos de datos completos y los originales reveló que no hay diferencias significativas entre las variables originales y las imputadas; 4) las medidas lineales originales fueron transformadas en variables de forma de Mosimann (Darroch y Mosimann 1985), substrayendo la media geométrica (una variable de tamaño) de las medidas de todos los individuos para

cada variable original logarítmicamente transformada (Jungers, Falsetti y Wall 1995). Finalmente, un análisis multivariado de la varianza (Manova) reveló que la mayoría de las variables presentaron diferencias significativas entre los sexos ($p < 0,0001$). Para minimizar las diferencias de tamaño relacionadas con el sexo y aumentar el número de individuos por muestra, se utilizó el método recomendado por Ackerman, Rogers y Cheverud (2006), que consiste en corregir por la media de los grupos femeninos antes de los análisis [valor masculino ajustado = valor original masculino + (media femenina – media masculina)]. A pesar de que este método es bastante eficiente (a diferencia de los *Z-scores*, por ejemplo), tiende a reducir la varianza de los grupos masculinos. Entonces, dado que las diferencias principales entre individuos masculinos y femeninos se deben al tamaño, muchas de las variables no presentaron diferencias una vez fueron estandarizadas. Por lo tanto, el método mencionado solo fue empleado para corregir el tamaño en aquellas variables que, una vez estandarizadas, seguían presentando valores significativos entre sexos. El paquete Statistica Statsoft versión 7.0 fue usado para realizar los análisis descritos.

TABLA 2. MEDIDAS CRANEOMÉTRICAS EMPLEADAS EN EL PRESENTE ESTUDIO

Medida	Código	Medida	Código
Longitud glabelo-occipital	GOL	Ancho del mastoides	MDB
Longitud nasio-occipital	NOL	Altura de la órbita	OBH
Longitud basion-nasion	BNL	Ancho de la órbita	OBB
Altura basion-bregma	BBH	Ancho interorbital	DKB
Ancho máximo craneal	XCB	Ancho bimaxillar	ZMB
Ancho máximo frontal	XFB	Ancho bifrontal	FMB
Ancho bizygomático	ZYB	Ancho biorbital	EKB
Ancho biauricular	AUB	Cuerda nasion-bregma	FRC
Ancho mínimo craneal	WCB	Cuerda bregma-lambda	PAC
Ancho biasterionico	ASB	Cuerda lambda-opisthion	OCC
Longitud basion-prosthion	BPL	Ancho mínimo frontal	M9/WFB
Altura nasion-prosthion	NPH	Altura de la mejilla	WMH
Altura nasal	NLH	Ancho bijugal	JUB
Ancho nasal	NLB	Longitud máxima del malar	XML
Ancho palatino	MAB	Longitud foramen magnum	FOL
Altura del mastoides	MDH	Ancho foramen magnum	FOB

Fuente: Definición de las medidas en Howells (1973).

En el presente estudio se aplicaron diferentes análisis sobre la variación craneofacial. Así, el método de heterogeneidad intrarregional o matriz-R de Relethford y Blangero (1990) fue empleado para modelar la magnitud del flujo génico y la acción de la deriva génica a través del tiempo. Este modelo, basado en la teoría genética cuantitativa, emplea rasgos de variación continua para detectar índices diferenciales de flujo génico externo entre poblaciones (Relethford y Blangero 1990; Relethford, Crawford y Blangero 1997). Para modelar el tamaño poblacional efectivo (N_e) se asignó un valor “crudo” de 1 a las muestras de cazadores-recolectores del Holoceno Temprano, Medio y Tardío inicial; y de 2, a las muestras de agricultores del Holoceno Tardío final. Siguiendo los supuestos de Relethford, Crawford y Blangero (1997), la matriz-R fue convertida a una matriz-R no sesgada. En este trabajo se usó un valor de $h^2 = 1$ (heredabilidad en sentido estricto), según las indicaciones de Relethford y Blangero (1990). Las distancias biológicas entre muestras fueron calculadas a partir de la matriz-R escalada y no sesgada, y fueron representadas graficando los vectores propios de las dos primeras coordenadas principales obtenidas a partir de la matriz de distancia biológica escalada y no sesgada. Los análisis de matriz-R fueron llevados a cabo empleando el programa RMET 5.0 desarrollado por J. H. Relethford.

Adicionalmente, un análisis de correlación de matrices fue empleado para evaluar si las distancias geográfica y temporal, en la región de estudio, tienen algún efecto sobre la diferenciación biológica (*sensu* Wright 1943). En el presente estudio se empleó el modelo de migración escalonada unidimensional de Konigsberg (1990) para investigar los efectos del aislamiento por distancia temporal y geográfica en las muestras analizadas. Para verificar si las distancias biológicas observadas siguen dicho modelo se construyeron dos matrices, una de distancias geográficas y una de distancias temporales. La primera fue construida indicando la distancia aproximada lineal en kilómetros entre cada par de muestras, por medio del programa Google Earth 6.0.3.2197. Cuando una región estuvo compuesta por submuestras, se usó el epicentro de la región para calcular la distancia geográfica (figura 1). Respecto de la matriz de distancias temporales, se diseñó una matriz hipotética con los fechados en años ^{14}C A. P. para cada muestra o grupo de muestras. Así, la distancia entre las muestras del Holoceno Temprano y Medio con relación a las

del Holoceno Tardío final es 1, entre las primeras y las del Holoceno Tardío inicial es 0,5, y entre las del Holoceno Tardío inicial y el Holoceno Tardío final es 0,5. La distancia entre las muestras del Holoceno Medio y las del Holoceno Temprano medio es 0. Así mismo, la distancia entre las muestras del Holoceno Tardío es 0. Las pruebas de Mantel (Mantel 1967) y de Smouse, Long y Sokal (1986) fueron empleadas para evaluar la correlación entre dos y tres matrices, respectivamente, en el último caso controlando los efectos de una de ellas (p. e., tiempo y geografía). La validez de las correlaciones se determinó a través de un test permutacional en el que las columnas y las filas de una matriz fueron permutadas y el estadístico de Mantel calculado 9.999 veces; se creó así una distribución que fue usada para evaluar la significación estadística de la correlación observada. Los análisis fueron llevados a cabo en el programa PASSaGE v. 2 (Rosenberg y Anderson 2011).

Finalmente, para investigar la diversificación morfológica craneofacial se utilizaron los recursos de la morfometría geométrica (Bookstein 1991). Estos métodos, basados en coordenadas de *landmarks*, poseen mayor poder estadístico y gráfico en comparación con la morfometría clásica².

Una submuestra de 85 cráneos en buen estado de conservación, pertenecientes a los grupos diacrónicos mencionados en la tabla 1, fue empleada en los análisis. Estos cráneos fueron fotografiados con una cámara digital Samsung® S1070 (2 mega pixeles de definición), de acuerdo con las técnicas de estandarización sugeridas por Zelditch et ál. (2004), siguiendo dos normas anatómicas, la frontal (n = 85) y la lateral (n = 81). Previamente, cada cráneo fue posicionado en el plano de Frankfurt. El punto nasion (norma frontal) y el punto pterion (norma lateral) fueron usados como referencia para la captura de las imágenes. En cada imagen se incluyó una escala de 5 cm, así como un rótulo con el número de catálogo y/o de identificación, el sexo estimado del individuo y su filiación poblacional. Los *landmarks* y *semilandmarks* fueron digitalizados y procesados utilizando los programas TPSDig2 y TPSUtil (Rohlf 2010ab). En norma frontal se digitalizaron 12 *landmarks* y 23 *semilandmarks* (figura 2A), mientras que en la norma lateral se digitalizaron 14 *landmarks* y 13 *semilandmarks* (figura 2B). Los *semilandmarks* fueron ubicados a lo largo del contorno del esqueleto facial y de la bóveda craneana, y fueron deslizados empleando el programa

2 Para una síntesis de las ventajas de la morfometría geométrica sobre la morfometría clásica, véase Zelditch et ál. (2004) y Slice (2005).

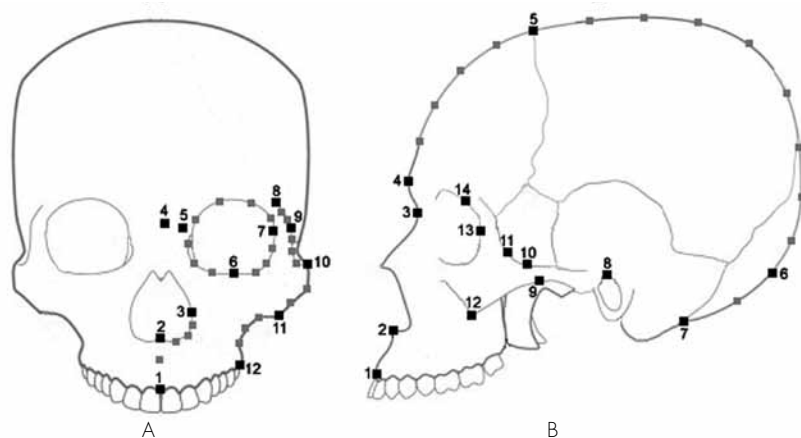


FIGURA 2. CONFIGURACIONES DE LANDMARKS (EN NEGRO) Y SEMILANDMARKS (EN GRIS) ESTUDIADOS EN NORMA FRONTAL FACIAL (A) Y LATERAL TOTAL (B).

Nota: *landmarks* en norma frontal: 1) pronion; 2) nasosespinal; 3) alar; 4) nasion; 5) nasomaxilar; 6) orbital; 7) ectoconchion; 8) frontotemporal; 9) frontomalar temporal; 10) zigion; 11) zigomaxilar anterior; 12) ectomolar. *landmarks* en norma lateral: 1) pronion; 2) nasoespinal; 3) nasion; 4) glabella; 5) bregma; 6) inion; 7) contacto entre sutura occipital y el temporal (mastoides); 8) porion; 9) contacto inferior de la sutura zigomática transversal; 10) contacto superior de la sutura zigomática transversal; 11) Jugal; 12) cigomaxilar inferior; 13) orbitario posterior; 14) frontomalar anterior.

3 Debido a que el programa empleado para los análisis de morfometría geométrica (MorphoJ) no permite la relajación de los semilandmarks fue necesario hacer el ajuste de Procrustes en el programa TPSrelW (Rohlf 2010c), para luego calcular el consenso. Posteriormente, se ingresaron las coordenadas de los individuos alineados en el programa MorphoJ, con el que se realizaron los análisis.

TPSrelW³ (Rohlf 2010c). Dicho programa ofrece una forma de suavizar los *semilandmarks* a lo largo de las tangentes al contorno para minimizar la energía de torcimiento (*bending energy*), hasta encajar con una configuración de referencia (Azevedo et ál.

2011). Las configuraciones originales de cada *landmark* fueron superpuestas usando un análisis generalizado de Procrustes (AGP) con el fin aislar los efectos de la rotación, la traslación y la escala (Zelditch et ál. 2004). Después de la superposición la forma queda condensada en los especímenes alineados y el tamaño se expresa como el tamaño centroide, calculado como la raíz cuadrada de las distancias sumadas entre cada coordenada de cada *landmark* al centroide (media de la configuración de los *landmarks* x, y, z) (González-José et ál. 2008; Slice 2005; Zelditch et ál. 2004). Tras este procedimiento la diferencia entre cada *landmark* se debe exclusivamente a cambios en la forma. A partir de la configuración superpuesta se obtuvo una forma promedio de los individuos (la forma consenso), que fue usada

como referencia. La forma de cada individuo fue definida a través de los residuos Procrustes, que son las desviaciones de los *landmarks* en relación con la forma consenso (González-José et ál. 2008; Zelditch et ál. 2004). Los datos fueron corregidos para evitar sesgos relacionados con la variación en la forma debido al dimorfismo sexual, siguiendo las sugerencias de Ackerman, Rogers y Cheverud (2006).

Después de la obtención de las variables de forma se realizó un análisis de variables canónicas (AVC) para investigar la diferenciación morfológica, empleando dos variables de agrupamiento. La primera fue el tiempo; así, se conformaron cuatro grupos diacrónicos: a) Holoceno Temprano Medio Sabana, HTM, $n = 14$; b) Holoceno Medio Sabana, HM, $n = 28$; c) Holoceno Tardío Inicial Sabana, HTI, $n = 10$; d) Holoceno Tardío Final Sabana, HTFS, $n = 18$; y e) Holoceno Tardío Final Resto de Colombia, HTFR, $n = 15$). La segunda variable fue la economía, y entonces la muestra fue dividida en tres grupos: a) cazadores-recolectores, CR, $n = 42$; b) agricultores incipientes, AGI, $n = 10$; y c) agricultores tardíos, AGT, $n = 33$.

Las afinidades poblacionales fueron investigadas empleando las distancias Procrustes y Mahalanobis, y la significación fue obtenida a través de un test permutacional (10.000 permutaciones). Los cambios en la forma se visualizan a través de un diagrama *wireframe*, el cual representa los cambios en las dos primeras variables canónicas con el mayor porcentaje de varianza. Así mismo, las afinidades poblacionales se muestran como gráficos de dispersión. Todos los procedimientos estadísticos y de visualización fueron llevados a cabo en el programa MorphoJ (versión 1.02 h) (Klingenberg 2011). Debido a que los cambios en tamaño también pueden proporcionar información relevante con respecto a la diferenciación poblacional durante el Holoceno en la región de estudio, se llevaron a cabo comparaciones de las medias del tamaño centroide y la media geométrica empleando una prueba t ($P < 0,05$) y gráficos de cajas.

RESULTADOS

Los resultados del análisis de matriz-R se presentan en la figura 3 y en las tablas 3 a 5. La figura 3 muestra relaciones poblacionales cuyas dos coordenadas principales (CP) (vectores propios

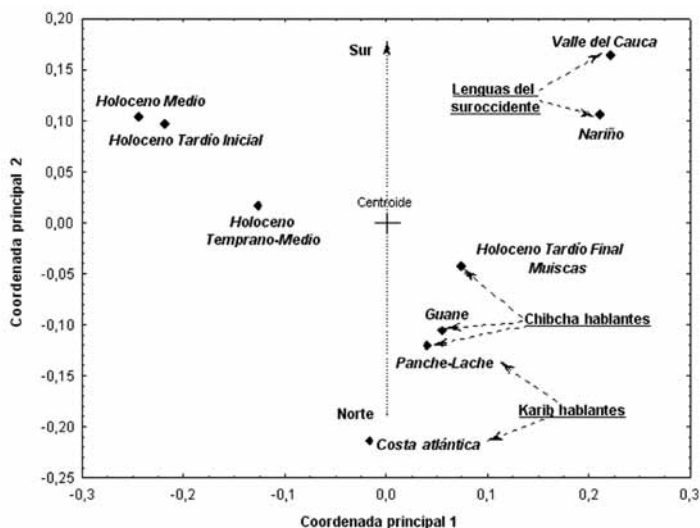


FIGURA 3. GRÁFICO DE DISPERSIÓN DE LAS DOS PRIMERAS COORDENADAS PRINCIPALES BASADO EN LA MATRIZ DE DISTANCIAS MÍNIMAS NO SESGADAS (d^2_{ij}) DE GRUPOS PREHISPÁNICOS DE COLOMBIA.

Nota: Cada eje fue escalado por la raíz cuadrada de su autovalor correspondiente.

1-2) explican el 69,4% de la varianza total. El gráfico está basado en la matriz de distancias biológicas mínimas no sesgadas. La CP1 (47,9% de la varianza total) sugiere diferencias importantes entre los grupos del Holoceno Temprano, Medio y Tardío inicial de la sabana respecto de las muestras del Holoceno Tardío del resto del país, aunque también se evidencian diferencias importantes entre sí. La CP2 (21,5% de la varianza total) tiende a confirmar este patrón de diferenciación temporal, aunque muestra mayor agrupación entre los grupos tardíos.

La tabla 3 contiene tanto la distancia generalizada de Mahalanobis D^2 (incluido el valor de significación estadística) como la mínima no sesgada d^2_{ij} . Dicha matriz indica que la mayoría de los grupos tardíos son morfológicamente distintos de sus supuestos ancestros, si se asume que las muestras tempranas de la sabana son representativas de los primeros grupos en arribar a la región. Así mismo, un interesante patrón emerge si tenemos en cuenta las afinidades geográficas y lingüísticas.

En la tabla 4 se muestran los valores de diferenciación genética mínima (F_{ST}) a nivel diacrónico y a nivel intra e interregional.

TABLA 3. DISTANCIAS BIOLÓGICAS MÍNIMAS (d_{ij}^2) Y D^2
ENTRE TODAS LAS MUESTRAS DE COLOMBIA

Muestra	CA	Guane	HTF	Nariño	P/L	Valle	HTI	HM	HTM
CA	0	7,037	8,5220*	17,764*	8,4502	16,708*	11,437*	17,658*	11,080*
Guane	0,0583	0	2,2045	11,070	5,1332	11,622*	9,8103	17,118*	10,09*
HTF	0,1053	0,0214	0	8,1189	5,8810*	10,158*	8,346*	17,414*	10,115*
Nariño	0,2060	0,1071	0,0736	0	15,130*	13,311	16,824*	25,911*	19,488*
P/L	0,0942	0,0756	0,0793	0,1817	0	12,044*	11,737*	17,708*	9,000*
Valle	0,2213	0,1663	0,1574	0,1270	0,1546	0	16,195*	25,012*	16,521*
HTI	0,1623	0,1387	0,1138	0,2097	0,1685	0,2404	0	4,2579	4,2628
HIM	0,1780	0,1582	0,1593	0,2318	0,1651	0,2573	0,0153	0	6,8626*
HTM	0,0843	0,0790	0,0927	0,1605	0,0878	0,1744	0,036	0,0481	0

Nota: Los códigos se corresponden con los de la tabla 1. Por encima de la diagonal, distancias D^2 (valores $F = 28,319$ grados de libertad); por debajo de la diagonal, distancias biológicas no sesgadas d_{ij}^2 .

* $P < 0,0001$.

TABLA 4. VALORES F_{ST} MÍNIMOS PARA VARIABLES CRANEOMÉTRICAS RESULTANTES DE DIFERENTES COMPARACIONES A NIVEL INTRA E INTERREGIONAL

Muestra(s)	F_{ST} mínimo no sesgado	Error estándar
Sabana de Bogotá total	0,035519	0,003543
Sabana de Bogotá (8000-3800 ^{14}C años A. P.)	0,057314	0,008000
Sabana de Bogotá (3500-500 ^{14}C años A. P.)	0,018902	0,003921
Sabana de Bogotá (8000-2500 ^{14}C años A. P.)	0,018954	0,004552
Chibcha-hablantes (muiscas, Guane, Lache)	0,020032	0,003875
Suroccidente de Colombia (Valle del Cauca, Nariño)	0,154439	0,015692
Caribe-hablantes (costa atlántica, Panche)	0,075921	0,010376
Sabana de Bogotá total + suroccidente de Colombia (Valle del Cauca, Nariño)	0,066949	0,006385
Sabana de Bogotá total + caribe-hablantes (costa atlántica, Panche)	0,046069	0,004557
Chibcha-hablantes (muiscas, Guane, Lache) + (Caribe-hablantes (costa atlántica, Panche) + suroccidente de Colombia (Valle del Cauca, Nariño))	0,048900	0,006024
Todas las muestras (diferentes periodos y regiones)	0,056958	0,004853

Fuente: Esta investigación.

Todas las muestras presentan un $F_{ST} = 0,056958$, relativamente alto, que sin embargo no es mayor a ciertas comparaciones intra-regionales. Esto sugiere que hay mayor variación intrarregional que interregional. Los valores altos provienen del suroccidente de Colombia ($F_{ST} = 0,154439$) y de la costa atlántica ($F_{ST} = 0,075921$). Es notable la diferenciación a nivel diacrónico, ya que las muestras del Holoceno Temprano y Medio presentan un valor alto ($F_{ST} = 0,057314$), mayor incluso que los valores de grupos tardíos de la misma región.

Los resultados del análisis Relethford-Blangero se presentan en la tabla 5. De acuerdo con el modelo los grupos Costa Atlántica, Panche, Lache, Valle del Cauca y Holoceno Medio, Tardío Inicial y Tardío Final presentan un mayor flujo génico externo, que resulta en una mayor heterocigosidad. Por otro lado, los grupos Guane, Nariño y Holoceno Temprano Medio presentan una varianza residual negativa que sugiere la acción de la deriva génica.

TABLA 5. DISTANCIAS FENOTÍPICAS INTERREGIONALES DE MUESTRAS DE COLOMBIA DESDE EL CENTROIDE (\bar{r}_{ii}) , VARIANZA OBSERVADA (r_{ii}) , VARIANZA ESPERADA $(E(\bar{v}_i))$, Y VARIANZA RESIDUAL $([\bar{v}_i - E(\bar{v}_i)])$

Muestra	(\bar{r}_{ii})	(r_{ii})	$(E(\bar{v}_i))$	$([\bar{v}_i - E(\bar{v}_i)])$
Costa atlántica	0,05112	1,039	0,947	0,092
Guane	0,02387	0,631	0,974	-0,343
Nariño	0,0255	0,727	0,973	-0,246
Panche/Lache	0,05949	1,128	0,939	0,189
Valle del Cauca	0,04411	1,009	0,954	0,055
Holoceno Tardío Final sabana de Bogotá	0,09079	0,951	0,907	0,043
Holoceno Tardío Inicial sabana de Bogotá	0,05890	1,117	0,939	0,178
Holoceno Medio sabana de Bogotá	0,15017	0,998	0,848	0,149
Holoceno Temprano-medio Sabana de Bogotá	0,05342	0,857	0,945	-0,088

Error estándar = 0,004853; F_{ST} mínimo no sesgado = 0,056958.

Fuente: Esta investigación.

Los resultados del análisis de correlación de matrices se presentan en las tablas 6 y 7. En la tabla 6 se encuentran las correlaciones entre las dos distancias biológicas y las distancias temporal y geográfica. El primer hallazgo importante es la correlación alta y significativa entre las dos distancias biológicas investigadas. De igual importancia es la correlación significativa detectada entre las matrices de distancia biológica y ambas matrices temporal y geográfica. En la tabla 7 se incluyen los resultados del test de Smouse-Long-Sokal, y se aprecia que la diversidad craneofacial en la región se corresponde con el modelo de aislamiento por distancia. El modelo de Konigsberg (1990) no se corrobora en el presente estudio, posiblemente porque hay muestras muy alejadas en términos espaciales y/o porque otros factores pueden estar influyendo (p. e., las restricciones culturales).

Los resultados del análisis morfogeométrico se presentan en la tabla 8 y en las figuras 4 a 7. La tabla 8 muestra los resultados del AVC en la configuración frontal (facial) y lateral total, de acuerdo con cada variable de agrupamiento. Con respecto al AVC de la región facial y la cronología, las distancias Procrustes fueron estadísticamente significativas en todos los casos, excepto en

TABLA 6. CORRELACIÓN ENTRE MATRICES DE DISTANCIAS BIOLÓGICAS, GEOGRÁFICAS Y TEMPORALES

	D^2	d^2_{ij}	Distancia geográfica	Distancia temporal
D^2	0			
d^2_{ij}	0,887**	0		
Distancia geográfica	0,328 ^{ns}	0,393*	0	
Distancia temporal	0,473*	0,390*	-0,121 ^{ns}	0

*P < 0,05

**P < 0,0001

ns: no significativo.

Fuente: Esta investigación.

TABLA 7. CORRELACIONES PARCIALES ENTRE MATRICES DE DISTANCIAS BIOLÓGICAS CON CONTROL DE LOS EFECTOS DEL TIEMPO Y DE LA GEOGRAFÍA

	Distancia geográfica, controlando por tiempo	Distancia temporal, controlando por geografía
D^2	0,442*	0,550**
d^2_{ij}	0,482*	0,480*

*P < 0,05

**P < 0,0001

Fuente: Esta investigación.

la comparación HTI-HTM. En cuanto a la distancias D^2 , todos los grupos presentaron valores altos y significativos, que sugieren una alta diferenciación. Aparte, en lo referente a la economía, los resultados indican que los grupos cazadores-recolectores presentaron una morfología facial diferente con relación a los grupos agricultores tardíos. Sin embargo, los agricultores incipientes y los cazadores-recolectores no difirieron significativamente.

Las tendencias mencionadas se muestran en la figura 4 (cronología), la cual indica cambios en la forma a lo largo de las dos primeras raíces canónicas (vc). El gráfico de dispersión muestra una alta diferenciación diacrónica durante todo el Holoceno. Los grupos HTFS y HTFR son muy similares entre sí y a su vez son diferentes a las muestras anteriores a 3000 ¹⁴C años A. P. Por otra parte, las muestras HTM y HTI comparten la mayor afinidad. Los diagramas *wireframe* (vc1) indican diferencias importantes en toda la porción facial, básicamente en la región alveolar, nasal y

Tabla 8. ANÁLISIS DE VARIABLES CANÓNICAS A PARTIR DE COORDENADAS DE LANDMARKS Y SEMILANDMARKS CON RESPECTO A LA CONFIGURACIÓN FRONTAL (FACIAL) Y LATERAL. TOTAL, DE ACUERDO CON CADA VARIABLE DE AGRUPAMIENTO EN GRUPOS PREHISPÁNICOS DE COLOMBIA

Configuración frontal (facial)				Configuración lateral total			
Cronología		Economía		Cronología		Economía	
VC1 = 71,658% ($\lambda = 43,7$) VC2 = 13,833% ($\lambda = 8,4$) Varianza total = 85,4%		VC1 = 87,665% ($\lambda = 34,3$) VC2 = 12,335% ($\lambda = 4,8$) Varianza total = 100%		VC1 = 48,097% ($\lambda = 6,6$) VC2 = 29,305% ($\lambda = 4,0$) Varianza total = 77,4%		VC1 = 76,804% ($\lambda = 6,1$) VC2 = 23,196% ($\lambda = 1,8$) Varianza total = 100%	
Muestras	DPro	D ²	Muestras	DPro	D ²	Muestras	DPro
HM-HTFR	0,0532 **	10,4 **	AGI-AGT	0,0591 **	16,2 **	HM-HTFR	0,0331 **
HM-HTFS	0,0656 **	13,1 **	AGI-CR	0,0297	8,6 **	HM-HTFS	0,0401 **
HM-HTI	0,0344 *	11,4 **	AGT-CR	0,0536 **	10,5 **	HM-HTI	0,0236 *
HM-HTM	0,0322 *	7,1 **				HM-HTM	0,0357 **
HTFR-HTFS	0,0329 *	8,2 **				HTFR-HTFS	0,0128 **
HTFR-HTI	0,0593 **	16,9 **				HTFR-HTI	0,0248 **
HTFR-HTM	0,0505 **	11,8 **				HTFR-HTM	0,0297 *
HTFS-HTI	0,0629 **	20,2 **				HTFS-HTI	0,0306 *
HTFS-HTM	0,0558 **	14,1 **				HTFS-HTM	0,0356 **
HTI-HTM	0,0311 **	9,1 **				HTI-HTM	0,0209 **

* $P < 0,05$

** $P < 0,0001$.

Nota: Los códigos se corresponden con los de la tabla 1, excepto HTFS: Holoceno Tardío Final Sabana y HTFR: Holoceno Tardío Final Resto de Colombia. DPro: distancia Procrustes; D²: distancia Mahalanobis; AGI: agricultura incipiente; AGT: agricultura tardía; CR: cazadores-recolectores.

Fuente: Esta investigación.

orbital. La vc2 muestra aún mayores cambios en los componentes mencionados, así como en el hueso zigomático. La figura 5 (economía) indica una alta diferenciación poblacional, de manera que los tres grupos presentan posiciones muy diferentes a lo largo de las dos vc. Los diagramas *wireframe* revelan diferencias en la porción facial de los grupos investigados (vc1). La región alveolar sigue presentando diferencias, sin embargo, el hueso zigomático también exhibe importantes modificaciones. La vc2, a pesar de representar relativamente poca varianza, confirma que hay gran diferenciación morfológica posterior a ca. 3500 años ^{14}C A. P. (AGI-AGT).

Por otro lado, si tenemos en cuenta la configuración craneana total (esplancocráneo y neurocráneo), emerge un patrón algo distinto, aunque se confirman los hallazgos anteriores. Los resultados del AVC sobre la variación en función del tiempo (tabla 8, figuras 6 y 7) muestran que los grupos se siguen diferenciando. Sin embargo, a diferencia de los análisis previos, este detectó mayor similitud entre las muestras HTFS-HTFR, HTFR-HTI y HTI-HTM. Las distancias D^2 , una vez más, revelan diferenciación poblacional. El gráfico de dispersión de las dos primeras vc (figura 6) indica una alta divergencia biológica en términos temporales. Los diagramas *wireframe* muestran que hay mucha variación a lo largo de las dos primeras vc, pero son la porción facial (alveolar, orbital, maxilar y del cigomático) y los huesos frontal, temporal y occipital los que más se diferencian.

Con respecto a la variación morfológica de acuerdo con la economía, los resultados del AVC también sugieren importantes diferencias (tabla 8, figura 7). El gráfico de dispersión (figura 7) indica que los tres grupos representan unidades bien diferenciadas. Aun así, los grupos AGI y CR son estadísticamente similares. Los cambios en la morfología del cráneo son a nivel total, aunque la región facial (alveolar, orbital, maxilar y del cigomático), así como el frontal y el occipital, son los componentes que más varían. Debido a que el tamaño también es importante para comprender y explicar la evolución craneofacial en el noroccidente de Suramérica, en la figura 8 (A, B y C) y en la tabla 9 se presenta un análisis descriptivo sobre la diferenciación en el tamaño centroide y la media geométrica entre los grupos diacrónicos analizados. Los resultados de la prueba t (tabla 9) entre las medias confirman que hubo gran variación en tamaño con relación a la configuración frontal facial, lateral total y

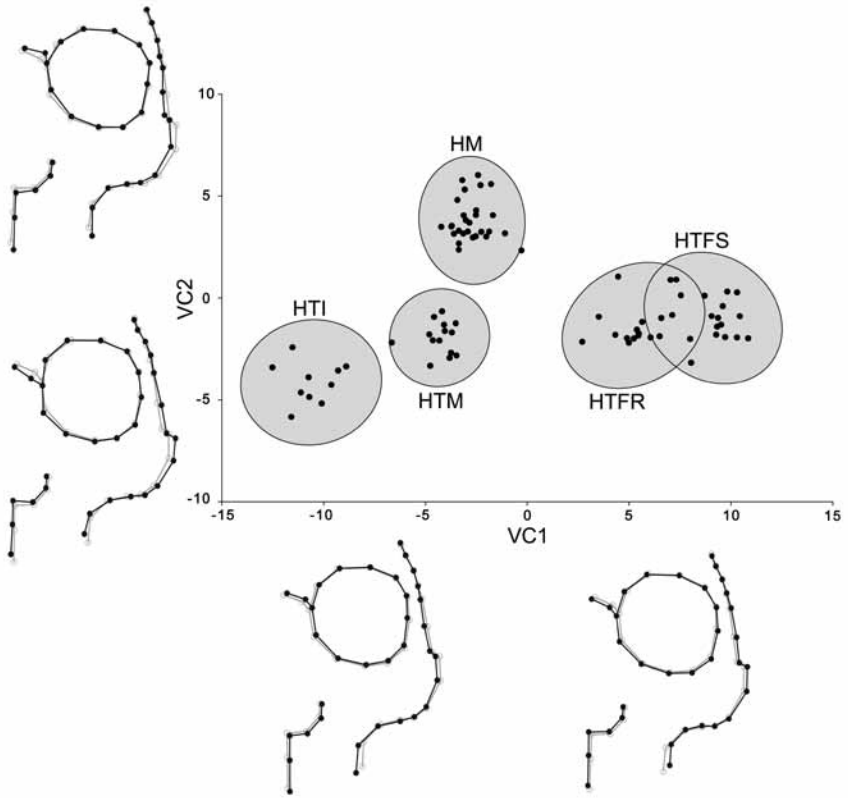


FIGURA 4. GRÁFICO DE DISPERSIÓN DE LAS DOS PRIMERAS VC (84,5% DE LA VARIANZA) ENTRE GRUPOS PREHISPÁNICOS DE COLOMBIA A PARTIR DE COORDENADAS DE LANDMARKS Y SEMILANDMARKS EN NORMA FRONTAL (FACIAL) DE ACUERDO CON LA VARIABLE DE AGRUPAMIENTO CRONOLÓGICA

Nota: Las elipses de confianza representan el 99% de probabilidad para las dos primeras vc. Los códigos de los grupos se corresponden con los de la tabla 8. En los extremos positivos y negativos de cada vc se muestran *wireframes* que representan la variación facial entre las muestras investigadas. Los *landmarks* en gris representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los *landmarks* en negro representan un extremo aproximado de la variación de acuerdo con cada vc y con el factor de escala positivo o negativo (10,0 unidades).

Fuente: Esta investigación.

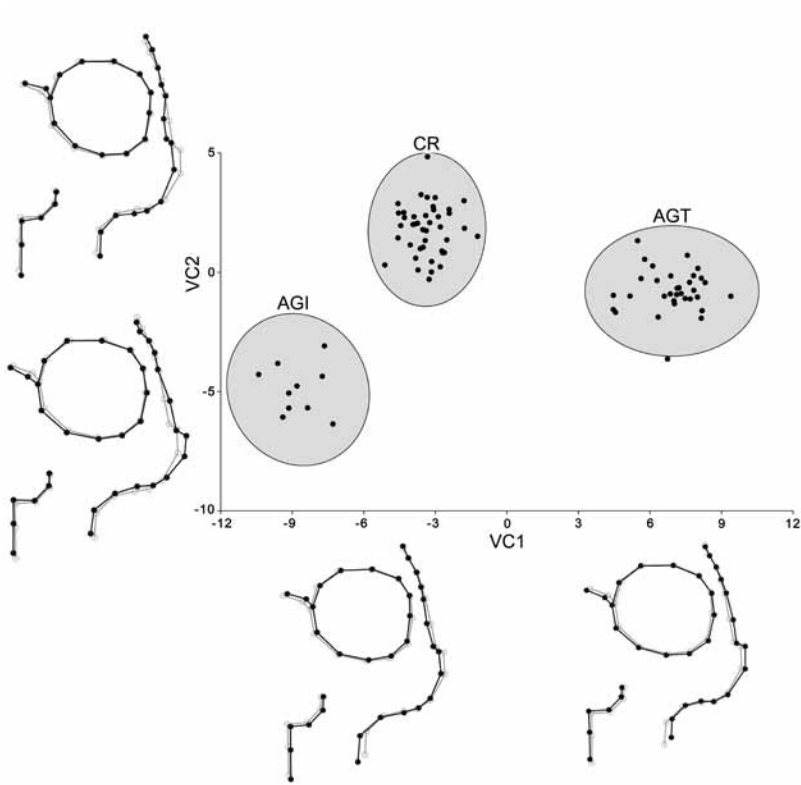


FIGURA 5. GRÁFICO DE DISPERSIÓN DE LAS DOS PRIMERAS VC (100 % DE LA VARIANZA) ENTRE GRUPOS PREHISPÁNICOS DE COLOMBIA A PARTIR DE COORDENADAS DE LANDMARKS Y SEMILANDMARKS EN NORMA FRONTAL (FACIAL) DE ACUERDO CON LA VARIABLE DE AGRUPAMIENTO ECONOMÍA

Nota: Las elipses de confianza representan el 99% de probabilidad para las dos primeras vc. Los códigos de los grupos se corresponden con los de la tabla 8. En los extremos positivos y negativos de cada vc se muestran *wireframes* que representan la variación facial entre las muestras investigadas. Los landmarks en gris que representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los landmarks en negro representan un extremo aproximado de la variación de acuerdo con cada vc y con el factor de escala positivo o negativo (10,0 unidades).

Fuente: Esta investigación.

craneal total (medidas lineales). La tabla 9 muestra que hubo diferencias en lo referente al tamaño en la configuración frontal facial en todas las comparaciones, excepto entre 8000-6000 vs. 3500-2500 años ^{14}C A. P. y entre 5000-3800 vs. 1500-500 años ^{14}C A. P. La figura 8A muestra una tendencia hacia el incremento en el tamaño, excepto en el periodo 3500-2500 años ^{14}C A. P., y

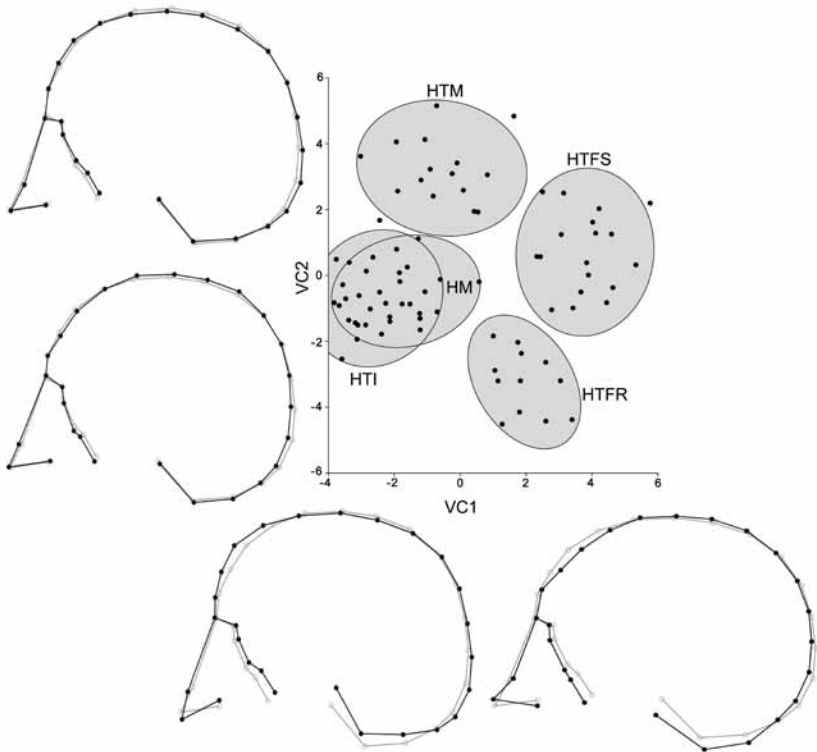


FIGURA 6. GRÁFICO DE DISPERSIÓN DE LAS DOS PRIMERAS VC (77,4 % DE LA VARIANZA) ENTRE GRUPOS PREHISPÁNICOS DE COLOMBIA A PARTIR DE COORDENADAS DE LANDMARKS Y SEMILANDMARKS EN NORMA LATERAL TOTAL DE ACUERDO CON LA VARIABLE DE AGRUPAMIENTO CRONOLOGÍA

Nota: Las elipses de confianza representan el 99% de probabilidad para las dos primeras vc. Los códigos de los grupos se corresponden con los de la tabla 8. En los extremos positivos y negativos de cada vc se muestran *wireframes* que representan la variación craneal total entre las muestras investigadas. Los *landmarks* en gris representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los *landmarks* en negro representan un extremo aproximado de la variación de acuerdo con cada vc y con el factor de escala positivo o negativo (10,0 unidades).

Fuente: Esta investigación.

su valor más alto durante el periodo 1500-500 años ¹⁴C A. P. En cuanto a la configuración lateral total, todas las comparaciones, excepto 8000-6000 vs. 5000-3800 años ¹⁴C A. P., fueron altamente significativas. Igual que en el caso anterior, la figura 8B muestra fluctuaciones en el tamaño durante el Holoceno y un notable incremento durante el Holoceno Tardío final. Finalmente, la

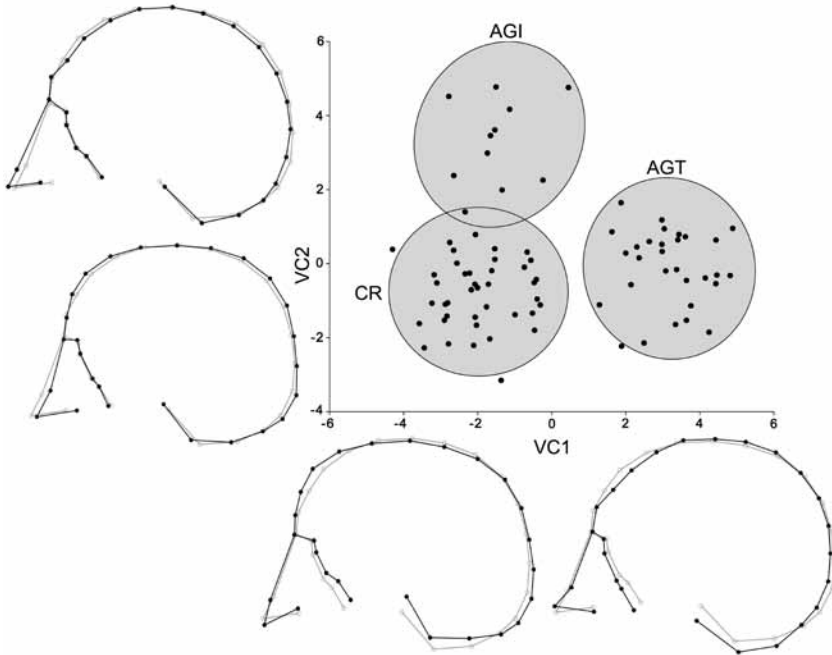


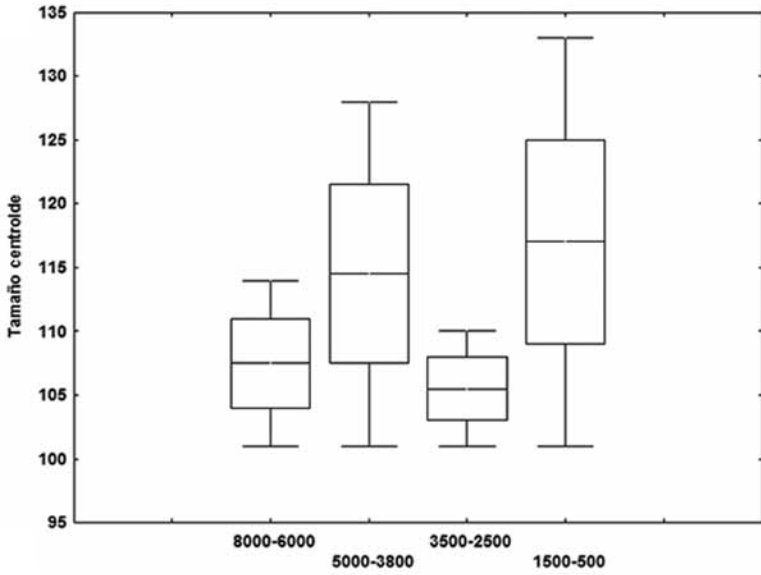
FIGURA 7. GRÁFICO DE DISPERSIÓN DE LAS DOS PRIMERAS VC (100 % DE LA VARIANZA) ENTRE GRUPOS PREHISPÁNICOS DE COLOMBIA A PARTIR DE COORDENADAS DE LANDMARKS Y SEMILANDMARKS EN NORMA LATERAL DE ACUERDO CON LA VARIABLE DE AGRUPAMIENTO ECONOMÍA

Nota: Las elipses de confianza representan el 99% de probabilidad para las dos primeras vc. Los códigos de los grupos se corresponden con los de la tabla 8. En los extremos positivos y negativos de cada vc se muestran *wireframes* representando la variación craneal total entre las muestras investigadas. Los *landmarks* en gris que representan la configuración del espécimen promedio (forma consenso) y los *landmarks* en negro representan un extremo aproximado de la variación de acuerdo con cada vc y con el factor de escala positivo o negativo (10,0 unidades).

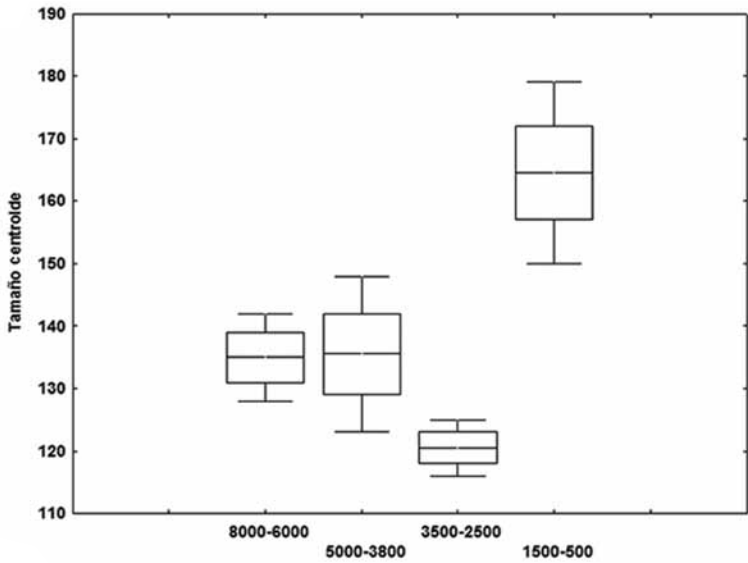
Fuente: Esta investigación.

comparación intergrupala de la media geométrica solo reveló una diferencia estadística entre los grupos 8000-6000 vs. 3500-2500. La figura 8C muestra una estabilidad relativa en el tamaño, con una reducción considerable durante el periodo 3500-2500. En general, los resultados indican que la mayor diferenciación en tamaño se dio después del Holoceno Medio y se agudizó hacia el Holoceno Tardío, en el que se encuentran los valores más altos y la mayor variación.

A



B



C

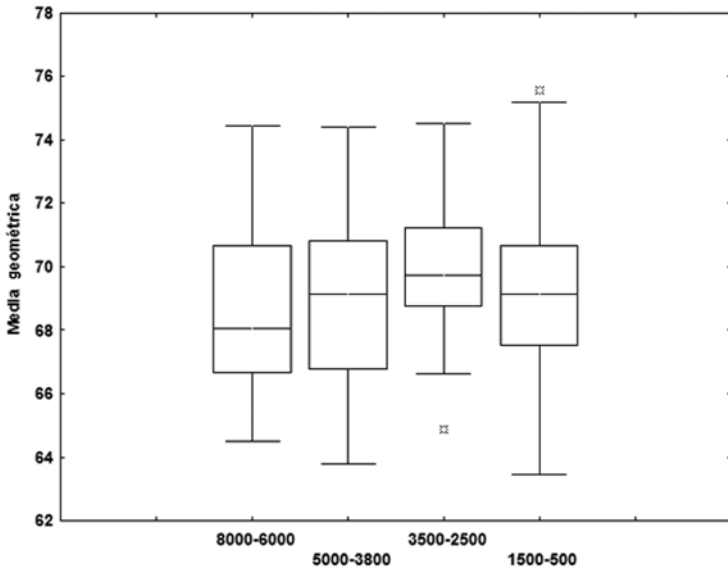


FIGURA 8. GRÁFICOS DE CAJAS QUE REPRESENTAN LA VARIACIÓN EN TAMAÑO DURANTE EL PERIODO COMPRENDIDO ENTRE 8000 Y 500 AÑOS ¹⁴C A. P. PARA LA CONFIGURACIÓN DE *LANDMARKS* Y *SEMLANDMARKS* EN NORMA FRONTAL (FACIAL) (A), LATERAL TOTAL (B) Y PARA EL CRÁNEO TOTAL (C), DE ACUERDO CON LAS MEDIDAS LINEALES

Nota: Las líneas verticales en el centro de cada caja representan la mediana de cada muestra. La amplitud de las líneas horizontales representa el rango de valores de tamaño por muestra y las líneas horizontales en cada extremo representan los valores más altos y más bajos dentro del rango intercuartil. Los asteriscos en la figura C representan valores extremos.

Fuente: Esta investigación.

TABLA 9. PRUEBA DE t QUE COMPARA LAS MEDIAS DEL TAMAÑO CENTROIDE Y LA MEDIA GEOMÉTRICA ENTRE LOS GRUPOS CRONOLÓGICOS INVESTIGADOS CON RESPECTO A LA CONFIGURACIÓN FRONTAL (FACIAL), LATERAL, TOTAL Y CRANEAL TOTAL (MEDIDAS LINEALES)

Configuración	Grupos en años ¹⁴ C.A. P. 1 2	Media grupo 1	Media grupo 2	Valor t	gl	Valor P
Frontal (facial)	8000-6000 vs. 5000-3800	107,5	114,5	-2,9	40	0,004
	8000-6000 vs. 3500-2500	107,5	105,5	1,2	22	0,211
	8000-6000 vs. 1500-500	107,5	117	-3,5	45	0,000
	5000-3800 vs. 3500-2500	114,5	105,5	3,3	36	0,001
	5000-3800 vs. 1500-500	114,5	117	-1,07	59	0,286
Lateral total	3500-2500 vs. 1500-500	105,5	117	-3,6	41	0,000
	8000-6000 vs. 5000-3800	135	135,5	-0,23	39	0,818
	8000-6000 vs. 3500-2500	135	120,5	8,9	23	0,0000
	8000-6000 vs. 1500-500	135	164,5	-12,1	43	0,0000
	5000-3800 vs. 3500-2500	135,5	120	5,9	34	0,0000
	5000-3800 vs. 1500-500	135,5	164,5	-13,0	54	0,0000
	3500-2500 vs. 1500-500	120	164,5	-15,3	38	0,0000
	8000-6000 vs. 5000-3800	68,7	68,9	-0,29	71	0,771
	8000-6000 vs. 3500-2500	68,7	69,8	-2,03	58	0,046
	8000-6000 vs. 1500-500	68,7	69,2	-1,07	299	0,282
Craneal total (medidas lineales)	5000-3800 vs. 3500-2500	68,9	69,8	-1,72	73	0,088
	5000-3800 vs. 1500-500	68,9	69,2	-0,78	314	0,432
	3500-2500 vs. 1500-500	69,8	69,2	1,6	301	0,110

Nota: gl: grados de libertad. Los valores en negrita indican diferencias estadísticamente significativas entre las medias comparadas.

Fuente: Esta investigación.

DISCUSIÓN

Hipótesis 1

Uno de los aspectos más relevantes en los estudios sobre la colonización inicial de América basados en evidencias morfológicas es saber si los patrones de diversidad reflejan la presencia de una o más poblaciones fundadoras (Greenberg, Turner y Zegura 1986; Powell y Neves 1999; Pucciarelli et ál. 2006). En el presente caso, la hipótesis inicial esbozada indica que las poblaciones tempranas que habitaron el territorio colombiano pertenecieron a un único *stock* fundador. De acuerdo con los distintos análisis llevados a cabo, dicha hipótesis se puede rechazar. Los grupos del Holoceno Temprano, Medio y Tardío inicial son diferentes del resto de las muestras consideradas, y también son diferentes entre sí. Los resultados muestran que, en general, hay mucha diversidad en la región (valores F_{ST} altos), incluso comparable con la que se encuentra a nivel continental. A pesar de que hay regiones que seguramente presentan los efectos de la deriva, otras exhiben patrones altamente variables. Así mismo, la diferenciación en forma y tamaño es evidente en términos diacrónicos si se tienen en cuenta diferentes componentes del cráneo o su configuración total. Análisis recientes de la evidencia arqueológica y cronológica del poblamiento temprano de la región (Aceituno 2007; Delgado, Aceituno y Barrientos, 2012; Gnecco 2003; López 2008) también concuerdan con la existencia de distintas tradiciones líticas y diversos patrones económicos, y con la alta densidad de sitios con cronologías que van desde *ca.* 11.500 hasta 10.000 años ^{14}C A. P., que probablemente refleja la llegada de múltiples grupos a la región durante el Pleistoceno terminal. Adicionalmente, la evidencia genética y dental de los grupos amerindios prehispanicos y actuales muestra una importante diversidad (Barreto et ál. 2007; Delgado 2012a, 2012b, 2012c; Keyeux y Usaquén, 2006; Mesa et ál. 2000; Ruiz-Linares et ál. 1999; Zagarra et ál. 1995). La evidencia craneofacial aquí presentada, junto con la evidencia arqueológica, cronológica y genética, indican que no es posible sugerir que la diversidad existente es producto del ingreso de una única población fundadora y de su diversificación posterior (microevolución *in situ*) (contra Rodríguez 1999, 2001, 2007; y Rodríguez y Vargas 2010).

Hipótesis 2

La segunda hipótesis esbozada sugiere que las poblaciones se estructuraron únicamente en función de la distancia existente entre ellas. Esto indicaría que la variación craneofacial en la región de estudio debería ser consecuente con el modelo de aislamiento por distancia. Los resultados aquí presentados indican que la variación craneofacial se estructura en función del espacio, lo cual sugiere, por un lado, que la tasa de flujo génico se vio restringida por la distancia geográfica, incluidas las barreras geográficas y, por otro, la posibilidad de la existencia de eventos fundadores seriales (Excoffier 2004). Adicionalmente, los grupos estudiados se diferenciaron también de acuerdo con la distancia temporal, lo que a su vez muestra que el flujo génico se incrementó a través del tiempo (Konigsberg 1990). La correlación entre las distancias biológicas y la geográfica muestra que, a pesar de la importancia de la geografía, es el tiempo el factor que más jugó en la diferenciación poblacional. Por lo tanto, se infiere que el aumento demográfico ocurrido durante el Holoceno Tardío pudo influir directamente en el nivel del contacto poblacional a mediana y gran escala, y así tener un efecto homogeneizante sobre la diversidad biológica. Otros estudios se han ocupado de la estructuración espacial de la diversidad en grupos contemporáneos de la región (Delgado 2012a; Keyeux y Usaqué 2006; Wang et ál. 2007). Si bien la estructuración espacial de la variación en un sentido este-oeste no se confirma en el presente estudio, lo cual indica que los patrones de diversidad y su estructuración han cambiado a lo largo del Holoceno (contra Keyeux y Usaqué 2006), llama la atención el trabajo de Wang et ál. (2007), que sugiere la ocurrencia de múltiples eventos fundadores durante la colonización inicial.

En este punto no es fácil distinguir si la correlación entre la distancia geográfica y la biológica se debe netamente al aislamiento por distancia o bien a la existencia de eventos fundadores seriales, ya que el patrón observado puede corresponderse con ambos fenómenos. Con respecto al último, el patrón de expansión poblacional en el subcontinente en un sentido norte-sur a través de múltiples y sucesivos eventos de dispersión (expansiones en rango), llevado a cabo por grupos poblacionales pequeños, también produciría un patrón de asociación entre la distancia geográfica y la biológica, como se ha mostrado en grupos del sur de

Suramérica (Bernal et ál. 2010). Teniendo en cuenta el patrón de afinidad poblacional, es posible plantear que la asociación entre la distancia biológica y la distancia geográfica posiblemente se relaciona con eventos fundadores seriales, dado el carácter clinal de la variación craneofacial en un sentido norte-sur, como se aprecia en la figura 3. En este sentido es posible proponer que varias expansiones y/o dispersiones poblacionales se llevaron a cabo durante gran parte del Holoceno.

Hipótesis 3

La tercera hipótesis supone que la variación morfológica es compatible con un modelo de cambio microevolutivo gradual a partir de una única población fundadora. Es decir, se espera poca diversificación a través del tiempo, y que los factores microevolutivos hayan jugado un rol importante solo durante el Holoceno Tardío (Rodríguez 1999, 2001, 2007; Rodríguez y Vargas 2010). En su conjunto, los análisis de matriz-R, de correlación de matrices y de morfometría geométrica permiten rechazar dicha hipótesis con un alto grado de probabilidad. En primer lugar se muestra una alta diferenciación poblacional en un sentido cronológico y espacial. Esto indica tanto la presencia de distintos tipos de morfología, incluso desde el Holoceno Temprano, como cambios que se agudizan hacia el Holoceno Tardío. En este punto es importante mencionar que los grupos tardíos se diferencian siguiendo un gradiente espacial norte-sur (costa atlántica-Valle del Cauca) y un gradiente lingüístico —caribe-hablantes (Panche-costa atlántica), chibcha-hablantes (Lache, Guane, muiscas) y lenguas del suroccidente de Colombia (Valle del Cauca y Nariño)—. Esto concuerda con los altos índices de diversidad biológica detectados, que resaltan la importancia del flujo génico interregional.

Por otra parte, es posible sugerir que las muestras se diferencian en términos económicos, de modo que aquellos grupos que presentan una economía de subsistencia basada en la caza y la recolección se distinguen de los grupos agricultores. Por lo tanto, es posible conjeturar que la amplia diversidad biológica existente en la región también se explica por cambios en los sistemas de subsistencia. Particularmente, los cambios en los tipos de alimentos consumidos (v. g., dietas duras vs. blandas) seguramente

produjeron parte de la diferenciación morfológica (Lieberman et ál. 2004; Sardi, Novellino y Pucciarelli 2004). Los resultados del análisis del tamaño indican un incremento después del Holoceno Medio, y se encontraron los valores más altos y la mayor variación durante el Holoceno Tardío. Teniendo en cuenta que una dieta agrícola blanda permitiría la reducción del tamaño y de la robusticidad, la tendencia opuesta detectada es más fácil de explicar si se asume que ciertos cambios de índole poblacional (p. e., dispersiones, contactos) influyeron sobre parte de la divergencia morfológica y del incremento de la diversidad (Delgado 2012b).

De otro lado, los cambios en la configuración craneal total, sobre todo en la bóveda, que está menos sujeta a presiones selectivas (Harvati y Weaver 2006), indican que la divergencia también se relaciona con la historia poblacional, lo que a su vez puede sugerir la existencia de distintas fuentes de diversidad (ancestros). Por lo tanto, los procesos de diferenciación en la región de estudio se relacionan tanto con la historia y la estructura poblacional como con la acción de fuerzas no direccionales (plasticidad, selección). Aun así, son necesarios análisis adicionales (v. g., test de deriva de Lande, test β) para modelar la acción de la selección en la región.

Finalmente, la variación diferencial de los distintos componentes morfológicos en las muestras estudiadas sugiere un patrón de evolución craneofacial en mosaico, lo cual también indica la relativa independencia de ciertos componentes, que a su vez revela el carácter modular de la variación craneofacial en humanos modernos (Bastir y Rosas 2005). En general, la presente interpretación basada en análisis estadísticos más robustos contradice el modelo sugerido por Rodríguez (1999, 2001, 2007) y Rodríguez y Vargas (2010), pues demuestra un mayor dinamismo poblacional y evolutivo a lo largo del Holoceno en el noroccidente de Suramérica.

Hacia un modelo integrador del poblamiento temprano del noroccidente de Suramérica y de la evolución poblacional posterior

Si contrastamos los patrones de variación craneofacial con otras líneas de evidencia es posible dilucidar un patrón común, respecto al tiempo y la forma del poblamiento inicial de la región, y con respecto a la evolución posterior de las poblaciones fundadoras

y sus descendientes. De acuerdo con análisis recientes de la evidencia radiocarbónica y arqueológica dentro de un marco paleoambiental (Delgado, Aceituno y Barrientos 2012), los primeros grupos llegaron hacia el 12.000 A. P.; no obstante, la señal arqueológica es más visible a partir del 11.500 A. P. Durante el *Younger Dryas* los grupos se adaptaron a un medioambiente hostil, aunque explotaron una gran cantidad de biomas y se dispersaron por distintos paisajes. Después del 10.000 A. P. se evidencia un aumento considerable en la señal arqueológica, así como una mejora del clima. Esto coincide con una amplia diversificación de la tecnología lítica y de los patrones económicos, y con incrementos demográficos y expansiones poblacionales. En contradicción con otros estudios (Rodríguez 2007), la presente investigación no encuentra evidencias de un desplazamiento masivo y direccional de gente, que tampoco posee un sustento demográfico. Por lo tanto, el poblamiento inicial de la región se debió llevar a cabo, posiblemente, a través de expansiones discretas o en rango por parte de grupos de movilidad relativamente restringida, como lo sugiere la evidencia arqueológica (Aceituno 2007; Gnecco 2000).

Si bien no poseemos restos óseos humanos de la primera fase del poblamiento, aunque algunos están asociados a fechas comprendidas entre los 10.000 y 9000 años ^{14}C A. P., es posible sugerir que las muestras tempranas investigadas son representativas de los primeros grupos, o al menos de sus descendientes directos. Para ese momento, de acuerdo con los resultados aquí presentados, hay bastante diversidad en la forma y en el tamaño craneofaciales. Esto sugiere que al noroccidente de Suramérica ingresaron diferentes poblaciones fundadoras que presentaban una morfología generalizada altamente variable.

Estudios recientes de la diversidad dental de grupos del Holoceno Temprano-Medio (ca. 7000-3500 años ^{14}C A. P.) de la región de Porce, en el noroccidente de Colombia, corroboran esta inferencia, ya que muestran claramente diferencias respecto de sus contemporáneos de la sabana de Bogotá (Delgado 2012b). Los análisis moleculares (Barreto et ál. 2007; Casas-Vargas et ál. 2011; Keyeux y Usaquén 2006; Mesa et ál. 2000; Ruiz-Linares et ál. 1999; Wang et ál. 2007) también indican una alta diversidad, compatible con la presencia de más de una población fundadora. El conjunto de evidencias arqueológicas morfológicas y genéticas indican claramente la llegada de diferentes poblaciones tempranas

a la región, las cuales se dispersaron hacia diferentes puntos geográficos; en esta dispersión los valles interandinos jugaron un importante papel como vías de desplazamiento. Correal y Van der Hammen (1977), con base en evidencias tecnológicas, y Delgado (2012b), en evidencias morfológicas y químicas (isótopos estables), mostraron la estrecha relación entre la sabana de Bogotá y el valle del Magdalena desde el Holoceno Temprano. Entonces, es posible que los primeros grupos que llegaron a la región se dispersaran por distintos valles, como el del río Porce, en el noroccidente, el del Magdalena y el del Cauca; y que a través del valle del Magdalena distintas porciones de las poblaciones fundadoras arribaran a la sabana de Bogotá, como lo sugiere la evidencia arqueológica (Correal 1986).

Debido a la falta de restos óseos humanos pertenecientes al Holoceno Temprano-Medio en regiones diferentes a la sabana de Bogotá es difícil sugerir un escenario; sin embargo, si tenemos en cuenta la evidencia arqueológica y cronológica, podemos sugerir que durante ese particular periodo se produjo la colonización y ocupación efectiva de gran parte del territorio. Hacia el Holoceno Medio, según lo indican los datos paleoclimáticos, hubo un incremento notable en la temperatura y se inició un periodo árido que afectó la distribución de las especies vegetales y animales (Gómez et ál. 2006; Marchant et ál. 2002; Van der Hammen y Correal 1992). Hay indicios de que este fenómeno produjo dispersiones poblacionales entre 5500 y 3500 años ^{14}C A. P. (Delgado 2012b). En otras regiones, como el valle de Porce, hay evidencia de una reducción de la señal arqueológica durante ese mismo periodo (F. Aceituno, comunicación personal).

La morfología facial de los grupos del Holoceno Medio y Tardío inicial (ca. 5000-2500 años ^{14}C A. P.) tiende a ser diferente de los grupos del Holoceno Temprano, como se indica claramente en este estudio. Sin embargo, en algunos casos se detectaron afinidades entre los grupos tempranos y tardíos. Esto sugeriría, por un lado, que el fenómeno de la dispersión poblacional ocurrió también durante el Holoceno Medio y Tardío (Delgado, Scott y Turner 2010) y, por otro, la existencia de patrones de continuidad y discontinuidad poblacional. De acuerdo con los resultados de los análisis craneométricos y morfogeométricos, los grupos de la región sur del país parecen ser diferentes a los de la cordillera Oriental, por lo que la supuesta afinidad entre la cordillera Oriental y el suroccidente, producto de un origen común, no se corrobora

en el presente estudio (contra Barreto et ál. 2007; Rodríguez 1999, 2007). Tampoco coincide con la inferencia cronológica de Rodríguez (2007), quien sugiere que grupos de cazadores-recolectores, después del establecimiento de las ramas chibcha meridional y septentrional (durante el Holoceno Tardío final), se habrían desplazado al suroccidente, colonizando el valle del Cauca, porque para ese momento ya había grupos humanos en dichas regiones. De hecho, las evidencias arqueológicas indican que al suroccidente y a la cuenca del Amazonas los primeros grupos arribaron entre 10.050 y 8090 años ^{14}C A. P. (Cavelier et ál. 1995; Gnecco 2000, 2003; Gnecco y Mora 1997). Los resultados muestran, por el contrario, relaciones entre regiones del norte y el occidente del país. Esto concuerda con estudios recientes (Delgado 2012b) que corroboran previas hipótesis sobre dispersiones poblacionales desde la costa atlántica y la región centro-oriental hacia la sabana de Bogotá y viceversa (Lleras 1995).

Los datos aquí presentados sugieren que la mayor diferenciación morfológica es evidente a partir del Holoceno Medio y específicamente durante el Holoceno Tardío (ca. 2500 años ^{14}C A. P.). En ese mismo periodo ocurrieron importantes transformaciones en los sistemas de subsistencia, como lo indican recientes análisis de isótopos estables (Cárdenas 2002). Entonces toda variación en forma y tamaño previa a este periodo debería corresponder con la llegada de nuevas morfologías y/o con presiones selectivas y plasticidad. Esto podría sugerir un rol importante de fuerzas no direccionales en los procesos de diversificación poblacional durante el Holoceno Tardío. Los grupos agricultores tardíos, independientemente de la región (la sabana o el resto de Colombia), tienden a ser similares, hecho que sugiere una posible homogeneización morfológica relacionada con cambios en los sistemas de subsistencia, aunque más seguramente debido a contactos poblacionales a gran escala causados por el incremento en la demografía, así como con la dispersión de la agricultura (Langebaek 2000; Lleras 1995). Este es un punto importante a tener en cuenta, ya que dicha homogeneización seguramente afectó la diversidad y los patrones de afinidad poblacional. En general, el proceso de dispersión poblacional que permitió la colonización del noroccidente de Suramérica, teniendo en cuenta la gran cantidad de eventos poblacionales y evolutivos, debió ser lento y muy pocas veces unidireccional. Esta interpretación concuerda con las sugerencias de Gnecco (2003) sobre la movilidad

restringida entre los primeros grupos cazadores-recolectores que ingresaron durante el Pleistoceno final.

Por último, vale la pena mencionar que los patrones de variación craneofacial a nivel diacrónico y espacial en el noroccidente de Suramérica son difíciles de explicar con los supuestos de los modelos más comunes del poblamiento de América que emplean evidencia morfológica (Greenberg, Turner y Zegura 1986; Neves, Hubbe y Correal 2007; Pucciarelli et ál. 2006). Los resultados del presente estudio a nivel regional, e investigaciones relacionadas a nivel continental (Delgado 2012c), están más de acuerdo con estudios recientes (Azevedo et ál. 2011; González-José et ál. 2008; Goebel, Watters y O'Rourke 2008) que sugieren un proceso de poblamiento más complejo. Esto indica que son necesarios nuevos estudios para comprender mejor dicho proceso.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a Gustavo Barrientos, Francisco Aceituno, Cristóbal Gnecco y Héctor Pucciarelli por su apoyo y estímulo a esta investigación. Esta fue financiada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (Conicet) y la Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales de Colombia (FIAN), proyecto n.º 407-2010. Gracias a los investigadores del Instituto de Ciencias Naturales y del Laboratorio de Antropología Física de Universidad Nacional de Colombia (G. Peña y J. V. Rodríguez); del Instituto Colombiano de Antropología e Historia (ICANH) (C. E. Piazzini); del Museo Nacional de Colombia, en Bogotá (P. Ramírez y A. Bermúdez); y del Departamento de Antropología de la Universidad de Antioquia (A. Aceituno y N. Castillo) por el acceso a las colecciones osteológicas a su cuidado. Los evaluadores y editores, por medio de sus comentarios, mejoraron considerablemente el texto.

REFERENCIAS

- ACEITUNO, FRANCISCO. 2007. "Poblamiento y variaciones culturales en la región andina del noroccidente de Suramérica en la transición Pleistoceno Holoceno". En *Arqueología en las pampas*, editado por Cristina

- Bayón, Alejandra Pupio, Isabel González, Norah Flegenheimer y Magdalena Frére, 15-38. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología.
- ACKERMAN, REBECCA, JEFFREY ROGERS Y JAMES CHEVERUD. 2006. "Identifying the Morphological Signatures of Hybridization in Primate and Human Evolution". *Journal of Human Evolution* 51: 632-645.
- ALEXEEV, VALERI PAVLOVICH. 1978. *Paleoanthropology of the World and the Formation of Human Races*. Moscú: Nauka. En ruso.
- AZEVEDO, SOLEDAD DE, ADRIANA NOCERA, CAROLINA PASCHETTA, LUCÍA CASTILLO, MARINA GONZÁLEZ Y ROLANDO GONZÁLEZ-JOSÉ. 2011. "Evaluating Microevolutionary Models for The Early Settlement of the New World: The Importance of Recurrent Gene Flow with Asia". *American Journal of Physical Anthropology* 146: 539-552.
- BARRETO, GUILLERMO, CARLOS ARMANDO RODRÍGUEZ, YAMID BRAGA, MELISA QUINTERO, LAURA HURTADO, LEONARDO ARIAS Y ERNESTO RODRÍGUEZ FLÓREZ. 2007. "Extracción y amplificación de ADN arqueológico de dos poblaciones prehispánicas del suroccidente colombiano". *International Journal of South American Archaeology* 6: 48-59.
- BASTIR, MARKUS Y ANTONIO ROSAS. 2005. "Hierarchical Nature of Morphological Integration and Modularity in the Human Posterior Face". *American Journal of Physical Anthropology* 128: 26-34.
- BERNAL, VALERIA, SERGIO PÉREZ, PAULA GONZÁLEZ, MARINA SARDI Y HÉCTOR PUCCIARELL. 2010. "Spatial Patterns and Evolutionary Processes in Southern South America: A Study of Dental Morphometric Variation". *American Journal of Physical Anthropology* 142: 95-104.
- BOOKSTEIN, FRED. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge: Cambridge University Press.
- BRICEÑO, IGNACIO, ALBERTO GÓMEZ, PAULA LOZANO, JHON MITCHELL Y S. PAPIHA. 2003. "Mitochondrial Variation in Colombia: Study of Matrilineal Lineages among Amerindian Tribes". En *Proceedings of the XIX International Congress of Genetics*. Melbourne.
- BUIKSTRA, JANE Y DOUGLAS UBELAKER. 1994. *Standards for Data Collection for Human Skeletal Remains*. Arkansas Archeological Survey Research Series n.º 44.
- CÁRDENAS, FELIPE. 2002. *Datos sobre la alimentación prehispánica en la sabana de Bogotá, Colombia*. Bogotá: Instituto Colombiano de Antropología e Historia.
- CASAS-VARGAS, ANDREA, ALBERTO GÓMEZ, IGNACIO BRICEÑO, MARCELA DÍAZ, JAIME BERNAL Y JOSÉ VICENTE RODRÍGUEZ. 2011. "High Genetic Diversity on a Sample of pre-Columbian Bone Remains from Guane Territories in Northwestern Colombia". *American Journal of Physical Anthropology* 146: 637-649.

- CAVELIER, INÉS, CARLOS ARMANDO RODRÍGUEZ, LEONOR HERRERA, GASPAR MOCOTE Y SANTIAGO MORA. 1995. "No solo de la caza vive el hombre: ocupación del bosque amazónico, Holoceno Temprano". En *Ámbito y ocupaciones tempranas de la América tropical*, editado por Inés Cavelier y Santiago Mora, 27-44. Bogotá: Fundación Erigaie e Instituto Colombiano de Antropología.
- CHEVERUD, JAMES. 1982. "Phenotypic, Genetic, and Environmental Morphological Integration in the Cranium". *Evolution* 36: 499-516.
- CORREAL, GONZALO. 1986. "Apuntes sobre el medio ambiente pleistocénico y el hombre prehistórico en Colombia". En *New Evidence for the Pleistocene Peopling of the Americas*, editado por Alan Bryan, 115-131. Orono, Main: Center for the Study of the Early Man, University of Main.
- CORREAL, GONZALO Y THOMAS VAN DER HAMMEN. 1977. *Investigaciones arqueológicas en los abrigos rocosos de Tequendama. 12.000 años de historia del hombre y su medioambiente en la altiplanicie de Bogotá*. Bogotá: Banco Popular.
- DARROCH, JOHN Y JAMES MOSIMANN. 1985. "Canonical and Principal Components of Shape". *Biometrika* 72: 241-252.
- DELGADO BURBANO, MIGUEL. 2012a. "Patterns of Dental Diversity and the Peopling of Northwest South America: Testing Hypothesis Based on Molecular Evidence". Inédito.
- DELGADO BURBANO, MIGUEL. 2012b. "Mid and Late Holocene Population Changes at the Sabana de Bogotá (Northern South America) Inferred from Skeletal Morphology and Radiocarbon Chronology". *Quaternary International* 256: 1-10.
- DELGADO BURBANO, MIGUEL. 2012c. "Dental and Craniofacial Diversity in the Northern Andes and the Early Peopling of South America". En *South American Archaeology*, editado por Ted Goebel. Texas: Center for the Study of the First Americans y Texas A&M University Press. En prensa.
- DELGADO BURBANO, MIGUEL, RICHARD SCOTT Y CHRISTY G. TURNER II. 2010. "The Uto-Aztecan Premolar among North and South Amerindians: Geographic Variation and Genetics". *American Journal of Physical Anthropology* 140: 570-578.
- DELGADO BURBANO, MIGUEL, FRANCISCO ACEITUNO Y GUSTAVO BARRIENTOS. 2012. "14C Data and the Early Colonization of Northwest South America: A Critical Assessment". En *The Peopling of the Americas: A Hundred Years since the Ameghino-Hrdlika Debate (1910-2010)*, editado por Laura Miotti, Norah Flegenheimer, Mónica Salemme y Ted Goebel. Texas: Center for the Study of the First Americans y Texas A&M University Press. En prensa.

- EXCOFFIER, LAURENT. 2004. "Patterns of DNA Sequence Diversity and Genetic Structure after a Range Expansion: Lessons from the Infinite-island Model". *Molecular Ecology* 13: 853-864.
- FERNÁNDEZ, CAMILO. 1999. "La arqueología molecular aplicada a la solución de problemas prehistóricos: análisis de ADN mitocondrial en momias y restos óseos prehispanicos". Tesis de grado, Departamento de Antropología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- GNECCO, CRISTÓBAL. 2000. *Ocupación temprana de bosques tropicales de montaña*. Popayán: Universidad del Cauca.
- GNECCO, CRISTÓBAL. 2003. "Against Ecological Reductionism: Late Pleistocene Hunter-gatherers in the Tropical Forest of Northern South America". *Quaternary International* 109-110: 13-21.
- GNECCO, CRISTÓBAL Y SANTIAGO MORA. 1997. "Late Pleistocene/Early Holocene Tropical Forest Occupations at San Isidro and Peña Roja, Colombia". *Antiquity* 71: 683-690.
- GOEBEL, TED, MICHAEL WATTERS Y DENNIS O'ROURKE. 2008. "The Late Pleistocene Dispersal of Modern Humans in the Americas". *Science* 319 (5869): 1497-1502.
- GÓMEZ, ANDREA, JUAN BERRÍO, HENRY HOOGHIEMSTRA, MIGUEL BECERRA Y ROBERT MARCHANT. 2007. "A Holocene Pollen Record of Vegetation Change and Impact from Pantano de Vargas, and Intra-Andean basin of Duitama, Colombia". *Review of Paleobotany and Palynology* 145: 143-157.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, ROLANDO, MARÍA CATIRA BORTOLINI, FABRICIO SANTOS Y SANDRO BONATTO. 2008. "The Peopling of the America: Craniofacial Shape Variation on a Continental Scale and Its Interpretation from an Interdisciplinary View". *American Journal of Physical Anthropology* 137: 175-187.
- GREENBERG JOSEPH, CHRISTY TURNER II Y STEPHEN ZEGURA. 1986. "The Settlement of the Americas: A Comparison of the Linguistic, Dental and Genetic Evidence". *Current Anthropology* 27: 477-495.
- HARVATI, KATHERINA Y TIMOTHY WEAVER. 2006. "Human Cranial Anatomy and the Differential Preservation of Population History and Climate Signatures". *Anatomical Record* 288A: 1225-1233.
- HOWELLS, WILLIAM. 1973. *Cranial Variation in Man. A Study by Multivariate Analysis of Pattern of Difference among Recent Human Populations*. Papers of the Peabody Museum, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- JUNGERS, WILLIAM, ANTHONY FALSETTI Y CHRISTINE WALL. 1995. "Shape, Relative Size and Size-adjustments in Morphometrics". *Yearbook of Physical Anthropology* 38: 137-161.

- KEYEUX, GENOVEVA, CLEMENCIA RODAS, NANCY GÉLVEZ Y DEE CARTER. 2002. "Possible Migration Routes into South America Deduced from mtDNA Studies in Colombian Amerindian Populations". *Human Biology* 74: 211-233.
- KEYEUX, GENOVEVA Y WILLIAM USAQUÉN. 2006. "Rutas migratorias hacia Suramérica y el poblamiento de las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco deducidas a partir de estudios genéticos moleculares". En *Pueblos y paisajes antiguos de la selva amazónica*, editado por Gaspar Morcote, Santiago Mora y C. F. Calvo, 49-62. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- KLINGENBERG, PETER. 2008. "Morphological Integration and Developmental Modularity". *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 115-132.
- KLINGENBERG, PETER. 2011. "MorphoJ: An Integrated Software Package for Geometric Morphometrics". *Molecular Ecology Resources* 11: 353-357.
- KONIGSBERG, LYLE. 1990. "Analysis of Prehistoric Biological Variation under a Model of Isolation by Geographic and Temporal Distance". *Human Biology* 62: 49-70.
- LAHR, MARTHA. 1996. *The Evolution of Modern Human Diversity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- LANGEBAEK, CARL. 2000. "Cacicazgos, orfebrería, y política prehispánica: una perspectiva desde Colombia". *Arqueología del Área Intermedia* 2: 11-45.
- LIEBERMAN, DANIEL, GAIL KROVITZ, FRANKLIN YATES, MAUREEN DEVLIN Y MARISA ST. CLAIRE. 2004. "Effects of Food Processing on Masticatory Strain and Craniofacial Growth in a Retrognathic Face". *Journal of Human Evolution* 46: 655-677.
- LLERAS, ROBERTO. 1995. "Diferentes oleadas de poblamiento en la prehistoria tardía de los Andes orientales". *Boletín del Museo del Oro* 38-39: 3-11.
- LÓPEZ, CARLOS. 2008. *Landscape Development and the Evidence for Early Human Occupation in the Inter-Andean Tropical Lowlands of the Magdalena River, Colombia*. Miami: Syllaba.
- MANTEL, NATHAN. 1967. "The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach". *Cancer Research* 27: 209-220.
- MARCHANT, ROBERT, HERMANN BEHLING, JUAN C. BERRÍO, ANTOINE CLEEF, JOOST DUIVENVOORDEN, HENRY HOOGHIEMSTRA, PETER KUHRÝ, BERT MELIEF, ELISABETH SCHREVE-BRINKMAN, BAS VAN GEEL, THOMAS VAN DER HAMMEN, GUIDO VAN REENEN Y MICHAEL WILLE. 2002. "Pollen-based Biome Reconstructions for Colombia at 3000, 6000, 9000, 12000, 15000 and

- 18000 14C yr ago: Late Quaternary Tropical Vegetation Dynamics”. *Journal of Quaternary Science* 17: 113-129.
- MESA, NATALIA, MARÍA MONDRAGÓN, IVÁN SOTO, MARÍA V. PARRA, CONSTANZA DUQUE, DANIEL ORTIZ-BARRIENTOS, LUIS GARCÍA, IVÁN VÉLEZ, MARÍA BRAVO, JUAN MÚNERA, GABRIEL BEDOYA, MARÍA CATIRA BORTOLINI Y ANDRÉS RUIZ-LINARES. 2000. “Autosomal mtDNA, and Y-Chromosome Diversity in Amerinds: Pre and post-Columbian Patterns of Gene Flow in South America”. *American Journal of Human Genetics* 67: 1277-1286.
- MONSALVE, MARÍA VICTORIA, FELIPE CÁRDENAS, F. GUHL, A. DELANE Y D. DEVINE. 1996. “Phylogenetic Analysis in South American Mummies”. *Annals of Human Genetics* 60: 293-303.
- NEVES, WALTER, MARK HUBBE Y GONZALO CORREAL. 2007. “Human Skeletal Remains from Sabana de Bogotá, Colombia: A Case of Paleoamerican Morphology Late Survival in South America?”. *American Journal of Physical Anthropology* 133: 1080-1098.
- NIEUWENHUIS, CHANNAH. 2002. *Traces on Tropical Tools: A Functional Study of Chert Artifacts from Preceramic Sites in Colombia*. Archaeological Studies n.º 9, Faculty of Archaeology, University of Leiden, Leiden.
- POWELL JOSEPH Y WALTER NEVES. 1999. “Craniofacial Morphology of the First Americans: Patterns and Process in the Peopling of the New World”. *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 153-188.
- PUCCIARELLI, HÉCTOR, WALTER NEVES, ROLANDO GONZÁLEZ-JOSÉ, MARINA SARDI, FERNANDO RAMÍREZ-ROZZI, ADELAIDA STRUCK Y MÓNICA BONILLA. 2006. “East-West Cranial Differentiation in pre-Columbian Human Populations of South America”. *Homo* 57: 133-150.
- RELETHFORD, JOHN Y JOHN BLANGERO. 1990. “Detection of Differential Gene Flow from Patterns of Quantitative Variation”. *Human Biology* 62: 5-25.
- RELETHFORD, JOHN, MICHAEL CRAWFORD Y JOHN BLANGERO. 1997. “Genetic Drift and Gene Flow in Post-famine Ireland”. *Human Biology* 69: 443-465.
- RODRÍGUEZ, JOSÉ VICENTE. 1999. *Los chibchas: pobladores antiguos de los Andes orientales. Adaptaciones bioculturales*. Bogotá: Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales.
- RODRÍGUEZ, JOSÉ VICENTE. 2001. “Craneometría de la población prehispánica de los Andes orientales de Colombia: diversidad, adaptación y etnogénesis. Implicaciones para el poblamiento americano”. En *Los chibchas. Adaptaciones y diversidad en los Andes orientales de Colombia*, editado por José Vicente Rodríguez, 251-310. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- RODRÍGUEZ, JOSÉ VICENTE. 2007. “La diversidad poblacional de Colombia en el tiempo y en el espacio: estudio craneométrico”. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 31 (120): 321-346.

- RODRÍGUEZ, JOSÉ VICENTE Y CLEMENCIA VARGAS. 2010. "Evolución y tamaño dental en poblaciones humanas de Colombia". *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 34 (133): 423-439.
- ROHLF, JAMES. 2010a. *TPSDig2 version 2.16*. Stony Brook, Nueva York: Department of Ecology and Evolution, State University.
- ROHLF, JAMES. 2010b. *TPSUtil version 1.46*. Stony Brook, Nueva York: Department of Ecology and Evolution, State University.
- ROHLF, JAMES. 2010c. *TPSRelw version 1.49*. Stony Brook, Nueva York: Department of Ecology and Evolution, State University.
- ROSEMAN, CHARLES. 2004. "Detecting Interregionally Diversifying Natural Selection on Modern Human Cranial Form by Using Matched Molecular and Morphometric Data". *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 101 (35): 12824-2829.
- ROSENBERG, MICHAEL Y COREY ANDERSON. 2011. "PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2". *Methods in Ecology and Evolution* 2: 229-232.
- RUIZ-LINARES, ANDRÉS, DANIEL ORTIZ-BARRIENTOS, MAURICIO FIGUEROA, NATALIA MESA, JUAN MÚNERA, BABRIEL BEDOYA, IVÁN VÉLEZ, LUIS GARCÍA, ANNA PÉREZ-LEZAUN, JAUME BERTRANPETIT, MARCUS FELDMANI Y DAVID GOLDSTEIN. 1999. "Microsatellites Provide Evidence for Y Chromosome Diversity among the Founders of the New World". *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 96: 6312-6317.
- SARDI, MARINA, PAULA NOVELLINO Y HÉCTOR PUCCIARELLI. 2006. "Craniofacial Morphology in the Argentine Center-west: Consequences of the Transition to Food Production". *American Journal of Physical Anthropology* 130: 333-344.
- SCHAFFER, JOE. 1999. *NORM: Multiple Imputation of Incomplete Multivariate Data Under a Normal Model. Version 2.03*. Software for Windows 95/98/NT. <http://www.stat.psu.edu/~jls/misoftwa.html>
- SILVA, ALEJANDRO, IGNACIO BRICEÑO, JAVIER BURGOS, DIANA TORRES, VICTORIA VILLEGAS, ALBERTO GÓMEZ, JAIME BERNAL Y JOSÉ VICENTE RODRÍGUEZ. 2008. "Análisis de ADN mitocondrial en una muestra de restos óseos arcaicos del periodo Herrera en la sabana de Bogotá". *Biomédica* 28: 569-577.
- SLICE, DENNIS. 2005. "Modern Morphometrics". En *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*, editado por Dennis Slice, 1-46. Nueva York: Kluwer y Plenum Publishers.
- SMOUSE, PETER, JEFFREY LONG Y ROBERT SOKAL. 1986. "Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence". *Systematic Zoology* 35: 627-632.

- STEADMAN, DAWNIE. 2001. "Mississippians in Motion? A Population Genetic Analysis of Interregional Gene Flow in Western-Central Illinois". *American Journal of Physical Anthropology* 114: 61-78.
- TORRES, MARÍA, CLAUDIO BRAVI, MARÍA CATIRA BORTOLINI, CONSTANZA DUQUE, SIDIA CALLEGARI-JACQUES, DANIEL ORTIZ, GABRIEL BEDOYA, HELENMA GROOT DE RESTREPO Y ANDRÉS RUIZ-LINARES. 2006. "A Revertant of the Major Founder Native American Haplogroup C Common in Populations from Northern South America". *American Journal of Human Biology* 18: 59-65.
- TORRES-ROUFF, CRISTINA. 2007. "La deformación craneana en San Pedro de Atacama". *Estudios Atacameños* 33: 25-38.
- VAN DER HAMMEN, THOMAS Y GONZALO CORREAL. 1992. "El hombre prehistórico en la sabana de Bogotá: datos para una prehistoria ecológica". En *Historia, ecología y vegetación*, por Thomas van der Hammen, 211-230. Bogotá: Corporación Colombiana para la Amazonia Araracuara.
- VON CRAMON-TAUBADEL, NOREEN. 2009. "Revisiting the Homoiology Hypothesis: The Impact of Phenotypic Plasticity on the Reconstruction of Human Population History from Craniometric Data". *Journal of Human Evolution* 57: 179-190.
- WANG, SIJIA, CECIL M. LEWIS JR., MATTIAS JAKOBSSON, SOHINI RAMACHANDRAN, NICOLAS RAY, GABRIEL BEDOYA, WINSTON ROJAS, MARÍA V. PARRA, JULIO A. MOLINA, CARLA GALLO, GUIDO MAZZOTTI, GIOVANNI POLETTI, KIM HILL, ANA M. HURTADO, DAMIAN LABUDA, WILLIAM KLITZ, RAMIRO BARRANTES, MARÍA CATIRA BORTOLINI, FRANCISCO M. SALZANO, MARÍA LUIZA PETZL-ERLER, LUIZA T. TSUNETO, ELENA LLOP, FRANCISCO ROTHHAMMER, LAURENT EXCOFFIER, MARCUS W. FELDMAN, NOAH A. ROSENBERG Y ANDRÉS RUIZ-LINARES. 2007. "Genetic Variation and Population Structure in Native Americans". *PLoS Genetics* 3 (11): e185.
- WRIGHT, SEWALL. 1943. "Isolation by Distance". *Genetics* 28: 114-138.
- ZAGARRA, JOAQUÍN, FERNANDO CASTRO, FRANCISCO HERNÁNDEZ, CAMILO RIAÑO Y EMILIA RUIZ DE MAFLA. 1995. *Aspectos odontológicos de las poblaciones indígenas y aisladas visitadas por la Gran Expedición Humana. Terrenos de la Gran Expedición Humana*, Reportes de Investigación n.º 10, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- ZELDITCH, MIRIAN, DONALD SWIDERSKI, DAVID SHEETS Y WILLIAM FINK. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists*. Londres: Elsevier.