

Danielle de Jesus Fagundes de Oliveira^{1,2}
Danilo Vicensotto Bernardo^{2, 3}

**TESTANDO MODELOS DE DISPERSÃO
POPULACIONAL A PARTIR DE UMA
ABORDAGEM BIOLÓGICO-EVOLUTIVA:
ESTUDO EXPLORATÓRIO DAS
FREQUÊNCIAS DE mtDNA DE 20
POPULAÇÕES NATIVAS DA AMAZÔNIA**

***TESTING MODELS OF POPULATION
DISPERSION FROM A BIOLOGICAL-
EVOLUTIONARY APPROACH: EXPLORATORY
STUDY OF THE mtDNA FREQUENCIES OF 20
NATIVE POPULATIONS FROM AMAZONIA***

¹ Bacharela em Arqueologia pela Universidade Federal do Rio Grande, dajwfa2009@gmail.com.

² Laboratório de Estudos em Antropologia Biológica, Bioarqueologia e Evolução Humana – LEAB, Instituto de Ciências Humanas e da Informação – ICHI, Universidade Federal do Rio Grande – FURG.

³ Docente Permanente do Programa de Pós-Graduação em Antropologia – PPGAnt, Instituto de Ciências Humanas – ICH, Universidade Federal de Pelotas – UFPel, daniлоbernardo@furg.br.

RESUMO

A Amazônia foi, durante muito tempo, considerada populacionalmente vazia. No entanto trabalhos de Arqueologia propõem uma grande antiguidade para a ocupação humana nesta região. Neste cenário que este trabalho buscou, na relação intergrupos, entender o povoamento sul-americano a partir de uma perspectiva regional amazônica. Deste modo, os autores buscaram analisar o povoamento da região amazônica a partir das distâncias genéticas e geográficas de 20 populações atuais, comparando-as com propostas de modelo de dispersão, criados a partir das distâncias geográficas. Este trabalho, visou a promoção de entendimento interdisciplinar por meio de elementos da Arqueologia e Antropologia Molecular.

PALAVRAS-CHAVE: DNA mitocondrial; Modelos de ocupação; F_{ST} ; Matriz de distância genética; Matriz de distância geográfica.

ABSTRACT

The Amazon was, for a long time, considered populationally empty. However, the works of Archeology propose a considerable antiquity of human occupation in this region. Therefore, this work seeks, in intergroup relations, to understand the South American occupation from a regional Amazonian perspective. Thus, the authors sought to analyze the occupation of the Amazon from the genetic and geographical distance of 20 current population, comparing this distance with proposals for models of occupation routes, made from the geographical distances. This work aims to promote the understanding of interdisciplinary through elements of Molecular Anthropology and Archeology.

KEYWORDS: Mitochondrial DNA; Occupation models; F_{ST} ; Genetic distance matrix; Geographic distance matrix.

INTRODUÇÃO

A Amazônia foi, por muito tempo, considerada como uma região populacionalmente vazia, incapaz de suportar a presença de grandes e complexas comunidades; a Arqueologia, por si só, reforçou, durante muito tempo, essa percepção (PROUS, 2006). No entanto, descobertas arqueológicas com datações muito recuadas no tempo sugerem a interpretação de que a humanidade já estava presente no Brasil e na Amazônia há pelo menos 11 mil anos AP¹ (BUENO & DIAS, 2015; BUENO, DIAS & STEELE, 2013; ROOSEVELT et al, 1996).

Recentes estudos em Antropologia Molecular têm frequentemente evidenciando a antiguidade da presença humana na América do Sul. Os estudos genéticos (moleculares) vêm sendo de grande contribuição para o entendimento da ocupação do planeta pela espécie humana e, em contexto do povoamento das Américas, dados, investigações e interpretações embasadas na arqueologia seguem paralelamente aos achados da Antropologia Molecular (STONEKING, 2017).

Neste contexto, a principal proposta deste trabalho é investigar a distribuição de 20 populações nativas da Amazônia a partir de suas similaridades genéticas. Para tanto, utilizando-se das frequências de haplogrupos de DNA mitocondrial (mtDNA) dessas populações, foi criada uma matriz de distâncias genéticas, calculada par-a-par, através da métrica de F_{ST} (GILLESPIE, 2004). Sendo o mtDNA um marcador genético sob evolução neutra, é possível supor que a dissimilaridade genética entre as populações analisadas é proporcional ao tempo de divergência entre as mesmas; ou seja, quanto menor a distância genética entre as populações menor o período de tempo passado desde a separação entre elas.

Seguindo esse raciocínio, assume-se a divergência genética, em um marcador sob evolução neutra, como um *proxy* de tempo entre diferenciação, ou separação, das populações. Analogamente, a distância geográfica que separa tais populações, representadas através de uma matriz de distâncias geográficas, representa uma escala mensurável, e modelável, das possíveis trajetórias de dispersão e distribuição dessas populações. Assim, sendo possível comparar e mensurar a correlação entre as duas matrizes de distâncias, genéticas e geográficas, intui-se que se pode, também, testar o quanto genes (aqui um *proxy* de tempo) e localização (aqui um *proxy* de trajetória) se equivalem, ou não. Seguindo esta suposição, assume-se que ao modelar a matriz de distâncias geográficas, em diferentes rotas (ou trajetórias) de povoamento, é possível inferir qual dessas hipóteses (ou modelos) melhor se ajustam ao cenário descrito através da diversidade genética (ou, nos termos do teste, do quanto tempo demorou para cumprir tal trajetória).

Com esta proposta, o estudo aqui apresentado busca colaborar com as discussões sobre o amplo quadro do povoamento Sul-americano, e do Brasil em particular, através de um enfoque regional, da Amazônia. Tal discussão, ampla e

¹ AP: Antes do presente. Nomenclatura para determinar datas anteriores a 1950.

complexa, visa a promoção de entendimento interdisciplinar das diversas abordagens sobre o povoamento americano, a partir da utilização de elementos e recursos de duas áreas em específico, a Arqueologia e a Antropologia Molecular.

A ARQUEOLOGIA E O POVOAMENTO DO BRASIL E DA AMAZÔNIA

As principais explicações para o povoamento do continente americano estiveram, durante muito tempo, atreladas aos paradigmas (cronológico, biológico e geográfico) do Modelo Clovis. Na Arqueologia, até a década de 1990, a maioria das pesquisas indicavam que as primeiras populações em território americano seriam as compreendidas por esse horizonte tecnológico e cultural (PROUS, 2006). Este modelo foi caracterizado a partir dos achados nos sítios arqueológicos de Clovis e Folson, nos Estados Unidos, nos quais se encontraram pontas líticas, com características específicas, e em associação com a megafauna² extinta, atribuindo-as, assim, uma antiguidade do período de transição Pleistoceno-Holoceno (BERNARDO, 2007; POLITIS et al, 2008; PROUS, 2006). A partir disso, assumiu-se que a ocupação do continente se iniciou há 11.000 anos AP por grupos com as mesmas características gerais, i.e. biológicas e culturais, que os antigos habitantes dos sítios Clovis e Folson.

No entanto, sítios de antiguidade igual ou superior há 11 mil anos AP, sem a presença de pontas e sem evidência de caça à megafauna, são muito presentes na América do Sul. Podem ser citados como exemplos emblemáticos dessas ocupações os sítios Toca do Boqueirão da Pedra Furada (no Piauí), Lapa Vermelha e Lapa do Boquete (em Minas Gerais), Monte Alegre (no Pará) e Santa Elina (no Mato Grosso do Sul), apenas para citar exemplos em território brasileiro (PROUS, 2006; BERNARDO, 2007; POLITIS et al, 2008), tornando, então, o sul do continente uma área controversa ao modelo Clovis (POLITIS et al, 2008).

Foi neste cenário paradigmático que a Arqueologia brasileira iniciou sua “fase profissional”, implementada na segunda metade do século XX, por meio de, principalmente, pesquisadores franceses e norte-americanos, que orientaram cientistas pioneiros da Arqueologia brasileira (PROUS, 2006; BARRETO, 1998). Neste contexto a Arqueologia da Amazônia – sob a orientação de pesquisadores norte-americanos – se desenvolveu sobre um panorama em que a cerâmica representava um dos principais agentes no entendimento da ocupação da região. “A arqueologia amazônica no século XX caracteriza-se por uma orientação teórica exclusivamente norte-americana” (PROUS, 1992). Essa orientação era difundida principalmente por Betty Meggers e Clifford Evans, pesquisadores do *Smithsonian Institution*.

Assim, com a colaboração de pesquisadores(as) brasileiros(as), Betty Me-

² Fauna característica do período Pleistocênico e caracterizados por grandes proporções corporais

ggers e Cliford Evans criaram um modelo de classificação cerâmica, baseado no método de seriação Ford³, voltado a contemplar todas as variações estilísticas existentes no país (BARRETO, 1998). Com base nessa classificação, sugeriram origem no Equador e Peru, no sopé dos Andes, para os antigos povos da Amazônia, a partir o Holoceno⁴ inicial. (MACHADO, 2005; MORAES & NEVES, 2012; NEVES, 2000; PROUS, 1992; ROOSEVELT, 1992).

Donald Ward Lathrap (1927 - 1990), por outro lado, propôs um outro modelo para explicar a ocupação amazônica. Com base nos locais de origem de troncos linguísticos e na distribuição de complexos cerâmicos, sugeriu a Amazônia central como origem do centro cultural de antigos povos da região (LATHRAP, 1970). Em sua proposta, Lathrap (1970) admitiu o uso das bacias hidrográficas como meios de transporte pelos quais os falantes dos troncos linguísticos Arawak e Tupi teriam migrado até o Alto Amazonas (LATHRAP, 1970/2010; MACHADO, 2005; NEVES, 2000; MORAES & NEVES, 2012).

O modelo de Lathrap (1970), porém, carecia de vestígios materiais que corroborassem a proposta da bacia Amazônica central como local inicial da ocupação da região. Apenas na década de 1990, a pesquisadora Anna Curtenius Roosevelt (1946-), ainda que indiretamente, supriu essa lacuna quando trabalhou em sítios arqueológico no Baixo Amazonas – nome dado a uma determina região geográfica na Amazônia legal brasileira – e obteve a datação mais antiga para produção cerâmica da América na época, no Sambaqui de Taperinha, na região de Santarém, datada em 7.000 e 6.000 anos AP (MACHADO, 2005; NEVES, 2000; NEVES, 2012; ROOSEVELT, 1992, ROOSEVELT et al. 1996), alterando, enfim, a percepção de ocupação recente e pouco expressiva da Amazônia.

A ANTROPOLOGIA MOLECULAR E AS PESQUISAS SOBRE O POVOAMENTO AMERICANO

O aprofundamento dos conhecimentos sobre o DNA e a criação de técnicas de sequenciamento ampararam a busca pela compreensão da evolução humana e da história das populações. O avanço na compreensão do DNA, descrito como: “[...] o portador das informações utilizada para a construção de um novo corpo e para diferenciá-lo em várias partes. As moléculas de DNA existem no interior de quase todas as células do corpo e em todas as reprodutivas [...]” (RIDLEY, 2005), que representa uma mudança epistemológica sobre a compreensão da variação humana e o Projeto Genoma Humano, recebendo expressivos investimentos a partir dos anos de 1980, contribuíram para o surgimento e desenvolvimento da Antropologia Molecular (MARKS, 2012). Uma das principais consequências

³ *Ford's quantitative method for deriving cultural chronologies* (Método quantitativo Ford para derivar cronologias culturais).

⁴ Época da escala de tempo geológica característica do Período Quaternário e na qual vivemos atualmente

do desenvolvimento dessa linha de pesquisa foi a difusão e popularização dos trabalhos que buscavam compreender a variabilidade genética dos Ameríndios através do DNA, utilizando-se do avanço técnico e metodológico das técnicas de sequenciamento de DNA (CARNESE, 2011).

Nas décadas 1990 e 2000 vários pesquisadores evidenciaram a presença de quatro haplogrupos de DNA mitocondrial em nativos americanos. Esta presença seria consequência da vinda de grupos asiáticos ao continente americano, considerando que esses quatro haplogrupos, A, B, C e D, estão presentes nas populações asiáticas e nas populações Ameríndias, ainda que em proporções e distribuições variadas (MALHI et al, 2003; MERRIWETHER et al, 1995; SCHURR et al, 1990; STONE & STONEKING, 1993; TORRONI et al, 1992; TORRONI et al, 1993).

Neste contexto, os modelos que explicam a origem desses quatro haplogrupos para as Américas variam. Schurr et al (1990), ao analisar o DNA mitocondrial da população Tikuna na América do Sul, dos Maya na América Central e dos Pima na América do Norte, sugeriram que grupos com os quatro haplogrupos primários – A, B C e D – migraram da Ásia para as Américas, mas que, após isolamento no Novo Mundo e com o decorrer do tempo, espalharam-se e acumularam mutações. Já Torroni et al (1992; 1993) sugerem duas ondas migratórias como responsáveis pela presença desses quatro haplogrupos de DNA mitocondrial nas Américas. A primeira onda seria composta por grupos anteriores aos representantes do modelo Clovis (ou seja, propunham uma ocupação Pré-Clovis), com mais de 14 mil anos AP e seriam responsáveis pelos haplogrupos A, C e D. Já a segunda onda, tardia, seria composta por ancestrais dos Na-dene atuais e responsáveis pelo haplogrupo B.

Merriwether et al (1995), em oposição às hipóteses de duas migrações, sugeriram uma única onda migratória a partir do estreito de Bering. Essa seria a origem de todos os quatro haplogrupos presentes entre os nativos americanos e que – assim como propõe Schurr et al (1990) – os migrantes teriam se espalhado pelo continente, resultando a variedade e distribuição de frequências observada atualmente. No entanto, é importante frisar, tais pesquisas foram realizadas apenas com DNA de populações atuais, e, nesse contexto, não podemos esquecer as consequências imposta à dinâmica da genética das populações pelo genocídio sofrido pelos povos nativos americanos (O'FALLON, FEHREN-SCHMITZ, 2011).

Outros trabalhos analisando DNA ancestral obtiveram resultados contrastantes. Algumas dessas pesquisas observaram cinco haplogrupos nestes marcadores, os quatro haplogrupos A, B C e D encontrados nas populações atuais e mais um, denominado haplogrupo X (MALHI et al, 2003; STONE & STONEKING, 1993). Alguns trabalhos, inclusive, observaram uma maior frequência do haplogrupo X, em relação aos outros quatro haplogrupos (RIBEIRO-DOS-SANTOS, 1996).

Nos últimos anos os avanços no desenvolvimento de técnicas de sequenciamento direto facilitaram o uso de ambos os tipos de dados, de DNA ancestral

e de populações atuais. Sendo assim, Raghavan et al (2015), ao analisar 23 genomas - outra classe de marcador genético-molecular (para compreender a evolução das técnicas e os diferentes tipos de marcadores moleculares aplicados aos estudos de genética populacional, inclusive ancestral, recomendamos a leitura de HOFREITER et al., 2001; CAVALLI-SFORZA & FELDMAN, 2003; DePRISTO et al., 2011; HAGELBERG et al., 2015; SARKASSIAN et al., 2015; HEATHER & CHAIN, 2016; além das outras referências já citadas ao longo deste texto) - ancestrais da América do Norte e Sul e genomas de populações atuais da América do Norte, Sul, Sibéria e Oceania, concluiu que a presença da espécie humana nas Américas se deu através de uma única onda migratória que entrou no continente a partir da Beringia, mas que manteve fluxo gênico do leste e sudeste Asiático. Esses grupos migrantes passaram, de acordo com os autores, um pequeno tempo de isolamento na Beringia, para, posteriormente, migrarem para o sul, onde se dividiram em dois troncos ancestrais de nativos atuais da América do Norte e do Sul e das populações do extremo norte do continente.

A partir dessa ideia, de dois ramos ancestrais de migração originários dos nativos Norte e Sul-Americanos atuais, Scheib et al (2018) sugerem quatro modelos de ocupação do continente para explicar a relação entre essas linhagens – A e B – e os nativos da América Central e do Sul. A partir de dados do genoma de indivíduos ancestrais e atuais, os autores propuseram que uma das possíveis explicações para o povoamento americano seria a mistura dos dois ramos ancestrais ainda na América do Norte, seguida por uma migração rumo ao sul. Já uma outra explicação sugere que inicialmente dispersou-se o ramo ancestral B seguido do A e posteriormente ocorreu uma mistura entre os grupos na América do Sul. A terceira sugere uma primeira dispersão do ramo ancestral A seguida de uma do B e uma posterior mistura dos grupos na América do Sul. Por fim, o último modelo aventava uma mistura entre os dois ramos e migrações simultâneas para o continente Sul-americano.

Posth et al (2018), analisaram o DNA ancestral de 49 indivíduos de várias partes das Américas Central e do Sul, com antiguidades entre 1 mil e 10 mil anos AP, conjuntamente ao de um indivíduo do sítio de Anzick, associado à cultura Clovis, em Montana (EUA) e ao DNA de populações nativas atuais para sugerir três origens para a ocupação dessa região geográfica. Uma das hipóteses relaciona as origens dos nativos americanos das Américas Central e do Sul a uma linhagem “*Southern Native American*” – como o ramo proposto por Raghavan et al (2015) – que abrangeria Anzick (EUA), Mayahak Cab Pek (Belize), Lagoa Santa (Brasil) e Los Rieles (Chile), sugerindo, então, um mesmo ancestral comum para esses grupos. Uma segunda onda, relacionada aos ancestrais dos Andes Central, e uma terceira, relacionada aos nativos Sul-americanos atuais, completaria e contemplaria toda a diversidade observada entre nativos americanos de todas as regiões e épocas (para uma interpretação alternativa veja MORENO-MAYAR et al, 2018).

MATERIAIS E MÉTODOS

Como mencionado anteriormente, neste trabalho buscamos colaborar com o entendimento sobre o povoamento do continente americano a partir da diversidade populacional encontrada em 20 populações de um recorte geográfico – a Amazônia – em particular. A Tabela 1 apresenta as populações estudadas neste trabalho.

Tabela 1 – Populações, com tamanho da amostra, distribuição territorial, filiação linguística e localização geográfica, presentes neste estudo.

População	N	Estado/ País	Tronco linguístico/ Família	Latitude	Longitude
Gaviao	27	Mato Grosso (BR)		-10,166667	-61,133333
Kanamari	21	Amazonas (BR)	Katukina	-6,616667	-69,533333
Katúena	20	Pará (BR)		-0,716667	-58,000000
Kayapó	13	Pará (BR)	Macro-Jê	-7,000000	-53,000000
Macushi	10	Venezuela/Roraima (BR)	Karib	4,216667	-61,833333
Marúbo	18	Amazonas (BR)	Páno	-6,783333	-72,133333
Marúbo Brasil	10	Acre (BR)	Páno	-7,983333	-70,050000
Parakanã	12	Pará (BR)	Tupi-Guarani	-6,350000	-52,116667
Poturujara (Zoé)	20	Pará (BR)	Tupi-Guarani	-1,000000	-56,000000
Tikúna	187	Amazonas (BR)	Tikúna	-4,333333	-69,700000
Tikúna Brasil	28	Amazonas (BR)	Tikúna	-7,550000	-71,966667
Tikúna Colômbia	54	Colômbia	Tikúna	-3,616667	-70,166667
Waiãpi	21	Amapá	Tupi	1,150000	-52,600000
Wapishana Brasil	12		Aruak	-4,566667	-57,816667
Xavante	25	Mato Grosso (BR)	Jê	-13,333333	-51,666667
Y(J)amamadi	10	Amazonas (BR)	Arawa	-7,250000	-66,683333
Yanomama	30	Colômbia		2,783333	-62,200000
Yanomama Brasil	24	Roraima (BR)		-0,650000	-70,500000
Yanomami	73	Roraima (BR)	Yanomami	2,850000	-61,466667
Zoró	30	Mato Grosso	Tupi-Modé	-10,333333	-60,333333

Fonte: Povos Indígenas do Brasil (ISA)⁵; Almeida (2011)

Considerando o delineamento do experimento aqui conduzido, essencialmente o de se comparar distâncias, foram construídas diferentes matrizes, sempre utilizando as populações da Tabela 1 como as referências para suas m linhas e n colunas, representativas de suas similaridades genéticas e suas distâncias geográficas (controle e modelos de ocupação)⁶. Uma vez que todas as matrizes $A_{m \times n}$

⁵ Disponível em <https://pib.socioambiental.org/pt/P%C3%A1gina_principal> Acesso em: 15/03/20.

⁶ Por uma questão de praticidade e estilo de redação, as matrizes de distâncias resultantes dos diferentes tratamentos utilizados nesta pesquisa não serão apresentadas neste manuscrito.

construídas são quadradas e apresentam a mesma ordem (20), matematicamente é possível comparar suas similaridades, através do cálculo do coeficiente de correlação “r” de Pearson (PEARSON, 1896), com teste de significância estatística de Mantel (MANTEL, 1967).

Para calcular as matrizes de distâncias genética e geográficas entre as populações foram utilizadas as frequências de quatro haplogrupos do DNA mitocondrial – haplogrupos A, B, C e D – e as coordenadas geográficas destas 20 populações. Os dados usados no trabalho são os do banco de dados montado por Almeida (2011); que conta com “(...) descrições das frequências de quatro haplogrupos (A-D) da região hipervariável I do DNA mitocondrial” (ALMEIDA, 2011:38) e coordenadas geográficas em graus e minutos de todas as populações. Para se ajustar ao recorte geográfico da pesquisa, foram utilizadas apenas as informações de 911 indivíduos, distribuídos em 20 populações, localizados em nove estados da Amazônia legal brasileira e alguns países que fazem fronteira com esses estados, como está representada na Figura 1.

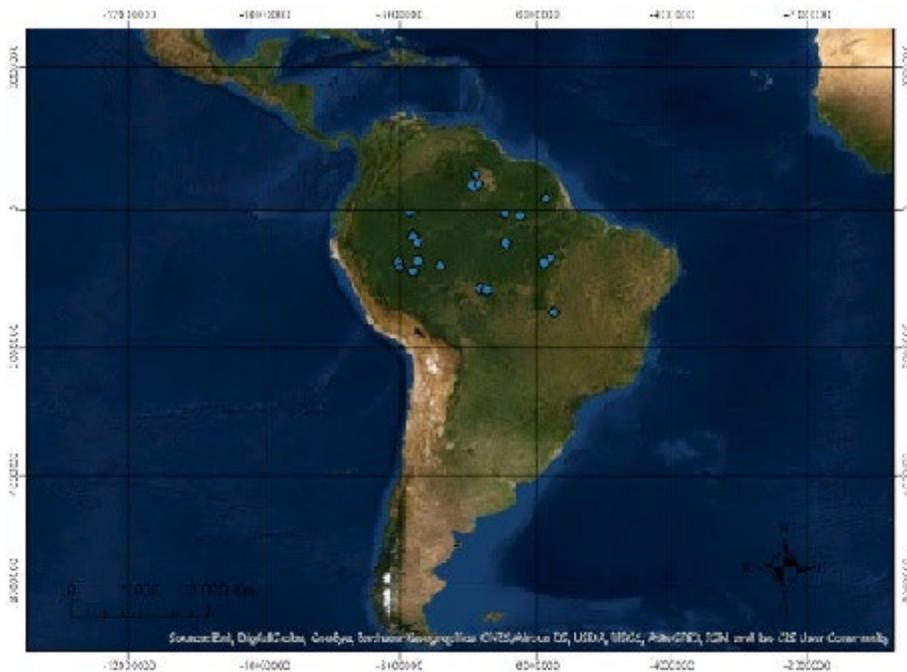


Figura 1 – Localização georreferenciada das 20 populações estudadas neste trabalho.

Para quantificar a divergência genética entre as 20 populações estudadas neste trabalho, foi construída uma matriz de distâncias genéticas a partir do cálculo de F_{ST} (MEIRMANS & HEDRICK, 2011) sobre as frequências de haplogrupos de DNA mitocondrial dessas populações, analisadas par-a-par, através do software Arlequin (EXCOFFIER & LISCHER, 2015). A métrica F_{ST} mede a frequência alélica entre dois grupos para determinar o total de diversidade entre esses grupos e o quanto deste total é devido à diversidade inter e intragrupos (WHITLOCK & MCCAULEY, 1999), refletindo o quanto a frequência alélica entre duas populações divergiu durante o tempo (ALMEIDA, 2011; EXCOFFIER & LISCHER, 2015; STONEKING, 2017). A matriz resultante, neste trabalho, foi por nós denominada $M_{GEN'}$.

e apresenta as distâncias, ou dissimilaridades, genéticas, entre os pares de populações investigadas.

De acordo com Stoneking (2017) a escolha de um marcador genético deve levar em consideração como suas características podem contribuir para responder as propostas da pesquisa. Sendo assim a escolha do banco de dados de DNA mitocondrial contribui amplamente para o propósito desta pesquisa, uma vez que o DNA mitocondrial apresenta características evolutivas neutras, isto é, não está sob a ação da seleção natural, é de herança estritamente materna e, portanto, não possui recombinação gênica. (ALMEIDA, 2011; STONEKING, 2017).

Considerando, assim, que o mtDNA está sob evolução neutra, muitos autores argumentam favoravelmente a esse marcador como o ideal para testes de modelos de Isolamento por Distância (IBD, do inglês “*isolation by distance*”) como método para a investigação de estruturação genética espacial, embora ainda exista um intenso debate teórico sobre essa questão (TESKE et al., 2018). Tais modelos preveem que a similaridade genética entre populações decresce exponencialmente à medida que a distância geográfica entre elas aumenta (RELETHFORD, 2004), sugerindo a existência de uma correlação entre a posição espacial (localização) e a diversidade genética intra e inter populacional em grupos sob ausência de seleção (HARDY & VEKEMANS, 1999). Dessa maneira, e assumindo que o ritmo de dispersão entre os grupos tenha se mantido relativamente estável ao longo do tempo, é possível supor que a dissimilaridade genética entre os pares de populações é equivalente ao tempo de divergência – e a “quantidade de espaço” percorrida, entre elas.

Utilizando-se o comando *earth.dist* do pacote fóssil (VAVREK, 2012) – no ambiente computacional R (R CORE TEAM, 2018) – foi construída uma matriz de distância geográfica, par-a-par, a partir das coordenadas geográficas das 20 populações amazônicas presentes no estudo. Esta matriz, por nós denominada M_{GEO} apresenta as distâncias lineares entre os pares de populações investigadas, assumindo a qualificação de “controle” para os testes de modelos executados.

Assumindo o raciocínio exposto, e considerando, também, que a distância geográfica mensurada entre as populações pode ser encarada como um *proxy* de trajetória percorrida pelas populações ao longo de seus processos de divergência e dispersão, diferentes arranjos na ordem como essas populações têm suas distâncias, par-a-par, computadas podem refletir, mais uma vez, como uma aproximação, a sequência geográfica a qual a ocupação territorial, ou, em outras palavras, a trajetória de dispersão, desses grupos se deu. Nesses termos, é possível, matematicamente e a partir do rearranjo entre essas distâncias, modelar diferentes possibilidades, ou hipóteses, de dispersão. Neste trabalho, duas hipóteses centrais para o povoamento da Amazônia, uma prevendo a ocupação pelo interior e outra pela costa Atlântica, foram testadas. Os modelos foram criados a partir de propostas de rotas (e modo e tempo) de ocupação para a região já difun-

Considerando a proposta e o recorte regional deste trabalho, os modelos criados para este estudo utilizaram como base apenas duas das rotas propostas por Bueno e Dias (2015), uma vez que são as que consideraram a região amazônica como ponto de passagem obrigatório para a interiorização da ocupação do continente sul-americano. Assim, a partir do raciocínio anteriormente exposto, e de acordo com a localização geográfica das 20 populações estudadas, e sucessivos rearranjos entre as distâncias entre elas estabelecidas, foram criadas duas novas matrizes de distâncias geográficas, representando dois modelos de dispersão pela Amazônia. O modelo aqui identificado como “MR_{SF}” – baseado na primeira rota proposta por Bueno e Dias, a Rota da Bacia do São Francisco – foi desenhado seguindo a direção da costa Atlântica com uma posterior interiorização pelos rios Xingu e Araguaia, como pode ser observado na Figura 3.



Figura 3 – Representação esquemática do modelo/rota MR_{SF}. Pontos indicam a localização geográfica das 20 populações analisadas neste estudo.

Já o modelo por nós identificado como “MR_{BA}”, apresentado na Figura 4, foi desenhado com vista a contemplar uma ocupação “mais interiorizada”, respeitando uma maior influência – e limitação – imposta pela bacia hidrográfica da amazônica - assim como sugerido na segunda rota proposta por Bueno e Dias (2015): a Rota da Bacia do Amazonas. Pode-se dizer que a primeira proposta segue uma lógica regular circular rotatório, já que a interiorização da rota termina muito próxima ao seu começo. Já a segunda proposta, em consequência da tentativa de se seguir a disposição dos rios, apresenta uma dispersão irregular, terminando em uma localização oposta à inicial.



Figura 4 – Representação esquemática do modelo/rota MR_{BA} . Pontos indicam a localização geográfica das 20 populações analisadas neste estudo.

Para criar as matrizes modelos, rearranjaram-se as distâncias geográficas entre cada par populacional, através do acréscimo (soma) de suas distâncias de acordo com a sequência lógica de localização dessas populações para cada um dos dois modelos testados. Considerando populações fictícias A, B e C, apresentamos, na Figura 5, como a distância entre A e C poderia ser representada diferentemente em dois cenários hipotéticos para as “populações” em questão.

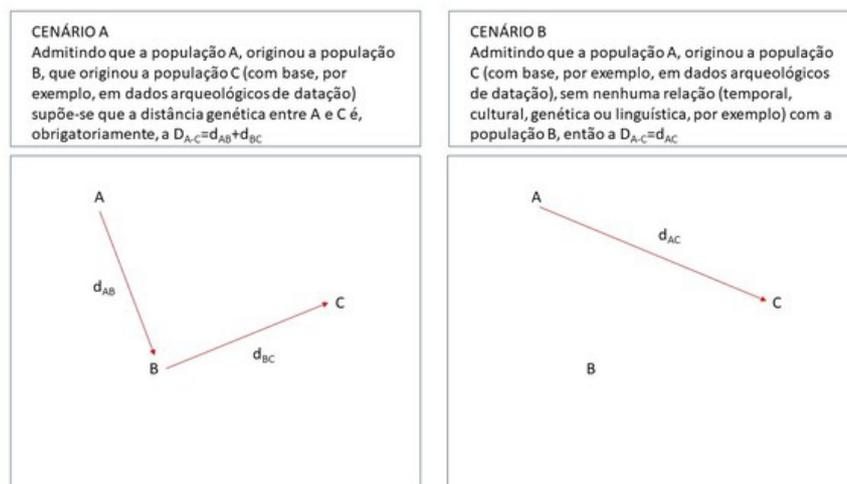


Figura 5 – Representação esquemática hipotética do raciocínio aplicado para a construção das matrizes de modelos de dispersão testadas neste estudo.

Sob este raciocínio construímos, então, duas novas matrizes de distâncias geográficas, ou, matrizes de rotas de dispersão. A matriz por nós identificada como MR_{SF} é a que apresenta a distâncias resultantes quando a lógica segundo a rota da Baía do São Francisco é considerada, enquanto a identificada por MR_{BA} é resultante de quando a rota da Baía Amazônica é utilizada para sua construção.

RESULTADOS

Conforme já apresentado anteriormente, para se inferir a intensidade da correlação entre as diferentes matrizes elaboradas e, conseqüentemente, se avaliar a validade e robustez dos modelos testados, procedemos com o cálculo dos coeficientes de correlação de Pearson (1896) entre matrizes, seguido do teste de correlação de Mantel (1967) para detecção de significância.

O teste de Mantel é um método estatístico desenvolvido por Nathan Mantel (1919-2002) para determinar a significância estatística, *p*-valor, da correlação entre matrizes. O teste calcula a correlação entre pares assumindo que o resultado obtido será o mesmo que se atribuídas ao acaso (MANTEL, 1967 apud ALMEIDA, 2011; MANTEL, 1967) Assim o teste de Mantel consiste em correlacionar as matrizes e "(...) permutar as linhas e colunas de uma das matrizes enquanto a outra permanece constante, criando uma distribuição de valores de correlação gerados ao acaso" (ALMEIDA, 2011:70).

Metodologicamente decidimos não adotar nenhum tipo de correção estatística para as comparações em questão devido às diferentes recomendações sobre as escolhas metodológicas, e, conseqüentemente, suas diferenças em termos de poder estatístico, para casos que envolvam comparações múltiplas com vários tratamentos e com controle com o uso de dados de resposta binárias (CHUANG-STEIN & TONG, 1995). Assim, apresentaremos, apenas, os resultados dos coeficientes de correlação, seguidos das significâncias para interpretação das relações encontradas.

Os cálculos de coeficiente de correlação e os testes de Mantel foram executados em ambiente R (R CORE TEAM, 2018). Para os testes de Mantel, foi utilizado o pacote *vegan* (OKSANEN, 2019), estimando a significância estatística (*p*-valor) após 10.000 permutações.

As correlações obtidas nas comparações entre as matrizes de distância genética, calculada a partir da métrica FST, (M_{GEN}), a matriz de distância geográfica (MGEO), as matrizes das rotas de povoamento MRSF (MR_{SF}) e MRBA (MR_{BA}), e seus respectivos *p*-valores estão apresentadas na Tabela 2. Em negrito destacamos correlações cujos *p*-valores sejam menores que o valor crítico de significância estipulada a $p < 0,05$. Estas, também, serão as únicas correlações comentadas.

Destaca-se, que ao se correlacionar M_{GEN} e M_{GEO} o valor obtido é significativo, embora baixo ($r = 0,2342$, $p = 0,007$); isso quer dizer que a relação entre a divergência genética e as distâncias entre as localizações geográficas das 20 populações nativas amazônicas aqui analisadas não é casual, embora a premissa testada de que quanto maior a distância entre duas populações maior seria a divergência entre elas não fica tão evidenciada nesta comparação. No estudo aqui delineado, a comparação entre M_{GEN} e M_{GEO} pode ser compreendida como um controle do teste, uma vez que M_{GEO} apresenta as distâncias lineares "reais" entre as populações analisadas.

Quando comparadas M_{GEN} e MR_{SF} foram, também, obtidos valores com significância estatística ($r = 0,234$, $p = 0,022$). Nota-se que, neste caso, o valor de r é muito semelhante ao obtido quando a comparação foi realizada entre M_{GEN} e M_{GEO} . Isto significa que, do ponto de vista da diversidade genética, inferida pelas frequências de haplogrupos de DNA mitocondrial das populações analisadas, o Modelo da Rota do São Francisco, MR_{SF} parece ser o mais verossímil em relação ao cenário de dispersão atual (respondeu, positivamente, ao “controle”). Já o Modelo da Rota da Bacia do Amazonas, como pode ser observado na Tabela 2, não apresentou significância estatística quando comparado à matriz de distância genética.

Tabela 2 – Valores de r e p -valor obtidos na correlação entre duplas de matrizes construídas neste experimento.

Matrizes	r -valor	p -valor
$M_{GEN} MR_{SF}$	$r = 0,234$	$p = 0,022$
$M_{GEN} M_{GEO}$	$r = 0,234$	$p = 0,007$
$M_{GEN} MR_{BA}$	$r = -0,107$	$p = 0,911$
$M_{GEO} MR_{SF}$	$r = 0,5193$	$p = 9,999e-05$
$M_{GEO} MR_{BA}$	$r = 0,6245$	$p = 9,999e-05$

Obs.: Os valores destacados em negrito correspondem a correlações estatisticamente significativas ($p < 0,05$)

A Tabela 2 apresenta, ainda, uma outra informação que é importante ser destacada. Quando se comparam M_{GEO} com MR_{SF} e M_{GEO} com MR_{BA} , ambos os coeficientes de correlação obtidos são estatisticamente significativos ($p = 9,999 e-05$), com valor de r para $M_{GEO} | MR_{BA}$ ($r = 0,6245$) ligeiramente superior para o valor de r para $M_{GEO} | MR_{SF}$ ($r = 0,5193$). Tais valores indicam que os dois modelos desenhados MR_{SF} e MR_{BA} se ajustam relativamente bem à atual dispersão das populações analisadas, embora o MR_{BA} se apresente um pouco mais ajustado do que o MR_{SF} . Curiosamente, esse quadro se inverte completamente quando, como já apresentado, dados de similaridade genética são considerados, indicando que, apesar de ser fruto de uma modelagem “menos favorecida” em relação às localizações geográficas de suas populações, MR_{SF} parece explicar mais satisfatoriamente a estruturação genética populacional dos grupos analisados.

DISCUSSÃO E CONSIDERAÇÕES FINAIS

Levando em consideração o contexto de pesquisa sobre povoamento nas duas áreas discutidas neste trabalho, Arqueologia e Antropologia Molecular, sabe-se que a presença da espécie humana nas Américas, e, portanto, na Amazônia, é bastante antiga. Para a Amazônia, os modelos de povoamento vigentes sugerem apenas uma onda migratória como responsável pela ocupação do lugar. No entanto, trabalhos mais atuais de Arqueologia - como o de Bueno e Dias (2015) - e Antropologia Molecular - como o de Scheib et al (2018) - sugerem mais de uma

rota de povoamento para o continente Sul-americano e, portanto, para a região em questão.

Os resultados das correlações entre as matrizes de distâncias genética e geográfica, $M_{GEN}|M_{GEO}$, sugerem que, apesar de baixa, a diversidade genética entre as 20 populações Amazônicas usadas neste trabalho é representada, ao menos parcialmente, pela distância geográfica entre elas. Poderíamos tentar levantar algumas explicações para o resultado obtido e, embora não seja o objetivo principal deste artigo, é importante refletir a magnitude das limitações impostas a trabalhos de diversidade genética de populações nativas atuais considerando as particularidades históricas e demográficas sofridas pelas populações ancestrais (HUNLEY & HEALY, 2010; RAFF et al, 2011; WANG et al, 2007).

Isso posto, nossos resultados apontam que a correlação entre a matriz MR_{SF} com os dados de dissimilaridade genética sugerem que uma ocupação amazônica a partir de um fluxo de dispersão seguindo a costa Atlântica parece explicar, ao menos parcialmente, a distribuição de populações nativas na região. Sob certa ótica, este resultado condiz com a segunda rota apresentada entre os modelos de dispersão sugeridos por Bueno e Dias (2015), mas não com outros modelos, classicamente debatidos, propostos para a região, como a proposta de Lathrap (1970) de uma origem no baixo Amazonas, ou o de Meggers e Evans de ocupações advindas da região Andina.

Ao considerar todos os resultados obtidos neste estudo e o referencial teórico levantado sobre o tema, uma das interpretações possíveis para explicar a dispersão humana na Amazônia é a de uma ocupação heterogênea, concordando com Bueno (2010), que sugeriu várias levas de ocupação para esta região desde a transição Pleistoceno/Holoceno. Os baixos valores de correlações obtidos tanto entre $M_{GEN}|M_{GEO}$ quanto com $M_{GEN}|MR_{SF}$ no que pese serem estatisticamente significativos, pode ser um indicativo que condiz com essa observação.

Em suma, nossos resultados sugerem que o modelo que considera o eixo de dispersão seguindo a direção da costa Atlântica com uma posterior interiorização pelos rios Xingu e Araguaia, parece ser o que melhor explica o povoamento da Amazônia, com base nos marcadores (e suas limitações) analisados. No entanto, é importante frisar que, dada a complexidade desse processo de povoamento, as alternativas estão longe de serem esgotadas. Além de mais informações biológicas, com maior expressão quantitativa e qualitativa (diferentemente do utilizado neste trabalho utilizou – DNA de populações atuais, que, como anteriormente lembrado, sofreram consequências impostas pelos períodos da colonização e pós-colonização), pensamos ser fundamental integrar informações de natureza arqueológica, linguística e etnohistórica, para enrobustecer a abordagem por nós explorada neste artigo.

AGRADECIMENTOS

A autora e o autor gostariam de agradecer à Tatiana Ferreira de Almeida, pela disponibilidade do banco de dados utilizado neste estudo e a Pedro Da-Gloria e Martial Pouquet pelas valiosas contribuições na arguição do Trabalho de Conclusão de Curso do qual este artigo é derivado. Os autores gostariam, também, de agradecer aos três pareceristas anônimos que compartilharam valiosas e generosas contribuições a este manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, Tatiana Ferreira de. **“A análise da dispersão das populações nativas americanas: uma abordagem genético-fisiografia”**. 2011. 379f. Dissertação (mestrado em Genética e Biologia Evolutiva) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011. [Não publicado]

BARRETO, Cristiana. Brazilian archaeology from a Brazilian perspective. **Antiquity**, [s. l.], v. 72, p. 573-81, 1998.

BERNARDO, Danilo Vicensotto. **Afinidades morfológicas Intra e Extra-continental dos Paleolíndios de Lagoa Santa: uma nova abordagem**. 2007. 333f. Dissertação (mestrado em Genética e Biologia Evolutiva) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2007. [Não publicado]

BERNARDO, Danilo Vicensotto. **Diversidade craniana humana e suas implicações evolutivas**. 2012. 337 f. Tese (Doutorado em Biologia (Genética)) - Instituto de Biociência, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012. [Não publicado]

BERNARDO, D. V et al. O povo de Lagoa Santa. **Scientific American Brasil**, [s. l.], p. 92-95, Jun, 2016

BUENO, Lucas; DIAS, Adriana. Povoamento inicial da América do Sul: contribuições do contexto brasileiro. **Estudos Avançados**, [s. l.], v. 29, n. 83, p. 119-147, abr, 2015.

BUENO, Lucas. A Amazônia brasileira no Holoceno Inicial: tecnologia lítica, cronologia e processo de ocupação. In: PEREIRA, E.; GUAPINDAIA, V. **Arqueologia Amazônica**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, p.37-52, 2010.

BUENO, Lucas; DIAS, Adriana Schmidt; STEELE, James. The late Pleistocene/Early Holocene archeological record in Brazil: A geo-referenced database. **Quaternary International**, [s. l.], n. 301, p.74-93, 2013.

CARNESE, Francisco Raúl. Los aportes de la Bioantropología al conocimiento de la variabilidad Biológica de los sudamerindios descripción y análisis. **Antípoda: Revista de Antropología y Arqueología**, Buenos Aires, n. 13, p. 29-54, jul-dez, 2011

CAVALLI-SFORZA, L. Luca; FELDMAN, Marcus W. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. **Nature Genetics**, [s. l.], v. 33, p. 1-10, março 2003.

DEPRISTO, Mark A. et al. A framework for variation discovery and genotyping using next-generation DNA sequencing data. **Nature Genetics**, [s. l.], v. 43, p. 491–498, 2011.

EXCOFFIER, Laurent; LISCHER, Heidi. **Manual Arlequin ver 3.5: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis**. Bern: University of Berne. 2015

GILLESPIE, John H. **Population Genetics: A Concise Guide**. 2. ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2004

HARDY, Olivier J.; VEKEMANS, Xavier. Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. **Heredity**, [s. l.], v. 83, p. 145-154, 1999. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1999.00558.x>.

HAGELBERG, Erika et al. Ancient DNA: the first three decades. **Phil. Trans. R. Soc.**

[s. l.], v. 360, p. 2-3, 2015. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0371>.

HEATHER, James M.; CHAIN, Benjamin. The sequence of sequencers: The history of sequencing DNA. **Genomics**, [s. l.], v. 107, p. 1-18, jan 2016. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2015.11.003>.

HOFREITER, Michael et al. Ancient DNA. **Nature Reviews Genetics**, [s. l.], v. 2, p. 353-360, maio 2001.

HUBBE, Mark et al. Cranial morphological diversity of early, middle, and late Holocene Brazilian groups: Implications for human dispersion in Brazil. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], p. 1-13, 2014.

HUNLAY, Keith; HEALY, Meghan. The Impact of Founder Effects, Gene Flow, and European Admixture on Native American Genetic Diversity. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 146, p. 530-538, 2011.

LATHRAP, Donald Ward. **El alto Amazonas**. 1. ed. Espanhol. Lima: Instituto Cultura Rvna, 2010. [Edição original de 1970]

MACHADO, Juliana Salles. **Montículos artificiais na Amazônia Central: um estudo de caso do sítio Hatahara**. 2005. 367 f. Dissertação (mestrado em Arqueologia) - Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005. [Não publicado]

MALHI, Ripan S. et al. Native American mtDNA Prehistory in the American Southwest. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 120, p. 108-124, 2003

MANTEL, Nathan. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. **Cancer Research**, [s. l.], v. 27, n. 2, p. 209-220, fev 1967.

MARKS, Jonathan. The Origins of Anthropological Genetics. **Current Anthropology**, [s. l.], v. 53, n. 5, p. 161-172, abr 2012.

MERRIWETHER, David Andrew et al. Distribution of the four founding lineage haplotypes in Natives Americans suggests a single wave of migration for New World. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 98, p. 411-430, 1995.

MILLER, Eurico. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil ocidental. **Estudios Atacameños**, [s. l.], n. 8, p. 39-64, 1987.

MORAES, Claide de Paula; NEVES, Eduardo Góes. O ano 1000: adensamento populacional, interação e conflito na Amazonia Central. **Amazônia**. [s. l.], v. 4, n. 1, p. 122-148, 2012.

MORENO-MAYAR, J. Víctor et al. Early human dispersals within the Americas. **Science**, [s. l.], v. 362, dez 2018. DOI: 10.1126/science.aav2621.

NEVES, Eduardo Góes. O velho e o novo mundo na Arqueologia amazônica. **Revista USP**, [s. l.], n.44, p. 86-111, fev, 2000.

NEVES, Eduardo Góes. **Arqueologia da Amazônia**. Rio de Janeiro: Jorge ZAHAR Editor, 2006.

NEVES, Eduardo Góes. **Sob os Tempos do Equinócio: oito mil anos de história na Amazônia central (6.500 - 1.500)**. 2012. 303 f. Tese (Para concurso de livre-docência) - Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012. [Não publicado].

NEVES, Walter A.; HUBBE, Mark. Cranial morphology of early Americans from La-

goa Santa, Brazil: Implications for the settlement of the New World. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 102, n. 51, p. 18309-18314, dez 2005.

O'FALLON, Brendan D.; FEHREN-SCHMITZ, Lars. Native Americans experienced a strong population bottleneck coincident with European contact. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 108, n. 51, p. 20444-20448, dez 2011. DOI: 10.1073/pnas.1112563108.

OKSANEN, Jari et al. **Vegan**: Community Ecology Package. R package version: 2.5-6, 2019. Disponível em: <https://cran.r-project.org>. Acesso em: 2 dez. 2019.

PEARSON, Karl. Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. III. Regression, Heredity, and Panmixia. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. v. 187, p. 253-318, 1896.

POLITIS, Gustavo G; PRATES, Luciano; PEREZ, S. Ivan. **El poblamiento de América: Arqueología y bio-antropología de los primeros americanos**. 1. ed. Buenos Aires: Eudeba, 2009.

POSTH, Cosimo et al. Reconstructing the Deep Population History of Central and South America, **Cell**, [s. l.], 2018.

PROUS, André. **Arqueologia Brasileira**. 1. ed. Brasília: UNB, 1992.

PROUS, André. **O Brasil antes dos brasileiros**. 2. ed. rev. Rio de Janeiro: Jorge ZAHAR Editor, 2006.

RAFF, Jennifer A.; BOLNICK, Deborah A.; TACKNEY, Justin; O'ROURKE, Dennis H. Ancient DNA Perspectives on American Colonization and Population History. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 146, p. 503-514, 2011.

RAGHAVAN, Maanasa et al. Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. **Science**, [s. l.], v. 349, p. 1-10, agos 2015. DOI 10.1126/science.aab3884. Disponível em: <http://science.sciencemag.org/>. Acesso em: 19 nov. 2019.

R CORE TEAM. R: **A Language and Environment for Statistical Computing**. Versão 3.5.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 27 nov. 2019.

RELETHFORD, John H. Global Patterns of Isolation by Distance Based on Genetic and Morphological Data. **Human Biology**, [s. l.], v. 76, n. 4, p. 499-513, 2004.

RIBEIRO-DOS-SANTOS, Andreia. Kyle Campos et al. Heterogeneity of Mitochondrial DNA Haplotypes in Pre-Columbian Natives of the Amazon Region. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 101, p. 29-37, 1996.

RIDLEY, Mark. **Evolução**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2006.

ROOSEVELT, Anna Curtenius. Arqueologia Amazônica. In: CUNHA, M. C. **História dos índios no Brasil**. São Paulo: Companhia das Letras, Secretaria Municipal de Cultura, FAPESP, 1992, p. 53-86.

ROOSEVELT, Anna Curtenius et al. Paleoindian Cave Dwellers in the Amazon: The Peopling of the Americas. **Science**, [s. l.], v. 272, n. 5260, p. 373-384, abril 1996.

ROSSI, Jean-Pierre. Statistical tool for soil biology. XI. Autocorrelogram and Mantel test. **Em J. Soil Biol**, [s. l.], v. 32, n. 4, p. 195-203, 1996.

SARKISSIAN, Clio Der et al. Ancient genomics. **Philos Trans R Soc**, [s. l.], v. 370, p. 2-12, 2015.

SCHEIB, Christiana Lyn et al. Ancient human parallel lineages within North America contributed to a coastal expansion. **Science**, [s. l.], v. 360, n. 6392, p. 1024-1027, Jun 2018

SCHURR, Theodore G. et al. Amerindian mitochondrial DNAs have rare Asian mutations at high frequencies, suggesting they derived from four primary maternal lineages. **American Journal of Human Genetics**, [s. l.], v. 46, n.3, p. 613-623, 1990.

STONE, Anne C.; STONEKING, Mark. Ancient DNA from a Pre-Colombian Amerindian Population. **American Journal of Physical Anthropology**, [s. l.], v. 92, p. 463-471, 1993.

STONEKING, Mark. **"An introduction to Molecular Anthropology"**. Hoboken: John Wiley & Sons Inc, 2017.

STATSOFT, INC. **STATISTICA**: Data analysis software system. Versão 8.0. Tulsa: Statsoft Inc, 2007. Disponível em: www.statsoft.com. Acesso em: 2 nov. 2019.

TESKE, Peter R. et al. Mitochondrial DNA is unsuitable to test for isolation by distance. **Sci Rep**, [s. l.], v. 8, p. 1-9, 2018.

TORRONI, Antonio et al. Native American mitochondrial DNA analysis indicates that the Amerind and the Nadene populations were founded by two independent migrations. **Genetic**, [s. l.], v. 130, n. 1, p. 153-162, 1992.

TORRONI, Antonio et al. Asian Affinities and Continental Radiation of the Four Founding Native American mtDNAs. **American Journal of Human Genetics**, [s. l.], v. 53, p. 563-590, 1993.

VAVREK, M. **Fossil: Palaeoecological and Palaeogeographical Analysis Tools. R package version 0.3.7**. 2012. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=fossil>. Acesso em: 27 nov. 2020.

WANG, Sijia; LEWIS JR, Cecil M.; JAKOBSSON, Mattias; RAMACHANDRAN, Sohini; RAY, Nicolas; BEDOYA, Gabriel; ROJAS, Winston; PARRA, Maria V.; MOLINA, Julio A.; GALLO, Carla; MAZZOTTI, Guido; POLETTI, Giovanni; HILL, Kim; HURTADO, Ana M.; LABUDA, Damian; KLITZ, William; BARRANTES, Ramiro; VORTOLINI, Maria Cátira; SALZANO, Francisco M.; PETZL-ERLER, Maria Luiza; TSUNETO, Luiza T.; LLOP, Elena; ROTHHAMMER, Francisco; ECOFFIER, Laurent; FELDMAN, Marcus W.; ROSENBERG, Noah A.; RUIZ-LINARES, Andrés. Genetic Variation and Population Structure in Native Americans. **PLoS Genetics**, v. 3, n. 11, doi:10.1371/journal.pgen.0030185, 2007.

WHITLOCK, Michael C.; MCCAULEY, David E. Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \approx 1/(4Nm+1)$. **Heredity**, [s. l.], v. 82, p. 117-125, 1999.