

## **HISTORIA POBLACIONAL, ORIGENES AFRICANOS Y MICROEVOLUCION DE LOS ACTUALES AFRO-COLOMBIANOS INFERIDOS DESDE CARACTERES EPIGENETICOS EN LA DENTICION DECIDUA Y PERMANENTE**

*Miguel E. Delgado-Burbano*

**PALABRAS CLAVE:** Caracteres dentales coronales, Afro-Colombianos, Africa Sub-Sahariana, Afinidades poblacionales

**RESUMEN:** Setenta y cinco rasgos coronales no-métricos en la dentición permanente y decidua fueron registrados en 178 modelos dentales de individuos afro-colombianos pertenecientes a la comunidad de Guapí. Se recolectaron datos comparativos de 33 grupos africanos, otro grupo afro-estadounidense en la dentición permanente, en 4 grupos afro-americanos y otros 12 grupos de diferente ascendencia étnica, en la dentición decidua. Un análisis multivariado de componentes principales basado en frecuencias dentales, mostró que los afro-colombianos poseen gran afinidad genética con el Africa Sub-Sahariana, específicamente con grupos del Occidente, del Oriente y del Sur-Oriente africano. Este mismo análisis detectó una marcada divergencia dental con las poblaciones Norafricanas. Los resultados de esta investigación con-

---

Departamento de Antropología. Universidad del Cauca. Grupos de Investigación ANTROPOS. Museo de Historia Natural. Popayán. Colombia.  
e-mail: medelgado@unicauca.edu.co

Correspondencia a: Dr. Miguel E. Delgado-Burbano. Departamento de Antropología. Universidad del Cauca. Grupos de Investigación ANTROPOS. Museo de Historia Natural. Oficina 313. Apartado Aéreo: 1236. Popayán. Colombia. Tel: 57-2-8209800 ext. 2618. Fax: 57-2-8209860  
e-mail: medelgado@unicauca.edu.co

Recibido 12 Julio 2006; aceptado 22 Diciembre 2006.

cuerdan con recientes estudios genéticos, basados en marcadores de ADNmt. A pesar que la dentición es evolutivamente conservativa y estable en una escala diacrónica corta, se concluyó que en 400 años de microevolución de los africanos en Colombia, su pool genético original se ha modificado levemente, debido a la influencia de presiones selectivas y flujo génico interétnico, con nativos americanos y grupos de origen caucásico. Se sugiere que los grupos afro-descendientes del Norte, Centro y Sur de América poseen historias poblacionales y evolutivas distintas, debido tanto a procesos de diferenciación fenotípica regional y local como a orígenes geográficos y étnicos diferentes. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 8(1): 85-109, 2006.

**KEY WORDS:** Crown dental traits, Afro-Colombians, Sub-Saharan Africa, Population affinities

**ABSTRACT:** Seventy-five crown non-metric traits in the permanent and deciduous dentition were recorded in 178 dental casts of Afro-Colombians from Guapi. Comparative data from 33 African groups, another African-American group in the permanent dentition, 4 African-American populations and other 12 human populations of different ancestry in the deciduous dentition were gathered. A multivariate analysis of principal components (PCA) based on dental trait frequencies, showed that Afro-Colombians have close genetic affinities with Sub-Saharan African populations, specifically with groups from Western, Eastern and South-Eastern Africa. This analysis also detected a strong dental divergence between North African groups and Afro-Colombians. These results agreed with recent mtDNA studies. The human dentition is evolutionarily conservative and stable, however, in 400 years of Africans evolution in Colombia. Selective pressures and inter-ethnic gene flow with Amerindian and Caucasian populations slowly modified the original African gene pool of the Afro-Colombian community. Finally, this study suggests that African-Americans from North, Caribbean-Central and South America have different evolutionary and populational histories due to local and regional processes of phenotypic differentiation, as well as to different geographic and ethnic origins. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 8(1): 85-109, 2006.

## INTRODUCCION

Entre los siglos XV y XIX el tráfico de esclavos por el Atlántico introdujo de manera forzada a tierras Americanas aproximadamente a 13 millones de africanos. Aunque en la actualidad existe un conocimiento general sobre el posible origen y distribución de los diferentes grupos que arribaron de Africa hacia las Américas, la falta de sistemas de clasificación tanto por tribu como por región geográfica, deja dudas sobre la contribución africana a diferentes territorios americanos. Respecto a Colombia, al igual que para muchos otros países Sur Ameri-

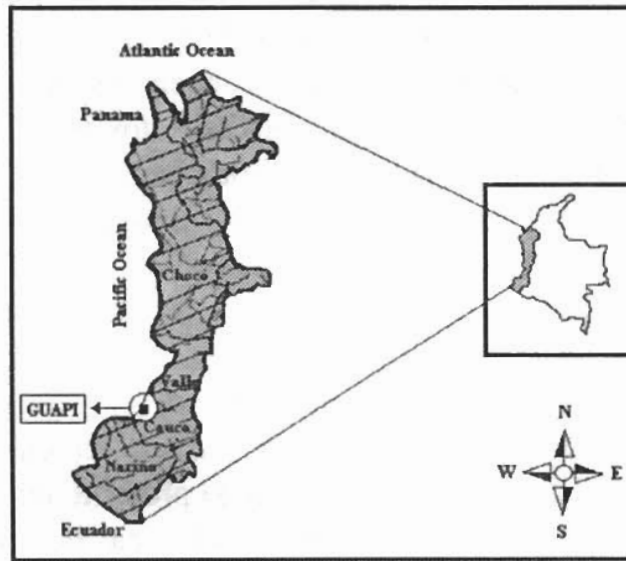
canos, los orígenes africanos de sus pueblos afro-descendientes no son claros, sin embargo, se cree que el Africa Occidental jugó un rol preponderante (Del Castillo, 1982).

A pesar que disciplinas como la historia, la lingüística, la antropología cultural y en la última década la genética, hayan aportado datos importantes para conocer mejor la historia poblacional, las regiones de origen y los grupos étnicos africanos que llegaron a Colombia durante la época de la trata, hasta ahora no existen estudios con datos fenotípicos que corroboren o refuten hipótesis previas. Así, marcadores morfométricos en la dentición humana tienen el potencial de aportar información confiable para la resolución de algunos aspectos de la evolución biocultural de las sociedades latinoamericanas contemporáneas. Los antecedentes sugieren que el fuerte control genético de los rasgos dentales epigenéticos, su alta heredabilidad, mínimo efecto del dimorfismo sexual, asimetría debida a factores ambientales y asociación no significativa entre rasgos, permiten obtener datos relevantes para el establecimiento de afinidades fenéticas, microevolución, orígenes poblacionales y diferenciación regional (Scott y Turner, 1997; Tyrrel y Chamberlain, 1998; Guatelli-Steinberg et al., 2001). Teniendo en cuenta la problemática arriba mencionada, los objetivos de la presente investigación, son proporcionar algunas luces sobre las relaciones biológicas de una comunidad Afro-Colombiana así como conocer algunos aspectos de su historia poblacional y microevolución mediante el estudio de su variación epigenética en la dentición decidua y permanente.

## **MATERIAL Y METODOS**

Se recolectaron en total 178 modelos dentales, 110 con dentición permanente (59 hombres y 51 mujeres) y 68 con dentición decidua (32 niños y 36 niñas) de individuos Afro-Colombianos cuya edad osciló entre los 3 y 17 años. Todos los sujetos bajo estudio fueron de ascendencia africana y pertenecen a la comunidad de Guapi en la Costa Pacífica del Departamento del Cauca, Sur Occidente de Colombia (Figura 1). La región de Guapi ha sido habitada desde tiempos prehistóricos por varios grupos nativos como Waunanas, Awas, Embera Carios, Emberas Sapidara y Cunas, sin embargo durante la conquista y posterior colonización esta y otras regiones colombianas sufrieron un impresionante colapso demográfico. Dado el interés de los conquistadores europeos en la explotación económica de este territorio y dada la escasez de mano de obra para los trabajos en las minas, haciendas y ríos de la región, a partir de siglo XVII fueron introducidos miles de esclavos provenientes de diferentes regiones africanas. Posteriormente a partir de los siglos XVII y XVIII y finalmente en el siglo XIX, con la abolición de la esclavitud

vidad la mayoría de los “pueblos de negros” quedó libre para ocupar este territorio. En la actualidad Guapi es habitado en un 98% por grupos de ascendencia africana, existiendo un mínimo de población amerindia y aún menos población caucásica, por lo que los niveles de mestizaje biológico son bastante bajos, convirtiendo a dicha población en una excelente muestra para investigaciones encaminadas a indagar sobre el origen biológico y étnico de sus habitantes.



**Figura 1**

Mapa de la Costa Pacífica colombiana, mostrando la ubicación geográfica de la región objeto de estudio.

La edad y el sexo de cada individuo fueron registrados en el momento de la toma de impresiones. En la dentición permanente se analizaron 50 rasgos dentales no-métricos siguiendo la metodología del sistema de antropología dental de la Universidad Estatal de Arizona ASUDAS (Turner et al., 1991) con varias excepciones (Tablas 1 y 2). A su vez los datos de las 33 poblaciones africanas (14 del África Sub-Sahariana y 19 del Norte del África) comparadas con Guapi fueron obtenidos de Irish (1993; 1997). Adicionalmente se incluyó otra población afro-americana de los Estados Unidos (Edgar, 2002) para valorar las diferencias entre afro-descendientes Norte y Sur Americanos. Respecto a la dentición decidua se registraron 25 caracteres siguiendo las sugerencias de Hanihara (1963), Grine (1986) y Sciulli (1998) (Tablas 3 y 4). Igualmente se recolectaron datos de 16 poblaciones antiguas y contemporáneas de diferente ascendencia étnica: Japoneses (Hanihara 1963; 1968); Amerindios prehistóricos de USA (Sciulli, 1990; 1998); Amerindios actuales (Tocheri, 2002); Sur Africanos (Grine, 1986); Afro-Americanos y Euro-Americanos de USA, Ingleses y Africanos Occidentales (Hanihara y Minamidate, 1965; Lease, 2003) así como de un grupo del calcolítico tardío de la India (Lukacs y Walimbe, 1984).

**Tabla 1**

Frecuencias de los rasgos maxilares en la dentición permanente

Rasgo	Dicotomía	N	K	%	Referencia
UI1 Forma en Pala	(+ = ASU 2-6)	95	16	16.8	Turner et al. (1991)
UI2 Forma en Pala	(+ = ASU 2-6)	79	18	22.8	Turner et al. (1991)
UC Forma en Pala	(+ = ASU 2-6)	54	14	26.0	Turner et al. (1991)
UI1 Doble Pala	(+ = ASU 2-6)	94	0	0.0	Turner et al. (1991)
UI2 Doble Pala	(+ = ASU 2-6)	77	0	0.0	Turner et al. (1991)
UC Doble Pala	(+ = ASU 2-6)	53	0	0.0	Turner et al. (1991)
UI1 Incisivos Rotados	(+ = ASU 1)	95	6	6.3	Turner et al. (1991)
UI1 Curvatura Labial	(+ = ASU 2-4)	93	0	0.0	Turner et al. (1991)
UI2 Curvatura Labial	(+ = ASU 2-4)	78	18	23.0	Turner et al. (1991)
UI1 Diastema-Línea Media	(+ = 0.5 mm)	95	13	13.7	Irish com. pers. (2004)
UI1 Surcos de Interrupción	(+ = ASU +)	84	4	4.8	Turner et al. (1991)
UI2 Surcos de Interrupción	(+ = ASU +)	72	17	23.6	Turner et al. (1991)
UI1 Tubérculo Dental	(+ = ASU 2-6)	85	25	29.5	Turner et al. (1991)
UI2 Tubérculo Dental	(+ = ASU 2-6)	71	31	43.7	Turner et al. (1991)
UC Tubérculo Dental	(+ = ASU 2-6)	52	37	71.1	Turner et al. (1991)
UI2 Reducción	(+ = 1)	71	6	8.5	Zoubov (1997a; b)
UC Canino Bushman	(+ = ASU 1-3)	52	14	27.0	Turner et al. (1991)
UC Cresta Distal Accesorio	(+ = ASU 2-5)	52	39	75.0	Turner et al. (1991)
UP1 Cr. Ms. Acc. Pa.	(+ = ASU 1)	64	26	40.6	Scott y Turner (1997)
UP2 Cr. Ms. Acc. Pa.	(+ = ASU 1)	56	39	70.0	Scott y Turner (1997)
UP1 Cr. Ds. Acc. Pa.	(+ = ASU 1)	64	49	76.5	Scott y Turner (1997)
UP2 Cr. Ds. Acc. Pa.	(+ = ASU 1)	57	48	84.2	Scott y Turner (1997)
UP1 Cr. Ms. Ac. Pr.	(+ = 1)	64	20	31.2	Este Estudio
UP2 Cr. Ms. Ac. Pr.	(+ = 1)	56	30	53.5	Este Estudio
UP1 Cr. Ds. Acc. Pr.	(+ = 1)	64	37	58.0	Este Estudio
UP2 Cr. Ds. Acc. Pr.	(+ = 1)	56	43	76.8	Este Estudio
UP1 Tuberculo Marginal. Acc.	(+ = ASU 1)	63	41	65.1	Scott y Turner (1997)
UP2 Tuberculo Marginal. Acc.	(+ = ASU 1)	55	28	51.0	Scott y Turner (1997)
UP1 Hipostilo	(+ = 1)	62	34	55.0	van Reenen et al. (1998)
UP2 Hipostilo	(+ = 1)	59	34	57.6	van Reenen et al. (1998)
UP1 Fovea Central Distal	(+ = 1)	60	9	15.0	van Reenen et al. (1998)
UP2 Fovea Central Distal	(+ = 1)	53	6	11.3	van Reenen et al. (1998)
UP1 Odontome	(+ = ASU 1)	64	0	0.0	Scott y Turner (1997)
UP2 Odontome	(+ = ASU 1)	56	0	0.0	Scott y Turner (1997)
UP1 Cresta Disto-Sagital	(+ = ASU 1)	64	0	0.0	Turner et al. (1991)
UP2 Cresta Disto-Sagital	(+ = ASU 1)	56	0	0.0	Turner et al. (1991)
UP1 Premolares 3 Cúspides	(+ = ASU 1)	64	0	0.0	Turner et al. (1991)
UP2 Premolares 3 Cúspides	(+ = ASU 1)	56	0	0.0	Turner et al. (1991)
UM1 Hipocono	(+ = ASU 3-5)	105	103	98.0	Turner et al. (1991)
UM2 Hipocono	(+ = ASU 3-5)	38	27	71.0	Turner et al. (1991)
UM1 Metacono	(+ = ASU 2-5)	104	104	100.0	Turner et al. (1991)
UM2 Metacono	(+ = ASU 2-5)	40	40	100.0	Turner et al. (1991)
UM1 Metacónulo	(+ = ASU 2-5)	99	18	18.1	Turner et al. (1991)
UM2 Metacónulo	(+ = ASU 2-5)	36	8	22.2	Turner et al. (1991)
UM1 Tubérculo Mesial Paracono	(+ = 1)	107	52	48.6	Alt y Türp (1998)
UM2 Tubérculo Mesial Paracono	(+ = 1)	42	11	26.1	Alt y Türp (1998)
UM1 Tubérculo Lingual Paracono	(+ = 1)	107	24	22.4	Alt y Türp (1998)
UM2 Tubérculo Lingual Paracono	(+ = 1)	42	5	12.0	Alt y Türp (1998)

Tabla 1 (continuación)

UM1 Tubérculo Mesial Accesorio	(+ = 1)	107	61	57.0	Alt y Türp (1998)
UM2 Tubérculo Mesial Accesorio	(+ = 1)	42	24	57.1	Alt y Türp (1998)
UM1 Tubérculo Distal Accesorio	(+ = 1)	105	1	0.9	Alt y Türp (1998)
UM2 Tubérculo Distal Accesorio	(+ = 1)	40	0	0.0	Alt y Türp (1998)
UM1 Protocónulo	(+ = 1)	105	37	35.2	Alt y Türp (1998)
UM2 Protocónulo	(+ = 1)	42	16	38.0	Alt y Türp (1998)
UM1 Cresta Accesorio Paracono	(+ = 1)	105	91	86.6	Este Estudio
UM2 Cresta Accesorio Paracono	(+ = 1)	42	32	76.2	Este Estudio
UM1 Cresta Accesorio Metacono	(+ = 1)	105	88	83.8	Este Estudio
UM1 Cresta Accesorio Metacono	(+ = 1)	40	23	57.5	Este Estudio
UM1 Carabelli	(+ = ASU 2-7)	107	62	58.0	Turner et al. (1991)
UM2 Carabelli	(+ = ASU 2-7)	41	16	39.0	Turner et al. (1991)
UM1 Parastilo	(+ = ASU 1-5)	103	1	1.0	Turner et al. (1991)
UM2 Parastilo	(+ = ASU 1-5)	38	0	0.0	Turner et al. (1991)

Las dicotomías reportan el grado mínimo de expresión para que un rasgo sea considerado presente respecto a los demás rasgos considerados. Por ejemplo la dicotomía para el rasgo forma en pala UI1 + = ASU 2-6, indica que de una escala de 0-6 el rasgo es considerado presente si tiene un grado 2 o mayor. N= número de individuos con el diente disponible para la observación. K= frecuencia absoluta de presencia del rasgo. %= frecuencia relativa de presencia del rasgo. UPI/2 Cr. Msl/Dsl. Acc. Pa: Cresta Mesial y/o distal del paracono en los primeros y segundos premolares superiores. UPI/2 Cr. Msl/Dsl. Ac. Pr= Cresta Mesial y/o distal del protocono en los primeros y segundos premolares superiores.

Solamente los dientes que no se vieron afectados por desgaste, patología o errores de impresión fueron incluidos en los análisis. Los modelos en yeso fueron obtenidos directamente en la región de estudio y se emplearon cubetas plásticas tipo Coe ID® totalmente estériles en alginato I.P.H® de alta precisión con ph neutro e inmediatamente se procedió a realizar el vaciado en yeso tipo III WhipMix®, siguiendo las indicaciones de los fabricantes, propiedades de los biomateriales y manipulación del alginato y del yeso respectivamente. Un modelo o impresión dental en yeso es una reproducción en positivo del relieve de la corona dental la cual esta dividida en estructuras positivas o tuberculares (e.g. cúspides, crestas, tubérculos, etc.) y negativas o fosomorfas y surcos (e.g. fosas, surcos, foveas, etc.). El método de conteo individual fue usado para registrar la incidencia de ausencia y grados de expresión de todos los rasgos (Scott, 1980). Dado que parte de la variación biológica hallada en una población puede deberse a cierta variación existente entre hombres y mujeres, se hace necesario testear estadísticamente esta posible asociación. En esta muestra las diferencias en las frecuencias entre hombres y mujeres fueron obtenidas mediante el test chi-square de Pearson, de acuerdo con los procedimientos estandar en estudios dentales (Scott, 1980; Irish, 1993).

VARIACION DENTAL AFRO-COLOMBIANA

**Tabla 2**  
Frecuencias de los rasgos mandibulares en la dentición permanente

Rasgo	Dicotomía	GUAPI			Referencia
		N	K	%	
LI1 Forma en Pala	(+ = ASU 2-6)	100	0	0.0	Turner et al. (1991)
LI2 Forma en Pala	(+ = ASU 2-6)	93	0	0.0	Turner et al. (1991)
LI1 Doble Pala	(+ = ASU 2-6)	100	0	0.0	Turner et al. (1991)
LI2 Doble Pala	(+ = ASU 2-6)	92	0	0.0	Turner et al. (1991)
LC Cresta Distal Accesorio	(+ = ASU 2-5)	64	30	46.9	Turner et al. (1991)
LP1 Cr. Ms. Acc. Prd. <sup>2</sup>	(+ = ASU 1)	64	13	20.3	Scott y Turner (1997)
LP2 Cr. Ms. Acc. Prd.	(+ = ASU 1)	57	28	49.1	Scott y Turner (1997)
LP1 Cr. Ds. Acc. Prd.	(+ = ASU 1)	65	55	84.6	Scott y Turner (1997)
LP2 Cr. Ds. Acc. Prd.	(+ = ASU 1)	57	48	84.2	Scott y Turner (1997)
LP1 Cr. Ms. Acc. Md. <sup>2</sup>	(+ = 1)	64	7	11.0	Este Estudio
LP2 Cr. Ms. Acc. Md.	(+ = 1)	57	16	28.0	Este Estudio
LP1 Cr. Ds. Acc. Md.	(+ = 1)	65	28	43.0	Este Estudio
LP2 Cr. Ds. Acc. Md.	(+ = 1)	57	25	44.0	Este Estudio
LP1 Odontome	(+ = ASU 1)	65	0	0.0	Scott y Turner (1997)
LP2 Odontome	(+ = ASU 1)	57	0	0.0	Scott y Turner (1997)
LP1 Var. Cúspide Lingual	(+ = ASU 2-9)	64	10	15.6	Turner et al. (1991)
LP2 Var. Cúspide Lingual	(+ = ASU 2-9)	57	33	58.0	Turner et al. (1991)
LP1 Cresta Transversal	(+ = 1-2)	64	61	95.3	Nagai y Kanazawa (1998)
LP2 Cresta Transversal	(+ = 1-2)	57	23	40.3	Nagai y Kanazawa (1998)
LP1 Patrón de Surcos	(+ = 1-3)	64	54	84.3	Este Estudio
LP2 Patrón de Surcos	(+ = 4-7)	57	42	73.6	Este Estudio
LP1 Premolar Alongado	(+ = 1)	65	5	7.6	Edgar y Sciuilli (2004)
LP2 Premolar Alongado	(+ = 1)	57	5	8.7	Edgar y Sciuilli (2004)
LM1 Fóvea Anterior	(+ = ASU 2-4)	107	45	42.0	Turner et al. (1991)
LM2 Fóvea Anterior	(+ = ASU 2-4)	51	34	66.6	Turner et al. (1991)
LM1 Patrón de Surcos	(+ = ASU Y)	103	98	95.1	Turner et al. (1991)
LM2 Patrón de Surcos	(+ = ASU Y)	44	38	86.0	Turner et al. (1991)
LM1 Número de Cúspides	(+ = ASU 6+)	104	39	37.5	Turner et al. (1991)
LM2 Número de Cúspides	(+ = ASU 5+)	45	28	62.2	Turner et al. (1991)
LM1 Cúspide 5	(+ = ASU 1-5)	101	100	99.0	Turner et al. (1991)
LM2 Cúspide 5	(+ = ASU 1-5)	46	22	47.8	Turner et al. (1991)
LM1 Cúspide 6	(+ = ASU 1-5)	100	8	8.0	Turner et al. (1991)
LM2 Cúspide 6	(+ = ASU 1-5)	45	10	22.2	Turner et al. (1991)
LM1 Cúspide 7	(+ = ASU 2-4)	104	22	21.1	Turner et al. (1991)
LM2 Cúspide 7	(+ = ASU 2-4)	51	3	5.8	Turner et al. (1991)
LM1 Protostilido	(+ = ASU 1-6)	106	9	8.4	Turner et al. (1991)
LM2 Protostilido	(+ = ASU 1-6)	50	2	4.0	Turner et al. (1991)
LM1 Tb. Ms. Protocónido	(+ = 1)	105	69	65.7	Alt y Türp (1998)
LM2 Tb. Ms. Protocónido	(+ = 1)	51	22	43.1	Alt y Türp (1998)
LM1 Pliegue Acodado	(+ = ASU 2-3)	104	51	49.0	Turner et al. (1991)
LM2 Pliegue Acodado	(+ = ASU 2-3)	51	5	10.0	Turner et al. (1991)
LM1 Cr. Distal Trigónido	(+ = ASU 1)	104	2	2.0	Turner et al. (1991)
LM2 Cr. Distal Trigónido	(+ = ASU 1)	50	14	28.0	Turner et al. (1991)
LM1 Relieve Protocónido	(+ = 1-3)	106	100	94.3	Morris (1965)
LM2 Relieve Protocónido	(+ = 1-3)	50	50	100.0	Morris (1965)
LM1 Relieve Hipocónido	(+ = 1-3)	103	43	41.7	Morris (1965)
LM2 Relieve Hipocónido	(+ = 1-3)	47	27	57.4	Morris (1965)
LM1 Tubérculo Citröen	(+ = 1)	106	8	7.5	Alt y Türp (1998)
LM2 Tubérculo Citröen	(+ = 1)	51	2	4.0	Alt y Türp (1998)

Las dicotomías reportan el grado mínimo de expresión para que un rasgo sea considerado presente respecto a los demás rasgos considerados. Por ejemplo la dicotomía para el rasgo forma en pala UI1 + = ASU 2-6, indica que de una escala de 0-6 el rasgo es considerado presente si tiene un grado 2 o mayor. N= número de individuos con el diente disponible para la observación. K= frecuencia absoluta de presencia del rasgo. %= frecuencia relativa de presencia del rasgo. LP1/2 Cr. Msl/Dsl. Acc. Prd: Cresta Mesial y/o distal del protocónido en los primeros y segundos premolares inferiores. LP1/2 Cr. Msl/Dsl. Acc. Med= Cresta Mesial y/o distal del metaconónido en los primeros y segundos premolares inferiores.

**Tabla 3**  
Frecuencia de los rasgos maxilares en la dentición decidua

Rasgo	Dicotomía	GUAPI			Referencia
		N	K	%	
Forma en pala ui1	P = 2-3/0-3	20	2	10.0	Hanihara (1963)
Forma en pala ui2	P = 2-3/0-3	36	3	8.3	Hanihara (1963)
Forma en pala uc	P = 2-3/0-3	60	5	8.3	Hanihara (1963)
Doble pala ui1	P = 1-3/0-3	21	0	0.0	Sciulli (1998)
Doble pala ui2	P = 1-3/0-3	36	0	0.0	Sciulli (1998)
Doble pala uc	P = 1-3/0-3	60	3	5.0	Sciulli (1998)
Winging ui1	P = 1-2/0-3	22	2	10.0	Dahlberg (1963)
Surcos de interrupción ui1	P = 1-4 /0-4	21	0	0.0	Sciulli (1998),Turner et al. (1991)
Surcos de interrupción ui2	P = 1-4 /0-4	36	2	5.5	Sciulli (1998),Turner et al. (1991)
Tuberculum dentale ui1	P = 1-4 /0-4	20	4	20.0	Grine (1986)
Tuberculum dentale ui2	P = 1-4 /0-4	35	6	17.1	Grine (1986)
Tuberculum dentale uc	P = 1-4 /0-4	60	48	80.0	Grine (1986)
Canino Bushman uc	P = 1-3/0-4	59	8	13.5	Irish y Morris (1996)
Cresta distal accesoria uc	P = 1-4 /0-4	57	33	57.9	Sciulli (1998),Turner et al. (1991)
Hipocono um1	P = 4+4 -/2-4	60	19	31.6	Hanihara (1963)
Hipocono um2	P = 4+4 -/3-4	68	67	98.5	Hanihara (1963)
Metacono um2	(+ = ASU 1-5)	68	68	100	Turner et al. (1991)
Cúspide 5 um2	(+ = ASU 1-5)	67	13	19.4	Turner et al. (1991)
Carabelli um2	P = 2-4/0-4	68	26	38.2	Grine (1986)

Las dicotomías reportan el grado mínimo de expresión para que un rasgo sea considerado presente respecto a los demás rasgos considerados. Por ejemplo la dicotomía para el rasgo forma en pala UI1 + = ASU 2-6, indica que de una escala de 0-6 el rasgo es considerado presente si tiene un grado de 2 o mayor. N= número de individuos con el diente disponible para la observación. K= frecuencia absoluta de presencia del rasgo. %= frecuencia relativa de presencia del rasgo.

**Tabla 4**  
Frecuencia de los rasgos mandibulares en la dentición decidua

Rasgo	Dicotomía	GUAPI			Referencia
		N	K	%	
Diente doble li1	(+ = 1)	12	0	0.0	Stevenson (1985) en Sciulli (1998)
Forma en pala li1	P = 2-3/0-3	10	0	0.0	Hanihara (1963)
Forma en pala li2	P = 2-3/0-3	11	0	0.0	Hanihara (1963)
Forma en pala lc	P = 2-3/0-3	51	2	4.0	Hanihara (1963)
Tuberculum dentale lc	P = 1-4/0-4	52	22	42.3	Grine (1986)
Cresta distal accesoria lc	P = 1-4/0-4	51	31	60.7	Sciulli (1998),Turner et al. (1991)
Número de cúspides lm1	P = 5-8/2-8	60	27	45.0	Sciulli (1998)
Número de cúspides lm2	P = 5-8/2-8	65	65	100	Sciulli (1998)
Patrón de surcos lm2	P = Y/+ -X-Y	65	63	97.0	Sciulli (1998)
Pliegue acodado lm2	(+ = 1)	65	34	52.3	Sciulli (1998)
Protostilido lm2	P = 1-2/0-2	65	17	26.1	Grine (1986)
Surco mesiobucal lm2	P = 1-3/0-3	66	66	100	Grine (1986)
Cresta distal trigónido lm1	P = 1-2/0-2	59	2	3.3	Sasaki y Kanazawa (1998)
Cresta distal trigónido lm2	(ASU = 1)	66	21	34.4	Turner et al. (1991)
Cresta medial trigónido lm1	P = 1-2/0-2	60	57	95.0	Sasaki y Kanazawa (1998)
Cresta medial trigónido lm2	P = 1-2/0-2	65	13	20.0	Sasaki y Kanazawa (1998)
Forma en delta lm1	(+ = 1)	58	0	0.0	Sciulli (1998)
Cúspide 5 lm2	(+ = ASU 1-5)	65	64	98.4	Turner et al. (1991)
Cúspide 6 lm2	P = 1-4/0-4	65	8	12.3	Townsend et al. (1990)
Cúspide 7 lm2	P = 1-3/0-3	65	28	43.0	Hanihara (1961)

Las dicotomías reportan el grado mínimo de expresión para que un rasgo sea considerado presente respecto a los demás rasgos considerados. Por ejemplo la dicotomía para el rasgo forma en pala UI1 + = ASU 2-6, indica que de una escala de 0-6 el rasgo es considerado presente si tiene un grado 2 o mayor. N= número de individuos con el diente disponible para la observación. K= frecuencia absoluta de presencia del rasgo. %= frecuencia relativa de presencia del rasgo.



A pesar que existen gran cantidad de métodos para estimar relaciones biológicas entre poblaciones usando datos dicotómicos, en esta investigación la valoración de relaciones fenéticas basadas en frecuencias dentales entre muestras, fue llevada a cabo mediante un análisis multivariado de componentes principales (ACP). Este método fue escogido, a parte de sus ventajas ampliamente conocidas, porque las correlaciones que son computadas entre las variables originales y los componentes, también identifican aquellos rasgos dentales más responsables de la variación entre muestras. Sin embargo, detalles de los análisis uni y multivariados llevados a cabo en este estudio, pueden revisarse en Delgado-Burbano (en prensa), que por motivos de espacio no se repetirán aquí.

## RESULTADOS

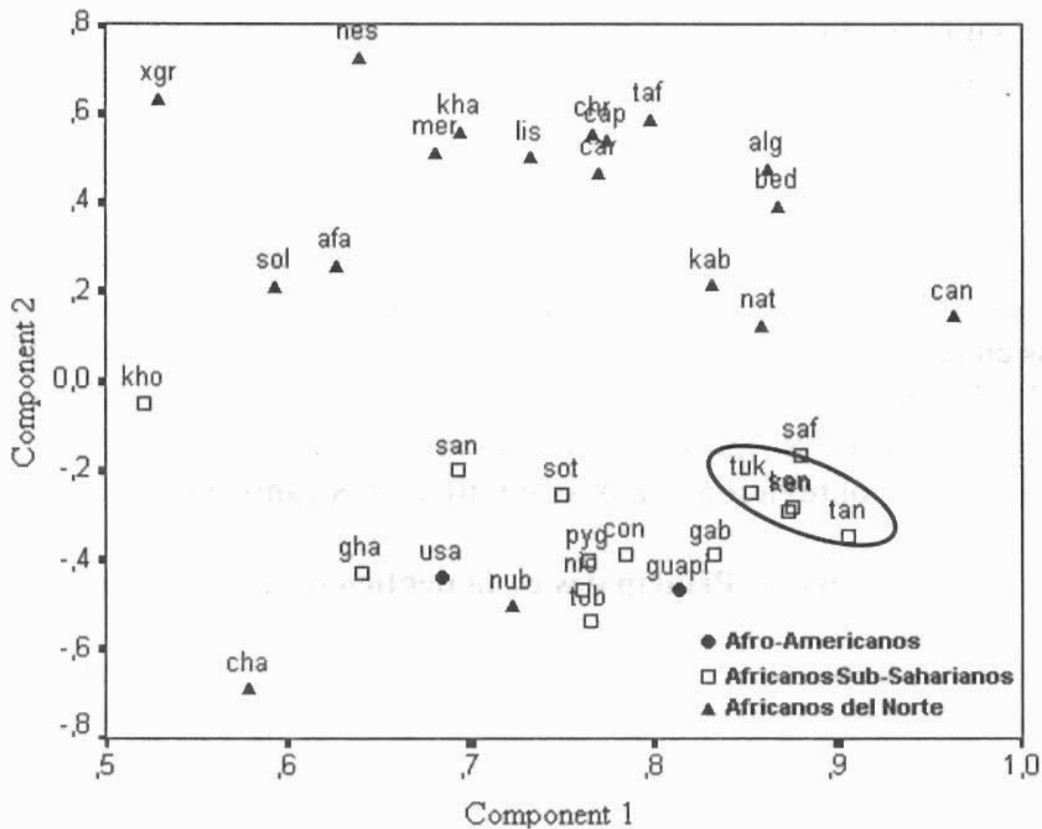
Ninguno de los rasgos analizados mostró diferencias estadísticamente significativas entre sexos. Las frecuencias en ambos tipos de dentición son presentadas en las Tablas 1-4. De los 50 rasgos registrados en la dentición permanente sólo los del sistema ASUDAS (n=26), fueron incluidos en las comparaciones poblacionales. Respecto a la dentición decidua las relaciones fenéticas entre muestras se obtuvieron con base en diferentes cantidades de rasgos.

### **Análisis de Componentes Principales en la dentición permanente**

El ACP entre poblaciones permitió la composición de dos componentes que dan cuenta del 76.6% del total de la varianza (Figura 2). Aparte, en la Tabla 5 se presenta el ACP aplicado a los rasgos en donde se pueden apreciar los pesos, valores propios y porcentajes de la varianza total explicada de los rasgos responsables de la variación entre grupos.

Este análisis permitió la composición de 5 componentes que dan cuenta del 61.6% del total de la varianza. Los valores positivos significantes (mayores a 0.5) en el primer componente (>25% del total de la varianza) corresponden a 10 rasgos, los cuales están omnipresentes en Africanos Sub-Saharianos (complejo dental Sub-Sahariano) y en sus descendientes americanos. Las Tablas 4 y 5 de Irish (1993) y las Tablas 1 y 2 de este estudio revelaron una considerable similitud en términos de frecuencias dentales entre el Africa Sub-Sahariana y los pobladores de Guapi. Estos rasgos particulares presentaron frecuencias muy bajas en grupos del Norte del Africa y por el contrario en grupos afines al Africa Sub-Sahariana se evidencia un notable incremento. Los resultados muestran un claro patrón de distribución de los rasgos de acuerdo a la ubicación

geográfica de los grupos humanos en Africa. Una notable excepción se presentó para las poblaciones Nubia del Mesolítico y Chad (Figura 2). Geográficamente estos grupos están ubicados en el Norte de Africa, sin embargo desde una perspectiva dental muestran una relación mucho más cercana con poblaciones Sub-Saharianas. Este hallazgo también fue mostrado por Irish (1993; 1997) con un método estadístico distinto (Medida Media de la Divergencia, MMD). Por otro lado únicamente dos rasgos con valores negativos significativos fueron identificados en el primer componente y sus frecuencias son mucho mayores en el Norte de Africa que en la región Sub-Sahariana.



**Figura 2**

Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes basado en las frecuencias dentales de la dentición permanente. Da cuenta del 76.6% del total de la varianza (58.2% a lo largo del eje x y 18.4% a lo largo del eje y). Códigos y referencias de las poblaciones comparadas: Afro-Americanas: guapi = Colombia (este estudio), usa = Estados Unidos (Edgar, 2002), Africa Sub-Sahariana: con = Congo, gab = Gabon, gha = Ghana, ken = Kenya, kho = Khoikhoi, nic = Nigeria/Camerún, pyg = Pimeos, saf = Sur Africa, san = San, sen = Senegambia, sot = Sotho, tan = Tanzania, tob = Togo/Benin, tuk = Tukulor (Irish, 1993). Norte del Africa: afa = Afalou, alg = Algeria, bed = Bedouin, can = Islas Canarias, cap = Capsians, car = Carthage, cha = Chad, chr = Christian, hes = El Hesa, kab = Kabyle, kha = Kharga, lis = Lish, mer = Meoritic, nub = Mesolithic, nat = Natufians, sol = Soleb, taf = Taforalt, xgr = X Group (Irish, 1993; 2000; Lipschultz, 1996 en Irish, 2000).

**Tabla 5**

Pesos de los componentes, valores propios y varianzas para 22 rasgos dentales no métricos en poblaciones Afro-Americanas y Africanas en la dentición permanente

Rasgo	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Componente 4	Componente 5
Pala UI1	0.389	0.331	-3.159E-02	0.320	-0.634
Doble pala UI1	<u>-0.595</u>	0.256	-7.274E-02	0.228	6.659E-02
Incisivos rotados UI1	0.264	-3.963E-02	-0.184	<b>0.589</b>	-0.355
Curvatura labial UI1	0.146	0.449	-0.310	0.174	-9.81E-02
Diastema línea-media UI1	<b>0.537</b>	0.257	-0.154	-6.05E-02	0.211
Surco de interrupción UI2	<u>-0.630</u>	-2.220E-02	0.490	0.190	-7.80E-02
Tubérculo dental UI2	0.184	-0.378	-6.251E-02	0.497	<b>0.508</b>
Canino Bushman UC	<b>0.566</b>	-0.254	-7.112E-02	0.439	-4.95E-02
Cresta distal accesoria UC	<b>0.839</b>	0.320	5.393E-02	-3.98E-02	0.147
Odontome UP1	-2.572E-02	<u>-0.663</u>	0.460	-0.197	-0.188
Variación cusp lingual LP2	0.123	0.263	<b>0.603</b>	0.389	-8.63E-02
Hipocono UM2	0.367	-8.781E-02	<b>0.631</b>	-4.65E-02	-0.141
Cúspide 5 UM1	<b>0.564</b>	-0.418	0.378	0.344	-7.29E-02
Carabelli UM1	-5.061E-02	0.338	<b>0.635</b>	8.214E-02	0.393
Fovea anterior LM1	<b>0.719</b>	0.242	-0.161	0.233	0.228
Patron de surcos LM2	<b>0.601</b>	-0.482	-9.251E-02	-0.240	0.216
Numero de cúspides LM1	<b>0.519</b>	0.456	0.445	-0.258	-9.49E-02
Numero de cúspides LM2	<b>0.865</b>	-0.209	-0.105	-8.89E-02	-3.29E-02
Pliegue acodado LM1	<b>0.608</b>	0.417	8.289E-02	-0.326	0.102
Cresta distal trigónido LM1	-0.250	3.147E-02	-0.218	0.226	3.498E-02
Protostílido LM1	-0.325	0.160	0.152	0.335	<b>0.586</b>
Cúspide 7 LM1	<b>0.596</b>	-0.227	-6.546E-02	1.533E-02	0.137
Valor propio	5.599	2.354	2.255	1.783	1.581
Varianza (%)	25.448	10.701	10.248	8.106	7.184
Varianza acumulada (%)	25.448	36.149	46.397	54.503	61.688

Valores en negrita y subrayados son significantes y positivos y los valores solamente subrayados son significantes y negativos.

Las poblaciones Afro-Americanas analizadas aquí, Guapi y USA, presentaron frecuencias muy similares de estos mismos 10 rasgos (con excepción de C5 UM1 en Guapi). Por otro lado el componente 2 (>10% del total de la varianza) sólo registró un rasgo con un valor negativo significativo. Sin embargo, esta variante posee frecuencias globales muy bajas. De hecho, las poblaciones africanas presentan frecuencias que no sobrepasan el 1%, aunque de acuerdo a este análisis su frecuencia tiende a incrementarse en poblaciones Sub-Saharianas. Este rasgo no fue hallado en las muestras afro-americanas.

El tercer componente (>10% del total de la varianza) sólo registró tres rasgos con valores positivos significantes. No obstante, ningún patrón geográfico fue aparente. El tubérculo de Carabelli (UM1) de acuerdo a las Tablas 4 y 5 de Irish (1993) exhibe un leve incremento en las poblaciones Sub-Saharianas. Pero de acuerdo a la Tabla 3 de Irish (1997) y a la Tabla 3 de Irish y Guatelli-Steinberg (2003), esta misma variante presenta frecuencias más altas en el Norte de Africa. Su distribución ambigua hace

difícil relacionarlo con una u otra región africana. Aunque de acuerdo al ACP se relaciona más con las poblaciones Norafricanas. Este hecho es explicable debido al recurrente flujo génico existente desde la antigüedad entre poblaciones Norafricanas y Europeas, en especial Mediterráneas. La frecuencia del tubérculo de Carabelli en Guapi y USA, es muy similar a las dos regiones africanas, sin embargo un posible mestizaje con grupos Euro-descendientes pudo haber incrementado su frecuencia. Respecto al hipocono (UM2) existe un pequeño incremento en el Africa Sub-Sahariana. En Guapi este rasgo experimentó una notable reducción. Adicionalmente la variación de la cúspide lingual (LP2) presentó una frecuencia similar en las dos regiones africanas, 68% en la región Sub-Sahariana y 72.6% en el Norte. Guapi presentó una frecuencia más relacionada con la última región.

A parte, el componente 4 (8.1% del total de la varianza) está compuesto por sólo una variable con un valor positivo significativo. En el Norte de Africa y la región Sub-Sahariana, este rasgo presenta frecuencias relativamente similares 7.4% y 6.6% respectivamente. Los afro-colombianos presentaron una frecuencia de 6.3% muy similar a los últimos. Finalmente el componente 5 (7.1% del total de la varianza) detectó dos rasgos con valores positivos significantes. Igualmente registró un rasgo con un valor negativo significativo. Los dos primeros rasgos poseen frecuencias relativamente altas en la mayoría de los grupos Norafricanos. Bajas frecuencias se encuentran en los grupos que habitan el África Sub-Sahariana. Los afro-colombianos exhibieron una alta frecuencia del tubérculo dental UI2 (43.7%) y una muy baja frecuencia del protostílido LM1 (8.4%). La frecuencia heterogénea de estos dos rasgos en Guapi puede reflejar mestizaje, sin embargo otras explicaciones son posibles. Por otro lado, el rasgo en forma de pala (UI1), con un valor negativo significativo presenta altas frecuencias en grupos Sub-Saharianos, en comparación con los Norafricanos. Una frecuencia de 16.8% en los afro-colombianos probablemente refleje una contribución Sub-Sahariana. En este componente, los rasgos cuyas frecuencias son relativamente altas y poseen un valor positivo significativo, caracterizan bien a los grupos Norafricanos o emparentados con ellos. Por el contrario, los rasgos con valores negativos significantes y altas frecuencias, son más comunes en el Africa Sub-Sahariana. Una vez más se detecta la marcada dicotomía regional africana Norte vs. Sur del Sahara, en este caso a nivel fenotípico.

### **Análisis de Componentes Principales en la dentición decidua**

El ACP entre poblaciones permitió la composición de dos componentes que dan cuenta del 67.7% del total de la varianza (Figura 3). En la Tabla 6 se presenta el ACP aplicado a los rasgos en donde se pueden apreciar los pesos, valores propios y porcentajes de la varianza total explicada, de los rasgos responsables de la variación entre grupos. Este análisis permitió la composición de cinco componentes que dan cuenta del 77.1% de la varianza total.

VARIACION DENTAL AFRO-COLOMBIANA

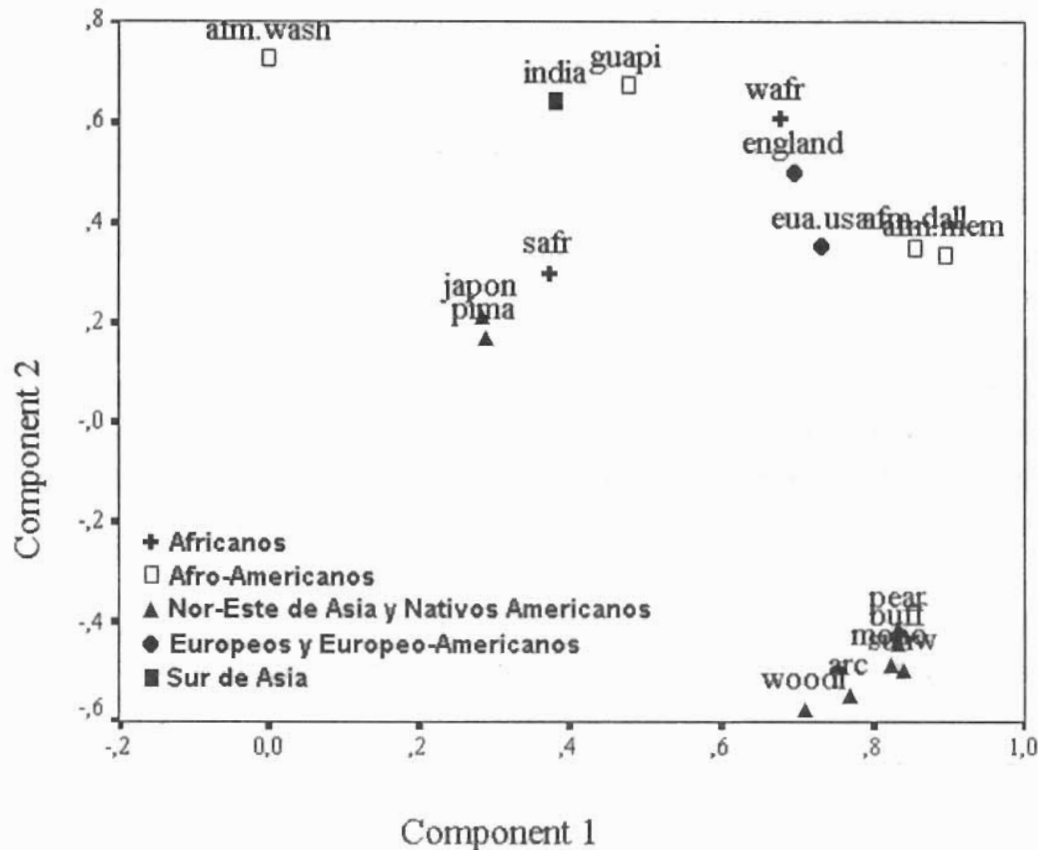
En la Tabla 6 se presentan 12 rasgos dentales en el primer componente (34% de la varianza explicada) con valores positivos mayores a 0.5. Estos rasgos poseen altas frecuencias en grupos Nativos Americanos actuales y prehistóricos y en poblaciones del Noreste asiático (Sinodontes). La población afro-colombiana de Guapi presentó frecuencias bastante bajas de la mayoría de estos 12 rasgos, sin embargo lo contrario ocurrió para el tubérculo dental ui2, cúspide 5 um2 y patrón de surcos lm2. Adicionalmente, el rasgo pliegue acodado del metacónido lm2 presentó una frecuencia alta en los afro-colombianos, al igual que las poblaciones afro-norte-americanas y Sur Africanas. Igualmente este componente registró el rasgo tubérculo de Carabelli con un valor negativo significativo. Este carácter al parecer discrimina muy bien entre poblaciones Sinodontes y no-Sinodontes. Todos los grupos a excepción de los asiáticos y amerindios presentaron altas frecuencias de esta variante.

**Tabla 6**

Pesos de los componentes, valores propios y varianzas para 22 rasgos y tres variaciones en poblaciones de diferente ascendencia étnica en la dentición decidua

Rasgo	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Componente 4	Componente 5
Pala ui1	<b>0.793</b>	-0.251	0.107	-2.48E-02	0.253
Doble pala ui1	<b>0.848</b>	-4.12E-02	2.936E-02	0.153	-1.271E-02
Tubérculo dental ui1	0.264	0.454	<b>-0.646</b>	6.627E-02	-7.976E-03
Tubérculo dental ui2	<b>0.562</b>	0.347	<b>-0.535</b>	0.279	2.987E-02
Doble pala uc	<b>0.762</b>	0.108	-0.139	6.793E-02	-0.222
Tubérculo dental uc	-0.199	<b>0.532</b>	-0.356	<b>0.527</b>	0.459
Canino Bushman uc	0.109	<b>0.793</b>	0.412	2.493E-02	0.160
Cresta distal acc. uc	0.435	<b>0.683</b>	0.103	0.183	8.697E-02
Pala ui2	<b>0.725</b>	-0.382	8.234E-02	-0.106	0.218
Doble pala ui2	<b>0.731</b>	-6.70E-02	0.146	9.609E-02	-7.534E-02
Pala uc	<b>0.774</b>	-0.366	-0.186	3.427E-02	0.155
Hipocono um1	-0.194	-0.499	0.399	0.431	0.394
Hipocono um2	3.274E-02	0.211	<b>0.864</b>	0.218	-9.892E-02
Cúspide 5 um2	<b>0.856</b>	0.251	-0.234	0.131	-0.101
Carabelli um2	<b>-0.725</b>	8.763E-02	4.720E-02	0.271	0.379
Paña li1	<b>0.831</b>	-0.208	8.232E-02	1.024E-02	-4.890E-02
Pala li2	<b>0.921</b>	-0.195	7.931E-02	2.406E-02	4.500E-03
Pala lc	<b>0.875</b>	-0.272	5.359E-02	-3.30E-02	-2.643E-02
Cresta distal acc. lc	-0.208E-02	<b>0.836</b>	0.236	0.286	-2.477E-03
Número cúspides lm1	0.359	-0.480	-7.68E-02	0.276	<b>0.538</b>
Número cúspides lm2	0.242	<b>0.556</b>	9.863E-02	<b>-0.635</b>	0.312
Patrón de Surcos lm2	<b>0.704</b>	0.389	0.496	0.193	-3.721E-02
Pliegue acodado lm2	<b>0.814</b>	7.095E-02	-0.111	-0.236	9.999E-02
Protostilido lm2	1.896E-02	-0.316	0.494	<b>0.624</b>	-0.275
C-D trigónido lm2	0.180	<b>0.666</b>	0.250	-0.347	0.256
Cúspide 6 lm2	1.604E-02	-0.278	<b>0.605</b>	<b>-0.516</b>	0.227
Cúspide 7 lm2	0.295	0.398	0.226	2.385E-02	-0.307
Valor propio	9.282	4.756	3.137	2.200	1.442
Varianza (%)	34.376	17.615	11.620	8.148	5.341
Varianza acumulada (%)	34.376	51.992	63.611	71.759	77.100

Valores en negrita y subrayados son significantes y positivos y los valores solamente subrayados son significantes y negativos.



**Figura 3**

Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes entre poblaciones de diferente ascendencia étnica, basados en frecuencias dentales de la dentición decidua. Da cuenta del 67.7% de la varianza total, (44.3% a lo largo del eje-x y 23.4% a lo largo del eje-y). Códigos y referencias de las poblaciones comparadas: guapi = Afro-Colombianos (este estudio); Japón, awm.wash = Afro-americanos de Washington (Hanihara, 1961; 1963; Hanihara y Minamidate, 1965), afm.dall = Afro-Americanos Dallas USA, afm.mem = Afro-americanos Memphis USA, eua-usa = Europeo-Americanos USA, england = Inglaterra, waf= Africa Occidental (Lease, 2003); saf= Sur Africa (Grine, 1986); Amerindios prehistóricos del Valle de Ohio: pear = Pearson, buff = Búfalo, mono = Monogahela, sunw = Sunwatch, arc = Arcaico, woodl = Woodland (Sciulli, 1990; 1998); pima = Nativos Pima Arizona USA (Tocheri, 2002); india = Inamgaon Calcolítico India (Luckas y Walimbe, 1984).

Por otro lado, en el segundo componente (17.6% de la varianza total) sólo se identificaron 6 rasgos con altos valores positivos significantes. Sus frecuencias son generalmente mucho más altas en poblaciones de ascendencia Africana y en menor medida Europea que en poblaciones amerindias y asiáticas. Sin embargo los grupos del Valle de Ohio también presentaron frecuencias altas.

En el tercer componente (11.6% de la varianza total) se identificaron cuatro rasgos importantes. Dos con pesos negativos y dos con pesos positivos significantes respectivamente. Las poblaciones amerindias poseen frecuencias más altas de los

primeros respecto de los otros grupos analizados, con excepción de Inglaterra y Guapi cuyas frecuencias son similares a las poblaciones amerindias. Los rasgos con valores positivos significantes poseen frecuencias más altas en grupos Africanos y Europeos, con excepción de Inglaterra. La población Pima presentó una frecuencia tanto o más alta (88%) que las poblaciones Europeas, Africanas y Afro-Americanas.

En el cuarto componente (8.1% de la varianza) se identificaron cuatro rasgos con valores significantes. Dos presentaron valores negativos. La frecuencia del primero es bastante alta en poblaciones Europeas, Africanas, Afro-Americanas y de la India. Este rasgo no fue registrado en poblaciones amerindias. No obstante, una frecuencia de 100% en poblaciones asiáticas (Japón), sugiere que este rasgo es un carácter ancestral retenido por varias poblaciones humanas modernas con frecuencias relativamente similares. El segundo rasgo presenta frecuencias intermedias y altas en poblaciones de origen Europeo, Africano e Indio, a excepción de la muestra euro-americana. Una frecuencia intermedia en Japón (14,8%) sugiere que la frecuencia de este carácter es más alta en poblaciones de la India, Sur Africanas y afro-norte-americanas (i.e. Memphis y Dallas). Aparte, dos rasgos con pesos positivos significantes también fueron detectados, uno (protostilido  $lm_2$ ) con altas frecuencias en poblaciones japonesas y amerindias (Sinodontes) en comparación con grupos no amerindios. Inesperadamente, la muestra de Inglaterra presentó una frecuencia mucho mayor que las poblaciones Asiáticas y Amerindias. Este hecho no posee una explicación inmediata. Así mismo la población afro-americana de Dallas (USA) presentó una frecuencia que cae en el rango de los Sinodontes. Guapi por su parte presentó una frecuencia altísima del número de cúspides  $lm_2$  y una frecuencia intermedia del rasgo cúspide 6  $lm_2$ , características de las poblaciones africanas Sub-Saharianas. Igualmente una frecuencia intermedia del protostilido  $lm_2$  en Guapi cae en el rango de las poblaciones africanas y afro-americanas. El otro rasgo (tubérculo dental  $uc$ ) posee por el contrario altas frecuencias en grupos Afro-Americanos, Africanos, Europeos y Euro-Americanos. Sin embargo, una vez más las poblaciones Nativas Americanas prehistóricas del Valle de Ohio (USA) presentan frecuencias medias y altas. Finalmente en el quinto componente (5.3% de la varianza) sólo se identificó un rasgo con un valor positivo significativo. Este rasgo posee altas frecuencias en poblaciones nativas americanas prehistóricas de Norte América. Aunque poblaciones Norte Americanas, Afro y Euro descendientes presentaron frecuencias similares sugiriendo altos índices de flujo génico Amerindio y Europeo. La muestra de Inglaterra también presentó frecuencias altas de este carácter. Las demás poblaciones analizadas mostraron frecuencias intermedias.

## DISCUSION

### Orígenes e historia poblacional de los afro-colombianos

Varios estudios sugieren que los afro-colombianos son descendientes de algunos grupos Bantu-hablantes del Africa Occidental (Palacios, 1973; Del Castillo, 1982; Colmenares, 1997). Sin embargo, los análisis genéticos amplían considerablemente las posibles fuentes africanas (Keyeux, 1993; Bortolini et al., 1995; 1997; 2004; Keyeux y Bernal, 1997; Salas et al., 2004a; b; 2005a; b; Rodas et al., 2003). Igualmente la evidencia genética (Salas et al., 2004b; Martínez-Cruzado et al., 2005) sugiere la posibilidad de un componente Nofrancano en el pool genético Afro-Sur-Americano, sin embargo, la evidencia dental, histórica y cultural sugiere un origen Sub-Sahariano exclusivo, aunque mucho más diverso.

Por medio de registros históricos, Del Castillo (1982) propuso que en cuatro periodos distintos 1533-1580; 1580-1640; 1640-1740 y 1740-1810, los esclavos africanos que arribaron a Colombia provinieron de Senegal, Guinea, Cabo Verde, Sierra Leona, Congo, Angola, Benin, Dahomey, río Volta y golfo de Biafra, aunque el índice de flujo de esclavos no fue igual en todos los periodos. De Granda (1988) sugirió que desde los inicios y hasta la mitad del siglo XVIII los esclavos llegaron de Guinea, del Congo y de Sudán Occidental. Respecto al Pacífico Colombiano, Colmenares (1997) propuso que fueron introducidos esclavos provenientes de Senegambia, de las costas Ivori, Pimienta y de Oro así como del Golfo de Benin y del Africa Central.

Los datos genéticos muestran un escenario más complejo y diverso del origen africano de las poblaciones afro-colombianas contemporáneas. Keyeux et al. (2000) y Rodas et al. (2003) por ejemplo, a través de análisis del ADNmt sugieren que los esclavos provenían del Congo, Senegambia, Angola, de las costas del Oro e Ivory y de los golfos de Benin y Biafra. De acuerdo a la distribución del haplogrupo L3g del ADNmt, Bortolini et al. (2004) y Salas et al. (2004b), muestran una relación bastante cercana entre los afro-colombianos (Costa Pacífica) y Camerún. Salas et al. (2004a) también muestran una conexión evidente entre afro-colombianos y el Africa Occidental y Centro-Occidental.

La evidencia dental aquí presentada concuerda con los datos genéticos al sugerir que los ancestros de los afro-colombianos provienen por un lado del Africa Sub-Sahariana, específicamente de las regiones occidental y centro-occidental (la principal fuente de extracción de esclavos) y por el otro, aunque en menor medida, del oriente y sur-oriente africano. Las Figuras 2 y 3 muestran una clara relación entre Afro-americanos de Guapi y Africanos Sub-Saharianos. De hecho, los 11 rasgos en la dentición permanente con valores positivos significantes identifi-



cados en la Tabla 5 que están omnipresentes en el África Sub-Sahariana, también caracterizan a los afro-colombianos.

La relación fenética bastante cercana detectada aquí entre Guapi y Gabón, Congo, Pigmeos, Nigeria, Camerún, Togo y Benin se ve apoyada por diferentes líneas de evidencia histórica, lingüística, cultural y genética. Primero respecto a la relación con Gabón (incluyendo Pigmeos de Gabón y del Congo), Togo y Benin, De Granda (1988), Del Castillo (1982), Schwengler (1992) y Colmenares (1997), basándose en registros históricos, análisis de apellidos y en comparaciones de patrones culturales, concuerdan con este hallazgo dental. Así mismo Keyeux (1993), Keyeux et al. (2000) y Rodas et al. (2003), a través de análisis del ADNmt y HLA, sugieren que estas mismas regiones fueron las principales fuentes de extracción de esclavos traídos a Colombia. Por otro lado, respecto a la relación existente entre Guapi y Nigeria y Camerún, Keyeux (1993), Bortolini et al. (2004) y Salas et al. (2004a; 2005b), sugieren que los afro-colombianos de la Costa Pacífica tienen estrechas relaciones genéticas con estas dos regiones del Africa Centro-Occidental.

A pesar que previos estudios históricos (Palacios, 1973; Colmenares, 1997; Friedeman, 2000) y recientes análisis del ADNmt (Salas et al., 2005b), sugieran que Sengambia fue una de las más importantes fuentes de extracción de esclavos transportados a Colombia y a Sur América en general, este estudio dental sugiere una relación un poco más lejana de acuerdo al supuesto elevado número de esclavos provenientes de dicha región (ver posición de Senegambia y Tukulur, Figura 2).

Relaciones inesperadas aunque menos marcadas con el Oriente y el Sur-Oriente del África fueron evidentes en concordancia con recientes análisis del ADNmt (Salas et al., 2004a; b; 2005b). La Figura 2 muestra un cluster de poblaciones compuesto por Kenya, Tanzania y Sur Africa más o menos relacionados con los afro-colombianos. La Figura 3 también exhibe alguna relación entre Guapi y Sur Africa<sup>1</sup>. De Granda (1988) y Friedeman (2000), basándose en registros históricos, propusieron que en el siglo XVIII llegó al Sur-Occidente de Colombia un importante número de esclavos procedentes de Sudan y Mozambique. Este hallazgo dental posee explicación si tenemos en cuenta la posibilidad de que en esos embarques llegara un pequeño porcentaje de esclavos de Tanzania, Kenia y Sur Africa. Sin embargo no hay indicios históricos que corroboren esta hipótesis. Por lo tanto es más probable que la información genética y fenotípica Oriental y Sur-

<sup>1</sup> Algunas afinidades biológicas inesperadas exhibidas en la Figura 3 como Guapi-India se deben a la poca cantidad de rasgos que se pudieron obtener de las poblaciones de referencia, en este caso la India (Lucaks y Walimbe, 1984) y al flujo génico evidente entre algunos grupos, como sucedió con las muestras de Afro-Norte-Americanos y Euro-Norte-Americanos (Hanihara, 1968; Lease, 2003).

Oriental africana detectada en los afro-colombianos contemporáneos, se deba más a una mezcla étnica entre grupos de Sudan, Mozambique, Kenya y Tanzania ocurrida en Africa y trasladada posteriormente a Sur América durante la trata, que a un contacto directo. Otra posibilidad sugiere que las relaciones evidentes entre Sur América (Colombia) y el Africa Oriental y Sur Oriental se deben más a movimientos poblacionales prehistóricos causados por la expansión Bantu, que a un traslado directo de esclavos procedentes de dichas regiones africanas (Richards et al., 2004). En cualquier caso una inmigración directa desde Africa hacia Colombia (y otras regiones Suramericanas) parece la hipótesis menos fundamentada. El Africa Sur Oriental representada aquí por Mozambique, de hecho, jugó un rol más importante de lo que previamente se había asumido en la configuración del pool genético afro-Colombiano. Así de acuerdo a Salas et al. (2005b:857) “hay un confiable indicio de un componente de Mozambique en los afro-Colombianos [Costa Pacífica] dada la presencia del haplogrupo fundador característicamente Sur-Africano-Oriental L0a2 y además por la presencia del tipo L3e1\* típico de esta región”.

Resulta evidente que eventos históricos puntuales ocurridos en América han producido patrones de diferenciación fenotípica local y regional, los cuales a su vez han configurado la red de relaciones genéticas de cada grupo afro-americano con sus ancestros africanos. Sin embargo, la contribución africana es evidente y en algunos grupos permanece intacta.

Los pobladores de Guapi en el Pacífico Colombiano todavía exhiben gran variación fenotípica y genética similar a la de su fuente africana original. Una comparación superficial entre las muestras Afro-Americanas de Norte y Sur América revela importantes diferencias, sugiriendo diferenciación genética causada por distintas historias microevolutivas y a su vez por sus diferentes orígenes étnicos y geográficos. Sin embargo, ambos grupos Norte y Sur americanos comparten un origen Sub-Sahariano. Las diferencias tanto en las frecuencias dentales como en el nivel de asociación biológica entre afro-americanos de Norte y Sur América, son evidentes desde la dentición permanente y decidua. Este hecho confirma anteriores hipótesis (Delgado-Burbano, en prensa) sobre la prominente diferenciación étnica, geográfica, genética y fenotípica de los africanos que llegaron a diferentes regiones Americanas (en especial Norte y Sur América) hace más de 400 años.

### **Interpretaciones Microevolutivas**

En este análisis se detectaron aspectos evolutivos que posiblemente modificaron de forma leve la morfología dental de los afro-colombianos. Cinco rasgos en la dentición permanente mostraron variaciones de interés, de los cuales dos -forma en pala UI1 y pliegue acodado LM1- permiten sugerir una hipótesis de flujo génico.

Los tres restantes, reducción del hipocono UM1, fóvea anterior LM1 y cresta distal del trigónido LM1, presentaron cambios causados posiblemente por presiones selectivas. En la dentición decidua tres rasgos exhibieron cambios en las frecuencias que llamaron la atención, hipocono um2, cúspide 5 um2 y cresta distal del trigónido lm2, los cuales corroboran los hallazgos hechos en la dentición permanente.

Los incisivos en pala UI1 y pliegue acodado LM1 presentaron frecuencias relativamente altas, 16.8 y 49.1% respectivamente. Según Turner (1989) y Scott y Turner (1997), los dos primeros rasgos están relacionados con la división dental Sinodonte. Teniendo esto en mente y que Guapi comparte un territorio con grupos amerindios como Waunanas, Awas, Embera Catio, Emberas Sapidara y Cunas es muy factible que en el pasado haya habido flujo génico inter-étnico. El ACP sugiere que estos dos rasgos aportan poco a la variación entre muestras africanas dándole más peso a esta hipótesis. La inclusión de muestras amerindias en las comparaciones poblacionales con dentición permanente, hubiese podido aclarar mejor este aspecto, sin embargo, inconsistencias en las dicotomías entre investigadores no lo permitieron. En la dentición decidua el rasgo cresta distal del trigónido lm2 sufre un notable incremento en Guapi, 34.4%, en comparación con otros grupos afro-estadounidenses y africanos, cuya frecuencia cae entre 15 y 18%. Este importante aumento podría ser un indicio de flujo génico Amerindio, dado que este rasgo es considerado un marcador Sino-América (Scott y Turner, 1997). De hecho el grupo Nativo Pima presentó la frecuencia más alta después de Guapi y Memphis. Así mismo el rasgo C5 um2 en Guapi sufrió un considerable incremento el cual de acuerdo a Sciulli (1998) es propio del "complejo dental Mongoloide" cuyas frecuencias son más altas en poblaciones del Nor-este de Asia y en Nativos Americanos. Además, las poblaciones amerindias del Valle de Ohio analizadas aquí, presentan las frecuencias más altas de esta variante sugiriendo que es un marcador mayoritariamente amerindio o asiático. Estos hechos soportan la hipótesis de flujo génico amerindio aunque leve pero evidente en los habitantes de Guapi, tal y como ha sido mostrado con variantes moleculares en otras poblaciones del Pacífico colombiano (Salas et al., 2005b). Como se aprecia en la Figura 3, ninguna población amerindia o asiática posee una relación cercana con los afro-colombianos. Por otro lado es también posible que grupos Euro-descendientes también hayan influenciado en los cambios de la morfología dental de esta comunidad afro-colombiana (ver Figura 3 relación Guapi-Inglaterra). Sin embargo, no se encontraron rasgos diagnósticos que sustentaran dicha hipótesis, posiblemente porque los complejos dentales caucásico y africano poseen frecuencias de algunos rasgos bastante similares entre si (Irish, 1997; 2000; Mayhall et al., 1982).

Otros rasgos en ambas denticiones posiblemente reflejen la influencia de presiones selectivas. El primer rasgo es la reducción del hipocono UM2 cuya frecuencia y grados de expresión en Guapi son más bajos que en sus ancestros (71%

vs 90 y 100%). Una de las principales tendencias en la evolución de los homínidos es la reducción del tamaño y forma de los dientes, debido a cambios en la dieta y a la forma de preparación de los alimentos. Por medio de evidencias bioarqueológicas (Irish, 1993) se conoce que los ancestros de Guapi eran fundamentalmente agricultores y su dentición estaba básicamente adaptada a un tipo de dieta abrasiva y dura. Luego de su llegada a América y particularmente al Pacífico colombiano, se tuvieron que adaptar a un medio y forma de vida diferentes, ligado a un sistema económico y de subsistencia más basado en los recursos marítimos que en la agricultura. Esta hipótesis se ve ratificada por un reciente estudio de antropología nutricional (Tabares, 2003), el cual sugiere que los actuales “Guapienses” poseen una dieta bastante suave en comparación con los primeros habitantes de Guapi. Cambios sustanciales en los tipos de alimentos consumidos, así como en los métodos de preparación posiblemente modificaron el tamaño y forma de la dentición de esta comunidad afro-colombiana. La evidencia dental decidua corrobora este hecho dado que igualmente el hipocono (um1) presenta la frecuencia más baja de todas las poblaciones analizadas. Esto indica que la reducción del tamaño y forma de los molares fue considerable. Los cambios en las frecuencias de los otros dos rasgos pueden indicar influencia de presiones selectivas por cambios en el tipo de dieta y ambiente, sin embargo una explicación suficientemente sustentada hasta este punto no es posible.

En general, la herencia africana en Guapi se ha modificado levemente, no obstante las presiones selectivas influenciadas por cambios después del traslado al continente Americano, tanto en el tipo de dieta como en las condiciones ambientales, en los modos de subsistencia, en el medio sociocultural y esto sumado a contactos con grupos Amerindios y Caucásicos, han transformado lentamente el pool genético afro-colombiano contemporáneo. Si bien los resultados de esta investigación hasta este punto son válidos, más muestras afro-colombianas deben ser analizadas en conjunto con otros grupos Amerindios y Euro-descendientes de la región, para comprender mejor la historia y evolución de los africanos en Colombia.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis más sincero agradecimiento a la comunidad de Guapi por su ayuda y colaboración en esta investigación. Al Dr. Clark Spencer Larsen (Departamento de Antropología, Ohio State University) por su inmensa colaboración y ayuda en esta y otras investigaciones. A los Doctores Fred Grine (State University of New York, USA), Joel D Irish (University of Alaska, Fairbanks, USA), Debbie Guatelli-Steinberg y Paul W Sciulli (Ohio State University, USA); Patricia Smith

(Hebrew University, Israel); Maria C Bortolini (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil) y Antonio Salas (Unidad de Genética, Instituto de Medicina Legal, Universidad de Santiago de Compostela, España), por proporcionar información indispensable en esta investigación y por aclarar muchos interrogantes. Un especial agradecimiento a Joel D Irish (USA) y Rolando González-José (Argentina) por sus oportunos comentarios sobre este manuscrito. Deseo agradecer a Elizabeth Tabares, Astrid Preafán, William Martínez y Cristóbal Gnecco del Departamento de Antropología y Grupo de Investigación Antropos de la Universidad del Cauca por su colaboración. Reconozco la labor de los directores F.M. Carnese y H.M. Pucciarelli y las sugerencias de dos evaluadores anónimos. Esta investigación fue financiada en parte por un premio de COLCIENCIAS (proyecto No 1103-04-11985) y por los grupos de investigación Antropos y Antropacífico del Departamento de Antropología de la Universidad del Cauca, Colombia.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Alt KW y Türp JC (1998) Hereditary dental anomalies. En Alt KW, WF Rösing y M Teschler-Nicola (eds): *Dental Anthropology, Fundamentals Limits and Prospects*. New York, Springer Wien., pp.95-118.
- Bortolini MC, Silva-Jr WA, Zago MA, Elion J, Krishnamoorth R, Gonçalves VP y Pena SDJ (2004) The phylogeography of mitochondrial DNA haplogroup L3g in Africa and the Atlantic slave trade. *Am. J. Hum. Genet.* 74:523-524.
- Bortolini MC, Weimer TA, Salzano FM, Callegari-Jacques SM, Schneider H, Layrisse Z y Bonatto SL (1995) Evolutionary relationships between black South American and African Populations. *Hum. Biol.* 67:547-559.
- Bortolini MC, Zago MA, Salzano FM, Silva Jr WA, Bonatto SL, Da Silva MC y Weimer TA (1997) Evolutionary and anthropological implications of mitochondrial DNA variation in African Brazilian populations. *Hum. Biol.* 69:141-159.
- Colmenares G (1997) *Historia Económica y Social de Colombia II, Popayán una Sociedad Esclavista 1680-1800*. Bogotá, La Carreta Inéditos Ltda.
- Dahlberg AA (1963) Analysis of the American Indian dentition. En Brothwell DR (ed): *Dental Anthropology*. New York, Pergamon Press., pp.149-178.
- De Granda G (1988) Los esclavos del Chocó: su procedencia africana (Siglo XVIII) y su posible incidencia lingüística en el español del área. *Thesaurus* 43:65-80.
- Del Castillo NM (1982) *Esclavos Negros en Cartagena y sus Aportes Léxicos*. Bogotá, Instituto Caro y Cuervo.
- Delgado-Burbano ME Variación dental no-métrica y el tráfico de esclavos por el Atlántico: la ascendencia biológica y los orígenes geográficos de una población afro-Colombiana. *Revista Española de Antropología Física* (en prensa).

- Edgar JH (2002) Biological Distance and the African American Dentition. Phd. Dissertation. Ohio, Ohio State University.
- Edgar JH y Sciulli P (2004) Elongated premolar: A new morphological variant. *Dent. Anthropol.* 17:24-27.
- Friedeman N (2000) Huellas de africanía en la diversidad colombiana. En: *Geografía Humana de Colombia: Variación Biológica y Cultural*. Santa Fe de Bogota, D.C. Instituto Colombiano de Cultura Hispánica, pp.117-131.
- Grine F (1986) Anthropological aspects of the deciduous teeth of South African blacks. En Singer R y JK Lundy (eds): *Variation, Culture and Evolution in African Populations*. Johannesburg, Witwatersrand University Press, pp.47-83.
- Guatelli-Steinberg D, Irish JD y Lukacs JR (2001) Canary islands-north African population affinities: measures of divergence based on dental morphology. *Homo* 52:173-188.
- Hanihara K (1961) Criteria for classification of crown characters of the human deciduous dentition. *J. Anthropol. Soc. Nippon.* 69:27-45.
- Hanihara K (1963) Crown characters of the deciduous dentition of the Japanese-American hybrids. En Brothwell DR (ed): *Dental Anthropology*. London, Pergamon Press, pp.104-124.
- Hanihara K (1968) Morphological pattern of the deciduous dentition in the Japanese-American hybrids. *J. Anthropol. Soc. Nippon* 76:114-121.
- Hanihara K y Minamidate T (1965) Tuberculum accessorium mediale internum in the human deciduous lower second molars. *J. Anthropol. Soc. Nippon* 73:9-18.
- Irish JD (1993) Biological Affinities of Late Pleistocene Through Modern African Aboriginal Populations: The Dental Evidence. Ph.D. Dissertation. Arizona State University. Tempe. *University of Michigan. University Microfilms International*. Order Number 9320608.
- Irish JD (1997) Characteristic high- and low-frequency dental traits in Sub-Saharan African populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 102:455-467.
- Irish JD (2000) The Iberomaurusian enigma: North African progenitor or dead end? *J. Hum. Evol.* 39:393-410.
- Irish JD y Guatelli-Steinberg D (2003) Ancient teeth and modern human origins: An expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *J. Hum. Evol.* 45:113-144.
- Irish JD y Morris DH (1996) Supplemental description of the Bushman maxillary canine polymorphism. *S. Afr. J. Sci.* 92(77):351-353.
- Keyeux G (1993) Poblaciones negras de Colombia: Una primera aproximación molecular. *América Negra* 5:21-33.

- Keyeux G y Bernal J (1997) Molecular genetic studies and their relevance in tracing African admixture: Analysis of HLA II alleles class in Amerindian and African American Colombian populations. *América Negra* 13:135-146.
- Keyeux G, Rodas C y Bernal J (2000) Haplogrupos fundadores del DNA mitocondrial en poblaciones colombianas: aporte a los estudios en América. En: *Geografía Humana de Colombia: Diversidad Biológica y Cultural*. Santa Fe de Bogota, D.C. Instituto Colombiano de Cultura Hispánica, pp.453-466.
- Lease L (2003) Ancestral Determination of African-American and European American Deciduous Dentition Using Metric and Non-metric Analysis. Ph.D. Dissertation. Ohio, Ohio State University.
- Lukacs JR y Walimbe SR (1984) Deciduous dental morphology and the biological affinities of a Chalcolithic skeletal series from Western India. *Am. J. Phys. Anthropol.* 65:23-30.
- Martínez-Cruzado JC, Toro-Labrador G, Viera-Vera J, Rivera-Vega MY, Startek J, Latorre-Esteves M, Román-Colón A, Rivera-Torres R, Navarro-Millán IY, Gómez-Sánchez E, Caro-González HY y Valencia Rivera P (2005) Reconstructing the population history of Puerto Rico by means of mtDNA phylogeographic analysis *Am. J. Phys. Anthropol.* 128:131-155.
- Mayhall JT, Saunders SR y Belier PL (1982). The dental morphology of North American whites: a reappraisal. En Kurten B (ed): *Teeth: Form, Function and Evolution*. New York, Columbia University Press, pp.245-258.
- Morris DH (1965) The anthropological utility of dental morphology. Ph.D. Dissertation. Tucson Arizona, Department of Anthropology. University of Arizona.
- Nagai A y Kanazawa E (1998) Morphological variation of the lower premolars in Asian and Pacific populations. En Mayhall JT y T Heikkinen (eds): *Proceedings of the 11<sup>th</sup> International Symposium on Dental Morphology*. Finland, Oulu University Press, pp.157-166.
- Palacios PJ (1973) *La Trata de Negros por Cartagena de Indias*. Tunja, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
- Richards M, Macaulay V, Hill C, Carracedo A y Salas A (2004) The archaeogenetics of the dispersals of the Bantu-speaking peoples. En Jones M (ed): *Traces of Ancestry: Studies in Honor to Colin Renfrew*. Cambridge, McDonald Institute for Archaeological Research, pp.75-87.
- Rodas C, Gelvez N y Keyeux G (2003) Mitochondrial DNA studies show asymmetrical Amerindian admixture in Afro-Colombian and Mestizo populations. *Hum. Biol.* 75:13-30.
- Salas A, Richards M, Lareu MV, Scozzari R, Coppa A, Torroni A, Macaulay V y Carracedo A (2004a) The African diaspora: mitochondrial DNA and the Atlantic slave trade. *Am. J. Hum. Genet.* 74:454-465.

- Salas A, Torroni A, Richards M, Quintana-Murci L, Hill C, Macaulay V y Carracedo A (2004b) Reply to Bortolini et al. *Am. J. Hum. Genet.* 75:524-526.
- Salas A, Carracedo A, Richards M y Macaulay V (2005a) Charting the ancestry of African Americans. *Am. J. Hum. Genet.* 77:676-680.
- Salas A, Richards M, Lareu MV, Sobrino B, Silva S, Matamoros M, Macaulay V y Carracedo A (2005b) Shipwrecks and founder effects: divergent demographic histories reflected in Caribbean mtDNA. *Am. J. Phys. Anthropol.* 128:855-860.
- Sasaki K y Kanazawa E (1998) Morphological traits on dentino-enamel junction of lower deciduous molar series. En Mayhall JT y T Heikkinen (eds): *Proceedings of the 11<sup>th</sup> International Symposium on Dental Morphology*. Finland, Oulu University Press, pp.167-178.
- Schwengler A (1992) Hacia una arqueología afro-colombiana: restos de tradiciones religiosas Bantúes en una comunidad negro-colombiana. *América Negra* 4:35-82.
- Sciulli PW (1990) Deciduous dentition of a Late Archaic population of Ohio. *Hum. Biol.* 62:221-245.
- Sciulli PW (1998) Evolution of the dentition prehistoric Ohio Valley Native Americans: II. Morphology of the deciduous dentition. *Am. J. Phys. Anthropol.* 106:189-205.
- Scott RG (1980) Populations variation of Carabelli's trait. *Hum. Biol.* 52:63-78.
- Scott RG y Turner CG II (1997) *The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and its Variation in Recent Human Populations*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Tabares RE (2003) Guapi: identidad y aspectos históricos del consumo alimenticio. *Antropacífico* 1(2):48-64.
- Tocheri MW (2002) The effects of sexual dimorphism, asymmetry, and inter-trait association on the distribution of the thirteen deciduous dental nonmetric traits in a sample of Pima Amerindians. *Dent. Anthropol.* 15:1-8.
- Townsend GC, Yamada H y Smith P (1990) Expression of the entoconulido (sixth cusp) on mandibular molar teeth of an Australian aboriginal population. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82:267-274.
- Turner CG II (1989) Teeth and prehistory in Asia. *Sc. Am.* 260(2):70-77.
- Turner CG II, Nichol CR y Scott RG (1991) Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental Anthropology System. En Kelley MA y CS Larsen (eds): *Advances in Dental Anthropology*. New York, Willey-Liss, pp.13-31.
- Tyrrel AJ y Chamberlain AT (1998) Non-metric trait evidence for modern human affinities and the distinctiveness of Neanderthals. *J. Hum. Evol.* 34:549-554.



- van Reenen F, Reid C y Butler P (1998) Morphological studies on human premolar crowns. En Mayhall J y T Heikkinen (eds): Proceedings of the 11<sup>th</sup> International Symposium on Dental Morphology. Finland, Oulu University Press, pp.192-205.
- Zoubov AA (1997a) El Concepto de Antropología Dental. Taller de Peritación Antropológica. Bogotá, Departamento de Antropología. Universidad Nacional de Colombia.
- Zoubov AA (1997b) Metodología para el Registro y Estudio de Rasgos Dentales Morfogenéticos. Taller de Peritación Antropológica. Bogotá, Departamento de Antropología. Universidad Nacional de Colombia.