



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Física

MODELOS DE DIFUSIÓN APLICADOS AL POBLAMIENTO DE LAS AMERICAS

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor
de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Físicas

por
Lic. Luis Angel Martino
Director de Tesis: **Dra. Ana Osella**
Lugar de Trabajo: **Grupo de Geofísica
Aplicada y Ambiental**

Octubre de 2008
©Luis Martino, 2008

*Para Yanina y Federica,
los soles de mi vida*

Resumen

Se presenta un modelo de reacción-difusión que utiliza la ecuación de Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov aplicada a la dispersión en nuevos territorios de especies animales, resolviendo numéricamente la ecuación para sistemas complejos que poseen diferentes ambientes en los cuales la velocidad de propagación depende de cada uno de ellos.

Se desarrollaron dos tipos de soluciones para la difusión anisótropa: la primera de ellas de tipo determinista permite observar el comportamiento del frente de invasión de la población; la segunda solución es de tipo estocástica, lo cual permite realizar el seguimiento de cada uno de los individuos de la población, permitiendo colocar variables como la vida media, o la posibilidad de reproducirse.

La solución estocástica obtenida se complejizó luego para tener en cuenta la variabilidad genética, estudiando en estos casos los efectos de los “cuellos de botella genéticos” en una población que realiza la invasión de un nuevo territorio.

Estos modelos se aplican para simular la dispersión inicial de homínidos en Las Américas. La aplicabilidad del modelo se basa en evidencia antropológica, paleoambiental y genética, suponiendo además que la tribu cazadoras-recolectoras que ingresaron al continente poseían una alta tasa de movilidad, siendo de carácter nómada. Los resultados obtenidos en las simulaciones numéricas se compararon con datos de fechados de sitios arqueológicos, excavaciones y propiedades físicas de cráneos a lo largo del continente, con el objetivo de descartar o aceptar distintos escenarios para el poblamiento inicial Americano.

Los resultados obtenidos permitieron acotar estos escenarios del poblamiento americano definiendo una tasa mínima de crecimiento de la población para conseguir una invasión compatible con todos los hechos arqueológicos. De acuerdo con las simulaciones realizadas concluimos, tal como predice la evidencia genética, que la dispersión de homínidos por Las Américas pudo sufrir el efecto de dos cuellos de botella: uno ubicado

en la zona de Panamá y otro en la isla de Tierra del Fuego, perdiendo variabilidad genética en ambos casos.

Palabras claves: Dinámica de poblaciones, ecuación de difusión, solución numérica, poblamiento inicial americano

DIFFUSION MODELS APPLIED TO THE AMERICA'S INITIAL SETTLEMENT

Abstract

A reaction-diffusion model is presented using the Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov equation applied to the dispersal of animal species in new territories. The equation is numerically solved for complex systems with differing environments in which the speed wave depends on each of these.

Two types of solutions for the anisotropic diffusion were developed –the former is a deterministic solution which allows observation of the behavior of the population's wave of advance; the latter is a stochastic solution, which allows follow-up of each inhabitant of the population, where variables such as life expectancy or reproducibility can be used.

The stochastic solution obtained was later made more complex in order to include genetic variability. Here the effects of genetic bottlenecks were examined in a population invading new territory.

These models are applied to simulate the initial dispersal of hominids in the Americas. The model's applicability is based on anthropological, paleo-environmental and genetic evidence. Also, it is assumed that the hunting-gathering tribes entering the continent had a high mobility rate due to the fact that they were nomadic. The results from the numerical simulations were compared with data from archeological site datings, excavations and physiological properties of skulls along the American continent, with the aim to rule out or accept different scenarios for the initial settlement of the Americas.

The results led us to reduce these American settlement scenarios and establish a minimal population growth rate in order to obtain an invasion which would be consistent with all the archeological facts. Based on the simulations carried out, we conclude that, as predicted by genetic evidence, hominid dispersal in the Americas could have suffered the effect of two bottlenecks –one in the Panama area and the other on the Tierra del Fuego island, both of them with a loss of genetic variability.

Keywords: Population dynamics, diffusion equation, numerical solution, America's initial settlement

Agradecimientos

A mis dos amores Yani y Fede por el apoyo en casa, sobre todo estos últimos tiempos en los cuales los fines de semana casi no existí.

A Ana por su amistad, la paciencia y sobre todo por ser una excelente directora de tesis estando cada vez que hacía falta.

A José por su invaluable apoyo desde el punto de vista antropológico y por que es uno de los pilares en los cuales se soporta este trabajo.

A mis viejos y a Gaby por su soporte y el aguante de pasar por ahí quince o veinte días sin ver a su nieta (sobrina).

A los chicos (y no tan chicos) del grupo (Matías, Patricia, Nestor, Ernesto, Eugenia, Victoria) por la buena onda y por bancarme más de seis años dando vueltas por ahí.

A la gente de Inlab por el apoyo y el aliento hacia el final (cuando todo se hace más difícil).

Índice general

1. Introducción	5
1.1. La dinámica poblacional	6
1.1.1. La dispersión como un proceso bajo múltiples presiones selectivas	6
1.1.2. La dispersión como una conducta co-dependiente	7
1.1.3. La dispersión y los rasgos co-evolutivos	8
1.2. Los modelos poblacionales	9
2. Resolución Isótropa Determinista	13
2.1. Formulación numérica	16
2.1.1. Método estándar	17
2.1.2. Método de nueve puntos	20
2.2. Discretización de la ecuación F-KPP	23
2.2.1. Estudio del modelo	24
3. Resolución Anisótropa Determinista	29
3.1. Ecuación F-KKP	30
3.2. Estudio del modelo	33
3.2.1. Dispersión en sistemas paralelos de distinto D	34
3.2.2. Variaciones graduales de D	37
4. Resolución Anisótropa Estocástica	39
4.1. Generación de números al azar	41
4.2. Ecuación de Fisher	44
4.2.1. Migración	44
4.2.2. Crecimiento Poblacional	48
4.2.3. Algoritmo utilizado	49
4.3. Simulaciones numéricas	51
4.3.1. Distribución de la población	51

4.3.2.	Comparación de las soluciones estocásticas y deterministas	53
4.3.3.	Obtención de la tasa mínima de crecimiento poblacional	55
5.	Factores influyentes en la dispersión de homínidos	57
5.1.	La dispersión humana por nuevos ambientes	58
5.1.1.	El modelo PCM	61
5.1.2.	Otros modelos	62
5.2.	Inicio del poblamiento	63
5.2.1.	Los ancestros del paleoindio americano	63
5.2.2.	Datación de la invasión	64
5.2.3.	Cantidad de colonizadores	67
5.3.	Evidencia Antropológica	67
5.3.1.	Sitios arqueológicos tempranos	68
5.3.2.	Puntas de proyectil en Norteamérica	74
5.3.3.	Diferenciación craneofacial en América	77
5.4.	Los Mapas Paleoambientales	78
5.4.1.	La época glacial 18000-15000 rcybp	79
5.4.2.	Los comienzos de la deglaciación 15000-12000 rcybp	81
5.4.3.	El fin de la deglaciación: 12000-10000 rcybp	82
5.4.4.	Holoceno temprano: 9000-6000 rcybp	83
5.4.5.	Los corredores ambientales	85
6.	Poblamiento de las Américas	87
6.1.	Variables del modelo	87
6.1.1.	Variables antropológicas	88
6.1.2.	Variables ambientales	89
6.2.	Solución isótropa determinista	91
6.3.	Solución anisótropa determinista	93
6.4.	Solución estocástica	98
7.	Los cuellos de botella como modificadores de la población	103
7.1.	Los cuellos de botella	105
7.2.	Evolución de ADN mitocondrial en especies invasoras	106
7.2.1.	Estudio del modelo	106
7.2.2.	¿Cómo se interpretan los resultados?	107
7.2.3.	Simulaciones numéricas	108

7.3. El caso Americano	113
7.4. Simulaciones numéricas	115
8. Conclusiones	119

Capítulo 1

Introducción

“La supervivencia en la Tierra es un asunto de asombrosa complejidad. De los miles y miles de millones de especies de cosas vivas que han existido desde el principio del tiempo, la mayoría (se ha llegado a decir que el 99%) ya no anda por ahí. Y es que la vida en este planeta no sólo es breve sino de una endeblez deprimente. Constituye un curioso rasgo de nuestra existencia que procedamos de un planeta al que se le da muy bien fomentar la vida, pero al que se le da aún mejor extinguirla”.

Bill Bryson (1975)

Diferentes ciencias han comenzado a poner especial interés en los distintos aspectos relacionados con los procesos de dispersión de las especies (Gadgit (1971), Clobert et al. (2001)) debido a su relevancia en la historia evolutiva de las mismas. Desde un punto de vista ecológico, la dispersión repercute tanto en la dinámica y en la continuidad de rasgos de una población, como en la distribución, abundancia y persistencia de las comunidades en un ambiente o en una región. Evolutivamente, entender los procesos de dispersión tanto en el aspecto genético como cultural (intra y entre poblaciones) ayuda a conocer cómo son los procesos de adaptación local, diversificación, extinción y modificación de rasgos en la historia de vida de una especie. Estas peculiaridades han hecho que recientemente los estudios sobre los procesos de dispersión de diferentes especies se transformen en un integrador de diferentes campos de los estudios evolutivos y de la ecología del comportamiento (Ferriere et al., 2000).

1.1. La dinámica poblacional

Los estudios sobre la dinámica de poblaciones se enfocan en una serie de situaciones a tener en cuenta a lo largo de la historia de vida de cierta especie. Aspectos a considerar son la viabilidad y la persistencia de la población en el tiempo y espacio. La dispersión puede tener efectos sobre estos aspectos, e incluso influenciar y mediar sobre distintos factores genéticos y ecológicos como también culturales (Commins et al., 1980). Por ejemplo, la acumulación de mutaciones en una población es un factor genético que puede aumentar su riesgo de extinción. Como contraparte, poblaciones con una fuerte conducta de selección de hábitat y con reducción de los costos de elección, disminuyen sus riesgos de extinción. Es esperable que la dispersión reduzca el riesgo de extinción en las metapoblaciones y por lo tanto permita que parte de un grupo genético y cultural persista, incluso bajo condiciones extremas (Olivieri et al., 1995).

En general, la dispersión se da en ambientes heterogéneos (Levin et al., 1984). Es por ello que es importante conocer las relaciones entre la dinámica de las poblaciones y el impacto ecológico asociado. Estas relaciones son muy complejas pero pueden ser analizadas a través de diferentes modelos evolutivos, como por ejemplo modelos basados en la “teoría de juegos”, aún cuando se simplifica su estudio. Otra forma de analizar la dinámica adaptativa de la dispersión es tener en cuenta las presiones selectivas y los cambios que producen en las poblaciones (Holt y McPeck, 1996).

En definitiva, la relación entre la dispersión de una población y su dinámica produce cambios, sean éstos adaptativos, genéticos y/o culturales. Estos cambios son los que finalmente gobiernan los procesos asociados con la supervivencia de cierta especie y permiten su persistencia en un determinado lugar a través del tiempo.

1.1.1. La dispersión como un proceso bajo múltiples presiones selectivas

Estudios biológicos recientes han mostrado que la dispersión responde a un sinnúmero de factores; en definitiva, de múltiples presiones selectivas (Gandon y Michalakis, 2001). Entre ellas podemos mencionar el tipo de estructura de la población, el parentesco de los individuos involucrados en el proceso y costos asociados con la propia dispersión, entre otros.

Por ejemplo, la estructura genética de una población no es necesariamente un parámetro fijo a lo largo del tiempo. Muy por el contrario, la forma, modo y tiempo de la dispersión de individuos influencia y modifica asimismo la estructura genética de un grupo, teniendo resultados evolutivos inesperados para la población.

Por otro lado, estudios en mamíferos han mostrado que en general los costos de la dispersión son mucho más bajos de lo que se supone y que la endogamia parece ser uno de los factores selectivos dominantes (Cohen y Motro, 1989) a la hora de realizar una dispersión.

Estos costos producidos en la dispersión dependerán directamente de la variable espacial, siendo esperable que los costos más bajos se den en aquellas de dispersiones cortas. Por el contrario, serán altos para dispersiones más distantes, aún cuando los beneficios quizás sean mayores si se colonizan ambientes vacíos en donde la competencia sea menor.

También se debe tener en cuenta que podría existir una variación en la distribución de los géneros en dispersiones a larga distancia (Ferriere et al., 2000).

El grado de heterogeneidad de los ambientes así como su productividad diferencial tienen una estrecha relación al seleccionar la dispersión como una conducta (Ims y Hjermand, 2001). La población se encontrará en una situación estable mientras que no exista una presión que implique como efecto la realización de una dispersión; sin embargo, no podemos esperar que la permanencia en cierto ambiente sea temporalmente homogénea (Levin et al., 1984), en especial cuando los recursos dependen de variables que en general son estocásticas.

Para espacios vacíos y/o nuevos, la forma de la dispersión se relaciona con la capacidad de colonizar estos ambientes, dependiendo ello de:

- Calidad de los ambientes.
- Presencia de predadores y/u otros competidores.
- Tasa de crecimiento de la población.
- Conductas sociales intra e inter grupos.
- Competencia entre familia y descendientes.

Todos estos factores hacen de la dispersión un efecto poco predecible que puede iniciarse en cualquier período, incluso durante épocas en las cuales la población parece encontrarse en perfecto equilibrio con el medio circundante.

1.1.2. La dispersión como una conducta co-dependiente

De acuerdo con estudios experimentales tanto en aves como en mamíferos, existen condiciones internas y externas a una población que son necesarias para su dispersión

(Hansky, 1999). Una de ellas es la necesidad de encontrar un ambiente que permita mantener en forma estable a la población (Kokko y Lundberg, 2001). Otra está relacionada con la presencia de predadores, lo que se traduce en conductas diferenciales, como la de evadir y/o eludir espacios en el cual existan especies potencialmente dañinas. Esto puede traer como consecuencia una mayor movilidad y/o rango de acción.

La presencia de enfermedades parecería también impulsar la colonización de hábitats nuevos, rehuirlos o retraerse (Silva et al., 2001). Asimismo, conductas sociales, como por ejemplo la expulsión de jóvenes en edad reproductiva, tienen como consecuencia que la población se propague en el espacio. A estos simples ejemplos podemos sumarle las características de los ambientes. La relación entre ambiente y el grado de complejidad tecnológica de una población determinan en parte el rango temporal de permanencia, y por lo tanto es un factor a tener en cuenta en los estudios de dispersión. Así, en el caso humano, el conocimiento tecnológico disponible puede posibilitar y/o impulsar conductas nuevas que modifiquen a las empleadas en espacios ya conocidos. Por ejemplo, que una población cuente con una tecnología que le permita conservar temporalmente alimentos puede aumentar su permanencia en un espacio determinado y/o permitir rangos de acción más amplios no dependientes de ellos.

1.1.3. La dispersión y los rasgos co-evolutivos

La dispersión no es un rasgo único y aislado dentro de una especie (Johnson y Gaines, 1990). Depende de las características fisiológicas, morfológicas, comportamentales, entre muchas otras, presentes en la historia de vida de la población. Algunas de las relevantes son:

1. La conducta de selección de hábitat (p.e. reduciendo o aumentando sus costos).
2. Las costumbre de fusión-fisión.
3. La forma azarosa o no de los asentamientos y uso de espacio.
4. La existencia de un patrón de co-dispersión con otras especies.

Por ejemplo, es esperable que bajo ambientes altamente impredecibles, la dispersión y el asentamiento azarosos sean las prácticas más seguras para una población, mientras que los asentamientos más estables se darán en zonas de variabilidad ambiental predecible.

La relación co-evolutiva que una especie establece con otra contribuye en parte a la forma, modo y tiempo de la dispersión (Harrison y Taylor, 1997). Por ejemplo, existen

procesos co-evolutivos entre la especie humana y algunos vegetales que muestran cómo grupos o sectores sociales de una población modifican sus pautas de movilidad debido al desarrollo o extinción de ciertas especies que afectan la supervivencia en una región dada.

Esta enumeración de aspectos hacen que la dinámica poblacional sea un problema sumamente complejo de estudiar, teniendo distintas direcciones para poder ser atacado, ya sea desde el punto de vista netamente matemático o desde lo social.

Sin embargo, es posible realizar modelos relativamente simples para poder explicar ciertos comportamientos globales, cuando una especie se encuentra realizando una dispersión.

1.2. Los modelos poblacionales

Los modelos de reacción-difusión son una buena aproximación para el estudio de modelos de dispersión de especies animales. En el año 1937 Fisher (1937) en Estados Unidos y Kolmogorov, Petrovsky, y Piskunov (1937) en Rusia, publicaron los trabajos pioneros que han sido ampliamente estudiados desde el punto de vista físico-matemático (p.e. Abramson et al. (2001); Gilding y Kersner (2005); Guo y Morita (2005)) y aplicados a casi todas las especies vivas, para describir los comportamientos asociados a la movilidad y crecimiento de poblaciones (p.e. Boone et al. (2006); Tyson et al. (2007)).

Los ambientes que sustentan especies vivas están formados por un mosaico de diferentes tipos de hábitats. Las zonas de alta capacidad de sustento (por consiguiente de alta densidad poblacional) se encuentran rodeadas por regiones menos favorables.

Esto se encuentra en la actualidad exacerbado para especies animales debido a que la actividad humana afecta al medio ambiente destruyendo por completo recursos y generando zonas llamadas “reservas naturales” o “bosques vírgenes”, en las cuales las especies animales deben refugiarse. Sin embargo, esta fragmentación de los ambientes va más allá de la obra humana, ya que en la historia existen infinitos ejemplos de fragmentación por causas naturales (erupciones volcánicas, glaciaciones, transformación de hábitats).

Para entender cómo una dada población interactúa con un espacio fragmentado es necesario desarrollar modelos que tomen en cuenta esta heterogeneidad ambiental. Otro aspecto a tener en cuenta es el comportamiento de las especies en las zonas de transición entre ambientes que pueden actuar de aceleradores/atrasadores de la difusión.

Los modelos de reacción-difusión se han resuelto en general de forma isótropa, a lo sumo incorporando la existencia de distintos ambientes que influyen sólo en la tasa de crecimiento poblacional (Steele et al., 1998). Sin embargo, estos modelos no permiten

considerar la variabilidad de velocidad de dispersión respecto de los diferentes ambientes ni eventos especiales como la presencia de corredores ambientales, a lo largo de los cuales se agiliza la dispersión.

Dentro de este contexto, el objetivo de este trabajo de tesis consiste en el estudio de los efectos de la heterogeneidad y las interfaces entre diferentes ambientes, cuando se realiza una dispersión por un nuevo ambiente. Esto implica la solución de la ecuación de difusión para medios anisótropos (tanto de forma determinista como estocástica) y su posterior aplicación al poblamiento inicial americano por parte de tribus cazadoras recolectoras originarias del noroeste asiático. Se estudia además la variabilidad genética que se produce cuando una población es sometida a cuellos de botella con el objetivo de obtener un modelo que permita entender la distribución genética de las tribus “nativas americanas”.

Para cumplir con estos objetivos el presente trabajo se organizará de la siguiente manera:

En el capítulo 2 se analiza y caracteriza un modelo de evolución temporal y espacial aplicado a especies invasoras por medios isótropos, obteniendo la solución y discutiendo la aplicabilidad del mismo en diferentes escenarios.

En el capítulo 3 se obtiene una solución para el modelo F-KPP para medios anisótropos, poniendo especial atención en la definición y efecto que producen los corredores ambientales en la dispersión de individuos por nuevos ambientes, estudiando las similitudes y diferencias del modelo respecto de la solución isótropa.

En el capítulo 4 se presenta una solución estocástica de la ecuación F-KPP para medios anisótropos. Esta solución permite modelar la migración y consecuente ocupación de nuevos ambientes de una población dada, con la posibilidad de seguir la evolución de los individuos que la componen y define una tasa de crecimiento mínima para que se realice una invasión exitosa.

En el capítulo 5 se estudian las variables paleoecológicas, antropológicas y paleofisiológicas para definir las variables involucradas en el modelo desarrollado con el objetivo de aplicar el mismo en la dispersión inicial de homínidos por Las Américas. Se analizan a su vez, las similitudes y diferencias de los distintos modelos de población propuestos hasta la actualidad, discutiendo los posibles escenarios de invasión, así como las posibles fechas de ingreso del homínido al continente Americano.

En el capítulo 6 se aplican las diferentes soluciones del modelo al poblamiento inicial homínido del continente americano, estudiando similitudes, diferencias y la aplicabilidad de cada una de las soluciones; acotando las variables con el objetivo de obtener el modo

de dispersión que se ajuste mejor con los hechos antropológicos.

En el capítulo 7 se modifica el modelo desarrollado a fin de estudiar la evolución de la variabilidad genética del ADN mitocondrial de la especie invasora. El objetivo principal es observar la redistribución del mismo cuando una población atraviesa un cuello de botella y aplicarlo a la dispersión de homínidos en Las Americas, a fin de comparar los resultados obtenidos con la distribución genética antigua del continente.

Finalmente, en el capítulo 8 se detallan las conclusiones de este trabajo y las posibles perspectivas para trabajos futuros.

Capítulo 2

Resolución Isótropa Determinista

“Todo conocimiento esencialmente nuevo nos coloca otra vez en la situación de Colón, que tuvo el valor de abandonar toda la tierra conocida hasta entonces”.

Werner Heisenberg

Existen muchos tipos de modelos analíticos para la difusión y la distribución espacial y temporal de organismos biológicos; dentro de éstos, los modelos de reacción-difusión juegan un rol importante en la descripción de este tipo de fenómeno. Las migraciones pueden asociarse con un estado de no-equilibrio que comienza desde una perturbación externa, por ejemplo el ingreso de cierta especie en un nuevo territorio ingresando al mismo a través de un istmo; luego, la población se disemina por las regiones vecinas utilizando mecanismos de difusión, pasando de un estado estacionario a la propagación de una onda viajera.

Este comportamiento puede ser descrito como un fenómeno difusivo más un término que toma en cuenta el crecimiento poblacional. Uno de los modelos más utilizados en dinámica poblacional es el modelo propuesto por Fisher (Fisher, 1937) para la forma de avance de un gen dominante, modelo estudiado casi simultáneamente por Kolmogorov, Petrovsky y Piskunov (Kolmogorov et al., 1937) (ecuación F-KPP). Este modelo fue posteriormente generalizado para el caso de invasiones territoriales por parte de especies animales y es ampliamente utilizado en la actualidad (e.g., Shigesada (1980), Williamson (1996)).

La ecuación F-KPP describe el crecimiento de una dada población, en cierto lugar, como función de la tasa de crecimiento intrínseca, la movilidad media de la población y la capacidad de sustento del medio. Las principales hipótesis que utiliza son:

- La población no puede crecer ilimitadamente en un espacio acotado.
- El ritmo de crecimiento depende tanto del espacio ocupado como de la cantidad de población que existe en el mismo.
- La población, en ausencia de predadores, se difunde buscando nuevos ambientes ocupándolos hasta agotar su sustento.

En suma, para una dada densidad de población $n(x, y)$ su evolución temporal se encuentra definida por dos términos:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \alpha n \left(1 - \frac{n}{K}\right) + \nabla \cdot (D \nabla n) \quad (2.1)$$

El primer término, $(\alpha n(1 - \frac{n}{K}))$, define el crecimiento poblacional, donde α es el coeficiente de crecimiento máximo intrínseco de la población (también llamado parámetro malthusiano en homenaje a los aportes de T. R. Malthus en esta área) y $K(x, y)$ es la capacidad límite de sustento del ambiente (número de individuos que soporta el ambiente por unidad de superficie).

Esta expresión llamada comúnmente “función logística”, ampliamente utilizada en ecología teórica, deriva de un desarrollo observacional realizado por Verhulst (1838) bajo cuatro supuestos:

- La población se encuentra en equilibrio sólo en el caso en que el número de individuos sea igual a la capacidad de sustento ($n = K$).
- Si el número de pobladores está inicialmente por debajo de la capacidad de sustento del ambiente, la población crecerá hasta alcanzar como máximo el punto de equilibrio.
- A medida que la población se acerca a dicho coeficiente su crecimiento es cada vez más lento.
- En caso que la población supere inicialmente a la capacidad de sustento, decrecerá rápidamente hasta alcanzar el valor de equilibrio $n = K$

El comportamiento de esta función respecto de la densidad de la población se puede analizar más fácilmente si se la reescribe de la forma $(\alpha n - \frac{\alpha n^2}{K})$. Si $n = 0$ no existe crecimiento poblacional; cuando $n \rightarrow 0$ el primer término domina por sobre el segundo, por lo cual $n(t)$ posee una forma casi exponencial; a medida que n se acerca a K el crecimiento se aproxima a cero, por lo cual $n(t)$ posee un comportamiento asintótico para $t \rightarrow \infty$. En

caso de ser $n > K$ la población decrece rápidamente tendiendo asintóticamente hacia el valor $n = K$. La máxima tasa de crecimiento se obtiene para $n = K/2$ siendo $\alpha_{max} = \frac{\alpha K}{4}$. En la Figura 2.1 puede observarse, como ejemplo, la evolución temporal de una población con distintos valores iniciales de n : $n \rightarrow 0$ y $n \rightarrow K$.

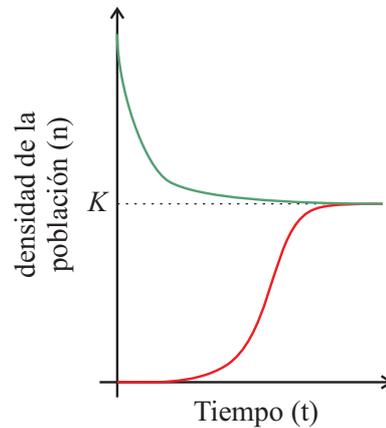


Figura 2.1: Evolución de la población para dos valores iniciales uno con $n \rightarrow 0$ (rojo) y otro con $n > K$ (verde)

El segundo término de la ecuación 2.1, $(\nabla \cdot (D\nabla n))$, se encuentra asociado con la dispersión de la población, siendo D el coeficiente de difusión. Esta descripción asume que el frente de avance de una especie invasora en un territorio nuevo (sin ocupar) se comporta en forma difusiva, de modo que el frente invasor se despliega como onda propagándose en un medio isótropo.

Se han realizado gran cantidad de trabajos y estudios respecto a sistemas descritos por la ecuación 2.1, especialmente para sistemas sin condiciones de borde (Abramson et al., 2001). Debido a su condición de ecuación no-lineal, la búsqueda de la solución del sistema se convierte en un trabajo complejo. Se han utilizado distintos métodos analíticos para resolver esta ecuación; dentro de los trabajos más recientes podemos mencionar los de Izús et al. (1997), Abramson et al. (2001), King y McCabe (2002) y Olmos y Shizgal (2006).

La solución formal de los modelos en una dimensión da como resultado ondas viajeras estacionarias. Cuando el modelo se extiende a dos o tres dimensiones, la forma del frente de onda cambia con el tiempo, tendiendo asintóticamente a una onda viajera estacionaria. En dos dimensiones, además de las ondas planas existen otros tipo de soluciones, con diferentes velocidades de propagación. En particular, Brazhnik y Tyson (1999b) identificaron cinco soluciones diferentes para sistemas conformados por un medio espacialmente uniforme y libre de condiciones de borde: la onda plana, ondas que poseen un frente de

propagación oscilante en el espacio y tres tipos más de diferentes formas y velocidades de propagación. Sin embargo, no es posible obtener una solución analítica exacta de tipo onda plana cuando existen condiciones de contorno. Brazhnik y Tyson (1999a) resolvieron la ecuación para sistemas en dos dimensiones, utilizando un medio rectangular cuyo ancho era mucho mayor que su altura, suponiendo además que no estaba permitido el flujo a través de los bordes. En este caso particular encontraron que sólo dos modos de propagación sobrevivían de los cinco hallados anteriormente (ondas planas y ondas oscilantes) debido a que en estas condiciones el frente de expansión se aproximaba al caso en una dimensión. En otros casos, Izús et al. (1997), resolvieron la ecuación utilizando una versión linealizada sujeta a condiciones de borde con reflexión parcial.

En geometrías más complejas, la ecuación debe analizarse en forma numérica; para esto se han utilizado diferentes tipos de desarrollos. Por ejemplo Feng y Li (2006) utilizaron métodos integrales y Gunzburger et al. (2006) resolvieron la ecuación utilizando el método de elementos finitos.

En este capítulo se resolverá la ecuación en dos dimensiones sujeta a condiciones de borde del tipo Dirichlet para medios isótropos, utilizando el método de diferencias finitas.

2.1. Formulación numérica

Si se considera el problema de difusión en dos dimensiones tomando a la variable D como constante, el término convectivo resultará nulo. Se puede a su vez realizar el cálculo en un espacio rectangular de dimensiones H y L en las direcciones x e y respectivamente, la ecuación (2.1) se reduce a:

$$\begin{aligned} \frac{\partial n(x, y, t)}{\partial t} &= D \nabla^2 n(x, y, t) \\ \frac{\partial n(x, y, t)}{\partial t} &= D \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) n(x, y, t) \end{aligned} \quad (2.2)$$

suponiendo condiciones de contorno de tipo Dirichlet:

$$n(0, y, t) = 0 \quad (2.3)$$

$$n(H, y, t) = 0 \quad (2.4)$$

$$n(x, 0, t) = 0 \quad (2.5)$$

$$n(x, L, t) = 0 \quad (2.6)$$

$$\frac{\partial n}{\partial t}|_{i,j,t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}|_{i,j,t} + D \frac{\partial^2 n}{\partial y^2}|_{i,j,t} \quad (2.7)$$

$$\frac{n_{i,j,t+\Delta t} - n_{i,j,t}}{\Delta t} = D \frac{n_{i+1,j,t} - 2n_{i,j,t} + n_{i-1,j,t}}{h^2} + D \frac{n_{i,j+1,t} - 2n_{i,j,t} + n_{i,j-1,t}}{l^2} + \mathcal{O}(2) \quad (2.8)$$

Despejando $n_{i,j,t+\Delta t}$ se tiene que:

$$n_{i,j,t+\Delta t} = s_x(n_{i+1,j,t} + n_{i-1,j,t}) + s_y(n_{i,j+1,t} + n_{i,j-1,t}) + (1 - 2s_x - 2s_y)n_{i,j,t} + \mathcal{O}(2) \quad (2.9)$$

en donde:

$$s_x = \frac{D\Delta t}{h^2} \quad (2.10)$$

$$s_y = \frac{D\Delta t}{l^2} \quad (2.11)$$

En caso que $h = l$ se tiene que $s_x = s_y = s$; entonces:

$$n_{i,j,t+\Delta t} = n_{i,j,t} + s(n_{i+1,j,t} + n_{i-1,j,t} + n_{i,j+1,t} + n_{i,j-1,t} - 4n_{i,j,t}) + \mathcal{O}(2) \quad (2.12)$$

Numéricamente el parámetro s define la estabilidad de la solución; según Lapidus y Pinder (1982) la aproximación posee un rango de estabilidad dado por:

$$0 < s < 1/4 \quad (2.13)$$

El error en el procedimiento puede obtenerse utilizando la llamada ecuación modificada equivalente (MEPDE) (Warming y Hyett, 1974) que consiste en un procedimiento de dos pasos. El primer paso es expandir cada término del desarrollo por diferencias finitas en Taylor alrededor del punto (i, j, t) , el segundo paso consiste en rearmar la ecuación diferencial resultante de forma tal que posea una interpretación física correcta.

En el caso de la ecuación 2.12 el desarrollo de Taylor para cada parte de la ecuación es:

$$n_{i,j,t+\Delta t} = n_{i,j,t} + \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial t} \Delta t + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial t^2} \frac{\Delta t^2}{2} + \mathcal{O}(3) \quad (2.14)$$

$$n_{i+1,j,t} = n_{i,j,t} + \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial x} h + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x^2} \frac{h^2}{2} + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^4} \frac{h^4}{4!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^5} \frac{h^5}{5!} + \mathcal{O}(6) \quad (2.15)$$

$$n_{i-1,j,t} = n_{i,j,t} - \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial x} h + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x^2} \frac{h^2}{2} - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^4} \frac{h^4}{4!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^5} \frac{h^5}{5!} + \mathcal{O}(6) \quad (2.16)$$

$$n_{i,j+1,t} = n_{i,j,t} + \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial y} h + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial y^2} \frac{h^2}{2} + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial y^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial y^4} \frac{h^4}{4!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial y^5} \frac{h^5}{5!} + \mathcal{O}(6) \quad (2.17)$$

$$n_{i,j-1,t} = n_{i,j,t} - \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial y} h + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial y^2} \frac{h^2}{2} - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial y^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial y^4} \frac{h^4}{4!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial y^5} \frac{h^5}{5!} + \mathcal{O}(6) \quad (2.18)$$

con $\mathcal{O}(6)$ los términos de orden sexto en h . Reemplazando en 2.12 y reescribiendo la ecuación (con $n_{i,j,t} = n$) queda:

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D\left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right)n + \frac{\Delta t}{2} \frac{\partial^2 n}{\partial t^2} - \frac{Dh^2}{12} \left(\frac{\partial^4}{\partial x^4} + \frac{\partial^4}{\partial y^4}\right)n + \mathcal{O}(4) = 0 \quad (2.19)$$

Con este desarrollo la ecuación 2.19 presenta términos de tipo $\frac{\partial^2 n}{\partial t^2}$ que carecen de sentido físico en una ecuación de difusión, estos términos deben ser eliminados para poder dar una correcta interpretación a la ecuación resultante. Para alcanzar este objetivo, basta con multiplicar la ecuación 2.19 por $-(\Delta t/2)\partial/\partial t$ y sumarla a ella misma. Realizando dicha operación se obtiene:

$$\begin{aligned} & \frac{\partial n}{\partial t} - D\left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right)n - \frac{Dh^2}{12} \left(\frac{\partial^4}{\partial x^4} + \frac{\partial^4}{\partial y^4}\right)n - \\ & - \frac{D\Delta t}{2} \left(\frac{\partial^3}{\partial t \partial x^2} + \frac{\partial^3}{\partial t \partial y^2}\right)n - \frac{D\Delta t h^2}{24} \left(\frac{\partial^5}{\partial t \partial x^4} + \frac{\partial^5}{\partial t \partial y^4}\right)n + \mathcal{O}(4) = 0 \end{aligned} \quad (2.20)$$

Análogamente, para eliminar el término $-\frac{D\Delta t}{2} \left(\frac{\partial^3}{\partial t \partial x^2} + \frac{\partial^3}{\partial t \partial y^2}\right)n$ es conveniente realizar el mismo proceso multiplicando la ecuación 2.20 por $-(D\Delta t/2)(\partial^2/\partial x^2 + \partial^2/\partial y^2)$ y sumar este resultado a ella misma, obteniendo como resultado:

$$\begin{aligned} & \frac{\partial n}{\partial t} - D\left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right)n - \frac{Dh^2}{12} (6s-1) \left(\frac{\partial^4}{\partial x^4} + \frac{\partial^4}{\partial y^4}\right)n + Dh^2 s \frac{\partial^4 n}{\partial x^2 \partial y^2} + \\ & + \frac{D\Delta t h^2}{24} \left(\frac{\partial^5}{\partial t \partial x^4} + \frac{\partial^5}{\partial t \partial y^4}\right)n + \mathcal{O}(4) = 0 \end{aligned} \quad (2.21)$$

Finalmente, se puede eliminar el término $\frac{D\Delta t h^2}{24} \left(\frac{\partial^5}{\partial t \partial x^4} + \frac{\partial^5}{\partial t \partial y^4}\right)n$ realizando el mismo procedimiento, multiplicando por $-\frac{D\Delta t h^2}{24} \left(\frac{\partial^4}{\partial x^4} + \frac{\partial^4}{\partial y^4}\right)n$. El resultado muestra una ecuación que posee sólo el término de derivada primera en el dominio temporal y alcanzando derivadas de orden 4 en el dominio espacial. La expresión resultante toma la forma:

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D\left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right)n - \frac{Dh^2}{12} (6s-1) \left(\frac{\partial^4}{\partial x^4} + \frac{\partial^4}{\partial y^4}\right)n + Dh^2 s \frac{\partial^4 n}{\partial x^2 \partial y^2} + \mathcal{O}(4) = 0 \quad (2.22)$$

El error en la aproximación por diferencias finitas utilizando la técnica de cuatro puntos puede estimarse como el orden dado por el menor exponente de las potencias de los incrementos Δt y h que aparecen en la ecuación modificada. Según la ecuación 2.22, el error de la aproximación resulta de segundo orden.

2.1.2. Método de nueve puntos

Para obtener una mejor aproximación en el cálculo numérico de la ecuación diferencial, es conveniente utilizar una aproximación por diferencias finitas que involucre a las variables propias y de los ocho vecinos más próximos (es decir los 4 primeros vecinos y los vecinos diagonales) al punto (i, j) en el tiempo t , para obtener $n(i, j)$ a tiempo $t + \Delta t$. El esquema del método puede observarse en la Figura 2.3.

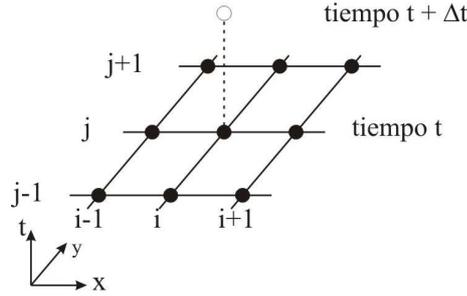


Figura 2.3: Esquema utilizado para diferencias finitas con el método de nueve puntos

Para la discretización del tiempo se continúa utilizando la aproximación de diferencia hacia adelante y para las derivadas espaciales un promedio pesado de las derivadas espaciales según Dehghan (2002). Cada uno de los términos de la ecuación 2.2 queda:

$$\frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial t} = \frac{n_{i,j,t+\Delta t} - n_{i,j,t}}{\Delta t} \quad (2.23)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x^2} = & \frac{s_y}{2} \left(\frac{n_{i+1,j-1,t} - 2n_{i,j-1,t} + n_{i-1,j-1,t}}{h^2} + \right. \\ & \left. + \frac{n_{i+1,j+1,t} - 2n_{i,j+1,t} + n_{i-1,j+1,t}}{h^2} \right) + \\ & + (1 - s_y) \frac{n_{i+1,j,t} - 2n_{i,j,t} + n_{i-1,j,t}}{h^2} + \mathcal{O}(2) \end{aligned} \quad (2.24)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial y^2} = & \frac{s_x}{2} \left(\frac{n_{i-1,j+1,t} - 2n_{i,j,t} + n_{i+1,j-1,t}}{l^2} + \right. \\ & \left. + \frac{n_{i+1,j+1,t} - 2n_{i+1,j,t} + n_{i+1,j-1,t}}{l^2} \right) + \\ & + (1 - s_x) \frac{n_{i,j+1,t} - 2n_{i,j,t} + n_{i,j-1,t}}{l^2} + \mathcal{O}(2) \end{aligned} \quad (2.25)$$

en donde, al igual que en el caso anterior, s_x y s_y quedan definidos como:

$$s_x = \frac{D\Delta t}{h^2} \quad (2.26)$$

$$s_y = \frac{D\Delta t}{l^2} \quad (2.27)$$

Agrupando cada uno de los términos se puede ver que la ecuación 2.2 para el caso de 9 puntos queda:

$$\begin{aligned} n_{i,j,t+\Delta t} = & s_x s_y (n_{i-1,j-1,t} + n_{i-1,j+1,t} + n_{i+1,j-1,t} + n_{i+1,j+1,t}) + \\ & + s_y (1 - 2s_x) (n_{i,j-1,t} + n_{i,j+1,t}) + s_x (1 - 2s_y) (n_{i-1,j,t} + n_{i+1,j,t}) \\ & + (1 - 2s_x)(1 - 2s_y)n_{i,j,t} + \mathcal{O}(2) \end{aligned} \quad (2.28)$$

En caso de tomar una grilla cuadrada $h = l$, $s_x = s_y = s$ y la ecuación 2.28 toma la forma:

$$\begin{aligned} n_{i,j,t+\Delta t} - n_{i,j,t} = & s(1 - 2s)(n_{i+1,j,t} + n_{i-1,j,t} + n_{i,j-1,t} + n_{i,j+1,t} - 4n_{i,j,t}) + \\ & + s^2(n_{i+1,j+1,t} + n_{i+1,j-1,t} + n_{i-1,j+1,t} + n_{i-1,j-1,t} - 4n_{i,j,t}) + \mathcal{O}(2) \end{aligned} \quad (2.29)$$

En este caso, el rango de estabilidad es menos restrictivo que para el método de diferencias finitas estándar (Lapidus y Pinder, 1982) siendo estable para:

$$0 < s < 1/2 \quad (2.30)$$

Para el cálculo del error del procedimiento se procederá del mismo modo que para el método estándar; para esto es necesario desarrollar en Taylor los términos $n_{i+1,j+1,t}$, $n_{i+1,j-1,t}$, $n_{i-1,j+1,t}$ y $n_{i-1,j-1,t}$ de la ecuación 2.29. El resultado es:

$$\begin{aligned} n_{i+1,j+1,t} = & n_{i,j,t} + \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial x} h + \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial y} h + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x^2} \frac{h^2}{2} + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial xy} h^2 + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial y^2} \frac{h^2}{2} + \\ & + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial y^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y} \frac{h^3}{2} + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial xy^2} \frac{h^3}{2} + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^4} \frac{h^4}{4!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^3 y} \frac{h^4}{6} + \\ & + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y^2} \frac{h^4}{4} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial xy^3} \frac{h^4}{6} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial y^4} \frac{h^4}{4!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^5} \frac{h^5}{5!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^4 y} \frac{h^5}{4!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^3 y^2} \frac{h^5}{3} + \\ & + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y^3} \frac{h^5}{3} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial xy^4} \frac{h^5}{4!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial y^5} \frac{h^5}{5!} + \mathcal{O}(6) \end{aligned} \quad (2.31)$$

$$n_{i+1,j-1,t} = n_{i,j,t} + \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial x} h - \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial y} h + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x^2} \frac{h^2}{2} - \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial xy} h^2 + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial y^2} \frac{h^2}{2} +$$

$$\begin{aligned}
& + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^3} \frac{h^3}{3!} - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y} \frac{h^3}{2} + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x y^2} \frac{h^3}{2} - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial y^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^4} \frac{h^4}{4!} - \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^3 y} \frac{h^4}{6} + \\
& + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y^2} \frac{h^4}{4} - \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x y^3} \frac{h^4}{6} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial y^4} \frac{h^4}{4!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^5} \frac{h^5}{5!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^4 y} \frac{h^5}{4!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^3 y^2} \frac{h^5}{3} - \\
& - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y^3} \frac{h^5}{3} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x y^4} \frac{h^5}{4!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial y^5} \frac{h^5}{5!} + \mathcal{O}(6) \quad (2.32)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
n_{i-1,j+1,t} &= n_{i,j,t} - \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial x} h + \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial y} h + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x^2} \frac{h^2}{2} - \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x y} h^2 + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial y^2} \frac{h^2}{2} + \\
& - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y} \frac{h^3}{2} - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x y^2} \frac{h^3}{2} + \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial y^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^4} \frac{h^4}{4!} - \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^3 y} \frac{h^4}{6} + \\
& + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y^2} \frac{h^4}{4} - \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x y^3} \frac{h^4}{6} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial y^4} \frac{h^4}{4!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^5} \frac{h^5}{5!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^4 y} \frac{h^5}{4!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^3 y^2} \frac{h^5}{3} + \\
& + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y^3} \frac{h^5}{3} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x y^4} \frac{h^5}{4!} + \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial y^5} \frac{h^5}{5!} + \mathcal{O}(6) \quad (2.33)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
n_{i-1,j-1,t} &= n_{i,j,t} - \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial x} h - \frac{\partial n_{i,j,t}}{\partial y} h + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x^2} \frac{h^2}{2} + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial x y} h^2 + \frac{\partial^2 n_{i,j,t}}{\partial y^2} \frac{h^2}{2} + \\
& - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^3} \frac{h^3}{3!} - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y} \frac{h^3}{2} - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial x y^2} \frac{h^3}{2} - \frac{\partial^3 n_{i,j,t}}{\partial y^3} \frac{h^3}{3!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^4} \frac{h^4}{4!} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^3 y} \frac{h^4}{6} + \\
& + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y^2} \frac{h^4}{4} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial x y^3} \frac{h^4}{6} + \frac{\partial^4 n_{i,j,t}}{\partial y^4} \frac{h^4}{4!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^5} \frac{h^5}{5!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^4 y} \frac{h^5}{4!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^3 y^2} \frac{h^5}{3} - \\
& - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x^2 y^3} \frac{h^5}{3} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial x y^4} \frac{h^5}{4!} - \frac{\partial^5 n_{i,j,t}}{\partial y^5} \frac{h^5}{5!} + \mathcal{O}(6) \quad (2.34)
\end{aligned}$$

Reemplazando las ecuaciones: 2.14-2.18 y 2.31-2.34 en 2.29 se obtiene (para simplificar se utilizará de aquí en más $n_{i,j,t} = n$):

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) n + \frac{\Delta t}{2} \frac{\partial^2 n}{\partial t^2} - \frac{D h^2}{12} \left(\frac{\partial^4}{\partial x^4} + \frac{\partial^4}{\partial y^4} \right) n - D h^2 s \frac{\partial^4 n}{\partial x^2 y^2} + \mathcal{O}(4) = 0 \quad (2.35)$$

Análogamente al procedimiento realizado para la ecuación 2.19 se puede eliminar los términos que poseen derivada temporal mayor a primer orden; en este caso la ecuación MPDE resulta:

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) n - \frac{D h^2}{12} (1 - 6s) \left(\frac{\partial^4}{\partial x^4} + \frac{\partial^4}{\partial y^4} \right) n + \mathcal{O}(4) = 0 \quad (2.36)$$

Numéricamente puede demostrarse que esta aproximación de la ecuación de difusión posee mayor estabilidad que la aproximación por diferencias finitas estándar (Trefethen, 1996). En este caso se obtiene que la ecuación es estable para:

$$0 < s < 1/2 \quad (2.37)$$

En caso de tomar $s = 1/6$ la ecuación resulta:

$$\frac{\partial n}{\partial t} - D\left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right)n + \mathcal{O}(4) = 0 \quad (2.38)$$

obteniendo una aproximación de orden cuarto en los incrementos espaciales h , con lo cual se demuestra que este método posee menor error que el método estándar.

2.2. Discretización de la ecuación F-KPP

La formulación descrita en la sección anterior se utilizó para resolver la ecuación F-KPP. Suponiendo D constante en todo el espacio y utilizando la aproximación de diferencias finitas de nueve puntos, la ecuación de la evolución de la población para cierta celda (i, j) a tiempo t puede escribirse como:

$$\begin{aligned} \frac{n_{i,j,t+\Delta t} - n_{i,j,t}}{\Delta t} &= \alpha n_{i,j,t} \left(1 - \frac{n_{i,j,t}}{K_{i,j}}\right) + \\ &\frac{D}{h^2} (1-s) (n_{i+1,j,t} + n_{i-1,j,t} + n_{i,j-1,t} + n_{i,j+1,t} - 4n_{i,j,t}) + \\ &+ \frac{D}{2h^2} s (n_{i+1,j+1,t} + n_{i+1,j-1,t} + n_{i-1,j+1,t} + n_{i-1,j-1,t} - 4n_{i,j,t}) \end{aligned} \quad (2.39)$$

con s de la forma:

$$s = \frac{D\Delta t}{h^2} \quad (2.40)$$

Con el objetivo de disminuir el error se tomará $s = \frac{1}{6}$ de modo tal de tener un error de aproximación de orden cuarto en las derivadas parciales.

Con esto, la ecuación puede ser reescrita de la forma:

$$\frac{n_{i,j,t+\Delta t} - n_{i,j,t}}{\Delta t} = \alpha n_{i,j,t} \left(1 - \frac{n_{i,j,t}}{K_{i,j}}\right) + \frac{D}{h^2} \sum_{l=1}^8 \omega_l (n_{i,j,l,t} - n_{i,j,t}) \quad (2.41)$$

donde $l \in [0, 8]$ numera a los 8 vecinos de la celda i, j y ω_l es igual a $\frac{2}{3}$ en el caso que el vecino comparta un lado de la celda y $\frac{1}{6}$ en el caso que sea un vecino diagonal.

Para evoluciones poblacionales, D representa el grado de movilidad de un individuo (Ammerman y Cavalli-Sforza (1984)). En general, un individuo puede moverse en el tiempo τ desde su nacimiento hasta su muerte una distancia λ ; si asumimos una caminata al azar en dos direcciones, la relación entre el coeficiente de difusión D , λ y τ puede escribirse como:

$$D = \frac{\lambda^2}{4\tau} \quad (2.42)$$

Al suponer una invasión territorial, D tenderá a tomar valores relativamente altos en caso que la especie invasora se encuentre con ambientes que carezcan de depredadores (p.e. la invasión de homínidos en el Continente Americano, difusión de un virus en un sistema).

2.2.1. Estudio del modelo

El método descrito en la sección previa se implementó a fin de realizar simulaciones numéricas de evolución; para esto se desarrolló un código que permite obtener la solución en forma numérica en dos dimensiones.

El primer chequeo realizado consistió en observar la forma que presenta el frente de evolución en función del tiempo, los resultados obtenidos para una grilla de 500×300 celdas con $D = cte = 500 \frac{km^2}{año}$, $K = cte = 20 \frac{hab.}{125,5km^2}$ y $\alpha = 0,03 \frac{1}{año}$ pueden observarse en la figura 2.4

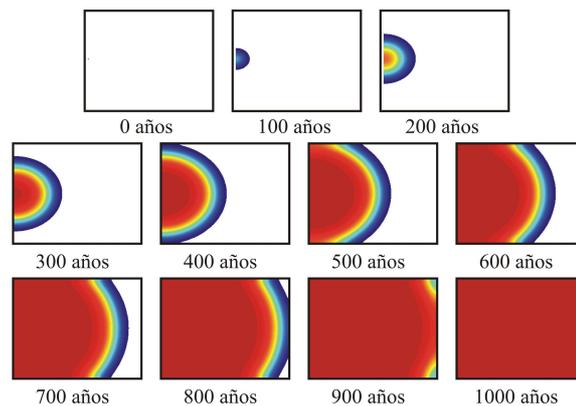


Figura 2.4: Evolución de la población obtenida para un medio con $D = cte$

en donde puede verse el modo circular del frente de avance tal como era esperado.

Debido a las condiciones de contorno impuestas la variación de la población en función de la posición en los extremos de la grilla debe ser cero ya que no es posible la migración hacia fuera de los límites del mapa. En la figura ?? pueden observarse diferentes cortes de la distribución de la población para un determinado tiempo de evolución.

Se observa que en todos los casos la distribución de la densidad poblacional tiene una forma funcional con derivada cero en los extremos de la grilla (cortes 1, 2 y 3) cumpliendo las condiciones de borde propuestas en los extremos de la grilla, asimismo esta forma funcional es similar en el frente de avance de la población (cortes 4,5 y 6). Este hecho agrega una nueva evidencia del buen funcionamiento del código desarrollado.

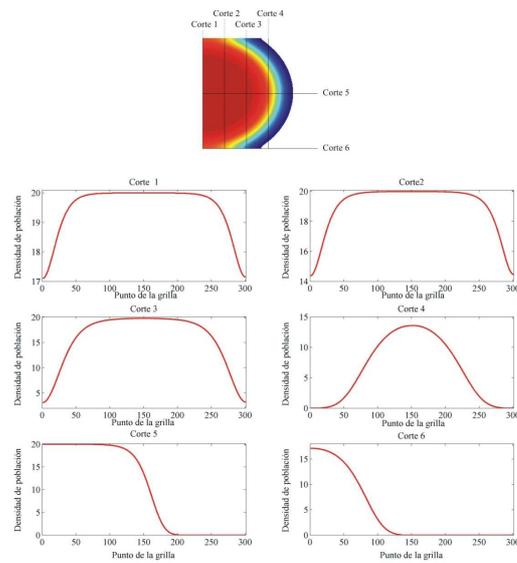


Figura 2.5: Distribución de la población a lo largo de diferentes direcciones de la grilla

Otro modo de evaluar el correcto funcionamiento del desarrollo realizado y del código, es utilizar resultados de trabajos anteriores. En el trabajo de Kolmogorov et al. (1937) se muestra que la velocidad del frente de propagación tiende asintóticamente a la ecuación:

$$v = 2\sqrt{D\alpha} \quad (2.43)$$

o de otra forma:

$$\frac{v^2}{4} = D\alpha \quad (2.44)$$

Por lo tanto, se realizaron las simulaciones a fin de estimar la velocidad asintótica del frente. Para eso se utilizó una grilla de 500×500 celdas, colocando la población inicial en el centro de la misma con el fin de obtener una difusión circular simétrica. La velocidad del frente de avance entre el tiempo t y $t + \Delta t$ se obtuvo de acuerdo al siguiente procedimiento:

- Se obtienen las áreas a tiempo t y a tiempo $t + \Delta t$
- Ya que el frente de invasión debe ser circular en el caso isótropo, se supone que el área invadida entre t y $t + \Delta t$ es un anillo.

- Se calculan el radio externo e interno.
- Se divide por Δt y se obtiene la velocidad

Un gráfico típico, obtenido para una simulación con $K = 20 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$, $D = 500 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$ y $\alpha = 0,03 \frac{\text{hab.}}{\text{año}}$ se muestra en la Figura 2.6

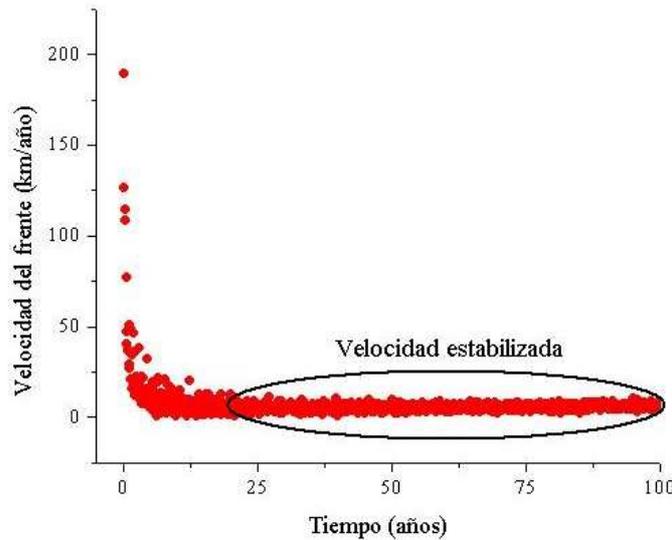


Figura 2.6: Velocidad del frente de onda en función del tiempo

La velocidad asintótica puede estimarse realizando un ajuste lineal cuando el frente se encuentra estabilizado, esto es, cuando la variación en la velocidad calculada es del 1%.

Con un ambiente uniforme ($K = \text{cte} = 20 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$) se varió D entre los rangos $D \in [100 ; 500] \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$ y α entre $\alpha \in [0,005 ; 0,03] \frac{\text{hab.}}{\text{año}}$ (valores típicos de movilidad y crecimiento poblacional en mamíferos (Williamson, 1996)). Los resultados obtenidos pueden observarse en la Figura 2.7.

Se observa una relación lineal entre $\frac{v^2}{4}$ y los coeficientes D y α . Al realizar un ajuste lineal se obtiene como resultado que la pendiente posee un valor de $m = 0,99 \pm 0,01$ y la ordenada al origen $b = 0,01 \pm 0,02 \left(\frac{\text{km}}{\text{año}}\right)^2$, en acuerdo los resultados obtenidos por Kolmogorov et al. (1937).

Podemos suponer entonces que la solución por diferencias finitas aquí planteada así como el código de simulación desarrollado coinciden con los resultados de trabajos previos, lo que nos permite utilizar su base para realizar la solución para un sistema que posea un parámetro de difusión dependiente del ambiente.

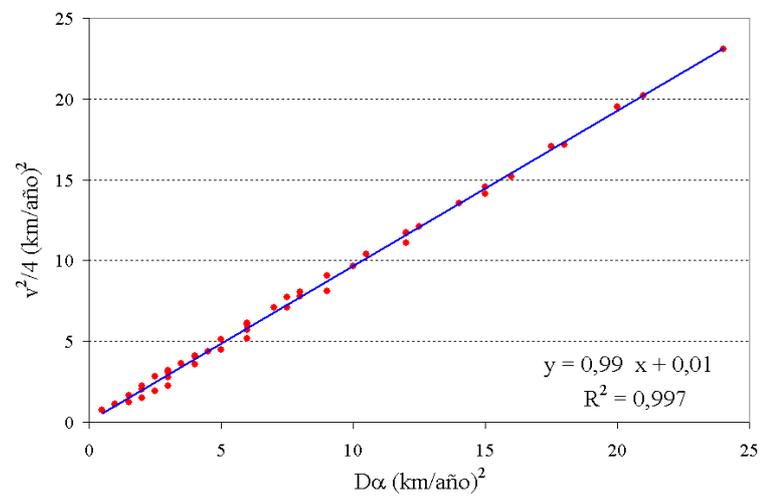


Figura 2.7: Relación entre la velocidad asintótica del frente de onda y los coeficientes de difusión y crecimiento

Capítulo 3

Resolución Anisótropa Determinista

“El mayor objetivo de todo científico es cubrir el mayor número de hechos empíricos con el menor número de hipótesis o axiomas obtenidos por deducción lógica”.

Albert Einstein, 1950

En el capítulo anterior se estudió un modelo de dispersión en el cual las poblaciones realizan un avance uniforme sin importar cual sea el ambiente por el que realizan la difusión; esto es sin lugar a dudas falso cuando se estudian modelos reales de difusión de especies.

Una de las posibilidades es estudiar la ecuación 2.1 reescribiéndola de la forma:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = A(n, \alpha, K) + B(n, D) \quad (3.1)$$

en donde $A(n, \alpha, K) = \alpha n(1 - \frac{n}{K})$ y $B(n, D) = \nabla \cdot (D \nabla n)$. En este caso queda explícito que la capacidad de sustento del ambiente (K) y la tasa de crecimiento (α) intervienen sólo en el proceso de crecimiento poblacional, mientras que el coeficiente D interviene sólo en la difusión de la población. Podemos suponer que ambos coeficientes, si bien dependen del ambiente, son independientes el uno del otro.

Desarrollando el término $B(n, D)$ tenemos que:

$$B(n, D) = (\nabla D)(\nabla n) + D \nabla^2 n \quad (3.2)$$

Es lógico suponer que en una invasión de territorio por poblaciones, la movilidad de los individuos sea alta pero no constante, debido a que la misma deberá depender del medio por el cual se desarrolla; en tal caso, el avance de cierta población en una zona montañosa deberá ser diferente que por un pradera o un bosque, por ejemplo. Este tipo

de comportamiento en especies invasoras hace necesario que la difusión se desarrolle por medios tales que el valor del coeficiente de difusión D dependa de las propiedades del medio hacia donde migra la población y del medio en el cual esta se encuentra; es decir que la cantidad de población que migra en un intervalo de tiempo dado dependa de la dirección hacia la cual dicha población se mueve.

Sin embargo, aunque la ecuación 2.1 se encuentra ampliamente estudiada (tal como se describió en el capítulo anterior), en todos los casos se supone que el coeficiente de difusión es una constante.

Por lo tanto, en el presente capítulo se desarrollará una solución numérica para un sistema en el cual la difusión se realiza en forma anisótropa (el coeficiente D es función de la dirección de propagación), realizando el código de simulación para poder analizar el comportamiento de un grupo colonizador de un territorio en diferentes escenarios y la convergencia de esta solución en el caso de sistemas homogéneos (Martino et al., 2007; Lanata et al., 2008a).

3.1. Formulación numérica de la resolución de la ecuación de Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov para el caso anisótropo

Utilizando los resultados obtenidos en el Capítulo 2, si se discretiza el recinto del plano en el que se quiere resolver la ecuación con una malla cuadrada, los puntos en la dirección x pueden ser definidos tomando $x = ih$ siendo h la longitud del lado del cuadrado, con $i = 1, 2, \dots, N$; análogamente para la variable y tendremos, $y = jh$ con $j = 1, 2, \dots, M$. El tiempo puede discretizarse utilizando incrementos temporales de valor Δt .

Supongamos un coeficiente de difusión D constante para cada una de las celdas (i, j) definiendo $D = D_{i,j}$ (coeficiente de movilidad de la celda (i, j)). Así, si un individuo se mueve desde la celda (i, j) hacia la celda $(i+1, j)$ se deberá tener en cuenta los coeficientes de movilidad de ambas celdas $D_{i,j}$ y $D_{i+1,j}$ respectivamente; podemos definir entonces que el coeficiente de difusión resultante para migrar de la celda (i, j) hacia $(i+1, j)$ es:

$$D_{(i,j) \rightarrow (i+1,j)} = \sqrt{D_{i,j} D_{i+1,j}} \quad (3.3)$$

Esta definición es consistente con el caso que la celda $(i+1, j)$ no admita población, o sea $D_{i+1,j} = 0$ (p.e. mar), pues el coeficiente de difusión resultante de la migración es cero.

Al desarrollar la formulación de diferencias finitas con la técnica de nueve puntos, las derivadas espaciales quedan:

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 Dn}{\partial x^2} &= \frac{1}{2h^2} [\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}(n_{i+1,j,t} - n_{i,j,t}) + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}(n_{i-1,j,t} - n_{i,j,t})] + \\ &+ \frac{1}{2h^2} [\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}(n_{i+1,j,t+\frac{\Delta t}{2}} - n_{i,j,t+\frac{\Delta t}{2}}) + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}(n_{i-1,j,t+\frac{\Delta t}{2}} - n_{i,j,t+\frac{\Delta t}{2}})] + \mathcal{O}(2) \end{aligned} \quad (3.4)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 Dn}{\partial y^2} &= \frac{1}{2h^2} [\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}}(n_{i,j+1,t} - n_{i,j,t}) + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}(n_{i,j-1,t} - n_{i,j,t})] + \\ &+ \frac{1}{2h^2} [\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}}(n_{i,j+1,t+\frac{\Delta t}{2}} - n_{i,j,t+\frac{\Delta t}{2}}) + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}(n_{i,j-1,t+\frac{\Delta t}{2}} - n_{i,j,t+\frac{\Delta t}{2}})] + \mathcal{O}(2) \end{aligned} \quad (3.5)$$

Desarrollando tenemos que:

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 Dn}{\partial x^2} &= \frac{1}{2h^2} [\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}(n_{i+1,j,t} - n_{i,j,t}) + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}(n_{i-1,j,t} - n_{i,j,t})] + \\ &+ \frac{1}{2h^2} [\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}[n_{i+1,j,t} + \frac{\Delta t}{h^2} [\sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i+1,j}}(n_{i+1,j+1,t} - n_{i+1,j,t}) + \\ &+ \sqrt{D_{i+1,j-1}D_{i+1,j}}(n_{i+1,j-1,t} - n_{i+1,j,t})] - n_{i,j,t} - \frac{\Delta t}{h^2} [\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}}(n_{i,j+1,t} - n_{i,j,t}) + \\ &+ \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}(n_{i,j-1,t} - n_{i,j,t})]] + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}[n_{i-1,j,t} + \frac{\Delta t}{h^2} [\sqrt{D_{i-1,j+1}D_{i-1,j}} \\ &(n_{i-1,j+1,t} - n_{i-1,j,t}) + \sqrt{D_{i-1,j-1}D_{i-1,j}}(n_{i-1,j-1,t} - n_{i-1,j,t})] - n_{i,j,t} - \\ &- \frac{\Delta t}{h^2} [\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}}(n_{i,j+1,t} - n_{i,j,t}) + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}(n_{i,j-1,t} - n_{i,j,t})]] + \mathcal{O}(2) \end{aligned} \quad (3.6)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 Dn}{\partial y^2} &= \frac{1}{2h^2} [\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}}(n_{i,j+1,t} - n_{i,j,t}) + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}(n_{i,j-1,t} - n_{i,j,t})] + \\ &+ \frac{1}{2h^2} [\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}}[n_{i,j+1,t} + \frac{\Delta t}{h^2} [\sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i,j+1}}(n_{i+1,j+1,t} - n_{i,j+1,t}) + \\ &+ \sqrt{D_{i-1,j+1}D_{i,j+1}}(n_{i-1,j+1,t} - n_{i,j+1,t})] - n_{i,j,t} - \frac{\Delta t}{h^2} [\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}(n_{i+1,j,t} - n_{i,j,t}) + \\ &+ \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}(n_{i-1,j,t} - n_{i,j,t})]] + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}[n_{i,j-1,t} + \frac{\Delta t}{h^2} [\sqrt{D_{i+1,j-1}D_{i,j-1}} \\ &(n_{i+1,j-1,t} - n_{i,j-1,t}) + \sqrt{D_{i-1,j-1}D_{i,j-1}}(n_{i-1,j-1,t} - n_{i,j-1,t})] - n_{i,j,t} - \\ &- \frac{\Delta t}{h^2} [\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}(n_{i+1,j,t} - n_{i,j,t}) + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}(n_{i-1,j,t} - n_{i,j,t})]] + \mathcal{O}(2) \end{aligned} \quad (3.7)$$

por lo cual el término $B(n, D)$ queda:

$$B(n, D) = \frac{\Delta t}{2h^4} [\sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i,j}}(D_{i+1,j} + D_{i,j+1})n_{i+1,j+1} + \sqrt{D_{i+1,j-1}D_{i,j}}$$

$$\begin{aligned}
& (D_{i+1,j} + D_{i,j-1})n_{i+1,j-1} + \sqrt{D_{i-1,j+1}D_{i,j}}(D_{i-1,j} + D_{i,j+1})n_{i-1,j+1} + \sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i,j}} \\
& (D_{i-1,j} + D_{i,j-1})n_{i-1,j-1} + \sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}\left[\frac{1}{h^2} - \frac{\Delta t}{2h^4}(\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}} + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}})\right] \\
& (n_{i+1,j,t} - n_{i,j,t}) - \frac{\Delta t}{2h^4}\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}(\sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i+1,j}} + \sqrt{D_{i+1,j-1}D_{i+1,j}})n_{i+1,j,t} + \\
& + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}\left[\frac{1}{h^2} - \frac{\Delta t}{2h^4}(\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}} + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}})\right](n_{i-1,j,t} - n_{i,j,t}) - \\
& - \frac{\Delta t}{2h^4}\sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}(\sqrt{D_{i-1,j+1}D_{i-1,j}} + \sqrt{D_{i-1,j-1}D_{i-1,j}})n_{i-1,j,t} + \sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}}\left[\frac{1}{h^2} - \right. \\
& \left. - \frac{\Delta t}{2h^4}(\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}} + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}})\right](n_{i+1,j,t} - n_{i,j,t}) - \frac{\Delta t}{2h^4}\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}} \\
& (\sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i,j+1}} + \sqrt{D_{i-1,j+1}D_{i,j+1}})n_{i,j+1,t} + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}\left[\frac{1}{h^2} - \frac{\Delta t}{2h^4}(\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}} + \right. \\
& \left. + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}})\right](n_{i,j-1,t} - n_{i,j,t}) - \frac{\Delta t}{2h^4}\sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}(\sqrt{D_{i+1,j-1}D_{i,j+1}} \\
& + \sqrt{D_{i-1,j-1}D_{i,j+1}})n_{i,j-1,t} + \mathcal{O}(2) \quad (3.8)
\end{aligned}$$

Finalmente tenemos, considerando tasa de crecimiento nula, que:

$$\begin{aligned}
n_{i,j,t+\Delta t} - n_{i,j,t} &= \frac{\Delta t^2}{2h^4}[\sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i,j}}(D_{i+1,j} + D_{i,j+1})(n_{i+1,j+1} - n_{i,j}) + \\
& + \sqrt{D_{i+1,j-1}D_{i,j}}(D_{i+1,j} + D_{i,j-1})(n_{i+1,j-1} - n_{i,j}) + \sqrt{D_{i-1,j+1}D_{i,j}}(D_{i-1,j} + D_{i,j+1}) \\
& (n_{i-1,j+1} - n_{i,j}) + \sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i,j}}(D_{i-1,j} + D_{i,j-1})(n_{i-1,j-1} - n_{i,j})] + \\
& + \sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}}\left[\frac{\Delta t}{h^2} - \frac{\Delta t^2}{2h^4}(\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}} + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}} + \sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i+1,j}} + \right. \\
& \left. + \sqrt{D_{i+1,j-1}D_{i+1,j}})\right](n_{i+1,j,t} - n_{i,j,t}) + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}\left[\frac{\Delta t}{h^2} - \frac{\Delta t^2}{2h^4}(\sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}} + \right. \\
& \left. + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}} + \sqrt{D_{i-1,j+1}D_{i-1,j}} + \sqrt{D_{i-1,j-1}D_{i-1,j}})\right](n_{i-1,j,t} - n_{i,j,t}) + \\
& + \sqrt{D_{i,j+1}D_{i,j}}\left[\frac{\Delta t}{h^2} - \frac{\Delta t^2}{2h^4}(\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}} + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}}\sqrt{D_{i+1,j+1}D_{i,j+1}} + \right. \\
& \left. + \sqrt{D_{i-1,j+1}D_{i,j+1}})\right](n_{i+1,j,t} - n_{i,j,t}) + \sqrt{D_{i,j-1}D_{i,j}}\left[\frac{\Delta t}{h^2} - \frac{\Delta t^2}{2h^4}(\sqrt{D_{i+1,j}D_{i,j}} + \right. \\
& \left. + \sqrt{D_{i-1,j}D_{i,j}} + \sqrt{D_{i+1,j-1}D_{i,j+1}} + \sqrt{D_{i-1,j-1}D_{i,j+1}})\right](n_{i,j-1,t} - n_{i,j,t}) \quad (3.9)
\end{aligned}$$

En el caso particular que $D_{i,j} = cte. = D_0$ la ecuación 4.7 toma la forma:

$$\begin{aligned}
n_{i,j,t+\Delta t} - n_{i,j,t} &= s(1 - 2s)(n_{i+1,j,t} + n_{i-1,j,t} + n_{i,j-1,t} + n_{i,j+1,t} - 4n_{i,j,t}) + \\
& + s^2(n_{i+1,j+1,t} + n_{i+1,j-1,t} + n_{i-1,j+1,t} + n_{i-1,j-1,t} - 4n_{i,j,t}) \quad (3.10)
\end{aligned}$$

con s igual a:

$$s = \frac{D\Delta t}{h^2} \quad (3.11)$$

recuperando el resultado obtenido en el desarrollo para un sistema isótropo (ver capítulo 2).

3.2. Estudio del modelo

Con el objetivo de observar las modificaciones que introduce la solución anisótropa en el modelo, se realizaron simulaciones para analizar la dispersión obtenida para sistemas formados por ambientes con distintas distribuciones del parámetro D . Los parámetros α y K se mantuvieron constantes y se les asignó valores representativos, que se utilizarán luego para la aplicación del modelo en la dispersión inicial humana en América; el área de las celdas utilizadas fue fijada en $h^2 = 125,5 \text{ km}^2$ ya que las digitalizaciones de los mapas que se utilizarán en los siguientes capítulos poseen esta relación. Los bordes externos son rígidos de forma tal que no haya movimiento a través de ellos.

Antes de comenzar con las simulaciones que involucran la variación del parámetro D se realizó una primer simulación con $D = cte = 500 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$, $K = cte = 20 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$ y $\alpha = 0,03 \frac{1}{\text{año}}$, de modo tal de obtener la velocidad del frente y compararla con la solución para el sistema homogéneo. El foco inicial de población se colocó en el centro del extremo izquierdo de una grilla de 500×300 celdas.

La evolución de la población puede observarse en la Figura 3.1

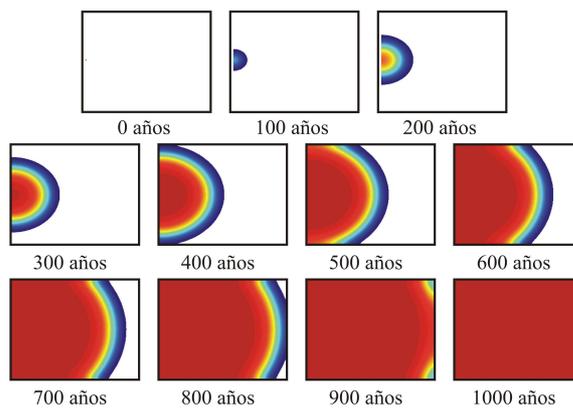


Figura 3.1: Evolución de la población obtenida para un medio con

$$D = cte$$

El frente de onda evoluciona en forma radial, hasta alcanzar los bordes externos con una velocidad asintótica de $v = 7,74 \pm 0,02 \frac{\text{km}}{\text{año}}$. La velocidad asintótica de acuerdo con la

relación definida en el capítulo 2 (ecuación 2.43) es $v = 7,746 \frac{km}{año}$ en coincidencia con el valor obtenido en la simulación.

3.2.1. Dispersión en sistemas paralelos de distinto D

Para estas simulaciones se asumieron espacios rectangulares formados por franjas paralelas con $D = cte$ en cada una de ellas. El foco inicial de población se colocó en el centro del borde izquierdo de la grilla; se asumió $\alpha = 0,03 \frac{1}{año}$, lo que significa una tasa de crecimiento anual de 3%, y una capacidad de sustento constante en todo el espacio $K = 20 \frac{hab.}{125,5km^2}$.

El primer escenario se encuentra caracterizado por una grilla de 500×300 celdas con tres franjas paralelas, con la secuencia $D_1 = 400 \frac{km^2}{año}$, $D_2 = 200 \frac{km^2}{año}$ y $D_3 = 300 \frac{km^2}{año}$, desde arriba hacia abajo respectivamente.

La distribución de ambientes, el punto de inicio de la simulación y los resultados de esta realización se encuentran en la Figura 3.2.

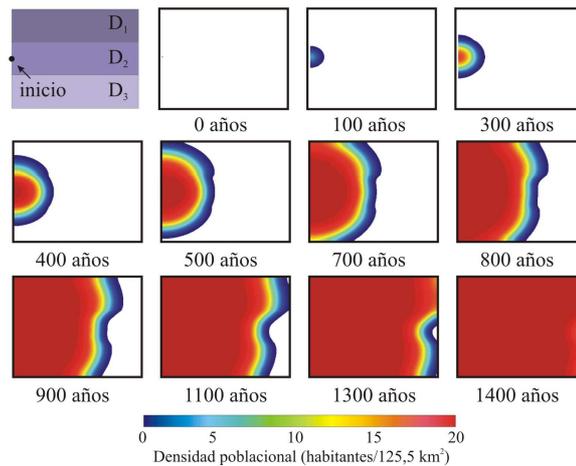


Figura 3.2: Perfil de población obtenido para un medio anisótropo

con $D_1 = 400 \frac{km^2}{año}$, $D_2 = 200 \frac{km^2}{año}$ and $D_3 = 300 \frac{km^2}{año}$

Si comparamos los resultados de esta evolución con los patrones obtenidos para el caso $D = cte$, podemos ver que existen grandes diferencias en la velocidad de avance de los frentes en cada una de las zonas, obteniéndose un adelantamiento en los ambientes que poseen mayor valor de D . Este hecho produce una distorsión en el frente de onda de la expansión y modifica el modo en que se puebla cada uno de los rectángulos.

Cuando dos ambientes comparten sus límites, los recursos de cada uno de ellos coexisten en una pequeña porción del terreno; esto hace que se privilegie el paso de una

población por estos “corredores ambientales”. Para observar la variación en la dispersión de la población respecto de los corredores ambientales, se utilizó una distribución de la variable D similar a la realización anterior, modificando el valor de D en las interfaces de los ambientes. En cada una de estas se colocó una franja de 4 celdas de ancho con $D = 500$, simulando los corredores.

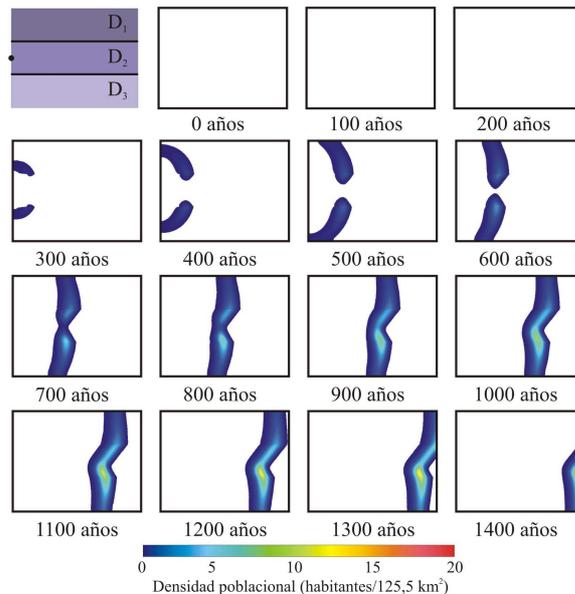


Figura 3.3: Patrón obtenido de la diferencia en la población para simulaciones con y sin corredores.

Un esquema de las condiciones iniciales y la diferencia en las densidades poblacionales sin y con corredor pueden verse en la Figura 3.3.

La diferencia del frente de avance comienza a notarse a los 400 años de la evolución y se incrementa a medida que el frente de onda avanza; el modelo es por lo tanto muy sensible a pequeños cambios respecto de la variable D , ya que la introducción de pequeñas franjas de alto valor modifican notablemente el frente de la invasión.

Cuando un ambiente que posee un parámetro de difusión elevado se encuentra en contacto con otro de parámetro de difusión bajo, es de suponer que el ambiente de alto valor de D disparará el avance de la población en el ambiente de baja difusión. Por ejemplo, en la Figura 3.4 se observa la evolución obtenida para franjas paralelas de 50 celdas de ancho, intercalando con $D_1 = 100 \frac{km^2}{año}$ y $D_2 = 400 \frac{km^2}{año}$.

El frente de onda se ve deformado debido a los ambientes de baja difusión. Sin embargo, la velocidad en los mismos se ve incrementada por la adyacencia de los ambientes de alta difusión.

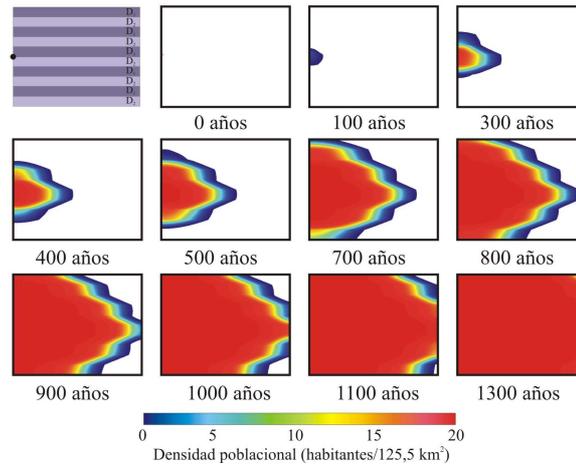


Figura 3.4: Perfil de población obtenido para un medio anisótropo

$$\text{con } D_1 = 100 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}, D_2 = 400 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$$

En la Figura 3.5 se observa la dispersión para un medio que posee coeficiente D igual al valor medio de la simulación anterior, la distribución en este caso esta compuesta por dos franjas de 250 celdas de ancho con $D_1 = 100 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$ y $D_2 = 400 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$.

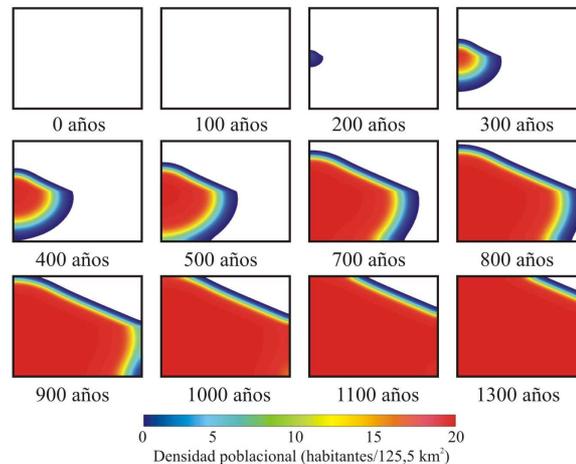


Figura 3.5: Perfil de población obtenido para un medio anisótropo

$$\text{con } D_1 = 100 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}, D_2 = 400 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$$

El tiempo en el cual se completa la grilla es 100 años mayor que en el caso en que los ambientes se encontraban distribuidos en forma de franjas, con lo que queda demostrado que la velocidad depende fuertemente de la distribución de los ambientes mas allá del valor medio del parámetro de difusión D .

3.2.2. Variaciones graduales de D

Se realizaron simulaciones en sistemas con gradientes lineales en la variable D , utilizando una grilla de 500×500 . Para el diseño de la grilla se utilizaron los resultados obtenidos en sistemas homogéneos, con el objetivo de estimar el área necesaria para que el frente de invasión alcance la velocidad asintótica; se estimó que para $D = 100 \frac{km^2}{año}$, $K = 20 \frac{hab.}{125,5km^2}$ y $\alpha = 0,03 \frac{1}{año}$, el radio necesario para alcanzar la velocidad asintótica es de 50 celdas.

Las grillas se construyen entonces con $D_{min} = cte = 100 \frac{km^2}{año}$ hasta un radio de 50 celdas y luego aumenta linealmente su valor hasta $D_{max} = 400 \frac{km^2}{año}$ para un radio de 250 celdas. Un esquema de los valores de D utilizados puede observarse en la Figura 3.6

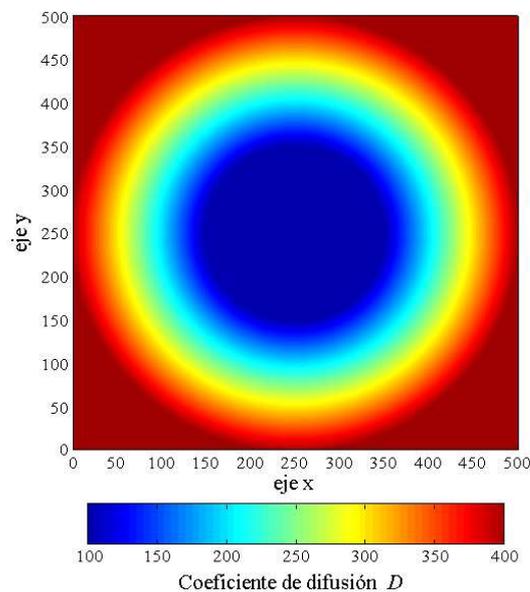


Figura 3.6: Grilla utilizada con gradiente en el parámetro D

La evolución comienza en el centro de la celda y se desarrolla con simetría circular de acuerdo con la distribución del parámetro de difusión D . En la Figura 3.7 puede observarse la velocidad del frente en función del parámetro D que se corresponde con la posición del frente de propagación.

La relación existente entre el parámetro D y $v^2/4$ es lineal de acuerdo con la ecuación 2.44; si se realiza un ajuste lineal por cuadrados mínimos el resultado obtenido muestra un valor de $\alpha = 0,03 \pm 0,002 \frac{1}{año}$ y un valor de $v_{min} \cdot \alpha = 3,04 \pm 0,04 \frac{hab. \cdot km}{año^2}$, que se corresponden con los valores definidos previamente.

Estos resultados muestran que la solución determinista anisótropa puede aplicarse

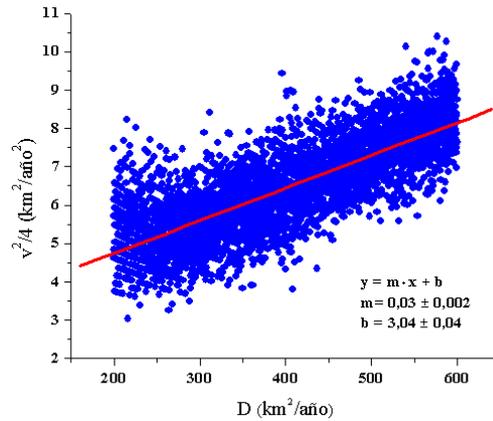


Figura 3.7: velocidad en función del parámetro D de la celda sobre la que se encuentra el frente de onda

para la evolución de especies en medios conformados por diferentes ambientes con distinta capacidad de sustento y coeficiente de difusión, incluso permite agregar la existencia de corredores ambientales que en algunos casos son vitales para la difusión en nuevos ambientes.

Capítulo 4

Resolución Anisótropa Estocástica

“The million, million, million ... to one chance happens once in a million, million, million ... times no matter how surprised we may be that it results in us”.

R. A. Fisher, 1930

En los capítulos anteriores se resolvió la ecuación de Fisher para medios isótropos (Cap. 2) y para medios anisótropos (Cap. 3) en forma determinista; es decir, que dadas las condiciones iniciales del sistema, el mismo posee una única solución posible.

Si bien las soluciones de tipo determinista modelan la variación de densidades poblacionales, no permiten analizar la variedad de procesos dentro de la población -p.e. nacimiento, reproducción y muerte de los individuos- que son determinantes naturales de su densidad.

Uno de los principales inconvenientes que posee este tipo de formulación determinista es que no existe la posibilidad de seguir la variación de la historia de vida de cierto individuo o grupo. Es por ello que los modelos deterministas obtienen soluciones de tipo macroscópicas y/o generales. Otro tema de gran importancia cuando se realizan modelos poblacionales es que la vida media y reproducción de cada uno de los individuos en la resolución determinista se resuelve suponiendo que la variación de la densidad es representativa de los valores medios que alcanza la población.

Para observar los comportamientos individuales de una población dada será necesario entonces resolver el problema en una escala menor; es decir, considerar la dispersión para cada individuo por separado. Esto implica modificar la ecuación F-KPP de forma tal que la variación en tiempo y espacio de cada uno de los individuos que componen la población tenga un comportamiento independiente.

Para este tipo de sistemas complejos de gran cantidad de individuos interactuantes

se utilizan en general métodos de simulación estocásticos. Se han desarrollado distintos métodos para resolver la dispersión de especies animales en forma estocástica. Muchos de ellos utilizan modelos de caminata al azar en ambientes homogéneos (p.e. ?). Drury et al. (2007) definen un modelo estocástico de difusión suponiendo que la distribución de la población sigue un proceso de tipo poissoniano.

El método más utilizado para desarrollar un sistema estocástico en particular es el de simulación por Monte Carlo (p.e. Chen y Bai (1998); Tarasenko et al. (2007)). Este método consiste en resolver el problema de un modo numérico no determinista o estadístico, y que es usado para aproximar expresiones matemáticas complejas y costosas de evaluar con exactitud (p.e. Assaraf et al. (2000); Reid et al. (2003)). El método consiste básicamente en la utilización de números elegidos al azar para el cálculo de procesos estocásticos y fue desarrollado por Ulam (1976). Una de sus primeras aplicaciones consistió en el cálculo de la probabilidad de ganar el juego de cartas conocido como “solitario”.

El algoritmo que generalmente se utiliza es el siguiente: si cierto evento tiene una probabilidad p de suceder, se elige un número al azar de una distribución definida por el sistema en estudio. Si el número es menor o igual a p el evento sucede; en caso de ser mayor, no. Por ejemplo, supongamos el caso de un caminador en una dimensión (sólo puede desplazarse por los nodos de una recta) que se mueve sin una dirección privilegiada de avance. La probabilidad que se desplace atrás o adelante de dónde se encontraba al dar un paso será $p = 0,5$. Para simular este movimiento, el método Monte Carlo utiliza el siguiente algoritmo: se sortea al azar un número n perteneciente a la distribución uniforme definida en el intervalo $(0 ; 1)$. En caso que $n < 0,5$ el caminador va hacia atrás; si $n \geq 0,5$ da un paso adelante.

Este tipo de modelos tiene una gran aplicabilidad en diferentes tipos de estudios en distintas especies y resulta útil para resolver la evolución temporal de cada uno de los individuos que componen un sistema determinado. Para esto es muy importante tener en cuenta la variabilidad espacial en la cual se encuentra y a la cual se desplaza la población, que en términos matemáticos implica resolver la ecuación introduciendo anisotropía. Al presente no hay antecedentes de trabajos que resuelvan la ecuación F-KPP en forma estocástica para evoluciones que se desarrollen en múltiples ambientes. Por ello, en este capítulo se resolverá la ecuación F-KPP para medios anisótropos utilizando el método modificado de Monte-Carlo para la toma de múltiples decisiones, calculando la tasa de crecimiento mínima (α_{min}) necesaria para que la invasión de la nueva especie a un nuevo espacio pueda considerarse como exitosa (Martino et al., 2008a; Lanata et al., 2008b).

4.1. Generación de números al azar

Debido a que el método en sí se basa en la generación de números aleatorios, es necesario definir y estudiar un sistema para producir estos números. En general, los generadores de números al azar obtienen como resultado luego de cierto algoritmo, un número de una distribución uniforme en el rango $(0 ; 1)$. Se utiliza el número anterior para generar el siguiente; en este sentido, el generador al azar es determinista, es decir, dada una semilla generadora, se produce un patrón de números distribuidos aleatoriamente en el intervalo $(0 ; 1)$. En caso de repetir el proceso, si se comienza con la misma semilla, el patrón será exactamente el mismo. Estos tipos de números son llamados pseudo-aleatorios y si bien no son números distribuidos al azar pasan pruebas estadísticas de aleatoriedad (Moeschlin et al., 2003).

Las propiedades que debe poseer un generador de números al azar se pueden resumir en los siguientes puntos:

- *Los períodos de repetición deben ser largos.*
- *Los valores obtenidos deben ser independientes y encontrarse uniformemente distribuidos, es decir, los números deben poseer escasa correlación.*
- *Debe ser computacionalmente eficiente,* debido a la gran cantidad de números al azar que se utiliza por lo general en una simulación es necesario minimizar el tiempo de cálculo.

Dentro de los generadores de números aleatorios se definen los llamados generadores congruenciales-lineales (GCL) que utilizan un dado número inicial o “semilla” y una regresión lineal para definir al siguiente número.

En particular, un algoritmo de este estilo utiliza la siguiente secuencia (Kalos y Whitlock, 1986): para obtener un número ξ_1 se elige una semilla generadora X_0 , esto define un segundo número X_1 utilizando la expresión:

$$X_1 = aX_0 - \text{ent}\left(\frac{aX_0}{M}\right)M \quad (4.1)$$

en donde a y M son números enteros y positivos; la función $\text{ent}(\dots)$ significa “parte entera de ...”. El número al azar se obtiene del cociente entre X_1 y M :

$$\xi_1 = X_1/M \quad (4.2)$$

Para conseguir el siguiente número ξ_2 se utiliza como semilla X_1 con el mismo proceso. Debido a la característica de la ecuación 4.1, reemplazando se obtiene:

$$\frac{X_1}{M} = \frac{aX_0}{M} - \text{ent}\left(\frac{aX_0}{M}\right) < 1 \quad (4.3)$$

de esta expresión se tiene que X_i no puede superar a M , por lo cual la secuencia se repite como máximo cada $M-1$ realizaciones; es decir, cuanto mayor sea M mayor será el período del generador.

Se puede demostrar que si $M = 2^l$ en donde l es número de bits con el cual trabaja el equipo en donde se realiza la simulación (número de máquina), el máximo período que se puede alcanzar es $M/4$; si a M se lo elige como primo entonces el período máximo posible es $M-1$. En el caso de trabajar con un resolución de 32 bits de longitud (el máximo número que se puede escribir es 2^{32}) el número primo más grande tiene la forma $M = 2^{31} - 1$; para este número esta demostrado que definiendo $a = 7^5$ se obtienen los períodos más largos (Kalos y Whitlock, 1986).

En la Figura 4.1 se encuentra la distribución obtenida utilizando este generador para obtener 10000 números al azar.

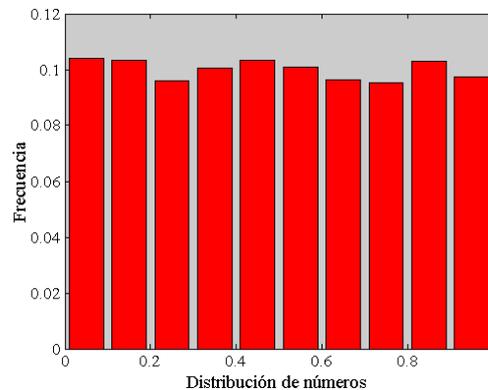


Figura 4.1: Distribución en frecuencia obtenida para 10000 números generados al azar

Para comprobar el funcionamiento del generador, se realizaron distintos tests de evaluación. El primero de ellos consiste en observar si los números generados son representativos de una distribución normal.

El test consiste en tomar 1000 series de $N = 100000$ números. Se distribuye a los números en $k = 10$ subintervalos del intervalo $(0 ; 1)$ de acuerdo con el valor de los mismos; a cada una de las series se les puede asociar una función χ^2_i :

$$\chi_i^2 = \frac{k}{N} \sum_{j=1}^k (N_{i,j} - \frac{N}{k})^2 \quad (4.4)$$

en donde, i es el número de serie y $N_{i,j}$ es la cantidad de números de la serie i dentro del intervalo j . El valor óptimo de χ_i^2 se encuentra en 9. En caso de tratarse de distribuciones realmente uniformes la serie $\chi_1^2, \chi_2^2, \dots, \chi_{1000}^2$ deberá poseer una forma de distribución $\chi^2(9)$.

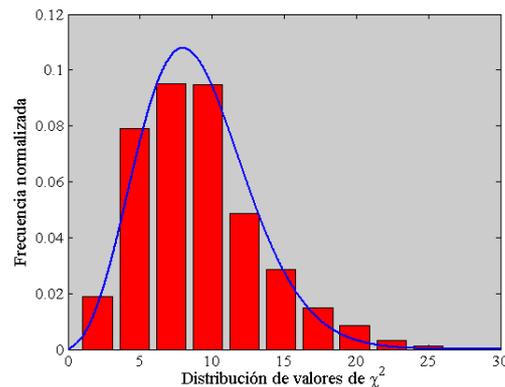


Figura 4.2: Distribución en frecuencia normalizada obtenida para los valores de χ^2 , en azul se muestra la distribución $\chi^2(9)$

En la Figura 4.2 se puede observar la gran concordancia entre el histograma obtenido de los valores de χ_i^2 y la distribución $\chi^2(9)$, por lo cual podemos suponer que el generador utilizado supera este test de aleatoriedad.

Se puede realizar un nuevo test tomando estos 1000 resultados y definiendo nuevos grupos, separando al espacio en $m=100$ intervalos equiprobables de la distribución $\chi^2(9)$ y definiendo una χ_T^2 de la forma:

$$\chi_T^2 = \sum_{m=1}^{100} \frac{(B_m - 10)^2}{100} \quad (4.5)$$

en donde B_j representa en número de distribuciones χ_i^2 cuyo resultado se corresponde con el intervalo j . Según la bibliografía especializada (Dudewicz y Ralley, 1981), este tipo de test define que cuanto menor es el valor de χ_T^2 mejor es el generador de números al azar; en general un buen generador de números al azar posee valores en el rango 80-84. Las simulaciones realizadas para el generador de números al azar propuesto dan como resultado $\chi_T^2 = 82,80$ superando nuevamente el test aleatoriedad propuesto.

Un tercer y último test consiste en evaluar la interdependencia (correlación) entre números al azar generados sucesivamente (Frodesen, 1979). Si se considera un set de s

números sucesivos formando con ellos un punto en un espacio s – *dimensional*, separando a cada dimensión en r intervalos de igual longitud, podemos suponer que si el generador de números al azar es bueno, los puntos en el espacio s – *dimensional* se encuentran distribuidos uniformemente en todo el espacio. Podemos entonces definir una función χ^2 de la forma:

$$\chi^2 = \frac{r^s}{N} \sum (N_{j_1, \dots, j_s} - \frac{N}{r^s})^2 \quad (4.6)$$

en donde N_{j_1, \dots, j_s} es la cantidad de puntos que se encuentran en el hipercubo definido por los índices j_1, \dots, j_s .

Si se realiza este test utilizando $s = 3$ y $r = 10$, para un set de $N = 100000$ números al azar se obtiene como resultado $\chi^2 = 990,52$, que posee una gran congruencia con el valor más esperado de una distribución $\chi^2(999)$.

Los resultados obtenidos en los test realizados en el generador de números al azar comprueban su buen funcionamiento y lo habilitan para ser utilizado en las simulaciones posteriores.

4.2. Resolución estocástica de la ecuación de Fisher para el caso anisótropo

La resolución estocástica de la ecuación F-KPP se realiza en distintos pasos independientes unos de otros. En general podemos agrupar a la evolución de la población en dos procesos: uno migratorio y uno de nacimiento-crecimiento-muerte.

4.2.1. Migración

Para resolver la ecuación F-KPP en modo aleatorio, al igual que para la solución determinista, se discretiza el espacio con una grilla conformada por $L \times M$ celdas cuadradas de longitud h . Estas celdas son identificadas con los índices (l, m) con $1 < l < L$ y $1 < m < M$. Se supone que en cada celda la población se encuentra integrada por $N_{i,j}$ individuos, cada individuo puede migrar hacia cualquiera de sus ocho celdas vecinas con cierta probabilidad de transición definida de la siguiente forma:

$$p_{i+1,j+1}^{mov} = \frac{\Delta t^2 \sqrt{D_{i+1,j+1} D_{i,j}}}{2h^4} (D_{i+1,j} + D_{i,j+1})$$

$$p_{i+1,j-1}^{mov} = \frac{\Delta t^2 \sqrt{D_{i+1,j-1} D_{i,j}}}{2h^4} (D_{i+1,j} + D_{i,j-1})$$

$$\begin{aligned}
p_{i-1,j+1}^{mov} &= \frac{\Delta t^2 \sqrt{D_{i-1,j+1} D_{i,j}}}{2h^4} (D_{i-1,j} + D_{i,j+1}) \\
p_{i-1,j-1}^{mov} &= \frac{\Delta t^2 \sqrt{D_{i-1,j-1} D_{i,j}}}{2h^4} (D_{i-1,j} + D_{i,j-1}) \\
p_{i+1,j}^{mov} &= \sqrt{D_{i+1,j} D_{i,j}} \left[\frac{\Delta t}{h^2} - \frac{\Delta t^2}{2h^4} (\sqrt{D_{i,j+1} D_{i,j}} + \sqrt{D_{i,j-1} D_{i,j}} + \right. \\
&\quad \left. + \sqrt{D_{i+1,j+1} D_{i+1,j}} + \sqrt{D_{i+1,j-1} D_{i+1,j}}) \right] \\
p_{i-1,j}^{mov} &= \sqrt{D_{i-1,j} D_{i,j}} \left[\frac{\Delta t}{h^2} - \frac{\Delta t^2}{2h^4} (\sqrt{D_{i,j+1} D_{i,j}} + \sqrt{D_{i,j-1} D_{i,j}} + \right. \\
&\quad \left. + \sqrt{D_{i-1,j+1} D_{i-1,j}} + \sqrt{D_{i-1,j-1} D_{i-1,j}}) \right] \\
p_{i,j+1}^{mov} &= \sqrt{D_{i,j+1} D_{i,j}} \left[\frac{\Delta t}{h^2} - \frac{\Delta t^2}{2h^4} (\sqrt{D_{i+1,j} D_{i,j}} + \sqrt{D_{i-1,j} D_{i,j}} + \right. \\
&\quad \left. + \sqrt{D_{i+1,j+1} D_{i,j+1}} + \sqrt{D_{i-1,j+1} D_{i,j+1}}) \right] \\
p_{i,j-1}^{mov} &= \sqrt{D_{i,j-1} D_{i,j}} \left[\frac{\Delta t}{h^2} - \frac{\Delta t^2}{2h^4} (\sqrt{D_{i+1,j} D_{i,j}} + \sqrt{D_{i-1,j} D_{i,j}} + \right. \\
&\quad \left. + \sqrt{D_{i+1,j-1} D_{i,j-1}} + \sqrt{D_{i-1,j-1} D_{i,j-1}}) \right]
\end{aligned} \tag{4.7}$$

en donde $p_{l,m}^{mov}$ es la probabilidad de realizar una transición hacia la celda (l,m). Al igual que en los capítulos anteriores, $D_{l,m}$ es el coeficiente de movilidad de la celda (l,m) y Δt es el paso de tiempo en que el individuo se mueve una distancia h .

Se define también una probabilidad de permanecer sin realizar ninguna transición, manteniendo la posición, p^{perm} , como:

$$p^{perm} = 1 - \sum_{l=1}^8 p_{(l)}^{mov} \tag{4.8}$$

de modo tal que: $p^{perm} + \sum_{l=1}^8 p_{(l)}^{mov} = 1$. Para realizar un paso temporal, se confecciona una tabla de transición con estas probabilidades, en la cual a cada probabilidad se le asigna un segmento en el intervalo (0 ; 1). Luego se obtiene al azar un número de una distribución uniforme y se lo compara con la tabla; la transición se realiza hacia la dirección asociada con el segmento al que pertenece este número aleatorio.

Se supone, con el objetivo de observar distintos comportamientos, un caso en el cual el parámetro de difusión es constante para toda la grilla, es decir, no existe una dirección privilegiada de avance. Se realiza una simulación con grilla de 500×500 con $D = cte.$, en la cual el individuo inicia su recorrido en el centro definiendo que el mismo puede dar 250 pasos. Si se divide la grilla en cuatro cuadrantes y se contabiliza la posición final del individuo en cada simulación, para 10000 realizaciones se obtienen los resultados que pueden verse en la Tabla 1.

Cuadrante	Porcentaje de individuos con posición final
1	25,04
2	24,87
3	24,94
4	25,15

Tabla 4.1: Resultados obtenidos para 10000 realizaciones en una grilla con $D = cte.$

Si se grafican diez de estas caminatas tomadas al azar del conjunto de 10000, se puede ver en la Figura 4.3 que no existe una dirección privilegiada de movimiento, obteniendo un mapa de distribuciones de caminatas homogéneo.

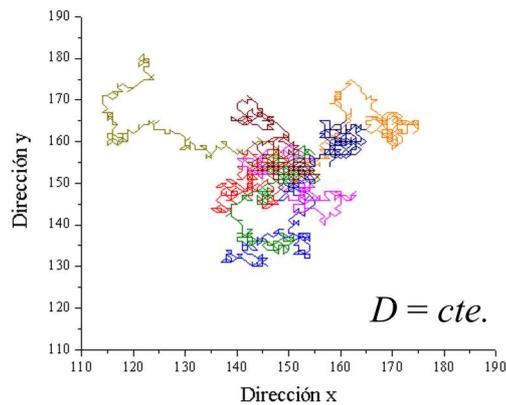


Figura 4.3: Caminatas de diez realizaciones para una grilla con $D = cte.$

Si en cambio se asigna un valor de parámetro D distinto para cada uno de los cuadrantes y se realiza la misma experiencia, los resultados obtenidos varían, luego de 10000 simulaciones, según se observa en la Tabla 4.2:

La cantidad de caminadores que finalizan su recorrido en cada uno de los cuadrantes es proporcional al valor del parámetro D de cada una de las regiones. Esto se condice con los resultados obtenidos para la solución determinista, ya que el porcentaje de caminadores que finalizan su recorrido en cada una de las regiones puede compararse con la cantidad

Cuadrante	Porcentaje de individuos con posición final
1 ($D=100$)	10,04
2 ($D=300$)	31,43
3 ($D=200$)	18,95
4 ($D=400$)	39,58

Tabla 4.2: Resultados obtenidos para 10000 realizaciones en una grilla con distinto D en cada cuadrante

de personas que ocupan cada región tiempo a tiempo para la solución determinista.

En la Figura 4.4 se observa el patrón de diez realizaciones con esta distribución del parámetro D tomadas al azar del conjunto de 10000.

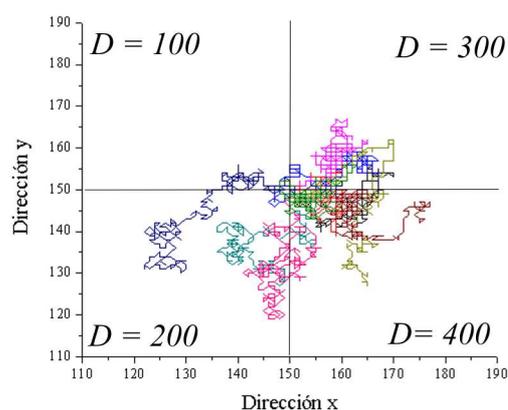


Figura 4.4: Caminatas de diez realizaciones para una grilla con $D =$ cte.

Las zonas que poseen D mayores tienen una frecuencia de finalización de la caminata mayor; en este caso en particular se puede ver que no existe ninguna caminata que finaliza en el medio con $D = 100 \frac{km^2}{año}$, hay 2 caminatas que terminan en el medio con $D = 200 \frac{km^2}{año}$, tres en el medio con $D = 300 \frac{km^2}{año}$ y cinco en el medio con $D = 400 \frac{km^2}{año}$.

Un parámetro que es necesario caracterizar para verificar el buen funcionamiento del algoritmo es el espacio explorado por un individuo a lo largo de su vida. En la Figura 4.5 se observa un histograma formado por 10000 caminatas al azar en un ambiente con

capacidad de sustento $K = 20 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$, coeficiente $D = 200 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$ y suponiendo al individuo con una vida de 25 años; todos estos parámetros son comunes en las simulaciones que se utilizarán a posterior; para simular la expansión humana en América.

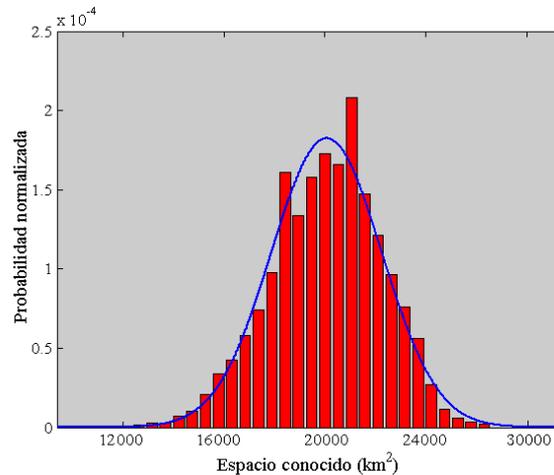


Figura 4.5: Espacio recorrido por un individuo

Si se ajusta el histograma por una gaussiana, se obtiene que el espacio recorrido a lo largo de la vida del individuo (e_{rec}) resulta $e_{rec} = 17000 \text{ km}^2$ con una desviación (Δe_{rec}) de $\Delta e_{rec} = 3000 \text{ km}^2$.

Con estos resultados y utilizando la ecuación 2.42 se obtiene $D = 200 \pm 30 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$, siendo este valor coincidente con el parámetro definido al inicio de la simulación, con lo cual se supone un buen funcionamiento del algoritmo desarrollado.

4.2.2. Crecimiento Poblacional

El proceso de nacimiento-crecimiento-muerte depende de 3 variables asignadas a cada individuo en su nacimiento.

Al nacer se obtiene un número al azar dentro de una distribución gaussiana con valor medio μ y dispersión σ acotada por 0 y 2μ . Ese número define la vida media del individuo por lo cual al superar esa edad el individuo muere.

En la Figura 4.6 puede observarse la distribución obtenida para la vida media de los individuos en una realización determinada.

Una segunda variable define si el individuo es macho o hembra con probabilidades de p^{rep} y p^{norep} respectivamente.

En caso de ser hembra existe una tercera variable que indica la posibilidad de que la misma sea una reproductora activa o no; en general, para mamíferos estas probabilidades

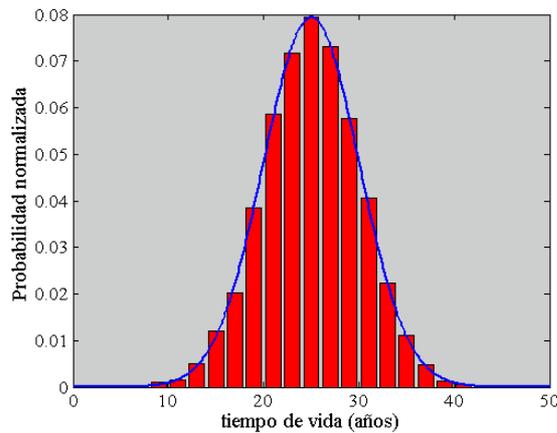


Figura 4.6: Distribución de la vida media de los individuos para una realización

se encuentran definidas en 0,9 para las hembras con posibilidad de reproducirse y un 0,1 para hembras estériles.

En cada paso de tiempo la población crece, se reproduce y muere. Para la reproducción se utiliza el siguiente procedimiento: a todas las hembras que se encuentran reproductivamente activas se les sortea un número al azar l y se lo compara con la probabilidad de nacimiento p^{nac} definida de acuerdo con la expresión:

$$p^{nac} = \alpha \left(1 - \frac{N_{i,j}}{K_{i,j}}\right) \quad (4.9)$$

en donde α es la tasa de reproducción, $K_{i,j}$, $N_{i,j}$ son la capacidad de sustento y la cantidad de individuos en la celda que se encuentra la mujer, respectivamente. Si l es menor a p^{nac} , se produce el nacimiento de un nuevo individuo. En este caso la mujer que se acaba de reproducir entra en un período de latencia por el término de cierto tiempo característico de la especie, luego del cual recobra la posibilidad de ser reproductivamente activa.

4.2.3. Algoritmo utilizado

El algoritmo utilizado para cada uno de los ciclos del programa puede resumirse en el esquema representado en la figura 4.7

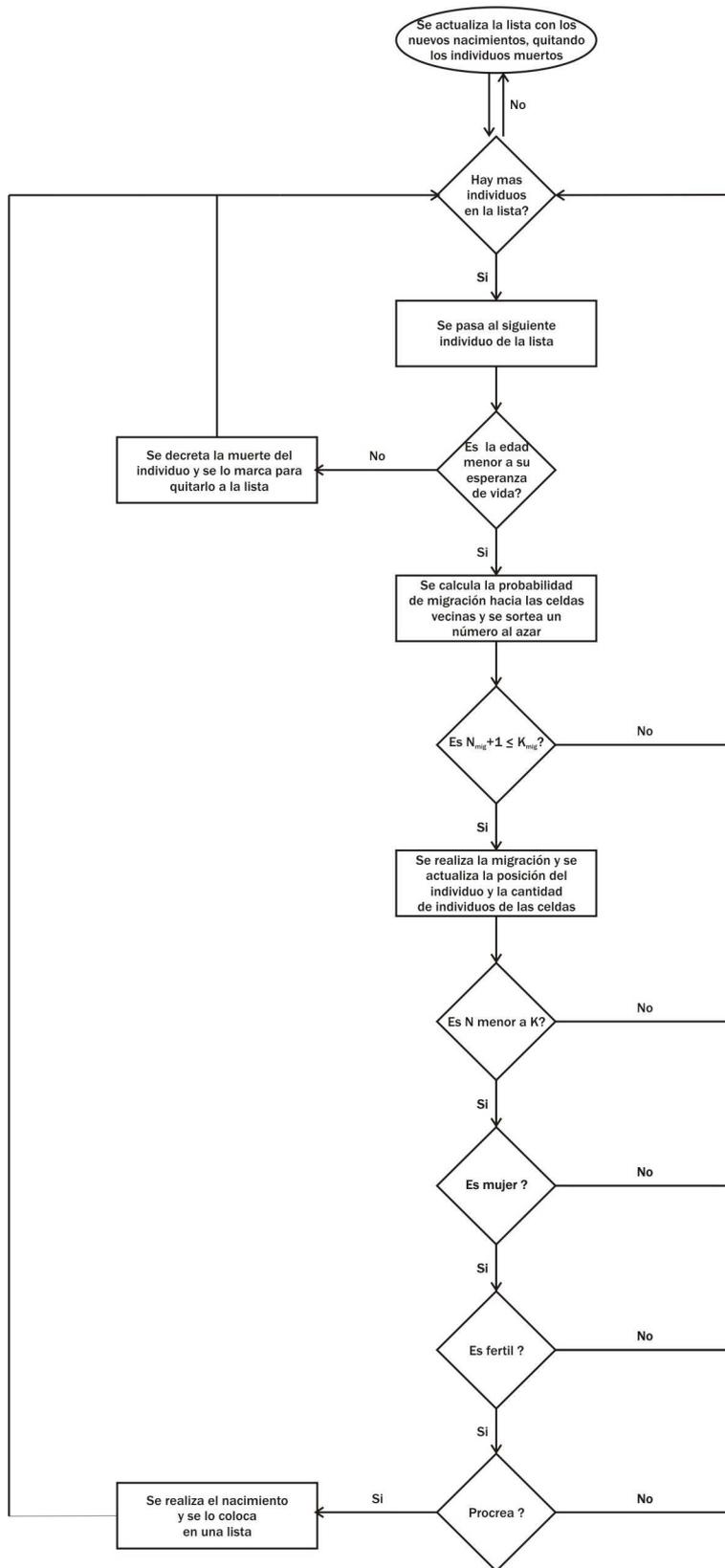


Figura 4.7: Algoritmo utilizado para la simulación estocástica

En cada uno de los ciclos del programa se renueva una lista que contiene a todos los individuos. Como primer paso se pregunta si el individuo ya alcanzó su esperanza de vida en caso afirmativo se marca al individuo como muerto.

En caso de seguir con vida, se calculan todas las probabilidades de migración, luego se sortea un número al azar y se observa si la celda hacia la cual se encuentra destinado el individuo no supera con él la capacidad de sustento de la misma. En caso afirmativo el individuo no realiza la migración. En caso negativo, se realiza la migración actualizando la posición del individuo, la población de la celda de la que sale y la población de la celda hacia la cual migró.

Al realizarse la migración, en caso de alcanzar la capacidad de sustento de la nueva celda, si es hembra no podrá reproducirse.

Luego se procede a realizar el nacimiento de los nuevos individuos siguiendo el algoritmo descrito anteriormente.

Al recorrer toda la lista de individuos se comienza con un nuevo ciclo.

4.3. Simulaciones numéricas

Las simulaciones numéricas poseen varios objetivos. El primero de ellos consiste en observar la distribución de la población a medida que se realiza la invasión a un nuevo espacio. Un segundo objetivo es comparar los resultados obtenidos con los que arroja el modelo determinista. Por último, el modelo estocástico, a diferencia del determinista posee una tasa de crecimiento poblacional mínima α_{min} , tal que si se realiza una simulación con $\alpha < \alpha_{min}$ la población después de determinado tiempo se extingue no llegando a realizar una invasión exitosa. Por lo tanto, el último objetivo es analizar la relación entre α_{min} y la capacidad de sustento del ambiente K por donde se realiza la evolución.

Debido a la posterior aplicación del modelo, nuevamente se utilizarán para las simulaciones numéricas parámetros propios de la especie humana en el período de colonización (extrapolados a partir de tribus cazadoras recolectoras actuales). La vida media de los individuos se encuentra en 25 años, la probabilidad de ser reproductora activa para las mujeres se establece en $p^{rep} = 0,9$ y el período de latencia entre reproducciones es de 2 años.

4.3.1. Distribución de la población

Una de las principales diferencias entre el modelo determinista y el estocástico se encuentra en la distribución de la población cuando un espacio ya está completo.

Se realizaron dos simulaciones en ambientes homogéneos, utilizando para ello grillas conformadas por 500×500 celdas, cuya única diferencia es el parámetro de difusión D , suponiendo una capacidad de sustento $K = cte. = 20 \frac{hab.}{125,5km^2}$ y una tasa de crecimiento poblacional $\alpha = cte. = 0,03$. Cada simulación consume un tiempo de máquina aproximado de 8 horas (en un procesador de 3,2 GHz de velocidad de procesador).

Los mapas obtenidos para la evolución de la población que se obtienen pueden observarse en la Figura 4.8

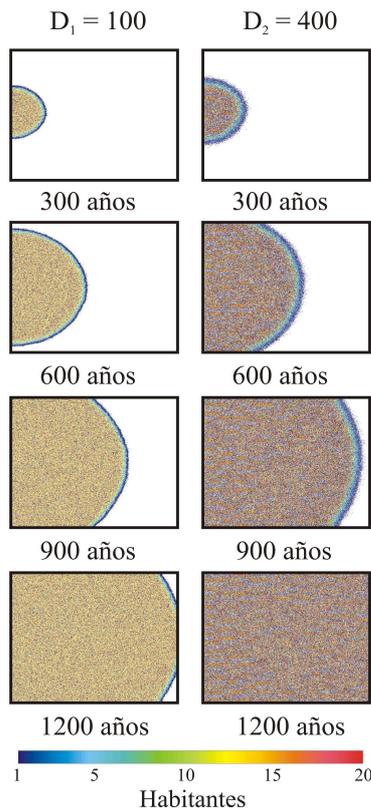


Figura 4.8: Perfiles de población obtenidos para grillas homogéneas en función del tiempo con $D_1 = 100 \frac{km^2}{año}$ (izquierda) y $D_2 = 400 \frac{km^2}{año}$ (derecha)

Puede apreciarse que el ambiente con mayor parámetro de difusión se puebla más rápidamente que el de menor D . Este resultado se condice con la relación:

$$v = 2\sqrt{D\alpha} \quad (4.10)$$

estudiada en capítulos anteriores.

Si bien los mapas de población parecen ser diferentes, al realizar un gráfico de población

total en función del tiempo, al ocupar toda la grilla se obtiene que la cantidad de la población es la misma para ambas simulaciones (ver Figura 4.9).

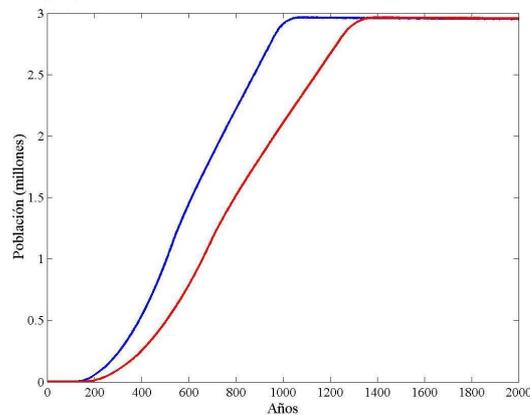


Figura 4.9: Población en función del tiempo para grillas homogéneas con $D_1 = 100 \frac{km^2}{año}$ (rojo) y $D_2 = 400 \frac{km^2}{año}$ (azul)

Podemos decir entonces que la diferencia en la distribución de la población se debe a la movilidad de los individuos siendo más homogénea para el caso de parámetros de difusión bajos (baja movilidad).

4.3.2. Comparación de las soluciones estocásticas y deterministas

Con el objetivo de observar los efectos producidos por la anisotropía en la difusión de esta solución estocástica y compararla con las soluciones deterministas se realizó una simulación en una grilla de 500×500 celdas, con capacidad de sustento y tasa de crecimiento poblacional constantes ($K = 20 \frac{hab.}{125,5km^2}$ y $\alpha = 0,03$ y con una distribución de ambientes con distinto coeficiente de difusión, formando franjas paralelas de 50 celdas de ancho cada una, intercalando $D_1 = 100 \frac{km^2}{año}$ y $D_2 = 400 \frac{km^2}{año}$.

En la Figura 4.10 se muestran los resultados de la evolución. Los mismos muestran un gran acuerdo respecto de los resultados obtenidos para la solución determinista (ver Figura 3.4); los ambientes con $D_2 = 400 \frac{km^2}{año}$ aceleran el avance de la población con respecto a los ambientes con $D_1 = 100 \frac{km^2}{año}$ completando el espacio en 1300 años.

La siguiente simulación se realizó utilizando una distribución de dos ambientes formando dos franjas paralelas de 250 celdas de ancho con $D_1 = 100 \frac{km^2}{año}$ y $D_2 = 400 \frac{km^2}{año}$, en una grilla de 500×500 celdas, con capacidad de sustento y tasa de crecimiento poblacional iguales a la simulación anterior. Es decir, la distribución de ambientes posee un

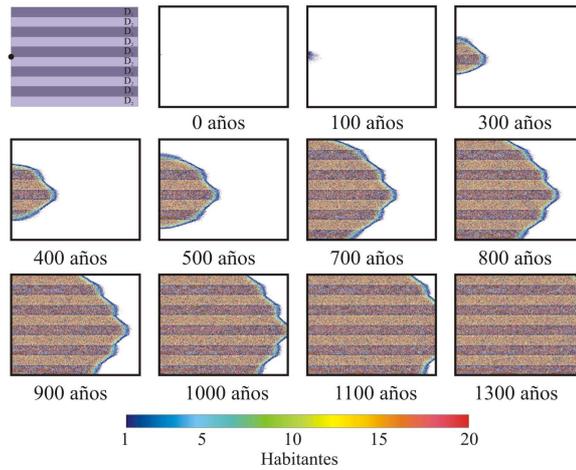


Figura 4.10: Perfil de población obtenido para un medio anisótropo

$$\text{con } D_1 = 100 \frac{km^2}{año}, D_2 = 400 \frac{km^2}{año}$$

valor medio igual que la simulación previa. Los resultados se pueden observar en la Figura 4.11

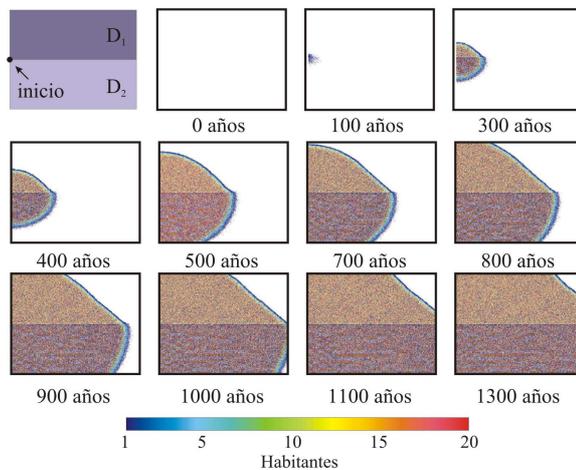


Figura 4.11: Perfil de población obtenido para un medio anisótropo

$$\text{con } D_1 = 100 \frac{km^2}{año}, D_2 = 400 \frac{km^2}{año}$$

Los resultados obtenidos para el modelo estocástico vuelven a mostrar gran concordancia respecto de los obtenidos para el modelo determinista (ver Figura 3.5). Se puede observar que si bien el valor medio del parámetro de difusión D en toda la grilla es el mismo, la distribución de ambientes distinta hace que la velocidad con que se ocupa la totalidad de la grilla sea menor, requiriendo un mayor tiempo para completar la misma.

Esto se debe a la existencia de un único contacto entre ambientes que influye en menor medida en el desarrollo de la invasión.

La distribución de ambientes con capacidad de movilidad alta (alto coeficiente de difusión) cerca de ambientes con capacidad de movilidad baja (bajo coeficiente de difusión) acelera la dispersión por los ambientes de baja movilidad. Este hecho es muy importante debido a que gran cantidad de trabajos utilizan el concepto de corredores ambientales como propulsores de la dispersión en nuevos ambientes (Hilty et al., 2006; Lanata et al., 2008a).

4.3.3. Obtención de la tasa mínima de crecimiento poblacional

Una de las principales diferencias de la solución estocástica por sobre la determinista es la existencia de una tasa mínima de crecimiento poblacional; es decir, el valor mínimo indispensable de la tasa de crecimiento poblacional α_{min} para que la población no se extinga en un tiempo determinado y realice una invasión exitosa del territorio. Esto permite acercarnos de alguna manera al concepto de “minimun viable population” (MVP) (Shaffer, 1981; Forman, 1999) y se encuentra asociado a dos factores propios de la solución estocástica; el primero de ellos es considerar a los individuos por separado asignándoles una esperanza de vida; el segundo se debe la naturaleza estocástica de los nacimientos.

Utilizando una grilla de 500 x 500 celdas de tamaño; se realizaron distintas simulaciones suponiendo ambientes homogéneos (tanto su capacidad de sustento como su coeficiente de difusión). La capacidad de sustento del medio se varió entre $K \in [1 ; 25] \frac{hab.}{125,5km^2}$ y el coeficiente de difusión $D \in [50 ; 500] \frac{km^2}{año}$. Para cada realización se calculó la tasa mínima de crecimiento poblacional.

En la Figura 4.12 se observa el gráfico obtenido del logaritmo de la tasa mínima de crecimiento en función del logaritmo de la capacidad de sustento del medio. Cada una de las series corresponde a obtener la tasa mínima de crecimiento exigiendo la extinción de la población en M-pasos (entre 100 y 3000).

Los resultados muestran que existe una relación lineal entre el logaritmo natural de la capacidad de sustento del ambiente y el logaritmo natural de la tasa mínima de crecimiento poblacional. Esta relación es la misma para las diferentes series, lo que indica que es independiente de la cantidad de pasos que se le exige al sistema para que la población se extinga. Si se calcula la pendiente de la recta, se observa que la relación entre la tasa mínima de crecimiento poblacional y la capacidad de sustento puede escribirse de acuerdo a la expresión:

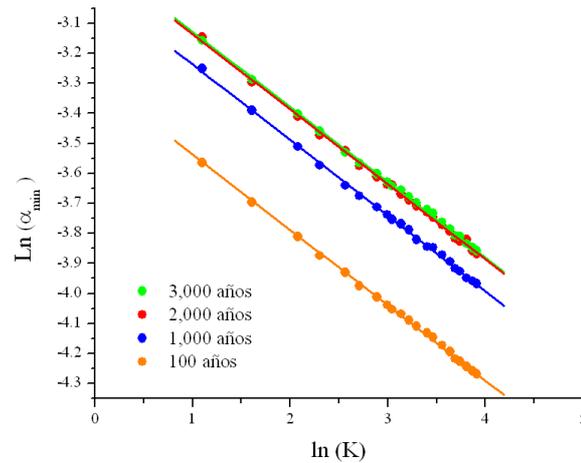


Figura 4.12: Tasa mínima de crecimiento en función de la capacidad de sustento

$$\alpha_{min} = A_{(M)}K^{-1/4} \quad (4.11)$$

en donde $A_{(M)}$ es una función que depende de la cantidad de pasos M que se le exige al sistema para que la población se extinga.

Las series obtenidas para 2000 y 3000 pasos se encuentran solapadas, demostrando que si la cantidad de pasos es lo suficientemente grande la tasa mínima de crecimiento poblacional es independiente de la cantidad de pasos de tiempo exigida para que la población se extinga.

La solución anisótropa estocástica permite modelar del mismo modo que la solución determinista la dispersión de especies por nuevos ambientes. Agrega además, por el hecho de individualizar a la población, la posibilidad de calcular la tasa mínima de crecimiento para que se desarrolle una invasión exitosa permitiendo minimizar los escenarios permitidos para el desarrollo de la dispersión.

Capítulo 5

Factores influyentes en la dispersión de homínidos

“No existe una historia de la humanidad, sólo hay muchas historias de todo tipo de aspectos de la vida humana”.

Karl Popper

La dispersión de la especie humana, entendida como la suma de las diferentes conductas de movilidad y utilización del espacio, ha tenido una gran influencia en los cambios tanto genéticos como culturales. Sabemos que la evolución de los homínidos se caracteriza por tener cuatro radiaciones adaptativas. La última de ellas, la del *Homo-sapiens*, posee una distinción particular: es el único homínido que tiene una dispersión geográfica global (Foley, 1995, 1999). Aplicando una perspectiva dinámica de la dispersión es posible modelar la utilización diferencial del espacio a través del tiempo de manera tal que permita entender su rol dentro de la evolución humana.

Fundamentalmente, la dinámica de la dispersión humana puede caracterizarse por cuatro desarrollos interrelacionados que tienen lugar a lo largo de su historia de vida (Lanata y García, 2002) y que son:

Expansión	↔	Contracción
Crecimiento	↔	Retracción
Diversificación	↔	Homogeneización
Aislamiento	↔	Continuidad

La interrelación entre y dentro de estos desarrollos (más las restricciones ambientales relacionados en cada caso particular) es lo que conforma el tiempo y el modo de los cambios genéticos y culturales (Hastings y Harrison, 1994). Es por ello que la dispersión no

es un rasgo simple; involucra aspectos fisiológicos, morfológicos, genéticos, conductuales y culturales (entre muchos otros componentes) de la historia de vida de una especie -ver discusión en Roof y Fairbain (2001) y en Ronce et al. (2001).

Dado que el objetivo es aplicar los modelos desarrollados previamente para modelar el poblamiento inicial del homínidos por Las Américas, se necesita una cuantificación para los parámetros que caracterizan dichos modelos. Por lo tanto, a continuación, se desarrollará un resumen de las distintas variables antropológicas, paleoecológicas y paleogenéticas con el objetivo de obtener dichos parámetros y definir datos que sirvan de contraste para los resultados obtenidos en el modelo.

5.1. La dispersión humana por nuevos ambientes

Los estudios de dispersión requieren considerar ciertas premisas. En primer lugar, las conductas humanas son muy diferentes cuando se está en presencia de ecoregiones (Bailey, 1995), ambientes y/o ecosistemas que no se conocen (Steele, 2002). Es por ello que la dispersión en espacios nuevos y/o vacíos requiere de estrategias diferentes a aquellas utilizadas en donde la información espacial y ambiental previa existe. No se encuentra del todo probado que las características paleoecológicas del mosaico de las ecoregiones son las que permiten conocer bajo qué condiciones es posible la dispersión. Esto es muy importante pues existe una relación entre estas condiciones (p.e. la presencia de barreras ecológicas y/o geográficas) y la reacción de la población ante ellas. En el caso del *Homo sapiens*, su dispersión a lo largo de y en diferentes ambientes parece haber sido el resultado de “cruzar” barreras a lo largo de su historia. Esto ayuda a conocer las condiciones en las cuales se dan, por ejemplo, determinados ajustes y/o cambios en los conjuntos instrumentales de las poblaciones.

La variabilidad demográfica y sus consecuencias sobre las poblaciones (p.e. cuellos de botella) son de vital importancia en los estudios de la dispersión humana (Foley y Lahr, 2001). En este punto es importante considerar que estas situaciones no se dan en la población en su totalidad, sino en fragmentos de ella. Este es el motivo por el cual se definen la metapoblaciones.

Una metapoblación puede definirse, según Hansky (1999), como poblaciones espacialmente estructuradas dentro de ensamblajes de poblaciones locales reproductivamente activas que tienen algún efecto sobre las demás poblaciones locales, incluyendo la posibilidad de restablecimiento de las poblaciones después de la extinción.

Abordar esta problemática desde la perspectiva de las metapoblaciones (Hansky y

Gilpin, 1997) permite acercarse adecuadamente a conocer la variabilidad interna de las poblaciones humanas y sus posibles respuestas a las presiones y los paisajes selectivos que enfrentaron. Por ejemplo, permite analizar si en determinadas circunstancias los pulsos ambientales puedan ser considerados como disparadores del cambio cultural y/o genético. Sin embargo, los pulsos ambientales pueden tener efectos diferentes en las poblaciones (Neff y Larson, 1997). Un caso puede ser el de las situaciones de extinciones locales y no de la población en su totalidad. O que la existencia de refugios ecológicos permita que grupos o poblaciones persistan diferencialmente y sobrevivan mientras que otros no. En estos casos, una población llegaría al número de individuos mínimo viable, y posteriormente podría colonizar nuevos espacios y/o recolonizar los conocidos anteriormente. Estas situaciones dejan improntas genéticas así como también culturales (Wood et al., 1985). Otra situación está dada por la competencia específica por determinados recursos con otros grupos humanos y/o por la permanencia en algunos espacios.

Los pulsos ambientales producen reorganizaciones y reacomodaciones en los ecosistemas (Dieckmann et al., 1999). Estas diferenciaciones tienen también consecuencias tanto en lo genético como en lo cultural. Por lo tanto, es posible que se pueda reconocer o inferir cuáles puntos en el espacio y en el tiempo funcionaron como “hot o cold spots” evolutivos, es decir originar una explosión o extinción de la población (Gomulkiewicz et al., 2000). Debe tenerse en cuenta que los diferentes procesos selectivos que actúan en una población, no son sólo los darwinianos, sino también los no-darwinianos (p.e. mutación, errores en la transmisión y procesos estocásticos) los que también tienen efectos en la variación genética y cultural de las poblaciones. Las situaciones enunciadas anteriormente muestran la multiplicidad de procesos involucrados en la dispersión de una especie, en particular, cuando se efectúa en espacios vacíos o desconocidos. El conocimiento de la variedad de estos procesos ayuda a conocer cómo tuvo lugar la diversificación genética y cultural así como también a poder relacionar éstos con los efectos que tuvieron en la construcción y modificación de nicho por parte de poblaciones humanas (Odling-Smee et al., 2003; Laland et al., 2000, 2001; Lanata et al., 2008a).

Durante los últimos años, en varios artículos se ha discutido la dispersión humana en América a partir de evidencia arqueológica, tratando de definir cuál fue su dinámica, sin un tratamiento matemático (Morrow y Morrow, 1999; Anderson y Gillam, 2000; Anderson et al., 1997). Quizás uno de los aspectos en el que los arqueólogos han puesto menor atención es en la dinámica de los múltiples procesos relacionados con las condiciones, causas y consecuencias de la dispersión humana en las Américas. Con contadas excepciones (p.e. Martin, 1973; Kelly y Todd, 1988; Meltzer, 1993; Steele et al., 1998; Borrero,

1999; Lanata, 2000), el tema ha sido abordado utilizando la evidencia arqueológica para formular modelos de poblamiento, o bien evidencia bioantropológica para postular diferencias y/o relaciones entre grupos humanos y las posibles “oleadas” y/o “migraciones” que pudieron tener lugar. La dispersión humana en las Américas no sólo es un problema arqueológico, también es un problema relacionado con la evolución de nuestra especie. Y sorprendentemente, no ha sido un tema que los arqueólogos evolutivos han abordado. Esto es bastante llamativo considerando el papel importante que tal dispersión ha jugado en la arqueología durante los últimos veinte años (Dunnell, 1980; Bettinger, 1980; Winterhalder y Smith, 1981; Lanata y Garcia-Herbst, 2002).

Una perspectiva evolutiva amplia da un armazón teórico-metodológico más que adecuado para discutir la dispersión humana en América. Por ejemplo, la biología evolutiva, la geografía, la demografía, la dinámica de poblaciones, la ecología y otras disciplinas están produciendo “un mar de cambio” en los acercamientos evolutivos (Czaran, 1998; Gurney y Nisbet, 1998; Hannon y Ruth, 1997; Thompson, 1999; Hansky, 1999; Laland et al., 2000), integrando diferentes disciplinas. Es necesario discutir la dispersión humana en una perspectiva evolutiva más adecuada y comprensiva, que permita a arqueólogos y antropólogos:

1. discutir el problema en escalas espacio-tiempo apropiadas.
2. entender la dinámica de la dispersión humana.
3. comparar los diferentes casos, tanto a escala continental como regional.

Algunos casos recientes de estos acercamientos (Anderson et al., 1997; Steele, 2002; Lanata y García, 2002) mostraron cómo es posible cubrir las expectativas arqueológicas empleando diferentes tipos de datos, y no sólo los arqueológicos. De esta forma, la dispersión humana en las Américas podría entenderse mejor si se discute:

- La colonización de ambientes vacíos.
- Las distintas propiedades de los mosaicos ambientales.
- Las condiciones paleoecológicas que permitieron o no la dispersión.
- Las contingencias paleodemográficas (por ejemplo cuellos de botella).
- Los pulsos paleoambientales como disparadores o causantes de extinciones locales y/o cambio.

- La relación entre la frecuencia de las fluctuaciones ambientales y el surgimiento de innovaciones en el comportamiento o culturales.
- Grado de competencia por los diferentes tipos de recursos.
- La reorganización de ecosistemas y paisajes y su posible relación con los cambios y/o diferenciaciones genéticas y culturales, es decir determinar situaciones de hot y cold spots evolutivos.

5.1.1. El modelo PCM

La heterogeneidad espacial de América exige que se entiendan las relaciones entre la estructura y la función de un ambiente durante la dispersión. Esto permite conocer las posibilidades de irradiación del flujo humano dentro de la estructura de un paisaje. Una primera aproximación por la vía analítica fue el modelo Patch-Corridor-Matrix PCM (parche-corredor-matriz) utilizada en numeros trabajos (p.e. Forman, 1990; Hansen y Castri, 1992; Bailey, 1995; Forman, 1999) en el cual cada mosaico ambiental (en distintas escalas) está formado por estos tres elementos.

Operativamente, el parche es definido como “un área de ambiente relativamente homogéneo que difiere de sus alrededores”, el corredor como “un ambiente alargado que difiere de las zonas adyacentes en ambos lados”, y la matrix como “el ecosistema sostén caracterizado por la cobertura vegetal y la conectividad que infieren sobre la dinámica de la población” (Forman (1999): 38-39). El modelo PCM es flexible y puede aplicarse analíticamente en escalas espaciales diferentes.

Los corredores tienen funciones (p.e. filtro, barrera, conductor, contenedor) y efectos (p.e. embudo, expansión, cerco) diferentes en la dispersión humana (Saunders y Hobbs, 1991; Forman, 1999). A escala continental podemos sostener que los corredores poseen una cualidad de hábitat. Son espacios caracterizados por su forma en general más alargada que ancha y por tener propiedades ecotonales. Cuando un corredor ambiental funciona como hábitat para una población, tiene ventajas importantes. Una de ellas es que permite a los humanos que están en él tener acceso a una diversidad mayor de recursos. Esto se debe a que los ambientes que conecta están relativamente cercanos. Esta peculiaridad, conocida como “edge-effect” (ver Forman y Godron (1986)) admite el empleo de estrategias de explotación de recursos más flexibles. Por ejemplo, facilita a los humanos no tener que depender de un número reducido de recursos alimenticios. Pero el “edge-effect” no siempre es ventajoso. Aunque la diversidad de recursos potenciales fuese mayor, a veces su densidad tiende a ser más baja que dentro de los parches que bordean el corredor,

haciendo riesgosa una permanencia prolongada en el mismo.

Sin embargo, y bajo situaciones de estrés, una población puede reducir el riesgo fácilmente desplazándose hacia uno de los parches o ambientes lindantes. Otra calidad importante de los corredores ambientales es que pueden aumentar las tasas de dispersión hacia los diferentes ambientes que lo circundan, ayudando la colonización de nuevos espacios, y de esa forma la persistencia de la población. Así, los corredores juegan un papel importante en la supervivencia en un mosaico ambiental.

5.1.2. Otros modelos

Una regla ecológica general indica que los ambientes son seleccionados por las poblaciones de acuerdo con su percepción de la capacidad de sustento. Siguiendo esta regla Steele et al. (1998) han simulado el crecimiento demográfico durante la dispersión inicial en América utilizando un modelo de difusión en un medio homogéneo. Entre otros, sus resultados parecen indicar que las poblaciones humanas se dispersaron rápidamente estableciéndose en ambientes con capacidades de sustento altas, como lo fue el sudeste norteamericano. Esta afirmación se encuentra en gran acuerdo con la existencia de corredores ambientales que pudieron haber jugado un papel muy relevante, incluso acelerando el flujo humano en busca de aquellos ambiente o parches con mayores capacidades de sustento (ver Dockery et al. (1998)).

Como se ha mencionado en Steele et al. (1996); Anderson et al. (1997); Steele et al. (1998); Borrero (1999); Lanata y Borrero (1999) y Lanata (2000), la dispersión humana no es un proceso unidireccional que implica que deben agruparse poblaciones humanas en los ambientes, colonizarlos y luego desplazarse hacia uno nuevo. La dispersión puede tener lugar a través de los corredores ambientales, y éstos no tienen que estar completamente colonizados para que la dispersión continúe. En base a la reconstrucción y diversidad paleoambiental de Adams (1998) para las Américas (como se discutirá en la Sección 5.4) es posible ver que nos enfrentamos a un proceso con una dinámica particular en cada ambiente. Esto trae consecuencias demográficas particulares en cada caso.

Esta perspectiva difiere del tradicional modelo de Ola de Avance de Martin (1973) para el poblamiento de América, así como también a los modelos propuestos para la dispersión indígena posteriores, los que de alguna manera se basan en él. Este modelo implica una difusión de la población de tipo homogéneo sin tener en cuenta las variabilidad del medio por el cual se realiza la dispersión.

En suma, la dispersión humana es un proceso dinámico que de ninguna manera necesita que un ambiente o parche se encuentre completamente ocupado para tener lugar. En

cambio la dispersión humana, en América o cualquier otro continente, parecería caracterizarse mejor por una forma dendrítica y no direccional, como resultado de una suma de expansiones y retracciones que aprovechan diferencialmente los bajos costos de movilidad, las ventajas de los corredores ambientales usados como hábitat, y la estructura de las ecoregiones, ambientes y/o parches en donde tiene lugar (ver más detalles en Lanata et al. (2008a)).

Es por este motivo que se puede suponer que el modelo de F-KPP en un medio anisótropo puede llegar a modelar el poblamiento de las Américas ya que las tribus cazadoras-recolectoras que ingresaron al continente estaban conformadas por homínidos que se encontraban en movimiento continuo, cumpliendo con todas las hipótesis del modelo (crecimiento limitado en un hábitat dado, búsqueda de nuevos ambientes y ausencia de predadores).

5.2. Inicio del poblamiento

Tres de las variables más importantes del modelo de poblamiento americano son, sin lugar a dudas, el lugar del inicio de la dispersión, el momento en el cual puede haberse producido y la cantidad inicial de homínidos que actuaron como colonizadores.

5.2.1. Los ancestros del paleoindio americano

En el año 1590 el clérigo español José de Acosta (de Acosta, 1604) teorizó que los nativos americanos descendían de antiguos “cazadores salvajes” que habían seguido a animales a través de un hipotético puente desde el noreste asiático hacia el noroeste de América del Norte. En 1614, Brewster (1622), un estudioso inglés, observó que los pobladores americanos portaban cierto legajo del arte de civilizaciones orientales (China, India, Japón): “Recuerdan a los rudos tártaros (mongoles), sobre todas las otras naciones en la tierra”. El norte de Asia, la tierra del nacimiento de los tártaros, “el continente al oeste de América” pudo estar solamente separada por “un pequeño canal oceánico”. Desde aquellos tiempos al presente se asumió que los asentamientos que dieron origen al indígena americano se encontraban en el noreste de Asia. Estos antecesores debieron realizar la migración a través de un puente terrestre, subsecuentemente inundado por el Mar de Bering.

La principal evidencia es quizás la apariencia “mongoloide” de los nativos americanos consistente con su presunto origen asiático. Las similitudes incluyen: gran cantidad de cabello de color negro o marrón oscuro, escasa cantidad de pelo en el cuerpo y la cara,

ojos marrones con pliegues epicantes sobre ellos y huesos de la cara altos. Los dientes de esqueletos hallados en sitios arqueológicos de Las Américas poseen particularidades típicas de poblaciones del Norte de Asia (Turner, 1994).

En los últimos tiempos se han realizado análisis de ADN mitocondrial (mtADN) sobre habitantes de tribus amerindias actuales y en restos humanos encontrados en sitios arqueológicos. Los resultados de estos estudios indican la existencia de cinco subgrupos mitocondriales (haplogrupos) llamados A, B, C, D y X, en donde cada uno de ellos representa el linaje materno (mtADN se hereda por vía materna). Estos haplogrupos presentes también en la evidencia antropológica del noreste asiático serían otro indicio de la relación entre tribus americanas y asiáticas.

La gran heterogeneidad de haplogrupos podría interpretarse de dos modos distintos: la mezcla de cinco linajes genéticos separados luego de su llegada a América (es decir cinco migraciones independientes) o, lo que es mucho más probable, un sólo evento migratorio llevado a cabo por un único grupo en cuya población coexistieran los cinco haplotipos (Kolman et al., 1996; Merriwether et al., 1994).

5.2.2. Datación de la invasión

Si se toma como cierto que el hombre llegó a América a través del estrecho de Bering -como toda la evidencia parece sostener- entonces, el principal problema pasa a ser la fecha en la cual se produjo el cruce (o los cruces) desde Asia.

El problema de identificar la presencia inicial humana en América siempre se ligó a la consideración de eventos geológicos o climáticos. Si bien es cierto que la migración puede verse simplificada cuando el puente terrestre se encontraba expuesto durante los períodos glaciares, cuando los niveles del mar eran menores, también debe tenerse en cuenta que luego, cuando el paso se encontraba inundado, la separación entre Asia y América era de sólo 90 km, y a veces era posible, sobre todo en la época invernal, cruzarla a pie debido a que se formaba sobre ella una capa de hielo. Incluso cuando se descarta la hipótesis de la capa de hielo, la distancia involucrada no pudo haber sido demasiado desafío para culturas que dispusieran de algún tipo de movilidad sobre el agua (p.e. homínidos en Japón recorrían distancias de 200 km para el 17000 rcybp (años radiocarbónicos antes del presente ¹) (Yamaura, 1998) o la colonización temprana de Australia por vía marítima en 60000 rcybp.).

¹Para datar eventos en el cuaternario, en general se utiliza la unidad de tiempo llamada años radiocarbónicos antes del presente (rcybp). Ésta mide la relación de carbono 14 del espécimen y la compara con el carbono 14 en la atmósfera en el año 1950.

Durante la última gran glaciación en el Pleistoceno tardío, el glaciar Laurentino del centro de Canadá, se encontraba unido con los glaciares de la zona cordillerana. La fecha aproximada en la cual el corredor entre estos dos cuerpos de hielo se selló se supone anterior a 18000 rcybp, siendo incierta la fecha precisa de su reapertura. Se supone que hacia 12000 rcybp el corredor entre los dos glaciares ya se encontraba abierto (Wright, 1991).

Este escenario implica que cuando los primeros homínidos llegaron al nuevo continente, Beringia se encontraba separada del resto de América por una gran masa glaciar en lo que hoy es Canadá y el norte de los Estados Unidos. Este hecho hace que los antropólogos todavía no encuentren un total acuerdo en cómo fue que sucedió la invasión al Continente Americano.

Existen dos teorías de poblamiento americano. La primer teoría que se esbozó fue la que involucra un poblamiento tardío en la cual los homínidos americanos quedaron confinados en Bering hasta que se reabrió el corredor libre de hielo, entrando a América por tierra.

Una segunda teoría que se encuentra como posible es la que involucra la llegada de los ancestros americanos por la costa oeste, a pie o utilizando algún tipo de locomoción acuática.

La primer teoría supone que los homínidos americanos eran cazadores-recolectores terrestres sin dominio de ambientes costeros. Uno de los principales argumentos que se utilizan en la defensa de esta hipótesis es la extinción de los grandes mamíferos (p.e. mamut, mastodontes, camélidos) para fechas cercanas a 13000 rcybp.

Los grandes mamíferos americanos sobrevivieron a períodos cálidos y fríos sin poder encontrarse un argumento para su extinción más que la propia acción humana. Martin (1973) teoriza en su trabajo que luego de la apertura del corredor libre de hielos, la invasión de las Américas sucedió en forma de ataque sorpresa, exterminando la megafauna en unos cientos de años. Esto habría obligado además a que la población tuviera una alta tasa de reproducción de forma tal que la migración en busca de recursos hubiera sido necesaria.

Sin embargo, esta primer hipótesis de poblamiento es difícil de sostener cuando se observa las condiciones en los distintos ambientes que pudieron servir de corredores para la invasión del continente.

Fladmark (1979, 1983) describe en sus trabajos los posibles escenarios para que el homínido realizara la invasión del continente. El posible paisaje del corredor libre de hielo suponiendo un fechado de apertura entre los 16000 y los 12000 rcybp asume que

el derretimiento de la cobertura de hielo tuvo que haber creado grandes lagos glaciares sin la capacidad de sustentar peces. En los 1200 km que se extendía el corredor libre de hielo el territorio probablemente fue “severo, crudo, primitivo, ... , desagradable y opresivo” (Fladmark, 1983). Sólo en las zonas montañosas el paisaje pudo haber sido lo suficientemente confortable para el refugio de plantas y animales.

En contraste, el norte de la costa Pacífica era relativamente más cálido y probablemente haya contenido zonas con una cadena de islas deglaciadas que pudieron haber sostenido flora y fauna durante el período glacial. Fladmark (1983) admite sin embargo que la zona de Alaska (debajo de una cobertura de hielo) pudo haber sido un severo impedimento para una posible invasión costera.

No obstante, los 500 km que separan la costa de Beringia hasta la zona de las islas de Cook y Prince William pudieron cruzarse, incluso con una embarcación rústica, en aproximadamente entre 5-10 días (la distancia más corta en Bering hoy en día se da entre el Cabo Dezhnyov, Rusia y el cabo Prince of Wales, Alaska y es de 82 Km. Además, las islas Diomedes se encuentran a mitad de camino entre ambos cabos).

Mandryk (1998) sugiere que la barrera de hielo se encontró presente desde los 21000 y los 13000 rcybp, pero el hielo en la costa retrocedió de la mayoría de las islas del área de la Columbia Británica y el sueste de Alaska entre los 17500 y los 16000 rcybp.

Un argumento importante que puede defender la teoría del avance por la costa es el sitio arqueológico de Monte Verde que fue descubierto en 1976 al suroeste de Puerto Montt, Chile. Sus fechados radiocarbónicos para objetos de madera, huesos y marfil van desde los 13600 ± 250 rcybp hasta los 11700 ± 200 rcybp (Dillehay, 1997). Esto hace que, si se supone una invasión rápida del continente suponiendo que el avance se realiza desde el norte del mismo, la migración inicial de Sudamérica tuvo que haber sido alrededor de los 15000 rcybp, haciendo que la fecha de entrada a Norte América coincida con un paisaje en el cual el corredor libre de hielos se encontraba cerrado (aproximadamente 17000 rcybp).

Otro de los argumentos que se tiene en cuenta para establecer la fecha del ingreso es la evidencia genética que asume un ingreso al continente entre los 25000-28000 rcybp.

De acuerdo con todas estas explicaciones, existe en general consenso para definir que la fecha en la cual se produjo la entrada al continente se encuentra entre 19000 y 18000 rcybp. Esta invasión se realizó cruzando el estrecho de Bering, que estaba emergido y era una tundra (Beringia), aunque es aún incierto cómo fue que el homínido llegó a superar la barrera de hielo continental para poblar el resto de las Américas.

Existen argumentos que defienden la entrada continental y otros que impulsan una entrada costera, incluso podría haberse dado una combinación de ambas. Si se supone

la primer hipótesis, los homínidos esperaron a la apertura del corredor libre de hielos para realizar la invasión (entre 14000 y 12000 rcybp), realizando un avance rápido con una alta tasa de crecimiento llegando a la Patagonia en unos cientos de años (para cumplir con los fechados tempranos de Sudamérica). De tomarse como cierta una invasión por la costa (a pie o en algún tipo de embarcación), ésta pudo haberse realizado en forma más lenta (tomando unos 2000 años o más poblar el Continente) y con una menor tasa de reproducción.

5.2.3. Cantidad de colonizadores

La cantidad de cazadores-recolectores que traspasaron el estrecho de Bering para colonizar Las Américas es un tema de controversia en la actualidad; existen distintos trabajos en los cuales se proponen diferentes cantidades de colonizadores.

Por ejemplo, Hey (2005) concluye en su trabajo que los colonizadores pertenecían a una pequeña población no mayor a 70 individuos. Esta afirmación se basa en un análisis estadístico de la variación genética tanto en Asia como en América, relacionando muestras antropológicas y de indígenas de la actualidad.

Kitchen et al. (2008) obtienen que, basados en análisis similares a los del trabajo anterior, la población inicial que consiguió traspasar el glaciar que separaba Alaska del resto del Continente estaba entre 1000 y 5400 individuos. Sin embargo agregan un punto importante al análisis suponiendo que la población cercana a la zona de Beringia tuvo que descender drásticamente durante el período glacial debido al empeoramiento en las condiciones de subsistencia. Esta reducción lleva a suponer que la zona de Beringia fue ocupada en primera instancia por una población cercana a los 700 individuos (un número más cercano a los que obtiene Hey), que con una alta tasa de reproducción comenzaron a migrar hacia el sur.

Mas allá de estas controversias, lo que se puede concluir de estos análisis es que el grupo inicial colonizador estaba conformado por un pequeño grupo de cazadores-recolectores menor a 4500 individuos y que luego de traspasar el gran bloque de hielo que separaba Bering del resto de América ocupó el continente con una alta tasa de reproducción.

5.3. Evidencia Antropológica

La evidencia antropológica se utilizará para contrastar con los resultados obtenidos de las simulaciones del poblamiento de Las Américas. Quizás los tres componentes más importantes a tener en cuenta son: los fechados de los sitios arqueológicos tempranos

a lo largo del continente, las puntas de proyectil encontradas en Norteamérica y datos antropomórficos tales como dimensiones craneales de los homínidos americanos.

5.3.1. Sitios arqueológicos tempranos

Los sitios arqueológicos tempranos de Las Américas se encuentran diseminados a lo largo del todo el continente y son la evidencia más antigua de cazadores-recolectores en la región.

En los mapas de las Figuras 5.1 y 5.2 pueden observarse los sitios arqueológicos tempranos para Norteamérica (Figura 5.1) y Sudamérica (Figura 5.2)

En general cuando se habla de sitios arqueológicos en Norteamérica suele diferenciarse entre dos grupos de paleo-indios según las técnicas de caza que éstos utilizaban: los grupos Clovis y Folsom, los cuales se supone que eran grupos con una alta movilidad y especializados en la caza de megafauna y que difieren básicamente en la forma de sus puntas de proyectil. Esta diferenciación supuso inicialmente que los Clovis sólo cazaban mamuts y se los consideró como la principal causa de su extinción mientras que los Folsom cazaban bisontes. Luego, esta presunción fue cambiando. Si bien los mastodontes se extinguieron luego de los cazadores Clovis, éstos cazaban, igual que Folsom, bisontes y fauna menor, como ciervo, antílope y, en muchos sitios, se encontró una alta frecuencia de consumo de conejos, otros roedores (Wilsem, 1965), tortugas y peces (Dixon, 2000).

En la actualidad se supone que estos grupos convivieron en el mismo período de tiempo o que entre ellos hubo una transición corta de menos de 100 años (Taylor et al., 1996; Dixon, 2000). Se puede considerar que los grupos homínidos americanos eran cazadores-recolectores generalizados, capaces de adaptarse a los cambios en la disponibilidad de los distintos recursos y a los importantes cambios climáticos del final del Pleistoceno.

Meadowcroft (ver Figura 5.1 referencia (38)) en el noroeste de Estados Unidos es uno de los sitios pre-Clovis mejor documentados, con una estratigrafía bien definida y es reconocido como uno de los sitios arqueológicos con menor controversia debido a la rigurosidad con la que se ha trabajado. Las dataciones seguras hacen que la antigüedad del sitio sea aproximadamente unos 14000 rcybp. Para esas fechas y otras tempranas, la evidencia permitiría inferir otros tipos de patrones de subsistencia, tecnológicos y de asentamiento para los grupos homínidos. Para los investigadores del sitio, en los momentos tempranos, este parece haber sido una estación ocasional o estacional de caza y de recolección de plantas, de grupos con una alta movilidad y un amplio conocimiento de fuentes de materia prima.

Otro de los sitios importantes en Norteamérica son las tres cuevas de Bluefish (Figura 5.1 referencia (5)) en el Norte de la actual Alaska, que si bien no presentan tantos datos

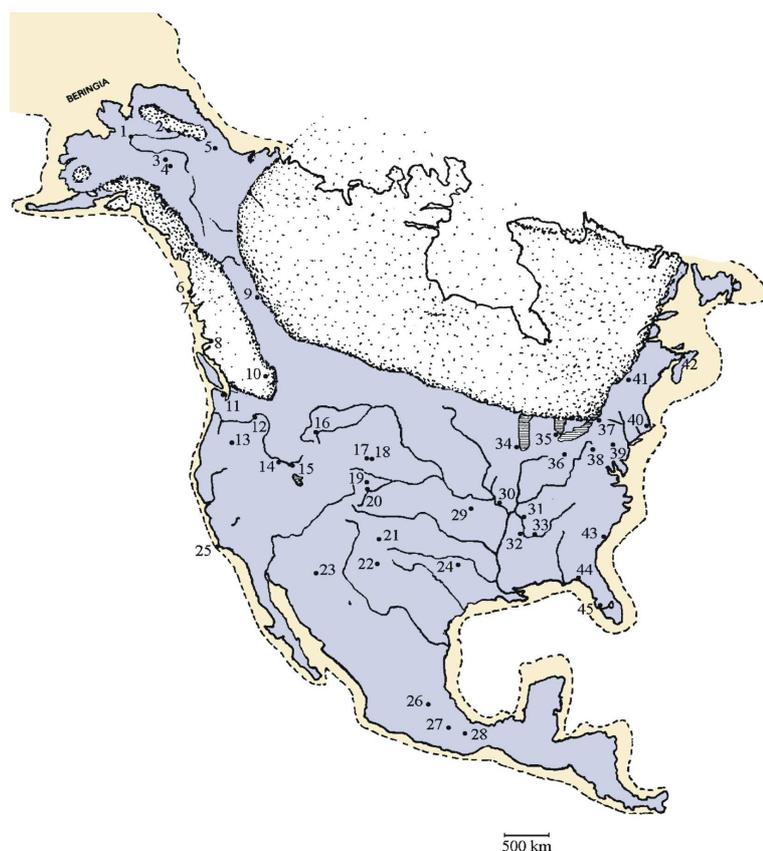


Figura 5.1: Sitios pre-Clovis para Norteamérica: (1) Batza Tena (puntas de flecha de obsidiana); (2) Mesa; (3) Nenana sites; (4) Broken Mammoth and Swan Point; (5) Old Crow and Bluefish Cave; (6) Prince of Wales Island; (7) Queen Charlotte Islands; (8) Namu; (9) Charlie Lake Cave; (10) Vermilion Lakes; (11) Manis; (12) Marmes; (13) Fort Rock Cave; (14) Buhl; (15) Wilson Butte; (16) Anzick; (17) Agate Basin; (18) Jim Pitts; (19) Lindenmeier; (20) Dent; (21) Folsom; (22) Blackwater Draw; (23) Murray Springs, Naco Lehner; (24) Aubrey; (25) Daisy Cave, Santa Rosa Island; (26) Santa Isabel Izta-pan; (27) Tlapacoya; (28) Valsequillo; (29) Big Eddy; (30) Bostrom; (31) Adams; (32) Carson-Conn-Short; (33) Dust Cave; (34) Ches-row; (35) Gainey; (36) Paleo Crossing; (37) Lamb; (38) Meadowcroft; (39) Shawnee-Minisink; (40) Bull Brook; (41) Vail; (42) Debert; (43) Topper, Big Pine Tree; (44) Page-Ladson; (45) Little Salt Spring. La áreas punteadas describen la cobertura de hielo para los 12,000 rcbp; la línea segmentada muestra la costa para ese mismo período.

Fuente Fiedel [2000]



Figura 5.2: Sitios pre-Clovis para Sudamérica:(1) Turrialba (puntas cola de pescado y Clovis); (2) Madden Lake (puntas cola de pescado); (3) El Inga; (4) Quebrada Jaguay;(5) Quebrada Tacahuay; (6) Monte Verde; (7) Cueva del Medio and Cueva del Lago Sofia; (8) Fell's Cave; (9) Los Toldos; (10) Piedra Museo; (11) Cerro La China; (12) Lagoa Santa and Lapa Vermelha; (13) Santana do Riacho; (14) Lapa do Boquete; (15) Toca da Esperanca; (16) Pedra Furada and Sitio do Meio; (17) Pedra Pintada (Monte Alegre); (18) El Jobo; (19) Taima Taima and Muaco. Fuente Fiedel [2000]

como Meadowcroft, su registro de material y los fechados proponen una ocupación temprana para los 13500 rcybp. Sin embargo, existe evidencia en huesos cortados que sugieren una presencia humana probable para los 16800 rcybp (Kunz y Reanier, 1994).

Todos los sitios arqueológicos tempranos (pre-Clovis) de Norteamérica junto con su fechado más antiguo se pueden observar en la Tabla 5.1

En Sudamérica existen varios sitios aceptados con fechados de alrededor de los 11000 rcybp o mayores, lo cual hace que sea necesario un poblamiento temprano de Las Américas. Con la publicación de información detallada de sitios, cada vez son más los que admiten algunas de las ocupaciones de sitios como Monte Verde en Chile (13700 rcybp, Figura 5.2 referencia (6)) (Dillehay, 1997), Tres Arroyos en Tierra del Fuego (10600 rcybp, Figura 5.2 referencia (8)) (Massone, 1987) y Pedra Furada y Pedra Pintada (11700 rcybp, Figura 5.2 referencia (17) y (18) respectivamente) en Brasil (Guidon y Delebrías, 1986; Roosevelt et al., 1996)

Por ejemplo, Monte Verde es un sitio arqueológico que llevó a reformular ciertas teorías sobre el poblamiento temprano de Las Américas, con varios fechados de entre 12500 y 14000 rcybp y de unos 32000 para la ocupación más temprana. Para los fechados más tardíos existe evidencia de caza de mastodonte, de estructuras de habitación y fogones, así como muchos elementos admitidos como artefactos realizados en rocas (boleadoras), en hueso y en diferentes materiales (Dillehay, 1997).

Otro sitio de importancia por su magnitud y conservación es Pedra Pintada. El mismo consiste en una cueva con arte rupestre que se encuentra cercana a la boca del Amazonas. Para la ocupación del período Pleistoceno se detallan unos 30000 especímenes líticos realizados en rocas (incluidas puntas de proyectil, artefactos bifaciales y unifaciales y desechos de talla). También abundantes restos vegetales y de fauna, gotas de pigmentos y fragmentos de las pinturas rupestres y 56 fechados de los niveles inferiores entre los 11145 ± 135 y los 10000 ± 60 rcybp, obtenidos de semillas, frutos y carbones de maderas de fogones. Todo esto le da bastante respaldo como sitio arqueológico temprano. Una de las particularidades de este sitio es que muestra una posible dispersión temprana de cazadores recolectores en los bosques tropicales de Sudamérica, algo que se negaba hasta ahora (Roosevelt et al., 1996).

Los sitios arqueológicos tempranos de Sudamérica junto con su fechado más antiguo se pueden observar en la Tabla 5.2

Sitio Arqueológico	Locación Actual	Fecha (rcybp)
Mesa	Alaska	11600
Batza Tena	Alaska	17000
Old Crow y Bluefish Cave	Alaska	16800
Nenana	Alaska	14000
Broken Mammoth	Alaska	15800
Prince of Wales Island	Oeste de Canadá	12300
Queen Charlotte Islands	Oeste de Canadá	10200
Namu	Oeste de Canadá	9800
Charlie Lake Cave Vermilion Lakes	Oeste de Canadá	10800
Manis	Noroeste de EE.UU.	12100
Marmes	Noroeste de EE.UU.	10300
Fort Rock Cave	Noroeste de EE.UU.	13200
Chesrow	Noreste de EE.UU.	13400
Gainey y Paleo Crossing	Noreste de EE.UU.	10900
Meadowcroft	Noreste de EE.UU.	14000
Buhl	Oeste de EE.UU.	10700
Wilson Butte	Oeste de EE.UU.	14500
Anzick	Oeste de EE.UU.	10900
Agate Basin	Centro de EE.UU.	10000
Jim Pitts	Centro de EE.UU.	10200
Lindenmeier	Centro de EE.UU.	10800
Dust Cave	Este de EE.UU.	10300
Topper	Este de EE.UU.	13000
Santa Rosa Island	Sudoeste de EE.UU.	13000
Folsom	Sur de EE.UU.	11,000
Blackwater Draw	Sur de EE.UU.	11000
Murray Springs Naco Leher	Sur de EE.UU.	11200
Aubrey	Sudeste de EE.UU.	11900
Page-Ladson	Sudeste de EE.UU.	13100
Little Salt Spring	Sudeste de EE.UU.	12300
Santa Isabel Iztapan	Mexico	9200

Tabla 5.1: Sitios arqueológicos antiguos en Norteamérica

Sitio Arqueológico	Locación Actual	Fecha (rcybp)
Turrialba	Costa Rica	11000
Madden Lake	Panamá	14000
El Jobo	Venezuela	14000
Taima Taima y Muaco	Venezuela	14000
El Inga	Ecuador	9000
Pedra Pintada	Brasil	11000
Pedra Furada and Sitio do Meio	Brasil	11700
Santana do Riacho	Brasil	11900
Lagoa Santa and Lapa Vermelha	Brasil	12000
Lapa do Boquete	Brasil	12000
Toca da Esperanca	Brasil	6500
Quebrada Jagauy	Peru	11000
Quebrada Tacahuay	Peru	10700
Cerro La China	Argentina	12300
Monte Verde	Chile	13700
Piedra Museo	Argentina	12700
Cueva del Medio	Chile	11500
Fell's Cave	Chile	11000
Tres Arroyos	Chile	10600

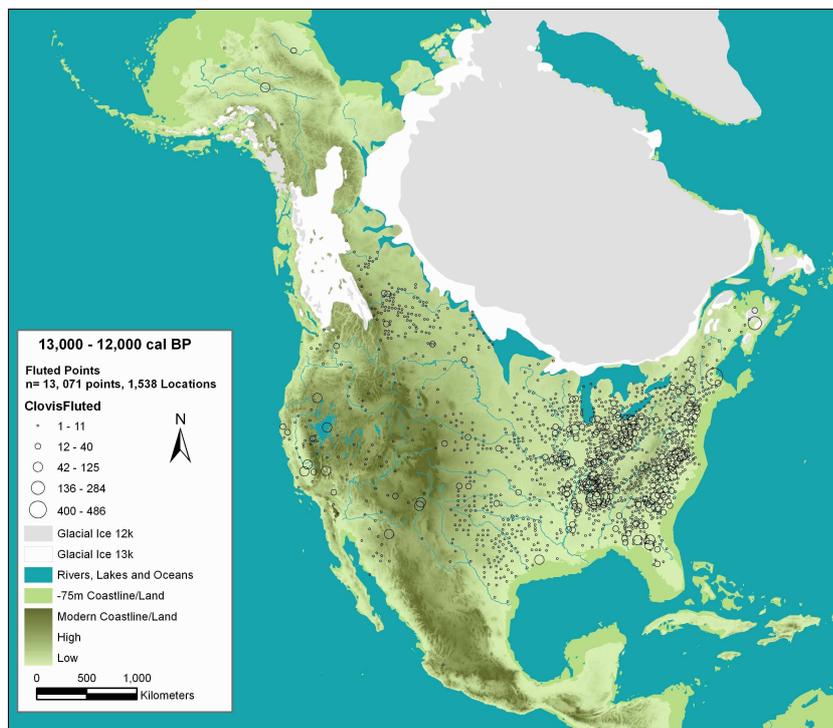
Tabla 5.2: Sitios arqueológicos antiguos en Centroamérica y Sudamérica

5.3.2. Puntas de proyectil en Norteamérica

Las puntas de proyectil halladas en sitios arqueológicos son una herramienta de suma importancia cuando se estudian tribus de cazadores-recolectores ya que nos dan evidencia de su forma de vida, alimentación y movilidad, entre otros.

Los proyectiles encontrados pueden asociarse con la cantidad de población existente en una zona dada, es decir, se puede suponer que a mayor densidad de puntas de proyectil, mayor la población indígena del lugar (Shott, 2002).

En América existe una base de datos de libre acceso (PIDBA, 2000) que agrupa a un total de 13,000 puntas de flecha pertenecientes a cazadores-recolectores distribuidas de acuerdo al lugar, características físicas y datación de las mismas. Por el momento se encuentra a disposición sólo el mapa de distribución perteneciente a Norteamérica que puede verse en la Figura 5.3



David G. Anderson, D. Shane Miller, Stephen J. Yerka, J. Christopher Gillam, and Michael K. Faught
 2005 Paleoindian Artifact Distributions in the Southeast and Beyond. Paper presented at "Clovis in the Southeast" Columbia, South Carolina.

Basemaps:
 Shaded relief, The National Atlas of the United States of America(r) 2005
 Glacial boundaries and Lakes, Dyke, A. S., Moore, A., and Robertson, L. 2003. Deglaciation of North America, Geological Survey of Canada Open File 1574.
 Rivers, ArcWorld 1992, ESRI Data and Maps.

Figura 5.3: Puntas de proyectil datadas entre 13000 y 12000 rcybp.

Fuente PIDBA -- (<http://pidba.utk.edu/maps.htm>)

Puede observarse que las zonas con mayor concentración de puntas de flechas son el

este y el medio-este del actual Estados Unidos; también existen zonas aisladas de alta concentración de puntas de flechas como la costa oeste y la zona perteneciente al corredor libre de hielos para los 13000 y 12000 rcybp. Estas concentraciones de puntas de proyectil pueden extrapolarse a densidad de población debido a las características de la alimentación de las tribus cazadoras-recolectoras.

La presencia de altas densidades de puntas de proyectil en la costa pacífica, así como en el corredor libre de hielos pone nuevamente en discusión el modo en el cual los homínidos americanos ingresaron al continente; cualquier zona que actúe como impulsora de una posible invasión al continente debe presentar vestigios de la presencia de homínidos.

Existen trabajos que utilizan diferentes principios con el objetivo de defender alguna de las dos posturas. Recientemente Buchanan y Collard (2007) utilizaron métodos estadísticos y la cladística para agrupar las puntas de proyectil analizadas según sus características evolutivas (suponiendo a las más simples como antecesoras de las más complejas). La cladística consiste en armar árboles de familias utilizando las características en común de cierto objeto (cladogramas). Se toman todas las muestras y se definen N rasgos que pueden encontrarse presentes o no en cada uno de los objetos; a partir de esto se desarrollan esquemas suponiendo como raíz al objeto que posea más rasgos en común con el resto de las muestras.

En su trabajo Buchanan y Collard (2007) analizaron 216 puntas de proyectil distribuidas en toda Norteamérica, tomando 11 rasgos físicos característicos de las mismas y realizando los cladogramas correspondientes. Estos cladogramas fueron luego comparados con los obtenidos agrupando las puntas de proyectil según otros criterios espaciales.

Este trabajo cuenta con dos resultados muy importantes. El primero de ellos es que los cladogramas espaciales que mejor correlación poseen con los obtenidos de acuerdo con las características físicas, son los que derivan de suponer que la dispersión de la especie humana se realizó por el corredor libre de hielos o por la costa pacífica, obteniéndose que es casi igualmente probable que la invasión del continente se haya realizado por alguna de estas vías. El segundo resultado obtenido es que se dan malas correlaciones entre los cladogramas de variables físicas y los espaciales que derivan del agrupamiento por cercanía, tipo de caza o una invasión al continente por la vía Atlántica o por el istmo de Panamá, pudiendo reforzar el argumento de que las puntas de proyectil evolucionaron de acuerdo con la dispersión humana.

En la Figura 5.4 se ven representados los dos cladogramas que obtienen mejor correlación representados sobre el mapa de sitios arqueológicos para Norteamérica.

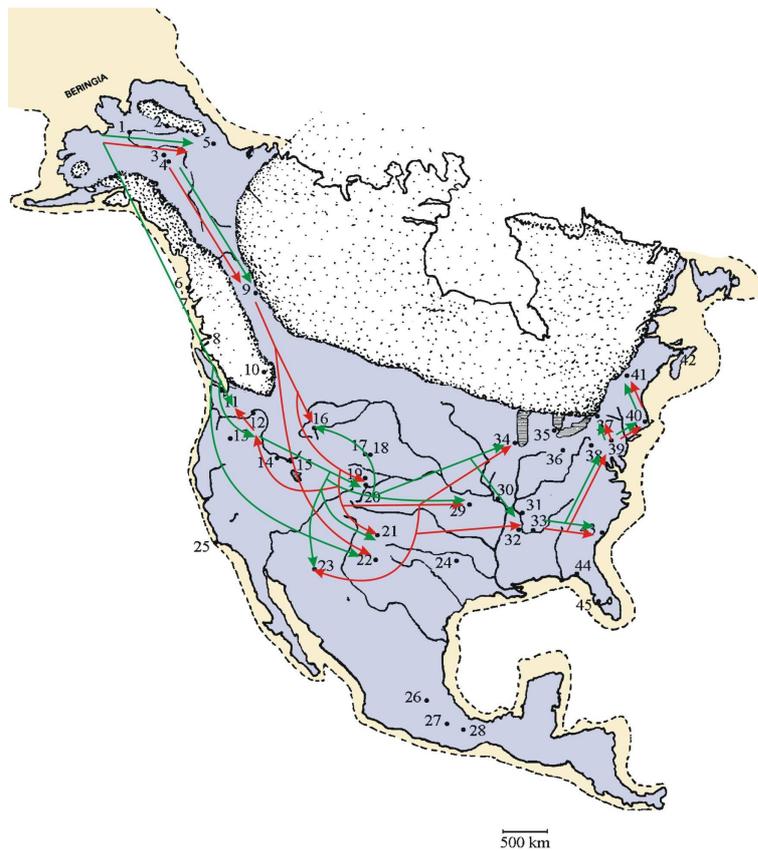


Figura 5.4: Cladogramas correspondientes a Ingreso por la costa pacífica (verde), ingreso por el corredor libre de hielos (rojo). Los números corresponden a las referencias de la Figura 5.1. La áreas punteadas describen la cobertura de hielo para los 12,000 rcbp; la línea segmentada muestra la costa para ese mismo período. Mapa base Fiedel [2000]

5.3.3. Diferenciación craneofacial en América

La multiplicidad de las poblaciones americanas obedece principalmente a dos causas, la primera de ellas, a lo heterogéneo de las fuentes de origen; y la otra, en las diferencias producidas en el continente por mecanismos estocásticos y adaptativos.

La evidencia antropológica define principalmente a dos poblaciones americanas de acuerdo con sus características craneofaciales (Pucciarelli et al., 2003). La primera llamada paleoamericana, con características craneales parecidas a cazadores-recolectores australianos y del África subsahariana, y la segunda llamada amerindia con cráneo semejante a poblaciones mongolizadas.

Según Pucciarelli (2004) "Paleoamericanos y amerindios se adaptaron en forma diferente a las bajas temperaturas por sus condiciones internas y porque el ambiente pleistocénico final no era el mismo que el del holoceno medio. Existen, por lo menos, cuatro posibilidades de interpretación de este proceso. La primera es que ambos componentes migratorios ingresaron al continente por el mismo paso (Beringia) pero desde diferentes regiones: la migración paleoamericana provendría de regiones asiáticas donde no se había producido el fenómeno de mongolización, de manera que pasaron como asiáticos no mongoloides, mientras que los amerindios lo hicieron posteriormente y desde zonas mongolizadas. La segunda es que los paleoamericanos habrían hecho una migración por vía no transberíngica, lo que les permitió conservar una estructura ancestral que dista mucho de parecerse a la de los amerindios. La tercera es una combinación de las dos primeras y la cuarta es que la mongolización amerindia resultó de una convergencia evolutiva realizada en América y que, por ser tardía, no afectó a los paleoamericanos. Aunque ninguna de estas hipótesis tiene mayor sustento que la otra, dado lo difícil que resulta reunir pruebas a este nivel de análisis, deberían considerarse con atención las posibilidades tercera y cuarta.

Partiendo de un modelo migracional circumpacífico americano norte-sur para grupos paleoamericanos, podemos deducir una dicotomía territorial con los verdaderos amerindios, siendo éstos de entrada más moderna y terrestre, por el estrecho de Bering. Los paleoamericanos -excepto en sitios tales como Taima Taima, Lagoa Santa y Piedra Museo- se distribuyeron a lo largo de la franja costera oeste, mientras que los amerindios lo hicieron por las planicies y tierras situadas al este, de modo que el cordón cordillerano actuó como una divisoria, en la que los procesos evolutivos costeros fueron diferentes de los andinos. Este efecto diferencial temprano, se complicó cuando a consecuencia de la expansión amerindia se produjeron ocasionales procesos de flujo genético entre este y oeste, originando así lo que se está viendo en los cráneos de las poblaciones indígenas actuales -o

recientemente extinguidas- a ambos lados del cordón cordillerano. La combinación entre mestizaje, selección y deriva, puede haber sido el factor que aún en la actualidad, diferencie biológicamente a las poblaciones del este y del oeste, éstas últimas con mayor influencia del paleoamericano.

Esto, en Sudamérica nos estaría indicando dos corrientes migratorias una a lo largo de la cordillera de los Andes y otra a través de Amazonia, con un posible punto de contacto en la región del actual chaco paraguayo.

5.4. Los Mapas Paleoambientales

La información ambiental es una de las variables que más importan en la dispersión de especies, ya que brinda el sustento necesario para que ésta se desarrolle. En el caso de la dispersión humana en las Américas, los colonizadores pertenecían a tribus nómades de cazadores-recolectores para los cuales la capacidad de sustento dependía directamente del medio que los rodeaba. Se hace necesario entonces considerar la variabilidad paleoambiental del continente tanto en forma espacial como temporal.

Debido a la evidencia antropológica, los mapas utilizados fueron las reconstrucciones del Pleistoceno Final-Holoceno Temprano, que se obtienen de una recopilación realizada por Adams (1998) para este período. Las proyecciones de los climas se realizan observando en distintos estratos del suelo cantidad y tipos de semillas, registros óseos de distintos animales, datos arqueológicos, geológicos, etc..

Como se dijo antes, la ubicación temporal de eventos en el cuaternario se expresan en años radiocarbónicos antes del presente (rcybp). Sin embargo, se puede demostrar que en este tipo de datación un año radiocarbónico no coincide con un año calendario; la calibración de los fechados de carbono 14 depende de factores paleoambientales y del ritmo de degradación de este isótopo, que es en general distinto en cada organismo (p.e. el ritmo es más lento en moluscos marinos que en mamíferos terrestres). Se han desarrollado distintos métodos para realizar esta transformación no lineal (Stuiver et al., 1998b,a). Una Tabla de conversión aproximada puede observarse en la Tabla 5.3

En el resto del trabajo, se utilizará la unidad de años radiocarbónicos antes del presente para definir los eventos, separando al período de colonización en distintos subperíodos paleoclimáticos.

Años radiocarbónicos antes del presente	Años calendario antes del presente
18500	22000
16800	20000
15000	18000
13300	16000
12000	14000
10200	12000
9000	10000

Tabla 5.3: Conversión de años radiocarbónicos en años calendario

5.4.1. La época glacial 18000-15000 rcybp

El mapa paleoambiental de Las Américas correspondiente a la época glacial se puede observar en la Figura 5.5. En este período el mundo se encontraba bajo el efecto de la última gran glaciación y América poseía grandes masas de hielo (sobre todo en Norteamérica).

En Norteamérica, el bajo nivel del mar dejaba expuesto un puente de tierra entre Alaska y el este de Siberia. Esta zona conocida como Beringia se caracterizaba por ser una tundra húmeda de superficie rocosa, mientras que en el interior de Alaska la condiciones climáticas eran frías y secas, propias de un desierto polar. En este período gran parte de Norteamérica se encontraba bajo una capa de hielo que llegaba hasta por debajo del actual límite entre Canadá y Estados Unidos.

En la costa oeste existen indicios (Elias et al., 1996; Colinvaux et al., 1996), que suponen que la zona glacial finalizaba antes de llegar a la costa y es quizás por este corredor costero, en conjunto con el puente de Beringia, por el cual el homínido realizó los primeros avances en la colonización de las Américas.

En el noroeste del actual Estados Unidos el clima dominante parece haber sido el de tundra seca, con algunas áreas de bosques de coníferas en la zona central de las Rocallosas. Hacia el oeste de las mismas se encuentra una zona donde predominaba un semidesierto templado. En California las condiciones climáticas eran propias de un mosaico de plantas arbustivas mezcladas con zonas desérticas.

En el área central de Norteamérica la presencia de gran cantidad de paleopolen sugiere la existencia de praderas y bosques, así también en la costa oeste.

En el actual México, las condiciones climáticas mostraban la existencia de praderas



Figura 5.5: Reconstrucción paleoambiental de las Américas en 18000 rcybp sobre la base de Adams (1998)

matizadas con bosques templados.

Las condiciones en América Central parecen haber sido más secas y frías que en la actualidad (Markgraf, 1993), con un clima predominante de sabana; sin embargo, en la actual Panamá se encuentran indicios de la existencia de selva tropical.

En Sudamérica, el panorama general estaba dominado por ambientes más secos y con temperaturas menores a las actuales (Markgraf, 1993; Clapperton, 1993). La zona amazónica se encontraba dominada por un clima tipo sabana con dos zonas de selva tropical (Oliveira et al., 1995). En la actual Venezuela las condiciones parecen haber sido desérticas y semidesérticas así como en el Chaco paraguayo y zonas del oeste de Brasil.

Al sur, la cordillera se encontraba cubierta por glaciares y todo el actual territorio argentino poseía condiciones de desiertos y semidesiertos templados.

5.4.2. Los comienzos de la deglaciación 15000-12000 rcybp

El comienzo de la deglaciación es aproximadamente a los 15000 rcybp; la reconstrucción paleoclimática para este período puede verse en la Figura 5.6



Figura 5.6: Reconstrucción paleoambiental de las Américas en 15000 rcybp sobre la base de Adams (1998)

En Norteamérica comienzan a aparecer indicadores de un clima más cálido y húmedo. En Alaska el paisaje cambia a dominante de arbustivas y desaparece el puente de hielos en Beringia (Elias et al., 1996).

Respecto de la situación en la época glacial, se observa un retroceso importante en la masa de hielo sobre Norteamérica, hecho que se ve reflejado en el comienzo de la formación del corredor libre de hielos. La mayor parte de la superficie del actual Estados Unidos estaba cubierta por bosques templados y boreales excepto en la zona central donde el clima es más seco y propio de una estepa. En el actual México se observaba una reducción de la vegetación llevando a la región a un clima desértico. La zona de Yucatán conservaba el clima cálido de sabana al igual que el bosque tropical en la zona de la actual Panamá.

En Sudamérica las condiciones, igual que en Norteamérica, parecen haber sido de

mayor humedad y temperatura, las zonas selváticas se extendían por sobre la sabana, aunque se mantenían los desiertos y semidesiertos en las zonas de la actual Venezuela, el Chaco paraguayo y parte la costa de Brasil. En el sur de la región los glaciares producen un retroceso quedando confinados exclusivamente en la zona cordillerana.

5.4.3. El fin de la deglaciación: 12000-10000 rcybp

La reconstrucción paleoambiental hacia finales de la glaciación (11000 rcybp) puede observarse en la Figura 5.7.



Figura 5.7: Reconstrucción paleoambiental de las Américas en 11000 rcybp sobre la base de Adams (1998)

En este período las condiciones climáticas en Norteamérica se vieron afectadas por el evento climático de Younger-Dryas. Este evento de enfriamiento global pudo haber tenido origen en la deglaciación misma ya que al ingresar a los océanos una gran masa de agua proveniente de los glaciares, las diferencias de salinidades pudieron hacer que la corriente cálida del Golfo se debilitara produciendo un enfriamiento sobre todo del hemisferio Norte (Tarasov y Peltier, 2005).

Las proyecciones muestran climas más fríos y secos en el centro y este del subcontinente (Benson et al., 1997) respecto de épocas anteriores. En la costa Este existían cambios en la composición de los bosques tornando la vegetación de bosques templados hacia bosques boreales, en la región central el clima se tornaba más seco siendo comparable con la aridez actual.

El retroceso de los hielos dejaba finalmente expuesto un corredor entre Alaska y el resto de Norteamérica de aproximadamente 500 km de ancho. En la costa oeste las condiciones eran más húmedas con abundancia de bosques abiertos y praderas con arbustivas.

En la zona del centro sur de Norte América las condiciones se tornaban más secas observándose un avance de la zona desértica hacia el norte. En Yucatán y hacia el sur las condiciones de sabana y selva estacional persisten casi sin modificaciones.

A diferencia de Norteamérica, la temperatura en la zona tropical de Sudamérica, mostraban un leve ascenso al igual que las condiciones de humedad (Maslin y Burns, 2000). Esto se vio mayormente reflejado en bruscos cambios de tres zonas hasta aquí desérticas; en la zona de la actual Venezuela las condiciones mostraban un radical cambio hacia clima tipo sabana, en la zona del Chaco paraguayo se despliega una sabana en el norte y pradera más hacia el sur y finalmente en el extremo oeste de Brasil el desierto se ocupa por una pradera.

Hacia el cono sur el efecto de Younger-Dryas hace que las condiciones climáticas hayan sido más frías y secas, con dominio de climas semidesérticos y de tipo tundra en el extremo patagónico; sin embargo, en la costa del Pacífico Sur existen indicios de un clima más húmedo con la proliferación de bosques templados.

5.4.4. Holoceno temprano: 9000-6000 rcybp

En la Figura 5.8 se observa la reconstrucción paleoambiental para el Holoceno.

Alrededor de los 9000 rcybp, los bosques parecen haber retornado a las áreas de Norteamérica que antes se encontraban cubiertas por hielo durante el período glacial.

En la zona de Alaska, la tundra sigue siendo el tipo de vegetación predominante, pero comienzan a aparecer pequeñas zonas de arbustivas propias de zonas secas. En Canadá, lugares anteriormente ocupados por glaciares se convirtieron en estepas secas alternadas por bosques mixtos, con algunas pequeñas zonas de bosques de coníferas.

En el este del actual Estados Unidos, los bosques templados alcanzan su máxima extensión (Overpeck et al., 1992; Jackson et al., 1997), mientras que en el medioeste, la vegetación de tipo pradera cubría extensiones un poco mayores a las actuales, extendiéndose más al norte y al este (80 km y 50 km respectivamente según Beaudoin et al. (1997)).



Figura 5.8: Reconstrucción paleoambiental de las Américas en 9000 rcybp sobre la base de Adams (1998)

En la zona de las montañas Rocosas y norte del actual México predominaban las zonas desérticas con altas temperaturas y gran salinidad.

En Centroamérica las condiciones siguen siendo similares con predominancia de vegetación selvática; en las zonas montañosas los bosques alcanzaban los límites de altitud actuales (3000-3300 m). En las zonas bajas de Panamá y Guatemala hay indicios para esta época de zonas sin cobertura (pastizales) (Islebe y Hooghiemstra, 1997)

En Sudamérica en el norte de Venezuela, la selva tropical alcanzaba su máxima cobertura (Leyden, 1985) al igual que en la zona amazónica.

Anomalías como indicios de polen de pastizales (sugiriendo zonas abiertas) y pequeñas partículas de caracoles en los sedimentos de áreas cercanas a la desembocadura del río Amazonas sugieren que esta zona se encontraba poblada por homínidos para esta época (Behling, 1996).

En la zona subtropical de Brasil y Argentina, existen signos que suponen a la región

un poco más árida y fresca que en el presente (Lendru, 1992).

En Argentina, el clima permanecía relativamente frío y árido durante el Holoceno (Iriando y Garcia, 1993), con condiciones desérticas en la región chaqueña.

En el extremo sur, los bosques templados dominaban la región cercana a los Andes cubriendo todas las zonas del oeste y parte de las laderas del este (Markgraf, 1993).

5.4.5. Los corredores ambientales

En función de las descripciones paleoclimáticas podemos ver que para el caso de Norteamérica existen tres corredores ambientales en dirección norte-sur muy bien definidos: el primero de ellos por la costa del Pacífico, el segundo en la ladera este de las Rocallosas y el tercero por el centro. A partir de allí, los corredores ambientales toman dirección este-oeste de la zona costera y dos por los lados a lo largo de las cordilleras (Montañas Rocallosas, en América del Norte y Andes en América del Sur). Por otro lado, en la zona oeste del continente, las planicies (praderas en América del Norte y Amazonia en América del Sur) hacen que dichos corredores se ubiquen más separados y en la dirección Oeste-Este (para mayores detalles ver Lanata y García (2005)). En el caso que estos corredores hubiesen influido en la dispersión de los cazadores-recolectores, los corredores del Pacífico debieron haber producido una dispersión más rápida en la dirección sur que los movimientos por las zonas de planicie.

Todos estos indicios definen en cierto modo cómo fue que se realizó la dispersión humana en el continente, así también las velocidades y posibles rutas migratorias y permitirán aceptar o descartar los posibles escenarios obtenidos de las simulaciones numéricas.

Capítulo 6

Aplicación de los modelos para el poblamiento de las Américas

“Un viaje de cientos de miles de pasos debe comenzar con un único primer paso”.

Lao Tzu

De acuerdo con el capítulo previo, las tribus cazadoras-recolectoras que realizaron la invasión del Continente Americano poseen las siguientes características:

- Su carácter de nómada las hace en constante movimiento en busca de sustento.
- Crecimiento limitado en cierto hábitat.
- Ausencia de predadores.

Por lo tanto, se pueden aplicar los modelos desarrollados al poblamiento inicial homínido en el Continente Americano, estudiando similitudes, diferencias y la aplicabilidad de cada una de las soluciones, acotando las variables a fin de obtener el modo de dispersión que se ajuste mejor con los hechos antropológicos.

6.1. Variables del modelo

Las variables necesarias para poder utilizar el modelo de dispersión en el caso del homínido en las Américas son: a) el lugar y tiempo del inicio de la invasión, b) las capacidades de sustento y los parámetros de difusión de cada uno de los ambientes por los

cuales se realiza el avance y c) las características intrínsecas de la población tales como tasa de crecimiento.

En el caso de la solución estocástica, a estas variables se le agregarán la vida media del individuo, porcentaje de hembras con posibilidad de reproducción y la etapa de la vida en la cual una hembra puede reproducirse.

En esta sección se discutirán las variables más generales, dejando la discusión de las variables que se agregan en la solución estocástica para más adelante.

6.1.1. Variables antropológicas

Las variables antropológicas fueron discutidas en el Capítulo anterior (Capítulo 5), a continuación se resumirán algunos puntos claves para definir las variables antropológicas de entrada para realizar las simulaciones.

Las que se pueden definir con los datos antropológicos son las siguientes:

- La fecha inicial del poblamiento.
- La cantidad de habitantes que realizaron la invasión.
- El modo en que el homínido ingresa a Norteamérica.

La fecha inicial del poblamiento de Las Américas continúa siendo en la actualidad un tema de discusión entre la comunidad antropológica, aunque existe un gran grupo de antropólogos que suponen que la invasión al continente tuvo que haberse iniciado en el año 18000 rcybp. Este hecho se ve respaldado por las proyecciones climáticas para esta época.

El año 18000 rcybp coincide con el máximo glacial y por ende con la aparición de un puente terrestre entre Asia y América, por el cual una dada población de homínidos pudo haber cruzado. En todas las simulaciones se utilizará esta fecha como el inicio del poblamiento, colocando un grupo de colonizadores en la zona de Beringia.

Debido a la baja capacidad de sustento del ambiente en la zona de Beringia (desierto polar), la población inicial no pudo ser mayor a unos 500 habitantes (Hey, 2005; Kitchen et al., 2008). Como punto de partida para las simulaciones se utilizarán 100 individuos colocados en el extremo del estrecho de Bering. Numéricamente, colocar una mayor cantidad de individuos sólo implica ocupar más celdas y por ende, resulta en adelantar el proceso de ocupación entre 1 (150 individuos) y 50 (1000 individuos) años, cifras que resultan despreciables cuando se analiza el resultado final.

En cuanto al modo de ingreso a la zona continental de Norteamérica, se ensayarán escenarios que implican esperar la formación del corredor libre de hielos para acceder al continente y otros que tendrán en cuenta la existencia de corredores ambientales permitiendo el ingreso a la zona continental por la costa Oeste de Norteamérica.

6.1.2. Variables ambientales

La dispersión humana depende de las características del ambiente. Para obtener el medio por el cual se realizan las simulaciones numéricas se realizaron digitalizaciones de los mapas paleoclimáticos de América, utilizando la distribución ambiental definida por Adams (1998) (ver Capítulo 5.4). Cada una de las celdas del mapa digitalizado representa una región de 125,5 km², es decir un cuadrado de 11,20 km de lado. Esto resulta en separar el territorio del continente americano en 268234 celdas, con posibilidad de habitar cada una de ellas.

Siguiendo estas reconstrucciones paleoclimáticas, se observan veintidós diferentes hábitats. Según los trabajos de Kelly y Todd (1988) y Binford (2001) la densidad de la población de los pueblos nativos americanos variaban en función del ambiente.

Para asignar las capacidades de sustento y el parámetro de difusión en cada uno de ellos se tomaron datos de densidades poblacionales de tribus cazadoras-recolectoras de la actualidad que se encuentran distribuidas a lo largo del mundo, estableciendo una analogía con las tribus que realizaron la invasión al continente. También se realizó un relevamiento en sitios arqueológicos. A partir de estos resultados, se pueden definir ciertos parámetros que determinan las variables de capacidad ambiental y movilidad para determinado ambiente.

Por ejemplo en la selva amazónica existen tribus de cazadores-recolectores, al igual que en las selvas africanas, que en la actualidad su población no supera los 30 habitantes cada 125,5 km². Otro ejemplo, en el caso del medioambiente tundra, son las tribus cazadoras recolectoras en el norte canadiense que, en la actualidad, no exceden los 2 habitantes en 125,5 km².

Utilizando este proceso se asignó, por ejemplo, una densidad de 2 habitantes por cada 125,5 km² con una baja tasa de movilidad en el desierto templado, una población de 14 habitantes por 100 km² con una alta tasa de movilidad en las praderas y una capacidad de sustento de 24 habitantes en 125,5 km² y una tasa de movilidad media para la selva. El ranking completo para los veintidós hábitats se muestra en la Tabla 6.1 (Kelly y Todd, 1988).

El coeficiente de difusión máximo $D = 500 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$ corresponde con el máximo de movi-

Ambiente	Capacidad de sustento K $(\frac{hab.}{125,5km^2})$	Parámetro de difusión D $(\frac{km^2}{año})$
Hielo	0	0
Desierto Helado	1	30
Tundra	6	100
Bosque Boreal	9	300
Taiga	9	150
Bosque Abierto	11	250
Semidesierto Templado	3	150
Desierto Templado	2	100
Estepa Seca	11	250
Baja Montaña	8	200
Alta Montaña	5	250
Puna	7	150
Bosque Templado	13	400
Arbustos	12	350
Bosque Mixto	13	450
Praderas	14	500
Sabana	21	500
Selva	24	350
SSM*	23	450
Selva estacional	22	350
Semidesierto cálido	2	80
Desierto cálido	1	30

*SSM: Selva - Sabana Mixta

Tabla 6.1: Coeficientes K y D para cada hábitat

lidad estimado para tribus cazadoras recolectoras (Binford, 2001), si se recuerda que para la convergencia de la solución desarrollada (ver capítulo 2.1.2) era necesario que:

$$\frac{D\Delta t}{h^2} < \frac{1}{2} \quad (6.1)$$

De acuerdo con estos parámetros, el paso entre iteraciones debe ser $\Delta t < \frac{1}{8}$ año; para todas las simulaciones se adoptará $\Delta t = \frac{1}{10}$ año.

Asimismo, se incluyó la existencia de corredores ambientales distribuidos en forma natural en las interfaces de los ambientes; en estos corredores la capacidad de sustento fue incrementada en 4 habitantes cada 100 km² y el coeficiente de difusión se incrementó 200 $\frac{km^2}{año}$.

En este contexto, luego de definir estos parámetros, el modelo pasa a depender de una única variable: la tasa de crecimiento poblacional α .

Al igual que en los capítulos anteriores, para todas las simulaciones se utilizó un procesador de 3,2 GHz, siendo el tiempo promedio de una simulación de 14 horas.

Los resultados de las simulaciones fueron luego procesados con el objetivo de obtener los mapas de evolución de la población a lo largo del continente.

Es conveniente aclarar que los mapas de evolución de la población representan densidades poblacionales para el caso de las soluciones deterministas e individuos para el caso estocástico.

6.2. Solución isótropa determinista

Las simulaciones obtenidas para la solución isótropa determinista permitirá comparar el modelo desarrollado con trabajos previos de Steele et al. (1998) y mostrará la necesidad de un desarrollo anisótropo para el poblamiento de Las Américas.

La solución isótropa determinista se aplicó utilizando al parámetro de difusión $D = \text{cte.} = 500 \frac{km^2}{año}$ (valor máximo definido en la Tabla 6.1), usando las capacidades de sustento de acuerdo al ambiente y definiendo una tasa de crecimiento poblacional $\alpha = 0,03 \frac{1}{año}$ basada en el trabajo de Steele et al. (1998), suponiendo un cruce por Beringia a los 18000 rcybp y una entrada al continente por el corredor libre de hielos.

La secuencia obtenida de la simulación puede observarse en la Figura 6.1. Debido a que el sistema es isótropo, es necesario esperar a que se forme el corredor libre de hielos continental para poder acceder al resto de América, con lo cual los homínidos permanecen en la zona de la actual Alaska hasta los 13000 rcybp. Luego, la invasión se produce en forma homogénea, ocupando el resto del continente en 3000 años.

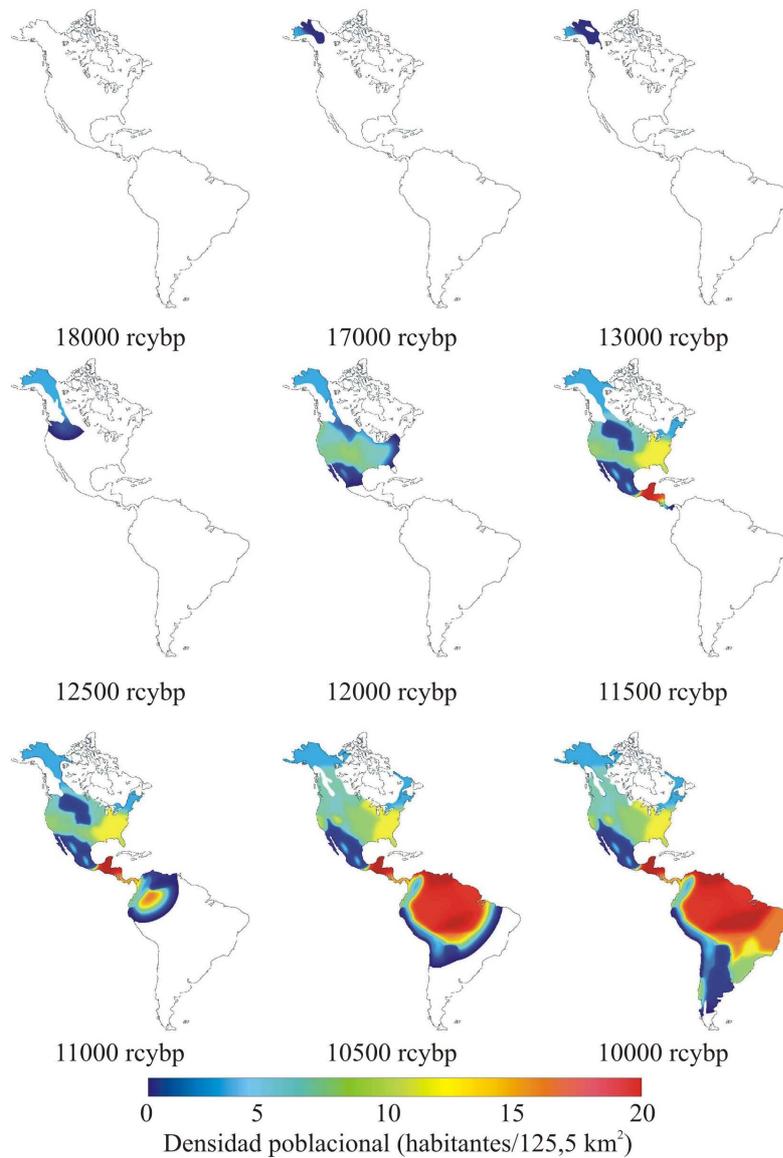


Figura 6.1: Modelo isótropo, solución determinista con $\alpha = 0,03$

$$\frac{1}{\text{año}}$$

Los resultados reproducen los obtenidos por Steele et al. (1998) en su trabajo para la evolución de homínidos en el continente Norteamericano. Sin embargo, los sitios de Fort Rock Cave en Norteamérica, Madden Lake en Centroamérica y El Jobo, Taima-Taima y Monte Verde en Sudamérica poseen fechados anteriores a la apertura del corredor libre de hielos continental, siendo imposibles de cumplir para este modelo.

Otro hecho importante es que esta solución posee un frente de avance homogéneo y, como se discutió en el capítulo previo (5.3.3), esta solución sería incompatible con la existencia de dos corrientes migratorias en Sudamérica.

Por estos dos motivos, es necesario realizar simulaciones en las cuales se tenga en cuenta las diferentes velocidades de migración en función del ambiente, suponiendo o no la existencia de los corredores ambientales, para permitir acelerar la difusión del homínido a lo largo del Continente.

6.3. Solución anisótropa determinista

En las simulaciones que utilizan la solución anisótropa determinista se investigó la posibilidad de ingreso por el corredor libre de hielos y la entrada por la costa pacífica, tratando de encontrar la tasa de crecimiento asociada a cada una de las invasiones para cumplir con la evidencia antropológica existente.

Por este motivo, para esta solución se utilizaron dos tipos de mapas. El primero sin corredores ambientales, lo que implica que los hielos llegan hasta el Pacífico y como los invasores no poseen la habilidad de utilizar esa ruta, invaden el continente después de la apertura del corredor libre de hielos. El segundo set de mapas con corredores ambientales, haciendo posible una invasión por la costa, ya sea utilizando algún medio de locomoción o a pie, por lo que resulta posible la invasión al continente en un período anterior a la apertura del corredor libre de hielos continentales.

Según lo desarrollado en el Capítulo 3, la solución anisótropa permitió, a diferencia de la isotrópica, realizar una dispersión de la población que dependa de los ambientes en donde se encuentra la población y hacia dónde realiza la migración, pudiendo agilizar o demorar el avance de la población.

La primera simulación se realizó utilizando mapas sin corredores ambientales, utilizando los valores de los coeficientes D y K definidos en la Tabla 6.1, con una tasa de crecimiento poblacional de $\alpha = 0,03 \frac{1}{\text{año}}$. Los resultados obtenidos se muestran en la Figura 6.2.

Al igual que en el caso isotrópico, los mapas poblacionales obtenidos muestran que al tener que esperar la apertura del corredor libre de hielos, no se cumple con los fechados de los sitios arqueológicos más tempranos de Norte América. En Sudamérica la población muestra indicios de una separación en dos frentes de avance, uno por Amazonia y otro por los Andes, para luego unirse en la zona del chaco paraguayo, cumpliendo con la evidencia craneofacial. Sin embargo, la población tampoco llega a Patagonia para la fecha en la cual

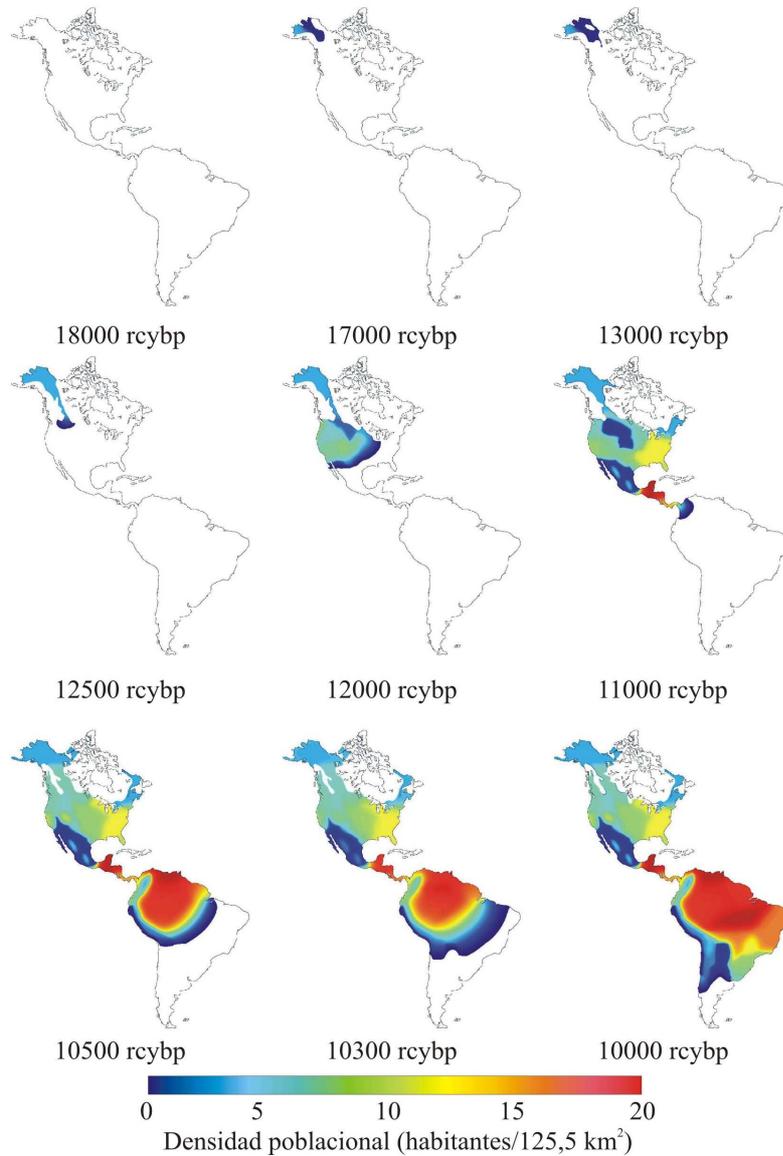


Figura 6.2: Modelo anisótropo, solución determinista con $\alpha = 0.03$

$\frac{1}{\text{año}}$ sin corredores ambientales

existen sitios arqueológicos probados (p.e. Cueva del medio en Chile o Piedra Museo y Cerro La China en Argentina).

De realizar un avance con una tasa de crecimiento diferente, no se conseguiría llegar a los fechados para los sitios de Norteamérica y Patagonia, debido a que, al necesitar la apertura del corredor libre de hielos para invadir la zona continental de Norteamérica,

la invasión posee un atraso que no se puede recuperar cambiando tasa de crecimiento poblacional. En caso de utilizar un parámetro $\alpha < 0,03 \frac{1}{\text{año}}$ la velocidad de avance será por lo tanto menor (ver 2.2.1) y seguirá sin cumplir los fechados. Si en cambio se utiliza un parámetro $\alpha > 0,03 \frac{1}{\text{año}}$ la velocidad del frente se incrementa, pero debido a que es necesario esperar la apertura del corredor libre de hielos para ingresar al continente (12500 rcybp) y que los ambientes en Norteamérica son en general desfavorables (lentifican el proceso), los fechados tanto en Norteamérica como de Sudamérica no son satisfechos.

Debido a que esta solución no cumple con los fechados de sitios arqueológicos probados y no resulta evidente la separación en dos frentes, se decidió realizar simulaciones que permitan el movimiento por la costa. Esto hace que la invasión de América no necesite esperar a la apertura del corredor libre de hielos continental.

Se realizaron dos simulaciones con el objetivo de estudiar distintos escenarios de invasión, el primero de ellos con una tasa de crecimiento lenta utilizando $\alpha = 0,01 \frac{1}{\text{año}}$ y el segundo con una tasa de crecimiento de moderada a alta, suponiendo $\alpha = 0,03 \frac{1}{\text{año}}$. En ambos casos, se agregó la existencia de corredores ambientales. Para esto se supuso que los límites entre paleoambientes, así como también las zonas costeras, poseían una capacidad de sustento y un coeficiente de difusión superior. Esto permite realizar una invasión del continente por la costa Oeste de Norteamérica, acelerando el proceso.

Los mapas obtenidos de población en función del tiempo pueden observarse en las Figuras 6.3 y 6.4 respectivamente.

En ambos casos la invasión a Norteamérica se produce antes de la apertura del corredor libre de hielos, utilizando la zona costera del oeste. Este hecho permite una invasión temprana del continente cumpliendo con los fechados de sitios arqueológicos tempranos de Norteamérica.

La simulación realizada para una tasa de crecimiento de $\alpha = 0,01 \frac{1}{\text{año}}$ muestra una invasión de Norteamérica en 14100 rcybp aproximadamente, cumpliendo con todos los fechados de esta zona. Sin embargo, debido a una baja tasa de crecimiento, la velocidad de avance es lenta y población llega a Sudamérica en 11500 rcybp, no cumpliendo con la mayoría de los fechados de sitios arqueológicos.

En el caso de $\alpha = 0,03 \frac{1}{\text{año}}$ los cazadores-recolectores sobrepasan la masa de hielo continental hacia los 16100 rcybp. En el mapa obtenido para 15700 rcybp se observa una separación del frente de avance, uno por las Rocallosas y otro por la zona de praderas; esta distribución coincide con la distribución obtenida en el cladograma representado en la Figura 5.4 reconstruido del trabajo de Buchanan y Collard (2007), correspondiente a una entrada por la costa Pacífica.

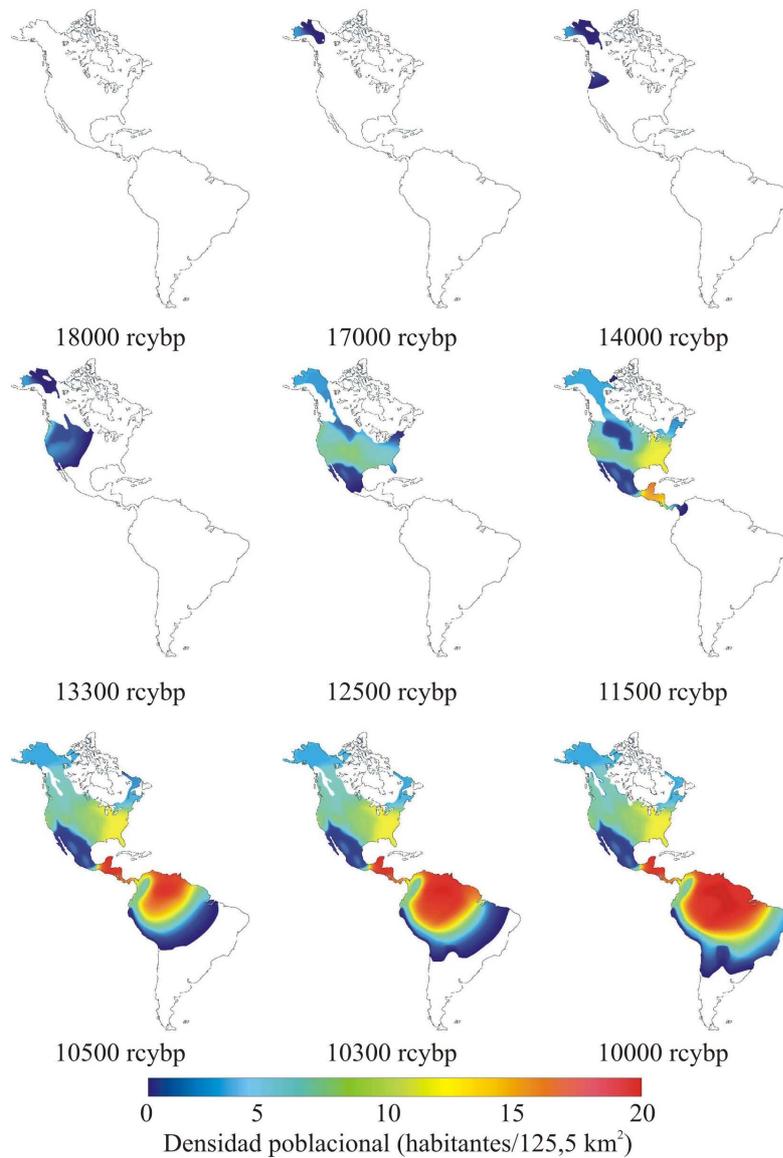


Figura 6.3: Modelo anisótropo, solución determinista con $\alpha = 0,01$
 $\frac{1}{año}$ con la presencia de corredores ambientales

Esos frentes se unen luego en Centroamérica y se separan en Sudamérica. Esto sería coincidente con la evidencia craneofacial que separa a los cazadores recolectores antiguos según rasgos faciales en dos corrientes, una a lo largo de las cadenas montañosas y otro por las planicies. Asimismo, con esta tasa de crecimiento, los sitios arqueológicos poseen población en fechados que se corresponden con la evidencia antropológica.

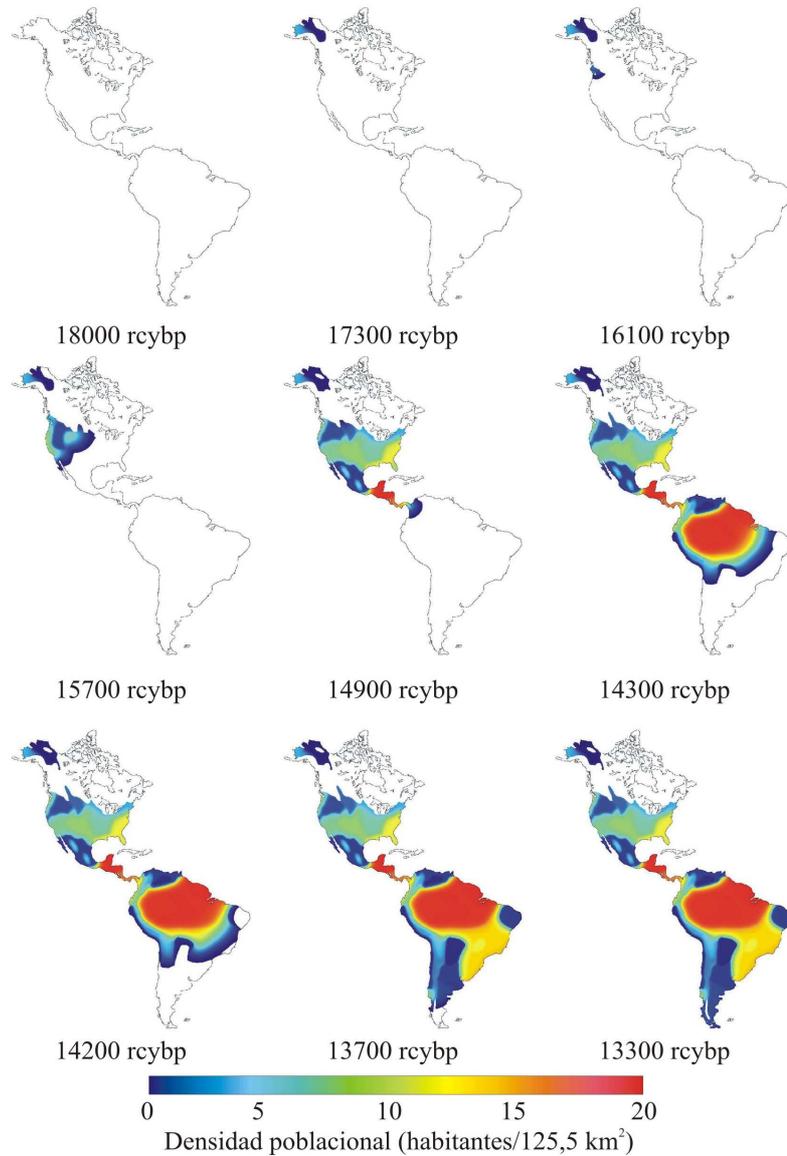


Figura 6.4: Modelo anisótropo solución determinista con $\alpha = 0,03$
 $\frac{1}{\text{año}}$ con la presencia de corredores ambientales

Estos resultados permiten suponer que este modelo demográfico con una tasa de crecimiento mayor o igual al 3 % anual ($\alpha \geq 0,03 \frac{1}{\text{año}}$) permite simular el poblamiento americano, cumpliendo con toda las evidencias anteriormente mencionadas.

Sin embargo, este modelo supone una población siempre creciente cuando la población en cada ambiente es menor a la capacidad de sustento del mismo; esta suposición puede

no ser del todo cierta. Si la población posee una tasa de crecimiento muy baja o la misma se reduce por debajo de lo que generalmente se denomina población mínima viable, es posible que la población se extinga sin la posibilidad de realizar una invasión exitosa del nuevo territorio.

Para esto es necesario utilizar la solución anisótropa estocástica.

6.4. Solución estocástica

Como se explicó en el Capítulo 4, la solución anisótropa estocástica permite discretizar a cada uno de los individuos de la población, asignándole parámetros que determinan su vida media y probabilidad de reproducirse. Esto hace que la población adquiera la posibilidad de extinguirse en el caso que la población posea una baja tasa de crecimiento o vea reducida su cantidad de habitantes.

Al igual que en las simulaciones anteriores se utilizaran los mapas paleoambientales con corredores desarrollados por Adams (1998), utilizando los valores de los parámetros D y K que se encuentran definidos en la Tabla 6.1.

Se realizaron simulaciones con el objetivo de obtener la tasa mínima de crecimiento para conseguir una invasión exitosa. Para esto se tomaron distintos valores para el parámetro de crecimiento poblacional α . En la Figura 6.5 se muestra la cantidad de población en función del tiempo para simulaciones realizadas con tasa de crecimiento $\alpha = 0,005$ y $\alpha = 0,0075$.

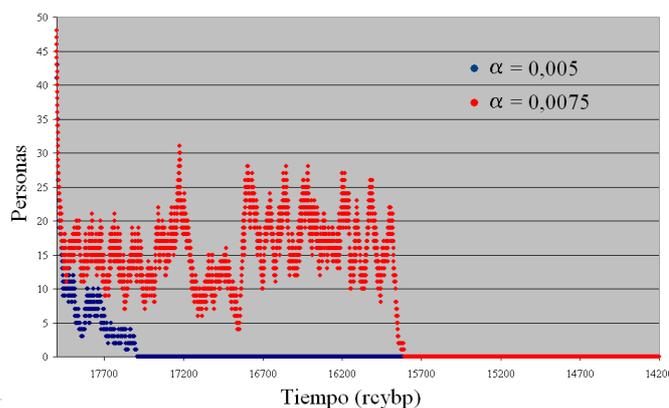


Figura 6.5: Población en función del tiempo para $\alpha = 0,005$ y $\alpha = 0,0075$.

En ambos casos la población se extingue antes de llegar a realizar una invasión exitosa. Esto sucede debido a que estas bajas tasas de crecimiento, en conjunto con un ambiente

de baja capacidad de sustento (zona de Beringia), no permiten siquiera poblar la zona de la actual Alaska, no superando en ninguno de los casos la población inicial que se supone cruzó por el estrecho de Bering.

En la Figura 6.6 se observa la variación de la población en función del tiempo para una tasa de crecimiento de $\alpha = 0,01 \frac{\text{hab.}}{\text{año}}$. Se puede observar que la población crece hasta llegar a un equilibrio de aproximadamente 2500 habitantes. Esto se debe a que la población consigue poblar la zona de la actual Alaska, pero la tasa de crecimiento en conjunto con el ambiente existente en la costa le impiden rodear a la masa de hielos continental, debiendo esperar a la apertura del corredor libre de hielos para poder invadir el continente. Una invasión del Continente con esta tasa de crecimiento es sustentable pero inviable desde el punto de vista de los indicios arqueológicos, ya que debe esperar la apertura del corredor libre de hielos para ocupar todo América.

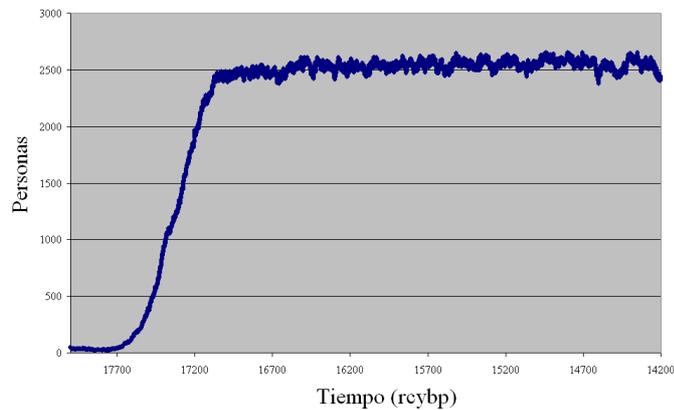


Figura 6.6: Población en función del tiempo para $\alpha = 0,01$.

En la Figura 6.7 se observa la cantidad de población en función del tiempo para diferentes tasas de crecimiento mayores a $\alpha > 0,01$.

En todos los casos la población sobrepasa la masa de hielo continental por la zona costera, antes de la apertura del corredor libre de hielos y logra una invasión exitosa del Continente. En las curvas presentadas esto puede observarse como un primer crecimiento poblacional. Luego, la población llega a una meseta que se encuentra representada por el momento en el cual la población ya ha invadido Norte y Centroamérica. El segundo crecimiento corresponde a la invasión de Sudamérica.

A fin de comparar los mapas de densidad de población conforme se realiza el avance, se realizó una simulación utilizando $\alpha = 0,03$; los resultados se encuentran representados en la Figura 6.8.

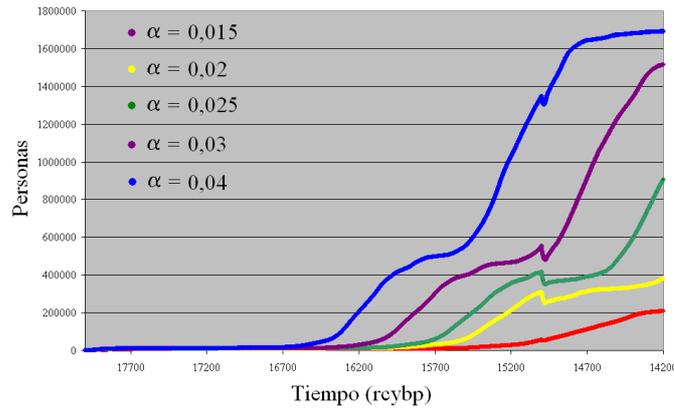


Figura 6.7: Población en función del tiempo para diferentes tasas de crecimiento α

Los mapas obtenidos para la solución estocástica presentan un gran acuerdo con los obtenidos para la solución determinista. Sin embargo, las zonas con capacidad de sustento $K = 1 \frac{hab.}{125,5km^2}$ (desierto helado en la zona de la actual Alaska y el desierto cálido en el centro de la actual Venezuela, norte de Argentina y sur de Bolivia) aparecen como despobladas, mientras que en la solución determinista aparecen cubiertas. Esta diferencia se debe a que en el caso estocástico, este ambiente resulta inviable para la reproducción.

Cuando una persona ingresa a una zona con $K = 1 \frac{hab.}{125,5km^2}$ no puede reproducirse, ya que se encuentra completa la capacidad de sustento del lugar. En cambio, la solución determinista al trabajar con densidades, admite fracciones de población que sumada a la característica de crecimiento poblacional hasta completar la capacidad de sustento, hacen que las zonas de $K = 1 \frac{hab.}{125,5km^2}$ se completen.

Esto hecho hace más evidente la diferenciación en dos corrientes invasoras (oeste de las grandes cadenas montañosas y planicies del este), incluso desde los inicios de la invasión a Norteamérica (ver mapa correspondiente a 15700 rcybp). En Norteamérica la distribución del avance de la población coincide con los esquemas obtenidos para la evolución de las puntas de flecha. En Sudamérica, la invasión se separa en dos corrientes una cordillerana y otra por el Amazonas que se unen en la zona del Chaco paraguayo, siendo la primera, en coincidencia con los registros craneofaciales, la que llega en primer medida a la Patagonia.

Al igual que en la solución anisótropa determinista, la solución anisótropa estocástica permite corroborar todos los hechos antropológicos, pero además permite estimar una tasa mínima de crecimiento definiendo aún más los posibles escenarios en la invasión y

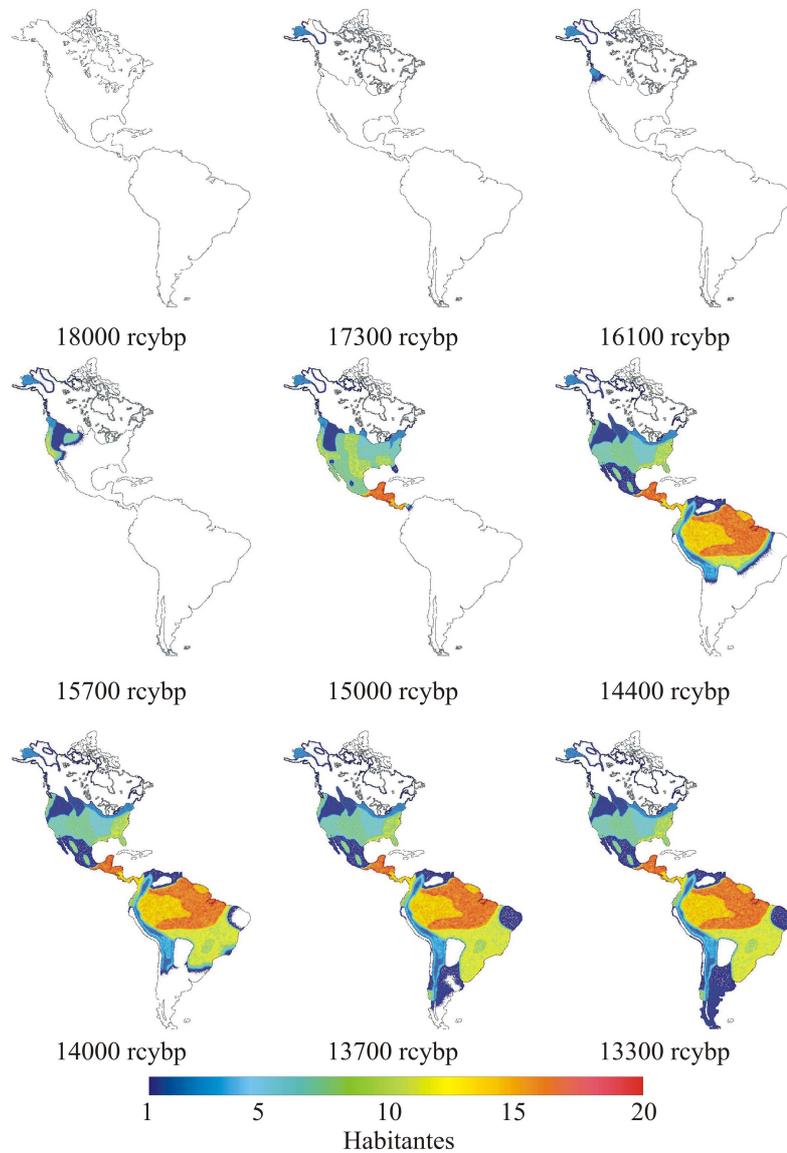


Figura 6.8: Modelo anisótropo solución estocástica con $\alpha = 0,03$ con la presencia de corredores ambientales

dispersión de homínidos por las Américas.

Como conclusión, de acuerdo con lo desarrollado, si se aplica este modelo para la dispersión inicial de homínidos por las Américas, el mismo debe (para cumplir con toda la evidencia antropológica) poseer las siguientes características.

- La invasión debe realizarse rodeando el corredor libre de hielos por la costa.

- Los corredores ambientales juegan un rol primordial para que exista una diferenciación entre homínidos de la costa oeste y de las planicies.
- La tasa de crecimiento debe ser mayor a 2 % anual para que exista una invasión exitosa. Este hecho es de suma importancia ya que implica tasas de crecimiento consideradas como altas para tribus cazadoras-recolectoras.

Capítulo 7

Modelos de evolución del DNA mitocondrial - Efectos de los cuellos de botella ambientales

“I love fool experiments, I am always making them”.

Charles Darwin

Desde el punto de vista genético, quizá las variaciones más importantes que pueden darse en una población ocurren cuando se reduce el número de habitantes de un modo brusco. Esto puede suceder ya sea por una selección natural o simplemente por causas estocásticas (eventos catastróficos). A esta reducción en la cantidad de individuos se la llama “cuellos de botella”.

Por definición, un cuello de botella poblacional es un evento en el cual sobrevive sólo un bajo porcentaje de la población; en general se considera en esta categoría aquel que reduzca la población en más del 50 %.

Luego del cuello de botella, una cantidad limitada de individuos seleccionada por lo general de modo estocástico, crea una población que puede reconstruir a la antigua, con una distribución genética probablemente modificada respecto de la población antes del evento.

El por qué una invasión o reconstrucción de la población resulta exitosa depende de muchos factores, tanto ecológicos como genéticos (Nentwing, 2006). Por ejemplo, un invasor puede verse beneficiado por tener una mayor adaptabilidad a los cambios en las condiciones físico-químicas, poseer una alta tasa de crecimiento demográfico o una mejor estructura social.

Sin embargo, incluso si la población recupera su número, existen otros problemas asociados con la reducción de diversidad genética que implica un cuello de botella.

El primero de ellos es que los sobrevivientes se ven forzados a cruzarse entre parientes cercanos, resultando en una pérdida en la heterocigosidad (variabilidad en los genes que ocupan un mismo lugar dentro de los cromosomas) de las células, es decir, el paso previo para que una célula deje de ser normal y se convierta en maligna, generando distintos tumores y la muerte del individuo (Kerrigan et al., 1998). Esta endogamia puede producir un costo significativo, impactando directamente sobre el estado físico y reduciendo la posibilidad de supervivencia de la población (Saccheri et al., 1998).

A pesar de la potencial importancia de los cuellos de botella en la conservación de la especie, el número de individuos que se requieren para permitir una buena recuperación de la población, sin los problemas genéticos asociados, es un tema que todavía se encuentra en discusión (Frankham et al., 2002).

En el caso particular de especies que invaden nuevos ambientes, cuando una población avanza en un nuevo territorio puede realizarlo principalmente de dos modos. El más simple desde el punto de vista de la dinámica de la población consiste en un movimiento masivo, en el cual toda la población que se encuentra en cierto ambiente decide moverse hacia un ambiente vecino por algún evento particular (catástrofe, invasión del antiguo territorio por una especie más agresiva, etc.). Este tipo de movimiento también incluye invasiones múltiples de la misma especie (Torchin y Mitchell, 2004). Este tipo de movimiento no presenta gran interés desde el punto de vista genético ya que la población posee la misma estructura que antes de realizar la migración.

El segundo tipo de invasión se da cuando una pequeña fracción de cierta población actúa como fundadora (por ejemplo la recuperación de la especie luego de alguna enfermedad o la búsqueda de nuevos ambientes debido a una escasez de recursos). A este tipo de eventos se les da el nombre de fundacionales, e involucra la existencia de un cuello de botella poblacional. En general, este tipo de evento fundacional es la principal causa de cambio en la variabilidad genética, teniendo la habilidad de hacer persistir o no a la especie a través del tiempo.

Un buen indicador de este cambio genético en la población es el ADN mitocondrial (mtDNA) debido a que el mismo presenta ciertas propiedades que simplifican la interpretación de los resultados cuando se realizan estudios de su variabilidad (Roze et al., 2005).

Las principales características del ADN mitocondrial son las siguientes:

- La mutación espontánea posee una baja probabilidad de suceder, por lo cual se pro-

duce en intervalos de tiempo largos desde el punto de vista antropológico o no se produce.

- El grupo, llamado haplogrupo, de mtDNA se hereda sólo de la madre, facilitando la construcción de árboles genealógicos

Por lo tanto, resulta conveniente desarrollar un modelo que permita el seguimiento de los grupos mitocondriales de cierta población mientras se desarrolla la invasión a un nuevo territorio, con el objetivo de aplicar el mismo para determinar posibles escenarios en la distribución mitocondrial humana en América.

7.1. Los cuellos de botella como modificadores de la población

Cuando una población se dispersa, podemos definir como cuellos de botella a circunstancias, factores o barreras físicas en las cuales sólo una pequeña cantidad de la población sobrevive. En el caso particular de la dispersión de especies por nuevos ambientes, los cuellos de botella se originan en zonas en donde la capacidad de sustento sólo permite la supervivencia de pocos organismos o en zonas en donde el espacio se reduce (p.e. istmos, territorios separados por agua). Este tipo de proceso se encuentra en todos los niveles de organismos vivos desde la dispersión de virus hasta la dispersión de mamíferos.

Por ejemplo, Ali et al. (2006) describen en su trabajo la pérdida de variabilidad genética en un virus que afecta a especies vegetales debido al cuello de botella generado durante la transferencia de una planta hacia la otra, es decir, el “salto” desde un hospedador hacia otro hace que sólo una parte de la población se transmita perdiendo la variabilidad. El trabajo consistió en colocar una distribución de plantas en forma lineal e inocular un virus con toda su variabilidad genética en la primera de ellas; luego de un tiempo se analizaron los grupos genéticos presentes en la última planta de la línea, obteniendo una reducción considerable de la variabilidad genética

Tsutsui et al. (2000) demostraron la pérdida de diversidad genética sobre la hormiga “*Linepithema humile*” originaria de Argentina luego de analizar colonias de las mismas halladas en Norteamérica. En mamíferos Stewart et al. (2008) y Li et al. (2003) presentan en sus trabajos modelos que asocian la pérdida de variabilidad mitocondrial con cuellos de botella.

En este contexto, se propondrá una modificación de la solución anisótropa estocástica con el objetivo de poder visualizar la distribución de ADN mitocondrial de especies invasoras antes y después de ser sometidas a una reducción de la población. Asimismo, se

estudiará la evolución del ADN mitocondrial en América. Dando como conocida la distribución de haplogrupos en Norteamérica, se estudiará el efecto causado por los cuellos de botella del istmo de Panamá y el pasaje de la Patagonia hacia Tierra del Fuego (Martino et al., 2008b).

7.2. Evolución de ADN mitocondrial en especies invasoras

Con el objetivo de visualizar la evolución de distintos haplogrupos de una misma población conforme se realiza la dispersión por un nuevo ambiente, se modificó el código desarrollado para la solución estocástica de modo tal de agregar la nueva variable “grupo mitocondrial”.

Para realizar esta modificación es necesario definir la cantidad de grupos de mtDNA y su correspondiente distribución en la población que inicia la invasión a un nuevo territorio.

En el inicio de la simulación a cada individuo se le asigna al azar de acuerdo con la distribución de haplogrupos de la población un número entero del 1 al n , donde n es el número de haplogrupos de la población. Esa característica será conservada hasta la muerte del mismo y en caso de ser mujer y procrearse lo transmitirá a su hijo.

7.2.1. Estudio del modelo

Se realizaron simulaciones para poder observar el efecto de los cuellos de botella en la dispersión de cierta población en un nuevo ambiente.

A fin de minimizar las variables involucradas en el proceso, en todos los casos se parte de una población inicial constituida por cinco haplogrupos con igual probabilidad de selección.

La grilla utilizada posee una extensión de 500×500 celdas y se utilizó una tasa de crecimiento $\alpha = 0,03$, dejando la capacidad de sustento K y el coeficiente de difusión D como variable.

El escenario utilizado se puede observar en la Figura 7.1

El mismo consiste en un cuadrado separado en cuatro sectores triangulares, dos de los cuales, el superior y el inferior se encuentran unidos mediante un pequeño paso.

Al finalizar cada simulación se calcula el porcentaje de población que pertenece a cada uno de los haplogrupos en el triángulo superior e inferior, ordenando a cada uno de ellos de mayor a menor. Luego de cierta cantidad de simulaciones se realizan histogramas según este orden. El objetivo principal de las simulaciones no es visualizar el comportamiento de

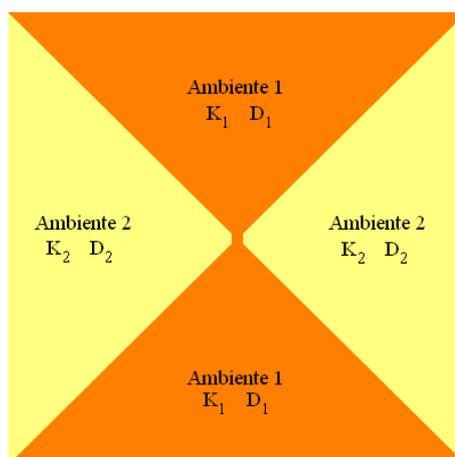


Figura 7.1: Escenario utilizado para las simulaciones

un determinado haplogrupo sino interpretar los resultados globales para la distribución de los mismos antes o después de algún evento en el cual se ve disminuida la población.

7.2.2. ¿Cómo se interpretan los resultados?

Con la finalidad de aclarar el modo en que se interpretarán los resultados, se propone una serie de cinco simulaciones ficticias con los resultados que se muestran en la Tabla 7.1 para los triángulos superior e inferior de la Figura 7.1

Haplogrupo	% de poblac. Sim. 1		% de poblac. Sim. 2		% de poblac. Sim. 3		% de poblac. Sim. 4		% de poblac. Sim. 5	
	T. sup	T. inf								
	A	19	38	20	15	19	8	21	14	20
B	20	26	20	8	23	14	22	34	22	13
C	21	12	21	17	17	35	19	18	21	25
D	22	14	19	36	20	20	18	26	20	7
E	18	10	20	24	21	23	20	8	17	35

Tabla 7.1: Ejemplo de resultados obtenidos para cinco simulaciones

De este ejemplo podemos ver que la distribución de haplogrupos en el triángulo superior es diferente que la del triángulo inferior, pues en el triángulo superior los haplogrupos se encuentran equidistribuidos mientras que en el inferior hay haplogrupos que aumentan

su población relativa mientras que en otros disminuye. En la Tabla 7.1 puede observarse también que no siempre es el mismo haplogrupo el que domina.

Estos resultados indican una variación en la configuración genética de la población, indicando que cualquiera sea la condición inicial (siempre y cuando los haplogrupos se encuentren equidistribuidos), la condición final será que un haplogrupo ganará en porcentaje mientras que otros saldrán perjudicados, disminuyendo su porcentaje total. Es decir, el modelo no puede afirmar que cierto haplogrupo sea dominante por sobre otro, pero sí puede anticipar la posibilidad de que luego de un determinado evento la distribución genética de la población se verá modificada.

Una forma de visualizar esto son los histogramas obtenidos de ordenar de mayor a menor los porcentajes de la población para la totalidad de las simulaciones realizadas.

En la Figura 7.2 se pueden ver las distribuciones obtenidas para el ejemplo mencionado anteriormente. Los histogramas en amarillo representan los porcentajes mayores de la población para el triángulo superior e inferior respectivamente, los de color verde representan a los porcentajes segundos, los azules a los terceros, los histogramas en rojo a los cuartos y finalmente los histogramas en celeste representan a los porcentajes más pequeños.

Por lo tanto, para los distintos casos que se estudiarán se seguirá este procedimiento utilizando el mismo código de colores empleado en la Figura 7.2.

7.2.3. Simulaciones numéricas

Para las primeras simulaciones se utilizó una grilla con $K_1 = K_2 = 30 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$ y $D_1 = D_2 = 500 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$, es decir una grilla homogénea, con el objetivo de observar el correcto funcionamiento del código modificado. La población se inicia en el centro del lado superior de la grilla.

Se realizaron 1000 simulaciones (aproximadamente 2400 horas de procesamiento con un procesador de 3,2 GHz) con el objetivo de disminuir el error estadístico de los resultados.

Los resultados de la distribución de la población en el triángulo superior y el triángulo inferior pueden observarse en la Figura 7.3.

Como era de esperar, la distribución de los haplogrupos en la población en el triángulo superior es similar a la del triángulo inferior debido a que en un ambiente homogéneo no hay ningún factor que ocasione una variación en la distribución de los haplogrupos en la población.

Para el segundo escenario ensayado se utilizó la distribución $K_1 = 30 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$, $D_1 =$

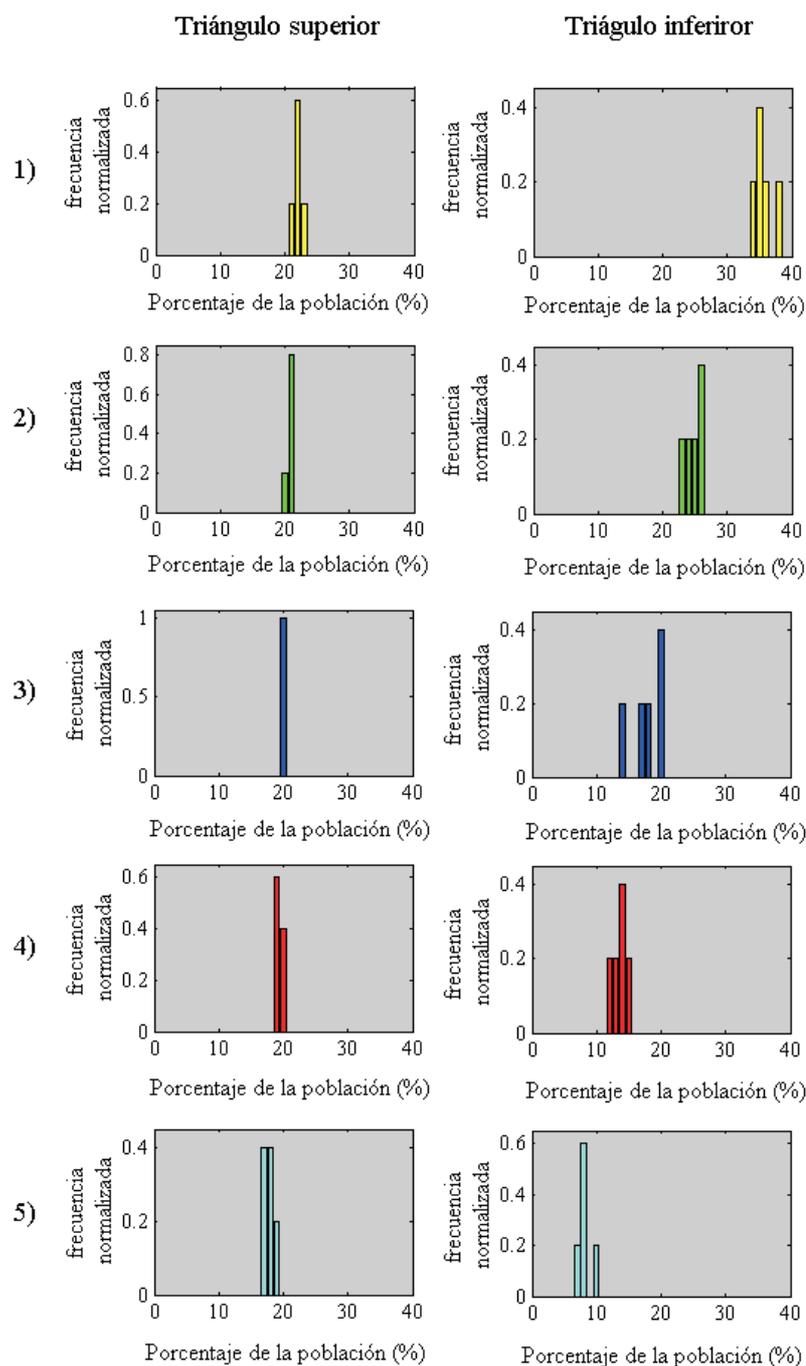


Figura 7.2: Histogramas correspondientes a los porcentajes de población ordenados de mayor a menor sin tener en cuenta el haplogrupo de donde provienen obtenidos al finalizar la simulación. 1) Mayores porcentajes, 2) segundos porcentajes, 3) terceros porcentajes, 4) cuartos porcentajes y 5) últimos porcentajes

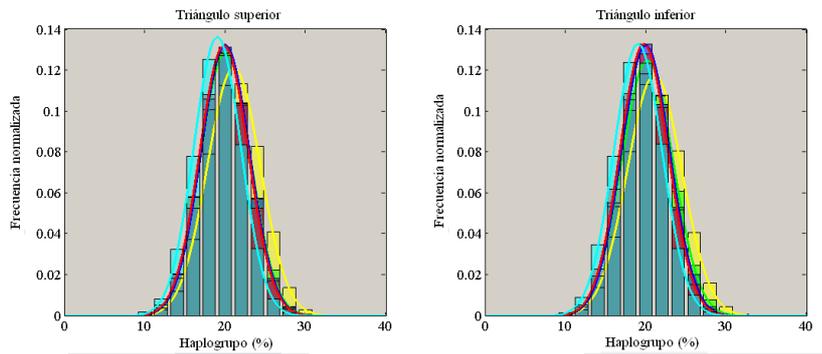


Figura 7.3: Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($K_1 = K_2 = 30 \frac{\text{hab.}}{100\text{km}^2}$ y $D_1 = D_2 = 500 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$)

$500 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$ y $K_2 = 0 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$. Al ser $K_2 = 0$ no puede haber movimiento por el ambiente 2, lo que implica también un coeficiente de movilidad $D_2 = 0 \frac{\text{km}^2}{\text{año}}$. Esta distribución puede simular un istmo o algún cuello de botella de tipo físico.

Luego de 1000 simulaciones los resultados obtenidos para la distribución de haplogrupos en el triángulo superior e inferior puede observarse en la Figura 7.4.

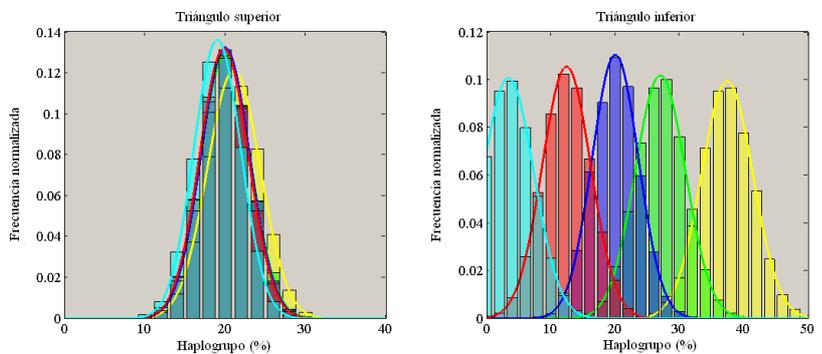


Figura 7.4: Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($K_1 = 30 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$ y $K_2 = 0 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$)

Se puede ver que la distribución de haplogrupos en el triángulo superior concuerda con la distribución asignada al inicio de la simulación. Luego de traspasar el cuello de botella físico, la población sufre una variación en la distribución. Dos de los haplogrupos se transforman en dominantes (uno en mayor proporción que otro) mientras que dos de los haplogrupos pierden representatividad dentro de la población.

Este efecto se debe a que el cuello de botella actúa como un selector en el cual sólo una pequeña cantidad de individuos pasa por él, siendo dominantes en el nuevo territorio los haplogrupos que consiguen pasar primero.

El siguiente objetivo fue visualizar si una distribución de ambientes menos rigurosa que la anterior puede contribuir a la selección y distribución de los grupos mitocondriales de determinada población, mientras realiza la invasión a un nuevo territorio. Se realizaron simulaciones en diferentes escenarios para observar qué efecto produce cada una de las variables en la distribución final de los haplogrupos. Se varió la relación $\frac{K_1}{K_2}$ y la relación $\frac{D_1}{D_2}$, suponiendo siempre como ventajosos los ambientes de tipo 1, para que la invasión se realice en forma privilegiada hacia el triángulo inferior.

En las Figuras 7.5, 7.6, 7.7 y 7.8 pueden observarse las distribuciones de los haplogrupos de la población en el triángulo superior y el triángulo inferior, luego de 1000 simulaciones en cada uno de los escenarios, respectivamente.

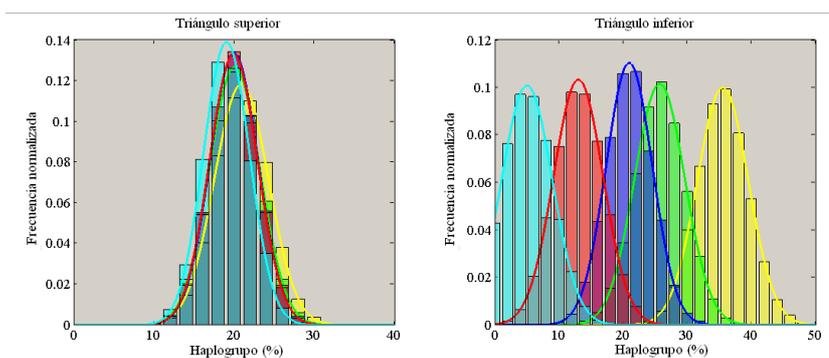


Figura 7.5: Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($\frac{K_1}{K_2} = 10$ y $\frac{D_1}{D_2} = 10$)

Los resultados muestran que para los escenarios donde la relación entre los coeficientes de difusión es $D_1 = 10 D_2$ se logra una separación de la distribución inicial con algunos haplogrupos dominantes. Esto puede deberse a que una reducción importante en la movilidad en el ambiente 2 funciona del mismo modo que un cuello de botella para una población invasora.

Esta selección (o pérdida de la participación de algunos haplogrupos) es más marcada en el caso en el cual también existe diferencia una relación 10:1 en la capacidad de sustento del ambiente (Figura 7.5), obteniendo una distribución final parecida a la situación en el cual la población podía moverse sólo por el ambiente 1 (Figura 7.4).

Para el caso $D_1 = 10 D_2$ y $K_1 = 2 K_2$, si bien existen dos haplogrupos dominantes y

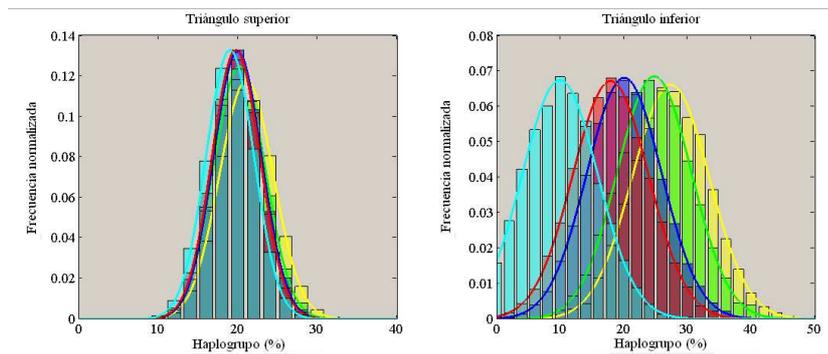


Figura 7.6: Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($\frac{K_1}{K_2} = 2$ y $\frac{D_1}{D_2} = 10$)

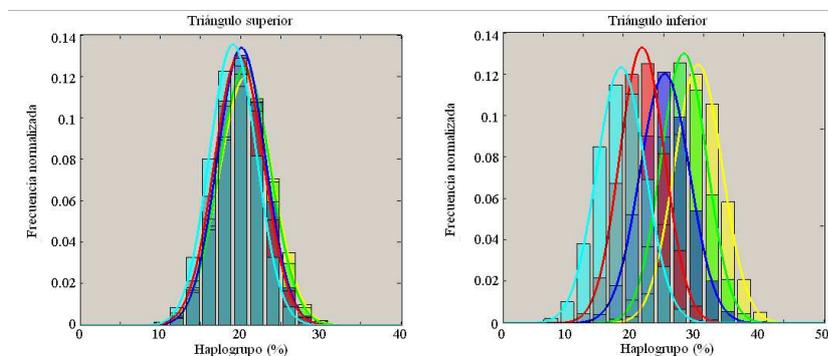


Figura 7.7: Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($\frac{K_1}{K_2} = 10$ y $\frac{D_1}{D_2} = 2$)

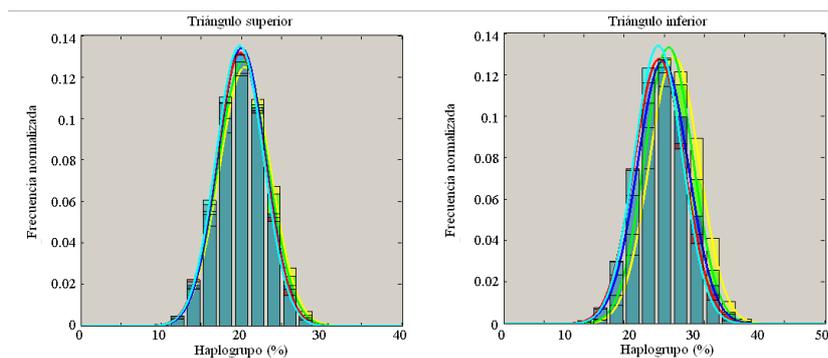


Figura 7.8: Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($\frac{K_1}{K_2} = 2$ y $\frac{D_1}{D_2} = 2$)

un haplogrupo que pierde participación, la separación no es tan marcada como en el caso anterior.

En los casos en que $D_1 = 2 D_2$ tanto para la relación $K_1 = 10 K_2$ como para la relación $K_1 = 2 K_2$, la distribución en el triángulo superior es similar a la del triángulo inferior, si bien en el caso de $K_1 = 10 K_2$ comienzan a aparecer vestigios de la separación entre la distribución de haplogrupos.

Resumiendo, según el modelo de dispersión desarrollado, los cuellos de botella llevan a una redistribución de los porcentajes de los haplogrupos en los procesos de difusión de especies invasoras.

Dicha redistribución puede estar ocasionada por barreras físicas (p.e. istmos, conectividad entre islas o huéspedes, etc.) o por la existencia de canales privilegiados de difusión (la existencia de oasis en zonas desérticas, corredores ambientales como pies de monte, costa oceánica, etc.). En ambos casos, lo más importante es la reducción de la población que permite a los primeros grupos genéticos que traspasan la barrera, en el caso de encontrarse con un ambiente propicio, marcar una diferencia en población con los más rezagados.

7.3. El caso Americano

En el caso particular de los homínidos, al igual que en todos los mamíferos, el mtDNA es un muy buen indicador del linaje genético del individuo, debido a su característica principal de ser heredado sólo por vía materna.

Debido a esta característica, los haplogrupos de mtDNA humano son una herramienta invaluable para realizar estudios genealógicos y antropológicos. Otra propiedad importante es su bajo índice de mutación ya que permite realizar extrapolaciones hacia períodos pasados, permitiendo el seguimiento de cierto haplogrupo a través del tiempo y el espacio.

Las tribus indígenas americanas poseen una baja variabilidad genética si se las compara con tribus nativas de otros continentes (Wang et al., 2007). Dentro de las poblaciones “nativas americanas”, la mayor heterocigosidad se observa en las poblaciones de Norteamérica y los valores más bajos en Sudamérica.

Particularmente en Sudamérica la heterocigosidad es mayor en el oeste (tribus cercanas a la cordillera) que en el este, siendo algunos de los pueblos del Amazonas y del este de Brasil los de menor variabilidad genética del mundo.

Esta información muestra una declinación lineal de la diversidad genética con la distancia geográfica, propia de un modelo de tipo fundacional (Liu et al., 2006), observa-

da también a nivel mundial desde la dispersión original del homínido desde Africa (Rachmandran et al., 2005).

Debido a esta evidencia, en América se puede considerar el modelo de una única invasión por parte de tribus cazadoras-recolectoras desde el noroeste asiático. Considerando a la zona de Beringia como un único foco de dispersión, los homínidos debieron avanzar por la costa rodeando la masa de hielos continental de Norteamérica (Schurr, 2002).

En particular, se han encontrado cinco haplogrupos en las tribus nativas americanas llamados A, B, C, D y X. Estos grupos mitocondriales se encuentran definidos por la ganancia o pérdida de nueve pares-base en el ADN mitocondrial (Forster et al., 1996; Brown et al., 1998).

Afianzando la hipótesis de la herencia asiática, los haplogrupos A, B, C, y D se encuentran en forma mayoritaria en poblaciones modernas de Mongolia, el centro de China, Tibet y Taiwan. Recientemente Derevianko et al. (1998) encontraron que en las regiones de Tuva y Buriat en el sur de Siberia el 72.2% y 52.4% respectivamente de la población pertenecía a estos 4 haplotipos.

El haplotipo X, presente en grupos nativos norteamericanos, no ha sido visto todavía en poblaciones actuales del este asiático, sin embargo este tipo de mtDNA se encuentra en poblaciones europeas (p.e. fineses, italianos, drusos) que pudieron tener contacto en el Paleolítico superior con poblaciones del norte de China y Mongolia debido a migraciones a través de los Urales.

La frecuencia de distribución de estos haplogrupos difiere significativamente entre las distintas regiones de América. Por ejemplo, el haplogrupo A posee una alta frecuencia en la región norte de Norteamérica pero se encuentra casi ausente en regiones del sur. Sin embargo, estos haplotipos se encuentran en todo el continente americano (siendo el X el más raro). En general todas las poblaciones indígenas actuales muestran la existencia de al menos dos o tres de estos haplogrupos, sin embargo los porcentajes relativos de cada uno varía de población a población. Por ejemplo, poblaciones Inuit, Haida y Athaspaskan del noroeste de Estados Unidos poseen un porcentaje importante de A con porcentajes menores de C y D, mientras que tribus del suroeste muestran una predominancia de B con porcentajes menores de C y D, siendo el A raro o ausente (Lorenz y Smith, 1996)

Existen dos tipos de fuentes de información para la obtener mapas genéticos de población en América. La primera de ellas es el ADN recuperado de momias con fechados antiguos; la segunda, análisis de mtDNA realizados a aborígenes actuales. La distribución de estos cinco haplogrupos a lo largo del continente Americano, basados en los trabajos de O'Rourke et al. (2000) y Merriwether et al. (1994) para Norteamérica, Moraga et al.

(2000), dos Santos et al. (1996) y Rothhammer y Silva (1992) en Sudamérica y Lalueza et al. (1997) y Dejean y Carnese (2007) para Tierra del Fuego puede observarse en la Tabla 7.2.

Zona	Número de muestras	Haplogrupo (%)				
		A	B	C	D	X
Norte y Centroamérica	275	25	25	22	17	11
Sudamérica	240	20	34	18	15	13
Tierra del Fuego	45	0	0	44	54	2

Tabla 7.2: Distribución de los haplogrupos de tribus aborígenes en América

La distribución de haplogrupos es diferente en cada uno de los subcontinentes, entre los cuales existen cuellos de botella físicos: el istmo de Panamá entre Centroamérica y Sudamérica y el Estrecho de Magallanes entre la Patagonia y Tierra del Fuego. Estos cuellos de botella pudieron jugar el rol de modificadores de la distribución genética de los homínidos fundadores, encontrándose una distribución más homogénea en Norte y Centroamérica respecto de Sudamérica. En Tierra del Fuego es aún más marcada esta selección de grupos genéticos debido a la total ausencia de dos de los haplogrupos.

7.4. Simulaciones numéricas de la evolución mitocondrial en América

Utilizando el modelo modificado y a partir de los resultados obtenidos en los capítulos previos, se realizaron simulaciones con las siguientes características:

- Las simulaciones se inician a los 17000 rcybp colocando una población inicial de 1000 individuos en el extremo noroeste del actual Estados Unidos de Norteamérica.
- Se utilizan los mapas paleoambientales utilizados anteriormente con la misma distribución de los parámetros K y D , considerando la existencia de corredores ambientales.
- La tasa de crecimiento se supone de 3% anual con el objetivo de cumplir con todos los fechados de los sitios arqueológicos tempranos.

- La población inicial posee cinco haplogrupos, con una distribución inicial determinada por la Tabla 7.2.

Luego de realizar 1000 simulaciones (aproximadamente 5000 horas de tiempo de máquina en un procesador de 3,2 GHz) los resultados obtenidos para la distribución de los haplogrupos para cada una de las regiones pueden verse en la Figura 7.9.

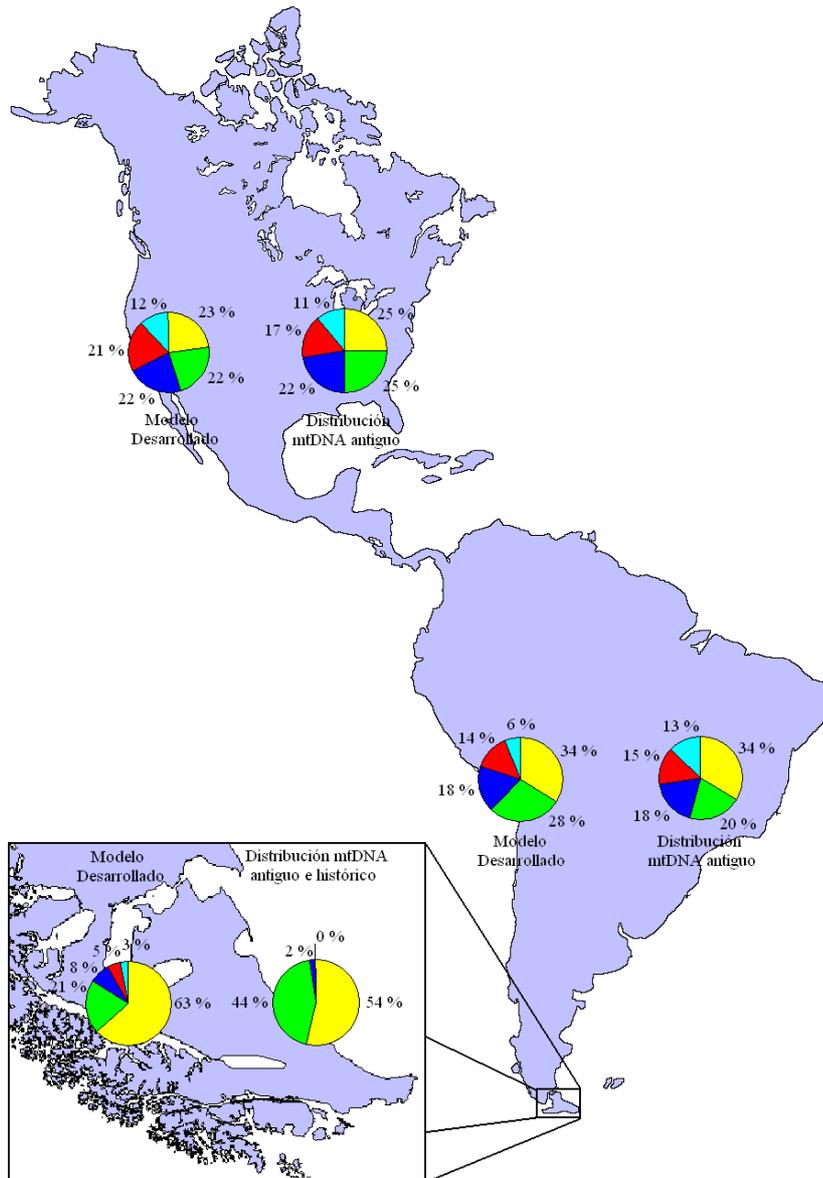


Figura 7.9: Distribución de haplogrupos para América, resultados de las simulaciones y datos antropológicos

Como se puede observar, en acuerdo con las simulaciones anteriores los cuellos de botella de Panamá y el estrecho de Magallanes, modifican la distribución de los haplogrupos.

Si elaboramos una tabla con los resultados obtenidos en la simulaciones (ver Tabla 7.3) podemos ver que las distribuciones obtenidas para las regiones de América del Sur y Tierra del Fuego presentan gran concordancia con la distribución de haplogrupos para poblaciones nativas americanas.

Zona	Tipo de dato	Haplogrupo (%)				
		1	2	3	4	5
Sudamérica	Antrop.	34	20	18	15	13
Sudamérica	Simul.	34	28	18	14	6
Tierra del Fuego	Antrop.	54	44	2	0	0
Tierra del Fuego	Simul.	63	21	8	5	3

Tabla 7.3: Distribución de los haplogrupos de tribus aborígenes en América

Este hecho estaría confirmando que la distribución de los distintos grupos de ADN mitocondrial en Sudamérica y en Tierra del Fuego pudieron verse influenciados en gran medida por los cuellos de botella naturales del Istmo de Panamá y el Estrecho de Magallanes respectivamente.

Capítulo 8

Conclusiones

En este trabajo se abordó el problema de la dispersión de especies invasoras en nuevos ambientes; para esto se realizó un estudio de la ecuación de Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov modificada para su aplicación en la dispersión de especies invasoras. Se desarrollaron tres tipos de soluciones numéricas a la ecuación, las primeras dos de carácter determinista y la última estocástica.

La primer solución desarrollada, de carácter determinista homogéneo, se realizó a fin de reproducir los resultados obtenidos en trabajos previos. Si bien la solución resulta satisfactoria desde este punto de vista, muchos modelos de dispersión biológicos no responden a casos en los cuales pueda utilizarse una solución homogénea. La bibliografía muestra que variaciones en los ambientes pueden afectar en gran medida el modo en el cual ciertas especies realizan una invasión de un territorio. La existencia de corredores ambientales puede disparar direccionalmente el avance de la población debido a la existencia de mayor cantidad de recursos.

Este hecho determina la necesidad de desarrollar una solución que tenga en cuenta el medio ambiente circundante mientras se realiza la dispersión. Con este objetivo, se desarrolló una solución determinista anisótropa, en la cual tanto la capacidad de sustento como el coeficiente de difusión son funciones de la posición en la cual se encuentra la población.

Este tipo de solución, no desarrollada hasta el momento, permite obtener el comportamiento global (macroscópico) de una población cuando realiza la invasión de nuevos territorio, pudiendo realizar cálculos de velocidades de invasión según el medioambiente o visualizar forma del frente de avance cuando la invasión se realiza por terrenos inhomogéneos.

Al resolver la ecuación en forma determinista, el término de crecimiento poblacional

en el comienzo de la invasión será siempre positivo y por ende la invasión será exitosa sin importar el ambiente que se esté invadiendo. En la práctica existe gran cantidad de ejemplos de invasiones a territorios que resultan infructuosas o que se ven contenidas debido a territorios no aptos para la sobrevivencia de la especie en cuestión.

Otro punto a tener en cuenta es que las soluciones de tipo determinista no permiten analizar la variedad de procesos dentro de la población -p.e. nacimiento, reproducción y muerte de los individuos- que son determinantes naturales de su densidad.

Para observar los comportamientos individuales de una población dada fue necesario resolver el problema realizando la dispersión para cada individuo por separado. Para esto se realizó un último desarrollo de tipo anisótropo estocástico en el cual el crecimiento poblacional y la dispersión de los individuos se realiza al azar de acuerdo a ciertas probabilidades determinadas por la ecuación F-KKP.

Esta solución permitió visualizar la evolución temporal de cada uno de los individuos que pertenece a la población pudiendo realizar el cálculo de espacio medio recorrido en la vida del mismo, así como obtener una expresión funcional para el cálculo de tasa mínima de crecimiento poblacional para que se realice una invasión exitosa.

La relación entre el logaritmo natural de la capacidad de sustento del ambiente y el logaritmo natural de la tasa mínima de crecimiento poblacional resultó ser lineal y no dependiente del coeficiente de difusión del medio.

La expresión resultante fue:

$$\alpha_{min} = A_{(M)}K^{-1/4} \quad (8.1)$$

en donde $A_{(M)}$ es una función que depende de la cantidad de pasos M que se le exige al sistema para que la población se extinga.

Estas soluciones pueden aplicarse a una gran cantidad de especies invasoras (incluyendo la dispersión de bacterias, virus) siempre que la población cumpla con las siguientes características:

- Poseer carácter nómada o conquistador.
- Tener un crecimiento limitado en cierto hábitat.
- Ausencia de predadores en la zona invadida.

Por lo que se supone que el trabajo desarrollado puede ser de gran utilidad en cuanto a su aplicabilidad.

Las soluciones de la ecuación de F-KPP, fueron aplicadas a la dispersión inicial de homínidos en Las Américas (hasta el momento, sólo se había aplicado una solución determinista homogénea a la dispersión en América del Norte) con el objetivo de obtener diferentes escenarios de invasión y poder elegir cuales son los más compatibles con los datos antropológicos.

Para el caso del modelo isótropo determinista, los resultados reproducen los obtenidos en trabajos previos para la evolución de homínidos en el continente Norteamericano. Sin embargo, la existencia de fechados anteriores a la apertura del corredor libre de hielos continental hacen que este modelo no cumpla con evidencia arqueológica existente.

Otro hecho importante es que esta solución posee un frente de avance homogéneo incompatible con la evidencia de la existencia de dos corrientes migratorias (dadas por cladística de puntas de flecha en Norteamérica y evidencia craneofacial en sudamérica).

La solución determinista anisótropa con una tasa de crecimiento $\alpha \geq 0,03 \frac{1}{\text{año}}$ en conjunto con la existencia de corredores ambientales, permite que el homínido se encuentre presente a tiempo en las zonas en las cuales existe evidencia en sitios arqueológicos. La población realiza la invasión en Norteamérica separándose en dos corrientes una por las Rocallosas y otra por las planicies del este tal como indican los análisis de cladística de puntas de flecha para la zona. En Sudamérica la población vuelve a separarse en dos grupos, uno por la zona cordillerana y otro por la zona del Amazonas, cumpliendo la evidencia craneofacial.

Los mapas obtenidos para la solución estocástica presentan un gran acuerdo con los obtenidos para la solución determinista. Sin embargo, las zonas con capacidad de sustento $K = 1 \frac{\text{hab.}}{125,5\text{km}^2}$ (desierto helado en la zona de la actual Alaska y el desierto cálido en el centro de la actual Venezuela, norte de Argentina y sur de Bolivia) aparecen como despobladas, mientras que en la solución determinista aparecen cubiertas. Esta diferencia se debe a que en el caso estocástico, este ambiente resulta inviable para la reproducción.

Este hecho hace más evidente la diferenciación en dos corrientes invasoras (oeste de las grandes cadenas montañosas y planicies del este), incluso desde los inicios de la invasión a Norteamérica (ver mapa correspondiente a 15700 rcybp). En Norteamérica la distribución del avance de la población coincide con los esquemas obtenidos para la evolución de las puntas de flecha. En Sudamérica, la invasión se separa en dos corrientes una cordillerana y otra por el Amazonas que se unen en la zona del Chaco paraguayo, siendo la primera, en coincidencia con los registros craneofaciales, la que llega en primer medida a la Patagonia.

Al igual que en la solución anisótropa determinista, la solución anisótropa estocástica permite corroborar todos los hechos antropológicos. En función de esta solución la tasa de

crecimiento poblacional necesaria para realizar una invasión exitosa debió ser $\alpha_{min} \geq 0.01$ lo que define aún más los posibles escenarios en la invasión y dispersión de homínidos por las Américas.

Resumiendo, si se utiliza la ecuación de F-KPP para la dispersión inicial de homínidos por las Américas, las características principales que deberá presentar el mismo deberán ser:

- La invasión debe realizarse rodeando el corredor libre de hielos por la costa.
- Los corredores ambientales juegan un rol primordial para que exista una diferenciación entre homínidos de la costa oeste y de las planicies.
- La tasa de crecimiento debe ser mayor a 1 % anual para que exista una invasión exitosa. Este hecho es de suma importancia ya que implica tasas de crecimiento consideradas como altas para tribus cazadoras-recolectoras.
- La tasa de crecimiento debe ser mayor a 3 % para que se cumpla la evidencia antropológica.

Para finalizar se realizó una modificación en el código de la solución estocástica de modo tal de agregar la variable grupo mitocondrial con el objetivo de visualizar la evolución de distintos haplogrupos de una misma población conforme se realiza la dispersión por un nuevo ambiente, observando la influencia de cuellos de botella territoriales.

Según el modelo de dispersión desarrollado, los cuellos de botella llevan a una redistribución de los porcentajes de los haplogrupos en los procesos de difusión de especies invasoras.

Dicha redistribución puede estar ocasionada por barreras físicas (p.e. istmos, conectividad entre islas o huéspedes, etc.) o por la existencia de canales privilegiados de difusión (la existencia de oasis en zonas desérticas, corredores ambientales como pie de monte, costa oceánica, etc.). En ambos casos, lo más importante es la reducción de la población que permite a los primeros grupos genéticos que traspasan la barrera, en el caso de encontrarse con un ambiente propicio, marcar una diferencia en población con los más rezagados.

Al aplicar este modelo a la dispersión indígena inicial en Las Américas se obtiene que los cuellos de botella de Panamá y el estrecho de Magallanes modifican la distribución de los haplogrupos.

Las distribuciones obtenidas para las regiones de América del Sur y Tierra del Fuego presentan gran concordancia con la distribución de haplogrupos para poblaciones nativas americanas.

Para finalizar, cabe destacar que este trabajo no sólo permitió la interacción con otras disciplinas (antropología, paleo-biología y paleo-genética); sino que obtuvo resultados, que desde nuestro punto de vista, pudieron ser útiles para poner en discusión temas todavía no resueltos como los primeros pasos del hombre en América.

Bibliografía

- G. Abramson, A. R. Byshop, y V. M. Kenkre. Effects of transport memory and nonlinear damping in generalized Fisher's equation. *Physical Review E*, 64, 2001.
- J. Adams. *Global land environments since the last interglacial*. Oak Ridge National Laboratory, TN, USA. <http://www.esd.ornl.gov/ern/qen/nerc.html>, 1998.
- A. Ali, H. Li, W. L. Schneider, D. J. Sherman, S. Gray, D. Smith, y M. J. Roossinck. Analysis of genetic bottlenecks during horizontal transmission of cucumber mosaic virus. *Journal of Virology.*, 80:8345–8350, 2006.
- A. J. Ammerman y L. L. Cavalli-Sforza. *The neolithic transition and genetics of populations in Europe*. Princeton University Press, 1984.
- D. G. Anderson y J. C. Gillam. Paleoindian colonization of the Americas: Implications from an examination of physiography, demography, and artifact distribution. *American Antiquity*, 65:43–66, 2000.
- D. G. Anderson, M. K. Faught, y J.C. Gillam. Paleoindian site/artifact distribution viewed from a very large scale: Evidence and implications. *Annals of the Annual Meeting of the Society for American Archaeology*, 1997.
- R. Assaraf, M. Caffarel, y A. Khelif. Diffusion Monte Carlo methods with a fixed number of walkers. *Physical Review E.*, 61:004566–004576, 2000.
- R. G. Bailey. *Ecosystems geography*. Springer-Verlag, 1995.
- A. B. Beaudoin, D. S. Lemman, y R.E. Vance. Paleoenvironmental records of postglacial climate change in the prairie ecozone. In *Plenary presentation at 3rd National EMAN meeting, Saskatoon.*, 1997.
- H. Behling. First report on new evidence for the occurrence of podocarpus and possible

- human presence at the mouth of the Amazon during the late-glacial. *Vegetation History and Archaeobotany*, 5:241–246, 1996.
- L. Benson, J. Burdett, S. Lund, M. Kashgarian, y S. Mensing. Nearly synchronous climate change in the northern hemisphere during the last glacial termination. *Nature*, 388: 263–265, 1997.
- R. L. Bettinger. Explanatory/predictive models of hunter-gatherer adaptation. *Advances in Archaeological Method and Theory*, 3:189–255, 1980.
- L. R. Binford. *Constructing frames of reference: An analytical method for archaeological theory buildings ethnographic and environmental data*. University of California Press, 2001.
- R. B. Boone, Catherine M. J., y L. B. Johnson. Simulating wood frog movement in central Minnesota, USA using a diffusion model. *Ecological Modelling*, 198:255–262, 2006.
- L. A. Borrero. Human dispersal and climatic conditions during Late Pleistocene times in Tierra del Fuego Patagonia. *Quaternary International*, 53–54:93–99, 1999.
- P. K. Brazhnik y J. Tyson. Travelling waves and static structures in two-dimensional exactly solvable reaction-diffusion systems. *Journal of Physics A*, 32:8033–8044, 1999a.
- P. K. Brazhnik y J. J. Tyson. On travelling wave solutions of fisher's equatin in two spatial dimensions. *SIAM Journal of Applied Mathematics*, 60:371–391, 1999b.
- E. Brerewood. *Enquiries touching the diversity of languages, and religions, through the chief parts of the world*. John Bill., 1622.
- M. D. Brown, S. H. Hosseini, A. Torroni, H. Bandelt, J. C. Allen, T. G. Schurr, R. Scozzari, F. Cruciani, y D. C. Wallace. MtDNA haplogroup X: .n ancient link between Europe/Western Asia and North America. *American Journal Human Genetics.*, 63:1852–1861, 1998.
- B. Buchanan y M. Collard. Investigating the peopling of north america through cladistic analyses of early paleoindian projectile points. *Journal of American Anthropology.*, 26: 366393, 2007.
- N. G. Chen y J. Bai. Monte Carlo approach to modeling of boundary conditions for the diffusion equation. *Physical Review Letters.*, 80:005321, 1998.

- C. M. Clapperton. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Elsevier, 1993.
- J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, y J. D. Nichols. *Dispersal*. Oxford University Press., 2001.
- D. Cohen y U. Motro. More on optimal rates of dispersal. taking in account the cost of dispersal mechanism. *The American Naturalist.*, 134:659–663, 1989.
- P. A. Colinvaux, P. E. De Oliviera, J. E. Moreno, M. C. Miller, y M. B. Bush. A long pollen record from Lowland Amazonia: forest and cooling in Glacial times. *Science*, 274:85–88, 1996.
- H. N. Commins, W. D. Hamilton, y R. M. May. Evolutionary stable dispersal strategies. *Journal of Theoretical Biology.*, 82:205–230, 1980.
- T. Czaran. *Spatio-temporal models of population and community dynamic*. Kluwer Academic Pub. Group., 1998.
- J. de Acosta. *The natural and moral history of the Indies, English translation by E. Grimston, 1604, ed. C. R. Markham 1880, Nature conservation 2. The role of corridor*. Hakluyt Society., 1604.
- M. Dehghan. Fully explicit finite-difference methods for two-dimensional diffusion with an integral condition. *Nonlinear Analysis*, 48:637–650, 2002.
- C. B. Dejean y F. R. Carnese. Diversidad genética de muestras precolombinas americanas. In *Octavas Jornadas Nacionales de Antropología Biológica.*, 2007.
- A. P. Derevianko, D. B. Shimkin, y W. R. Powers. *The paleolithic of Siberia: new discoveries and interpretations*. University of Illinois Press., 1998.
- U. Dieckmann, B. O'Hara, y W. Weisser. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:88–90, 1999.
- T. Dillehay. *Monte Verde: A late Pleistocene settlement in Chile : the archaeological context and interpretation*. Smithsonian Institute Press, 1997.
- E. J. Dixon. *Bones, boats, and bison: archeology and the first colonization of western North America*. University of New Mexico Press, 2000.
- J. Dockery, V. Hutson, K. Mischaikow, y M. Pernarowski. The evolution of slow dispersal rates: a reaction to diffusion models. *Journal of Mathematical Biology*, 37:61–83, 1998.

- A. K. C. Ribeiro dos Santos, S.E. B. Santos, A. L. Machado, V. Guapindaia, y M. A. Zago. Heterogeneity of mito-chondrial DNA haplotypes in pre-Columbian natives of the Amazon region. *American Journal of Physical Anthropology.*, 101:29–37, 1996.
- K. L. S. Drury, J. M. Drake, D. M. Lodge, y G. Dwyer. Immigration events dispersed in space and time: Factors affecting invasion success. *Ecological Modelling*, 206:63–78, 2007.
- E. J. Dudewicz y T. G. Ralley. *The handbook of random number Generation and Testing with TESTRAND Computer Code*. American Science Press, 1981.
- R. C. Dunnell. Evolutionary theory and archaeology. *Advances in Archaeological Method and Theory*, 3:35–99, 1980.
- S. A. Elias, S. K. Short, C. H. Nelson, y H. H. Birks. Life and times of the Bering land bridge. *Nature*, 382:60–63, 1996.
- Z. Feng y Y. Li. Complex travelling wave solutions to the Fisher equation. *Physica A*, 366: 115–123, 2006.
- R. Ferriere, J.R. Belthof, I. Olivieri, y S. Krackow. Evolving dispersal. where we go next? *Trend in Ecology and Evolution.*, 15:5–7, 2000.
- R. A. Fisher. The wave of advantageous genes. *Annals of Eugenics*, 7:355–369, 1937.
- K. R. Fladmark. Routes: Alternate migration corridors for early man in North America. *American Antiquity.*, 44:55–69, 1979.
- K. R. Fladmark. *Times and places: environmental correlates of mid-to-late Wisconsinan human population expansion in North America*. En: *Early man in the new world editado por R. Shutler Jr.* Sage., 1983.
- R. A. Foley. *Humans before humanity*. Blackwell, 1995.
- R. A. Foley. *Structure and contingency. Evolutionary processes in life and human society*. Leicester University Press, 1999.
- R. A. Foley y M. M. Lahr. *The anthropological, demographic and ecological context of human evolutionary genetics*. En *Genes, fossils and behaviour. An integrated approach to modern human origins*. IOS Press, 2001.
- R. T. T. Forman. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, 1999.

- R. T. T. Forman. *Ecologically sustainable landscapes: the role of spatial configuration*. En *Changing landscapes: an ecological perspective*. Springer-Verlag., 1990.
- R. T. T. Forman y M. Godron. *Landscape ecology*. John Wiley, 1986.
- P. Forster, R. Harding, A. Torroni, y H. J. Bandelt. Origin and evolution of native american mtDNA variation: A reappraisal. *American Journal Human Genetics.*, 59:935–945, 1996.
- R. Frankham, J. D. Ballou, J. D., y D. A. Briscoe. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge Univ. Press, first edition, 2002.
- A. G. Frodesen. *Probability and statistics in particle physics*. Oxford University Press, 1979.
- M. Gadgit. Dispersal. populations consequences and evolution. *Ecology.*, 52:253–261, 1971.
- S. Gandon y Y. Michalakis. *Multiple causes of the evolution of dispersal*. En *Dispersal editado por J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt y J.D. Nichols*. Oxford University Press., 2001.
- B. H. Gilding y R. Kersner. A Fisher/KPP-type equation with density-dependent diffusion and convection: travelling-wave solutions. *Journal of Physics A.*, 38:3367–3379, 2005.
- R. Gomulkiewicz, J. N. Thompson, R. D. Holt, y M. E. Hochberg. Hot spots, cold spots, and the geographic mosaic theory of coevolution. *The American Naturalist*, 156:156–174, 2000.
- N. Guidon y G. Delebrias. Carbon-14 dates point to man in the Americas 32.000 years ago. *Nature.*, 321:769–771, 1986.
- M. D. Gunzburger, L. S. Hou, y W. Zhu. Fully discrete finite elements approximations of the forced Fisher equation. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 313: 419–440, 2006.
- J. Guo y Y. Morita. Entire solutions of reaction-diffusion equations and an application to discrete diffusive equations. *Discrete and Continuous Dinamical Systems.*, 12:193–212, 2005.
- W. S. C. Gurney y R. M. Nisbet. *Ecological dynamic*. Oxford University Press., 1998.
- B. Hannon y M. Ruth. *Modeling dynamic biological systems*. Springer-Verlag., 1997.

- A. J. Hansen y F. Di Castri. *Landscapes boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer-Verlag., 1992.
- I. Hansky. *Metapopulation ecology*. Oxford. Oxford University Press, 1999.
- I. Hansky y M. E. Gilpin. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. New York Academic Press, 1997.
- S. Harrison y A. D. Taylor. *Empirical evidence for metapopulation dynamics*. En *metapopulation dynamics: ecology, genetics and evolution editado por I. Hanski y M. E. Gilpin*. New York Academic Press., 1997.
- A. Hastings y S. Harrison. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25:167–188, 1994.
- J. Hey. On the number of New World founders: A population genetic portrait of the peopling of the Americas. *PLoS Biology*., 3:e193, 2005.
- J. A. Hilty, W. Z. Lidicker, y A. M. Merenlender. *Corridor ecology. The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press., 2006.
- R. Holt y M. McPeck. Chaotic population dynamics favor the evolution of dispersal. *The American Naturalist*., 148:709–718, 1996.
- R. A. Ims y D. O. Hjernmann. *Condition-dependent dispersal*. En *Dispersal editado por J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt y J.D. Nichols*. Oxford University Press., 2001.
- M. H. Iriondo y N. O. Garcia. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years. *Paleogeog., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 101:209–220, 1993.
- G. A. Islebe y H. Hooghiemstra. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. *Quaternary Science Reviews*, 16:589–604, 1997.
- G. Izús, R. Deza, C. Borzi, y H. S. Wio. Global analysis of pattern selection and bifurcations in reaction-diffusion systems. *Physica A*, 237:135–149, 1997.
- S. T. Jackson, J. T. Overpeck, T. Webb III, S. E. Keattch, y K. H. Anderson. Mapped plant-macrofossil and pollen records of late quaternary vegetation change in Eastern North America. *Quaternary Science Reviews*, 16:1–70, 1997.
- M. L. Johnson y M. S. Gaines. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecological Systems*., 21:449–480, 1990.

- M. H. Kalos y P. A. Whitlock. *Monte Carlo methods*. John Wiley and Sons, 1986.
- R. L. Kelly y L. C. Todd. Coming into the country: Early paleoindian hunting and mobility. *American Antiquity*, 53:231–244, 1988.
- D. Kerrigan, J. Kelly, y B. Hollen. *Entendiendo a la genómica del cáncer*. National Cancer Institute, USA. <http://cancer.gov/cancertopics/understandingcancer>, 1998.
- J. R. King y P. M. McCabe. On the Fisher-KPP equation with fast nonlinear diffusion. *Proceedings of the Royal Society of London A*, 459:2529–2546, 2002.
- A. Kitchen, M. M. Miyamoto, y C. J. Mulligan. A three-stage colonization model for the peopling of the americas. *PLoS ONE.*, 3:e1596, 2008.
- H. Kokko y P. Lundberg. Dispersal, migration and offspring retention in saturated habitats. *The American Naturalist.*, 157:189–202, 2001.
- C. J. Kolman, N. Sambughin, y E. Bermingham. Mitochondrial DNA analysis of Mongolian populations and implications for the origin of New World founders. *Genetics.*, 142: 1321–1334, 1996.
- A. Kolmogorov, I. Petrovsky, y N. S. Piskunov. Etude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application a una problème biologique. *Moscow University Mathematical Bulletin*, 1:1–25, 1937.
- M. L. Kunz y R. E. Reanier. Paleoindians in Beringia: evidence from Artic Alaska. *Science*, 263:660–662, 1994.
- K. N. Laland, J. Odling-Smee, y M. W. Feldman. Niche construction, biological evolution and cultural change. *Behavioral and Brain Sciences*, 23:131–175, 2000.
- K. N. Laland, J. Odling-Smee, y M. W. Feldman. Cultural niche construction and human evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 14:22–33, 2001.
- C. Lalueza, A. Perez-Perez, y E. Prats. Lack of founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia. *Human Molecular Genetics.*, 6:41–46, 1997.
- J. L. Lanata. Human dispersal in the Americas from an evolutionary dynamic perspective. In *Trabajo presentado en la 2da. Reunión Internacional de Teoría Arqueológica en América del Sur, Olavarría. Argentina*, 2000.

- J. L. Lanata y L.A. Borrero. *The archaeology of hunter-gatherers in South America. Recent history and new directions. En Archaeology in Latin America, editado por G. Politis y B. Alberti.* Routledge, 1999.
- J. L. Lanata y A. García. Environmental corridors and early human dispersal in South America. In *70th Annual Meeting of the Society for American Archaeology in Salt Lake City. US*, 2005.
- J. L. Lanata y A. García. Metapopulation and colonization of space. In *Modelling Human Global Dispersal Workshop. British Academy International Networks Workshop, Southampton. UK*, 2002.
- J. L. Lanata, A. Garcia-Herbst, L. Martino, y A. Osella. *Exploring the distinctiveness of human dispersal in South America. En The peopling of South America.* University of Alabama Press, 2008a.
- J. L. Lanata, L. A. Martino, A. Osella, y A. Garcia-Herbst. Demographic conditions necessary to colonize new spaces: The case for early human dispersal in the Americas. *World Archaeology.*, 40:in press, 2008b.
- J.L. Lanata y A. Garcia-Herbst. *Humans and evolutionary dynamics. The last decades in anthropology and archaeology. En Perspectivas integradoras entre arqueología y evolución, editado por J.L.Lanata y G. Martinez.* UNC. Olavarria., 2002.
- L. Lapidus y G. F. Pinder. *Numerical solution of partial difference equations in science and engineering.* Jhon Wiley, 1982.
- M. P. Lendru. Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research*, 39:90–98, 1992.
- S. A. Levin, D. Cohen, y A. Hastings. Dispersal strategies in patchy environments. *Theoretical Population Biology.*, 26:165–191, 1984.
- B. W. Leyden. Late Quaternary aridity and Holocene moisture fluctuations in the Lake Valencia basin, Venezuela. *Ecology*, 66:1275–1295, 1985.
- H. Li, S. Meng, Z. Men, Y. Fu, y Y. Zhang. Genetic diversity and population history of golden monkeys (*rhinopithecus roxellana*). *Genetics*, 164:269–275, 2003.
- H. Liu, F. Prugnolle, A. Manica, y F. Balloux. A geographically explicit genetic model of worldwide human-settlement history. *American Journal Human Genetics.*, 79:230–237, 2006.

- J. G. Lorenz y D. G. Smith. Distribution of four founding mtDNA haplogroups among native North Americans. *American Journal of Physical Anthropology.*, 101:307–323, 1996.
- C. A. S. Mandryk. Evaluating paleoenvironmental constraints on interior and coastal entry routes into North America. In *63rd annual meeting of Society for American Archaeology.*, 1998.
- V. Markgraf. *Climatic history of Central and Southern South America since 18,000 yr BP.* University of Minnesota Press, 1993.
- P. S. Martin. The discovery of America. *Science*, 179:969–974, 1973.
- L. A. Martino, A. Osella, C. Dorso, y J. L. Lanata. Fisher equation for anisotropic diffusion: Simulating South American human dispersals. *Physical Review E.*, 76:031923, 2007.
- L. A. Martino, A. Osella, y J. L. Lanata. Stochastic solution of Fisher's equation and minimum viable population growth estimation. *Ecological Modelling.*, submitted, 2008a.
- L. A. Martino, A. Osella, y J. L. Lanata. Modeling geographical bottleneck effect in dispersal processes. *PLoS ONE.*, submitted, 2008b.
- M. Maslin y S. J. Burns. Reconstruction of the amazon basin effective moisture availability over the past 14,000 years. *Science*, 290:2285–2287, 2000.
- M. Massone. Los cazadores paleoindios de Tres Arroyos (Tierra del Fuego). *Anales del Instituto de la Patagonia.*, 17:47–60, 1987.
- J. H. Mathews. *Numerical methods (for mathematics, science and engineering).* Prentice-Hall International Editions, 1992.
- D. J. Meltzer. Pleistocene peopling of the Americas. *Evolutionary Anthropology*, 1:157–169, 1993.
- D. A. Merriwether, F. Rothhammer, y R. E. Ferrell. Genetic variation in the New World: Ancient teeth, bone, and tissue as sources of DNA. *Experientia.*, 50:592–601, 1994.
- O. Moeschlin, E. Grycko, C. Pohl, y F. Steinert. *Experimental stochasticity.* Springer., 2003.
- M. Moraga, P. Rocco, J. F. Miquel, F. Nervi, E. Llop, R. Chakraborty, F. Rothhammer, y P. Carvallo. Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean aboriginal populations: implications for the peopling of the Southern cone of the continent. *American Journal of Physical Anthropology.*, 113:19–29, 2000.

- J. Morrow y T. Morrow. Geographic variation in fluted projectile points: A hemispheric perspective. *American Antiquity*, 64:215–231, 1999.
- H. Neff y D. O. Larson. Methodology of comparison in evolutionary Archaeology, en rediscovering Darwin. Evolutionary theory and Archaeological explanation. *Archaeological Papers of the American Anthropological Association*, 7:75–94, 1997.
- W. Nentwing. *Biological invasions*. Springer, first edition, 2006.
- J. Odling-Smee, K. N. Laland, y M. W. Feldman. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton University Press, 2003.
- P. E. De Oliveira, M.B. Bush, M. Miller, y P.A. Colinvaux. A 40,000 year record from the Amazonian lowland forest of Brazil. In *Abstracts, 14th INQUA Congress*, 1995.
- I. Olivieri, Y. Michalackis, y P.Gouyon. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *The American Naturalist.*, 146:202–228, 1995.
- D. Olmos y B. D. Shizgal. A pseudospectral method of solution of Fisher's equation. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 193:219–242, 2006.
- D. H. O'Rourke, M. G. Hayes, y S. W. Carlyle. Spatial and temporal stability of mtDNA haplogroup frequencies in native North America. *Human Biology.*, 72:15–34, 2000.
- J. Overpeck, R. S. Webb, y T. Webb. Vegetation maps for eastern North America reconstructed from pollen evidence. *Geology*, 20:1071–1074, 1992.
- PIDBA. *The paleoindian database of the americas*. <http://pidba.utk.edu/main.htm>, 2000.
- H. M. Pucciarelli. Migration and craneofacial human variation. *Complutum.*, 15:225–247, 2004.
- H. M. Pucciarelli, M. L. Sardi, J. C. Jimenez López, y C. Serrano Sanchez. Early peopling and evolutionary diversification in America. *Quaternary Internatonal.*, 109-110:123–132, 2003.
- S. Ramachandran, O. Deshpande, C. C. Roseman, N. A. Rosenberg, y M. W. Feldman. Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *Proceedings of the National Academy of Science.*, 102:15942–15947, 2005.

- B. A. Reid, U. C. Täuber, y J. C. Brunson. Reaction-controlled diffusion: Monte Carlo simulations. *Physical Review E.*, 68:046121–046139, 2003.
- O. Ronce, I. Olivieri, J. Clobert, y E. Danchin. *Perspectives on the study of dispersal evolution*. Oxford University Press, 2001.
- D. A. Roof y D. O. Fairbain. *The genetic basis of dispersal and migration, and its consequences for the evolution of correlated traits*. Oxford University Press, 2001.
- A. C. Roosevelt, M. Lima Da Costa, C. Lopes Machado, M. Michab, N. Mercier, H. Valladas, J. Feathers, W. Barnett, M. Imazio da Silveira, y A. Henderson. Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *Science.*, 272:373–384, 1996.
- F. Rothhammer y C. Silva. Gene geography of south america: testing models of populations displacement based on archaeological evidence. *American Journal of Physical Anthropology.*, 89:441–446, 1992.
- D. Roze, F. Rousset, y Y. Michalakis. Germline bottlenecks, biparental inheritance and selection on mitochondrial variants: a two-level selection model. *Genetics*, 170:1385–1399, 2005.
- I. Saccheri, M. Kussaari, M. Kankare, P. Vikham, W. Fotelius, y I. Hanski. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392:491–494, 1998.
- D. A. Saunders y R. J. Hobbs. *Nature conservation 2. The role of corridor*. Surrey Beatty., 1991.
- T. G. Schurr. A molecular anthropological perspective on the peopling of the Americas. *Anthena Review.*, 3:62–75, 2002.
- M. L. Shaffer. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31:131–134, 1981.
- N. Shigesada. Spatial distribution of dispersing animals. *Journal of Mathematical Biology*, 9:85–96, 1980.
- M. J. Shott. Sample bias in the distribution and abundance of midwestern fluted bifaces. *Midcontinental Journal of Archeology.*, 27:89–123, 2002.
- J. A. L. Silva, M. L. De Castro, y D. A. R. Justo. Stability in a metapopulation model with density dependent dispersal. *Bulletin of Mathematical Biology*, 63:485–505, 2001.

- J. Steele. Evolution, ecology, and human adaptability. Technical report, 2002.
- J. Steele, T. Sluckin, D. R. Denholm, y C. Gamble. Simulating hunter-gatherer colonization of the Americas. *Analecta Praehistorica Leidensia*, 28:223–227, 1996.
- J. Steele, J. Adams, y T. Sluckin. Modelling paleoindian dispersals. *World Archaeology*, 30(2):286–305, 1998.
- J. B. Stewart, C. Freyer, J. L. Elson, A. Wredenberg, Z. Cansu, A. Trifunovic, y N. Larson. Strong purifying selection in transmission of mammalian mitochondrial DNA. *Plos Biology*, 6:e10, 2008.
- M. Stuiver, P.J. Reimer, E. Bard, J.W. Beck, G.S. Burr, K.A. Hughen, B. Kromer, G. McCormac, J. van der Plicht, y M. Spurk. Intcal98 radiocarbon age calibration 24000–0 cal bp. *Radiocarbon.*, 40:1041–1083, 1998a.
- M. Stuiver, P.J. Reimer, y T.F. Braziunas. High-precision radiocarbon age calibration for terrestrial and marine samples. *Radiocarbon.*, 40:1127–1151, 1998b.
- A. Tarasenko, L. Jastrabik, y T. Müller. Modeling diffusion on heterogeneous lattices: Simple cubic lattice. *Physical Review B.*, 76:134201–134208, 2007.
- L. Tarasov y W. R. Peltier. Arctic freshwater forcing of the Younger-Dryas cold reversal. *Nature.*, 435:662–665, 2005.
- R. E. Taylor, C. Vance Haynes, y M. Stuivert. Clovis and Folsom age estimates: stratigraphic context and radiocarbon calibration. *American Antiquity.*, 70:515–525, 1996.
- J. N. Thompson. Specific hypothesis on the geographic mosaic of coevolution. *The American Naturalist*, 153:S4–S14, 1999.
- M. E. Torchin y C. E. Mitchell. Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2:183–190, 2004.
- L. N. Trefethen. *Finite difference and spectral methods for ordinary and partial differential equations*. Cornell University, 1996.
- N. D. Tsutsui, A. V. Suarez, D. A. Holway, y T. J. Case. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Science.*, 97:5948–5953, 2000.

- C. Turner. *Relating eurasian and native american populations through dental morphology. En Method and theory for investigating the peopling of the Americas, editado por R. Bonnicksen y D. G. Steele.* Center for the Study of the First Americans., 1994.
- R. Tyson, H. Thistlewood, y G. J. R. Judd. Modelling dispersal of sterile male codling moths, *Cydia pomonella*, across orchard boundaries. *Ecological Modelling.*, 205:1–12, 2007.
- S. Ulam. *Adventures of a mathematician.* Charles Scribner's Sons, 1976.
- P. F. Verhulst. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathématique et Physique.*, 10:113–121, 1838.
- S. Wang, C. M. Lewis Jr., M. Jakobsson, S. Ramachandran, N. Ray, G. Bedoya, W. Rojas, M. V. Parra, J. A. Molina, C. Gallo, G. Mazzotti, G. Poletti, K. Hill, A. M. Hurtado, D. Labuda, W. Klitz, R. Barrantes, M. C. Bortolini, F. M. Salzano, M. L. Petzl-Erler, L. T. Tsuneto, E. Llop, F. Rothhammer, L. Excoffier, M. W. Feldman, N. A. Rosenberg, y A. Ruiz-Linares. Genetic variation and population structure in native Americans. *Plos Genetics*, 3:e185, 2007.
- R. F. Warming y B. J. Hyett. The modified equation approach to the stability and accuracy analysis of finite-difference methods. *Journal of Computational Physics*, 14:159–179, 1974.
- M. Williamson. *Biological invasions.* Chapman and Hall, 1996.
- E. Wilsem. An outline of early man studies in the United States. *American Antiquity.*, 31: 172–192, 1965.
- B. Winterhalder y E. A. Smith. *Hunter-Gatherer foraging strategies.* University of Chicago Press., 1981.
- J. W. Wood, P. E. Smouse, y J. C. Long. Sex-specific dispersal patterns in two human populations in Highland New Guinea. *The American Naturalist*, 125:747–768, 1985.
- H. E. Jr. Wright. *Environmental conditions for paleoindian migration. En The first americans: search and research, editado por T. D. Dillehay y D. J. Meltzer.* CRC Press., 1991.
- K. Yamaura. The sea mammal hunting cultures of the Okhotsk sea with special reference to Hokkaido prehistory. *Arctic Anthropology.*, 35:321–334, 1998.

Índice de figuras

2.1. Evolución de la población para dos valores iniciales uno con $n \rightarrow 0$ (rojo) y otro con $n > K$ (verde)	15
2.2. Esquema utilizado para diferencias finitas con el método estándar	17
2.3. Esquema utilizado para diferencias finitas con el método de nueve puntos	20
2.4. Evolución de la población obtenida para un medio con $D = cte$	24
2.5. Distribución de la población a lo largo de diferentes direcciones de la grilla	25
2.6. Velocidad del frente de onda en función del tiempo	26
2.7. Relación entre la velocidad asintótica del frente de onda y los coeficientes de difusión y crecimiento	27
3.1. Evolución de la población obtenida para un medio con $D = cte$	33
3.2. Perfil de población obtenido para un medio anisótropo con $D_1=400 \frac{km^2}{año}$, $D_2=200 \frac{km^2}{año}$ and $D_3=300 \frac{km^2}{año}$	34
3.3. Patrón obtenido de la diferencia en la población para simulaciones con y sin corredores.	35
3.4. Perfil de población obtenido para un medio anisótropo con $D_1=100 \frac{km^2}{año}$, $D_2=400 \frac{km^2}{año}$	36
3.5. Perfil de población obtenido para un medio anisótropo con $D_1=100 \frac{km^2}{año}$, $D_2=400 \frac{km^2}{año}$	36
3.6. Grilla utilizada con gradiente en el parámetro D	37
3.7. velocidad en función del parámetro D de la celda sobre la que se encuentra el frente de onda	38
4.1. Distribución en frecuencia obtenida para 10000 números generados al azar	42
4.2. Distribución en frecuencia normalizada obtenida para los valores de χ^2 , en azul se muestra la distribución $\chi^2(9)$	43
4.3. Caminatas de diez realizaciones para una grilla con $D = cte.$	46
4.4. Caminatas de diez realizaciones para una grilla con $D = cte.$	47

4.5. Espacio recorrido por un individuo	48
4.6. Distribución de la vida media de los individuos para una realización	49
4.7. Algoritmo utilizado para la simulación estocástica	50
4.8. Perfiles de población obtenidos para grillas homogéneas en función del tiempo con $D_1=100 \frac{km^2}{año}$ (izquierda) y $D_2=400 \frac{km^2}{año}$ (derecha)	52
4.9. Población en función del tiempo para grillas homogéneas con $D_1=100 \frac{km^2}{año}$ (rojo) y $D_2=400 \frac{km^2}{año}$ (azul)	53
4.10. Perfil de población obtenido para un medio anisótropo con $D_1=100 \frac{km^2}{año}$, $D_2=400 \frac{km^2}{año}$	54
4.11. Perfil de población obtenido para un medio anisótropo con $D_1=100 \frac{km^2}{año}$, $D_2=400 \frac{km^2}{año}$	54
4.12. Tasa mínima de crecimiento en función de la capacidad de sustento	56
5.1. Sitios pre-Clovis para Norteamérica: (1) Batza Tena (puntas de flecha de obsidiana); (2) Mesa; (3) Nenana sites; (4) Broken Mammoth and Swan Point; (5) Old Crow and Bluefish Cave; (6) Prince of Wales Island; (7) Queen Charlotte Islands; (8) Namu; (9) Charlie Lake Cave; (10) Vermilion Lakes; (11) Manis; (12) Marmes; (13) Fort Rock Cave; (14) Buhl; (15) Wilson Butte; (16) Anzick; (17) Agate Basin; (18) Jim Pitts; (19) Lindenmeier; (20) Dent; (21) Folsom; (22) Blackwater Draw; (23) Murray Springs, Naco Lehner; (24) Aubrey; (25) Daisy Cave, Santa Rosa Island; (26) Santa Isabel Iztapan; (27) Tlapacoya; (28) Valsequillo; (29) Big Eddy; (30) Bostrom; (31) Adams; (32) Carson-Conn-Short; (33) Dust Cave; (34) Chesrow; (35) Gainey; (36) Paleo Crossing; (37) Lamb; (38) Meadowcroft; (39) Shawnee-Minisink; (40) Bull Brook; (41) Vail; (42) Debert; (43) Topper, Big Pine Tree; (44) Page-Ladson; (45) Little Salt Spring. La áreas punteadas describen la cobertura de hielo para los 12,000 rcbp; la línea segmentada muestra la costa para ese mismo período. Fuente Fiedel [2000]	69
5.2. Sitios pre-Clovis para Sudamérica:(1) Turrialba (puntas cola de pescado y Clovis); (2) Madden Lake (puntas cola de pescado); (3) El Inga; (4) Quebrada Jaguay;(5) Quebrada Tacahuay; (6) Monte Verde; (7) Cueva del Medio and Cueva del Lago Sofia; (8) Fell's Cave; (9) Los Toldos; (10) Piedra Museo; (11) Cerro La China; (12) Lagoa Santa and Lapa Vermelha; (13) Santana do Riacho; (14) Lapa do Boquete; (15) Toca da Esperanca; (16) Pedra Furada and Sitio do Meio; (17) Pedra Pintada (Monte Alegre); (18) El Jobo; (19) Taima Taima and Muaco. Fuente Fiedel [2000]	70

5.3. Puntas de proyectil datadas entre 13000 y 12000 rcybp. Fuente PIDBA — (http://pidba.utk.edu/maps.htm)	74
5.4. Cladogramas correspondientes a Ingreso por la costa pacífica (verde), ingreso por el corredor libre de hielos (rojo). Los números corresponden a las referencias del la Figura 5.1. La áreas punteadas describen la cobertura de hielo para los 12,000 rcbp; la línea segmentada muestra la costa para ese mismo período. Mapa base Fiedel [2000]	76
5.5. Reconstrucción paleoambiental de las Américas en 18000 rcybp sobre la base de Adams (1998)	80
5.6. Reconstrucción paleoambiental de las Américas en 15000 rcybp sobre la base de Adams (1998)	81
5.7. Reconstrucción paleoambiental de las Américas en 11000 rcybp sobre la base de Adams (1998)	82
5.8. Reconstrucción paleoambiental de las Américas en 9000 rcybp sobre la base de Adams (1998)	84
6.1. Modelo isótropo, solución determinista con $\alpha = 0,03 \frac{1}{año}$	92
6.2. Modelo anisótropo, solución determinista con $\alpha = 0,03 \frac{1}{año}$ sin corredores ambientales	94
6.3. Modelo anisótropo, solución determinista con $\alpha = 0,01 \frac{1}{año}$ con la presencia de corredores ambientales	96
6.4. Modelo anisótropo solución determinista con $\alpha = 0,03 \frac{1}{año}$ con la presencia de corredores ambientales	97
6.5. Población en función del tiempo para $\alpha = 0,005$ y $\alpha = 0,0075$	98
6.6. Población en función del tiempo para $\alpha = 0,01$	99
6.7. Población en función del tiempo para diferentes tasas de crecimiento α	100
6.8. Modelo anisótropo solución estocástica con $\alpha = 0,03$ con la presencia de corredores ambientales	101
7.1. Escenario utilizado para las simulaciones	107
7.2. Histogramas correspondientes a los porcentajes de población ordenados de mayor a menor sin tener en cuenta el haplogrupo de donde provienen obtenidos al finalizar la simulación. 1)Mayores porcentajes, 2)segundos porcentajes, 3)terceros porcentajes, 4)cuartos porcentajes y 5)últimos porcentajes	109
7.3. Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($K_1 = K_2 = 30 \frac{hab.}{100km^2}$ y $D_1 = D_2 = 500 \frac{km^2}{año}$)	110

7.4. Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($K_1 = 30 \frac{hab.}{125,5km^2}$ y $K_2 = 0 \frac{hab.}{125,5km^2}$)	110
7.5. Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($\frac{K_1}{K_2} = 10$ y $\frac{D_1}{D_2} = 10$)	111
7.6. Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($\frac{K_1}{K_2} = 2$ y $\frac{D_1}{D_2} = 10$)	112
7.7. Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($\frac{K_1}{K_2} = 10$ y $\frac{D_1}{D_2} = 2$)	112
7.8. Distribución de haplogrupos en el triángulo superior y el triángulo inferior luego de 1000 simulaciones ($\frac{K_1}{K_2} = 2$ y $\frac{D_1}{D_2} = 2$)	112
7.9. Distribución de haplogrupos para América, resultados de las simulaciones y datos antropológicos	116