

Patrones de migración y niveles de diversidad genética de linajes maternos en la población de La Esperanza, provincia de Jujuy

Migration patterns and levels of genetic diversity of maternal lineages in the population of La Esperanza, Jujuy province

 Yaín Garita-onandía^{1,2} |  Maia Pauro^{1,2} |  María Eugenia Altuna³
 Darío Alfredo Demarchi^{1,2} |  Angelina García^{1,2*}

1) Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Filosofía y Humanidades, Departamento de Antropología, Córdoba, Argentina. **2)** CONICET, Instituto de Antropología de Córdoba (IDACOR), Córdoba, Argentina. **3)** Clínica Dr. Roberto Raña, Neuquén, Argentina.

REVISTA ARGENTINA DE ANTHROPOLOGÍA BIOLÓGICA

Volumen 23, Número 2.
Julio-Diciembre 2021

Financiamiento: "Estructura genética y modos de vida de las poblaciones humanas del área central de Argentina" PICT 2012-0711

*Correspondencia a: Angelina García.
Museo de Antropología. Av. Hipólito Yrigoyen 174. 5000. Córdoba. Argentina.
E-mail: angelina13g@gmail.com

RECIBIDO: 25 Agosto 2020

ACEPTADO: 4 Diciembre 2020

DOI: [10.24215/18536387e033](https://doi.org/10.24215/18536387e033)

e-ISSN 1853-6387

<https://revistas.unlp.edu.ar/raab>

Entidad Editora
Asociación de Antropología Biológica
Argentina

Resumen

El presente trabajo tiene como objetivo contribuir al conocimiento de la historia poblacional de La Esperanza, Jujuy, en base al estudio de la diversidad y distribución relativa de linajes del ADN mitocondrial, sobre una muestra poblacional de 94 personas. Se analizaron las afinidades genéticas entre los linajes maternos encontrados en La Esperanza y 43 poblaciones sudamericanas a partir de datos tomados de la bibliografía. Los resultados muestran que los linajes nativos americanos constituyen el 100% de la muestra, siendo B2 el haplogrupo más frecuente (45%), seguido de D1, A2 y C1 con una contribución del 21%, 17% y 16%, respectivamente. Por último, un solo individuo presentó el linaje D4h3a. El análisis de distancias interpoblacionales revela bajos valores de distancia con las muestras Quechua de Huancavelica, Avá Guaraní y Pilagá. El análisis discriminante ubicó a la muestra de La Esperanza en el grupo Chaco, tanto cuando se la asignó a los grupos Chaco o Noroeste argentino, como cuando no se asignó previamente ningún grupo. En general, el análisis discriminante muestra un alto porcentaje de correcta clasificación de las poblaciones en los grupos en los que fueron asignadas inicialmente, lo que refleja la fuerte estructura geográfica de la variación genética. El análisis filogeográfico reveló vínculos genéticos con otras poblaciones del Noroeste argentino, particularmente de Jujuy y Salta y, en menor medida, con poblaciones del Gran Chaco. Los resultados obtenidos a partir de esta investigación reflejan la historia de una población surgida principalmente en torno al ingenio azucarero y a partir del

aporte migratorio desde regiones vecinas de Argentina y países limítrofes, hecho que aseguró la disponibilidad de mano de obra a través del tiempo y condujo a la formación de una población con gran diversidad genética.

Palabras Clave: ADN mitocondrial; filogeografía; noroeste de Argentina

Abstract

The present work aims to contribute to the knowledge of the population history of La Esperanza, Jujuy, on the basis of the study of the diversity and relative distribution of mitochondrial DNA lineages, on a population sample of 94 individuals. The genetic affinities between the maternal lineages found in La Esperanza and 43 South American populations were analyzed using the data obtained from the literature. The results show that Native American lineages constitute 100% of the sample, with B2 being the most frequent haplogroup (45%), followed by D1, A2 and C1 with a contribution of 22%, 17% and 16%, respectively. Finally, only one individual presented the D4h3a lineage. Inter-population distance analysis reveals low distance values with Quechuas from Huanavelica, Avá Guaraní and Pilagá Quechua samples. The discriminant analysis shows, in general, a high percentage of correct classification of the populations in the groups to which they were previously assigned, which reflects the strong geographical structure of genetic variation. In the case of La Esperanza, the classification placed this sample in the Chaco group, both when it was previously assigned to the Chaco or Northwestern Argentina groups, as well as when no group was previously assigned. The phylogeographic analysis showed genetic links with other Northwestern Argentina populations, particularly from Jujuy and Salta and, to a lesser extent, with Gran Chaco populations. The results obtained from this research reflect the history of a population that emerged mainly around sugar mills and from the migratory contribution from neighboring regions of Argentina and bordering countries, which ensured the availability of labor over time and led to the formation of a population with high genetic diversity.

Keywords: mitochondrial DNA; phylogeography; northwest Argentina

Las migraciones constituyen un proceso fundamental en la dinámica de los grupos humanos, siendo definidas con sentidos muy diversos de acuerdo a la disciplina que se estuviera ocupando de estudiarlas. Desde la perspectiva de la Antropología Genética, la migración es entendida como una reubicación residencial unidireccional hacia un "nuevo entorno" ejecutada por, al menos, un individuo (Cabana y Clark, 2011). Los antropólogos moleculares pueden estudiar la correlación entre migración y datos genéticos debido a que los migrantes alteran la composición genética de la población de destino cuando se establecen y se reproducen, proceso denominado flujo génico (Bolnick, 2011). La comprensión de los mecanismos y las consecuencias de la migración nos brinda información inestimable para revelar la dirección y patrón por el cual se mueven las personas y, en definitiva, comprender el proceso evolutivo fundamental que moldeó el acervo genético de las poblaciones actuales (Mascie-Taylor y Little, 2004). Existen diversos marcadores moleculares que hacen posible el estudio de estos cambios en las frecuencias génicas, entre los cuales el ADN mitocondrial (ADNmt) y el Cromosoma Y han recibido especial atención (Relethford y Harding, 2001; Schurr y Sherry, 2004). Ambos segmentos del genoma son regiones de ligamiento completo, que se trans-

miten en bloque de una generación a la siguiente. A través del análisis de la variación de la secuencia de esos genomas se pueden identificar los linajes genéticos diagnósticos de origen continental (europeo y del Medio Oriente, africano subsahariano y nativo americano) e inferir la manera en que se dispersaron a lo largo de determinadas áreas geográficas.

La Esperanza es una localidad situada en el departamento San Pedro, en la provincia de Jujuy, Argentina (Fig. 1). Se ubica en el Valle del Río San Francisco, a 500msnm y a 25km de la confluencia de los ríos Grande y Lavayén. La zona presenta un clima subtropical húmedo que favorece el cultivo de caña de azúcar, tabaco y otros cultivos tropicales, los que conforman el principal sustento económico de la región. Se constituyó a partir de la instalación del ingenio azucarero del mismo nombre a fines del siglo XIX conformándose un pequeño poblado que fue expandiéndose al tiempo que crecía la demanda de obreros para trabajar en el ingenio, hecho que involucró la llegada de migrantes de diversas procedencias (Ogando, 1998; Hinojosa Gordonava, Pérez Cautín y Cortez Franco, 2000; Karasik, 2005; Zusman, Lois y Castro, 2007).



Figura 1. Mapa de Argentina. Se destaca en azul la provincia de Jujuy. El punto indica la ubicación geográfica de la localidad de La Esperanza.

Tanto los ingenios localizados en Jujuy como los de Salta y Tucumán, basaban su fuerza de trabajo en la explotación de mano de obra indígena y campesina, traídos desde Gran Chaco y el altiplano boliviano, en el primer caso (Ogando, 1998; Hinojosa Gordonava *et al.*, 2000; Karasik, 2005), y desde la puna y los valles andinos en el segundo (Zusman *et al.*, 2007). Los trabajadores indígenas se incorporaban a los ingenios a partir de las llamadas expediciones “buscadoras de indios” organizadas en los meses de diciembre y enero con el fin de reclutarlos para el trabajo en la zafra. Este tipo de iniciativas estaban dirigidas casi exclusivamente a: 1- el territorio del Gran Chaco, que ocupaba el oriente de la provincia de Salta, las provincias de Chaco, Formosa y el norte de la provincia de Santiago del Estero; y 2- el sur de la actual República de Bolivia (Hinojosa Gordonava *et al.*, 2000). Por otra parte, las misiones religiosas dirigidas a grupos “chiriguano” del sur de Bolivia facilitaron las migraciones hacia La Esperanza, ya que los ingenios del noroeste argentino constituían la opción más favorable y rentable para familias bolivianas, en contraste con la explotación laboral sufrida en las haciendas de su país (Espinosa, 2015). Un ejemplo de este tipo de iniciativa lo constituye el asentamiento denominado Cherenta, creado para tal fin al interior del poblado La Esperanza (Espinosa, 2015). De esta manera, para principios del siglo XX, estos grupos se ofrecían a trabajar voluntariamente en el ingenio (Langer, 1995; 1998, citado en Espinosa, 2015).

Los procesos migratorios dentro del actual territorio argentino variaron en dirección e intensidad según la región. Las oleadas inmigratorias europeas fueron relativamente reducidas en el norte-centro y noroeste argentino (NOA), las cuales constituían a su vez las zonas históricamente más pobladas de Argentina (Grosso, 2008). En el estudio de Dipierri *et al.*, (1998), quienes analizaron dos poblaciones de la provincia de Jujuy (San Salvador y Humahuaca), se encontró el 100% de linajes maternos (ADNmt) de origen nativo americano, pero una contribución de linajes paternos (cromosoma Y) europeos que varía entre 28% y 64% en Humahuaca y San Salvador, respectivamente. En congruencia, Motti *et al.*, (2013) encontraron un porcentaje muy elevado de linajes maternos de origen nativo americano en la provincia de Jujuy, llegando al 99% en algunas regiones. Por otra parte, los resultados preliminares obtenidos para La Esperanza, a partir del estudio de marcadores del Cromosoma Y, muestran una contribución de origen nativo americano del 59% (Altuna *et al.*, 2009).

En el marco de las consideraciones antes expuestas, la conformación genética de la población actual de La Esperanza, modelada a través de numerosos procesos migratorios de distinta naturaleza e intensidad, nos plantea algunos interrogantes como: ¿Cuál es la contribución relativa de linajes maternos europeos y de Medio Oriente, africanos subsaharianos y nativos americanos? ¿Existen diferencias significativas en el impacto migratorio sufrido a lo largo del tiempo entre hombres y mujeres? ¿Cuál es el grado de estructuración geográfica de la variación genética presente en las poblaciones que constituyen el contexto geográfico de La Esperanza? En definitiva, el presente trabajo tiene como objetivo contribuir al conocimiento de la historia poblacional de La Esperanza, en el contexto particular del surgimiento del ingenio azucarero, analizando la naturaleza y extensión de la diversidad genética actual, utilizando para ello marcadores moleculares de herencia materna.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestras biológicas

El relevamiento muestral se realizó durante el año 2001 en un dispensario odontológico situado en la localidad de La Esperanza. Previamente, se informó a cada voluntario acerca de los objetivos del estudio y éstos consintieron de manera expresa en donar

muestras biológicas, mediante la técnica de hisopado bucal, para que sean utilizadas anónimamente en la ejecución de una investigación científica sin fines de lucro. Se obtuvieron así un total de 94 muestras biológicas. Los hisopos se guardaron en tubos Eppendorf de 2ml y se mantuvieron en frío hasta la extracción del ADN. El ADN fue extraído por lisis celular con detergente y proteinasa K, seguido por extracciones con disolvente y precipitación con alcohol a fuerza iónica (Altuna *et al.*, 2009). Se amplificó, mediante PCR, la región control del ADN mitocondrial (ADNmt) de las 94 muestras. Los productos amplificados fueron enviados a Macrogen Inc. (Seul, Corea) para su purificación y secuenciación automática. Tanto para la amplificación como para la secuenciación se utilizaron dos sets de *primers*: F15971- R16410 y F15792-F16475-R698, obteniendo rangos de lectura entre las posiciones 16025-16400 y 15860-16569 y 1-618, respectivamente (Tabla 1). En aquellos casos en que la secuencia se vio interrumpida por la presencia de homopolímeros en torno a las posiciones 16193, 310, 523, se utilizaron los siguientes *primers* internos adicionales: F16190, R16410 y F314. (Tabla 1).

Procesamiento estadístico

Las secuencias fueron corregidas y alineadas con la Secuencia de Referencia de Cambridge (rCRS) (Andrews, Kubacka y Chinnery, 1999), usando el programa Sequencher (Sequencher® version 5.2 sequence analysis software, Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI USA <http://www.genecodes.com>). Los individuos fueron asignados a un determinado linaje a partir de la presencia o ausencia de mutaciones en la región control del ADNmt, para lo cual se recurrió a la filogenia propuesta en Phylotree versión 17 (Van Oven y Kayser, 2008) y se utilizó la aplicación HaploGrep 2 (Kloss-Brandstätter *et al.*, 2011). Finalmente, las secuencias fueron editadas, eliminando los sitios polimórficos altamente variables 16182C–16183C y los sitios inestables 309–315 (Soares *et al.*, 2009), con el programa Mega 4.0 (Tamura, Dudley, Nei y Kumar, 2007), para la realización de todos los análisis.

Con el fin de conocer los niveles de diversidad genética de la población, se calcularon los índices de diversidad molecular incluyendo un rango de lectura entre las posiciones 16027 y 16362 de la RHV-I. Puntualmente, se calculó el número de haplotipos, la diversidad haplotípica (probabilidad de que dos haplotipos escogidos aleatoriamente en la muestra sean

TABLA 1. Secuencias de los *primers* utilizados para la amplificación de fragmentos de la Región Control del ADN mitocondrial.

Primer	Secuencia 5'- 3'	Referencia
F15792	TCA TTG GAG AAG TAG CAT CC	Rieder <i>et al.</i> , 1998
F15971	TTA ACT CCA CCA TTA GCA CC	Bravi, 2004
F16190	CCC CAT GCT TAC AAG CAA GT	Gabriel <i>et al.</i> , 2001
F314	CCG CTT CTG GCC ACA GCA CT	Brandstätter <i>et al.</i> , 2004
F16475	TAG CTA AAG TGA ACT GTA TCC	Bailliet <i>et al.</i> , 1994
R16410	GAG CAT GGT CAA GGG AC	Gabriel <i>et al.</i> , 2001
R698	GCA TGT GTA ATC TTA CTA AGA	Handt <i>et al.</i> , 1996

semejantes) y la diversidad nucleotídica (probabilidad de que dos nucleótidos homólogos escogidos al azar en la muestra sean diferentes), de acuerdo al método de Nei (1987) y el promedio de diferencias pareadas por secuencia (Tajima, 1983). Para esos cálculos se utilizó el programa Arlequin v.3.5 (Excoffier, Estoup y Cornuet, 2005).

Análisis interpoblacional

Para investigar las afinidades genéticas relativas entre la muestra poblacional de La Esperanza y otras poblaciones del Cono Sur sudamericano (referencias en Tabla 2), se estimaron distancias genéticas utilizando el algoritmo de Kimura dos parámetros (K2P) (Kimura, 1980) mediante el programa Arlequin v.3.5 (Excoffier *et al.*, 2005) a partir de la RHV-I (incluyendo un rango de lectura entre las posiciones 16027 y 16362). La matriz de distancias K2P se representó gráficamente a partir del análisis de escalamiento multidimensional (MDS). A partir de la matriz de distancias se realizó un Análisis Discriminante (DA) entre grupos geográficos de poblaciones (Tabla 2), partiendo de los puntajes de las muestras obtenidos del Análisis de Coordenadas Principales. Este método se utilizó para investigar la asignación probabilística de casos (en este caso poblaciones) a cada grupo establecido previamente, tal como en los métodos de agrupamiento bayesiano (Jombart, Devillard y Balloux, 2010). Los análisis de coordenadas principales, MDS y DA se realizaron mediante el programa Past versión 3.21 (Hammer, Harper y Ryan, 2001).

TABLA 2. Poblaciones del Cono Sur de Sudamérica incluidas en los análisis interpopulacionales.

Población	ID	N	Región Geográfica	ID	Referencia
Atacameños, Chile	ATA	28	Andes	Andes	de Saint Pierre <i>et al.</i> , 2012
Aymara, Chile	AYM	39	Andes	Andes	de Saint Pierre <i>et al.</i> , 2012
Junin, Huancayo Peru	JUN	39	Andes	Andes	Tito <i>et al.</i> , 2012 Direct Submission
Pasco, Cerro de Pasco Peru	PAS	72	Andes	Andes	Tito <i>et al.</i> , 2012 Direct Submission
Loreto, Ucayali Peru	LOR	26	Andes	Andes	Tito <i>et al.</i> , 2012 Direct Submission
Cajamarca, San Marcos Peru	CAJ	31	Andes	Andes	Tito <i>et al.</i> , 2012 Direct Submission
Quechuas Lamas	QUE_LA	40	Andes	Andes	Sandoval <i>et al.</i> , 2016
Chankas	CHAN	32	Andes	Andes	Sandoval <i>et al.</i> , 2016
Quechuas from Huancavelica	QUE_H	21	Andes	Andes	Sandoval <i>et al.</i> , 2016
Quechuas Potosí	QUE_P	29	Andes	Andes	Sandoval <i>et al.</i> , 2013
Aymara, Bolivia	AYM_B	67	Andes	Andes	Sandoval <i>et al.</i> , 2013
Santiago del Estero	SGO	76	Centro de Argentina	Centro	Pauro, 2013
Cordoba	CBA	171	Centro de Argentina	Centro	García <i>et al.</i> , 2018
San Luis	SL	89	Centro de Argentina	Centro	García <i>et al.</i> , 2018
Belen - Catamarca	BEL	61	Cuyo	Cuyo	Motti, 2012
Calingasta - San Juan	CAL	65	Cuyo	Cuyo	Motti, 2012
Chepes - La Rioja	CHE	44	Cuyo	Cuyo	Motti, 2012
La Rioja	LR	78	Cuyo	Cuyo	Motti, 2012
Mendoza	MZA	55	Cuyo	Cuyo	Motti, 2012
San Juan	SJ	99	Cuyo	Cuyo	Motti, 2012
Wichi Formosa	WCHf	67	Gran Chaco	Chaco	Cabana <i>et al.</i> , 2006
Wichi Chaco	WCHc	32	Gran Chaco	Chaco	Cabana <i>et al.</i> , 2006
Pilaga, Formosa	PIL	38	Gran Chaco	Chaco	Cabana <i>et al.</i> , 2006
Toba, Chaco	QOMc	43	Gran Chaco	Chaco	Cabana <i>et al.</i> , 2006

TABLA 2. Poblaciones del Cono Sur de Sudamérica incluidas en los análisis interpopulacionales.
Continuación

Población	ID	N	Región Geográfica	ID	Referencia
Toba, Formosa	QOMf	24	Gran Chaco	Chaco	Cabana <i>et al.</i> , 2006
Chaco	CHA	124	Gran Chaco	Chaco	Sevini <i>et al.</i> , 2014 Direct Submission
La Esperanza - Jujuy	LES	81	Noroeste Argentino	NOA	Este trabajo
Jujuy	JUJ	34	Noroeste Argentino	NOA	Motti, 2012
V Tulumaya - Mendoza	VTU	63	Noroeste Argentino	NOA	Motti, 2012
La Quiaca - Jujuy	LQ	169	Noroeste Argentino	NOA	Motti, 2012
Maimara - Jujuy	MM	162	Noroeste Argentino	NOA	Motti, 2012
Santa María - Catamarca	SM	111	Noroeste Argentino	NOA	Motti, 2012
Tartagal - Salta	TG	167	Noroeste Argentino	NOA	Motti, 2012
Chiriguano - Orán	AVA	41	Noroeste Argentino	NOA	Sala <i>et al.</i> , 2018
Mapuches - Argentina	MAP	51	Patagonia	PTF	de Saint Pierre <i>et al.</i> , 2012
Tehuelches, Argentina	TEH	29	Patagonia	PTF	de Saint Pierre <i>et al.</i> , 2012
Pehuenche, Chile	PEH	42	Patagonia	PTF	de Saint Pierre <i>et al.</i> , 2012
Huiliche, Chile	HUI	58	Patagonia	PTF	de Saint Pierre <i>et al.</i> , 2012
Yamana, Chile	YAM	21	Patagonia	PTF	de Saint Pierre <i>et al.</i> , 2012
Espíritu Santo, Brasil	ES	23	Tierras Bajas	TB	Sanchez <i>et al.</i> , 2014
Yungas, Bolivia	YUN	72	Tierras Bajas	TB	Heinz, 2015
Alto Paraná, Paraguay	AP	90	Tierras Bajas	TB	Simão <i>et al.</i> , 2019
Bella Union, Uruguay	BU	45	Tierras Bajas	TB	Sans <i>et al.</i> , 2014

Análisis filogeográfico

En este análisis se utilizaron 79 muestras de La Esperanza, para las cuales se disponía de un rango de lectura entre las posiciones 16050-16400 para la RHV-I y 1-300 para la RHV-II. Las secuencias se agruparon por haplogrupo (A2, B2, C1 y D1) para la construcción de redes medianas (Bandelt, Forster y Rohl, 1999). Este análisis se realizó usando el programa Network versión 4.5.0 (Bandelt *et al.*, 1999). Además, para cada haplotipo se hizo una búsqueda de coincidencias exactas a partir de una base de datos de 6871 secuencias de poblaciones sudamericanas tomadas de la bibliografía. Puntualmente, la base incluyó poblaciones de Argentina (N=2633), Brasil (N=678), Uruguay (N=52), Paraguay (N=95), Chile (N=1073), Bolivia (N=572), Perú (N=1314), Colombia (N=194), Venezuela (N=192) y Ecuador (N=68).

RESULTADOS

Distribución de linajes maternos

A partir de la información provista de la secuenciación de la Región Control del ADNmt, todas las muestras de La Esperanza fueron asignadas a alguno de los haplogrupos de origen nativo americano. Los sitios polimórficos y los rangos de lectura final obtenidos para cada muestra son listados en la [Tabla 3](#). B2 fue el haplogrupo mayormente representado, con un 45% del total muestral. El siguiente linaje más frecuente fue D1 (21%), mientras que los haplogrupos A2 y C1 mostraron menor prevalencia en la población (17% y 16%, respectivamente). Por último, un individuo presentó el linaje D4h3a (1%). Cincuenta y seis haplotipos fueron encontrados entre las 94 muestras de La Esperanza (Tabla 3).

TABLA 3. Sitios polimórficos que definen los haplogrupos de origen Nativo Americano en una muestra poblacional de La Esperanza secuenciadas en este estudio.

ID	Hg	hvr1 (+16000)	hvr2	Rango
25-J	A2	000 051 111 290 319 362	57G 64 73 146 153 235 263 309+C 315+C 455 523-524d	16025-16400/001-618
81-J	A2	051 111 223 290 319 362	57G 73 146 152 153 235 263 309+C 315+C 520 523-524d	15860-618
82-J	A2	051 111 223 290 319 362	57G 73 146 152 153 235 263 309+C 315+C 520 523-524d	16025-16400/001-618
95-J	A2	051 111 223 290 319 362	57G 73 146 152 153 235 263 309+C 315+C 520 523-524d	16025-16400/001-618
27-J	A2	092 111 223 290 319 362	64 73 146 153 235 263 309+C 315+C 523-524d	16025-16400/001-618
6-J	A2	111 126 223 274 290 319 362	64 73 146 153 235 263 309+C 315+C 523-524d	16025-16400/001-618
58-J	A2	111 209 223 290 301 319	64 73 146 153 235 238 263 309+C 315+C 523-524d	16025-16400/001-618
72-J	A2	111 209 223 290 301 319	64 73 146 153 235 238 263 309+C 315+C 523-524d	16025-16400/001-618
35-J	A2	111 209 223 290 301 319	64 73 146 153 235 238 263 309+C 315+C 523-524d	15860-618
8-J	A2	111 209 223 290 301 319	64 73 146 153 235 238 263 309+C 315+C 523-524d	16025-16400/001-618
4-J	A2	111 223 258C 290 319 362	64 73 146 153 235 239 263 309+C 315+C 523-524d	16025-16400/001-618
39-J	A2	111 223 290 319 362	64 73 146 152 153 183 204 235 263 309+C 315+C	15860-618
40-J	A2	111 223 290 319 362	64 73 146 152 153 183 204 235 263 309+C 315+C	16025-16400/001-618
74-J	A2	111 223 290 319 362	64 73 146 153 155 235 263 309+C 315+C 523-524d	16050-16400/001-618
68-J	A2	15968 111 223 278 290 319 362	64 73 143 146 153 235 263 309+C 315+C 523-524d	15860-618
93-J	A2	15972 111 189 223 290 319 362	64 73 146 153 235 263 309+CC 315+C 523-524d	15860-618
60-J	B2	086 182C 183C 189 217	73 215 263 309+CC 315+C 499	15860-618
79-J	B2	093 182C 183C 189 217 519	73 93 195 263 309+C 315+C 499	15860-618
11-J	B2	093 183C 189 217	73 93 195 263 309+CC 315+C	16025-16350/001-316
89-J	B2	102 182C 183C 189 217 316	73 263 309+CC 315+C	16025-16350/001-315;540-618
19-J	B2	145 183C 189 217	73 263 309+C 315+C	16025-16350/001-315, 540-618
14-J	B2	150 182C 183C 189 217	73 215 263 309+CC 315+C 499	15990-16350/001-618
18-J	B2	150 182C 183C 189 217 519	73 215 263 309+CC 315+C 499	15860-618
47-J	B2	15883 183C 188 189 217 519	263 309+C 315+C 316 499	15860-618
56-J	B2	15883 183C 188 189 217 519	73 143 186 263 309+C 315+C 449 499	15860-618
41-J	B2	15886 183C 188 189 217 519	263 309+C 315+C 499	15860-618
77-J	B2	15895 16126 182C 183C 189 217 372 519	73 263 315+C 499 523-524d	15860-618
67-J	B2	15895 126 183C 189 217	73 263 315+C 499 523-524d	15860-618
94-J	B2	181 182C 183C 189 217 261 311 519	73 114 258 263 309+CC 315+C 523-524d	15860-618
36-J	B2	182C 183C 189 217 519	63 64 73 146 215 263 309+CC 315+C 455+T 499	15860-618
49-J	B2	182C 183C 189 193+C 217 519	73 263 315+C 499	15860-618
16-J	B2	182C 183C 189 217 249	73 152 263 309+C 315+C 489	16025-16350/001-600
84-J	B2	182C 183C 189 217 266 304 519	73 263 309+CC 315+C 499	15860-618

TABLA 3. Sitios polimórficos que definen los haplogrupos de origen Nativo Americano en una muestra poblacional de La Esperanza secuenciadas en este estudio. Continuación.

ID	Hg	hvr1 (+16000)	hvr2	Rango
86-J	B2	182C 183C 189 217 291	73 247 263 309+C 315+C	15860-16350/001-315
3-J	B2	182C 183C 189 217 291	73 247 263 309+C 315+C 499	15900-16400/001-618
75-J	B2	182C 183C 189 217 291	73 247 263 309+C 315+C 499	15970-16350/001-618
71-J	B2	182C 183C 189 217 291 519	73 247 263 309+C 315+C 326d 499	15860-618
1-J	B2	182C 183C 189 217 291 519	73 247 263 309+C 315+C 499	15860-618
38-J	B2	182C 183C 189 217 291 519	73 247 263 309+C 315+C 499	15860-618
52-J	B2	182C 183C 189 217 291 519	73 247 263 309+C 315+C 499	15860-618
64-J	B2	182C 183C 189 217 291 519	73 247 263 309+C 315+C 499	15860-618
46-J	B2	182C 183C 189 217 291 519	73 247 263 315+C 499	15860-618
63-J	B2	182C 183C 189 217 316	73 151 200 260 263 309+C 315+C 499 523-524d	15860-618
76-J	B2	182C 183C 189 217 316 519	42+G 57 73 151 263 293 309+C 315+C 499 523-524d	15860-618
53-J	B2	182C 183C 189 217 316 519	73 151 200 260 263 309+C 315+C 499 523-524d	15860-618
78-J	B2	182C 183C 189 217 359 519	73 103 146 151 309+CC 315+C 499	15860-618
2-J	B2	182C 183C 189 217 381 519	73 263 309+CC 499	15860-16569/020-618
45-J	B2	182C 183C 189 217 519	73 143 247 263 309+C 315+C 499	15860-618
91-J	B2	182C 183C 189 217 519	73 247 263 309+CC 315+C 499	15860-618
34-J	B2	182C 183C 189 519	73 247 263 309+CC 315+C 499	15860-16189;16240-16569/001-618
42-J	B2	183C 189 217 390 519	73 207 257 263 309+C 315+C 499 606	15860-618
21-J	B2	183C 188 189 217 519	73 186 194 263 309+C 315+C 499	15970-618
12-J	B2	183C 184A 189 217 519	63 64 73 146 152 215 263 315+C 455+T 499 523-524d	15860-618
83-J	B2	183C 189 193+C 217 256 288	73 185 309+CC	16050-16340/00 1-309;540-618
70-J	B2	183C 189 217 291 519	73 247 263 309+C 315+C 499	15860-618
73-J	B2	183C 189 217 311	73 263 309+C 315+C	16050-16340/001-315; 550-590
5-J	B2	183C 189 217 316	57 73	16050-16350/001-618
24-J	B2	183C 189 217 519	73 143 263 315+C 499 523-524d	15860-618
15-J	C1c	223 298 325 327	73 207 249d 263 290-291d 309d 315d 462 489	16025-16400/001-618
32-J	C1b	157 182C 183C 189 223 298 311 325 327 519	73 249d 263 290-291d 309+CC 489 493 523d 525G 526d	15860-618
61-J	C1b	223 298 325 327	73 204 207 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489 493 523-524d	15860-618
55-J	C1b	223 298 325 327 354 356	73 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489 493 523-524d	15860-618
65-J	C1b	223 298 325 327 354 356	73 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489 493 523-524d	15860-618
54-J	C1c	15930 169 189 192A 209 223 298 325 327 519	73 249d 263 290-291d 309+CC 315+C 489	15860-618

TABLA 3. Sitios polimórficos que definen los haplogrupos de origen Nativo Americano en una muestra poblacional de La Esperanza secuenciadas en este estudio. Continuación.

ID	Hg	hvr1 (+16000)	hvr2	Rango
66-J	C1c	15930 223 298 325 327 519	73 207 249d 263 290-291d 309+C 315+C 462 489	15860-618
69-J	C1c	15930 223 298 325 327 519	73 207 249d 263 290-291d 309+CC	15870-16569/001-618
31-J	C1c	169 192A 209 223 298 325 327	73 200 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489	16060-16400/001-618
17-J	C1c	169 223 298 325 327 357	73 207 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489	16025-16400/001-618
22-J	C1c	169 189 192A 209 223 298 325 327	73 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489	16025-16400/001-618
10-J	C1c	169 192A 209 223 298 325 327	249d 263 290-291d 309+C 315+C 489	16025-16400/001-618
50-J	C1c	169 192A 209 223 298 325 327	73 200 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489	16025-16400/001-618
29-J	C1d	051 086 170 223 298 325 327	55 57 59 73 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489 523-524d	15910-16569/001-618
51-J	C1d	051 223 298 325 327 362	64 73 194 249d 263 290-291d 309+C 315+C 489 523-524d	16025-16400/001-618
62-J	D1	174 223 263 325 361 362 390	73 146 207 263 309+CC 315+C 489	16025-16400/001-618
9-J	D1	192 223 291 294 325 362	73 263 309+CC 315+C 489 499	16025-16400/001-618
33-J	D1	192 223 291 294 325 362	73 263 309+CC 315+C 489 499	16025-16400/001-618
37-J	D1	192 223 291 294 325 362	73 263 309+CC 315+C 489 499	16025-16400/001-618
28-j	D1	192 223 291 294 325 362 411	73 263 309+CC 315+C 489 499	16025-16400/001-618
20-J	D1	223 258 259 312 325 362	73 263 315+CC 489	16025-16400/001-618
44-J	D1	223 261 311 325 362 519	73 263 309+C 315+C 489	15860-618
85-J	D1	223 291 294 325 362	73 263 309+CC 315+C 489 499	16050-16390/001-618
92-J	D1	223 291 362	63 73 263 315+C 489	16025-16400/001-618
90-J	D1	223 291 362	72 73 152 263 309+CC 315+C 489	15860-618
80-J	D1	223 291 362	72 73 152 263 315+C 489	16025-16400/001-618
48-J	D1	223 291 362	73 263 315+C 489	16025-16400/001-618
7-J	D1	223 325 362	71+G 73 263 315+C 489 523+A 524+C	16025-16400/001-618
23-J	D1	223 325 362	73 204A 263 309+C 315+C 499 573+C	15860-618
88-J	D1	223 325 362	73 263 315+C 489	16025-16400/001-618
43-J	D1f	092 142 166d 223 325 362	73 93 146 263 309+C 315+C 489 523-524d 593	16025-16400/001-618
87-J	D1j	223 242 311 325 362	73 106-111d 152 212 263 309+C 315+C 489	16025-16400/001-618
13-J	D1j	223 242 311 325 362	73 146 152 263 309+C 315+C	16025-16400/001-618
59-J	D1j	223 242 311 325 362	73 146 152 263 309+C 315+C 489	15860-618
30-J	D1j	223 242 311 325 362	73 263 309+C 315+C 489 538C	16050-16400/001-618
57-J	D4h3a	092 223 301 342 362 519	73 152 195 217 263 315+C 489	15860-618

La diversidad haplotípica observada fue de $0,989 \pm 0,003$, valor elevado y similar a los encontrados en poblaciones del NOA, Cuyo (Ramallo, 2009; Motti, 2012) y centro de Argentina (Pauro, García, Nores y Demarchi, 2013; García, Pauro, Bailliet, Bravi y Demarchi, 2018). Por otra parte, la diversidad nucleotídica fue de $0,0186$, un valor que se encuentra por encima del promedio observado en otras poblaciones argentinas (Pauro *et al.*, 2013; Motti, 2012; Schwab, 2018; García *et al.*, 2018).

Estructura geográfica de la diversidad genética a escala subcontinental

Las afinidades genéticas relativas entre la muestra de La Esperanza y otras poblaciones del Cono Sur se presentan en la [Figura 2](#), donde se proyectan las distancias K2P mediante un escalamiento bidimensional. La Esperanza ocupa el centro del gráfico, a bajos valores de distancia con las muestras Quechua de Huancavelica, Avá Guaraní y Pilagá (Cabana, Merriwether, Hunley y Demarchi, 2006; Sandoval *et al.*, 2016; Sala *et al.*, 2018). El grupo Andes presenta una gran dispersión y se solapa con NOA, Chaco y Tierras Bajas. El análisis discriminante muestra, en general, un alto porcentaje de correcta clasificación de las poblaciones en los grupos en los que fueron asignadas inicialmente (74%), hecho que refleja la fuerte estructura geográfica de la variación genética. Incluso después del procedimiento *Jackknife* (técnica utilizada para corregir el sesgo de estimación), el 51% de las muestras conservaron sus agrupamientos iniciales. Estos valores son muy superiores al 14,3% esperado en una distribución aleatoria. Las poblaciones clasificadas en otros grupos, además, fueron asignadas a regiones geográficas vecinas o con historias evolutivas similares (por ejemplo, muestras del NOA clasificadas en el grupo Andes, o bien muestras del Centro de Argentina en Cuyo). En el caso de La Esperanza, la clasificación posterior al procedimiento *Jackknife* ubicó a esta muestra en el grupo Chaco, tanto cuando se la asignó a los grupos Chaco o NOA, como cuando no se asignó previamente ningún grupo.

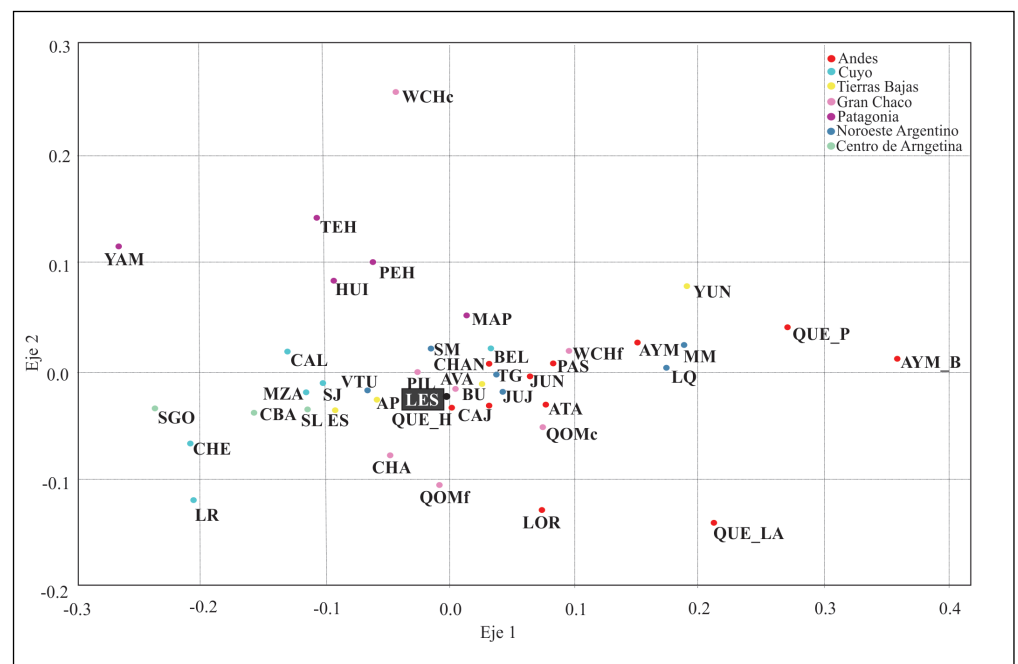


Figura 2. Mapa génico construido a partir de la técnica MDS basado en la matriz de distancias K2P, que muestra las afinidades genéticas entre La Esperanza y otras 42 poblaciones del Cono Sur. Las abreviaturas de las poblaciones se describen en la Tabla 2.

Análisis filogeográfico

La distribución espacial de los linajes maternos de las 79 muestras de La Esperanza usadas para el análisis filogeográfico, son ilustradas a partir de las redes medianas construidas para los haplogrupos de origen Nativo Americano: A2, B2, C1 y D1 (Figs. 2-5). Por su parte, el análisis comparativo realizado a partir de la revisión bibliográfica, que condensó más de 6.800 secuencias sudamericanas asignadas a los haplogrupos A2, B2, C1 y D1, permitió identificar haplotipos idénticos (Tabla 4) o estrechamente vinculados entre los hallados en La Esperanza y otras poblaciones de Sudamérica.

La red mediana para el haplogrupo A2, construida a partir de 16 secuencias, exhibió un total de 10 haplotipos diferentes. El haplotipo nodal no fue encontrado en ningún individuo, como se muestra en la Figura 3. Se destaca el haplotipo A2 + 238-16209-16301-@16362 (H3), hallado en cuatro individuos de La Esperanza y escasamente representado en otras poblaciones de Argentina y Sudamérica. De la información recopilada de secuencias de Sudamérica, se pudo rastrear este motivo en dos individuos de Tartagal (Motti, 2012), uno en Orán, Salta (Sala *et al.*, 2018), y uno en Paraguay (Simão *et al.*, 2019). Llama la atención que éste sea el linaje mejor representado dentro del haplogrupo A2 (4/16), teniendo en cuenta la baja frecuencia en la que se encuentra en el resto de las poblaciones. Una de las desventajas de no poseer información sobre filiación o datos genealógicos de los donantes es el hecho de que en el caso de encontrar un motivo "poco frecuente" no puede atribuirse con certeza que se trate de un linaje propio de la población estudiada o de un error de muestreo (es decir, de individuos emparentados). Sería necesario realizar estudios con un nivel de resolución mayor para poder dar cuenta de la verdadera naturaleza de este motivo en la población de La Esperanza. Los haplotipos H1 y H9 comparten el motivo ancestral A2 + 57G-16051 y se diferencian porque cada uno presenta una o más mutaciones adicionales y privadas. Aunque no hallamos coincidencias exactas en la bibliografía para ninguno de los dos haplotipos, el motivo A2+ 57G-16051 se encuentra ampliamente distribuido en la región del Chaco Austral (que abarca las provincias de Chaco, Formosa y Santiago del Estero, norte de Santa Fe, este de Salta, y el extremo noreste de Córdoba) (Motti *et al.*, 2017). En congruencia, este linaje es frecuente en poblaciones Toba y Wichí del Gran Chaco (Cabana *et al.*, 2006). Por su parte, el linaje A2+ 152-183-204 (H4), presente en dos individuos de La Esperanza, no pudo encontrarse en la base de datos consultada para otras poblaciones de Sudamérica. Finalmente, los 6 haplotipos restantes se encuentran en un solo individuo cada uno y están definidos por la presencia de uno o dos pasos mutacionales respecto del nodal.

Dentro del haplogrupo B2, se detectaron 21 haplotipos diferentes (Fig.4). El haplotipo nodal (H11), se encuentra representado apenas por un individuo. El linaje más importante, definido por el motivo B2 + 247-16291 (H3; n=8), también fue encontrado en una muestra de Orán, Salta (Sala *et al.*, 2018). El motivo B2 + 16316, presente en dos muestras de La Esperanza (H12 y H15), alcanza sus frecuencias más altas en regiones del Chaco y el Litoral (Motti, 2012), a diferencia del patrón general esperado de un linaje al interior de B2, según el cual el mayor porcentaje de los linajes B2 se concentran en el NOA. Finalmente, identificamos la presencia de un linaje característico de las poblaciones andinas (B2+16188) (Gaya-Vidal *et al.*, 2011) en cuatro individuos de La Esperanza (H4, H8, H13). Los restantes haplotipos están presentes en una única muestra y difieren del nodal en hasta 5 mutaciones. En general, dentro de las muestras asignadas al haplogrupo B2, se observa una gran diversidad, numerosas ramificaciones que se extienden desde el haplotipo nodal y difieren en dos o tres pasos mutacionales.

TABLA 4. Haplotipos encontrados a partir de secuencias de la Región Control del ADN mitocondrial en La Esperanza y compartidos con poblaciones del Cono Sur de Sudamérica tomadas de la bibliografía

H*	Hg	N	RHVI	RHVI	RHVI	ID	Compartido con
H ₂	A2	1	16092 16111 16223 16290 16319 16362	64 73 146 153 235 263	27-J	CHA(3); PER(1); COR(1)	
H ₃	A2	4	16111 16209 16223 16290 16301 16319	64 73 146 153 235 238 263	8-J, 35-J, 72-J, 58-J	TG(2); OR(1); LQ(1); PAR(1)	
H ₈	A2	1	16111 16223 16290 16319 16362	64 73 146 153 155 235 263	74-J	BEL(3); SMA(2); SNJ(1); PUN(1); ATA(2); AZA(2)	
H ₁₀	A2	1	16111 16189 16223 16290 16319 16362	64 73 146 153 235 263	93-J	SMA(2); VTU(1); COL(2); AMA(1)	
H ₁	B2	1	16184A 16189 16217	63 64 73 146 152 215 263	12-J	LQ(1),	
H ₃	B2	8	16189 16217 16291	73 247 263	1-J, 3-J, 38-J, 46-J, 52-J, 64-J, 70-J, 71-J	OR(1)	
H ₅	B2	1	16189 16217	73 143 263	24-J	CBA(1); COL(2); PER(1)	
H ₆	B2	1	16189 16217 16381	73 263	2-J	MZA(1); TG(2); LQ(1); MM(4); COY(2); RAM(1); VALL(1)	
H ₇	B2	1	16189 16217	63 64 73 146 215 263	36-J	BEL(7); MZA(1); SMA(7); SNJ(1); TG(1); LQ(2); MM(3); COY(1); RAM(1); CHA(2); BOL(1); ATA(2); AZA(34)	
H ₈	B2	2	16188 16189 16217	263	41-J, 47-J	Ampliamente distribuido en Andes	
H ₉	B2	1	16189 16217 16390	73 207 257 263	42-J	LQ(1); MM(2); AYR(1)	
H ₁₀	B2	1	16189 16217	73 143 247 263	45-J	TG(5)	
H ₁₃	B2	1	16188 16189 16217	73 143 186 263	56-J	Ampliamente distribuido en Andes	
H ₁₄	B2	1	16086 16189 16217	73 215 263	60-J	JUJ(2); LQ(2); MM(2); RAM(1); PER(1)	
H ₁₆	B2	1	16126 16189 16217 16372	73 263	77-J	OR(4); SC(1); RIO(1)	
H ₁₇	B2	1	16189 16217 16359	73 103 146 151	78-J	COY(1); QUE(1); AYM(1)	
H ₁₈	B2	1	16093 16189 16217	73 93 195 263	79-J	TG(4); RAM(1); COY(2); OR(1)	
H ₂₀	B2	1	16189 16217	73 247 263	91-J	TG(2); PAR(1)	
H ₂₁	B2	1	16181 16189 16217 16261 16311	73 114 258 263	94-J	LQ(1)	
H ₂	C1c	3	16223 16298 16325 16327	73 207 263	15-J, 66-J, 69-J	TG(1); BUJ(1); RIO(1)	
H ₄	C1c	2	16169 16189 16192A 16209 16223 16298 16325 16327	73 263	22-J, 54-J	TG(1); OR(1)	
H ₆	C1b	2	16223 16298 16325 16327 16354 16356	73 263	55-J, 65-J	LQ(1); COY(1)	
H ₇	C1b	1	16223 16298 16325 16327	73 204 207 263	61-J	SMA(1)	
H ₉	C1d	1	16051 16086 16170 16223 16298 16325 16327	55 57 59 73 263	29-J	LQ(1); MM(1)	
H ₁₀	C1d	1	16051 16223 16298 16325 16327 16362	64 73 194 263	51-J	VALL(1); OR(1); SAL(2)	
H ₃	D1	1	16223 16325 16362	73 204A 263	23-J	TG(1); BUJ(1)	
H ₅	D1j	1	16223 16242 16311 16325 16362	73 263	30-J	CBA(1); BEL(3); RAM(1); CAT(1)	
H ₇	D1	1	16223 16261 16311 16325 16362	73 263	44-J	OR(1)	
H ₈	D1	1	16223 16291 16362	73 263	48-J	CHA(1)	
H ₉	D1j	2	16223 16242 16311 16325 16362	73 146 152 263	13-J, 59-J	CBA(1); CHE(1); LR(1); CHA(1)	
H ₁₀	D1	1	16174 16223 16263 16325 16361 16362 16390	73 146 207 263	62-J	TG(1)	
H ₁₂	D1	2	16223 16291 16362	72 73 152 263	80-J, 90-J	WCH(1); PIL(4); TOB(2)	
H ₁₄	D1j	1	16223 16242 16311 16325 16362	73 152 212 263	87-J	Presente en Centro de Argentina y Chaco	

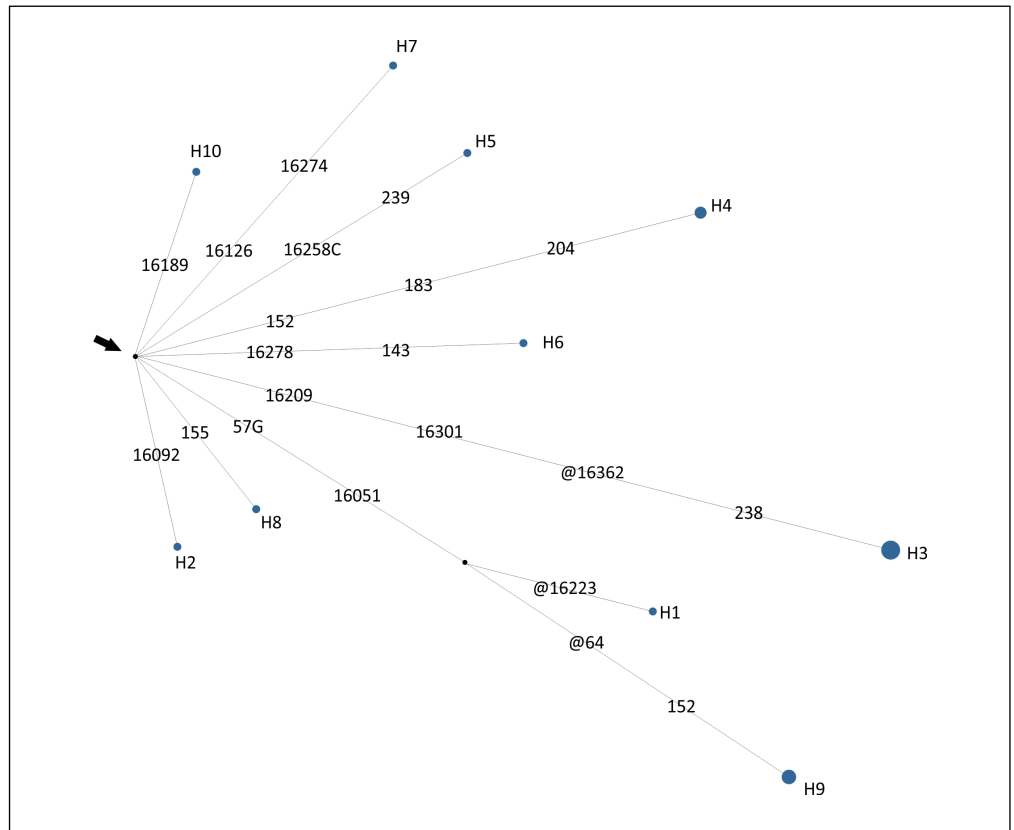


Figura 3. Median Joining Network de las 16 secuencias del haplogrupo A2 presentes en La Esperanza, Jujuy. Se consideraron los sitios en los rangos 16050-16400 de la RHV-I y 1-300 de la RHV-II. La flecha indica el haplotipo nodal. Cada círculo representa un haplotipo, los tamaños de los círculos son proporcionales a su frecuencia relativa. Los círculos negros representan haplotipos no encontrados.

Respecto a la red construida para el linaje C1, la mayoría de los individuos de La Esperanza fueron asignados dentro de C1c (Fig. 5), siendo el motivo C1c+207 (H2) el más frecuente, reportado hasta el presente en un individuo en Tartagal (Motti, 2012), uno en Uruguay (Sans *et al.*, 2014) y uno en Río de Janeiro, Brasil (Simão *et al.*, 2018). El resto de los haplotipos incluidos en la red C1c se diferencian de H2 por uno o más pasos. Dentro de C1b se observaron tres haplotipos, uno de los cuales se define por la presencia de las mutaciones 16189-16311, aunque la muestra de La Esperanza tiene un paso mutacional adicional (H8). Este linaje también fue encontrado en dos muestras antiguas, una procedente del sitio arqueológico Los Amarillos, ubicado en la Quebrada de Humahuaca y la otra del Valle Calchaquí en Salta (Mendisco *et al.*, 2014). Como plantea Motti (2012), la presencia conjunta de ambas mutaciones (a pesar de ser posiciones altamente variables) y su elevada frecuencia en poblaciones del NOA, podrían ser indicio de monofilia, y, por ende, de un vínculo filogenético. Finalmente, los haplotipos asignados a C1d de La Esperanza (H9 y H10) también mostraron vínculos con muestras procedentes del NOA (Tabla 4).

Se asignaron 20 muestras al haplogrupo D1, distinguiéndose 15 haplotipos diferentes (Fig. 6). Al igual que la red construida para B2, D1 presenta una alta diversidad y un gran número de haplotipos. El haplotipo nodal se encuentra apenas representado por un individuo de La Esperanza. El haplotipo mejor representado fue H4 (n=4), caracterizado por el motivo D1+16192-16291-16292. Es sorprendente la frecuencia de este linaje en La Esperanza, ya que está ausente en las poblaciones tomadas de la bibliografía. Por otra parte, se hallaron 4 haplotipos diferentes dentro del linaje D1j (Bodner *et al.*, 2012). La mayor frecuencia para este linaje ha sido hallada en el Centro de Argentina y Cuyo (García, Pauro, Nores, Bravi y Demarchi,

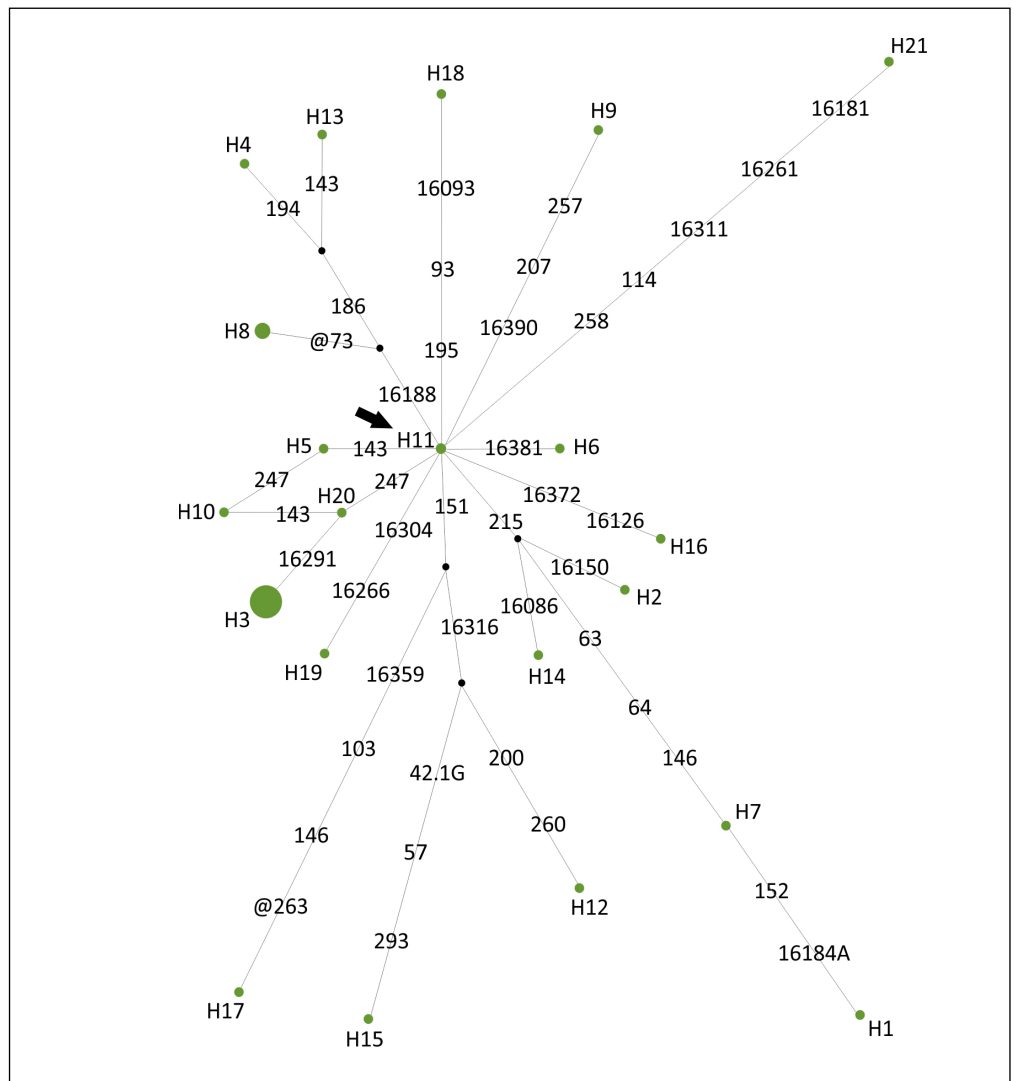


Figura 4. Median Joining Network de las 29 secuencias del haplogrupo B2 presentes en La Esperanza, Jujuy. Se consideraron los sitios en los rangos 16050-16400 de la RHV-I y 1-300 de la RHV-II. La flecha indica el haplotipo nodal. Cada círculo representa un haplotipo, los tamaños de los círculos son proporcionales a su frecuencia relativa. Los círculos negros representan haplotipos no encontrados.

2012; Motti *et al.*, 2017), aunque también, se encuentra representado en poblaciones de los Andes Centrales, Cuyo, Bolivia y en menor medida en Patagonia y Gran Chaco (García, 2011; Bodner *et al.*, 2012; Motti, 2012; Pauro, 2015). Uno de los haplotipos aquí descritos (D1j+212), presenta su frecuencia más alta en Santiago del Estero, Tucumán y Jujuy (Schwab, 2018). Por su parte, los haplotipos H8, H12 y H15 presentan la mutación en la posición 16291 y son revertantes para la mutación 16325. Este último motivo fue encontrado en 8 individuos de Tartagal (Motti, 2012), lo que podría sugerir un origen común y / o flujo génico. Los restantes haplotipos se hallaron en una sola muestra cada uno y difieren del nodal por hasta seis mutaciones.

Finalmente, un solo individuo fue asignado al haplogrupo pan-americano D4h3a, por lo que no fue incluido en el análisis filogeográfico. Este linaje se encuentra mayormente distribuido en la zona oeste del continente americano, desde Alaska hasta Tierra del Fuego, en poblaciones nativas de Ecuador, norte de México, Chile, sudeste de Brasil y Perú (Richards *et al.*, 1999; Moraga *et al.*, 2000; Alves Silva *et al.*, 2000; Perego *et al.*, 2010; Motti *et al.*, 2015). Por otra parte, las frecuencias más elevadas de este linaje se encuentran en poblaciones Cayapa y Tehuelches, con un porcentaje del 25% del total de las muestras asignadas a un linaje nativo americano (Bravi, 2004).

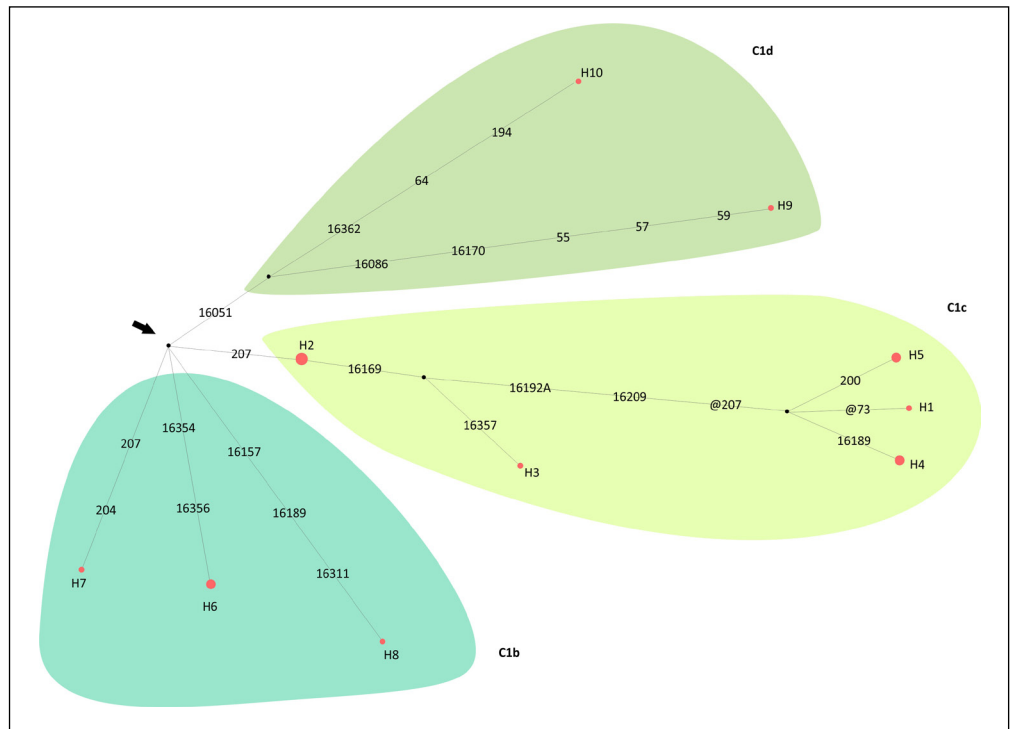


Figura 5. Median Joining Network de las 15 secuencias de los haplogrupos C1b, C1d y C1c presentes en La Esperanza, Jujuy. Se consideraron los sitios en los rangos 16050-16400 de la RHV-I y 1-300 de la RHV-II. La flecha indica el haplotipo nodal. Cada círculo representa un haplotipo, los tamaños de los círculos son proporcionales a su frecuencia relativa. Los círculos negros representan haplotipos no encontrados. Las sombras de color indican los linajes que pertenecen a los haplogrupos C1b, C1c y C1d.

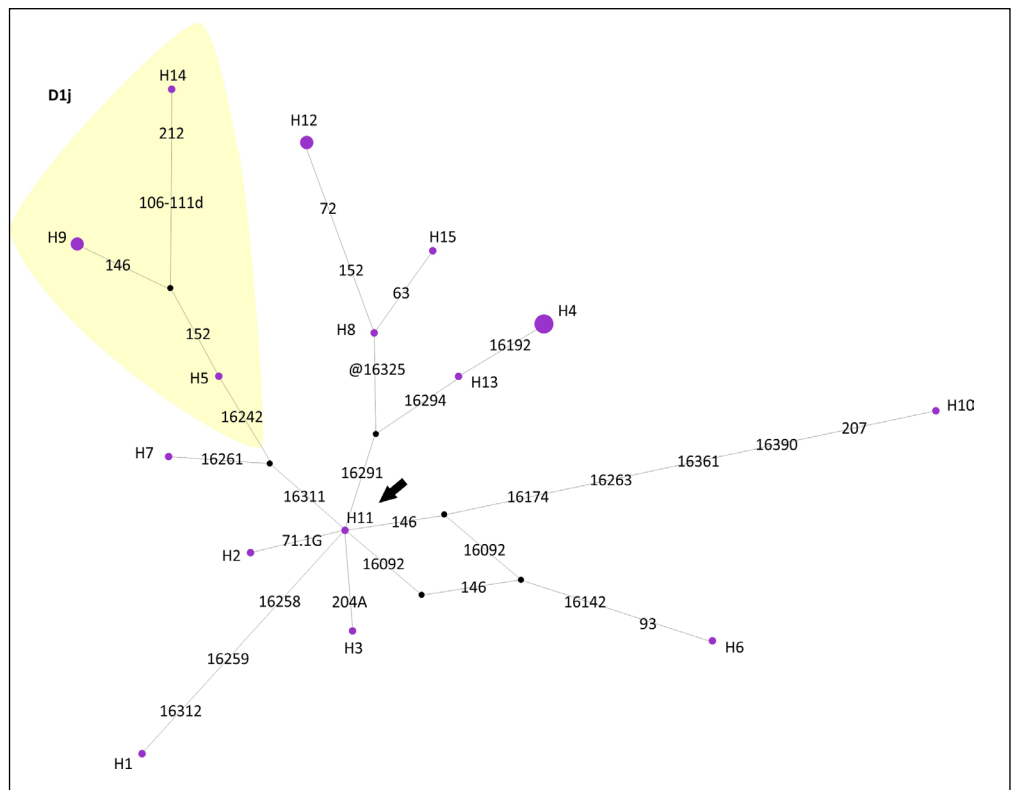


Figura 6. Median Joining Network de las 21 secuencias del haplogrupos D1 presentes en La Esperanza, Jujuy. Se consideraron los sitios en los rangos 16050-16400 de la RHV-I y 1-300 de la RHV-II. La flecha indica el haplotipo nodal. Cada círculo representa un haplotipo, los tamaños de los círculos son proporcionales a su frecuencia relativa. Los círculos negros representan haplotipos no encontrados. La sombra de color indica los linajes que pertenecen al haplogrupos D1j.

DISCUSIÓN

A partir del análisis de la distribución de frecuencias de haplogrupos y haplotipos pudo observarse que La Esperanza constituye una población muy diversa. Como era de esperarse para una población del NOA, el haplogrupo B2 es el más frecuente, llegando a representar en otras poblaciones de esta región más del 65% de los linajes nativos como, por ejemplo, en Maimará y La Quiaca (Motti *et al.*, 2013). La alta incidencia de este haplogrupo es también común entre grupos indígenas del Chaco argentino (Demarchi, Panzetta Dutari, Motran, Lopez de Basualdo y Marcellino, 2001) y de los Andes Centrales, superando el 60% en algunas poblaciones Aymaras y Quechuas de Bolivia, Atacamas de Chile y otros pueblos nativos de la cuenca del lago Titicaca (Gaya Vidal *et al.*, 2011; Lewis, Tito, Lizarraga y Stone, 2004; Cardoso *et al.*, 2013). Por otra parte, resulta una particularidad de la población estudiada la elevada incidencia del haplogrupo D1, poco frecuente en otras poblaciones jujeñas contemporáneas, donde solo representa entre el 1 y el 10% del total de linajes nativos americanos (Motti *et al.*, 2013; Cardoso *et al.*, 2013). Las frecuencias más elevadas para este haplogrupo en el NOA se encontraron en Catamarca y La Rioja, con el 31 y 36%, respectivamente (Motti *et al.*, 2013). Cabe mencionar que D1 es el segundo haplogrupo más frecuente en las poblaciones nativas del Gran Chaco argentino, con una frecuencia promedio del 28% (Demarchi *et al.*, 2001). Respecto a las frecuencias de A2, C1 y D4h3, resultaron muy similares a las halladas en otros estudios sobre poblaciones del NOA (Cardoso *et al.*, 2013; Motti *et al.*, 2013; Ramallo, 2009).

En relación al análisis filogeográfico, debe destacarse que de los 56 haplotipos encontrados en La Esperanza, 35 ya fueron reportados previamente para otras muestras poblacionales sudamericanas (ver [Tabla 4](#)). Las coincidencias más significativas se encontraron con otras poblaciones del NOA, particularmente Maimará (Jujuy), Tartagal y Orán (Salta) (Motti, 2012; Sala *et al.*, 2018). Si bien nos referimos a poblaciones del Noroeste Argentino, se encuentran dentro de la región fitogeográfica de Chaco (Cabrera, 1976). Al mismo tiempo, la evidencia histórica y lingüística indica que grupos Tobas, Wichís, Chanés y Guaraníes, oriundos del Chaco y el Litoral argentino, han constituido asentamientos en el noroeste argentino (Motti, 2012). También se hallaron haplotipos compartidos con poblaciones del Gran Chaco y Litoral argentino, y con el sur de Bolivia y de Perú (Cabana *et al.*, 2006; Bobillo *et al.*, 2010; Motti, 2012). Debido al bajo número de haplotipos por haplogrupo, las redes no muestran una topografía definida que permita identificar eventos evolutivos específicos, salvo en el caso del haplogrupo B2 donde se vislumbra un patrón tipo estrella, típico de grupos que han sufrido una expansión poblacional reciente. Por otro lado, la baja representación de haplotipos nodales también podría deberse a eventos migratorios recientes (Templeton, Routman y Phillips, 1995; Templeton, 1998; Avise, 2000).

Uno de los objetivos planteados en este trabajo fue cotejar la información obtenida a partir de marcadores de herencia uniparental materna con aquellos derivados del estudio de linajes paternos, con el propósito de analizar de manera complementaria los procesos migratorios que moldearon la diversidad genética actual de La Esperanza. En la gran mayoría de las poblaciones de América Latina, el análisis de la distribución de marcadores de herencia uniparental muestra un comportamiento de tipo sexo asimétrico, con un patrón de cruzamientos que habría involucrado principalmente a hombres europeos y mujeres americanas y africanas (Mesa *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2008; Carnese, 2019). En Argentina, la información previa muestra que el componente paterno europeo es ampliamente mayoritario en el centro y sur del país (García y Demarchi, 2006; Avena *et al.*, 2007; Pauro *et al.*, 2013; García *et al.*, 2018), mientras que los linajes nativo america-

nos alcanzan una mayor representación en las poblaciones del NOA (Dipierrri *et al.*, 1998; Bailliet *et al.*, 2011). La distribución de linajes moleculares paternos de la población de La Esperanza fue estudiada por Altuna *et al.*, (2009) a partir del análisis de marcadores binarios (SNPs) diagnósticos del origen continental y microsatélites (STRs), sobre 37 hombres que forman parte de la misma muestra aquí analizada. El análisis de SNPs reveló que el 59% de las muestras poseían el linaje Q1a3a, de origen nativo americano. Por otra parte, la distribución de STRs mostró una alta diversidad haplotípica, en coincidencia con el alto nivel de diversidad de linajes maternos encontrado en el presente trabajo.

Si bien los estudios genéticos enfocados en las migraciones no pueden informarnos acerca de algunas cuestiones claves como el modo o las motivaciones de un individuo a moverse de locación, sí puede darnos información sobre el proceso y el impacto de la migración. En particular, los datos pueden utilizarse para explorar formas de migración tales como los movimientos a pequeña escala o de corto alcance. Estos tipos de migración han recibido relativamente poca atención en la literatura antropológica, ya que comúnmente se habla sobre la migración masiva y a larga distancia (Bolnick, 2011). Sin embargo, las migraciones a pequeña escala influyen en la cultura, lenguaje y composición biológica de una región, incluso en ausencia de migración masiva y reemplazo de población (Bolnick, 2011). De hecho, los estudios etnográficos, históricos y arqueológicos, sugieren que la migración masiva ha sido relativamente rara, en contraste con los movimientos que han involucrado a individuos o familias aisladas y han ocurrido dentro de las redes sociales existentes (Adams, Van Gerven y Levy, 1978; Burmeister, 2000).

En el caso de La Esperanza, la existencia exclusiva de linajes maternos nativos americanos y la relativamente elevada frecuencia de linajes paternos autóctonos, en detrimento de los de origen europeo, puede deberse al conocido proceso que implicó el asentamiento de migrantes transatlánticos de los siglos XIX y XX, principalmente en las provincias ubicadas más al sur del país (Courtis y Pacecca, 2008).

A diferencia de lo ocurrido en otros países de Latinoamérica, en donde se empleó principalmente mano de obra esclava, en los ingenios de nuestro país el reclutamiento estaba dirigido a asegurar mano de obra indígena que, si bien no fue estrictamente esclava, no significa que no se hayan empleado diversos métodos coercitivos para asegurarla. En este contexto, el ejército obligaba bajo la amenaza de represión a las comunidades que no aceptaran trabajar en la zafra (Ogando, 1998). El flujo de migrantes hacia los ingenios de Jujuy estaba constituido en una gran proporción por indígenas provenientes del Gran Chaco -oriente de la provincia de Salta, las provincias de Chaco, Formosa y el norte de la provincia de Santiago del Estero- reclutados a partir de las llamadas expediciones "buscadoras de indios". Por su parte, los trabajadores de origen "chiriguano" (oriundos de Bolivia) se vinculaban e incorporaban a los ingenios a partir de las misiones religiosas establecidas en la región (Ogando, 1998; Espinosa, 2015).

En particular, los trabajadores del Gran Chaco eran contratados de manera temporal (en épocas de zafra), mientras que los grupos de origen "chiriguano" migraban voluntariamente a trabajar en los ingenios y eran incorporados como trabajadores permanentes, por lo que eventualmente, fueron constituyendo una gran parte de la población residente de La Esperanza (Lagos, 1992; Greco, 2001; Espinosa, 2015). Según algunas estimaciones, entre el 15 y el 20% de los trabajadores que migraban hacia los ingenios azucareros de Salta y Jujuy se incorporaron a la población residente (Hinojosa Gordonava *et al.*, 2000).

Si bien en un primer momento las "expediciones buscadoras de indios" fueron dirigidas casi exclusivamente a los territorios del Gran Chaco, a partir de la Guerra de Chaco éstos fueron sustituidos por campesinos de Catamarca y la Rioja y luego campesinos de

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a todas las personas que hicieron posible esta investigación a través de su participación y a la odontóloga Betiana Saka por haber recolectado las muestras biológicas. Este trabajo fue financiado a partir del proyecto PICT N° 0711, 2012 (FONCyT, ANPCyT - Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica).

Jujuy y Bolivia (Rutledge, 1987; Conti, Teruel de Lagos y Lagos, 1988; Campi y Lagos, 1995; Lagos, 1990 y 1992).

Finalmente, durante la década de 1950, comienza a incentivarse el crecimiento de la industria minera y tabaquera en la región, permitiendo la incorporación de un gran número de nuevos trabajadores que complementaban el trabajo estacional en la zafra con otras actividades. Esto permitió que los migrantes pudieran permanecer por períodos más largos de tiempo, incluso llegando a establecerse y nuclearse en torno de las industrias nacientes y en los centros urbanos de Salta y Jujuy (Karasik, 2005).

Como resultado de estos procesos migratorios y económico-sociales que afectaron el territorio del noroeste argentino y Jujuy en particular, La Esperanza se constituyó en un polo económico nucleado en torno a la presencia del ingenio azucarero, configurándose una población con diversos orígenes, hecho que se puede ver reflejado en la alta heterogeneidad genética observada en esta población.

En conclusión, los resultados obtenidos a partir del análisis del acervo genético de la población de La Esperanza demuestran que la antropología genética cuenta con herramientas muy valiosas para aportar en la reconstrucción de la historia evolutiva reciente de las poblaciones humanas, aunque resulta indispensable complementar esa información con la obtenida a partir de otras fuentes tales como la historia, la ethnohistoria, la demografía y la lingüística.

LITERATURA CITADA

- Adams, W.Y., Van Gerven, D.O. y Levy, R.S. (1978). The Retreat from Migrationism. *Annual Review of Anthropology*, 7:483–532. <https://doi.org/10.1146/annurev.an.07.100178.002411>
- Altuna, E., García, A., Ramallo, V., Bailliet, G., Modesti, N.M. y Demarchi, D.A. (2009). Origin of paternal lineages in an admixed population of Northern Argentina La Esperanza, Jujuy. *Forensic Science International: Genetics Supplement Series*, 2:451–452. <https://doi.org/10.1016/j.fsigss.2009.09.025>
- Alves-Silva, J., da Silva Santos, M., Guimaráes, P.E., Ferreira, A.C.S., Bandelt, H.J., Pena, S.D.J. y Ferreira Prado, V. (2000). The ancestry of Brazilian mtDNA lineages. *American Journal of Human Genetics*, 67(2):444–61. <https://doi.org/10.1086/303004>
- Andrews, R.M., Kubacka, I. y Chinnery, P.F. (1999). Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nature Genetics*, 23:147. 10.1038/13779. <https://doi.org/10.1038/13779>
- Avena, S.A., Goicoechea, A., Bartomioli, M., Fernández, V., Cabrera, A., Dugoujon, J.M... Carnese, F.R. (2007). Mestizaje en el sur de la región pampeana (Argentina). *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 9(2):59–76.
- Avise, J.C. (2000). *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard Un. Cambridge, Massachusetts. <https://doi.org/10.2307/j.ctv1nzfgj7>
- Bailliet, G., Rothhammer, F., Carnese, F., Bravi, C. M., & Bianchi, N. (1994). Founder mitochondrial haplotypes in amerindian populations. *American Journal of Human Genetics*, 55(1), 27–33.
- Bailliet, G., Ramallo, V., Muzzio, M., Santos, M.R., Motti, J.M.B., Bianchi, N.O. y Bravi, C.M. (2011). Antecedentes y nuevos aportes en el estudio del cromosoma Y en poblaciones humanas sudamericanas. *Journal of Basic and Applied Genetics*, 22(1):1–9.
- Bandelt, H.J., Forster, P., y Rohl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Brandstätter, A., Peterson, C.T., Irwin, J.A., Mpoke, S., Koech, D. K., Parson, W., Parsons, T.J. (2004). Mitochondrial DNA control region sequences from Nairobi (Kenya): inferring phylogenetic parameters

- for the establishment of a forensic database. *International Journal of Legal Medicine* 118(5):294-306. <https://doi.org/10.1007/s00414-004-0466-z>
- Bobillo, M.C., Zimmermann, B., Sala, A., Huber, G., Röck, A., Bandelt, H.J., Corach, D. y Parson, W. (2010). Amerindian mitochondrial DNA haplogroups predominate in the population of Argentina: towards a first nation wide forensic mitochondrial DNA sequence database. *International Journal of Legal Medicine*; 124(4):263–268. <https://doi.org/10.1007/s00414-009-0366-3>
- Bodner, M., Perego, U., Huber, G., Fendt, L., Röck, A.W., Zimmermann, B...Parson, W. (2012). Rapid coastal spread of First Americans: Novel insights from South America's Southern Cone mitochondrial genomes. *Genome Research*, 22(5): 811-820. <https://doi.org/10.1101/gr.131722.111>
- Bolnick, D. (2011). *Continuity and Change in Anthropological Perspectives on Migration: Insights from Molecular Anthropology. Rethinking Anthropological Perspectives on Migration*. University Press of Florida. <https://doi.org/10.5744/florida/9780813036076.003.0014>
- Bravi, C.M. (2004). *Análisis de linajes maternos en poblaciones indígenas americanas*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), Argentina. Burmeister, S. (2000). Archaeology and Migration. *Current Anthropology*, 41(4):539–567. <https://doi.org/10.1086/317383>
- Cabana, G.S., Merriwether, D.A., Hunley, K.L. y Demarchi, D.A. (2006). Is the genetic structure of Gran Chaco populations unique? Interregional perspectives on Native South American mitochondrial DNA variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 131(1):108-19. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20410>
- Cabana, G.S. y Clark, J.J. (2011). "Introduction. Migration in Anthropology: Where We Stand", en Cabana Graciela y Clark Jeffrey (Ed). *Rethinking Anthropological Perspectives on Migration*, (pp. 3-15). USA, University Press of Florida. <https://doi.org/10.5744/florida/9780813036076.003.0001>
- Cabrera, Á.L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. En Kugler WF (Ed.) *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo 2. 2a edición. Acme. Buenos Aires. Argentina. Fascículo 1. pp. 1-85.
- Campi, D. y Lagos, M. (1995). "Auge azucarero y mercado de trabajo en el Noroeste argentino, 1850-1930", en: Jorge Silva Riquer, Juan Carlos Grosso y Carmen Yuste (comps.), *Circuitos mercantiles, mercados y región en Latinoamérica (S.XVIII y XIX)*, México: Instituto Mora/UNAM.
- Cardoso, S., Palencia-Madrid, L., Valverde, L., Alfonso-Sánchez, M.A., Gómez-Pérez, L., Alfaro, E...de Pancorbo, M.M.(2013). Mitochondrial DNA control region data reveal high prevalence of Native American lineages in Jujuy province, NW Argentina. *Forensic Science International: Genetics*, 7 e52–e55. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2013.01.007>
- Carnese, F.R. (2019). *El mestizaje en la Argentina: Indígenas, europeos y africanos. Una mirada desde la antropología biológica*. Ed. Facultad de Filosofía y Letras (UBA), Argentina.
- Conti, V., Teruel, A. y Lagos, M. (1988). *Mano de obra indígena en los ingenios de Jujuy a principios del siglo*. Conflictos y Procesos de la Historia Argentina Contemporánea 17.
- Courtis, C. y Pacecca, M.I. (2008). Inmigración contemporánea en Argentina: dinámicas y políticas. *Serie población y desarrollo N.º 84*. Santiago: CELADE.
- Demarchi, D.A., Panzetta-Dutari, G.M., Motran, C.C., Lopez de Basualdo, M.A. y Marcellino, A.J. (2001). Mitochondrial DNA haplogroups in Amerindian populations from the Gran Chaco. *American Journal of Physical Anthropology*, 115:199–203. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1074>
- de Saint Pierre, M., Bravi, C.M., Motti, J.M.B., Fuku, N., Tanaka, M., Bonatto, S.L. y Moraga, M. (2012). An alternative model for the early peopling of southern South America revealed by analyses of three 63 mitochondrial DNA haplogroups. *PLoS ONE*, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043486>
- Dipierri, J.E., Alfaro, E., Martínez-Marignac, V.L., Bailliet, G., Bravi, C.M., Cejas, S. y Bianchi, N.O. (1998). Paternal directional mating in two Amerindian subpopulations located at different altitude in the northwest of Argentina. *Human Biology*, 70:1001–1010.
- Espinosa, M. (2015). Indígenas y misioneros: génesis y representaciones de una misión evangélica en el ingenio La Esperanza. *Revista Brasileira de Historia Das Religiões*, 8(22), 125–143. <https://doi.org/10.4025/rbhranpuh.v8i22.28185>

- Excoffier, L., Estoup, A. y Cornuet, J.M. (2005). Bayesian analysis of an admixture model with mutations and arbitrarily linked markers. *Genetics*, 169:1727– 1738. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.036236>
- Gabriel, M.N., Huffine, E.F., Ryan, J.H., Holland, M.M. y Parsons, T.J. (2001). Improved mtDNA sequence analysis of forensic remains using a “mini-primer set” amplification strategy. *Journal of Forensic Sciences*, 46(2):247-253. <https://doi.org/10.1520/JFS14957J>
- García, A. y Demarchi, D.A. (2006). Incidencia de linajes parentales amerindios en poblaciones del norte de Córdoba. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 8(1):57-72.
- García, A. (2011). *Historia evolutiva de las poblaciones originarias del actual territorio de la provincia de Córdoba: Evidencias moleculares*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas (UNC), Argentina.
- García, A., Pauro, M., Nores, R., Bravi, C.M. y Demarchi, D.A. (2012). Phylogeography of mitochondrial haplogroup D1: An early spread of subhaplogroup D1j from central Argentina. *American Journal of Physical Anthropology*, 149: 583–590. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22174>
- García, A., Pauro, M., Bailliet, G., Bravi, C.M. y Demarchi, D.A. (2018). Genetic variation in populations from central Argentina based on mitochondrial and Y chromosome DNA evidence. *American Journal of Human Genetics*. <https://doi.org/10.1038/s10038-017-0406-7>
- Gayà-Vidal, M., Moral, P., Saenz-Ruales, N., Gerbault, P., Tonasso, L., Villena, M...Dugoujon, J.M. (2011). mtDNA and Y-Chromosome Diversity in Aymaras and Quechuas from Bolivia: Different Stories and Special Genetic Traits of the Andean Altiplano Populations. *American Journal of Physical Anthropology*, <https://doi.org/10.1002/ajpa.21487>
- Greco, M.G. (2001) . Nuevos Espacios, nuevos trabajadores. Notas en torno al proceso de surgimiento de un ingenio azucarero, en *Tercer Encuentro Internacional Humboldt*. Salta.
- Grosso, J.L. (2008). Indios muertos, negros invisibles. Encuentro Grupo Editor, Córdoba, Argentina.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P.D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*,4:1–9. <https://doi.org/10.1073/pnas.071034098> , <https://doi.org/10.1073/pnas.091094198>
- Handt, O., Krings, M., Ward, R.H. y Pääbo, S. (1996). The retrieval of ancient human DNA sequences. *American Journal of Human Genetics*,59:376–386.
- Hinojosa Gordonava, A., Pérez Cautín, P. y Cortez Franco, G. (2000). *Idas y venidas: campesinos tarijeños en el norte argentino*. (Ediciones de Bolsillo, v. 2) Editorial Offset Boliviana Ltda. p.p 106.
- Jombart, T., Devillard, S. y Balloux, F. (2010). Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, 11:94. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-94>
- Karasik, G.A. (2005). *Etnicidad, cultura y clases sociales. Procesos de formación histórica de la conciencia colectiva en Jujuy, 1985-2003*. Tesis Doctoral. Facultad de Filosofía y Letras (UNT), Argentina.
- Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16:111–120. <https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kloss-Brandstätter, A., Pacher, D., Schönherr, S., Weissensteiner, H., Binna, R., Specht, G. y Kronenberg, F. (2011). HaploGrep: A fast and reliable algorithm for automatic classification of mitochondrial DNA haplogroups. *Human Mutation*, 32:25–32. <https://doi.org/10.1002/humu.21382>
- Lagos, M. (1990). Cambios en la conformación del sector laboral en la industria azucarera jujeña en la etapa de inserción al mercado nacional (1910-1940). II Jornadas Regionales de Humanidades y Ciencias. Sociales., UNJu, San Salvador de Jujuy.
- Lagos, M. (1992). Conformación del mercado laboral en la etapa de despegue de los ingenios azucareros jujeños (1880-1920), en: Daniel Campi (comp.), *Estudios sobre la historia de la industria azucarera argentina T.2*, UNJu/UNT, San Salvador de Jujuy, Argentina.

- Langer, E. (1995). Missions and frontier economy: the case of the franciscan missions among the chiguano, 1845-1930. En Langer and Jackson (Eds) *The new latinamerican mission history*, Lincoln and London University of Nebraska Press, pp. 49-75.
- Langer, E. 1998. Liberal policy and frontier missions: Bolivia and Argentina compared. *Rev. Andes, Antropología e Historia*, 9:197-213.
- Lewis, C.M, Tito, R.Y, Lizárraga, B. y Stone, A.C. (2004). Land, language, and loci: mtDNA in Native Americans and the genetic history of Peru. *American Journal of Physical Anthropology*, 127: 351–360. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20102>
- Mascie-Taylor, N. y Little, M. (2004). History of migration studies in biological anthropology. *American Journal of Human Biology*, (16):365–378. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20046>
- Mendisico, F., Keyser, C., Seldes, V., Rivolta, C., Mercolli, P., Cruz, P...Ludes, B. (2014). Genetic diversity of a late prehispanic group of the Quebrada de Humahuaca, Northwestern Argentina. *Annals of Human Genetics*, 78(5):367-380. <https://doi.org/10.1111/ahg.12075>
- Mesa, N.R., Mondragón, M.C., Soto, I.D., Parra, M.V., Duque, C., Ortíz-Barrientos, D. y Ruiz-Linares, A.(2000). Autosomal, mtDNA, and Y-chromosome diversity in Amerinds: pre- and post-Columbian patterns of gene flow in South America. *American Journal of Human Genetics*, 67:1277-1286. [https://doi.org/10.1016/S0002-9297\(07\)62955-3](https://doi.org/10.1016/S0002-9297(07)62955-3)
- Moraga, M., Rocco, P., Miquel, J.F., Nervi, F., Llop, E., Chakraborty, R...Carvalho, P. (2000). Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean aboriginal populations: implications for the peopling of the southern cone of the continent. *American Journal of Physical Anthropology*, 113(1):19–29. [https://doi.org/10.1002/1096-8644\(200009\)113:1<19::AID-AJPA3>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/1096-8644(200009)113:1<19::AID-AJPA3>3.0.CO;2-X)
- Motti, M.J. (2012). *Caracterización de linajes maternos en la población actual del Noroeste y Centro-Oeste argentinos*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), Argentina.
- Motti, M.J., Muzzio, M., Ramallo, V., Rodenak-Kladniew, B., Alfaro, E.L., Dipierri, J.E...Bravi, C.M. (2013). Origen y distribución especial de linajes maternos nativos en el Noroeste y Centro Oeste argentinos. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 15(1): 03-14.
- Motti, M.J., Hagelberg E., Lindo, J., Malhi, J., Ripan, S. M., Bravi, C.M. y Guichón, R.A. (2015). Primer genoma mitocondrial en restos humanos en la costa de Santa Cruz, Argentina. *Revista Magallania Chile*, 43(2):119-131. <https://doi.org/10.4067/S0718-22442015000200006>
- Motti, M.J., Schwab, M.E., Beltramo, J., Jurado-Medina, L.S., Muzzio, M., Ramallo, V...Bravi, C.M. (2017). Diferenciación regional de poblaciones nativas de América a partir del análisis de los linajes maternos. *Intersecciones En Antropología*, 18(3): 271-282.
- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, USA. <https://doi.org/10.7312/nei-92038>
- Ogando, A. (1998). Azúcar y Política. El surgimiento del capitalismo en el noroeste argentino. *Revista Herramienta N°7*. Recuperado de: <https://herramienta.com.ar/articulo.php?id=951>
- Pauro, M., García, A., Nores, R. y Demarchi, D.A. (2013). Analysis of uniparental lineages in two villages of Santiago del Estero, Argentina, seat of "Pueblos de Indios" in colonial times. *Human Biology*, 85 (5): 699-719. <https://doi.org/10.3378/027.085.0504>
- Pauro, M. (2015). *Análisis molecular de linajes uniparentales en poblaciones humanas del centro de Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Filosofía y Humanidades (UNC), Argentina.
- Perego, U.A., Angerhofer, N., Pala, M., Olivieri, A., Lancioni, H., Kashani, B.H...Torroni, A. (2010). The initial peopling of the Americas: A growing number of founding mitochondrial genomes from Beringia. *Genome Research*, 20: 1174-1179. <https://doi.org/10.1101/gr.109231.110>
- Ramallo, V. (2009). *Caracterización del perfil genético de la población actual de Azampay, Catamarca*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), Argentina.
- Relethford, J.H. y Harding, R.M. (2001). Population genetics of modern human evolution. *Encyclopedia of life sciences*. Macmillan Publishers Ltd., Nature Publishing Group/ www.els.net <https://doi.org/10.1038/npg.els.0001470>

- Richards, O., Martínez-Labraga, C., Lum, J.K., De Stefano, G.F. y Cann, R. L. (1999). mtDNA history of the Cayapa Amerinds of Ecuador: detection of additional founding lineages for the Native American populations. *American Journal of Human Genetics*, 65:519-30. <https://doi.org/10.1086/302513>
- Rieder, M. J., Taylor, S.L., Tobe, V.O. y Nickerson, D. A. (1998). Automating the identification of DNA variations using quality-based fluorescence re-sequencing: analysis of the human mitochondrial genome. *Nucleic acids research*, 26(4), 967–973. <https://doi.org/10.1093/nar/26.4.967>
- Rutledge, I. (1987). Cambio agrario e integración. El desarrollo del capitalismo en Jujuy (1550- 1960), Tilcara: ECIRA/CICSO.
- Sala, A., Caputo, M., Ginart, S.G., Theiler, G., Parolin, M.L., Carnese, R.F...Corach, D. (2018). Historical records under the genetic evidence: “Chiriguano” tribe genesis as a test case. *Molecular Biology Reports*, 45, 987–1000. <https://doi.org/10.1007/s11033-018-4246-0>
- Sanches, N.M., Paneto, G.G., Figueiredo, R.F., de Mello A.O. y Cicarelli, R.M.B. (2014). Mitochondrial DNA control region Diversity in population from Espiritu Santo state, Brazil. *Molecular Biology Reports*, 41:6645-6648. <https://doi.org/10.1007/s11033-014-3547-1>
- Sandoval, J.R., Lacerda, D.R., Jota, M.S.A., Salazar-Granara, A., Vieira, P.P.R., Acosta, O...Santos, F.R. (2013). The genetic history of indigenous populations of the Peruvian and Bolivian Altiplano: The legacy of the Uros. *PLoS One*, 8,e73006. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073006>
- Sandoval, J.R., Lacerda, D.R., Acosta, O., Jota, M.S., Robles-Ruiz, P., Salazar-Granara, A...Santos, F.R. (2016). The Genetic History of Peruvian Quechua-Lamistas and Chankas: Uniparental DNA Patterns among Autochthonous Amazonian and Andean Populations. *Annals of Human Genetics*, 80, 88–101. <https://doi.org/10.1111/ahg.12145>
- Sans, M., Mones, P., Figueiro, G., Barreto, I., Motti, J.M.B., Coble, M.C... Hidalgo, P.C. (2014). The mitochondrial DNA history of an ancient village founded with Indians from the former Jesuitic Missions in northern Uruguay. *American Journal of Human Biology*, 27 (3): 407-16. 10.1002 / ajhb.22667. <https://doi.org/10.1002/ajhb.22667>
- Schurr, T.G y Sherry, S.T. (2004). Mitochondrial DNA and Y chromosome diversity and the peopling of the Americas: Evolutionary and demographic evidence. *American Journal of Human Biology*, 16(4), 420–439. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20041>
- Schwab, M.E. (2018). *Afinidades filogeográficas y estructura geográfica de los linajes maternos y paternos presentes en poblaciones humanas del noroeste argentino*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), Argentina.
- Sevini, F., Vianello, D., Berbieri, C., Iaquilano, N., De Fanti, S., Luiselli, D., Franceschi, Z. (2014). Direct Submission.
- Simão F., Ferreira A.P., Fagundes de Carvalho E., Parson, W. y Gusmão, L. (2018). Defining mtDNA origins and population stratification in Rio de Janeiro *Forensic Science International: Genetics*, 34:97-104. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2018.02.003>
- Simão F., Strobl, C., Vullo, C., Catelli, L., Machado, P., Huber, N...Parson, W. (2019). The maternal inheritance of Alto Paraná revealed by full mitogenome sequences. *Forensic Science International: Genetics*, 39:66-72 <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2018.12.007>
- Soares, P., Ermini, L., Thomson, N., Mormina, M., Rito, T., Röhl, A...Richards, M. (2009). Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock. *American Journal of Human Genetics*, 84: 740-759. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2009.05.001>
- Tajima, F. (1983). Evolutionary Relationship of DNA Sequences in Finite Populations. *Genetics*, 105(2): 437–460. <https://doi.org/10.1093/genetics/105.2.437>
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. y Kumar, S. (2007). MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 1596-1599. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm092>
- Templeton, A.R., Routman, E. y Phillips, C. (1995). Separating population structure from population

- history: A cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the Tiger Salamander, *Ambystomatigrinum*. *Genetics*, 140: 767-782. <https://doi.org/10.1093/genetics/140.2.767>
- Templeton, A.R. (1998). Nested clade analyses of phylogeographic data: Testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology*, 7: 381-397. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00308.x>
- Tito, R.Y., Polo, S.I. y Lewis, C.M. (2012). Direct Submission.
- Van Oven, M., y Kayser, M. (2008). Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Human Mutation*, 30:386- 394. <https://doi.org/10.1002/humu.20921>
- Wang, R.N., Rojas W., Parra M.V., Bedoya, G., Gallo, C., Poletti, G...Ruiz-Linares, A. (2008). Geographic patterns of genome admixture in Latin American mestizos. *PLoS Genetics*, 4(3): e1000037. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000037>
- Zusman, P., Lois, L. y Castro, H. (2007). *Viajes y geografías: exploraciones, turismo y migraciones en la construcción de lugares*. Prometeo Libros, Argentina.