

# ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LINAJES MATERNOS NATIVOS EN EL NOROESTE Y CENTRO OESTE ARGENTINOS

Josefina M.B. Motti<sup>1,2\*</sup>, Marina Muzzio<sup>1,2,3</sup>, Virginia Ramallo<sup>1,4</sup>, Boris Rodenak Kladniew<sup>1,2,5</sup>, Emma L. Alfaro<sup>6</sup>, José E. Dipierri<sup>6</sup>, Graciela Bailliet<sup>1</sup> y Claudio M. Bravi<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Genética Molecular Poblacional. IMBICE (CIC-PBA, CCT-CONICET). La Plata. Argentina

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

<sup>3</sup>Department of Genetics. Stanford University School of Medicine. Stanford. USA

<sup>4</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. Brasil

<sup>5</sup>INIBIOLP-Facultad de Ciencias Médicas. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

<sup>6</sup>INBIAL. Universidad Nacional de Jujuy. San Salvador de Jujuy. Argentina

**PALABRAS CLAVE** ADN mitocondrial; nativos americanos; mestizaje

**RESUMEN** El empleo de los polimorfismos del ADN mitocondrial para caracterizar a las poblaciones humanas ha permitido distinguir patrones geográficos de distribución de linajes, detectando posibles rutas de poblamiento. En Argentina existen regiones clásicamente identificadas como libres de pueblos originarios, quedando espacios vacíos de información en cuanto a la distribución de linajes nativos. Sin embargo, los pueblos de las regiones del centro-oeste y noroeste no fueron exterminados sino que fueron asimilados biológicamente primero, a la sociedad colonial y luego, a la sociedad estatal. Los procesos de mestizaje tuvieron una tendencia sexo asimétrica permitiendo la conservación de los linajes maternos nativos en elevadas proporciones. En este trabajo se analizan 1951 muestras obtenidas en centros

de salud de catorce localidades del centro-oeste y noroeste de Argentina y se comprueba que el 90% de los haplogrupos mitocondriales son propios de América. La agrupación de localidades en base a la distribución de frecuencias de haplogrupos nativos mediante AMOVA indica que las localidades de Maimará y La Quiaca constituyen una entidad claramente diferenciada, en coincidencia con los datos arqueológicos y lingüísticos. Las elevadas frecuencias de haplogrupo D en La Rioja y de haplogrupo A en Villa Tulumaya pueden representar fenómenos poblacionales prehispánicos. Se postula entonces la utilidad de abordar a la población actual como vía de acceso al conocimiento del origen de los linajes mitocondriales nativos y su distribución espacial. *Rev Arg Antrop Biol* 15(1):03-14, 2013.

**KEY WORDS** mitochondrial DNA; Native Americans; miscegenation

**ABSTRACT** The use of mitochondrial DNA polymorphisms for identifying human populations has allowed the distinction of geographical patterns of lineage distribution, detecting possible peopling routes. In Argentina there are regions that were classically defined as empty of Native American people, leaving areas without information regarding the Native lineage distribution. However, the peoples of the Center-West and North-West were not exterminated but biologically assimilated first to the colonial society and then to the state society. The admixture processes had a sex-asymmetric tendency, allowing the conservation of maternal lineages in high proportions. In this paper we analyze 1951 samples from healthcare centers in 14 locations of the Center-West and North-West of Argentina and we found

that 90% of the mitochondrial haplogroups are American. This means that by studying the current population we can access the Native American mitochondrial lineages. In this context we tested grouping locations by their haplogroup frequency distribution with an AMOVA. We found that Maimará and La Quiaca are a clearly differentiated entity, in coincidence with archaeological and linguistic data. It should be pointed out that the high frequencies of haplogroup D in La Rioja and haplogroup A in Villa Tulumaya may represent prehispanic population phenomena. We hypothesize then the usefulness of studying the current population as a way to know the origin of native mitochondrial lineages and their spatial distribution. *Rev Arg Antrop Biol* 15(1):03-14, 2013.

El empleo de marcadores mitocondriales para caracterizar a las poblaciones nativas americanas contribuyó a la confirmación del origen asiático de éstas (Wallace et al., 1985; Schurr et al., 1990; Torroni et al., 1993). Paralelamente han sido utilizados para proponer distintos modelos de poblamiento en lo que respecta al número y la composición de las poblaciones fundadoras (Horai et al., 1993; Torroni et al., 1993; Bonatto y Salzano, 1997; Fagundes et al., 2008a, b). Posteriormente, trabajos con mayor poder de resolución basados en el análisis de secuencias

mitocondriales completas han ampliado el número de linajes fundadores (Tamm et al., 2007;

Financiamiento: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2005 N° 32450; PICT 2008 N° 0680; PICT 2008 N° 0715). Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas - Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (PIP 2010-2012 N° 20090100001).

\*Correspondencia a: Josefina M.B. Motti. IMBICE. C.C. 403. 1900 La Plata. Argentina.  
E-mail: josemotti@yahoo.com.ar

Recibido 05 Marzo 2012; aceptado 10 Octubre 2012

Malhi et al., 2010; Perego et al., 2010) postulan para algunos de ellos una distribución espacial coincidente con rutas de dispersión durante el poblamiento inicial del continente (Perego et al., 2009). En lo que respecta a Sudamérica se pueden observar algunos ejemplos de estructuración étnico/geográfica a nivel de frecuencias relativas de haplogrupos. Tal es el caso de los Andes centrales y sud-centrales, desde Perú hasta la Puna y Quebrada de Humahuaca de Jujuy, donde el haplogrupo B2 es el modal con una frecuencia >50%, mientras que el D1 es el menos prevalente (Dipierrri et al., 1998; Fuselli et al., 2003; Lewis et al., 2005; Alvarez-Iglesias et al., 2007). Sin embargo, mientras que las filogenias e historias de poblamiento se encuentran casi resueltas a nivel mundial (Campbell y Tishkoff, 2010; Kayser, 2010; Majumder, 2010; Soares et al., 2010; Stoneking y Delfin, 2010), América continúa siendo el continente menos explorado.

El estudio de linajes maternos de origen nativo no se agota en el análisis de aquellos obtenidos en poblaciones aborígenes. Por el contrario, numerosos estudios en América Latina han demostrado que las poblaciones mestizas, criollas e incluso afro-descendientes son una fuente importante de información genética derivada de poblaciones nativas, especialmente cuando se trata de ADNmt (Bravi et al., 1997; Martínez-Marignac et al., 1999; Carvajal-Carmona et al., 2000; Sans et al., 2002; Ribeiro-dos-Santos et al., 2007). Wang y colaboradores (2008) demostraron tanto una correlación entre la densidad demográfica prehispánica y el componente aborigen actual como el hecho de que las poblaciones urbanas actuales se asemejan genéticamente a las poblaciones aborígenes propias de la región.

Los trabajos que analizan en conjunto marcadores mitocondriales y del cromosoma Y han demostrado que el mestizaje ocurrido entre las poblaciones nativas americanas y las que arribaron al continente luego de la conquista europea fue de tipo sexo-asimétrico, siendo el aporte masculino mayoritariamente alóctono y el femenino preponderantemente indígena, excepto en aquellas regiones receptoras de gran número de esclavos africanos (Dipierrri et al., 1998; Batista dos Santos et al., 1999; Carvajal-Carmona et al., 2003; Bonilla et al., 2004; García y Demarchi, 2006; Avena et al., 2007;

2009, 2010; Marrero et al., 2007; Martínez et al., 2007; Martínez-Marignac et al., 2007; Salas et al., 2008; Rojas et al., 2010; Castro de Guerra et al., 2011). Si bien la ascendencia aborigen no siempre es reconocida en la sociedad argentina, estudios basados en el análisis de grupos sanguíneos y polimorfismos del ADN revelan la importancia del aporte indígena en la población actual (Avena et al., 1999, 2007, 2009, 2010; Morales et al., 2000; Alfaro et al., 2004; Corach et al., 2010).

La población argentina actual resulta del encuentro de tres componentes continentales principales. A la población nativa de América se sumó inicialmente el contingente europeo, compuesto originalmente por conquistadores y colonos, en su mayoría varones españoles. El tercer grupo estuvo conformado por la población africana traída en forma compulsiva como mano de obra esclava, cuya distribución y abundancia relativa en lo que es hoy Argentina tuvo grandes variaciones en tiempo y espacio durante el período colonial. El actual noroeste de Argentina fue, en cualquier caso, una zona de alta demanda de población africana. A modo de ejemplo basta citar el resumen del Censo General de 1778 publicado por el P. Antonio Larrouy, en el que los negros, mulatos, pardos y zambos representaban el 44,5% de la población del Obispado del Tucumán, mientras que indígenas (36,5%) y "blancos" (19%) daban cuenta del resto (Larrouy, 1927). Claro que aunque estos valores censales no pueden ser tomados a valor facial y han sido criticados, entre otras cosas, por presentar un subregistro de la población indígena (Rosenzvalg, 1986; Guzmán, 2006; entre otros), nos permiten de todos modos una aproximación a la distribución de grandes grupos socio-étnicos en la región a fines del siglo XVII. Este cuadro poblacional resultó ampliamente modificado con la gran inmigración transatlántica que tuvo lugar entre fines del siglo XIX y mediados del XX. Según el censo de 1914, el 30% de los habitantes de Argentina eran nacidos en el extranjero; sin embargo, esta cifra encierra profundas desigualdades regionales ya que, mientras que los extranjeros representaban el 50% de los habitantes de la ciudad de Buenos Aires y el 30% en las provincias de Buenos Aires y Mendoza, constituían tan solo el 2% en las provincias de Catamarca y La Rioja. Un hecho relevante que

queda en evidencia en el mencionado censo es el elevado índice de masculinidad de 220, reflejando el predominio de varones por sobre las mujeres migrantes (Devoto, 2003).

A través del estudio de polimorfismos del ADN mitocondrial, en este trabajo se estiman los aportes relativos de origen europeo (incluyendo Medio Oriente), africano y americano al conjunto de linajes maternos presentes en catorce localidades del Noroeste Argentino (NOA) y del Centro-Oeste de Argentina (COA) y se analiza la distribución espacial de los haplogrupos nativos de América a fin de detectar la existencia de patrones de agrupamiento entre las distintas regiones.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Durante los años 2007 y 2008 se realizaron viajes de campaña a once localidades del NOA y COA (Fig. 1), donde se recolectaron 1745 muestras biológicas de donantes voluntarios. Los muestreos se concentraron en los servicios de Hemoterapia y Laboratorio de hospitales públicos y centros de salud en los que, previo consentimiento informado, se llevó a cabo una entrevista genealógica para registrar información sobre el lugar de nacimiento y la ancestría étnica/geográfica de los participantes y sus antepasados por hasta 3 generaciones. El universo de participantes estuvo conformado por donantes voluntarios de

sangre, personas que concurren al Laboratorio para realizar análisis ambulatorios, personal del hospital y población general de la localidad convocada mediante difusión del proyecto. Una mirada reflexiva acerca de la instancia de muestreo puede encontrarse en Motti (2010). También se incluyeron muestras de las localidades de Salta, San Fernando del Valle de Catamarca y San Salvador de Jujuy, para las que se carece de información genealógica de los donantes. El proyecto de investigación en el que se enmarca el presente trabajo fue aprobado en sus aspectos éticos por el Comité Provincial de Bioética de la Provincia de Jujuy y por el Comité de Ética en Investigaciones Biomédicas del IMBICE.

Entre 5 y 10mL de sangre total anticoagulada con EDTA 0,5M fue centrifugada para separar la fracción celular nucleada, que fue lavada con solución de lisis de hematíes (1mM  $\text{NH}_4\text{HCO}_3$ , 115mM  $\text{NH}_4\text{Cl}$ ) y resuspendida en una solución de lisis de linfocitos (100mM Tris-HCL pH 7,6, 40mM EDTA pH 8,0, 50mM NaCl, 0,2% SDS, 0,8mM azida sódica), que además permitió la preservación del ADN en condiciones de campo. La extracción de ADN se completó en el IMBICE mediante precipitación salina de proteínas con 0,5 volúmenes de NaCl 5,4M, seguida de precipitación de ácidos nucleicos con 1 volumen de isopropanol.

Se determinó el origen continental de los linajes maternos mediante PCR-RFLP o PCR-

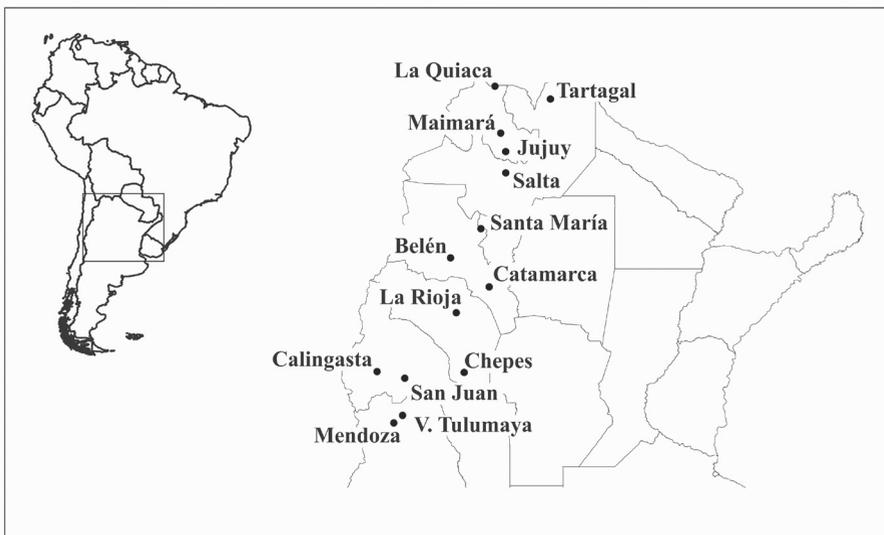


Fig. 1. Localidades muestreadas en el norte de Argentina.

AFLP (Tabla 1). Teniendo en cuenta la historia poblacional y migratoria de Argentina, se consideraron a los haplogrupos mitocondriales A, B, C y D como de origen nativo americano y al súper-haplogrupo N(xA,B)<sup>1</sup> como proveniente de Europa o Medio Oriente. Toda muestra no asignable a los super-haplogrupos M o N fue considerada perteneciente al para-haplogrupo africano L, asignación que fue confirmada y refinada mediante secuenciación de la región control completa (datos no mostrados).

La información genealógica relevada fue empleada para asignar a cada linaje una de dos categorías de origen geográfico, "local" o "no local", en base al lugar de nacimiento declarado para el ancestro matrilineal más remoto (Tabla 2). Local se refiere tanto al territorio provincial como al de las provincias vecinas, así como también al de los países limítrofes a la provincia en la que se encuentra la localidad muestreada, ya que el vínculo entre las ciudades de frontera es innegable. En algunos casos los límites políticos han sido fluctuantes y relativamente recientes (Michel y Savic, 2003; Benclowicz, 2011). Cuando el ancestro proviene de un país limítrofe a la Argentina pero no de la provincia donde se encuentra la localidad, se consideró no local y se lo asignó a la categoría "Resto de Sudamérica".

Ante el hecho de la presencia de linajes no locales detectados a partir de la información genealógica, se debió tomar una decisión metodológica sobre trabajar con la muestra total obtenida en cada localidad o sólo con aquellas muestras con un origen local declarado. Para ello se generó para cada localidad, una sub-muestra que incluyó sólo a aquellos de origen local desde el punto de vista de la información genealógica y se realizó un test exacto de diferenciación poblacional (Raymond y Rousset, 1995) con el programa Arlequin 3.1 (Excoffier et al., 2005), entre pares de poblaciones, en este caso entre la muestra total y la sub-muestra local, en cuanto a las frecuencias de los haplogrupos A, B, C, D, N(xA,B) y L(xM,N). En todos los casos las diferencias no fueron significativas ( $p > 0,05$ ) (datos no mostrados). Por consiguiente, los análisis posteriores se refieren al total de la muestra para cada localidad. De este modo se validó la inclusión de las muestras de las localidades de San Salvador de Jujuy, San Fernando del Valle de Catamarca y Salta, para las cuales no se contaba con información genealógica, sumando un total de 1951 linajes maternos analizados en este trabajo.

Con la información genealógica disponible se ensayó la asociación entre el origen continental declarado y el origen demostrado por vía molecular.

TABLA 1. Enzimas de restricción y cebadores utilizados para asignar el origen continental

Hg	Mutación diagnóstica	Cebadores 5'-3'	Enzima de restricción	Fuente
A	663*G	L-582 TGTAGCTTACCTCCTCAAAGC H-745 TTGATCGTGGTGATTTAGAGG	<i>Hae</i> III	Bailliet et al., 1994
B	Delección 9pb Región V	L-8209 CATCGTCCTAGAATTAATTCC H-8304 CTTTACAGTGGGCTCTAGAGG	-	Bailliet et al., 1994
C	13263*G	L-13128 CCCCTAGCAGAAAATAGCC H-13526 TCGATGATGTGGTCTTTGGA	<i>Alu</i> I	este trabajo
D	5178*A	L-4983 CAAACCCAGCTACGCAAATL H-5325 TGATGGTGGCTATGATGGTG	<i>Alu</i> I	este trabajo
N	10873*T	L-10621 CCCACTCCCTCTTAGCCAAT H-10987 TGTGAGGGGTAGGAGTCAGG	<i>Mnl</i> I	este trabajo

<sup>1</sup>La notación cladística del tipo P(xQ) fue introducida en el marco del estudio de linajes del cromosoma Y (The Y Chromosome Consortium 2002) y luego extendida a los del ADNmt. En breve, la nomenclatura denota grupos parafiléticos de linajes. En el ejemplo mencionado, el clado P(xQ) reúne todos los linajes portadores de la mutación(es) que define(n) P excepto aquellos que además llevan la mutación(es) anidada(s) que definen Q.

*TABLA 2. Lugar de origen declarado del último ancestro conocido por vía materna, por localidad de muestreo, en porcentajes*

Localidad	N	Línea materna					
		Local			No Local		
		Misma Provincia	Provincia limítrofe	País limítrofe a la provincia	Resto de Argentina	Resto de Sudamérica	Europa y Asia Menor
Belén	159	89,94	4,40	0,63	2,52	1,26	1,26
Calingasta	71	61,97	2,82	33,80	0,00	0,00	1,41
Chepes	73	69,86	24,66	0,00	4,11	0,00	1,37
La Quiaca	222	47,30	9,91	39,64	1,80	0,45	0,90
La Rioja	234	62,82	23,93	0,43	11,11	0,85	0,85
Maimará	192	75,00	7,81	14,06	0,52	1,56	1,04
Mendoza	139	50,36	18,71	3,60	10,07	7,91	9,35
San Juan	119	80,67	9,24	2,52	4,20	0,00	3,36
Sta. María	170	72,94	20,59	0,00	3,53	0,59	2,35
Tartagal	253	49,01	15,42	30,43	4,35	0,00	0,79
V. Tulumaya	102	50,00	25,49	1,96	10,78	7,84	3,92
Subtotales		63,38	14,82	13,15	4,90	1,61	2,13
Total	1734		91,35			8,65	

Para ello se llevó a cabo una tabla de contingencia con el estadístico Chi cuadrado ( $\chi^2$ ) teniendo en cuenta el lugar de nacimiento de la abuela materna, de la madre o del mismo donante (con este orden de prioridad, en función de la información suministrada) y el haplogrupo mitocondrial determinado para cada muestra.

A partir de las frecuencias de haplogrupos A-D respecto del total de linajes nativos, se exploró la conformación más apropiada de grupos regionales a través del Análisis de Componentes Principales con el programa NTSys PC 2.11S (Rohlf, 2000), el mismo permite visualizar las similitudes y diferencias entre las localidades en un espacio de dos dimensiones y también graficar la ubicación de las variables de modo que se puede apreciar qué factores son los que influyen en el agrupamiento o segregación de las poblaciones. Para calcular el valor estadístico de los conjuntos sugeridos se realizó un Análisis Molecular de la Varianza (AMOVA) (Excoffier et al., 1992) con el programa Arlequin 3.1. Se estableció el nivel de significación  $p < 0,01$  para 10000 permutaciones.

## RESULTADOS

En la Tabla 3 se detallan las frecuencias absolutas de los haplogrupos mitocondriales por localidad. Los linajes nativos, en conjunto, sobrepasan a los de otro origen continental en todas las poblaciones y constituyen 90% de la muestra total, con un rango que va desde 72% para la ciudad de Mendoza hasta 99% para la localidad de Maimará. Los linajes africanos representan un cuarto de la fracción alóctona con notables variaciones regionales, siendo más significativa su presencia en las provincias de Mendoza y San Juan aunque también se destacan en la localidad de Belén, donde representan la mitad del total de linajes ultramarinos. Un total de 143 individuos, el 7% de la muestra, fueron portadores de linajes europeos y/o de Medio Oriente. Con la excepción de Calingasta, valores relativos de entre 13 y 21% fueron hallados en todas las localidades de las provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja mientras que en el resto de las localidades esta fracción no superó el 10%, estando incluso ausente en San Salvador de Jujuy.

En la Tabla 2 se vuelcan los resultados referidos al lugar de nacimiento del ancestro más re-

moto conocido contribuyente de ADN mitocondrial, que correspondió a la categoría “local” en 90,6% de los casos. Se confirma que los límites estatales no constituyen una barrera migratoria, lo que puede observarse por los elevados porcentajes de ancestros nacidos en el país limítrofe en Tartagal (31%), La Quiaca (39%) y Calingasta (33%). Con respecto al ítem “Resto de Sudamérica” en las localidades donde esta categoría adquiere valores relevantes, como Mendoza y Villa Tulumaya (~7,5% en ambos casos), se trata en el 83% de los casos de mujeres procedentes de Bolivia.

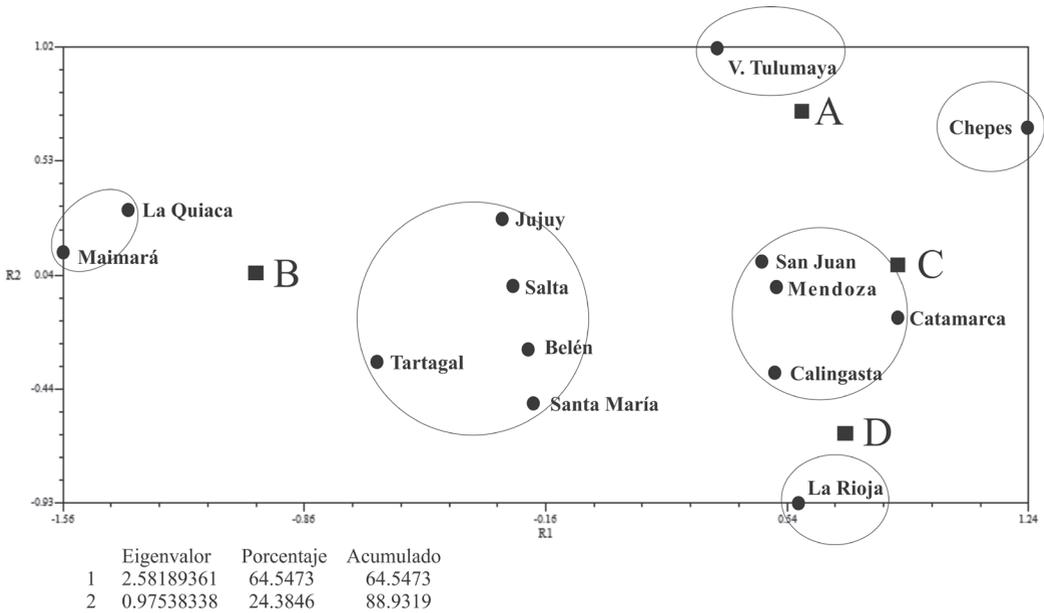
Para evaluar la correspondencia entre la información obtenida desde el análisis molecular y genealógico sólo se puede considerar el origen a nivel continental, que es el que puede ser abordado desde la información molecular. Se cuenta con 1734 casos en los que se registró la información genealógica referente al lugar de nacimiento, al mismo tiempo que se tipificó el haplogrupo mitocondrial de la muestra. De ellos, sólo 36 donantes declararon un origen ultramarino y dentro de éstos, 72% era efectivamente portador de un linaje materno proveniente de Europa o Medio Oriente, mientras que otro 6%

resultó ser de origen africano y el restante 22% fue nativo americano. De los 1700 individuos que declararon tener madre o abuela materna nacida en América, 92% fueron portadores de un linaje mitocondrial amerindio y sólo en 6% y 2% de los casos se hallaron linajes europeos y africanos, respectivamente. Ningún donante declaró un ancestro africano. Mediante una tabla de contingencia se observó la asociación entre el lugar de nacimiento declarado para el último ancestro conocido por vía materna (Europa versus América) y el origen continental del haplogrupo mitocondrial. En los casos en que el donante afirmó conocer que su abuela materna era inmigrante de ultramar se comprueba un aumento de haplogrupos provenientes de Europa y Oriente Medio y una disminución de linajes mitocondriales nativos con respecto a lo que se esperaría por azar (datos no mostrados), obteniéndose un valor de  $\chi^2$  de 233,92 ( $p < 0,01$ ).

Una vez demostrada la preponderancia de los linajes maternos locales en sentido regional, se procedió a la comparación de la distribución de frecuencias de haplogrupos nativos entre las localidades estudiadas. En el Análisis de Componentes Principales (Fig. 2) puede observarse que

TABLA 3. Porcentajes de haplogrupos mitocondriales por localidad

Localidad	Provincia	N Total	N(xA,B)	L(xM,N)	A	B	C	D
Belén	Catamarca	161	3,73	3,73	13,04	35,40	22,98	21,12
Calingasta	San Juan	71	2,82	4,23	11,27	19,72	39,44	22,54
Catamarca	Catamarca	99	9,09	2,02	20,20	10,10	27,27	31,31
Chepes	La Rioja	73	13,70	0,00	24,66	4,11	35,62	21,92
S. S. de Jujuy	Jujuy	42	0,00	2,38	19,05	40,48	23,81	14,29
La Quiaca	Jujuy	222	1,35	0,45	16,22	66,67	9,46	5,86
La Rioja	La Rioja	236	13,98	3,81	11,86	13,14	20,76	36,44
Maimará	Jujuy	192	1,04	0,00	12,50	70,83	10,94	4,69
Mendoza	Mendoza	141	21,28	7,09	15,60	14,89	20,57	20,57
Salta	Salta	65	6,15	0,00	12,31	38,46	30,77	12,31
San Juan	San Juan	119	13,45	3,36	15,13	19,33	31,09	17,65
Santa María	Catamarca	170	4,71	1,18	10,00	35,88	25,88	22,35
Tartagal	Salta	258	1,94	0,78	11,24	47,67	18,99	19,38
V. Tulumaya	Mendoza	102	14,71	5,88	22,55	22,55	26,47	7,84
Total		1951	7,33	2,36			90,31	



**Fig. 2.** Análisis de Componentes Principales en base a las frecuencias relativas de haplogrupos mitocondriales nativos. La ubicación de las variables esta representada por cuadrados.

el eje de las abscisas, que representa 64% de la variabilidad, está expresando fundamentalmente las diferencias respecto de la frecuencia del haplogrupo B. Pueden distinguirse claramente tres grupos: el primero, en la extrema izquierda constituido por las localidades de Maimará y La Quiaca, donde más de dos tercios de los individuos fueron asignados al haplogrupo B; un segundo grupo en el cual este linaje constituye entre un tercio y la mitad de las muestras estuvo conformado por Salta, Jujuy, Tartagal, Belén y Santa María y finalmente las localidades restantes presentan una frecuencia menor a 28% de este linaje. En el eje de las ordenadas, que expresa el 24% de la variabilidad total, las diferencias más notables se atribuyen a un alto porcentaje del haplogrupo D en la ciudad de La Rioja (44,7%) y por otro, a los elevados porcentajes de los haplogrupos A y C en Villa Tulumaya y Chepes.

En base a estos resultados, se definieron 6 grupos para ensayar su validez estadística por medio de AMOVA. Tres grupos estuvieron formados por sólo una localidad (La Rioja, Villa Tulumaya y Chepes) y otros tres grupos involucraron a varias localidades: el primero formado por Maimará y La Quiaca, un segundo que incluye a Tartagal, Belén, Santa María, Salta y Jujuy y el último reuniendo a Mendoza, San Juan, Calingasta y Catamarca. El 11,24% de la varia-

bilidad observada se explica por diferencias entre grupos y sólo 0,31% corresponde a la variabilidad hallada entre poblaciones pertenecientes al mismo grupo. El 88,45% restante se explica por variabilidad intrapoblacional, un porcentaje esperado en cualquier población humana. Los tres valores resultaron además altamente significativos ( $p < 0,01$ ).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Para poder estimar la continuidad de los linajes maternos, se cuenta con dos vías de aproximación metodológica, por un lado el análisis a nivel molecular que permite discriminar el origen a nivel continental y por otro la información genealógica que, a pesar de proporcionar una menor profundidad temporal y una mayor probabilidad de error, dado que está sujeta a la memoria individual, ofrece un panorama de las tendencias migratorias a nivel local. Y en ese sentido nos permite aspirar a una definición regional del carácter local de los linajes maternos.

Desde el punto de vista molecular, en todas las localidades estudiadas el porcentaje de linajes maternos nativos superó 72%, representando en total 90,3% de las muestras. El aumento hacia el sur de los linajes provenientes de Europa y Medio Oriente concuerda con la información

histórica referida a los lugares preferenciales de instalación de los migrantes ultramarinos de los siglos XIX y XX. Según el censo de 1914, por ejemplo, el porcentaje de inmigrantes provenientes de Europa y Oriente Medio respecto del total de la población en Mendoza representaba más del doble (29%) que en San Juan (12%), mientras que en Salta y Jujuy los inmigrantes ultramarinos constituían 5% de la población y en La Rioja y Catamarca menos de 2% (elaboración propia sobre datos del Tercer Censo Nacional). Los porcentajes más altos de linajes africanos fueron hallados en localidades de las provincias de Mendoza y San Juan, coincidiendo con las rutas de paso del tráfico de esclavos que ingresaban al puerto de Buenos Aires con dirección a Chile y Perú (Guzmán, 2006). A la ciudad de Mendoza corresponde el valor más alto (7,14%), seguida de Villa Tulumaya (5,83%). Calingasta presenta muy bajo porcentaje de linajes europeos en relación a su ubicación en altas latitudes, caso particular que puede explicarse por el difícil acceso que caracteriza a esta localidad de frontera, ya que se ubica en un valle entre la cordillera y la precordillera. Es esperable que este límite natural haya desalentado la llegada de inmigrantes. Podría pensarse que lo mismo sería aplicable también para el caso de los linajes africanos, sin embargo el territorio dentro del cual se ubica Calingasta constituyó un lugar tradicional de paso entre la Argentina y Chile, conocido por ser un centro de contrabando de todo tipo de mercancías, inclusive de esclavos (Escolar, 2001). Así se podría explicar la relativamente alta proporción de linajes africanos (4%). En sintonía con los resultados alcanzados en este trabajo, Campaña et al. (2010) detectaron en Cuyo y Córdoba una mayor frecuencia de una anomalía congénita, la ploidactilia postaxial, cuya prevalencia es 10 veces mayor en poblaciones afrodescendientes que en poblaciones de ancestría europea (Frazier, 1960).

Por otra parte, la información genealógica permite constatar que para cada localidad, al menos en el 69% de los casos, la línea femenina de ancestría corresponde a un origen local, en sentido regional y en promedio para todas las localidades constituye 90% (Tabla 2). En los casos en que se registran porcentajes considerables de un origen no local de la línea materna en la información genealógica, éstos coinciden

con la información histórica que señala a los centros económicos como atractores de población de otras regiones, como sucede en Mendoza con los migrantes ultramarinos y con los trabajadores temporarios de la cosecha (Paredes, 2004). Es decir que tanto desde una perspectiva genética como desde la historia oral, se puede proponer una continuidad local para la mayoría de los linajes maternos en la región considerada, al tiempo que se constata que los fenómenos migratorios regionales son fácilmente identificables ya sea desde una perspectiva histórica como genealógica.

Seis de las poblaciones aquí informadas fueron analizadas previamente para establecer los haplogrupos de los linajes paternos (Ramallo et al., 2009), hallándose que en promedio un cuarto de los 563 varones analizados son portadores de linajes indígenas, aunque con notables variaciones regionales: mientras que las ciudades de Salta, Tartagal y San Salvador de Jujuy presentaron frecuencias relativamente altas de entre 33 y 45%, la fracción nativa se reduce a valores de 7-10% en La Rioja, Catamarca y Mendoza. Estos valores, junto al elevado porcentaje de linajes maternos nativos informado en este trabajo, concuerdan con el patrón de mestizaje sexo-asimétrico que ya ha sido demostrado en distintos países latinoamericanos (Dipierrri et al., 1998; Alves-Silva et al., 2000; Caravajal-Carmona et al., 2000; Sans et al., 2002; Bonilla et al., 2004; Marrero et al., 2007; Salas et al., 2008).

Otros autores han analizado la contribución continental de los linajes maternos en distintas regiones de la Argentina. En el trabajo de Bobillo et al. (2010), las frecuencias de haplogrupos mitocondriales nativos correspondientes a las regiones del Nordeste y del Sur (cerca de 66%), son más bajas que las aquí presentadas para el NOA y COA, no pudiéndose concluir si estas diferencias reflejan desigualdades regionales o son el resultado de una distinta estrategia de muestreo. En el trabajo de Salas et al. (2008), dicha frecuencia para la provincia de Córdoba asciende sólo al 57%, contrastando claramente con el trabajo de García y Demarchi (2009) orientado explícitamente a la población criolla, donde la fracción nativa representa 80%. El trabajo de Martínez-Marignac et al. (1999) en La Plata analiza una muestra de obreros y otra de universitarios, poniendo en evidencia las notables diferencias en

frecuencia de linajes nativos (72 vs. 32%, respectivamente) en diferentes grupos socio-económicos de una misma localidad. Los trabajos de Avena y colaboradores en el Área Metropolitana de Buenos Aires, Bahía Blanca, Comodoro Rivadavia y Esquel corresponden a muestreos hospitalarios y los porcentajes de linajes maternos nativos obtenidos son de 46%, 45%, 70% y 80%, respectivamente (Avena et al., 2006, 2007, 2009, 2010). En el trabajo del 2010 (Avena et al., 2010) se analizó además una submuestra del Área Metropolitana correspondiente a migrantes provenientes del Noroeste y Cuyo, obteniendo resultados que se acercan a los presentados aquí (80% y 63% de linajes maternos nativos, respectivamente). En todos los casos, los datos concuerdan con la información genealógica e histórica disponible para cada localidad o región que reflejan tanto el efecto de las diferencias regionales en el impacto de la migración ultramarina de los siglos XIX y XX, como el efecto de las migraciones internas hacia los centros con mayor oferta de trabajo.

En cuanto a la distribución de los linajes nativos, el aumento de la frecuencia del haplogrupo B en la región andina central ya ha sido señalado como un factor de estructuración en la región (Rodríguez-Delfin et al., 2001; García et al., 2006; Corella et al., 2007; Gayà-Vidal et al., 2011). Este patrón ha sido corroborado por los resultados de este trabajo, señalando además que los porcentajes más elevados corresponden a la región circumpuneña. Los vínculos estrechos de esta región con los territorios pertenecientes actualmente al vecino país de Bolivia se remontan atrás en el tiempo. Hacia el 700dC, por ejemplo, pertenecían al complejo arqueológico Yavi-Isla, que conformaba un circuito de interacción independiente de aquel conocido como Aguada establecido más al sur (Mandrini, 2008).

De la diferenciación entre los grupos restantes se desprende que la localidad de San Fernando del Valle de Catamarca se asemeja más a las localidades de Mendoza, San Juan y Calingasta, pertenecientes a la región de Cuyo, que a las restantes localidades del NOA. Recordemos que las regiones histórico-geográficas denominadas NOA y Cuyo se corresponden con la división administrativa en tiempos coloniales, estando la primera integrada por las provincias de Santiago del Estero, Tucumán, La Rioja, Catamarca, Salta y Jujuy cuyas capitales pertenecían a la

gobernación del Tucumán; mientras que la segunda comprende los territorios de Mendoza, San Juan y San Luis que pertenecieron originalmente a la Capitanía General de Chile y luego, con la fundación del Virreinato del Río de la Plata, a la gobernación de Cuyo. Esta división territorial no se corresponde con la variabilidad mitocondrial en la región.

La alta frecuencia del haplogrupo D en La Rioja merece ser analizada con mayor detalle. Dado que se trata de una ciudad capital, disminuye la probabilidad de seleccionar parientes cercanos dentro de la misma población y el tamaño muestral es uno de los más altos en este trabajo, descartándose un posible sesgo debido al muestreo. Se postula, por el contrario, que el elevado porcentaje del haplogrupo D en la localidad de La Rioja responde a un fenómeno poblacional con profundidad temporal en el área, cuyas características sólo podrán ser abordadas cuando se cuente con datos de mayor poder de resolución.

Villa Tulumaya y Mendoza, pese a estar separadas por sólo 30km, presentan una marcada diferencia en la distribución de haplogrupos nativos, distinguiéndose la primera por un elevado porcentaje del haplogrupo A (29%). Esta particularidad puede ser una característica del pueblo originario Huarpe, ya que Villa Tulumaya es la cabecera del departamento de Lavalle, donde se encuentran las Lagunas de Guanacache y en momentos en que los huarpes eran trasladados en forma compulsiva hacia Chile por los encomenderos, muchos huyeron encontrando refugio en esta región (Lobos, 2004). A pesar de que durante mucho tiempo la identidad indígena de los pobladores de la zona fue negada como proyecto del Estado Nacional (Katzer, 2009), el departamento de Lavalle es hoy en día uno de los lugares con mayor presencia Huarpe reconocida. En Mendoza capital, por otra parte confluye población que procede de distintos puntos de la provincia, incluso desde el sur donde los pueblos descriptos etnográficamente, los Puelches, constituyeron una entidad claramente distinta.

Se concluye que el análisis de la población cosmopolita actual constituye una alternativa válida de acceso al conocimiento de los linajes maternos nativos y su distribución espacial, siempre y cuando se considere la información histórica y genealógica como control de los efectos de las migraciones interregionales.

## AGRADECIMIENTOS

A todos aquellos que aceptaron participar de este estudio, donando su muestra y proveyendo información genealógica. A los directivos y especialmente al personal de los hospitales donde trabajamos, cuya colaboración fue indispensable. A Felicitas Fonseca, Angelina García, Cecilia Castro, Emilia Pérez, Luciana Carrera y Mercedes Santos que nos acompañaron como voluntarias durante las campañas.

## LITERATURA CITADA

- Alfaro EL, Dipierri JE, Gutiérrez N, Vullo CM. 2004. Frecuencias génicas y haplotípicas del sistema HLA en el Noroeste Argentino. *Antropo* 6:15-23.
- Alvarez-Iglesias V, Jaime J, Carracedo A, Salas A. 2007. Coding region mitochondrial DNA SNPs: targeting east Asian and native American haplogroups. *Forensic Sci Int Genet* 1:44-55.
- Alves-Silva J, Ferreira ACS, da Silva Santos M, Bandelt JH, Guimara PEM, Pena SDJ, Ferreira Prado V. 2000. The ancestry of Brazilian mtDNA lineages. *Am J Hum Genet* 67:444-461.
- Avena SA, Goicoechea AS, Bartomioli M, Fernández V, Cabrera A, Dugoujon JM, Dejean CB, Fabrykant G, Carnese FR. 2007. Mestizaje en el sur de la región pampeana (Argentina). Su estimación mediante el análisis de marcadores proteicos y moleculares uniparentales. *Rev Arg Antrop Biol* 9(2):56-76.
- Avena SA, Goicoechea AS, Dugoujon JM, Rey J, Dejean CB, Carnese FR. 2006. Mezcla génica en la Región Metropolitana de Buenos Aires. *Medicina* 66:113-118.
- Avena SA, Goicoechea A, Rey J, Agosti J, Carnese FR. 1999. Análisis de la participación del componente indígena en una muestra hospitalaria de la ciudad de Buenos Aires. *Rev Arg Antrop Biol* 2:211-225.
- Avena SA, Parolin ML, Boquet M, Dejean CB, Postillone MB, Alvarez Trentini Y, Di Fabio Rocca F, Mansilla F, Jones L, Dogoujon JM, Carnese FR. 2010. Mezcla génica y linajes uniparentales en Esquel (Provincia de Chubut): su comparación con otras muestras poblacionales argentinas. *BAG, J Basic Appl Genet* 21(1):1-14.
- Avena SA, Parolin ML, Dejean C, Ríos Part MC, Fabrikant G, Goicoechea AS, Dugoujon JM, Carnese FR. 2009. Mezcla génica y linajes uniparentales en Comodoro Rivadavia (provincia de Chubut, Argentina). *Rev Arg Antrop Biol* 11(1):25-41.
- Bailliet G, Rothhammer F, Carnese FR, Bravi CM, Bianchi NO. 1994. Founder mitochondrial haplotypes in Amerindian populations. *Am J Hum Genet* 54:27-33.
- Batista dos Santos SE, Rodrigues JD, Ribeiro-dos-Santos AK, Zago MA. 1999. Differential contribution of indigenous men and women to the formation of an urban population in the Amazon region as revealed by mtDNA and Y-DNA. *Am J Phys Anthropol* 109:175-180.
- Benclowicz JD. 2011. Aportes para la historia del norte de Salta: conformación y desarrollo de las localidades de Tartagal y General Mosconi durante la primera mitad del siglo XX. *Andes* 22(1). Disponible en: [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1668-80902011000100005&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1668-80902011000100005&lng=es&nrm=iso)
- Bobillo MC, Zimmermann B, Sala A, Huber G, Röck A, Bandelt HJ, Corach D, Parson W. 2010. Amerindian mitochondrial DNA haplogroups predominate in the population of Argentina: towards a first nationwide forensic mitochondrial DNA sequence database. *Int J Legal Med* 124(4):263-268.
- Bonato SL, Salzano F M. 1997. Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the new world. *Am J Hum Genet* 61:1413-1423.
- Bonilla C, Bertoni B, González S, Cardoso H, Brum-Zorrilla N, Sans M. 2004. Substantial native American female contribution to the population of Tacuarembó, Uruguay, reveals past episodes of sex-biased gene flow. *Am J Hum Biol* 16:289-297.
- Bravi CM, Sans M, Bailliet G, Martínez-Marignac VL, Portas M, Barreto I, Bonilla C, Bianchi NO. 1997. Characterization of mitochondrial DNA and Y-chromosome haplotypes in a Uruguayan population of African ancestry. *Hum Biol* 69(5):641-652.
- Campaña H, Pawluk MS, López Camelo JS. 2010. Prevalencia al nacimiento de 27 anomalías congénitas seleccionadas, en 7 regiones geográficas de Argentina. *Arch Argent Pediatr* 108(5):409-417.
- Campbell MC, Tishkoff SA. 2010. The evolution of human genetic and phenotypic variation in Africa. *Curr Biol* 20(4):166-173.
- Carvajal-Carmona LG, Ophoff R, Service S, Hartiala J, Molina J, Leon P, Ospina J, Bedoya G, Freimer N, Ruiz-Linares A. 2003. Genetic demography of Antioquia (Colombia) and the central valley of Costa Rica. *Hum Genet* 112:534-541.
- Carvajal-Carmona LG, Soto ID, Pineda N, Ortiz-Barrientos D, Duque C, Ospina-Duque J, McCarthy M, Montoya P, Alvarez VM, Bedoya G, Ruiz-Linares A. 2000. Strong Amerind/white sex bias and a possible Sephardic contribution among the founders of a population in NW Colombia. *Am J Hum Genet* 67:1287-1295.
- Castro de Guerra D, Pérez CF, Izaguirre MH, Barahona EA, Larralde AR, Lugo MV. 2011. Gender differences in ancestral contribution and admixture in Venezuelan populations. *Hum Biol* 83(3):345-361.
- Corach D, Lao O, Bobillo C, van Der Gaag K, Zuniga S, Vermeulen M, van Duijn K, Goedbloed M, Vallone PM, Parson W, de Knijff P, Kayser M. 2010. Inferring continental ancestry of argentineans from autosomal, Y-chromosomal and mitochondrial DNA. *Ann Hum Genet* 74(1):65-76.
- Corella A, Bert F, Pérez-Pérez A, Gené M, Turbón D. 2007. Mitochondrial DNA diversity of the Amerindian populations living in the Andean piedmont of Bolivia: Chimane, Mosenet, Aymara and Quechua. *Ann Hum Biol* 34(1):34-55.
- Devoto F. 2003. Historia de la inmigración en la Argentina. Buenos Aires: Grijalbo/Mondadori.
- Dipierri JE, Alfaro E, Martínez-Marignac VL, Bailliet G, Bravi CM, Cejas S, Bianchi NO. 1998. Paternal directional mating in two Amerindian subpopulations located at different altitudes in Northwestern Argentina. *Hum Biol* 70(6):1001-1010.
- Escolar D. 2001. Subjetividad y estatalidad: usos del pasado y pertenencias indígenas en Calingasta. En: Bandieri S. coordinadora. Cruzando la cordillera... La frontera argentino-chilena como espacio social. Neuquén: Centro de Estudios de Historia Regional (CEHIR), Facultad de Humanidades, Universidad Nacional del Comahue. p 141-165.
- Excoffier L, Smouse P, Quattro J. 1992. Analysis of molecu-

- lar variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 31:479-491.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinform Online* 1:47-50.
- Fagundes NJ, Kanitz R, Bonatto SL. 2008a. A reevaluation of the Native American mtDNA genome diversity and its bearing on the models of early colonization of Beringia. *PLoS One* 3(9):e3157.
- Fagundes NJ, Kanitz R, Eckert R, Valls AC, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva WA Jr, Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SE, Petzl-Erler ML, Bonatto SL. 2008b. Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *Am J Hum Genet* 82(3):583-592.
- Frazier TM. 1960. A note on race-specific congenital malformation rates. *Am J Obstet Gynecol* 80:184-185.
- Fuselli S, Tarazona-Santos E, Dupanloup I, Soto A, Luiselli D, Pettener D. 2003. Mitochondrial DNA diversity in South America and the genetic history of Andean highlanders. *Mol Biol Evol* 20:1682-1691.
- García A, Demarchi DA. 2006. Linajes parentales amerindios en poblaciones del norte de Córdoba. *Rev Arg Antropol Biol* 8(1):57-71.
- García A, Demarchi DA. 2009. Incidence and distribution of Native American mtDNA haplogroups in central Argentina. *Hum Biol* 81(1):59-69.
- García F, Moraga M, Vera S, Henríquez H, Llop E, Aspillaga E, Rothhammer F. 2006. mtDNA microevolution in Southern Chile's archipelagos. *Am J Phys Anthropol* 129:473-481.
- Gayà-Vidal M, Moral P, Saenz-Ruales N, Gerbault P, Tonasso L, Villena M, Vasquez R, Bravi CM, 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. *Am J Phys Anthropol* 145(2):215-230.
- Guzmán F. 2006. Africanos en la Argentina: una reflexión desprevenida. *Andes* 17:197-238.
- Horai S, Kondo R, Nakagawa-Hattori Y. 1993. Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mitochondrial DNA. *Mol Biol Evol* 10:23-47.
- Katzner L. 2009. El mestizaje como dispositivo biopolítico. En: Tamagno L. compiladora. *Pueblos indígenas. Interculturalidad, colonialidad, política*. Buenos Aires: Biblos. p 59-75.
- Kayser M. 2010. The human genetic history of Oceania: near and remote views of dispersal. *Curr Biol* 20:194-201.
- Larrouy A. 1927. Documentos del archivo de Indias para la historia del Tucumán. Buenos Aires: LJ Rosso y Cía.
- Lewis CM Jr, Tito RY, Lizárraga B, Stone AC. 2005. Land, language, and loci: mtDNA in Native Americans and the genetic history of Peru. *Am J Phys Anthropol* 127:351-360.
- Lobos N. 2004. Para pensar la identidad cultural en el desierto de Lavalle. *Confluencia* 1(4):199-221.
- Majumder PP. 2010. The human genetic history of South Asia. *Curr Biol* 20:184-187.
- Malhi RS, Cybulski JS, Tito RY, Johnson J, Harry H, Dan C. 2010. Brief communication: mitochondrial haplotype C4c confirmed as a founding genome in the Americas. *Am J Phys Anthropol* 141(3):494-497.
- Mandrini R. 2008. *La Argentina aborigen. De los primeros pobladores a 1910*. Buenos Aires: Siglo XXI Editores.
- Marrero AR, Bravi C, Stuart S, Long JC, Pereira das Neves Leite F, Kommers T, Carvalho CMB, Pena SDJ, Ruiz-Linares A, Salzano FM, Bortolini MC. 2007. Pre- and post-Columbian gene and cultural continuity: the case of the Gaucho from southern Brazil. *Hum Hered* 64(3):160-171.
- Martínez H, Rodríguez-Laralde A, Izaguirre MH, Castro de Guerra D. 2007. Admixture estimates for Caracas, Venezuela, based on autosomal, Y-chromosome, and mtDNA markers. *Hum Biol* 79(2):201-213.
- Martínez-Marignac VL, Bravi CM, Lahitte HB, Bianchi NO. 1999. Estudio del ADN mitocodrial de una muestra de la ciudad de La Plata. *Rev Arg Antropol Biol* 2:281-300.
- Martínez-Marignac VL, Valladares A, Cameron E, Chan A, Perera A, Globus-Goldberg R, Wachter N, Kumate J, McKeigue P, O'Donnell D, Shriver MD, Cruz M, Parra EJ. 2007. Admixture in Mexico City: implications for admixture mapping of Type 2 diabetes genetic risk factors. *Hum Genet* 120(6):807-819.
- Michel AV, Savic E. 2003. Una cuestión de "altura": la Gobernación de Los Andes y San Antonio de los Cobres (1900-1943). En: Benedetti A, compilador. *Puna de Atacama. Sociedad, economía y frontera*. Córdoba: Alción. p 105-135.
- Morales J, Dipierri JE, Alfaro E, Bejarano IF. 2000. Distribution of the ABO system in the Argentine Northwest: miscegenation and genetic diversity. *Interciencia* 25:378-386.
- Motti JMB. 2010. Detrás del consentimiento informado. *Int J Bio-Anthrop Pr* 1:15-18.
- Paredes A. 2004. Los inmigrantes en Mendoza. En: Roig A, Lacoste P, Saltari MC, compiladores. *Mendoza a través de su historia*. Mendoza: Caviar Bleu. p 208-244.
- Perego UA, Achilli A, Angerhofer N, Accetturo M, Pala M, Olivieri A, Kashani BH, Ritchie KH, Scozzari R, Kong QP, Myres NM, Salas A, Semino O, Bandelt H-J, Woodward SR, Torroni A. 2009. Distinctive Paleo-Indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. *Curr Biol* 19(1):1-8.
- Perego UA, Angerhofer N, Pala M, Olivieri A, Lancioni H, Kashani BH, Carossa V, Ekins JE, Gómez-Carballa A, Huber G, Zimmermann B, Corech D, Babduri N, Panara F, Myres NM, Parson W, Semino O, Salas A, Woodward SR, Achilli A, Torroni A. 2010. The initial peopling of the Americas: a growing number of founding mitochondrial genomes from Beringia. *Genome Res* 20:1174-1179.
- Ramallo V, Mucci JM, García A, Muzzio M, Motti JMB, Santos MR, Pérez ME, Alfaro EL, Dipierri JE, Demarchi DA, Bravi CM, Bailliet G. 2009. Comparison of Y-chromosome haplogroup frequencies in eight provinces of Argentina. *For Sci Int: Genet Suppl Series* 2:431-432.
- Raymond M, Rousset F. 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49(6):1280-1283.
- Ribeiro-dos-Santos AK, Carvalho BM, Feio-dos-Santos AC, Batista dos Santos SE. 2007. Announcement of population data nucleotide variability of HV-I in Afro-descendants populations of the Brazilian Amazon region. *For Sci Int* 167:77-80.
- Rodríguez-Defin LA, Rubin-de-Celis VE, Zago MA. 2001. Genetic diversity in an Andean population from Peru and regional migration patterns of Amerindians in South America: data from Y chromosome and mitochondrial DNA. *Hum Hered* 51:97-106.
- Rohlf FJ. 2000. *NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.11s*. Nueva York: Exeter Publishing Ltd.
- Rojas W, Parra MV, Campo O, Caro MA, Lopera JG, Arias W, Duque C, Naranjo A, García J, Vergara C, Lopera

- J, Hernandez E, Valencia A, Caicedo Y, Cuartas M, Gutierrez J, López S, Ruiz-Linares A, Bedoya G. 2010. Genetic make up and structure of Colombian populations by means of uniparental and biparental DNA markers. *Am J Phys Anthropol* 143:13-20.
- Rosenzvalg E. 1986. Historia social de Tucumán y del azúcar. Tucumán: Universidad Nacional de Tucumán.
- Salas A, Jaime JC, Álvarez-Iglesias V, Carracedo Á. 2008. Gender bias in the multiethnic genetic composition of central Argentina. *J Hum Genet* 53:662-674.
- Sans M, Weimer TA, Franco MH, Salzano FM, Betancor N, Alvarez I, Bianchi NO, Chakraborty R. 2002. Unequal contributions of male and female gene pools from parental populations in the African descendants of the city of Melo, Uruguay. *Am J Phys Anthropol* 18(1):33-44.
- Schurr TG, Ballinger SW, Gan YY, Hodge JA, Merriwether DA, Lawrence DN, Knowler WC, Weiss KM, Wallace DC. 1990. Amerindian mitochondrial DNAs have rare Asian mutations at high frequencies, suggesting they derived from four primary maternal lineages. *Am J Hum Genet* 46(3):613-623.
- Soares P, Achilli A, Semino O, Davies W, Macaulay V, Bandelt HJ, Torroni A, Richards MB. 2010. The archaeogenetics of Europe. *Curr Biol* 20:174-183.
- Stoneking M, Delfin F. 2010. The human genetic history of East Asia: weaving a complex tapestry. *Curr Biol* 20:188-193.
- Tamm E, Kivisild T, Reidla M, Metspalu M, Smith DG, Mulligan CJ, Bravi CM, Rickards O, Martinez-Labraga C, Khusnutdinova EK, Fedorova SA, Golubenko MV, Stepanov VA, Gubina MA, Zhadanov SI, Ossipova LP, Damba L, Voevoda MI, Dipierri JE, Villemis R, Malhi RS. 2007. Beringian standstill and spread of Native American founders. *PLoS One* 2(9):e829.
- Tercer Censo Nacional: Levantado el 1° de junio de 1914. Tomo 2: Población. 1916-1917. Buenos Aires: Talleres Gráficos de LJ Rosso y Cía.
- Torroni A, Schurr TG, Cabell MF, Brown MD, Neel JV, Larsen M, Smith DG, Vullo CM, Wallace DC. 1993. Asian affinities and continental radiation of the four founding Native American mtDNAs. *Am J Hum Genet* 53:563-590.
- Wallace DC, Garrison K, Knowler WC. 1985. Dramatic founder effects in Amerindian mitochondrial DNAs. *Am J Phys Anthropol* 68(2):149-155.
- Wang S, Ray N, Rojas W, Parra MV, Bedoya G, Gallo C, Poletti G, Mazzotti G, Hill K, Hurtado AM, Camrena B, Nicolini H, Klitz W, Barrantes R, Molina JA, Freimer NB, Bortolini MC, Salzano FM, Petz-Erler ML, Tsuneto LT, Dipierri JE, Alfaro EL, Bailliet G, Bianchi NO, Llop E, Rothhammer F, Excoffier L, Ruiz-Linares A. 2008. Geographic patterns of genome admixture in Latin American mestizos. *PLoS Genet* 4(3):e1000037.