

# VARIABILIDAD GENÉTICA MITOCONDRIAL: COMPARACIÓN DE MUESTRAS DE DOS SITIOS ARQUEOLÓGICOS DEL NOROESTE ARGENTINO

Cristina B. Dejean<sup>1,2\*</sup>, Verónica Seldes<sup>3,4</sup>, María G. Russo<sup>2,4</sup>, Fanny Mendisco<sup>5</sup>, Christine Keyser<sup>6</sup>, Bertrand Ludes<sup>6</sup> y Francisco R. Carnese<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup>Sección de Antropología Biológica. Instituto de Ciencias Antropológicas. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires. CABA. Argentina

<sup>2</sup>Laboratorio de Antropología Biológica. Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas. CEBBAD. Fundación Félix de Azara. Universidad Maimónides. CABA. Argentina

<sup>3</sup>Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano (INAPL). CABA. Argentina

<sup>4</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Argentina

<sup>5</sup>Université de Bordeaux. CNRS. Talence. France

<sup>6</sup>Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire. Institut de Médecine Légale. Université de Strasbourg. CNRS. Strasbourg. France

**PALABRAS CLAVE** ADN antiguo; diversidad mitocondrial; Pampa Grande; Los Amarillos

**RESUMEN** Pampa Grande (PG) y Los Amarillos (LA) son dos sitios arqueológicos del noroeste argentino (NOA), en los que el estudio de ADN antiguo ha permitido determinar el sexo de los individuos y analizar los linajes paternos y maternos presentes. PG (Salta) se ha adjudicado al Período Formativo y LA ubicado en la Quebrada de Humahuaca (Jujuy), habría tenido una masiva ocupación hacia el Período de Desarrollos Regionales. El objetivo de este trabajo es comparar ambos sitios en cuanto a su diversidad genética analizando los haplogrupos y haplotipos de ADN mitocondrial estudiados en dichas poblaciones. Se incluyeron en el análisis 19 individuos de PG y 18 de LA. Al analizar los

linajes mitocondriales, se observa que los únicos haplogrupos compartidos entre ambas poblaciones son los haplogrupos A2 y D1, encontrados habitualmente en poblaciones amerindias. Por otro lado, no se detectó el haplogrupo B2 en LA, ni el C1 en PG. Los análisis de variación génica realizados a partir de la Región Hipervariable I indican una diferenciación genética significativa entre ambos sitios, siendo PG el más variable. Mecanismos microevolutivos asociados a la distancia geográfica y temporal parecen haber moldeado la diversidad intra e interpoblacional entre estos dos sitios prehispánicos del NOA. *Rev Arg Antrop Biol* 16(1):05-16, 2014.

**KEY WORDS** ancient DNA; mitochondrial diversity; Pampa Grande; Los Amarillos

**ABSTRACT** Pampa Grande (PG) and Los Amarillos (LA) are two archaeological sites in northwestern Argentina for which the sex of the individuals was determined and maternal and paternal lineages were analyzed by means of ancient DNA studies. PG (Salta province) is attributed to the Formative Period and LA (Quebrada de Humahuaca, Jujuy) would have been massively occupied in the Regional Developments Period. The aim of this work is to compare both sites in terms of their genetic diversity by analyzing mitochondrial haplogroups and haplotypes studied in both populations. In the analysis, 19 individuals from PG and 18 from

LA were included. Studying mitochondrial lineages, we observed the absence of haplogroups B2 in LA and C1 in PG; while only A2 and D1, usually found in Native American populations, were shared by the sites. All genetic variation analyses considering the Hypervariable Region I indicate a significant genetic differentiation between the sites, with PG having the highest variability. Micro-evolutionary mechanisms associated to geographical and temporal distances may have shaped the intra and interpopulation diversity of these two Pre-hispanic sites from northwestern Argentina. *Rev Arg Antrop Biol* 16(1):05-16, 2014.

Los estudios sobre el noroeste argentino (NOA) han sido, desde principios del siglo pasado, un eje central en las investigaciones arqueológicas en nuestro país dando cuenta de ello las numerosas publicaciones que registraron, con diferente grado de sistematicidad, la riqueza socio-cultural que desde muy temprano muestra la región. Los indicios de poblamiento datan del período arcaico hace aproximadamente 11000 años, cuando grupos con un sistema de subsistencia basado en la caza y la recolección ocuparon parte

Financiamiento: UBACyT 20020100100072; CONICET PIP 02511; Fundación Félix de Azara. Universidad Maimónides.

\*Correspondencia a: Cristina B. Dejean. Sección de Antropología Biológica. Instituto de Ciencias Antropológicas. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires. Puán 480 oficina 407. C1406CQJ CABA. Argentina. E-mail: dejeancr@gmail.com

Recibido 8 Marzo 2013; aceptado 23 Septiembre 2013

doi: 10.17139/raab.2014.0016.01.02

del territorio (Aschero, 2000), asentándose en reparos rocosos empleados también para el entierro de los difuntos, como es el caso de Huachichocana (Fernández Distel, 1986) e Inca Cueva (Aschero, 1984), por citar algunos ejemplos. Estos hallazgos dan cuenta de la existencia de contacto con otros pueblos desde tiempos tempranos, evidenciado por la presencia de elementos culturales provenientes de otras regiones como plumas de aves tropicales de los valles orientales o yungas y moluscos de la costa del Pacífico (Fernández Distel, 1986; Yacobaccio, 1997; Aschero, 2000).

Las primeras sociedades sedentarias, con presencia de agricultura y domesticación de animales y el surgimiento de tecnologías como la cerámica, dan cuenta de nuevas estrategias adaptativas y son reconocidas con el nombre de Sociedades Formativas (Olivera, 2001), período también conocido como Agroalfarero Temprano (900aC-900dC). Diversos grupos coexistieron caracterizados por la ausencia de desigualdades sociales estructurales y de un poder centralizado (Nielsen, 2001).

Numerosos cambios socioculturales se fueron generando en los grupos del NOA dando lugar al período conocido como Desarrollos Regionales (900-1430dC), observándose un incremento en la cantidad de sitios y en la densidad edilicia de los mismos, la intensificación de los bienes de subsistencia y cambios en los diseños y morfologías de la cerámica y los materiales líticos. Hacia el 1200dC se habría intensificado el proceso de cambio social y por ende la forma de vida de los pueblos surandinos, probablemente influenciado por la denominada Anomía Climática Medieval, que implicó reiteradas sequías (Thompson et al., 1985; Shimada et al., 1991; Fritz et al., 2004) las que habrían generado una disminución en la disponibilidad de recursos (Nielsen, 2002). Como consecuencia de esto habrían surgido competencias interregionales por el acceso y control de los recursos, relocalizaciones y mayor concentración de las poblaciones, intensificación de la explotación agropastoril e incremento de los sistemas de intercambio de bienes (Nielsen, 2001; Gheggi y Seldes, 2012).

Las dinámicas acerca del origen, asentamiento y poblamiento de las diversas regiones sudamericanas vienen siendo estudiadas desde los años '80 también por la genética. Sus aportes

a los estudios de antropología biológica, a través de diversos marcadores genéticos, permiten inferir no sólo la diversidad genética de las poblaciones estudiadas sino que también aportan información sobre el momento y el lugar del origen del hombre americano. Al analizar los datos de ADN mitocondrial para todo el continente americano, se ha determinado que han sido cinco los haplogrupos fundadores: A, B, C, D y X en Norteamérica y los primeros cuatro para Sudamérica, donde la presencia del haplogrupo X hasta el momento, no ha podido ser demostrada en poblaciones del pasado ni actuales (O'Rourke y Raff, 2010; Reich et al., 2012).

A partir de la migración inicial postulada entre 20000 y 15000 años AP, con una o varias oleadas según distintos autores (Schurr, 2004; Tamm et al., 2007; Goebel et al., 2008; O'Rourke, 2009; Perego et al., 2009; Perez, 2011), diversos modelos intentan describir la distribución de individuos hacia zonas con mayores recursos como Centroamérica y el Amazonas hacia el 13000 AP (Grosjean et al., 2007; Meggers, 2007), facilitándose la travesía de los primeros grupos cazadores recolectores a través de los corredores paralelos a ambos lados de la cordillera de los Andes en una fecha cercana a los 13000-10000 AP (Yacobaccio, 1997; Lanata et al., 2008).

En los primeros momentos de ocupación en Sudamérica, la baja demografía sugiere que la deriva genética debe haber sido el mecanismo evolutivo preponderante en actuar sobre la frecuencia de los distintos haplogrupos mitocondriales y por ello su distribución resultaría aleatoria, aunque existen evidencias de una pérdida de variabilidad hacia el cono sur. Por ejemplo, la distribución de haplogrupos muestra a los cuatro fundadores en el norte y la región del Amazonas (Ribeiro-Dos-Santos et al., 1996; Kemp et al., 2009; Fehren-Schmitz et al., 2010), mientras que en algunos sitios de los Andes centro-sur se registra la ausencia de ciertos linajes (Moraga et al., 2005; Silva et al., 2008; Carnese et al., 2010; Casas-Vargas et al., 2011) y finalmente, una pérdida notoria de A y B en el extremo sur del continente; por ejemplo en Tierra del Fuego, en muestras históricas y prehispánicas sólo se determinaron los haplogrupos C y D (Lalueza-Fox et al., 1997; García-Bour et al., 2004; Dejean et al., 2008). En otro trabajo

que abarca la región central de nuestro país, en particular la provincia de Córdoba, con muestras provenientes de museos correspondientes a distintas temporalidades se registra la existencia de los cuatro haplogrupos, con variaciones en la distribución a nivel temporal y espacial (Nores y Demarchi, 2011).

El análisis de la distribución de los linajes maternos en las poblaciones prehispánicas permite realizar inferencias acerca de las dinámicas poblacionales como las descritas en el NOA. Hasta el momento existen únicamente dos trabajos sobre ADN antiguo a nivel poblacional publicados para épocas preincaicas en la región. Estos analizan muestras de dos sitios en los cuales ha sido posible obtener datos de linajes uniparentales (ADN mitocondrial y cromosoma Y) y de algunos marcadores nucleares. Pampa Grande (PG) (Carnese et al., 2010), un sitio en la serranía Las Pirguas (Dpto. Guachipas, provincia de Salta) con una datación que lo ubica en el período Formativo y Los Amarillos (LA) ubicado en la Quebrada de Humahuaca (Jujuy) (Mendisco et al., 2011), que por los fechados obtenidos y los hallazgos culturales, tendría una masiva ocupación hacia finales del Período de Desarrollos Regionales (PDR).

Cada muestra representa un momento diferente en la historia del NOA. PG fue adscrita a un momento de asentamiento de las poblaciones viviendo cerca de los recursos en pequeños grupos o comunidades y según las evidencias arqueológicas, con relaciones de intercambio entre ellos (Tarragó y De Lorenzi, 1976; DeMarrais, 2001). Las investigaciones no permiten evaluar la naturaleza del asentamiento postulándose que podría tratarse de espacios segregados de entierro, aunque no se descarta la presencia de espacios domésticos. La proveniencia de estos grupos, esto es, si se trataba de comunidades cercanas que enterraban a sus difuntos en las cuevas y aleros o si por el contrario era un área de congregación de diversos grupos, no pudo ser establecida hasta el momento.

En el caso de LA, la pertenencia al PDR señala la presencia de mayor cantidad de población conviviendo en un mismo espacio comparado con períodos anteriores (Nielsen, 2001). Las investigaciones realizadas en el sitio (Nielsen, 2001; Taboada y Angiorama, 2003a, b; Angiorama, 2005) señalan la costumbre de

enterrar a los difuntos en los espacios domésticos, muchas veces durante su utilización como vivienda y otras, en momentos posteriores al abandono de las mismas.

Considerando lo descripto hasta el momento, el objetivo de este trabajo es realizar un estudio comparativo de la diversidad genética a nivel del ADN mitocondrial antiguo a partir de los haplogrupos y haplotipos determinados previamente en muestras de estos sitios arqueológicos, teniendo en cuenta las distancias geográfica y temporal existentes entre ambos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Pampa Grande

Se encuentra ubicado entre las serranías de Las Pirguas y el Alto del Rodeo (25° 46'S y 65° 24'O) (Fig. 1), formando parte del departamento de Guachipas (Salta), a una altura de 2500 a 3000msnm, en las estribaciones orientales de la Sierra de Carahuasi ocupando una posición intermedia entre la región Valliserrana y las Selvas Occidentales (González, 1972; Baldini et al., 1998). Geográficamente pertenece a la región de las Sierras Subandinas (Baffi y Torres, 1993).

PG fue excavado por J.B. Ambrosetti quien encontró 4 sitios con diversos momentos de ocupación, registrando asentamientos tempranos con cerámica Candelaria y tardíos con cerámica Santamariana (Ambrosetti, 1906). Posteriormente F. Aparicio realizó excavaciones en la cueva denominada El Pilón (Aparicio, 1941), encontrando restos humanos, algunos con momificación natural y urnas funerarias, entre otros elementos 10 cráneos y 8 mandíbulas recuperados en esta ocasión, fueron analizados por Constanzó (1941).

Las Pirguas un conjunto de cuevas y cavernas, fueron excavadas por A. Rex González entre los años 1969 y 1971. Fue asignado a la cultura Candelaria (500-600dC), con un fechado de 1310±40AP (Beta 200032) que, calibrado con dos desvíos estándar define una ocupación para el sitio de 650-780dC, ubicándolo en el Período Formativo (Carnese et al., 2010).

Las Pirguas es conocido por sus entierros en abrigos y cavernas. Allí se identificaron diferentes modalidades de entierro: directos, en urna,

en cista e incinerados. De estos entierros se recuperaron 120 individuos, aproximadamente y 15 cuerpos con momificación natural distribuidos en siete sitios (Los Aparejos en los faldeos de La Pirgua Chica, El Litro en la quebrada de Las Cuevitas, Cavernas II, III y V de la misma quebrada y Cavernas I y IV en la quebrada del Lampazar).

Junto a los restos óseos se halló acompañamiento mortuario compuesto por cestería, textiles, objetos de madera, piedra, algunas piezas de metal y abundantes restos orgánicos de plantas alimenticias. Entre las piezas cerámicas se recuperaron en su mayoría piezas de estilo Candelaria aunque se hallaron algunos tipos correspondientes a Ciénaga final (Baffi y Torres, 1993).

La ausencia de evidencia de ocupación de tipo doméstico llevó a postular que se trata de un sitio utilizado especialmente para el entierro, aunque se ha planteado que algunos de los abrigos tuvieron ocupaciones temporarias (Baffi y Cocilovo, 1989; Baffi et al., 1996).

El estudio de los restos óseos humanos indica que se trataría de una única población en sentido biológico, con importante reducción del dimorfismo sexual que podría estar reflejando eventos de estrés nutricional (Baffi y Cocilovo,

1989). Por otra parte, la presencia de traumas en los cráneos en elevada frecuencia, estaría indicando que esta población estuvo sometida, independientemente del sexo, a situaciones de conflicto social (Baffi et al., 1996).

Los análisis genéticos se realizaron sobre muestras provenientes de la caverna El Litro, las cavernas II y V de la quebrada de Las Cuevitas, la caverna IV de la quebrada del Lampazar y el abrigo rocoso denominado Los Aparejos. Se estudiaron 21 restos óseos (fragmentos de fémur izquierdo), de los cuales se pudieron analizar las secuencias de 19 individuos: tres de la caverna II y cuatro en cada una de las restantes (Carnese et al., 2010). La técnica de extracción y secuenciación de la región hipervariable 1 (RHVI) del ADN mitocondrial se detalla en el trabajo de Carnese et al. (2010). Los restos se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata.

### Los Amarillos

El sitio se encuentra ubicado en el sector medio de la quebrada de Humahuaca, Jujuy (23° 21' 34,96"S y 65° 22' 55,69"O) (Fig. 1), la cual

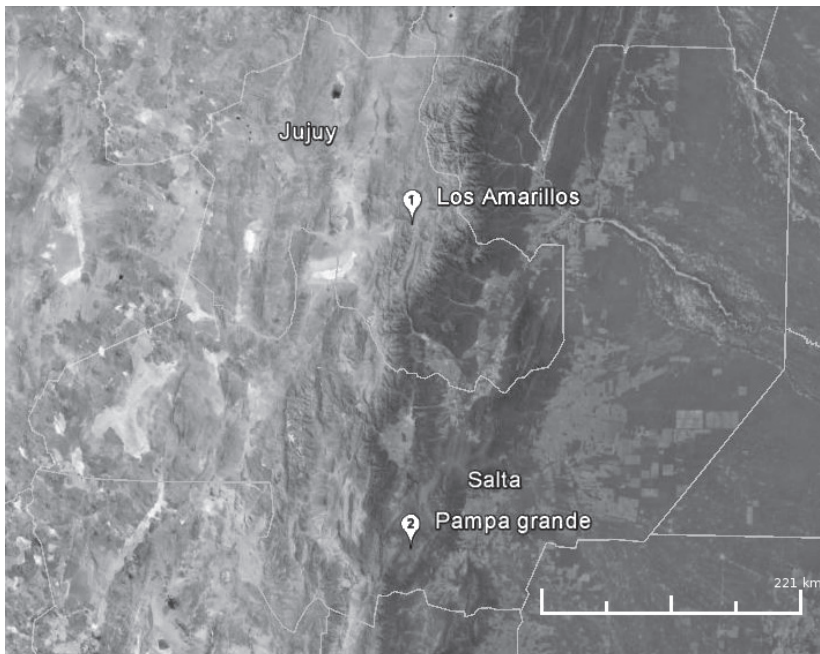


Fig. 1. Ubicación de Los Amarillos (1) y Pampa Grande (2).

tiene un recorrido N-S de 100km aproximadamente y cuya historia ocupacional se remonta al período Arcaico (Nielsen, 2001). Ubicado sobre una meseta elevada de la margen izquierda del Río Yakoraite, tiene una extensión de 10 hectáreas y constituye lo que se conoce como Pukara o gran conglomerado.

LA posee una estructura interna compleja (Fig. 2) con espacios públicos, residenciales, redes de circulación interna, zonas de abastecimiento y de descarte (basurales). De acuerdo a las distintas excavaciones realizadas, no habría existido un área segregada para enterratorios sino que los mismos se realizaban en cistas individuales o colectivas, ambas en recintos o patios, registrándose además entierros de párvulos en urna (Nielsen, 2001).

Las sucesivas excavaciones realizadas en el sitio desde el año 1992 por A. Nielsen y equipo han permitido recuperar restos óseos humanos correspondientes a 68 individuos provenientes de distintos sectores (Seldes, 2007):

### Complejo E

Conjunto de estructuras ubicadas dentro de un área densamente edificada de la cual se excavaron tres recintos (301, 302 y 303). Una

vez abandonados como lugar de habitación y de descarte se realizaron una serie de enterratorios múltiples conteniendo 5 individuos adultos y 14 subadultos. Para este complejo se cuenta con dos fechados de  $630 \pm 45$  y  $495 \pm 40$  AP, que calibrados a dos desvíos estándar los ubican en 1283-1411 dC y 1332-1452 dC, respectivamente (Nielsen, 2001).

Recinto 320: Ubicado en el sector Este del sitio, se ha realizado un rescate arqueológico de un conjunto de restos óseos humanos que al no presentar conexión anatómica se analizan como osario. Los restos óseos corresponden al menos a diez individuos adultos y seis subadultos. No se ha registrado ningún tipo de acompañamiento mortuario.

Unidad 400: Se trata de un conjunto de recintos en los cuales se identificaron dos momentos de ocupación, el primero utilizado como lugar de residencia y de entierro (Cistas 1 y 3) y el segundo como lugar de entierro de restos humanos a partir de la construcción de una gran cista (Cista 2), esta última con más de un evento de inhumación. En total se recuperaron 14 individuos adultos y 10 subadultos (Taboada y Angiorama, 2003a). En este caso se cuenta con tres fechados de  $540 \pm 50$ ,  $560 \pm 60$  y  $530 \pm 60$  AP,

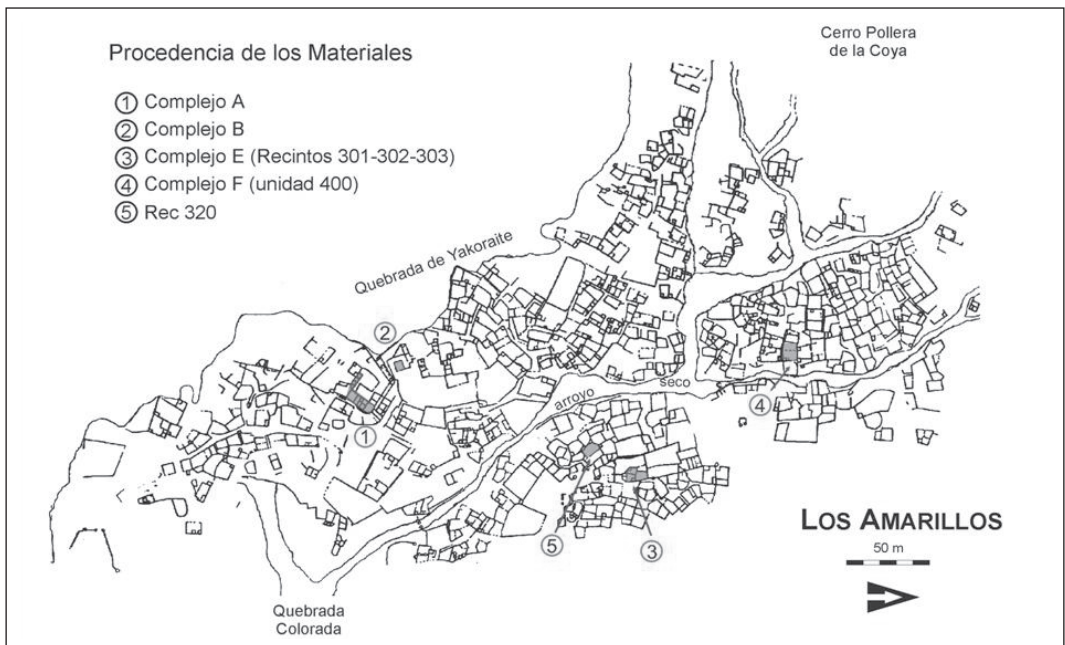


Fig. 2. Plano de Los Amarillos con detalle de los sectores excavados.

cuyas calibraciones a dos desvíos estándar ubican nuevamente la ocupación del sitio alrededor de los siglos XIV y XV (1307-1447 dC, 1297-1447 dC y 1305-1466 dC, respectivamente) (Angiorama, 2005).

### Complejo A

Ubicado en el sector central del sitio, las investigaciones realizadas señalan la presencia de estructuras sobre una plataforma artificial que funcionó en época preincaica como espacio de actividades rituales y ceremoniales (Nielsen y Walker, 1999). En este complejo se encontró un pozo conteniendo restos óseos de al menos 5 individuos adultos y tres tumbas sobreelevadas con restos de al menos, dos individuos adultos más.

Los análisis bioarqueológicos realizados sobre un total de 60 individuos, revelaron la exposición de los individuos a eventos de estrés nutricional-metabólico (líneas de hipoplasia del esmalte, 23,1%; hiperostosis porótica, 44,7%; cribra orbitalia, 7,9% y líneas de Harris, 52,9%), altas frecuencias de caries y pérdida dental antemortem (47%) y de estrés funcional (60,7%), afectando en este último caso al tronco de manera intensa (Seldes, 2010).

El estudio genético fue realizado sobre muestras dentales de 23 individuos procedentes de los diferentes sectores del sitio, obteniéndose secuencias de ADN mitocondrial para un total de 18 de ellos: 3 del Complejo E, 6 del recinto 320, 8 de la unidad 400 y 1 del Complejo A (Mendisco et al., 2011). La técnica de extracción y secuenciación de ADNmt se detalla en el trabajo de Mendisco et al. (2011).

### Análisis estadísticos

Las frecuencias de los haplogrupos y haplotipos mitocondriales de las muestras fueron comparadas mediante la prueba exacta de Fisher, utilizando la plataforma disponible en: <http://aoki2.si.gunma-u.ac.jp/exact/fisher/gepar.html>

Los análisis de variación genética se realizaron a partir de las secuencias de la RHVI. En el caso de LA, dos secuencias presentaban sitios con ambigüedades nucleotídicas (C o T en las posiciones 16189, 16298 y 16290), con lo que para la realización de los análisis se tomó la variante correspondiente acorde a la asignación

de los haplogrupos determinada por Mendisco et al. (2011).

Para cada sitio se determinó el número total de sitios nucleotídicos variantes, el número de haplotipos mitocondriales, la diversidad haplotípica, el número medio de diferencias entre pares de secuencias y la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) (Nei, 1987). Estas medidas de variabilidad también se obtuvieron para cada sexo por separado. Todos los estadísticos fueron calculados con el programa DnaSP versión 5.1 (Librado y Rozas, 2009).

A fin de evaluar la diferenciación genética entre ambos sitios arqueológicos se calculó el estadístico  $F_{ST}$  mediante el programa Arlequin versión 3.11 (Excoffier et al., 2005), seleccionando 1000 permutaciones para obtener la significación. Del mismo modo, esta medida de diferenciación genética se obtuvo para comparar sexos dentro de un mismo sitio, así como entre sitios para cada sexo por separado.

## RESULTADOS

Al comparar los resultados obtenidos en ambos estudios se observa en primer lugar una distribución diferencial de frecuencias de haplogrupos, con un predominio de haplogrupo B2 (47,37%) y D1 (42,11%) en Pampa Grande y de A2 (72,22%) en Los Amarillos ( $p < 0,001$ ) (Tabla 1).

Todos los estadísticos de variación genética calculados indican que PG es un sitio que presenta mayor diversidad que LA (Tabla 2). Además, la diferenciación genética entre ambos resulta significativa ( $F_{ST}=0,276$ ;  $p=0,001$ ), aún considerando a hombres ( $F_{ST}=0,251$ ;  $p=0,009$ ) y mujeres ( $F_{ST}=0,345$ ;  $p=0,045$ ) por separado.

TABLA 1. Distribución de haplogrupos mitocondriales por sitio

Sitio	Haplogrupos				Total
	A2	B2	C1	D1	
Pampa Grande	2	9	0	8	19
Los Amarillos	13	1	1	3	18
Total	15	10	1	11	37

Test de Fisher,  $p < 0,001$

TABLA 2. Estadísticos de variabilidad genética calculados para las secuencias de RHVI obtenidas en ambos sitios

Sitio	n	S	h	Hd	k	$\pi$
Los Amarillos	18	14	6	0,77778	3,189	0,00933
Pampa Grande	19	17	9	0,91228	6,351	0,01857

n:número de secuencias analizadas, S:número total de sitios polimórficos, h:número de haplotipos, Hd:diversidad haplotípica, k:número medio de diferencias entre pares de secuencias,  $\pi$ :diversidad nucleotídica.

Los haplotipos compartidos por ambas muestras se limitan a dos haplotipos fundadores: A2 (haplotipo 2) presente en 7 individuos de LA y 2 de PG y D1 (haplotipo 1) presente en 3 individuos de cada sitio (Tabla 3). La diferencia en la distribución haplotípica entre sitios resulta estadísticamente significativa ( $p=0,001$ ).

La comparación entre hombres y mujeres dentro de cada sitio considerando las frecuencias haplotípicas (Tabla 4) revela que no hay evidencias de diferenciación entre sexos para PG ( $p=0,581$ ), mientras que existen diferencias significativas entre hombres y mujeres en LA ( $p<0,001$ ). En el primer caso, el resultado

se condice con lo obtenido a través del análisis de  $F_{ST}$ , puesto que no existen diferencias significativas en cuanto a la diversidad genética entre sexos ( $F_{ST}=0,011$ ;  $p=0,252$ ), aunque PG podría estar indicando una tendencia hacia una mayor variabilidad en las mujeres. Por otro lado, si bien en LA hombres y mujeres no comparten haplotipos (Tabla 3), el análisis de  $F_{ST}$  no resultó significativo ( $F_{ST}=0,087$ ;  $p=0,198$ ).

Respecto a la diversidad genética entre distintos recintos y/o cuevas, los conjuntos analizados se comportan de manera diferencial debido a que mientras que en PG existe una diferenciación genética estadísticamente significativa

TABLA 3. Distribución de haplotipos mitocondriales por sitio y su discriminación por sexo

Haplogrupo	Haplotipo	Mutaciones	LA		PG	
			M	F	M	F
A	A2 (1)	16223T, 16290T, 16319A, 16362C		5		
	A2 (2)	16111T, 16223T, 16290T, 16319A, 16362C	7		1	1
	A2 (3)	16111T, 16215A, 16223T, 16290T, 16319A, 16362C	1			
B	B2 (1)	16183C, 16189C, 16217C				1
	B2 (2)	16182C, 16183C, 16189C, 16217C	1			
	B2 (3)	16142C, 16182C, 16183C, 16189C, 16217C				1
	B2 (4)	16145A, 16156A, 16157C, 16183C, 16189C, 16217C			1	1
	B2 (5)	16145A, 16156A, 16157C, 16182C, 16183C, 16189C, 16217C				1
	B2 (6)	16145A, 16156A, 16157C, 16183C, 16189C, 16217, 16278			3	1
C	C1b	16183C, 16189C, 16223T, 16298C, 16311C, 16325C, 16327T		1		
D	D1 (1)	16223T, 16325C, 16362C	3		3	
	D1 (2)	16129A, 16223T, 16325C, 16362C			2	
	D1 (3)	16223T, 16287T, 16325C, 16362C			2	1

M:masculinos, F:femeninos. Test de Fisher, PG: $p=0,581$ ; LA: $p<0,001$ .

*TABLA 4. Estadísticos de variabilidad genética calculados para las secuencias de RHVI obtenidas en ambos sitios, discriminados por sexo*

Sitio	Sexo	n	S	h	Hd	k	$\pi$
Pampa Grande	Mujeres	6	16	6	100,000	733,333	0,02144
	Hombres	13	15	7	0,89744	589,744	0,01724
Los Amarillos	Mujeres	6	9	2	0,33333	300,000	0,00877
	Hombres	12	11	4	0,63636	307,576	0,00899

n:número de secuencias analizadas, S:número total de sitios polimórficos, h:número de haplotipos, Hd:diversidad haplotípica, k:número medio de diferencias entre pares de secuencias,  $\pi$ :diversidad nucleotídica.

( $p=0,009$ ), en el caso de LA los haplotipos se encuentran azarosamente distribuidos entre los diferentes sectores ( $p=0,400$ ) (Tablas 5, 6).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los análisis genéticos de los grupos humanos que poblaron el territorio actual de la Argentina están comenzando a brindar resultados que permiten inferir vínculos entre ellos. En este trabajo, hemos tratado de evaluar las posibles relaciones entre los individuos del sitio Pampa Grande y Los Amarillos.

Teniendo en cuenta lo analizado, los sitios constituirían dos grupos diferenciados genéticamente, lo que se evidencia considerando tanto la distribución de haplogrupos (Tabla 1) como la variación nucleotídica mitocondrial (Tablas 2, 3). En este sentido, sólo dos de los 13 haplotipos

determinados (15,38% del total) son compartidos entre sitios, lo cual resulta llamativo debido a la relativa cercanía geográfica y al supuesto sustrato poblacional común para el área. Los sitios se encuentran aproximadamente a 265km de distancia en línea recta y considerando las características geográficas de la región, es probable que la comunicación entre ambos valles haya implicado transitar una distancia mayor. A pesar de esto, existen evidencias de intercambio de bienes materiales entre regiones distantes del NOA (Nielsen, 2001), lo cual permite suponer que podría haber existido flujo génico entre los grupos. Las evidencias encontradas en el presente trabajo no son consistentes con esta última aseveración y sugieren que de haber existido flujo génico, este no habría sido suficiente para homogeneizar genéticamente a las poblaciones que habitaron esta región y que la distancia temporal entre los sitios

*TABLA 5. Distribución de haplotipos por sectores del sitio Pampa Grande*

Haplotipo	Los Aparejos	Las Cuevitas			Lampazar IV
		El litro	II	V	
A2 (2)					2
B2 (1)	1				
B2 (3)					1
B2 (4)	1	1			
B2 (5)			1		
B2 (6)			2	2	
D1 (1)		2		1	
D1 (2)					2
D1 (3)	2	1			

Test de Fisher,  $p=0,009$



TABLA 6. Distribución de haplotipos por sectores del sitio Los Amarillos

Haplotipo	E	320	400	A
A2 (1)	1	1	3	
A2 (2)		2	4	1
A2 (3)		1		
B2 (2)	1			
C1	1			
D1 (1)		2	1	

Test de Fisher,  $p=0,400$

estudiados podría haber sido un factor de peso en la diferenciación observada.

Al evaluar la diversidad genética mitocondrial, se observa que tanto en mujeres como en hombres, ésta es significativamente mayor en PG que en LA (Tablas 2, 4). PG constituye un área considerada principalmente de entierros (Baffi y Torres, 1993), si bien algunos autores no descartan la presencia de sitios residenciales (Baldini et al., 1998). Por otro lado, LA es considerado un conglomerado, resultado de un período de concentración de la población producto del abandono de pequeños asentamientos y la ocupación de los pukara en el Período de Desarrollos Regionales (Nielsen, 2001), por lo cual se esperaba una mayor variabilidad comparándolo con los sitios del período anterior en el NOA.

Sin embargo, los resultados no se ajustan en líneas generales con lo esperado y esto podría relacionarse al hecho de que la mayor diversidad genética encontrada en PG se explicaría por la posibilidad de constituir un sitio de enterramiento de distintos grupos. En el caso de LA, la concentración poblacional habría involucrado a individuos que en líneas generales no estarían diferenciados genéticamente (este punto se retomará al discutir la diferenciación entre sexos). Sería importante conocer la diversidad genética en períodos anteriores para poder explicar los patrones de concentración de la población en los conglomerados del Período de Desarrollos Regionales.

El análisis de los haplotipos mitocondriales entre hombres y mujeres sugiere escenarios diferentes para cada uno de los sitios. Por un lado, en PG no se registran diferencias entre sexos

con lo que puede suponerse que hombres y mujeres probablemente se encontraban vinculados por línea materna. Esto, no implica necesariamente que los individuos enterrados en este sitio tuvieran un parentesco directo, sino que podrían compartir ancestros comunes. Más allá del hecho de que no existiría diferenciación genética significativa entre sexos, se observa un patrón interesante en la distribución de los haplotipos puesto que las mujeres no se encuentran vinculadas por línea materna, esto es, cada una de ellas presenta un haplotipo distinto (Tabla 3). En función de estos resultados cabe preguntarse si la distribución que hallamos en PG es el reflejo de que las mujeres enterradas en las distintas cavernas provenían de distintas localidades o si la misma, responde a que la población que utilizó a PG como área de enterramiento tenía originalmente una alta variabilidad genética.

Por su parte, en LA ambos sexos no comparan variantes haplotípicas, es decir que los hombres muestreados parecen no tener relación por línea materna con las mujeres (Tabla 3). Además, la gran mayoría de las mujeres analizadas (5/6), a diferencia de lo hallado en PG, presentan el mismo haplotipo (Tabla 3). Estos resultados llaman la atención dado que se trataría de un conglomerado poblacional que concentra hombres y mujeres que no están relacionados por línea materna incluso cuando fueron enterrados en los mismos recintos. Teniendo esto en cuenta, surge entonces la pregunta sobre cuáles fueron los criterios de selección de pareja y de lugar de residencia. Los individuos analizados podrían estar vinculados a un patrón residencial matrilocal que explicaría la baja variabilidad en las mujeres y las diferencias entre sexos, sin embargo el 58,3% de los hombres también presentan un mismo haplotipo lo cual llama a ser prudentes en cuanto a este tipo de inferencias, sobre todo teniendo en cuenta el escaso tamaño muestral con el que se cuenta hasta el momento.

Cabe mencionar que la diferenciación genética observada en LA a nivel haplotípico no se condice con lo hallado a través del análisis de  $F_{ST}$ , puesto que en este caso no se observaron diferencias significativas entre sexos para este sitio. Esta discrepancia podría explicarse de acuerdo a Raymond y Rousset (1995) y Goudet et al. (1996), por una falta de potencia en la prueba, probablemente causada por un bajo ta-

maño muestral o bien por tratarse de muestras desbalanceadas: 6 mujeres y 12 hombres.

El patrón en la distribución de haplotipos entre sectores a nivel intra-sitio (test de Fisher, Tablas 5, 6) señala que la diferenciación resulta significativa en PG mientras que no se encuentran evidencias de la misma entre los recintos de LA, esto puede explicarse tentativamente por dos vías distintas, a sabiendas de que al realizar análisis por recintos o cavernas el tamaño muestral se reduce notoriamente. Por un lado, como se mencionó, PG se considera un sitio principalmente de enterratorios de grupos de la región, con lo que posiblemente albergaba diferentes poblaciones. Intentando explicar esta diferencia y en función de las frecuencias observadas (Tabla 5), se registró una especificidad haplotípica en El Lampazar por la cual no comparte ninguna variante con el resto de las cuevas. Estadísticamente esto implica que si no se incluye a El Lampazar, no se encuentran evidencias de diferenciación genética entre cuevas ( $p=0,161$ ). Esta especificidad podría estar indicando patrones de enterratorios en algunos sectores diferenciados por grupos. Teniendo en cuenta esto, es probable que la relativamente alta variabilidad genética hallada en PG sea consecuencia de la presencia de este conjunto de individuos de El Lampazar (que representan el 26,32% del total) no vinculados genéticamente al resto de la muestra.

En el caso de LA, que es un sitio residencial, si bien se observa diferenciación genética entre sexos, esta no se ve homologada en la comparación entre recintos. Esto implicaría que tanto hombres como mujeres fueron enterrados en los distintos recintos distribuidos aleatoriamente, sin que el sexo fuera un factor determinante respecto al área de entierro.

En síntesis, si bien se trabajó con un número escaso de muestras, este estudio adquiere relevancia por tratarse de muestras de ADN antiguo provenientes de sitios arqueológicos excavados de forma sistemática y para los cuales se cuenta con información contextual. La comparación permitió establecer diferencias genéticas a nivel del ADN mitocondrial entre PG y LA, así como en los patrones de variabilidad intra-sitio. Las diferencias interregionales también fueron registradas en los estudios de distancia biológica realizados por Cocilovo et al. (2001) y Varela

et al. (2004) quienes, analizando muestras provenientes de distintos sitios, proponen dos conglomerados biológicos: Valliserrana y Selvas Occidentales (incluyendo a PG), por un lado y Puna y Quebrada de Humahuaca (incluyendo a LA), por el otro. Una pregunta ineludible es si la diferencia en la composición genética entre estos dos conjuntos del NOA refleja un sustrato poblacional de origen diferente para los mismos y/o si fueron los mecanismos microevolutivos los que pudieron haber generado las diferencias observadas.

La comparación con otros estudios moleculares en muestras surandinas podría aportar información al respecto. Hasta el momento se cuenta con los trabajos realizados por Moraga et al. (2001, 2005) en el norte de Chile, en los cuales se registra una elevada frecuencia del haplogrupo B (43,70%; Moraga et al., 2005), lo cual a pesar de que se trata de una muestra de un amplio rango temporal (2900-600 AP) coincide con lo hallado en PG para la variante B2 (47,37%; Carnese et al., 2010).

Mientras que en PG prevalece el haplogrupo B2 y en menor medida D1, en LA la presencia del haplogrupo A2 es notoria (72,22%; Mendisco et al., 2011) y diferente para lo descrito hasta el momento para poblaciones surandinas (Moraga et al., 2001, 2005; Rothhammer et al., 2009).

Si bien PG y LA representan momentos distintos de la historia de ocupación del NOA, la diferente composición de haplotipos para las muestras estudiadas resulta llamativa teniendo en cuenta que la alta frecuencia de haplogrupo B2 parece una constante en el área surandina y sin embargo procesos microevolutivos, como la migración y/o la deriva genética, podrían explicar la alta frecuencia de A2 en LA.

Por último, creemos que para arribar a una mejor comprensión de los resultados obtenidos en este estudio comparativo, será necesario incrementar el tamaño muestral, incorporar análisis de otros marcadores moleculares (diversas regiones del ADN mitocondrial, STRs del cromosoma Y y marcadores nucleares) y obtener dataciones individuales de las muestras provenientes de los sitios de referencia así como de otros del área surandina. Esa nueva información, nos permitirá analizar con mayor profundidad los movimientos migratorios y las relacio-

nes entre los grupos que habitaron la región a lo largo de su historia.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos expresar nuestro agradecimiento al Dr. Sergio Avena, Lic. Darío Cardozo, Lic. Cristian Crespo, Lic. Francisco Di Fabio Rocca y Lic. María B. Postillone por los comentarios, correcciones y colaboración en relación a este trabajo.

## LITERATURA CITADA

- Ambrosetti JB. 1906. Exploraciones arqueológicas en la Pampa Grande (provincia de Salta). Publicación Sección Antropología I. Facultad de Filosofía y Letras. UBA.
- Angiorama C. 2005. Nuevas evidencias de actividades metalúrgicas pre-incaicas en la Quebrada de Humahuaca (Jujuy, Argentina). *An Mus Am* 13:173-198.
- Aparicio F. 1941. Nuevas investigaciones en la Pampa Grande. La Prensa, 21 de septiembre, segunda sección. Buenos Aires.
- Aschero C. 1984. El sitio ICc-4: un asentamiento precerámico en la Quebrada de Inca Cueva (Jujuy, Argentina). *Estud Atacam* 7:62-72.
- Aschero C. 2000. Figuras humanas, camélidos y espacios en la interacción circumpuneña. En: Podestá M, de Hoyos M, editores. *Arte en las rocas. Arte preestrupe, menhires y piedras de colores en Argentina*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología y AINAPL. p 15-44.
- Baffi EI, Cocilovo J. 1989. Evaluación del impacto ambiental en una población prehistórica: el caso de Las Pirguas (Salta, Argentina). *Revista de Antropología* 4:39-43.
- Baffi EI, Torres MF. 1993. Una aproximación al análisis de pautas de actividad en una población prehispánica: Las Pirguas (Salta, Argentina). *Bol Soc Esp Antrop Biol* 14:63-79.
- Baffi EI, Torres MF, Cocilovo J. 1996. La población prehispánica de Las Pirguas (Salta, Argentina). Un enfoque integral. *Rev Arg Antrop Biol* 1:204-218.
- Baldini M, Baffi EI, Togo J. 1998. Abrigos y cavernas que hacen historia: los hallazgos de Las Pirguas (Pampa Grande, Salta). En: Homenaje a Alberto Rex González, 50 años de aportes al desarrollo y consolidación de la Antropología Argentina. Buenos Aires: Fundación Argentina de Antropología. p 343-359.
- Carnese F, Mendisco F, Keyser C, Dejean CB, Dugoujon JM, Bravi CM, Ludes B, Crubézy E. 2010. Paleogenetical study of pre-Columbian samples from Pampa Grande (Salta, Argentina). *Am J Phys Anthropol* 141:452-462.
- Casas-Vargas A, Gómez A, Briceño I, Díaz-Matallana M, Bernal JE, Rodríguez JV. 2011. High genetic diversity on a sample of pre-Columbian bone remains from Guane territories in northwestern Colombia. *Am J Phys Anthropol* 146:637-649.
- Cocilovo J, Varela H, Valdano S. 2001. Estructura de la población antigua de la Quebrada de Humahuaca. En: Nielsen A, Berberian E, editores. *Historia argentina prehispánica*. Tomo I. Córdoba: Editorial Brujas. p 265-287.
- Constanzó M. 1941. Restos humanos de Pampa Grande (Salta). *Anales del Instituto de Geografía Americana* 2:239-254.
- Dejean C, Keyser C, Avena S, Dugoujon JM, Ludes B, Crubézy E, Carnese FR. 2008. Análisis genético de muestras esqueléticas provenientes del Canal de Beagle. *Actas del X Congreso de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica*. La Plata, Argentina.
- DeMarrais E. 2001. La arqueología del norte del Valle Calchaquí. En: Berberian E, Nielsen A, editores. *Historia argentina prehispánica*. Córdoba: Editorial Brujas. p 289-346.
- 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.
- Fehren-Schmitz L, Reindel M, Cagigao ET, Hummel S, Herrmann B. 2010. Pre-Columbian population dynamics in coastal southern Peru: a diachronic investigation of mtDNA patterns in the Palpa region by ancient DNA analysis. *Am J Phys Anthropol* 141:208-221.
- Fernández Distel A. 1986. Las cuevas de Huachichocana, su posición dentro del precerámico con agricultura incipiente del noroeste argentino. *Beitr Allgem Vergleich Archäol* 8:353-430.
- Fritz S, Baker P, Lowenstein T, Seltzer G, Rigsby C, Dwyer G, Tapia P, Arnold K, Ku T, Luo S. 2004. Hydrologic variation during the last 170,000 years in the southern hemisphere tropics of south America. *Quat Res* 61:95-104.
- García-Bour J, Pérez-Pérez A, Álvarez S, Fernández E, López-Parra AM, Arroyo-Pardo E, Turbón D. 2004. Early population differentiation in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia: ancient mtDNA sequences and Y-chromosome STR characterization. *Am J Phys Anthropol* 123:361-370.
- Gheggi MS, Seldes V. 2012. Evidencias bioarqueológicas de conflicto ca.1000-1432 en la Quebrada de Humahuaca y el Valle Calchaquí. *Intersecciones Antropol* 13:103-115.
- Goebel T, Waters MR, O'Rourke DH. 2008. The late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science* 319:1497-1502.
- González AR. 1972. Descubrimientos arqueológicos en la serranía de Las Pirguas (Provincia de Salta). *Revista de la Universidad*. Publicación de la Universidad Nacional de La Plata 24:388-392.
- Goudet J, Raymond M, de Meeuus T, Roussett F. 1996. Testing differentiation in diploid populations. *Genetics* 144:1933-1940.
- Grosjean M, Santoro CM, Thompson LG, Nuñez L, Standen VG. 2007. Mid-Holocene climate and culture change in the South Central Andes. En: Anderson D, Maasch K, Sandweiss D, editores. *Climate change and cultural dynamics. A global perspective on mid-holocene transitions*. London: Academic Press. p 51-115.
- Kemp BM, Tung TA, Summar ML. 2009. Genetic continuity after the collapse of the Wari empire: mitochondrial DNA profiles from Wari and post-Wari populations in the ancient Andes. *Am J Phys Anthropol* 140(1):80-91.
- Lalueza-Fox C, Pérez-Pérez A, Prats E, Cornudella L, Turbón D. 1997. Lack of founding amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia. *Hum Mol Genet* 6(1):41-46.
- Lanata JL, Martino L, Osella A, Garcia-Herbst A. 2008. Demographic conditions necessary to colonize new spaces: the case for early human dispersal in the Americas. *World Archaeol* 40(4):520-537.
- Librado P, Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451-1452.
- Meggers B. 2007. Culture and climate in Mesoamerica during the middle Holocene. En: Anderson D, Maasch K, Sandweiss D, editores. *Climate change and*

- cultural dynamics. A global perspective on mid-holocene transitions. London: Academic Press. p 157-188.
- Mendisco F, Keyser C, Hollard C, Seldes V, Nielsen A, Crubézy E, Ludes B. 2011. Application of the iPLEXTM Gold SNP genotyping method to the analysis of Amerindian ancient DNA samples: benefits for ancient population-based studies. *Electrophoresis* 32:386-393.
- Moraga M, Aspillaga E, Santoro C, Standen V, Carvallo P, Rothhammer F. 2001. Análisis de ADN mitocondrial en momias del norte de Chile avala hipótesis de origen amazónico de poblaciones andinas. *Rev Chil Hist Nat* 74:719-726.
- Moraga M, Santoro C, Standen V, Carvallo P, Rothhammer F. 2005. Microevolution in prehistoric Andean populations: chronologic mtDNA variation in the desert valleys of northern Chile. *Am J Phys Anthropol* 127:170-181.
- Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York: Columbia University Press.
- Nielsen AE. 2001. Evolución social en la Quebrada de Humahuaca (AD 700-1536). En: Berberian E, Nielsen A, editores. *Historia Argentina Prehispánica*. Córdoba: Editorial Brujas. p 171-264.
- Nielsen AE. 2002. Asentamientos, conflicto y cambio social en el Altiplano de Lipez (Potosí). *Rev Esp Antropol Am* 32:179-205.
- Nielsen AE, Walker W. 1999. Conquista ritual y dominación política en el Tawantinsuyu: el caso de Los Amarillos (Jujuy, Argentina). En: Zarankin A, Acuto F, editores. *Sed non satiata: teoría social en la arqueología latinoamericana contemporánea*. Buenos Aires: Ediciones del Tridente (Colección Científica). p 153-169.
- Nores R, Demarchi D. 2011. Análisis de haplogrupos mitocondriales en restos humanos de sitios arqueológicos de la provincia de Córdoba. *Rev Arg Antrop Biol* 13(1):43-54.
- Olivera D. 2001. Sociedades agropastoriles tempranas: el Formativo inferior del noroeste argentino. En: Berberian EE, Nielsen AE, editores. *Historia Argentina Prehispánica*. Tomo I. Córdoba: Editorial Brujas. p 83-127.
- O'Rourke DH. 2009. Human migrations: the two roads taken. *Curr Biol* 19(5):R203-R205.
- O'Rourke DH, Raff JA. 2010. The human genetic history of the Americas: The final frontier. *Curr Biol* 20:202-207.
- Perego UA, Achilli A, Anterhofer N, Accetturo M, Pala M, Olivieri A, Kashani BH, Ritchie KH, Scozzari R, Kong QP, Myres NM, Salas A, Semino O, Bandelt HJ, Woodward SR, Torroni A. 2009. Distinctive Paleo-indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. *Curr Biol* 19:1-8.
- Perez SI. 2011. Poblamiento humano, diferenciación ecológica y diversificación fenotípica en América. *Runa* 32:83-104.
- Raymond M, Rousset F. 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49(6):1280-1283.
- Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, Parra MV, Rojas W, Duque C, Mesa N, García LF, Triana O, Blair S, Maestre A, Dib JC, Bravi CM, Baillet G, Corach D, Hünemeier T, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Acuña-Alonzo V, Aguilar-Salinas C, Canizales-Quinteros S, Tusié-Luna T, Riba L, Rodríguez-Cruz M, Lopez-Alarcón M, Coral-Vazquez R, Canto-Cetina T, Silva-Zolezzi I, Fernandez-López JC, Contreras AV, Jimenez-Sanchez G, Gómez-Vázquez MJ, Molina J, Carracedo Á, Salas A, Gallo C, Poletti G, Witonsky DB, Alkorta-Aranburu G, Sukernik RI, Osipova L, Fedorova SA, Vasquez R, Villena M, Moreau C, Barrantes R, Pauls D, Excoffier L, Bedoya G, Rothhammer F, Dugoujon JM, Larrouy G, Klitz W, Labuda D, Kidd J, Kidd K, Di Rienzo A, Freimer NB, Price AL, Ruiz-Linares A. 2012. Reconstructing native American population history. *Nature* 488:370-374.
- Ribeiro-Dos-Santos AKC, Santos SEB, Machado AL, Guapindaia V, Zago MA. 1996. Heterogeneity of mitochondrial DNA haplotypes in pre-Columbian natives of the Amazon region. *Am J Phys Anthropol* 101:29-37.
- Rothhammer F, Santoro CM, Poulin E, Arriaza BT, Moraga M, Standen VJ. 2009. Archeological and mtDNA evidence for tropical lowland migrations during the late Archaic/Formative in northern Chile. *Rev Chil Hist Nat* 82:543-552.
- Schurr TG. 2004. The peopling of the new world: perspectives from molecular anthropology. *Annu Rev Anthropol* 33:551-583.
- Seldes V. 2007. Aportes de la bioarqueología al estudio de la complejidad y desigualdad social en la Quebrada de Humahuaca (Jujuy, Argentina). Tesis Doctoral inédita. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
- Seldes V. 2010. Las sociedades corporativas desde el registro bioarqueológico: Los Amarillos (Quebrada de Humahuaca, Jujuy). *Cuadernos del INAPL* 22:203-215.
- Shimada I, Schaaf CB, Thompson LG, Mosley-Thompson E. 1991. Cultural impacts of severe droughts in the prehistoric Andes: application of a 1500-year ice core precipitation record. *World Archaeol* 22(3):247-270.
- Silva A, Briceño I, Burgos J, Torres D, Villegas V, Gómez A, Bernal JE, Rodríguez JV. 2008. Análisis de ADN mitocondrial en una muestra de restos óseos arcaicos del periodo Herrera en la sabana de Bogotá. *Biomédica* 28(4):569-577.
- Taboada C, Angiorama C. 2003a. Buscando los indicadores arqueológicos de la unidad doméstica. *Cuad Fac Humanid Cienc Soc Univ Nac Jujuy* 20:393-407.
- Taboada C, Angiorama C. 2003b. Posibilidades de un enfoque dinámico para el estudio de la arquitectura doméstica prehispánica. Un caso de aplicación en Los Amarillos (Jujuy). *Relac Soc Argent Antropol* 28:101-115.
- Tamm E, Kivisild T, Reidla M, Metspalu M, Smith DG, Mulligan CJ, Bravi CM, Rickards O, Martínez-Labarga C, Khusnutdinova EK, Fedorova SA, Golubenko MV, Stepanov VA, Gubina MA, Zhadanov SI, Ossipova LP, Damba L, Voevodina MI, Dipieri JE, Villems R, Malhi RS. 2007. Beringian standstill and spread of native American founders. *PLoS One* 2(9):e829.
- Tarragó MN, De Lorenzi M. 1976. Arqueología del Valle Calchaquí. *Etnia* 23-24:1-35.
- Thompson LG, Mosley-Thompson E, Bolzan JF, Koci BR. 1985. A 1500-year record of tropical precipitation in ice cores from the Quelcaya ice cap, Peru. *Science* 229:971-973.
- Varela H, Paschetta C, Cocilovo J. 2004. Análisis de las relaciones biológicas entre poblaciones del NOA por medio de caracteres métricos. *Relaciones* 29:317-330.
- Yacobaccio H. 1997. Sociedad y ambiente en el N.O.A. precolombino. En: Reboratti C, editor. *De hombres y tierras. Una historia ambiental del noroeste argentino*. Proyecto Desarrollo Agroforestal en Comunidades Rurales del Noroeste Argentino, Salta. p 26-38.