



2020, Volumen 5, Número 2: 553-562

Dossier

“Contribuciones antropológicas a la comprensión del pasado en el Gran Chaco sudamericano”

Editores invitados: Guillermo Lamenza, Luis del Papa & Graciela Bailliet

Linajes paternos autóctonos de Gran Chaco analizados con microsátélites

Paula B. Paz Sepúlveda¹, Laura S. Jurado Medina¹, Virginia Ramallo², Marina Muzzio^{1,3},
Camila Sala¹, Josefina M.B. Motti⁴, María R. Santos^{1,3}, José E. Dipierri⁵,
Emma L. Alfaro Gómez^{5,6}, Dario A. Demarchi⁷, Claudio M. Bravi^{1,3},
Susana A. Salceda⁸ & Graciela Bailliet¹

¹Instituto Multidisciplinario de Biología Celular, CONICET-CIC-Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

paulabeatrizpaz@gmail.com; laurisjurado@gmail.com; camilasala@outlook.com; cmbravi@yahoo.com.ar; graciela.bailliet@gmail.com

²Centro Nacional Patagónico, CONICET, Argentina. vramallo@yahoo.com

³Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. marinamuzzio@gmail.com; mrsantos@fcnym.unlp.edu.ar

⁴Laboratorio de Ecología Evolutiva Humana, NEIPHA-FACSO, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. josemotti@yahoo.com.ar

⁵Instituto de Biología de la Altura, Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales, Universidad Nacional de Jujuy, Argentina. jedjujuy@gmail.com

⁶Instituto de Ecorregiones Andinas, Universidad Nacional de Jujuy, Argentina. emma.alfarogomez@gmail.com

⁷Instituto de Antropología de Córdoba, CONICET/Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. dariodemarchi@gmail.com

⁸División Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. ssalceda@fcnym.unlp.edu.ar



Linajes paternos autóctonos de Gran Chaco analizados con microsátélites

Paula B. Paz Sepúlveda¹, Laura S. Jurado Medina¹, Virginia Ramallo², Marina Muzzio^{1,3}, Camila Sala¹, Josefina M.B. Motti⁴, María R. Santos^{1,3}, José E. Dipierri⁵, Emma L. Alfaro Gómez^{5,6}, Dario A. Demarchi⁷, Claudio M. Bravi^{1,3}, Susana A. Salceda⁸ & Graciela Bailliet¹

¹Instituto Multidisciplinario de Biología Celular, CONICET-CIC-Universidad Nacional de La Plata, Argentina. paulabeatrizpaz@gmail.com; laurisjurado@gmail.com; camilasala@outlook.com; embravi@yahoo.com.ar; graciela.bailliet@gmail.com

²Centro Nacional Patagónico, CONICET, Argentina. vramallo@yahoo.com

³Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. marinamuzzio@gmail.com; mrsantos@fncym.unlp.edu.ar

⁴Laboratorio de Ecología Evolutiva Humana, NEIPHA-FACSO, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. josemotti@yahoo.com.ar

⁵Instituto de Biología de la Altura, Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales, Universidad Nacional de Jujuy, Argentina. jedjujuy@gmail.com

⁶Instituto de Ecorregiones Andinas, Universidad Nacional de Jujuy, Argentina. emma.alfarogomez@gmail.com

⁷Instituto de Antropología de Córdoba, CONICET/Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. dariodemarchi@gmail.com

⁸División Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. ssalceda@fncym.unlp.edu.ar

RESUMEN. El Gran Chaco es uno de los biomas de las Tierras Bajas sudamericanas más recientemente poblados por los seres humanos, ha mantenido su diversidad etnolingüística y muestra evidencias de la existencia de contactos interétnicos. El objetivo de este trabajo es reconocer estructuración genética en la fracción nativa de los linajes paternos en las poblaciones chaqueñas, para lo cual se analizaron 116 individuos de poblaciones wichi, toba, chorote y mocoví de Argentina y lengua y ayoreo de Paraguay. Se identificaron los haplogrupos paternos a través de AFLP y posteriormente se determinaron los haplotipos basados en 17 microsátélites del cromosoma Y en los individuos poseedores de linajes nativos. Se agregaron 166 individuos del NOA para comparaciones regionales. Se estimaron frecuencias haplotípicas e índices de fijación. Se construyeron redes medianas y se evaluó la correlación entre las distancias geográficas y genéticas. Se realizaron Análisis de Coordenadas Principales, y se calcularon las posibles barreras genéticas (áreas geográficas donde la diferenciación genética entre poblaciones adyacentes es mayor). Se obtuvieron 167 haplotipos únicos y 43 haplotipos compartidos para las poblaciones de Gran Chaco y NOA. Las distancias F_{ST} y el análisis de autocorrelación espacial muestran estructura geográfica de aislamiento por distancia y 3 barreras que separan a tobas de Salta, lengua y ayoreo de Paraguay y mocovíes de Chaco, esperable ya que estas dos últimas son poblaciones que están geográficamente más distantes. Al agregar las muestras del NOA las barreras antes encontradas se mantienen, pero no se evidencian barreras entre las poblaciones de NOA y Gran Chaco, sugiriendo conexiones entre ambas regiones.

Palabras clave: *Genética; Cromosoma Y; STR; Nativos Americanos; Gran Chaco*

ABSTRACT. Paternal autochthonous lineages from Gran Chaco, analysed by microsatellites. Gran Chaco is one of the most recently peopled areas from the South American Lowlands; it has kept its ethnolinguistic diversity and shows evidence of interethnic contacts. The goal of this paper is to describe the structure of native male lineages in Gran Chaco populations, for which we analyzed 116 individuals from wichi, toba, chorote, mocoví populations in Argentina and lengua and ayoreo populations from Paraguay. We identified paternal haplogroups by AFLP and haplotypes based on 17 microsatellites. We added to the analyses 166 individuals from the Argentinian Northwest (NOA) for regional comparisons. We estimated haplotypic frequencies and fixation indexes and assessed the correlation between geographic and genetic distances. We performed Principal Coordinates Analysis and calculated possible genetic barriers. We found 167 unique haplotypes, 43 of which were shared between the Gran Chaco and NOA populations. F_{ST} distances and Autocorrelation Analysis show a geographic pattern of isolation by distance and 3 barriers that segregate the toba from Salta, lengua and ayoreo from Paraguay and the mocoví from Chaco, which is expected since these last two populations are geographically more distant. These barriers persist when the Argentinian Northwest samples are added, but there is no evidence of barriers between the Gran Chaco and Northwest populations, suggesting connections between these two regions.

Key words: *Genetics; Y chromosome; STR; Native American; Gran Chaco*

RESUMO. Linhagens paternas autóctones do Grande Chaco analisadas com microssatélites. O Grande Chaco é um dos biomas das Terras Baixas sul-americanas mais recentemente povoado pelos seres humanos, tem mantido sua diversidade etnolinguística e apresenta evidências da existência de contatos interétnicos. O objetivo deste trabalho é reconhecer estruturação genética na fração nativa das linhagens paternas nas populações do Chaco, para o qual foram analisados 116 indivíduos das populações wichi, toba, chorote e mocoví da Argentina, e lengua e ayoreo do Paraguai. Foram identificados os haplogrupos paternos por meio de AFLP e, posteriormente, foram determinados os haplótipos baseados em 17 microssatélites do cromossomo Y nos indivíduos possuidores de linhagens nativas. Foram adicionados 166 indivíduos do NOA para comparações regionais. As frequências dos haplótipos e os índices de fixação foram estimados. Redes medianas foram construídas e a correlação entre as distâncias geográficas e genéticas foi avaliada. Foram realizadas Análises de Coordenadas Principais, e calculadas as possíveis barreiras genéticas (áreas geográficas onde a diferenciação genética entre populações adjacentes é maior). Foram obtidos 167 haplótipos únicos e 43 haplótipos compartilhados para as populações do Grande Chaco e NOA. As distâncias F_{ST} e a análise de autocorrelação espacial mostram estrutura geográfica de isolamento por distância e 3 barreiras que separam os tobas de Salta, lengua e ayoreo do Paraguai e os mocovís do Chaco, o que é esperado visto que estas duas últimas são populações que estão geograficamente mais distantes. Quando as amostras do NOA foram adicionadas, as barreiras encontradas anteriormente foram mantidas, mas nenhuma barreira foi evidenciada entre as populações do NOA e do Grande Chaco, sugerindo conexões entre as duas regiões.

Palavras-chave: *Genética; Cromossomo Y; STR; Nativos americanos; Grande Chaco*

Introducción

El Chaco argentino integra uno de los biomas naturales más grandes de Sudamérica: el Gran Chaco Sudamericano. Investigaciones recientes indican la presencia del hombre en territorio que actualmente es Argentina hacia el 2200 años antes del presente (AP) (Calandra & Salceda, 2007; Lamenza *et al.*, 2019), aun cuando aspectos ecológicos y geológicos favorables para la vida humana están presentes desde tiempos más remotos. Las poblaciones mayoritarias regionalmente están representadas por las familias lingüísticas Mataguayo y Guaycurú (Susnik, 1972; Braunstein & Meichtry, 2008). Estos grupos fueron los portadores de elementos culturales cazadores-recolectores. Tardíamente, en los tiempos relacionados con la conquista, 500 años AP, los mayores aportes poblacionales se generaron con la llegada de los grupos agricultores amazónicos guaraníes, que se establecieron a lo largo de los territorios de lo que hoy, en la actualidad, es el sur Bolivia

(Vidal & Braunstein, 2020). Probablemente, sus movimientos y el concomitante desplazamiento poblacional deben haber generado intercambios culturales y lingüísticos con los habitantes primigenios (Braunstein, 2005). Existen evidencias de que existieron grupos que se integraron a la región, provocando procesos de mestizaje y etnogénesis (Dominguez *et al.*, 2006). Otros habitantes de la región fueron los grupos que hablaban Arawak, que tuvieron una localización concentrada y aislada en cercanías de Isozog y el Río Parapetí (Bolivia). Cabe mencionar también a los grupos Lule-Vilela, que se expandieron hacia el sur del río Bermejo y mantuvieron costumbres agro-culturales. Asimismo, los indígenas del Chaco del este mostraban evidencias de agricultura señaladas por el cultivo de especies de origen andino. Todo parece indicar que hubo una gran integración con el tiempo entre los grupos cazadores-recolectores y portadores de esa agricultura incipiente. Los eventos históricos de la época colonial, también tuvieron efecto en la etnogénesis y el mestizaje, tales como las encomiendas, generando homogeneización de patrones culturales entre las poblaciones indígenas que habitaban la región. Como producto de esta historia étnica, las actuales poblaciones están organizadas en unidades sociales conformadas por familias extensas que incluyen individuos relacionados más allá de las propias relaciones de parentesco. Estas unidades, denominadas bandas, viven y se mueven siguiendo patrones regulares dentro de su territorio. En el pasado, las bandas podían mantener alianzas entre ellas y configurar unidades mayores, según lo explicitado por Braunstein, podrían denominarse "naciones" o "tribus" que estaban reguladas por cacicazgos, un sistema de normas y control social (Braunstein, 2005).

En el presente trabajo presentamos el análisis de linajes paternos de poblaciones chaqueñas, a partir de marcadores microsátélites del cromosoma Y. Se investigaron las afinidades entre poblaciones, la posible existencia de aislamiento y de barreras genéticas. Además, se han confrontado los datos obtenidos de las poblaciones chaqueñas con los que presentan poblaciones del Noroeste Argentino, con el propósito de analizar la estructura genética de ambas regiones geográficas en su conjunto.

Materiales y métodos

La muestra de la región chaqueña está integrada por 116 individuos pertenecientes a las comunidades wichí, toba, chorote y mocoví de las provincias de Formosa y Salta, y ayoreo y lengua, del Paraguay (Tabla 1) (Bailliet *et al.*, 1994; Ramallo *et al.*, 2009, Jurado Medina *et al.*, 2014). También se incluyó en el estudio una muestra del noroeste argentino (NOA), compuesta por 166 individuos de distintas localidades de las provincias de Salta y Jujuy (Tabla 1) (Jurado Medina, 2015). El presente proyecto cuenta con la aprobación del Comité de Ética del IMBICE y del Comité Provincial de Bioética de Jujuy y las muestras biológicas fueron obtenidas previo acuerdo con los donantes y firma de un Consentimiento Informado.

Todos los individuos incluidos en este trabajo son portadores del linaje paterno americano Q-M3, según fue determinado mediante el método alelo específico (Jurado Medina *et al.*, 2015). Para investigar la extensión y distribución de la diversidad genética de las poblaciones estudiadas se analizaron 17 microsátélites del cromosoma Y con el Kit comercial AmpFISTR® Yfiler™ (Applied Biosystems).

Para calcular frecuencias alélicas y haplotípicas poblacionales, las distancias genéticas F_{ST} entre pares de poblaciones y los estimadores de diferenciación interpoblacional, mediante el Análisis Molecular de la Varianza (AMOVA. Excoffier *et al.*, 1992), se utilizó el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010). Las distancias genéticas fueron representadas gráficamente mediante el Análisis de Coordenadas Principales utilizando el programa Past 3.2 (Hammer *et al.*, 2001). El programa Passage 2.0 (Rosenberg & Anderson, 2011) se usó para calcular las distancias geográficas (geodésicas) entre poblaciones, basadas en sus coordenadas de latitud y longitud, y luego para realizar el test de Mantel y el Análisis de Autocorrelación Espacial. Estos procedimientos se realizaron con el propósito de investigar la asociación entre la variación geográfica y las distancias genéticas interpoblacionales e inferir así los patrones de distribución espacial de

la variación genética. También se investigó la posible existencia de barreras genéticas, es decir zonas donde las diferencias entre pares de poblaciones son mayores, por medio del programa Barrier (Manni *et al.*, 2004). En los gráficos las barreras están dibujadas en rojo, las líneas en azul y en verde son dos herramientas geométricas en base a las cuales se construyen luego las barreras genéticas.

Tabla 1. Localidades estudiadas.

Localidad	Lat.	Long.	Otros	Wichi	Toba	Chorote	Mocoví	Ayoreo	Lenga	N Total
Filadelfia, Paraguay	22,23	60,02						9	10	19
Santa Victoria Este, Salta, Argentina (S)	22,16	62,42		19	4	4				27
Vaca Perdida, Formosa, Argentina (IJ)	23,56	61,52			5					5
Pozo Yacaré, Formosa, Argentina (IJ)	24,08	62,32		23						23
Laguna Yema, Formosa, Argentina (LY)	24,14	61,15		30						30
El Quebrado, Formosa, Argentina (F)	23,34	61,87		6						6
San Lorenzo, Charata, Chaco, Argentina	27,17	61,11					6			6
Tartagal, Salta, Argentina	22,51	63,80	14							14
Salta, Argentina	24,78	65,42	53							53
San Salvador de Jujuy, Argentina	24,18	65,29	33							33
La Quiaca, Jujuy, Argentina	22,0	65,40	31							31
Maimará, Jujuy, Argentina	23,62	65,40	10							10
Susques, Jujuy, Argentina	22,44	66,16	18							18
Rinconada, Jujuy, Argentina	22,44	66,16	7							7
Total			166	78	9	4	6	9	10	282

Resultados

El análisis de haplotipos permitió identificar 210 haplotipos distintos, 167 de ellos aparecen en un único individuo (Datos no mostrados), mientras que los otros 43 son compartidos por dos o más personas y representan a 115 individuos (Tabla 2). Los haplogrupos compartidos se encontraron principalmente entre las comunidades aborígenes chaqueñas, independientemente de su pertenencia étnica. También se encontraron linajes compartidos entre las comunidades aborígenes y las poblaciones de Salta, Tartagal, La Quiaca y San Salvador de Jujuy (Tabla 2).

Análisis de las poblaciones chaqueñas

Para investigar la posible existencia de estructura genética entre las poblaciones chaqueñas, se realizó en primer lugar un AMOVA, incluyendo a todas las muestras poblacionales de esa región en un solo grupo. Se observó que el 84,64 % de la variación genética total corresponde al componente intrapoblacional (o sea, la proporción de la diversidad que es compartido por todas las poblaciones), mientras que el componente interpoblacional supera el 15% ($p < 0,001$) hecho que refleja una significativa diferenciación entre poblaciones y sugiere que el flujo génico entre ellas es limitado. La proyección de las muestras poblacionales en las dos primeras coordenadas principales, basada en los valores de distancias F_{ST} , conjuntamente con el análisis de barreras genéticas, se presentan en la Figura 1. En el centro del gráfico se agrupan Chorotes, Wichi IJ, Wichi S y Toba F, y un poco más distantes, aparecen los Wichi LY y Wichi F (ver Tabla 1). A mayores valores de distancia y en extremos opuestos del gráfico se proyectan los Mocoví, separados del resto de las muestras por la primera barrera genética, mientras que los Lengua y Ayoreo del Paraguay se aíslan del resto de las muestras por

la segunda barrera y los tobas de Salta por la tercera (Fig. 2). El test de Mantel, realizado entre las matrices de distancias geográficas y genéticas muestra una correlación positiva y estadísticamente significativa ($r = 0,385$, $p = 0,049$), lo cual sugiere que existe un patrón geográfico de la variación genética. El análisis de autocorrelación, representado por el correlograma de la Figura 3, muestra un perfil compatible con el fenómeno de aislamiento por distancia (Sokal & Oden, 1978), en el que se observa una asociación positiva y estadísticamente significativa entre distancias geográficas y genéticas en los dos primeros intervalos y luego ésta se vuelve levemente negativa y tiende a cero en los otros dos intervalos, respectivamente.

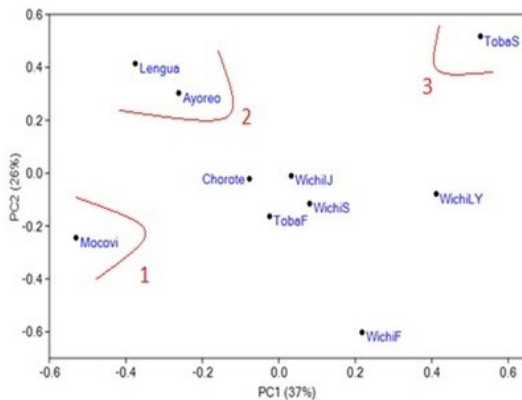


Figura 1. Análisis de Coordenadas Principales y Barreras Genéticas para las muestras del Gran Chaco.

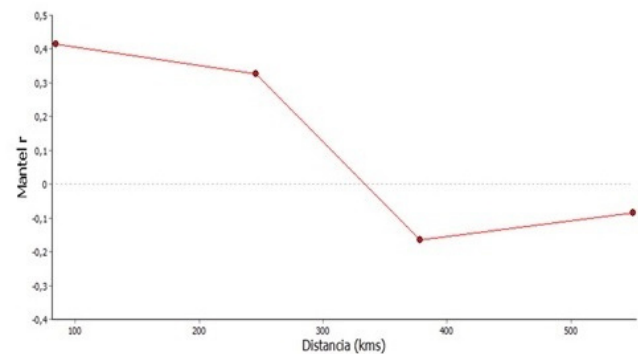


Figura 2. Correlograma de Mantel analizado para las poblaciones del Gran Chaco a partir de F_{st} .

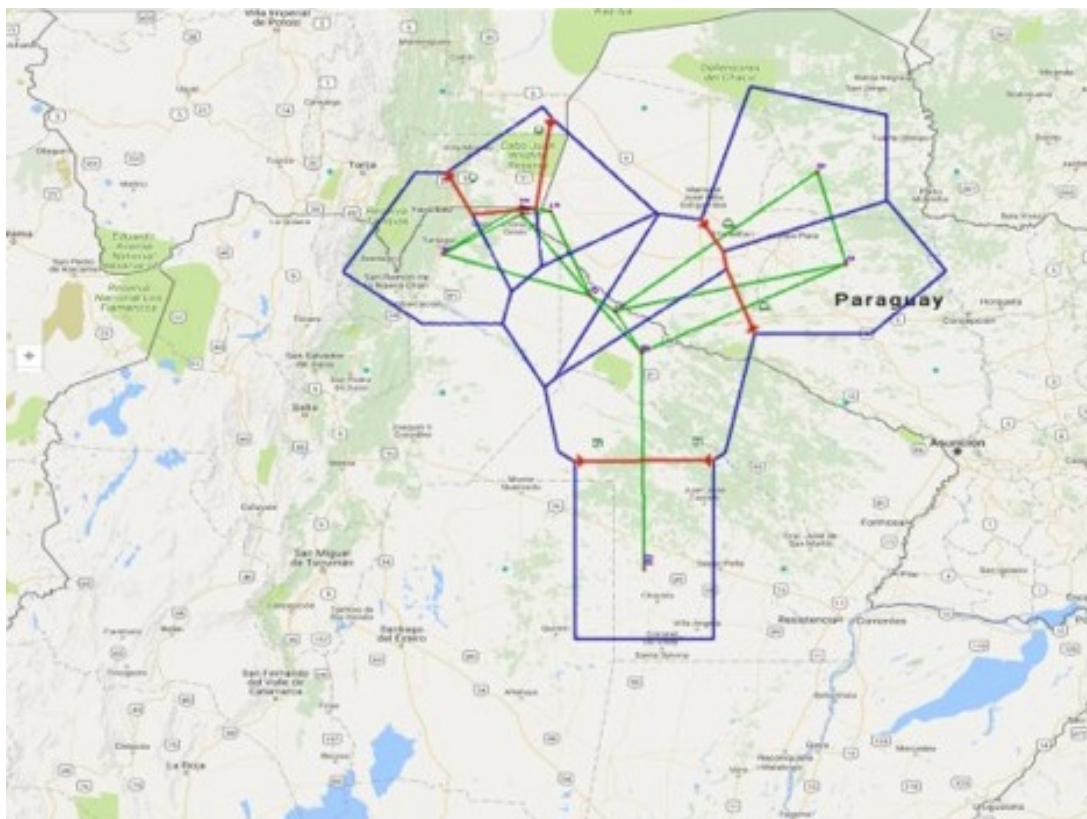


Figura 3. Análisis de Barreras en Gran Chaco. Las barreras están dibujadas en rojo.

Tabla 2. Haplotipos construidos por microsatélites.

456,389I,390,389II,458,19,385I, 385II, 393, 391, 439,635,392,GATA,437,438,448	N	Toba S	Wichi S	Cho S	Ayo-reo	Len-gua	Wichi IJ	Toba F	Wichi LY	Wichi F	Mocovi Ch	SS Jujuy	La Quiaca	Maima-ra	Sus-ques	Rinco-nada	Salta	Tarta-gal
15 13 24 32 18 13 11 170 13 10 12 22 14 13 15 12 20	8	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 19 13 15 190 13 10 13 22 14 11 14 11 20	7	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.071
15 13 24 31 19 13 15 210 13 10 12 22 14 11 14 11 21	5	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 19 13 15 200 13 10 13 22 14 11 14 11 20	4	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 19 13 15 210 13 10 12 22 14 11 14 11 20	4	0	0.053	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 18 13 15 200 14 10 12 22 14 11 14 11 20	4	0	0	0	0	0	0	0	0.065	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 14 24 31 17 13 14 170 13 10 11 22 14 13 14 11 20	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0.67	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 25 30 19 13 14 140 13 10 13 22 14 13 14 11 21	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0556	0	0	0
15 13 21 29 16 15 13 150 14 10 11 21 11 11 16 10 22	3	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 18 15 15 200 13 10 12 22 14 11 14 11 20	3	0	0	0	0	0	0.044	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 17 13 15 200 13 10 12 22 14 11 14 11 20	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
13 13 24 29 17 14 11 140 14 11 12 23 13 12 15 12 19	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0
16 13 24 29 17 14 11 140 13 11 12 23 13 12 15 12 20	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0
15 12 24 29 18 13 17 200 13 10 12 21 11 11 14 11 20	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0323	0	0	0	0	0
15 13 24 30 17 13 15 161 13 10 13 22 15 ? 14 11 20	4	0.25	0	0	0	0	0.13	0.2	0.032	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 13 23 29 17 13 13 130 13 10 13 22 16 12 14 11 20	2	0	0.158	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 31 17 13 15 161 13 10 11 22 15 12 14 11 20	2	0	0.105	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 14 24 31 17 13 15 161 13 10 12 22 15 12 14 11 19	2	0	0.053	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 13 23 29 16 13 13 130 13 10 13 22 16 12 14 11 20	2	0	0.053	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 17 13 15 161 13 10 11 22 15 12 14 11 20	2	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 13 24 29 17 14 10 140 13 10 11 ? 13 11 14 ? 18	2	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 15 13 ? 160 13 10 11 22 16 11 14 11 19	2	0	0	0	0.33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14 13 24 30 13 13 16 160 13 10 11 22 16 11 14 11 19	2	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 14 23 31 16 13 15 180 15 10 ? 22 ? 11 14 11 20	3	0	0	0	0	0	0.044	0	0.032	0	0	0	0	0	0	0	0	0.071
15 13 22 31 18 14 13 130 12 11 11 22 11 11 15 9 20	2	0	0	0	0	0	0.044	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 31 17 13 15 161 13 10 13 22 15 12 14 11 20	2	0	0	0	0	0	0	0	0.032	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 30 18 13 15 200 14 11 12 22 14 11 14 11 20	2	0	0	0	0	0	0	0	0.032	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15 13 24 31 17 13 13 170 13 11 12 22 14 12 14 11 21	2	0	0	0	0	0	0	0	0.032	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 13 24 29 17 14 11 140 13 10 13 24 13 12 14 12 19	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0
15 13 24 29 17 14 11 140 13 11 11 24 13 12 15 12 19	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0
15 13 23 30 18 15 14 160 13 10 12 21 13 11 14 9 19	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.061	0	0	0	0	0	0
15 14 23 31 16 13 15 180 14 10 13 22 16 12 14 11 20	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0.0323	0	0	0	0.019	0
15 13 24 31 15 12 14 140 13 10 13 22 14 11 14 11 20	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0323	0	0	0	0	0
15 13 24 30 17 13 14 190 13 10 11 22 14 11 14 11 19	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0323	0	0	0	0	0
15 13 24 29 14 14 14 170 13 10 11 22 14 12 14 11 19	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
17 13 23 29 15 13 14 160 13 10 11 22 16 12 14 11 19	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
14 13 24 31 19 13 14 140 13 10 12 22 14 13 14 11 21	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.222	0	0	0
15 13 24 30 19 13 14 140 13 10 12 22 14 12 14 12 20	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0556	0	0	0
14 12 22 29 17 15 14 140 14 11 10 21 11 11 15 10 20	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.143	0	0
15 14 23 31 16 13 15 190 14 10 13 22 16 13 14 11 20	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.143	0	0
15 13 23 30 19 13 13 140 13 9 13 22 14 12 14 11 20	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.019	0
15 14 23 31 16 13 16 190 14 10 13 22 16 12 14 11 20	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.019	0

Análisis de poblaciones del NOA y el Gran Chaco en su conjunto

El siguiente AMOVA incluyó a las muestras del NOA además de los grupos chaqueños, considerando a ambos como grupos separados. Los resultados muestran que el componente intrapoblacional alcanza el 84,72 %, del mismo orden que el obtenido en el análisis de las poblaciones chaqueñas exclusivamente. La diferenciación entre ambos grupos (NOA vs. Chaco) resulta estadísticamente significativo (7,65%, $p < 0,001$) así también como lo es la diferenciación entre poblaciones dentro de cada grupo (7,33%, $p < 0,001$). Estos dos valores demuestran que existe un flujo génico limitado entre poblaciones y grupos

En el análisis de Coordenadas Principales (Fig. 4) puede observarse que ahora las poblaciones de Paraguay se agrupan entre las demás poblaciones chaqueñas y algunas del NOA, como Salta, San Salvador de Jujuy, Maimara y Tartagal, todas cercanas al centro del gráfico. A mayores distancias se ubican las muestras de Rinconada y Susques, ambas del NOA, y en el extremo derecho del gráfico se ubican las muestras Mocoví (arriba) y Toba de Salta (abajo). La muestra de La Quiaca también constituye un outlier y se ubica a gran distancia del resto, en el extremo superior izquierdo del gráfico. Las barreras genéticas aíslan a estas 3 poblaciones únicas, no habiéndose detectado barreras entre las poblaciones del NOA y las de la región chaqueña (Fig. 5). El Test de Mantel no mostró asociación significativa entre las distancias genéticas y las geográficas ($r = 0.021$, $p = 0,886$), es decir que no se observa un patrón espacial en la variación de linajes paternos. El análisis de autocorrelación, en coincidencia, muestra un correlograma con valores cercanos a 0 en todos los intervalos de distancias, si bien es posible observar un patrón clinal leve aunque estadísticamente no significativo (Fig. 6).

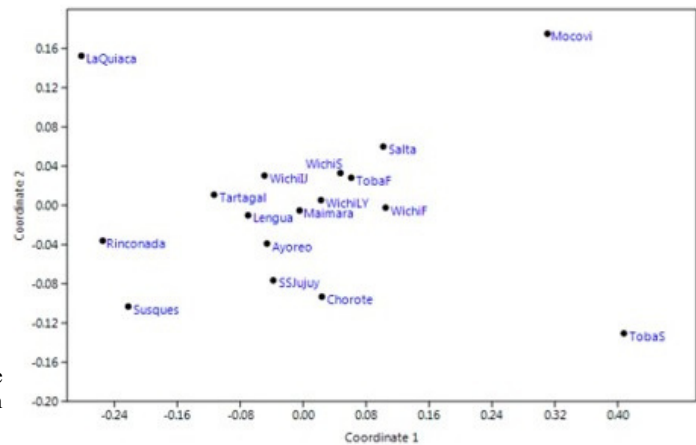


Figura 4. Análisis de Coordenadas Principales y de Barreras Genéticas incluyendo las poblaciones del Gran Chaco y del NOA.

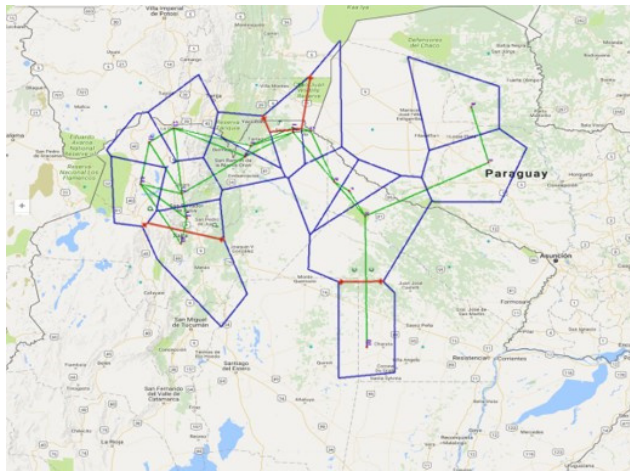


Figura 5. Análisis de Barreras en Gran Chaco y NOA. Las barreras están dibujadas en rojo

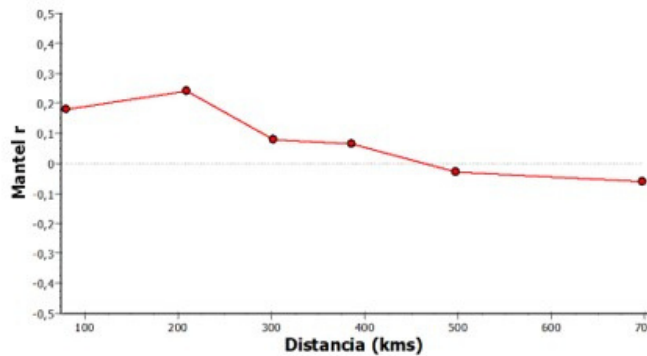


Figura 6. Análisis de autocorrelación espacial incluyendo las poblaciones del Gran Chaco y del NOA.

Discusión

Los distintos sucesos históricos que ocurrieron en el Gran Chaco, tales como el avance de poblaciones migrantes desde el Norte, la adopción del caballo por algunos de los grupos, y las reducciones religiosas, resultaron en un proceso de mestizaje entre las distintas etnias (Braunstein, 2005). Por esta razón, el significado de las denominaciones “Wichi”, “Toba”, etc, a los fines de identificación de los grupos humanos es materia de discusión (Braunstein, 2005). Los resultados de este trabajo confirman esta situación, en coincidencia con lo encontrado en trabajos anteriores, donde hemos detallado que los linajes paternos chaqueños se organizan en tres ramas de una red de haplotipos de STR, y cada una de estas ramas está compuesta por linajes provenientes de distintas etnias, demostrando la estrecha conexión entre todas ellas (Jurado Medina *et al.*, 2014).

La diferenciación genética con respecto al resto de poblaciones chaqueñas que muestran los ayoreo y los lengua, dos pueblos de la familia lingüística Zamuco del Chaco boreal paraguayo (Dornelles *et al.*, 2004), puede ser explicada por el fenómeno de aislamiento por distancia pero, sobre todo, por su historia poblacional y pertenencia étnica. La cultura a menudo constituye una fuerte barrera al flujo génico. Es diferente el caso de los Toba de Salta y de los Mocoví del Chaco, donde la diferenciación del resto de las poblaciones parece obedecer a una reducida diversidad genética que, dado el bajo tamaño muestral de ambas muestras ($N = 4$ y $N = 6$, respectivamente), es muy probablemente resultado de un error de muestreo antes que de un proceso de deriva génica. Las demás muestras poblacionales chaqueñas se encuentran a bajas distancias y no se observa un patrón de agrupamiento por cercanía geográfica o similitudes lingüísticas. Por otra parte, los coeficientes de diferenciación interpoblacional son relativamente bajos en comparación con los observados en otras regiones sudamericanas (Demarchi *et al.*, 2001, Demarchi & Mitchell, 2004). Las distancias genéticas, calculadas tanto a partir de marcadores autosómicos como de linajes uniparentales maternos y paternos, son bajas y muestran relaciones biológicas diferentes, no coincidiendo con relaciones lingüísticas ni geográficas (Demarchi & Mitchell, 2004; Salzano & Callegari-Jacques, 1988, Goicoechea *et al.*, 2001). Estos resultados podrían estar reflejando patrones culturales anteriores a la colonización europea o bien la ruptura de unidades poblacionales que sobrevino con ésta.

Estudios anteriores ya habían mostrado que en el Chaco argentino existe una gran diversidad de linajes maternos (Cabana *et al.*, 2006) y paternos (Demarchi & Mitchell, 2004; Jurado-Medina *et al.*, 2014; Ramallo *et al.*, 2009), siendo la mayoría compartidos por los distintos grupos de la región y, algunos, por poblaciones de regiones vecinas (Pauro *et al.*, 2013). La incorporación de las poblaciones del NOA a los análisis revela que ambas regiones comparten numerosos linajes paternos y que no existen barreras al flujo génico de linajes paternos. Las barreras genéticas observadas separan poblaciones únicas, y parecen reflejar fenómenos demográficos particulares (aislamiento geográfico y deriva génica) o bien errores de muestreo debido a los bajos tamaños muestrales. Diversos trabajos dan cuenta de antecedentes arqueológicos del contacto entre el NOA y el

Gran Chaco, ya sea elementos del Gran Chaco en sitios del NOA (Cremonte *et al.*, 2005), y viceversa, tal es el caso de presencia de elementos líticos en sitios de Formosa (Lamenza *et al.*, 2016).

Conclusiones

El análisis de las poblaciones chaqueñas muestra que la mayoría de ellas no presentan diferencias genéticas significativas entre sí. Sin embargo, los análisis de componentes principales y de barreras genéticas pone en evidencia que 4 poblaciones se separan netamente del resto: las dos de Paraguay, los toba de Salta y los mocovíes de Chaco. El análisis de autocorrelación espacial, por otra parte, muestra un correlograma con un perfil compatible con el fenómeno de aislamiento por distancia. Este resultado es esperable y coherente con los anteriores, dado las mayores distancias geográficas que separan a las poblaciones paraguayas y a los mocovíes del resto de las muestras chaqueñas.

Cuando el análisis incluye a las poblaciones del Noroeste Argentino (NOA), que son muy numerosas, la diferenciación relativa observada entre las muestras chaqueñas disminuye y no aparecen entonces evidencia de aislamiento por distancia y, lo que es más notorio, las barreras genéticas no se establecen entre las muestras chaqueñas y las del NOA, sino que aíslan poblaciones individuales, muy probablemente debido a los pequeños tamaños muestrales de esas poblaciones. Sin embargo, no puede descartarse que la ausencia de barreras entre NOA y el Gran Chaco se deba a antiguas conexiones entre las dos regiones. Este hecho se ha discutido largamente desde lo arqueológico, dada la evidencia de tráfico de elementos e insumos.

Agradecimientos

Agradecemos especialmente a todos los donantes, al Dr. José Braunstein, a las autoridades del CEDEVA (Centro de Validación y Tecnologías Agropecuarias) de Laguna Yema y a los directivos de las escuelas y los centros de salud relevados. A los revisores por sus acertadas sugerencias.

Referencias bibliográficas

- Bailliet, G., Rothhammer, F., Carnese, F., Bravi, C. & Bianchi, N. (1994) "Founder Mitochondrial Haplotypes in Amerindian Populations", *American Journal of Human Genetics* 54, pp. 27-33.
- Braunstein, J. (2005) "Los pueblos indígenas del Gran Chaco", *Mundo de Antes* 4, pp. 127-137.
- Braunstein, J & Meichtry, N (2008) *Liderazgo. Representatividad y control social en el Gran Chaco*, Corrientes, EUDENE.
- Cabana, G., Merriwether, D.A., Huley, K. & Demarchi, D.A. (2006) "Is the Genetic Structure of Gran Chaco Populations Unique? Interregional Perspectives on Native South American Mitochondrial DNA Variation", *American Journal of Physical Anthropology* 131, pp. 108-119.
- Calandra, H. & Salceda, S. (2004) "El territorio y sus ocupantes: ¿qué, quienes, cómo y cuándo?" *Folia Histórica del Nordeste* vol. 15, pp.107-128.
- Cremonte, M.B., Garay de Fumagali, M. & Sica, G. (2005) "La frontera Oriental al Sur de la Quebrada de Humahuaca. Un espacio conectivo", *Mundo de Antes* 4, pp. 51-66.
- Demarchi, D.A., Panzetta-Dutari, G.M., Motran, C.C., López de Basualdo, M.A. & Marcellino, A.J. (2001) "Mitochondrial DNA haplogroups in Amerindian populations from the Gran Chaco", *American Journal Physical Anthropology* 115, pp. 199-203.
- Demarchi, D. & Mitchell, J. (2004) Genetic structure and gene flow in Gran Chaco populations of Argentina: evidence from Y-chromosome markers", *Human Biology* 76(3), pp. 413-429.
- Dominguez, M., Golluscio, L. & Gutiérrez, A. (2006) "Los vilelas del Chaco: desestructuración cultural, invisibilización y estrategias identitarias", *Ibero-Amerikanisches Institut PK* 23, pp. 1-28.
- Dornelles, C.L., Battilana, J., Fagundes, N.J.R., Freitas, L.B., Bonatto, S.L. & Salzano, F.M. (2004) "Population: The AyoreoIndians of Bolivia and Paraguay", *American Journal of Human Biology* 16, pp. 479-488.

- Excoffier, L., Smouse, P. & Quattro, J. (1992) "Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data", *Genetics* 131, pp. 479-491.
- Excoffier, L. & Lischer, H.E. (2010) "Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows", *Molecular Ecology Resources* 10, pp. 564-567.
- Goicoechea, A.S., Carnese, F.R., Dejean, C., Avena, A.S., Weimer, T.A., Franco, M.H.L.P., Callegari-Jacques, S.M., Estalote, A.C., Simoes, M.L.M.S., Palatnik, M. & Salzano, F.M. (2001) "Genetic relationships between Amerindian populations of Argentina", *American Journal Physical Anthropology* 115, pp. 133-143.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P. D. (2001) "PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis" *Palaentologia Electronica* 4(1), 9 pp. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Jurado Medina, L. S. (2015) *Tipificación de marcadores uniparentales en poblaciones mestizas de Argentina*, Tesis Doctoral Inédita, La Plata, Universidad Nacional de La Plata.
- Jurado Medina, L.S., Ramallo, V., Calandra, H., Lamenza, G., Braunstein, J., Salceda, S. & Bailliet, G. (2014) "Linajes paternos del Gran Chaco, un abordaje desde el ADN", *Folia Histórica del Nordeste* 22, pp. 187-202.
- Lamenza, G., Calandra, H.A. & Salceda, S.A. (2016) "Nuevos aportes a la arqueología de Formosa (Argentina): cronología del sitio arqueológico "El Quebracho", *Arqueología* 22(2), pp. 399-408.
- Lamenza, G.N., Calandra, H.A. & Salceda, S.A. (2019) "Arqueología de los ríos Pilcomayo, Bermejo y Paraguay", *Revista del Museo de La Plata* 4(2), pp. 481-510
- Manni, F., Guerard, E. & Heyer, E. (2004) "Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonnier 'salgorithm", *Human Biology* 76(2), pp. 173-190.
- Pauro, M., García, A., Nores, R. & Demarchi, D.A. (2013) "Analysis of uniparental lineages in two villages of Santiago Del Estero, Argentina, seat of Pueblos de Indios in colonial times", *Human Biology* 85(5), pp. 699-720.
- Ramallo, V., Santos, M.R., Muzzio, M., Motti, J.M.B., Salceda, S. & Bailliet, G. (2009) "Linajes masculinos y su diversidad en comunidades Wichí de Formosa", *Revista del Museo de Antropología* 2, pp. 67-74.
- Rosenberg, M.S. & Anderson, C.D. (2011) "PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Versión 2", *Methods in Ecology and Evolution* 2 (3), pp. 229-332.
- Salzano, F.M. & Callegari-Jacques, S.M. (1988) *South American Indian: A case study in evolution*, Oxford, Oxford University Press.
- Sokal, R.R. & Oden, N.L. (1978) "Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest", *Biological Journal of the Linnean Society* 10, pp. 229-249.
- Susnik, B. (1972) *Dimensiones Migratorias y Pautas Culturales de los Pueblos del Gran Chaco y su Periferia. Enfoque Etnológico*, Resistencia, Instituto de Historia, Facultad de Humanidades. Universidad del Nordeste.
- Vidal, A. & Braunstein, J. (2020) "The Southern Plains and the Continental Tip". En: Güldemann, T., McConvell, P. & Rhodes, R.A. (eds) *The Languages of Hunter-gatherers. Historical and global perspectives*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 641-669.