

Análisis de los linajes paternos en la ciudad de Trujillo, Perú

 Camila Sala,¹ Paula B. Paz Sepúlveda,¹ Mariela Cuello,¹ Marisol E. Schwab,¹ Laura S. Jurado Medina,¹ Josefina M.B. Motti,² María Rita Santos,^{1,3} Eliana Aquilano,¹ Enrique Martín Alva,⁴ Martha Mejía Porturas,⁴ Carlos León Torres,⁵ Emma Laura Alfaro Gómez,⁶ José Edgardo Dipierri,⁷ Darío A. Demarchi,⁸ Marina Muzzio,^{1,3} Claudio M. Bravi,^{1,3} y Graciela Bailliet^{1*}

Recibido:
2 de diciembre de 2021
Aceptado:
1 de mayo de 2022
doi: 10.34096/runa.v43i2.10667

1 Instituto Multidisciplinario de Biología Celular - IMBICE (CONICET-UNLP-CIC)

2 Laboratorio de Ecología Evolutiva Humana, NEIPHPA-FACSO, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, Quequén, Argentina.

3 Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, Argentina

4 Laboratorio Libertad, Trujillo, Perú.

5 Universidad Nacional de Trujillo, Trujillo, Perú.

6 Instituto de Ecorregiones Andinas (INECOA). Universidad Nacional de Jujuy, CONICET, Jujuy, Argentina

7 Instituto de Biología de la Altura. Universidad Nacional de Jujuy, Jujuy, Argentina.

8 Departamento de Antropología, Facultad de Filosofía y Humanidades. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

9 CONICET, Instituto de Antropología de Córdoba (IDACOR). Córdoba, Argentina.

* Correo de contacto: graciela.bailliet@gmail.com

Resumen

El actual territorio de Trujillo, una ciudad costera en el norte de Perú, fue ocupado por diversas culturas precolombinas a lo largo de la historia. Con la llegada de los conquistadores europeos en el siglo XVI, se inició un proceso de mestizaje que continúa hasta la actualidad. Los objetivos de este trabajo fueron identificar y caracterizar haplogrupos del cromosoma Y presentes en una muestra de voluntarios de Trujillo y evidenciar fenómenos de mestizaje y posibles similitudes entre la población en estudio y otras de Perú y Argentina. Se analizaron los linajes paternos a través de la región no recombinante del cromosoma Y por medio de un método de amplificación alelo-específica (PCR-AFLP) en reacciones multiplex para la identificación de marcadores bialélicos (SNPs) que determinan haplogrupos autóctonos y alóctonos para América. Tal como se esperaba, esta población presentó una ancestralidad predominantemente nativa, pero también se encontró una alta incidencia de linajes europeos.

Palabras clave

Cromosoma Y; Haplogrupos; AFLP; Trujillo; Origen continental



Analysis of paternal lineages in the city of Trujillo, Perú

Abstract

Key Words

Y Chromosome; Haplogroups; AFLP; Trujillo; Continental origin

The current territory of Trujillo, a coastal city in northern Peru, was occupied by various pre-Columbian cultures throughout history. With the arrival of European conquerors in the 16th century, process of admixture began that continues to this day. The goals of this article were to identify and characterize Y chromosome haplogroups in a sample of Trujillo inhabitants, and to compare its admixture processes with those in other Peru and Argentina populations. We analyzed paternal lineages by focusing on the non-recombinant region of the Y chromosome. An allele-specific amplification (PCR-AFLP) method was used in a multiplex reactions to identify biallelic markers (SNPs) that determine autochthonous and allochthonous haplogroups for America. As expected, this population showed a predominantly native ancestry, with high incidence of European lineages.

Análise das linhagens paternas na cidade de Trujillo, Perú

Resumo

Palavras-chave

Cromossomo Y; Haplogrupos; AFLP; Trujillo; Origem continental

O atual território de Trujillo, uma cidade costeira no norte do Peru, foi povoado por várias culturas pré-colombianas ao longo da história. Com a chegada dos conquistadores europeus no século XVI, iniciou-se um processo de miscigenação que continua até hoje. Os objetivos deste trabalho foram identificar e caracterizar os haplogrupos do cromossomo Y em uma amostra da população de Trujillo para compreender os fenômenos de mestiçagem e possíveis semelhanças com outras populações do Peru e da Argentina. As linhagens paternas foram analisadas através da região não recombinante do cromossomo Y, empregando um método de amplificação alelo-específico (PCR-AFLP) em reações multiplex para a identificação de marcadores bialélicos (SNPs) que determinam haplogrupos autóctones e alóctones para a América. Segundo o esperado, essa população apresentou ascendência predominantemente nativa, com alta prevalência de linhagens europeias.

Introducción

La ciudad de Trujillo, capital del departamento de La Libertad, constituye la tercera área metropolitana más poblada de Perú, después de Lima y Arequipa (Instituto Nacional de Estadística e Informática [INEI], 2012) (Figura 1). Se localiza sobre la costa del Pacífico, a 550 km al norte de la capital nacional, en el antiguo valle de "Chimo", hoy Valle de Moche o Santa Catalina (Jack, López, López, 2010).

Figura 1

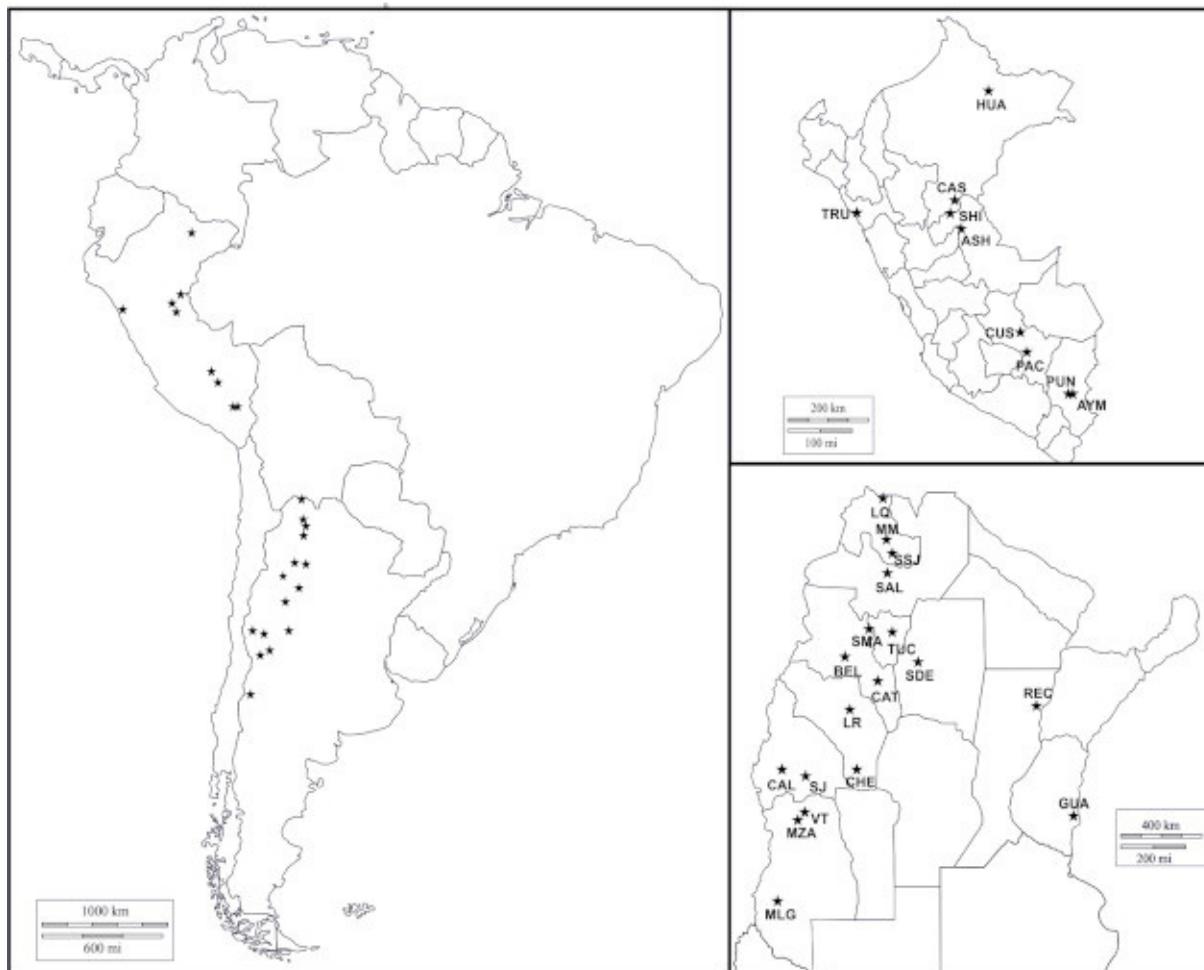


Figura 1: Localización geográfica y siglas de las poblaciones incluidas en este trabajo TRU: Trujillo, HUA: Huambisa, CAS: Cashibo; SHI: Shinibo; ASH: Ashaninka, PAC: Pacarictampu, PUN: Puno; AYM: Aimara; CUS: Cusco (incluye las localidades de San Sebastián y San Jerónimo); LQ: La Quiaca, MM: Maimará, JIJ: San Salvador de Jujuy, SAL: Salta, SMA: Santa María, BEL: Belén, TUC: San Miguel de Tucumán, SDE: Santiago del Estero, CAL: Calingasta, CAT: San Fernando del Valle de Catamarca, LR: La Rioja, SJ: San Juan, CHE: Chepes, VT: Villa Tulumaya, MZA: Mendoza, MLG: Malargüe, REC: Reconquista, GUA: Gualquaychú.

Se estima que en el actual territorio de Perú se han desarrollado diferentes culturas desde aproximadamente el año 10.000 AP (antes del presente). Estudios arqueológicos aportan evidencias del establecimiento de civilizaciones con altos niveles de organización social y desarrollo tecnológico. El máximo exponente fue el Imperio Inca, cuyo apogeo de expansión política y territorial se dio entre los siglos XV y XVI.

En el siglo XVI, con la conquista y colonización europea se inició un largo y sostenido proceso de mestizaje. La población migrante extracontinental tenía dos orígenes principales, por un lado, europeo, en su mayoría procedente de la península ibérica y, por otro, africano. Millones de individuos fueron capturados y trasladados contra su voluntad desde África hacia América, para ocupar labores esencialmente agrícolas, pero también realizar otras actividades como minería, industria, comercio y servicio doméstico. Sin su forzosa participación, la economía de las colonias de ultramar no hubiera podido desarrollarse (Haro

Hidalgo, 2019). En el caso específico de la costa de Perú, el comercio esclavista abasteció de mano de obra para explotación de las plantaciones de caña de azúcar, con un incremento notable de este mercado a partir del siglo XVIII (Hunefeldt, 2004).

Durante los siglos XIX y XX, el gobierno del Perú fomentó la inmigración de trabajadores asiáticos, quienes inicialmente se emplearon también en las plantaciones costeras y más tarde fueron migrando hacia las grandes ciudades. Durante este período, se llevaron a cabo proyectos de expansión territorial y se dictaron leyes para promover la inmigración europea, pero estas medidas tuvieron poco éxito debido a que, para aquellos que quisieran migrar a América, existían mejores ofertas por parte de otros países, tales como Argentina, Chile o Estados Unidos.

Entre 1876 y 1940, la población de Perú experimentó un crecimiento demográfico notable, pero este fenómeno tuvo una espacialidad heterogénea, se centró casi exclusivamente en la zona de la costa y en los aglomerados urbanos como Lima, Arequipa, Cuzco y Trujillo. Este crecimiento fue a expensas de migraciones internas, que comenzaron en 1920, desde el campo hacia las ciudades. El porcentaje de la población que residía en zonas rurales cayó de un 65% en 1940, al 30% en 1970 (Hunefeldt, 2004).

En 2017, se desarrolló el último censo nacional de población, que evidenció un total de 31 millones 237 mil 385 habitantes, con lo que Perú se posiciona como el quinto país más densamente poblado de América Latina (INEI, 2018). Cerca del 80% de la población vive en el área urbana (23.311.893 habitantes), los cuales representan el 79,3% del total nacional; mientras que en el área rural fueron censadas 6.690.991 personas (20,7%). El censo previo había sido en el año 2007, es decir, durante el plazo de una década, la población urbana se incrementó en 17,3%, equivalente a 343.454 personas por año, es decir, una tasa promedio anual del 1,6%. La población rural disminuyó en 19,4%, es decir, una tasa promedio anual decreciente de -2,1%.

En el Perú moderno se consideran mestizas a aquellas personas que hablan español y se comportan de acuerdo con patrones socioculturales que, históricamente, han sido identificados con los sectores hispánicos de la sociedad. Esto significa que individuos con un origen genético indígena sean considerados mestizos por su estilo de vida, idioma o comportamiento. De la misma manera, una persona que tiene ancestros provenientes de diferentes etnias pero vive en una comunidad aborígen y habla quechua es considerada indígena (Hunefeldt, 2004). Como consecuencia, los datos obtenidos de censos o encuestas no reflejan la composición genética de la población, sino categorías socioculturales.

Con base en lo anterior, el presente trabajo se propone determinar el origen continental de una muestra masculina de la población actual de Trujillo, a través del análisis de los linajes paternos del cromosoma Y. Además, se realizan inferencias sobre el grado de diferenciación poblacional, se deducen niveles de mestizaje y se comparan los resultados con los encontrados en otras poblaciones de Perú y Argentina, en busca de posibles semejanzas genéticas.

Sujetos y métodos

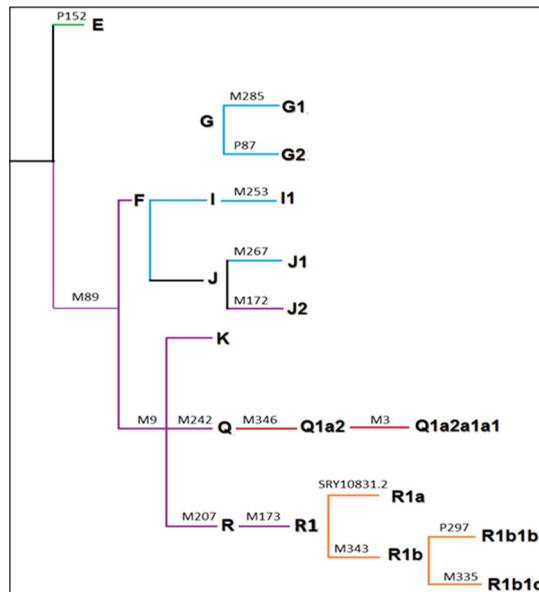
Consideraciones éticas. El proyecto cuenta con la aprobación del Comité de Ética del IMBICE (CONICET-UNLP-CIC) y de la Unidad Territorial de Salud N° 6 (Trujillo Este, Gobierno Regional de La Libertad). Los donantes son personas que asistieron a diferentes centros de salud públicos y privados de la ciudad de Trujillo y voluntariamente expresaron su voluntad de participar, a través de la firma del Término de Consentimiento Informado. Los voluntarios aportaron material biológico e información básica acerca de su lugar de nacimiento, el de sus padres y abuelos, y expresaron su deseo de recibir los resultados sobre ancestralidad continental de los linajes uniparentales (ADNmt y Cromosoma Y), información que se les comunicó de manera individual, a través de un correo electrónico. Las muestras biológicas fueron anonimizadas al llegar al laboratorio y en todo momento se preservó la identidad de las personas.

Características de la muestra. Se colectaron 101 muestras de sangre periférica correspondientes a individuos de sexo masculino, no emparentados biológicamente, residentes de la ciudad de Trujillo, de las que de obtuvo ADN por precipitación salina con cloruro de sodio (Miller *et al.*, 1988).

Tipificación de los haplogrupos del cromosoma Y. Se recurrió a un método de amplificación alelo-específica para la identificación de un total de 17 marcadores bialélicos (SNPs, por las siglas en inglés de *Single nucleotide polymorphisms*) que determinan haplogrupos autóctonos y alóctonos de América, reportados en la bibliografía como los más frecuentes en poblaciones de Argentina (Bailliet *et al.*, 2011): E, F, G1, G2, I1, J1, J2, K, Q, R y R1, mediante la tipificación de los SNPs P152, M89, M285, P87, M253, M267, M172, M9, M242, M207 y M173 respectivamente. Se tipificaron además Q1a1 y Q1a1a3, subhaplogrupos del clado Q, por medio de los SNPs M242, M346 y M3. Cuando los linajes solo pudieron ser identificados por M242 se denominaron Q*. Los subhaplogrupos R1a, R1b, R1b1b y R1b1c se reconocieron utilizando los marcadores SRY10831.2, M343, P297 y M335 (Karafet *et al.*, 2008) (Figura 2).

Se emplearon reacciones PCR-AFLP multiplex utilizando un conjunto de oligonucleótidos previamente diseñados (Jurado Medina *et al.*, 2014).

Figura 2



Árbol filogenético simplificado del cromosoma Y, en el que se hallan resaltados, en rojo, el haplogrupo nativo de América, y en azul, los haplogrupos alóctonos (Europa, Medio Oriente y África) considerados en este trabajo (Jurado Medina, 2015).

Análisis interpoblacional. La distribución de haplogrupos del cromosoma Y encontrada en Trujillo se comparó con datos disponibles de otras muestras poblacionales de Perú y de Argentina, para investigar afinidades genéticas en un contexto regional. Se utilizaron datos de las localidades de La Quiaca, Maimará, San Salvador de Jujuy, Salta, Santa María, Belén, San Miguel de Tucumán, Santiago del Estero, Calingasta, Catamarca, San José, La Rioja, San Juan, Chepes, Lavalle, Mendoza y Malargüe, tipificadas previamente en el laboratorio de Genética Molecular de Poblaciones del IMBICE. Además, se incluyeron en el análisis datos provenientes de 10 poblaciones del Perú (Figura 1) disponibles en la bibliografía (Fonseca Pinto Leite, 2018; Sandoval *et al.*, 2018; Di Corcia *et al.*, 2017; Neyra-Rivera *et al.*, 2021). Estas muestras representan mayoritariamente a poblaciones nativas rurales, a diferencia de la muestra de Trujillo, que proviene de un contexto urbano cosmopolita.

La estructura genética de la población se investigó por medio del análisis molecular de la varianza (AMOVA) (Weir y Cockerham, 1984; Excoffier, Smouse y Quattro, 1992), utilizando el programa Arlequin 3.0 (Excoffier y Schneider, 2005), mientras que las similitudes genéticas relativas entre muestras poblacionales se evaluaron a través del análisis de componentes principales con el programa Past 4 (Hammer, Harper y Ryan, 2001).

Resultados

Frecuencia de haplogrupos del cromosoma Y. El haplogrupo más frecuente en la muestra de Trujillo fue Q, identificado en el 46,6% de los voluntarios. Dentro de este clado, el subhaplogrupo Q-M3 representa el 41,5% y Q-M346 el 4% del total de individuos, el 1% restante corresponde al haplogrupo Q*. El haplogrupo R fue el segundo más representado (25,8%); el subclado R-P297 (R1b1b) fue el mayoritario, con el 21,7% del total, mientras que un 3% de las muestras fueron asignadas al subhaplogrupo R-M173 (R1) y solo el 1% a R-SRY10831.2 (R1a). El siguiente clado en términos de frecuencias fue F, y comprende el

6,9% del total. Los subhaplogrupos F (xG2, J1, J2), J-M172 (J2) y G-P87 (G2) se hallaron en 6,9%, 4% y 5%, respectivamente, mientras que el haplogrupo K está presente en un 5% de los individuos. Finalmente, el clado E fue identificado en un 6,9% del total (Tabla 1).

Tabla 1. Frecuencia de haplogrupos del cromosoma Y en la población de Trujillo, Perú.

Haplogrupos	N	%
E	7	6,9
F(XG2,J1,J2)	7	6,9
G2	4	5
J1	1	1
J2	4	4
K	5	5
Q*	1	1
Q1a2	4	4
Q1a2a1a1	42	41,5
R1	3	3
R1a	1	1
R1b1b	22	21,7
Total	101	100,00 %

Estructura de la población

Para investigar la posible existencia de estructura genética en la distribución de haplogrupos paternos a nivel interpoblacional, se realizó un análisis molecular de la varianza (AMOVA) incluyendo muestras nativas de Perú y de poblaciones urbanas de Argentina (Tabla 2).

Tabla 2. Frecuencia de los haplogrupos del cromosoma Y en muestras del presente estudio y de la bibliografía.

País	Localidad	E	F*	G	I ₁	J	K(xQ,R)	Q*	Q-M ₃₄₆	Q-M ₃	R	Total
Perú	Trujillo	0,069	0,069	0,0396	0	0,05	0,05	0,01	0,04	0,416	0,257	101
	Ashaninka	0,017	0	0,017	0	0	0,034	0,017	0,017	0,881	0,017	59
	San Sebastián y San Jerónimo	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	29
	Pacarictampu	0	0,067	0	0	0	0	0	0	0,8	0,133	15
	Cusco	0,333	0	0	0	0	0	0	0	0,333	0,334	3
	Puno	0	0	0	0	0	0	0	0	0,667	0,333	3
	Shipibo	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	22
	Cashibo	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	28
	Ashaninka	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	8
	Huambisa	0	0	0	0	0	0	0	0,313	0,688	0	16
Aimara	0,034	0	0,0337	0	0	0,011	0	0	0,865	0,056	89	
Argentina	La Quiaca	0,097	0,083	0	0	0,042	0,028	0	0	0,389	0,361	72
	Maimará	0,048	0,058	0,0288	0	0,087	0,067	0	0,019	0,49	0,202	104
	Jujuy	0	0,054	0	0	0,027	0,081	0	0,081	0,405	0,351	37
	Salta	0,136	0,012	0,0123	0	0,086	0,086	0	0,012	0,407	0,247	81
	Santa María	0,063	0,078	0,0625	0	0,109	0,063	0	0,047	0,188	0,391	64
	Belén	0,089	0,161	0,0357	0	0,179	0	0	0,071	0,179	0,286	56
	Tucumán	0,147	0,064	0,1346	0,071	0,064	0,032	0	0,013	0,077	0,397	156
	Santiago del Estero	0,124	0,2	0	0	0,082	0,024	0,006	0,018	0,035	0,512	170
	San José	0	0,143	0	0	0,143	0	0	0	0,429	0,286	7
	Catamarca	0,094	0,01	0,0417	0	0,073	0,042	0	0,042	0,115	0,583	96
	La Rioja	0,149	0,057	0,069	0	0,08	0,08	0	0,011	0,103	0,448	87
	San Juan	0,115	0,038	0,0192	0	0,192	0,058	0	0,048	0,077	0,452	104
	Chepes	0,083	0	0	0	0,167	0,042	0,042	0	0,083	0,583	24
	Villa Tulumaya	0	0,194	0,0556	0	0,056	0	0	0,028	0,167	0,5	36
	Mendoza	0,141	0,077	0,0385	0	0,154	0,026	0	0	0,09	0,474	78
	Malargüe	0	0,098	0	0	0,171	0,024	0	0,024	0,073	0,61	41
	Reconquista	0,117	0,183	0	0	0,05	0,183	0	0	0,067	0,4	60
Gualeduaychú	0	0	0	0	0,103	0	0	0	0,026	0,872	39	

Se realizaron tres análisis. En primer lugar, se incluyeron todas las muestras en un grupo único, se encontró una diferenciación altamente significativa ($p < 0.01$) (Tabla 3). A continuación, se separó el universo muestral en dos grupos, las muestras peruanas por un lado y las argentinas por el otro. En un primer análisis, se agrupó a Trujillo con las muestras peruanas y, en un segundo término, se lo agrupó con las argentinas, teniendo en cuenta que se trata de una población urbana cosmopolita. Ambos análisis mostraron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,01$), tanto en la variación entre poblaciones dentro de grupos como en la diferenciación entre grupos. Sin embargo, se advierte que Trujillo es más semejante al grupo peruano que al argentino, ya

que el primer análisis muestra una varianza dentro de grupo menor (4,79% vs. 6,23%), es decir, una mayor similitud con las demás muestras, y una variación entre grupos sensiblemente mayor (32,24% vs. 25,36%) que cuando se lo incluye con las muestras urbanas argentinas.

Tabla 3. Resultados de análisis molecular de la varianza

Análisis	Porcentaje de variación		
	Dentro de poblaciones	Entre poblaciones dentro de grupos	Entre grupos
Un grupo	80,92	-	19,08*
Dos grupos ¹	62,97	4,79*	32,24*
Dos grupos ²	68,41	6,23*	25,36*

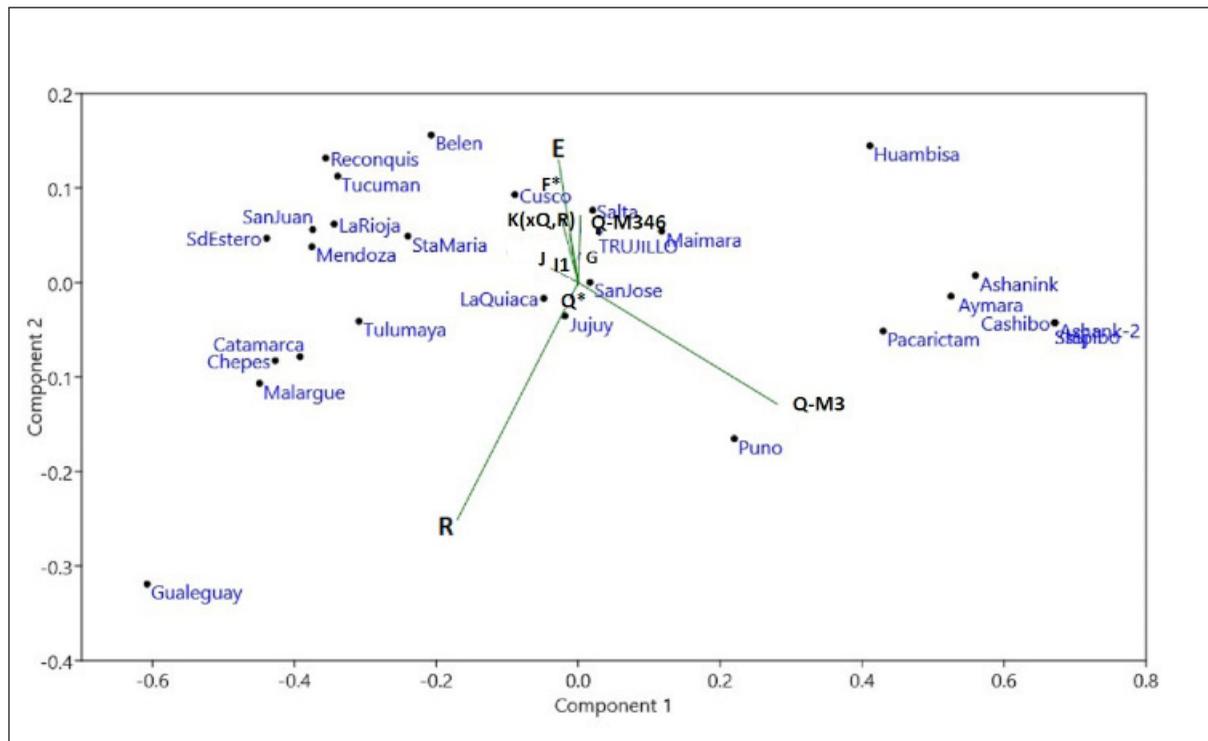
¹ Trujillo en el grupo peruano, ² Trujillo en el grupo argentino

* $p < 0,01$

Afinidades poblacionales

Para evaluar las afinidades relativas entre las muestras incluidas en el estudio interpoblacional se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) basados en las frecuencias de haplogrupos del cromosoma Y, partiendo de una matriz de varianzas-covarianzas. En el gráfico de la Figura 3 se proyectan las muestras y los haplogrupos simultáneamente en los dos primeros componentes principales, que representan conjuntamente el 93,2% de la variabilidad total. El primer componente da cuenta del 88% de la variación total, y está conformado mayoritariamente por la variación aportada por Q-M3 (con peso positivo) y R (con peso negativo). A la izquierda del gráfico se ubican la mayoría de las poblaciones argentinas, con mayor proporción de linajes europeos, particularmente Gualeguaychú, en el extremo inferior izquierdo de la figura debido a la alta incidencia del haplogrupo R. A la derecha del gráfico se agrupan las poblaciones peruanas, cercanas unas de otras, como consecuencia de las altas frecuencias del linaje americano Q-M3. Trujillo ocupa una posición central, más próxima a algunas muestras del extremo norte argentino (Salta, Maimará, San José, La Quiaca y San Salvador de Jujuy), todas con valores relativamente altos de Q-M3 e intermedios de R.

Figura 3.



Gráfica de análisis de componentes principales (PC), que destaca las similitudes genéticas entre las poblaciones (círculos negros, Argentina; puntos grises, Perú), según haplogrupos del cromosoma Y: E, F*, K(xQ,R), J, J1, G, Q*, Q-M346, Q-M3. Siglas de las poblaciones TRU: Trujillo, HUA: Huambisa, CAS: Cashibo; SHI: Shinibo; ASH: Ashaninka, PAC: Pacarictampu, PUN: Puno; AYM: Aimara; CUS: Cusco (incluye las localidades de San Sebastián y San Jerónimo); LQ: La Quiaca, MM: Maimará, JUJ: San Salvador de Jujuy, SAL: Salta, SMA: Santa María, BEL: Belén, TUC: San Miguel de Tucumán, SDE: Santiago del Estero, CAL: Calingasta, CAT: San Fernando del Valle de Catamarca, LR: La Rioja, SJ: San Juan, CHE: Chepes, VT: Villa Tulumaya, MZA: Mendoza, MLG: Malargüe, REC: Reconquista, GUA: Gualeguaychú. TRU: Trujillo, HUA: Huambisa, CAS: Cashibo; SHI: Shinibo; ASH: Ashaninka, PAC: Pacarictampu, PUN: Puno; AYM: Aimara; CUS: Cusco (incluye las localidades de San Sebastián y San Jerónimo); LQ: La Quiaca, MM: Maimará, JUJ: San Salvador de Jujuy, SAL: Salta, SMA: Santa María, BEL: Belén, TUC: San Miguel de Tucumán, SDE: Santiago del Estero, CAL: Calingasta, CAT: San Fernando del Valle de Catamarca, LR: La Rioja, SJ: San Juan, CHE: Chepes, VT: Villa Tulumaya, MZA: Mendoza, MLG: Malargüe, REC: Reconquista, GUA: Gualeguaychú.

Discusión

En el censo nacional de Perú de 1940 se registró la composición étnica de la población. En ese momento, el 52,89% de los habitantes de ese país declaró ser de origen blanco o mestizo, mientras que un 45,86% se identificó como aborigen. Además, el 0,47% del total de individuos censados afirmó ser descendiente de africanos; el 0,68% dijo tener antepasados asiáticos (provenientes de China y Japón); y el 0,10% restante no declaró su ascendencia (Hunefeldt, 2004). En el año 2017 se incluyó la pregunta sobre autoidentificación étnica, que les fue realizada únicamente a aquellas personas mayores de 12 años al momento del censo (un total de 23.196.391 habitantes). La mayoría (60,2%) se autoidentificó como mestizo; mientras que el 22,3% de la población encuestada se autoidentificó como quechua, y el 2,4% como de origen aimara. Asimismo, se registraron 79.266 personas que dijeron ser nativas/indígenas de la Amazonía; Ashaninka (55.489); Awajún (37.690); Shipibo Konibo (25.222) y 49.838 censados manifestaron ser de otro pueblo indígena u originario. El 6% se autoidentificó como segunda o tercera generación descendiente de migrantes asiáticos, el 5,9% como blanco y el 3,6% como afrodescendiente. El resto de las personas

indicaron una categoría “Otro origen” sin mayor detalle y/o no respondieron a la pregunta (INEI, 2018).

En la comparación de la información demográfica con la genética, vemos que el porcentaje en el que se registró el haplogrupo nativo en la muestra de Trujillo se asemeja a la proporción de individuos que se identificaron como indígenas en el censo de 1940 en la misma ciudad (Carbajal-Caballero et al., 2005) y a las frecuencias haplotípicas originarias del continente americano reportadas en poblaciones de los Andes Centrales peruanos (Cabana et al., 2015). Este hallazgo concuerda además con la historia de la ciudad y la región, cuna de importantes culturas precolombinas, que continuaron vigentes luego de la Conquista, y foco de importantes actividades económicas.

Fonseca Pinto Leite (2018) analizó muestras de ADN de la comunidad Ashaninka, ubicada en el margen de los ríos amazónicos Pichis y Palcazú, en los Andes peruanos. En ese estudio se encontró que el 63% de los linajes fueron Q-M3, mientras que 30,6% fueron sublinajes de Q-M3, tales como Q-Z19319 (4,1%), Q-Z199483 (2%), Q-SA05 (24,55), y los linajes ancestrales para M3, representados por Q-P36 (1,8%) y Q-M346 (1,8%). Sandoval *et al.* (2018) estudiaron 18 individuos pertenecientes a 12 familias provenientes de los distritos San Sebastián y San Jerónimo de Cusco, que parecen estar vinculadas a los gobernantes incas. En esas muestras, la mayoría de los linajes fueron Q-M3 y también se identificaron tres sublinajes de Q-M3: Q-CTS51780 (1 individuo), Q-SA01 (1 individuo) y Q-Z19483 (7 individuos). Los autores sugieren que se trata de un linaje conectado con una expansión reciente en los Andes, con una antigüedad similar a la de la expansión Inca en el continente (Sandoval *et al.*, 2018). Di Corcia y colaboradores (2017) analizaron 162 muestras provenientes del Amazonas peruano, de las comunidades Cashibo, Shipibo, Ashaninka y Huambisa de los departamentos de Ucayali y Loreto. En ese estudio, la gran mayoría de los linajes fueron Q-M3, y solo se encontraron linajes Q-M346 en la comunidad de Huambisa. Neyra-Rivera y colaboradores (2021) analizaron 90 individuos aimara de la ciudad de Puno, una de las más altas de Perú, a orillas del lago Titicaca. Del total de muestras, el 86,52% pertenecieron al haplogrupo Q, y también se encontraron haplogrupos R (5,62%), G (3,37%), E (3,37%) y J (1,12%). Sin embargo, es importante destacar que en este último trabajo la asignación de los haplogrupos se realizó a través de STRs (por su designación en inglés, *Short Tandem Repeats*). A diferencia de los marcadores bialélicos de tipo SNP, estos *loci* contienen elementos secuenciales cortos y repetitivos que varían en tamaño (3 a 7 pares de bases de longitud). Estas tandas repetitivas son abundantes y están ampliamente distribuidas en el genoma. Su alta tasa de mutación los vuelve una fuente muy rica de marcadores muy polimórficos, de gran utilidad en estudios forenses o en determinaciones de parentesco. Neyra-Ribera y colaboradores (2021) construyeron haplotipos en base a 17 STR del cromosoma Y, y asignaron luego el haplogrupo más probable de acuerdo con el haplotipo individual con un *software on-line*, pero sin determinarlo molecularmente.

En las muestras de Argentina y de Trujillo, nuestro grupo ha identificado los subhaplogrupos Q-P36, Q-M346 y Q-M3. Hemos propuesto un origen americano del subhaplogrupo Q-M346, fundamentado en la red de haplotipos de 17 STRs de linajes Q-M346 presentes en distintos países de Sudamérica y el Sudeste Asiático. En tanto, Q-P36 posiblemente sea de origen alóctono. Compilamos linajes de diversas regiones del planeta y las muestras de Argentina fueron cercanas o idénticas a linajes de Medio Oriente (Jurado Medina *et al.*, 2020) (Tabla 2).

El segundo linaje más frecuente en la población fue R, considerado característico de Europa dada su alta incidencia en ese continente (Underhill *et al.*, 2010; Myres *et al.*, 2011). Dentro del R-M173, el subhaplogrupo R-P297 fue hallado en el 21,7% del total de individuos analizados. La proporción relativamente alta de portadores de dicho haplogrupo está ligada principalmente a la llegada de los conquistadores españoles, que en etapas tempranas fueron casi en su totalidad de sexo masculino, y al posterior arribo de nuevos inmigrantes europeos entre fines del siglo XIX y el siglo XX. La incidencia de este haplogrupo reportada en publicaciones anteriores sobre poblaciones peruanas varía de 0 a 33% (Di Corcia *et al.*, 2017; Fonseca Pinto Leite, 2018; Sandoval *et al.*, 2018; Neyra-Rivera *et al.*, 2021) (Tabla 2).

El haplogrupo alóctono F comprende los clados G, H, I, J y K. Dentro del haplogrupo G, se testearon los subhaplogrupos G-M285 y G-P87, pero solo se halló G-P87 en una proporción del 45%. Esto puede explicarse teniendo en cuenta que G-M285 se encuentra prácticamente ausente en Europa. En cambio, G-P87 es más frecuente en Europa occidental, región desde la cual Perú recibió varias oleadas de inmigrantes (Cinnioglu *et al.*, 2004; Rootsi *et al.*, 2012). Solo en las muestras peruanas de Ashaninka y Aimara se reportó la existencia del haplogrupo G (Fonseca Pinto Leite, 2018; Sandoval *et al.*, 2018; Neyra-Rivera *et al.*, 2021), sin distinción entre los subhaplogrupos analizados en el presente trabajo (Tabla 2).

Se analizó también el linaje J, y se encontró una mayor proporción de J-M172 con respecto a J-M267. Estos haplogrupos tienen origen en el Cercano Oriente, norte de África y Europa, mientras que J-M172 presenta una distribución más amplia, como consecuencia de la dispersión árabe a lo largo del continente europeo (Cinnioglu *et al.*, 2004; Semino *et al.*, 2004). Es probable, por lo tanto, que los cromosomas asociados a este clado se hayan introducido en la población de Trujillo a través de inmigrantes provenientes de Europa. Era esperable la baja incidencia del haplogrupo J-M267, en comparación con su linaje hermano J-M172, ya que presenta una dispersión hacia el sudeste de Europa, desde donde no existen registros históricos de migraciones hacia Perú. En la bibliografía consultada, solo se reportó la presencia del haplogrupo J en poblaciones aimara (Neyra-Rivera *et al.*, 2021) (Tabla 2).

Al igual que en el noroeste de Argentina (Jurado Medina, 2015), no se encontró ningún cromosoma identificado con el haplogrupo I, muy extendido en el norte de Europa, pero es poco frecuente en el resto del mundo (Cinnioglu *et al.*, 2004; Rootsi *et al.*, 2012). Dado que en el presente trabajo no se analizaron los haplogrupos I2, es probable que algunas de las muestras asignadas al clado F* correspondan a ese haplogrupo. Cabe consignar que las muestras asignadas al clado F* presentaron un estado derivado para el marcador M89, pero ancestral para M172, P287, M253, M267 y M285. Sandoval y colaboradores (2018) mencionan una muestra con subhaplogrupo I2, que en nuestro análisis estaría agrupado en los subhaplogrupos F* (Tabla 2).

El 5% de los cromosomas Y analizados portadores de la mutación M9 pero que no corresponden al clado Q ni R fueron asignados al haplogrupo K. Dentro de este grupo se encuentran los subclados L, M, N, O, S y T. Es posible que estos individuos pertenezcan al linaje O, que es característico del este de Asia, de donde Perú recibió inmigrantes en dos momentos históricos diferentes. Proporciones similares se encontraron en poblaciones de Bolivia y Argentina (Cárdenas Paredes, 2014; Jurado Medina, 2015; Fonseca Pinto Leite, 2018) (Tabla 2). También podrían pertenecer al subclado T-M70 que ha sido descrito

en frecuencias variables en Asia del este, África y Europa (Karafet *et al.*, 2008; Méndez *et al.*, 2011). Cabe destacar que un individuo con haplogrupo T fue descrito en Puno (Sandoval *et al.*, 2018).

Dado que no se profundizó en la caracterización de los subhaplogrupos del clado E, presente en el 6,9% de las muestras, no es posible distinguir si estos individuos son descendientes de europeos o de africanos. Como se ha mencionado, los esclavos introducidos durante la época colonial podrían tener presencia en el *pool* génico de la población mestiza peruana actual. El haplogrupo E-M2 se ha identificado en población asháninca (Fonseca Pinto Leite, 2018), y el E-PF2477, en el estudio de Sandoval y colaboradores (2018); estos subhaplogrupos son característicos de poblaciones africanas (Trombetta *et al.*, 2011).

La posible explicación a las diferencias observadas entre la población de Trujillo y la mayoría de las de Argentina es la cantidad y diversidad en la procedencia de los inmigrantes que cada una de las regiones recibió a partir del siglo XIX (Lattes, 1985; Hunefeldt, 2004). El desarrollo económico es un factor de atracción y un determinante en la dirección y asentamiento de la corriente migratoria, particularmente cuando se trata de desplazamiento de la fracción masculina. En torno a las ciudades más grandes, se puede apreciar un componente alóctono más acentuado, al menos en la experiencia de trabajo que nuestro grupo tiene en Argentina (Bailliet *et al.*, 2011). De hecho, en las últimas décadas, se destaca una fuerte tendencia de ciudadanos peruanos a migrar hacia Argentina, atraídos por las demandas del mercado laboral (Macchiavello, 2009).

Por otro lado, el bajo nivel de diferenciación entre la muestra de Trujillo y algunas localidades de Argentina (La Quiaca, San Salvador de Jujuy, Salta y Santa María, todas ubicadas en la región Noroeste), puede explicarse por la relativamente alta proporción de linajes nativos Q-M3. El Noroeste integra el amplio espacio cultural de los Andes Centrales en Sudamérica. Formó parte del Collasuyo, la región sur del Imperio inca y de otros fenómenos culturales prehispánicos como Tiawanako-Wari, el complejo arqueológico Yavi-Isla y Aguada (1400 AP) (Muzzio *et al.*, 2018). Sin embargo, el estudio de los haplogrupos del cromosoma Y no permite profundizar aún en la diferenciación regional dentro del componente nativo. Futuros estudios centrados en la variabilidad interna contribuirán a enriquecer la discusión sobre la dinámica poblacional propia del mundo andino. Desde una perspectiva histórica –comenzando por la época precolombina, el surgimiento del Imperio inca y sus estrategias de expansión y reemplazo (Stanish, 2001; Salazar Burger, 2004; Tung, 2008)–, los datos sustentan las expectativas acerca de su posible impacto en la actual estructura genética de las poblaciones.

Conclusión

Se logró identificar y caracterizar linajes autóctonos y alóctonos para la población de Trujillo. Tal como se esperaba, esta población presenta una ancestralidad predominantemente nativa, pero cuenta, además, con una relativamente alta incidencia de linajes paternos de origen europeo. Los resultados obtenidos son coherentes con la historia migratoria de Sudamérica. La población en estudio se asemeja genéticamente a las localidades del extremo norte de Argentina. Estas últimas se encuentran próximas al límite con Bolivia y, además de compartir una historia demográfica común, han mantenido un flujo de migrantes a lo largo del tiempo.

Financiamiento

El presente trabajo contó con la financiación de los siguientes subsidios científicos:

PIP 2013# 325 CONICET y PICT 2013 #424 Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. Investigadora responsable Graciela Bailliet. PICT 2008 #715 Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. Investigador responsable Claudio M. Bravi.

Agradecimientos

Agradecemos a las personas voluntarias que aceptaron a donar muestras biológicas para realizar este estudio y a los centros de salud donde se desarrolló la colecta, a la Universidad Nacional de Trujillo y el Laboratorio Libertad de Trujillo, Perú. Además, agradecemos a los organismos patrocinantes: CONICET, CIC, UNLP y Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica.

Biografías

Camila Sala realizó este trabajo como parte de su tesis de grado en la Facultad de Ciencias Naturales y Exactas de la UNOBA. Estudiante de Doctorado en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata.

 <https://orcid.org/0000-0001-9537-9102>

Correo electrónico: camilasala@outlook.com.

Paula B. Paz Sepúlveda. Egresada de la Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia (Universidad Nacional de San Luis). Doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata).

 <https://orcid.org/0000-0001-5244-7419>

Correo electrónico: paulabeatrizpaz@gmail.com

Mariela Cuello. Licenciada en Biología y doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata).

 <https://orcid.org/0000-0002-9801-8895>

Correo electrónico: mcuello@gmail.com

Marisol E. Schwab. Licenciada en Antropología y doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata).

 <https://orcid.org/0000-0002-4611-9854>

Correo electrónico: marisol_schwab@hotmail.com

Laura S. Jurado Medina. Bióloga con orientación en Genética de la Universidad del Valle, Cali-Colombia. Doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata).

 <https://orcid.org/0000-0002-7453-3294>

Correo electrónico: laurisjurado@gmail.com

Josefina M. B. Motti. Licenciada en Antropología y doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata). Investigadora adjunta del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

 <https://orcid.org/0000-0002-6624-1822>

Correo electrónico: josemotti@yahoo.com.ar

María Rita Santos. Licenciada en Biología y doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata). Docente de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). Miembro de la Carrera de Profesional de apoyo de la Comisión de Investigaciones Científicas (CIC), de la Provincia de Buenos Aires.

 <https://orcid.org/0000-0001-6156-4801>

Correo electrónico: mritasantos@yahoo.com.ar

Eliana Aquilano. Licenciada en Biotecnología y Biología Molecular. Técnica química y doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata).

 <https://orcid.org/0000-0002-6940-3823>

Correo electrónico: elianaaquilano@gmail.com

Enrique Martín Alva. Biólogo microbiólogo y doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Trujillo (UNT). Docente pregrado Facultad de Medicina Humana de la Universidad Privada Antenor Orrego. Docente posgrado UNT.

 <https://orcid.org/0000-0001-5341-8206>

Martha Mejía Porturas. Biólogo microbiólogo (U.N.T.). Gerente de Laboratorio de Análisis Clínicos y Biológicos “Libertad”, Trujillo, Perú.

 <https://orcid.org/0000-0001-9625-329>

Carlos León Torres. Biólogo, doctor en Ciencias Biológicas (UNT). Docente pregrado y posgrado Facultad de Ciencias Biológicas (UNT) Trujillo, Perú.

 <https://orcid.org/0000-0002-9808-186X>

Emma Laura Alfaro Gómez. Licenciada en Genética (Universidad Nacional de Misiones). Doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata). Investigadora independiente del CONICET. Docente Universidad Nacional de Jujuy.

 <https://orcid.org/0000-0001-8960-7826>

Correo electrónico: emma.alfarogomez@gmail.com

José Edgardo Dipierri. Médico genetista. Doctor en Ciencias Médicas (Universidad Nacional de Mendoza). Profesor en la Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales, Universidad Nacional de Jujuy.

 <https://orcid.org/0000-0002-1679-0727>

dariodemarchi@gmail.com

Darío A. Demarchi. Biólogo y doctor en Ciencias Biológicas. Investigador principal del CONICET. Profesor Titular del Departamento de Antropología, Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad Nacional de Córdoba (UNC).

 <https://orcid.org/0000-0003-3782-8269>

Correo electrónico: dariodemarchi@gmail.com

Marina Muzzio. Licenciada en Antropología, doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata). Docente de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). Investigadora asistente del CONICET.

 <https://orcid.org/0000-0003-2236-2494>

Correo electrónico: marinamuzzio@gmail.com

Claudio M. Bravi. Licenciado en Biología, doctor en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata). Docente de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). Investigador independiente del CONICET.

 <https://orcid.org/0000-0002-2499-4471>

Correo electrónico: cmbravi@yahoo.com.ar

Graciela Bailliet. Licenciada en Biología y doctora en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata). Investigadora principal del CONICET.

 <https://orcid.org/0000-0002-8365-260>

Correo electrónico: graciela.bailliet@gmail.com

Referencias bibliográficas

- » Bailliet, G., Ramallo, V., Muzzio, M., Santos, M. R., Motti, J. M. B., Bianchi, N. O., y Bravi, C. M. (2011). Antecedentes y nuevos aportes en el estudio del cromosoma Y en poblaciones humanas sudamericanas. *Journal of Basic and Applied Genetics*, 22(1), 1-9.
- » Cabana, G. S., Lewis, C. M., Tito, J. R. Y., Covey, R. A., Cáceres A. M., De La Cruz, A. F., Durand, D., Housman, G., Hulsey, B. I, Iannacone, G. C., López, P. W., Martínez, R., Medina, A., Ortega Dávila, O., Osorio Pinto, K. P., Polo Santillán, S. I., Rojas Domínguez, P., Rubel, M., Smith, H. F., Smith, S. E., Rubín de Celis Massa, V., Lizárraga, B. y Stone, A. C. (2015). Population Genetic Structure of Traditional Populations in the Peruvian Central Andes and Implications for South American Population History. *Human Biology*, 86(3), 147-165.
- » Carbajal-Caballero, N., Núñez, S., Narvaiza, M., Aguirre, C., Villanueva, C., Muro, J. y Rodríguez-Delfín, L. (2005). Polimorfismos del cromosoma Y humano en poblaciones de la región norte del Perú. *Revista Peruana de Biología*, 12(3), 341-348.
- » Cárdenas Paredes, J. M. (2014). *Análisis de linajes uniparentales en población Boliviana* (tesis doctoral). Universidad de Santiago de Compostela, Galicia, España.
- » Cinnio lu, C., King, R., Kivisild, T., Kalfog, E., Atasoy, S., Cavalleri, G. L. Lillie, A. S., Roseman, C. C, Lin, A. A., Prince, K., Oefner, P. J., Shen, P., Semino, O., Cavalli-Sforza, L. L. y Underhill, P. A. (2004). Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia. *Human Genetics*, 114(2), 127-148.
- » Di Corcia, T., Sánchez Mellado, D., Dávila Francia, T. J., Ferri, G., Sarno, S., Luiselli, D., Rickards, O. (2017). East of the Andes: The genetic profile of the Peruvian Amazon populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 1(11). doi: 10.1002/ajpa.23209
- » Excoffier, L. G. L. y Schneider, S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1.
- » Excoffier, L., Smouse, P. E., y Quattro, J. M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131(2), 479-491. doi: <https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>
- » Fonseca Pinto Leite, da, G. A. (2018). *Characterization Of Male Lineages in the Asháninka from Peru* (tesis de maestría). Facultad de Ciencias, Universidad de Porto, Portugal.
- » Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- » Haro Hidalgo, V. H. (2019). Esclavitud africana en el Perú: precio de los esclavos 1650-1820. *Revista Escuela de Historia*, 18(2), 00. <https://bit.ly/3yeL6gH>
- » Hunefeldt, C. (2004). *A Brief History of Peru*. San Diego: University of California; Checkmark Books.
- » Instituto Nacional de Estadística e Informática (2012). Perú: Estimaciones y Proyecciones de Población Total por Sexo de las principales Ciudades, 2000-2015. Lima: INEI.
- » Instituto Nacional de Estadística e Informática (2018). Base de Datos de los Censos Nacionales 2017 y el Perfil Sociodemográfico del Perú. Recuperado de https://www.inei.gob.pe/media/MenuRecursivo/publicaciones_digitales/Est/Lib1544/
- » Jack, E., López, N., y López, B. (2010). *Plan estratégico de desarrollo integral y sostenible*. Trujillo: Municipalidad Provincial de Trujillo.

- » Jurado Medina, L. (2015). *Tipificación de marcadores uniparentales en poblaciones mestizas de Argentina* (tesis doctoral). Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- » Jurado Medina, L. S., Muzzio, M., Schwab, M., Bravi Costantino, M. L., Barreto, G. y Bailliet, G. (2014). Human Y-chromosome SNP characterization by multiplex amplified product-length polymorphism analysis. *Electrophoresis*, 35(17), 2524-2527.
- » Jurado Medina, L. S., Paz Sepúlveda, P. B., Ramallo, V., Sala, C., Beltramo, J., Schwab, M., Motti, J. M. B., Santos, M. R., Cuello, M., Salceda, S., Dipierri, J. A., Alfaro Gómez, E. L., Muzzio, M., Bravi, C. M., Bailliet, G. (2020). Continental Origin for Q_Haplogroup Patrilineages in Argentina and Paraguay. *Human Biology*, 92(2). doi: 10.13110/humanbiology.92.2.01
- » Karafet, T. M., Méndez, F. L., Meilerman, M. B., Underhill, P. A., Zegura, S. L. y Hammer, M. F. (2008). New Binary Polymorphisms Reshape and Increase Resolution of the Human Y Chromosomal Haplogroup Tree. *Genome Research*, 18, 830-838.
- » Lattes, A. E. (1985). *Migraciones hacia América Latina y el Caribe desde principio del siglo XIX*. Buenos Aires: CENEP.
- » Macchiavello, M. (2009). Migración transnacional: identidad y cultura de los peruanos en la Argentina. *Revista Electrónica Construyendo Nuestra Interculturalidad*, 4(5), 1-16.
- » Méndez, F. L., Karafet, T. M., Krahn, T., Ostrer, H., Soodyall, H. y Hammer, M. F. (2011). Increased resolution of Y chromosome haplogroup T defines relationships among populations of the Near East, Europe, and Africa. *Human Biology*, 83(1), 39-53.
- » Miller, S., Dykes, D. y Polesky, H. (1988). A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Research*, 16, 1215.
- » Muzzio, M., Motti, J. M. B., Paz Sepúlveda, P. B., Yee, M-C., Cooke, T., Santos, M. R., et al. (2018). Population structure in Argentina. *PLoS ONE*, 13(5), :e0196325. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196325>
- » Myres, N. M., Rootsi, S., Lin, A. A., Jarve, M., King, R. J., Kutuev, I., Cabrera, V. M., Khusnutdinova, E. K., Pshenichnov, A., Yunusbayev, B., Balanovsky, O., Balanovska, E., Rudan, P., Baldovic, M., Herrera, R. J., Chiaroni, J., Di Cristofaro, J., Villems, R., Kivisild, T. y Underhill, P. A. (2011). A major Y-chromosome haplogroup R1b Holocene era founder effect in Central and Western Europe. *European Journal of Human Genetics*, 19(1), 95-101.
- » Neyra-Rivera, C. D., Ticona Arenas, A., Delgado Ramos, E., Velasquez Reinoso, M. R. E., Cáceres Rey, O. A. y Budowle, B. (2021). Population data of 27 Y-chromosome STRS in Aymara population from Peru. *Australian Journal of Forensic Sciences*, doi: 10.1080/00450618.2021.1882571
- » Rootsi, S., Myres, N. M., Lin, A. A., Järve, M., King, R. J., Kutuev, I., Cabrera, V. M., Khusnutdinova, E. K., Varendi, K., Sahakyan, H., Behar, D. M., Khusainova, R., Balanovsky, O., Balanovska, E., Rudan, P., Yepiskoposyan, L., Bahmanimehr, A., Farjadian, S., Kushniarevich, A., Herrera, R. J., Grugni, V., Battaglia, V., Nici, C., Crobu, F., Karachanak, S., Kashani, B. H., Houshmand, M., Sanati, M. H., Toncheva, D., Lisa, A., Semino, O., Chiaroni, J., Di Cristofaro, J., Villems, R., Kivisild, T. y Underhill, P. A. (2012). Distinguishing the co-ancestries of haplogroup G Y-chromosomes in the populations of Europe and the Caucasus. *European Journal of Human Genetics*, 20(12), 1275-1282.
- » Salazar-Burger, L. C. (2004). Machu Picchu: Mysterious Royal Estate in the Cloud Forest. En R. L. Burger y L. C. Salazar-Burger (Eds.), *Machu Picchu: Unveiling the Mystery of the Incas* (pp. 21-47). New Haven: Yale University Press.
- » Sandoval, J. R., Lacerda, D. R., Jota, M. S., et al. (2018). Genetic ancestry of families of putative Inka descent. *Molecular Genetics and Genomics*, 293, 873-881. doi: <https://doi.org/10.1007/s00438-018-1427-4>

- » Semino, O., Magri, C., Benuzzi, G., Lin, A. A., Al-zahery, N., Battaglia, V., Maccioni, L., Triantaphyllidis, C., Shen, P., Oefner, P. J., Zhivotovsky, L. A., King, R., Torroni, A., Cavalli-Sforza, L. L., Underhill, P. A. y Santachiara-Benerecetti, A. S. (2004). Origin, diffusion, and differentiation of Y-chromosome haplogroups E and J: inferences on the neolithization of Europe and later migratory events in the Mediterranean area. *American Journal of Human Genetics*, 74(5), 1023-1034.
- » Stanish, C. S. (2001). The Origin of State Societies in South America. *Annual Review in Anthropology*, 30(1), 41-64.
- » Trombetta, B., Cruciani, F., Sellitto, D. y Scozzari, R. (2011). A new topology of the human Y chromosome haplogroup E1b1 (E-P2) revealed through the use of newly characterized binary polymorphisms. *PLoS ONE*, 6(1). doi: e16073. doi:10.1371/journal.pone.0016073
- » Tung, T. A. (2008). Life on the Move: Bioarchaeological Contributions to the Study of Migration and Diaspora Communities in the Andes. En H. I. Silverman y W. H. Isbell (Eds.), *Handbook of South American Archaeology* (pp. 671-680). Nueva York: Springer.
- » Underhill, P. A., Myres, N. M., Rootsi, S., Metspalu, M., Zhivotovsky, L. A., King, R. J., Lin, A. A., Chow, C. E. T., Semino, O., Battaglia, V., Kutuev, I., Järve, M., Chaubey, G., Ayub, O., Mohyuddin, A., Mehdi, S. Q., Sengupta, S., Rogaev, E. I., Khusnutdinova, E. K., Pshenichnov, A., Balanovsky, O., Balanovska, E., Jeran, N., Augustin, D. H., Baldovic, M., Herrera, R. J., Thangaraj, K., Singh, V., Singh, L., Majumder, P., Rudan, P., Primorac, D., Villems, R. y Kivisild, T. (2010). Separating the post-Glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a. *European Journal of Human Genetics*, 18(4), 479-484.
- » Weir, B. S. y Cockerham, C. C. (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6), 1358-1370. doi: 10.1111/j.1558-5646.1984.tb05657.x. PMID: 28563791.