



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Estructura genética en una muestra de la población humana en la Orinoquía colombiana

William Camilo Torres Jara

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Genética

Bogotá, Colombia

Año 2022

Estructura genética en una muestra de la población humana en la Orinoquía colombiana

William Camilo Torres Jara

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en genética humana

Director (a):

PhD William Usaquén

Línea de Investigación:

Genética de poblaciones y genética humana

Grupo de Investigación:

Genética de poblaciones e identificación (GPI)

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Genética

Bogotá, Colombia

2019

Resumen

Se realizó un estudio de caracterización de una muestra de la Orinoquía colombiana, esto como parte del macroproyecto que lleva a cabo el grupo de genética de poblaciones e identificación de la Universidad Nacional de Colombia. Se utilizaron tres tipos de marcadores para esta tarea incluyendo STRs, INDELS y cromosoma Y, los resultados son concordantes con descripciones previas donde la población de la Orinoquía es genéticamente similar a las poblaciones de la región andina, esta noción contrasta con el modelo de poblamiento establecido por Tarazona-Santos, donde poblaciones del oriente del sur del continente sur americano y la región andina difieren por patrones de diversidad. Los resultados expuestos podrían extender el modelo Tarazona-Santos de las regiones de la cordillera oriental a la región de la Orinoquía ajustado a patrones biogeográficos. Adicionalmente considerando la cercanía genética de estas poblaciones, es llamativa las divergencias en otros aspectos como los biogeográficos y bioculturales, por lo cual se propone una línea de análisis basada en aspectos propios de las culturas para una comprensión holística de las poblaciones.

Palabras clave: Orinoquía, genética de poblaciones, INDELS, STRs, Cromosoma Y, Cultura.

Genetic structure in a sample of the human population in the Colombian Orinoquía

Abstract

A characterization study of a sample from the Colombian Orinoquía was carried out as part of the macroproject carried out by the population genetics and identification group of the National University of Colombia. Three types of markers were used for this task including STRs, INDELS and Y chromosome, the results are consistent with previous descriptions where the population of the Orinoquía is genetically similar to the populations of the Andean region, this notion contrasts with the established population model by Tarazona-Santos, where populations from the south east of the South American continent and the Andean region differ by patterns of diversity. The exposed results could extend the Tarazona-Santos model from the regions of the Eastern Cordillera to the Orinoquía region adjusted to biogeographical patterns. Additionally, considering the genetic proximity of these populations, the divergences in other aspects such as biogeographical and biocultural are striking, for which a line of analysis based on aspects of cultures is proposed for a holistic understanding of populations.

Keywords: Orinoquía, population genetics, INDELS, STRs, Y Chromosome, Culture

Contenido

	Pág.
Resumen	V
Visión histórica y genética del poblamiento del oriente del sur del continente americano	9
1. Introducción	9
2. Poblamiento de América	13
3. Poblamiento de Colombia.....	14
4. Poblamiento de la Orinoquía	18
5. Hipótesis.....	26
6. Objetivo general:.....	26
6.1 Objetivos específicos:.....	26
7. Materiales y métodos	27
7.1 Población	27
7.2 Criterios de selección	27
7.3 Criterios de inclusión	27
7.3.1 Criterios de exclusión.....	27
Bibliografía	28
Caracterización genética de una muestra de la población de la Orinoquía colombiana con marcadores STRs	32
8. Estructura sociodemográfica	32
9. Genética descriptiva.....	36
10. Análisis de estructura	43
11. Discusión.....	47
12. Conclusiones	52
Bibliografía	53
Análisis de cromosoma Y en una población de la Orinoquía colombiana.....	56

13. Genética descriptiva.....	59
14. Redes filogenéticas	65
15. Genética comparativa	67
16. Discusión.....	70
17. Conclusiones	73
Bibliografía	74
Análisis de estructura genética con marcadores INDELS	79
18. Análisis descriptivo.....	80
19. Estimación de componente ancestrales	84
20. Conclusiones	87
Bibliografía	88
Análisis ontológico del folclore como una propuesta de herramienta de análisis al proponer modelos de poblamiento	89
21. Introducción	89
22. Acercamiento antropológico a la cultura	90
23. Abordaje biológico de la cultura	94
24. Cultura en el contexto colombiano.....	97
25. Conclusiones	105
Bibliografía	107

Visión histórica y genética del poblamiento del oriente del sur del continente americano

1.Introducción

La Orinoquía es una de las 5 regiones biogeográficas de Colombia, su territorio comprende las tierras situadas al Este de la cordillera andina limitando con Venezuela y al sur con la región de la Amazonía Colombiana, su nombre es un homenaje a una de las cuencas hidrográficas más grandes del mundo, el Río Orinoco. Abarca cerca de 285.437 Km² correspondientes al 18 % del territorio nacional, los departamentos que hacen parte de La Orinoquía son Arauca, Casanare, Meta y Vichada; debido a su topografía la región también es conocida como Los Llanos Orientales o simplemente El Llano. Esta característica geográfica ha permitido el desarrollo económico de la región basado principalmente en la ganadería extensiva, el desempeño de esta actividad ha permitido un desarrollo histórico diferencial al resto del país, dando paso a una subcultura colombiana, la cultura llanera, dominante en la región es distinguible por su dedicación a la crianza del ganado (El vaquero colombiano), su música, su comida, sus leyendas y sus danzas tradicionales.

La población de la Orinoquía es de cerca de 1´615.166 habitantes (DANE, 2018) y esta es altamente variada, no obstante, 3 grandes grupos se distinguen en esta región, los nativos, los llaneros y los colonos. Los primeros son grupos paleolíticos de nativos americanos cuyos asentamientos perduran aún después de la invasión española; de toda la población de los llanos cerca del 3% se identifican como parte de algún grupo étnico (DANE, 2018). El etnolingüista Sergio Elías Ortiz, clasificó las naciones del oriente en siete grandes familias, así: Chibcha, Arawak, Gautivo, Sáliva, Puinave, Tucano y Huitoto. No obstante, debido al desarrollo económico, por

el auge petrolero y a la violencia que sufrió el país en los últimos 50 años, desplazamientos desde tierra adentro, como se conoce a las regiones más orientales de los llanos hacia el piedemonte y regiones del centro del país hacia las llanuras fueron favorecidas. Este flujo migratorio ha determinado una alta heterogeneidad de grupos nativos en la región.

Esta variabilidad étnica en la región se ve reflejada en los grupos representativos por departamento, haciendo notar claros patrones migratorios. En el departamento del Meta el 3.23 % de la población se reconoce como perteneciente a algún grupo indígena, el 15.18% se identifica como Nasa, seguido de un 8% como Sikuni y el restante entre otros grupos indígenas e indeterminados. Los primeros son pueblos indígenas del Cauca que tienen su territorio ancestral en el “triángulo” natural que se forma por los contrafuertes orientales de la cordillera central de los andes y las cuencas hidrográficas de los ríos Páez y de La Plata al sur, los ríos Yagura y Páez al oriente (DANE, 2018). Migraciones recientes desplazaron estos pueblos al piedemonte llanero en la región en el municipio de Mesetas (Meta), los resguardos de Villa Lucía y Ondas del Cafre.

En Arauca y Casanare la población auto reconocida como indígena se identifica como perteneciente al pueblo U'WA el 23.47% y 18.99% respectivamente y una proporción un poco menor se identifica como Sikuni o Saliva 19.95 % y 17.13% (DANE, 2018). La población U'WA concentra sus asentamientos en el departamento de Boyacá en los municipios de Saravena, Cubarral y Guican (61.9% de la población), los municipios fronterizos Arauca y Casanare reúnen cerca del 13.2 % y el restante se encuentran distribuidos en Norte de Santander. Es llamativo que gran parte de la población de los municipios de Arauca y Casanare se reconozcan como U'WA, no obstante, este pueblo no está catalogado como una nación del Oriente, esto posiblemente a las clasificaciones lingüísticas, dado que los U'WA pertenecen a la familia lingüística Chibcha en contraste con la familia lingüística del oriente que en su mayor parte está clasificada como Arawak.

El municipio de Vichada concentra la mayoría de la población autodeterminada como perteneciente a un pueblo indígena de oriente, el 59.4% se reconoce como Sikuni y el 17.81% como Saliva (DANE, 2018). Esta proporción es llamativa pues este es el único municipio de la Orinoquía que no tiene contacto con el Piedemonte. La distribución de pueblos indígenas a lo largo del Piedemonte deja ver una zona de transición entre las poblaciones de la región Andina y la región de Oriente, posiblemente las poblaciones mencionadas comportándose como meta-poblaciones y fuera de la falda de la cordillera distinguiéndose como poblaciones propias de oriente.

En base a la interpretación de datos lingüísticos, se ha establecido que hace unos cinco mil años, grupos de indígenas de la familia Arawak del Mayo Grosso Brasileiro migraron rumbo a la Antillas siguiendo el río Orinoco; se cree que en el primer milenio de nuestra era los grupos agrícolas de esta familia se establecen en los llanos de Apure y Venezuela dedicándose al cultivo, cacería y pesca; a estos asentamientos paleolíticos siguieron los de nuevos grupos conocidos como arauquinoides que ocuparon progresivamente el curso del Orinoco y grupos de la familia Muisca que venían de la cordillera oriental que se establecen en piedemonte iniciando un proceso de intercambio cultural con las culturas propias de Oriente (Consejo Regional de Planificación Económica y Social de la Orinoquía, 1996). Muchas tribus indígenas se asentaron en los Llanos, Airicos, Macaguanes, Betoyes, Lucalias, Chinatos, Guamos, Guayapes, Chicoas, Otomacos, Sukuanis, Cubias; cuilotos, Támaras, Maporas, Harahuacos, Ararawaks, Caquetios, Sálivas, Piapocos, Achaguas, Girara, Guahibos, Caribes, Tenguas y Pautos (Landaburu, 2005).

Poco se conoce de la historia de estas culturas prehispánicas que llegaron a los llanos orientales, se sabe que eran razas tenaces y que su población disminuyó consecuentemente a los encuentros bélicos contra los españoles; mucho antes de la llegada de Gonzalo Jiménez de Quesada al centro del reino Chibcha, a mediados del siglo XVI los europeos ya se encontraban explorando los Llanos orientales, principalmente en Venezuela y las regiones a lo largo del Orinoco, el propósito de estas expediciones era encontrar el jardín del Edén o El dorado, parece que los indígenas de la época contaban estas historias de ciudades de oro con el fin de alejar a los españoles; estos sucesos permitieron las exploraciones del río Orinoco y del Meta (Acosta R. David, n.d.).

El primer contacto del pueblo español con el Orinoco y los llanos fue realizado por el mismo Cristóbal Colón en su tercera expedición a las Américas el 31 de julio de 1498, el río por su majestuosidad se confundió con nuevo mar, motivo por el cual, por un tiempo recibió el nombre de “mar dulce”; treinta y tres años después Diego de Ordaz es el primer español que logra vencer la fuerte corriente del Orinoco e internarse en los llanos. En tierra firme Ordaz evidencia la riqueza de dichas tierras y con el fin de conquistarlas y reclamarlas para él, vuelve a España para convencer al rey Carlos I de España de otorgarle el permiso de ser gobernador de dichas tierras, con la venia del rey Carlos emprende camino al nuevo mundo con más de 600 hombres; los relatos cuentan que varios barcos encallaron en las costas del Orinoco y varios hombres se perdieron, lo que dio paso a las historias sobre “los hombres perdidos de Ordaz”. Ya de vuelta en tierra y en contacto con grupos indígenas, el conquistador estaba decidido a llegar El dorado o una tierra que los indígenas llamaban Meta, en sus exploraciones Ordaz llegó hasta lo que se conoce como las bocas del Meta. (desembocaduras del río Meta) (Acosta R. David, n.d.).

Estas incursiones dieron paso al segundo grupo poblacional reconocido actualmente en la región, los Llanero o los Criollos, población mestiza que comparte ancestría europea, africana y Nativo Americana. La distribución de estas contribuciones ancestrales en la población de la Orinoquía ha sido estudiada, se ha establecido la mayor contribución al componente europeo (53%), con un importante aporte de ancestría nativa americana (36%) y 10 % para la africana (Ossa et al., 2016).

Concurrente a la exploración que se llevaba a cabo en los llanos entre los siglos XVI y XVII los dominicos y los franciscanos fueron los primeros españoles en establecerse en las Américas para coadyuvar a la empresa de conquista de estos nuevos territorios, posteriormente también llegan jesuitas al reino de la Nueva Granada, y fueron estos últimos los encargados de adoctrinar a los indígenas de tierras tan apartadas como San Juan de los Llanos, esta exploración y asentamiento de tierras lejanas por los jesuitas dio lugar a fundación de grandes hatos productores, advirtiéndose la vocación económica de la región los jesuitas apartaron para ellos grandes terrenos e introdujeron en ellos la cría de ganado y simultáneamente cultivos de caña de azúcar, café, cacao, algodón, tabaco y frutales, la primera hacienda más famosa de los jesuitas es la hacienda Caribabare que fue fundada en un gran terreno de Arauca y Casanare, otros hatos surgieron simultáneamente como Tocaría, Cravo, Patute, Surimena, Macuco y Apiay (Consejo Regional de Planificación Económica y Social de la Orinoquía, 1996)

Los misioneros jesuitas entre los años de 1659 a 1767 construyeron las bases de la economía, fundaron conglomerados y a su salida quedaron establecidos en el Llano, San Juan de los Llanos (1555), San Martín (1585), Santiago de las Atalayas (1588), Tame (1626), La salina (1628), Pore (1644), Nunchia (1655), Chire (1657), San Salvador (1661), Manare (1671), Araucita (1675), Trinidad (1724), Macuco (1732), pueblos institucionalizados por jesuitas o encomenderos que, en una inmensa mayoría, estaban localizados en el piedemonte de Casanare. Tiempo después fueron fundadas Arauca (1780), Villavicencio (1842) y Yopal (1920), las tres ciudades más importantes de los Llanos al finalizar el siglo XX (Consejo Regional de Planificación Económica y Social de la Orinoquía, 1996).

Este auge económico provocó un gran interés al virreinato, por lo cual en 1759 el virrey José Solís Foch de Cardona encargó el primer proyecto vial para la comunicación de Santa Fe de Bogotá con Los Llanos (Espinell; 1989). La construcción de esta vía y sus posteriores mejoras permitieron un mayor flujo poblacional desde el centro del país a la región de la Orinoquía dando lugar al tercer grupo poblacional de la región, los colonos, quienes usualmente migran de la región andina para adoptar como suya la cultura llanera y aprovechar el desarrollo económico de la región.

Aunque la cultura y aspectos históricos de Colombia son desarrollados en el contexto de una sola nación, lo anterior refleja una complejidad histórica y antropológica única en la región. Los procesos de asentamiento de poblaciones paleoindias y sus posteriores interacciones en el periodo colonial con otros continentes, han moldeado en las regiones colombianas patrones de mezcla genética distintivos, estos eventos posiblemente en relación con aislamiento de poblaciones nativas en un orden geográfico, eventos de cuello de botella y migraciones forzadas que permiten diferenciar las regiones desde un punto de vista genético-poblacional.

Pensar en términos históricos da el marco temporal de modelos que puedan surgir de un análisis genético poblacional, por este motivo este capítulo tiene como objetivo explorar históricamente el poblamiento de la región de la Orinoquía.

2. Poblamiento de América

El tiempo y lugar del origen de la especie humana es crucial para el entendimiento de la diáspora de homo sapiens, los fósiles más antiguos de humanos anatómicamente modernos han sido encontrados al oriente del continente africano y datan de aproximadamente 195.000 años, previamente estos registros fósiles eran escasos, la duda que estos generaban en la época de 1970 dieron paso a dos teorías del origen del hombre, la hipótesis de “salida de África” y un modelo multilínea conocido como “teoría multirregional que afirmaba que diferentes grupos de homínidos dieron origen al humano moderno (Veldhuis D et al., 2014). No obstante, el aumento de registro fósiles y el advenimiento de las nuevas tecnologías de datación permitieron corroborar la teoría de salida África, esta sostiene que un pequeño grupo de humanos modernos inició eventos migratorios fuera de África permitiendo la exploración y asentamiento en otros continentes.

El fósil más antiguo del hombre moderno en África data de hace 220.000 años (Scheinfeldt et al., 2010), no obstante, el inicio de eventos migratorios fuera de África están estimados para hace unos 100.000 (Henn et al., 2012), no es claro el por qué se inician estos movimientos migratorios fuera de África, sin embargo, se ha propuesto que cambios climáticos y escasez de alimentos fueron gatillos claves para el inicio de este suceso; otros autores sugieren que a más de estos eventos,

cambios genéticos que modulan el comportamiento, como la impulsividad, también podrían ser claves para la salida del continente africano (Royo et al., 2018). De acuerdo con el comportamiento de ADN mitocondrial en poblaciones, los primeros humanos en salir del continente siguieron la costa nororiental de África y continuaron migrando por Asia central, siguiendo al sur de Asia alcanzando Australia. Hace unos 40.000 años los humanos situados en Asia central migran hacia Europa y posteriormente aproximadamente hace 25.000 años otro grupo cruza desde Asia a América del Norte por Bering (Cavalli-Sforza & Feldman, 2003).

Los linajes americanos más antiguos (nativos americanos) surgen como consecuencia de la separación del grupo de Bering que migraron de nororiente asiático hacia América (Beringios ancestrales) hace unos 22.000 a 18.100 años y hace 17.500 a 14.600 años respectivamente, el grupo nativo americano ancestral da paso a dos linajes, el nativo americano de norte (NAN) y el nativo americano del sur (NAS) (Raghavan et al., 2015). El poblamiento de América es un proceso dinámico, las primeras teorías de poblamiento sugerían un proceso de migración lineal a través del continente, desde Alaska hasta la Patagonia, sin embargo, las evidencias arqueológicas y moleculares han demostrado que los eventos transcurrieron de forma no restrictiva; por ejemplo la entrada por Bering posteriormente dio lugar a la separación de varios clados que dieron origen a distintos linajes de nativos americanos del norte, la posterior migración hacia el sur de continente aumenta la divergencia de las poblaciones e incluso algunos autores proponen que el poblamiento de América fue producto de colonizaciones en diferentes tiempos históricos dando paso a lo que se conoce hoy como peleó-americanos (pobladores que llegaron a América hace unos 23.000 años) y posteriormente nativos americanos modernos (pobladores que llegaron a América hace 14.000 años), estos últimos producto de hordas migratorias Austro-Malaneceas (Raghavan et al., 2015).

3. Poblamiento de Colombia

Colombia es un país al noroccidente de Suramérica y al sur de América central, su ubicación geográfica pone al país como paso obligatorio de procesos de flujo migratorio desde el norte y centro del continente hacia el sur, eventos que ocurrieron según algunos autores hace 15.000 años (Henn et al., 2012); adicionalmente, la

ubicación, la densidad poblacional y el desarrollo económico del país en el periodo colonial hicieron de Colombia uno de los puntos claves para el proceso de trata de esclavos y migración de europeos hacia América en el siglo XVI. Por lo anterior se considera que la población de Colombia es altamente diversa desde un punto de vista, étnico, cultural y genético.

El poblamiento de esta región del continente suramericano es motivo de discusión dada la diversidad de restos líticos arqueológicos que datan de hace 11.000 a 8.000 años, los hallazgos reflejan un alto nivel de complejidad y dinamismo en estas poblaciones que suponen una alta variabilidad entre las mismas; para explicar la heterogeneidad en tradiciones culturales han surgido dos teorías, la primera sugiere que las diferencias son resultado de estrategias adaptativas imitadas entre culturas para enfrentar las condiciones de cambio en el periodo de transición entre pleistoceno y holoceno, la segunda afirma que la variabilidad es resultado del contacto entre varias culturas por un corto periodo de tiempo en la ruta obligada cuando se entraba a sur América; las dos teorías no son mutuamente excluyentes pero dada la dificultad de corroborarlas, ninguna puede ser confirmada o negada (Aceituno et al., 2013).

Es generalmente aceptado que el poblamiento de América del Sur se inició en la región del Darién hace unos 20.000 a 15.000 años antes del presente, cuando grupos de cazadores, provenientes de América del norte, penetraron a través del istmo de Panamá, a nuestro territorio y se extendieron hacia el sur. En Colombia estos grupos de cazadores se encontraban habitando la sabana de Bogotá hace unos 10.450 años; fueron portadores de tecnología en el trabajo de la piedra, por medio de la cual desarrollaron las técnicas de percusión simple y presión para elaborar sus artefactos, especialmente: raspadores, cuchillos, raederas, punzones, perforadores, martillos, machacadores, etc. Fueron cazadores de grandes mamíferos, de finales del pleistoceno, como el mastodonte y el caballo americano y de una fauna holocénica de medianos y pequeños animales como: venados, ratones, curíes, conejos, armadillos, etc., al igual que recolectores de caracoles terrestres y alimentos vegetales silvestres (Lyle Bryan Editor, 1986).

La información sobre los primeros poblamientos humanos en Colombia es aún escasa; el registro arqueológico más temprano data de la transición del periodo del pleistoceno al holoceno en la cordillera oriental, el valle del Magdalena, las cordilleras central y oriental, el valle de Pubenza y la cuenca del Amazonas hace unos 12.500 a 10.500 años (Aceituno & Loaiza, 2015); en la cordillera oriental en los abrigos rocosos del Abra y Tequendama se hallaron lascas y herramientas junto con restos animales, dichos hallazgos son fechados para hace 12.400 años, estas regiones constituyeron un albergue natural de los primeros pobladores, pues allí

gracias a las bondades del terreno podían protegerse de las inclemencias del clima (Lyle Bryan Editor, 1986).

En la región de Calima (cordillera occidental) en Sauzalito y El Recreo se realizaron excavaciones donde se recuperaron grandes monolitos, con azadas, manos de moler y yunques fabricados con rocas metamórficas locales pertenecientes al holoceno temprano, junto con tecnología lítica compuesta por cientos de artefactos de chert y obsidiana, como lascas retocadas y no retocadas (Salgado, 1986). En la cuenca del Amazonas se encontraron hojas unifaciales, raspadores, raederas, lascas, taladros, choppers y cuñas fabricadas de cuarzo, chert, rocas ígneas y metamórficas; adicionalmente, se hallaron cientos de semillas carbonizadas pertenecientes a diferentes géneros de palmas, lo que sugiere una importancia de la explotación de recursos vegetales entre los grupos amazónicos tempranos (Cabrera Becerra et al., 1998).

En las tierras tropicales del Magdalena medio, en los sitios de Nare, La Palestina, San Juan de Bedout y Peñones de Bogotá fueron excavados, se halló un repertorio lítico variado entre estos puntas de proyectil cola de pez y puntas delgadas manufacturadas con chert o cuarzo; en este caso no se encontraron restos arqueológicos vegetales o animales (Lopez, 2008), en el Cauca medio y valle del río Porce se encontraron restos líticos de hachas, azadas, bases de molienda y cantos rodados, indicando una clara orientación hacia la explotación de recursos vegetales (Aceituno et al., 2013). A pesar de los hallazgos arqueológicos en varias regiones de Colombia aún hoy no existe información relevante de regiones como las tierras bajas del Caribe, la cuenca del Pacífico, los llanos orientales y gran parte de la cuenca del Amazonas (Salgado, 1986).

Estos primeros hallazgos arqueológicos y fósiles constituyen la historia de los primeros pobladores colombianos, es importante señalar que una de las culturas más prósperas de las Américas tuvo su cuna en la vertiente occidental de la cordillera occidental, los Muiscas; hace 10.000 años el cambio en el clima del altiplano cundiboyacense cambia, dando paso a un clima de mayor clemencia permitiendo que especies de mamíferos medianos y pequeños prosperaran, producto del aumento de la fauna silvestre y los cambios de clima los primeros pobladores se asientan en esta región (Correal-urrego et al., 1982). Los restos encontrados fechados hace 10.000 años hablan de una población pequeña, sin embargo, hacia unos 7.000 a 6.000 años antes del presente un aumento de la población es registrado y hacia hace unos 5.000 años otro descenso es evidenciado; estos cambios en el tamaño de la población dejan en evidencia la susceptibilidad de estos grupos a los cambios climáticos y su dependencia de los mismos (Correal-urrego et al., 1982).

Otros restos arqueológicos datados a 2.800 y 1.200 años antes del presente, lapso de tiempo denominado como “periodo Herrera” (tiempo comprendido de 16 siglos entre VIII a.C y VIII d.C) evidencian una cultura con prácticas agrícolas y alfareras, en los restos se evidenciaron maíz, batata y aguacate; los hallazgos cerámicos en regiones del altiplano cundiboyacense e incluso más al norte, en Santander, así como partes de la vertiente occidental y oriental del actual departamento de Cundinamarca fueron ocupadas por grupos que produjeron un tipo de cerámica considerado como pre-muisca (Cardale de Schrimppff, 1976).

Los hallazgos arqueológicos posteriores al periodo herrera evidenciaron trabajo de materiales como textiles, orfebrería, producción salina y metalurgia; la transición de un periodo a otro se dio de forma paulatina; finalmente se generalizó la cerámica que se asocia con los Muisca, sin embargo en un territorio menos extenso que eventualmente fue densamente poblado en particular en un período denominado Muisca tardío, los Muisca tuvieron su auge posterior al periodo Herrera hasta la llegada de los europeos (Cardale de Schrimppff, 1976).

A finales del siglo XV las Américas son testigo del proceso de flujo migratorio más grande visto hasta ese momento; plantas, animales y humanos migraron del viejo continente al nuevo continente, merced del descubrimiento de América; este proceso masivo de flujo biológico entre continentes se conoce como intercambio colombino, este término fue propuesto por el historiador Alfred Cosby en 1972.

Para sortear las dificultades que supone el estudio de restos arqueológicos e históricos, los métodos moleculares son herramientas mutuamente complementarias al estudio de poblaciones en base a sus componentes ancestrales; el uso de técnicas como STRs, marcadores ancestrales (AIM INDELS), estudios de ADN mitocondrial y Cromosoma Y, permiten la datación de grupos poblacionales para inferir rutas y modelos migratorios, niveles de mezcla, determinación de haplotipos, distancias poblaciones, entre otros tipos de análisis. Algunos estudios realizados en la población Colombiana han ayudado a dilucidar y corroborar procesos de poblamiento y ancestría, según algunos autores la población colombiana cuenta con un mayor componente ancestral europeo con un promedio de 74.6% (Rishishwar et al., 2015), no obstante, estos estudios tienden a ser realizados con población de regiones específicas y con muestras bastante limitadas; por esto investigadores colombianos en un esfuerzo por ampliar el panorama estudiando regiones y subregiones de Colombia, intentan caracterizar cada una de las poblaciones; un esfuerzo importante ha encontrado que la región del pacífico cuenta con un componente ancestral mayoritariamente africano acorde con eventos históricos, la región de la Amazonía mostró una población con un componente amerindio importante en relación con procesos de aislamiento geográfico, la región andina con un componente ancestral mayormente europeo y

la población de la Orinoquía con un mayor componente amerindio (Ossa et al., 2016, 2021).

A pesar de los varios estudios realizados en Colombia aún quedan muchas preguntas sobre el poblamiento de algunas regiones y dado el dinamismo de eventos migratorios y la variabilidad entre culturas es necesario el estudio de poblaciones actuales con toda la batería de herramientas para el abordaje de estos problemas; restos arqueológicos, estudios moleculares, lingüística e historia.

4. Poblamiento de la Orinoquía

Los llanos orientales son un complejo de ecosistemas de sabanas neotropicales que incorpora múltiples regiones unidas por canales de transporte que concluyen en la cuenca del río Orinoco. Este complejo cubre un área de 1.080.000 km² de los cuales 65% se encuentra en Venezuela y el 35% en Colombia (Rosales & Díaz, 2010). La historia de poblamiento amerindio data de más de 10 mil años que se ha conservado particularmente en las regiones de selva y sabana de los llanos y escudo Guayanés. Donde hoy habitan 23 etnias (Rosales & Díaz, 2010).

Los grupos paleoindios de la región de la Orinoquía han sido objeto de estudio, no obstante, el surgimiento y el origen de estas poblaciones es aún hoy tema de debate. En Venezuela se ha reportado un sitio de cazadores de megafauna, en el Vano, Piedemonte en el estado de Lara, en esta localidad se reporta en una antigua laguna pleistocénica fragmentos de puntas de proyectil y otros artefactos especializados posiblemente asociados a huesos de megaterio (*Eremotherium rusconii*), gliptodonte (*Glyptodon* sp.) y otras especies, uno de estos fragmentos de hueso fechados por radiocarbono dato una fecha de 10.710 antes del presente (Jaimes 1996). En piedemonte colombiano en el sitio arqueológico Guayabero I, un abrigo rocoso ubicado al suroriente de la sierra de la Macarena, allí se localizaron raspadores elaborados en chert, cuarzo y cuarcita, estos utilizados posiblemente hacia la explotación de recursos propios de la selva por parte de cazadores recolectores de hace unos 7.250 años (Correal et al., 1990).

En el Orinoco medio un proyecto arqueológico dirigido por Barse en 1986 se encontraron 3 ocupaciones precerámicas en contextos estratificados, en antiguas

terrazas aluviales y canales del Orinoco, con lo cual se pudo determinar y establecer un periodo arcaico de selva tropical. Estos sitios (Culebra, Provincial y Pozo azul) tienen al menos 9000 años de antigüedad y dan cuenta de los procesos adaptativos de paleoindios a selvas y sabanas tropicales durante el periodo medio y tardío del Holoceno (Barse, 2009).

Se lograron definir dos componentes precerámicos, llamados Atures I y II. El primero caracterizado por raspadores de lascas, núcleos y residuos de talla elaborados de cuarzo y cuarcita local. El segundo consiste en raspadores de lascas y residuos de talla similares al primero, pero incluyendo puntas de proyectil pedunculadas en chert. Estos componentes y sus fechas asociadas han permitido la definición de lo que algunos autores denominan Atures del estadio arcaico Orinoquense. Atures I 9.200 – 7.000 años y Atures II 7.000-4.000 años antes del presente.

La tradición arcaica en los llanos, con grupos dedicados a la caza y recolección, que posiblemente derivó hacia un manejo hortícola, pudo continuar hasta hace unos 4.000 a 3.000 años. Esto reflejado en hallazgos en el sitio de la Maporita en el piedemonte del Casanare. Allí, fue fechado un piso en 3.620 años antes del presente, aquí se documentaron artefactos líticos, se observaron también depósitos de arenas finas, características de sabana con vegetación abierta.

En el piedemonte del Meta y del Casanare se identificaron dos ocupaciones tardías distintas. Se localizaron seis sitios prehispánicos, en uno de ellos (A2) existían varios montículos de 10 a 40 m de largo, que fueron posiblemente utilizados como vivienda. Una fecha por datación de carbón estimo de 1570 DC y se colectaron resto de maíz, maní, pipire y yopo (Franco, 2017). Asentamientos más antiguos han sido reportados en aguazul, departamento de Casanare, las excavaciones revelaron suelo antrópico, artefactos de cerámica y líticos, también semillas carbonizadas. Las formas de las vasijas son globulares con borde recto y labio redondeado, múcuras con asas planas, platos decorados con diferentes patrones, los restos fueron fechados en un periodo entre 1.020 y 1.430 (Alarcon et al., 1998).

La organización social de las aldeas y unidades domésticas es poco conocida, los cambios climáticos de la región en los periodos de transición han eliminado los restos de posibles obras de infraestructura que ayudarán a dilucidar un desarrollo sociopolítico comparado con otros grupos paleoindios como los Muiscas. Una aldea descrita por exploradores hispanos en el sitio de San Gerónimo por Vargas en 1969, la cual fue fechada para 810 años antes del presente (1140 DC.). Se describe como una estructura rectangular con silos subterráneos que conectaba *mintoyes* que servían como viviendas (Gordones Rojas et al., 2004).

Los hallazgos arqueológicos y los ecosistemas descritos suponen un poblamiento temprano por recolectores asentados en las orillas de la cuenca del Orinoco y posteriormente el desarrollo de sociedades dedicadas al cultivo de maíz y yuca, complementado con cacería y pesca (Cavalier & Mora, 1985). Estos grupos dieron paso al grupo conocido como arauquinoídes que los arqueólogos ubican temporalmente entre el año 500 y 1500 AC; las estructuras relacionadas con estas culturas como camellones de cultivo, terrazas y canales de drenaje para optimizar la utilización de las llanuras anegables de Arauca y el Casanare se extendían hasta las costas guayanesas. Paralelas a estas culturas asentadas se desarrollaron grupos de recolectores nómadas en regiones menos productivas como los sikuaní y chiricoa, denominados genéricamente como guahibos, su subsistencia se basaba en intercambios (Ortiz, 1987).

Aunque los desarrollos de las comunidades andinas y piedemonte de la cordillera oriental colombiana se encuentran relativamente alejadas, existe evidencia de interacción entre ambas en periodos previos a los 1.200 AP. Las sociedades de los llanos estuvieron efectivamente integradas a la economía Muisca, a través del intercambio de materias primas y productos elaborados (Álvarez Tobos, 2020). Una descripción de aborígenes de la Orinoquía los clasifica como hombres tipo Arawak, con parentescos chibcha y caribe; La familia Chibcha estuvo representada por dos grandes subfamilias localizadas en el piedemonte arauco-casanareño: la Betoy y la Tunebo. Ortiz ramifica la Betoy en ocho grupos: Situfa, Ele, Anabalí, Luculía, Jabué, Kilifay, Lolaca y Atabaca, todos extintos. El desarrollo social y económico asociado a los patrones de apareamiento descritos, supone una interacción entre pueblos de cordillera, piedemonte y llano adentro; estas relaciones supondrían comunicación entre territorios de lo que hoy comprende Colombia (región andina, Orinoquía y Amazonía), Brasil y Venezuela. Estas interacciones fueron facilitadas por el movimiento de las sociedades en los grandes ríos, que servían como transporte a lo largo de varios kilómetros (*La Orinoquía Colombiana, Visión Monográfica CONTENIDO*, 2004) (Fig 1).

Los datos registrados hasta la fecha son escasos tomando en consideración que los trabajos arqueológicos en la región de los llanos orientales se iniciaron tardíamente cerca de 1972 (2 siglos de historia comunera). Esta demora obedece a la visión general que se tenía de la región por parte los españoles; en un análisis de la demografía del territorio colombiano en el periodo de conquista Jaime Jaramillo Uribe en 1964 describe "*La población indígena de Colombia en el momento de la conquista y sus transformaciones posteriores*" aquí asigna a las tierras bajas, que incluyen los llanos orientales y la Amazonía, según él esta población no alcanzaba un noveno de la población total para el territorio de la nueva granada, realizó un énfasis en el carácter nómada y disperso de estos habitantes

tomando solo en consideración los achagua y guahibos. Esta visión era errada, pero suponía la visión general de los pueblos indígenas por parte de los españoles quienes consideraban a los nativos, salvajes, un ejemplo, son las descripciones de las costumbres indígenas, interpretadas a la luz de legislatura y ética española:

“La poligamia, que es tener multitud de mujeres, viene de padres a hijos entre aquellos gentiles, como uso tan entablado, que ni por pensamiento se les ofrece la menor duda, de si será, o no será ilícito. Pero generalmente hablando, son pocos los que tiene muchas mujeres; no por falta de voluntad, sino porque no las hallan: o caso que las hallen, no tienen caudal para dar la paga que piden sus padres... Los caciques, los capitanes, y algunos valentones, que sobresalen, o en el valor, o en la destreza, y elocuencia al hablar, y sus curanderos, médicos o piaches: estos son los que, por su autoridad, y valor, o por sus enredos, y embustes, consiguen dos, o tres mujeres cada uno; y algunos de muy sobresaliente sequito, consiguen hasta ocho y aún más.” (Gumilla, 1780).

La visión del periodo de conquista parece sesgada, pero es el acercamiento histórico mayormente explorado; existen registros juiciosos sobre los primeros pobladores de la región de los llanos basados en los escritos de cronistas en el periodo de conquista. En trabajos realizados por John Marwitt en el río Ariari y bajo prueba de carbono establece dos fases de ocupación, estas citadas por Mora y De Ferrero Cavelier; Granada fechada hacia el 810 d de C. y Puerto Caldas, ubicado hacia 76 antes de nuestra era. Dentro de este esquema logró determinarse patrones de migración empleado manufacturas de cerámica, y se concluye que los desgrasantes empleados eran indicativo del desplazamiento desde la Amazonía (Espinel, 1997). El patrón de migración establecido por Marwitt es congruente con estudios realizados en base a la interpretación de datos lingüísticos que establecen las migraciones de grupos Arawak hace unos cinco mil años, desde mayo grosso brasileño hacia las Antillas y la región más occidental de la región de la Orinoquía (Martin, 1968).

Los relatos de cronistas enfatizaban las relaciones entre los pueblos andinos y las provincias de oriente, el intercambio de productos de los chibchas con tribus forasteras quedó confirmado por los mismos indígenas de los llanos orientales cuando, a la pregunta de conquistadores sobre el origen de productor, explicaban:

“De unas tierras que había a las partas del poniente, pobladas de mucha y rica gente, grandes señores todos tratantes y mercaderes de sal y de mantas, pues cuánto de esto tenían por allí y más adelante en todos aquellos llanos, había venido en rescate de aquellas provincias que, según el paraje donde ya estaban los soldados cuanto tuvieron estas noticias eran de la tierra de este nuevo reino de granada” (simon, 1891).

Este comercio establecido entre las poblaciones representó gran interés para los colonos quienes buscaban rutas comerciales y nuevas riquezas, en lo que se conoció como la tercera búsqueda del dorado, numerosas expediciones ingresaron a los llanos Colombianos por dichas rutas ya establecidas por corredores de comercio indígena, las primeras reportadas de Diego de Ordaz, 1531-1532; seguido por Alonso de Herrera, 1535; Jorge de Spira, 1534; Felipe Von Hutten, 1541; Nicolás de Federman, 1536-1539; Hernán Pérez de Quesada, 1541-1542; Gonzalo Jiménez de Quesada, 1569-1571 (Espinel, 1997).

De acuerdo a los registros una de las primeras comunidades asentadas en la región actual del departamento del Meta fue encontrada por la expedición de Jorge Spira, partió de Coro, atravesó Arauca, Casanare y llegó hasta la villa de indígenas guayupes, a esta villa llamaron “de nuestra señora de la asunción”; posteriormente Nicolás de Federman realiza el mismo recorrido de Spira y cambió el nombre de la villa por “Nuestra señora de la fragua”; esta locación es de relevancia pues fue esta la que posteriormente se llamaría San Juan de los Llanos, paradero obligado de quienes buscaban el dorado.

San Juan de los Llanos fue un sitio de paso obligado para capitanes de conquista y asentamiento de misiones jesuitas; este territorio por su ubicación y bondades geográficas, fue sometida a la real cédula del 15 de julio de 1559; esta real cédula concedió audiencias el derecho de otorgar licencias para las conquistas de poblaciones, para fundar pueblos y se edifiquen casas, siempre que el territorio fuese fértil, rico en agua y apto para la cría de ganado, este afán por asentamientos obedecía a la presión existente en las regiones andinas de explorar y ocupar selvas y los llanos, resguardándose de pretensiones de Portugal y otras potencias europeas que se encontraban en planes expansionistas. Con esto se dio el primer paso para colonizaciones de tránsito a carácter definitivo, de aquí parte para la región el periodo de desarrollo socioeconómico definido por una población ya mestiza, orientada en ganadería (Espinel, 1997).

En paralelo a San Juan de los Llanos se desarrolla San Martín cuyo base comercial es también la ganadería; estas regiones sostenían la base del comercio ganadero de la región central del país, las rutas de comercio establecidas entre estas regiones dio lugar a un cruce de caminos conocido entonces con el nombre de Gramalote, este punto de convergencia cobrará gran relevancia como punto de encuentro entre poblaciones del llano y poblaciones de la región andina, en lo que posteriormente será conocida como la capital del Meta y la “puerta de oro” al llano; aquí se realizaba un intercambio comercial en ambos sentidos hacia los Andes y de los Andes hacia los llanos, intercambios entre productos que por orden climático no podían ser producidos en alguna región, pescado, maíz, plumas, miel y algodón entre otros, por sal, mantas y oro (Espinel, 1997).

Al cese de las expediciones del dorado y formados pequeños centros poblados, el paso de los españoles fue la solicitud de asignación de encomenderos a la corona, con el objetivo de obtener mano de obra para sus incipientes ciudades y con la excusa de adoctrinamiento y elevación de la condición de bárbaros a súbditos del rey, el sistema de encomienda surge para la custodia de esclavos; este sistema de subyugación se degeneró al punto que las poblaciones nativas se sublevaron, inicialmente las poblaciones en piedemonte y posteriormente llano adentro; en Tame que se asignó al encomendero Martín de Mendoza de Berrio y Alonso Pérez de Guzmán, este último terminó asesinado por indígenas Griara (*La Orinoquía Colombiana, Visión Monográfica CONTENIDO*, 2004). Estos levantamientos estaban alentados por el apoyo militar de holandeses, franceses y portugueses. A pesar de los desmanes que suponía el sistema muchos indígenas de la región optaron por someterse pues si evadían al encomendero correrían la suerte de caer en manos de traficantes.

Hacia 1604 se estableció la provincia jesuita que tendría a cargo las misiones de las tierras bajas de la vertiente del Orinoco (Colombia y Venezuela), no obstante, previamente ya se encontraban instaladas empresas del mismo orden junto con franciscanos, dominicanos y agustinos en Santafé con el objetivo de evangelización en los indígenas encomendados; las actividades se llevaron a cabo inicialmente en regiones de la falda de la cordillera oriental, la tarea de evangelización llano adentro se vería entorpecida por conflictos con un nuevo arzobispo Julián de Cortázar que no permitió los planes de expansiones entre 1630 y 1660 (Bermúdez Egberto, 1998). A mediados del siglo XVIII las misiones habían alcanzado una gran estabilidad en llanos colombo-venezolanos.

Con el objetivo de continuar con el adoctrinamiento las empresas evangelizadoras desarrollan un modelo de economía agraria colonial, durante este periodo entre los territorios de Arauca y Casanare se crea el hatillo con mayor extensión de la historia de los llanos y posiblemente de América, a manos de las misiones jesuitas la hacienda Caribabare se extendió por cerca de 447.700 hectáreas; concurrente otros hatillos se formaron como el Tavarua, Cravo y Apay; estos grandes hatillos desarrollaron un modelo de agricultura basado en el ganado, sin embargo, Caribabare también tenía como función la recepción de esclavos traídos desde puertos de Cartagena, para ser estos explotados en los ranchos jesuitas y en exploraciones mineras (Pérez Pulido, 1997). En estos grandes hatillos se desarrolló gran parte de la cultura llanera, en inventarios realizados en las haciendas existen registros de bienes encontrados en la despensa que incluían un arpa, este probablemente utilizado en oficios religiosos por parte de misioneros, este instrumento posteriormente apropiado por la cultura de la vaquería llanera (Bermúdez Egberto, 1998).

Durante el año 1850 se generaron cambios de la política y administración del territorio de la nueva granada, que en ese entonces se ordenó dividir en provincias, los cuales se dividían en uno o más cantones y esto a su vez se subdividían en distritos parroquiales; así el congreso granadino erigió el territorio de san martín en cantón y lo incorporó a la provincia de Bogotá, en el cantón creó 2 distritos parroquiales, el distrito parroquial de Serviez antiguamente Cumaral, y el otro el antiguo corregimiento de gramalote, distrito parroquial de Villavicencio; con el fin de fomentar la colonización de estos territorios en 1867 la asamblea legislativa del estado soberano de Cundinamarca, cedió al gobierno central de la unión el territorio correspondiente al cantón de san Martín, con el fin de fomentar su colonización e iniciar trabajos de construcción, así San Martín se declaró territorio nacional y se designó Villavicencio como capital (Espinel, 1997).

Estas políticas fomentaron un movimiento migratorio de poblaciones andinas a la región de los llanos, durante este período principalmente se explotó la quina y posteriormente el caucho; el tránsito comercial de los productos de la revisión se realizó a través de dos vías, fluvial Meta-Orinoco y la vía Villavicencio-Bogotá, esta última de gran importancia, presionada su construcción por dueños de haciendas ganaderas (Espinel, 1997). Sin embargo varios accesos andinos permitieron el poblamiento de la Orinoquía, pamplona - Saravena, Socha - Sacama - Tame, Sogamoso - Aguazul - Yopal, Chocontá - Guateque - Sabanalarga, Colombia-Urbe; La vía Bogotá-Villavicencio antaño corría de 110 km, en la década de los 90 pasó a contar una longitud de 97 km con la construcción de dos túneles, con posterior acortamientos a 92 km, actualmente cuenta con 82 Km de tramo; los primeros esfuerzos de ampliación de la vía con costos cercanos a los 93,8 millones de dolores y posteriores inversiones que superan los 120 mil millones de pesos (Pérez et al., n.d.).

Estas mejoras en la infraestructura de accesos a la región han facilitado complejos procesos de migración en ambos sentidos Andino-Orinoquía y viceversa, sumado a esto la compleja situación político-administrativa por la que concurre el país y su vecino oriental ha fomentado la migración de poblaciones de llano adentro y el llano venezolano a regiones de pie de momento y región andina.

Los procesos iniciales de poblamiento en la región de la Orinoquía por lo anteriormente descrito sugieren patrones de migración desde las regiones más orientales del sur del continente desde Brasil y las planicies venezolanas, e incluso desde las Antillas en sentido sur, y por otro lado una migración desde la región andina ha regiones de piedemonte; por otro lado el proceso de intercambio colombiano permitió el asentamiento de grandes grupos europeos y otras regiones del viejo continente, con adicional ingreso de esclavos africanos en base al modelo de desarrollo colonial, esto sugiere un patrón de mezcla entre las 3 grandes

poblaciones ancestrales en la región de la Orinoquía, por otro lado desarrollo económico de la región ha facilitado olas migratorias de varios puntos de la región del centro del país; adicionalmente el proceso de desplazamiento forzado desde Venezuela y las regiones más profundas del llano supone una carga poblacional adicional a lo previamente mencionado.

El recuento histórico es una herramienta importante para el análisis de poblaciones, no obstante, los aportes más novedoso y robustos previenen de la genética, lo anteriormente expuesto deja vacíos históricos en respectos de tiempo y modos de eventos demográficos con respecto al poblamiento nativo americano y los posteriores procesos de asentamiento; por lo cual varios trabajos en genética de poblaciones se han realizado para llenar estos vacíos; para ello se han utilizado diversos genes y marcadores moleculares como modelos de estudio, esto ha permitido la construcción de árboles filogenéticos que ayudan a discernir los procesos de poblamiento.

En un estudio juicioso utilizando haplotipos de cromosoma Y, (Tarazona-Santos et al., 2001), establecieron un patrón de poblamiento del sur del continente americano; en la región occidental donde transcurre la cordillera de los andes, las poblaciones exhiben un mayor tamaño efectivo y flujo génico entre ellas, esto implica de acuerdo a Tarazona-Santos una tendencia a la homogeneización del acervo genético entre poblaciones, en contraste, las poblaciones de oriente en las selvas del amazonas, específicamente la región central de Brasil, región del chaco, los grupos humanos muestran tasas de deriva genética más altas, con bajos niveles de flujo génico, sugiriendo esto una mayor diferenciación entre poblaciones. Este modelo propone que las poblaciones nativas de América del sur deben ser consideradas por lo menos como dos grupos separados con patrones evolutivos diferenciales, este patrón es explicado por la barrera geográfica que supone la cordillera andina, no obstante, el efecto de barrera opera en sentido oriente-occidente, esto en concordancias con hallazgos realizado por Conroy et al., 2000.

Tomando en cuenta los aspectos históricos relatados, los estudios de diversidad genética humana en Colombia y considerando la situación biogeográfica de la región de la Orinoquía, diferente pero yuxtapuesta a las regiones andina y amazónica, el análisis de las poblaciones en el contexto del modelo de Tarazona-Santos podría revelar algún grado de subestructura. Como parte del gran proyecto de caracterización de la diversidad y la estructura genética de poblaciones humanas en Colombia emprendido por el grupo de genética de poblaciones e identificación del instituto de genética de la universidad Nacional de Colombia, este proyecto propone determinar la estructura genética de una muestra de la población de la Orinoquía Colombiana mediante el estudio de STRs autosómicos y del cromosoma Y.

5. Hipótesis

Es posible determinar vestigios de los principales linajes ancestrales presentes en la región de la Orinoquia Colombiana, que se reflejarán en algún nivel de subestructura en la población, a partir del análisis conjunto de marcadores moleculares, STRs, INDELS y cromosoma Y, asociado con el análisis demográfico, genealógico y cultural detallado a pesar del alto nivel de flujo génico en la región de la Orinoquia.

6. Objetivo general:

Caracterizar genéticamente una muestra de la población de un departamento de la Orinoquia colombiana mediante el análisis de microsatélites de cromosomas autosómicos, microsatélites de cromosoma Y e INDELS-aims.

6.1 Objetivos específicos:

1. Determinar a través de marcadores moleculares, análisis demográfico y genealógico la diversidad genética actual de la población del Meta-Colombia
2. Realizar un análisis genético y estadístico que permita comparar el acervo genético de la población del departamento del Meta-Colombia con poblaciones de referencia
3. Realizar un análisis ontológico del folclore como una propuesta de herramienta de análisis en al proponer modelos de poblamiento
4. Proponer un modelo poblacional por medio del análisis de resultados que permita establecer un patrón de mezcla ancestral en la población

7. Materiales y métodos

7.1 Población

Para la selección de la población en este estudio se tendrá en cuenta criterios demográficos, geográficos y biológicos los cuales se recolectarán utilizando como instrumento de toma de datos una encuesta con información individual, genealógica (3 generaciones), demográfica y étnica (si el individuo se considera así mismo perteneciente a una comunidad indígena)

7.2 Criterios de selección

Se plantea un muestreo a conveniencia basado en una asociación en un punto estratégico de la región de la Orinoquia, habilitadas debidamente para prestar servicios de laboratorio clínico para toma de muestras y manejo de estas.

7.3 Criterios de inclusión

- Hombres y mujeres mayores de 18 años no relacionados
- Los participantes deben haber nacido y ser residentes en cualquiera de los municipios de la región biogeográfica de la Orinoquia

7.3.1 Criterios de exclusión

- Población flotante de la región.
- Menores de edad.
- Individuos no emparentados.

Bibliografía

- Aceituno, F. J., & Loaiza, N. (2015). The role of plants in the early human settlement of Northwest South America. *Quaternary International*, 363, 20–27.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.06.027>
- Aceituno, F. J., Loaiza, N., Delgado-Burbano, M. E., & Barrientos, G. (2013). The initial human settlement of Northwest South America during the Pleistocene/Holocene transition: Synthesis and perspectives. *Quaternary International*, 301, 23–33.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.05.017>
- Acosta R. David. (n.d.). *conquistadores de misioneros en los llanos*.
http://2.bp.blogspot.com/_zKoHF7bEhal/TMdielDmEal/AAAAAAAAABA/RLahvpcPBEM/s1600/Columbus_Taking_Possession.jpg
- Alarcon, J. A., Liliana, G., & Segura, A. (1998). *AGUAZUL-CASANARE*.
- Álvarez Tobos, M. E. (2020). Langebaek, Carl Henrik. Los muiscas. La historia milenaria de un pueblo chibcha. Bogotá: Editorial Debate, 2019, 309 pp. *Fronteras de La Historia*, 25(1), 246–252. <https://doi.org/10.22380/20274688.841>
- Barse, W. P. (2009). The Early Ronquin Paleosol and the Orinocan Ceramic Sequence. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 50(1), 85–98.
<https://doi.org/10.3374/014.050.0107>
- Bermúdez Egberto. (1998). *la música en las misiones jesuitas en los llanos orinetales colombianos 1725-1810*.
- Cabrera Becerra, G., Mahecha, D., & Calvo, C. F. (1998). *Las Palmas entre los grupos cazadores-recolectores de la Amazonía Colombiana*.
<https://www.researchgate.net/publication/298415814>
- Cardale de Schrimpff, M. (1976). Investigaciones arqueológicas en la zona de Pubenza, Tocaima, Cundinamarca. *Revista Colombiana de Antropología*, 20, 328–496. <https://doi.org/10.22380/2539472X.1741>
- Cavalier, I., & Mora, S. (1985). Arqueología del departamento del Meta. *Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales, Bogotá*.
- Cavalli-Sforza, L. L., & Feldman, M. W. (2003). The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. In *Nature Genetics* (Vol. 33, Issue 3S, pp. 266–275). <https://doi.org/10.1038/ng1113>
- Conroy, G. C., Weber, G. W., Seidler, H., Recheis, W., Nedden, D. zur, & Mariam, J. H. (2000). Genetic structure of Quechua-speakers of the Central Andes and

geographic patterns of gene frequencies in South Amerindian populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 113(1), 5–17.
[https://doi.org/10.1002/1096-8644\(200009\)113:1<5::AID-AJPA2>3.0.CO;2-U](https://doi.org/10.1002/1096-8644(200009)113:1<5::AID-AJPA2>3.0.CO;2-U)

Correal, G., Pineros, F., An, T. v., & Hammen, D. (1990). *GUAYABERO I: UN SITIO PRECERAMICO DE LA LOCALIDAD ANGOSTURA II, SAN JOSE DEL GUAVIARE*.

Correal-urrego, G., Mariane Cardale de Schrimppff Hernando Romero Sr Gerardo Ardila, O., Pinto de Aristizabal Fabio Cardenas Neyla Castillo Fernando Lemus Luis Salamanca Hector Salgado Arnold Tovar, M., & Hernandez Camacho Alberto Cadena Pedro Ruiz Hernando Romero, J. M. (1982). *Restos de megafauna asociadas a artefactos en la sabana de Bogotá*.

Espinel, N. (1997). *Villavicencio, dos siglos de historia comunera, 1740-1940* (Juan XXIII, Vol. 2).

Franco, L. G. (2017). Contexto y pretexto de la arqueología en los Llanos Orientales de Colombia. *Boletín de Antropología*, 32(54), 276–297.
<https://doi.org/10.17533/udea.boan.v32n54a12>

Gordones Rojas, G., Meneses Pacheco, L., & Gordones Lino Meneses El, G. (2004). *El poblamiento prehispánico de la Cordillera Andina de Mérida-Venezuela 1*.

Gumilla, J. (1780). *Historia natural, civil y geografica de las naciones situadas en las riveras del rio Orinoco*.

Henn, B. M., Cavalli-Sforza, L. L., & Feldman, M. W. (2012). The great human expansion. In *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (Vol. 109, Issue 44, pp. 17758–17764).
<https://doi.org/10.1073/pnas.1212380109>

La Orinoquía colombiana, visión monográfica CONTENIDO. (2004).

Landaburu, J. (2005). *Las lenguas indígenas de Colombia: presentación y estado del arte*.

Lopez, C. (2008). *LANDSCAPE DEVELOPMENT AND THE EVIDENCE FOR EARLY HUMAN OCCUPATION IN THE INTER-ANDEAN TROPICAL LOWLANDS OF THE MAGDALENA RIVER, COLOMBIA*.

Lyle Bryan Editor, A. (1986). *NEW EVIDENCE FOR THE PLEISTOCENE PEOPLING OF THE AMERICAS*.

Martin, M. (1968). *Del folclor llanero*.

- Ortiz, F. (1987). *Indígenas de los Llanos Orientales*.
- Ossa, H., Aquino, J., Pereira, R., Ibarra, A., Ossa, R. H., Pérez, L. A., Granda, J. D., Lattig, M. C., Groot, H., de Carvalho, E. F., & Gusmão, L. (2016). Outlining the ancestry landscape of Colombian admixed populations. *PLoS ONE*, *11*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164414>
- Ossa, H., Posada, Y., Trujillo, N., Martínez, B., Loiola, S., Simão, F., Ossa, R. H., Castillo, A., Ibarra, A., Marrugo, J., de Carvalho, E. F., Vargas, C. I., Pereira, R., & Gusmão, L. (2021). Patterns of genetic diversity in Colombia for 38 INDELS used in human identification. *Forensic Science International: Genetics*, *53*. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2021.102495>
- Pérez, L., Orinoqía, B. C., & Garcés, D. (n.d.). *RED VIAL Y TRANSFORMACIÓN URBANA HACIA EL FUTURO*.
- Perez Pulido, H. (1997). *La hacienda caribabare : Estructura y relaciones de mercado 1767-1810* (corpes).
- Raghavan, M., Steinrücken, M., Harris, K., Schiffels, S., Rasmussen, S., DeGiorgio, M., Albrechtsen, A., Valdiosera, C., Ávila-Arcos, M. C., Malaspina, A. S., Eriksson, A., Moltke, I., Metspalu, M., Homburger, J. R., Wall, J., Cornejo, O. E., Moreno-Mayar, J. V., Korneliussen, T. S., Pierre, T., ... Willerslev, E. (2015). Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. *Science*, *349*(6250). <https://doi.org/10.1126/science.aab3884>
- Rishishwar, L., Conley, A. B., Wigington, C. H., Wang, L., Valderrama-Aguirre, A., & King Jordan, I. (2015). Ancestry, admixture and fitness in Colombian genomes. *Scientific Reports*, *5*. <https://doi.org/10.1038/srep12376>
- Rosales, J., & Díaz, W. A. (2010). *Hydrogeomorphic processes in the lower Orinoco River, Venezuela: implications for the biodiversity of this tropical ecosystem PROYECTO CORREDOR ORINOCO View project Functional diversity View project*. <https://www.researchgate.net/publication/278812678>
- Royo, J. L., Valls, J., Acemel, R. D., Gómez-Marin, C., Pascual-Pons, M., Lupiañez, A., Gomez-Skarmeta, J. L., & Fibla, J. (2018). A common copy-number variant within SIRPB1 correlates with human out-of-Africa migration after genetic drift correction. *PLoS ONE*, *13*(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193614>
- Salgado, H. (1986). *Investigaciones arqueológicas en el curso medio del río calima, cordillera occidental, Colombia*.

Scheinfeldt, L. B., Soi, S., & Tishkoff, S. A. (2010). Working toward a synthesis of archaeological, linguistic, and genetic data for inferring African population history. In *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (Vol. 107, Issue SUPPL. 2, pp. 8931–8938).
<https://doi.org/10.1073/pnas.1002563107>

simon, fr pedro. (1891). *noticias historiales de las conquistas de tierra firme en las indias occidentales* (2nd ed.). casa editorial de medard rivas.

Tarazona-Santos, E., Carvalho-Silva, D. R., Pettener, D., Luiselli, D., de Stefano, G. F., Labarga, C. M., Rickards, O., Tyler-Smith, C., Pena, S. D. J., & Santos, F. R. (2001). Genetic Differentiation in South Amerindians Is Related to Environmental and Cultural Diversity: Evidence from the Y Chromosome. In *Am. J. Hum. Genet* (Vol. 68).

Veldhuis D, Kjærgaard P.C, & Maslin M. (2014). Encyclopedia of Global Archaeology. In *Encyclopedia of Global Archaeology*. Springer New York.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0465-2>

Caracterización genética de una muestra de la población de la Orinoquía colombiana con marcadores STRs

8. Estructura sociodemográfica

Los datos recolectados para este estudio se obtuvieron a partir de una muestra de población en el municipio de Villavicencio en el departamento del Meta, en colaboración con la Universidad Cooperativa de Colombia como punto de muestreo. Se aplicó a los individuos participantes una encuesta que recolecta información personal, genealógica, étnica, cultural, demográfica y migratoria, cuya autoría intelectual pertenece al grupo de genética de poblaciones e identificación de la universidad nacional de Colombia. La información derivada de este abordaje permitió un análisis generacional por línea materna y paterna, así como lugar de procedencia y residencia de cada miembro del linaje. Adicionalmente se contextualizó al participante en una esfera cultural y étnica, considerando su autodeterminación y conocimiento de aspectos propios de la cultura con la cual se identificó.

El muestreo se compone de un grupo de 103 hombres y mujeres todos residentes del municipio de Villavicencio, 70 % mujeres y 33 % hombres. La edad promedio entre los hombres fue 23 años y 24 en mujeres (Fig. 1). Inicialmente se definió el lugar de nacimientos por departamento (naturalidad) como parte fundamental del análisis. La natural del muestreo identificó 14 departamentos, siendo el de mayor representatividad el Meta (61%), seguido por el departamento de Cundinamarca (18%); es importante mencionar, no obstante, que otros grupos de naturalidad como el departamento de Casanare (6%) y Arauca (4%) componen una unidad biogeográfica con el Meta, en donde se comparten costumbres culturales y cuya ubicación geográfica de piedemonte las une como un corredor para la exploración de la Orinoquía Colombia en general. Esto aplica también para naturalidades del departamento de Cundinamarca y Boyacá, Tolima y Huila, así como Santander y Antioquia, poblaciones con propiedades distintivas cada una, pero que en una visión

holística comparten costumbre y situaciones biogeográficas (unidades bioculturales). Esto da lugar a un análisis demográfico, suponiendo entonces para el grueso de la población una procedencia de la región de la Orinoquía en un 71 % (Fig. 2)

Posteriormente se llevó a cabo un análisis de la naturalidad matrilineal y patrilineal, desde el punto de vista del linaje paterno la naturalidad preponderante corresponde al departamento de Cundinamarca (31%) seguido por el Meta (25%); en el contexto biocultural y biogeográfico el grueso corresponde a Cundinamarca y Boyacá (42%) seguido de la Orinoquía(31%), sugiriendo una migración reciente de población del altiplano cundiboyacense a la región de piedemonte llanero, esto podría corresponder a la cercanía geográfica, el desarrollo en infraestructura vial de las últimas décadas que permite una integración económica de las regiones (Fig. 3.1). El linaje materno muestra una naturalidad mayor en el departamento del Meta (34%) acompañado de Cundinamarca (17%), considerando las biorregiones la Orinoquía tiene mayor representatividad (44%) continuado por el altiplano cundiboyacense (23%), aquí, llamo la atención la naturalidad de los departamentos de Tolima y Huila (13%) (Fig. 3.2). Estos hallazgos suponen una migración mayormente masculina de las regiones del centro del país a las regiones del piedemonte llanero en las primeras generaciones seguida de un asentamiento en la región; por otro lado, el linaje femenino muestra un dinamismo llamativo por un lado cerca de la mitad de la población son naturales de la región sin procesos migratorios recientes y la otra mitad (cerca del 46%) con procesos migratorios recientes desde el centro del país.

Fig. 1 Pirámide poblacional con estructura de sexo y edad.

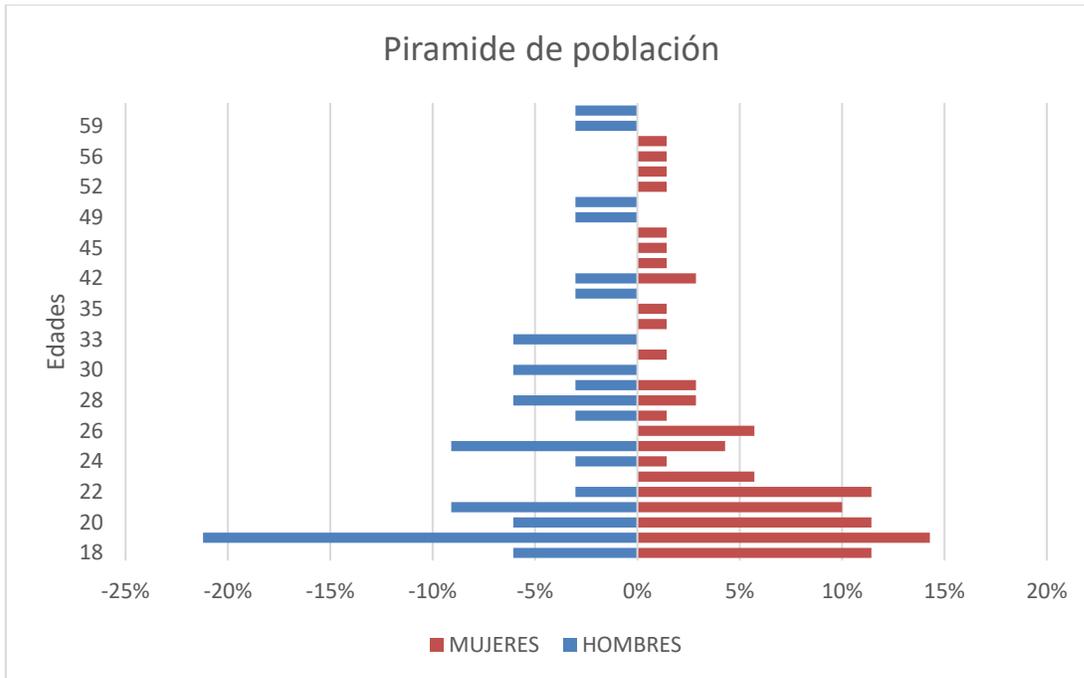


Fig. 2 Naturalidad de individuos en el muestreo. La mayor representatividad del departamento del Meta, así como mayor representatividad de la unidad biogeográfica de la región de la Orinoquía seguido por la región Andina específicamente de la unidad biocultural de Cundinamarca y Boyacá

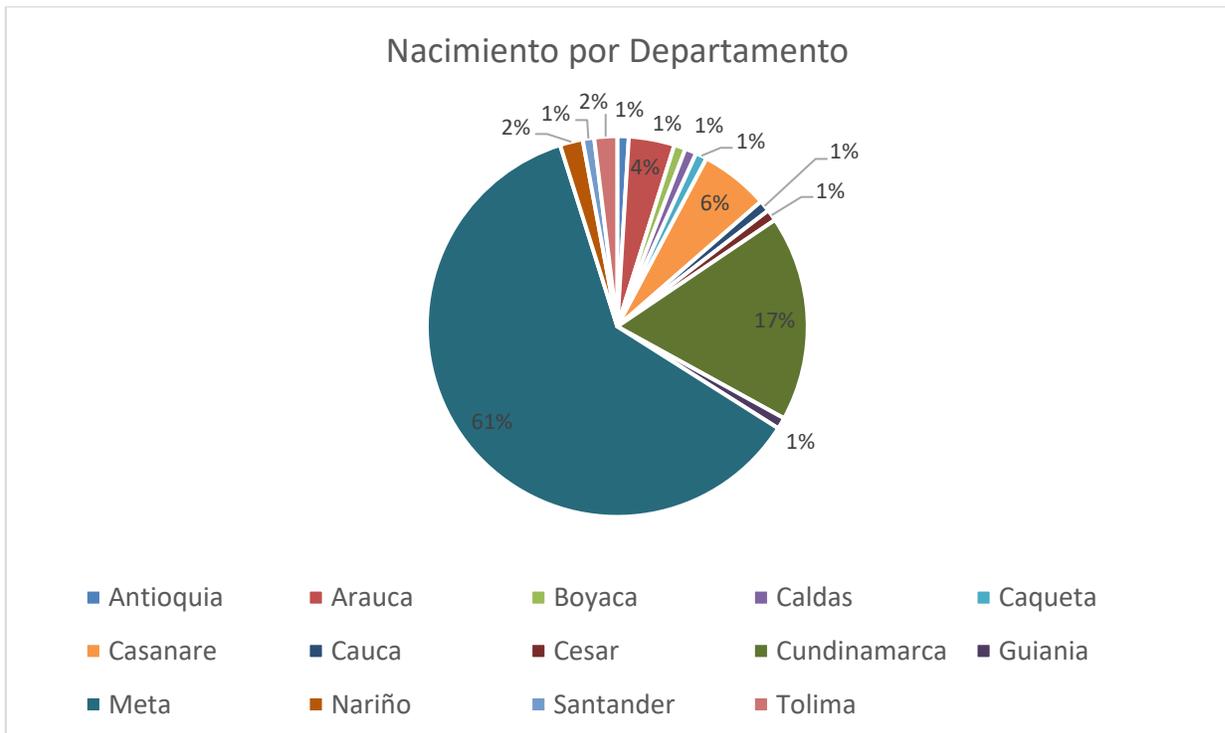


Fig. 3 Naturalidad de los padres en el muestreo, se evidencia una migración reciente tanto en línea materna como paterna de las regiones del centro del país a la región de la Orinoquía.

Fig. 3.1 Naturalidad de linaje paterno.

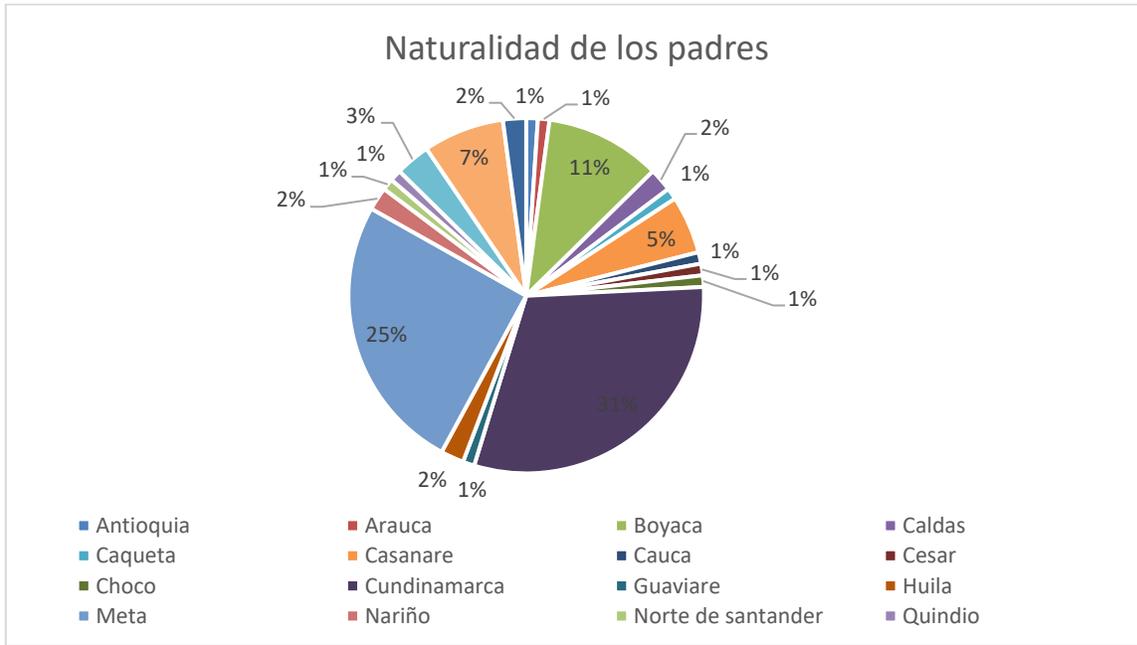


Fig. 3.2 Naturalidad del linaje materno.



9. Genética descriptiva

Se realizó un primer abordaje empelando marcadores microsatélites, se utilizaron 15 sistemas STRs. Los alelos con mayor frecuencia son el 8 en el sistema TPOX (0.451), el alelo 6 en TH01 (0.431) y el alelo 11 en CSF1PO (0.358) (Tab. 1 y Fig. 4). Las frecuencias alélicas de los sistemas CSF1PO, D16S539, D3S1358, D19S433 y vWA siguen un patrón de distribución normal, en donde los alelos con mayor representatividad tienden al centro de la función y los alelos de menor o mayor frecuencia son marginales (Fig. 4); esta organización se ajusta al modelo de mutación por pasos (*Stepwise mutation model*). Los marcadores restantes no obedecen al esquema de ordenamiento previamente mencionado, las frecuencias de estos casos sugieren un comportamiento aleatorio, esta distribución se ajusta mejor al modelo de alelos infinitos (Fig. 4). Este comportamiento en la distribución permite la aplicación de estadísticos F para la estimación de relación entre individuos y estructura poblacional (Vargas Jentsch et al., 2008).

La aparición de genotipos particulares en las poblaciones es una función directa de las frecuencias alélicas determinada por la presencia diferencial de alelos en un sistema genético, con el propósito de establecer estos parámetros se realizó una descripción de polimorfismo para cada sistema. Se encontró que el sistema D18S51 presentaba el mayor número de genotipos observados (43), posiblemente debido a ser el marcador con mayor cantidad de alelos dentro del muestreo y unos de los marcadores con mayor cantidad de genotipos teóricos posibles, sin embargo, son alelos con baja frecuencia lo que explica su baja presencia en la población (Tab. 2). por otro lado, se evidencio que el marcador TH01 contaba con el menor número de genotipo observados (13) en relación con el menor número de alelos dentro de la muestra, no obstante, mostrando una mayor presencia en la población con relación a D18S51 (Tab. 2).

Los alelos efectivos son el número mínimo de alelos por sistema que aportan mayor variabilidad al polimorfismo, por este motivo son relevantes al momento del análisis de los sistemas, estos corresponden a los alelos con mayor frecuencia por marcador dentro de la población (Crow & Kimura, 1970). Para los marcadores estudiados en la población se evidencio que el mayor número de alelos efectivos se encuentran en los marcadores D18S51 y FGA cada uno con 8 (Tab. 2), suponiendo a estos dos sistemas como los mayores contribuyentes a la diversidad dentro de la población; por otro lado, los marcadores con menor cantidad de alelos efectivos fueron CSF1PO, TH01 y TPOX (Tab. 2).

Posteriormente se aplicó la prueba de equilibrio de Hardy Weinberg (Tab. 3), el procedimiento se realizó mediante cadenas de Markov haciendo uso de software

Tab 2. Parámetros descriptivos de los sistemas estudiados

	CSF1PO	D13S317	D16S539	D18S51	D19S433	D21S11	D2S1338	D3S1358	D5S818	D7S820	D8S1179	FGA	TH01	TPOX	vWA
Tipo de STR	SIMPLE	SIMPLE	SIMPLE	COMPUESTO	COMPUESTO	COMPLEJO	COMPUESTO	SIMPLE	SIMPLE	SIMPLE	SIMPLE	COMPLEJO	COMPLEJO	SIMPLE	COMPLEJO
Tasa de mutación	0,023%	0,14%	0,11%	0,22%	0,11%	0,19%	0,12%	0,12%	0,11%	0,10%	0,14%	0,28%	0,01%	0,01%	0,17%
No. de alélos reportados	12	12	21	55	30	45	21	24	16	32	19	97	21	17	23
No. Teórico de Genotipos Posibles	78	78	231	1540	465	1035	231	300	136	528	190	4753	231	153	276
No. de genotipos Observados	16	25	20	43	30	36	38	19	18	17	27	40	13	15	20
% de genotipos Observados sobre el total teórico.	20,5%	32,1%	8,7%	2,8%	6,5%	3,5%	16,5%	6,3%	13,2%	3,2%	14,2%	0,8%	5,6%	9,8%	7,2%
No. alélos efectivos	3,546	4,772	4,718	8,378	5,360	5,836	6,717	3,895	3,997	4,459	5,241	8,001	3,605	3,198	4,111
% de Alélos efectivos respecto al total del sistema.	30%	40%	22%	15%	18%	13%	32%	16%	25%	14%	28%	8%	17%	19%	18%
No. genotipos posibles con el No de alélos efectivos	8,1	13,8	13,5	39,3	17,0	19,9	25,9	9,5	10,0	12,2	16,4	36,0	8,3	6,7	10,5
genotipos observados solo con los alélos efectivos	6	10	10	28	13	13	18	6	6	6	13	36	6	5	9
% genotipos observados solo con los alélos efectivos sobre el total de genotipos posibles con alelos efectivos	74,4%	72,6%	74,1%	71,3%	76,3%	65,2%	69,4%	62,9%	60,1%	49,3%	79,5%	100,0%	72,3%	74,5%	85,7%
% genotipos observados solo con los alélos efectivos sobre el total de la población	37,5%	40,0%	50,0%	65,1%	43,3%	36,1%	47,4%	31,6%	33,3%	35,3%	48,1%	90,0%	46,2%	33,3%	45,0%

Se encontró para los sistemas en general una homocigosidad esperada de 21.4 y homocigosidad observada de 21; para la heterocigosidad esperada se calculó 81 con una heterocigosidad observada de 81, se acepta la hipótesis nula, indicando que no existen diferencias entre las distribuciones de heterocigosidad esperada y observada. Sin embargo, se puede observar para determinados marcadores CSF1PO, D18S51, D19S433, D21S11, D5S818, D7S820, D8S1179 y TH01 valores de heterocigosidad observada mayor a la esperada, siendo el de mayor discrepancia CSF1PO (Tab. 4). Para el análisis de homocigosidad se evidencio a D18S51 como el sistema con mayor diferencia en la homocigosidad esperada y observada, no es claro a que podría atribuirse esta observación debe considerarse un posible artefacto del muestreo sin descartar un proceso de selección contra homocigotos (Tab. 4).

Se decidió calcular la probabilidad para exceso o déficit de heterocigotos en los sistemas y también estimadores de Weir y Cockerham, estos valores se interpretan como un estadístico F (Weir & Cockerham, 1984); a mayor valor indica una mayor variabilidad genética (Tab. 5). Los resultados permiten aceptar para el sistema CSF1PO la hipótesis de exceso de heterocigotos.

Tab.3 Resultados de la prueba de equilibrio de Hardy Weinberg

PRUEBA DE EQUILIBRIO DE H W	
LOCUS	P-val
CSF1PO	0.4291
D13S317	0.4495
D16S539	0.1775
D18S51	0.6953
D19S433	0.0984
D21S11	0.4057
D2S1338	0.9338
D3S1358	0.2200
D5S818	0.2731
D7S820	0.5399
D8S1179	0.5951
FGA	0.3669
TH01	0.8017
TPOX	0.4337
vWA	0.4789

Tab. 4 Homocigocidad y heterocigocidad esperada y observada

	Hom/Esp	Hom/Obs	Het/Esp	Het/Obs
CSF1PO	28,4187	20	73,5813	82
D13S317	20,9557	28	81,0443	74
D16S539	21,2167	24	80,7833	78
D18S51	11,7586	9	90,2414	93
D19S433	18,6207	15	83,3793	87
D21S11	17,0739	16	84,9261	86
D2S1338	14,7833	16	87,2167	86
D3S1358	25,7833	29	76,2167	73
D5S818	25,1379	19	76,8621	83
D7S820	22,5025	22	79,4975	80
D8S1179	19,0000	14	83,0000	88
FGA	12,3645	13	89,6355	89
TH01	27,9409	23	74,0591	79
TPOX	31,5419	34	70,4581	68
vWA	24,3990	26	77,6010	76
TOTAL	21,4332	21	81	81

Tab 4. Valores de probabilidad para las hipótesis de exceso o déficit de heterocigotos.

Hardy Weinberg test when H1= heterozygote deficit
*****-----
Results by population
-----Pop : 50-001-002-103

locus	P-val	S.E.	Fis estimates		Steps	
			W&C	R&H		
CSF1P0	0.9769	0.0089	-0.1150	-0.0539	10153	switches
D13S317	0.0848	0.0081	0.0873	0.0620	45248	switches
D16S539	0.2335	0.0149	0.0346	0.0238	26786	switches
D18S51	0.9192	0.0166	-0.0307	-0.0276	11121	switches
D19S433	0.6940	0.0361	-0.0436	-0.0170	9861	switches
D21S11	0.3275	0.0464	-0.0127	0.0025	6658	switches
D2S1338	0.3441	0.0210	0.0140	0.0118	19308	switches
D3S1358	0.1259	0.0187	0.0424	0.0320	12585	switches
D5S818	0.7293	0.0203	-0.0803	-0.0218	23960	switches
D7S820	0.5873	0.0230	-0.0064	-0.0105	27005	switches
D8S1179	0.7366	0.0216	-0.0606	-0.0219	22291	switches
FGA	0.2739	0.0328	0.0071	0.0137	14881	switches
TH01	0.9026	0.0077	-0.0671	-0.0616	56104	switches
TPOX	0.1890	0.0142	0.0351	0.0245	10322	switches
vWA	0.3220	0.0198	0.0207	0.0093	27719	switches

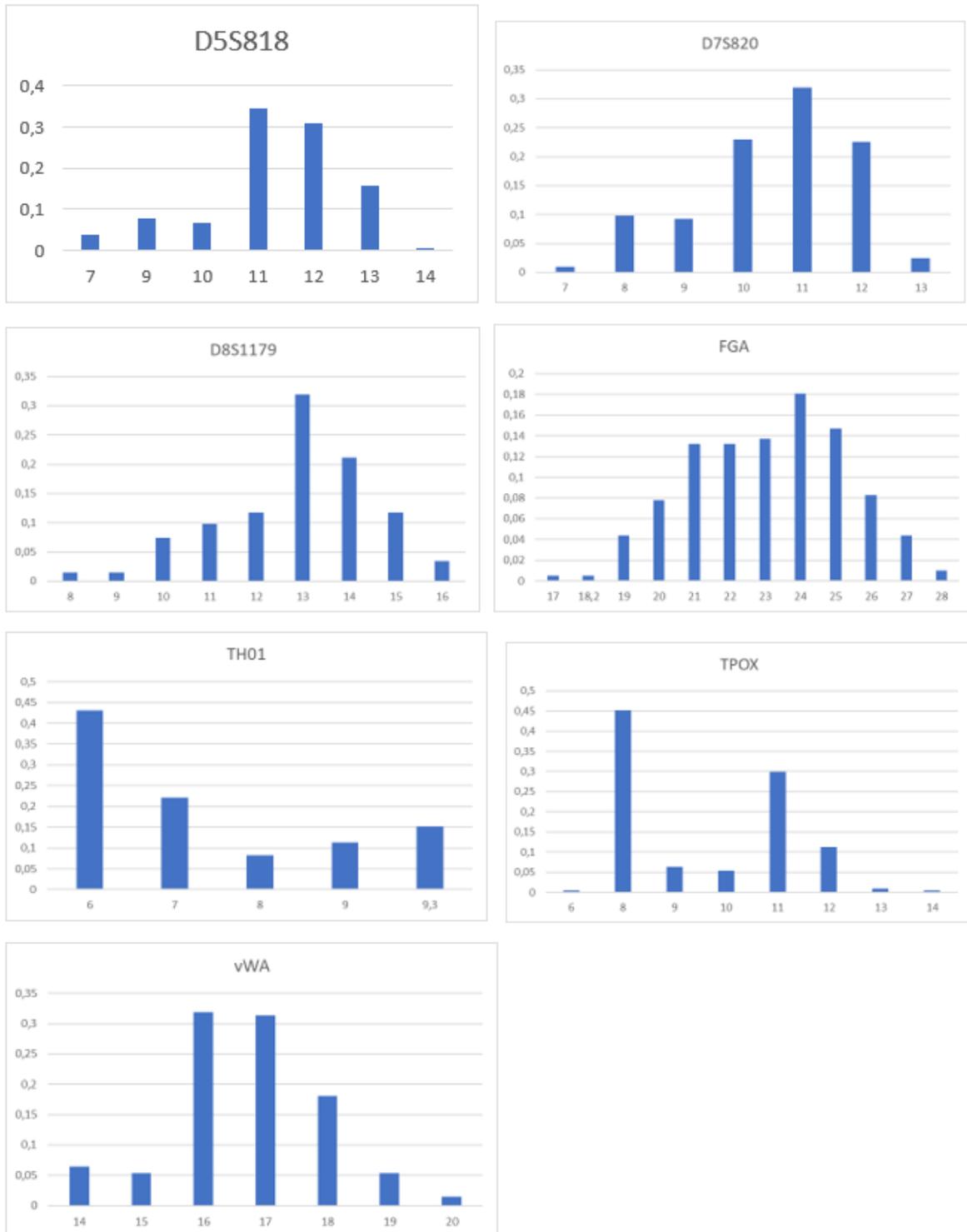
Hardy Weinberg test when H1= heterozygote excess
*****-----
Results by population
-----Pop : 50-001-002-103

locus	P-val	S.E.	Fis estimates		Steps	
			W&C	R&H		
CSF1P0	0.0078	0.0040	-0.1150	-0.0539	10141	switches
D13S317	0.9303	0.0098	0.0873	0.0620	44986	switches
D16S539	0.7786	0.0155	0.0346	0.0238	26896	switches
D18S51	0.1083	0.0210	-0.0307	-0.0276	11080	switches
D19S433	0.2948	0.0278	-0.0436	-0.0170	10122	switches
D21S11	0.5477	0.0471	-0.0127	0.0025	6685	switches
D2S1338	0.7431	0.0255	0.0140	0.0118	19207	switches
D3S1358	0.8543	0.0203	0.0424	0.0320	12594	switches
D5S818	0.2979	0.0188	-0.0803	-0.0218	23831	switches
D7S820	0.3983	0.0233	-0.0064	-0.0105	27119	switches
D8S1179	0.2749	0.0244	-0.0606	-0.0219	22216	switches
FGA	0.7897	0.0188	0.0071	0.0137	14973	switches
TH01	0.0985	0.0072	-0.0671	-0.0616	56319	switches
TPOX	0.8003	0.0177	0.0351	0.0245	10283	switches
vWA	0.6671	0.0171	0.0207	0.0093	27578	switches

Fig. 4 Distribución de frecuencias por sistema



Fig. 4 Distribución de frecuencias por sistema



10. Análisis de estructura

La evaluación de estructura se llevó a cabo comparando la población de muestra (de aquí en adelante referida como Orinoquía, para la diferenciación con un muestreo externo correspondiente al mismo departamento) con la base de datos del macroproyecto de caracterización genética de la población colombiana facilitadas por el grupo de genética de poblaciones e identificación de la universidad nacional de Colombia, a las cuales se había estudiado los mismos sistemas moleculares. Se tomaron referencias biogeográficas para determinar grupos poblacionales; así población 1 Amazonas, 2 Arauca, 3 Casanare, 4 Guaviare, 5 Vichada, 6 Meta (base de datos GPI), 7 Orinoquía, 8 Bogotá, 9 Tolima, 10 Huila, 11 San Andrés y 12 Guajira. Se aplicó un método distancia de diferencias por pares FST para establecer estructura entre poblaciones, utilizando el software Arlequín 3.5.2.2.

Se obtuvo una matriz de significancia (Tab. 6), a partir del conteo del número de alelos diferentes utilizando la función de Kronecker, donde igual a 1 establece los alelos del *i*-ésimo locus como idénticos, e igual a 0 en caso contrario. Al estimar los índices de estructura genética, esta elección equivale a una estimación ponderada de estadísticas de FST sobre todos los loci (Michdakis & Excoffier, 1996; Weir & Cockerham, 1984).

Tab. 6 Matriz de significancia para valores FST, valor de $p= 0.0500$. Población 1 Amazonas con 242 individuos, 2 Arauca con 31 individuos, 3 Casanare con 43 individuos, 4 Guaviare con 25 individuos, 5 Vichada con 8 individuos, 6 Meta con 207 individuos, 7 Orinoquía con 102 individuos, 8 Bogotá con 50 individuos, 9 Tolima con 69 individuos, 10 Huila con 100 individuos, 11 San Andrés con 281 individuos y 12 Guajira con 212 individuo.

	AMA	ARA	CASA	GUAV	VICH	MET	ORI	BOG	TOL	HUI	SAN	GUIJ
AMA		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ARA	+		-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
CASA	+	-		-	-	-	-	+	-	+	+	+
GUAV	+	-	-		-	-	-	-	-	+	+	+
VICH	+	-	-	-		-	-	-	-	+	+	+
MET	+	-	-	-	-		-	+	-	+	+	+
ORI	+	-	-	-	-	-		-	-	+	+	+
BOG	+	-	+	-	-	+	-		-	+	+	+
TOL	+	-	-	-	-	-	-	+		+	+	+
HUI	+	-	+	+	+	+	+	+	+		+	+
SAN	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
GUIAJ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Inicialmente los resultados permiten subdividir las poblaciones, como era esperado en consideración de la distribución geográfica y étnica, las poblaciones de San Andrés, Huila, Guajira y Amazonas divergen de las demás poblaciones; aunque en general las poblaciones tienen un bajo grado de diferenciación genética es posible establecer por lo menos en estas cuatro un grado de subestructura (Tab. 5), este fenómeno corresponde a la distribución bio-geográfica y cultural, y ha sido descrito por otros autores (Ossa et al., 2016; Usaquen et al., 2005; Yunis et al., 2001). Por otro las poblaciones de Arauca, Orinoquía, Meta, Casanare, Vichada, Guaviare, Tolima y Bogotá muestran un alto grado de semejanza, esto contrasta con la noción bio-regional considerando el ordenamiento de las poblaciones, esperando algún grado de subestructura entre la región andina y la Orinoquía; esto es especialmente cierto para las poblaciones de Arauca, Vichada y Guaviare cuando se comparan con Tolima y Bogotá respecto de la distancia geográfica.

De este último grupo es llamativo la distancia que se establece entre las poblaciones de Meta y Casanare con Bogotá, sin diferenciarse significativamente de las demás poblaciones del eje Andino-Orinoquía. Es posible que estas diferencias sean consecuencia al tamaño muestral. Así es posible establecer 5 grupos poblaciones, Amazonas, Huila, San Andrés, Guajira y último grupo poblacional compuesto por las 8 subpoblaciones de la región andina y la región de oriente.

La evaluación de estructura global se llevó a cabo mediante un AMOVA para definir niveles de diferenciación así: entre poblaciones, entre los individuos dentro de las

poblaciones y entre los individuos (Tab. 7). Para la población general se evidenció una mayor fuente de varianza entre los individuos; el análisis también estableció estadísticos F globales (Tab. 7.1), estos resultados sugieren una mayor diversidad entre las poblaciones.

Tab. 7 Resultados del AMOVA para población global

Fuete de variación	Suma de cuadrados	Varianza de componentes	Porcentaje de variación
Entre poblaciones	223.175	0.06676	1.11827
Entre individuos dentro de las poblaciones	8082.848	0.06315	1.05781
Entre los individuos	7982.000	5.83969	97.82392
Total	16288.023	5.96959	

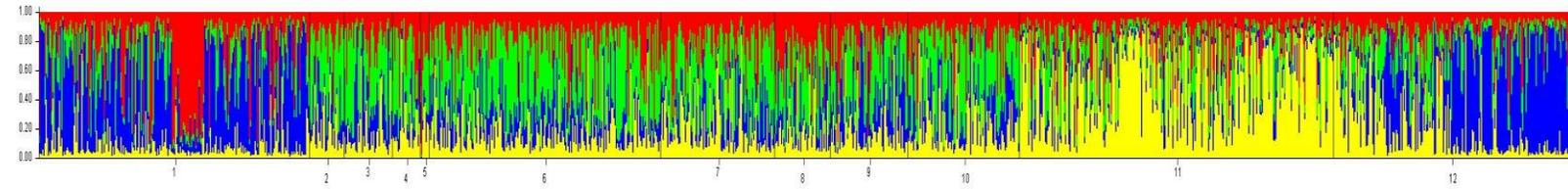
Tab. 7.1 Resultados estadísticos F

Estadísticos F globales	
FIS	0.01070
FST	0.01118
FIT	0.02176

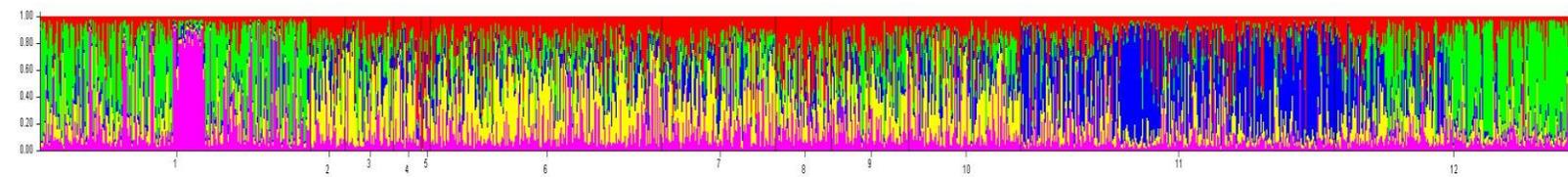
Para continuar con la evaluación de estructura los grupos de poblaciones se valoraron posteriormente con el software Structure V 2.3, este implementa un método de análisis de asignación de grupos por inferencia de estructura a partir de los marcadores previamente mencionados. Se ajustó al mejor número de grupos genéticos (K) simulando $K=1$ hasta $K=11$, de acuerdo con las recomendaciones del manual, dos modelos se ajustaron adecuadamente a la relación entre grupos poblacionales y niveles de agrupamiento $K=5$ (Fig. 6) y $K=6$ (Fig.6). El análisis muestra nuevamente un clúster entre las poblaciones de la región Andina y Oriente (Arauca, Casanare, Guaviare, Meta, Orinoquía, Vichada, Bogotá y Tolima) diferenciando los grupos de San Andrés, Guajira y Amazonas. Aquí llamo la atención que el clúster Andino-oriental incluye la población de Huila que se ajusta mejor la estructura geográfica poblacional y estudios previamente establecidos (Ossa et al., 2016). Las poblaciones este grupo se encuentran altamente mezcladas lo que sugiere nuevamente un modelo de migración reciente entre las regiones del oriente y el centro del país, por otro lado, establece grupos con un menor patrón de mezcla en las demás poblaciones.

Fig. 6 Análisis comparativo (K=4, K=5 y K=6) obtenido utilizando Structure. La población 1 Amazonas, 2 Arauca, 3 Casanare, 4 Guaviare, 5 Vichada, 6 Meta, 7 Orinoquía, 8 Bogotá, 9 Tolima, 10 Huila, 11 San Andrés y 12 Guajira

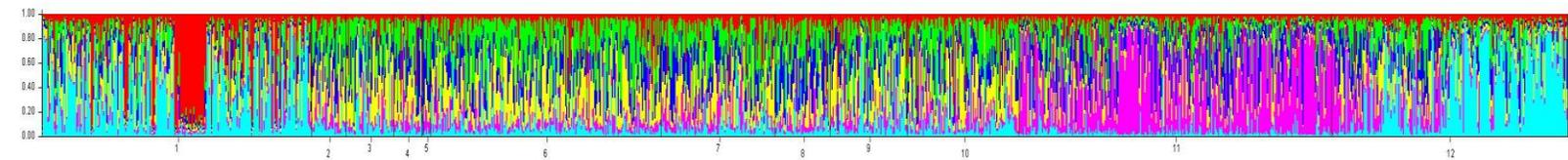
K=4



K=5



K=6



11. Discusión

Se llevo a cabo un análisis sociocultural y de 15 marcadores moleculares STRs en una muestra de la población del Meta (Colombia), que posteriormente se nutrió con la adición de poblaciones de referencia proporcionadas por el grupo de genética de poblaciones e identificación de la universidad nacional de Colombia. El primer análisis se basó en criterios genealógicos y demográficos, este enfoque permitió establecer patrones migratorios recientes entre poblaciones del centro del país como Bogotá, Tolima y Boyacá hacia la región oriental, en particular a los centros poblados de la falda de la cordillera como la ciudad de Villavicencio. Estas olas migratorias siendo predominantes en el linaje paterno, donde cerca del 50% de los individuos de nuestro grupo de muestra eran procedentes del altiplano cundiboyacense. Los resultados podrían no ser representativos de toda la región entendiendo el limitado tamaño muestral, no obstante, permite entender los procesos recientes de poblamiento entre las regiones y la dinámica de las poblaciones.

El segundo abordaje permitió establecer grupos poblaciones (Fig. 7), inicialmente como era de esperar, la población de la Amazonía colombiana diverge de las demás poblaciones posiblemente en consideración de su ancestría mayoritariamente nativo americana, aunque estudios recientes muestras que la población amazónica podría presentar algún grado de subestructura y algún patrón de mezcla específico de la región (Moncada Madero, 2018). Otra población bien diferenciada del resto corresponde a la población de San Andrés, esto también era esperado en consideración de la distancia geográfica y los patrones de ancestría previamente establecidos por otros autores en la región, quienes han determinado un componente mayoritariamente africano que se entiende en el contexto de los eventos históricos acontecidos en el archipiélago (Alonso & Usaqué, 2013; Ossa et al., 2021).

Un resultado llamativo fue la aparente distancia entre la población del Huila y las demás poblaciones evidenciada en la matriz de estructura (Tab. 6), especialmente de Tolima, considerando la cercanía geografía y cultura se podría esperar una menor distancia de estas dos poblaciones; no obstante, el ejercicio de agrupamiento en el software Structure evidencia la cercanía esperada, por lo tanto, este primer resultado podría ser un artefacto del muestreo. Estudios previos en cromosoma Y han logrado determinar linajes exclusivos en los departamentos de Tolima y Huila posiblemente en relación con diversos eventos generacionales y demográficos (Alonso Morales et al., 2018), esto podría explicar por lo menos para algunos marcadores los hallazgos presentados en el análisis de distanciamiento.

Fig. 7 Subdivisión por estructura de las poblaciones

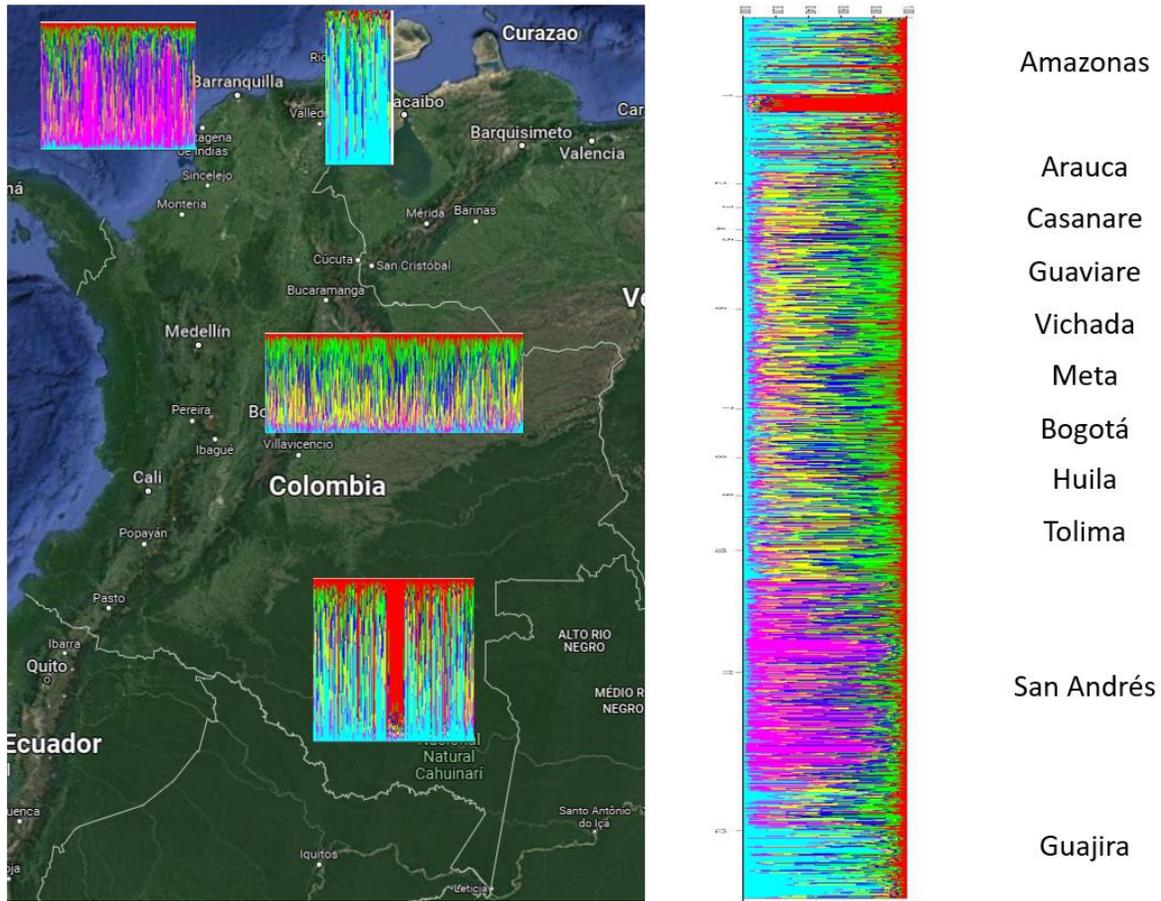


Imagen tomada de Google Earth, imagenes ©2022 Terrametrics, Datos del mapa ©2022 Google [<https://www.google.com/maps/@5.5667595,-74.1634401,1582700m/data=!3m1!1e3>]

En el análisis de agrupamiento se pudo establecer un grupo de múltiple ancestría que comprende las poblaciones de Arauca, Meta, Orinoquía, Casanare, Guaviare, Vichada, Tolima, Huila y Bogotá (Fig. 7) que se determinó como eje Andino-Oriental, esto también era esperado en el contexto de los hallazgos sociodemográficos establecidos por el abordaje inicial, la cercanía geográfica de estos departamentos y las rutas de acceso entre los centros poblados, que podrían facilitar un flujo migratorio entre las poblaciones; lo que permitiría explicar los patrones de mezcla identificados (Fig. 7). Estos resultados contrastan con la noción de separación bio-regiones desde el punto de vista geográfico y ecológico, la cordillera occidental cuenta con un ecosistema determinado como bosque latifoliado húmedo tropical y subtropical que difiere de la llanura oriental colombiana y su ecosistema clasificado como pastizales, sabanas y arbustos tropicales y subtropicales (Richardson et al., 2018). Adicionalmente también es llamativo la separación que se puede establecer

desde el punto de vista cultural, sugiriendo que el comportamiento poblacional no obedece a divisiones administrativas o geográficas.

En un estudio muy juicioso Tarazona-Santos et al. en 2001 identificaron patrones de estructura geográfica entre las poblaciones precolombinas andinas y las del oriente del sur del continente americano, las poblaciones andinas contando con una mayor variación dentro de las poblaciones que entre las poblaciones en contrastes con poblaciones orientales. Esto podría explicar la relativa homología cultural, genética y lingüística de poblaciones andinas y su diferencia con poblaciones de la Amazonía (Tarazona-Santos et al., 2001). Estudios posteriores, sugieren que los intercambios culturales, y de flujo génico en un tiempo dado en consideración de arreglos geográficos y climáticos podrían ser una fuerza moldeadora de estructuras genéticas entre poblaciones andinas y orientales del sur de América (Borda et al., 2020).

Los patrones de subdivisión de poblaciones andinas y del bosque oriental de sur América han sido replicados por múltiples autores. Con marcadores mitocondriales (Castillo et al., 2019) lograron establecer algún grado de diferencia entre poblaciones andinas y la Amazonía, posiblemente resultado de los componentes nativo americanos predominantes en esta última región. El flujo génico de poblaciones andinas a la Amazonía es limitado (Gnecchi-Ruscione et al., 2019), se ha demostrado que la deriva génica experimentada por las poblaciones es diferencial, sugiriendo que las poblaciones suramericanas no andinas comparten un ancestro común, esto soporta el dinamismo de las migraciones en doble sentido desde y hacia centro América (Moreno-Mayar et al., 2018; Raghavan et al., 2015).

Estas nociones en la estructura de las poblaciones andinas y amazónicas también son ciertas para la fauna y flora, se ha logrado establecer una estructura geográfica poblacional determinada por las regiones andina y amazónicas en roedores arbóreos, en estas poblaciones es curioso la determinación del flujo desde la Amazonía a la región andina (Upham et al., 2013), pues este modelo se ha propuesto previamente para poblaciones humanas en migraciones desde la región de Antillas y la Amazonía hacia la región andina (Bedoya et al., 2017). Datos genómicos en la planta de maíz también soportan esta estructura geográfica (Bracco et al., 2016).

Nuestros hallazgos sugieren que las poblaciones del oriente colombiano tienen un alto grado de interacción y flujo génico con las poblaciones andinas, llegando a establecer homología en algunos aspectos culturales y de acervo genético, esto contrastaría con la idea propuesta por Tarazona-santos, no obstante, debe tomarse en consideración que las poblaciones estudiadas por el grupo de Tarazona-Santos y otros son poblaciones nativo-americanas más orientales (de la Amazonía) del sur

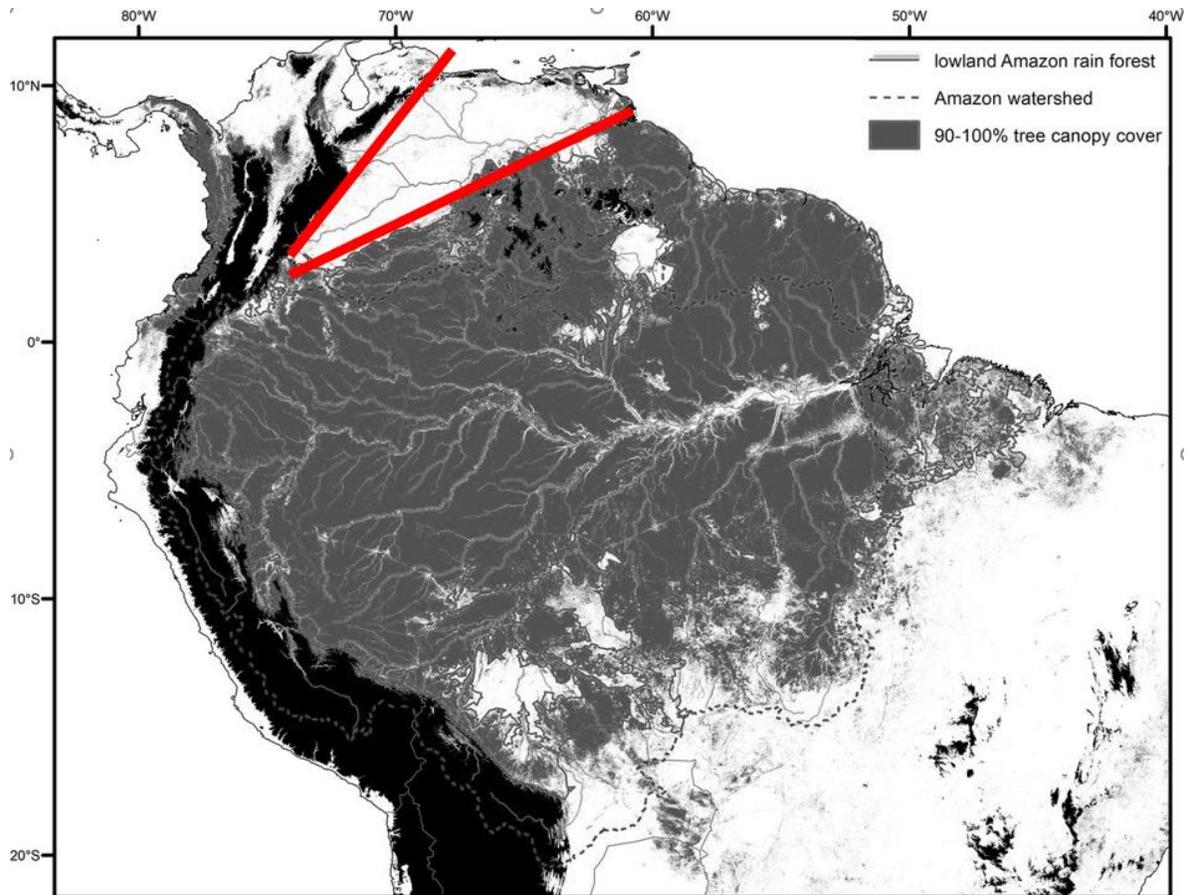
del continente, por lo tanto, era esperado encontrar un patrón que se ajustara a alguna de la dos estructuras poblacionales en las regiones “intermedias” como lo es la Orinoquía colombiana; de cualquier forma logramos establecer diferencias entre las poblaciones andinas y las poblaciones amazónicas colombianas.

Las situaciones biogeográficas de las poblaciones de Piedemonte de la cordillera se encuentran en una “región de transición” que cuenta con sus propios climas y estructuras socioculturales, que comparten aspectos tanto de la región andina como de la Orinoquía. Es notable que los centros poblados en la región de la Orinoquía se encuentren en la falda de la cordillera, las capitales Villavicencio, Yopal y Arauca son ejemplo de esto, no obstante, no es así para los departamentos de Vichada y Guaviare, lo que sugiere que no solo la cercanía geográfica es un factor determinante en el flujo génico y los patrones de mezcla observados. Los resultados podrían extender el modelo de estructura geográfica de Tarazona-Santos (por lo menos en la región más norte del sur del continente) a las poblaciones de Piedemonte y llano adentro de la cordillera oriental, considerando una fuerte correlación genética no solo entre poblaciones andinas si no poblaciones andinas y del oriente del norte de Suramérica sustentado también por los patrones de variabilidad encontrados en este estudio (Tab. 7) y los expuestos por (Tarazona-Santos et al., 2001).

Estos hallazgos no son sorprendentes en consideración de los eventos migratorios recientes y el desarrollo de infraestructura que permite que las poblaciones con una cercanía geográfica como las descritas interactúen y generen patrones de mezcla, esto nos lleva a concluir que por lo menos las poblaciones de la Orinoquía colombiana tienen un alto flujo génico con las poblaciones andinas del centro del país. Los eventos y gatillos que llevan a las poblaciones de oriente a interactuar en mayor medida con poblaciones del centro posiblemente obedecen a fenómenos socioeconómicos, considerando que las ciudades al centro del país tienen un mayor desarrollo económico, en contraste con la población rural dispersa de poblaciones más orientales.

Con estas consideraciones sería interesante determinar los patrones de estructura genética en poblaciones de la Orinoquía venezolana comparada con poblaciones de la Amazonía y la región andina, dado que las llanuras venezolanas son extensiones de la Orinoquía colombiana y configura una bio-región, que difiere como previamente se contempló de los dos grandes ecosistemas de sur América (Fig. 8).

Fig. 8 estructura geográfica del norte de sur América, se puede evidenciar un área delimitada por líneas rojas separada de los grandes ecosistemas andino y amazónico. Imagen tomada de © (Cardoso et al., 2017)



12. Conclusiones

Se logro establecer un patrón de migración reciente desde la región del centro del país hacia la región de la Orinoquía Colombiana con un predominio de linaje paterno, y un asentamiento en la región del linaje materno, estos patrones obedecen a los comportamientos socioculturales de desplazamiento por razones económicas y sociales conocidas en el país. Se determinó en el contexto de estas migraciones un flujo génico entre las poblaciones andinas y las poblaciones de oriente (eje Andino-Oriental), mostrando un grupo poblacional importante con un patrón de múltiple ancestría que se ajustan al modelo Tarazona-Santos y que de algún modo podría extender los patrones de estructura geográfica a poblaciones en regiones de transición en el Piedemonte. Así mismo se propone un estudio en población de la región de la Orinoquía colombiana y venezolana para determinar algún grado de subestructura. Los hallazgos, son comparables con resultados previos que establecían una alta homología y similitud entre poblaciones de oriente y el centro del país (Yunis, 2001, Ossa, 2016).

Bibliografía

- Alonso, L. A., & Usaquén, W. (2013). Y-chromosome and surname analysis of the native islanders of San Andrés and Providencia (Colombia). *HOMO- Journal of Comparative Human Biology*, *64*(1), 71–84.
<https://doi.org/10.1016/j.jchb.2012.11.006>
- Alonso Morales, L. A., Casas-Vargas, A., Castro, M. R., Resque, R., Ribeiro-dos-Santos, Â. K., Santos, S., Gusmão, L., & Usaquén, W. (2018). Paternal portrait of populations of the middle Magdalena river region (Tolima and Huila, Colombia): New insights on the peopling of central America and northernmost South America. *PLoS ONE*, *13*(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207130>
- Bedoya, C. A., Dreisigacker, S., Hearne, S., Franco, J., Mir, C., Prasanna, B. M., Taba, S., Charcosset, A., & Warburton, M. L. (2017). Genetic diversity and population structure of native maize populations in Latin America and the Caribbean. *PLoS ONE*, *12*(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173488>
- Borda, V., Alvim, I., Mendes, M., Silva-Carvalho, C., Soares-Souza, G. B., Leal, T. P., Furlan, V., Scliar, M. O., Zamudio, R., Zolini, C., Araújo, G. S., Luizon, M. R., Padilla, C., Cáceres, O., Levano, K., Sánchez, C., Trujillo, O., Flores-Villanueva, P. O., Dean, M., ... Guio, H. (2020). *The genetic structure and adaptation of Andean highlanders and Amazonians are influenced by the interplay between geography and culture*. <https://doi.org/10.1073/pnas.2013773117/-/DCSupplemental>
- Bracco, M., Cascales, J., Hernández, J. C., Poggio, L., Gottlieb, A. M., & Lia, V. v. (2016). Dissecting maize diversity in lowland South America: Genetic structure and geographic distribution models. *BMC Plant Biology*, *16*(1).
<https://doi.org/10.1186/s12870-016-0874-5>
- Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A. M., Bittrich, V., Celis, M., Daly, D. C., Fiaschi, P., Funk, V. A., Giacomini, L. L., Goldenberg, R., Heiden, G., Iganci, J., Kelloff, C. L., Knapp, S., de Lima, H. C., Machado, A. F. P., dos Santos, R. M., Mello-Silva, R., ... Forzza, R. C. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*(40), 10695–10700.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1706756114>
- Castillo, A., Deccache, L., de Carvalho, E. F., Simão, F., & Gusmão, L. (2019). Maternal genetic characterization of a Colombian Andean population. *Forensic Science International: Genetics Supplement Series*, *7*(1), 342–344.
<https://doi.org/10.1016/j.fsigss.2019.10.004>

- Crow, J., & Kimura, M. (1970). *An introduction to population genetic theory*. Harper and Row Publishers Inc.
- Gnecchi-Ruscione, G. A., Sarno, S., de Fanti, S., Gianvincenzo, L., Giuliani, C., Boattini, A., Bortolini, E., Corcia, T. di, Mellado, C. S., Francia, T. J. D., Gentilini, D., di Blasio, A. M., Cosimo, P. di, Cilli, E., Gonzalez-Martin, A., Franceschi, C., Franceschi, Z. A., Rickards, O., Sazzini, M., ... Pettener, D. (2019). Dissecting the pre-Columbian genomic ancestry of Native Americans along the Andes–Amazonía divide. *Molecular Biology and Evolution*, 36(6), 1254–1269.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msz066>
- Michdakis, Y., & Excoffied, L. (1996). *A Generic Estimation of Population Subdivision Using Distances Between Alleles With Special Reference for Microsatellite Loci*.
<http://acasunl.unige.ch/LGB/>
- Moncada Madero, J. A. (2018). *Análisis de la estructura genética de una muestra de población del departamento de Amazonas, Colombia*.
- Moreno-Mayar, J. V., Vinner, L., de Barros Damgaard, P., de La Fuente, C., Chan, J., Spence, J. P., Allentoft, M. E., Vimala, T., Racimo, F., Pinotti, T., Rasmussen, S., Margaryan, A., Orbegozo, M. I., Mylopotamitaki, D., Wooller, M., Bataille, C., Becerra-Valdivia, L., Chivall, D., Comeskey, D., ... Willerslev, E. (2018). Early human dispersals within the Americas. *Science*, 362(6419).
<https://doi.org/10.1126/science.aav2621>
- Ossa, H., Aquino, J., Pereira, R., Ibarra, A., Ossa, R. H., Pérez, L. A., Granda, J. D., Lattig, M. C., Groot, H., de Carvalho, E. F., & Gusmão, L. (2016). Outlining the ancestry landscape of Colombian admixed populations. *PLoS ONE*, 11(10).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164414>
- Ossa, H., Posada, Y., Trujillo, N., Martínez, B., Loiola, S., Simão, F., Ossa, R. H., Castillo, A., Ibarra, A., Marrugo, J., de Carvalho, E. F., Vargas, C. I., Pereira, R., & Gusmão, L. (2021). Patterns of genetic diversity in Colombia for 38 INDELS used in human identification. *Forensic Science International: Genetics*, 53.
<https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2021.102495>
- Raghavan, M., Steinrücken, M., Harris, K., Schiffels, S., Rasmussen, S., DeGiorgio, M., Albrechtsen, A., Valdiosera, C., Ávila-Arcos, M. C., Malaspina, A. S., Eriksson, A., Moltke, I., Metspalu, M., Homburger, J. R., Wall, J., Cornejo, O. E., Moreno-Mayar, J. V., Korneliussen, T. S., Pierre, T., ... Willerslev, E. (2015). Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. *Science*, 349(6250). <https://doi.org/10.1126/science.aab3884>

- Richardson, J. E., Madriñán, S., Gómez-Gutiérrez, M. C., Valderrama, E., Luna, J., Banda-R., K., Serrano, J., Torres, M. F., Jara, O. A., Aldana, A. M., Cortés-B., R., Sánchez, D., & Montes, C. (2018). Using dated molecular phylogenies to help reconstruct geological, climatic, and biological history: Examples from Colombia. *Geological Journal*, 53(6), 2935–2943. <https://doi.org/10.1002/gj.3133>
- Tarazona-Santos, E., Carvalho-Silva, D. R., Pettener, D., Luiselli, D., de Stefano, G. F., Labarga, C. M., Rickards, O., Tyler-Smith, C., Pena, S. D. J., & Santos, F. R. (2001). Genetic Differentiation in South Amerindians Is Related to Environmental and Cultural Diversity: Evidence from the Y Chromosome. In *Am. J. Hum. Genet* (Vol. 68).
- Upham, N. S., Ojala-Barbour, R., Brito M, J., Velazco, P. M., & Patterson, B. D. (2013). Transitions between Andean and Amazonian centers of endemism in the radiation of some arboreal rodents. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-191>
- Usaquen, W., Estudiante, M., Fernando, L., & Pinzón, G. (2005). *CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE 23 POBLACIONES HUMANAS COLOMBIANAS A PARTIR DE 9 SISTEMAS MICROSATÉLITES*.
- Vargas Jentzsch, I. M., Bagshaw, A., Buschiazzi, E., Merkel, A., & Gemmell, N. J. (2008). Evolution of Microsatellite DNA. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*.
- Weir, B. S., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6), 1358–1370. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1984.tb05657.x>
- Yunis, J. J., Garcia, O., & Yunis, E. J. (2001). *Announcement of population data Population data on D16S539, D7S820, D13S317, LPL, F13B and D1S80 loci in a sample of Caucasian-Mestizos from Colombia*. <http://alleyn.eeb.ucon->

Análisis de cromosoma Y en una población de la Orinoquía colombiana

La presencia del cromosoma Y es un requisito para la determinación del sexo en mamíferos, la expresión del gen *SRY* (región Y determinante del sexo), induce la formación de células de Sertoli que gatillan el desarrollo testicular, la ausencia o mutaciones de este gen suponen trastornos de la diferenciación sexual (Jobling & Tyler-Smith, 2017). La función determinante del sexo lleva al cromosoma Y a ser haploide y exclusivo del macho de la especie, esto le confiere propiedades interesantes como el escape de efecto de reorganización, dado que cuenta con la presencia de regiones no recombinantes NRY por sus siglas en inglés (*nonrecombining portion of the Y chromosome*) que tienden a heredarse en conjunto y suponen el 95 % del cromosoma; se ha determinado que los cromosomas sexuales (X e Y) evolucionaron a partir de autosomas, se estima que el proceso de divergencia del Y inicio hace 180 millones de años, se cree que cuando este adquirió su función de determinar el sexo al mismo tiempo perdió su actividad recombinante con X, al perder esta capacidad se degenero el material recombinante lo que lo redujo en tamaño (más o menos 100 Mb cuando se compara con X) (Cortez et al., 2014).

Las cualidades previamente descritas hacen del cromosoma Y una herramienta importante para estudios de genética forense y antropología molecular. Un grupo de repeticiones cortas en tándem (STRs) se encuentran en la región no recombinante, el conjunto de estos polimorfismos ligados conforma un haplotipo y estas a su vez son las unidades monofiléticas de haplogrupos, que son uno de los instrumentos fundamentales para el estudio de diversidad y estructura de poblaciones basado en marcadores uniparentales. A partir de reconfiguraciones en los haplogrupos es posible estimar la antigüedad de clados partiendo de mutaciones acumuladas. Así se han logrado establecer poblaciones con haplogrupos característicos, el clado más antiguo se definió como haplogrupo A, las mutaciones propias de este grupo se han identificado en poblaciones nativas del continente africano (Hammer et al., 2001; Poznik et al., 2013; Scozzari et al., 2014).

El haplogrupo B se ha identificado en poblaciones subsaharianas, el C difiere de los dos primeros lo que sugiere las primeras migraciones fuera de África, este se identifican ramificaciones que se clasifican como sub-haplogrupos así: C4, C5 y C6 estos identificados en individuos de poblaciones australianas, asiáticas y de nueva guinea respectivamente, el haplogrupo D por otro ejemplo solo se encontró en poblaciones asiáticas del Tíbet y Japón (Karafet et al., 2002, 2008). Los clados J, I y G están presentes en población europea, el sub-haplogrupos de I son el I1 y el I2 que sen encuentra en poblaciones de norte y este de Europa, otro clado K contiene

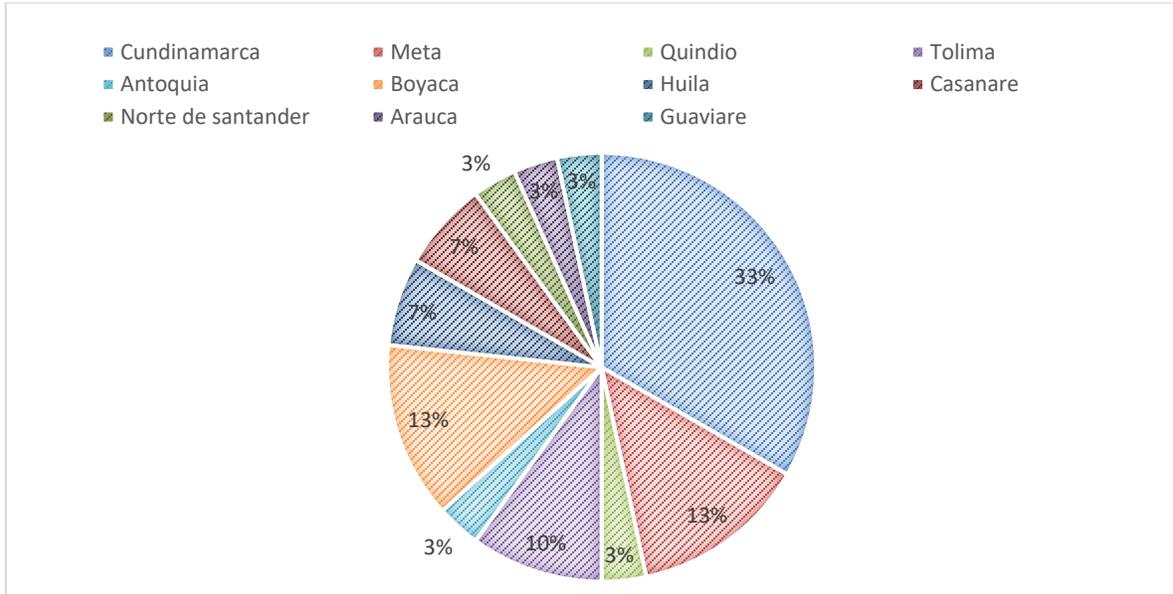
varios haplogrupos M, N, O, P, Q, R, S y T, el M se ha restringido a poblaciones de Oceanía, el N a poblaciones del norte de Eurasia, el O presente en Asia central, el P y el Q son frecuentes en poblaciones americanas, un sub-haplogrupo Q (M3) es propio de nativos americanos (Underhill et al., 1996; Zegura et al., 2004).

En Latinoamérica los estudios que han analizado marcadores uniparentales han determinado una tendencia de diversidad asimétrica que define un origen nativo americano en linaje femenino y ancestralidad predominante europea o africana (Bryc et al., 2010; Nuñez et al., 2010). En Colombia el patrón es similar, estudios de ancestralidad utilizando cromosoma Y corroboran la prevalencia de linajes europeos. Utilizando 17 marcadores STRs se identificó una alta presencia de clados europeos en población del altiplano cundiboyacense (Rojas Serrato Korina, 2007), en otro estudio se determinó la presencia de clados de población africana en individuos del Choco y en población caucásica-mestiza de Bogotá, Santander, Cundinamarca y Boyacá se identificó pertenencia a clados europeos (Yunis et al., 2005, 2013).

Una herramienta paralela que permite la reconstrucción de análisis uniparentales masculinos es la herencia vertical de apellidos, si bien no es común una práctica común a todo el mundo en nuestro contexto es posible realizar un acercamiento de la ancestralidad y la estructura de las poblaciones utilizando la isonomía y marcadores de cromosoma. En un estudio de la población del archipiélago de San Andrés se logró establecer pertenencia a clados africanos que estaban relacionados con apellidos de origen de la misma región (Alonso Morales et al., 2018). En otra investigación se logró definir una relación entre linajes nativo-americanos y apellidos de etnias de la región amazónica (Moncada Madero, 2018).

De nuestro muestro 32 individuos eran hombres con un promedio de edad de 23 años, procedentes de la biorregión de la Orinoquía, todos los individuos firmaron voluntariamente el consentimiento informado, para toma de muestra en sangre periférica y adicionalmente se interrogaron con una encuesta, esta encuesta incluyó información del linaje paterno como naturalidad, patrones de migración y etnicidad. Con esta herramienta se logró determinar el origen de linaje paterno por individuo, no obstante, como es común en nuestro entorno social algunos individuos no conocían a sus padres y no se tenía información sobre los parámetros previamente mencionados. De los individuos encuestados logro establecerse una naturalidad del linaje paterno predominante de la región del departamento de Cundinamarca (33%), seguido del Meta y Boyacá con 13%, un grupo importante del Tolima con 10 %, de Casanare y huila 7 %, seguidos de procedencias únicas de departamentos como Arauca, Norte de Santander, Guaviare y Quindío (Fig. 1)

Fig. 1 Procedencia del linaje paterno



En este análisis se utilizaron microsatélites (STR) de cromosoma Y utilizando el kit Yfiler™Plus PCR Amplification kit de Applied Biosystems®, constituido por 27 loci (DYF387S1a, DYF387S1b, DYS19, DYS365, DYS385a, DYS385b, DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS437, DYS438, DYS439, DYS448, DYS449, DYS456, DYS458, DYS460, DYS481, DYS518, DYS533, DYS570, DYS576, DYS627 y YGATAH4). La separación y la detección de los productos amplificados se llevó a cabo en un Analizador genético 3500 de Applied Biosystems® de acuerdo con las recomendaciones del fabricante. Las asignaciones alélicas se obtuvieron por comparación con el Ladder de referencia incluido en el kit, con base en la nomenclatura recomendada por la Sociedad internacional de genética forense (ISFG) en el GeneMapper1 IDX v. 1.4.

13. Genética descriptiva

Se analizaron 32 muestras de la población del muestreo, de las cuales una muestra (CRY-010) no aportó un perfil que permitiera el análisis, esto por degradación de la muestra; los 31 restantes tuvieron cantidades suficientes para realizar las pruebas moleculares. Se determinó la frecuencia alélica en marcadores de cromosoma Y por medio del software Genepop. En la tabla 1 se reportan las frecuencias de los 27 marcadores, los sistemas con mayor frecuencia son el DYS391 con el alelo 10 y DYS460 alelo 12 con frecuencias de 0.567 seguidos de DYS439 con el alelo 11 a una frecuencia de 0.500 (Tab. 1). El sistema con mayor diversidad fue el DYS570, lo de menor diversidad fueron DYS389I, DYS391, DYS393, DYS393, DYS460, los alelos con mayor frecuencia se encuentran entre los marcadores menos diversos.

Posteriormente los marcadores fueron utilizados para la asignación y predicción de haplogrupos para cada individuo, para esta tarea se utilizó la herramienta online *haplogroup predictor 23-haplogroup beta* (<http://www.hprg.com/hapest5/>), este software está basado en una aproximación bayesiana que utiliza haplotipos tomados de una colección de datos públicos a partir de las frecuencias alélicas calculadas; esto hace posible determinar la probabilidad de un haplotipo Y-STR de pertenecer a un haplogrupo (Athey Whit T., 2006).

En este análisis se identificaron 8 haplogrupos (Tab. 2), en mayor frecuencia se encontró el haplotipo R1b (39%) seguido del E1b1b (16%) y Q (16%), los haplotipos con menor frecuencia corresponden al L, H y el G2a (todos 3%) (Fig. 2). La probabilidad de asignación de haplogrupos J1 del individuo 9, E1b1b del individuo 12, H del individuo 21, R1b del individuo 31 y Q del individuo 32 es menor al 80%, se debe tener precaución con la interpretación de estos resultados pues estos valores de asignación podrían estar sujetos a una alta variabilidad dentro del mismo haplotipo.

Tab. 2 Haplotipos de cromosoma Y presentes en la muestra. Incluyen los haplogrupos Y-SNP predichos y sus valores de probabilidad.

	DYS393	DYS390	DYS19	DYS391	DYS385a	DYS385b	DYS439	DYS389I	DYS392	DYS389II	DYS458	DYS437	DYS448	DYS449	DYS460	YGATAH4	DYS456	DYS576	DYS570	DYS438	DYS481	DYS533	Haplogrupo	Fitness score	Probabilidad %
CRY-001	14	24	14	11	10	14	13	13	13	28	18	15	19	29	10	12	15	17	16	12	22	12	R1b	34	100,00
CRY-002	12	24	16	10	14	19	11	14	14	31	17	15	22	31	11	11	16	19	14	11	24	10	Q	23	100,00
CRY-003	13	24	14	11	14	0	12	14	13	30	18	14	19	29	11	13	17	19	17	12	23	12	R1b	42	100,00
CRY-004	12	22	14	10	13	14	13	13	12	30	16	15	20	31	11	11	15	17	17	9	23	11	L	42	88,30
CRY-005	13	24	15	11	11	15	11	12	13	28	16	15	19	30	10	12	14	18	17	12	22	12	R1b	50	100,00
CRY-006	13	23	13	6	15	16	11	13	14	29	15	14	19	28	11	12	16	18	15	11	24	10	Q	24	100,00
CRY-007	13	24	14	11	11	13	14	14	13	31	17	14	19	30	10	12	16	20	17	12	22	12	R1b	26	100,00
CRY-008	13	22	13	10	14	16	12	13	15	29	17	14	19	29	10	10	15	19	16	11	22	12	Q	75	100,00
CRY-009	12	24	14	10	13	16	11	13	11	29	15	15	21	29	10	11	16	20	17	9	22	11	J1	25	27,00
CRY-011	13	24	14,3	11	13	14	10	13	15	29	18	15	19	29	11	12	15	17	19	13	22	11	R1b	35	100,00
CRY-012	13	24	13	10	16	18	12	13	14	31	15	14	20	32	10	11	16	18	13	11	25	12	E1b1b	29	58,70
CRY-013	13	22	15	10	14	15	11	12	11	29	16	16	20	30	10	12	17	14	17	10	21	9	G2a	65	100,00
CRY-014	13	24	14	11	11	15	11	13	13	29	18	15	19	29	11	12	15	18	17	12	23	12	R1b	72	100,00
CRY-015	12	24	13	10	14	15	13	13	14	31	16	14	21	30	10	13	14	20	17	10	26	11	Q	30	99,30
CRY-016	13	24	13	10	17	18	13	13	11	30	16	14	20	32	9	12	17	19	17	10	22	12	E1b1b	58	100,00
CRY-017	13	23	13	10	16	0	12	14	11	31	15	14	19	34	11	11	16	15	18	10	23	12	E1b1b	45	100,00
CRY-018	14	24	13	10	15	18	11	12	11	30	16	15	20	33	11	12	14	18	17	10	23	11	E1b1b	42	100,00
CRY-019	13	24	14	11	11	14	12	13	13	29	16	15	19	34	11	11	17	18	19	12	22	12	R1b	49	100,00
CRY-020	13	22	14	10	14	0	11	12	11	28	15	16	20	28	10	11	14	18	20	10	26	11	I1	77	100,00
CRY-021	12	24	15	10	15	17	11	14	10	30	15	15	21	33	11	13	15	18	17	9	24	12	H	18	47,40
CRY-022	12	23	14	10	13	18	11	13	11	30	17,2	14	20	26	11	11	16	17	19	10	25	12	J1	72	100,00
CRY-023	12	25	14	11	11	14	11	13	13	29	17	15	20	29	11	12	15	17	16	12	22	12	R1b	59	100,00
CRY-024	13	24	14	10	11	14	12	13	13	29	17	15	19	29	11	12	16	17	17	13	22	14	R1b	66	100,00
CRY-025	13	23	15	11	10,2	12	12	13	13	29	17	14	18	30	10	11	15	18	18	12	23	12	R1b	45	100,00
CRY-026	13	24	15	11	11	14	10	13	11	30	17	14	20	30	11	14	17	19	22	11	22	12	R1a	34	100,00
CRY-027	13	24	15	11	11	14	10	13	11	30	15	14	20	32	11	13	15	19	20	11	24	12	R1a	55	100,00
CRY-028	13	22	14,3	10	13	14	11	12	11	27	15	16	20	29	10	11	14	16	22	10	25	11	I1	53	100,00
CRY-029	12	24	14,3	10	15	17	11	14	10	30	15	15	21	33	11	13	15	18	17	9	24	13	E1b1b	17	98,50
CRY-030	13	24	14	11	11	14	11	14	13	0	19	14	18	0	10	11	15	19	19	12	22	12	R1b	45	100,00
CRY-031	12	23	14,3	10	13	14	11	13	11	30	16	15	20	32	10	11	18	17	17	9	24	11	R1b	16	39,40
CRY-032	12	24	13	10	14	15	11	14	14	31	15	16	20	29	10	12	17	16	18	11	22	11	Q	31	57,8

El haplogrupo con mayor frecuencia fue el R1b este se la rama del caldo R que se caracteriza por la mutación M343, no obstante, R1b incluye variante como P25, M269, U106, P312, L21, DF27, U152, S1194, Z2103 o V88. R1b (M343) es el haplogrupo Y más común en Europa y América (Haak et al., 2015). Se estima que el origen de este entre 12.000 y 25.000 años antes del presente más probablemente hace uno 18.000 años, en las regiones del este europeo (Karafet et al., 2008). La presencia de este linaje en población americana, esto evidencia el aporte al acervo genético que inicio en 1942 con la primera ola invasora y las posteriores migraciones en el siglo 19 y 20, este fenómeno se ha descrito en varios países latinos incluidos Argentina, Colombia, México, y Brasil (Bailliet et al., 2009; Bortolini et al., 2003; Rangel-Villalobos et al., 2008). En menor proporción se identificó el haplogrupo R1a también de origen europeo, pero también incluyendo población de la india, la presencia de este también podría obedecer al periodo de intercambio colombino previamente mencionado.

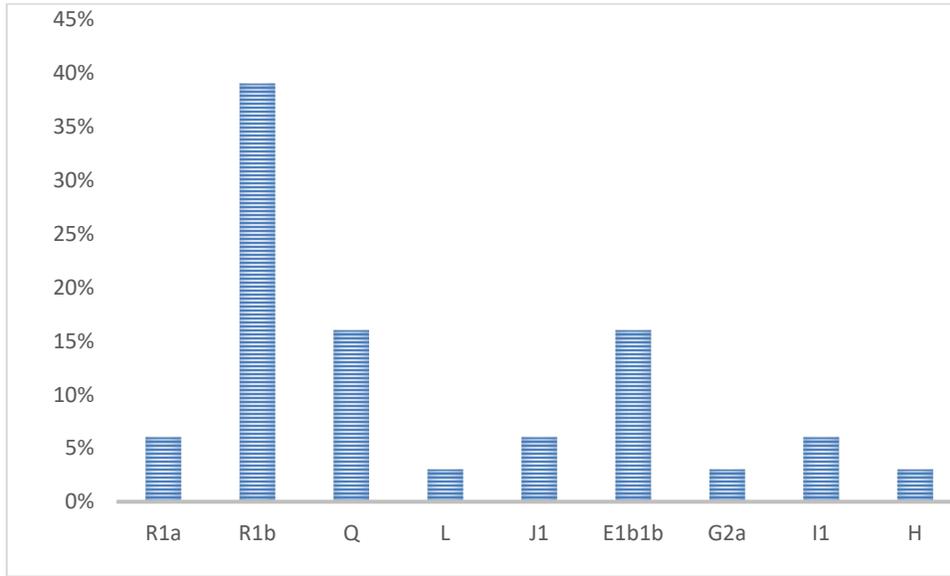
El haplogrupo Q es el haplogrupo con mayor cantidad de polimorfismos este se define por el marcador M242 este linaje ha sido identificado a lo largo de todo el continente americano, incluso se define como exclusivo de este continente, se ha encontrado con frecuencia del 90% en poblaciones indígenas y su origen se estima hace unos 30.000 años en el sur de Asia (Bortolini et al., 2003; Karafet et al., 2008; Tarazona-Santos et al., 2001). Este haplogrupo se reportado previamente en población amazónica colombiana como el clado principal de esta población (Moncada Madero, 2018) .

Otro haplogrupo con alta frecuencia fue el E1b1b este es un subgrupo del macrohaplogrupo E-M96, el marcador que define este haplogrupo es el M215, se estima que este se originó hace unos 22.000 año en el norte de África, se considera uno de los haplogrupos más antiguos y es el clado más común en África (Haber et al., 2019; Karafet et al., 2008). Este clado derivado de poblaciones afro descendentes ha sido identificado previamente en poblaciones colombianas como en Tolima, Huila y Amazona (Alonso, 2013; Moncada Madero, 2018), también en menor proporción a los clados esperados para la región como el europeo y el nativo americano, siendo el mismo caso para nuestros resultados; esto sugiere un amplio patrón de migración de estas poblaciones en todo el territorio colombiano.

Haplogrupos que se presentaron en menor frecuencia son el H y L, estos haplogrupos es un derivado del clado K, este tiene una amplia distribución, pero puede ser encontrado con mayor frecuencia en india, este se define por ellos marcadores M11, M20, M61 y muchos otros, se estima su origen de pobladores antiguos de subcontinente indio entre 30.000 a 43.000 años antes del presente (Cordaux et al., 2004). No obstante, la probabilidad de asignación de este haplogrupo a nuestro individuo no supero el 50%. El haplogrupo H es característico

del sur de Asia y se determina por el marcador L901 su origen se estima hace 35.000 a 48.000 años, también en el subcontinente indio (Karafet et al., 2008).

Fig. 2 frecuencia de haplogrupos de cromosoma Y en la muestra en el municipio de Villavicencio-Meta

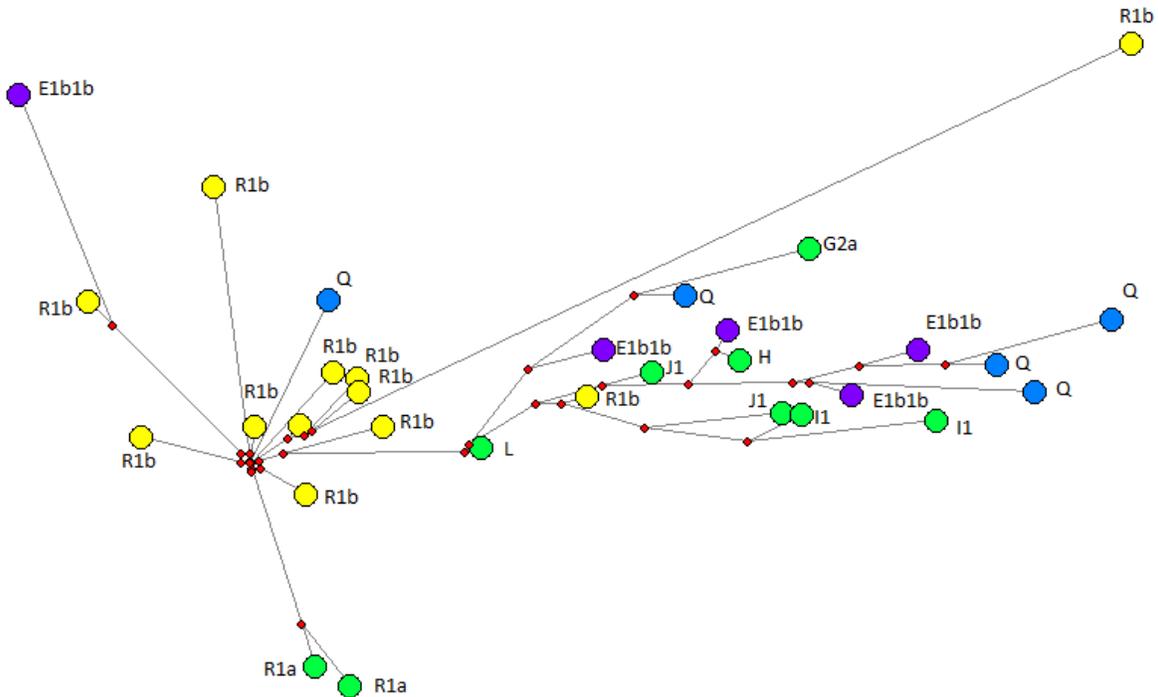


Los haplogrupos L, J1, G2a se presentaron con baja frecuencia, estos también son reconocidos marcadores de poblaciones europeas. En general los hallazgos sugieren una amplia intervención del linaje masculino europeo en el acervo de la población de Villavicencio, seguido con un aporte de poblaciones nativo americanos y afrodescendientes.

14. Redes filogenéticas

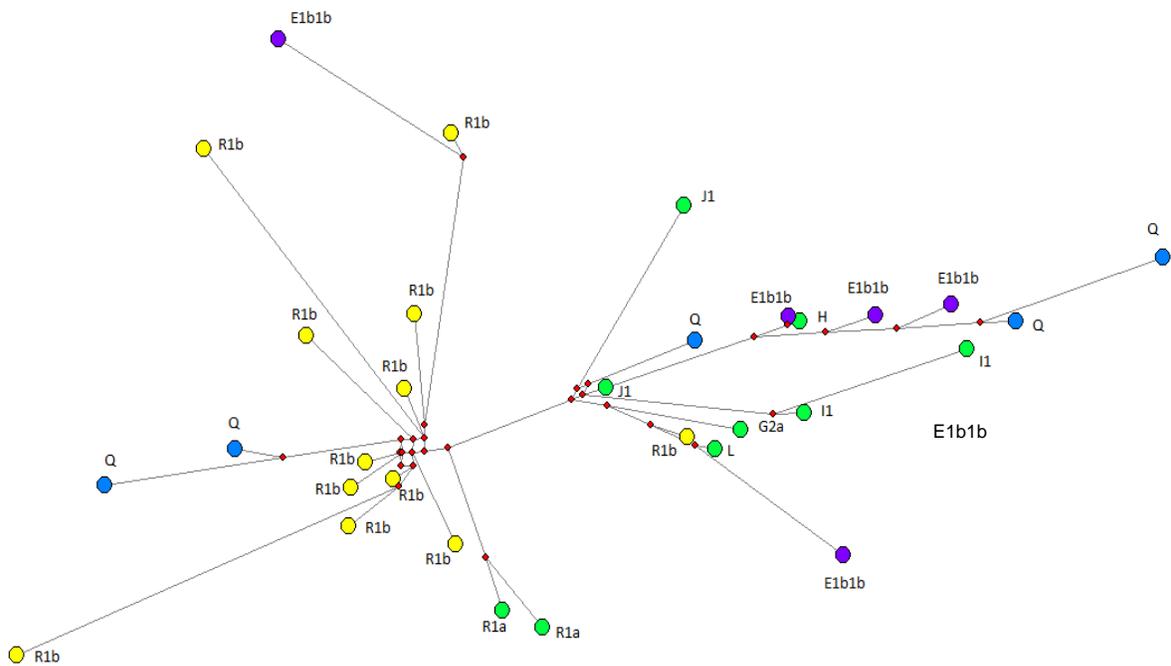
Una vez identificado los haplogrupos pertenecientes a la población se procedió a la construcción de redes median-joining con todos los haplotipos pertenecientes a la población. Para este propósito se utilizó el software Network versión 4.6.1.6 (<https://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>) el cuál asume un modelo de mutación *Stepwise* para los microsatélites. Inicialmente se construyó una red basada en los 27 marcadores (Fig. 3) se estructuró por colores de acuerdo con origen del haplogrupo, aquí llamo la atención la ausencia de una estructura, impresiona un patrón aleatorio, no obstante, se puede observar una leve tendencia de los haplogrupos con menor frecuencia al cuadrante lateral derecho, esto posiblemente obedece a un artefacto del tamaño de la muestra (Fig.3).

Fig.3 *Median-joining network* utilizando 27 sistemas microsatélites. Los círculos representan haplotipos, el color amarillo hace referencia a haplogrupos europeos con mayor frecuencia y el verde haplogrupos europeos de menor frecuencia, el azul son poblaciones nativo-americanas y el morado son poblaciones afrodescendientes. Los *median vectors* (haplotipos ausentes o extintos) se encuentran en rojo.



Posteriormente se redujo el número de marcadores y se estableció el haplotipo mínimo, este se compone de 7 STRs tetranucleotidos DYS19, DYS385, DYS389-I, DYS389-II, DYS390, DYS391 y DYS393, y un el STR trinucleótido DYS392, este conjunto es ampliamente utilizado en análisis forense, antropología y genética de poblaciones (Gusmao et al., 1999), esto con el objetivo agrupar los haplogrupos establecidos al reducir la variabilidad entre individuos (Fig. 4). En esta ocasión el resultado fue similar, la separación de poblaciones con menor frecuencia se dirige a la derecha del gráfico, es llamativo los haplotipos E derivados del R es posiblemente un artefacto resultado del tamaño de muestra.

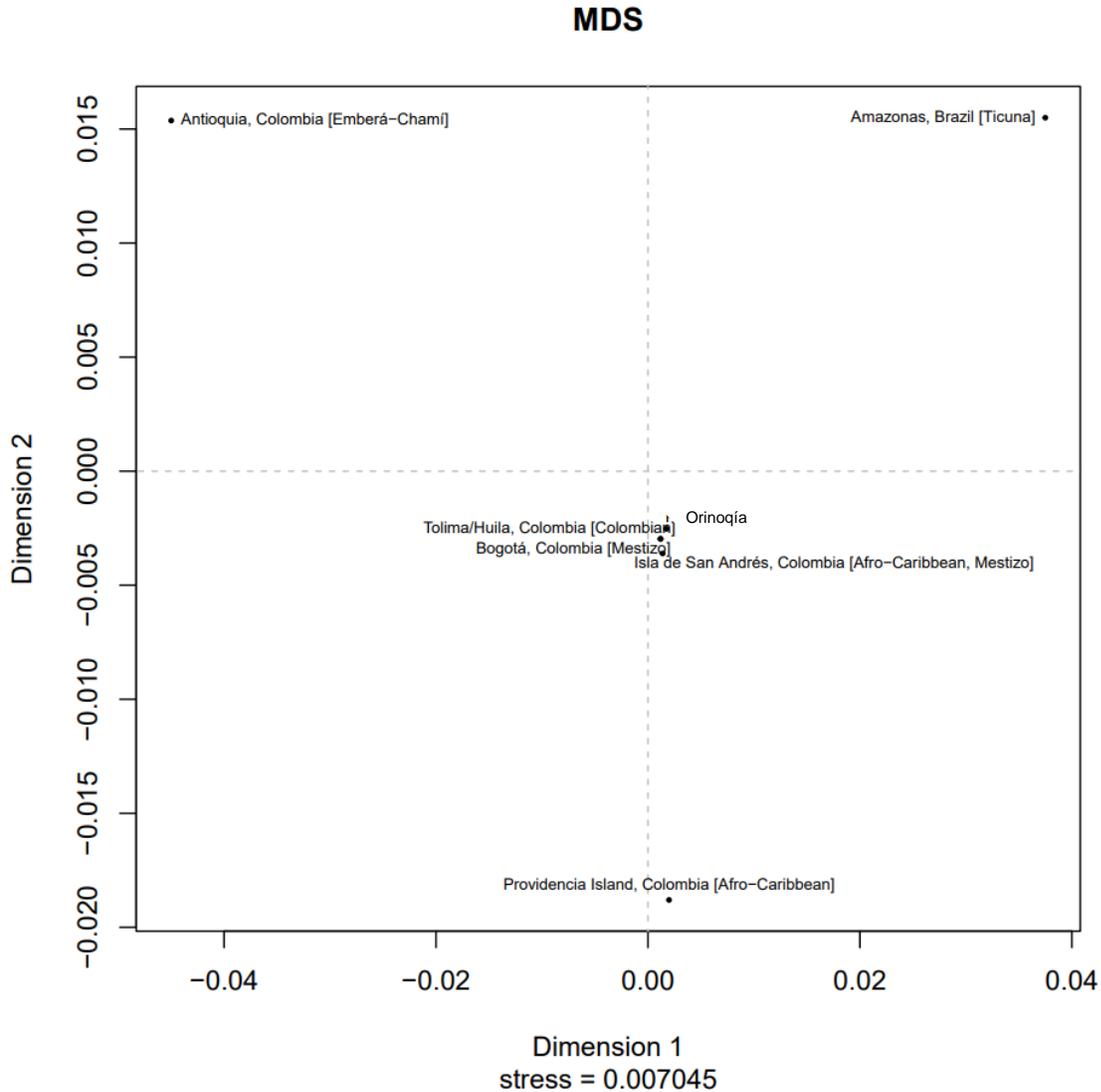
Fig. 4 *Median-joining network* utilizando el haplotipo mínimo. Los círculos representan haplotipos, el color amarillo hace referencia a haplogrupos europeos con mayor frecuencia y el verde haplogrupos europeos de menor frecuencia, el azul son poblaciones nativo-americanas y el morado son poblaciones afrodescendientes. Los *median vectors* (haplotipos ausentes o extintos) se encuentran en rojo.



15. Genética comparativa

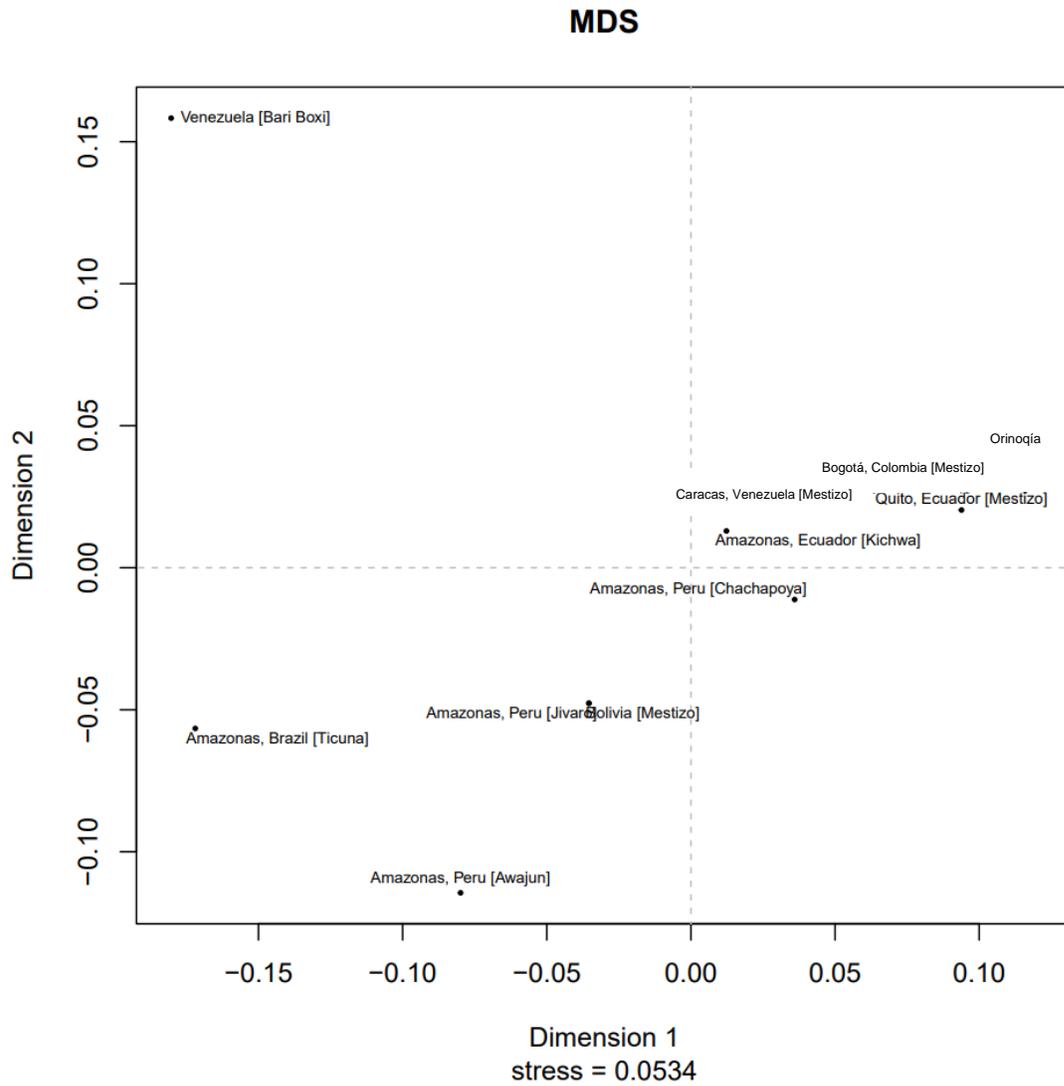
Para evaluar las diferencias entre poblaciones se calcularon distancias genéticas RST por pares de poblaciones y se graficaron mediante un escalamiento multidimensional (Fig. 5 y 5.1), este proceso se llevó a cabo mediante la herramienta online (<https://yhrd.org/amova>), comprando la población de muestra con poblaciones de referencia usando 16 marcadores. Inicialmente se comparó el muestreo con población colombiana indígena, afrodescendiente y mestiza; la población indígena está representada por un grupo Emberá-Chami de Antioquia, población afro de la isla de providencia, y población mestiza de Bogotá, Tolima, Huila y San Andrés, adicionalmente se utilizó población amazónica de Brasil. Mediante el análisis se observa la separación de poblaciones indígenas, también se apartan estas dos poblaciones lo cual es esperado considerando el pueblo Emberá-Chami procedente de la región andina y los Ticuna de la Amazonía; asimismo se puede observar la distancia de poblaciones afro de la isla de providencia de las demás poblaciones, incluida población mestiza de San Andrés. La población de la Orinoquía colombiana está muy cercana a poblaciones de la región andina colombiana Tolima, Huila y Bogotá (Fig. 5).

Fig. 5 análisis de escalamiento multidimensional de las distancias de haplotipos de 16 loci Y-STR comparando la población de muestra, con poblaciones nativas colombianas y mestizas, también con población Ticuna de Brasil.



Posteriormente se comparó con otras poblaciones latinas así: poblaciones mestizas de Bolivia, Bogotá, Ecuador y Venezuela, adicionalmente con poblaciones nativas latinoamericanas de la Amazonía Ticunas de Brasil, Kichwa de Ecuador, Awajun y Jivaro de Perú. El escalamiento difracta las poblaciones nativas amazónicas de las demás poblaciones en el cuadrante inferior izquierdo, dejando a la población de la Orinoquíajunto con poblaciones andinas mestizas de ecuador Colombia y Venezuela (Fig. 5.1). Estos hallazgos son comparables con lo reportado por (Tarazona-Santos et al., 2001), es claro el distanciamiento que se establece entre poblaciones amazónicas y andinas, así mismo se puede observar un alto grado de variabilidad entre las poblaciones amazonas, sin ser así en poblaciones de la cordillera. Las poblaciones de la región de la Orinoquía con su extensión hasta Venezuela tienen una cercanía a poblaciones de la región andina lo cual es interesante, también, es llamativa la separación del grupo Barí venezolano, de las poblaciones nativas amazónicas y también de la cordillera (Tab. 5)

Fig. 5.1 análisis de escalamiento multidimensional de las distancias de haplotipos de 16 loci Y-STR comparando la población mestiza de la región andina, población nativo-americana andina y amazónica.



16. Discusión

La observación y descripción del comportamiento genético de las poblaciones latinoamericanas ha llevado a concluir que estas son altamente diversas, varios factores determinan esta complejidad poblacional, sin embargo, dos destacan como gatillos de la heterogeneidad observada. Primero los arreglos geográficos; éstos permitieron a un grupo de poblaciones una red de comunicación e intercambio que facilitó el flujo génico que posteriormente se reflejó en una baja diversidad entre individuos y poblaciones, esto es especialmente cierto para poblaciones andinas gracias a sus corredores por la cordillera. Por otro lado, las distancias geográficas, el acceso y la movilidad en territorios como la pluviselva amazónica aisló y estratificó las poblaciones, lo que explica la amplia diversidad entre poblaciones del oriente de Suramérica (Mao et al., 2007; Tarazona-Santos et al., 2001; Yunis et al., 2013). El segundo facilitador de la diversidad fueron eventos históricos que permitieron variados patrones de mezcla en población latina, uno de los acontecimientos más relevantes en este contexto fue el arribo de poblaciones europeas y africanas, merced del proceso de invasión por la corona española hace 1.500 años, esto instaló en el acervo genético de las poblaciones latinas linajes que habían estado separados históricamente, tanto así que hoy las poblaciones suramericanas suelen ser consideradas como tri-étnicas (Bolnick et al., 2006; Geppert et al., 2011).

La presencia de estos acervos ancestrales ha sido observada con mayor frecuencia en el linaje paterno, por ejemplo, en población colombiana se ha establecido que cerca del 94% de los cromosomas Y son de origen europeo, el 5 % africano y 1 % nativo americano, por el contrario, en el linaje materno se ha observado que el 90% de la ancestría es amerindia, éste sesgo ha determinado el concepto de asimetría en linajes uniparentales (Carvajal-Carmona et al., 2000). En el primer análisis del presente estudio se estableció patrones migratorios de la región central del país a la región de la Orinoquía por parte de linaje paterno; esto sugería inicialmente un comportamiento similar al de las poblaciones andinas, que previamente se habían establecido como grupos con alta carga de ancestría europea (Ossa et al., 2016; Usaquen et al., 2005; Yunis et al., 2005). Para soporte de esta hipótesis se tomó el cromosoma Y de la población de un muestro en una población de la Orinoquía colombiana, se contó con 31 individuos de los cuales se obtuvieron 9 linajes pertenecientes a los haplogrupos R1a, R1b, Q, L, J1, E1b1b, G2a, I1 y H.

La asignación de haplogrupos es acorde con lo previamente reportado por otros autores; el haplotipo con mayor frecuencia fue el R1b-M343, la presencia de este haplotipo refleja el proceso de asentamiento de individuos provenientes principalmente de la península ibérica, donde las frecuencias de R1b son mayores

al 80% (Myres et al., 2011). En menor frecuencia se observaron los haplogrupos R1a, I1 y el H (clados también europeos), suponiendo para la población un componente ancestral europeo superior al 50%. El acervo restante se dividió entre clados nativo americanos y afrodescendientes, este patrón de mezcla es similar al de las poblaciones de la región andina previamente reportados (Alonso Morales et al., 2018; Ossa et al., 2016).

Posteriormente se estableció una red filogenética, no obstante, aunque los patrones de ordenamiento parecen azarosos, se puede evidenciar un patrón de ordenamiento por frecuencia de haplotipos más que por estructura genética, esto posiblemente sea resultado del limitado tamaño de muestra.

El siguiente paso consistió en realizar un cálculo de distancias genéticas con otras poblaciones de referencia (Fig. 5 y 5.1). Como era esperado no se encontró una diferencia significativa con poblaciones mezcladas de Colombia, pero sí con poblaciones nativas y afros del país. Consecutivamente se realizó el mismo análisis multidimensional, pero con poblaciones de otros países de sur América, incluyendo Venezuela, Brasil, Ecuador y Bolivia. Éste proceso mostró una cercanía de todas las poblaciones mestizas del norte de Suramérica, tanto de región andina como de oriente; esto es especialmente llamativo para las poblaciones de poblaciones Venezolanas de Caracas y Maracay que colindan con la cordillera de Mérida, dado que siguen el mismo patrón encontrado en poblaciones de pie de momento colombiano; estos hallazgos podrían soportan una dinámica compleja entre poblaciones de la cordillera y del Piedemonte, dado que se ha establecido que la región andina y la región de la Orinoquía difieren ampliamente en sus ecosistemas y el comportamiento socio-cultural de sus poblaciones (Borda et al., 2020; Cardoso et al., 2017; Curiel Leonor, 1997).

Las implicaciones de los factores geográficos como fuerzas de cambio en las poblaciones han sido ampliamente discutidas desde el planteamiento de los principios evolutivos por Darwin. En 1868 Moritz Wagner propuso por primera vez el aislamiento geográfico como una condición del proceso de especiación y diversidad cultural entre poblaciones (Jordan, 1905). Esto se ha demostrado por ejemplo en algunas especies de plantas en quienes una región eco-geográfica determina una restricción filogenética y promueve una característica sinapomorfa dentro de un linaje (Shimai et al., 2021). En los últimos años se ha logrado establecer la influencia geográfica como un elemento diferenciador entre poblaciones humanas, determinando una relación directamente proporcional entre el distanciamiento geográfico y la diversidad (Handley et al., 2007); incluso se ha descrito relaciones entre regiones geográficas con poblaciones y subpoblaciones (Rosenberg et al., 2002).

El aislamiento geográfico supone distancias que limitan al individuo para dispersarse y reproducirse; el ambiente es tan inhóspito que se exceden las capacidades de este para desplazarse. En humanos esto no es particularmente cierto, dada la alta capacidad de adaptabilidad de la especie; se ha descrito su presencia en casi todos los ambientes naturales de la tierra, esto supone que los humanos no son poblaciones alopátricas, por lo cual la diversidad podría obedecer a procesos simpátricos (Bolnick et al., 2006). Esto podría explicar el limitado flujo génico entre poblaciones de la región andina y la Amazonía. Las barreras que facilitan la diferenciación entre poblaciones humanas deben ser entendidas holísticamente en los conceptos de geográfica, la genética de poblaciones, antropología y cultura.

La mayoría de los ecosistemas suelen ser complejos mosaicos con muchos tipos de hábitats, desde el punto de vista de una población el desarrollo de unas características particulares es posible sólo en un tipo de hábitat; por ejemplo, el desarrollo de técnicas agrícolas en ocasiones se ajusta a las condiciones propias del terreno y no del ecosistema en general. El otro espacio donde se desarrolla el resto de la población, sin la existencia de barreras o distanciamiento, permitirá patrones de conectividad, dispersión y flujo génico. Este es el modelo de metapoblaciones propuesto por (Levins, 1969); éste plantea una población espacialmente estructurada en la cual interactúan en el tiempo un conjunto de poblaciones locales con dispersión limitada entre ellas y que se encuentran en equilibrio.

El concepto de metapoblación parece ajustarse a la dinámica descrita entre poblaciones de la región andina y las poblaciones de Piedemonte llanero, no solo restringidos a Colombia sino también en Venezuela. Estos hallazgos evidencian que hay una relación multidireccional entre poblaciones del norte de Suramérica que se contrasta con la diferencia establecida con poblaciones andinas y de la Amazonía. Por este motivo es relevante ampliar los estudios en estos ecosistemas poblacionales, entiendo las limitaciones que representa el tamaño de muestra en el estudio actual.

17. Conclusiones

Se logró establecer una estructura de linajes por haplotipo en nuestra población, que se encuentra representado en su mayoría por linajes europeos con un grado de aporte de linajes afrodescendientes y nativo americanas; estos resultados son comparables con lo previamente descrito para el país (Ossa et al., 2016, 2021); no obstante, nuestro reducido tamaño de muestra no representa toda la región tomando en cuenta poblaciones del llano profundo y poblaciones aisladas nativo americanas de la región, es deseable la extensión de estudios a dichas regiones y poblaciones. Se logró determinar que el patrón de mezcla identificado es compartido con las poblaciones de la región Andina de Colombia, e incluso podría extenderse a poblaciones de Piedemonte de la cordillera de Mérida en Venezuela. Esto sugiere que las poblaciones andinas y de Piedemonte podrían comportarse como metapoblaciones, lo que permite discutir la relevancia de determinar la cordillera andina y el bosque amazónico como limitantes geográficas en la dinámica de poblaciones, sugiriendo que los procesos de diversidad obedecen a patrones complejos de comportamiento y cultura, esto está de acuerdo con la hipótesis planteada por Borda et al., 2020.

Bibliografía

- Alonso, Á. (2013). *CARACTERIZACIÓN DE LA POBLACIÓN HUMANA DE LOS DEPARTAMENTOS DE TOLIMA Y HUILA, PERSPECTIVAS DEMOGRÁFICAS, GENÉTICAS Y SOCIOCULTURALES*.
- Alonso Morales, L. A., Casas-Vargas, A., Castro, M. R., Resque, R., Ribeiro-dos-Santos, Â. K., Santos, S., Gusmão, L., & Usaquén, W. (2018). Paternal portrait of populations of the middle Magdalena river region (Tolima and Huila, Colombia): New insights on the peopling of central America and northernmost South America. *PLoS ONE*, 13(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207130>
- Athey Whit T. (2006). *Haplogroup Prediction Using a Bayesian Approach*.
- Bailliet, G., Ramallo, V., Muzzio, M., García, A., Santos, M. R., Alfaro, E. L., Dipierri, J. E., Salceda, S., Carnese, F. R., Bravi, C. M., Bianchi, N. O., & Demarchi, D. A. (2009). Brief communication: Restricted geographic distribution for Y-Q* paragroup in South America. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(3), 578–582. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21133>
- Bolnick, D. A., Bolnick, D. I., & Smith, D. G. (2006). Asymmetric male and female genetic histories among native Americans from eastern North America. *Molecular Biology and Evolution*, 23(11), 2161–2174. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl088>
- Borda, V., Alvim, I., Mendes, M., Silva-Carvalho, C., Soares-Souza, G. B., Leal, T. P., Furlan, V., Scliar, M. O., Zamudio, R., Zolini, C., Araújo, G. S., Luizon, M. R., Padilla, C., Cáceres, O., Levano, K., Sánchez, C., Trujillo, O., Flores-Villanueva, P. O., Dean, M., ... Guio, H. (2020). *The genetic structure and adaptation of Andean highlanders and Amazonians are influenced by the interplay between geography and culture*. <https://doi.org/10.1073/pnas.2013773117/-/DCSupplemental>
- Bortolini, M.-C., Salzano, F. M., Thomas, M. G., Stuart, S., Nasanen, S. P. K., Bau, C. H. D., Hutz, M. H., Layrisse, Z., Petzl-Erler, M. L., Tsuneto, L. T., Hill, K., Hurtado, A. M., Castro-De-Guerra, D., Torres, M. M., Groot, H., Michalski, R., Nymadawa, P., Bedoya, G., Bradman, N., ... Ruiz-Linares, A. (2003). Y-Chromosome Evidence for Differing Ancient Demographic Histories in the Americas. In *Am. J. Hum. Genet* (Vol. 73).
- Bryc, K., Velez, C., Karafet, T., Moreno-Estrada, A., Reynolds, A., Auton, A., Hammer, M., Bustamante, C. D., & Ostrer, H. (2010). Genome-wide patterns of population structure and admixture among Hispanic/Latino populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(SUPPL. 2), 8954–8961. <https://doi.org/10.1073/pnas.0914618107>

- Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A. M., Bittrich, V., Celis, M., Daly, D. C., Fiaschi, P., Funk, V. A., Giacomini, L. L., Goldenberg, R., Heiden, G., Iganci, J., Kelloff, C. L., Knapp, S., de Lima, H. C., Machado, A. F. P., dos Santos, R. M., Mello-Silva, R., ... Forzza, R. C. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(40), 10695–10700. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706756114>
- Carvajal-Carmona, L. G., Soto, I. D., Pineda, N., Ortíz-Barrientos, D., Duque, C., Ospina-Duque, J., McCarthy, M., Montoya, P., Alvarez, V. M., Bedoya, G., & Ruiz-Linares, A. (2000). Strong Amerind/White Sex Bias and a Possible Sephardic Contribution among the Founders of a Population in Northwest Colombia. In *Am. J. Hum. Genet* (Vol. 67).
- Cordaux, R., Aunger, R., Bentley, G., Nasidze, I., Sirajuddin, S. M., & Stoneking, M. (2004). Independent Origins of Indian Caste and Tribal Paternal Lineages. *Current Biology*, 14(3), 231–235. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.01.024>
- Cortez, D., Marin, R., Toledo-Flores, D., Froidevaux, L., Liechti, A., Waters, P. D., Grützner, F., & Kaessmann, H. (2014). Origins and functional evolution of Y chromosomes across mammals. *Nature*, 508(7497), 488–493. <https://doi.org/10.1038/nature13151>
- Curiel Leonor (Ed.). (1997). *La Orinoquíacolombiana, vision monografica* (segunda edición). editorial gente nueva.
- Geppert, M., Baeta, M., Núñez, C., Martínez-Jarreta, B., Zweynert, S., Cruz, O. W. V., González-Andrade, F., González-Solorzano, J., Nagy, M., & Roewer, L. (2011). Hierarchical Y-SNP assay to study the hidden diversity and phylogenetic relationship of native populations in South America. *Forensic Science International: Genetics*, 5(2), 100–104. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2010.08.016>
- Gusmao, L., Brion, M., GONZJi, A., Lareu, M., & Carracedo, A. (1999). Y Chromosome specific polymorphisms in forensic analysis. In *Legal Medicine (Legal Med)* (Vol. 1).
- Haak, W., Lazaridis, I., Patterson, N., Rohland, N., Mallick, S., Llamas, B., Brandt, G., Nordenfelt, S., Harney, E., Stewardson, K., Fu, Q., Mittnik, A., Bánffy, E., Economou, C., Francken, M., Friederich, S., Pena, R. G., Hallgren, F., Khartanovich, V., ... Reich, D. (2015). Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature*, 522(7555), 207–211. <https://doi.org/10.1038/nature14317>

- Haber, M., Jones, A. L., Connell, B. A., Asan, Arciero, E., Yang, H., Thomas, M. G., Xue, Y., & Tyler-Smith, C. (2019). A rare deep-rooting D0 African Y-chromosomal haplogroup and its implications for the expansion of modern humans out of Africa. *Genetics*, 212(4), 1421–1428. <https://doi.org/10.1534/genetics.119.302368>
- Hammer, M. F., Karafet, T. M., Redd, A. J., Jarjanazi, H., Santachiara-Benerecetti, S., Soodyall, H., & Zegura, S. L. (2001). Hierarchical Patterns of Global Human Y-Chromosome Diversity. *Mol. Biol. Evol*, 18(7), 1189–1203. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/SNP>
- Handley, L. J. L., Manica, A., Goudet, J., & Balloux, F. (2007). Going the distance: human population genetics in a clinal world. In *Trends in Genetics* (Vol. 23, Issue 9, pp. 432–439). <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.07.002>
- Jobling, M. A., & Tyler-Smith, C. (2017). Human Y-chromosome variation in the genome-sequencing era. In *Nature Reviews Genetics* (Vol. 18, Issue 8, pp. 485–497). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.36>
- Jordan. (1905). THE ORIGIN OF SPECIES THROUGH ISOLATION. *Science* .
- Karafet, T. M., Mendez, F. L., Meilerman, M. B., Underhill, P. A., Zegura, S. L., & Hammer, M. F. (2008). New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Research*, 18(5), 830–838. <https://doi.org/10.1101/gr.7172008>
- Karafet, T. M., Osipova, L. P., Gubina, M. A., Posukh, O. L., Zegura, S. L., & Hammer, M. F. (2002). High Levels of Y-Chromosome Differentiation among Native Siberian Populations and the Genetic Signature of a Boreal Hunter-Gatherer Way of Life. In *Human Biology* (Vol. 74, Issue 6).
- Levins, R. (1969). *Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control*'.
- Mao, X., Bigham, A. W., Mei, R., Gutierrez, G., Weiss, K. M., Brutsaert, T. D., Leon-Velarde, F., Moore, L. G., Vargas, E., McKeigue, P. M., Shriver, M. D., & Parra, E. J. (2007). A genomewide admixture mapping panel for hispanic/latino populations. *American Journal of Human Genetics*, 80(6), 1171–1178. <https://doi.org/10.1086/518564>
- Moncada Madero, J. A. (2018). *Análisis de la estructura genética de una muestra de población del departamento de Amazonas, Colombia*.
- Myres, N. M., Rootsi, S., Lin, A. A., Järve, 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., & 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. <https://doi.org/10.1038/ejhg.2010.146>
- Núñez, C., Baeta, M., Sosa, C., Casalod, Y., Ge, J., Budowle, B., & Martínez-Jarreta, B. (2010). Reconstructing the population history of Nicaragua by means of mtDNA, Y-chromosome STRs, and autosomal STR markers. *American Journal of Physical Anthropology*, *143*(4), 591–600. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21355>
- Ossa, H., Aquino, J., Pereira, R., Ibarra, A., Ossa, R. H., Pérez, L. A., Granda, J. D., Lattig, M. C., Groot, H., de Carvalho, E. F., & Gusmão, L. (2016). Outlining the ancestry landscape of Colombian admixed populations. *PLoS ONE*, *11*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164414>
- Ossa, H., Posada, Y., Trujillo, N., Martínez, B., Loiola, S., Simão, F., Ossa, R. H., Castillo, A., Ibarra, A., Marrugo, J., de Carvalho, E. F., Vargas, C. I., Pereira, R., & Gusmão, L. (2021). Patterns of genetic diversity in Colombia for 38 INDELS used in human identification. *Forensic Science International: Genetics*, *53*. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2021.102495>
- Poznik, G. D., Henn, B. M., Yee, M. C., Sliwerska, E., Euskirchen, G. M., Lin, A. A., Snyder, M., Quintana-Murci, L., Kidd, J. M., Underhill, P. A., & Bustamante, C. D. (2013). Sequencing Y chromosomes resolves discrepancy in time to common ancestor of males versus females. *Science*, *341*(6145), 562–565. <https://doi.org/10.1126/science.1237619>
- Rangel-Villalobos, H., Muñoz-Valle, J. F., González-Martín, A., Gorostiza, A., Magaña, M. T., & Páez-Riberos, L. A. (2008). Genetic admixture, relatedness, and structure patterns among Mexican populations revealed by the Y-chromosome. *American Journal of Physical Anthropology*, *135*(4), 448–461. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20765>
- Rojas Serrato Korina. (2007). *POLIMORIFMOS DE 17 MARCADORES STR DEL CROMOSOMA Y EN POBLACIÓN DEL ALTIPLANO CUNDIBOYACENSE*.
- Rosenberg, N. A., Pritchard, J. K., Weber, J. L., Cann, H. M., Kidd, K. K., Zhivotovsky, L. A., & Feldman, M. W. (2002). Genetic structure of human populations. *Science*, *298*(5602), 2381–2385. <https://doi.org/10.1126/science.1078311>
- Scozzari, R., Massaia, A., Trombetta, B., Bellusci, G., Myres, N. M., Novelletto, A., & Cruciani, F. (2014). An unbiased resource of novel SNP markers provides a new chronology for the human y chromosome and reveals a deep phylogenetic

structure in Africa. *Genome Research*, 24(3), 535–544.
<https://doi.org/10.1101/gr.160788.113>

Shimai, H., Setoguchi, H., Roberts, D. L., & Sun, M. (2021). Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic analyses. *PLoS ONE*, 16(6 June). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252581>

Tarazona-Santos, E., Carvalho-Silva, D. R., Pettener, D., Luiselli, D., de Stefano, G. F., Labarga, C. M., Rickards, O., Tyler-Smith, C., Pena, S. D. J., & Santos, F. R. (2001). Genetic Differentiation in South Amerindians Is Related to Environmental and Cultural Diversity: Evidence from the Y Chromosome. In *Am. J. Hum. Genet* (Vol. 68).

Underhill, P. A., Li, J., Zemans, R., Oefner, P. J., & Luca Cavalli_Sforza, L. (1996). A pre-Columbian Y chromosome-specific transition and its implications for human evolutionary history (DNA polymorphism/nucleotide diversity/comparative DNA sequencing/denaturing high-performance liquid chromatography/microsatellite). In *Genetics* (Vol. 93).

Usaquen, W., Estudiante, M., Fernando, L., & Pinzón, G. (2005). *CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE 23 POBLACIONES HUMANAS COLOMBIANAS A PARTIR DE 9 SISTEMAS MICROSATÉLITES*.

Yunis, J. J., Acevedo, L. E., Campo, D. S., & Yunis, E. J. (2005). Population data of Y-STR minimal haplotypes in a sample of Caucasian-Mestizo and African descent individuals of Colombia. *Forensic Science International*, 151(2–3), 307–313.
<https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2005.02.005>

Yunis, J. J., Acevedo, L. E., Campo, D. S., & Yunis, E. J. (2013). Geno-geographic origin of Y-specific STR haplotypes in a sample of Caucasian-Mestizo and African-descent male individuals from Colombia. *Biomedica*, 33(3), 459–467.
<https://doi.org/10.7705/biomedica.v33i3.807>

Zegura, S. L., Karafet, T. M., Zhivotovsky, L. A., & Hammer, M. F. (2004). High-Resolution SNPs and Microsatellite Haplotypes Point to a Single, Recent Entry of Native American Y Chromosomes into the Americas. *Molecular Biology and Evolution*, 21(1), 164–175. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh009>

Análisis de estructura genética con marcadores INDELS

Se ha establecido un patrón de reconocimiento entre poblaciones de la región de la Orinoquía colombiana y la región andina, encontrando niveles de mezcla similares entre los mismo, históricamente y en relación con estudios previos es posible determinar los contribuyentes a estos patrones de mezcla. En este capítulo se utilizará marcadores de tipo AIM-INDELS para caracterizar los niveles de ancestría en nuestra población de muestra para compararlo con estudios previos.

Los marcadores INDELS muestran una gran divergencia de alta frecuencia de alelos entre poblaciones ancestrales o geográficamente distantes, lo cual los hace especialmente útiles para la inferencia de probables orígenes ancestrales o estimar la proporción de estos componentes en un individuo o grupo poblaciones (Pereira et al., 2012). Adicionalmente a las diferencias entre las frecuencia alélicas por distancia geográfica, los polimorfismo de tipo INDEL se caracterizan por estar presentes tanto en regiones autosómica como en cromosomas sexuales, los polimorfismo de esta naturaleza se derivan de un único evento mutacional (inserciones o deleciones), tienen bajas tasas mutacionales y pueden ser analizados en amplicones cortos lo cual los hace fáciles de interpretar, estas propiedades hacen a los INDELS herramientas deseables y útiles para el análisis de ancestría (da Costa Francez et al., 2012).

Se utilizaron los 46 marcadores informativos de ancestría y 3 poblaciones de referencias propuestas por (Pereira et al., 2012), se procesaron 71 individuos del muestreo del presente estudio, sumado a poblaciones de contraste proporcionadas por el grupo de genética de poblaciones e identificación del instituto de genética de la Universidad Nacional de Colombia. Este grupo de muestras adicional se encontraba constituido por 66 individuos del Chocó, 46 de San Andrés, 50 de Bogotá, 32 del huila, 25 del Tolima y un grupo de individuos de ancestría nativo americana formado por 9 individuos Mokaneá, 8 Arhuaco, 7 Kankuamo, 8 Cocama, 11 Huitoto, 40 Ticuna, 92 Wayuú y 34 Zenú.

Las muestras fueron procedas de sangre periférica en tarjetas FTA™ WHATMAN®. La extracción de ADN se realizó mediante protocolos de Chelex y buffer FTA. Posteriormente se realizó una PCR multiplex con el panel de 46 marcadores INDELS descrito previamente y se procedió a realizar una corrida de electroforesis capilar en un analizador genético ABI Prism 310 y software Genemapper ID v.3.2 (Life Technologies).

18. Análisis descriptivo

Se analizaron frecuencias alélicas y distanciamiento F_{st} con los softwares Arlequín v. 3.5.2.2 (Excoffier, L. and Lischer, 2010) y Genepop v4.6 (Rousset, 2017).

Inicialmente se calcularon frecuencia alélica para los 46 marcadores en el grupo poblacional de la Orinoquía mediante Genepop v4.6, la mayoría de los INDELS son marcadores bialélicos, no obstante, un tercer alelo puede ser evidenciado en algunos locus que componen el panel. Aquí se encontró un alelo 3 en los marcadores 159 y 360, estos son marcadores con baja frecuencia (Tab. 1), los alelos con mayor frecuencia fueron el 2 del marcador 1193 (0.98) y el alelo 1 en el marcador 3122 (0.94) (Tab. 1).

El análisis de distanciamiento evidencia un alto grado de diferencia entre las poblaciones, incluso entre poblaciones nativo-americanas, esto en concordancia con la interpretación de diferentes grupos de nativo americanos (Mogollón Olivares et al., 2020 (Tab. 2). No obstante, los resultados de esta matriz podría ser consecuencia de la diferencia entre tamaños muestrales, que se reflejaría en artefactos de cercanía o distanciamiento. Se realizó también un AMOVA que evidencia una mayor diferencia entre individuos dentro de las poblaciones (Tab. 2); este valor de variación dentro de las poblaciones puede deberse a que en todos los grupos la mayoría de los individuos tienen una composición ancestral muy heterogénea, mientras que, la variación genética intra-poblacional es menor, como se puede observar en los análisis tanto de ancestría como de valores F (Tab. 2).

Tab. 2 Matriz de distancias genéticas

	CHO	SAN	BOG	MET	HUI	TOL	MUK	ARH	KAK	COC	HUT	TIC	WYU	ZNU
CHO		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
SAN	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
BOG	+	+		+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+
MET	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
HUI	+	+	-	+		-	-	+	+	+	+	+	+	+
TOL	+	+	+	+	-		-	+	+	+	+	+	+	+
MUK	+	+	-	+	-	-		+	-	+	+	+	+	+
ARH	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
KAK	+	+	+	+	+	+	-	+		+	+	+	+	+
COC	+	+	+	+	+	+	+	+	+		-	-	+	+
HUT	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-		-	+	-
TIC	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	-
WYU	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
ZNU	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	

Tab. 1 Frecuencias alélicas de 46 marcadores AIMs INDELS en una muestra de la población del Meta

<i>Frecuencias alélicas</i>			
	1	2	3
15	0,683	0,317	*
17	0,613	0,317	*
51	0,676	0,324	*
94	0,465	0,535	*
128	0,268	0,732	*
159	0,493	0,338	0,169
196	0,338	0,662	*
250	0,621	0,379	*
360	0,711	0,042	0,246
397	0,648	0,352	*
406	0,824	0,176	*
419	0,620	0,380	*
548	0,243	0,757	*
593	0,070	0,930	*
659	0,211	0,789	*
772	0,528	0,472	*
777	0,544	0,456	*
798	0,437	0,563	*
881	0,845	0,155	*
943	0,493	0,507	*
1193	0,014	0,986	*
1386	0,382	0,618	*
1470	0,268	0,732	*
1603	0,472	0,528	*
1607	0,357	0,643	*
1636	0,852	0,148	*
1644	0,542	0,458	*
1726	0,686	0,314	*
1734	0,317	0,683	*
1802	0,275	0,725	*

1871	0,296	0,704	*
2005	0,319	0,681	*
2011	0,810	0,190	*
2241	0,148	0,852	*
2256	0,662	0,338	*
2264	0,317	0,683	*
2275	0,207	0,793	*
2313	0,400	0,600	*
2431	0,176	0,824	*
2538	0,289	0,711	*
2719	0,472	0,528	*
2929	0,789	0,211	*
3072	0,871	0,129	*
3122	0,944	0,056	*
3626	0,563	0,437	*
3854	0,887	0,113	*

Tab. 3 AMOVA general para poblaciones

AMOVA			
	Suma de cuadrados	Componente de varianza	Porcentaje de variación
Entre poblaciones	1201.293	1.22832	13.19509
Entre individuos dentro de las poblaciones	4113.358	0.40943	4.39828
Entre individuos	3824.000	7.67118	82.40663
Total	9138.651	9.30893	
FIS	0.05067		
FST	0.13195		
FIT	0.17593		

19. Estimación de componente ancestrales

Para la estimación de ancestría se utilizaron 3 poblaciones de referencia tomadas de la base de datos de paneles diversidad HGDP-CEPH, se tomaron como referencias población africana (AFR), europea (EUR) y nativo americano (NAM). Estas poblaciones se contrastaron con el muestreo del presente estudio y las poblaciones aportadas por el GPI, para la evaluación de estructura de los grupos se analizaron con el software Structure V 2.3, este implementa un método de análisis de asignación de grupos por inferencia de estructura a partir de los marcadores previamente mencionados. Se ajustó al mejor número de grupos genéticos (K) simulando $K=1$ hasta $K=11$, de acuerdo con las recomendaciones del manual.

La asignación de ancestría por valores de K permitió establecer 3 grupos con los individuos de las poblaciones, el primero poblaciones con componentes de ancestría mayoritariamente africanos constituido por Chocó y San Andrés, un segundo grupo de poblaciones con ancestría mixta de predominancia europea que incluye población de Bogotá, Huila, Tolima y Meta, un último grupo de ancestría nativo americana en poblaciones restantes. Estos hallazgos son congruentes con estudios previos donde estos tres grupos ancestrales se caracterizaron geográficamente de la misma forma (Mogollón Olivares et al., 2020; Ossa et al., 2016). En la tabla 4 se presentan una distribución porcentual de los componentes ancestrales de cada una de las poblaciones.

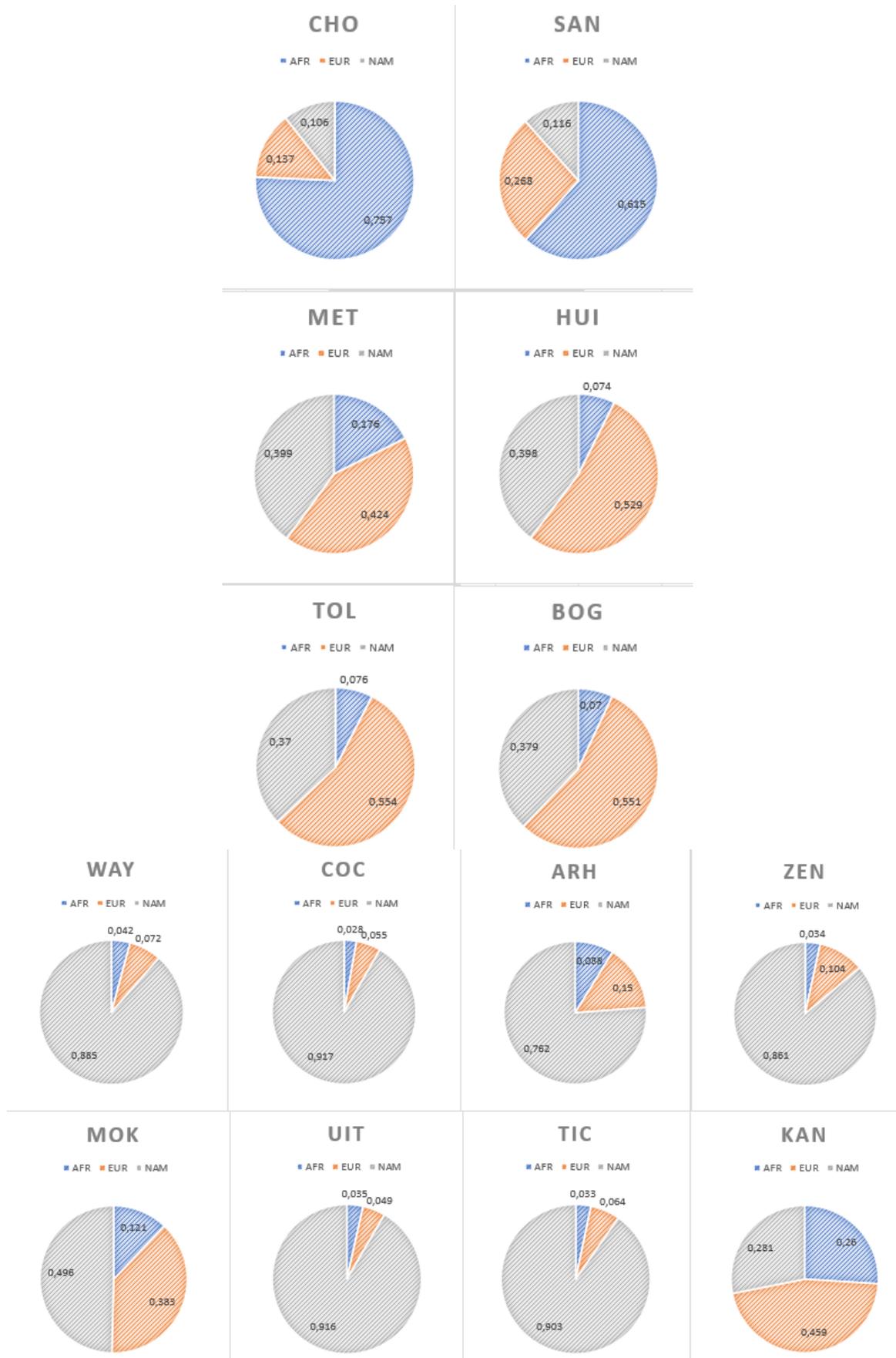
En la población de una muestra del Meta llama la atención la contribución equiparable de componentes nativo-americanos y europeos, esta distribución es similar a lo reportado por otros autores y es congruente con los hallazgos presentados con los marcadores previamente presentados en este estudio (Ossa et al., 2016).

Tab. 4 Proporción de ancestría en poblaciones

Población	AFR	EUR	NAM
CHO	0,757	0,137	0,106
SAN	0,615	0,268	0,116
BOG	0,07	0,551	0,379
MET	0,176	0,424	0,399
HUI	0,074	0,529	0,398
TOL	0,076	0,554	0,37
MOK	0,121	0,383	0,496
ARH	0,088	0,15	0,762
KAN	0,26	0,459	0,281
COC	0,028	0,055	0,917
UIT	0,035	0,049	0,916
TIC	0,033	0,064	0,903
WAY	0,042	0,072	0,885
ZEN	0,034	0,104	0,861

El modelo que mejor se ajusta a la relación de poblaciones es el modelo $K=3$, esto de acuerdo con los valores alfa; el análisis gráfico refleja los hallazgos de asignaciones previamente mencionadas, los niveles de ancestría en la región del Choco y San Andrés son concordantes con lo expuesto por otros autores y con los aspectos históricos de la región (Alonso & Usaquén, 2013). Los hallazgos del cluster de oriente y región Andina sugieren nuevamente una relación estrecha entre las poblaciones de Piedemonte Llanero y centro del país, estos hallazgos también con marcadores de ancestría tipo INDELS habían sido advertidos por otros autores (Ossa et al., 2016). En el último grupo es llamativo el componente europeo de las poblaciones Mokaná y Kankuamo lo que las acerca a las poblaciones de centro del país, esto puede ser resultado del tamaño muestral, no obstante, este patrón puede ser el resultado del mestizaje y una apropiación e identificación cultural por parte de los individuos en el contexto nativo americano, este patrón de mezcla en poblaciones nativas de Colombia también se había reportado previamente tanto con marcadores tipo INDELS como con otro tipo de marcadores informativos (Ossa et al., 2021; Usaquén et al., 2005; Yunis et al., 2013).

Fig 1 Distribución de ancestría en grupos poblacionales



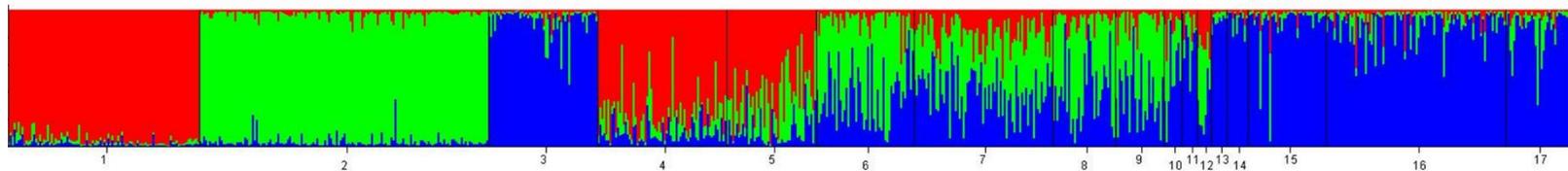


Fig. 2 Estimación de ancestría usando STRUCTURE para las muestras de referencia del panel HGDP-CEPH y los individuos de los grupos poblacionales para 46 marcadores INDEL-AIMs. (AFR: Africa; EUR: Europa; NAM: Nativo americano). Se asumió un $K=3$, Burn-in Steps= 100000, MCMC= 100000. Use admixture model.

Las poblaciones 1, 2 y 3 corresponden respectivamente a las poblaciones de referencia africana, Europea y Nativo americana. Las poblaciones 4 y 5 a Chocó y San Andrés, las poblaciones 6 a Bogotá, 7 a Meta, 8 a Huila y 9 a Tolima, 10 Mokaná, 11 Arhuacos, 12 Kankuamo, 13 Cocama, 14 Huitoto, 15 Ticuna, 16 Wayúu y 17 Zenú

20. Conclusiones

Se ha evidenciado que los marcadores de tipo INDELs son ideales para la asignación de contribución de ancestría en poblaciones de estudio, este resultado vuelve a dar soporte a los patrones previamente descritos con otros marcadores, en donde la población del Piedemonte llanero colombiano no es solo similar a la población de la región andina, si no que comparten patrones de ancestría muy similares lo que refuerza nuevamente la hipótesis de una metapoblación que incluye las poblaciones de la falda de la cordillera oriental y las poblaciones del centro del país.

Estos resultados son concordantes con los de otros autores que han utilizados los mismos sistemas moleculares de análisis.

El uso de múltiples marcadores en una misma muestra permite dar soporte a los hallazgos y caracterizar desde diferentes puntos de vista a las poblaciones.

Bibliografía

- Alonso, L. A., & Usaquén, W. (2013). Y-chromosome and surname analysis of the native islanders of San Andrés and Providencia (Colombia). *HOMO- Journal of Comparative Human Biology*, 64(1), 71–84. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2012.11.006>
- da Costa Francez, P. A., Rodrigues, E. M. R., de Velasco, A. M., & dos Santos, S. E. B. (2012). Insertion-deletion polymorphisms-utilization on forensic analysis. *International Journal of Legal Medicine*, 126(4), 491–496. <https://doi.org/10.1007/s00414-011-0588-z>
- Mogollón Olivares, F., Moncada Madero, J., Casas-Vargas, A., Zea Montoya, S., Suárez Medellín, D., Gusmão, L., & Usaquén, W. (2020). Contrasting the ancestry patterns of three distinct population groups from the northernmost region of South America. *American Journal of Physical Anthropology*, 173(3), 437–447. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24130>
- Ossa, H., Aquino, J., Pereira, R., Ibarra, A., Ossa, R. H., Pérez, L. A., Granda, J. D., Lattig, M. C., Groot, H., de Carvalho, E. F., & Gusmão, L. (2016). Outlining the ancestry landscape of Colombian admixed populations. *PLoS ONE*, 11(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164414>
- Ossa, H., Posada, Y., Trujillo, N., Martínez, B., Loiola, S., Simão, F., Ossa, R. H., Castillo, A., Ibarra, A., Marrugo, J., de Carvalho, E. F., Vargas, C. I., Pereira, R., & Gusmão, L. (2021). Patterns of genetic diversity in Colombia for 38 INDELS used in human identification. *Forensic Science International: Genetics*, 53. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2021.102495>
- Pereira, R., Phillips, C., Pinto, N., Santos, C., dos Santos, S. E. B., Amorim, A., Carracedo, Á., & Gusmão, L. (2012). Straightforward inference of ancestry and admixture proportions through ancestry-informative insertion deletion multiplexing. *PLoS ONE*, 7(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029684>
- Usaquen, W., Estudiante, M., Fernando, L., & Pinzón, G. (2005). *CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE 23 POBLACIONES HUMANAS COLOMBIANAS A PARTIR DE 9 SISTEMAS MICROSATÉLITES*.
- Yunis, J. J., Acevedo, L. E., Campo, D. S., & Yunis, E. J. (2013). Geno-geographic origin of Y-specific STR haplotypes in a sample of Caucasian-Mestizo and African-descent male individuals from Colombia. *Biomedica*, 33(3), 459–467. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v33i3.807>

Análisis ontológico del folclore como una propuesta de herramienta de análisis al proponer modelos de poblamiento

21. Introducción

La palabra cultura “*Kulture*” surge en la humanidad como un qué hacer, era utilizada por los romanos para designar el acto de cultivar, se incluía aquí tanto objetos materiales como ideas que requerían maduración. Cicerón (106-43 a.C) la empleo para denominar el acto de formar y educar, sin embargo, a pesar la antigüedad de la palabra, esta no aparece con frecuencia en textos antiguos. Bajo la definición de Cicerón el cristianismo empezó a utilizarla como una cualidad de dios, se consideraba que el acto de cultura era realizado por dios para cultivar las almas de los hombres. Su uso en un sentido académico se atribuye a Juan Luis Vives (1492-1540) y Francis Bacon (1561-1626) quienes introducen la “*cultura animi*” como un aspecto de la ética humana que buscaba reprimir los deseos del hombre; para Bacon la cultura era un medio para la felicidad (Harrison, 2012). La evolución del concepto en un sentido objetivo y subjetivo se debe al jurista alemán Samuel Barón Von Pufendorf (1632-1694), quien no alejado de las lecturas de Bacon, describe la cultura como un medio para distinguir los conocimientos y las actividades que nos permiten superar la naturaleza o dominarnos a nosotros mismos; según Pufendorf el hombre no puede ser feliz en su mero estado natural (*status naturalis*) para esto es necesario un estado social (*socialis vista*), y como un atributo genitivo de la asocialidad surge la cultura; “*es todo lo que no nos es dado por la naturaleza, sino que se añade por el esfuerzo humano*”(Perez, 2016) .

Siguiendo el pensamiento de Bacon y Pufendorf, Martin Heidegger (1889-1976) considera que la cultura solo puede florecer en el suelo nutricio del pensar moderno, la concibe como el cuarto fenómeno que se manifiesta en la metafísica; “*Cultura es entonces la actualización y realización de los supremos valores mediante el fenómeno solícito de los supremos bienes del hombre. Está es la esencia de la cultura, hacer de este fomento a su vez objeto de fomento, y convertirse así en política cultural*” (Heidegger, 1958). Así el concepto de cultura queda definido como

una característica de la humanidad que emerge como una propiedad de las aptitudes más elevadas del hombre.

Estas ideas reflejan el pensamiento antropocéntrico de la época con respecto a la cultura, el problema del bien y el mal, reflejado en las aptitudes humanas, que le conferirían la capacidad de discernir entre lo bueno y lo malo. Actualmente el concepto de cultura es más dinámico y no se restringe al comportamiento humano, se ha determinado que aspectos culturales están presentes incluso en animales, contradiciendo las primeras nociones de Bacon y Pufendorf (Whiten, 2019). Este nuevo concepto de la cultura surge de su interpretación en la esfera biológica y dotarla de propiedades orgánicas como la heredabilidad de rasgos a través del aprendizaje social.

Dada la diversidad de la cultura, podemos suponer que esta precisa de unas condiciones para desarrollarse y fijarse como una característica de la población. El estudio de la cultura como un factor diversificador de las poblaciones ha sido ampliamente estudiado en poblaciones humanas, proponiendo la cultura como una fuerza de cambio evolutivo (Waring & Wood, 2021). En este capítulo se propone profundizar en los aspectos culturales como un factor diferenciador de las poblaciones; esta idea surge de la diversidad cultural entre poblaciones de oriente de Suramérica y de la región andina contrastada con su relativa cercanía genética que se describió en los capítulos previos. Se propone un acercamiento antropológico y biológico como herramienta de análisis dado que las dos disciplinas enmarcan los aspectos del origen y evolución de la cultura.

22. Acercamiento antropológico a la cultura

La primera definición nos es otorgada por Tylor, 1871 “Cultura, o civilización... es un todo complejo que incluye conocimiento, creencia, arte, derecho, moral, costumbres y cualquier otra capacidad o habito adquirida por el hombre como miembro de una sociedad”. Este primer acercamiento realizado por Tylor influencia posteriores definiciones con enfoque de contenido. Kluckhohn & Kelly, 1945 “... cultura en general como un concepto descriptivo significa la valiosa acumulación de las creaciones humanas: Libros, pinturas, edificios, así como el conocimiento por el cual logramos adaptarnos a nuestro entorno, lenguaje físico, costumbres, sistemas

de etiqueta, ética, religión y moral que ha sido construida a lo largo de la humanidad.” Thunrnwald, 1950 “la totalidad de usos y ajustes relacionados con la familia, política, economía, trabajo, mortalidad, costumbres, leyes y formas de pensamiento.” Otros pensadores de la época como Malinowski, 1944; Herskovits, 1948 y Bidney, 1947; ofrecen definiciones similares. Distintivamente este grupo define la cultura como una totalidad integral y enumera aspectos de contenido en la cultura (Margolis et al., n.d.).

A este respecto la cultura se nos presenta como una propiedad emergente de un conjunto de fenómenos concretos, estos como resultado del comportamiento y de la interacción humana. A pesar de ser la cultura resultado de la visión holística del devenir humano, no se puede catalogar como una integral de toda la humanidad. Después de todo, la humanidad en sí misma no es una totalidad universal aplicable a todos los grupos humanos; en la visión de Johann Gottfried Herder (1744-1803) la *Humanität* es la potencialidad que se forma de manera diferente por diferentes pueblos, carece de significado concreto o particular hasta que aparece en formaciones históricas, geográficas y culturales específicas. *Bildung* (término alemán para referirse a formación de uno mismo) y *erziehung* (Término alemán para el proceso de orientación y crianza de padre a hijo) son dos de los procesos por los cuales se potencia el desarrollo de la *Humanität* (Denby, 2005).

Del potencial humano propuesto por Herder surge la cultura como un factor genitivo de la humanidad, sin embargo, no es esta un factor que la define en su totalidad, estos son fenómenos codependientes que brotan como objetos sensibles; este juicio estético supone que el arquetipo de cultura se manifiesta en un miembro organizacional que revela y comparte una experiencia sensible, se requiere no solo la revelación empírica sino el establecimiento del objeto sensible en el colectivo social para poder ser determinada como una fórmula cultural. Así los aspectos descriptivos de la cultura también están sujetos a experiencias sensibles, esto supone otros sistemas de clasificación categóricos basados en la percepción, por esto, tiene sentido hablar en términos de plurales en tanto a la percepción de “culturas”. Un objeto relevante de este discernimiento es el espacio pues de este depende las características del objeto sensible.

Como entidades sensibles las culturas se distribuyen en espacios, así establecemos un aspecto geográfico de la cultural, pues esta se fabrica de acuerdo con los lugares y las identidades, las personas dan sentido a esos lugares y crean sentidos del lugar, como se producen y como se moldean para luego comunicar conocimientos del espacio. La idea de “geografía cultural” tiene sus raíces en el concepto de “*antropogeografía*”, establecido a finales del siglo XIX por Friedrich Ratzel (1891), este se refiere a un sistema analítico de la distribución geográfica de las sociedades, su relación con el medio ambiente físico y la influencia de este en la actividad

humana (Ratzel, 1891). Con esta noción Ratzel establece la relación entre la geografía y la práctica política (*geopolítica*), existen dos imaginarios geográficos competitivos que determinan la geopolítica según Ratzel, de contención y expansionismo; el primero se refiere al espacio natural, el territorio (*Länder*), este resulta de interacciones entre un grupo específico de personas (*Volk*) quienes están relacionados no por parentesco sino por el territorio que ocupan (*Boden*). El segundo imaginario, es basado en la visión biogeográfica del estado, una entidad orgánica que corresponde al espacio vital (*Lebensraum*); como entidad biológica el estado está entonces sujeto a leyes naturales territoriales, de crecimiento y desarrollo, por lo tanto, buscaría “naturalmente” expandirse a medida que su población aumenta, esto lleva a una lucha constante por el espacio entre estados, creando así, un ciclo de progresión y derrota.

Las doctrinas de Ratzel tienen un profundo entendimiento de la sociedad humana, por lo cual no es extraño imaginar como antropólogos extrapolan estas nociones para el entendimiento de prácticas culturales y organización social con un énfasis en la conexión del grupo humano con su espacio natural, dando paso al concepto de “*geografía cultural*”. Esta centra su problema en la imposición de control social a través de “significados culturales” y la construcción de espacios que definen la vida social en diferentes entornos. Wagner y Mikesell (1962) definen la geografía cultural como una subdisciplina de la geografía y la antropología a la cual interesa todo lo concerniente a la diversa expresión geográfica de la cultura, a manera de distribución de rasgos identificativos, como religión y lenguaje.

Balasubramanian establece el análisis de la geografía cultural intuyendo la interacción entre el ambiente natural y los humanos para la creación de “ambientes culturales”, estos se desarrollan a partir de teorías de hegemonía cultural, diferenciación de “*área cultural*” como estudio de diferentes modos de vida en diferentes áreas geográficas (Balasubramanian, 2018). La noción de Balasubramanian exige determinar un área geográfica; entendiéndose esta como un espacio donde se desempeña una actividad humana homogénea, esta depende de aspectos geográficos y temporales, dado que esta se desarrolla en un espacio de tierra (cultura geográfica) donde se encuentran elementos culturales compartidos en un lapso temporal específico, esta actividad tiende a modificar el área geográfica de acuerdo a la visión humana con la firma de su comportamiento cultural (ambiente cultural). Esta última depende de las experiencias del ser y la transformación del mundo natural, a través de la interpretación del fenómeno para producir y reproducir una realidad material mediada por la conciencia, que luego es sostenida por códigos de comunicación. Cosgrove (1983) denomina esto “*producto simbólico*”. Este incluye lenguaje, gestos, vestidos, conductas sociales y personales, música,

pintura, rituales, ceremonias, edificaciones (Torres, ciudades, etc.) y todo producto de la actividad humana (D. E. Cosgrove, n.d.).

En el esfuerzo por comprender como el ambiente natural determina una cultural y sus productos descriptivos, se debe analizar fenomenológicamente el ambiente; la naturaleza, se entiende como una infinita interconexión de objetos, una ininterrumpida creación y destrucción de formas, la unidad fluida de un evento que encuentra expresión en la continuidad de existencia temporal y espacial (Simmel, 2007). Esta noción de la naturaleza como un todo indivisible nos permite concebir el ambiente como un segmento de la totalidad misma, producto de operaciones y procesos del sujeto cognoscente para interpretar y representar la naturaleza, este proceso se basa en la representación mental, esta entendida como una reducción de las partes del mundo y su contenido, consecuentemente estas unidades tienen relación entre ellas.

La naturaleza es interpretada por un observador por medio de los sentidos, por ende, está sujeta a experiencias individuales, recuerdos e intenciones, así como las formas físicas y espacios materiales, sin embargo, esta visión individual del ambiente también es social, gobernada por convenciones sobre lo que se debe ver, quien lo debe ver, cuando y en que contexto, sobre las asociaciones y significados atribuidos a una escena dada y sobre sus propiedades formales y compositivas (D. Cosgrove, 2002). El término “formas de ver” acuñado por el crítico de arte John Berger en 1969, reproduce la idea ya conocida desde hace mucho tiempo entre historiadores de arte de que la acción de ver en tanto en cuanto es significativamente una habilidad aprendida, de esto se puede deducir que la cognición racional del espacio requiere también un proceso que permita transmitir los objetos inferidos de forma sensible como sujetos de juicio para el ambiente cultural.

Las asunciones descritas suponen la interpretación de la realidad como una derivada de la forma sensible de una comunidad al interactuar con el medio, generando así una unidad cultural. La mente concibe una vía metodológica para la cultura, que requiere de tres aspectos: geografía, transmisibilidad de información y cognición; este conocimiento constitutivo es organizado en un número de modelos mentales que son llamados *modelos culturales* (Bennardo & de Munck, 2020). Los modelos culturales son fundamentos teóricos que explican la emergencia de la cultura por el proceso cognitivo, esta como toda teoría se basa en axiomas que permiten la inferencia de teoremas.

El primer axioma dicta que los modelos culturales carecen de conciencia dado que los modelos mentales típicamente carecen de esta, el segundo establece dos tipos de modelos culturales: uno fundacional que es simple y basado en dominios ontológicos, y uno molar que es complejo y puede incluir conocimientos y

fundamentos de otros dominios (fuera de la cognición, información y geografía, por ejemplo, el tiempo). Tercero la variación individual en la construcción del modelo es consecuencia de su interacción con el medio, cuarto, la variación cultural entre comunidades es resultado de modelos culturales interactuando con sus contextos; y quinto los modelos culturales son unidades de investigación de la cultura (Bennardo, 2018).

Con este sentido desde el punto de vista antropológico las poblaciones deben ser concebidas en el contexto de modelos culturales, asociadas con los abordajes lingüísticos y moleculares, dado que las inferencias a partir de estos modelos pueden permitir una visión holística de la dinámica entre poblaciones.

23. Abordaje biológico de la cultura

Los elementos constitutivos de la cultura se extienden en tanto el comportamiento social permite la transmisión de un nuevo tipo de información, estos varían de acuerdo con el momento y la estructura general de la población, por lo tanto, no todas las culturas comparten los mismos elementos, no obstante, existen componentes extendidos a todas las poblaciones humanas como el desarrollo de sistema religiosos, filosofía política y económica, estructura social y lenguaje. Se debe recordar que estos varían de acuerdo con la interpretación del ambiente, la estructura cognitiva individual y del grupo y al cómo se trasmite esta información.

El cómo se establece la diversidad en los componentes culturales entre las poblaciones guarda un paralelismo con sistemas de información biológicos; dado que la cultura se desarrolla bajo un proceso gradual y se hereda de tal manera que favorece el *fitness* del individuo y la población. Esto ha sido ampliamente estudiado con los mecanismo de transmisión de información como lenguaje, el lenguaje se ha establecido como un sistema de herencia vertical que mimetiza el sistema evolutivo biológico, en el primer caso las unidades discretas de herencia son palabras o fonemas, que semejan los genes y nucleótidos; el lenguaje acepta formas de variabilidad por procesos como errores en la formulación, cambios del fonema e incluso introducción de nuevas palabras y sonidos o mutaciones (Pagel, 2017).

El paralelismo entre la evolución lingüística y biológica permite aplicar modelos estadísticos y filogenéticos al lenguaje, la construcción de árboles filogenéticos revela no solo como evoluciona el lenguaje, si no también elementos sociales y culturales, lo que enriquece las disertaciones de la genética y la antropología. Los árboles derivados del lenguaje muestran una relación con los árboles genéticos, Cavalli-Sforza demostró que los mayores grupos genéticos de poblaciones correspondían a su agrupamiento por lenguaje (Cavallisforza et al., 1988). Al igual que los genomas se podría especular entonces que el lenguaje se conserva en tanto mejor se adapta a la mente, esta conclusión abre las puertas no solo del lenguaje como una herramienta de análisis evolutivo si no de otros aspectos culturales que moldean el comportamiento humano.

La evolución de la cultura es un campo interdisciplinario, que llena los espacios vacíos de algunos abordajes de la evolución. Los principios de transmisión, innovación, selección al azar son conceptos análogos a mutación, deriva y selección, sin embargo, la misma aproximación matemática de la genética a la cultura ha sido modificada dada la diferencia entre los principios de heredabilidad de la cultura y la genética; por ejemplo, no se espera que la cultura siga las reglas de trasmisión de la herencia mendeliana, uniformidad, secreción independiente y dominancia (Creanza et al., 2017). Considerando que la cultura no obedece estos patrones es fácil suponer una dinámica evolutiva de mayor complejidad, el escenario de un individuo que hereda los rasgos de sus padres (trasmisión vertical) no es cierto para unidades culturales, el individuo podría obtener estos rasgos de sus padres no filiales (una trasmisión oblicua) o incluso de pares dentro del complejo social (trasmisión horizontal) (Cavalli-Sforza' & Feldman2, 1973).

Sumado a la dinámica de los patrones de segregación de rasgos culturales, el seguimiento cronológico de estos caracteres es también complejo, establecer el origen de una cultura o una idea ha sido una tarea para la cual se ha denominado un nuevo campo de estudio "*arqueología cognitiva*". La suposición de una construcción social compleja derivada de la cultura nace de las diferencias que se han logrado establecer entre algunos homínidos, el hecho de que la cultura de los neandertales no avanzara de manera significativa durante un largo periodo de la historia se debe probablemente a la incapacidad de conectar algunos ámbitos mentales con patrones abstractos para imaginar escenarios complejos (Mithen, 2007).

Se ha propuesto que un avance relevante para la evolución cultural se presentó en el neolítico tardío, el progreso en la capacidad de conectar la memoria, en nuevas formas de abstracción y metáfora permitió no solo el avance intelectual si no cultural. El ensamblaje de materiales para ornamentación era dependiente de las disipaciones de estos en el ecosistema y los procesos de abstracción para la

construcción de implementos podía variar entre grupos, estas pequeñas diferencias permitieron el establecimiento de los primeros rasgos culturales entre poblaciones; incluso se sospecha que a partir de estas nuevas tecnologías se formularon los primeros esbozos del lenguaje sintáctico (Wilson, 2012).

Otro aspecto relevante de la cultura en la evolución es su relevancia en las transiciones evolutivas de la individualidad, estas son definidas como la emergencia de niveles biológicos de organización que permiten la cooperación entre grupos (Calcott & Sterelny, 2011). Ha sido sugerido que la transición de la individualidad en humanos depende en mayor medida a señales culturales que a procesos evolutivos del ADN. Esta afirmación se basa en las características de la cultura que pueden dirigir este proceso: primero la cultural humana proporciona una mayor capacidad para la adaptación que la herencia genética, segundo la cultura constituye un mecanismo de heredabilidad con mayor plasticidad y tercero la evolución cultural genera adaptaciones favorables a nivel de grupo (Waring & Wood, 2020). Estas diferencias en los modelos adaptación sostiene Waring se prolongarán en el tiempo y dado que actualmente la cultura sigue creciendo esta seguirá influenciado la evolución humana, incluso al punto de convertir a los genes en estructuras secundarias al proceso evolutivo (Waring & Wood, 2020, 2021).

Como se mencionó la evolución cultural dirige procesos adaptativos y difiere en mecanismo con procesos moleculares, sin embargo, al evolución cultural y genética son procesos que interactúan entre ellos y con el ambiente, dilucidar la relativa contribución de genes, cultura y ambiente al fenotipo puede ser difícil, por lo cual se ha establecido un marco de estudio determinado como coevolución gen-cultura, esta pretende ajustar los modelos de transición de la genética de poblaciones a rasgos culturales y genéticos (Feldman & Laland, 1996). Cuando los rasgos operan bajo la evolución cultural y genética la dinámica de estos cambia sustancialmente comparando a cuando operan bajo un solo modelo evolutivo, así los rasgos culturales pueden alterar la presión de selección en rasgos genéticos y viceversa. Un ejemplo de esto es la resistencia a la malaria en individuos de portadores de HBs distribuidos por regiones de África y Asia del sur, se ha propuesto que los cambios ambientales modulados por a practica de la agricultura, cambio el ambiente permitiendo que los vectores de malaria se propagaran con mayor eficiencia, esto condujo a una reducción de individuos *wild type* y la selección de aquellos con el rasgo falciforme, este cambio permitió de manera reciproca sostener el nuevo modelo agrícola (Wiesenfeld, 1967).

Esta capacidad del organismo para la modificación del ambiente y modificar los procesos de selección se ha constituido como la teoría de la construcción del Nicho, estos modelos son aplicables también a modelos animales como por ejemplo, la construcción de nidos, construcción de telarañas, plantas modificadoras del ciclo de

nutrientes entre otros, el elemento característico de la construcción de nicho no es per se la modificación del ambiente, se refiere más a el organismo induciendo cambios en el proceso de selección en el ambiente (Laland et al., 2010; Whitehead et al., 2019). En 2001 Laland, Smee y Feldman utilizaron un modelo de dos locus genéticos para determinar las consecuencias evolutivas de la construcción del nicho. Inicialmente se asumió un primero locus que regulaba el comportamiento de la construcción del nicho al modificar la cantidad de un recurso disponible en el ambiente; en el segundo se asumió la viabilidad de selección del locus por dependencia de la cantidad del recurso. Demostraron que la construcción de nicho podía ejercer presión de selección que llevaba a fijación de alelos que de otra forma serían deletéreos, mantenido polimorfismo genético donde no se esperaba encontrar, y produciendo cambios en la respuesta de selección, así como a otras dinámicas evolutivas (Laland et al., 2001).

Hasta aquí se ha descrito el origen de la cultura desde el punto de vista de la arqueología cognitiva, que supone una capacidad de abstracción del entorno para interpretarlo y moldearlo a los requerimientos del grupo, esto a partir de una interacción sensible con el ambiente y el conjunto de individuos. Este proceso supone una dinámica mental compleja que resulta en estructuras jerarcas con una base biológica, que interactúa no solo con el ambiente si no con el genotipo en general, llegando a modular procesos de selección. Estudiar la interacción de la cultura con el ambiente y el genotipo puede profundizar los razonamientos en la evolución, migración y poblamiento en poblaciones humanas.

24. Cultura en el contexto colombiano

La biogeografía es una disciplina de la biología encargada del estudio de la distribución geográfica de organismos en el tiempo y el espacio, tomando en cuenta factores que dieron lugar a dicha distribución (Contreras-Medina, 2006). Esta resulta indispensable para el conocimiento y caracterización de la diversidad de un país. Hernández et al., 1992 presenta un ordenamiento de la biogeografía colombiana estableciendo unidades biogeográficas, esta incluye territorios insulares oceánicos caribeños, territorios insulares oceánicos del pacifico, cinturón árido pericaribeño, macizo de la sierra nevada de Santa Marta, provincia biogeográfica del Choco – Magdalena, provincia biogeográfica de la Orinoquía, provincia biogeográfica del

Guayana, provincia biogeográfica de la Amazonía y provincia biogeográfica norandina (Halffter et al., 1992). Esta estructura ha llevado enmarcar las poblaciones dentro de los contextos biogeográficos.

Se ha advertido como la estructura de la unidad biogeográfica puede modular los aspectos culturales de una población, la simetría entre la biogeografía y la cultura son patrones previamente descritos, parte de la descripción de la región andina incluye sus patrones culturales, como la vestimenta, modelos de cultivo por canales de riego, técnicas arquitectónicas, entre otras, hoy el desarrollo de estas regiones se basa en centros administrativos con infraestructura para diferentes modelos de progreso socioeconómico. Esto contrasta con las sociedades en la región de la Orinoquía, estas fueron descritas como poblaciones nómadas, con arquitectura ajustada a las demandas de la región como los quioscos hechos de palmas y costumbres diametralmente diferentes a la región andina y la Amazonía, actualmente los patrones de desarrollo económico también son diferentes a los de estas regiones, su economía en la mayoría se basa en la producción agrícola y ganadería extensiva. Este paralelismo entre biogeografía y cultura permitirá establecer unidades bioculturales que se ajusten a modelos geográficos que ayuden a entender la diversificación por lo menos en poblaciones humanas.

Esta noción de las poblaciones andinas y de la Orinoquía diversificadas por estratos biogeográficos y bioculturales contrasta con los resultados del presente proyecto y lo reportado por otros grupos en el contexto genético (Moreno-Mayar et al., 2018; Ossa et al., 2016, 2021; Tarazona-Santos et al., 2001; Yunis et al., 2001). Determinar la diversidad cultural de una población es una tarea compleja, se debe considerar que los patrones migratorios obligarían a los individuos a adaptarse a patrones culturales como gastronomía, arquitectura, el uso de ropas que se ajusten al clima, incluso el desempeño en actividades económicas son factores que permean al individuo en el contexto cultural. Considerando que en el estudio actual no tomamos rasgos fenotípicos que puedan estar modulados por un comportamiento cultural, determinar los rasgos culturales y su relación genotípica representa obstáculo.

Previamente se mencionó el lenguaje como una herramienta paralela a los análisis filogenéticos y como se había demostrado su utilidad en análisis para la genética de poblaciones. No obstante, el abordaje lingüístico es útil cuando se comparan grandes poblaciones que difieren en su estructura lingüística, por otro lado, cuando se abordan grupos de un mismo grupo lingüístico se requiere una profundización en aspectos como fonemas, sintaxis, como se usan las palabras en diferentes contextos, determinar estos aspectos del lenguaje no siempre es fácil. Con esta consideración el uso de la herramienta cultural en casos particulares como el del presente proyecto se torna complejo.

El uso del lenguaje tiene la finalidad de pasar información con el objetivo facilitar procesos adaptativos mejorando procesos y potenciando las relaciones de grupo. Una vez se logra la abstracción de un concepto, la trasmisión de las ideas requiere de un contexto narrativo, esto se refiere a los elementos contenidos en el sentido representativo del propio concepto, ¿podrían estos elementos ser utilizados como una herramienta de abordaje cultural en las poblaciones? y de ser así ¿se podrían utilizar los elementos narrativos de la cultura para proponer modelos poblacionales?

Parte del contenido cultural del lenguaje es la literatura oral, esta se refiere a una tradición que pasa oralmente entre individuos utilizando el aspecto formal de la narrativa tradicional como son los mitos, cuentos, relatos, leyendas, refranes, adivinanzas, refranes y coplas, que suponen la tradición oral cultural de un grupo (Villa, n.d.). Los pueblos en general conservan estos componentes narrativos del lenguaje como una suerte de “*organelo lirico*” que pasa de generación en generación, estas suelen carecer de autor y pertenecen propiamente al pueblo. Estas narrativas tienen diferentes funciones, algunas son simplemente recreativas, no obstante, algunas ayudan incluso a modular el comportamiento y establecer patrones éticos y morales dentro la población, estas de aquí en adelante serán llamadas narrativas disciplinarias, dada su función normalizadora del comportamiento estas suelen perduran en el tiempo.

El cómo las narrativas perduran en el tiempo son procesos dinámicos y complejos, si se quiere continuar con el paralelismo biológico, podríamos considerar que el conocimiento oral que perdura suscita una ventaja en la población como la adhesión a normas sociales, dado que los grupos recompensan el comportamiento social y rechazan lo contrario, las opciones culturales que faciliten el comportamiento social podrían fijarse en la población. Una vez las narrativas infiltran el conglomerado social estas pasan a formar parte de su identidad como grupo, en términos de Jung podrían pasar a ser parte de una conciencia colectiva (Foucault; Michael, 1968; Jung, 1970). Considerando este comportamiento de la narrativa en los pueblos sería interesante explorar el papel de sus aspectos formales como una herramienta de clasificación de las poblaciones para interpretalas desde un modelo poblacional.

Con este propósito durante el muestro del proyecto se adiciono a la encuesta un ítem de identificación cultural en un contexto narrativo, se permitió a cada participante contar una historia, mito o leyenda que conociera. La mayoría de las narrativas obedecen a un contexto disciplinario, en su mayoría el origen de la narrativa podía atribuirse a la región de la Orinoquía colombiana, no obstante, también es evidente la permeabilidad de narrativas andinas, lo que sugiere nuevamente una relación de intercambio cultural entre las dos regiones.

Tab. 1 Contextos narrativos de una muestra de la población del Meta Colombia

Individuo	Naturalidad	Narrativa	Origen biocultural de la narrativa
50-001-002-001	Meta	La Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
		Duendes	Folclore general
50-001-002-002	Meta	-	-
50-001-002-003	Meta	-	-
50-001-002-004	Meta		
50-001-002-005	Meta	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-006	Arauca	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-007	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
		Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-008	Meta	Juan Machete	Llanos orientales
50-001-002-009	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-010	Meta	-	-
50-001-002-011	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-012	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
		Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
		Pata sola	Antioquia y Tolima
50-001-002-013	Cundinamarca	Mohán	Magdalena
50-001-002-014	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-015	Arauca	-	-
50-001-002-016	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-017	Meta	Brujas	Folclore general
		Duendes	Folclore general
50-001-002-018	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-019	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-020	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
		Duendes	Folclore general
50-001-002-021	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-022	Casanare	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-023	Meta	silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-024	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-025	Meta	El sombrero	Tolima y Antioquia
50-001-002-026	Nariño	El sombrero	Tolima y Antioquia
50-001-002-027	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-028	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-029	Meta	Mohán	Magdalena

50-001-002-030	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-031	Cundinamarca	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-032	Boyacá	El sombrero	Tolima y Antioquia
50-001-002-033	Caquetá	Mohán	Magdalena
50-001-002-034	Cundinamarca	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-035	Cundinamarca	Brujas	Folclore general
50-001-002-036	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-037	Cundinamarca	Mano peluda	Folclore general
50-001-002-038	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-039	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-040	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-041	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-042	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-043	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-044	Meta	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-045	Meta	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-046	Casanare	Tuy	Llanura colombiana
		Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-047	Meta	Duendes	Folclore general
50-001-002-048	Meta	Juan Machete	Llanos orientales
50-001-002-049	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-050	Meta	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-051	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-052	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-053	Meta	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-054	Cundinamarca	El diablo	Folclore general
50-001-002-055	Meta	Duendes	Folclore general
50-001-002-056	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-057	Casanare	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-058	Arauca	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-059	Caldas	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-060	Guania	Princesa Inírida	
50-001-002-061	Meta	El sombrero	Tolima y Antioquia
50-001-002-062	Meta	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-063	Cundinamarca	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-064	Meta	-	-
50-001-002-065	Cauca	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-066	Cundinamarca	El coco	Folclore Latino
50-001-002-067	Meta	Bruja hechicera	Folclore general
50-001-002-068	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-069	Casanare	Duendes	Folclore general

50-001-002-070	Nariño	Pata sola	Antioquia y Tolima
50-001-002-071	Cundinamarca	Silbón	Llanos Colombianos y Venezolanos
50-001-002-072	Meta	Mohán	Magdalena
50-001-002-073	Cesar	-	-
50-001-002-074	Cundinamarca	Pata sola	Antioquia y Tolima
50-001-002-075	Cundinamarca	Llorona	Folclore Latino
50-001-002-076	Meta	Brujas	Folclore general
50-001-002-077	Tolima	Duendes	Folclore general
50-001-002-078	Casanare	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-079	Casanare	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-080	Cundinamarca	-	-
50-001-002-081	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-082	Meta	-	-
50-001-002-083	Meta	El caporal	
50-001-002-084	Meta	-	-
50-001-002-085	Tolima	El tunjito de oro	
50-001-002-086	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-087	Antioquia	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-088	Santander	Brujas	Folclore general
50-001-002-089	Meta	-	-
50-001-002-090	Meta	Brujas	Folclore general
50-001-002-091	Cundinamarca	bruja de san Martín**	Folclore general
50-001-002-092	Cundinamarca	-	-
50-001-002-093	Meta	Duendes	Folclore general
50-001-002-094	Meta	-	-
50-001-002-095	Cundinamarca	-	-
50-001-002-096	Meta	Mohán	Magdalena
50-001-002-097	Meta	-	-
50-001-002-098	Meta	Bola de fuego	Llanos orientales y Tolima
50-001-002-099	Arauca	-	-
50-001-002-100	Cundinamarca	-	-
50-001-002-101	Cundinamarca	-	-
50-001-002-102	Cundinamarca	-	-
50-001-002-103	Meta	-	-

Las narrativas más comunes conocidas por los individuos fueron la bola de fuego y el silbón (Fig. 1), la primera es una historia que se clasifica como original de la región de los llanos orientales incluidos colombianos y venezolanos con extensiones a otras regiones como el Tolima (Torres et al., 2004), esta ha sido clasificada como una narrativa disciplinaria, dado que el espanto castiga los hombres que consumen en exceso alcohol. La segunda historia, el Silbón, es una historia natural de la región

de la Orinoquía de Venezuela y Colombia, también disciplinaria, la historia de un hombre que asesina a sus padres y es condenado a vagar como un alma en los llanos lanzando tétricos silbidos. La clasificación de narrativas disciplinarias parece arbitraria, sin embargo, es un concepto ajustado a la teoría del poder de Foucault, la teoría general conduce a interpretar la historia como un poder normalizador, evitar el uso de sustancias que nublan el juicio no es bien visto por la sociedad como tampoco lo es el irrespeto y la irreverencia a los padres, por lo menos en las culturas latinas. Estas historias no son las únicas que obedecen el patrón disciplinario en los mismos contextos, en otras regiones como en Antioquia la historia de maría la larga que castiga a los borrachos es homologa a la bola de fuego.

Cuando se analizó el origen de la historia, la mayoría de estas eran oriundas de la región de Orinoquía (Fig. 2) esto fue llamativo considerando que la naturalidad de los padres de muchos de los individuos corresponde a la región andina, es interesante ver la penetrancia de los aspectos culturales en los individuos, parece que en el aspecto narrativo de la cultura hay una mayor trasmisión de información por un patrón horizontal, esta preponderancia del patrón de herencia horizontal sobre el vertical podría explicar en alguna medida el establecimiento de patrones bioculturales en las regiones.

Otro aspecto interesante de las narrativas son los ajustes culturales que se realizan a los elementos compositivos, aquí llamo la atención historias como las brujas y los duendes, estos son seres fantásticos que se han extendido al folclore general, no obstante, el grupo social realiza ajustes a su entorno y dota la narrativa de características que podrían ser elementos diferenciadores de las poblaciones, por ejemplo, las brujas relatadas por los individuos estaban dotadas de una capacidad metamórfica a grandes aves, lo que puede diferir en alguna medida con las relatadas por el folclore general, por otro lado los duendes no arreglaban zapatos o desdorbaban la casa, sino más bien se veían como ayudantes de las labores de grandes haciendas.

El ajuste de estos componentes culturales a modelos de coevolución gen-cultura de momento no puede ser bien establecido, esto considerando que estos aspectos de cultura y los marcadores moleculares analizados no tiene una repercusión fenotípica, no obstante, los elementos de las narrativas podrían ser claves para la interpretación de procesos de diferenciación biocultural y la construcción del nicho por las poblaciones.

Fig. 1 Mitos identificados en la región

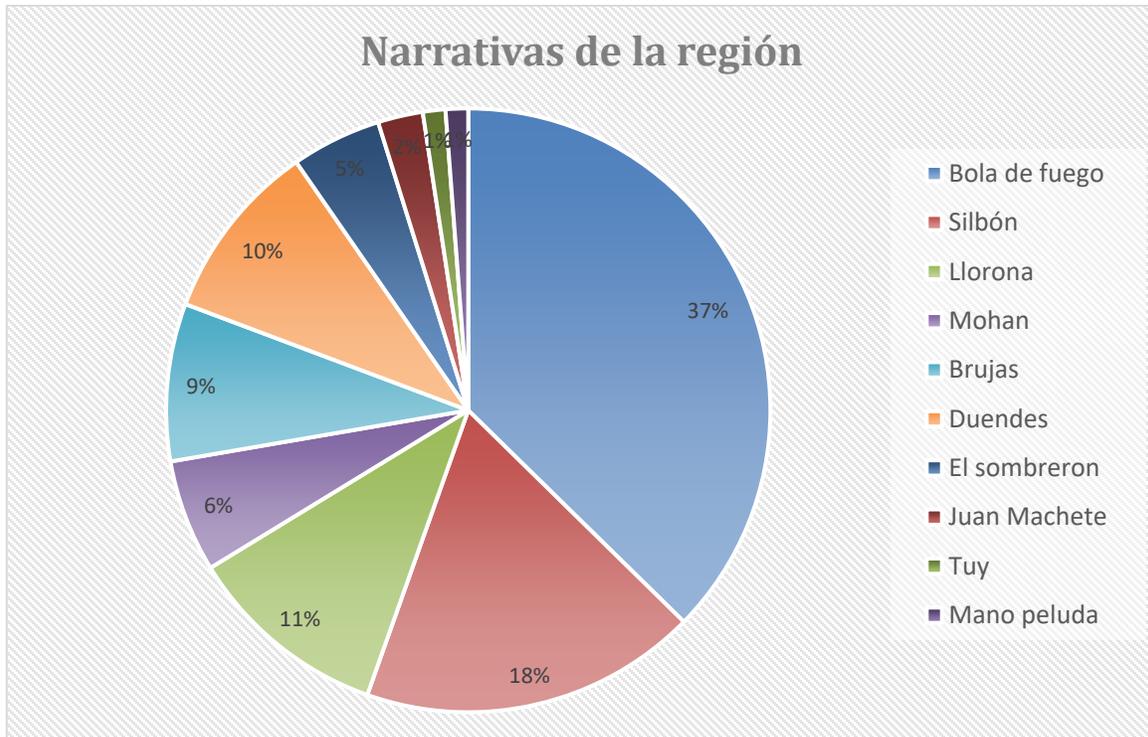
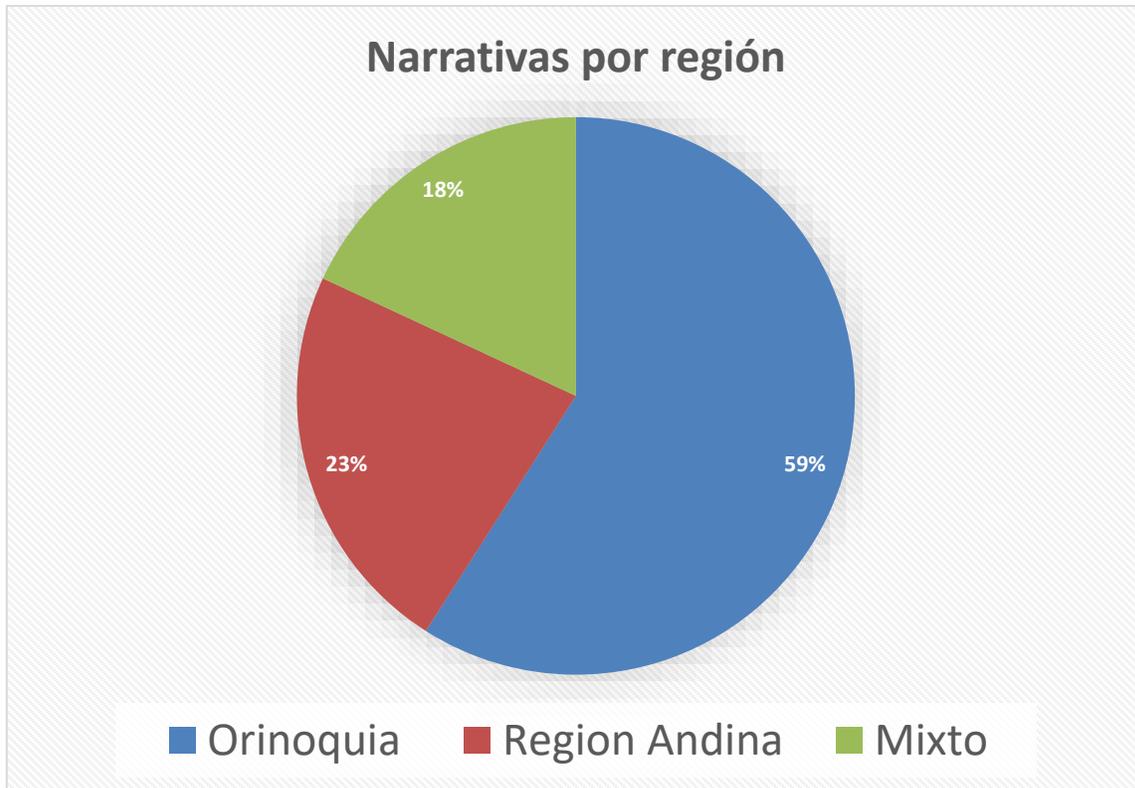


Fig. 2



25. Conclusiones

La cultura tiene un papel fundamental en los procesos adaptativos de las especies e incluso puede llegar a modular procesos de selección en las poblaciones, la interpretación de las poblaciones considerando aspectos culturales podría ser una herramienta útil para entender los eventos de diversidad y poblamiento. La cultura está compuesta por múltiples elementos y estos difieren entre grupos sociales, explorar cada uno de ellos a la vista de la evolución podría revelar aspectos de la evolución cognitiva que se escapan a los abordajes meramente biológicos.

En el presente capítulo intento utilizar los componentes narrativos de la cultural para dilucidar la dinámica de las poblaciones, un hallazgo interesante es la potencia de la herencia cultural horizontal y como esta permea en los individuos a pesar de patrones migratorios, los individuos parecen apropiarse de aspectos culturales de

los nuevos grupos sociales y se fijan en ellos para hacer parte del consciente colectivo.

La cercanía genética de las poblaciones andinas y del Piedemonte contrasta con su diferencia en patrones bioculturales y biogeográficos, considerando el tamaño muestra sería interesante ver el comportamiento de patrones biológicos y culturales en poblaciones de la llanura más profunda incluyendo regiones de Venezuela.

Bibliografía

- Balasubramanian, A. (2018). *Basics of Cultural Geography Ecological Modeling of Dalavoy Lake in Mysore City, Karnataka, India View project*.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31894.65604>
- Bennardo, G. (2018). *Cultural Models Theory*.
- Bennardo, G., & de Munck, V. C. (2020). Cultural model theory in cognitive anthropology: recent developments and applications. In *Journal of Cultural Cognitive Science* (Vol. 4, Issue 1). Springer. <https://doi.org/10.1007/s41809-020-00055-4>
- Calcott, B., & Sterelny, K. (2011). *The Major Transitions in Evolution Revisited* (B. Calcott & K. Sterelny, Eds.). The MIT Press.
<https://doi.org/10.7551/mitpress/9780262015240.001.0001>
- Cavalli-Sforza, L. L., & Feldman, M. W. (1973). Cultural versus Biological Inheritance: Phenotypic Transmission from Parents to Children (A Theory of the Effect of Parental Phenotypes on Children's Phenotypes). In *Am J Hum Genet* (Vol. 25).
- Cavallisforza, L. L., Piazzat, A., Menozzif, P., & Mountain, J. (1988). Reconstruction of human evolution: Bringing together genetic, archaeological, and linguistic data (origin of modern humans/phylogenetic trees/paleoanthropology). In *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (Vol. 85).
- Contreras-Medina, R. (2006). *LOS MÉTODOS DE ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO Y SU APLICACIÓN A LA DISTRIBUCIÓN DE LAS GIMNOSPERMAS EN MÉXICO* (Vol. 31, Issue 3).
- Cosgrove, D. (2002). *OBSERVANDO LA NATURALEZA: EL PAISAJE Y EL SENTIDO EUROPEO DE LA VISTA*.
- Cosgrove, D. E. (1983). *TOWARDS A RADICAL CULTURAL GEOGRAPHY: PROBLEMS OF THEORY*.
- Creanza, N., Kolodny, O., & Feldman, M. W. (2017). Cultural evolutionary theory: How culture evolves and why it matters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(30), 7782–7789.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1620732114>
- Denby, D. (2005). Herder: Culture, anthropology and the Enlightenment. *History of the Human Sciences*, 18(1), 55–76. <https://doi.org/10.1177/0952695105051126>
- Feldman, M. W., & Laland, K. N. (1996). *Gene-culture coevolutionary theory*.

- Foucault; Michael. (1968). *Las palabras y las cosas una arqueología de las ciencias humanas* (segunda edición 2010).
- Halfpeter, G., En, D., Chan, J., Por, E., Ramírez, M. E., Chang, R. R., Rebolledo, M., & Contenido, G. (1992). *LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA DE IBEROAMÉRICA I* (1st ed.).
- Harrison, P. (2012). *Francis Bacon, Natural Philosophy, and the Cultivation of the Mind*.
- Heidegger, M. (1958). La época de la imagen del mundo. In H. Costres & A. Leyte (Eds.), 1996.
- Jung, C. (1970). Arquetipos e inconsciente Colectivo. In *Jung, Carl*.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J., & Feldmanà, M. W. (2001). *Cultural niche construction and human evolution*.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J., & Myles, S. (2010). How culture shaped the human genome: Bringing genetics and the human sciences together. In *Nature Reviews Genetics* (Vol. 11, Issue 2, pp. 137–148). <https://doi.org/10.1038/nrg2734>
- Margolis, J., Review, B., Kroeber, A. L., & Kluckhohn, C. (n.d.). *Culture; a Critical Review of Concepts and Definitions*. <http://about.jstor.org/terms>
- Mithen, S. (2007). Did farming arise from a misapplication of social intelligence? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 705–718. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.2005>
- Moreno-Mayar, J. V., Vinner, L., de Barros Damgaard, P., de La Fuente, C., Chan, J., Spence, J. P., Allentoft, M. E., Vimala, T., Racimo, F., Pinotti, T., Rasmussen, S., Margaryan, A., Orbegozo, M. I., Mylopotamitaki, D., Wooller, M., Bataille, C., Becerra-Valdivia, L., Chivall, D., Comeskey, D., ... Willerslev, E. (2018). Early human dispersals within the Americas. *Science*, 362(6419). <https://doi.org/10.1126/science.aav2621>
- Ossa, H., Aquino, J., Pereira, R., Ibarra, A., Ossa, R. H., Pérez, L. A., Granda, J. D., Lattig, M. C., Groot, H., de Carvalho, E. F., & Gusmão, L. (2016). Outlining the ancestry landscape of Colombian admixed populations. *PLoS ONE*, 11(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164414>
- Ossa, H., Posada, Y., Trujillo, N., Martínez, B., Loiola, S., Simão, F., Ossa, R. H., Castillo, A., Ibarra, A., Marrugo, J., de Carvalho, E. F., Vargas, C. I., Pereira, R., & Gusmão, L. (2021). Patterns of genetic diversity in Colombia for 38 INDELS used in human identification. *Forensic Science International: Genetics*, 53. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2021.102495>

- Pagel, M. (2017). Darwinian perspectives on the evolution of human languages. *Psychonomic Bulletin and Review*, 24(1), 151–157. <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1072-z>
- Perez, F. (2016). The idea of modern state under the confessional view: Three censorship to “De jure naturae et gentium” (1672) of Samuel Pufendorf. *Revista de Estudios Histórico-Jurídicos*, 421–442.
- Ratzel, F. (1891). *Antropogeographie; druck der union deutsche veriaga gesellschaft in Stuttgart*. <http://books.google.com>
- Simmel, G. (2007). The Philosophy of Landscape. *Theory, Culture & Society*, 24(7–8), 20–29. <https://doi.org/10.1177/0263276407084465>
- Tarazona-Santos, E., Carvalho-Silva, D. R., Pettener, D., Luiselli, D., de Stefano, G. F., Labarga, C. M., Rickards, O., Tyler-Smith, C., Pena, S. D. J., & Santos, F. R. (2001). Genetic Differentiation in South Amerindians Is Related to Environmental and Cultural Diversity: Evidence from the Y Chromosome. In *Am. J. Hum. Genet* (Vol. 68).
- Torres, J., Orozoco, C., Gomez, N., & Alzate, C. (2004). *Cuentos de espantos y otros seres fantasticos de folclor colombiano* (1st ed., Vol. 1).
- Villa, E. (n.d.). *LA LITERATURA ORAL: MITO YY LEYENDAA*.
- Waring, T. M., & Wood, Z. T. (2020). *Cultural inheritance is driving a major transition in human evolution*.
- Waring, T. M., & Wood, Z. T. (2021). Long-term gene-culture coevolution and the human evolutionary transition. In *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 288, Issue 1952). Royal Society Publishing. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0538>
- Whitehead, H., Laland, K. N., Rendell, L., Thorogood, R., & Whiten, A. (2019). The reach of gene–culture coevolution in animals. In *Nature Communications* (Vol. 10, Issue 1). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10293-y>
- Whiten, A. (2019). ES50CH01_Whiten ARjats.cls Cultural Evolution in Animals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2019, 50, 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218>
- Wiesenfeld, S. (1967). Sickle-Cell Trait in Human Biological and Cultural Evolution. In *Phys. Rev* (Vol. 110, Issue 9).

Wilson, E. (2012). *The social conquest of Earth* (Vol. 50).
<https://doi.org/10.5860/CHOICE.50-2648>

Yunis, J. J., Garcia, O., & Yunis, E. J. (2001). *Announcement of population data
Population data on D16S539, D7S820, D13S317, LPL, F13B and D1S80 loci in a
sample of Caucasian-Mestizos from Colombia.* <http://alleyn.eeb.ucon->