

**CARACTERIZACIÓN FILOGENÉTICA DEL ADN MITOCONDRIAL (ADNmt) DE
RESTOS ÓSEOS PROVENIENTES DE 5 POBLACIONES PRECOLOMBINAS DEL
BAJO MAGDALENA, COLOMBIA.**

María Alejandra Coronel Guzmán

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de medicina

Instituto de genética

Bogotá D.C., Colombia

2023

**CARACTERIZACIÓN FILOGENÉTICA DEL ADN MITOCONDRIAL (ADNmt) DE
RESTOS ÓSEOS PROVENIENTES DE 5 POBLACIONES PRECOLOMBINAS DEL
BAJO MAGDALENA, COLOMBIA.**

María Alejandra Coronel Guzmán

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Genética Humana

Director(a):

Lilian Andrea Casas Vargas, M.Sc., Ph.D

Codirector(a):

William Usaquén Martínez, Esp., M.Sc., PhD

Línea de investigación:

Genética de poblaciones y ADN antiguo

Grupo de investigación: genética de poblaciones e identificación

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de medicina

Instituto de genética

Bogotá D.C., Colombia

2023

Dedicatoria

*A Dios, por darme salud, sabiduría y la oportunidad
de desarrollar mi maestría*

*A mis padres por su amor, compañía, apoyo
incondicional, por siempre creer en mí, por ser mi motor de
vida y por ayudarme a cumplir mis metas.*

*A mi hermana, mi confidente y amiga, quien siempre
ha estado conmigo.*

*A mi pareja por su compañía, por disfrutar conmigo
de este hermoso camino y por ser mi compañero de vida.*

*A mis demás familiares y profesores que me
apoyaron y me acompañaron durante esta etapa de mi vida.*

Agradecimientos

En primer lugar, deseo expresar mi agradecimiento a mi directora de esta tesis, Dra. Lilian Andrea Casas, por la dedicación, tiempo y apoyo que ha brindado a este trabajo, por la dirección y el rigor que facilitó el desarrollo del mismo. Gracias por la confianza ofrecida desde que llegué a este proyecto y por guiarme en este campo del ADN antiguo.

Asimismo, agradezco profundamente a mi profesor, el Dr. William Usaquén, quien además es mi codirector de tesis, por sus grandes enseñanzas, paciencia y apoyo académico.

Agradezco a mis compañeros del grupo de Genética de Poblaciones e identificación humana de la Universidad Nacional de Colombia, a Fredy, Diana, Tatiana, por su colaboración y enseñanza.

Agradezco al grupo de antropología biológica de la Universidad Nacional de Colombia, especialmente al Dr. José Vicente Rodríguez por su gran aporte para mi trabajo de grado y agradezco a Germán, a la Dra. Bibiana Cadena y demás integrantes de este maravilloso grupo, quienes además hicieron posible la obtención del material arqueológico para este trabajo.

Agradezco de manera muy especial a Thomaz Pinotti y al Dr Eske Willerslev del Centro de Geogenética de la Universidad de Copenhague, quienes nos impulsaron a incursionar en el desarrollo de técnicas e interpretación de mitogenomas antiguos, adicionalmente, que prestaron sus servicios para llevar a cabo las secuenciaciones.

A Colciencias por financiar este proyecto y al ICAHN por autorizar el uso de las muestras.

Un trabajo de investigación es también fruto del reconocimiento y del apoyo vital que nos ofrecen las personas que nos estiman, sin el cual no tendríamos la fuerza y energía que nos anima a crecer como personas y como profesionales. Gracias a mi familia, a mis padres, a mi hermana y mi esposo, que siempre me han prestado un gran apoyo moral y humano, necesarios en los momentos difíciles de este trabajo y esta profesión, por su comprensión y solidaridad con este proyecto.

Sin su apoyo este trabajo nunca se habría escrito y, por eso, este trabajo es también el suyo. A todos, muchas gracias.

Título:

Caracterización filogenética del ADN mitocondrial (ADNmt) de restos óseos provenientes de 5 poblaciones precolombinas del bajo Magdalena, Colombia.

Resumen:

Los estudios arqueogenómicos indican que el poblamiento de América sucedió hace aproximadamente 16.000 años antes del presente. Adicionalmente, Colombia fue un punto importante de entrada al continente suramericano, y cuenta con limitados estudios que describen su historia genético-poblacional. Las comunidades precolombinas del valle del río Magdalena son de interés a nivel de ADN antiguo, ya que, por su posición geográfica contribuyeron al desarrollo de procesos bioculturales y adaptativos que llevaron a migraciones, relaciones interpoblacionales, diversificación biológica y la colonización hasta el sur del continente.

El objetivo de este estudio es analizar la estructura genética por vía matrilineal de restos óseos del valle del río Magdalena a través del análisis de la región control y genomas completos de ADN mitocondrial.

Se obtuvieron datos de la región control en 11 muestras y 15 genomas mitocondriales de restos óseos precolombinos de la cuenca del río Magdalena, realizando posteriormente, asignación de haplogrupos mitocondriales, diversidad genética, filogenia matrilineal, y su relación entre los haplotipos encontrados a nivel inter e intrapoblacional, a través de los softwares Arlequín, Network y mtPhyl.

Los linajes del ADNmt observados en este grupo poblacional pertenecen a los haplogrupos nativoamericanos A, B, C y D, se lograron definir 9 subhaplogrupos que están relacionados con otras poblaciones antiguas y contemporáneas de América o que, en otros casos, se encuentran aislados y restringidos a poblaciones colombianas y sus zonas fronterizas, las cuales revelan relaciones intra e interpoblacionales y sucesos de contacto importantes.

En conclusión, este reporte de genomas mitocondriales precolombinos del Magdalena complementa las hipótesis arqueológicas del poblamiento suramericano, de los movimientos migracionales, de la diversidad genética y de la historia cultural de estas poblaciones evidenciando linajes fundadores y que se encuentran estrechamente ligados por línea materna con una alta diversidad genética.

Palabras clave:

Poblaciones prehispánicas, ADNmt, ADN antiguo, Valle del Magdalena, restos óseos, poblamiento americano

Title:

Phylogenetic characterization of mitochondrial DNA (mtDNA) of bone remains from 5 pre-Columbian populations from Bajo Magdalena, Colombia.

Abstract:

Archaeogenomic studies indicate that the peopling of America occurred approximately 16,000 years ago before the present. Furthermore, Colombia was an important entry point to the South American continent, and has limited studies that describe its genetic-population history. The pre-Columbian communities of the Magdalena River Valley are of interest at the level of ancient DNA, since, due to their geographical position, they contributed to the development of biocultural and adaptive processes that led to migrations, interpopulation relationships, biological diversification and colonization to the south of the continent.

The aim of this study is to analyze the genetic structure through the matrilineal phylogeny of human skeletons from the Magdalena River Valley through the analysis of the control region and complete mitochondrial DNA genomes.

Data from the control region were obtained in 11 samples and 15 mitochondrial genomes from pre-Columbian dental samples from the Magdalena River Valley, subsequently assigning mitochondrial haplogroups, genetic diversity, matrilineal phylogeny, and their relationship between the haplotypes found at the inter- and intrapopulation, through the Arlequín, Network and mtPhyl software.

The mtDNA lineages observed in this population belong to the Native American haplogroups A, B, C and D, it was possible to define 9 subhaplogroups that are related to other ancient and contemporary populations of America and others, are isolated and restricted to Colombian populations and their border areas, which reveal intra- and inter-population relationships and important contact events.

In conclusion, this report of pre-Columbian mitochondrial genomes from Magdalena complements the archaeological hypotheses of the South American settlement, migratory movements, genetic diversity and cultural history of these populations, evidencing founding lineages that are closely linked by maternal lineage with a high genetic diversity.

Keywords:

Pre-Hispanic populations, mtDNA, ancient DNA, Magdalena River Valley, bone remains, American settlement

TABLA DE CONTENIDO

CAPÍTULO 1.....	13
CONTEXTUALIZACIÓN DEL POBLAMIENTO AMERICANO Y DINÁMICAS POBLACIONALES DESDE LA ANTROPOLOGÍA GENÉTICA.....	13
1.1. Resumen.....	13
1.2. Introducción.....	13
1.3. Evidencia arqueológica: Teorías del poblamiento americano y suramericano.....	15
1.4. El Magdalena como una de las principales rutas de ingreso en Colombia y poblamiento suramericano	19
1.5. Evidencia genética: el ADN mitocondrial	21
1.6. Combinando la evidencia genética y arqueológica.....	25
1.7. Referencias.....	27
CAPÍTULO 2.....	32
ANÁLISIS DE SECUENCIAS DE LA REGIÓN CONTROL DEL ADN MITOCONDRIAL EN RESTOS ÓSEOS ANTIGUOS PROVENIENTES DE LA PARTE BAJA DE LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA	32
2.1. Resumen.....	32
2.2. Introducción.....	33
2.3. Materiales y métodos	34
2.4. Resultados	39
2.5. Discusión.....	53
2.6. Conclusión	56
2.7. Referencias.....	57
CAPÍTULO 3.....	61
ANÁLISIS DE MITOGENOMAS COMPLETOS EN RESTOS ÓSEOS ANTIGUOS DE LA PARTE BAJA DE LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA.....	61
3.1. Resumen.....	61
3.2. Introducción.....	62
3.3. Materiales y métodos	63
3.4. Resultados	67
3.5. Discusión.....	80
3.6. Conclusiones	84

CAPÍTULO 4.....	90
EL VALLE DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA, ANTROPOLÓGICA, CULTURAL Y ÉTNICA: ANTROPOLOGÍA GENÉTICA DEL VALLE DEL MAGDALENA, PERSPECTIVAS FUTURAS Y SU ROL EN LA CONSTRUCCIÓN DE IDENTIDAD CULTURAL	90
4.1. Un recorrido por la época prehispánica del valle cálido del río Magdalena.....	90
4.2. El actual valle del río Magdalena y su identidad cultural.....	97
4.3. ¿por qué no se puede hacer arqueología sin antropología genética?	104
4.4. Conclusiones, limitaciones y perspectivas.....	106
4.5. Referencias.....	107
5. ANEXOS	111

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Beringia oriental durante el Último Máximo Glacial y retirada de las capas de hielo ..	16
Figura 2. Mapa de la migración humana a lo largo de la historia	18
Figura 3. Cuenca del Valle del Magdalena en Colombia (López, 2021)	21
Figura 4. Representación esquemática de la estructura del ADNmt	22
Figura 5. Mapa de migraciones humanas y patrón geográfico de los haplogrupos mitocondriales y su temporalidad, sustento de la “Eva mitocondrial”	24
Figura 6. Mapa de Colombia indicando la posición geográfica del bajo Magdalena y ampliación del bajo Magdalena indicando grupos indígenas, sitios arqueológicos y el número de muestras analizadas por cada lugar	35
Figura 7. Fotografías de algunas piezas dentales de los individuos del Bajo Magdalena de este estudio	37
Figura 8. Distribución de frecuencias de los haplogrupos en la población analizada.....	42
Figura 9. MVSP-PCA a partir de matriz de distancias F_{ST}	46
Figura 10. Análisis Filogenético tipo Network del haplogrupo A2. Comparación secuencias de otras poblaciones en el continente americano.	47
Figura 11. Análisis Filogenético tipo Network del haplogrupo B2. Comparación secuencias de otras poblaciones en el continente americano.	49
Figura 12. Análisis Filogenético tipo Network del haplogrupo C1c. Comparación secuencias de otras poblaciones en el continente americano.	50
Figura 13. Análisis Filogenético tipo Network del haplogrupo D1. Comparación secuencias de otras poblaciones en el continente americano.	51
Figura 14. Distribución de haplogrupos según EMPOP. a. Distribución haplogrupo A2 b. Distribución haplogrupo B2 c. Distribución haplogrupo C1c d. Distribución haplogrupo D1	52
Figura 15. Distribución de subhaplogrupos de este estudio según EMPOP. a. Distribución subhaplogrupo B4b b. Distribución haplogrupo C1c3.....	53
Figura 16. Mapa de Colombia que muestra sus departamentos y el río Magdalena.....	56
Figura 17. Subregiones del río Magdalena.....	64
Figura 18. Frecuencias de haplogrupos de ADNmt para las poblaciones analizadas en el Magdalena y se indican los subhaplogrupos encontrados.....	69
Figura 19. Árbol filogenético de asignación de haplogrupos con el software Haplogrep	70
Figura 20. Árbol filogenético de Máxima Parsimonia (MP) con secuencias completas de ADNmt pertenecientes al haplogrupo A2.	72
Figura 21. Árbol filogenético de Máxima Parsimonia (MP) con secuencias completas de ADNmt pertenecientes al haplogrupo B2.	74
Figura 22. Distribución de haplogrupos C1b y C1c encontrados en EMPOP	76
Figura 23. Árbol filogenético de Máxima Parsimonia (MP) con secuencias completas de ADNmt pertenecientes al haplogrupo C1.	77
Figura 24. Árbol filogenético de Máxima Parsimonia (MP) con secuencias completas de ADNmt pertenecientes al haplogrupo D1.	79

Figura 25. cráneo dolicocefalo de la Jagua-Alto Magdalena en el periodo Precerámico	91
Figura 26. Entierro en El Salado, Magdalena, con punta de proyectil en espina lateral de bagre incrustada en el codo izquierdo.	95
Figura 27. Morfología de cráneos del periodo tardío (braquicéfalos)en El Salado-Bajo Magdalena	96
Figura 28. Morfología de cráneos del periodo tardío (braquicéfalos)de los individuos 02 y 05 de Agua de Dios-Alto Magdalena.....	97
Figura 29. Fémur del individuo 5 de San Pedro (Sucre)-Bajo Magdalena	97
Figura 30. Fémur del individuo HF10 de Montes de María-Bajo Magdalena, mostrando osteomielitis	97
Figura 31. Sitios arqueológicos y grupos étnicos en el Magdalena Medio.	102
Figura 32. . Sitios arqueológicos y grupos étnicos en el Bajo Magdalena.....	104

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Primers para la amplificación de la región control del ADNmt en muestras degradadas	38
Tabla 2. Muestras amplificadas y secuenciadas.....	41
Tabla 3. Parámetros de diversidad basados en las secuencias de región control del ADNmt de 15 poblaciones americanas incluidas las de este estudio	43
Tabla 4. Matriz de valores de subestructura FST obtenido al comparar las muestras de este estudio con 14 poblaciones americanas	45
Tabla 5. Información de las muestras analizadas y sus respectivos haplogrupos	68
Tabla 6. Estimación de TMRCA de los ancestros comunes de los haplogrupos encontrados en el presente estudio	80
Tabla 7. Poblaciones de referencia utilizadas para los análisis del capítulo 2	112
Tabla 8. Muestras de referencia utilizadas para los análisis de árboles filogenéticos de Máxima Parsimonia en el capítulo 3	135

ABREVIATURAS Y SIGLAS

A.P.: antes del presente

a.C.: Antes de Cristo

ADNmt: ADN mitocondrial

d.C.: Después de Cristo

HVR (Hypervariable Region): región hipervariable

np (nucleotide position): posición nucleotídica

n.d.: no determinado

NGS (next generation sequencing): Secuenciación de próxima generación

Ky: miles de años

PCR (Polymerase chain reaction): Reacción en cadena de la polimerasa

RC: Región control

CAPÍTULO 1

CONTEXTUALIZACIÓN DEL POBLAMIENTO AMERICANO Y DINÁMICAS POBLACIONALES DESDE LA ANTROPOLOGÍA GENÉTICA

1.1. Resumen

El poblamiento americano, ha sido un tema de amplia controversia, sin embargo, algunas publicaciones y teorías han permitido inferir que el poblamiento de América fue producto de múltiples oleadas migratorias de poblaciones asiáticas que comenzaron hace más de 16.000 años (Llamas et al., 2016; Salzano & Sans, 2014). Los avances en biología molecular y en genética de poblaciones, han contribuido de manera integral con otras disciplinas académicas y científicas como la arqueología, la antropología biológica y la antropología genética.

Por su parte, el ADN mitocondrial (ADNmt) es un marcador genético ampliamente utilizado para la comprensión del poblamiento americano.

En este capítulo, se presenta una contextualización de las dinámicas poblacionales que permitieron el poblamiento americano y la posterior aparición de grupos poblacionales representativos de la época prehispánica que podrán ser descritos desde la genética antropológica y los marcadores genéticos de ADN mitocondrial.

Finalmente, se resaltarán la importancia de la cuenca del río Magdalena, que por su posición geográfica en Colombia fue un corredor importante en el poblamiento de América del sur. Esta exploración, permite entender su importancia como corredor geográfico y como escenario de procesos bioculturales y adaptativos que llevaron a migraciones y relaciones interpoblacionales ampliando la diversificación biológica de la población hasta el sur del continente.

PALABRAS CLAVE: poblamiento americano, ADN mitocondrial, cuenca del río Magdalena.

1.2. Introducción

América fue el último continente poblado por humanos modernos. La llegada y diversificación de los seres humanos al continente americano es un tema de investigación de interés permanente, su llegada, las rutas de migración, sus orígenes y cómo exploraron y se establecieron en diversos entornos ambientales. Numerosos hallazgos arqueológicos en los últimos años han llevado a una

reevaluación del momento de las primeras ocupaciones, antes de la cultura Clovis hace 13.000 años A.P. (Nesheva, 2014).

En los primeros estudios se afirmó que los pobladores entraron en América al final del Pleistoceno (Llamas et al., 2016). Ya que según los análisis por radiocarbono de los primeros sitios y los hallazgos de puntas de proyectil de Clovis de ~13.000 años de antigüedad asociadas con restos de mamut representaron las primeras personas en ingresar al continente (Waters et al., 2020). Posteriormente, estos reportes empezaron a cobrar menos importancia con el descubrimiento de artefactos que datan de hace aproximadamente 14,2 mil años (ka) en el sitio de Monte Verde en el sur de Chile (Dillehay et al., 2015). Sin embargo, en los últimos 30 años se ha visto un número creciente de sitios que proporcionan evidencia de ocupación temprana de América hace ~15,5 y ~14 ka.(Waters, 2019).

Diversas áreas del conocimiento han estado implicadas en la comprensión y exactitud de estos hallazgos, principalmente la genética, la geología, la antropología y arqueología (De Saint Pierre et al., 2012). La investigación genética, especialmente la investigación genómica durante los últimos 5 años, también apunta a probables fechas anteriores para las poblaciones fundadoras que se extendieron desde Beringia hace unos 15.000 años. Abordar estas preguntas es clave para comprender el desarrollo de las culturas indígenas prehistóricas y contemporáneas posteriores (Potter et al., 2018).

La genética es una herramienta muy importante en esta comprensión y permite complementar las hipótesis acerca de los orígenes y la historia de la población de los primeros americanos apoyando o refutando las diferentes interpretaciones arqueológicas, geológicas y etnográficas (Greenberg et al., 1986).

Los estudios genéticos se concentraron primero en el análisis de la región hipervariable del ADN mitocondrial, pero en los últimos años, los avances tecnológicos han permitido la reconstrucción de genomas prehispánicos (Brandini et al., 2018a; Cabrera et al., 2018; Fortes & Paijmans, 2015; Fregel et al., 2019). Estos estudios genómicos han demostrado que los primeros americanos fueron el resultado de una mezcla ancestral del este de Asia y del norte de Eurasia, posteriormente, esta población fundadora se dirigió al este de Beringia y, después viajó al sur de las capas de hielo continentales que cubren Canadá hace ~ 17,5 y ~ 14,6 ka (Nesheva, 2014)

Por otro lado, los estudios genéticos de los pueblos indígenas contemporáneos y antiguos revelan una visión de la ascendencia de los primeros humanos que se asentaron en las Américas, proporcionando estimaciones de edad para el momento del contacto, la divergencia y la migración de la población (Dulik et al., 2012; Silva et al., 2002).

Estos estudios demostraron que los pueblos indígenas contemporáneos habían descendido de solo cinco linajes maternos (haplogrupos A, B, C, D y X) (Gómez-Gutiérrez, 2018). Y que, además, esta población fundadora proveniente de Asia, experimentó un cuello de botella genético en el que un pequeño número de personas con una diversidad genética limitada dio lugar a todos los pueblos indígenas que ocuparon el continente antes de la llegada de los europeos. Además, los análisis de ADNmt sugirieron que la población de origen de la que se derivaron los primeros americanos se había aislado de los linajes asiáticos, probablemente en el este de Beringia, antes de que se dispersaran hacia el sur. Después un pequeño grupo de esta población, atravesó las capas de hielo continentales de Canadá, sucesivo de la exploración y dispersión hacia América del Norte, Central y del Sur (Harney et al., 2019).

1.3. Evidencia arqueológica: Teorías del poblamiento americano y suramericano

Los pueblos encontrados cuando los europeos desembarcaron en América en el siglo XVI tenían una amplia historia milenaria con diferentes niveles de desarrollo cultural, y descendientes de cazadores y recolectores nómadas que llegaron hace aproximadamente 20 mil años atrás (Dillehay, 2009).

Los primeros hallazgos arqueológicos fueron las puntas de proyectil Clovis después del descubrimiento del “Hombre de Folsom” en 1920s., que generaron la teoría de “Clovis Primero” y que estaba asociado principalmente a restos de huesos extintos de megafauna (Waters & Stafford, 2014). Los datos de radiocarbono sugerían una edad aproximada de 13,6 a 15,5 Ka (kiloaños ó miles de años antes del presente A.P.). Sin embargo, esta teoría fue contradicha por los hallazgos en Monte Verde (Chile), que fue datado en 14,2 a 13,9 Ka AP, con nuevas evidencias de dataciones entre 18,5 y 14,5 Ka AP 15, lo que puso en evidencia que los primeros pobladores llegaron a Norte y Suramérica en los tiempos Pre- Clovis (Dillehay et al., 2015).

Existen diversas teorías del poblamiento americano que han sido refutadas o aprobadas por otras. El antropólogo checo-norteamericano Alex Hrdlicka, describió una teoría de migración asiática, que sin duda ha sido la más aprobada e instaurada hasta la actualidad. Según Hrdlicka, los primeros pobladores de América fueron los cazadores paleomongoloides asiáticos que ingresaron por el Estrecho de Bering, a fines de la glaciación de Winsconsin, del periodo Pleistoceno tardío (Era del Hielo). Las oleadas migratorias habrían ingresado por el valle de Yucón de Alaska, en Norteamérica, para después dispersarse por el resto del continente (Figura 1) (De Saint Pierre et al., 2012).

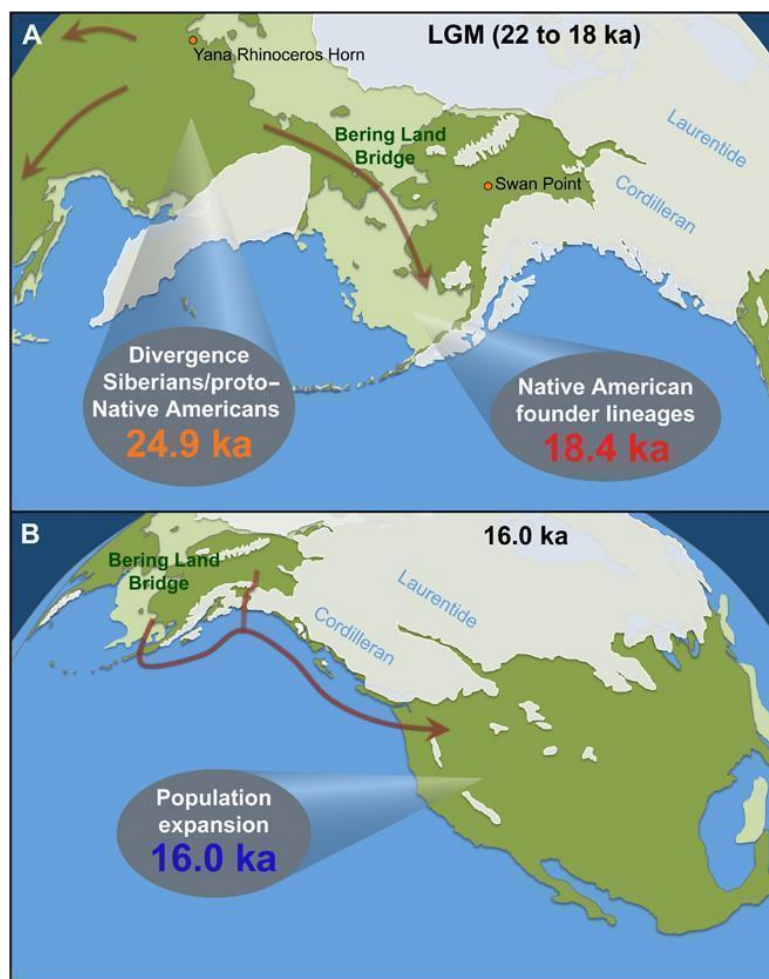


Figura 1. Beringia oriental durante el Último Máximo Glacial y retirada de las capas de hielo
FUENTE: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4820370/>

La teoría migracionista asiática se fundamenta en semejanzas físicas entre los asiáticos y amerindios: cabellos lacios y oscuros, ojos con pliegue mongólico, pómulos anchos y salientes, dientes en forma de pala, rareza de pilosidad en la cara. También señaló la famosa “mancha

mongólica”, una pigmentación verdosa congénita que tienen los asiáticos e indígenas americanos al nacer y que desaparece con el paso de los años (de Saint Pierre et al., 2012). Hrdlicka era partidario del origen monoracial del poblamiento de América. Según él, entre los indios de América (mayas, quechuas o patagones) hay un conjunto de caracteres comunes que sugieren un origen común general.

Las diferentes dinámicas espacio-temporales permitieron que la población se subestructurara y emergieran dentro de Siberia y Beringia diferentes fuentes de ancestría, transmitiendo esta información genética a los nativos americanos en esta misma localización geográfica a través del tiempo (de Saint Pierre et al., 2012; Watson, 2017).

La ruta de migración asiática es bien aceptada por la comunidad científica, sin embargo, esta teoría ha sido criticada por sus principales contradictores Paul Rivet y Mendes Correa, quienes consideran que fuera de los Mongoloides, también llegaron otros grupos paleolíticos, como melanesios y australianos (Hrdlička, 1935). Según el antropólogo Rivet, quien estudió los grupos sanguíneos, tuvo en cuenta rasgos biofísicos, datos culturales y lingüísticos, tanto de los asiáticos, como de los americanos y oceánicos, que le permitieran reconstruir las posibles rutas migratorias y concluyó que el poblamiento americano tuvo oleadas migratorias por estrecho de Bering y otras a través del océano Pacífico (Davis & Madsen, 2020).

Mendes Correa estudió en la década de 1920, a los nativos de la Patagonia y la Tierra del Fuego (Onas, Kon, Tehuelches, Alakalufes y Yagán) encontrando similitudes físicas, lingüísticas y etnográficas con los aborígenes australianos, entre las que se encontraban el grupo sanguíneo, las formas craneales, la resistencia al frío, palabras comunes, uso de mantos de piel, chozas en forma de colmena, el uso del boomerang, el zumbador o churinga, un instrumento musical de uso ritual con modelos muy idénticos en ambas regiones (E Silva et al., 2021). Todas estas teorías se ven reflejadas en la figura 2.

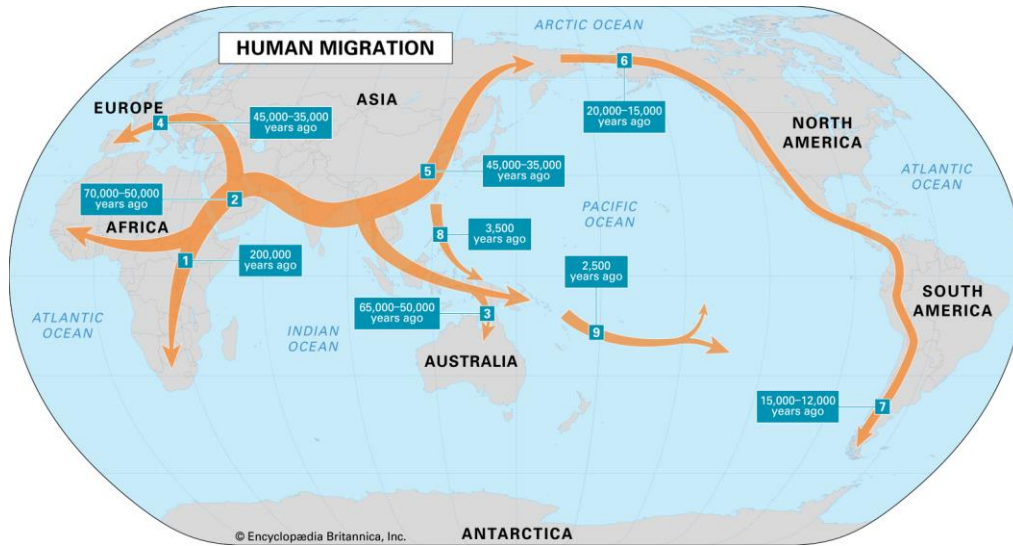


Figura 2. Mapa de la migración humana a lo largo de la historia
FUENTE: <https://www.britannica.com/topic/Homo-sapiens/Bodily-structure>

También se tiene en cuenta la teoría microevolucionista, la cual postula que, a causa de diferentes efectos evolutivos sistemáticos y culturales, se dio origen a cambios morfológicos in situ en América (González-José, 2011).

Se ha observado que los cambios morfológicos de los primeros pobladores fueron originados por agentes microevolutivos como la deriva, flujo de genes y quizás una selección direccional entre los Paleoamericanos y los nativos americanos modernos (González-José, 2011). Se considera que el modelo del poblamiento americano tuvo un origen único para todos los nativos americanos con niveles altos de heterogeneidad morfológica interna, además de una evolución local, con una persistencia de flujo génico entre poblaciones asiático-americanas que habitan en las regiones árticas extremas explicando la posible forma craneofacial observada (Hubbe et al., 2015; Schuenemann et al., 2017).

Las primeras llegadas humanas a América del Sur se vieron obligadas geográficamente a pasar por el cuello de botella formado por el istmo de Panamá y la Puerta del Darién a finales del Pleistoceno (15.000-10.000 AP). La explotación de plantas del Pleistoceno tardío que brindan información sobre la subsistencia humana temprana en el bosque tropical, las temperaturas y precipitaciones que favorecerían un paisaje de arbustos espinosos. Los ensamblajes líticos recuperados en Panamá, incluidos Clovis de cintura y puntas de cola de pez, indican la importancia de la caza como una

actividad de subsistencia, con herramientas similares utilizados en América del Norte y del Sur que se asocian con una variedad de restos de fauna, desde pequeños mamíferos a megafauna ahora extinta. Se ha demostrado que hubo una gran transferencia de conocimiento y tecnología entre Centro y Sudamérica en ambas direcciones, con cultivos importantes, tecnología lítica y poblaciones humanas genéticas moviéndose en ambas direcciones (Lohse et al., 2014).

Al ingresar a América del Sur, hubo una amplia diversidad de paisajes. Las costas, las sabanas, los bosques húmedos de las tierras bajas y los Andes ascendentes ofrecen distintas opciones de paisaje para los colonos migratorios. Colombia se puede dividir en cinco regiones biogeográficas: Pacífico, Caribe, Andina, Orinoco y Amazonas, cada una caracterizada por ecosistemas distintos (Robinson et al., 2021).

Colombia constituye una de las zonas geográficas con mayor riqueza arqueológica en el continente americano, característicos de las principales comunidades prehispánicas, los cuales han permitido realizar algunas aproximaciones sobre los estilos de vida, culturales y sociales de los primeros pobladores colombianos (Robinson et al., 2021).

1.4. El Magdalena como una de las principales rutas de ingreso en Colombia y poblamiento suramericano

El río Magdalena, se ubica a lo largo de Colombia (noroccidente de Suramérica) tiene una longitud de 1.538 km, su nacimiento se da en el macizo colombiano y desemboca en el mar Caribe, siendo uno de los diez ríos más caudalosos del mundo. Su curso que constituyó la principal vía de comunicación entre el exterior marítimo y el interior andino, era navegable prácticamente hasta Girardot. Su cuenca ocupa el 24% del territorio continental del país, y en ella se encuentran 11 departamentos de Colombia: Magdalena, Atlántico, Bolívar, Cesar, Antioquia, Santander, Boyacá, Cundinamarca, Caldas, Tolima, y Huila, en los cuales vive el 80 % de la población colombiana actualmente. De acuerdo con los ecosistemas que abarca, se divide en tres grandes sectores: el Alto Magdalena comprende desde su nacimiento en el páramo de las Papas y la laguna del Buey, hasta el salto de Honda; el Magdalena Medio se extiende hasta las bocas del río Carare; desde este lugar hasta su desembocadura en Bocas de Ceniza se denomina Bajo Magdalena (IGAC, 1989).

El río Magdalena, gracias a su posición geográfica entre las ramas andinas del norte de Sudamérica, fue desde tiempos precolombinos ruta de incursión hacia el interior de Colombia y seguramente hacia el sur de la misma como Ecuador (Figura 3).

El bajo Magdalena, que abarcó sitios arqueológicos que fueron muy importantes en la época prehispánica; tales como, El Copey (Cesar), Calenturitas (Becerril), Plano Bonito Simití (Bolívar), San Pedro (Sucre), Carmen de Bolívar (Bolívar), Ovejas (Sucre), Magangué (Bolívar), Turbana (Bolívar), El Salado (Salamina, Magdalena), constituyó una barrera geográfica insuperable por la existencia de pantanos, ciénagas y por la fuerza del río en su desembocadura que empuja las embarcaciones mar adentro. Los pobladores que migraron desde Panamá se remontaron por el sur, ascendieron a los Andes Orientales donde se asentaron y dieron lugar al tipo paleoamericano chibchoide y de esos paleoamericanos se habrían desprendido los ancestros de las poblaciones del sur del Alto Magdalena y Alto Cauca. En algún momento posterior traspasaron a la banda oriental del río Magdalena y se dirigieron hacia el este, sur y norte; en la Sierra Nevada de Santa Marta se refugiaron y se aislaron, todos ellos con una constitución genética con predominancia de los haplogrupos del ADNmt A2 y B2 (Rodríguez, 2020). Este origen común facilitó los contactos de intercambio entre el valle del río Magdalena y la sabana de Bogotá desde la etapa de cazadores-recolectores hasta la llegada de los españoles (Noguera-Santamaría et al., 2015).

Los sitios arqueológicos en el Valle del Magdalena presentan diferentes contextos en relación con la ubicación geográfica, que consisten en la sección baja, media y alta de la cuenca. En el Magdalena se han encontrado sitios arqueológicos como el Parque arqueológico San Agustín – Huila que se encuentra ubicado entre en los municipios de San Agustín, Salado Blanco y San José De Ismos en el departamento del Huila, con proximidad a la cuenca alta del río Magdalena, río que ha sido corredor humano y comercial y ha servido para la formulación de algunas teorías de poblamiento de la zona sur del país (ICANH Instituto Colombiano de Antropología e historia., 2019).

El parque fue fundado en 1935 y es declarado en 1995 patrimonio de la humanidad por la Unesco al ser la necrópolis más grande descrita en el mundo, en donde se ha encontrado evidencia de épocas que van desde la era arcaica, periodo formativo superior, periodo superior, periodo clásico regional y periodo reciente (desde el 3000 a.C hasta la conquista española) (ICANH Instituto Colombiano de Antropología e historia., 2019).



Figura 3. Cuenca del Valle del Magdalena en Colombia (López, 2021)

1.5. Evidencia genética: el ADN mitocondrial

Las mitocondrias son estructuras extranucleares que se encuentran en el citoplasma de las células. Tienen un genoma pequeño, independiente del ADN nuclear, denominado ADN mitocondrial (ADNmt). El ADNmt está constituido por 16569 pares de bases, son moléculas circulares de doble hebra que está constituida por una región codificante y una no codificante, también llamada “D-Loop” o región hipervariable que contiene 1121pb (Figura 4), con un alto número de copias (1.000 y 10.000) y una mayor importancia evolutiva en comparación (Nesheva, 2014) con el ADN nuclear. Estas propiedades, permiten obtener abundante ADNmt para su análisis. Tienen una herencia uniparental específica por vía materna, debido a que las pocas mitocondrias del espermatozoide que pueden entrar al ovocito durante la fertilización son eliminadas por un mecanismo dependiente de ubiquitina, motivo por el cual, el ADNmt es útil para rastrear el parentesco matrilineal en muchas generaciones, para determinar el origen de diferentes poblaciones y que ha sido objeto de estudio en diferentes campos como la antropología evolutiva, la genética de poblaciones, la genética médica, la genealogía genética y la ciencia forense (Amorim et al., 2019).

El ADNmt no sufre procesos recombinantes y sus variantes se deben solo a mutaciones. Este ADN se caracteriza por una alta tasa de mutación que permitió la acumulación de polimorfismos específicos de la mutación, especialmente las transiciones, que surgieron aproximadamente al mismo tiempo, cuando las personas habitaban diferentes regiones del mundo. Estas mutaciones forman grupos de haplotipos estables y se conocen como haplogrupos. Los haplogrupos de ADN mitocondrial tienden a estar restringidos geográficamente y se utilizan para distinguir genéticamente las poblaciones (Nesheva, 2014).

La parte más variable del ADNmt es la región de control o región hipervariable (D-lopp, bucle D). Es la parte no codificante más grande del mtDNA y juega un papel en la regulación y el inicio de la replicación y transcripción. Las secuencias más polimórficas en la región de control son el segmento I hipervariable y el segmento II hipervariable (HVS I y HVS II, respectivamente). Son objeto de numerosos estudios e investigaciones sobre las raíces de las poblaciones y la evolución humana (Amorim et al., 2019).

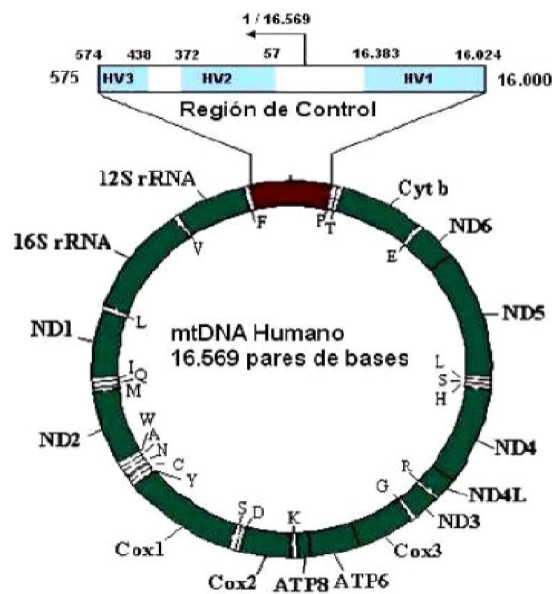


Figura 1: Diagrama del genoma mitocondrial. Fuente: Leiva, 2010.

Figura 4. Representación esquemática de la estructura del ADNmt.

FUENTE: http://libro de los cromosomas-%C2%B7-mitocondrias-y- adn-mitocondrial_11223/

Los datos de variación del mtDNA se pueden utilizar para crear árboles genealógicos que contienen información sobre el orden de los procesos evolutivos en el espacio y el tiempo. La evolución del ADNmt ha influido significativamente a rastrear los antepasados de los humanos modernos hasta

sus raíces en África y su posterior distribución en el mundo. Se determinó que la Eva mitocondrial vivió en el África subsahariana hace 200.000 años y posteriormente se generaron procesos migratorios fuera de África que datan de hace 55.000 a 85.000 años (Nesheva, 2014).

Las variaciones de ADNmt humano se registran alineando las secuencias de ADNmt con la secuencia de referencia de Cambridge revisada (rCRS). El rCRS es la versión corregida del primer genoma de ADNmt completamente secuenciado y pertenece al haplogrupo H. El CRS fue creado en 1981 (Anderson, S., Bankier, A. T., Barrell, B. G., De Bruijn, M. H., Coulson, A. R., Drouin, J., Eperon & Al., 1981) y revisado en 1999 (Andrews et al., 1999). Por primera vez, el ADNmt se secuenció durante la década de 1970 a partir de un grupo dirigido por el Dr. Fred Sanger en la Universidad de Cambridge, Cambridge, Cambridgeshire, Reino Unido (Andrews et al., 1999).

Los haplogrupos de ADNmt más antiguos se encuentran en África y fueron los haplogrupos L1, L2 y L3, que dieron lugar a otros macro-haplogrupos y ramas del árbol filogenético durante las olas migratorias de África en todo el mundo. El haplogrupo L3 es ancestral de los macro-haplogrupos M y N. Surgieron en el noreste de África y se extendieron a Europa y Asia. Los haplogrupos H, I, J, N1b, T, U, V, W y X se derivan del haplogrupo N y, en la actualidad, comprenden la mayoría de los ADNmt en Europa. Los haplogrupos asiáticos A, B, C, D, F y G derivados de M y N. Los haplogrupos A, B, C y D son frecuentes entre los nativos americanos (Zheng et al., 2012) (Figura 5).

Según los datos del ADNmt, la diversidad genética de los nativos americanos modernos fue dada por 5 haplogrupos mitocondriales (A, B, C, D y X), y por dos haplogrupos para el cromosoma-Y (C y Q). Todos estos haplogrupos han sido encontrados en muy diversas poblaciones de América. El haplogrupo X se encuentra distribuido principalmente en Norteamérica y hasta el momento no ha sido reportado en el resto del continente (Dulik et al., 2012).

En la actualidad, se han descrito linajes Pan-Americanos entre los que se encuentran A2, B2, C1b, C1c, C1d y D1. Algunos como A2a, A2b, C4c, D2a, D3, D4e1, X2a y X2g, han sido restringidos a Norteamérica, y otros han sido encontrados exclusivamente en poblaciones ubicadas en la parte más meridional de América del Sur, entre los que están B2l, D1g, C1b13 y D4h3a5 (Brandini et al., 2018).

Los datos genéticos permiten hipotetizar que hubo una migración desde Beringia hace aproximadamente 20 a 12 Ka a lo largo de la costa Pacífica ó a lo largo de una ruta interior. Este modelo ha sido basado en análisis de la distribución de haplogrupos “raros” como es el caso del D4h3 que se encuentra distribuido principalmente en las regiones a lo largo de la costa pacífica desde Norteamérica hasta Suramérica, mientras que el X2a está descrito solamente en población del Noreste de Norte América (Perego et al., 2009).

Otros estudios describen múltiples migraciones a lo largo de la costa Pacífica y al interior del continente, en donde el poblamiento de América fue dado por una expansión gradual de la población a medida que se trasladaban a Beringia. Después de un largo período de cambios menores en el tamaño de la población en la Gran Beringia, los Amerindios se expandieron rápidamente hacia las Américas hace 15.000 años, a través de un corredor interior libre de hielo a lo largo de la costa. Esta rápida colonización del Nuevo Mundo fue lograda por un grupo fundador con un tamaño de población eficaz de <1.000 – 5.400 individuos (Kitchen et al., 2008).

Haplogrupos como A2ad en Suramérica, han sugerido que los patrones de diversidad del subcontinente reflejan un asentamiento inicial rápido y una diferenciación temprana en pequeños grupos que migraron desde Centroamérica, atravesando el istmo de Panamá hace alrededor de 15 a 13,5 ka (Perego et al., 2012).

Recientes trabajos han mostrado que posterior a su entrada se han documentado múltiples episodios de flujo génico entre los Andes y la Amazonia, con impacto en ambas regiones.

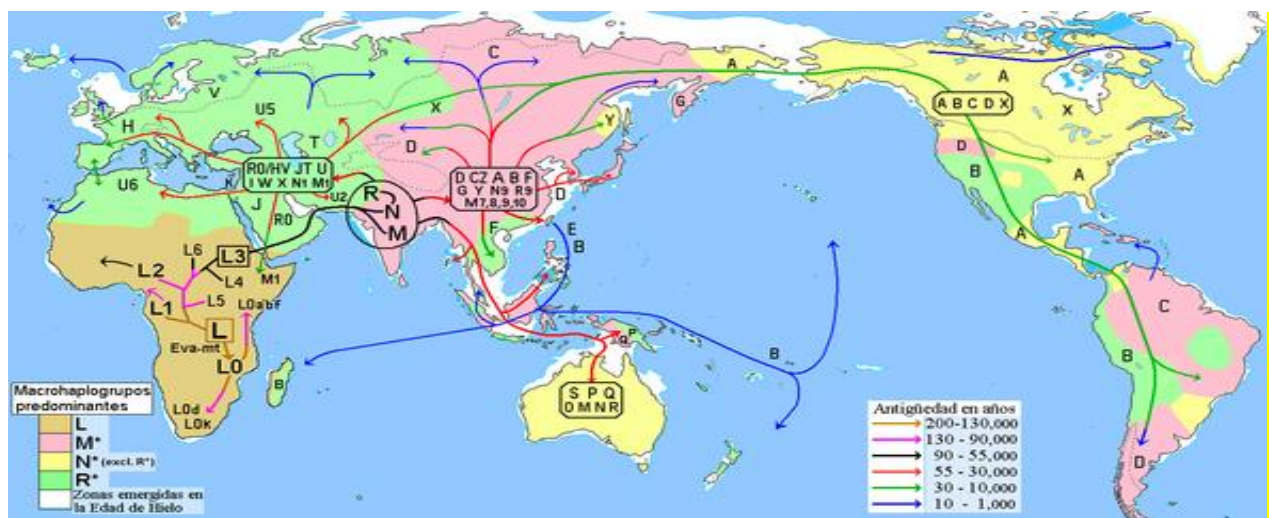


Figura 5. Mapa de migraciones humanas y patrón geográfico de los haplogrupos mitocondriales y su temporalidad, sustentado de la “Eva mitocondrial”

FUENTE:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Human_migrations_and_mitochondrial_haplogroups.PNG

1.6. Combinando la evidencia genética y arqueológica

Los avances tecnológicos permitieron la recuperación de secuencias de ADN de especímenes de museos, hallazgos arqueológicos y restos fósiles. Ésta es la base inicial de la investigación del ADN antiguo (ADNa). Los análisis y comparaciones de ADNmt antiguo y moderno pueden proporcionar pruebas del origen de la población y los procesos de migración. En 1983, Higuchi *et al.* en Berkeley, CA, EE. UU., extrajo y secuenció por primera vez con éxito ADNmt antiguo de músculo seco, un espécimen de museo de 150 años de antigüedad de quagga, una especie parecida a la cebra (Nesheva, 2014).

En análisis paleogenéticos, los científicos secuenciaron los fragmentos hipervariables de ADNmt extraídos de restos esqueléticos recuperados de sitios arqueológicos, compararon los resultados con datos de la literatura y clasificaron los ADNmt en líneas maternas según el polimorfismo de secuencia. La estructura genética, los orígenes, los cambios evolutivos, las rutas de migración de los pueblos antiguos podrían entenderse más claramente. La mayoría de los análisis para rastrear los movimientos humanos antiguos y obtener fechas para la prehistoria genética se realizan ahora de forma rutinaria. Su idea principal es crear una cronología que vincule a los seres humanos contemporáneos vivos con sus antepasados (Nesheva et al., 2015).

Los desarrollos de las técnicas moleculares y la aparición de la secuenciación de nueva generación han permitido ampliar el análisis de las secuencias de ADN mitocondrial de las secuencias de las regiones hipervariables al mitogenoma completo, llevando a la caracterización de haplotipos asociados a sublinajes amerindios específicos, permitiendo el análisis poblacional migratorio con mayor resolución (Fregel et al., 2019).

Perego et al., 2009 caracterizó dos posibles rutas geográficas a partir de análisis filogeográfico de los sublinajes D4h3 y X2a, revelando dos vías migratorias desde Beringia durante el paleoindio (15 mil a 17 mil años), donde el subhaplogrupo D4h3 migró a lo largo de la costa pacífica mientras que X2a ingresó al continente por la región de Laurentides y la región montañosa cubierta de hielo (Perego et al., 2009).

En 2012, describió los sublinajes mitocondriales A2af y A2ad específicos del pool genético nativo americano al estar concentrados principalmente en la región de Centroamérica y que posiblemente se habrían originado en dicha región hace 15 mil a 19 mil años (Perego et al., 2012).

Lindo et al., 2017 mediante el estudio de ADN antiguo logró caracterizar los sublinajes D4h3a y X2a presentes en restos humanos de hace 10300 y 8545 años, linajes que se han mantenido en el tiempo y se han descrito en población contemporánea de Norteamérica, confirmando una continuidad genética mitocondrial de aproximadamente 10 mil años (Lindo et al., 2017).

La evidencia antes citada refleja los avances en las metodologías moleculares y analíticas, los cuales han permitido describir sublinajes específicos de los macrohaplogrupos, linajes que se han asociado a procesos migratorios puntuales logrando una reconstrucción histórica más detallada de los primeros pobladores en América y sus dinámicas poblacionales.

El principal problema con la autenticidad del ADN es la contaminación con ADN exógeno, en su mayoría contemporáneo; daños post mortem; errores durante el trabajo en los múltiples procesos independientes de amplificación y secuenciación; degradación y bajo número de copias de ADNmt parcialmente conservado. Estos problemas son motivo suficiente para crear criterios para trabajar con muestras antiguas (Winters et al., 2011).

La recuperación de ADNmt de muestras humanas antiguas no siempre tiene éxito debido al deterioro y la contaminación del ADN. Por lo general, solo se pueden recuperar fragmentos cortos de ADN de estos antiguos especímenes. Aunque el ADN antiguo proporcionó una cantidad limitada de datos en el pasado, es el principal recurso para obtener información directa sobre nuestros antepasados antiguos (Rizzi et al., 2012).

Como se describió en la sección anterior, en la era anterior a NGS, la PCR y la secuenciación de Sanger eran las principales herramientas disponibles para analizar muestras de ADN antiguas. El desarrollo de la electroforesis en gel (electroforesis capilar) y la automatización de reacciones, carga de gel y detección de señales permitieron que la metodología Sanger se convirtiera en el estándar de oro para la secuenciación de ADN. A pesar de estas características, la secuenciación de Sanger tiene un rendimiento bajo y, en consecuencia, es costosa para la secuenciación a gran escala. Además, la preparación y amplificación de bibliotecas tienen una eficacia baja y son pasos que requieren mucho tiempo. Con el ADN antiguo, estos inconvenientes son aún más críticos y el

desarrollo de NGS ha abierto nuevas posibilidades y ha ampliado el campo de aplicaciones (Rizzi et al., 2012).

1.7. Referencias

- Amorim, A., Fernandes, T., & Taveira, N. (2019). Mitochondrial DNA in human identification: A review. *PeerJ*, 7. <https://doi.org/10.7717/peerj.7314>
- Anderson, S., Bankier, A. T., Barrell, B. G., De Bruijn, M. H., Coulson, A. R., Drouin, J., Eperon, I. C., & Al., E. (1981). Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290(5806), 457–465. <https://doi.org/10.1038/290457a0>
- Andrews, R. M., Kubacka, I., Chinnery, P. F., Lightowers, R. N., Turnbull, D. M., & Howell, N. (1999). Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nature Genetics*, 23(2), 147. <https://doi.org/10.1038/13779>
- Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into South America according to mitogenomes. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2), 299–311. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx267>
- Cabrera, V. M., Marrero, P., Abu-Amero, K. K., & Larruga, J. M. (2018). Carriers of mitochondrial DNA macrohaplogroup L3 basal lineages migrated back to Africa from Asia around 70,000 years ago. *BMC Evolutionary Biology*, 18(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1211-4>
- Davis, L. G., & Madsen, D. B. (2020). The coastal migration theory: Formulation and testable hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 249, 106605. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106605>
- De Saint Pierre, M., Bravi, C. M., Motti, J. M. B., Fuku, N., Tanaka, M., Llop, E., Bonatto, S. L., & Moraga, M. (2012). An alternative model for the early peopling of Southern South America revealed by analyses of three mitochondrial DNA haplogroups. *PLoS ONE*, 7(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043486>
- de Saint Pierre, M., Gandini, F., Perego, U. A., Bodner, M., Gómez-Carballa, A., Corach, D., Angerhofer, N., Woodward, S. R., Semino, O., Salas, A., Parson, W., Moraga, M., Achilli, A., Torroni, A., & Olivieri, A. (2012). Arrival of Paleo-Indians to the Southern Cone of South America: New Clues from Mitogenomes. *PLoS ONE*, 7(12), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051311>
- Dillehay, T. D. (2009). Probing deeper into first American studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(4), 971–978. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808424106>

- Dillehay, T. D., Ocampo, C., Saavedra, J., Sawakuchi, A. O., Vega, R. M., Pino, M., Collins, M. B., Cummings, L. S., Arregui, I., Villagran, X. S., Hartmann, G. A., Mella, M., González, A., & Dix, G. (2015). New archaeological evidence for an early human presence at Monte Verde, Chile. *PLoS ONE*, 10(11), 1–27. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141923>
- Dulik, M. C., Zhadanov, S. I., Osipova, L. P., Askapuli, A., Gau, L., Gokcumen, O., Rubinstein, S., & Schurr, T. G. (2012). Mitochondrial DNA and y chromosome variation provides evidence for a recent common ancestry between Native Americans and indigenous Altaians. *American Journal of Human Genetics*, 90(2), 229–246. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2011.12.014>
- E Silva, M. A. C., Ferraz, T., Bortolini, M. C., Comas, D., & Hünemeier, T. (2021). Deep genetic affinity between coastal pacific and amazonian natives evidenced by australasian ancestry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(14), 1–3. <https://doi.org/10.1073/pnas.2025739118>
- Fortes, G. G., & Paijmans, J. L. A. (2015). Analysis of whole mitogenomes from ancient samples. *Whole Genome Amplification: Methods and Protocols*, 1, 179–195. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2990-0_13
- Fregel, R., Ordóñez, A. C., Santana-Cabrera, J., Cabrera, V. M., Velasco-Vázquez, J., Alberto, V., Moreno-Benítez, M. A., Delgado-Darias, T., Rodríguez-Rodríguez, A., Hernández, J. C., Pais, J., González-Montelongo, R., Lorenzo-Salazar, J. M., Flores, C., Cruz-de-Mercadal, M. C., Álvarez-Rodríguez, N., Shapiro, B., Arnay, M., & Bustamante, C. D. (2019). Mitogenomes illuminate the origin and migration patterns of the indigenous people of the Canary Islands. *PLOS ONE*, 14(3), e0209125. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209125>
- Gómez-Gutiérrez, A. (2018). Caracterización genética de los primeros pobladores de los Andes nororientales en Colombia. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 41(161), 418. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.488>
- González-José, R. (2011). Introduction: Evolutionary Theory and Its Applications to New World Settlement Studies. *Evolution: Education and Outreach*, 4(2), 195–198. <https://doi.org/10.1007/s12052-011-0342-5>
- Greenberg, J. H., Turner, G., Zegura, S. L., & Turner, C. G. (1986). The Settlement of the Americas: A Comparison of the Linguistic, Dental, and Genetic Evidence. *Current Anthropology*, 27(5).
- Harney, É., Nayak, A., Patterson, N., Joglekar, P., Mushrif-Tripathy, V., Mallick, S., Rohland, N., Sedig, J., Adamski, N., Bernardos, R., Broomandkhoshbacht, N., Culleton, B. J., Ferry, M., Harper, T. K., Michel, M., Oppenheimer, J., Stewardson, K., Zhang, Z., Harashwaradhana, ... Rai, N. (2019). Ancient DNA from the skeletons of Roopkund Lake reveals

- Mediterranean migrants in India. *Nature Communications*, 10(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11357-9>
- Hrdlička, A. C. N.-L. Q. D. 572. 89. (506); G. S. I. 1. 7:94/11. S. I. 1. 7. v. 94. (1935). Melanesians and Australians and the peopling of America. *Smithsonian Miscellaneous Collections.*; v. 94, No. 11; Variation: *Smithsonian Miscellaneous Collections* ;; v. 94, No. 11., 94, no. 11(11), 58 pp. <http://library.si.edu/digital-library/book/smithsonian-miscellaneous-collections%0Ahttp://library.si.edu/digital-library/book/smithsonian-miscellaneous-collections> Note: To access online
- Hubbe, M., Strauss, A., Hubbe, A., & Neves, W. A. (2015). Early South Americans cranial morphological variation and the origin of American biological diversity. *PLoS ONE*, 10(10), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138090>
- ICANH Instituto Colombiano de Antropología e historia. (2019). San Agustín Centenario de investigaciones arqueológicas. San Agustín Centenario de Investigaciones Arqueológicas.
- Kitchen, A., Miyamoto, M., & Mulligan, C. (2008). A Three-Stage Colonization Model for the Peopling of the Americas. *PloS One*, 3, e1596. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001596>
- Lindo, J., Achilli, A., Perego, U. A., Archer, D., Valdiosera, C., & Petzelt, B. (2017). Ancient individuals from the North American Northwest Coast reveal 10 , 000 years of regional genetic continuity. *PNAS*, 114(16), 4093–4098. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620410114>
- Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J. M., Torrez, J. A. B., Rivera, M. A., ... Haak, W. (2016). Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. *Science Advances*, 2(4). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501385>
- Lohse, J. C., Awe, J., Griffith, C., Rosenswig, R. M., Antiquity, A., Lohse, J. C., Awe, J., Griffith, C., Rosenswig, R. M., Valdez, F., & Lohse, J. (2014). Society for American Archaeology Preceramic Occupations in Belize: Updating the Paleoindian and Archaic Record Published by : Society for American Archaeology content in a trusted digital archive . We use information technology and tools to increase prod. 17(2), 209–226.
- Nesheva, D. V. (2014). Aspects of ancient mitochondrial dna analysis in different populations for understanding human evolution. *Balkan Journal of Medical Genetics*, 17(1), 5–14. <https://doi.org/10.2478/bjmg-2014-0019>
- Nesheva, D. V, Karachanak-Yankova, S., Lari, M., Yordanov, Y., Galabov, A., Caramelli, D., & Toncheva, D. (2015). Mitochondrial DNA Suggests a Western Eurasian Origin for Ancient

(Proto-) Bulgarians. *Human Biology*, 87(1), 19–28.
<https://doi.org/10.13110/humanbiology.87.1.0019>

Noguera-Santamaría, M. C., Anderson, C. E., Uricoechea, D., Durán, C., Briceño-Balcázar, I., & Villegas, J. B. (2015). Mitochondrial DNA analysis suggests a chibchan migration into Colombia. *Universitas Scientiarum*, 20(2), 261–278.
<https://doi.org/10.11144/Javeriana.SC20-2.mdas>

Perego, U. A., Achilli, A., Angerhofer, N., Accetturo, M., Pala, M., Olivieri, A., Kashani, B. H., Ritchie, K. H., Scozzari, R., Kong, Q. P., Myres, N. M., Salas, A., Semino, O., Bandelt, H. J., Woodward, S. R., & Torroni, A. (2009). Distinctive Paleo-Indian Migration Routes from Beringia Marked by Two Rare mtDNA Haplogroups. *Current Biology*, 19(1), 1–8.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.058>

Perego, U. A., Lancioni, H., Tribaldos, M., Angerhofer, N., Ekins, J. E., Olivieri, A., Woodward, S. R., Pascale, J. M., Cooke, R., Motta, J., & Achilli, A. (2012). Decrypting the mitochondrial gene pool of modern panamanians. *PLoS ONE*, 7(6).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038337>

Potter, B. A., Baichtal, J. F., Beaudoin, A. B., Fehren-Schmitz, L., Haynes, C. V., Holliday, V. T., Holmes, C. E., Ives, J. W., Kelly, R. L., Llamas, B., Malhi, R. S., Miller, D. S., Reich, D., Reuther, J. D., Schiffels, S., & Surovell, T. A. (2018). Current evidence allows multiple models for the peopling of the Americas. *Science Advances*, 4(8), 1–8.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.aat5473>

Rizzi, E., Lari, M., Gigli, E., De Bellis, G., & Caramelli, D. (2012). Ancient DNA studies: New perspectives on old samples. *Genetics Selection Evolution*, 44(1), 1–19.
<https://doi.org/10.1186/1297-9686-44-21>

Robinson, M., Morcote-Rios, G., Aceituno, F. J., Roberts, P., Berrío, J. C., & Iriarte, J. (2021). ‘Moving South’: Late Pleistocene Plant Exploitation and the Importance of Palm in the Colombian Amazon. *Quaternary*, 4(3), 1–21. <https://doi.org/10.3390/QUAT4030026>

Rodríguez, J. V. (2020). Tras las huellas de los chibchas de los Andes Orientales de Colombia. 294.

Salzano, F. M., & Sans, M. (2014). Interethnic admixture and the evolution of Latin American populations. *Genetics and Molecular Biology*, 37(1 SUPPL. 1), 151–170.
<https://doi.org/10.1590/S1415-47572014000200003>

Schuenemann, V. J., Peltzer, A., Welte, B., Van Pelt, W. P., Molak, M., Wang, C. C., Furtwängler, A., Urban, C., Reiter, E., Nieselt, K., Teßmann, B., Francken, M., Harvati, K., Haak, W., Schiffels, S., & Krause, J. (2017). Ancient Egyptian mummy genomes suggest an increase

of Sub-Saharan African ancestry in post-Roman periods. *Nature Communications*, 8(May).
<https://doi.org/10.1038/ncomms15694>

- Silva, W. A., Bonatto, S. L., Holanda, A. J., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Paixão, B. M., Goldman, G. H., Abe-Sandes, K., Rodriguez-Delfin, L., Barbosa, M., Paçó-Larson, M. L., Petzl-Erler, M. L., Valente, V., Santos, S. E. B., & Zago, M. A. (2002). Mitochondrial genome diversity of native americans supports a single early entry of founder populations into America. *American Journal of Human Genetics*, 71(1), 187–192. <https://doi.org/10.1086/341358>
- Waters, M. R. (2019). Late Pleistocene exploration and settlement of the Americas by modern humans. *Science*, 365(6449). <https://doi.org/10.1126/science.aat5447>
- Waters, M. R., & Stafford, T. W. (2014). The first Americans: A review of the evidence for the late-pleistocene peopling of the Americas. *Paleoamerican Odyssey*, January, 541–560.
- Waters, M. R., Stafford, T. W., & Carlson, D. L. (2020). The age of Clovis-13,050 to 12,750 cal yr B.P. *Science Advances*, 6(43), 1–12. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz0455>
- Watson, T. (2017). Is theory about peopling of the Americas a bridge too far? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(22), 5554–5557. <https://doi.org/10.1073/pnas.1705966114>
- Winters, M., Barta, J. L., Monroe, C., & Kemp, B. M. (2011). To clone or not to clone: Method analysis for retrieving consensus sequences in ancient DNA samples. *PLoS ONE*, 6(6), 6–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021247>
- Zheng, H. X., Yan, S., Qin, Z. D., & Jin, L. (2012). MtDNA analysis of global populations support that major population expansions began before Neolithic Time. *Scientific Reports*, 2. <https://doi.org/10.1038/srep00745>

CAPÍTULO 2

ANÁLISIS DE SECUENCIAS DE LA REGIÓN CONTROL DEL ADN MITOCONDRIAL EN RESTOS ÓSEOS ANTIGUOS PROVENIENTES DE LA PARTE BAJA DE LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA

2.1. Resumen

El río Magdalena jugó un papel muy importante en las migraciones y poblamiento de Colombia, así como fue un escenario muy importante para la interacción de diferentes poblaciones del país y del continente suramericano.

El ADN antiguo analizado de los restos óseos humanos permite analizar la composición genética de las poblaciones precolombinas y determinar las dinámicas que dieron origen a la diversidad de las poblaciones contemporáneas. Este estudio contribuye al conocimiento de la composición genética por vía matrilineal a través del ADNmt de restos óseos precolombinos hallados en el bajo Magdalena (Colombia), clasificados en el periodo arqueológico reciente (VIII – XVI d.C.).

En total se obtuvo 11 secuencias de la región control del ADNmt, en los cuales se identificaron los haplogrupos nativoamericanos A2, B2, C1 y D1, encontrándose, además, los subhaplogrupos B4b y C1c3, además de una alta diversidad genética y valores de subestructura importantes con otras poblaciones americanas.

Los linajes encontrados en las muestras de este estudio están relacionados con poblaciones actuales de Argentina, Chile, Ecuador, Perú, Muisca-Tibánica, Brasil y San Basilio de Palenque, lo que permite complementar teorías arqueológicas de poblamiento y migraciones que se observan con la continuidad genética por vía matrilineal desde la época prehispánica hasta la actualidad.

Estos hallazgos contribuyen de manera significativa en la comprensión del poblamiento americano, como punto de entrada al sur del continente, y junto con las evidencias antropológicas ofrecen una mejor comprensión de los movimientos migracionales, de la diversidad genética y de la historia cultural de algunas poblaciones nativo americanas.

Palabras clave: Región control del ADN mitocondrial, restos óseos, diversidad genética, Bajo Magdalena.

2.2. Introducción

Los desarrollos tecnológicos en biología molecular han permitido la realización de estudios de ADN antiguo a partir de restos óseos asociados a yacimientos arqueológicos del territorio colombiano, el grupo de Genética de Poblaciones e Identificación del Instituto de Genética de la Universidad Nacional de Colombia ha realizado investigaciones genético poblacionales a partir del estudio de ADN antiguo, enfocándose en la descriptiva de diferentes aspectos sociales, culturales y haciendo esta relación interdisciplinaria con áreas como la antropología biológica, permitiendo de manera significativa abordar los hallazgos genéticos de los restos óseos precolombinos.

Para beneficiarse plenamente del potencial de los datos de ADNmt antiguo, se requiere un análisis filogeográfico y filogenético más detallado de las poblaciones precolombinas que habitaron en la zona de la cuenca del río Magdalena específicamente de la parte baja, se precisa de un abordaje bioarqueológico riguroso que permita deducir los procesos migratorios y las relaciones interpoblacionales involucradas en el poblamiento de esta región.

El Bajo Magdalena, desde finales del Holoceno Temprano (10.000-5000 AP), y, específicamente durante el Holoceno Medio (5000-3000 AP) en el periodo Formativo, se convirtió en un importante sitio de desarrollo cultural que desembocó en la domesticación de plantas (tubérculos, granos y frutales) y en dinámicos procesos culturales que dieron origen al surgimiento de la agricultura, la alfarería y el modo de vida aldeano (Reichel-Dolmatoff, 2016).

En su fase tardía (siglos VIII-XVI d. C.), al cual corresponden las muestras de este estudio, se dio una gran diversidad de grupos étnicos que se extendieron por la costa Caribe (Tierra Firme), los Montes de María (Serranía de San Jacinto), la Depresión Momposina entre los ríos San Jorge y Sinú, el valle aluvial del río Magdalena con sus numerosas ciénagas, y en las sabanas al occidente de la Sierra Nevada de Santa Marta. Inclusive se llegó a considerar que representaba el epicentro de estos fenómenos culturales desde donde se habría expandido hacia el interior del país (Reichel-Dolmatoff, 1986)

Una mirada hacia el pasado nos puede ayudar a comprender el presente, integrando la información de la arqueología, bioarqueología, etnografía, etnohistoria y paleoecología, con el fin de entender

mejor la relación entre las sociedades, su cultura, el medio ambiente y las respuestas biológicas de sus organismos desde la perspectiva de la ecología humana (Emilio Morán n.d., 1993).

Para esto, se aplicaron análisis de ADN de la región control del ADNmt, lo cual permitió analizar la estructura genético poblacional de restos óseos precolombinos provenientes del bajo Magdalena.

La información obtenida aporta un enfoque multidisciplinario en relación con la paleogenética y paleoantropología, que en conjunto, contribuyen a la reconstrucción de los procesos de poblamiento e historia evolutiva de los grupos precolombinos de la cuenca del río Magdalena, identificando las dinámicas poblacionales, algunos mecanismos adaptativos de las poblaciones precolombinas y permitirá establecer su impacto en los procesos históricos, políticos, y culturales que han llevado a la diversidad cultural y genética en este territorio a través del tiempo.

El objetivo de este capítulo es determinar la diversidad y la estructura genética de restos óseos prehispánicos provenientes del Bajo Magdalena del periodo Tardío, a partir del estudio de la región control del ADNmt, y su relación con poblaciones antiguas y contemporáneas de América.

Las muestras de este estudio pertenecen a 8 hallazgos arqueológicos prehispánicos: Turbaná (Bolívar), Sabanalarga (El Salado, Salamina, Magdalena), Plano Bonito (Simití, Bolívar), San Pedro (Sucre), Samán Norte (San Marcos, Sucre), Montes de María, La Gran Vía y Cartagena.

2.3. Materiales y métodos

Población de estudio y procedencia geográfica de las muestras de este proyecto:

En la colección de restos óseos precolombinos del Laboratorio de Antropología Física de la Universidad Nacional de Colombia se encuentran diferentes grupos poblacionales procedentes de la cuenca del río Magdalena.

Para este estudio se recolectaron un total de 42 muestras de individuos procedentes de diferentes municipios pertenecientes a la región del bajo Magdalena clasificadas en el periodo arqueológico Reciente comprendido entre los siglos VIII-XVI d. C. (y presente del Río Grande de la Magdalena, 1992). Los hallazgos arqueológicos (figura 6) y las muestras recolectadas para cada uno se relacionan a continuación:

- Turbaná (Bolívar): 1
- Sabanalarga (El Salado, Salamina, Magdalena): 2

- Plano Bonito (Simití, Bolívar): 8
- San Pedro (Sucre): 21
- Samán Norte (San Marcos, Sucre): 2
- Montes de María: 6
- La Gran Vía: 1
- Cartagena: 1

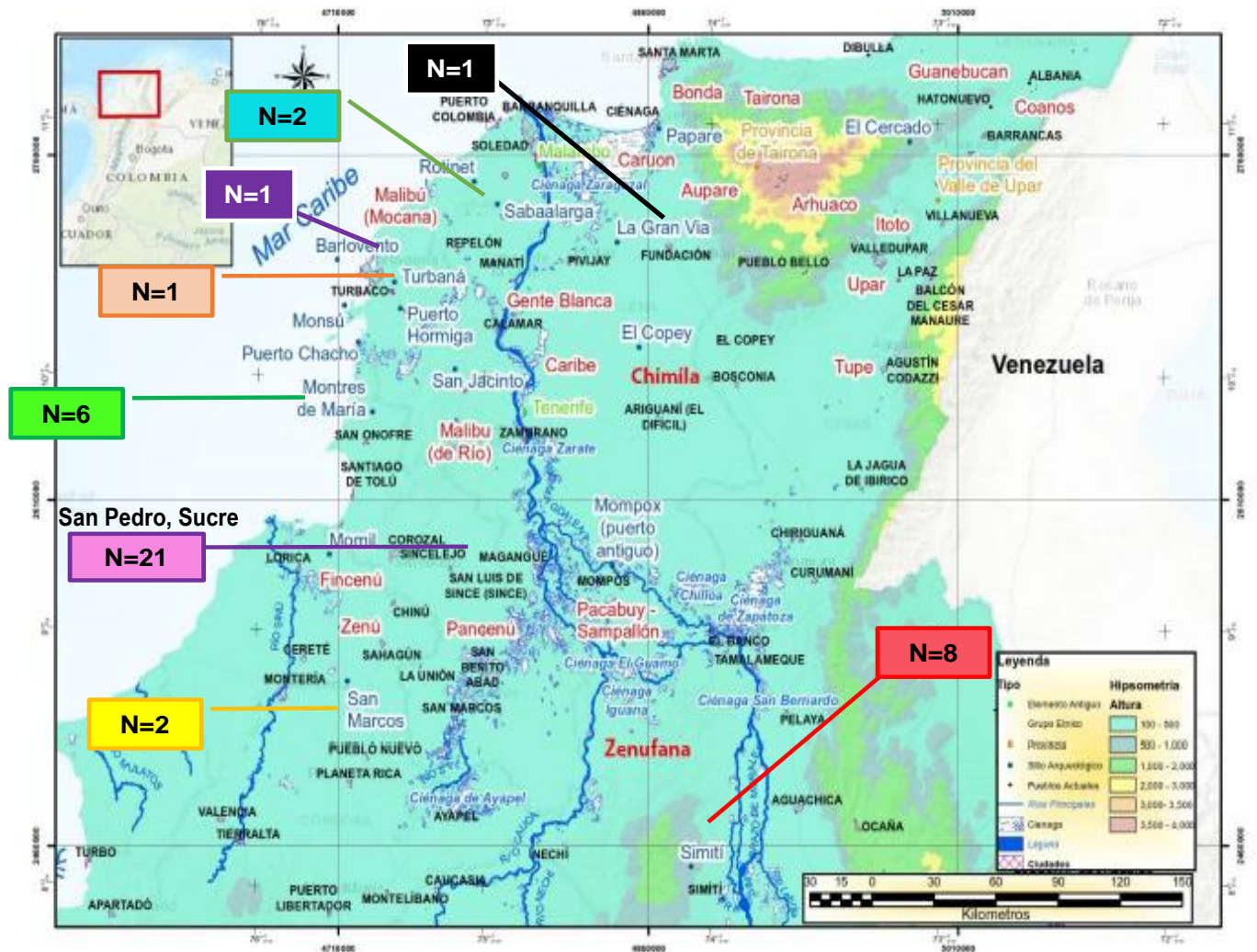


Figura 6. Mapa de Colombia indicando la posición geográfica del bajo Magdalena y ampliación del bajo Magdalena indicando grupos indígenas, sitios arqueológicos y el número de muestras analizadas por cada lugar

FUENTE: Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena, Rodríguez, 1992

A partir de esta colección arqueológica, se tomaron piezas dentales, para los análisis de la región control del ADNmt.

Con el fin de asegurar la autenticidad y fidelidad de los resultados genéticos se adoptaron algunos de los criterios sugeridos para los análisis de ADN por Cooper y Poinar (2000), tomando en cuenta las debidas precauciones para evitar la contaminación en las muestras (Cooper & Poinar, 2000).

La extracción y amplificación del ADN a partir de las piezas dentales fueron realizadas en un laboratorio exclusivo para el análisis de ADN en el Instituto de Genética de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, donde se dispone de áreas separadas para la extracción y amplificación del ADN. Antes de usar cada área se hacía una limpieza con hipoclorito de sodio al 5%, y se irradiaba con luz UV, así como las cabinas de flujo laminar y elementos de protección personal, durante toda la noche. El material de trabajo (pipetas, material de plástico, racks, guantes, batas, mangas, tapabocas, traje, gorros) se irradiaban con luz UV por al menos 1 hora. El procedimiento de extracción se realizó con traje especial tipo Tivek ® desechable, mangas utilizadas para un solo procedimiento, gorro, careta, doble tapabocas y doble par de guantes con el fin de cubrir todas las partes del cuerpo y evitar la contaminación. Para identificar alguna contaminación con ADN moderno se realizaban controles negativos en cada proceso de extracción y amplificación. Adicionalmente, se realizaban múltiples extracciones y amplificaciones con el fin de confirmar cada resultado. Los investigadores involucrados en los procesos fueron tipificados.

Extracción de ADN antiguo en hueso

Se realizó la limpieza física de las piezas dentales (Figura 7) con un mototool Bauker MP170®, quitando las suciedades evidentes. Y se seleccionó la porción molar que contenga las características deseadas: dureza, color amarillento y sin porosidades. Estas porciones dentales fueron pulverizadas con un mortero de laboratorio, posteriormente se realizó una predigestión (Damgaard et al., n.d.) y se lisó en una solución que contiene EDTA pH 8.0 (0,5 M), N-Laurilsarcosina al 30 %, Buffer TE1X, rojo de fenol como indicador de pH y proteinasa-K (20 mg/ml) y se incubó a 37°C toda la noche. Posteriormente, se realizó la extracción de ADN utilizando columnas de sílice MinElute® empleando el kit comercial Qiaquick PCR Purification® (Qiagen), siguiendo las recomendaciones del fabricante y basado en el protocolo del artículo de Rohland NatProtocols (Rohland et al., 2018).

Los extractos de ADN se cuantificaron por técnica fluorimétrica empleando el kit comercial Qubit (thermo Fisher) siguiendo las recomendaciones del fabricante.



Figura 7. Fotografías de algunas piezas dentales de los individuos del Bajo Magdalena de este estudio

Amplificación de la región control del ADNmt

El ADN extraído se amplificó por medio de la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés), siguiendo el protocolo de (Kim et al., 2013), en el que se generan 10 productos de PCR solapantes con tamaños entre 142 y 185pb con cobertura total de la región

control del ADNmt (región hipervariable I, II y III), desde la posición nucleotídica 16009 hasta la posición nucleotídica 592.

Multiplex Set	Amplicon	Primer	Sequence (5'-3')	Concentration (μM)	Sequencing Range (n.p.)	Target Size (bp)	Amplicon Size (bp)
Miniplex I	M11	F15989-10t	t(tat) ₃ CCCAAAGCTAAGATTCTAAT*	0.7	16009–16131	165	175
		R16153m	CAGGTGGTCAAGTATTTATGGT	0.7			
	M13	F16159	CATAAAAACCCAATCCACAT	0.4	16179–16300	164	164
		R16322m	TGGCTTTATGTACTATGTACTG	0.4			
	M21	F034m	GGGAGCTCTCCATGCATT	0.2	53–167	154	154
		R187	CGCCTGTAATATTGAACGTA	0.2			
M23	F220-10t	t(att) ₃ TGCTTGTAGGACATAATAACA*	1.2	244–369	170	185	
	R389-5t	ta(tta) ₁ CTGGTTAGGCTGGTGTAGG*	1.2				
Miniplex II	M12	F16088	TGTATTTTCGTACATTACTGC	0.5	16108–16209	142	142
		R16229	AGTTGAGGGTTGATTGCTGT	0.5			
	M14	F16258	ACCCCTCACCCACTAGGATA	0.2	16278–16391	153	153
		R16410m	GAGGATGGTGGTCAAGGGA	0.2			
	M22	F120	CGCAGTATCTGTCTTTGATTCC	0.4	142–265	166	166
		R285	GTTATGATGTCTGTGTGGAA	0.4			
M31	F403-15t	(aat) ₅ TCTTTTGGCGGTATGCACTTT*	1.2	424–548	166	181	
	R568	GTGTCTTTGGGGTTTGGTTG	1.2				
Miniplex III	M15	F16379	CCTCAGATAGGGGTCCCTTG	0.3	16399–16528	170	170
		R16548	GGGAACGTGTGGCTATTTA	0.3			
	M32	F456	CCCCTCCCACTCCCATACT	0.5	475–592	159	159
R614	TTTCAGTGTATTGCTTTGAGGA	0.5					

*The 5' tails of primers are indicated by lowercase letters.

Tabla 1. Primers para la amplificación de la región control del ADNmt en muestras degradadas

FUENTE: (Kim et al., 2013)

La amplificación se realizó con el kit Hot Start Taq Master Mix (Qiagen), y posteriormente, se analizó mediante electroforesis en agarosa al 2%, como revelador de los productos de PCR se usó Syber-Safe y su peso molecular mediante el patrón de peso 100pb DNA Ladder (Invitrogen).

Secuencias de región hipervariable del ADNmt por tecnología Sanger

Los productos de PCR se secuenciaron por el método descrito por Sanger & Nicklen, 1977, este servicio se adquirió en instituciones que realizan estos protocolos (Sanger & Nicklen, 1977).

Todas las reacciones de secuenciación se prepararon con el kit de secuenciación de ciclo Terminator BigDye v3.1 (Applied Biosystems) y se ejecutaron en un analizador genético ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems).

Los resultados de secuenciación se compararon con la secuencia de referencia publicada por Anderson et al 1981 (Anderson, S., Bankier, A. T., Barrell, B. G., De Bruijn, M. H., Coulson, A. R., Drouin, J., Eperon & Al., 1981) y Andrews et al 1999 (Andrews et al., 1999)

Análisis intrapoblacional

Para la asignación de los haplogrupos mitocondriales se compararon las secuencias obtenidas de ADN con la secuencia de referencia de Cambridge (CRS), determinando los polimorfismos específicos de la región control para cada haplogrupo siguiendo los lineamientos de Phylotree (Van Oven & Kayser, 2009) (mtDNA tree Build 17 (18 Feb 2016) <https://www.phylotree.org/index.htm>)

Los análisis de la estructura genética poblacional como: Los índices de diversidad poblacional (diversidad haplotípica, diversidad nucleotídica, número de sitios segregantes, número de haplotipos) y las diferencias pareadas entre los haplogrupos se calcularon empleando el software ARLEQUIN 3.5.

Análisis interpoblacional

La variación interpoblacional se comparó con la variación dentro de las poblaciones en 14 poblaciones americanas (Tabla 3, Anexo tabla 7) en base a dos parámetros: diversidad de nucleótidos y diversidad de haplotipos o genes, utilizando el método de Nei (1987). El espectro del análisis molecular en estas muestras cubrió la región control (np 16024-576). El análisis de subestructura genética (FST) se realizó en las mismas 14 poblaciones utilizando el método de Tamura y Nei (1993) (Tamura & Nei, 1993), a través de una matriz de distancia entre haplotipos utilizando paquete informático Arlequin v.3.5.2.2. Los resultados se visualizaron mediante un gráfico de escalado multidimensional (MDS) utilizando el software MVSP. Se realizaron análisis de redes genéticas (reduced median joining) para los haplogrupos A, B, C y D utilizando el software NETWORK v.10.2.0. con un total de 311, 292, 172 y 207 secuencias de ADNmt de las referencias utilizadas y las secuencias obtenidas en este estudio para cada uno de los haplogrupos, respectivamente

2.4. Resultados

Se realizó extracción de ADN y amplificación de los fragmentos para la región control de los 42 individuos del Bajo Magdalena. Del total de individuos, no se obtuvo ninguna amplificación para 17 muestras, ya que por motivos de degradación al obtener el ADN no logramos amplificar la región control o solo amplificaron cortos fragmentos de los cuales no obtuvimos información suficiente. También, se presentaron dificultades técnicas con 14 de las muestras amplificadas en la fase de secuenciación, y por lo tanto, no se tuvieron en cuenta para el análisis.

Finalmente, del total de las muestras se obtuvieron resultados parciales de 11 individuos. Se encontró el haplogrupo A2 en 6 de las muestras analizadas, lo cual corresponde al 55%, seguido de una frecuencia del 18% (2 muestras) para cada uno de los haplogrupos B2 y D1, y por último se identificó el subhaplogrupo C1c3 en una de las muestras que corresponde al 9% (Figura 8).

Todas las muestras que pertenecen al linaje A2 tienen el polimorfismo C16111T. Adicionalmente, todas las muestras a excepción de LGV-561 fueron definidas por los polimorfismos A153G, C16290T, G16319A y T16362C.

Dos de las muestras de haplogrupo A2 (Cartag0007 y LGV-561), comparten los polimorfismos C16259T y C16266T, los cuales, según Haplogrep son polimorfismos privados.

Las muestras clasificadas también en el haplogrupo A2, Cartag0007 tienen adicionalmente, los polimorfismos C16083T, C16085T, C16377T, C16378T y C16379T y la muestra de San Pedro (SP2-14) T16356C que, según los lineamientos de HaploGrep son mutaciones privadas.

Las muestras de Montes de María (HF10) y San Pedro (SP C2-29) que corresponden al haplogrupo B2, están diagnosticadas por el polimorfismo T16217C. La muestra de San Pedro tiene adicionalmente, el polimorfismo G499A que define el haplogrupo B4b, y además, tiene la mutación privada 389.1T. Y la muestra HF10 tiene las mutaciones privadas A46G, 71dG, A144G, A16051G, T16263C y reversión del polimorfismo 16189C.

Por otro lado, la muestra de San Pedro (SP C4-37), tiene todos los polimorfismos que definen el sublinaje C1c3 (249dA, 290-291d, T489C, A16265G, T16298C, T16325C, C16327T) excepto por la pérdida de G16319A, adicionalmente presenta una mutación privada 16166C.

Por último, 2 muestras de San Pedro (SP C1-21 y SP C1-24), tienen polimorfismos que permitieron clasificarlos en el haplogrupo D1, los cuales son T489C, T16325C, T16362C. En juntas muestras se encontró la mutación privada G16129A; y para la muestra SP C1-24, las mutaciones privadas C105T, T16189C y 16269G

En la tabla 2. se describen los haplotipos y haplogrupos encontrados para cada muestra, así como la información etaria y sexo.

ID de la muestra	Sitio de excavación	Sexo	Grupo etario	Haplotipo de la región control	Haplogrupo mitocondrial
Cart0007	CARTAGENA	n.d.	n.d.	73G 139T 146C 153G 16083T 16085T 16111T 16259T 16266T 16290 16319A 16362C 16377T 16378T 16379T	A2
HF10-2	REGENERACIÓN POLÍGONO-MONTES DE MARÍA	n.d.	n.d.	46G 263G 139Y 71DEL 73G 144G 309.1C 309.2C 315.1C 16051G 16217C 16263C	B2 @16189
C-561	LA GRAN VÍA	n.d.	n.d.	16111T 16259T 16266T	A2
SP C2-29	SAN PEDRO-SUCRE	FEMENINO	ADULTO	263G 499A 315.1C 389.1T 16189C 16217C	B4b
SN C5II	SAMÁN NORTE	n.d.	n.d.	64T 73G 146C 153G 16223T 16290T 16319A 16362C	A2
SPC1-5	SAN PEDRO-SUCRE	n.d.	ADULTO	64T 73G 146C C152T!! 153G 235 263G 16111T 16223T 16290T 16319A	A2
SPC2-14	SAN PEDRO-SUCRE	MASCULINO	ADULTO MEDIO	73G 146C 153G 235G 263G 16111T 16223T 16290T 16319A 16356C 16362C	A2
SPC1-21	SAN PEDRO-SUCRE	MASCULINO	ADULTO	73G 263G 489C 16129A 16223T 16325C 16362C	D1
SPC2-24	SAN PEDRO-SUCRE	MASCULINO	ADULTO MEDIO	73G 105T 263G 489C 16129A 16189C 16223T 16269G 16325C 16362C	D1
SPC4-28	SAN PEDRO-SUCRE	n.d.	MENOR	64T 73G 146C 152C 153G 235G 263G 16111T 16126C 16223T 16290T 16319A 16362C	A2
SPC4-37	SAN PEDRO-SUCRE	FEMENINO	ADULTO JOVEN	73G 249d 263G 290-291d 489C 16166C 16223T 16265G 16298C 16325C 16327T 16519C	C1c3

Tabla 2. Muestras amplificadas y secuenciadas.

En la figura 8 se muestra la distribución de frecuencias de los haplogrupos encontrados

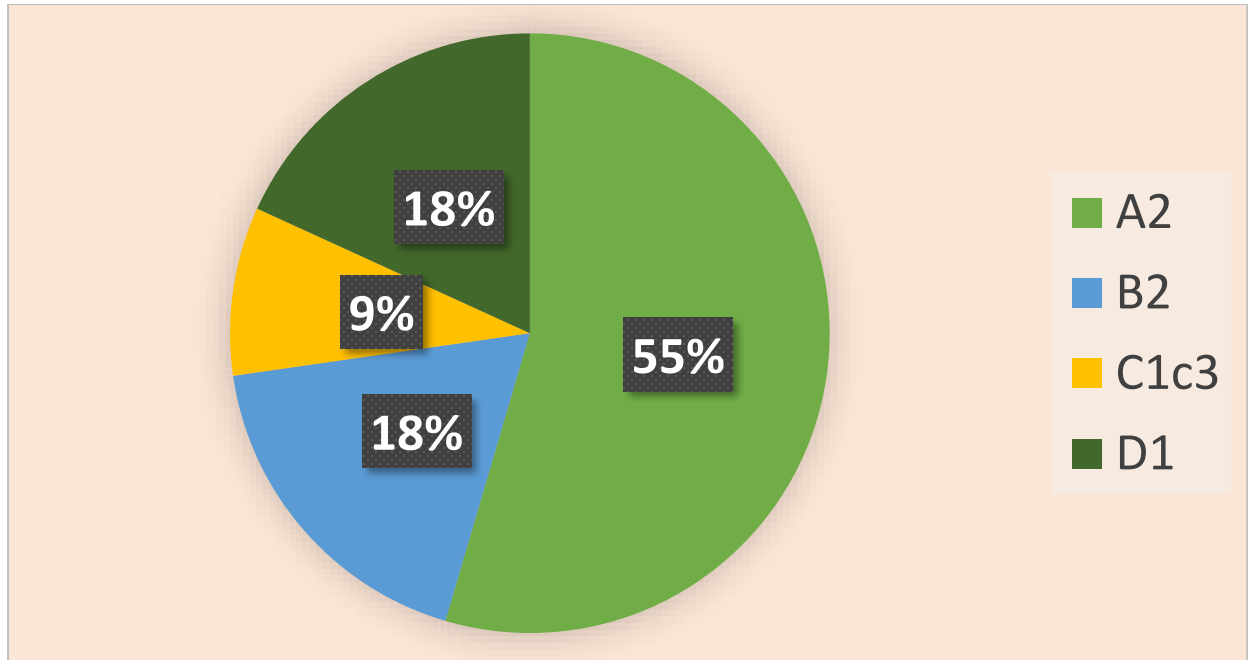


Figura 8. Distribución de frecuencias de los haplogrupos en la población analizada

Diversidad genética poblacional a partir de los haplotipos

Con el fin de comparar la diversidad genética y nucleotídica, se utilizaron 1003 muestras de 14 poblaciones americanas tanto antiguas como modernas (Tabla 7(Anexo)). En la tabla 3 se relacionan los resultados

Población	Población específica	n	H	Hd	π	Pi	S	$\theta(S)$	D Tajima
Bajo Magdalena	San Pedro (Sucre)	11	11	1.0000+/-	0.017473+/-	19.709091+/-	65	17,1648	-0.63828
	Montes de María Samán Norte Cartagena			0.0388	0.009458	9.456913			
Ecuador	Kichwa	65	13	0.8029+/-	0.015299+/-	17.333654+/-	68	8,6499	0.88099
	Mestizo	42	31	0.9791+/-	0.019152+/-	21.699187+/-	101	17,0579	-0.83445
Cundinamarca	Cundinamarca	31	25	0.9806+/-	0.013885+/-	15.731183+/-	97	15,9895	-1,4014
Tolima	Tolima	22	19	0.9870+/-	0.019841+/-	22.380952+/-	93	20,1267	-0.99260
				0.0175	0.010139	10.250887			

Muisca-Tibanica	Muisca-Tibanica	52	48	0.9947+/- 0.0060	0.009730+/- 0.004988	10.966063+/- 5.066199	52	9,2018	-0.99260
Antioquia y Cauca- Colombia	Emberá-Chamí	38	11	0.7909+/- 0.0510	0.012710+/- 0.006471	14.337127+/- 6.569160	41	7,1906	1,1190
	Guambiano	33	19	0.8996+/- 0.0433	0.017805+/- 0.008979	20.191288+/- 9.155521	80	12,1045	-1,1246
	Nasa	14	14	1.0000+/- 0.0270	0.022094+/- 0.011596	25.032967+/- 11.703777	82	15,8519	-0.62061
	Cauca	11	10	0.9818+/- 0.0463	0.020042+/- 0.010799	22.727273+/- 10.854843	70	14,1415	-0.99260
Mesoamérica- México	Maya_qr	174	161	0.9991+/- 0.0008	0.018042+/- 0.008860	20.604079+/- 9.142975	216	29,1391	-1,8752
	Maya_y								
	Maya_c								
	Tzotzil								
	Tojolabal								
	Mazateco								
	Purepecha								
	Huichol_k								
Panamá	PANAMÁ ADN _a	11	11	1.0000+/- 0.0388	0.020215+/- 0.010891	22.781818+/- 10.880105	64	14,7410	-0.39415
	PANAMÁ MODERNAS	68	25	0.9263+/- 0.0174	0.021126+/- 0.010421	23.999561+/- 10.678327	88	10,2770	0.34757
Perú	Perú	142	106	0.9891+/- 0.0039	0.013320+/- 0.006631	15.091599+/- 6.786609	165	25,2854	-0.99260
Chile y Argentina	Chile y Argentina	300	153	0.9873+/- 0.0020	0.018865+/- 0.009229	21.487625+/- 9.502745	184	23,7455	-1,3999

n: No. of samples Hd: Haplotypic diversity or gene diversity π : Nucleotide diversity Pi: Mean number of pairwise differences
S: No. of polymorphic sites $\theta(S)$:molecular diversity Theta(S)

Tabla 3. Parámetros de diversidad basados en las secuencias de región control del ADNmt de 15 poblaciones americanas incluidas las de este estudio

Se observa una alta diversidad genética en las muestras del bajo Magdalena (1.0000+/-0.0388), muy similar a las otras poblaciones, excepto para la población de Emberá-Chamí (Xavier et al.,

2015) el cual tuvo la diversidad genética más baja en comparación con las otras poblaciones analizadas (0.7909+/-0.0510).

En cuanto a la diversidad nucleotídica de las muestras del bajo Magdalena (0.017473+/-0.009458), se comporta similar la población Guambiano (Xavier et al., 2015), Chile y Argentina (De Saint Pierre et al., 2012) y Mesoamérica (González-Martín et al., 2015).

Theta S exhibe la relación de equilibrio de sitio infinito entre sitios polimórficos, tamaño de muestra y número de haplotipos

Una D de Tajima negativa como se presenta en la población de este estudio y en las demás poblaciones americanas excepto Ecuador-indígenas, Emberá-Ant y Panamá modernas significa que tienen secuencias que son, en promedio, muy similares (tan bajo pi, o diversidad de nucleótidos), mientras que el número de sitios polimórficos es proporcionalmente mayor.

Las estimaciones similares de diversidad de nucleótidos en Mesoamérica (0.018042), Panamá muestras antiguas (0.020215), Bajo Magdalena (0.017473) y Chile y Argentina (0.018865) y el valor significativamente negativo de la D de Tajima (Tabla 3) sugieren un poblamiento o migración casi simultáneos (durante un período muy corto desde América del Norte a América del Sur) de estas regiones geográficas, con una rápida expansión de la población que se diferencia en ramas más o menos regionales a través de los haplogrupos.

Evaluación de la subestructura poblacional

Con el fin realizar comparaciones con las otras poblaciones, se evaluó el valor F_{ST} por pares a partir de los haplotipos de la región control de las muestras de este estudio y de las 14 poblaciones de referencia. Los valores de F_{ST} obtenidos se presentan en la Tabla 4.

	Bajo Magdalena	Panamá (ADNa)	Panamá	Chile y Argentina	Cundinamarca	Tolima	Ecuador (indígenas)	Ecuador	Mesoamérica	Muisca-Tibánica	Perú	Emberá-Ant	Guambiano	Nasa	Cauca
Bajo Magdalena	0														
Panamá(ADNa)	0,15046	0													
Panamá	0,19716	0,01549	0												
Chile y Argentina	0,15431	0,10311	0,14553	0											
Cundinamarca	0,24723	0,12315	0,09488	0,17759	0										
Tolima	0,14328	0,06434	0,06921	0,07793	0,05402	0									
Ecuador (indígenas)	0,17557	0,16757	0,14995	0,13212	0,11854	0,08382	0								
Ecuador	0,13627	0,05126	0,08978	0,03754	0,09403	0,03862	0,06123	0							
Mesoamérica	0,17255	0,06954	0,07189	0,11985	0,00929	0,02901	0,08346	0,04369	0						
Muisca-Tibánica	0,06844	0,31963	0,31124	0,20533	0,39734	0,30097	0,29419	0,24107	0,27173	0					
Perú	0,10814	0,33214	0,36917	0,24192	0,42411	0,3359	0,34085	0,29417	0,33796	0,13654	0				
Emberá-Ant	0,23051	0,07294	0,1142	0,11839	0,06592	0,07471	0,12488	0,05989	0,04763	0,36568	0,37685	0			
Guambiano	0,40549	0,38188	0,30792	0,24642	0,41854	0,31558	0,36918	0,27424	0,33214	0,5128	0,50863	0,43152	0		
Nasa	0,15679	0,08014	0,06634	0,06932	0,06398	0,01908	0,07878	0,01167	0,01812	0,33387	0,36392	0,10183	0,1937	0	
Cauca	0,37472	0,34445	0,27553	0,24828	0,40299	0,29465	0,36045	0,25552	0,30388	0,5399	0,51213	0,43179	-0,01495	0,15268	0

Tabla 4. Matriz de valores de subestructura F_{ST} obtenido al comparar las muestras de este estudio con 14 poblaciones americanas

Para una mejor visualización de los valores de F_{ST} obtenidos, se realizó una representación gráfica en MDS (escalamiento multidimensional) (Figura 9). Se observa similitud genética entre la población del bajo Magdalena con poblaciones como Muisca-Tibánica y Perú; y en otros ejes se encuentran agrupadas las muestras de Nasa y Panamá (muestras modernas); Emberá-Antioquia, Panamá (muestras antiguas), Chile y Argentina, Cundinamarca, Tolima, Mesoamérica y Ecuador (muestras indígenas y mestizos); y, por último, Cauca con Guambiano

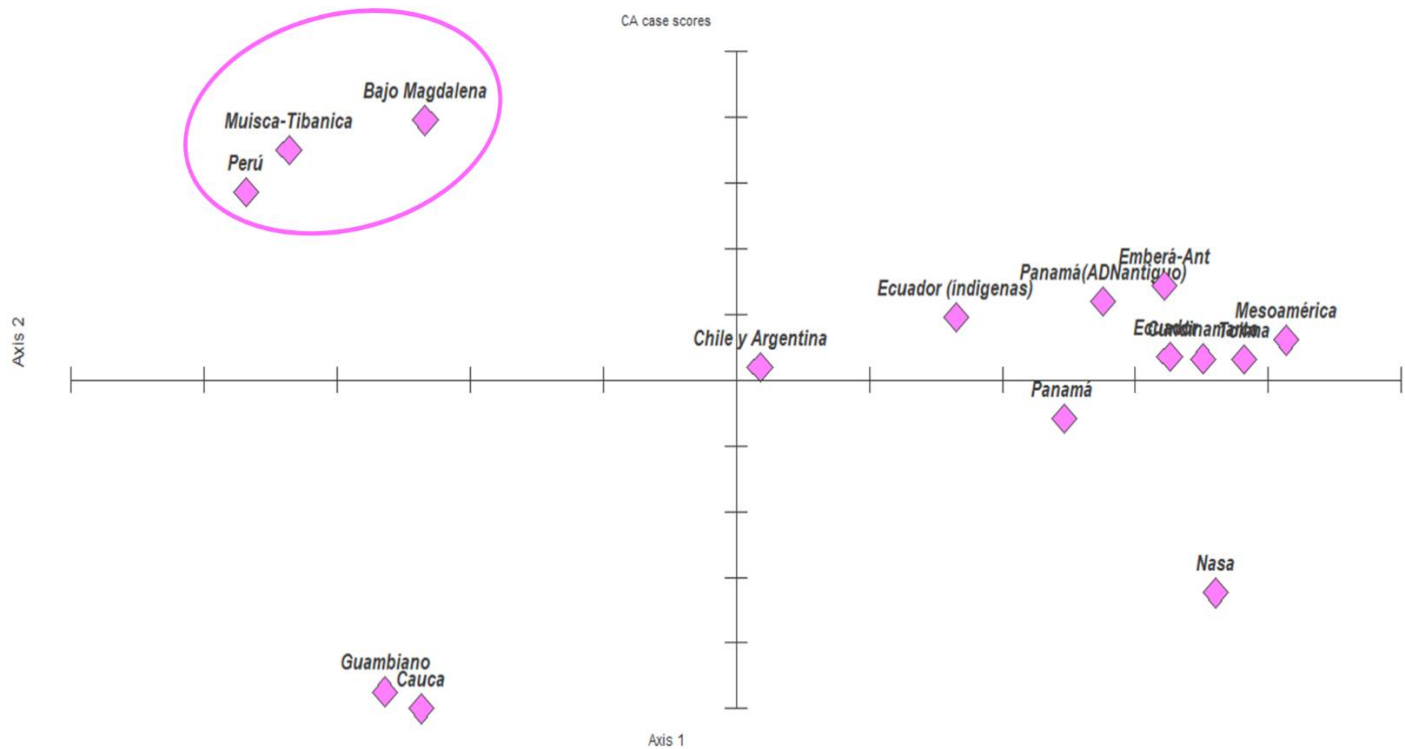


Figura 9. MVSP-PCA a partir de matriz de distancias F_{st} .

Análisis filogenético

Se realizaron redes filogenéticas tipo Network para cada uno de los haplogrupos nativoamericanos teniendo en cuenta los haplotipos para cada uno de los linajes encontrados

En cuanto al haplogrupo A2, el cual es altamente frecuente en Colombia, Suramérica y Mesoamérica, encontramos que las 6 muestras del bajo Magdalena, no comparten haplotipos con muestras de otras poblaciones porque se diferencian en algunos pasos mutacionales, específicamente la muestra de Cartag0007 que se encuentra más distante, está separada por los polimorfismos (mutaciones privadas mencionadas anteriormente) C16083T, C16085T, C16377T, C16378T y C16379T. Sin embargo, las muestras de Samán Norte, La Gran Vía y San Pedro (Sucre), se encuentran muy poco diferenciadas de muestras de Perú (Messina et al., 2018) y Muisca-Tibánica (Pérez et al., 2015)(figura 10).

Los pasos mutacionales que separan estas muestras de estos nodos son para la muestra SP C2-14 la 16356. Las muestras SP C1-5 y 4-28 se encuentran en el mismo tronco, pero esta última muestra se diferencia por el polimorfismo en la posición 16126

Para la muestra de Samán Norte (SNC5I1), se encuentra diferenciada de dos muiscas de Tibánica por tener el polimorfismo en la posición 64 en comparación con una de las muestras y en comparación con la otra muestra, tiene los polimorfismos adicionales 146 y 153, pero la muestra de Tibánica tiene adicional el polimorfismo en la posición 16092

Como para la muestra LGV-561 fue muy difícil la identificación de polimorfismos, se encuentra sólo diferenciada por el paso mutacional en la posición 16266, y se encuentra cerca a los nodos de muisca Tibánica (Figura 10)

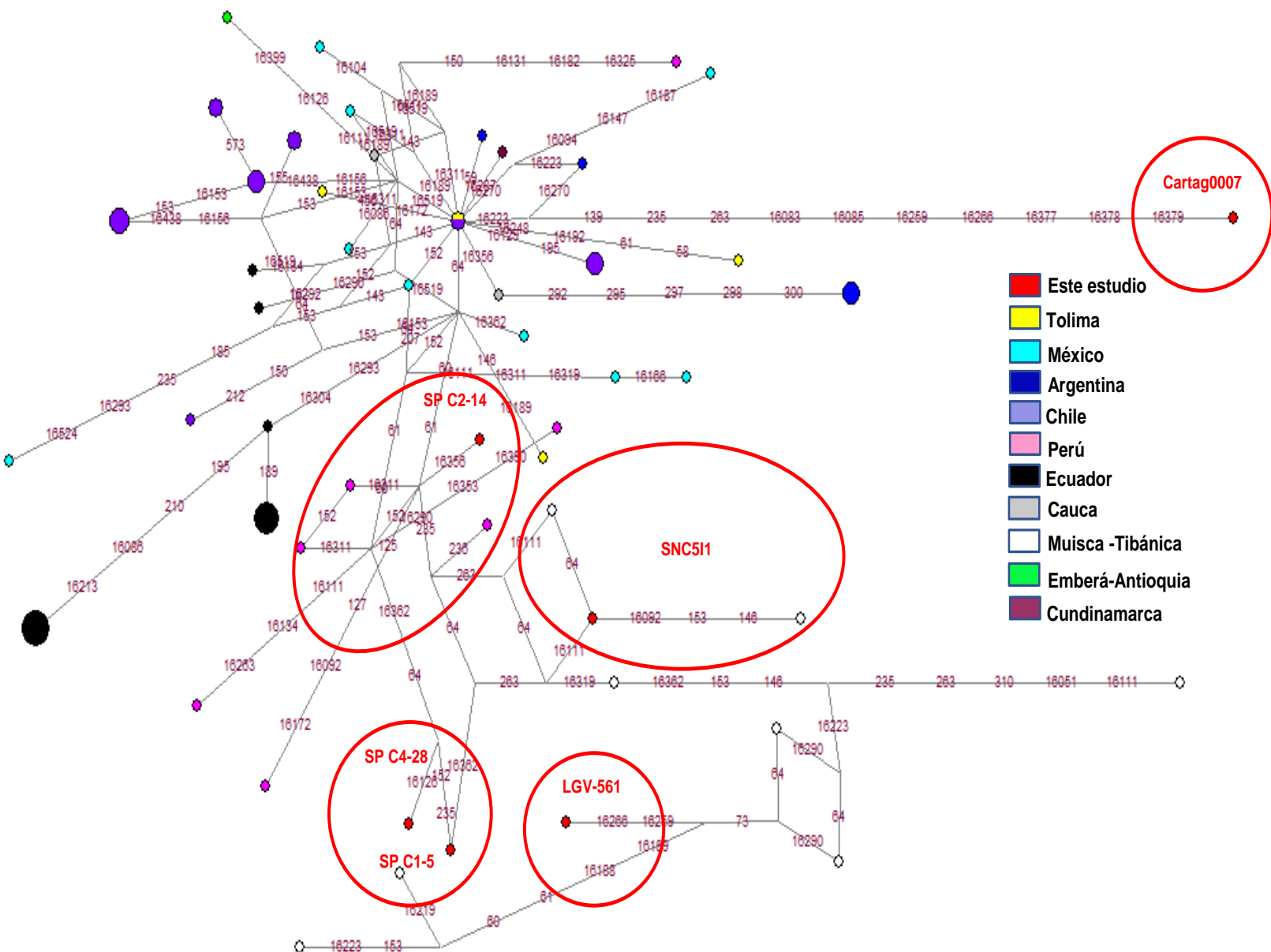


Figura 10. Análisis Filogenético tipo Network del haplogrupo A2. Comparación secuencias de otras poblaciones en el continente americano.

El haplogrupo B2, por su parte, lo comparamos con poblaciones de Colombia, otros países suramericanos, Centroamérica y Mesoamérica

La muestra de San Pedro (SP C2-29) que pertenece a este estudio, difiere en un solo polimorfismo (carece del polimorfismo 73G) de muestras de Río de Janeiro (Simão et al., 2018) y se encuentra en el mismo tronco que muestras de Argentina y Perú (de Saint Pierre et al., 2012; Messina et al., 2018), las cuales tienen el polimorfismo 16188, adicional a la muestra de San Pedro, mostrando su afinidad y relación con muestras actuales del sur del continente y que demuestran que estos linajes matrilineales se conservan en poblaciones suramericanas (figura 11).

La muestra de Montes de María (HF-10), por su parte posee más pasos mutacionales (A46G, 71dG, A144G, A16051G, T16263C y @16189C), que la hacen estar más distante en las muestras de comparación, pero también diverge a partir de nodos que contienen muestras peruanas actuales (figura 11).

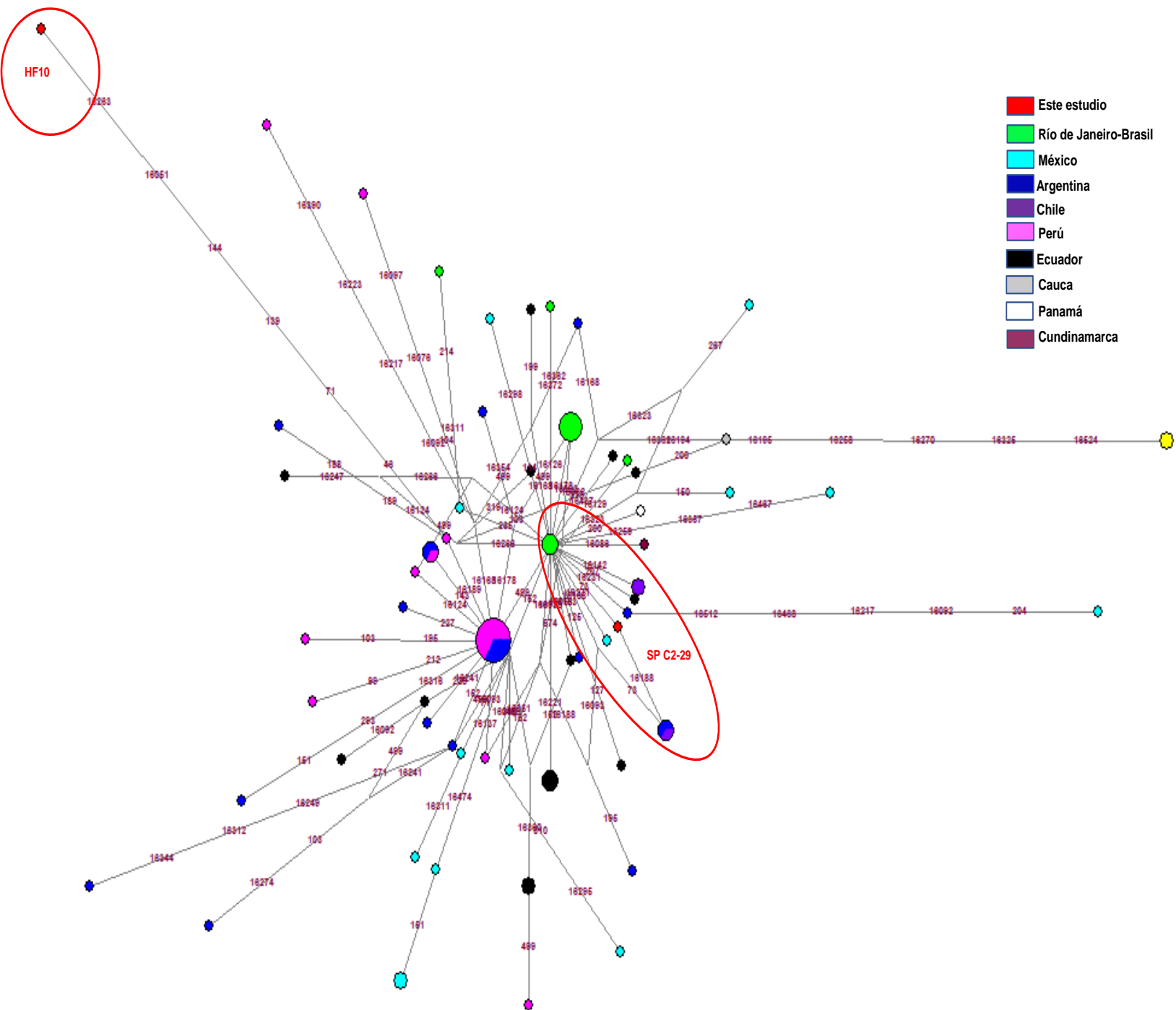


Figura 11. Análisis Filogenético tipo Network del haplogrupo B2. Comparación secuencias de otras poblaciones en el continente americano.

El haplogrupo C1c se encuentra ampliamente distribuido en Mesoamérica y en menor medida en Suramérica según la base de datos EMPOP (figura 14C). Para este análisis comparamos con secuencias que tienen estos orígenes, y que están presentes en grupos indígenas colombianos.

Adicionalmente, el linaje C1c3, que además está definido por los polimorfismos A16265G, y G16319A lo encontramos en una muestra de San Pedro y en dos muestras de San Basilio de Palenque (Martínez et al., 2020), sin embargo se diferencian porque la muestra de este estudio (SP C4-37), tuvo perdida del polimorfismo 16319A y tiene la mutación privada 16166C (Figura 12).

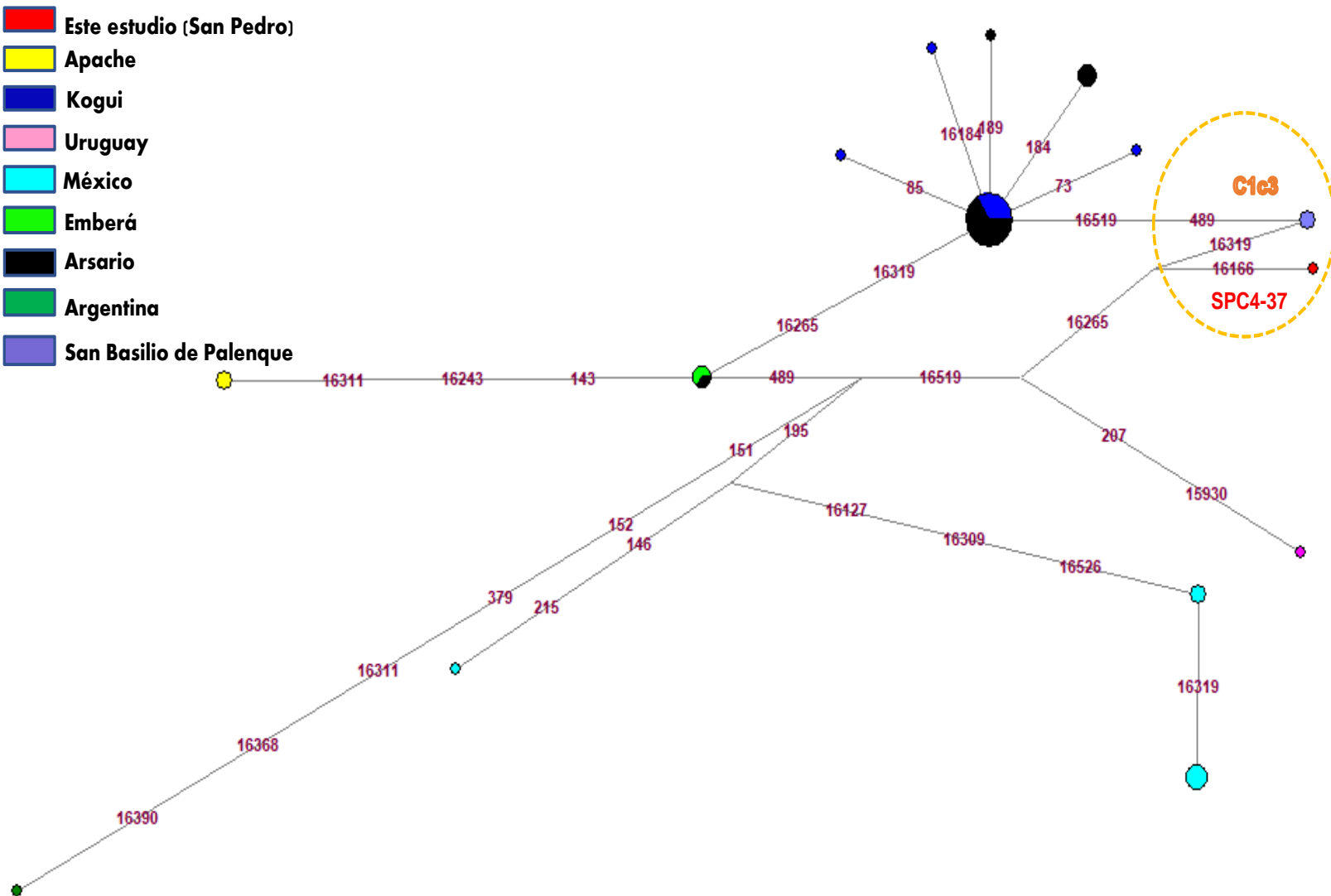


Figura 12. Análisis Filogenético tipo Network del haplogrupo C1c. Comparación secuencias de otras poblaciones en el continente americano.

Como ultimo análisis de redes filogenéticas, se relacionó las muestras de San Pedro C1-21 y C2-24, las cuales corresponden al haplogrupo D1 que está definido por los polimorfismos T489C, T16325C y T16362C con muestras de Argentina, Chile (de Saint Pierre et al., 2012) y México (González-Martín et al., 2015). Sin embargo, las muestras de este estudio se diferencian porque

juntas tienen el polimorfismo 16129A, y la muestra SPC2-24 tiene adicionalmente, los polimorfismos 105T, 16189C y 16269G (Figura 13)

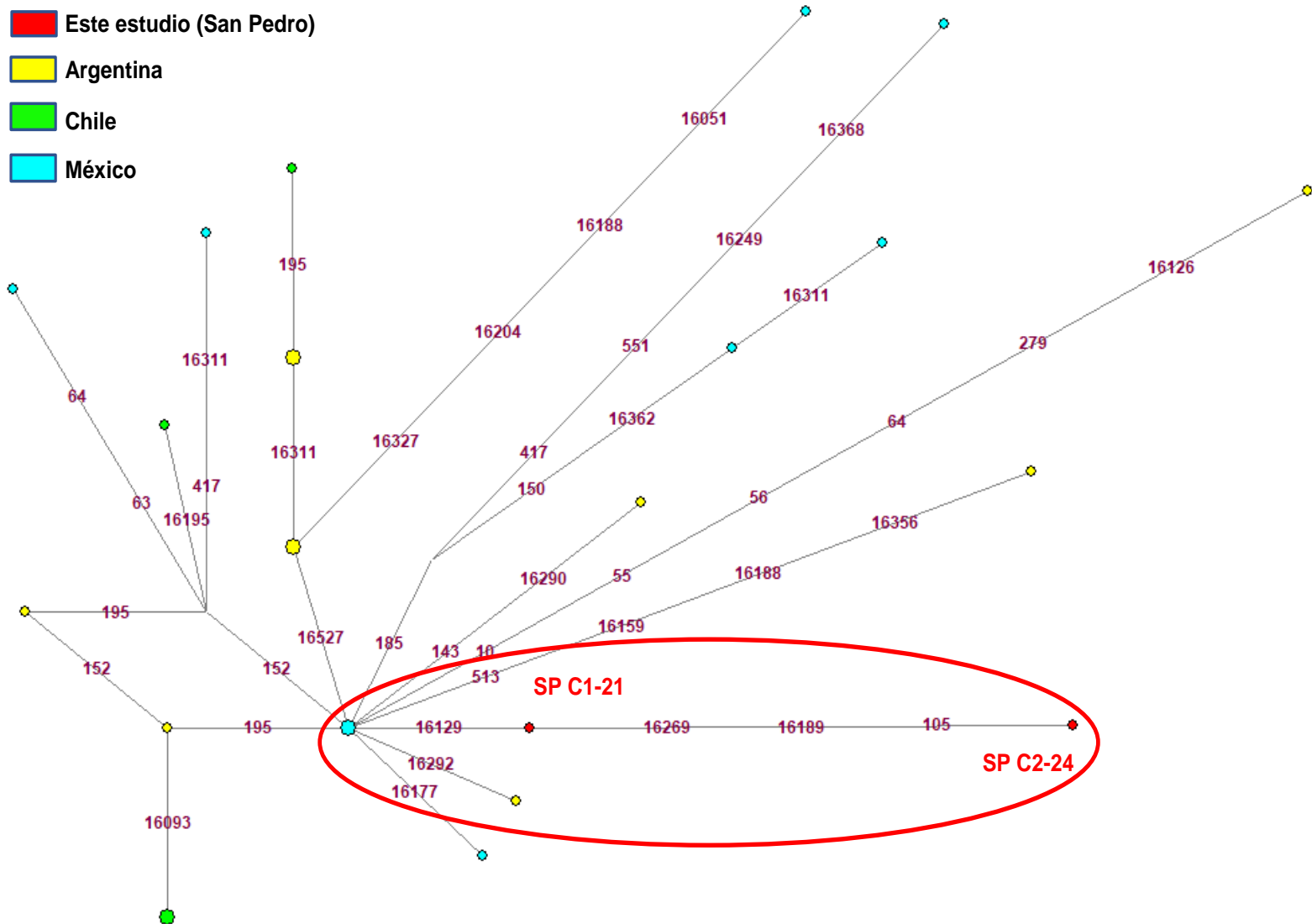


Figura 13. Análisis Filogenético tipo Network del haplogrupo D1. Comparación secuencias de otras poblaciones en el continente americano.

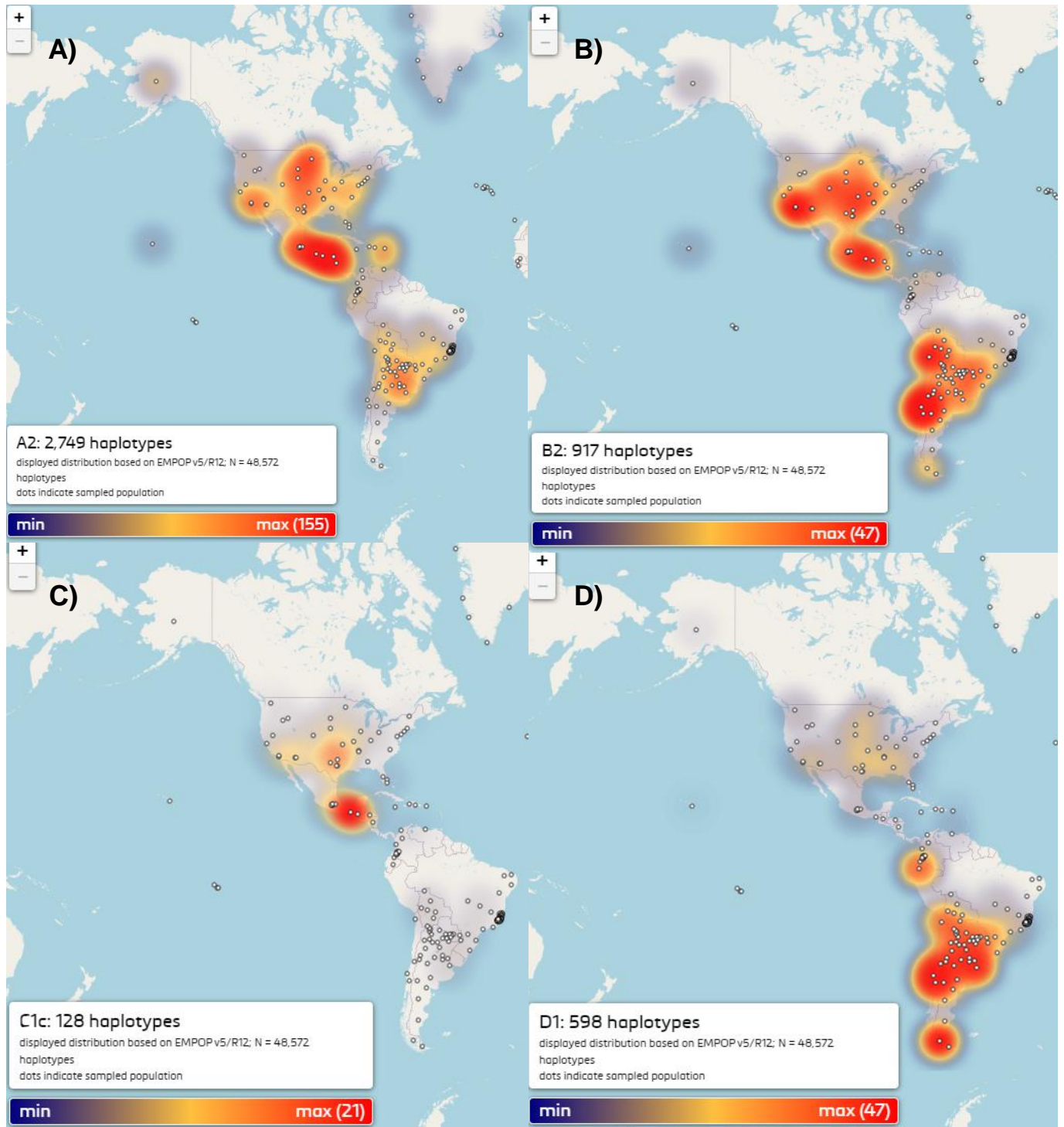


Figura 14. Distribución de haplogrupos según EMPOP. a. Distribución haplogrupo A2 b. Distribución haplogrupo B2 c. Distribución haplogrupo C1c d. Distribución haplogrupo D1

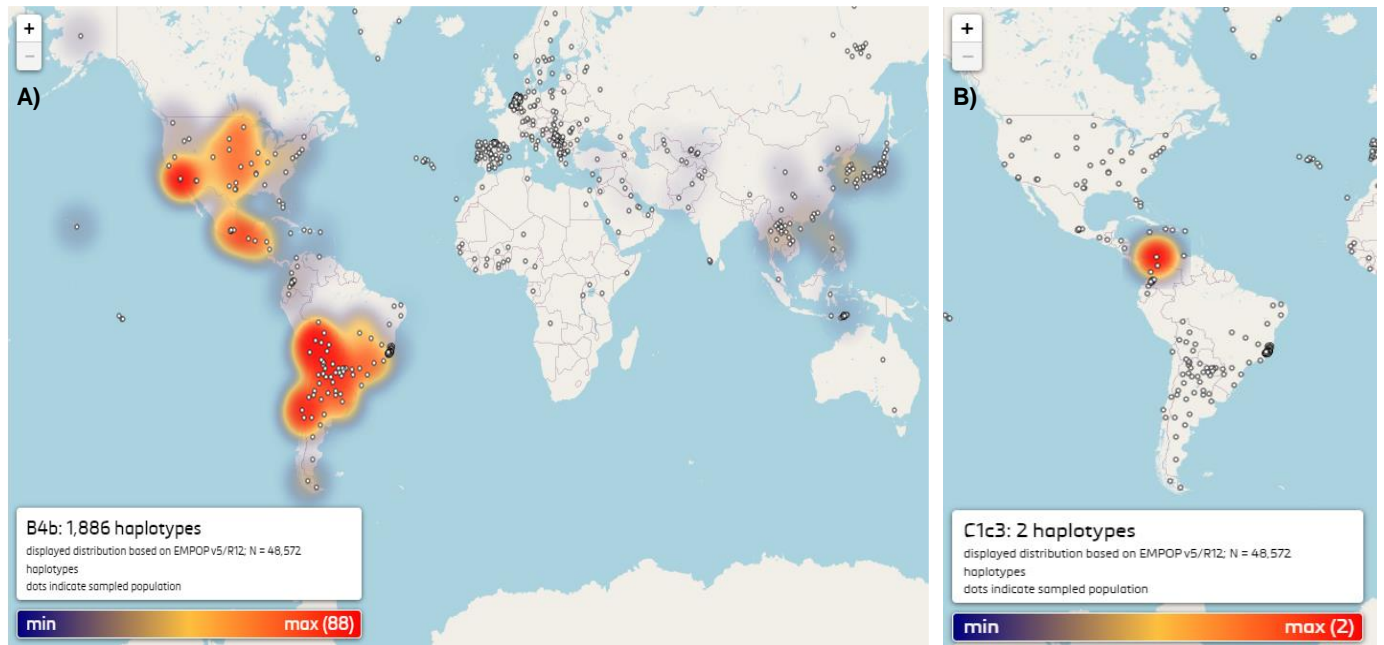


Figura 15. Distribución de subhaplogrupos de este estudio según EMPOP. a. Distribución subhaplogrupo B4b b. Distribución haplogrupo C1c3

2.5. Discusión

Los haplogrupos nativos americanos A2, B2, C1 y D1, se consideran linajes fundadores del Nuevo Mundo (Tamm et al., 2007). Según los análisis genéticos de estos linajes se originaron a partir de una población de origen en la región de Beringia hace ~ 15-18 mil años (kya), posteriormente, poblaron rápidamente todo el continente, siguiendo principalmente la ruta costera del Pacífico (Bodner et al., 2012). Estos haplogrupos se encuentran presentes en los sitios arqueológicos analizados del presente estudio. Estos hallazgos son interesantes desde el punto de vista de la filiación genética que pudo existir con otras poblaciones antiguas como fueron Panamá (Capodiferro et al., 2021), Checua (Nemocón-Colombia) (Díaz-Matallana et al., 2016) Chile y Argentina (Manríquez et al., 2011), indicando que posiblemente comparten un mismo tronco ancestral

Asimismo, Perego, et al. (2012) analizó ADNmt de muestras panameñas contemporáneas (N=1565) encontrando que, el 83% se agruparon en linajes panamericanos, representados más comúnmente por el haplogrupo A2 (51%). Los subclados A2 confirmaron el papel clave de la ruta costera del Pacífico en el poblamiento de las Américas y respaldan la continuidad de los genomas de ADNmt de los nativos americanos (Perego et al., 2012). De manera similar, otro análisis de

ADNmt de Nicaragua y Costa Rica (N=131) con un 94,6% asignado a los haplogrupos amerindios A2 y B2(Melton et al., 2013).

El haplogrupo panamericano D1, es altamente frecuente en poblaciones del Cono Sur de América (Chile y Argentina) (Figura 14D). En un estudio que realizó (Bodner et al., 2012) revelan que las estimaciones de edad concuerdan con la datación de los sitios arqueológicos más antiguos de América del Sur e indican que la expansión paleoindia a lo largo de toda la longitud del doble continente americano podría haber tomado incluso <2000 años, a lo largo de la ruta costera del Pacífico propuesta en trabajos anteriores (Achilli, Perego, Bravi, Coble, Kong, Woodward, et al., 2008; De Saint Pierre et al., 2012; Dillehay, 2009; Dillehay et al., 2015; Fagundes et al., 2008; Kemp et al., 2009; Llamas et al., 2016; Tamm et al., 2007; Wang et al., 2007). La composición genética de la población americana contemporánea conserva una distribución similar a la de la población prehispánica, sin embargo, la diversidad genética de las poblaciones americanas actuales resulta de eventos demográficos muy complejos que involucran diferentes tipos y grados de mezcla con linajes africanos y europeos (Xavier et al., 2015). Sin embargo, los resultados demuestran que las poblaciones que presentan una alta proporción de ascendencia no nativa americana han conservado, sin embargo, una diversidad sustancial de linajes nativos americanos del ADNmt y (Xavier et al., 2015) sugiere que al mantener altos los tamaños de población efectivos, la mezcla permitió una disminución en los efectos de la deriva genética debido a la reducción del tamaño de la población nativa y, por lo tanto, resultó en una preservación efectiva de los linajes no recombinantes de nativos americanos.

Perego, et al.(2009), basado en un análisis de ADNmt, propuso una ruta costera del Pacífico (linajes A, B, C y D) desde Siberia a América del Sur alrededor de 20-15 kya, seguida de una segunda migración (linaje X) en América del Norte una vez que apareció corredor libre de hielo; lo cual es compatible con el análisis genómico basado en la distribución geográfica de dos linajes raros: D4h3 (Pacífico de América del Norte y del Sur) y X2a (norte de América del Norte) (Perego et al., 2009).

En lo que respecta a los datos craneométricos en el periodo precerámico (X- III milenio a. C.) los individuos del alto Magdalena se diferencian de los individuos del medio y bajo Magdalena del periodo tardío porque los primeros se caracterizaban por cráneos dolicocefalos (alargados y angostos), tipo paleoamericano, y que comparados por sus dimensiones craneométricas se asemejan a los paleoamericanos de la Sabana de Bogotá, especialmente de Aguazuque (II milenio

a. C.), también de Lagoa Santa, Brasil (8000 años). Entretanto, los cráneos tardíos del Alto y Bajo Magdalena se aproximan a los chibchas de los Andes Orientales (Sabana de Bogotá y Soacha) y, por tanto, se hacen inferencias que las muestras de este estudio en el bajo Magdalena guardan similitudes genéticas tanto con los Muisca-Tibánica como las muestras de Perú, representado por los valores de subestructura más bajos en el PCA (Rodr, 2008; y presente del Río Grande de la Magdalena, 1992) (Figura 9)

Otros clústeres que observamos en el análisis de componentes principales podrían asociarse a que las poblaciones colombianas tienen alta afinidad con los pobladores de Panamá ya que fue un paso obligatorio en los orígenes del Nuevo Mundo. Así mismo, las rutas migratorias a través del océano pacífico fueron muy importantes para determinar la estructura genética de América. Los municipios de Colombia Cundinamarca, Tolima, y Antioquia que se encuentran geográficamente en los afluentes del río Magdalena (Figura 16) se relacionan con una baja subestructura genética con Mesoamérica, Chile, Argentina, Panamá y Ecuador (figura 9)

Por otro lado, (Xavier et al., 2015), en sus análisis evidenció que Emberá-Antioquia posee pocos haplotipos y que éstos no se comparten con poblaciones de Cauca; y tampoco, las muestras de Nasa (hablantes chibcha) comparten haplotipos con otros hablantes de Cauca, explicando porque se encuentran en clústeres diferentes en el plano factorial. Adicionalmente, se evidencia que los haplogrupos presentes en Emberá son A2, B2 y D1 y en contraste, las muestras de Cauca pertenecen con mayor frecuencia al haplogrupo C1, y no hay muestras clasificadas en haplogrupo D1.

En dicho análisis hallaron valores de MNPD (número medio de diferencias por pares) y concluyen que es probable que estos datos sean el resultado de eventos de cuello de botella que actúan sobre grupos de nativos americanos genéticamente diferenciados y algo aislados, así como del pequeño tamaño de las muestras analizadas.

En lo que respecta al sublinaje C1c3 que hallamos en una muestra de San Pedro (SP C4-37) relacionado con muestras de San Basilio de Palenque se asocian a algunas teorías arqueológicas, ya que se han descrito rutas migracionales prehispánicas en las cuales intervino el río Magdalena entre otras, hacia la región costera del Atlántico, e incluso por cercanía geográfica, juntos municipios se encuentran muy cerca, lo que significaría que esas posibles relaciones genéticas prehispánicas se mantienen a lo largo del tiempo, mostrando linajes muy similares en la muestra

antigua de este estudio y las muestras de San Basilio de Palenque (Martínez et al., 2020; Rodríguez et al., 2012; Xavier et al., 2015; y presente del Río Grande de la Magdalena, 1992)



Figura 16. Mapa de Colombia que muestra sus departamentos y el río Magdalena

FUENTE: <https://dlca.logcluster.org/es/25-colombia-red-fluvial>

2.6. Conclusión

La presencia de haplogrupos nativos americanos en muestras prehispanicas y actuales en Colombia y en el resto del continente americano, y su análisis intra e inter poblacional, nos permiten realizar

inferencias que apoyan las hipótesis de poblamiento y permite hacer un acercamiento a las rutas migratorias que influyeron en la diversificación genética por vía matrilineal.

Los linajes de ADNmt encontrados en este estudio muestran una alta diversidad genética y su relación con las otras poblaciones, proponen al bajo magdalena como un escenario importante en la diversificación genética de Colombia. el hallazgo de los 4 haplogrupos nativoamericanos, demuestran que estos se encuentran desde la prehispanidad en estas poblaciones y que se han conservado hasta nuestros tiempos a pesar de la influencia mestiza y de los procesos bioculturales posconquista

2.7. Referencias

- Achilli, A., Perego, U. A., Bravi, C. M., Coble, M. D., Kong, Q. P., Woodward, S. R., Salas, A., Torroni, A., & Bandelt, H. J. (2008). The phylogeny of the four pan-American MtDNA haplogroups: Implications for evolutionary and disease studies. *PLoS ONE*, 3(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001764>
- Anderson, S., Bankier, A. T., Barrell, B. G., De Bruijn, M. H., Coulson, A. R., Drouin, J., Eperon, I. C., & Al., E. (1981). Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290(5806), 457–465. <https://doi.org/10.1038/290457a0>
- Andrews, R. M., Kubacka, I., Chinnery, P. F., Lightowlers, R. N., Turnbull, D. M., & Howell, N. (1999). Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nature Genetics*, 23(2), 147. <https://doi.org/10.1038/13779>
- Bodner, M., Perego, U. A., Huber, G., Fendt, L., Röck, A. W., Zimmermann, B., Olivieri, A., Gómez-Carballa, A., Lancioni, H., Angerhofer, N., Bobillo, M. C., Corach, D., Woodward, S. R., Salas, A., Achilli, A., Torroni, A., Bandelt, H.-J., & Parson, W. (2012). Rapid coastal spread of First Americans: novel insights from South America's Southern Cone mitochondrial genomes. *Genome Research*, 22(5), 811–820. <https://doi.org/10.1101/gr.131722.111>
- Capodiferro, M. R., Aram, B., Raveane, A., Rambaldi Migliore, N., Colombo, G., Ongaro, L., Rivera, J., Mendizábal, T., Hernández-Mora, I., Tribaldos, M., Perego, U. A., Li, H., Scheib, C. L., Modi, A., Gómez-Carballa, A., Grugni, V., Lombardo, G., Hellenthal, G., Pascale, J. M., ... Achilli, A. (2021). Archaeogenomic distinctiveness of the Isthmo-Colombian area. *Cell*, 184(7), 1706-1723.e24. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.02.040>
- Cooper, A., & Poinar, H. N. (2000). Ancient DNA: Do It Right or Not at All. *Science*, 289(5482), 1139. <https://doi.org/10.1126/science.289.5482.1139b>

- Damgaard, P. B., Margaryan, A., Schroeder, H., Orlando, L., Willerslev, E., & Allentoft, M. E. (n.d.). Improving access to endogenous DNA in ancient bones and teeth. *Nature Publishing Group*, 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep11184>
- De Saint Pierre, M., Bravi, C. M., Motti, J. M. B., Fuku, N., Tanaka, M., Llop, E., Bonatto, S. L., & Moraga, M. (2012). An alternative model for the early peopling of Southern South America revealed by analyses of three mitochondrial DNA haplogroups. *PLoS ONE*, 7(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043486>
- de Saint Pierre, M., Gandini, F., Perego, U. A., Bodner, M., Gómez-Carballa, A., Corach, D., Angerhofer, N., Woodward, S. R., Semino, O., Salas, A., Parson, W., Moraga, M., Achilli, A., Torroni, A., & Olivieri, A. (2012). Arrival of Paleo-Indians to the Southern Cone of South America: New Clues from Mitogenomes. *PLoS ONE*, 7(12), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051311>
- Díaz-Matallana, M., Gómez Gutiérrez, A., Briceño, I., & Rodríguez Cuenca, J. V. (2016). Genetic analysis of paleo-colombians from Nemocón, Cundinamarca provides insights on the early peopling of northwestern South America. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(156), 461. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.328>
- Dillehay, T. D. (2009). Probing deeper into first American studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(4), 971–978. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808424106>
- Dillehay, T. D., Ocampo, C., Saavedra, J., Sawakuchi, A. O., Vega, R. M., Pino, M., Collins, M. B., Cummings, L. S., Arregui, I., Villagran, X. S., Hartmann, G. A., Mella, M., González, A., & Dix, G. (2015). New archaeological evidence for an early human presence at Monte Verde, Chile. *PLoS ONE*, 10(11), 1–27. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141923>
- Emilio, F. (n.d.). i.
- Fagundes, N. J. R., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C. S., Bogo, M. R., Salzano, F. M., Smith, D. G., Silva, W. A. J., Zago, M. A., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Santos, S. E. B., Petzl-Erler, M. L., & Bonatto, S. L. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *American Journal of Human Genetics*, 82(3), 583–592. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.11.013>
- González-Martín, A., Gorostiza, A., Regalado-Liu, L., Arroyo-Peña, S., Tirado, S., Nuño-Arana, I., Rubi-Castellanos, R., Sandoval, K., Coble, M. D., & Rangel-Villalobos, H. (2015). Demographic history of indigenous populations in Mesoamerica based on mtDNA sequence data. *PLoS ONE*, 10(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131791>
- Kemp, B. M., Tung, T. A., & Summar, M. L. (2009). Genetic Continuity After the Collapse of the Wari Empire : Mitochondrial DNA Profiles from Wari and Post-Wari Populations in the

- Ancient Andes. *American Journal of Physical Anthropology*, 91(December 2008), 80–91. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21037>
- Kim, N. Y., Lee, H. Y., Park, S. J., Yang, W. I., & Shin, K. J. (2013). Modified Midi- and Mini-Multiplex PCR Systems for Mitochondrial DNA Control Region Sequence Analysis in Degraded Samples. *Journal of Forensic Sciences*, 58(3), 738–743. <https://doi.org/10.1111/1556-4029.12062>
- Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J. M., Torrez, J. A. B., Rivera, M. A., ... Haak, W. (2016). Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. *Science Advances*, 2(4). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501385>
- Manríquez, G., Moraga, M., Santoro, C., Aspillaga, E., Arriaza, B. T., & Rothhammer, F. (2011). Morphometric and mtDNA analyses of archaic skeletal remains from Southwestern South America. *Chungara*, 43(2), 283–292. <https://doi.org/10.4067/S0717-73562011000200009>
- Martínez, B., Simão, F., Gomes, V., Nguidi, M., Amorim, A., Carvalho, E. F., Marrugo, J., & Gusmão, L. (2020). Searching for the roots of the first free African American community. *Scientific Reports*, 10(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77608-8>
- Melton, P. E., Baldi, N. F., Barrantes, R., & Crawford, M. H. (2013). Microevolution, migration, and the population structure of five Amerindian populations from Nicaragua and Costa Rica. *American Journal of Human Biology : The Official Journal of the Human Biology Council*, 25(4), 480–490. <https://doi.org/10.1002/ajhb.22382>
- Messina, F., Corcia, T. Di, Ragazzo, M., Mellado, C. S., Contini, I., Malaspina, P., Ciminelli, B. M., Rickards, O., & Jodice, C. (2018). Signs of continental ancestry in urban populations of Peru through autosomal STR loci and mitochondrial DNA typing. *PLoS ONE*, 13(7), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200796>
- Perego, U. A., Achilli, A., Angerhofer, N., Accetturo, M., Pala, M., Olivieri, A., Kashani, B. H., Ritchie, K. H., Scozzari, R., Kong, Q. P., Myres, N. M., Salas, A., Semino, O., Bandelt, H. J., Woodward, S. R., & Torroni, A. (2009). Distinctive Paleo-Indian Migration Routes from Beringia Marked by Two Rare mtDNA Haplogroups. *Current Biology*, 19(1), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.058>
- Perego, U. A., Lancioni, H., Tribaldos, M., Angerhofer, N., Ekins, J. E., Olivieri, A., Woodward, S. R., Pascale, J. M., Cooke, R., Motta, J., & Achilli, A. (2012). Decrypting the mitochondrial gene pool of modern panamanians. *PLoS ONE*, 7(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038337>

- Pérez, L. A., Groot, H., & Langebaek, C. H. (2015). Aportes Genéticos Para El Entendimiento De La Organización Social De La Comunidad Muisca Tibanica (Soacha, Cundinamarca). 131.
- Reichel-Dolmatoff, G. (2016). Arqueología de Colombia: un texto introductorio. In Biblioteca Virtual del Banco de la República.
- Rodríguez, J. V., Cifuentes, A., & Cabal, G. (2012). Arqueología en el “valle de la Tristura,” sur del Alto Magdalena, Huila. 327.
- Rohland, N., Glocke, I., Aximu-Petri, A., & Meyer, M. (2018). Extraction of highly degraded DNA from ancient bones, teeth and sediments for high-throughput sequencing. *Nature Protocols*, 13(11), 2447–2461. <https://doi.org/10.1038/s41596-018-0050-5>
- Sanger, F., & Nicklen, S. (1977). DNA sequencing with chain-terminating. *Proc. Nati. Acad. Sci. USA*, 74(12), 5463–5467.
- Simão, F., Ferreira, A. P., de Carvalho, E. F., Parson, W., & Gusmão, L. (2018). Defining mtDNA origins and population stratification in Rio de Janeiro. *Forensic Science International: Genetics*, 34(December 2017), 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2018.02.003>
- Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., Damba, L., Voevoda, M. I., Dipierri, J. E., ... Malhi, R. S. (2007). Beringian standstill and spread of native American founders. *PLoS ONE*, 2(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000829>
- Tamura, K., & Nei, M. (1993). Estimation of the Number of Nucleotide Substitutions in the Control Region of Mitochondrial DNA in Humans and. *Mol. Biol. Evol.*, 10(3).
- Van Oven, M., & Kayser, M. (2009). Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Human Mutation*, 30(2), 386–394. <https://doi.org/10.1002/humu.20921>
- Wang, S., Lewis, C. M., Jakobsson, M., Ramachandran, S., Ray, N., Bedoya, G., Rojas, W., Parra, M. V., Molina, J. A., Gallo, C., Mazzotti, G., Poletti, G., Hill, K., Hurtado, A. M., Labuda, D., Klitz, W., Barrantes, R., Bortolini, M. C., Salzano, F. M., ... Ruiz-Linares, A. (2007). Genetic variation and population structure in Native Americans. *PLoS Genetics*, 3(11), 2049–2067. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0030185>
- Xavier, C., Builes, J. J., Gomes, V., Ospino, J. M., Aquino, J., Parson, W., Amorim, A., Gusmão, L., & Goios, A. (2015). Admixture and genetic diversity distribution patterns of non-recombining lineages of native american ancestry in colombian populations. *PLoS ONE*, 10(3), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120155>
- y presente del Río Grande de la Magdalena, S. P. (1992). Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena
. 1–32.

CAPÍTULO 3

ANÁLISIS DE MITOGENOMAS COMPLETOS EN RESTOS ÓSEOS ANTIGUOS DE LA PARTE BAJA DE LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA

3.1. Resumen

El ADNmt ha sido una herramienta ampliamente utilizada en los estudios de genética poblacional y evolutiva humana durante las últimas tres décadas. Su herencia materna y la falta de recombinación han ofrecido la oportunidad de explorar relaciones genealógicas entre individuos y estudiar las diferencias de frecuencia de clados matrilineales entre poblaciones humanas a escala continental y regional. La secuenciación del genoma completo del ADNmt (mitogenomas) ofrece una resolución molecular que es suficiente para distinguir patrones que han surgido durante miles de años. La variación compartida por los genomas mitocondriales de individuos extraídos de diferentes continentes fuera de África se ha utilizado para ampliar los detalles del proceso de colonización del Viejo Mundo, mientras que los patrones regionales de variación han sido el foco de estudios que abordan cuestiones de una escala de tiempo más reciente. En la era de la secuenciación del genoma nuclear completo, los genomas mitocondriales continúan siendo informativos como una herramienta única para la evaluación de los aspectos histórico-demográficos de las poblaciones humanas.

El objetivo de este capítulo es realizar mitogenomas completos para obtener datos de diversificación y migración hacia las Américas, y para ello, se analizaron 15 piezas dentales prehispánicas de la parte alta, media y baja de la cuenca del río Magdalena en Colombia.

Se hallaron haplogrupos nativoamericanos A2, B2, C1 y D1 y ya que se obtuvieron secuencias completas de ADNmt, se logró identificar además, los subhaplogrupos A2a1, A2ac1, C1c, C1d, C1c3, C2c4, C1c5 y D1f, los cuales se encuentran compartidos en poblaciones actuales y antiguas de Colombia y el continente americano y que son representados a través de árboles filogenéticos por análisis de máxima parsimonia (MP), permitiendo también hacer una estimación del tiempo de coalescencia para cada uno de los linajes.

En conclusión, el valle del río Magdalena fue un lugar muy importante en Colombia y Suramérica por su diversificación genética, ya que las muestras de este estudio representan los 4 linajes panamericanos y sublinajes de ADNmt que se extendieron al interior del país y del continente

suramericano en la época prehispánica y en las poblaciones contemporáneas, demostrando la continuidad genética por vía matrilineal. Estos resultados son útiles para complementar las hipótesis arqueológicas del poblamiento suramericano y podrán ser utilizadas como referencia para futuros estudios de ADN antiguo.

Palabras clave: ADN antiguo, mitogenomas, filogenia, tiempo de coalescencia, valle del río Magdalena.

3.2.Introducción

Los estudios de ADN antiguo comenzaron hace aproximadamente 40 años. En ese momento, los fragmentos cortos de ADNmt eran los principales objetivos en los estudios de ADN antiguo, pero luego, con el desarrollo de nuevos métodos de purificación, secuenciación y análisis de ADN, las secuencias completas de ADNmt es uno de los objetivos de los estudios de ADN antiguos en la actualidad, aunque sigue siendo un reto bastante grande, debido a que estas muestras se encuentran bastantes degradadas por factores ambientales, es necesario ampliar la información de estas muestras para complementar las hipótesis que proponen la arqueología y antropología.

En cuanto a los nativos americanos, en los últimos años, el número total de linajes maternos fundadores reconocidos ha pasado de solo cinco (A2, B2, C1, D1 y X2a) a un recuento actual de 16. Lo más probable es que el detalle de genomas mitocondriales fundadores sean lo suficientemente informativos para arrojar luz sobre las teorías de poblamiento y migración (Brandini et al., 2018a; Perego et al., 2009).

La interpretación de los datos de ADNmt ha sido bastante controvertida con escenarios que postulan múltiples eventos migratorios de Beringia en momentos muy diferentes (Schurr, 2004). Por ello, a través de los genomas mitocondriales, se puede indicar un marco de tiempo más preciso para la llegada de los fundadores nativos americanos.

En lo que respecta a las migraciones colombianas, que fueron bastante importantes, no sólo para el territorio, sino también como punto de entrada al continente suramericano, se han considerado diferentes rutas migratorias (1) a lo largo de la costa del Pacífico y las regiones andinas y (2) hacia las llanuras amazónicas principalmente a través del río Magdalena que se dispersaron hacia la sabana de Bogotá por una parte y hacia la región Atlántico por el otro. Otras dos rutas que se han

propuesto fue directamente por Pacífico y a través del río Cauca (Arias et al., 2017; Xavier et al., 2015)

Como bien se propone, el río Magdalena tenía factores ambientales y de subsistencia que favorecieron el desarrollo de poblaciones prehispánicas y de las migraciones bi y multidireccionales al interior del país (Noguera-Santamaría et al., 2020).

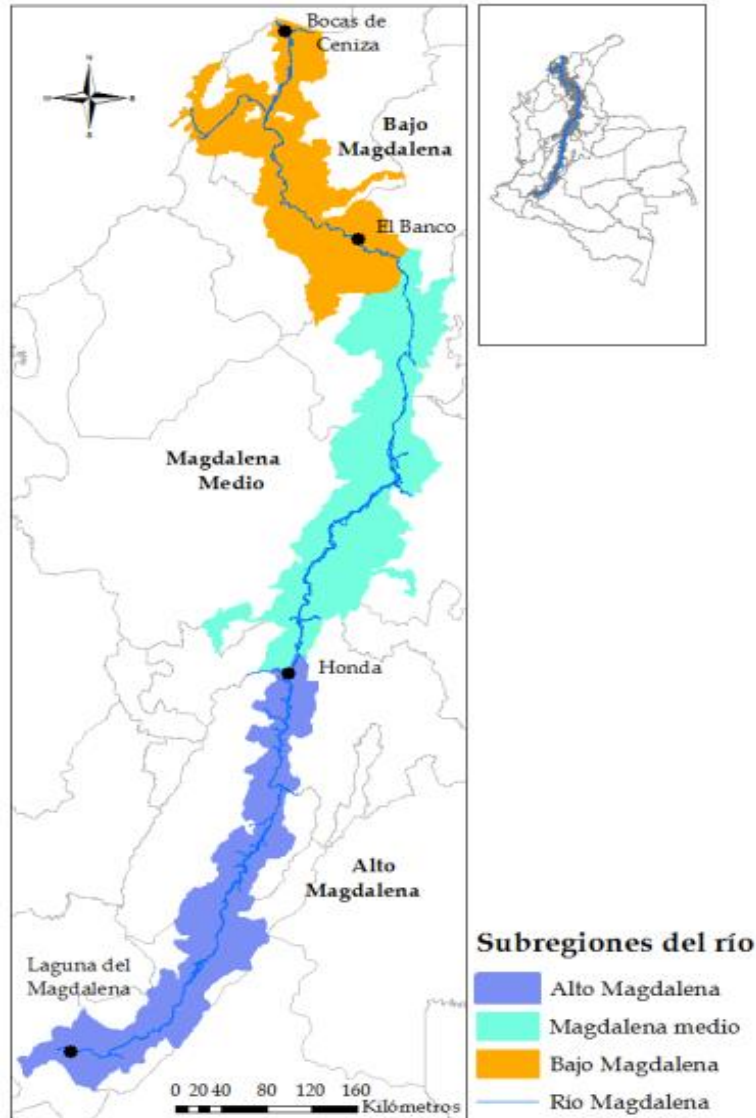
Con estas teorías el objetivo de este capítulo es determinar la estructura genética por vía matrilineal de restos óseos prehispánicos provenientes de la cuenca del río Magdalena (Colombia) a través del análisis de mitogenomas completos y su comparación con muestras antiguas y contemporáneas del continente americano.

3.3. Materiales y métodos

Población de estudio y procedencia geográfica de las muestras de este proyecto:

Se tomaron 15 muestras de la colección arqueológica del Magdalena, entre las que se encuentran adicionalmente a las 6 muestras de San Pedro (Sucre) periodo tardío del anterior capítulo, 9 muestras de alto y medio Magdalena (Figura 17; Tabla 5) para secuenciación completa del ADNmt (mitogenomas) por tecnología NGS y que también, corresponden a la colección arqueológica que se encuentra en el Laboratorio de Antropología Física de la Universidad Nacional de Colombia.

Con el fin de asegurar la autenticidad y fidelidad de los resultados genéticos se adoptaron algunos de los criterios sugeridos para los análisis de ADN por Cooper y Poinar (2005), tomando en cuenta las debidas precauciones para evitar la contaminación en las muestras.



Fuente: elaboración de los autores con información de Cormagdalena.

Figura 17. Subregiones del río Magdalena
FUENTE: (Galvis-Aponte & Quintero-Fragozo, 2017)

Extracción de ADN antiguo en hueso

Las muestras mejor conservadas fueron seleccionadas para la extracción de ADN, se utilizaron dientes para evitar la destrucción de valioso material arqueológico.

Se tomaron las precauciones requeridas durante el manejo de las muestras, y todos los experimentos que incluyeron ADN se llevaron a cabo en instalaciones de laboratorio limpias y

dedicadas en el Laboratorio de restos óseos del Instituto de Genética de la Universidad Nacional de Colombia, para evitar la contaminación.

Se realizó la limpieza física de las piezas dentales con un mototool Bauker MP170®, quitando las suciedades evidentes externas. Seguido, se seleccionó y se cortó una porción molar que contuviera las características deseadas: dureza, color amarillento y sin porosidades. Estas porciones dentales fueron pulverizadas con un mortero de laboratorio, posteriormente se realizó una predigestión (Damgaard et al., n.d.) y se lisó en una solución que contiene EDTA pH 8.0 (0,5 M), N-Lauroilsarcosina al 30 %, Buffer TE1X, rojo de fenol como indicador de pH y proteinasa-K (20 mg/ml) y se incubó a 37°C durante toda la noche. Posteriormente, se realizó la extracción de ADN utilizando columnas de sílice MinElute® empleando el kit comercial Qiaquick PCR Purification® (Qiagen), siguiendo las recomendaciones del fabricante y basado en el protocolo del artículo de Rohland NatProtocols 2018 (Rohland et al., 2018).

Los extractos de ADN se cuantificaron por técnica fluorométrica empleando el kit comercial Qubit (Thermo Fisher) siguiendo las recomendaciones del fabricante.

Amplificación de genomas de ADNmt

Las secuencias de genomas completos se obtuvieron en el centro de geogenética de la universidad de Copenhague en Dinamarca. El protocolo utilizado se ha realizado para anteriores publicaciones (Scorrano et al., 2022). Resumidamente, las bibliotecas de ADN se construyeron a partir de alrededor de 20 µl en extractos de ADN utilizando adaptadores específicos de Illumina y el kit NEBNext DNA Sample Pre Master Mix Set 2, de acuerdo con las instrucciones del fabricante. Para cada paso, se incluyeron controles de biblioteca negativos. Se incubaron 25 µl de mezcla de reacciones a 12 °C durante 20 min y 37 °C durante 15 min para el paso de reparación final. Se realizó un paso de purificación con columnas de centrifugación Qiagen MinElute y el ADN se eluyó en 17 µl de tampón EB. En el paso de ligación, se prepararon adaptadores específicos de Illumina de acuerdo con Meyer y Kircher 92 y se añadió a 15 µl de ADN purificado, siguiendo el módulo NEB Quick Ligation y la mezcla se incubó a 20 °C durante 15 min. Luego, la mezcla se purificó utilizando columnas giratorias Qiagen MinElute y el ADN se eluyó en 20 µl de tampón EB. En el último paso, se realizó la reacción de llenado del adaptador incubando a 65 °C durante 20 min y 80 °C durante 20 min 30 µl de mezcla de reacción. La cuantificación de la biblioteca se realizó utilizando SYBER GREEN MIX según las instrucciones del fabricante. La cantidad de

biblioteca de ADN se utilizó para evaluar el número óptimo de ciclos de PCR necesarios para la indexación de la biblioteca de ADN. La indexación se realizó en 20 μ l de biblioteca de ADN usando 2X Kapa U (siguiendo las instrucciones de temperatura del fabricante) y 1 μ l de cada cebador (10 mM, cebador directo inPE y cebador inverso indexado). A continuación, las bibliotecas de ADN amplificadas indexadas se purificaron con el kit Qiagen MinElute y se eluyeron en 50 μ l de tampón EB. Para cuantificar las bibliotecas de ADN, se usó un Agilent Bioanalyzer 2100, y las bibliotecas se secuenciaron en Illumina HiSeq 2500 usando química v3 y ciclos emparejados (PE) 100.

Análisis intrapoblacional

Para la visualización e inspección manual de los haplotipos obtenidos en los mitogenomas se utilizó el Software IGV (<https://software.broadinstitute.org/software/igv/>) y se obtuvo una lista de variantes con una profundidad mínima de 10X, posteriormente, para la asignación de los haplogrupos mitocondriales se compararon las secuencias obtenidas de ADN con la secuencia de referencia de Cambridge (CRS), determinando los polimorfismos específicos para cada haplogrupo siguiendo los lineamientos de Phylotree build 17 (<http://www.phylotree.org>), HaploGrep (<https://haplogrep.i-med.ac.at/haplogrep2/index.html>) y EMPOP (https://empop.online/hg_tree_browser).

Los análisis de la estructura genética poblacional como: los índices de diversidad poblacional (diversidad haplotípica, diversidad nucleotídica, número de sitios segregantes, número de haplotipos) y las diferencias pareadas entre los haplogrupos se calcularon empleando el software ARLEQUIN v.3.5.2.2 (Laurent Excoffier 1998-2015).

Tiempo de coalescencia

Para estimar las edades de coalescencia para clados específicos, usamos la estadística ρ (Forster et al., 1996). Se utilizó una tasa de mutación para la secuencia completa de mtDNA de una sustitución cada 3624 años, corrigiendo la selección purificadora como en Soares et al. (Soares et al., 2009) y los análisis se realizaron a través del software mtPhyl@v.5.003 para cada uno de los haplogrupos y subhaplogrupos

Filogenias de Máxima Parsimonia

Se analizaron los mitogenomas completos junto con 13 secuencias completas mitocondriales para el haplogrupo A2, 21 para el haplogrupo B2, 52 para el haplogrupo C1, y 25 para el haplogrupo D1, previamente reportadas en Genbank.

El subgrupo de secuencias fueron seleccionadas para la construcción de la filogenia de todos los haplogrupos encontrados, empleando una aproximación de Máxima Parsimonia (MP) usando mtPhyl®v.5.003 software (<https://sites.google.com/site/mtphyl/home>), que luego fue editada teniendo como referencia a PhyloTree® (Build 17) (Van Oven & Kayser, 2009). Se excluyeron los indels y las mutaciones hotspot comunes en la posiciones 309.1C(C), 315.1C, AC en 515–522, 16182C, 16183C, 16193.1C(C), y C16519T (van Oven and Kayser, 2009).

3.4. Resultados

Después de la captura, obtuvimos genomas completos de ADNmt de 15 restos humanos antiguos muestreados en 7 sitios arqueológicos de bajo, medio y alto Magdalena (Tabla 5) y pertenecientes a los periodos formativo (II-I milenio a. C.) y reciente (X-XVI d.C.).

N°	SITIO	SUBREGIÓN DEL MAGDALENA	INDIVIDUO	PERIODO	SEXO	GRUPO ETARIO	HAPLOGRUP O
1	AGUA DE DIOS	ALTO MAGDALENA	02	RECIENTE	n.d.	n.d.	C1c5 @11617
2	AGUA DE DIOS	ALTO MAGDALENA	05	RECIENTE	n.d.	n.d.	C1c5 @11617
3	LA JAGUA	ALTO MAGDALENA	99	RECIENTE	FEMENINO	ADULTO JOVEN	C1c4
4	LA JAGUA	ALTO MAGDALENA	134	RECIENTE	FEMENINO	ADULTO JOVEN	C1b
5	LLANOS DE LA VIRGEN	ALTO MAGDALENA	01	FORMATIVO	n.d.	INFANTIL	D1f
6	LA CAJITA-HONDA	MEDIO MAGDALENA	22	n.d.	n.d.	n.d.	B2d
7	DIBULLA	BAJO MAGDALENA	98	n.d.	n.d.	n.d.	A2al
8	LA SIERRA	MEDIO MAGDALENA	CRÁNEO9	RECIENTE	MASCULINO	n.d.	B2 @16217
9	LA SIERRA	MEDIO MAGDALENA	CRÁNEO11	RECIENTE	MASCULINO	n.d.	A2ac1
10	SAN PEDRO-SUCRE	BAJO MAGDALENA	SPC1-5	RECIENTE	n.d.	ADULTO	A2
11	SAN PEDRO-SUCRE	BAJO MAGDALENA	SPC2-14	RECIENTE	MASCULINO	ADULTO MEDIO	A2

12	SAN PEDRO-SUCRE	BAJO MAGDALENA	SPC1-21	RECIENTE	MASCULINO	ADULTO	D1
13	SAN PEDRO-SUCRE	BAJO MAGDALENA	SPC2-24	RECIENTE	MASCULINO	ADULTO MEDIO	D1
14	SAN PEDRO-SUCRE	BAJO MAGDALENA	SPC4-28	RECIENTE	n.d.	MENOR	A2
15	SAN PEDRO-SUCRE	BAJO MAGDALENA	SPC4-37	RECIENTE	FEMENINO	ADULTO JOVEN	C1c3

Tabla 5. Información de las muestras analizadas y sus respectivos haplogrupos

Se identificaron los haplogrupos nativoamericanos en las muestras prehispánicas de este estudio. Los haplogrupos A2 y C1 se encontraron en 5 individuos cada uno, lo que representa el 66% de las muestras, seguido del haplogrupo D1 en 3 individuos (20%) y, por último, el linaje B2 en dos muestras del estudio (14%) (Figura 18).

Debido a que se amplificó la cobertura de secuenciación, con los mitogenomas, adicionalmente se identificaron sublinajes para cada uno de los haplogrupos, tales como A2a1 y A2a1 para el haplogrupo A2, B2d para el linaje B2; un sublinaje para cada individuo clasificado en el haplogrupo C1 que, corresponden a los subhaplogrupos C1b, C1c, C1c3, C1c4 y C1c5; y por último el sublinaje D1f en una de las muestras clasificadas en el haplogrupo D1 (Figura 18).

DISTRIBUCIÓN DE HAPLOGRUPOS DE ADNMT

■ A2 ■ B2 ■ C1 ■ D1

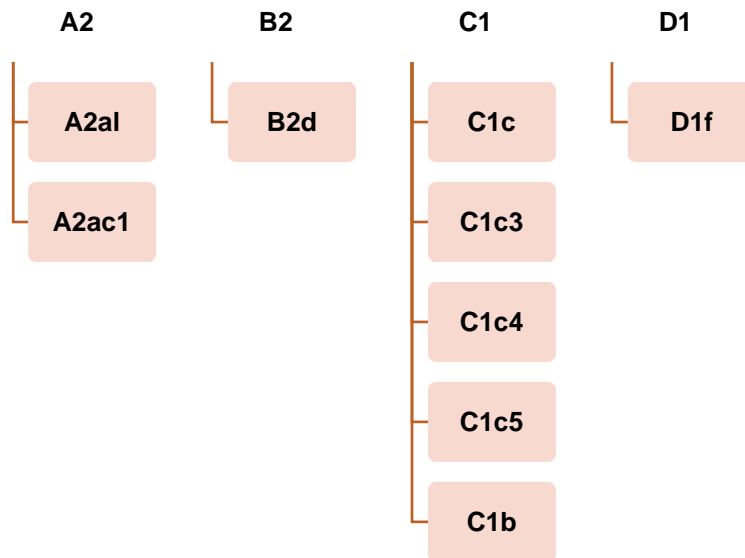
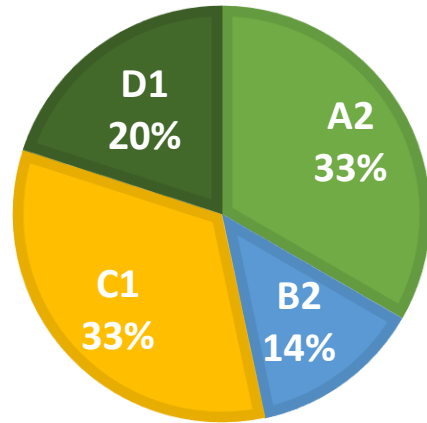


Figura 18. Frecuencias de haplogrupos de ADNmt para las poblaciones analizadas en el Magdalena y se indican los subhaplogrupos encontrados

Se realizó asignación de haplogrupos también a través del software Haplogrep y este software clasificó las muestras con el mismo haplogrupo que se realizó de manera manual (Figura 19)

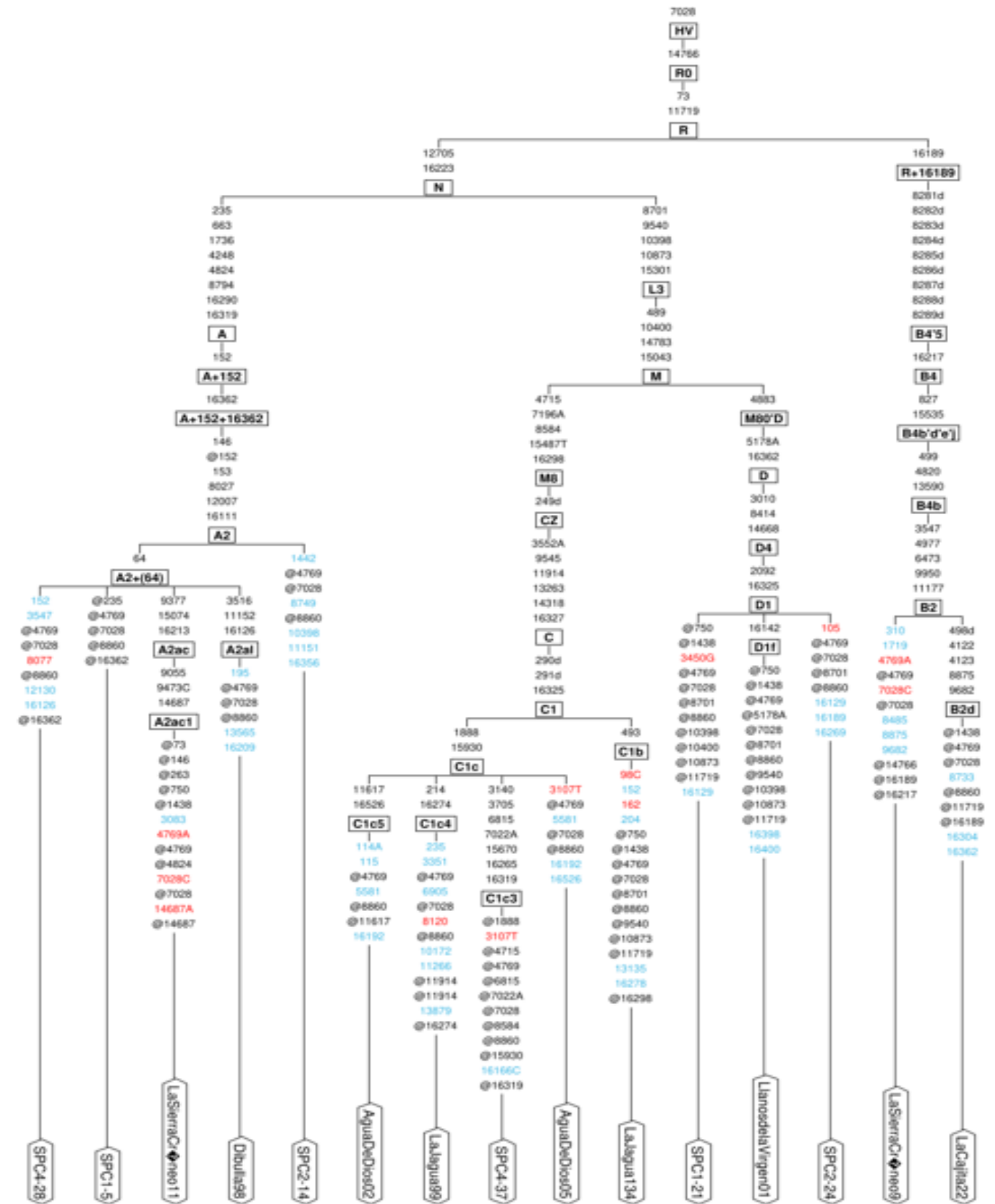


Figura 19. Árbol filogenético de asignación de haplogrupos con el software Haplogrep

Análisis filogeográfico de mitogenomas

La relación evolutiva de las muestras colombianas contemporáneas y otras secuencias completas americanas para cada uno de los haplogrupos están ilustradas en las figuras 20,21,22 y 23

Haplogupo A2

Los 6 individuos clasificados como A2ac1 comparten las mutaciones características para el haplogrupo A2 y adicionalmente, las mutaciones 9055A, 9377G, 9473C, 14687G, 15074C y 16213A el cual define el haplogrupo A2ac1 y que están compartidas en 4 muestras de Colombia (una muestra de la Amazonia colombiana (Arias et al., 2017), dos del estudio de (Behar et al., 2012) y la muestra de la Sierra del estudio), 1 de Norteamérica (USA) y una muestra de Centroamérica (Cuba) y, dentro de estas muestras se encuentra otra subagrupación confirmada por el polimorfismo en la posición 3083 en una de las muestras de este estudio (N°15 en la filogenia) con otra muestra de la Amazonía Colombiana (Arias et al., 2017).

El haplogrupo A2al, por su parte, está caracterizado por los polimorfismos 3516T y 11152C. Estos linajes se encontraron en 2 muestras colombianas (una de Atlántico y una reportada por Behar et al., 2012) y dos norteamericanas (U.S.A) que, adicionalmente una de ellas comparte el polimorfismo 16209C con la muestra de Dibulla (N°13 en la filogenia) de este estudio (Figura 20).

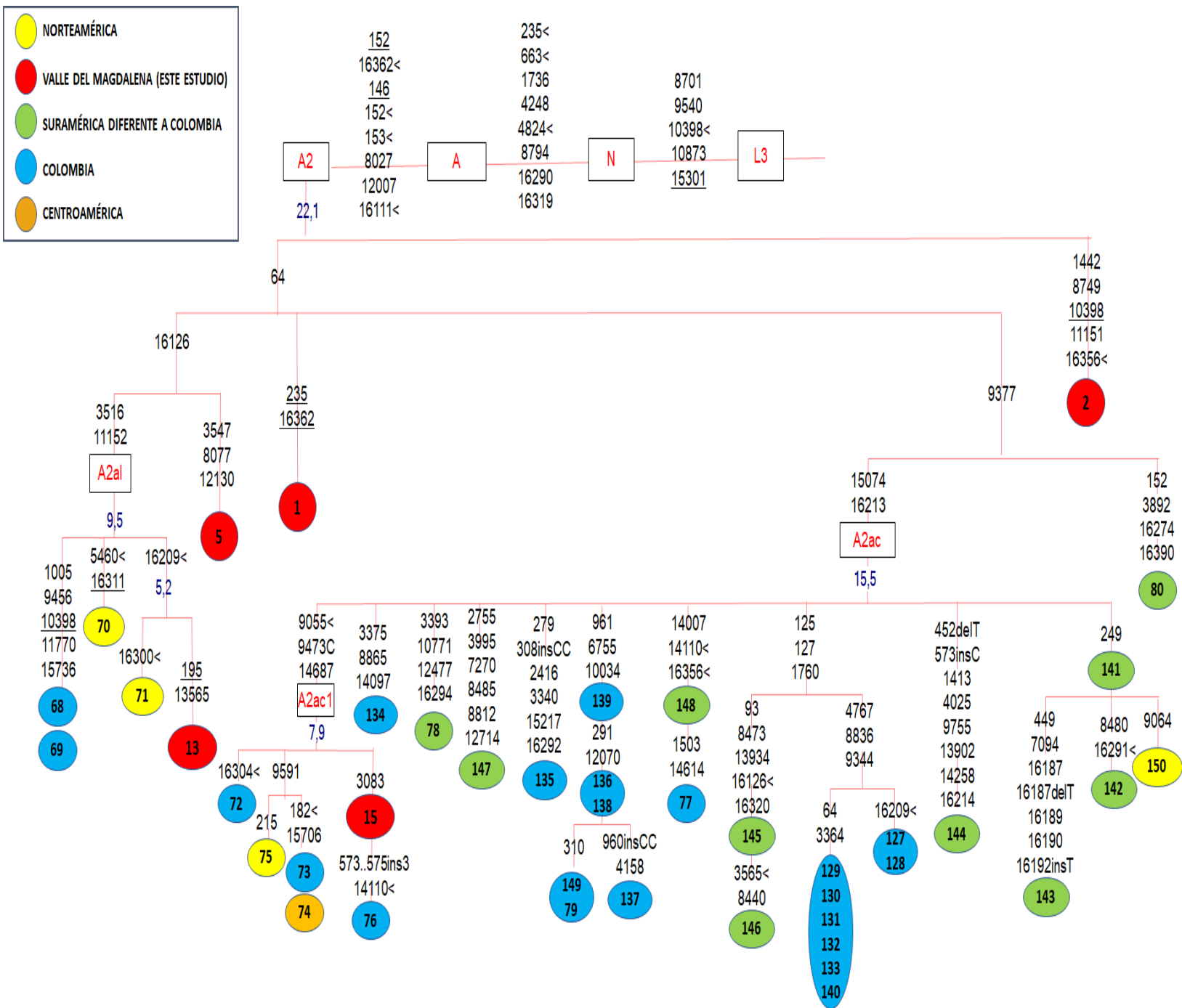


Figura 20. Árbol filogenético de Máxima Parsimonia (MP) con secuencias completas de ADNmt pertenecientes al haplogrupo A2.

Las mutaciones se muestran en las ramas (relativas a la secuencia de referencia de Cambridge revisada - CRSr). Los sufijos indican: transversiones (A, G, C o T), deleciones (del), inserciones (ins) y reversiones (@). Las mutaciones recurrentes son subrayadas. Las variaciones en las posiciones 16519, la presencia de nucleótidos C en las posiciones 309-315, tanto como los indels AC en las posiciones 515-522 no se incluyen en la filogenia. Todas las muestras fueron coloreadas acorde a su origen geográfico mostrado en la leyenda. Las edades estimadas son reportadas en ka (kiloaños o miles de años) para los nodos en los subhaplogrupos de interés en color azul.

Haplogrupo B2

Para el haplogrupo B2, encontramos muestras distribuidas en Mesoamérica, Centroamérica, Colombia y Suramérica, entre las que se encuentra una de las muestras de la Sierra (N°14 en la filogenia) analizadas en este estudio (Figura 21).

Los individuos clasificados dentro del haplogrupo B2d se caracterizaron por presentar los polimorfismos diagnósticos: 498delC, 4122G, 4123G, 8875C y 9682C. La secuencia de la muestra de estudio (La Cajita-Honda; N°12 en la filogenia) comparte este linaje con tres muestras de Colombia, 2 Wayuu (Tamm et al., 2007) y una reportada como nativoamericana de Colombia (Mishmar et al., 2003), 2 de Centroamérica (Panamá), una de Norteamérica (U.S.A) y una de Suramérica, indicado que es linaje se encuentra ampliamente distribuido a lo largo del continente (https://empop.online/hg_tree_browser).

Haplogrupo C1

El haplogrupo C1b se caracteriza por el polimorfismo en la posición 493G. La muestra clasificada en el haplogrupo C1b de alto Magdalena (La Jagua; N° 10 en la filogenia) se encuentra en la misma rama de 21 muestras suramericanas, una muestra de Colombia y una muestra de Norteamérica, lo que sustenta su alta frecuencia en el sur del continente

A diferencia de ello, el haplogrupo C1c caracterizado por los polimorfismos 1888A y 15930A, tiene una distribución más amplia hacia Mesoamérica y Norteamérica, pero igualmente presente en poblaciones suramericanas y centroamericanas.

El subhaplogrupo C1c3 que se diagnostica con los polimorfismos 3140G, 3705A, 6815C, T7022a, 15670C, 16265G y 16319A, lo hallamos en una muestra de bajo Magdalena (San Pedro-Sucre; N° 6 en la filogenia) y comparte este subhaplogrupo con 3 muestras colombianas, una correspondiente al pueblo indígena Arsario (Tamm et al., 2007) y 2 publicadas por Rieux et al. (Rieux et al., 2014).

El haplogrupo C1c4, por su parte, posee los polimorfismos 214G y 16274A, que se encuentran en la muestra de alto Magdalena (La Jagua; N° 9 en la filogenia) y está compartida con una muestra de Norteamérica (U.S.A), dos muestras de Mesoamérica (México) (Kumar et al., 2011) y Centroamérica (República Dominicana).

Las muestras de Agua de Dios 02 y 05 (N° 7 y 8 en la filogenia, respectivamente) se encuentran en el nodo del haplogrupo C1c5 @11617C, las cuales tienen el polimorfismo 16526A, y ausencia del polimorfismo 11617C y se encuentran dentro del mismo linaje que dos muestras de la amazonia colombiana (Arias et al., 2017) y una muestra de Perú (Figura 23)

A continuación, se ilustra la distribución de los haplogrupos C1b y C1c según los datos de EMPOP, que apoya los resultados obtenidos en la filogenia (Figura 22).

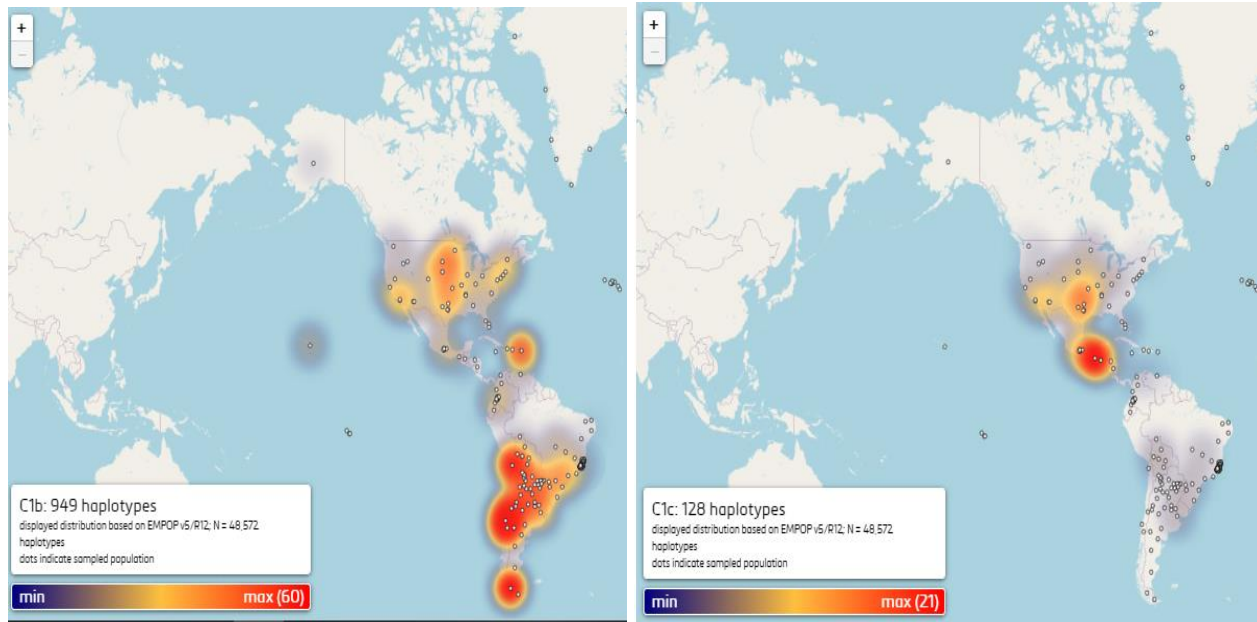


Figura 22. Distribución de haplogrupos C1b y C1c encontrados en EMPOP

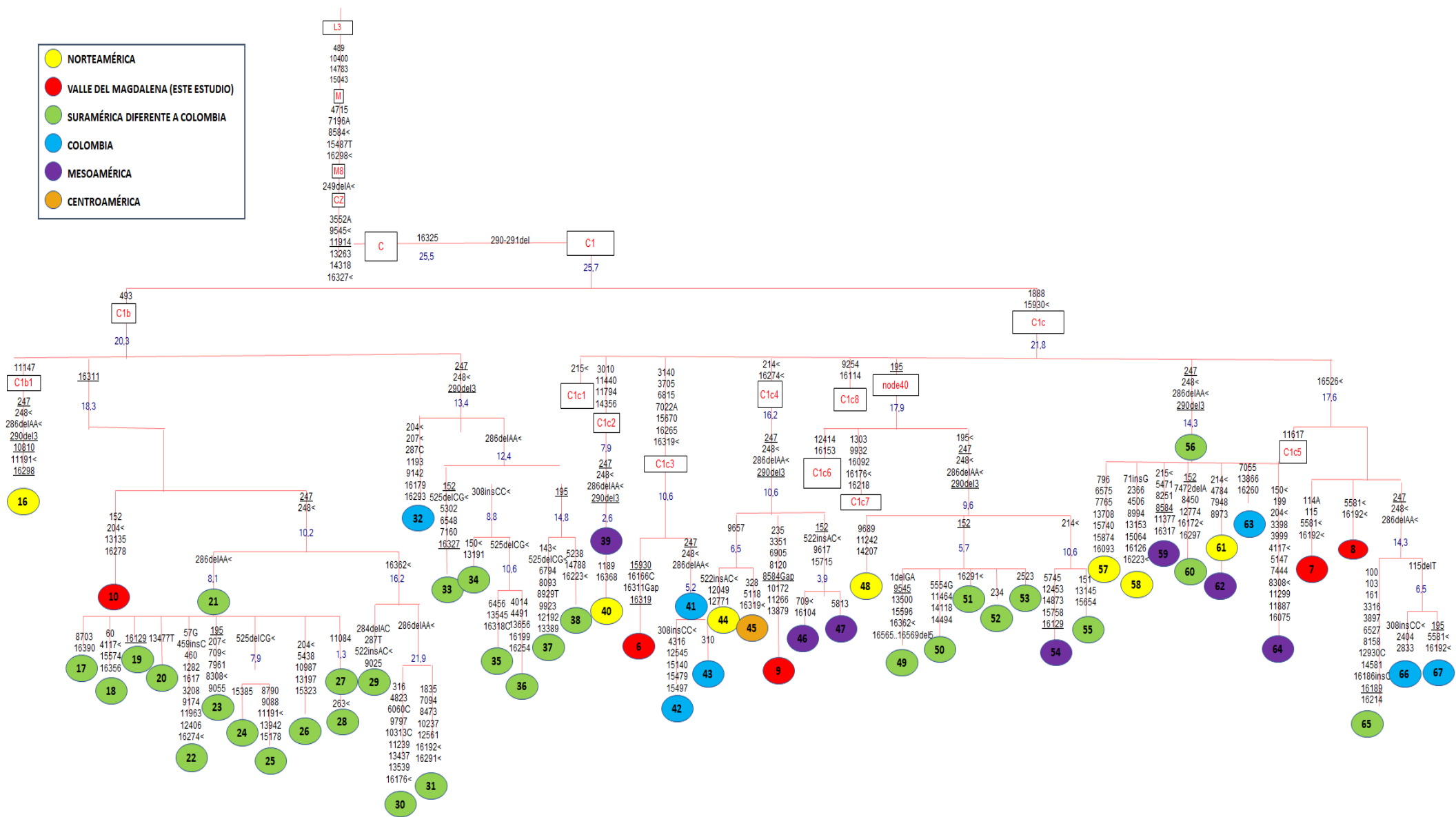


Figura 23. Árbol filogenético de Máxima Parsimonia (MP) con secuencias completas de ADNmt pertenecientes al haplogrupo C1.

Las mutaciones se muestran en las ramas (relativas a la secuencia de referencia de Cambridge revisada - CRSr). Los sufijos indican: transversiones (A, G, C o T), deleciones (del), inserciones (ins) y reversiones (@). Las mutaciones recurrentes son subrayadas. Las variaciones en las posiciones 16519, la presencia de nucleótidos C en las posiciones 309-315, tanto como los indels AC en las posiciones 515-522 no se incluyen en la filogenia. Todas las muestras fueron coloreadas acorde a su origen geográfico mostrado en la leyenda. Las edades estimadas son reportadas en ka (kiloaños o miles de años) para los nodos en los subhaplogrupos de interés en color azul.

Haplogrupo D1

Para este análisis encontramos que muestras tanto de bajo (San Pedro-Sucre) y alto Magdalena (Llanos de la Virgen; N° 11 en la filogenia) se encuentran en este haplogrupo y comparten linajes con muestras de todo el continente. Esta última muestra se encuentra en el subhaplogrupo D1f que adicionalmente a los polimorfismos que definen el haplogrupo D1, posee el polimorfismo 16142T y está dentro del mismo clúster de una muestra de la amazonia colombiana (Arias et al., 2017) y cuatro muestras suramericanas entre las que se encuentra una de Waiwai en Brasil (Fagundes et al., 2008), dos muestras de Venezuela (Brandini et al., 2018a) y una muestra de Paraguay (Simão et al., 2019).

El haplogrupo D1, que está diagnosticado por los polimorfismos 2092T y 16325C, se encuentra más ampliamente distribuido en Suramérica (Argentina, Brasil, Ecuador, Venezuela y Perú), seguido de las poblaciones norte y mesoamericanas (Canadá, U.S.A y México); y en menor medida, a muestras de Centroamérica (Panamá) y en este estudio la encontramos en las muestras SPC1-21 y SP C2-24 (N° 3 y 4 en la filogenia, respectivamente), que adicionalmente comparten el polimorfismo G16129A (Figura 24).

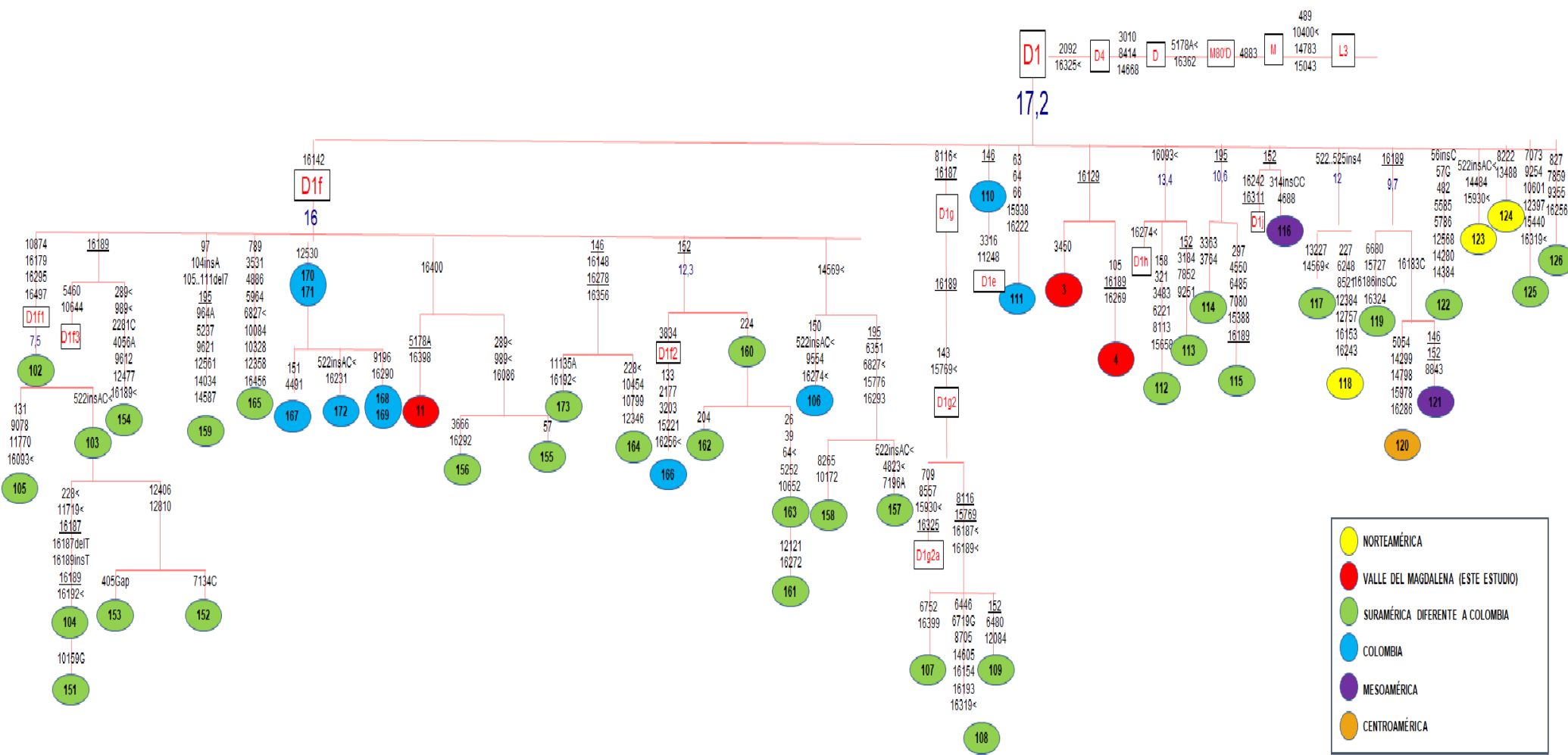


Figura 24. Árbol filogenético de Máxima Parsimonia (MP) con secuencias completas de ADNmt pertenecientes al haplogrupo D1.

Las mutaciones se muestran en las ramas (relativas a la secuencia de referencia de Cambridge revisada - CRSr). Los sufijos indican: transversiones (A, G, C o T), deleciones (del), inserciones (ins) y reversiones (@). Las mutaciones recurrentes son subrayadas. Las variaciones en las posiciones 16519, la presencia de nucleótidos C en las posiciones 309-315, tanto como los indels AC en las posiciones 515-522 no se incluyen en la filogenia. Todas las muestras fueron coloreadas acorde a su origen geográfico mostrado en la leyenda. Las edades estimadas son reportadas en ka (kiloaños o miles de años) para los nodos en los subhaplogrupos de interés en color azul.

Estimación del tiempo del Ancestro Común Más Reciente

Por medio de análisis en mtPhyl se estimaron las fechas aproximadas de coalescencia de los subhaplogrupos encontrados en las muestras analizadas, teniendo en cuenta un intervalo de confianza (IC) del 95%.

Haplogrupo	N	Tiempo de coalescencia (Ky)	MinT95% (ky)	maxT95% (ky)
A2	18	22,1	13,1	31,4
A2a1	5	9,5	3,8	15,5
A2ac	9	14	6,7	21,5
A2ac1	6	7,9	3,1	12,8
B2	23	15,7	11,5	20
B2d	7	7,5	4	11,1
C1	55	25,7	18,8	32,9
C1b	24	20,3	12,4	28,5
C1c	31	21,8	16,6	27,1
C1c3	4	10,6	3,7	17,9
C1c4	4	16,2	6,1	26,8
C1c5	4	17,6	9,2	26,3
D1	29	16,5	13,1	19,9
D1f	6	19	10,3	28,1

Tabla 6. Estimación de TMRCA de los ancestros comunes de los haplogrupos encontrados en el presente estudio

3.5. Discusión

Este estudio confirma que los muestreos de restos óseos prehispánicos y su secuenciación son necesarios para descubrir toda la variación en los haplogrupos de ADNmt de los nativos americanos para complementar algunas hipótesis arqueológicas de poblamiento y migraciones paleoindias, especialmente en América del Sur, ya que se cuentan con limitados estudios de las mismas.

Se ha demostrado que la región control tiene un valor limitado para proporcionar una imagen clara del origen de los pueblos prehispánicos. Con el fin de realizar una mejor asignación del origen geográfico de los linajes, y a pesar de que estas muestras por sus altos niveles de degradación poseen una gran dificultad de obtención de ADN y, por lo tanto, de secuenciación del genoma mitocondrial, se realizó un análisis filogeográfico detallado de todos los linajes observados en el conjunto de datos de la cuenca del río Magdalena. En resumen, 15 muestras arrojaron una buena

calidad de ADN de las secuencias completas de ADNmt y revelaron claramente la presencia de mutaciones diagnósticas de haplogrupos y subgrupos nativoamericanos.

Nuestros resultados de ADNmt en las muestras de bajo Magdalena arrojan luz sobre la época prehispánica del norte de Suramérica., ya que con la amplia diversidad genética que encontramos en las muestras de este estudio, se apoyan los hallazgos arqueológicos, esta región jugó un papel muy importante en las rutas migratorias y realizó un gran aporte genético importante, no sólo a las poblaciones prehispánicas, sino, también a salvaguardar la ancestralidad matrilineal que se conserva en poblaciones actuales a pesar de la influencia europea y africana en nuestro país y en el continente en general.

El haplogrupo A2 tienen una amplia distribución a lo largo de todo el continente, y en Colombia específicamente, se ha encontrado en alta proporción en poblaciones prehispánicas y actuales analizadas (Arias et al., 2017; Casas-vargas et al., 2018; Díaz-Matallana et al., 2016; Jara et al., 2010; Morales-Arce et al., 2017; Patrícia & Ribeiro, 2021a; Xavier et al., 2015) y tiene una estimación de edad de coalescencia bastante amplia en la bibliografía que oscila entre 16.1 ± 1.5 Ky (Kumar et al., 2011), 18.1 ± 1.8 ky (Achilli, Perego, Bravi, Coble, Kong, & Scott, 2008), 21,3Ky (Fagundes et al., 2008) y 22,1Ky en este estudio, si bien es cierto, que es un amplio rango de variación se debe al número de secuencias y métodos que se empleen para su estimación, pero también que, el tiempo estimado >16 Ky en los estudios concuerda con las propuestas de migración y diversificación de los haplogrupos nativoamericanos (Fagundes et al., 2008; Llamas et al., 2016).

El subhaplogrupo A2a1, adicionalmente a las poblaciones mencionadas en las filogenias de mitogenomas, se ha encontrado en poblaciones de en los grupos étnicos Mokana y Zenú ((Dayana & Medellín, 2019), en San Basilio de Palenque (Martínez et al., 2020) en Colombia. Se estima un tiempo de divergencia de 9,5ky, el cual no encontramos comparaciones con otros estudios, sin embargo, el linaje también se ha hallado en poblaciones brasileras

El sublinaje A2ac1 por su parte, se les estimó un tiempo de coalescencia de 7,9ky, y que difiere un poco de lo reportado por (Brandini et al., 2018) ya que se reporta un valor de Máxima Verosimilitud de 4.28 ± 1.12 Ky. Este subhaplogrupo diverge de A2ac el cual en el mismo reporte, tienen un tiempo de coalescencia similar 14ky en este estudio vs. 12.23 ± 1.11 (Brandini et al., 2018)

En lo que respecta al haplogrupo B2, el cual es posible inferir en este estudio, un origen que data hace 15700 años, y está de acuerdo con lo reportado en la literatura 18.1 ± 2.4 kya (Kumar et al., 2011), 18.1 ± 1.8 (Achilli, Perego, Bravi, Coble, Kong, Woodward, et al., 2008) y su sublinaje B2d, se logró establecer un posible origen hace aproximadamente 7,5ky, similar a lo reportado por Zheng et al. 2012 quien estimò a través del método bayesiano un tiempo de coalescencia de 6,3ky (Zheng et al., 2012)). Este sublinaje, adicionalmente se ha encontrado extendido en Mesoamérica, Centroamérica y el norte de Suramérica ya que se encontró en Wayuùs y Ngöbes (Tamm et al., 2007), Panamá (Perego et al., 2012), en México (González-Martín et al., 2015) y Venezuela (Castro de Guerra et al., 2012).

Para el linaje C1 encontramos una alta gama de subhaplogrupos, ya que las muestras allí clasificadas, poseen cada una sublinajes diferentes. Según la estimación de edad de coalescencia el linaje más antiguo o que divergió primeramente de C1 es C1c, el cual se estima que sucedió hace 21,8ky y C1b hace 20,3ky en este estudio; esto similar a lo reportado por kumar, el cual reportó un tiempo de coalescencia de 22.2 ± 3.3 kya y 17.9 ± 2.3 kya; en el 2009 se reportó tiempos de coalescencia de 17,4ky y 16,7ky, respectivamente (Perego et al., 2009) y Achilli et al., 2008 reportó 20,6ky y 20,1ky, respectivamente. Estos linajes junto con A2, B2, C1d, C1d1, D1 y D4h3a, son ocho linajes que se definen como "panamericanos", ya que se encuentran en el doble continente ((Bisso-Machado & Fagundes, 2021; Brandini et al., 2018b; de Saint Pierre et al., 2012)).

El linaje, C1b se ha encontrado además de lo reportado en el árbol filogenético, en muestras antiguas de Perú, Bolivia, México y Argentina, y el linaje C1c en muestras antiguas de Perú y Bolivia (Llamas et al., 2016), así como en 24 poblaciones amazónicas (Arias et al., 2017)

Para los sublinajes específicos C1c3, C1c4 y C1c5 no encontramos puntos de comparación al revisar la literatura en cuanto a los tiempos de coalescencia, y a pesar que la estimación en este estudio se realizó con pocos mitogenomas, el tiempo estimado si es compatible con la divergencia de linajes en otros haplogrupos y están de acuerdo con las rutas migratorias propuestas por algunos autores, en este caso se representa mayor antigüedad para C1c5 (17,6ky), seguido de C1c4 con 16,2ky y por último C1c3 estimada en 10,6ky, y realmente es una fecha bastante antigua en comparación con otros sublinajes que emergieron hace pocos años (Brandini et al., 2018a; Llamas et al., 2016)

Y por último con respecto al linaje D1 se encuentran coalescencias similares a la encontrada en este estudio (16,5ky) ya que se ha reportado en 17.2 ± 2.0 ky (Kumar) y 18.6 ± 2.3 ky (Achilli, Perego, Bravi, Coble, Kong, Woodward, et al., 2008). También, para D1f se reportó un tiempo de coalescencia bastante antiguo de $18,05 \pm 1,38$ ky (Brandini et al., 2018a), similar a los resultados de nuestro análisis (19ky) que curiosamente, se presentó en la muestra del periodo formativo del alto Magdalena en este estudio (Llanos de la Virgen). Claramente, los resultados se muestran un poco discordantes con respecto al tiempo que divergió D1f de D1, lo que podría deberse a la falta de un mayor número de secuencias para estimar estos tiempos y así, poder estimar con mayor precisión.

El haplogrupo D1f, además de encontrarse presente en las muestras enseñadas en la figura 24, se ha encontrado también en Colombia, Estados Unidos, México, Brasil, Venezuela, Ecuador y Perú (Achilli, Perego, Bravi, Coble, Kong, & Scott, 2008; Brandini et al., 2018b; Gómez-Carballa et al., 2012; Tamm et al., 2007)

Con estos resultados específicos, se observa una continuidad de los linajes mitocondriales a través del tiempo hasta nuestros días. A partir del análisis de mitogenomas, algunos autores han postulado que la diversificación de linajes desde el paso inicial por el estrecho de Bering ocurrió entre 16.000 y 13.000 años antes del presente y el tiempo de expansión desde el norte a sur del continente habría tomado aproximadamente 2000 años, lo cual es compatible con las evidencias arqueológicas y genéticas encontradas hasta el presente (Achilli, Perego, Bravi, Coble, Kong, Woodward, et al., 2008; Bodner et al., 2012; Brandini et al., 2018a; Llamas et al., 2016; Tamm et al., 2007)

En el contexto colombiano, y según los hallazgos del presente estudio, se podría concordar en que los primeros pobladores entraron a Suramérica atravesando el istmo de Panamá, hace aproximadamente 15-13,5ky. (Cooke et al., 2013; Delgado, 2017; Rothhammer & Dillehay, 2009). Y luego de entrar allí siguieron varias rutas, una de ellas y muy principal fue el río Magdalena y el río Cauca y de allí se generaron procesos de migración importantes hacia las costas y hacia el interior del país. Estos primeros pobladores contaban con una morfología craneal característica de los Paleoamericanos (Dolicocéfalo), y luego, debido a efectos ambientales, de alimentación y subsistencia habrían conllevado a cambios morfológicos característicos de los periodos posteriores en los tiempos previos a la conquista (proceso de braquicefalización que acompañó al desarrollo de la agricultura y a la sedentarización de la población).

Nuestros hallazgos genéticos concuerdan con el origen de los subhaplogrupos mitocondriales hace más de 15000 años, incluyendo sublinajes bien antiguos (>10000 años), excepto para A2a1, A2ac1 y B2d que tienen un tiempo de coalescencia estimado un poco menor

A nivel arqueológico se ha propuesto que el grupo del Bajo Magdalena se aproxima a los grupos andinos meridionales (muisca de Bogotá y Formativo), del Valle del Cauca (períodos Temprano y Tardío) y al Reciente del Alto Magdalena, sin embargo, están muy distanciados del Magdalena Medio y Cauca Medio (región Quimbaya). Esta posición podría estar indicando que filogenéticamente el Bajo Magdalena comparte un ancestro común con la rama sureña del altiplano Cundiboyacense y del Alto Magdalena, siendo posiblemente un relictos del gran tronco ancestral Magdalénico que ingresó por el noroeste de Suramérica vía cuenca del Río Grande la Magdalena hace cerca de 20.000 años (Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena, 1992) y en los hallazgos genéticos si se observan estos tipos de clústeres, sin embargo, el hallazgo del linaje A2ac1, que divergió hace aproximadamente 7.900 años, se había identificado en 8 individuos precolombinos de los alrededores del Templo del Sol, cuya familia materna proviene de una población cercana a Sogamoso, distante solo 15 km del Templo del Sol. y en muestras propiamente de Sogamoso (Casas-Vargas et al., 2017), indicándonos que, aunque los hallazgos genéticos den nuevas pistas y apoyen mucho estas teorías de migraciones pueden existir excepciones y nos permite abrir más el campo de la antropología genética a nuevos estudios los cuales incluyen varios sitios arqueológicos en Colombia para poder indagar más a fondo sobre los orígenes y rutas migratorias de los nativoamericanos.

3.6.Conclusiones

Nuestros hallazgos representan el primer reporte de mitogenomas completos en muestras antiguas precolombinas del valle del Magdalena en Colombia. Un estudio sistemático de la variación del ADNmt basado en la secuenciación del genoma completo hace posible la identificación de sublinajes que a menudo se distinguen, por uno o muy pocos polimorfismos y que se encuentran en la región codificante. Una vez que se alcanza este nivel de resolución filogenética y genómica, es posible identificar todas las diferentes secuencias de mtDNA que podrían haber participado en eventos de poblamiento y/o migración y encontrando nuevos conocimientos sobre los linajes precolombinos

Para el presente estudio se identificaron sublinajes en los cuatro haplogrupos nativoamericanos que tienen relación con muestras de todo el continente americano tanto antiguas como modernas, mostrando una continuidad genética por vía matrilineal bastante importante.

Además, por la localización de las muestras en el valle del río Magdalena podemos inferir que allí pudieron divergir ciertos subhaplogrupos o al menos, que contribuyeron de manera significativa a las migraciones al interior del país y del continente suramericano.

3.7. Referencias

- Achilli, A., Perego, U. A., Bravi, C. M., Coble, M. D., Kong, Q. P., Woodward, S. R., Salas, A., Torroni, A., & Bandelt, H. J. (2008). The phylogeny of the four pan-American MtDNA haplogroups: Implications for evolutionary and disease studies. *PLoS ONE*, 3(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001764>
- Achilli, A., Perego, U. A., Bravi, C. M., Coble, M. D., Kong, Q., & Scott, R. (2008). The Phylogeny of the Four Pan-American MtDNA Haplogroups: Implications for Evolutionary and Disease Studies. *PLoS ONE*, 3(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001764>
- Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity, cultural interactions, and population mobility in Northwestern Amazonia. October. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23345>
- Behar, D. M., Van Oven, M., Rosset, S., Metspalu, M., Loogväli, E. L., Silva, N. M., Kivisild, T., Torroni, A., & Villems, R. (2012). A “copernican” reassessment of the human mitochondrial DNA tree from its root. *American Journal of Human Genetics*, 90(4), 675–684. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2012.03.002>
- Bisso-Machado, R., & Fagundes, N. J. R. (2021). Uniparental genetic markers in Native Americans: A summary of all available data from ancient and contemporary populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 176(3), 445–458. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24357>
- Bodner, M., Perego, U. A., Huber, G., Fendt, L., Röck, A. W., Zimmermann, B., Olivieri, A., Gómez-Carballa, A., Lancioni, H., Angerhofer, N., Bobillo, M. C., Corach, D., Woodward, S. R., Salas, A., Achilli, A., Torroni, A., Bandelt, H.-J., & Parson, W. (2012). Rapid coastal spread of First Americans: novel insights from South America’s Southern Cone mitochondrial genomes. *Genome Research*, 22(5), 811–820. <https://doi.org/10.1101/gr.131722.111>
- Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018a). The Paleo-Indian entry into South America according

- to mitogenomes. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2), 299–311. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx267>
- Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018b). The Paleo-Indian entry into South America according to mitogenomes. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2), 299–311. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx267>
- Casas-vargas, A., Romero, L. M., Rodríguez, J. V., & Usaquén, W. (2018). Mitochondrial DNA Analysis of a Sample of Pre-Columbian Ancient Remains from Norte de Santander, Colombia (Chitarera Cultural Area). *Acta Biológica Colombiana*, 23(3), 263–273.
- Casas-Vargas, A., Romero, L. M., Usaquén, W., Zea, S., Silva, M., Briceño, I., Gómez, A., & Rodríguez, J. V. (2017). Diversidad del ADN mitocondrial en restos óseos prehispánicos asociados al templo del sol en los andes orientales colombianos. *Biomedica*, 37(4), 1–41. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v37i4.3377>
- Castro de Guerra, D., Figuera Pérez, C., Bravi, C. M., Saunier, J., Scheible, M., Irwin, J., Coble, M. D., & Rodríguez-Larralde, A. (2012). Sequence variation of mitochondrial DNA control region in North Central Venezuela. In *Forensic science international. Genetics* (Vol. 6, Issue 5, pp. e131-3). <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2011.11.004>
- Cooke, R., Ranere, A., Pearson, G., & Dickau, R. (2013). Radiocarbon chronology of early human settlement on the Isthmus of Panama (13,000–7000 BP) with comments on cultural affinities, environments, subsistence, and technological change. *Quaternary International*, 301, 3–22. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.02.032>
- Damgaard, P. B., Margaryan, A., Schroeder, H., Orlando, L., Willerslev, E., & Allentoft, M. E. (n.d.). Improving access to endogenous DNA in ancient bones and teeth. *Nature Publishing Group*, 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep11184>
- Dayana, N., & Medellín, S. (2019). Análisis De La Ancestría En Poblaciones De Origen Lingüístico Chibcha, Caribe Y Arawak De La Región Caribe Colombiana. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/80575>
- de Saint Pierre, M., Gandini, F., Perego, U. A., Bodner, M., Gómez-Carballa, A., Corach, D., Angerhofer, N., Woodward, S. R., Semino, O., Salas, A., Parson, W., Moraga, M., Achilli, A., Torroni, A., & Olivieri, A. (2012). Arrival of Paleo-Indians to the Southern Cone of South America: New Clues from Mitogenomes. *PLoS ONE*, 7(12), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051311>
- Delgado, M. (2017). Sinopsis de la arqueología y la bioantropología del poblamiento temprano del noroccidente de Sudamérica. *Revista Colombiana de Antropología*, 53(1), 213–239. <https://doi.org/10.22380/2539472x.9>

- Díaz-Matallana, M., Gómez Gutiérrez, A., Briceño, I., & Rodríguez Cuenca, J. V. (2016). Genetic analysis of paleo-colombians from Nemocón, Cundinamarca provides insights on the early peopling of northwestern South America. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(156), 461. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.328>
- Fagundes, N. J. R., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C. S., Bogó, M. R., Salzano, F. M., Smith, D. G., Silva, W. A. J., Zago, M. A., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Santos, S. E. B., Petzl-Erler, M. L., & Bonatto, S. L. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *American Journal of Human Genetics*, 82(3), 583–592. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.11.013>
- Forster, P., Harding, R., Torroni, A., & Bandelt, H. J. (1996). Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. *American Journal of Human Genetics*, 59(4), 935–945.
- Galvis-Aponte, L. A., & Quintero-Fragozo, C. A. (2017). Geografía económica de los municipios ribereños del Magdalena. *Documentos de Trabajo Sobre Economía Regional y Urbana*; No. 265. <http://repositorio.banrep.gov.co/handle/20.500.12134/6980>
- Gómez-Carballa, A., Ignacio-Veiga, A., Álvarez-Iglesias, V., Pastoriza-Mourelle, A., Ruíz, Y., Pineda, L., Carracedo, Á., & Salas, A. (2012). A melting pot of multicontinental mtDNA lineages in admixed Venezuelans. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(1), 78–87. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajpa.21629>
- Jara, N. P., Díaz, M., Villegas, V., De Mesa, C. L., Torres, D., Bernal, J., Gómez, A., & Briceño, I. (2010). Application of authenticity criteria in mitochondrial studies on archaic bone remains from a prehispanic Muisca population. *Colombia Medica*, 41(4), 306–314.
- Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 293. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-293>
- Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J. M., Torrez, J. A. B., Rivera, M. A., ... Haak, W. (2016). Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. *Science Advances*, 2(4). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501385>
- Mishmar, D., Ruiz-Pesini, E., Golik, P., Macaulay, V., Clark, A. G., Hosseini, S., Brandon, M., Easley, K., Chen, E., Brown, M. D., Sukernik, R. I., Olckers, A., & Wallace, D. C. (2003). Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(1), 171–176. <https://doi.org/10.1073/pnas.0136972100>

- Morales-Arce, A. Y., Hofman, C. A., Duggan, A. T., Benfer, A. K., Katzenberg, M. A., McCafferty, G., & Warinner, C. (2017). Successful reconstruction of whole mitochondrial genomes from ancient Central America and Mexico. *Scientific Reports*, 7(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18356-0>
- Noguera-Santamaría, M. C., Rivera-Sandoval, J., Martín, J. G., Briceño-Balcázar, I., & Gómez-Gutiérrez, A. (2020). Genetic analysis of pre-columbian human remains from lower magdalena suggests a migratory route and matrilineal genetic continuity in Northern South America. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(172), 704–715. <https://doi.org/10.18257/RACCEFYN.973>
- Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena, S. P. (1992). *Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena*. 1–32.
- Patrícia, B., & Ribeiro, A. (2021). Genetic characterization of the maternal lineages in Andean Colombian populations.
- Perego, U. A., Achilli, A., Angerhofer, N., Accetturo, M., Pala, M., Olivieri, A., Kashani, B. H., Ritchie, K. H., Scozzari, R., Kong, Q. P., Myres, N. M., Salas, A., Semino, O., Bandelt, H. J., Woodward, S. R., & Torroni, A. (2009). Distinctive Paleo-Indian Migration Routes from Beringia Marked by Two Rare mtDNA Haplogroups. *Current Biology*, 19(1), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.058>
- Rieux, A., Eriksson, A., Li, M., Sobkowiak, B., Weinert, L. A., Warmuth, V., Ruiz-Linares, A., Manica, A., & Balloux, F. (2014). Improved calibration of the human mitochondrial clock using ancient genomes. *Molecular Biology and Evolution*, 31(10), 2780–2792. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu222>
- Rohland, N., Glocke, I., Aximu-Petri, A., & Meyer, M. (2018). Extraction of highly degraded DNA from ancient bones, teeth and sediments for high-throughput sequencing. *Nature Protocols*, 13(11), 2447–2461. <https://doi.org/10.1038/s41596-018-0050-5>
- Rothhammer, F., & Dillehay, T. D. (2009). The late pleistocene colonization of South America: An interdisciplinary perspective. *Annals of Human Genetics*, 73(5), 540–549. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.2009.00537.x>
- Schurr, T. G. (2004). The Peopling of the New World: Perspectives from Molecular Anthropology. *Annual Review of Anthropology*, 33(1), 551–583. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.33.070203.143932>
- Scorrano, G., Viva, S., Pinotti, T., Fabbri, P. F., Rickards, O., & Macciardi, F. (2022). Bioarchaeological and palaeogenomic portrait of two Pompeians that died during the eruption of Vesuvius in 79 AD. *Scientific Reports*, 12(1), 6468. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-10899-1>

- Simão, F., Strobl, C., Vullo, C., Catelli, L., Machado, P., Huber, N., Schnaller, L., Huber, G., Xavier, C., Carvalho, E. F., Gusmão, L., & Parson, W. (2019). The maternal inheritance of Alto Paraná revealed by full mitogenome sequences. *Forensic Science International. Genetics*, 39, 66–72. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2018.12.007>
- Soares, P., Ermini, L., Thomson, N., Mormina, M., Rito, T., Röhl, A., Salas, A., Oppenheimer, S., Macaulay, V., & Richards, M. B. (2009). Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock. *American Journal of Human Genetics*, 84(6), 740–759. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2009.05.001>
- Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., Damba, L., Voevoda, M. I., Dipierri, J. E., ... Malhi, R. S. (2007). Beringian standstill and spread of native American founders. *PLoS ONE*, 2(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000829>
- Van Oven, M., & Kayser, M. (2009). Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Human Mutation*, 30(2), 386–394. <https://doi.org/10.1002/humu.20921>
- Xavier, C., Builes, J. J., Gomes, V., Ospino, J. M., Aquino, J., Parson, W., Amorim, A., Gusmão, L., & Goios, A. (2015). Admixture and genetic diversity distribution patterns of non-recombining lineages of native american ancestry in colombian populations. *PLoS ONE*, 10(3), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120155>
- Zheng, H. X., Yan, S., Qin, Z. D., & Jin, L. (2012). MtDNA analysis of global populations support that major population expansions began before Neolithic Time. *Scientific Reports*, 2. <https://doi.org/10.1038/srep00745>

CAPÍTULO 4

EL VALLE DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA, ANTROPOLÓGICA, CULTURAL Y ÉTNICA: ANTROPOLOGÍA GENÉTICA DEL VALLE DEL MAGDALENA, PERSPECTIVAS FUTURAS Y SU ROL EN LA CONSTRUCCIÓN DE IDENTIDAD CULTURAL

4.1. Un recorrido por la época prehispánica del valle cálido del río Magdalena

El valle del río Magdalena constituye una amplia diversidad que data desde tiempos inmemorables hasta la actualidad. Así, por ejemplo, el Magdalena el cual se divide en varios periodos prehispánicos (el precerámico, el formativo temprano, medio y tardío, el clásico regional y el reciente), tuvieron cada uno diferentes patrones de enterramiento y de subsistencia diferentes.

En el Alto Magdalena (la Jagua) para el periodo precerámico (X- III milenio a. C.) se encontraron tumbas monticulares con piedras grandes encima del cuerpo dejando la cabeza por fuera, en posición flexionada lateral. La morfología craneal se caracteriza por ser dolicocefala (alargada y angosta), tipo paleoamericano (Figura 25), comparados por sus dimensiones craneométricas se asemejan a los paleoamericanos de la Sabana de Bogotá, especialmente de Aguazuque (II milenio a. C.), también de Lagoa Santa, Brasil (8000 años); con dientes grandes y desgaste dental redondeado en las coronas de los dientes anteriores superiores (incisivos y caninos), posiblemente por estirar las cuerdas de los arcos o procesar la carne de consistencia dura, preparada a la brasa, tal como se ha reportado en los cazadores recolectores de Tierra de Fuego, Argentina (Fermé, 2015), además de un desgaste ligeramente cóncavo, que se puede relacionar con el consumo de vegetales de consistencia dura y poseen un ajuar con cuentas de collar en concha marina sin presencia de cerámica. Las tumbas se localizan en la parte más elevada del cementerio prehispánico de La Jagua, y alrededor se encuentran las tumbas más profundas del periodo Reciente, de personajes que quizá querían relacionarse en el más allá con los pobladores más antiguos de la región (Rodr, 2008)



Figura 25. cráneo dolicocefalo de la Jagua-Alto Magdalena en el periodo Precerámico
FUENTE: (Rodríguez-Cuenca, 2022)

En el periodo formativo (X- III milenio a. C.) surge la agricultura y la alfarería, además de la conformación de pequeñas aldeas que definen este periodo (Reichel-Dolmatoff, 2016), la población era pequeña y dispersa, poco jerarquizada, con poca acumulación de bienes (Robert & Brown, 2004)

La mayoría de tumbas monticulares de este período, contienen el cuerpo en posición dorsal extendida para los adultos y sedente para los niños, con alguna vasija (plato, copa roja, cuenco o pequeña olla) al lado de la cabeza, y otros artefactos líticos cerca del cuerpo. En este período se inicia la costumbre de emplear urnas funerarias para inhumar los niños menores de cuatro años; algunas tumbas tienen forma de pozo y cámara pequeña con poco ajuar (Rodríguez et al., 2012).

En Llanos de la Virgen, La Cañada (El Agrado), en la orilla izquierda del río Magdalena y en La Galda (El Agrado), cerca de la quebrada Yaguilga, se localiza un pequeño montículo, que concentra varias tumbas y un conjunto colectivo de tumbas infantiles del Formativo (Rodríguez et al., 2012).

A diferencia del periodo precerámico que se caracteriza por la dolicocefalia, los agroalfareros del periodo Formativo tienden hacia la braquicefalización (redondeamiento de la cabeza) y gracilización (reducción del grado de robustez), el cual se acentúa por la introducción de la práctica de la deformación cefálica intencional, como una manera de diferencia étnica o de estatus social. Esta evolución se relaciona con los cambios en el patrón de subsistencia asociados a un incremento en el consumo de productos vegetales ricos en almidones (maíz y tubérculos) en la dieta de la población del Formativo, tal como se ha evidenciado para la Sabana de Bogotá (Cardenas, 2002; Correal U, 1989) y otras regiones de América. Pero en algunos lugares como en Madrid, Cundinamarca se mantuvo la dolicocefalia en el Formativo Temprano (Rodríguez C. & Cifuentes Toro, 2005)

Respecto a los traumas que habitualmente se relacionan con agresividad intergrupala, su frecuencia es muy baja y son producidos por objeto contundente, no letales, indicando una sociedad alejada de un estado de guerra crónica (Rodr, 2008).

Ya para el Clásico Regional (I milenio d. C.), los entierros continúan la tradición anterior de disponer montículos sobre el cuerpo, pero cambia la posición del cuerpo, donde además de la dorsal, se establece la lateral flexionada y sedente flexionada. También, se reduce la frecuencia de tumbas simples, se incrementa el estilo de las tumbas con montículos y vasijas de ajuar, las inhumaciones en urnas funerarias de niños menores de tres años de edad y los pozos con cámaras más profundas. En este periodo predomina orientación del cuerpo hacia el sur, noreste y en menor medida, la oeste, que era la más predominante en el periodo anterior. Aparece la orfebrería en este período, que permite un estilo diferente en la diferenciación social de la población, y se ve reflejado en la distinción de los muertos, junto con la forma de la tumba (pozo y cámara), la posición sedente y la inclusión de cuentas de collar de concha marina (indicando la adquisición de objetos exóticos como parte de la suntuosidad de algunos individuos de élite). También se considera necesario acompañar a sus difuntos con artefactos de molienda y ollas que contenían bebidas y alimentos las cuales acompañan algunos entierros y se disponen ya no una, sino varias vasijas como ajuar al lado y encima del cuerpo (Rodr, 2008).

En el centro poblado de La Galda (Nuevo San José de Belén), El Agrado, en la margen derecha de la quebrada Yaguilga, se registró un cementerio integrado por varias tumbas y urnas funerarias. Este período acumula la mayor cantidad de entierros colectivos, y se aprecia un cambio en la

cosmovisión, organización social y desarrollo tecnológico de la gente, especialmente en lo concerniente a la importancia de la orientación hacia los movimientos del astro solar (Rodríguez et al., 2012).

En este período, se manifiesta incremento en la ocurrencia de caries y de defectos del esmalte y se resalta la ausencia de traumas craneo-encefálicos en adultos, y en cambio, se reduce la esperanza de vida, en comparación con el periodo anterior posiblemente por eventos volcánicos que afectaron la calidad de vida (Rodríguez et al., 2012).

Por último, con relación a las prácticas funerarias en el periodo Reciente (Siglos X-XVI d. C.), se evidencia un cambio sustancial en la cosmovisión de la gente, pues por un lado se impone la costumbre de las tumbas monticulares con varias vasijas fragmentadas intencionalmente sobre el cuerpo (“matadas”, seguramente para evitar las malas energías del difunto) para algún estrato social de rango adquirido. Para el grupo social bajo se estilaba enterrar los cadáveres sin ajuar, en tumbas de pozo simple, sin montículo, en posición lateral flexionada o dorsal extendida. Para el estrato social alto se acostumbraba enterrar los cuerpos en tumbas muy profundas de pozo y cámara, con diversos anillos de piedra en el pozo; en la cámara se disponía el cuerpo en posición sedente, flexionado, con una vasija subglobular (chichera) a su lado, mirando hacia el este. El grupo de mayor estatus tenía además restos de animales (roedores, serpientes), elementos de orfebrería, cuentas de collar en concha o caracol marino.

Desde el Formativo se encuentran evidencias del desarrollo de la agricultura de tubérculos, rizomas, semillas y legumbres, combinada con la pesca y caza que no perdieron vigencia y la conformación de aldeas de economía mixta

La mayoría de los individuos presentan deformación cefálica. La posición sedente es poco frecuente en las tumbas simples, pero predominante en las de pozo con cámara y orfebrería. El entierro colectivo es predominante en las tumbas de pozo y cámara, y raras en las simples. La vasija “poporo o chichera” es típica de las tumbas de pozo y cámara con orfebrería y en las tumbas con varias vasijas, estando ausente en entierros simples y monticulares con poco ajuar. Los artefactos de molienda (metates, manos de moler) son frecuentes en las tumbas con varias vasijas y en las de pozo y cámara con orfebrería, siendo muy raras en las simples y monticulares con poco ajuar. Los cuencos, las copas, platos, cántaros, cuentas de collar de concha marina y piezas orfebres son

típicos de las tumbas más complejas que de las simples (sin montículo o con montículo y poco ajuar) (Rodr, 2008).

Como dato importante, sólo en Altamira- Agrado-Garzón, se introduce una vasija subglobular de cuello angosto, entre 15-30 cm de altura, de paredes muy delgadas (3 mm) y de color café grisáceo, con algunas pintas negras, conocida como “chichera o poporo”, que se usaba para la preparación de semillas, frutos secos y palmas; y se usó como ajuar en las tumbas profundas de pozo y cámara frontal, a un lado del individuo en posición sedente mirando hacia el oeste, a veces acompañado de piezas orfebres, cuentas de caracol marino y restos de animales (Rodr, 2008).

Los niños entre 0-5 años también eran enterrados en posición sedente con artefactos líticos. Los niños entre 6-11 años eran enterrados ya fuese en posición sedente o dorsal extendido, en tumbas monticulares o de pozo simple. Los jóvenes son los que más poseen piezas orfebres al igual que los fetos; no poseen cuencos, poporos, artefactos líticos ni caracoles marinos; y los adultos eran enterrados preferentemente en tumbas monticulares con varias vasijas, en posición lateral flexionada, mucho más que los infantes (Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena, 1992).

Durante este período, hay un significativo crecimiento demográfico, y con ello, los problemas de salud; se presentan problemas higiénicos relacionados con la evacuación de excretas y desechos domésticos y se aumentan también, las enfermedades infectocontagiosas. Se aprecia un incremento ligero de la periostitis (Figura 30), se incrementan la caries y los defectos del esmalte, aparece la cribra orbitalia e hiperostosis porótica. Y los individuos adultos presentaban lesiones en la articulación temporo-mandibular (ATM) y en otras partes del cuerpo, especialmente en la columna vertebral, rodillas y codo.

En el Alto Magdalena, se calcula una esperanza de vida al nacer de 19.2 años, un poco menor al promedio que se ha propuesto para las poblaciones prehispánicas de América (Márquez Morfin, 2015). En los grupos indígenas, la mortalidad infantil en los primeros cinco años de vida es alta, debido al impacto de las enfermedades gastro intestinales (Comisión Económica para América Latina y el Caribe (CEPAL), 2010); luego la tasa de mortalidad se reduce entre 5-19 años, debido a que en las sociedades prehispánicas para este rango de edad el sistema inmunológico se encuentra más desarrollado, sobre todo a infecciones parasitarias, luego viene un rango de edad entre los 20-35 años que coincide con la mayor etapa productiva y se aumenta la tasa de mortalidad que

desciende a partir de los 35 años, pero tiene un nuevo incremento hacia los 40 años, por procesos degenerativos, el estrés acumulado, lo que afecta las condiciones de salud de las personas. Y generalmente, las personas no sobrepasaban los 55 años

La tasa bruta de reproducción (TBR) es de 3.3, que expresa el número de hijas que pudo haber dado a luz cada mujer que sobrevivió hasta los 50 años, es decir, que completó el ciclo reproductivo; la tasa global de fecundidad (TGF) es de 6.6. La tasa bruta de natalidad (TBN) es de 52/1000 habitantes bajo el supuesto de una población estable (sin migraciones), cifra elevada si la comparamos con las tasas actuales. La edad promedio a la maternidad es de 25.1 años (Rodr, 2008). La tasa bruta de mortalidad (TB) es de 52/1000 habitantes, cifra baja si la comparamos con el actual departamento de Chocó que es de 76/1000, aunque elevada comparada con el promedio nacional de 17.2/1000 (DANE, 2005). En comparación con otros grupos prehispánicos de México que oscilan entre 32.3 y 57.2 es de valor medio (Favila & Sarabina, 2010; Márquez Morfin, 2015).

En El Salado, Salamina, Bajo Magdalena, se reporta un individuo muerto por el efecto de una flecha envenenada que le atravesó el codo izquierdo:



Figura 26. Entierro en El Salado, Magdalena, con punta de proyectil en espina lateral de bagre incrustada en el codo izquierdo.

FUENTE: (Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena, 1992)

Entretanto, los cráneos tardíos del Magdalena se aproximan a los chibchas de los Andes Orientales. Esta afinidad morfométrica (cráneos braquicéfalos) (figura 27; figura 28) podría indicar una relación de ancestro-descendiente entre los antiguos pobladores del Magdalena con los Andes Orientales, como se evidencia también con los pobladores tempranos del Valle del Cauca (Rodríguez et al., 2016: 278).



FIGURA 6. CRÁNEO DEL ENTIERRO T-3 (IZQUIERDA) Y 3A (DERECHA) DE EL SALADO, MAGDALENA.

Figura 27. Morfología de cráneos del periodo tardío (braquicéfalos) en El Salado-Bajo Magdalena



Figura 28. Morfología de cráneos del periodo tardío (braquicéfalos) de los individuos 02 y 05 de Agua de Dios-Alto Magdalena



Figura 29. Fémur del individuo 5 de San Pedro (Sucre)-Bajo Magdalena



Figura 30. Fémur del individuo HF10 de Montes de María-Bajo Magdalena, mostrando osteomielitis

4.2.El actual valle del río Magdalena y su identidad cultural

En Colombia viven 87 pueblos indígenas identificados, los cuales hablan 64 lenguas amerindias y están distribuidos, según el censo 2005, en 710 resguardos ubicados a lo largo de 27 departamentos del país. Los indígenas representan el 3.4% del total de la población colombiana (Agencia de la ONU para los Refugiados ANUR, 2011)

El Valle del Magdalena, en Colombia, es una región rica en historia y diversidad cultural, especialmente en relación con los grupos indígenas prehispánicos y actuales que han dejado una huella profunda en la identidad cultural de la zona.

El Alto Magdalena por la ubicación estratégica entre diferentes ecosistemas como el valle del río Magdalena, las cordilleras Central y Oriental, su vecindad con la Amazonia y el Páramo de las Papas donde nacen importantes ríos que bañan el país hacia distintos puntos cardinales, se convierte en un punto destacable de Colombia.

Los primeros arqueólogos plantearon afinidades tanto con Mesoamérica como con los Andes Centrales, Amazonia y Venezuela, apoyándose en las relaciones estilísticas de la cerámica del Alto Magdalena; la idea del “segundo yo” (doble yo) registrada en las culturas del lago de Nicaragua en Centroamérica y en la cultura Nazca de Perú indicaba supuestamente una relación estilística. La decoración mediante incisión típica del Formativo, época que representó la base del posterior desarrollo cultural de las culturas prehispánicas de Mesoamérica y Andes Centrales, se observa en varias tradiciones culturales del sur y del norte (Barragán, 2003). Las alcarrazas de color rojo del Formativo y Clásico Regional son muy tradicionales en la región del Bolo (Palmira) y en Calima, cordillera Occidental del Valle del Cauca (Rodríguez y Blanco, 2015); también en los Andes Centrales. La decoración mediante presión digital y corrugada característica del Reciente se encuentra en las culturas tardías de la Amazonia, Orinoquia y valle del Magdalena.

Inclusive se ha sugerido que el estilo funerario de tumbas de pozo de forma elíptica sin cámara, con cuencos dispuestos boca abajo sobre el cuerpo se explicaría por la “influencia o procedencia cultural del alto Caquetá”, similitud que también se observa en aspectos formales de la cerámica (Eni, 1967).

Finalmente, la iconografía de la estatuaria donde se representan figuras zoomorfas de serpientes, aves y reptiles (caimanes) que no se encuentran actualmente en esta región, y de jaguares cuya representación ha sido importante en la mitología de origen del Amazonas (Velandia, n.d.), reflejaría el bestiario propio de esta última región.

En fin, desde el punto de vista migracionista la similitud formal en los estilos cerámicos, funerarios y en la estatuaria estaría indicando un origen común de la Cultura Arqueológica de San Agustín

con diversas regiones desde donde provienen los rasgos compartidos. Aunque también se podría esperar una influencia de esta última en otras regiones (Preuss, 1931),

Y desde el punto de vista morfométrico, la población del Alto Magdalena comparte un origen común con los Andes Orientales de Colombia, pero los posteriores procesos adaptativos que surgieron con los cambios ambientales y de patrón de subsistencia generaron una convergencia morfométrica (Rodríguez et al., 2012).

Desde tiempos ancestrales, diversas comunidades indígenas habitaron estas tierras, cada una con sus tradiciones, lenguas, artesanías y cosmovisiones únicas. Estos grupos, como los Muisca, los Tairona y los Pijao, forjaron una conexión profunda con la naturaleza y sus raíces, dando forma a la identidad cultural del Valle del Magdalena. Como, por ejemplo, las sociedades prehispánicas consumían una gran diversidad de vegetales, entre ellos frutas (aguacate, anón, cacao, chirimoya, chontaduro, guayaba, guava, mamoncillo, mora, papaya, piña, piñuela, pitahaya, platanillo, zarzamora azul), gramíneas (maíz), leguminosas (fríjol, maní), raíces (achira, arracacha, batata, papa), verduras (ahuyama), además de caña dulce nativa, algodón, fique y diversas variedades de palmas. Estos cultivos perduran hasta el momento actual, con la adición de algunos productos importados por los españoles como el plátano y la caña de azúcar con los cuales los indígenas tributaban en el siglo XVII (Montealegre Sánchez, 2013).

La chicha producida del maíz era su bebida preferida, tanto para uso cotidiano como para las festividades que solían durar varios días y que se conservan en la actualidad (Moore, 2011)

En el siglo XVIII el Huila era reconocido por las artesanías de fique o jipijapa, los sombreros, las mantas, guarniciones, randas, y otros adornos, además por los bordones de muchos colores con betunes vegetales y los turrone de maní (Rouse, 1956)

La coca fue un producto de suma importancia para estas sociedades, tanto que Timaná era el centro productor de este vegetal que se intercambiaba por sal, oro y otros productos (Simón, 1981). La sal era un mineral muy preciado por los indígenas, considerado “más que oro” y constituyó uno de los obsequios que Pigoanza el cacique del valle de La Plata entregó a los conquistadores en 1540 (López & Friede, 1970).

Entre los animales se consumía pescado (cuyas espinas al parecer eran utilizadas para fertilizar los suelos), mamíferos (venado, pecarí, danta, borugo), roedores (conejo, curí, ratones), además de

aves. Algunos animales eran ofrendados en los ajuares mortuorios como conejos y serpientes (Rodríguez et al., 2012).

De esta manera, la dieta de las sociedades indígenas resaltaba por cuanto era suficiente y equilibrada en cuanto al consumo de proteína (animal y vegetal), minerales y vitaminas, y por la inclusión de productos energéticos, que proporcionaban un bienestar adecuado para el desempeño de labores de agricultura, caza, pesca, recolección y elaboración de artesanías, además para sus reuniones rituales (coca) (Instituto Colombiano de Bienestar Familiar, 2014).

En el Magdalena, por su parte, los indígenas contemporáneos conservan la estatura del periodo prehispánico, las mujeres con cerca de 148 cm y los varones con 159 cm (Rodríguez et al., 2016).

El Magdalena Medio, tuvo un rol muy importante en la conexión entre la cuenca del Río Grande de la Magdalena con los Andes Orientales, tanto en tiempos prehispánicos por la existencia de una vasta red de intercambio de productos de tierras cálidas (coca, tabaco, algodón, materia prima lítica (chert), oro y animales exóticos) por artículos de tierras templadas (sal y textiles), que prosiguió en tiempos coloniales pues por sus puertos ingresaron los conquistadores en el siglo XVI. Estas relaciones estuvieron permeadas por el intercambio comercial, pero también por situaciones de hostilidades que fueron aprovechadas por los conquistadores para imponer su régimen colonial. Al final, los indígenas terminaron sucumbiendo ante los maltratos en la boga del río Magdalena, la explotación minera y en el transporte de mercancías por los tortuosos caminos subiendo cargas pesadas sobre sus hombros, situación que se agudizó por el impacto de las enfermedades originarias del Viejo Mundo (Galvis-Aponte & Quintero-Fragozo, 2017).

A lo largo de los siglos, la interacción con otros grupos y la llegada de los colonizadores españoles influyeron en la mezcla de culturas, creando una rica diversidad que se refleja en la música, danza, gastronomía y en la forma de vida de la región. Esta fusión ha dado lugar a una identidad cultural única, que trasciende el tiempo y continúa siendo parte esencial de la vida cotidiana de las comunidades actuales (Econ, 2021).

Ya para los siglos XVI-XVII con la conquista española y la introducción de la esclavitud africana, se mencionan poderosos caciques capaces de organizar grandes concentraciones de tropas para enfrentar el poderío de los invasores europeos, por ejemplo, en Timaná (Inando) y en el valle de La Plata (Pigoanza).

La población indígena del Bajo Magdalena fue la primera gran víctima de la conquista europea, ya que fueron explotados en la boga del río para el transporte desde la costa hacia el interior y viceversa, de las mercancías en los puertos como Santa Marta, Malambo, Tenerife, Mompox, Tamalameque, Honda y Guataquí. Hacia finales del siglo XVI casi el 90% de la población nativa se había reducido, sus sobrevivientes fueron concentrados en los puertos para prestar servicios y sustentar con comida y mano de obra barata a los nuevos pobladores. Sin embargo, varias de sus tradiciones dejaron su huella permanente en los actuales mestizos, como el bollo de yuca, la arepa de maíz, la chicha, el gusto por el pescado con sus sancochos, la hamaca, los bohíos de bahareque, la canoa, las artesanías en fibra vegetal y arcilla, algunos instrumentos musicales como la flauta y tambores, al igual que las celebraciones de las cosechas que se convirtieron en verdaderos carnavales (Tovar, 1993).

Y es que en cuanto a ello después del periodo posconquista y según el análisis historiográfico de la esclavización de africanos durante la trata en el interior y en las costas africanas, en el viaje Atlántico y en el asentamiento de la diáspora en América, junto con el estudio antropológico de la vida de individuos y comunidades han permitido dibujar huellas de africanía (*La Saga Del Conejo*, 2018). En lo que respecta a las filiaciones lingüísticas como el palenquero de Palenque de San Basilio, o el habla así mismo criolla del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Patiño Rosselli, 1998) y estudios de fiestas como el carnaval en Barranquilla, Santa Marta y Ciénaga, ciudades de la costa Caribe y el de los poblados sobre el río Magdalena remiten a la importancia del cabildo colonial como una médula en la etnogénesis de la cultura afrocaribeña. Fiestas de santos, velorios, rituales, funebrias y danzas acuáticas en honor a figuras sagradas en el Litoral Pacífico son también escenarios con huellas de africanía (Arocha Rodríguez, 2016)

La importancia de la identidad cultural radica en preservar y valorar la herencia de nuestros antepasados, manteniendo vivas sus tradiciones y saberes, y permitiendo que las generaciones futuras se conecten con su pasado. A través de la identidad cultural, el Valle del Magdalena conserva una identidad colectiva arraigada en sus raíces indígenas, que promueve el sentido de pertenencia y el respeto por la diversidad cultural.

Rodriguez, 1992 menciona los grupos indígenas característicos de estas regiones. Para el Magdalena medio Culturalmente se incluyen varios grupos étnicos denominados por los cronistas españoles del siglo XVI de manera genérica y con mucha imprecisión territorial según el nombre

de un cacique, un valle o por la deformación de la cabeza: panches, colimas, muzos, carares y yareguíes en la orilla oriental del río Magdalena; pijaos, patangoros, samanaes y guamocos, en la ribera occidental, además de otros más pequeños en ambas bandas (Cifuentes, 2004); (Simón, 1981). A su vez, estos grupos presentaban una gran diversidad cultural, geográfica y de nivel de organización social entre los ribereños o sabaneros y los de la sierra, y entre las fronteras norte y sur, según fuese el grado de enemistad con las provincias vecinas o el nivel de alianzas políticas (y presente del Río Grande de la Magdalena, 1992) (Figura 31)

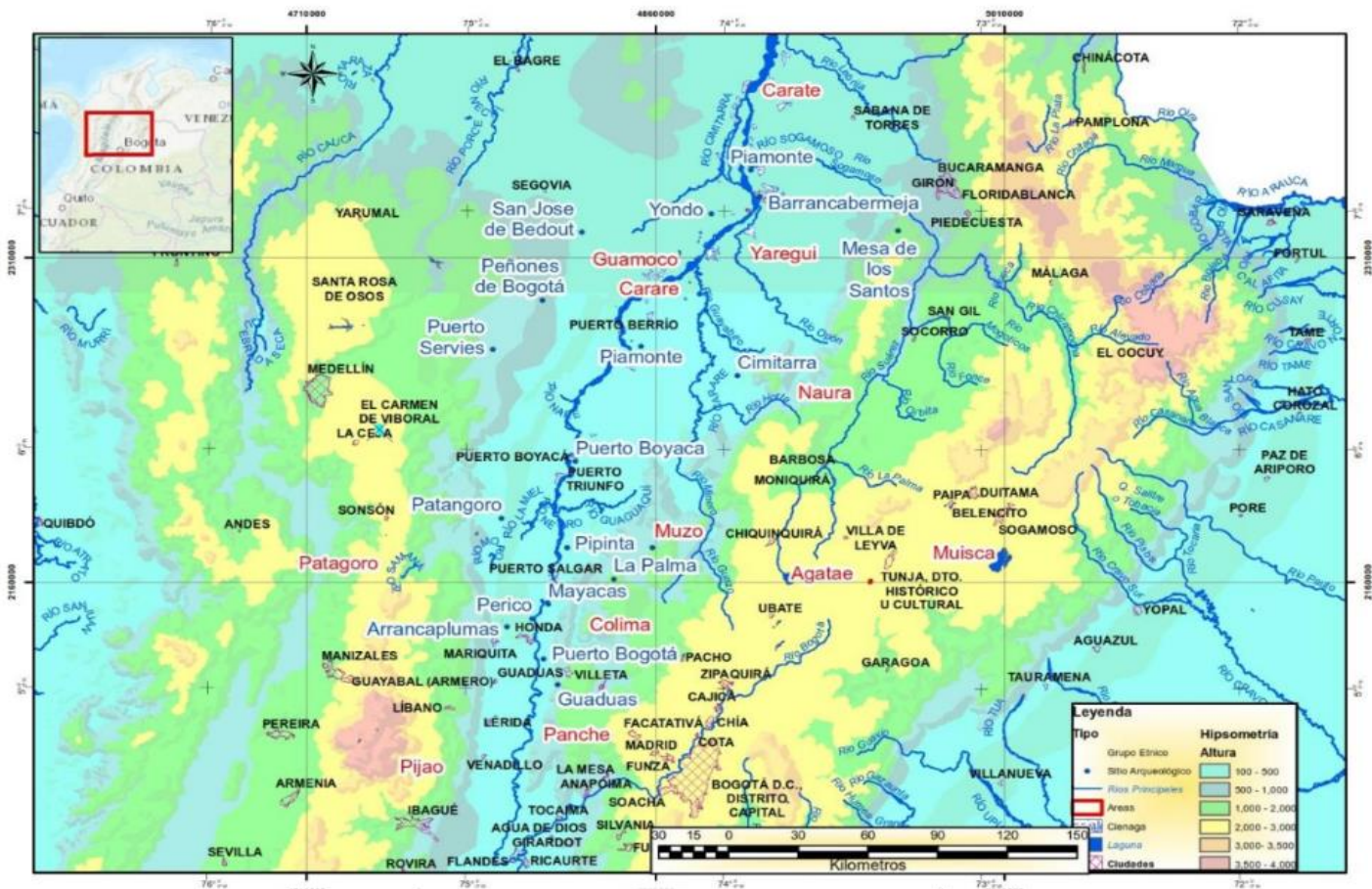


Figura 31. Sitios arqueológicos y grupos étnicos en el Magdalena Medio.

Y, por otra parte, en el Bajo Magdalena, los españoles le asignaron diferentes nombres a los indígenas que encontraron, según compartieran una lengua, territorio, costumbres o los nombres de valles, ríos o caciques. Así, los nativos del golfo de Caribana fueron denominados Cueva, los del valle del río Sinú se llamaron Zenú (Cenú), los de Cartagena Mocaná, los del río Magdalena, ciénagas y lagunas Malibú (por llamarse así el jefe o cacique); los vecinos hacia la margen noreste

del río se denominaron Gente Blanca (por su aspecto físico, de piel más clara que sus vecinos), algunos entendían la lengua Malibú; otros fueron denominados Caribes, localizados por el caño de Coscorrucio, a tres leguas río abajo de Tenerife y una legua tierra adentro, vecinos de Malibú y Chimila; finalmente estaban los Chimila en las sabanas de la vertiente occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, que hablaban otra lengua, aunque algunos entendían la lengua de Gente Blanca por el comercio que sostenían entre ellos (Montoya, 2019) (Figura 32)

El cronista Juan de Castellanos (1997: 596-605) narra con base en los testimonios que pudo recuperar de los conquistadores sobrevivientes que residían en la ciudad de Tunja en 1584, que en Sompallón los bergantines que se encontraban encallados y liderados por Juan Gallegos fueron arremetidos por más de 20.000 guerreros (cifra muy exagerada) en canoas provenientes de Malambo, Pencellon, Mompox, Tamalaisa, Chingale, Simití, Maca, Chocorí, Chiquichoque, Talaigua, Tomalas, Proa, Tacaloa y el gran cacique Tamalaguataca (Restrepo, 2000)

Por lo visto, los indígenas aprovecharon la larga espera de los bergantines encallados en Sompallón para encontrarse con las tropas terrestres lideradas por Gonzalo Jiménez de Quesada, con el propósito de organizar una gran embestida contra los hispanos reuniendo guerreros desde Malambo hasta Tamalameque, lo que nos brinda una idea, por un lado, de la capacidad de integración en caso de guerra, y, por otro, de la posibilidad de comunicación por el río Magdalena (Rodríguez et al., 2012).

No todos los pueblos del río ni de las lagunas hablaban una misma lengua, aunque compartían una general. Los pueblos del río eran afines entre sí, siendo Tamalaguataca, Tamalague, Nicaho y todos los del río abajo hasta Tenerife similares. Los de las ciénagas eran Senpehegua, Panquiche, Sopatí, Sopatosa, Simichagua y Soloba. Todos estos pueblos llamaban a su cacique malibú y así quedó el nombre general dado por los españoles (Friede, 1968).

Es fundamental valorar y proteger la identidad cultural, pues es el hilo que une el pasado con el presente, y a través de él, las comunidades encuentran su identidad y sentido de pertenencia, celebrando la riqueza de su patrimonio y promoviendo la comprensión y respeto mutuo entre sus habitantes.

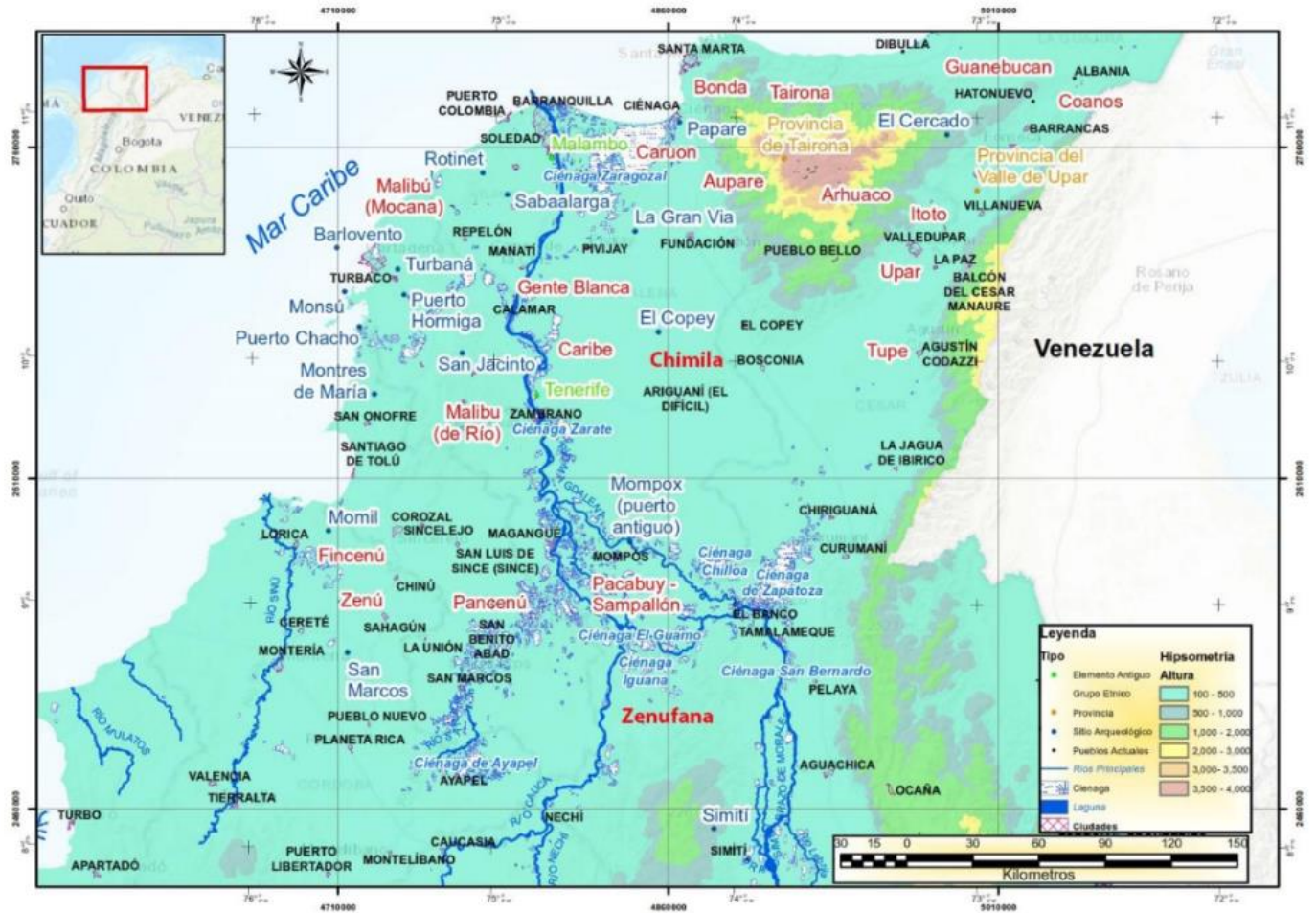


Figura 32. Sitios arqueológicos y grupos étnicos en el Bajo Magdalena

4.3. ¿por qué no se puede hacer arqueología sin antropología genética?

La expansión a las Américas por parte de los ancestros de los nativos americanos actuales ha sido esencial para realizar los análisis genéticos de las poblaciones actuales. Para comprender cómo los humanos divergieron y se extendieron por América del Norte y del Sur, se debe seguir un modelo interdisciplinario incorporando datos lingüísticos, paleoantropológicos y genéticos (Kitchen et al., 2008). En la antropología por su parte, los datos genómicos han permitido el surgimiento de nuevas perspectivas sobre los orígenes humanos, las interacciones bioculturales y la variación humana (Llamas et al., 2017).

La arqueología ha proporcionado muchas evidencias que hipotetizan las rutas de poblamiento y migraciones de nuestros antepasados, sin embargo, desde la antropología genética, se pueden

complementar estas evidencias con el análisis del ADN extraído de restos humanos antiguos para rastrear esas migraciones, parentescos, enfermedades y otros aspectos relacionados con la genética humana. Al combinar estas evidencias arqueológicas con la información genética, se pueden obtener una imagen más completa y precisa de las poblaciones antiguas y sus interacciones (Ning et al., 2021).

Con el desarrollo de la secuenciación de próxima generación (NGS) se ha alcanzado una gran comprensión de los orígenes y movimientos de las poblaciones humanas a lo largo de la historia, a través de la identificación de poblaciones ancestrales y analizar los componentes de mezcla genética entre diferentes grupos poblacionales, con esos estudios interdisciplinarios se pueden explicar con mayor profundidad la formación y transformación las culturas y sociedades a lo largo del tiempo (Gao & Cui, 2023).

La antropología genética además ha demostrado ser una herramienta importante para identificar individuos específicos en contextos arqueológicos, especialmente cuando se encuentran restos humanos fragmentados o en tumbas compartidas, que no son posibles identificar sólo con reconstrucción arqueológica. Además, se pueden rastrear linajes familiares y establecer conexiones genéticas entre individuos antiguos, lo que proporciona información valiosa sobre estructuras sociales y jerárquicas (Vai et al., 2020).

La antropología a través de evidencias paleobotánicas recuperadas de excavaciones arqueológicas, los fitolitos de cálculo dental, los almidones recuperados de metates y manos de moler, el polen obtenido de algunos yacimientos y los ácidos grasos extraídos de vasijas puede determinar los hábitos alimenticios y la adaptación a la dieta en el pasado, proporcionando información sobre la subsistencia y la agricultura, detectar la presencia de enfermedades específicas en poblaciones antiguas y rastrear la evolución de patógenos, que son factores y teorías que son bien complementadas con los estudios de ADN antiguo (Henry & Piperno, 2008)

También por ejemplo, el ADNmt a través de sus haplogrupos permiten corroborar dataciones por radiocarbono de restos óseos, hallando el ancestro común más reciente y comparando con diferentes poblaciones, de las cuales hay datos suficientes para establecer tiempos de coalescencia y de esta manera, realizar un contexto temporal más preciso, correlacionarlo con eventos históricos y poblacionales (Devièse et al., 2019)

En conclusión, la antropología genética y la arqueología se complementan y se enriquecen mutuamente. La combinación de evidencias arqueológicas y genéticas nos ayuda a obtener una comprensión más profunda de la historia humana y a responder preguntas clave sobre nuestros antepasados y sus culturas. Por lo tanto, ambas disciplinas son fundamentales para una investigación arqueológica sólida y completa.

4.4. Conclusiones, limitaciones y perspectivas

En Colombia, son muy pocos los estudios realizados en ADN antiguo, y este estudio presentó un gran avance en esta área, puesto que se lograron analizar en dos niveles de resolución, muestras pertenecientes al Bajo, Medio y Alto Magdalena que permitieron hacer inferencias y complementar hipótesis arqueológicas y antropológicas. Esta región en Colombia fue muy importante en los procesos bioculturales en la época prehispánica y contemporánea al interior del país y de Suramérica.

Un gran avance para esta formación fue la aplicación de las nuevas tecnologías como la secuenciación de NGS para muestras que están tan degradadas y, por lo tanto, la obtención de mitogenomas completos que permitieron la identificación de sublinajes, además, fue posible realizar aplicaciones de múltiples herramientas bioinformáticas específicas para el análisis de esos resultados de secuenciación del ADNmt

Este estudio podrá ser utilizado de referente para realizar más estudios en Colombia de la época prehispánica en regiones como el Valle del Cauca, muestras de la Amazonía colombiana, ampliación del número de muestras analizadas en la región Andina y Caribe del país, así como de la región Pacífica, y compararlas con poblaciones actuales de estas mismas regiones y del continente americano y que permitan respaldar aún más las hipótesis arqueológicas y antropológicas.

Con respecto a ello, es necesario unir fuerzas para que nuevas generaciones de genetistas poblacionales sigamos desarrollando productos de investigación a nivel inter y multidisciplinario integrando herramientas sociales, científicas y antropológicas en pro de indagar más a fondo en el ADNmt y aún más, en genomas completos de nuestros ancestros para analizar más factores como su nutrición, patologías y técnicas de subsistencia

Ahora que se incursionó en la aplicación de nuevas técnicas de extracción para muestras altamente degradadas y en la identificación de mitogenomas, y a pesar de sus altos esfuerzos y costos, se propone asumir estos retos para tener una información más ampliada y detallada de los sitios y sus individuos que fueron los que aportaron a nuestra composición genética y cómo los procesos posconquista como la colonización europea y la introducción de la esclavitud africana actuó o modificó esta estructura genética.

4.5. Referencias

- Arocha Rodríguez, J. (2016). Nina S. de Friedemann (1930-1998): La etnógrafa de africanías y cimarronismos. *Revista de Estudios Colombianos*, 47(47), 136–150.
- Barragán, C. A. (2003). *O b r a b i b l i o g r á f i c a d e l a n t r o p ó l o g o L u i s D u q u e G ó m e z*. 51.
- Cardenas, F. (2002). Datos sobre la alimentación prehispánica en sabana de Bogotá, Colombia. *Informes Arqueológicos Del Instituto Colombiano De Antropología e Historia.*, 3, 75.
- Cifuentes, A. (2004). Antiguas guerras étnicas en el valle del río de la Magdalena. *Hojas Universitarias*, 56, 53–59.
- Comisión Económica para América Latina y el Caribe (CEPAL), N. U. (2010). Mortalidad infantil y en la niñez de pueblos indígenas y afrodescendientes de América Latina: inequidades estructurales, patrones diversos y evidencia de derechos no cumplidos. *Colección Documentos de Proyectos*, 1–45. <https://www.cepal.org/es/publicaciones/3798-mortalidad-infantil-la-ninez-pueblos-indigenas-afrodescendientes-america-latina>
- Correal U, G. (1989). *AGUAZUQUE Evidencias de cazadores recolectores y plantadores en la altiplanicie de la Cordillera Oriental*. (Primera Ed). Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República.
- Devièse, T., Massilani, D., Yi, S., Comeskey, D., Nagel, S., Nickel, B., Ribechini, E., Lee, J., Tseveendorj, D., Gunchinsuren, B., Meyer, M., Pääbo, S., & Higham, T. (2019). Compound-specific radiocarbon dating and mitochondrial DNA analysis of the Pleistocene hominin from Salkhit Mongolia. *Nature Communications*, 10(1), 274. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08018-8>
- Econ, C. (2021). Mestizaje, creolización, sincretismo e hibridación cultural, a través de los mercados populares en América. *Revista de Ciencias Sociales*, XXVII(2). <https://doi.org/10.31876/rsc.v27i2.35921>
- Eni. (1967). 濟無No Title No Title No Title. *Angewandte Chemie International Edition*, 6(11), 951–952., *Mi*, 5–24.

- Timaná y Saldana. *HiSTOReLo. Revista de Historia Regional y Local*, 5(9), 146–205. <https://doi.org/10.15446/historelo.v5n9.36928>
- Montoya, N. G. (2019). LAS ALTAS CULTURAS DE LA SIERRA NEVADA TERRITORIO Y POBLACION Una mirada a los antiguos pobladores de La Sierra. *Revista de Estudios Latinoamericanos. Nueva Época*, 9, 4–35.
- Moore, C. B. (2011). Tropos y tropas: la retórica en la Primera parte de la Crónica del Perú de Pedro de Cieza de León. *Estudios de Literatura Colombiana*, 27, 17–40. <https://doi.org/10.17533/udea.elc.9689>
- Ning, C., Zhang, F., Cao, Y., Qin, L., Hudson, M. J., Gao, S., Ma, P., Li, W., Zhu, S., Li, C., Li, T., Xu, Y., Li, C., Robbeets, M., Zhang, H., & Cui, Y. (2021). Ancient genome analyses shed light on kinship organization and mating practice of Late Neolithic society in China. *IScience*, 24(11), 103352. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103352>
- Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena, S. P. (1992). *Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena*. 1–32.
- Patiño Rosselli, C. (1998). Relaciones de contacto del criollo palenquero de Colombia. *Forma y Función*, 11(11), 77–101. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/formayfuncion/article/view/17118>
- Preuss, K. (1931). *Arte Monumental Prehistorico: Vol. II*.
- Reichel-Dolmatoff, G. (2016). Arqueología de Colombia: un texto introductorio. In *Biblioteca Virtual del Banco de la República*.
- Restrepo, L. F. (2000). Somatografía Epica Colonial: Las “Elegías De Varones Ilustres De Indias” De Juan De Castellanos. *MLN*, 115(2), 248–267. <http://www.jstor.org/stable/3251374>
- Robert, B., & Brown, E. B. (2004). (Issue 1).
- Rodr, V. (2008). *Prácticas funerarias y condiciones de vida en el valle cálido del sur del Alto*. 1–35.
- Rodríguez-Cuenca, J. V. (2022). Mortuary variability and health in La Jagua, Alto Magdalena, Colombia and its implications for the Recent period. *Revista Colombiana de Antropología*, 58(2), 191–220. <https://doi.org/10.22380/2539472X.2104>
- Rodríguez C., J. V., & Cifuentes Toro, A. (2005). Un yacimiento formativo ritual en el entorno de la antigua laguna de La Herrera, Madrid, Cundinamarca. In *Maguaré* (Vol. 19, pp. 103–131).
- Rodríguez, J. V., Cifuentes, A., & Cabal, G. (2012). *Arqueología en el “valle de la Tristura,” sur del Alto Magdalena, Huila*. 327.
- Rouse, I. (1956). Los Andakí 1538-1947: Historia de la Aculturación de una Tribu Selvática. Juan Friede. Fondo de Cultura Económica, Mexico, 1953. 304 pp., 4 maps. \$ 2.10. - Estudios de

Etnología Antigua de Venezuela. Miguel Acosta Saignes. Instituto de Antropología y Geografía, Antropología No. 1, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 1954. x+302 pp., 9 figs. Bs. 12. *American Antiquity*, 21(4), 438. <https://doi.org/DOI: 10.2307/277345>

Simón P. [1625]1981. Noticias Historiales de las Conquistas de Tierra Firme en las Indias Occidentales. Bogotá: Biblioteca Banco Popular.

Tovar, G. M. de. (1993). Poblamiento y sociedad en el bajo magdalena durante la segunda mitad del siglo XVIII. *Anuario Colombiano de Historia Social y de La Cultura*, 0(21), 40–62.

Vai, S., Amorim, C. E. G., Lari, M., & Caramelli, D. (2020). Kinship Determination in Archeological Contexts Through DNA Analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(March), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00083>

Velandia, S. A. R. A. (n.d.). *San Agustín* :

y presente del Río Grande de la Magdalena, S. P. (1992). *Pasado y presente del Río Grande de la Magdalena*
. 1–32.

5. ANEXOS

POPULATION	LOCATION	N	ID	No. de secuencias A	No. de secuencias B2	No. de secuencias C1	No. de secuencias D	REFERENCE
Colombia-bajo Magdalena	San Pedro (Sucre) Montes de María Samán Norte Cartagena	11	SP HF SN CART Y LGV	6	2	1	2	Este estudio
Kichwa	ECUADOR	65	Kich1-Kich65	32	2	5	26	(Baeta et al., 2012)
Mestizo	ECUADOR	42	mest1-mest42	14	14	4	10	
Cundinamarca	Cundinamarca	31	Cundinamarca	23	3	3	0	(Patrícia & Ribeiro, 2021b)
Tolima	Tolima	22	Tolima	9	3	6	2	
Muisca-Tibanica	Soacha (Cundinamarca- Colombia)	52	M	20	17	0	13	(Pérez et al., 2015)
Embéra-Chamí	Antioquia	38	L	18	10	0	10	(Xavier et al., 2015)
Guambiano	Cauca	33	Desde P3654 hasta P6792	3	2	25	3	
Nasa	Cauca	14	Desde P2941 hasta P6750	6	1	4	2	
Cauca	Cauca	11	Desde P6208hasta H6767	2	1	8	0	
Maya_qr	Mesoamérica	174	1-175	107	32	23	12	(González-Martín et al., 2015)
Maya_y								
Maya_c								
Tzotzil								
Tojolabal								
Mazateco								

Purepecha								
Huichol_k								
PANAMÁ MXS ANTIGUAS RESTOS ÓSEOS	PANAMÁ	11	PAPV	4	5	0	0	(Capodiferro et al., 2021)
PANAMÁ MUESTRAS MODERNAS		68	PaNGA, PaBRI, PaNAS, PaGUN, PaEMB, PaMES	36	24	11	0	
Perú	Perú	142	MO CR ML	8	74	20	27	(Messina et al., 2018)
Chile y Argentina	Chile y Argentina	300		23	102	62	100	(De Saint Pierre et al., 2012)

Tabla 7. Poblaciones de referencia utilizadas para los análisis del capítulo 2

Número en la filogenia	ID NCBI	HAPLOGRUPO	ORIGEN	REFERENCIA
1	San Pedro C1-5	A2	Bajo Magdalena (Colombia)	Este estudio
2	San Pedro C2-14	A2	Bajo Magdalena (Colombia)	Este estudio
3	San Pedro C1-21	D1	Bajo Magdalena (Colombia)	Este estudio
4	San Pedro C2-24	D1	Bajo Magdalena (Colombia)	Este estudio
5	San Pedro C4-28	A2	Bajo Magdalena (Colombia)	Este estudio
6	San Pedro C4-37	C1c3	Bajo Magdalena (Colombia)	Este estudio
7	Agua de Dios-02	C1c5	Alto Magdalena (Colombia)	Este estudio
8	Agua de Dios-05	C1c5	Alto Magdalena (Colombia)	Este estudio

9	La Jagua-99	C1c4	Alto Magdalena (Colombia)	Este estudio
10	La Jagua-134	C1b	Alto Magdalena (Colombia)	Este estudio
11	Llanos de la Virgen-01	D1f	Alto Magdalena (Colombia)	Este estudio
12	La Cajita-Honda	B2d	Medio Magdalena (Colombia)	Este estudio
13	Dibulla 98	A2a1	Bajo Magdalena (Colombia)	Este estudio
14	La Sierra -Cráneo 09	B2	Medio Magdalena (Colombia)	Este estudio
15	La Sierra -Cráneo 11	A2ac1	Medio Magdalena (Colombia)	Este estudio
16	MZ387688	C1b	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; PMCID: PMC7716222.
17	OP605616.1	C1b	ARGENTINA	Motti, Josefina M. B, Hagelberg, Erika, Lindo, John, Malhi, Ripan S, Bravi, Claudio M, & Guichón, Ricardo A. (2015). Primer genoma mitocondrial en restos humanos de la Costa de Santa Cruz, Argentina. <i>Magallania (Punta Arenas)</i> , 43(2), 119-131. https://dx.doi.org/10.4067/S0718-22442015000200006
18	OP605618.1	C1b	ARGENTINA	Motti, Josefina M. B, Hagelberg, Erika, Lindo, John, Malhi, Ripan S, Bravi, Claudio M, & Guichón, Ricardo A. (2015). Primer genoma mitocondrial en restos humanos de la Costa de Santa Cruz, Argentina. <i>Magallania (Punta Arenas)</i> , 43(2), 119-131. https://dx.doi.org/10.4067/S0718-22442015000200006
19	MW291663.1	C1b	ARGENTINA (ancient)	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B, Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of

				South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.
20	MW291664.1	C1b	ARGENTINA (ancient)	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B, Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.
21	MW291671.1	C1b	ARGENTINA (ancient)	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B, Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.
22	MW291673.1	C1b	ARGENTINA (ancient)	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B, Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.
23	MW291675.1	C1b	ARGENTINA (ancient)	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B, Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.
24	MW886111.1	C1b	ARGENTINA	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B, Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.

25	MN857263.1	C1b	PERÚ	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific histories in the Chachapoyas from northeast Peru. PLoS One. 2020 Dec 31;15(12):e0244497. doi: 10.1371/journal.pone.0244497. PMID: 33382772; PMCID: PMC7774974.
26	MN857283.1	C1b	PERÚ	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific histories in the Chachapoyas from northeast Peru. PLoS One. 2020 Dec 31;15(12):e0244497. doi: 10.1371/journal.pone.0244497. PMID: 33382772; PMCID: PMC7774974.
27	MN857374.1	C1b	PERÚ	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific histories in the Chachapoyas from northeast Peru. PLoS One. 2020 Dec 31;15(12):e0244497. doi: 10.1371/journal.pone.0244497. PMID: 33382772; PMCID: PMC7774974.
28	MN857394.1	C1b	PERÚ	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific histories in the Chachapoyas from northeast Peru. PLoS One. 2020 Dec 31;15(12):e0244497. doi: 10.1371/journal.pone.0244497. PMID: 33382772; PMCID: PMC7774974.
29	JX669189.1	C1b	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
30	EU095225	C1b	QUECHUA	Fagundes NJ, Kanitz R, Eckert R, Valls AC, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva WA Jr, Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SE, Petzl-Erler ML, Bonatto SL. Mitochondrial population genomics

				supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. Am J Hum Genet. 2008 Mar;82(3):583-92. doi: 10.1016/j.ajhg.2007.11.013. Epub 2008 Feb 28. PMID: 18313026; PMCID: PMC2427228.
31	EU095226	C1b	QUECHUA	Fagundes NJ, Kanitz R, Eckert R, Valls AC, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva WA Jr, Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SE, Petzl-Erler ML, Bonatto SL. Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. Am J Hum Genet. 2008 Mar;82(3):583-92. doi: 10.1016/j.ajhg.2007.11.013. Epub 2008 Feb 28. PMID: 18313026; PMCID: PMC2427228.
32	KY645759.1	C1b	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
33	KY680951.1	C1b	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into South America according to mitogenomes. Molecular Biology and Evolution, 35(2), 299–311. https://doi.org/10.1093/molbev/msx267
34	MH981868.1	C1b	PARAGUAY	Simão, F., Strobl, C., Vullo, C., Catelli, L., Machado, P., Huber, N., Schnaller, L., Huber, G., Xavier, C., Carvalho, E. F., Gusmão, L., & Parson, W. (2019). The maternal inheritance of Alto Paraná revealed by full mitogenome sequences. Forensic Science International. Genetics, 39, 66–72. https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2018.12.007
35	JX669191	C1b	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
36	JX669192	C1b	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
37	JX669195	C1b	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas

38	JX669203	C1b	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
39	HQ012218.1	C1c2	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-293
40	MZ387695.1	C1c2	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; P
41	KJ923847.1	C1c3	COLOMBIA	Rieux, A., Eriksson, A., Li, M., Sobkowiak, B., Weinert, L. A., Warmuth, V., Ruiz-Linares, A., Manica, A., & Balloux, F. (2014). Improved calibration of the human mitochondrial clock using ancient genomes. <i>Molecular Biology and Evolution</i> , 31(10), 2780–2792. https://doi.org/10.1093/molbev/msu222
42	KJ923848.1	C1c3	COLOMBIA	Rieux, A., Eriksson, A., Li, M., Sobkowiak, B., Weinert, L. A., Warmuth, V., Ruiz-Linares, A., Manica, A., & Balloux, F. (2014). Improved calibration of the human mitochondrial clock using ancient genomes. <i>Molecular Biology and Evolution</i> , 31(10), 2780–2792. https://doi.org/10.1093/molbev/msu222
43	EU095527	C1c3	COLOMBIA-ARSARIO	Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., Damba, L., Voevoda, M. I., Dipierri, J. E., ... Malhi, R. S. (2007). Beringian standstill and spread of native American founders. <i>PLoS ONE</i> , 2(9). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000829
44	MZ387777.1	C1c4	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; P

45	EF079875.1	C1c4	REPÚBLICA DOMINICANA	Achilli, A., Perego, U. A., Bravi, C. M., Coble, M. D., Kong, Q. P., Woodward, S. R., Salas, A., Torroni, A., & Bandelt, H. J. (2008). The phylogeny of the four pan-American MtDNA haplogroups: Implications for evolutionary and disease studies. <i>PLoS ONE</i> , 3(3). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001764
46	HQ012225.1	C1c4	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-293
47	HQ012220.1	C1c4	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-293
48	MZ387737.1	C1c	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; P
49	MN894772.1	C1c	BRASIL	Avila E, Graebin P, Chemale G, Freitas J, Kahmann A, Alho CS. Full mtDNA genome sequencing of Brazilian admixed populations: A forensic-focused evaluation of a MPS application as an alternative to Sanger sequencing methods. <i>Forensic Sci Int Genet</i> . 2019 Sep;42:154-164. doi: 10.1016/j.fsigen.2019.07.004. Epub 2019 Jul 9. PMID: 31325893.
50	MW291662.1	C1c	ARGENTINA (ancient)	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B, Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.
51	MW291667.1	C1c	ARGENTINA (ancient)	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B,

				Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.
52	MW291668.1	C1c	ARGENTINA (ancient)	Roca-Rada X, Politis G, Messineo PG, Scheifler N, Scabuzzo C, González M, Harkins KM, Reich D, Souilmi Y, Teixeira JC, Llamas B, Fehren-Schmitz L. Ancient mitochondrial genomes from the Argentinian Pampas inform the early peopling of the Southern Cone of South America. <i>iScience</i> . 2021 May 19;24(6):102553. doi: 10.1016/j.isci.2021.102553. PMID: 34142055; PMCID: PMC8188552.
53	KU523322.1	C1c	PERÚ (ancient)	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J. M., Torrez, J. A. B., Rivera, M. A., ... Haak, W. (2016). Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. <i>Science Advances</i> , 2(4). https://doi.org/10.1126/sciadv.1501385
54	HQ012226.1	C1c	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-293
55	KU523329.1	C1c	PERÚ (ancient)	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J.
56	JX669332.1	C1c	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
57	KM101575.1	C1c	USA	Just RS, Scheible MK, Fast SA, Sturk-Andreaggi K, Röck AW, Bush JM, Higginbotham JL, Peck MA, Ring JD, Huber GE, Xavier C, Strobl C, Lyons EA, Diegoli TM, Bodner M, Fendt L, Kralj P, Nagl S, Niederwieser D, Zimmermann B, Parson W, Irwin JA. Full mtGenome reference data: development and characterization of 588 forensic-

				quality haplotypes representing three U.S. populations. Forensic Sci Int Genet. 2015 Jan;14:141-55. doi: 10.1016/j.fsigen.2014.09.021. Epub 2014 Oct 5. PMID: 25450785.
58	KM102142	C1c	USA	Just RS, Scheible MK, Fast SA, Sturk-Andreaggi K, Röck AW, Bush JM, Higginbotham JL, Peck MA, Ring JD, Huber GE, Xavier C, Strobl C, Lyons EA, Diegoli TM, Bodner M, Fendt L, Kralj P, Nagl S, Niederwieser D, Zimmermann B, Parson W, Irwin JA. Full mtGenome reference data: development and characterization of 588 forensic-quality haplotypes representing three U.S. populations. Forensic Sci Int Genet. 2015 Jan;14:141-55. doi: 10.1016/j.fsigen.2014.09.021. Epub 2014 Oct 5. PMID: 25450785.
59	HQ012228	C1c	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. BMC Evolutionary Biology, 11(1), 293. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-293
60	KP172346	C1c	ARGENTINA	Sevini,F., Vianello,D., Barbieri,C., Iaquilano,N., De Fanti,S., Luiselli,D., Franceschi,C. and Franceschi,Z. Human mitochondrial genomes reveal population structure and different phylogenies in Gran Chaco (Argentina)-2016
61	EU431086	C1c	CANADÁ	Achilli, A., Perego, U. A., Bravi, C. M., Coble, M. D., Kong, Q. P., Woodward, S. R., Salas, A., Torroni, A., & Bandelt, H. J. (2008). The phylogeny of the four pan-American MtDNA haplogroups: Implications for evolutionary and disease studies. PLoS ONE, 3(3). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001764
62	HQ012229	C1c	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. BMC Evolutionary Biology, 11(1), 293. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-293

63	KY645554.1	C1c	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
64	HQ012225	C1c	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-293
65	MN857259.1	C1c5	PERÚ	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific histories in the Chachapoyas from northeast Peru. <i>PLoS One</i> . 2020 Dec 31;15(12):e0244497. doi: 10.1371/journal.pone.0244497. PMID: 33382772; PMCID: PMC7774974.
66	MF152735.1	C1c5	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
67	KY645730.1	C1c5	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
68	YF104502	A2a1	COLOMBIA	Behar, D. M., Van Oven, M., Rosset, S., Metspalu, M., Loogväli, E. L., Silva, N. M., Kivisild, T., Torroni, A., & Villems, R. (2012). A “copernican” reassessment of the human mitochondrial DNA tree from its root. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 90(4),
69	JQ701976.1	A2a1	COLOMBIA	Behar, D. M., Van Oven, M., Rosset, S., Metspalu, M., Loogväli, E. L., Silva, N. M., Kivisild, T., Torroni, A., & Villems, R. (2012). A “copernican” reassessment of the human mitochondrial DNA tree from its root. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 90(4), 675–684. https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2012.03.002

70	MZ387811.1	A2al	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; P
71	MZ387794.1	A2al	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; P
72	JQ702324.1	A2ac	COLOMBIA	Behar, D. M., Van Oven, M., Rosset, S., Metspalu, M., Loogväli, E. L., Silva, N. M., Kivisild, T., Torroni, A., & Villems, R. (2012). A “copernican” reassessment of the human mitochondrial DNA tree from its root. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 90(4),
73	KY645855.1	A2ac	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
74	JQ704789.1	A2ac	CUBA	Behar, D. M., Van Oven, M., Rosset, S., Metspalu, M., Loogväli, E. L., Silva, N. M., Kivisild, T., Torroni, A., & Villems, R. (2012). A “copernican” reassessment of the human mitochondrial DNA tree from its root. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 90(4),
75	MZ387775.1	A2ac	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; P
76	KY645834.1COL	A2ac	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
77	EU095529.1	A2ac	COLOMBIA-CAYAPA	Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., D

78	MN857296.1	A2ac	PERÚ (AMAZONAS)	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific historie
79	KJ923840	A2ac	COLOMBIA	Rieux, A., Eriksson, A., Li, M., Sobkowiak, B., Weinert, L. A., Warmuth, V., Ruiz-Linares, A., Manica, A., & Balloux, F. (2014). Improved calibration of the human mitochondrial clock using ancient genomes. <i>Molecular Biology and Evolution</i> , 31(10), 2780–279
80	KU523271.1	A2ac	PERÚ	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J.
127	KY645517	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
128	KY645519	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
129	KY645534	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
130	KY645536	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
131	KY645537	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345

132	KY645539	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
133	KY645541	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
134	KY645544	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
135	KY645573	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
136	KY645580	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
137	KY645598	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
138	KY645599	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
139	KY645600	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345

140	KY645613	A2ac	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
141	KY680794	A2ac	Ecuador	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
142	KY680795	A2ac	Ecuador	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
143	KY680796	A2ac	Ecuador	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
144	KY680797	A2ac	Ecuador	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
145	KY680798	A2ac	Ecuador	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
146	KY680799	A2ac	Ecuador	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
147	KY680800	A2ac	Ecuador	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into

148	KY681011	A2ac	Venezuela	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
149	KJ923840	A2ac	COLOMBIA	Rieux, A., Eriksson, A., Li, M., Sobkowiak, B., Weinert, L. A., Warmuth, V., Ruiz-Linares, A., Manica, A., & Balloux, F. (2014). Improved calibration of the human mitochondrial clock using ancient genomes. <i>Molecular Biology and Evolution</i> , 31(10), 2780–279
150	KM102053	A2ac	USA	Just,R.S., et. al. Full mtGenome reference data: Development and characterization of 588 forensic-quality haplotypes representing three U.S. populations. <i>Forensic Sci Int Genet</i> 14C, 141-155 (2014)
81	EU095550	B2d	COLOMBIA-wayuu	Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., D
82	EU095551	B2d	COLOMBIA-wayuu	Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., D
83	MZ387763	B2d	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; P
84	MW467807.1	B2d	PANAMÁ	Capodiferro, M. R., Aram, B., Raveane, A., Rambaldi Migliore, N., Colombo, G., Ongaro, L., Rivera, J., Mendizábal, T., Hernández-Mora, I., Tribaldos, M., Perego, U. A., Li, H., Scheib, C. L., Modi, A., Gómez-Carballa, A., Grugni, V., Lombardo, G., Hellenthal, G., Pascale, J. M., ... Achilli, A. (2021). Archaeogenomic distinctiveness of the Isthmo-Colombian area. <i>Cell</i> , 184(7), 1706-1723.e24. https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.02.040
85	EU095546.1	B2d	PANAMÁ-Ngoebe	Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C.,

				Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., D
86	AY195749.2	B2d	NATIVOAMERICANO- NO ESPECIFICADO	Mishmar, D., Ruiz-Pesini, E., Golik, P., Macaulay, V., Clark, A. G., Hosseini, S., Brandon, M., Easleyf, K., Chen, E., Brown, M. D., Sukernik, R. I., Olckers, A., & Wallace, D. C. (2003). Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. <i>Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America</i> , 100(1), 171–176. https://doi.org/10.1073/pnas.0136972100
87	KU523305.1	B2	MÉXICO	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J.
88	HQ012163.1	B2	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10
89	HQ012141	B2	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10
90	EU095548.2	B2	COLOMBIA- WAUNANA	Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., D
91	KU523307.1	B2	MÉXICO	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J.
92	EF079874.1	B2	REPÚBLICA DOMINICANA	Achilli, A., Perego, U. A., Bravi, C. M., Coble, M. D., Kong, Q. P., Woodward, S. R., Salas, A., Torroni, A., & Bandelt, H. J. (2008). The phylogeny of the four pan-American MtDNA haplogroups: Implications for evolutionary and disease studies. <i>PLoS ONE</i> , 3

93	KU523286.1	B2	PERÚ	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J.
94	KU523308	B2	PERÚ	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J.
95	EU095212.1	B2	PERÚ	Fagundes, N. J. R., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C. S., Bogo, M. R., Salzano, F. M., Smith, D. G., Silva, W. A. J., Zago, M. A., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Santos, S. E. B., Petzl-Erler, M. L., & Bonatto, S. L. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 82(3), 583–592. https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.11.013
96	KP300794.1	B2	PERÚ	Fehren-Schmitz L, Llamas B, Lindauer S, Tomasto-Cagigao E, Kuzminsky S, Rohland N, Santos FR, Kaulicke P, Valverde G, Richards SM, Nordenfelt S, Seidenberg V, Mallick S, Cooper A, Reich D, Haak W. A Re-Appraisal of the Early Andean Human Remains from Lauricocha in Peru. <i>PLoS One</i> . 2015 Jun 10;10(6):e0127141. doi: 10.1371/journal.pone.0127141. PMID: 26061688; PMCID: PMC4464891.
97	DQ112791.3	B2	COLOMBIA	Kivisild T, Shen P, Wall DP, Do B, Sung R, Davis K, Passarino G, Underhill PA, Scharfe C, Torroni A, Scozzari R, Modiano D, Coppa A, de Knijff P, Feldman M, Cavalli-Sforza LL, Oefner PJ. The role of selection in the evolution of human mitochondrial genomes. <i>Genetics</i> . 2006 Jan;172(1):373-87. doi: 10.1534/genetics.105.043901. Epub 2005 Sep 19. PMID: 16172508; PMCID: PMC1456165.
98	EU095535.2	B2	COLOMBIA	Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., Mulligan, C. J., Bravi, C. M., Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Khusnutdinova, E. K., Fedorova, S. A., Golubenko, M. V., Stepanov, V. A., Gubina, M. A., Zhadanov, S. I., Ossipova, L. P., D

99	EU095219	B2	BRASIL	Fagundes, N. J. R., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C. S., Bogo, M. R., Salzano, F. M., Smith, D. G., Silva, W. A. J., Zago, M. A., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Santos, S. E. B., Petzl-Erler, M. L., & Bonatto, S. L. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 82(3), 583–592. https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.11.013
100	KU523299	B2	BOLIVIA	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J.
101	KU523304	B2	MÉXICO	Llamas, B., Fehren-Schmitz, L., Valverde, G., Soubrier, J., Mallick, S., Rohland, N., Nordenfelt, S., Valdiosera, C., Richards, S. M., Rohrlach, A., Romero, M. I. B., Espinoza, I. F., Cagigao, E. T., Jiménez, L. W., Makowski, K., Reyna, I. S. L., Lory, J.
102	KY681012.1	D1f	VENEZUELA	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
103	KY681014.1	D1f	VENEZUELA	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
104	MH981828.1	D1f	PARAGUAY	Simão, F., Strobl, C., Vullo, C., Catelli, L., Machado, P., Huber, N., Schnaller, L., Huber, G., Xavier, C., Carvalho, E. F., Gusmão, L., & Parson, W. (2019). The maternal inheritance of Alto Paraná revealed by full mitogenome sequences. <i>Forensic Science</i>
105	EU095235.1	D1f	BRASIL	Fagundes, N. J. R., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C. S., Bogo, M. R., Salzano, F. M., Smith, D. G., Silva, W. A. J., Zago, M. A., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Santos, S. E. B., Petzl-Erler, M. L., & Bonatto, S. L. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas.

				American Journal of Human Genetics, 82(3), 583–592. https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.11.013
106	KY645854.1	D1f	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
107	MN857311.1	D1	PERÚ	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific historie
108	MN857335.1	D1	PERÚ	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific historie
109	MN857399.1	D1	PERÚ	Guevara EK, Palo JU, Översti S, King JL, Seidel M, Stoljarova M, Wendt FR, Bus MM, Guengerich A, Church WB, Guillén S, Roewer L, Budowle B, Sajantila A. Genetic assessment reveals no population substructure and divergent regional and sex-specific historie
110	KY645596.1	D1	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
111	KY645835.1	D1	COLOMBIA	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
112	JX669165.1	D1	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
113	JX669196.1	D1	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
114	JX669287.1	D1	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas

115	JX669350.1	D1	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
116	HQ012250.1	D1	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10
117	JX669399.1	D1	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas
118	MZ387730.1	D1	USA	Taylor CR, Kiesler KM, Sturk-Andreaggi K, Ring JD, Parson W, Schanfield M, Vallone PM, Marshall C. Platinum-Quality Mitogenome Haplotypes from United States Populations. <i>Genes (Basel)</i> . 2020 Oct 29;11(11):1290. doi: 10.3390/genes11111290. PMID: 33138247; P
119	KM656463.1	D1	VENEZUELA	Lee EJ, Merriwether DA. Identification of Whole Mitochondrial Genomes from Venezuela and Implications on Regional Phylogenies in South America. <i>Hum Biol</i> . 2015 Jan;87(1):29-38. doi: 10.13110/humanbiology.87.1.0029. PMID: 26416320.
120	MW467809.1	D1	PANAMÁ	Capodiferro, M. R., Aram, B., Raveane, A., Rambaldi Migliore, N., Colombo, G., Ongaro, L., Rivera, J., Mendizábal, T., Hernández-Mora, I., Tribaldos, M., Perego, U. A., Li, H., Scheib, C. L., Modi, A., Gómez-Carballea, A., Grugni, V., Lombardo, G., Hellent
121	HQ012259.1	D1	MÉXICO	Kumar, S., Bellis, C., Zlojutro, M., Melton, P. E., Blangero, J., & Curran, J. E. (2011). Large scale mitochondrial sequencing in Mexican Americans suggests a reappraisal of Native American origins. <i>BMC Evolutionary Biology</i> , 11(1), 293. https://doi.org/10
122	KP172381.1	D1	ARGENTINA	Sevini,F., Vianello,D., Barbieri,C., Iaquilano,N., De Fanti,S., Luiselli,D., Franceschi,C. and Franceschi,Z. Human mitochondrial genomes reveal population structure and different phylogenies in Gran Chaco (Argentina)-2016
123	EU431088.1	D1	CANADÁ	Achilli, A., Perego, U. A., Bravi, C. M., Coble, M. D., Kong, Q. P., Woodward, S. R., Salas, A., Torroni, A., & Bandelt, H. J. (2008). The phylogeny of the four pan-American MtDNA haplogroups: Implications for evolutionary and disease studies. <i>PLoS ONE</i> , 3

124	KM102029.1	D1	USA	Just RS, Scheible MK, Fast SA, Sturk-Andreaggi K, Röck AW, Bush JM, Higginbotham JL, Peck MA, Ring JD, Huber GE, Xavier C, Strobl C, Lyons EA, Diegoli TM, Bodner M, Fendt L, Kralj P, Nagl S, Niederwieser D, Zimmermann B, Parson W, Irwin JA. Full mtGenome
125	KY681005.1	D1	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
126	KY681010.1	D1	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
151	EU095238.1	D1f	BRASIL	Fagundes, N. J. R., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C. S., Bogo, M. R., Salzano, F. M., Smith, D. G., Silva, W. A. J., Zago, M. A., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Santos, S. E. B., Petzl-Erler, M. L., & Bonatto, S. L. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 82(3), 583–592. https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.11.013
152	EU095240.1	D1f	BRASIL	Fagundes, N. J. R., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C. S., Bogo, M. R., Salzano, F. M., Smith, D. G., Silva, W. A. J., Zago, M. A., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Santos, S. E. B., Petzl-Erler, M. L., & Bonatto, S. L. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 82(3), 583–592. https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.11.014
153	EU095241.1	D1f	BRASIL	Fagundes, N. J. R., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C. S., Bogo, M. R., Salzano, F. M., Smith, D. G., Silva, W. A. J., Zago, M. A., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Santos, S. E. B., Petzl-Erler, M. L., & Bonatto, S. L. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. <i>American Journal of Human Genetics</i> , 82(3), 583–592. https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.11.015

154	KY680995	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
155	KY680996	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
156	KY680997	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
157	KY680998	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
158	KY680999	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
159	KY681000	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
160	KY681001	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
161	KY681002	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into

162	KY681003	D1f	ECUADOR	Brandini, S., Bergamaschi, P., Fernando Cerna, M., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gómez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian entry into
163	JX669276	D1f	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas (2012)
164	JX669239	D1f	PERÚ	Tito,R.Y., Polo,S.I. and Lewis,C.M. Jr. Mitochondrial Genomes and Founder Effects within the Americas (2012)
165	MG571214	D1f	PERÚ	Sandoval,J.R., Valqui,J., Shimelman,A., Ziemendorff,S., Schroder,R., Geppert,M., Roewer,L., Gray,R., Stoneking,M., Fujita,R. and Heggarty,P. Enclaves of genetic diversity resisted Inca impacts on population history (2017)
166	KY645623	D1f	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23345
167	KY645908	D1f	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23346
168	KY645913	D1f	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23347
169	KY645920	D1f	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23348
170	KY645933	D1f	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23349

171	KY645936	D1f	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23350
172	KY645883	D1f	Colombia-Amazonas	Arias, L., Barbieri, C., & Barreto, G. (2017). High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity , cultural interactions , and population mobility in Northwestern Amazonia. October. https://doi.org/10.1002/ajpa.23351
173	MW886175	D1f	ARGENTINA	Garcia,A., Nores,R., Motti,J.M.B., Pauro,M., Luisi,P., Bravi,C.M., Fabra,M., Gosling,A.L., Kardailsky,O., Boocock,J., Sole-Morata,N., Matisoo-Smith,E.A., Comas,D. and Demarchi,D.A.. Ancient and modern mitogenomes from Central Argentina: new insights into population continuity, temporal depth and migration in SouthAmerica. Hum Mol Genet (2021)

Tabla 8. Muestras de referencia utilizadas para los análisis de árboles filogenéticos de Máxima Parsimonia en el capítulo 3