



Universidad de Chile
Facultad de Ciencias Sociales
Departamento de Antropología

Patrones de parentesco y residencia mediante DNA antiguo en el uso mortuorio de la cueva Estero Sur, Archipiélago de los Chonos

Memoria para optar al Título de Antropóloga Física

Jacqueline Galimany Skupham
Profesor Guía: Dr. Mauricio Moraga Vergara

Proyectos Fondecyt 1100643 y 1130151

Santiago de Chile
Septiembre, 2015

AGRADECIMIENTOS

A la guía, confianza y humor de Mauricio Moraga.

Al consejo y disposición de Omar Reyes.

A la revisión y comentarios críticos de César Méndez y Eugenio Aspillaga.

A las instituciones que resguardan y dieron acceso a las colecciones muestreadas.

Al optimismo de mis compañeros de laboratorio.

A la paciencia de Constanza de la Fuente.

Al apoyo incondicional de mi familia por filiación y alianza.

RESUMEN

El grupo canoero más septentrional del archipiélago patagónico occidental y el primero en extinguirse es conocido etnohistóricamente como Chono. Lo que sabemos de su organización social se basa en observaciones no sistemáticas de la etnia post-contacto y las características y alteración de los contextos mortuorios de cuevas y aleros rocosos solo permiten un mero vistazo a lo que fue este grupo. La reciente validación de la unidad genética de los antiguos habitantes del Archipiélago de los Chonos nos permite plantear nuevas interrogantes. El sitio mortuario cueva Estero Sur constituye el osario más antiguo (~2000 AP) y numeroso hallado en la zona. La mínima divergencia de sus fechados lo define como un contexto ideal en la búsqueda de patrones de parentesco y residencia. Para ello, se caracterizó los haplotipos de DNA mitocondrial y cromosoma Y de los individuos de la cueva Estero Sur y una muestra control de fechados cercanos hallada en contextos mortuorios de cueva del Archipiélago de los Chonos. La frecuencia, diversidad y distancia genética de los linajes presentes en los individuos de ambos conjuntos indican un patrón probablemente aleatorio de uso mortuario del sitio, descartando su uso exclusivo por parte de una familia nuclear, un matrilineaje o un patrilineaje. Este patrón concuerda con una depositación mortuoria dispersa, consecuencia de una alta y amplia movilidad.

PALABRAS CLAVE: Cazador-recolector marino, cueva mortuoria, aDNA uniparental, parentesco, residencia

ABSTRACT

The northernmost maritime hunter-gatherers of the Western Patagonian archipelago and the first ones to disappear, were ethnohistorically known as Chono. What we know about their social organization is based on unsystematic observations of the post-contact ethnic group, while the characteristics and alteration of their mortuary cave sites only allow a mere look at what this group was like. The recent validation of the genetic unity of the ancient inhabitants of the Archipiélago de los Chonos allows us to raise new questions. Estero Sur mortuary cave stands as the oldest (~2000 BP) and most numerous ossuary found in the area. Its minimally divergent dates define it as an ideal context for the search of kinship and residence patterns. The individuals from the Estero Sur cave and a control sample with similar dating from mortuary cave contexts in Archipiélago de los Chonos sites were characterized for their mitochondrial DNA and chromosome Y haplotypes. The frequency, diversity and genetic distance of the lineages present in both sets of samples indicate a probable random pattern of mortuary use of Estero Sur, discarding its exclusive use by a nuclear family, a matrilineage or patrilineage. This pattern is consistent with a dispersed mortuary deposition consequence of a high and widespread mobility.

KEY WORDS: *Maritime hunter-gatherer, burial cave, uniparental aDNA, kinship, residence*

CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN.....	2
ABSTRACT.....	2
CONTENIDOS.....	3
FIGURAS.....	5
TABLAS	5
1. ANTECEDENTES ETNOHISTÓRICOS Y ETNOGRÁFICOS	6
1.1. Canoeros del archipiélago patagónico occidental.....	6
1.2. El grupo Chono	10
1.3. Parentesco y residencia Yámana y Kawéskar	12
2. ANTECEDENTES ARQUEOLÓGICOS.....	17
2.1. Arqueología en el Archipiélago de los Chonos	17
2.2. Contextos mortuorios en el Archipiélago de los Chonos.....	19
2.3. Sitio mortuario Estero Sur	20
3. ANTECEDENTES GENÉTICOS	22
3.1. DNA mitocondrial	22
3.2. Cromosoma Y	25
3.3. DNA antiguo.....	27
4. MARCO TEÓRICO.....	28
4.1. Parentesco y residencia	28
4.2. Parentesco y residencia en cazadores-recolectores.....	30
4.3. Indicadores genéticos de parentesco y residencia	31
5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	33
6. HIPÓTESIS	34

7. OBJETIVOS	34
8. METODOLOGÍA	35
8.1. Material.....	35
8.1.1. Cueva Estero Sur.....	35
8.1.2. Muestra Control.....	39
8.2. Métodos.....	41
8.2.1. Técnicas de recolección de datos.....	41
8.2.2. Métodos de análisis de datos.....	47
9. RESULTADOS	49
9.1. Diseño y optimización de partidores	49
9.2. Caracterización de haplotipos de mtDNA y NRY	51
9.2.1. Rendimiento muestras sitio Estero Sur.....	51
9.2.2. Rendimiento Muestra Control	53
9.2.3. Caracterización mtDNA total muestras	54
9.2.4. Caracterización cromosoma Y total muestras	58
9.3. Análisis de parentesco y residencia	61
10. DISCUSIÓN	62
10.1. ¿Uso familiar de la cueva?.....	64
10.2. ¿Tendencia a la patrilocalidad?	66
11. CONCLUSIONES Y PROPUESTAS	68
12. REFERENCIAS	69

FIGURAS

Figura 1. Mapa distribución canoeros del archipiélago patagónico occidental.....	9
Figura 2. Ubicación sitios con restos humanos Archipiélago de los Chonos	21
Figura 3. Haplogrupo Q y sus principales derivados	26
Figura 4. Fechados calibrados Estero Sur	35
Figura 5. Ubicación conjuntos óseos sitio Estero Sur	36
Figura 6. Comparación fechados calibrados Estero Sur y Muestra Control.....	40
Figura 7. Gráfico de torta haplotipos mtDNA total muestras	54
Figura 8. Gráficos de torta haplotipos mtDNA cada muestra	55
Figura 9. Gráfico de torta haplotipos Y-STR total muestras	59
Figura 10. Gráficos de torta haplotipos Y-STR cada muestra	60
Figura 11. Síntesis analítica	63

TABLAS

Tabla 1. Haplotipos y mutaciones características mtDNA extremo sur	24
Tabla 2. Patrones de residencia post-marital	29
Tabla 3. Resumen conjuntos óseos e individuos del sitio Estero Sur	37
Tabla 4. Muestras de fémur sitio Estero Sur	38
Tabla 5. Muestras de diente sitio Estero Sur	39
Tabla 6. Datos Muestra Control.....	39
Tabla 7. Características de los Y-SNP seleccionados	42
Tabla 8. Características de los Y-STR seleccionados.....	43
Tabla 9. Partidores y enzimas para la determinación de haplogrupo mitocondrial	45
Tabla 10. Partidores y método de análisis para la determinación de sexo	45
Tabla 11. Rediseño y condiciones PCR partidores mtDNA.....	49
Tabla 12. Diseño y condiciones de PCR y RFLP partidores Y-SNP	50
Tabla 13. Diseño y condiciones de PCR partidores Y-STR	50
Tabla 14. Rendimiento muestras de fémur sitio Estero Sur	51
Tabla 15. Rendimiento muestras de diente sitio Estero Sur.....	52
Tabla 16. Rendimiento Muestra Control	53
Tabla 17. Mutaciones mtDNA sitio Estero Sur	56
Tabla 18. Mutaciones mtDNA Muestra Control	57
Tabla 19. Haplogrupo Y-SNP Estero Sur y Muestra Control.....	58
Tabla 20. Haplotipo Y-STR Estero Sur y Muestra Control	58
Tabla 21. Resultados índices de diversidad genética	61
Tabla 22. Resultados AMOVA.....	61

1. ANTECEDENTES ETNOHISTÓRICOS Y ETNOGRÁFICOS

1.1. Canoeros del archipiélago patagónico occidental

El extremo sudoccidental del margen pacífico americano se desprende del continente en una costa abrupta seguida de una larga y compleja red de canales, fiordos e islas. Aquí, entre el Seno de Reloncaví y el Cabo de Hornos, se desplazaron poblaciones de cazadores-recolectores marinos, así definidos por ingerir la mayoría de las calorías o proteínas de su dieta a través de productos del mar (Yesner et al., 1980) mediante una tecnología especialmente adaptada (Orquera y Piana, 2005). Al igual que muchas otras poblaciones que habitaron las costas, estos grupos de canoeros australes fueron considerados marginales (ver Cooper, 1946), lo que se tradujo en escasos estudios etnográficos (Bailey y Milner, 2002). A pesar de que la información es escasa, hoy se les atribuye zonas de distribución relativamente definidas y nombres basados en una supuesta auto-denominación, al menos en el caso de los dos últimos (Empeaire, 1963; Gusinde, 1982). Estos son, de norte a sur: Chono, Kawéskar y Yámana (ver Figura 1).

Los canoeros australes habitaron un territorio de islas boscosas de relieve accidentado, fiordos profundos y canales sinuosos con un clima frío, nuboso, de altas precipitaciones y vientos fuertes. A medida que avanzamos hacia el sur el clima se torna más frío, nuboso e inestable. Pese a estas condiciones climáticas extremas, su vestimenta era mínima, limitándose a una capa de cuero que cubría los hombros y una cobertura pública (Cooper, 1946; Gusinde, 1982, 1991). Si bien no es posible establecer con certeza la densidad y número poblacional pre-contacto de ninguna de las etnias mencionadas, se presume densidades poblacionales bajas (Cooper, 1946; Martinic, 1989). Las sociedades canoeras debieron ser numéricamente estables y de rápida renovación debido a una lactancia prolongada, alta mortalidad infantil y brevedad del periodo vital (Gusinde, 1982, 1991; Martinic, 1989).

Intentaremos resumir las características principales y comunes de los canoeros australes¹. Las poblaciones marinas se diferenciaron física y culturalmente de sus vecinos cazadores-recolectores terrestres, sin embargo las diferencias entre ellos eran mínimas (Gusinde, 1982, 1989, 1991). Hasta donde sabemos, la cultura Chono era muy cercana a la Kawéskar excepto por la lengua (Cárdenas, Vera, y Hall, 1991; Cooper, 1946; Gusinde, 1991). Asimismo los grupos Kawéskar y Yámana, aunque se les reconoce como pueblos independientes con una lengua propia, compartían un ambiente, economía y acervo cultural común (Gusinde, 1991a). Debido a la escasez de información específica sobre los Chono, recurriremos a los datos etnográficos sobre estructura social Yámana y Kawéskar para aproximarnos a esta extinta y desconocida etnia, bajo el supuesto que las características compartidas por Yámana y Kawéskar son probablemente atribuibles también a los Chono.

¹ Para un recuento de las posibles diferencias ver Quiroz y Olivares (1988).

Los canoeros eran sociedades nómades, mantenían residencias terrestres (chozas) de pocas semanas y nunca permanecían largo tiempo en un mismo sitio, moviéndose siempre a través del mar y limitando la movilidad terrestre a cortos viajes de caza de baja penetración interior. La distribución abundante y pareja de recursos habría permitido este cambio frecuente de localización, sin embargo, esta movilidad se circunscribía generalmente a un circuito recurrente y por ende a territorios definidos y constantes al menos entre los Yámana (Orquera y Piana, 1999).

La economía de los canoeros se basaba en la caza y recolección, que proveía de una gran abundancia de alimentos con poco esfuerzo (Gusinde, 1991, p.304). La dieta básica la constituían los mariscos, pinnípedos y peces, lo que se veía complementado, entre otros, por aves marinas, sus huevos y ballenas. Mientras los mariscos eran un recurso ubicuo, las ballenas eran consumidas solo ocasionalmente en caso de varar o mediante la caza de especímenes debilitados. Aunque incluían algunos vegetales y hongos en la dieta, ésta era predominantemente cárnica. Además bebían agua y aceite de pinnípedo o ballenas (Gusinde, 1982, 1991).

La familia constituía una unidad económicamente independiente dentro de la cual había una división del trabajo basada en el sexo relativamente igualitaria que determinaba una posición social similar entre el hombre y la mujer. Desde un punto de vista dicotómico se podría resumir, con ciertas excepciones por ambos lados, una división en tríadas hombre-caza-artefactos, mujer-recolección-hijos además de trabajos en conjunto. Tanto en Yámana como Kawéskar, el hombre se encargaba de la construcción y reparación de la canoa, mientras la mujer llevaba el timón y remaba, además de ser ella quien buceaba en el mar (Cooper, 1946; Gusinde, 1982, 1991; Orquera y Piana, 1999).

El acervo material de los canoeros “se componía preponderantemente de materiales no líticos siendo las verdaderas materias primas el cuero, fibras animales, madera, corteza, fibras vegetales, huesos, cornamenta, valvas de molusco y conchas de caracol” (Gusinde, 1982, p.283). Entre sus artefactos encontramos arpones de punta de hueso desmontable (para la caza desde la canoa) o fija, garrotes de madera, recipientes de corteza y cuchillos y puntas líticas, entre otros. Según Orquera y Piana (1999) la canoa constituía el único objeto de primera necesidad y les permitía obtener cantidad y diversidad de recursos alimenticios de otra manera no accesibles. Éstas estaban construidas por planchas de corteza o tablones de madera. La cantidad de personas que se movían en una canoa era variable. Por otro lado, las chozas tendían a ser uni-familiares, pero también multi-familiares y ceremoniales, con tamaños variables según el espacio disponible y el número de ocupantes. Se construían en base a ramas, hojas y cueros. Tanto en la canoa como en las chozas ardía el fuego de manera constante y era parte esencial de su subsistencia (Cooper, 1946; Gusinde, 1982, 1991; Orquera y Piana, 1999).

Es consenso que la unidad social fundamental en los grupos canoeros era la familia principalmente monogámica, la que parece ser la única estructura social delimitada. Como

asociaciones de mayor envergadura, tanto en Yámana como Kawéskar se definieron grupos dialectales que al parecer no tendrían validez como divisiones culturales (Cooper, 1946; Gusinde, 1982, 1991). Además, estaba ausente todo ordenamiento jerárquico según nacimiento o casta, y no existía ninguna autoridad dentro de la etnia, ya sea para su totalidad o un segmento de ella (Gusinde, 1982, 1991). Tanto en Yámana como Kawéskar se describió la práctica de ceremonias: una ceremonia de iniciación a la pubertad que incluía a todos los jóvenes con una madurez apropiada y una ceremonia secreta reservada a los hombres adultos del grupo. La primera buscaba concluir la educación de las y los jóvenes y convertirlos en miembros responsables del grupo social, luego de la cual eran considerados adultos capaces de contraer matrimonio. La segunda ceremonia, similar al conocido *kloketen selk'nam*, constituía una introducción instructiva a un ámbito de ideas mitológicas que los hombres de cada grupo consideraban como de su exclusiva propiedad (Gusinde, 1982, 1991; Orquera y Piana, 1999).

Tanto en Yámana como Kawéskar, para formar una familia debían cumplirse condiciones que garantizaran su supervivencia. El matrimonio se encontraba regulado y su consolidación requería que ambas partes hubiesen participado de la ceremonia de iniciación a la pubertad. Las familias se movían de manera independiente o junto a una o más familias amigas o emparentadas. Solo ocasiones especiales como una ballena varada, ceremonias de iniciación o la muerte de un individuo producían agrupamientos mayores. Estos acontecimientos eran comunicados mediante un número determinado de columnas de humo (Cooper, 1946; Gusinde, 1982, 1991; Orquera y Piana, 1999).

En ambas etnias Yámana y Kawéskar, la muerte de un individuo era anunciada para que familiares y amigos tomaran parte en la ceremonia de duelo. El cadáver era amortajado en cueros y conducido a su destino cerca de la choza de manera inmediata después de producida la muerte. En caso de que la muerte ocurriese lejos del lugar de residencia, el cuerpo era trasladado, sin embargo, si el traslado implicaba algún grado de complejidad el cuerpo se disponía de la forma más rápida posible para luego comunicar la noticia al campamento (Gusinde, 1991, p.1076). Las formas de disponer el cadáver no diferenciaban entre sexo o edad y podía variar entre la cremación, entierro y depositación superficial, procedimientos que podían realizarse al lado de la choza del muerto, en el bosque, conchales o cuevas cercanas a la misma choza (Gusinde, 1982, 1991; Orquera y Piana, 1999). La práctica general en ambos grupos era mantenerse alejados del lugar de muerte y depositación del muerto hasta que la naturaleza borrara las huellas (Cooper, 1946; Gusinde, 1982, 1991).

Distintos factores contribuyeron a la desaparición de las sociedades canoeras. Como causa principal se indica el contagio y propagación de diversas enfermedades (propiciado por el confinamiento en las misiones religiosas), la caza sostenida de pinnípedos por parte de loberos chilotos y la agresión directa de individuos foráneos. La misma presencia de la cultura europea y consecuencias como el consumo indiscriminado de alcohol, la adopción de vestimenta e inclusión de alimentos ajenos contribuyeron a la desorganización moral de los grupos hasta su desaparición (Cooper, 1946; Martinic, 1989; Urbina, 1988).

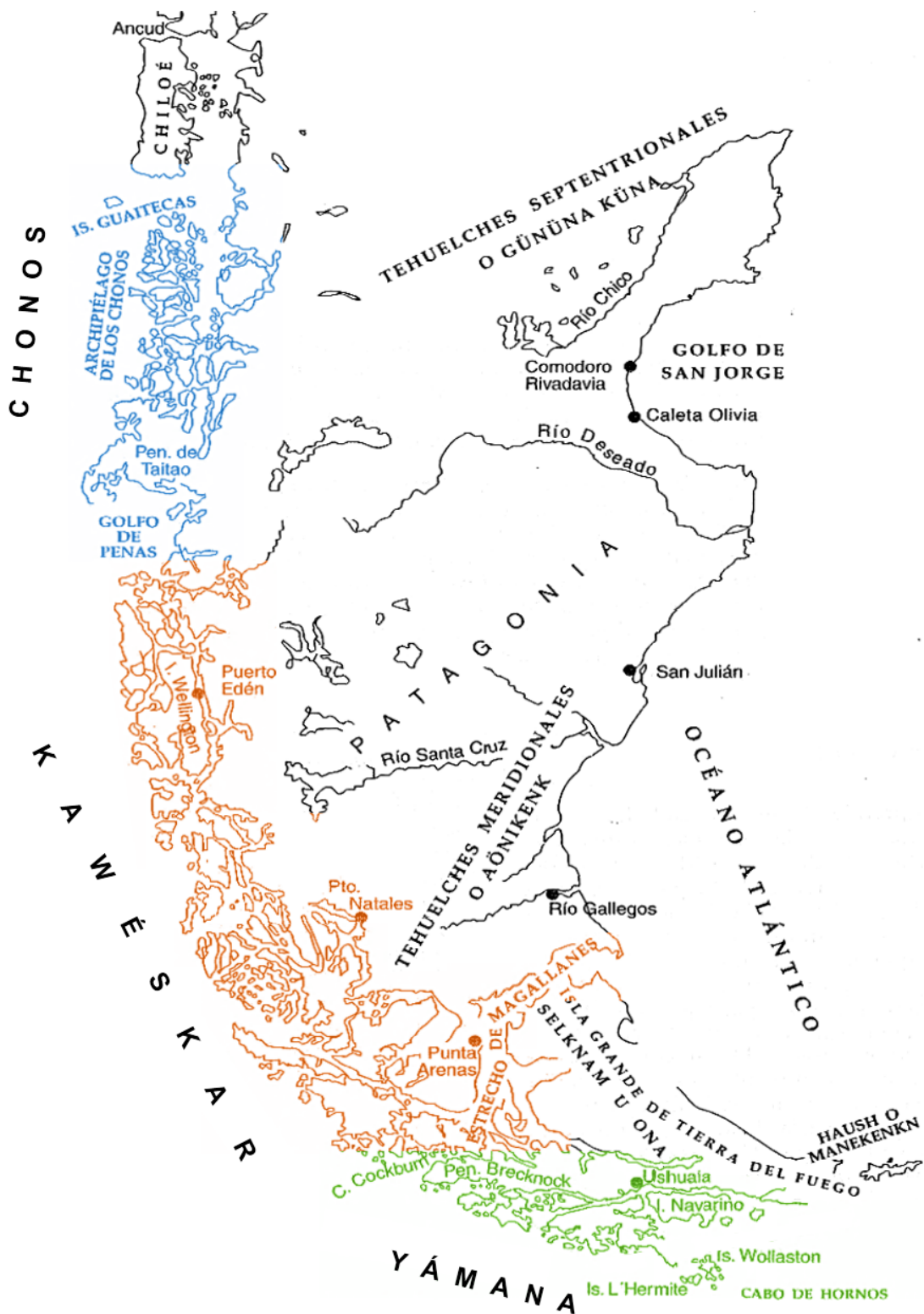


Figura 1. Mapa distribución canoeros del archipiélago patagónico occidental
 Territorio de distribución aproximado de Chono (azul), Kawéskar (café) y Yámana (verde). Mapa modificado de Ortiz-Troncoso (1996) según la distribución territorial indicada en Instituto Geográfico Militar (2013).

1.2. El grupo Chono

El grupo canoero más septentrional y el primero en extinguirse, es conocido etnohistóricamente como Chono (Cooper, 1946). Habitó entre las islas Guaitecas y la península de Taitao, probablemente alcanzando el Golfo de Penas (Cárdenas et al., 1991; Cooper, 1946). Las primeras impresiones registradas por navegantes europeos describen individuos semidesnudos de baja estatura que se movilizaban en grupos familiares sobre canoas de troncos. Su valoración fluctuó desde una duda sobre su calidad humana (Darwin, 2005), hasta una admiración de la raza más hermosa vista en el mar:

“más derechos y mejor proporcionados; las piernas las tenían redondeadas, más musculosas y más llenas. El ancho de la espalda, tan notable en los fueguinos, no era tan marcada en este pueblo [...] era la raza más hermosa que habíamos visto hasta ahora en el mar” (Fitz-Roy, 1839, p.197-8; traducción de Cárdenas et al., 1991)

Los Chono habrían mantenido contacto con los grupos que habitaban la isla de Chiloé y alrededores, de quienes habrían aprendido, al menos en el caso de los habitantes más septentrionales del archipiélago, el cultivo rudimentario de papa y la producción de lana del único animal doméstico que conocían: el perro (Cooper, 1946; Urbina, 2007). Además de las papas, otro complemento a la dieta cárnica antes descrita eran las algas, bayas y nalcas. El aceite de foca que bebían era también untado sobre el cuerpo desnudo (Cárdenas et al., 1991).

Sus residencias terrestres eran transportadas parcial o totalmente en sus residencias marinas, las dalcas, originalmente de 3 tablones calafateados con corteza, que solían filtrar bastante agua y requerían de un constante vaciado. Si bien su origen es desconocido se piensa que eran una adaptación propia de los Chono quienes se apropiaron de la tecnología para obtener tablones de madera de los Huilliche y la utilizaron en la construcción de dichas canoas (Cárdenas et al., 1991). El escaso abrigo que utilizaban cubría pequeñas porciones de sus cuerpos y estaba hecho de cueros, tejidos de lana de perro, corteza o plumas. La zona pública se tapaba con hojas duras. Además, se les atribuye el uso de pinturas corporales rojas, blancas y negras, numerosos accesorios corporales y escarificaciones (Cooper, 1946).

Lo que sabemos de su organización social se basa principalmente en observaciones, especulativas y fragmentarias. En base a denominaciones como “cacique principal” utilizadas por europeos que interactuaron con supuestos integrantes de la etnia Chono, se piensa que poseían autoridades o jefes, sin embargo, sus características son desconocidas (Cooper, 1946). La división social del trabajo basada en el sexo parece ser uno de los pocos datos confiables. En específico, Cooper (1946) indica que las mujeres se dedicaban a bucear por erizos, recolectar mariscos en el intermareal y madera para el fogón, mientras los hombres cortaban postes para la choza, cazaban pinnípedos y aves, y mantenían el fuego activo (Cárdenas et al., 1991; Cooper, 1946). Una predominancia de

la monogamia se basa en lo reportado por García (1871), mientras la posibilidad de poliginia se basa en lo observado en Byron (1955 [1832]).

Sobre su ideología se conoce menos aún, limitándose a relatos sobre ceremonias rituales de intención desconocida y prácticas tabú (Cooper, 1946). Sin embargo, el relato de John Byron producto del naufragio de la fragata Wager a mediados del siglo XVIII nos permite acceder al particular patrón funerario atribuido al grupo Chono. En específico, uno de los hombres de la fragata observó un contexto mortuorio en cueva donde cuerpos desnudos secos y endurecidos cubiertos en corteza se encontraban depositados sobre andas de dos niveles hechas de palos entrecruzados:

“Mientras vagábamos por la costa [...] el cirujano [...] descubrió un gran agujero [...] resolvió meterse lo que hizo gateando con las manos y las rodillas [...] hasta llegar] a una cámara espaciosa, pero no pudo cerciorarse de si era natural o cavada a mano. La luz entraba a esta cámara por un agujero practicado en la parte de arriba y en medio había una especie de anda hecha de palos entrecruzados, que descansaba en unos puntales de cerca de cinco pies de altura. Sobre el anda había cinco o seis cadáveres tendidos y que, en apariencia, debían de haber permanecido allí desde largo tiempo, pero que no habían sufrido descomposición o reducción. Estaban desnudos, y la carne de los cuerpos se había puesto perfectamente seca y endurecida, sin que pudiésemos darnos cuenta de si esto se obtenía por algún arte o secreto que poseyeran los salvajes o si era ocasionado por alguna virtud secante del aire de la cueva. [...] También] había otra fila de cadáveres, depositados de la misma manera, sobre otra plataforma debajo del anda. Probablemente era este el sitio donde sepultaban a sus grandes hombres, que llaman caciques: pero nos fue enteramente imposible averiguar de dónde podían haberlos traído, porque no había señales de existir ningún asiento de indios en los alrededores.” (Byron, 1955, p.72-3).

Aunque hay otros testimonios -dudosos- que asocian este tipo de entierro a los jefes, no se sabe si era exclusivo o no (Trivero, 2004).

A principios del siglo XVII los traslados forzosos de encomiendas de chonos se encontraban en plena vigencia, contribuyendo a la reacción hostil de las llamadas “malocas chonas a Chiloé” en busca de mujeres y artículos diversos. Desde 1717 se establece la primera misión jesuita con chonos que, si bien habrían llegado voluntariamente, no demoraron en volver a dispersarse por el mar interior. En las misiones de Cailín, Chaulinec y Apiao se pierde su rastro entre Veliches y Payos de Chiloé, con quienes se habrían mestizado y sedentarizado mientras otros retornaban a sus canales, perdiéndose su rastro hacia el siglo XIX (Urbina, 1988, 2007).

1.3. Parentesco y residencia Yámana y Kawéskar

La ausencia de estudios sobre la vida social de los Chono hace necesario emplear como referencia los detalles de la vida social Yámana y Kawéskar. Un testigo preferencial fue el sacerdote Martin Gusinde quien vivió con miembros de las dos etnias canoeras durante las primeras décadas del siglo XX (Gusinde, 1982 [1934], 1991 [1974]). Si bien sus escritos se cuentan entre los más completos (Cooper, 1946), sus observaciones fueron, en sus propias palabras, en una “época en que lo originario mostraba modificaciones debido a la influencia devastadora del europeísmo” y su “investigación no podía apoyarse únicamente en la observación inmediata sino que dependía en gran medida de preguntas y averiguaciones” (Gusinde, 1982, p.609). Esta suma entre una etnografía de salvataje y la misión teológica que acompañan las interpretaciones del sacerdote (Pavez Ojeda, 2012), nos inclina a considerar menos sus preceptos generales y más sus menciones a hechos acotados. De esta forma esperamos rescatar evidencias lo más objetivas posible.

Gusinde plantea que la familia individual, independiente, cerrada y compuesta de padres e hijos (consanguíneos o adoptados), actuó como el pilar del orden social de ambos grupos (Gusinde, 1982, 1991). El matrimonio podía ser monogámico o, en menor frecuencia, poligámico². Se observó casos de poliginia tanto en Yámana como Kawéskar, y las mujeres que vivían con un hombre Yámana a la vez casi siempre eran hermanas (Gusinde, 1982). La práctica de la monogamia seriada era frecuente debido a la separación por conflicto o a la muerte de la pareja. Una persona adulta no podía permanecer soltera o sola por un tiempo prolongado lo que derivaba en matrimonios con grandes diferencias de edad principalmente debido, en el caso de la viudez masculina, a la práctica del sororato³ (al menos en Yámana), y en el caso de viudez femenina en Yámana, la práctica del levirato⁴ (Kawéskar no lo permitían) (Gusinde, 1982, 1991; Orquera y Piana, 1999).

Según distintos autores, los Yámana mantenían el recuerdo exacto del parentesco que ligaba a los integrantes de una familia, diferenciando entre padre, madre, hermanos/as, tíos/as paternos y maternos, y sobrinos/as según fueran hijos de un hermano o hermana, llegando a reconocer el parentesco hasta el cuarto o quinto grado tanto ascendiente como descendiente (Hyades 1887 en Orquera y Piana, 1999). El parentesco se fundamentaba en la consanguineidad y se reconocía tanto por lado materno como paterno, mostrando un tipo de filiación bilateral (Gusinde, 1982). El parentesco por alianza también era reconocido diferenciando entre suegro, suegra, cuñado, cuñada, madrastra, padrastro e hijastros e hijastras y no generaba incompatibilidades matrimoniales (Orquera y Piana, 1999). En el caso de los Kawéskar, aunque no se especifica la diferenciación dentro del

² La poligamia abarca tanto a la poliginia o “posibilidad para un hombre de tener más de una esposa” (Bonte y Izard, 2008, p.470), como a la poliandria o “posibilidad de una mujer de tener varios maridos” (Bonte y Izard, 2008, p.471).

³ Sororato: Matrimonio del marido viudo con la hermana de la esposa difunta (Bonte y Izard, 2008)

⁴ Levirato: Obligación que tiene el hermano de un hombre muerto de casarse con su viuda (Bonte y Izard, 2008)

parentesco por filiación, sabemos que reconocían el parentesco por alianza, donde la relación cuñado-cuñada sí generaba incompatibilidad matrimonial (Gusinde, 1991, p.345).

Las familias Yámana y Kawéskar podían vivir aisladas (Kawéskar más aisladas que Yámana) o asociadas con una o más familias con las cuales podían o no encontrarse emparentadas (Gusinde, 1982, 1991). Según Gusinde, la fuerza que realmente generaba cohesión era la convivencia local, la que solía coincidir con el agrupamiento de parientes más próximos. Al parecer no habían organizaciones formales de orden superior a la familia⁵, sin embargo la gente nacida en la misma región solía formar agrupaciones laxas pero constantes tanto a nivel local como distrital o dialectal (Orquera y Piana, 1999) diferenciándose cinco dialectos Yámana y tres Kawéskar (Gusinde, 1982, 1991). Dentro de cada territorio las familias transitaban libremente considerando todo lo que ahí se encontraba como “bien común” (Gusinde, 1991, p.412) del grupo correspondiente. Con la excepción de situaciones especiales como una ballena varada o fiestas de iniciación, las fronteras eran respetadas manteniendo lejos a cualquier extraño (Gusinde, 1982, 1991).

En ambas sociedades el matrimonio solo podía ocurrir una vez concretada la ceremonia de iniciación correspondiente a cada etnia y siguiendo reglas y formalidades como el uso de pintura facial. La elección de pareja era libre, sin embargo los padres se preocupaban de que no existiera ningún lazo de parentesco cercano entre ambas familias. Los Yámana y Kawéskar no podían contraer matrimonio entre parientes consanguíneos próximos, lo que considerando la presencia de grupos locales emparentados se puede entender como exogamia local⁶ (Gusinde, 1982, p.630). Esto se extiende también a los parientes por alianza, excepto para los cuñados Kawéskar. Sin embargo, el alcance de dicha norma no es preciso para ninguno de los grupos, registrándose menciones a una restricción desde el 2^{do} grado de consanguinidad en Yámana (Lothrop, 1928 en Orquera y Piana, 1999, p.428) hasta un impedimento absoluto en cualquier grado de consanguinidad vía paterna o materna tanto en Yámana como Kawéskar (Gusinde, 1982, 1991).

El matrimonio confería al hombre un nuevo estatus social que lo liberaba de la sujeción a sus padres, concretándose la libertad con la posesión de una canoa (Emperaire, 1963). Luego del matrimonio, para los Yámana, Cooper describe una tendencia de la pareja a permanecer con la familia de la esposa por unos meses para luego residir junto al grupo de parentesco del esposo. En palabras de Cooper los grupos de parentesco tendían a ser

⁵ Las familias Kawéskar “no tienen ningún vínculo superior ni un ordenamiento según alguna forma de organización. La familia configura una unidad completamente independiente, sin ningún tipo de unión con otras familias u organizaciones. Lo que emprende o ejecuta es desde el comienzo hasta el final su propio asunto, del cual nadie debe pedir cuenta ni es responsabilidad de otras familias u organizaciones. Cada una se mueve y vive en casi continuo aislamiento de las otras, lleva una estricta existencia solitaria y evita habitualmente cualquier contacto con otros miembros de la etnia” (Gusinde, 1991, p.403).

⁶ “Los parientes próximos son los que recorren cierta región que consideran su propia patria en búsqueda de alimento. Contraer matrimonio dentro de este grupo familiar estrechamente limitado, está entonces vedado por lazos de sangre que unen a todos en grado más o menos cercano. Como solamente existe el mandato de buscar pareja fuera del grado de parentesco que coincide con los límites territoriales de la familia, resulta automáticamente la exogamia local” (Gusinde, 1982, p.630).

paternos y estaban en parte localizados, por ende nos encontramos frente a un patrón de residencia patrilocal (Cooper, 1946). Por su parte, Gusinde no hace referencia directa a la localidad que practicaban los grupos de parentesco Yámana, dando cuenta únicamente de una permanencia inicial con la familia de la esposa y una posterior neolocalización de la nueva pareja⁷. Sin embargo, aunque independiente de sus padres, su nueva ubicación probablemente se restringía a uno de los grupos locales de origen:

“Es verdad que la mayor parte de las familias emparentadas se mantienen en la misma zona y una buena parte de aquellas que constituyen un grupo local están emparentadas entre sí. Por eso es que el muchacho y la chica buscan su pareja en la zona vecina, de modo que con el casamiento muchos de su círculo de parientes pasan también a otro grupo local.” (Gusinde, 1982, p.750)

No es claro si la nueva pareja Yámana residía en una o ambas regiones, sin embargo consideramos reveladora una porción de la evidencia lingüística destacada por el mismo Gusinde, a saber, la existencia de una palabra que hace referencia al distrito natal de la abuela de alguna persona, diferenciando entre abuela paterna o materna mediante sufijos (Gusinde, 1982, p.765). Compartimos la interpretación del sacerdote en tanto que la existencia de dicha referencia, sumado a la ausencia de su contraparte masculina (territorio de los abuelos), se puede entender como consecuencia de una predisposición a residir en el territorio de los abuelos, territorio que correspondería al propio sin requerir una denominación especial:

“Tales designaciones para el distrito natal de la abuela surgieron, seguramente, porque cada una de las dos abuelas del nieto en cuestión vive en otra parte; en cambio permanecen todos los ascendientes paternos de este último casi sin excepción en el mismo lugar.” (Gusinde, 1982, p.765-6)

Otras evidencias como un frecuente traslado de la novia a la choza de sus suegros al momento del matrimonio, la mención directa del traslado de la esposa al distrito del esposo luego del matrimonio y la renuencia de la esposa a dicho alejamiento de su familia, podrían indicar la localización de la nueva pareja en el grupo local del esposo:

“[...] da lugar a proceder al solemne traslado de la novia o del novio a la choza en la cual reside la otra parte. Eso depende de las condiciones dadas, pero por lo general, la novia se dirige a la choza de sus suegros.” (Gusinde, 1982, p.633)

⁷ “Después del casamiento se aburren los novios porque todavía faltan los hijos propios con los que podrían entretenerse. Por esa razón la joven esposa para no estar sola pasa a menudo más tiempo en casa de sus padres de lo que le agrada a su marido. Él espera, entonces, pacientemente, hasta que llega el primer hijo; y de allí en adelante su mujer se queda con él en su propia choza” (Gusinde, 1991a, p.668).

“Cuando todos los huéspedes se dispersan y vuelven a retomar su vida acostumbrada, la joven pareja, que entretanto ha adquirido una canoa propia, finalmente se aleja del lugar. Se establecen entonces por cuenta propia, llevando una vida independiente de sus padres” (Gusinde, 1982, p.634).

[...] visitas repetidas de los propios padres cuando una recién casada seguía a su nuevo esposo a su propio distrito". (Gusinde, 1982, p.767)

"El matrimonio con clanes muy distantes era infrecuente por la renuencia natural de las mujeres de separarse tan completamente de su propia gente" (Bridges en Gusinde, 1982, p.631. Traducción nuestra)

En contraste con lo anterior, Orquera y Piana (1999, p.435) indican que "podía darse tanto matrilocalización como neolocalización" sin embargo esta conclusión considera la práctica de convivir con los padres de la esposa antes de la independencia definitiva como un patrón de residencia, y la independencia de la pareja como una neolocalización sin considerar la asociación entre grupo local y territorio en el cual se mueven. De manera excepcional, Hyades y Deniker reportan que "unos pocos varones casados vivían permanentemente con las familias de sus mujeres" (Orquera y Piana 1999, p.435), lo que podría indicar la presencia de bilocalidad.

La matrilocalidad y posterior neolocalización también es sugerida por Cooper (1946) como patrón entre los Kawéskar, sin embargo, tal como en Yámana, si consideramos comentarios de Gusinde encontramos una tendencia hacia la patrilocalidad:

"También sucedía, de vez en cuando, que en una misma canoa grande viajaran por algún tiempo juntos dos matrimonios, uno viejo y otro joven generalmente parientes, por ejemplo un tío y su sobrino cada uno con su esposa e hijos; pero también podían ser miembros de la etnia, muy amigos; sin embargo nunca acontecía que un suegro lo hiciera con su yerno" (Gusinde, 1991, p.407).

En ambas sociedades, Yámana y Kawéskar, la alusión reiterada a una relación más distante entre yerno y suegros que entre nuera y suegros pudiera estar relacionada con una convivencia menos frecuente y por ende una residencia más distante entre los primeros:

En Yámana: "La nuera puede cambiar algunas pocas palabras necesarias con su suegra una vez que transcurrió un año desde su casamiento, el yerno se abstiene durante toda su vida de toda conversación directa con su suegro [...]" (Gusinde, 1982, p.636)

En Kawéskar: "El yerno tiene poca oportunidad de hablar con su suegra, más bien ocurre un intercambio de ideas entre nuera y suegra" (Gusinde, 1991, p.354).

Además, la presencia de ceremonias secretas masculinas en ambas etnias puede considerarse un indicador de patrilocalidad tanto por su carácter "antifemenino" (Gusinde, 1991, p.469) como por la presencia y participación de los parientes por línea paterna del candidato (Gusinde, 1982, p.1309).

Considerando la evidencia en conjunto nos parece probable una tendencia a la patrilocalidad en ambos grupos, sin embargo, debido a la calidad de la información con la que se cuenta, no es posible definirlo con precisión en ninguno de los dos casos.

Por último, un patrón de residencia post-marital patrilocal se ve apoyado por las escasas menciones al matrimonio mixto Yámana y Kawéskar. Tanto Hyades y Deniker (1891 en Orquera y Piana 1999) como Gusinde observaron la presencia de mujeres Kawéskar entre individuos y territorio Yámana. En palabras de Gusinde:

“Es posible que la estadía de los visitantes [Kawéskar en territorio Yámana] prolongada por algunos meses, en algunos casos haya ocasionado que una joven decidiera quedarse permanente en la comunidad Yámana” (Gusinde, 1991, p.133).

“Es infundado pensar en el robo de mujeres como causa de los ataques, aunque seguramente se produjo alguno que otro matrimonio mixto [entre Yámana y Kawéskar], en que la mujer pasaba a la tribu vecina” (Gusinde, 1982, p.236-7).

2. ANTECEDENTES ARQUEOLÓGICOS

2.1. Arqueología en el Archipiélago de los Chonos

El Archipiélago de los Chonos se extiende entre el Golfo del Corcovado hasta la Península de Taitao y consta de más de 150 islas que forman una red de canales y fiordos con líneas costeras estrechas y abruptas (Reyes et al., 2015). Presenta un clima templado-frío oceánico y muy lluvioso (>3000 mm al año) cuya temperatura promedio anual alcanza los 10°C y permite el desarrollo de una densa vegetación marcada por el género *Nothofagus* (Ñirres y Coihues) que junto a otras especies forman diversos tipos de bosque (Álvarez et al., 2010). La fauna se ve representada en mamíferos marinos como pinnípedos, focas, cetáceos y mustélidos; mamíferos terrestres como el pudú, huemul y puma; diversidad de moluscos, crustáceos y equinodermos, peces y aves (Reyes et al., 2015).

Por encontrarse en una zona de subducción, grandes terremotos y tsunamis han y siguen modificando la línea de costa dificultando la preservación de sitios arqueológicos. Más aún, la exploración arqueológica presenta una alta dificultad debido a la topografía accidentada, densidad vegetacional y condiciones climáticas adversas de la zona (Ocampo y Rivas, 2004; Reyes et al., 2015). Sin embargo, hoy contamos con el conocimiento y registro de sitios de pesca intermareal (*fishing pens*), zonas de líticos dispersos, cuevas-abrigos rocosos y conchales, estos dos últimos con restos humanos, la mayoría de los cuales presentan fechados posteriores a los 3360 ± 25 años antes del presente (AP) o 3600 años calibrados antes del presente (cal AP)⁸ (Reyes et al., 2015).

La ubicación insular de muchos de estos contextos y la presencia de materias primas como la obsidiana del volcán Chaitén en el conjunto lítico, solo pueden ser explicadas por el uso de navegación como medio de movilidad residencial y acceso a recursos (Reyes et al., 2015). En términos tipológicos, herramientas como puntas líticas lanceoladas y pesas de red se explican en un contexto de pesca y caza marítima mientras las hachas y cuñas líticas posiblemente fueron utilizadas para asegurar el aprovisionamiento de madera para las canoas y para moverse en la densa vegetación. Los conjuntos faunísticos y tasas de depositación de los conchales indican una tendencia al uso de recursos marinos mediante recolecciones reiteradas en los mismos sitios (Reyes et al., 2015).

Todo esto se ve confirmado con los valores isotópicos (¹⁵N y ¹³C) registrados en los restos óseos humanos, que muestran un grupo humano con una dieta rica en proteínas de recursos marinos desde los primeros registros hasta tiempos de contacto, cuando la alimentación cambia de manera significativa (Reyes et al., 2015).

⁸ De ser posible, se indicará tanto el fechado radiocarbónico (años AP) como el fechado calibrado (años cal AP), indicando la referencia de ambos en el caso de ser distinta. Las fechas no calibradas en la literatura fueron calibradas en un rango de 2σ usando la curva SHCal13 (Hogg et al., 2013) mediante OxCal 4.2.4. (Bronk Ramsey, 2009).

Aún no hay respuesta a la pregunta del origen de la adaptación marítima (Ocampo y Rivas, 2004; Orquera y Piana, 2005; Reyes et al., 2015). Sin embargo las opciones se podrían resumir en tres:

- i) Una transición desde una adaptación terrestre en ambientes ecotonales⁹ de la zona meridional donde se han encontrado los fechados más tempranos para la adaptación marina (aprox. 7300 años cal AP, canal del Beagle) (Legoupil y Fontugne, 1997; Orquera, Legoupil, y Piana, 2011; Reyes et al., 2015).
- ii) Una transición similar pero en la zona septentrional de los archipiélagos australes, asociado al desarrollo de una “tecnología de la madera” (Rivas, Ocampo, y Aspillaga, 1999).
- iii) Un origen marítimo precedente (Ocampo y Rivas, 2004).

El sitio más temprano hallado en el Archipiélago de los Chonos (GUA-10) se ubica en las islas Guaitecas al extremo norte del archipiélago y presenta un fechado de 5020 ± 90 años AP (5730 años cal AP) (Porter 1993 en Reyes et al 2015). GUA-10, junto con sitios al norte del archipiélago que alcanzan una profundidad temporal mayor a los 6000 años cal AP¹⁰ apoyan las dos últimas opciones permitiendo postular la zona septentrional como posible foco de desarrollo y/o como una de las vías de los primeros pobladores de adaptación marítima-litoral de la región.

⁹ Ambiente donde la proximidad entre pampa y archipiélago habría permitido tanto la caza de especies terrestres como marítimas (Legoupil y Fontugne 1997).

¹⁰ Piedra Azul (6430-6290 años cal AP) (Gaete et al., 2001), Puente Quilo (5500 años AP; 6166-6150 años cal AP) (Aspillaga et al., 1997; Ocampo y Rivas, 2004) y Yaldad 2 (5950 \pm 80 años AP; 6941-6509 años cal AP) (Legoupil 2005; calibrado nuestro).

2.2. Contextos mortuorios en el Archipiélago de los Chonos

Un patrón funerario en cuevas, aleros o pequeños reparos rocosos fue inicialmente reportado en la zona gracias al relato de Byron (1955) y luego confirmado en los trabajos de prospección y salvataje realizados hacia fines de los ochenta por el equipo liderado por Aspillaga y Ocampo (Aspillaga et al., 2006; Ocampo y Aspillaga, 1984). La gran mayoría de los sitios corresponden a osarios ubicados en cuevas o abrigos rocosos con evidente alteración humana (Aspillaga et al., 2006). En estas campañas se rescataron restos óseos humanos en superficie de sitios ubicados en los núcleos Magdalena y Gran Guaiteca, fechados indirectamente hacia los 400 años AP (410 ± 70 AP; $\sim 521-301$ cal AP¹¹), registrándose también restos humanos en contexto de conchal. Excepcionalmente, se reporta el hallazgo de sitios no disturbados que permanecerían sin excavar y confirman la existencia de envolturas de corteza descritas en relatos etnohistóricos (Aspillaga et al., 2006).

Campañas posteriores asociadas al Proyecto Fondecyt 1100643 (Moraga et al., 2010) han aumentado el registro de contextos mortuorios en conchales (Reyes, San Román, et al., 2011; Reyes, Moraga, et al., 2011) delimitando un rango de entierros entre los años 1600-1430 cal AP y 300 cal AP-actual. Se han registrado entierros individuales (sitio Acua 1) y múltiples (sitio Repollal 01), sin embargo la mayoría de los restos óseos continúan proviniendo de contextos de cueva o alero.

La depositación en aleros rocosos y cuevas se registra entre los años 2430-560 cal AP, observándose la fecha más temprana para el individuo 2 del sitio Isla Victoria en Archipiélago de los Chonos (Reyes et al., 2015). En algunos casos, como el osario del sitio Isla Elena, los individuos depositados presentan fechas muy similares indicando una depositación simultánea o dentro de un período de tiempo corto. En otros casos, como el del sitio Isla Victoria e Isla Ipún, los individuos muestran fechados muy discordantes indicando una continuidad temporal de la práctica mortuoria en esa cueva. La diversidad de contextos mortuorios Chono se resume en: aleros y conchales, múltiples e individuales, de sexo y edad diversos, y de depositación sincrónica y diacrónica, donde en ninguno de los casos se ha encontrado algún bien funerario. La ubicación de gran parte de estos contextos se presenta en la Figura 2.

Tanto a nivel local como regional, el análisis morfológico y paleopatológico de los restos ha confirmado parte de la información etnohistórica sobre modo de vida y diferenciación con cazadores-recolectores terrestres (Aspillaga et al., 2006; Constantinescu, 1999). En el caso de los restos de Archipiélago de los Chonos, gran parte ha sido fechado, analizado para isótopos y tipificado para DNA mitocondrial, confirmando que el área de distribución de los Chono estuvo ocupado por un grupo humano bastante homogéneo, con una dieta marina estricta y cercanamente emparentado a las poblaciones canoeras del extremo sur más que con las poblaciones Huilliche de Chiloé (Moraga, Aspillaga, y Reyes, 2011).

¹¹ Calibrado nuestro.

2.3. Sitio mortuario Estero Sur

Entre los sitios abordados por las campañas del Fondecyt 1100643 (Moraga et al., 2010) se encuentra el osario más numeroso y antiguo registrado en el Archipiélago de los Chonos: sitio cueva Estero Sur. Cinco de un mínimo de 16 individuos fueron fechados y muestran una mínima divergencia de un promedio aproximado en 2000 años AP (~1993-1881 cal AP). Las características temporales y contextuales del sitio Estero Sur, además de la cantidad de individuos ahí depositados, la transforman en un contexto mortuario único en la zona.

El sitio Estero Sur se encuentra en el Seno Gala, borde continental del Archipiélago de los Chonos, XI Región de Aisén al fondo del Estero Sur (ver Figura 2), en un ambiente boscoso definido como Pluviselva Patagónica Occidental. Aproximadamente 40 mts. al interior y a 30 m.s.n.m., se constituye como un lugar de muy difícil acceso e invisible desde cualquier punto de observación (Reyes, 2012).

El contexto se define únicamente como funerario ya que no se registró ningún material que indicase otra función. En él tampoco se observan restos de ofrenda ni ajuar. Su topografía irregular de pequeñas oquedades y aberturas posibilitaron la depositación y redepositación de cuerpos, hoy representados por una serie de restos humanos agrupados y dispersos. Se constató la intervención de terceros en la remoción y descontextualización de osamentas, además de la depositación de cruces asociadas a los restos (Reyes, 2012).

El rescate del sitio se efectuó luego de la denuncia del hallazgo de osamentas presuntamente asociadas a detenidos desaparecidos. Si bien la denuncia se realizó en abril de 2011, se habría tenido conocimiento de su existencia desde al menos 5 años (Mena y Osorio, 2011), periodo en el que probablemente fue –aún más- disturbado.

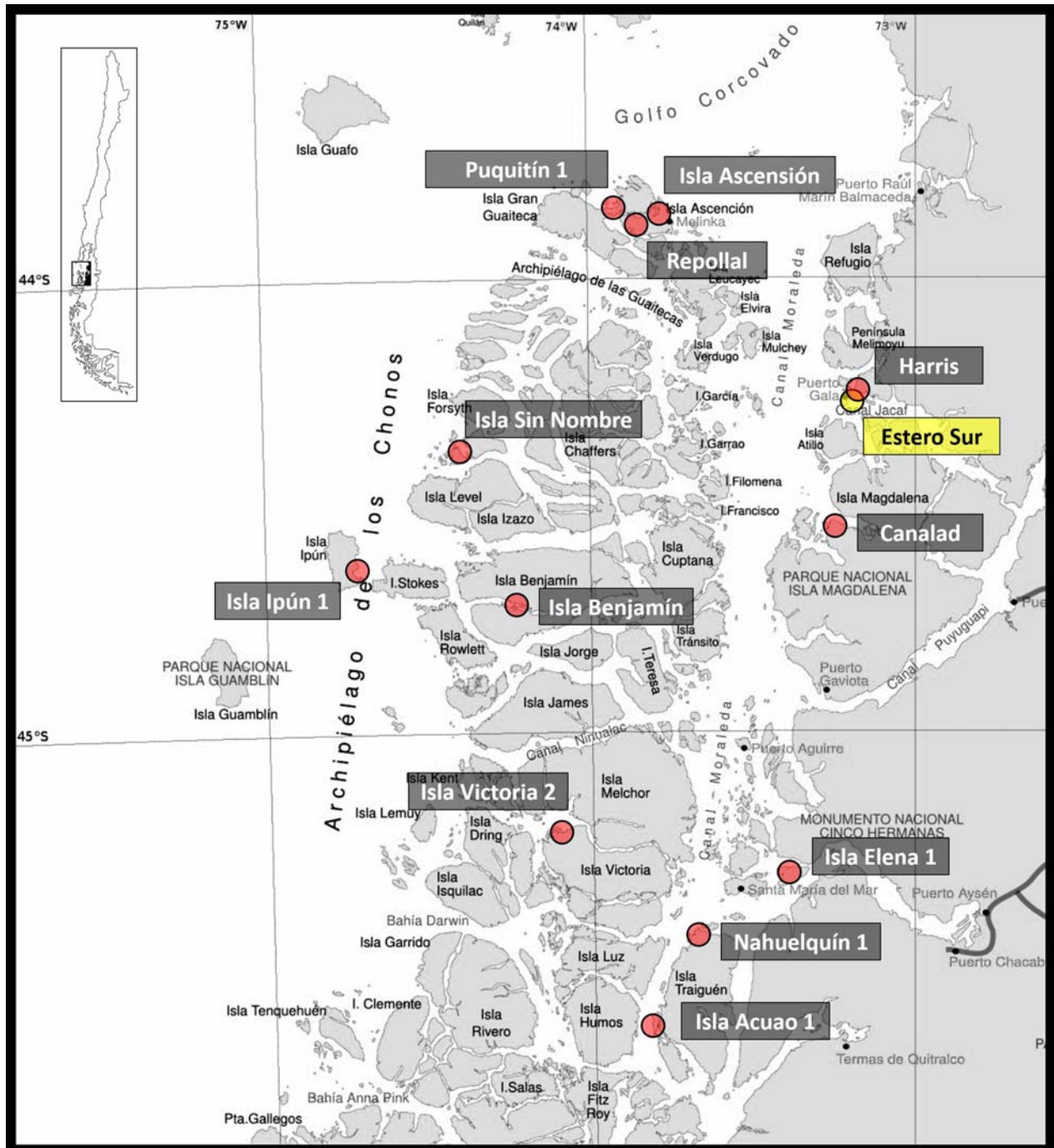


Figura 2. Ubicación sitios con restos humanos Archipiélago de los Chonos

3. ANTECEDENTES GENÉTICOS

3.1. DNA mitocondrial

El DNA mitocondrial (mtDNA) posee aproximadamente 16500 pares de bases (pb), de los que la mayor parte son regiones codificantes. Entre estas regiones se encuentra una región no codificante llamada región control o D-loop de aproximadamente 1120 pb. La región control destaca por su elevada tasa mutacional de entre $3,0 \times 10^{-6}$ y $2,7 \times 10^{-5}$ sustituciones por sitio por generación¹² (Schneider y Excoffier, 1999), presentando una alta variabilidad intrapoblacional especialmente concentrada en las regiones hipervariables 1, 2 y 3 (HV1, HV2 y HV3) del D-loop (Pakendorf y Stoneking, 2005). El mtDNA se transmite únicamente por línea materna lo que permite rastrear linajes maternos, y, al no recombinar, permite la diferenciación de grupos de alelos llamados haplotipos. Los haplotipos (Ht) mitocondriales relacionados por mutaciones en la región codificante son clasificados en unidades llamadas haplogrupos (Hg) y designados con letra mayúscula (Kemp y Schurr, 2010). Los Hg y Ht son definidos a partir de una secuencia completa de mtDNA humano (rCRS o *Revised Cambridge Reference Sequence*) publicada en 1981 (Anderson et al., 1981) y revisada en 1999 (Andrews et al., 1999).

El estudio del mtDNA en poblaciones de ascendencia amerindia ha permitido acercarnos a los orígenes, relaciones y patrones de migración de nuestros ancestros. Los primeros estudios dedicados al poblamiento de América identificaron una cantidad limitada de linajes mitocondriales derivados del este de Asia cuya presencia varía a lo largo del continente, siendo los haplogrupos A, B, C y D los más comunes en población de ascendencia amerindia (Bailliet et al., 1994; Horai et al., 1994; Merriwether et al., 1996; Schurr et al., 1990). La presencia de estos linajes varía a lo largo del continente y en la medida que nos acercamos al sur las frecuencias de los linajes C y D aumentan (Moraga et al., 2000; García et al., 2006), llegando a ser los únicos presentes tanto entre los últimos descendientes de canoeros australes como en sus ancestros (García-Bour et al., 2004; Lalueza et al., 1997; Moraga et al., 2000; Moraga, Aspillaga, y Reyes, 2013).

Estos primeros estudios fueron mayoritariamente realizados mediante la técnica de amplificación y corte con enzimas de restricción (PCR-RFLP¹³) llegando a un nivel de haplogrupo. Buscando diferenciar a nivel de haplotipo mediante la detección de un mayor número de polimorfismos de un nucleótido (SNPs), hoy se recurre, como mínimo, a la secuenciación de la región control del mtDNA. Esto, sumado a la secuenciación completa de mtDNA de individuos de distintas poblaciones americanas ha revelado la presencia de al menos 15 linajes fundadores y sus distintas variaciones, entre los que destacan los panamericanos A2, B2, C1b, C1c, C1d y D1, y linajes menos frecuentes como C4c, D2a, D3, D4h3a, X2a y X2g (Achilli et al., 2008; Bodner et al., 2012; Perego et al., 2009; Tamm

¹² El valor mínimo ha sido determinado mediante estudios filogenéticos, el valor máximo mediante estudios de pedigrí. Esta amplia diferencia se debería a la presencia de zonas de rápida evolución o *hot spots* mutacionales (Schneider y Excoffier, 1999).

¹³ *Polymerase Chain Reaction - Restriction Fragment Length Polymorphism*.

et al., 2007). Asimismo, se han descrito haplotipos propios del cono sur como B2i2, C1b13 (De Saint Pierre, Gandini et al., 2012), D1g y D1j (Bodner et al., 2012; de Saint Pierre, Bravi, et al., 2012).

Notable es la alta frecuencia del linaje D4h3a en muestras actuales y antiguas de Tierra del Fuego y Patagonia (De la Fuente et al., en prensa; de Saint Pierre, Bravi, et al., 2012; Moraga, de Saint Pierre, Torres, y Ríos, 2010), incluyendo restos del Archipiélago de los Chonos (Moraga et al., 2013), mientras en el resto del continente se encuentra casi ausente (De Saint Pierre, Bravi, et al., 2012; Kemp et al., 2007). Una mayor frecuencia en grupos nativos americanos canoeros del borde pacífico como los Chumash y Cayapa (Perego et al., 2009; Rickards et al., 1999) y en muestras antiguas del Holoceno Americano en o relativamente cercanas a la costa (Cui et al., 2013; Kemp et al., 2007; Rasmussen et al., 2014), lo han convertido en un posible trazador de la ruta costera de poblamiento americano (Kemp y Schurr, 2010; Moraga, de Saint Pierre, et al., 2010; Perego et al., 2009).

Específicamente, en Tierra del Fuego y Patagonia se han hallado variantes del linaje D4h3a5 con mutaciones en las posiciones 16301 y 16311 en grupos terrestres (Tehuelche) y canoeros (Yámana y Kawéskar) respectivamente (De Saint Pierre, Bravi, et al., 2012). Permite no solo investigar el poblamiento americano sino también escrutar la diferenciación de los nativos americanos del extremo sur chileno. La reducida diversidad de haplotipos hallados en el cono sur de Sudamérica (ver Tabla 1) probablemente se debe al efecto fundador resultante de un poblamiento por grupos pequeños y su posterior aislamiento (De Saint Pierre, Bravi, et al., 2012; F. García et al., 2006; García-Bour et al., 2004; Moraga, de Saint Pierre, et al., 2010; Moraga et al., 2000). Sin embargo, el descubrimiento continuo de nuevas variantes permite un conocimiento más detallado de la diversidad mitocondrial en el extremo sur de América.

Tabla 1. Haplotipos y mutaciones características mtDNA extremo sur

Ht	HV2	HV3	HV1			Ref
B2	73, 263	499	16183C, 16519	16189,	16217,	
B2i2	73, 263	470, 499	16183C, 16519	16189,	16217,	
C1b	73, 249d, 263, 290d, 291d	489, 493	16223, 16327	16298,	16325,	De Saint Pierre, Gandini, et al., 2012
C1b13	73, 249d, 258, 263, 290d, 291d	489, 493	16223, 16327	16298,	16325,	
D1	73, 263	489	16223, 16325, 16362			De Saint Pierre, Bravi, et al., 2012; Tamm et al., 2007
D1g	73, 263	489	16187, 16362	16223,	16325,	Bodner et al., 2012; de Saint Pierre, Bravi, et al., 2012; Tamm et al., 2007
D4h3a	73, 263	489	16223, 16362	16241,	16342,	
D4h3a5	73, 263	489	16051, 16342, 16362	16223,	16241,	De Saint Pierre, Bravi, et al., 2012

Se destacan mutaciones que definen el haplotipo.

3.2. Cromosoma Y

De forma análoga al mtDNA para el linaje materno, la porción no recombinante del cromosoma Y (NRY¹⁴) se ha establecido como marcador del linaje paterno dado que presenta las mismas características clave: ausencia de recombinación, desequilibrio de ligamiento y herencia uniparental (Butler, 2010). Asimismo, sus haplogrupos se encuentran asociados a poblaciones específicas (Underhill et al., 2000) y su estudio ha aportado en la discusión del poblamiento americano (Bianchi, 2000; Bortolini et al., 2003; Lell et al., 2002; Schurr y Sherry, 2004; Zegura, Karafet, Zhivotovsky, y Hammer, 2004).

Los marcadores bialélicos o polimorfismos de un nucleótido (SNP) se han utilizado para definir los haplogrupos de cromosoma Y. A diferencia de los SNPs de mtDNA, los Y-SNP de cromosoma Y presentan una tasa mutacional muy baja de $3,0 \times 10^{-8}$ mutaciones por sitio por generación (Xue et al., 2009), por lo que la probabilidad de homoplasia es mínima (Butler, 2010). Esto, sumado a un número efectivo menor que el mtDNA y el efecto fundador que implica el poblamiento americano genera una variabilidad reducida de los haplogrupos de cromosoma Y. En América el haplogrupo Q-M3 es predominante (Zegura et al., 2004). Dado un marcado gradiente norte-sur de la diversidad genética en el continente americano (Yang et al., 2010), en las comunidades nativas del sur de Chile solo se han caracterizado linajes Q-M3 (Pezo, Saint Pierre, Apata, Orellana, y Moraga, 2015).

El linaje Q-M3¹⁵ se define por una transición C→T en el locus M3¹⁶ y se ubica filogenéticamente como derivado del linaje Q-M242 (ver Figura 3) (ISOGG, 2014; Karafet et al., 2008; Seielstad et al., 2003). Además de Q-M3*, en América se han caracterizado linajes ancestrales como el haplogrupo P-M45* (Bortolini et al., 2003; Lell et al., 2002), Q-M242* y Q-M346* (Bailliet et al., 2009); y derivados como Q-M19 en las poblaciones Wayuu (Colombia/Venezuela), Ticuna (Perú/Brasil) y Toba (Argentina) (Bortolini et al., 2003; Toscanini et al., 2011) y Q-SA01 en poblaciones andinas (Jota et al., 2011). Además, el haplogrupo C-M130 y sus derivados han sido hallados en poblaciones de Norte, Centro y Sud América (Ecuador y Venezuela) (Roewer et al., 2013; Zegura et al., 2004).

Marcadores multialélicos como los microsatélites o repeticiones cortas en tándem (STR) han permitido rescatar una mayor variabilidad en los linajes de cromosoma Y, definiendo múltiples haplotipos dentro de un mismo haplogrupo. Los STR consisten en unidades repetidas de entre 2 y 7 pares de bases (pb) de longitud ubicadas en regiones no codificantes con alelos definidos por el número de repeticiones del motivo o unidad repetida. Los Y-STR poseen una mayor tasa de mutación que los SNPs y por ende una

¹⁴ Por su sigla del inglés *non-recombining region of the Y chromosome* (Butler, 2010).

¹⁵ Debido a los cambios de nomenclatura constantes (cf. ISOGG 2014; ISOGG 2013), se hará referencia a los haplogrupos de cromosoma Y aludiendo al linaje principal (letra mayúscula) y el marcador específico separados por un guion (-).

¹⁶ Antes denominado DYS199 (Underhill et al. 1996).

variabilidad mayor (Butler, 2010). Éstas son utilizadas en la tipificación forense y principalmente en análisis de paternidad, sin embargo también se utilizan en estudios de diversidad poblacional (Jobling y Tyler-Smith, 2003; Ruiz-Linares et al., 1999).

Múltiples poblaciones nativo americanas han sido analizadas para distintos sets de Y-STR empleándose principalmente los marcadores DYS19, DYS388, DYS389-I y II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS437 y DYS439¹⁷ (Bailliet et al., 2009; Bianchi et al., 1998; Bortolini et al., 2003; Jota et al., 2011; Lell et al., 2002; Roewer et al., 2013). A partir de la distribución y frecuencia de los alelos registrados para cada marcador, a través de los años se han propuesto distintos haplotipos fundadores del linaje Q-M3 o el “Adán del Nuevo Mundo” (Bianchi, 2000; Lell et al., 2002) proveniente de Siberia (Lell et al., 2002), siendo el más reciente y completo aquel propuesto en Bisso-Machado (2012), con los siguientes alelos o número de repeticiones por marcador: DYS19=13, DYS388=12, DYS389I=14, DYS389II=31, DYS390=24, DYS391=10, DYS392=14, DYS393=13, DYS437=14, DYS438=11, DYS439=12, DYS448=20, DYS456=15, DYS458=16, DYS635=22.

Si bien la mayoría de los análisis recién mencionados no incluyen población nativa del actual territorio chileno, se cuenta con un análisis de Y-STR en muestras de DNA antiguo de individuos fueguinos Yámana, Kawéskar, Selk’nam y Aonikenk (García-Bour et al., 2004) que, junto al análisis de una muestra de individuos chilenos con ascendencia indígena, han revelado variabilidad para la mayoría de los marcadores antes mencionados (Pezo et al., 2015).

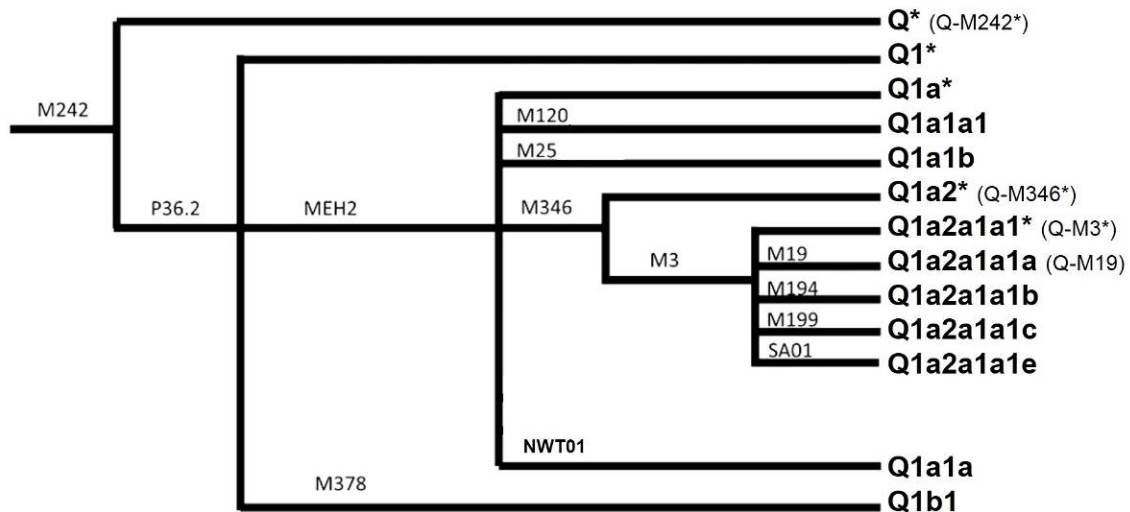


Figura 3. Haplogrupo Q y sus principales derivados

Se indica marcador y nombre del haplogrupo en brazos y puntas del árbol respectivamente. Entre paréntesis se indica nomenclatura utilizada en este trabajo para haplogrupos respectivos. Imagen modificada de Jota et al. (2011) según la nomenclatura de ISOGG (2014).

¹⁷ DYS: marcadores ubicados en regiones no codificantes del DNA (D) de cromosoma Y (Y) que poseen una sola copia (S) (Butler, 2010).

3.3. DNA antiguo

Luego de la muerte del individuo el DNA sufre una rápida degradación cuyo resultado es la fragmentación de hebras y la alteración o pérdida de bases nucleotídicas. En el caso de conservar DNA endógeno detectable con las técnicas actuales, las muestras de tejido antiguo no rinden amplificadas mayores a las 500 pb y presentan patrones de daño característicos muy relevantes en la interpretación de datos tanto de secuenciación clásica como genómica (Pääbo et al., 2004; Rizzi, Lari, Gigli, De Bellis, y Caramelli, 2012). Un tipo de daño relevante en el análisis de secuencias de DNA antiguo (aDNA) es la deaminación hidrolítica de citosinas (C) y adeninas (A). El caso más frecuente es la deaminación de una citosina, la que es leída como uracilo, secuenciándose una timina (T) en vez de una guanina (G) (y una A en vez de una G en la hebra contraria). Este tipo de daño se identifica en los cromatogramas como la presencia de dobles *peaks* o montes indicando una cantidad similar de fragmentos amplificados con y sin daño, y la presencia de mutaciones no coincidentes entre distintos fragmentos amplificados para una misma muestra (Hofreiter, Jaenicke, Serre, Von Haeseler, y Pääbo, 2001).

La escasez y deterioro del aDNA genera que la contaminación con DNA actual represente la más seria amenaza en su estudio. Como principal medida para evitarla se deben llevar a cabo los procedimientos pre-PCR en un laboratorio exclusivo para DNA antiguo y los métodos a utilizar deben considerar las recomendaciones indicadas para evitar y/o detectar contaminación cruzada o por DNA actual tanto en el proceso de extracción como de amplificación del aDNA (Hofreiter, Serre, Poinar, Kuch, y Pääbo, 2001; Kaestle y Horsburgh, 2002; Kemp, 2008; Pääbo et al., 2004; Stoneking, 1995). Los criterios de autenticidad en el estudio de DNA antiguo han aumentado su exigencia (Pääbo et al., 2004). Estos incluyen el uso de controles de extracción y amplificación, que incorporan todos los reactivos sin muestras de tejido o ADN y deben entregar resultados negativos de amplificación. El duplicado de las extracciones y comparación de resultados, necesariamente idénticos para un mismo individuo, idealmente debieran ser realizados en dos laboratorios distintos sobre dos muestras distintas. Además, se debe verificar la presencia de DNA degradado tanto en el tamaño de los productos como en la eficiencia reducida de la amplificación (Pääbo et al., 2004; Stoneking, 1995).

Dada una mayor probabilidad de éxito, históricamente se ha apostado por el análisis de mtDNA por sobre el de DNA nuclear. Sin embargo, la mejora de los métodos de extracción y amplificación de aDNA ha permitido que desde los años 90 el estudio de DNA nuclear y en específico de Y-SNPs e Y-STRs sea exitoso en muestras de diversa data y tipo (Adler et al., 2011; Kaestle y Horsburgh, 2002; Rohland y Hofreiter, 2007). En los estudios de Y-STR se ha comprobado que una de las variables más importantes para el éxito de amplificación es un tamaño reducido del fragmento (Amory et al., 2007; Gerstenberger et al., 1999; Schultes, Hummel, y Herrmann, 1999).

4. MARCO TEÓRICO

4.1. Parentesco y residencia

Lo que se define como parentesco cambia entre distintas sociedades: “un consanguíneo es alguien a quien la sociedad define como tal, y el vínculo *sanguíneo*, en sentido genético, no tiene necesariamente nada que ver con ello” (Fox, 1967, p.31). Las personas relacionadas entre sí a través de filiación o alianza son llamados *parientes* (consanguíneos y afines respectivamente), mientras el campo de ideas constituido por las creencias y expectativas que los parientes comparten entre sí se llama *parentesco*. Las agrupaciones basadas en el parentesco, aunque universales en las sociedades humanas, presentan una gran variedad de formas porque se configuran no por necesidades biológicas sino por las culturas de las sociedades donde se encuentran (Beals y Hoijer, 1977). Para entender las estructuras sociales de estos grupos hay que distinguir entre términos de parentesco (palabras utilizadas para parientes diferentes en una lengua particular) y tipos de parientes biológicos (relación genealógica real). Los términos de parentesco reflejan la construcción social del mismo en una cultura dada y suelen englobar varias relaciones genealógicas (Kottak, 1995).

Los miembros de un grupo definido por la filiación se relacionan según la regla de descendencia que fija el status de los hijos respecto al de sus padres, siendo unilineal cuando se hereda solo de uno de los padres (patrilineal del padre, matrilineal de la madre) o cognaticia de tipo bilateral (simétrica) o ambilineal (asimétrica), de ambos padres (Fox, 1967; Harris, 2001; Lévi-Strauss, 1956). Esta pertenencia a un grupo de filiación suele venir adscrita por nacimiento y es permanente (Kottak, 1995). Los miembros de un grupo de filiación definido por la alianza del matrimonio generalmente¹⁸ forman una familia. A pesar de que no existen definiciones rigurosas tanto para el concepto de familia como el de matrimonio (Bonte y Izard, 2008), una definición clásica de familia dice que es un grupo social caracterizado por la co-residencia, cooperación económica y reproducción (Murdock, 1949). Sin embargo, una mejor forma de entender el concepto de familia es recurriendo al concepto de matrimonio y su relevancia en el sistema de alianzas.

Kottak (1995, p.155) define matrimonio, en su forma más frecuente, como la “relación socialmente aprobada entre un varón socialmente reconocido (marido) y una mujer socialmente reconocida (esposa) de modo que los hijos nacidos de la esposa sean aceptados como la descendencia de ambos, marido y esposa. El marido puede ser el genitor real (padre biológico) de los hijos o sólo el *pater* (padre reconocido socialmente)”. Esta unión puede observarse en forma monógama o polígama, relacionada o separada a

¹⁸ Aunque la antropología clásica definió la familia nuclear, primaria, elemental o conyugal como la unidad básica y universal de la sociedad humana y sus sistemas de parentesco (Murdock, 1949), hoy es consenso que, aun cuando la familia nuclear es un tipo de grupo de parentesco muy extendido entre las sociedades humanas, no es universal, siendo muy rara o inexistente en algunas sociedades (Beals y Hoijer, 1977; Bonte y Izard, 2008; Fox, 1967; Harris, 2001; Kottak, 1995; Lévi-Strauss, 1956).

la satisfacción del impulso sexual, entre parejas de distinto o del mismo sexo, etc., pero siempre se verá aparejada a una regla de exogamia/endogamia.

Dependiendo de la sociedad se definirán distintos grupos dentro de los cuales se indicará la exogamia (prohibición de casarse dentro del grupo), endogamia (norma de casarse dentro del grupo) o agamia (libertad de elección para casarse dentro del grupo). A pesar de una amplia variabilidad en la aplicación de estas normas, en la familia parece siempre operar la norma de la exogamia, luego los grupos exógamos formados por la unión de familias (clanes) se encuentran dentro de un mismo grupo etnolingüístico endógamo (tribu) (Fox, 1967). En las sociedades no industriales el matrimonio es asunto del grupo, lo que se hace especialmente evidente en los casos donde la alianza matrimonial se perpetúa mediante sororato o levirato (Kottak, 1995). Para Levi-Strauss lo que hace del matrimonio una necesidad fundamental es la búsqueda por perpetuar las alianzas entre grupos exógamos (Lévi-Strauss, 1956).

El matrimonio entre grupos exógamos generalmente implica el movimiento de al menos uno de los integrantes de la alianza (esposa o marido) hacia el grupo del otro. Dependiendo del sexo del individuo que se dispersa y la ubicación de la residencia, la antropología ha definido tipos de residencia post-marital (ver Tabla 2). Las sociedades tienden a definir reglas de residencia post-marital muchas veces coincidentes con las reglas de descendencia, sin embargo, el comportamiento real de los individuos no siempre concuerda con estas reglas. Por esto, para definir un patrón general en una sociedad, diversos autores sostienen que se debiera considerar la residencia de todos los miembros de la comunidad, sus residencias anteriores y la relación estadística de estos patrones con las reglas ideales de la sociedad (Allen y Richardson III, 1971; Alvarez, 2004; Fischer, 1958; Goodenough, 1956). Sin embargo, lo cierto es que al menos desde la arqueología tal nivel de detalle no es posible (Allen y Richardson III, 1971).

Tabla 2. Patrones de residencia post-marital

Nombre del patrón	Lugar donde reside la pareja casada
Neolocal	Separados de los parientes del marido y la esposa
Bilocal	Cambiando alternativamente entre los parientes del marido y de la esposa
Ambilocal	Algunas parejas con los parientes del marido y otras con los de la esposa
Patrilocal/Virilocal	Con el padre o parientes del padre del marido
Matrilocal/Uxorilocal	Con la madre o parientes de la madre de la esposa
Multilocal	Cambiando entre los parientes del marido, esposa, ambos o ninguno

Principales patrones de residencia post-marital (Harris, 2001; Marlowe, 2004).

4.2. Parentesco y residencia en cazadores-recolectores

Basados en suposiciones y argumentos sobre la importancia de la provisión masculina, tradicionalmente se ha pensado que los grupos de cazadores-recolectores dependen casi completamente de relaciones de parentesco y siguen un patrón de residencia patrilocal (Alvarez, 2004). En palabras de Fox, el “grupo más adecuado para vivir” en condiciones de caza y recolección¹⁹, es la “banda patrilocal” (Fox, 196, p.87). Sin embargo, la mayoría de estas conclusiones se basan en reglas ideales, en su mayoría recolectadas mediante etnografías de salvataje²⁰ y no de datos observados (Alvarez, 2004; Hill et al., 2011).

El estudio de parentesco y residencia en sociedades cazadoras-recolectoras ha estado marcada por los sesgos heredados de un énfasis en la patrilocalidad de las sociedades no cazadoras-recolectoras que presentan normas estrictas y unilineales de residencia (Scelza, 2011). Hoy sabemos que aunque la co-residencia con parientes cercanos es frecuente, la mayoría de los adultos de una banda de cazadores-recolectores no pertenecen a un mismo grupo de parentesco (Dyble et al., 2015; Hill et al., 2011; Shapiro, 1966). También sabemos que una gran parte de los cazadores-recolectores practican la descendencia bilateral y residencia multilocal (Dyble et al., 2015; Marlowe, 2004) observándose una co-residencia frecuente entre hermanos y hermanas (Hill et al., 2011) y un número similar de lazos de parentesco asociados a cada cónyuge dentro del grupo (Alvarez, 2004).

Los patrones de residencia post-marital en grupos cazadores-recolectores tienden a ser más flexibles y variables que lo registrado en no cazadores-recolectores (Hill et al., 2011; Marlowe, 2004; Scelza, 2011), observándose, por ejemplo, que las mujeres frecuentemente viven con su familia en los primeros años de matrimonio y el movimiento subsecuente se ve probablemente motivado por su forma de subsistencia y elecciones personales (Marlowe, 2004, 2005). Cabe destacar que los grupos cazadores-recolectores presentan una residencia móvil dentro de un ámbito de hogar (*home range*)²¹ variable, mucho más amplio que los no cazadores-recolectores y que varía según el modo de subsistencia predominante.

Por esto, para cazadores-recolectores, entenderemos la existencia de un grupo de residencia tanto en relación a la co-residencia temporal con un grupo de parentesco determinado, como en la adopción de un ámbito de hogar asociado a un grupo de parentesco. Por ende, la presencia de un patrón de residencia post-marital en cazadores-recolectores en ningún caso requiere de co-residencia estricta.

¹⁹ Baja densidad poblacional, caza diseminada como alimento principal, transporte limitado al ser humano y ampliación de las restricciones exogámicas fuera de la familia nuclear (Fox, 1967)

²⁰ “Intento de documentar los rituales, prácticas y mitos de culturas cercanas a la extinción. Debido a que los objetos de estudio ya no existen, ésta depende de información de segunda mano y reminiscencias más que de la observación directa” (Calhoun, 2002).

²¹ Área que un individuo ocupa durante todo el año (Marlowe, 2005).

4.3. Indicadores genéticos de parentesco y residencia

El estudio de los patrones de parentesco y residencia que han regido en sociedades actuales y extintas se ha servido del análisis de la distribución de marcadores genéticos en regiones no codificantes de los individuos hallados en contextos mortuorios, comparando tanto a nivel intra-grupo como inter-grupo. En la búsqueda de patrones de parentesco, el análisis genético en muestras antiguas ha entregado resultados exitosos tanto para marcadores de mtDNA como para microsatélites de cromosoma Y y autosomales. Aunque hay excepciones (Simón et al., 2011; Stone y Stoneking, 1999), la presencia de patrones de parentesco en la distribución de los entierros de diferentes tipos de enterratorio para diversos grupos de distinto origen parece ser la regla, observándose una correlación entre sectores de entierro y cercanía genética (Baca et al., 2012; Dudar, Wayne, y Saunders, 2003; Keyser-Tracqui, Crubézy, y Ludes, 2003; Schultes et al., 2009) e incluso la identificación de una familia nuclear (Haak et al., 2008).

La estrategia elegida en los primeros intentos de estimar patrones de residencia a partir de datos biológicos fue el estudio de las diferencias morfológicas intra e inter grupo (Lane y Sublett, 1972; Spence, 1974). En un artículo fundamental, Lane y Sublett configuraron la lógica a seguir: el sexo móvil será más homogéneo a nivel inter-cementerio y más heterogéneo a nivel intra-cementerio, al contrario del sexo localizado. Esta diferenciación se generaría debido a una tasa de migración local más alta en el sexo móvil (Konigsberg, 2006; Lane y Sublett, 1972). Mientras los métodos osteológicos solo permiten hipotetizar sobre distinciones de parentesco, los métodos moleculares permiten su comprobación directa (Brown y Brown, 2011; Kaestle y Horsburgh, 2002; Keyser-Tracqui et al., 2003) aún en aspectos de la estructura social como patrones de alianza y residencia post-marital (Baca et al., 2012; Lalueza-Fox et al., 2011; Schillaci y Stojanowsk, 2003).

Si bien la identificación de linajes maternos y paternos en el registro arqueológico significa un salto metodológico (Kaestle y Horsburgh, 2002), los estudios no divergen de los fundamentos definidos en los primeros acercamientos. Seielstad y colaboradores (1998) observaron una mayor tendencia a la localización geográfica de las variantes de cromosoma Y que las variedades de mtDNA y DNA autosomal, es decir, la mayoría de la variación del cromosoma Y se observaba entre las poblaciones, mientras para mtDNA y DNA autosomal la variación se encontraba dentro de las poblaciones. Esta estructuración de los datos se explicó por una tasa migracional transgeneracional mayor en mujeres dada una viri-patrilocalidad.

Aunque no todos estuvieron de acuerdo en la calidad de los datos y su explicación en una patrilocalidad generalizada (Heyer, Chaix, Pavard, y Austerlitz, 2012; Wilder, Kingan, Mobasher, Pilkington, y Hammer, 2004), se realizaron diversos estudios posteriores bajo la misma premisa de interpretación. En algunos casos la estructura genética hallada coincidió con los datos tanto en poblaciones humanas como de chimpancés (Besaggio et al., 2007; Bolnick y Smith, 2006; Langergraber et al., 2007; Oota et al., 2001) mientras en otros casos no (Gunnarsdóttir et al., 2011; Kumar et al., 2006).

Idealmente, los análisis que buscan identificar patrones de residencia post-marital debieran cumplir las siguientes condiciones (Langergraber et al., 2007):

- i) El análisis debe realizarse entre unidades de parentesco exogámicas entre sí, es decir, a un nivel donde ocurre la migración sexo-específica.
- ii) La cantidad y tipo de marcadores debe ser adecuada, analizando las diferencias genéticas en la mayor resolución posible.
- iii) Evitar grandes diferencias de tamaño poblacional efectivo entre sexos generados por poligamia o mortalidad diferencial.
- iv) Considerar la presencia de cambios recientes en los patrones de residencia no registrados etnográfica o históricamente.

Bajo estas condiciones, en sociedades patrilocales la variación intra-grupo debiera ser mayor para mtDNA que para NRY, mientras la diferenciación inter-grupos debiera ser mayor para NRY que para mtDNA. Las sociedades matrilocales debieran presentar el patrón contrario, y las bilocales y multilocales no debieran presentar diferencias entre la variación de mtDNA y NRY.

5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El proyecto Fondecyt 1100643 (Moraga et al., 2010) validó la unidad genética de los antiguos habitantes del Archipiélago de los Chonos y descubrió contextos mortuorios que nos permiten plantear nuevas interrogantes sobre la estructura social de esta población. La diversidad sexual y etárea del conjunto bioantropológico hallado en el sitio Estero Sur y la mínima divergencia de sus fechados nos permite suponer un uso temporalmente limitado e incluso un evento discreto, contexto ideal para la búsqueda de patrones de parentesco y residencia post-marital de un grupo sobre el cual poco se conoce.

Aunque el consenso por comparación con Yámana y Kawéskar nos habla de una sociedad sin jerarquías, igualdad entre los sexos y donde el parentesco y la afinidad eran la única estructura social, es necesario poner a prueba las suposiciones. Cuando se busca entender la estructura social Chono desde la literatura se encuentran descripciones esporádicas y anecdóticas que presentan contradicciones y ausencias. Por ejemplo, la relación hombre-mujer es retratada en los extremos de igualdad o dominación del hombre sobre la mujer (Cárdenas et al., 1991) y se observan divergencias en cuanto al posible patrón monógamo y/o polígamo de los grupos (Cárdenas et al., 1991; Cooper, 1946), seguramente producto de la falta de sistematicidad de las observaciones. No sabemos si el uso mortuorio del espacio refleja estructura alguna, y si bien se hace referencia a grupos de parentesco limitados (Cárdenas et al., 1991), poco sabemos sobre su uso del espacio. La pérdida de información contextual y depositacional de los restos no ha permitido una aproximación a la territorialidad en el uso mortuorio de las cuevas y las dinámicas de integración entre grupos de parentesco Chono. Aun cuando se han hallado numerosos contextos mortuorios de cueva, su tipo de depositación, modificación antrópica ubicua y escaso ajuar no permiten obtener mayor información arqueológica. Esta falta de contexto y el difícil acceso a los restos se traducen en su constante confusión con los míticos asesinatos de un pirata (Sur Imagen, 1983) o detenidos desaparecidos (Mena y Osorio, 2011).

Considerando que tanto en Yámana como en Kawéskar el parentesco se fundamenta en la consanguinidad, que existían grupos locales y/o dialectales relativamente emparentados y una posible tendencia a la patrilocalidad, nos proponemos evaluar un uso mortuorio familiar considerando la presencia de una familia nuclear y/o un grupo de parentesco limitado dentro de la cueva y la presencia de un patrón de residencia post-marital patrilocal mediante la siguiente pregunta de investigación:

¿Existen patrones de parentesco y residencia en el uso mortuorio de la cueva Estero Sur?

Una mejor comprensión del contexto de dicha cueva significaría un acercamiento a la territorialidad de los grupos de parentesco Chono, mientras que la identificación de un patrón de residencia post-marital nos aproxima a las dinámicas de integración entre los mismos. Nos proponemos abordar estas dimensiones desde una perspectiva genético-antropológica.

6. HIPÓTESIS

Hipótesis Nula

H0: No existen patrones de parentesco en el uso mortuorio de la cueva Estero Sur observándose un uso oportunista o indiferenciado que impide la determinación de patrones de residencia.

Hipótesis Alternativas

H1: Existen patrones de parentesco que se asocian a un uso familiar, observándose un grado mayor de parentesco entre los individuos intra-cueva que inter-cueva. Esta hipótesis asume la existencia de grupos localizados de parentesco que ocupan zonas geográficas acotadas y utilizan las cuevas de dicho territorio.

H2: Existe un patrón de residencia de tendencia patrilocal, observándose una diversidad relativa mayor de linajes maternos que paternos dentro de la cueva Estero Sur. Esta hipótesis es dependiente de H1 y se basa en lo descrito para Yámana y Kawéskar.

7. OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar la presencia de patrones de parentesco y residencia post-marital en el uso mortuorio de la cueva Estero Sur.

Objetivos Específicos

- i. Seleccionar marcadores genéticos (SNPs y STRs) de cromosoma Y útiles en la diferenciación intra-poblacional de indígenas americanos australes y diseñar los partidores para su amplificación en DNA antiguo.
- ii. Caracterizar la composición genética de los individuos de la cueva Estero Sur y la muestra control mediante marcadores en mtDNA y cromosoma Y.
- iii. Identificar patrones de parentesco y residencia post-marital comparando frecuencias, diversidad y distancias genéticas de los linajes presentes entre los individuos del conjunto Estero Sur y el conjunto control.
- iv. Discutir el alcance de los patrones identificados en el uso mortuorio de la cueva Estero Sur considerando los antecedentes de otras poblaciones canoeras.

8. METODOLOGÍA

8.1. Material

Se empleó material bioarqueológico proveniente de contextos mortuorios hallados en el Archipiélago de los Chonos. Se seleccionaron muestras de hueso y diente siguiendo los criterios de mayor cantidad de individuos representados y menor probabilidad de replicación de individuos.

8.1.1. Cueva Estero Sur

Los restos rescatados del sitio Estero Sur fueron excavados en el Fondecyt 1100643 (Moraga et al., 2010) y se encuentran depositados en el laboratorio del Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia (CIEP) en Coyhaique. Los hallazgos se dividen en nueve conjuntos óseos que varían en cuanto a cantidad de restos y presencia-ausencia de esqueleto craneal y postcraneal. La colección bioantropológica presenta un número mínimo de individuos de 16 basado en el número de cráneos representados, y es diverso en sexo y edad (ver Figura 5 y Tabla 3) (Reyes, 2012). La selección de muestras para fechado radiocarbónico AMS buscó ser representativa del conjunto y consideró la ubicación, distribución y completitud de los restos óseos. Se seleccionó cinco muestras de cinco individuos diferentes ubicados en cuatro conjuntos (Reyes, 2012) (ver Tabla 3). El resultado del fechado directo de los cinco individuos muestra una mínima divergencia con un promedio ponderado de 2006 AP y desviación estándar de 11,2 años. Esta cercanía temporal se confirmó mediante un test de T al 95% de confianza que indica la ausencia de diferencias significativas para el conjunto (Ward y Wilson, 1978), además de una evidente superposición de los fechados calibrados (ver Figura 4). Los estadísticos descriptivos y el test de T fueron realizados mediante CALIB 7.0.4 (Stuiver, Reimer, y Reimer, 2015). Los fechados fueron calibrados y graficados en un rango de 2σ (95,4%) usando la curva SHCal13 (Hogg et al., 2013) mediante OxCal 4.2.4. (Bronk Ramsey, 2009).

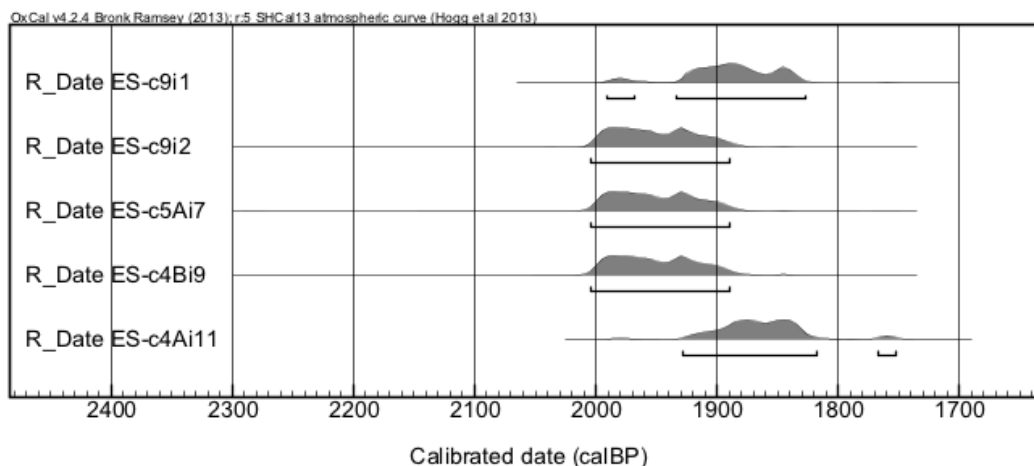


Figura 4. Fechados calibrados Estero Sur

Los nombres de las muestras indican sitio Estero Sur (ES), número de conjunto (c) y número de individuo (i).

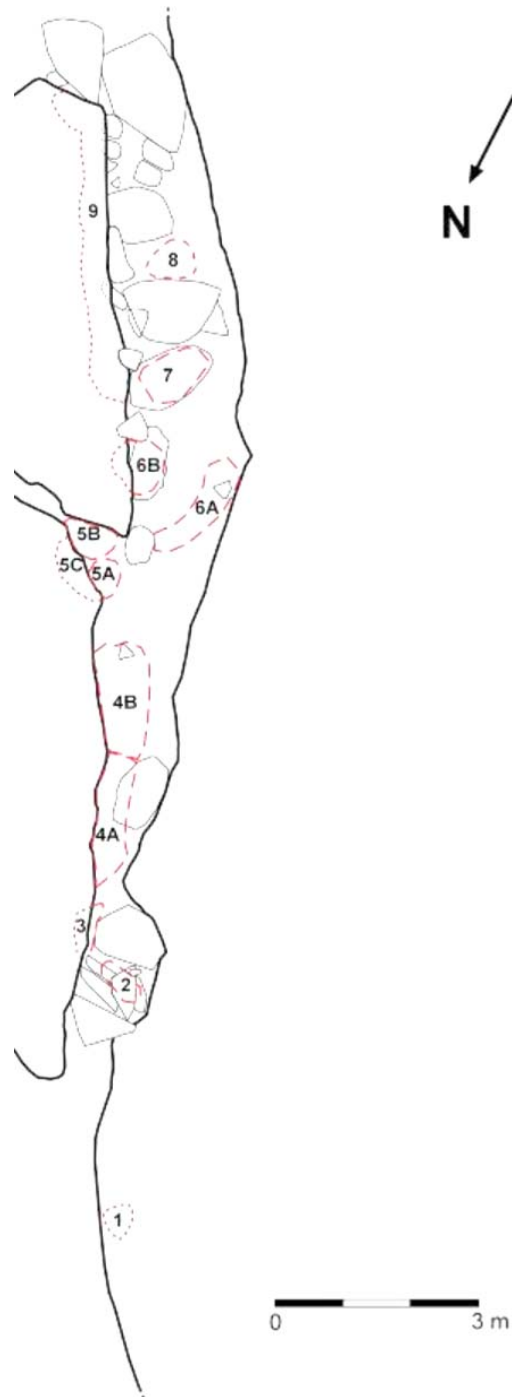


Figura 5. Ubicación conjuntos óseos sitio Estero Sur

Datos del Fondecyt 1100643 (Reyes, 2012)

Tabla 3. Resumen conjuntos óseos e individuos del sitio Estero Sur

Conjunto	Individuo	Edad	Años ¹⁴ C AP
9	1	Adulto	1980 ± 25
	2	Subadulto	2030 ± 25
	3	Adulto	
7	4	Adulto	
6A	5	Subadulto	
6B	6	Subadulto	
5A	7	Adulto	2030 ± 25
	8	Subadulto	
4B	9	Adulto	2030 ± 25
4A	10	¿Adulto?	
	11	Adulto	1960 ± 25
	12	Adulto	
2	13	Subadulto	
1	14	Subadulto	
	15	Adulto	
	16	Adulto	

Las celdas vacías se deben a la ausencia de fechado para el individuo correspondiente.
Datos del Fondecyt 1100643 (Reyes, 2012).

Toma de muestra

Se realizaron dos tandas de toma de muestra de individuos del sitio Estero Sur, la primera de hueso y la segunda de dientes:

La toma de muestra y restauración de 13 fémures derechos del sitio Estero Sur se llevó a cabo en el laboratorio del CIEP, Coyhaique, en diciembre del año 2013. El muestreo se realizó mediante perforación de hueso cortical con broca de copa modificada y la restauración se efectuó utilizando yeso dental de alta dureza. En todos los casos se realizó un registro fotográfico del estado previo, perforado y restaurado con especial detalle en el registro de la zona a perforar. El proceso se llevó a cabo en un laboratorio cerrado y quien manipuló las muestras usó guantes y mascarilla. Durante el procedimiento se contó con la ayuda del arqueólogo Omar Reyes Báez. Las muestras de hueso femoral se detallan en la Tabla 4 a continuación.

Tabla 4. Muestras de fémur sitio Estero Sur

#	Muestra	Conjunto	Sección	Nº individuo	Estado del fémur derecho	Rango edad
1	ESF1	3	-	-	Completo	Adulto
2	ESF2	4	A	1	Completo	Subadulto
3	ESF3	4	A	2	Completo	Subadulto
4	ESF4	4	A	3	Porción distal	Adulto
5	ESF5	4	B	-	Porción distal	Adulto
6	ESF6	5	A	1	Porción proximal	Adulto
7	ESF7	5	A	2	Completo	Adulto
8	ESF8	5	C	-	Completo	Adulto
9	ESF9	6	B	-	Completo	Subadulto
10	ESF10	7	-	2	Completo	Adulto
11	ESF11	7	-	3	Completo	Adulto
12	ESF12	7	-	4	Completo	Adulto
13	ESF13	8	-	-	Completo	Adulto

Se indica la ubicación de las muestras dentro de los conjuntos bioarqueológicos del sitio Estero Sur, rango de edad de los individuos y estado de completitud de los fémures muestreados.

La segunda toma de muestra fue realizada por el investigador responsable del proyecto Fondecyt 1130151, Omar Reyes Báez, durante el mes de diciembre del año 2014 en el mismo laboratorio. Las 5 piezas dentales seleccionadas se encontraban unidas al alvéolo del maxilar correspondiente a cada cráneo, tomando una muestra por individuo. Para dos de los cinco individuos muestreados fue posible asociar fechas radiocarbónicas ya que las muestras para fechado fueron tomadas del cráneo correspondiente. Cada diente fue fotografiado con cámara digital, lupa estereoscópica LEICA S8 APO y microscopio electrónico de barrido ambiental ESEM ME 10 Zeiss (FACSO, Universidad de Chile). El

tártaro adherido a la superficie dental de algunos dientes fue retirado de forma mecánica y finalmente se realizaron réplicas de diente completo utilizando silicona dental de alta precisión para los moldes y resina de poliuretano para las réplicas. Las muestras de diente se detallan en la Tabla 5.

Tabla 5. Muestras de diente sitio Estero Sur

#	Muestra	Conjunto	Sección	N° individuo	Pieza	Tipo diente	Rango edad	¹⁴ C AP
1	ESD1	1	-	15	24	Permanente	Adulto	
2	ESD2	4	A	-	18	Permanente	Adulto	
3	ESD3	5	A	7	13	Permanente	Adulto	2030 ± 25
4	ESD4	7	-	4	18	Permanente	Adulto	
5	ESD5	9	-	2	51	Deciduo	Subadulto	2030 ± 25

Ubicación dentro de los conjuntos bioarqueológicos del sitio Estero Sur, pieza dental según sistema FDI, tipo de diente y fechado en los casos correspondientes.

8.1.2. Muestra Control

Como control de diversidad y frecuencia en los linajes maternos y paternos, se consideraron las muestras halladas en el Archipiélago de los Chonos y analizadas en el proyecto Fondecyt 1100643 (Moraga et al., 2010). Se seleccionó muestras con haplotipo mitocondrial conocido y con fechado directo entre los 1000 y 2500 años cal AP (ver Tabla 6). Si bien no fue un criterio de selección, todos los individuos de la muestra control provienen de sitios de cuevas, ya que el único individuo hallado en contexto de conchal con un fechado adecuado (ACUAO-1) no dio resultados genéticos satisfactorios.

Tabla 6. Datos Muestra Control

#	Sitio	Individuo	Rango edad	¹⁴ C AP	Sexo	Hg	Ht
1		ELE1-1	Adulto	1880±25	M	C	C1b
2	Isla Elena 1	ELE1-2	Subadulto	1880±25	M	C	C1b
3		ELE1-3	Subadulto	1750±30	-	D	D4h3a
4	Isla Ipún 1	IPUN-2	Adulto	1590±25	M	C	C1b
5	Puquitín 1	PUQUIT-01	Adulto	1050±30	-	D	D1
6		VIC2-1	Adulto	1820±25	M	C	C1b
7	Isla Victoria 2	VIC2-2	Adulto	2330±25	-	D	D4h3a

Se indica sitios e individuos que componen la muestra control. La determinación de sexo sólo considera sexado genético, el haplogrupo mitocondrial fue determinado mediante RFLP y el haplotipo mitocondrial mediante secuenciación de HV1 y HV2 (Moraga et al., 2011, 2013). Los fechados fueron calibrados por Reyes et al. (2015).

Como se observa en la Figura 6, la comparación gráfica de los fechados calibrados del sitio Estero Sur con los de la Muestra Control muestra una distribución relativamente acotada entre los fechados de los individuos de ambos conjuntos con la excepción de dos individuos de la Muestra Control que se alejan de la distribución, por un lado hacia un momento más temprano (VIC2-2) y por el otro, más tardío (PUQUIT-01).

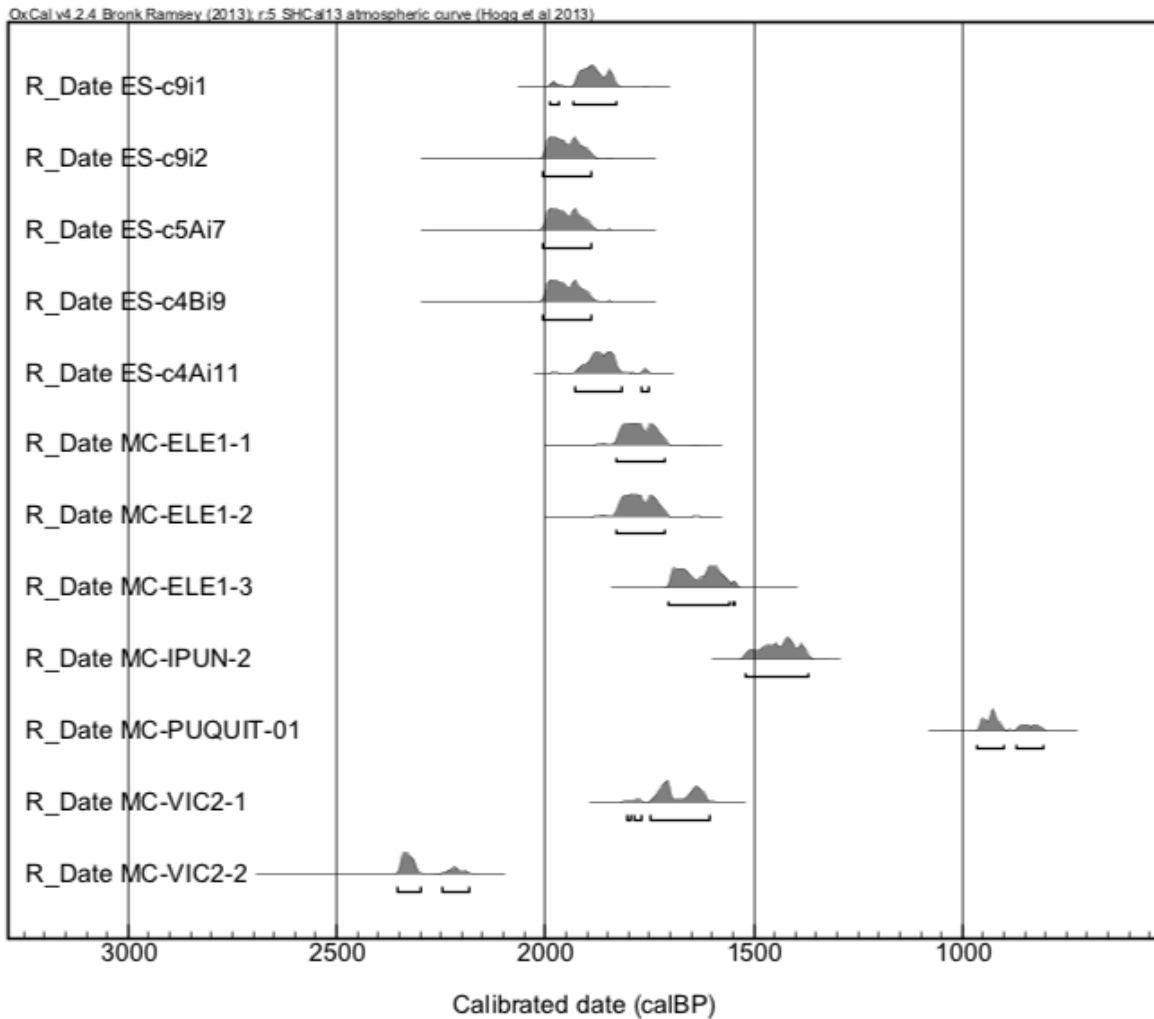


Figura 6. Comparación fechados calibrados Estero Sur y Muestra Control

Para las muestras de Estero Sur (ES) se indica número de conjunto (c) y número de individuo (i). Los individuos de la Muestra Control (MC) se indican por nombre.

8.2. Métodos

Se analizó la frecuencia, diversidad y distancia de los linajes paterno y materno presentes en cada conjunto de muestras mediante la utilización de marcadores en DNA mitocondrial y cromosoma Y. Esta metodología requiere de la extracción, amplificación y secuenciación de DNA antiguo y ha sido elegida por su alta resolución y confiabilidad.

8.2.1. Técnicas de recolección de datos

8.2.1.1. Rediseño de partidores de DNA mitocondrial (mtDNA)

Se realizó una evaluación de los partidores utilizados para la amplificación de la región control de DNA mitocondrial en DNA antiguo en el laboratorio del Dr. Mauricio Moraga. Se seleccionó y modificó los partidores que presentaban mutaciones ubicadas en los últimos cuatro sitios de unión debido a que su presencia merma su eficiencia de amplificación. La identificación de mutaciones dentro de los partidores se realizó utilizando secuencias de más de 300 individuos de comunidades nativas del norte y sur del país, y más de 400 secuencias de individuos de haplogrupo amerindio provenientes de poblaciones urbanas de Chile (base de datos de distintos proyectos del Dr. Mauricio Moraga). Además se consideró la calidad de secuenciación de cada partidior seleccionando aquellos con un porcentaje alto de falla para ser rediseñados.

De un total de 16 partidores hasta ahora utilizados en el laboratorio de Antropología Molecular de la Universidad de Chile para la amplificación de la región control de mtDNA se seleccionó 10 para ser rediseñados. Además, se diseñó partidores nuevos para la amplificación de un fragmento en HV3 antes no amplificado. El rediseño y diseño de partidores se realizó utilizando el software Primer-Blast (Ye et al., 2012) considerando la ausencia de mutaciones en los últimos 4 sitios de unión, una baja auto-complementariedad, temperaturas de alineamiento y porcentaje GC similares entre las parejas de partidores y un tamaño de producto PCR entre 150 y 250 pb.

Para la optimización del PCR se utilizó muestras diluidas de DNA extraído de saliva sometidas a un hervor corto para simular las condiciones del DNA antiguo en la evaluación del PCR. Los PCR se realizaron en un termociclador de gradiente Veriti® Thermal Cycler (Applied Biosystems) según un programa común de desnaturalización inicial a 94°C por 2 min, 35 ciclos de desnaturalización a 94°C y temperaturas de alineamiento y extensión específicas para cada set de partidores por 30 s cada ciclo, más una extensión final a 72°C por 7 min. Durante el proceso se modificó la concentración de MgCl₂, la temperatura de alineamiento (T_m) y extensión (Text) hasta lograr la mayor cantidad de amplificado específico y la menor cantidad de amplificados inespecíficos. Los productos de PCR obtenidos fueron visualizados mediante electroforesis en gel de agarosa al 2%, con una solución tampón TAE 1x, a un voltaje constante de 100 volts, y utilizando un estándar de peso molecular con moléculas de tamaño conocido.

8.2.1.2. Selección de marcadores y diseño de partidores de Cromosoma Y

Polimorfismos de un nucleótido de Cromosoma Y (Y-SNP)

Se seleccionó como marcadores los Y-SNP que definen al haplogrupo americano Q-M3*: M242 y M3 (ISOGG, 2014) debido a su predominancia en población nativa sudamericana (Karafet et al., 2008; Schurr y Sherry, 2004). Además se consideró el marcador para el haplogrupo Q-M19, dada su reciente detección en el Chaco argentino (Toscanini et al., 2011). Los datos básicos de estos marcadores se indican en la Tabla 7.

Tabla 7. Características de los Y-SNP seleccionados

Haplogrupo	Marcador	Mutación	RefSNP ID
Q-M242	M242	C→T	rs8179021
Q-M3	M3	C→T	rs3894
Q-M19	M19	T→A	rs3910

Haplogrupos de cromosoma Y a analizar mediante los marcadores seleccionados (ISOGG, 2013)

El diseño de partidores se basó en la información contenida en el índice de SNPs de cromosoma Y de la Sociedad Internacional de Genética Genealógica (ISOGG, 2013) y la base de datos del Centro Internacional de Información Biotecnológica de EEUU (NCBI, 2013). En el diseño de partidores se utilizó los software Primer3 (Rozen y Skaletsky, 2000) y Primer-Blast (Ye et al., 2012) considerando una baja auto-complementariedad, porcentaje GC similares entre las parejas de partidores y un tamaño máximo de 150 pb de producto amplificado en pos de aumentar la probabilidad de amplificación de DNA antiguo.

Microsatélites de Cromosoma Y (Y-STR)

La selección de marcadores de Y-STR se realizó bajo los criterios de (1) validación forense de los loci priorizando Y-STR del set que define el “haplotipo mínimo”²², (2) productos PCR menores a 180 pb y (3) variabilidad probada en población austral. Se seleccionaron 6 marcadores Y-STR que presentan variación en población actual Pehuenche, Mapuche, Huilliche, Chilota y Tehuelche (Bianchi et al., 1998; García-Bour et al., 2004; Pezo et al., 2015; Roewer et al., 2013): DYS388, DYS391, DYS392, DYS393, DYS439, Y-GATA-H4. Entre los marcadores seleccionados destacan los loci DYS392 y DYS439 por presentar diferencias entre los individuos Yámana y Kawéskar evaluados en Pezo y colaboradores (2015).

Las tasas de mutación de los Y-STR son más altas que las de los Y-SNP, aumentando significativamente la probabilidad de encontrar variabilidad entre linajes de cromosoma Y. Las tasas de mutación varían entre los microsatélites según el tamaño del motivo

²² Definido por los loci DYS19, DYS389I/II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS385 a/b, DYS438 y DYS439 (Butler, 2010).

repetido, la complejidad de la estructura repetida y el tamaño del alelo (Burgarella y Navascués, 2011). En la Tabla 8 se describen las características principales de los Y-STR seleccionados:

Tabla 8. Características de los Y-STR seleccionados

Marcador	Motivo repetido	Alelos conocidos	Tasa mutacional
DYS388	ATT	10-18	$4,177 \times 10^{-4}$
DYS391	TCTA	5- 8, 8.3, 9, 9.1, 10, 10.2, 11, 12, 12.2, 13- 16	$2,715 \times 10^{-3}$
DYS392	TAT	6- 10, 10.2, 11, 11.1, 11.2, 12, 12.2, 13, 13.1, 13.2, 14, 14.1, 14.2, 15-18, 20	$4,302 \times 10^{-4}$
DYS393	AGAT	7-12, 12.1, 12.2, 13-18	$1,034 \times 10^{-3}$
DYS439	GATA	5-10, 10.2, 10.3, 11, 11.1, 11.3, 12, 13, 13.1, 14, 15-17, 19	$5,476 \times 10^{-3}$
DYS460	ATAG	7- 13	$3,823 \times 10^{-3}$
Y-GATA-H4	TAGA	6-11, 11.2, 11.3, 12-14, 14.1, 15, 16, 18	$2,757 \times 10^{-3}$

Características básicas de los Y-STR seleccionados (Butler y Reeder, 2013; Willuweit y Roewer, 2015). Tasas mutacionales tomadas de Burgarella y Navascués (2011) expresadas en mutaciones por generación.

Los partidores para la amplificación de cada marcador fueron seleccionados bajo el criterio de menor tamaño de producto PCR utilizando la base de datos de STR de cromosoma Y del Instituto Nacional de Estándares y Tecnología de los EEUU. (Butler y Reeder, 2013). La optimización del PCR de dichos partidores se realizó considerando las indicaciones publicadas (Butler et al., 2002; Ruitberg y Butler, 2000).

La optimización del PCR para Y-SNPs e Y-STR se realizó mediante los mismos métodos experimentales descritos para mtDNA utilizando DNA extraído de saliva de individuos masculinos (personal del laboratorio) a una concentración inicial y diluida.

Todos los procedimientos experimentales de optimización recién descritos fueron realizados en el laboratorio de Genética de Poblaciones y Evolución Humana del Programa de Genética Humana, Facultad de Medicina, Universidad de Chile.

8.2.1.3. Extracción de aDNA

La extracción de DNA de hueso de fémur se realizó en dos etapas incluyendo un control de extracción en cada una. La primera tanda se extrajo según el protocolo de fenol-cloroformo descrito en Moraga et al. (2010). Sin embargo, los resultados fueron insatisfactorios por lo que se realizó una nueva extracción utilizando el kit comercial de columnas de sílica MinElute PCR Purification kit de QIAGEN. Luego de la evaluación del DNA de ambas extracciones se concluyó que el DNA de las muestras del sitio Estero Sur se encontraba muy degradado por lo que fue necesario realizar el muestreo de dientes antes descrito. La extracción de DNA de dientes se realizó utilizando el mismo kit comercial de columnas de sílica QIAGEN incluyendo un control de extracción.

Para ambos protocolos el proceso comenzó con la descontaminación de un fragmento de entre 100 a 300 mg de hueso o diente. Los fragmentos fueron sumergidos en hipoclorito de sodio a concentración comercial (5%) para eliminar la contaminación superficial de DNA actual y luego lavadas repetidas veces con agua bidestilada estéril para eliminar el hipoclorito de sodio. La desmineralización de las muestras se realizó mediante incubación con ácido etilendiaminotetraacético (EDTA) 0,5 M pH 8 en agitación rotatoria permanente por 48 horas, y la digestión se efectuó gracias a la adición de proteinasa-K a una concentración final de 0,2 mg/mL con posterior incubación a 53°C por 24 horas (Moraga, De Saint Pierre, et al., 2010).

La extracción de DNA por el método de fenol-cloroformo se realizó mediante dos extracciones de fenol:cloroformo:alcohol isoamílico (25:24:1) y una de cloroformo:alcohol isoamílico (24:1). El DNA fue precipitado por 16 horas a temperatura ambiente con isopropanol y acetato de amonio 5 M, lavado en etanol, precipitado, secado y resuspendido en 50-100 µl de agua bidestilada estéril.

La extracción de DNA mediante el kit comercial comenzó con el filtrado de la muestra utilizando filtros Amicon Ultra-4 (EMD Millipore) hasta alcanzar un volumen aproximado de 250 µl. Luego se siguió las indicaciones del productor para el protocolo de MinElute PCR Purification Kit (QIAGEN), aplicando modificaciones mínimas indicadas en Raghavan y colaboradores (2014).

8.2.1.4. Caracterización de haplotipos de mtDNA y NRY

Los individuos de la cueva Estero Sur fueron caracterizados según su haplogrupo mitocondrial C (mutación A13263G) o D (mutación C5178A) utilizando la técnica de PCR-RFLP y para su haplotipo mitocondrial mediante la amplificación y secuenciación de las regiones hipervariables 1, 2 y 3. El sexo de cada individuo se determinó utilizando el gen de la amelogenina y los individuos masculinos fueron caracterizados según su haplotipo NRY mediante los marcadores de Y-SNP e Y-STR seleccionados. Los individuos de la Muestra Control fueron caracterizados solamente para la región hipervariable 3 y para su haplotipo NRY, ya que los datos correspondientes de HV1 y HV2 fueron tomados de los resultados del Fondecyt 1100643 (Moraga et al., 2010).

Para ello se realizaron reacciones de PCR específicas de cada marcador utilizando los partidores del laboratorio de Genética de Poblaciones y Evolución Humana (Tabla 9) y aquellos diseñados en este trabajo para mtDNA y cromosoma Y.

Tabla 9. Partidores y enzimas para la determinación de haplogrupo mitocondrial

Hg	Partidor	Tamaño	Referencia	PCR		Método de análisis
				Tm	Text	
C	aatcgtagccttctccacttca	130 pb	Modificado de Kemp et al. (2007)	55°C	72°C	Corte con enzima Hinc II
	ggagcacataaatagtaggc					
D	cctaactactaccgcattccta	113 pb	Moraga et al., 2000 Kemp et al., 2007	55°C	72°C	Corte con enzima Alu I
	gggtggatggaattaagggtgt					

Partidores y enzimas de corte utilizadas para determinar la presencia de las mutaciones características de los haplogrupos mitocondriales amerindios C y D.

Para amplificar el fragmento de amelogenina se utilizaron los partidores en Mannucci et al. (1994) que amplifican fragmentos de 106 y 112 pb para el sexo femenino y masculino respectivamente (ver Tabla 10). Considerando que la determinación del sexo femenino puede resultar de un falso positivo, las muestras caracterizadas como femeninas fueron de igual forma consideradas en al menos un PCR para fragmentos de cromosoma Y.

Tabla 10. Partidores y método de análisis para la determinación de sexo

Fragmento amplificado	Partidor	Tamaño (pb)	Referencia	PCR		Métodos de análisis
				Tm	Text	
Amelogenina	ccctgggctctgtaaagaatagtg	F: 106	Mannucci et al., 1994	55°C	72°C	Diferencia tamaño
	atcagagcttaaactgggaagctg	M: 112				

Partidores y diferencia de tamaño del fragmento del gen de la amelogenina utilizado para la determinación de sexo.

Cada reacción de PCR se realizó en un volumen final de 25 µl que incluye 3 µl del DNA extraído, 2 unidades de Go Taq Hot Start polimerasa (Promega), 2.5 µl de buffer 5x de la enzima, 200 µM de cada dNTPs, 25 pmoles de cada partidor y 100 µg de BSA. Se utilizó un programa de PCR con desnaturalización inicial a 94°C por 2 min, 50 ciclos de desnaturalización a 94°C, alineamiento (entre 50-59°C) y extensión (entre 60 y 72°C) a temperaturas específicas para cada set de partidores por 30 s cada ciclo, más una extensión final a 72°C por 7 min. Toda reacción de PCR incluyó los controles de extracción de cada tanda de extracción de DNA y un control blanco de PCR. En el caso de que un control negativo de PCR presentase un producto PCR, todos los datos fueron descartados del análisis. No se observó la amplificación de controles negativos de extracción.

Los productos de PCR y de digestión por enzimas de restricción fueron visualizados en geles de agarosa al 2%. La secuenciación de los fragmentos de mtDNA y Y-SNP fue realizada en ambas direcciones mediante el servicio *Standard Sequencing*, mientras la secuenciación de marcadores de Y-STR se realizó a través del servicio *Difficult Sequencing*, ambos de la empresa Macrogen Inc. sede Korea.

La verificación de los datos de secuencias de mtDNA se basó en el traslape de los fragmentos y por ende en una secuenciación duplicada para la mayoría de las mutaciones informadas. En el caso de secuencias poco confiables, se repitió la amplificación y secuenciación del fragmento. En el caso de la tipificación de Y-STR se realizó re-amplificaciones de dos marcadores Y-STR (DYS392 y DYS393) para una porción de las muestras, verificando la detección de los mismos alelos para la misma muestra en todos los casos. Se tipificó a quienes participaron en la toma de muestra y análisis de los restos del sitio Estero Sur descartando una posible contaminación en los alelos relevantes para el análisis de mtDNA e Y-STR.

Todos los procedimientos de extracción de aDNA y preparación de PCR fueron realizados en el Laboratorio de Antropología Molecular, exclusivamente destinado al análisis de restos antiguos, y físicamente separado del laboratorio de DNA actual (Programa de Genética Humana, Facultad de Medicina, Universidad de Chile). El laboratorio cuenta con un sistema de presión positiva por inyección de aire filtrado HEPA (*High Efficiency Particulate Air*) y sus superficies son limpiadas con hipoclorito de sodio de manera periódica e irradiadas con luz UV diariamente. Los materiales utilizados son desechables, los equipos de uso exclusivo del laboratorio y solo se utilizan puntas estériles con filtro. Toda manipulación de las muestras es realizada bajo una campana de flujo laminar previamente irradiada con UV y cada persona que ingresa debe utilizar un buzo de tyvek, mascarilla y guantes. Todo, con el objeto de reducir la probabilidad de contaminación por DNA exógeno.

8.2.2. Métodos de análisis de datos

Análisis de secuencias

La edición y alineamiento de todas las secuencias analizadas fueron realizadas en el software Geneious versión 6.0.6. (<http://www.geneious.com>, Kearse et al., 2012). La identificación de mutaciones asociadas a cada linaje mitocondrial se determinó mediante comparación directa con la secuencia de referencia rCRS (Andrews et al., 1999).

La caracterización de los alelos de los marcadores de Y-SNP e Y-STR se realizó mediante comparación directa con secuencias de referencia almacenadas en GenBank (NCBI, 2013) y señaladas en bases de dato específicas para Y-SNP (ISOGG, 2014) e Y-STR (Butler y Reeder, 2013; Willuweit y Roewer, 2013). El número de repeticiones de los Y-STRs se determinó mediante la identificación de motivos repetidos utilizando la herramienta de búsqueda “*search for motifs*” de Geneious ver.6.0.6. y el conteo directo de las repeticiones.

Los datos de mtDNA y cromosoma Y fueron comparados con los datos respectivos de quienes manipularon las muestras descartándose la contaminación.

Patrones de parentesco y residencia

Todos los análisis de datos genéticos fueron realizados en el software Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010) con un nivel de significación $\alpha=0,05$. La cantidad de individuos representados implica una baja significación estadística en las pruebas de comparación inter-muestra, las que se deben entender como un acercamiento exploratorio.

Cada set de datos (mutaciones de mtDNA y alelos de Y-STR) fue analizado de manera separada. Los datos mtDNA fueron introducidos en formato de secuencias (formato DNA) considerando solo los sitios polimórficos con respecto a la secuencia de referencia rCRS. En el análisis de haplotipos de cromosoma Y solo se consideraron los datos de Y-STR debido a la ausencia de variación a nivel de Y-SNP, introduciendo los datos según el número de repeticiones de cada alelo (formato STR).

Se calculó los valores de índices estándar de diversidad para cada muestra utilizando la medida de diversidad genética o haplotípica²³ (H) (Nei, 1987), el promedio de diferencias pareadas²⁴ (π) (Tajima, 1983) y la diversidad nucleotídica²⁵ (k) para los datos en formato

²³ Probabilidad de que dos haplotipos seleccionados de manera aleatoria sean diferentes dentro de la muestra.

²⁴ Número medio de diferencias entre todos los pares de haplotipos de la muestra. Se asume ausencia de recombinación entre sitios y neutralidad selectiva.

²⁵ Probabilidad de que dos sitios homólogos seleccionados aleatoriamente sean diferentes.

DNA y el promedio de la diversidad génica para los datos en formato STR (Nei, 1987; Tajima, 1983), según la aplicación utilizada en Arlequin (Excoffier y Lischer, 2015).

También se realizó dos pruebas inter-muestra para evaluar la presencia de estructuración en los datos genéticos de los conjuntos Estero Sur y Muestra Control: un Análisis de Varianza Molecular AMOVA (Excoffier, Smouse, y Quattro, 1992) y un Test exacto de diferenciación poblacional (Raymond y Rousset, 1995).

Se utilizó la versión locus por locus de AMOVA²⁶ por contar con datos perdidos en ambos tipos de dato (DNA y STR) (Excoffier y Lischer, 2015). El AMOVA para datos mtDNA se realizó en base al estimador F_{st} por defecto (diferencias pareadas) (Excoffier y Lischer, 2015). Mientras el AMOVA de datos Y-STR se basó en el método de estimación de distancia genética R_{st} dado por la suma de las diferencias de tamaño al cuadrado (*Sum of squared size difference*) según se sugiere para este tipo de datos (Michalakis y Excoffier, 1996; Slatkin, 1995).

El Test exacto de diferenciación poblacional²⁷ permitió poner a prueba la hipótesis de una distribución aleatoria de los haplotipos (panmixia) entre ambos conjuntos Estero Sur y Muestra Control, y se aplicó en ambos set de datos (DNA y STR).

²⁶ El AMOVA permite comparar la distancia genética de dos grupos y determinar el porcentaje de varianza que se explica por diferencias inter e intra-grupo. El análisis separa los componentes de la varianza (covarianza intra-individual, inter-individual e inter-poblacional) y calcula los estadísticos de F para cada sitio por separado. Luego se calcula un F_{st}/R_{st} sintético y su significación es probada mediante una permutación no paramétrica.

²⁷ El test es análogo al de tablas de contingencia de Fischer pero con una extensión de la tabla según el número de haplotipos. Todos los estados potenciales de la tabla son evaluados mediante una cadena de Markov a partir de la que se estima la probabilidad de observar los datos entregados bajo la hipótesis de panmixia.

9. RESULTADOS

9.1. Diseño y optimización de partidores

El diseño de partidores y la optimización del PCR buscó maximizar la amplificación de fragmentos específicos. Debido a las restricciones que presenta un tamaño reducido del fragmento y la presencia de secuencias de bajo contenido GC tanto en mtDNA como cromosoma Y, en algunos casos fue necesario el diseño de más de un par de partidores para un mismo fragmento. La selección de los partidores definitivos y sus condiciones de PCR óptimas se resumen en tablas separadas según el tipo de marcador que caracterizan: haplotipo mitocondrial (Tabla 11), haplogrupo Y-SNP (Tabla 12) y haplotipo Y-STR (Tabla 13).

Tabla 11. Rediseño y condiciones PCR partidores mtDNA

Fragmento	Partidor	Tamaño	Referencia	PCR		
				Tm	Text	MgCl ₂
HV1-0	agtctttaactccaccattagc gtggctggcagtaatgtacg	149 pb	De la Fuente et al., (en prensa)	55°C	72°C	1,5 ul
	gaagcagatttgggtaccacc tgcagttgatgtgatagttga					
HV1-1	gaagcagatttgggtaccacc tgcagttgatgtgatagttga	211 pb	Diseño propio Modificado de Handt et al. (1996)	55°C	72°C	1,5 ul
	ggtaccataaatactgaccacct cggtaaaggctttatgtactatgt					
HV1-2	ggtaccataaatactgaccacct cggtaaaggctttatgtactatgt	201 pb	Diseño propio	55°C	72°C	1,5 ul
	cccctccccatgcttaciaa tggcaagggaccctatct					
HV1-3	cccctccccatgcttaciaa tggcaagggaccctatct	218 pb	Modificado de Kemp et al. (2007)	55°C	72°C	1,5 ul
	ggagctctccatgcatttgg tattattatgtcctacaagca					
HV2-1	ggagctctccatgcatttgg tattattatgtcctacaagca	206 pb	Diseño propio	50°C	60°C	2 ul
	cctatgtcgcagtatctgtc tgttatgatgtctgtgtgg					
HV2-2	cctatgtcgcagtatctgtc tgttatgatgtctgtgtgg	174 pb	Modificado de Kemp et al. (2007)	55°C	60°C	2 ul
	ttatcgcacctacggtcaatattac ggtttggcagagatgtgttta					
HV2-3	ttatcgcacctacggtcaatattac ggtttggcagagatgtgttta	197 pb	Diseño propio	59°C	72°C	2 ul
	gcttctggccacagcactta gggagtgaggggaaaataat					
HV3-1	gcttctggccacagcactta gggagtgaggggaaaataat	154 pb	De la Fuente et al., (en prensa)	59°C	72°C	1,5 ul
	ccctaaccagcctaaccagatt ggggttggttgggtcggggtat					

Se indica la región hipervariable y los fragmentos sobrelapados que la amplifican, la secuencia de los partidores diseñados, el tamaño amplificado y las condiciones de PCR adecuadas a cada set de partidores. Todos los fragmentos amplificados fueron secuenciados.

Tabla 12. Diseño y condiciones de PCR y RFLP partidores Y-SNP

Marcador	Partidor	Tamaño	PCR		Método de análisis
			Tm	Text	
M242	tgcaaaaagggtgaccaagggtg gaacaactctgaagcgggtgg	115 pb	59°C	72°C	Corte con enzima BsiHKAI
M3	gcgggataaatgtggccaag gggcatcttcattttaggtaccag	120 pb	57°C	60°C	Secuenciación
M19	gggtttgtaagtggccttca ctgtttctccaggctttca	120 pb	55°C	72°C	Secuenciación

Se indica el nombre del marcador, la referencia del SNP utilizado para determinar su presencia, la secuencia de los partidores diseñados, el tamaño amplificado y las condiciones de PCR adecuadas a cada set de partidores. Solo el marcador Q-M242 posee un sitio de corte de enzima, los fragmentos para M3 y M19 fueron secuenciados.

Tabla 13. Diseño y condiciones de PCR partidores Y-STR

Marcador	Partidor	Tamaño	Referencia	PCR	
				Tm	Text
DYS388	gtgagttagccgtttagcga cagatcgcaaccactgcg	122-146 pb	Kayser y Roewer, 1997	59°C	72°C
DYS391	ctattcattcaatcatacacca ctgggaataaaatctccctggtgcaag	106-162 pb	Gusmao et al., 2000	55°C	60°C
DYS392	aaaagccaagaaggaaaacaaa aaacctaccaatcccattcctt	93-125 pb	Ruitberg y Butler 2000	57°C	72°C
DYS393	gtggtcttctactgtgtcaatacag aactcaagtcaaaaaatgagg	111-139 pb	Myhre, Gedde-Dahl Jr., y Olaisen, 2000	59°C	60°C
DYS439	acataggtggagacagatagatgat gcctggcttgaattctttt	116-136 pb	Ruitberg y Butler 2000	59°C	72°C
DYS460	gaggaatctgacacctctgaca gtccatatcatctatcctctgccta	101-125 pb	Butler et al., 2002	59°C	72°C
Y-GATA-H4	atgctgaggagaatttcaa gctattcatccatctaattatccatt	122-142 pb		55°C	60°C

Se indica el nombre del marcador de Y-STR, el motivo repetido, la secuencia de los partidores tomados de la literatura, el rango de tamaño amplificado y las condiciones de PCR adecuadas a cada set de partidores. Todos los fragmentos amplificados fueron secuenciados.

9.2. Caracterización de haplotipos de mtDNA y NRY

9.2.1. Rendimiento muestras sitio Estero Sur

Muestras de fémur

La caracterización genética de las muestras de fémur del sitio Estero Sur resultó insatisfactoria a pesar del uso de dos tipos de protocolos de extracción. La adopción del método de extracción en base a columnas de sílica se basó en su superioridad comparativa (Rohland y Hofreiter, 2007; Simón et al., 2012) y hoy permanece como protocolo permanente del laboratorio de Antropología Molecular. Aunque para la mayoría (10/13) de las muestras fue posible determinar haplogrupo mitocondrial, solo 4 entregaron secuencias de la extensión y calidad necesarias para la determinación de haplotipo mitocondrial. Los PCR de HV1 y HV2 fueron repetidos al menos una vez y en el caso de no amplificar se intentó amplificar fragmentos más pequeños (<150 pb), sin embargo, aunque se logró mayor éxito de amplificación, los abundantes dobles *peaks* y mutaciones no coincidentes de las secuencias indican que el DNA se encontraba muy degradado en la mayoría de las muestras. Solo 3 (3/13) muestras amplificaron para el gen de la amelogenina siendo posible determinar su sexo y solo una (1/13) de las muestras amplificó para fragmentos de cromosoma Y (ver Tabla 14).

Tabla 14. Rendimiento muestras de fémur sitio Estero Sur

Individuo	Rango edad	Conjunto/ Sección	mtDNA		Amel.	Crom-Y		Apto análisis
			Hg	Ht	Sexo	Hg	Ht	
ESF1	Adulto	3	D	-	-	-	-	
ESF2	Subadulto	4A	C	-	-	-	-	
ESF3	Subadulto	4A	C	C1b	-	-	-	X
ESF4	Adulto	4A	C	-	-	-	-	
ESF5	Adulto	4B	-	-	-	-	-	
ESF6	Adulto	5A	-	-	-	-	-	
ESF7	Adulto	5A	-	-	-	-	-	
ESF8	Adulto	5C	D	D4h3a5+16311	F	-	-	X
ESF9	Subadulto	6B	C	C1b	-	-	-	X
ESF10	Adulto	7	D	D1	M	Q-M3	3/7 Y-STR	X
ESF11	Adulto	7	D	-	-	-	-	
ESF12	Adulto	7	D	-	-	-	-	
ESF13	Adulto	8	D	-	F	-	-	

Los guiones (-) indican que la muestra no se pudo caracterizar para las variables correspondientes. Los espacios vacíos indican que no se evaluó la muestra para las variables correspondientes. Las muestras marcadas con "X" en la columna final fueron consideradas en el análisis de datos.

Como último intento, buscando evitar otra toma de muestra, los extractos de DNA de fémur fueron sometidos a un procedimiento experimental que buscó aumentar la cantidad de DNA presente. Se utilizó el kit comercial NEBNext Singleplex Oligos for Illumina (New England BioLabs) para la preparación de librerías genómicas para secuenciación Illumina. El protocolo buscaba una amplificación generalizada mediante partidores universales y se aplicó a 3 muestras (ESF4, ESF8 y ESF13) de distinto desempeño. La amplificación y secuenciación de las muestras enriquecidas solo confirmó la degradación del DNA de fémur, observando una muy baja coincidencia entre las mutaciones presentes en las muestras originales y las enriquecidas. Los polimorfismos detectados en las muestras enriquecidas no se consideraron en la tipificación. Este procedimiento, derivado de la baja calidad de las muestras de material óseo, implicó un retraso en el cronograma de trabajo y un alto costo para el laboratorio, sin embargo constituyó una experiencia formativa en el uso de técnicas genéticas propias del análisis genómico.

Muestras de diente

Al contrario de los resultados obtenidos para las muestras de fémur, la caracterización de las muestras de diente del sitio Estero Sur fue satisfactoria tanto para mtDNA como para cromosoma Y. Se determinó el haplogrupo y haplotipo mitocondrial y el sexo de 4 (4/5) individuos y el haplogrupo de cromosoma Y en todos los individuos definidos como masculinos (3/3). Solo una muestra (ESD2) presentó resultados negativos incluso fallando para la tipificación de haplogrupo mitocondrial mediante PCR-RFLP (ver Tabla 15). Estos resultados hablan de la excelente calidad de la muestra de tejido dental para este tipo de análisis.

Tabla 15. Rendimiento muestras de diente sitio Estero Sur

Individuo	Rango edad	Conjunto/ Sección	mtDNA		Amel.	Crom-Y		Apto análisis
			Hg	Ht	Sexo	Hg	Ht	
ESD1	Adulto	1	D	D1	F	-		X
ESD2	Adulto	4A	-	-	-			
ESD3	Adulto	5A	D	D4h3a5	M	Q-M3	7/7 Y-STR	X
ESD4	Adulto	7	D	D4h3a5	M	Q-M3	7/7 Y-STR	X
ESD5	Subadulto	9	C	C1b	M	Q-M3	6/7 Y-STR	X

Los guiones (-) indican que la muestra no se pudo caracterizar para las variables correspondientes. Los espacios vacíos indican que no se evaluó la muestra para las variables correspondientes. Para Y-STR se indica la relación entre el número de marcadores caracterizados en la muestra y el número total de marcadores evaluados. Las muestras marcadas con "X" en la columna final fueron consideradas en el análisis de datos.

Las muestras de fémur y diente del sitio Estero Sur que entregaron resultados satisfactorios fueron sumadas mediante un proceso de descarte que elimina la posibilidad de replicación de individuos, es decir, la presencia de más de una muestra por individuo. Considerando los datos de haplotipo mitocondrial, sexo y rango etario de la muestra se

eliminó la muestra ESF9 del análisis ya que no fue posible descartar su pertenencia al mismo individuo que la muestra ESD5.

9.2.2. Rendimiento Muestra Control

La Muestra Control fue caracterizada con anterioridad para las HV1 y HV2 del mtDNA (Moraga et al., 2013). En el presente trabajo se agrega la caracterización de la HV3 de mtDNA en todas las muestras y la tipificación de haplogrupo y haplotipo de cromosoma Y en 3 de los 4 individuos masculinos (ver Tabla 16). La muestra del individuo masculino ELE1-1 no amplificó para ningún fragmento de cromosoma Y.

Tabla 16. Rendimiento Muestra Control

Individuo	Rango edad	mtDNA		Amel.	Crom-Y	
		Hg	Ht	Sexo	Hg	Ht
ELE1-1	Adulto	C	C1b	M	-	
ELE1-2	Subadulto	C	C1b +152	M	Q-M3	7/7 Y-STR
ELE1-3	Subadulto	D	D4h3a5	-	-	
IPUN-2	Adulto	C	C1b	M	Q-M3	7/7 Y-STR
PUQUIT-01	Adulto	D	D1	-	-	
VIC2-1	Adulto	C	C1b	M	Q-M3	5/7 Y-STR
VIC2-2	Adulto	D	D4h3a5	-	-	

Los guiones (-) indican que la muestra no se pudo caracterizar para las variables correspondientes. Los espacios vacíos indican que no se evaluó la muestra para las variables correspondientes. Para Y-STR se indica la relación entre el número de marcadores caracterizados en la muestra y el número total de marcadores evaluados.

9.2.3. Caracterización mtDNA total muestras

Tanto dentro de la cueva Estero Sur como en la Muestra Control solo se identificaron linajes pertenecientes a los haplogrupos C y D. Aunque la muestra de Estero Sur presenta una leve mayoría de linajes D (5/7), y la Muestra Control de linajes C (4/7), estos se presentan en proporciones relativamente similares para el total de la muestra analizada: 42,9% de C y 57,1% de D. Esta distribución equilibrada de ambos haplogrupos contrasta con los datos para muestras asociadas al territorio Kawéskar y Yámana, con una mayoría significativa del haplogrupo D en el primer caso y una mayoría C en el segundo (De la Fuente et al., en prensa). La ausencia de los haplogrupos A y B concuerda plenamente con la literatura.

Considerando ambas muestras encontramos una mayoría de haplotipos C1b (35,7%), seguido de D4h3a5 (28,6%), D1 (21,4%) y dos haplotipos únicos a cada muestra (C1b+152 y D4h3a5+16311) con un 7,1% cada uno (ver Figura 7). Nuevamente contrastante con las evidencias de los grupos canoeros meridionales, la proporción entre haplotipos es bastante más homogénea en el caso de nuestras muestras. A nivel de haplotipo, las muestras asociadas a Kawéskar muestran una mayoría del 66,7% de D4h3a5, mientras las muestras Yámana una mayoría del 88,9% de C1 (De la Fuente et al., en prensa).

Haplotipos mtDNA Estero Sur y Muestra Control

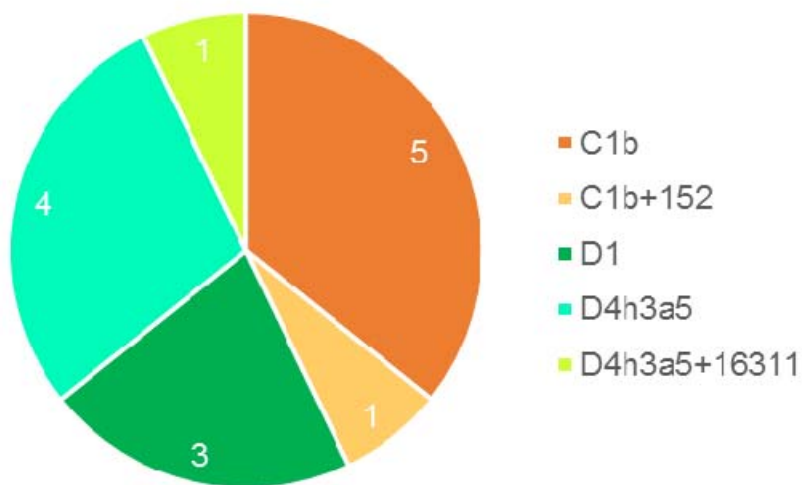


Figura 7. Gráfico de torta haplotipos mtDNA total muestras

Entre los individuos de la cueva Estero Sur se distinguió 4 haplotipos mitocondriales previamente descritos en el Archipiélago de los Chonos (ver Tabla 17) (Moraga et al., 2013). Sin embargo, la variante de D4h3a5 con una transición en la posición 16311 solo se encontraba descrita en individuos Yámana y Kawéskar tanto actuales como antiguos (De la Fuente et al., en prensa; de Saint Pierre, Bravi, et al., 2012) siendo ésta la primera vez que se describe para muestras antiguas del Archipiélago de los Chonos.

En la Muestra Control también se observó la presencia de 4 haplotipos mitocondriales previamente descritos en muestras del Archipiélago de los Chonos. El haplotipo C1b es el más frecuente (42,9%) y la variante C1b con una transición en la posición 152 es única entre los individuos de ambas muestras (ver Tabla 18), pero ya descrita en muestras del Archipiélago de los Chonos.

La proporción de cada haplotipo en cada muestra se presenta en la Figura 8.

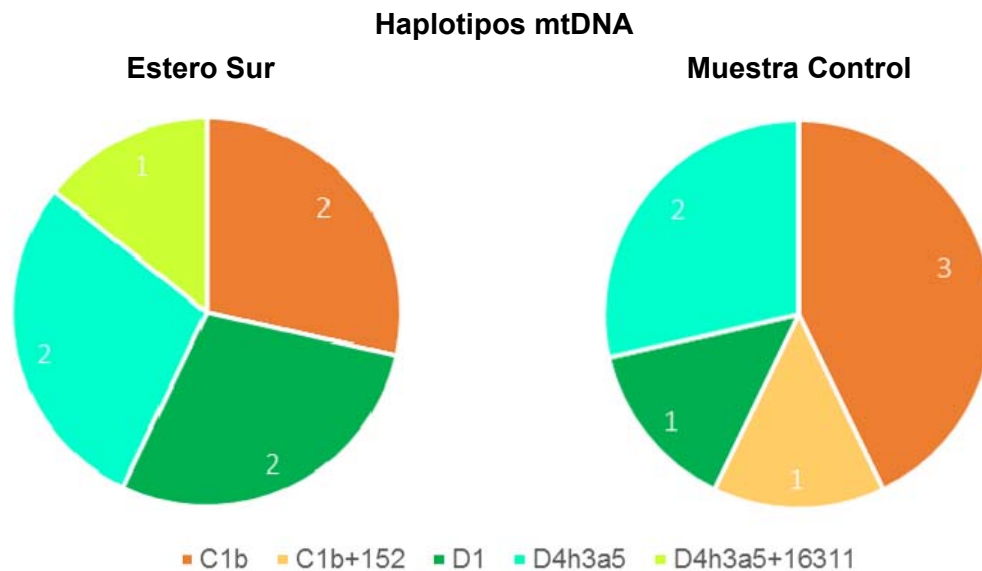


Figura 8. Gráficos de torta haplotipos mtDNA cada muestra

Tabla 17. Mutaciones mtDNA sitio Estero Sur

#	Individuo	Ht	Rango analizado	HV2	HV3	HV1
1	ESD1	D1	55-537; 15988-16382	73, 195, 263, 315.1C	489	16223, 16325, 16362
2	ESD3	D4h3a5	55-537; 15988-16382	73, 152, 263, 309.1C, 315.1C,	489	16051, 16223, 16241, 16342, 16362
3	ESD4	D4h3a5	55-537; 15988-16382	73, 152, 263, 309.1C, 315.1C	489	16051, 16223, 16241, 16342, 16362
4	ESD5	C1b	55-537; 15988-16382	73, 249d, 263, 290d, 291d, 309.1C, 315.1C	489, 493, 523d, 524d	16223, 16298, 16325, 16327
5	ESF3	C1b	57-537; 15988-16382	73, 249d, 263, 290d, 291d, 309.1C, 315.1C	489, 493, 523d, 524d	16223, 16298, 16325, 16327
6	ESF8	D4h3a5 +16311	57-537; 15988-16382	73, 152, 263, 309.1C, 315.1C	489	16051, 16223, 16241, 16311, 16342, 16362
7	ESF10	D1	57-537; 15988-16382	73, 195, 263, 315.1C	489	16223, 16325, 16362

Haplotipos y mutaciones identificados en el rango analizado de las regiones HV1, HV2 y HV3 de los individuos de la cueva Estero Sur.

Tabla 18. Mutaciones mtDNA Muestra Control

#	Individuo	Ht	Rango analizado	HV2	HV3	HV1
1	ELE1-1	C1b	57-537; 15988-16382	73, 249d, 263, 290d, 291d, 309.1C, 315.1C	489, 493, 523d, 524d	16223, 16298, 16325, 16327
2	ELE1-2	C1b +152	57-537; 15988-16382	73, 152, 249d, 263, 290d, 291d, 309.1C, 315.1C	489, 493, 523d, 524d	16223, 16298, 16325, 16327
3	ELE1-3	D4h3a5	57-537; 15988-16382	73, 152, 263, 309.1C, 315.1C	489	16051, 16223, 16241, 16342, 16362
4	IPUN-1	C1b	57-537; 15988-16382	73, 249d, 263, 290d, 291d, 309.1C, 315.1C	489, 493, 523d, 524d	16223, 16298, 16325, 16327
5	PUQUIT-01	D1	57-537; 15988-16382	73, 195, 263, 315.1C	489	16223, 16325, 16362
6	VIC2-1	C1b	57-520; 15988-16382	73, 249d, 263, 290d, 291d, 309.1C, 315.1C	489, 493	16223, 16298, 16325, 16327
7	VIC2-2	D4h3a5	57-537; 15988-16382	73, 152, 263, 309.1C, 315.1C	489	16051, 16223, 16241, 16342, 16362

Haplotipos y mutaciones identificadas en el rango analizado de las regiones HV1, HV2 y HV3 de los individuos de la muestra control. Las secuencias para las posiciones 523 y 524 de la muestra VIC2-1 no entregaron resultados satisfactorios por lo que se indica un rango analizado menor.

9.2.4. Caracterización cromosoma Y total muestras

Según lo esperado, todos los individuos masculinos de Estero Sur y la Muestra Control portan el alelo derivado de los marcadores M242 y M3 y por ende pertenecen al linaje Q-M3* de cromosoma Y. Igualmente concordante con la literatura, para el marcador M19 solo se encontró el alelo ancestral (ver Tabla 19).

Tabla 19. Haplogrupo Y-SNP Estero Sur y Muestra Control

Sitio	Muestra	M242 (C→T)	M3 (C→T)	M19 (T→A)
ES	ESD3	T	T	T
	ESD4	T	T	T
	ESD5	T	T	T
	ESF10	T	T	-
MC	ELE1-2	T	T	T
	IPUN-2	T	T	T
	VIC2-1	T	T	-

Se indican el alelo para cada marcador de Y-SNP evaluado. Los guiones (-) indican que la muestra no se pudo caracterizar para las variables correspondientes.

La amplificación y secuenciación de alelos de Y-STR fue 100% exitosa para los marcadores DYS392, DYS393 y DYS439, mientras los otros marcadores presentaron un 85,7% (Y-GATA-H4) y un 71,4% (DYS388, DYS391 y DYS460) de éxito de caracterización. De los siete Y-STR elegidos cuatro (4/7) resultaron ser variables entre los individuos analizados, siendo posible diferenciar tres haplotipos NRY en total, solo dos de los cuales se encuentran entre los individuos del sitio Estero Sur (ver Tabla 20). Dado la ausencia de una nomenclatura universal, la asignación de haplotipo NRY es provisoria y la nomenclatura arbitraria.

Tabla 20. Haplotipo Y-STR Estero Sur y Muestra Control

Muestra	Ht	DYS388	DYS391	DYS392	DYS393	DYS439	DYS460	Y-GATA-H4	
ES	ESD3	1	12	10	17	13	13	10	11
	ESD4	2	12	10	16	13	12	10	12
	ESD5	1	12	-	17	13	13	10	11
	ESF10	1	-	-	17	13	13	-	-
MC	ELE1-2	1	12	10	17	13	13	10	11
	IPUN-2	2	12	10	16	13	12	10	12
	VIC2-1	3	-	10	17	11	13	-	11

Los guiones (-) indican que la muestra no se pudo caracterizar para la(s) variable(s) correspondiente(s). La asignación de haplotipo NRY es provisoria y la nomenclatura arbitraria.

Considerando ambas muestras, el haplotipo 1 es el más frecuente con un 57,1% del total, seguido del haplotipo 2 (28,6%) y el haplotipo 3 (14,3%) solo representado por una muestra (ver Figura 9).

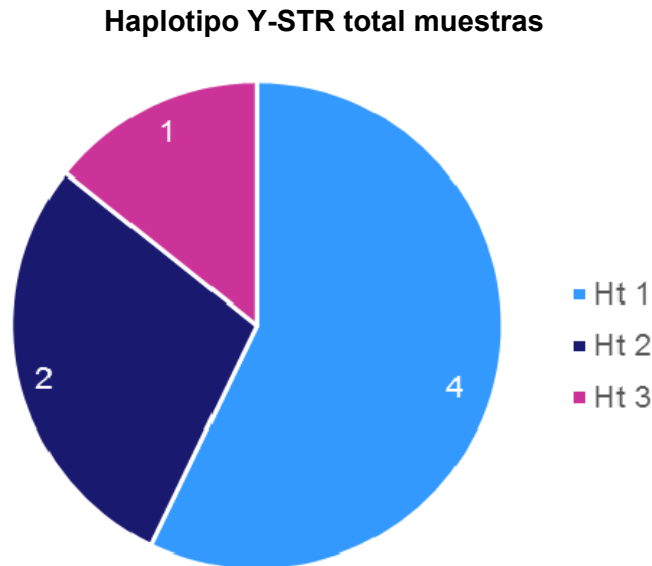


Figura 9. Gráfico de torta haplotipos Y-STR total muestras

Los marcadores DYS388 y DYS391 resultaron ser invariantes en las muestras analizadas y presentan alelos de 12 y 10 repeticiones respectivamente, siendo concordantes con el haplotipo propuesto para el “Adán americano” (Lell et al., 2002). Asimismo, el alelo DYS393=13 presente en los haplotipos 1 y 2, y DYS439=12 del haplotipo 2 también concuerdan con el supuesto haplotipo ancestral americano. También, los alelos DYS388=12 y DYS439=12 concuerdan con los datos de *Yámana antiguo* de García-Bour y colaboradores (2004).

Las excepciones al haplotipo del “Adán americano” se observan en los dos alelos (16 y 17 repeticiones) hallados para el marcador DYS392, el alelo DYS393=11 del haplotipo 3 y DYS439=13 en el haplotipo 2 y 3. El alelo DYS392=16 presente en el haplotipo 2 se encuentra descrito en muestras de haplogrupo Q-M3 de distintas poblaciones nativo americanas (Bianchi et al., 1998; Bortolini et al., 2003; Roewer et al., 2013) y en 3 individuos Mapuche (2) y Huilliche (1) actual (Pezo et al., 2015). Al contrario, el alelo DYS392=17 solo ha sido descrito para un reducido número (4) de muestras del haplogrupo Q-M3 en población nativa del actual Nuevo Méjico, EEUU y Pará, Brasil (Bianchi et al., 1998; Roewer et al., 2013) y en ninguna muestra chilena actual. El alelo DYS393=11 también presenta una baja frecuencia en el linaje Q-M3, sin embargo se ha observado en abundantes individuos de población Guaraní y en un individuo Mapuche de Argentina (Roewer et al., 2013). Por último, el alelo DYS439=13 se encuentra descrito en gran parte de las poblaciones nativas de América.

La distribución de los haplotipos hallados es limitada entre individuos nativos americanos Q-M3. Mientras el haplotipo 2 es el único presente entre muestras Q-M3 de individuos chilenos contemporáneos, en este caso de ancestría Mapuche y Huilliche (Pezo et al., 2015), el haplotipo 1 concuerda solo con los datos comparables de un individuo Zuni (Nuevo Méjico, EEUU) (Bianchi et al., 1998) y el haplotipo 2 no concuerda con ningún linaje revisado. La rareza de los haplotipos 1 y 3 (ambos DYS392=17) se confirma en la base de datos “Yfiler” (incluye DYS391, DYS392, DYS393, DYS439, YGATAH4) de YHRD.ORG (Willuweit y Roewer, 2015): mientras el haplotipo 2 encuentra 31 individuos (principalmente nativos americanos y mestizos) con la misma combinación de alelos, ambos haplotipos 1 y 3 no encuentran similar, siendo esta su primera descripción según nuestro conocimiento. Cabe destacar que la presente es la primera tipificación de linaje paterno en muestras antiguas del Archipiélago de los Chonos.

La proporción de cada haplotipo en cada muestra se presenta en la Figura 10.

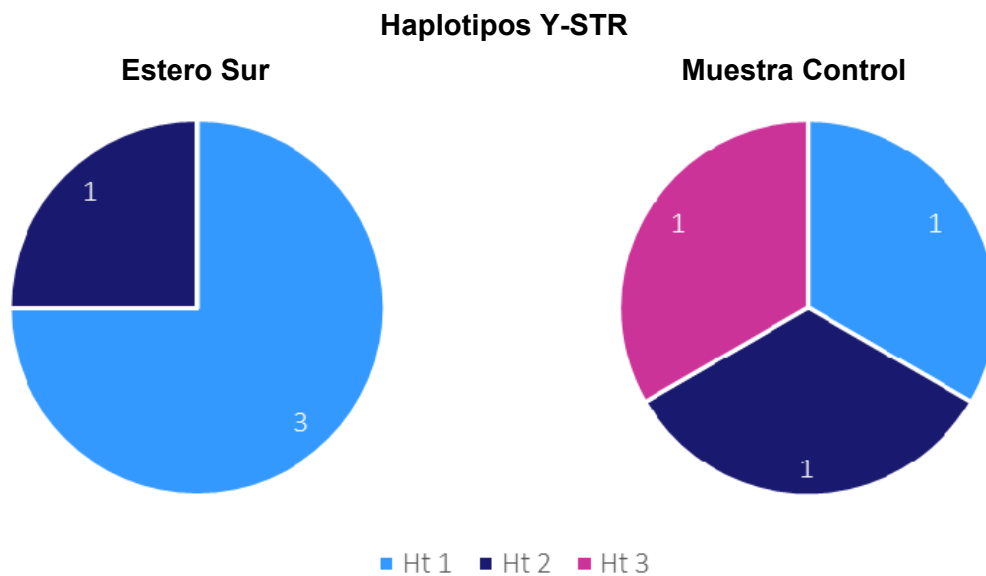


Figura 10. Gráficos de torta haplotipos Y-STR cada muestra

9.3. Análisis de parentesco y residencia

Los índices de diversidad para datos de mtDNA e Y-STR se resumen en la Tabla 21. Respecto del mtDNA se observa una diversidad ligeramente mayor para Estero Sur en los tres estimadores. Al contrario, los datos de Y-STR muestran una diversidad ligeramente mayor para la Muestra Control en los tres índices. En ambos casos las diferencias se encuentran dentro del margen de error de los índices, por ende, no son significativas.

Tabla 21. Resultados índices de diversidad genética

Índice	mtDNA		Y-STR	
	ES	MC	ES	MC
Diversidad genética ⁱ (H)	0,86 ± 0,10	0,81 ± 0,13	0,50 ± 0,27	1,00 ± 0,27
Promedio de diferencias pareadas(π)	8,38 ± 4,42	7,05 ± 3,77	1,00 ± 0,83	2,67 ± 1,92
Diversidad nucleotídica (k) / Promedio de la diversidad génica	0,38 ± 0,23	0,35 ± 0,22	0,33 ± 0,33	0,38 ± 0,34

ⁱExcepcionalmente, se basa en los datos de haplotipos inferidos.

Tanto para los datos de mtDNA como los de Y-STR, el AMOVA (10100 permutaciones) indica la ausencia de diferenciación entre los conjuntos Estero Sur y Muestra Control (ver Tabla 22). Los valores negativos de variación inter-muestra y F_{st}/R_{st} (cuyos valores teóricos son positivos), son artefactos generados por una muestra muy reducida. Sin embargo, indican la nula distancia entre las muestras y una variación totalmente explicada por las diferencias dentro de los conjuntos. El Test exacto de diferenciación poblacional (30000 pasos de la cadena de Markov) nos entrega la misma conclusión, con un p-valor igual a 1 que no permite rechazar la hipótesis de panmixia.

Tabla 22. Resultados AMOVA

Parámetro	mtDNA	Y-STR
Variación inter-muestra	-4,96%	-16,48%
Variación intra-muestra	104,96%	116,48%
F_{st}/R_{st} promedio	-0,05	-0,16
P-valor	0,8320	0,8902

En resumen, la comparación de los índices de diversidad y las pruebas de estructura genética indican la ausencia de patrones de parentesco. Una mayor diversidad de linajes mitocondriales dentro de la cueva nos permite descartar un uso familiar de ésta.

10. DISCUSIÓN

La presente memoria logró caracterizar el linaje materno del 43,8% (7/16) de los individuos de la cueva Estero Sur y, en distinto grado de detalle, el linaje paterno de todos (4/4) los individuos sexados genéticamente como masculinos, observando un total de 4 linajes mitocondriales y 2 linajes de cromosoma Y dentro de la cueva. La comparación de esta evidencia con una Muestra Control de fechados cercanos hallada en contextos mortuorios de cueva del Archipiélago de los Chonos, muestra grados similares de diversidad tanto para linajes maternos y paternos, dando cuenta de un probable uso aleatorio de la cueva Estero Sur. Los datos presentados constituyen la caracterización genética del osario más numeroso y antiguo hallado en el Archipiélago de los Chonos y los primeros datos de cromosoma Y para muestras antiguas del archipiélago.

Las muestras de fémur mostraron contener un DNA más degradado que las muestras de dientes de Estero Sur, en concordancia con estudios que indican una mejor preservación del DNA en diente que en hueso (Adler et al., 2011). Esto contrasta con la experiencia previa del laboratorio de Antropología Molecular y estudios que han observado un rendimiento similar para ambos tipos de muestra (Simón et al., 2012). Prueba de ello es que los datos genéticos de los individuos de la Muestra Control fueron descritos a partir de DNA extraído de hueso (Moraga et al., 2013). Más allá de la evaluación visual sobre la preservación de la muestra, y el sentido común con respecto a la antigüedad y ambiente de depositación, actualmente no es posible predecir el rendimiento de una muestra previo al análisis genético (Knapp, Lalueza-Fox, y Hofreiter, 2015). No obstante, nuestros resultados suman evidencia a la mejor conservación de dientes por sobre huesos.

Los haplogrupos y haplotipos de DNA mitocondrial hallados en el sitio Estero Sur concuerdan con los datos existentes para la zona. Una novedad es el hallazgo del haplotipo D4h3a5+16311 en la porción septentrional del archipiélago patagónico occidental, hasta ahora circunscrito a la porción meridional. La ampliación de la zona geográfica, y probablemente también cultural, de distribución de este haplotipo se suma a la tendencia observada en el archipiélago, donde casi todos los haplotipos de mtDNA son compartidos entre muestras antiguas de las zonas Chono, Kawéskar y Yámana (De la Fuente et al., en prensa; Moraga et al., 2013). Un panorama opuesto se observa para los linajes de cromosoma Y pues los resultados de este trabajo constituyen la primera caracterización de haplotipos Y-STR de muestras antiguas del Archipiélago de los Chonos. Además, como lo sugiere información obtenida en nuestro laboratorio, los linajes de cromosoma Y parecen estar principalmente localizados y son menos compartidos entre las zonas de distribución Chono, Kawéskar y Yámana.

Para facilitar la discusión de los hallazgos e interpretaciones, la Figura 11 presenta una síntesis analítica de los resultados de la presente memoria.

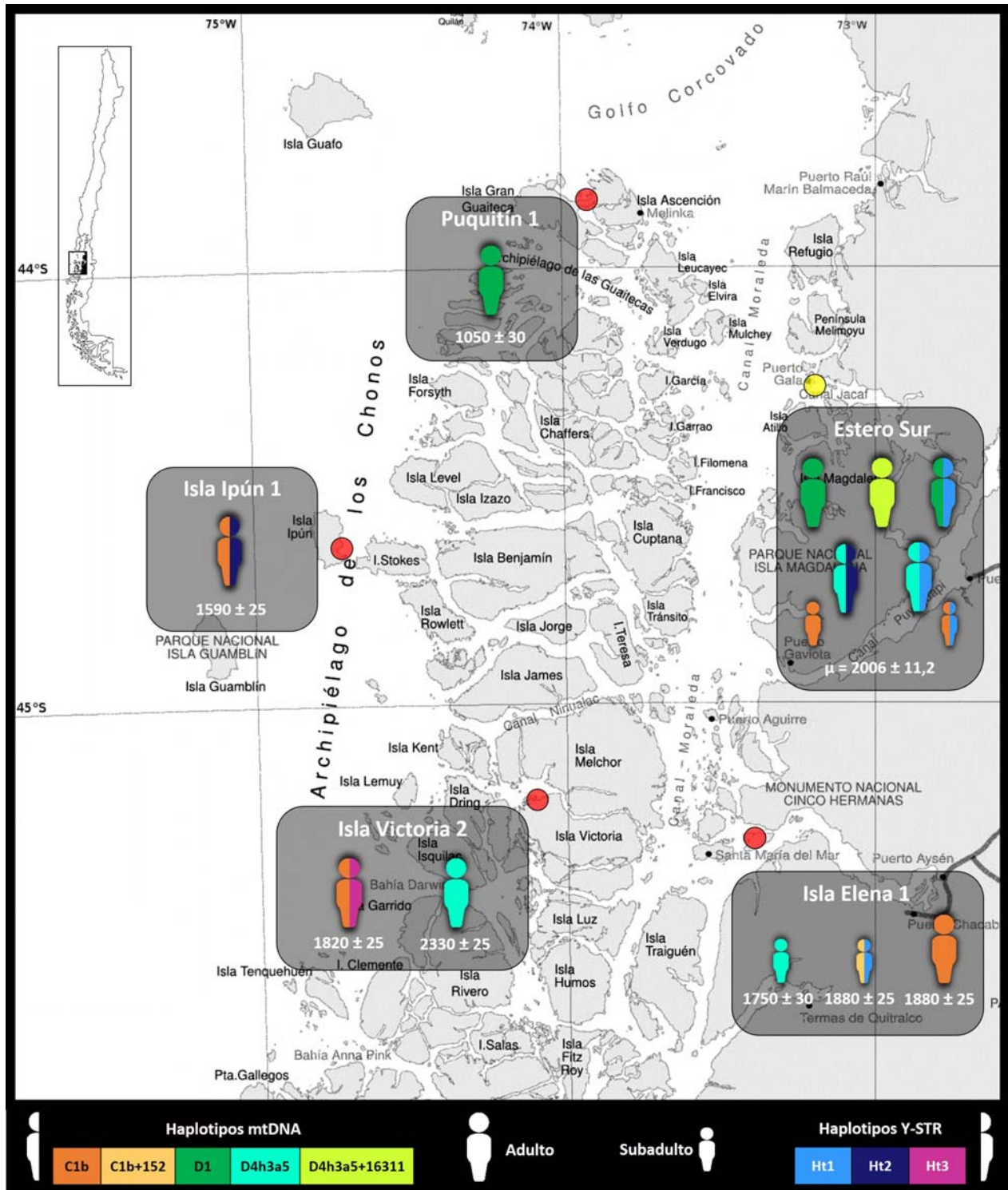


Figura 11. Síntesis analítica

Los fechados se indican en años ¹⁴C AP. Para el sitio Estero Sur se indica el promedio y desviación estándar ponderados del total de los fechados.

10.1. ¿Uso familiar de la cueva?

La diversidad de linajes maternos hallados dentro de la cueva Estero Sur destaca en términos comparativos considerando las características de la Muestra Control. A pesar de una dispersión geográfica que incluye sitios al norte, oeste y sur de la cueva Estero Sur y una distribución temporal más amplia que la registrada entre los individuos de la misma cueva, la Muestra Control presentó la misma cantidad de haplotipos mitocondriales y una diversidad genética levemente menor para un mismo número de individuos. Al contrario, la diversidad de linajes paternos hallados en la Muestra Control destaca considerando la reducida cantidad de individuos que representa. Aun cuando el número de individuos masculinos caracterizados para linajes Y-STR en la Muestra Control (3) es menor al caracterizado en Estero Sur (4), la diversidad de linajes es mayor para la primera.

Aunque el patrón de residencia post-marital sea patrilocal y por ende exista una mayor diversidad de linajes maternos en los grupos de parentesco, se espera que un grupo de parentesco limitado geográficamente y temporalmente presente un número de linajes maternos y paternos menor al de una muestra con una distribución geográfica y temporal mucho más amplia. Por esto, nuestros datos permiten descartar el uso mortuario exclusivo de la cueva Estero Sur de parte de una familia nuclear, un matrilinaje y un patrilinaje. Además, nuestros datos confirman el uso de los sitios mortuarios de cueva para individuos de distinto sexo y rango etario diverso.

No obstante, debemos recordar que la caracterización de linajes uniparentales no puede por sí misma descartar la presencia de un grupo de parentesco más amplio que una familia nuclear. En este caso la presencia de 4 linajes mitocondriales y 2 de cromosoma Y se podría explicar²⁸, por ejemplo, por la presencia del padre, madre, su hijo, el hermano del padre y su esposa y dos hijos subadultos del hermano de la madre. Dada la distribución de los linajes y edades de los individuos analizados del sitio Estero Sur, no es posible pensar un grupo de parentesco mucho más cercano que el recién mencionado, sin embargo tampoco es posible diferenciarlos de un grupo de 7 individuos sin relación de parentesco alguna y que provengan de una población con un número limitado de linajes, como es el caso de los antiguos habitantes del Archipiélago de los Chonos.

Aunque nuestros resultados señalan una mayor probabilidad de que el conjunto se encuentre conformado por individuos mayoritariamente no emparentados²⁹, sería necesario descartar con total certeza un uso familiar extendido de la cueva Estero Sur y con ello la presencia de grupos de parentesco localizados. Esto se podría lograr mediante la caracterización de todos los individuos ahí depositados y una muestra control equivalente mediante marcadores STR de DNA autosomal. La herencia biparental y mayores tasas mutacionales de estos marcadores permitirían evaluar con una mayor resolución la presencia de patrones de parentesco. Nuestra caracterización de

²⁸ Suponiendo que los linajes maternos y paternos no coinciden más que por la relación de padre/madre-hijo.

²⁹ En concordancia con la tendencia descrita para grupos cazadores-recolectores de co-residir mayoritariamente con individuos no emparentados (Dyble et al., 2015; Hill et al., 2011).

marcadores Y-STR nos permite confiar en el éxito del análisis de marcadores autosomales en estas y otras muestras del Archipiélago de los Chonos.

Una explicación de un patrón aleatorio de uso de los sitios mortuorios lo encontramos en el modo de vida descrito para los grupos canoeros. Por analogía con Yámana y Kawéskar hemos operado bajo el supuesto de que los sitios de entierro se encuentran, en su mayoría, muy cerca de los sitios de residencia temporal o al menos dentro del territorio del ámbito de hogar; supuesto que nos permitió proponer nuestra primera hipótesis sobre la presencia de patrones de parentesco en la cueva Estero Sur. Sin embargo, el mismo hecho de realizar el sepelio en un lugar muy cercano implica que al momento de morir los distintos miembros de una familia no sean depositados en el mismo lugar debido a que su residencia es móvil. Por ejemplo, un grupo de parentesco que deja su deudo en Estero Sur abandonará este sitio continuando su deambular por los canales. La probabilidad de que al momento de la muerte de otro familiar el grupo de parentesco esté nuevamente en las vecindades de la misma cueva es baja, por lo que sería de esperar que distintos miembros de una familia se encuentren depositados en distintos contextos mortuorios dentro de su ámbito de hogar en el Archipiélago de los Chonos.

Esto significa que aunque un grupo de parentesco se mueva permanentemente en un ámbito de hogar limitado, la individualidad de los sitios mortuorios de este grupo impide la observación de patrones de parentesco si se considera solo uno de los sitios. El constante movimiento de las familias dentro de un ámbito de hogar amplio disminuye la posibilidad de que un grupo familiar y sus parientes consanguíneos más cercanos lleguen a utilizar un mismo lugar de entierro durante el transcurso de sus vidas. Por ende, bajo estas condiciones de movilidad, la observación de patrones de parentesco dentro de un mismo sitio mortuario es poco probable. En este caso, la búsqueda de patrones debiera abarcar zonas correspondientes a posibles ámbitos de hogar y considerar un mayor número de muestras incluyendo distintos tipos de contexto mortuario.

El sitio cueva Estero Sur constituye el osario de mayor número de individuos hasta ahora hallado en Archipiélago de los Chonos. Suponiendo que esta característica no es consecuencia de un registro arqueológico fragmentario, dos posibles situaciones que explicarían la ausencia de patrones de parentesco son: (1) su cercanía a un punto de encuentro, o (2) su uso recurrente por predilección. En ambos casos, la evidencia genética registrada en este sitio mortuario no diferiría de la evidencia hallada, por lo que estas hipótesis aún son respuestas plausibles a nuestros resultados. Una manera de descartar dichas opciones sería mediante el análisis de la distribución temporal detallada de estos entierros.

La cuidadosa selección de muestras para fechado, efectuadas en el 31,3% (5/16) del total de los individuos y su contemporaneidad estadísticamente validada nos permiten confiar en la representatividad de un promedio de $2006 \pm 11,2$ años ^{14}C AP para los individuos del sitio Estero Sur. Sin embargo, el contar con fechas para el total de los individuos

genotipificados permitiría descartar interpretaciones erróneas derivadas de una insospechada dispersión temporal de los individuos.

10.2. ¿Tendencia a la patrilocalidad?

Nuestra segunda hipótesis proponía una tendencia a la patrilocalidad. A este respecto, nuestros datos permiten descartar un uso exclusivo de la cueva por un patrilineaje ya que se encontró la presencia de dos linajes paternos en Estero Sur. Sin embargo, el patrón aleatorio propuesto como uso de la cueva no permite el análisis de residencia post-marital de los individuos ahí depositados. Por lo tanto, no podemos confirmar ni descartar nuestra segunda hipótesis.

Sin embargo, la presencia de dos linajes masculinos en un mismo contexto mortuario y por ende dentro de una zona de un grupo de parentesco localizado significa evidencia en contra de una patrilocalidad de estos grupos. Estudios recientes han identificado un sesgo en la interpretación de la estructura de bandas y co-residencia de los grupos cazadores-recolectores, debido probablemente a la proyección de características propias de sociedades agricultoras o ganaderas (Dyble et al., 2015; Hill et al., 2011; Marlowe, 2003, 2004, 2005). Esto habría generado la propagación de la influyente idea de que las bandas patrilocales exógamas eran el sistema social más simple y antiguo del ser humano (Alvarez, 2004).

Hoy el consenso se dirige a reconocer la complejidad oculta bajo este precepto: las bandas de cazadores-recolectores presentan bajos grados de parentesco interno y una tendencia a la bilocalidad o multilocalidad (Dyble et al., 2015; Hill et al., 2011; Marlowe, 2004). Aunque nuestra interpretación de los escritos de Gusinde sobre Yámana y Kawéskar buscó evitar los sesgos mediante la consideración de hechos más que de preceptos, existe la posibilidad de que la tendencia patrilocal identificada no represente la realidad en ambos o uno de los grupos Yámana y Kawéskar. Una mayor complejidad en el patrón de residencia post-marital de los grupos canoeros es muy probable considerando que presentaban una filiación bilateral, relación igualitaria de sexos y alta movilidad, todas características asociadas con un patrón multilocal de residencia (Dyble et al., 2015; Hill et al., 2011; Marlowe, 2004).

La presencia de tres linajes distintos en los tres individuos caracterizados de la Muestra Control, podría ser indicio de la presencia de una mayor diversidad de linajes Y-STR a la observada en esta muestra. La caracterización de más individuos masculinos del Archipiélago de los Chonos y sus alrededores nos permitiría analizar la distribución de los linajes paternos en el contexto regional.

Enfilados en esa dirección, durante el transcurso de la presente memoria se caracterizó los marcadores Y-STR (DYS388, 439, 460 y Y-GATA-H4) de los individuos masculinos de las zonas Yámana y Kawéskar del manuscrito por publicar de De la Fuente y colaboradores (en prensa), el cual por su parte presenta la caracterización de los

marcadores DYS391, 392 y 393. El conjunto de estos datos muestran un total de 6 haplotipos Y-STR identificados en las tres zonas de distribución etnohistórica Chono, Kawéskar y Yámana, con 3, 2 y 2 linajes respectivamente y solo 1 compartido entre la zona Chono y Kawéskar. Aunque preliminares, estos resultados podrían indicar un patrón patrilocal de residencia post-marital para los matrimonios inter-étnicos, tal como dejó entrever Gusinde.

La localización de linajes paternos y la dispersión de linajes maternos es común entre grupos culturales (Pakendorf et al., 2007) y comunidades chimpancé (Eriksson et al., 2006; Langergraber et al., 2007) patrilocales. Sin embargo, es necesario caracterizar un número mayor de individuos y compararlos considerando un rango temporal acotado. Cabe recordar que los Y-STR presentan tasas de mutación más altas que la región control del mtDNA y su localización puede deberse a esto más que a prácticas culturales.

11. CONCLUSIONES Y PROPUESTAS

La presente memoria evaluó la presencia de patrones de parentesco y residencia en el uso mortuario de la cueva Estero Sur, el osario más antiguo y numeroso hasta ahora hallado en el Archipiélago de los Chonos. Esto fue posible mediante el análisis de DNA antiguo mitocondrial y de cromosoma Y, caracterizando con éxito los primeros linajes Y-STR del Archipiélago de los Chonos y abriendo camino para su aplicación en más muestras de la zona. Nuestras conclusiones y propuestas se resumen a continuación:

- i) Se descarta el uso mortuario exclusivo de la cueva Estero Sur de parte de una familia nuclear, un matrilineaje y un patrilineaje.
- ii) Se propone un patrón de uso mortuario aleatorio de la cueva Estero Sur generado por una alta y amplia movilidad de los antiguos habitantes del Archipiélago de los Chonos, lo que tiene como consecuencia una baja probabilidad de que una misma familia utilice un mismo sitio mortuario.
- iii) Un mismo patrón aleatorio podría haber sido generado por la cercanía del sitio Estero Sur a un punto de encuentro o debido a un uso recurrente por predilección. El fechado del total de los individuos genotipificados permitiría evaluar estas y otras opciones.
- iv) La evaluación de la existencia de grupos de parentesco localizados y sus patrones de residencia debe abarcar zonas correspondientes a posibles ámbitos de hogar y considerar una mayor cantidad de muestras de distintos contextos mortuarios del Archipiélago de los Chonos. Idealmente, los individuos deben ser caracterizados para sus linajes materno, paterno y autosomal. Nuestros resultados del análisis de Y-STR predicen una alta probabilidad de éxito en la caracterización de marcadores autosomales.
- v) La caracterización de linajes paternos Y-STR en más individuos masculinos del archipiélago patagónico occidental es necesario y nos permitiría analizar su distribución en un contexto regional y cultural. Resultados preliminares de una comparación entre las zonas asociadas a Chono, Kawéskar y Yámana validan un patrón de residencia patrilocal inter-étnico.
- vi) Una mayor complejidad en el patrón de residencia post-marital que el supuesto patrilocal para los grupos canoeros es muy probable. Proponemos considerar la presencia de un patrón bilocal o multilocal dentro de los grupos de parentesco localizados, y una tendencia patrilocal entre los grupos étnicos.

Concluimos que el análisis genético de individuos de contextos arqueológicos puede aportar en la comprensión de las prácticas sociales de un grupo humano extinto, y posibilita abordar conceptos tan complejos como el parentesco, territorio y residencia.

12. REFERENCIAS

- Achilli, A., Perego, U., Bravi, C., Coble, M., Kong, Q., Scott, W., Salas, A., et al. (2008). The Phylogeny of the Four Pan-American MtDNA Haplogroups: Implications for Evolutionary and Disease Studies. *Plos One*, 3(3).
- Adler, C. J., Haak, W., Donlon, D., Cooper, A., y The Genographic Consortium. (2011). Survival and recovery of DNA from ancient teeth and bones. *Journal of Archaeological Science*, 38, 956–964.
- Allen, W. L., y Richardson III, J. B. (1971). The Reconstruction of Kinship from Archaeological Data: The Concepts, the Methods, and the Feasibility. *American Antiquity*, 36(1), 41–53.
- Alvarez, H. P. (2004). Residence Groups Among Hunter Gatherers: A View of the Claims and Evidence for Patrilocal Bands. In B. Chapais y C. M. Berman (Eds.), *Kinship and Behavior in Primates* (First., pp. 420–442). New York: Oxford University Press.
- Álvarez, M., San Martín, C., Novoa, C., Toledo, G., y Ramírez, C. (2010). Diversidad florística, vegetacional y de hábitats en el Archipiélago de los Chonos (Región de Aisén, Chile). *Anales Instituto Patagonia*, 38(1), 35–56.
- Amory, S., Keyser, C., Crubezy, E., y Ludes, B. (2007). STR typing of ancient DNA extracted from hair shafts of Siberian mummies. *Forensic Sci Int*, 199, 218–229.
- Anderson, S., Bankier, A., Barrell, B., De Bruijn, M., Coulson, A., Drouin, J., Eperon, I., et al. (1981). Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290, 457–465.
- Andrews, R., Kubacka, I., Chinnery, P., Lightowlers, R., Turnbull, D., y Howell, N. (1999). Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nature Genetics*, 23(2), 147.
- Aspillaga, E., Castro, M., Rodríguez, M., y Ocampo, C. (2006). Paleopatología y estilo de vida: el ejemplo de los Chonos, 34(1), 77–85.
- Aspillaga, E., Ocampo, C., Olivares, J. C., Arensburg, B., y Meyer, J. (1997). Una Visita a los Canoeros de Quetalmahue. *EXCERPTA*, 9.
- Baca, M., Doan, K., Sobczyk, M., Stankovic, A., y Węgleński, P. (2012). Ancient DNA reveals kinship burial patterns of a pre-Columbian Andean community. *Genetics*, 13(30).
- Bailey, G., y Milner, N. (2002). Coastal hunter-gatherers and social evolution: marginal or central? *Before Farming: the Archaeology of Old World Hunter-Gatherers*, 3–4(1), 1–15.
- Bailliet, G., Ramallo, V., Muzzio, M., García, A., Santos, M., Alfaro, E., Dipierri, J., et al. (2009). Restricted Geographic Distribution for Y-Q* Paragroup in South America. *AJPA*, 140, 578–582.
- Bailliet, G., Rothhammer, F., Carnese, F. R., Bravi, C. M., y Bianchi, N. O. (1994). Founder mitochondrial haplotypes in Amerindian populations. *American Journal of Human Genetics*, 54, 27–33.

- Beals, R., y Hoijer, H. (1977). La familia y el parentesco. *Introducción a la antropología* (pp. 475–508). Madrid: Aguilar.
- Besaggio, D., Fuselli, S., Srikumool, M., Kampuansai, J., Castri, L., Chris Tyler-Smith, Mark Seielstad, et al. (2007). Genetic variation in Northern Thailand Hill Tribes: origins and relationships with social structure and linguistic differences. *BMC Evolutionary Biology*, 7(Suppl 2), S2–12.
- Bianchi, N. (2000). The identification and dating of the Y chromosome of an American Adam. *Chungara*, 32(2), 267–275.
- Bianchi, N., Catanesi, C., Bailliet, G., Martinez-Marignac, V., Bravi, C., Vidal-Rioja, L., Herrera, R., et al. (1998). Characterization of Ancestral and Derived Y-Chromosome Haplotypes of New World Native Populations. *American Journal of Human Genetics*, 63, 1862–1871.
- Bisso-Machado, R., Bortolini, M. C., y Salzano, F. (2012). Uniparental genetic markers in South Amerindians. *Genetics and Molecular Biology*, 35(2), 365–387.
- Bodner, M., Perego, U., Huber, G., Fendt, L., Röck, A., Zimmermann, B., Olivieri, A., et al. (2012). Rapid coastal spread of First Americans: novel insights from South America's Southern Cone mitochondrial genomes. *Genome research*, 22, 811–20.
- Bolnick, D., y Smith, D. (2006). Asymmetric Male and Female Genetic Histories among Native Americans from Eastern North America. *Molecular Biology and Evolution*, 23(11), :2161–2174.
- Bonte, P., y Izard, M. (2008). *Diccionario Akal de etnología y antropología*. Madrid: Akal.
- Bortolini, M. C., Salzano, F., Thomas, M., Stuart, S., Nasanen, S., Bau, C., Hutz, M., et al. (2003). Y-Chromosome Evidence for Differing Ancient Demographic Histories in the Americas. *American Journal of Human Genetics*, 73(3), 524–539.
- Bronk Ramsey, C. (2009). Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. *Radiocarbon*, 51(1), 337–360.
- Brown, T., y Brown, K. (2011). Identifying the Kinship Relationships of Human Remains. *Biomolecular Archaeology An Introduction* (pp. 168–189). UK: Wiley-Blackwell.
- Burgarella, C., y Navascués, M. (2011). Mutation rate estimates for 110 Y-chromosome STRs combining population and father–son pair data. *European Journal of Human Genetics*, 19, 70–75.
- Butler, J. (2010). *Fundamentals of Forensic DNA Typing*. Gaithersburg, Maryland, USA: National Institute of Standards and Technology.
- Butler, J., y Reeder, D. (2013). Y-Chromosome STRs. *NIST Standard Reference Database SRD 130*. Retrieved April 20, 2013, from http://www.cstl.nist.gov/strbase/y_strs.htm
- Butler, J., Schoske, R., Vallone, P., Kline, M., Redd, A., y Hammer, M. (2002). A novel multiplex for simultaneous amplification of 20 Y chromosome STR markers. *Forensic Sci Int*, 129(1), 10–24.

- Byron, J. (1955). *El naufragio de la fragata "Wager"*. Santiago de Chile: Zig-Zag.
- Calhoun, C. (2002). *Dictionary of the Social Sciences*. New York: Oxford University Press.
- Cárdenas, R., Vera, D., y Hall, C. (1991). *Chonos y los veliches de Chiloé*. Santiago de Chile: Olimpho.
- Constantinescu, F. (1999). Evidencias bioantropológicas para modos de vida cazador recolector terrestre y marítimo en los restos óseos humanos de Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia, serie Ciencias Humanas*, 27, 137–174.
- Cooper, J. (1946). *The Marginal Tribes. Handbook of South American Indians*. Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office.
- Cui, Y., Lindo, J., Hughes, C., Johnson, J., Hernandez, A., Kemp, B., Ma, J., et al. (2013). Ancient DNA analysis of mid-holocene individuals from the Northwest Coast of North America reveals different evolutionary paths for mitogenomes. *PloS one*, 8(7), e66948.
- Darwin, C. (2005). *Viaje de un naturalista alrededor del mundo*. (Universitaria, Ed.). Santiago de Chile.
- De la Fuente, C., Galimany, J., Kemp, B., Judd, K., Reyes, O., y Moraga, M. (en prensa). Ancient marine hunter-gatherers from Patagonia and Tierra del Fuego: diversity and differentiation using uniparentally inherited genetic markers. *AJPA*.
- De Saint Pierre, M., Bravi, C., Motti, J., Fuku, N., Tanaka, M., Llop, E., Bonatto, S., et al. (2012). An Alternative Model for the Early Peopling of Southern South America Revealed by Analyses of Three Mitochondrial DNA Haplogroups. *PloS One*, 7(9).
- De Saint Pierre, M., Gandini, F., Perego, U., y Bodner, M. (2012). Arrival of Paleo-Indians to the Southern Cone of South America: New Clues from Mitogenomes. *PloS one*, 7(12), e51311.
- Dudar, J. C., Wayne, J. S., y Saunders, S. R. (2003). Determination of a Kinship System Using Ancient DNA, Mortuary Practice, and Historic Records in an Upper Canadian Pioneer Cemetery. *Int. J. Osteoarchaeol.*, 13, 232–246.
- Dyble, M., Salali, G. D., Chaudhary, N., Page, A., Smith, D., Thompson, J., Vinicius, L., et al. (2015). Sex equality can explain the unique social structure of hunter-gatherer bands. *Science*, 348(6236).
- Empeaire, J. (1963). *Los nómades del mar*. Santiago de Chile: Ediciones de la Universidad de Chile.
- Eriksson, J., Siedel, H., Lukas, D., Kayser, M., Erler, A., Hashimoto, C., Hohmann, G., et al. (2006). Y-chromosome analysis confirms highly sex-biased dispersal and suggests a low male effective population size in bonobos (*Pan paniscus*). *Molecular Ecology*, 15, 939–949.
- Excoffier, L., y Lischer, H. (2015). Arlequin version 3.5.2 User Manual. Bern.
- Excoffier, L., y Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10, 564–567.
- Excoffier, L., Smouse, P. E., y Quattro, J. M. (1992). Analysis of Molecular Variance

- Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data. *Genetics*, 131, 479–491.
- Fischer, J. L. (1958). The Classification of Residence in Censuses. *American Anthropologist*, 60(3).
- Fitz-Roy, R. (1839). Voyages of the Adventure and Beagle, Proceedings of the Second Expedition 1831-1836 under the command of Captain Robert Fitz-Roy, R.N. *Narrative of the Surveying Voyages of his Majesty's Ships Adventure and Beagle, Between the Years 1826 and 1836, describing their Examination of the Southern Shores of South America and the Beagle's Circumnavigation of the Globe*. London: Henry Colburn, Great Marlborough Street.
- Fox, R. (1967). *Sistemas de parentesco y matrimonio* (Tercera ed.). Madrid: Alianza Universidad.
- Gaete, N., Ladrón de Guevara, B., y Martínez, I. (2001). El caso del sitio 10PM014 conchal Piedra Azul: arqueología y conservación a partir del impacto. *Conserva*, 5, 95–113.
- García, F., Moraga, M., Vera, S., Henríquez, H., Llop, E., Aspillaga, E., y Rothhammer, F. (2006). mtDNA Microevolution in Southern Chile's Archipelagos. *AJPA*, 129(3), 473–481.
- García, J. (1871). Jeografía. Diario del Viaje i Navegación hechos por el Padre José García de la Compañía de Jesús Desde su Misión de Cailín, en Chiloé, Hacia el Sur en los años 1766 i 1767. *Anales de la Universidad* (pp. 851–885). Universidad de Chile.
- García-Bour, J., Pérez-Pérez, A., Álvarez, S., Fernández, E., López-Parra, A. M., Arroyo-Pardo, E., y Turbón, D. (2004). Early Population Differentiation in Extinct Aborigines From Tierra del Fuego-Patagonia: Ancient mtDNA Sequences and Y-Chromosome STR Characterization. *AJPA*, 123, 361–370.
- Gerstenberger, J., Hummel, S., Schultes, T., Häck, B., y Herrmann, B. (1999). Reconstruction of a historical genealogy by means of STR analysis and Y-haplotyping of ancient DNA. *European Journal of Human Genetics*, (7), 469–477.
- Goodenough, W. H. (1956). Residence Rules. *Southwestern Journal of Anthropology*, 12(1), 22–37.
- Gunnarsdóttir, E. D., Nandineni, M., Li, M., Myles, S., Gil, D., Pakendorf, B., y Stoneking, M. (2011). Larger mitochondrial DNA than Y-chromosome differences between matrilineal and patrilineal groups from Sumatra. *Nat Commun.*, 2(228).
- Gusinde, M. (1982). *Los Indios de Tierra del Fuego. Tomo II: Los Yámana. Los Indios de Tierra del Fuego* (Primera.). Buenos Aires: Centro Argentino de Etnología Americana.
- Gusinde, M. (1989). *Los indios de Tierra del Fuego. Tomo IV: Antropología Física* (Primera.). Buenos Aires: Centro Argentino de Etnología Americana.
- Gusinde, M. (1991). *Los Indios de Tierra del Fuego. Tomo III: Los Halakwulup*. Buenos Aires: Centro Argentino de Etnología Americana.
- Gusmao, L., González-Neira, A., Sánchez-Diz, P., Lareu, M., Amorim, A., y Carracedo, A. (2000). Alternative

- primers for DYS391 typing: advantages of their application to forensic genetics. *Forensic Science International*, 112, 49–57.
- Haak, W., Brandt, G., De Jong, H. N., Meyera, C., Ganslmeier, R., Heyd, V., Hawkesworth, C., et al. (2008). Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *PNAS*, 105(47), 18226–18231.
- Handt, O., Krings, M., Ward, R. H., y Pääbo, S. (1996). The retrieval of ancient human DNA sequences. *American Journal of Human Genetics*, 59(2), 368–376.
- Harris, M. (2001). Parentesco, residencia y filiación. *Antropología cultural* (Primera., pp. 215–246). Madrid: Alianza Editorial.
- Heyer, E., Chaix, R., Pavard, S., y Austerlitz, F. (2012). Sex-specific demographic behaviours that shape human genomic variation. *Molecular Ecology*, 21, 597–612.
- Hill, K., Walker, R., Božičević, M., Eder, J., Headland, T., Hewlett, B., Hurtado, M., et al. (2011). Co-Residence Patterns in Hunter-Gatherer Societies Show Unique Human Social Structure. *Science*, 331, 1286–1289.
- Hofreiter, M., Jaenicke, V., Serre, D., Von Haeseler, A., y Pääbo, S. (2001). DNA sequences from multiple amplifications reveal artifacts induced by cytosine deamination in ancient DNA. *Nucleic Acids Res.*, 29(23), 4793–4799.
- Hofreiter, M., Serre, D., Poinar, H., Kuch, M., y Pääbo, S. (2001). Ancient DNA. *Nature Genetics*, 2, 353–359.
- Hogg, A. G., Hua, Q., Blackwell, P. G., Niu, M., Buck, C. E., Guilderson, T. P., Heaton, T. J., et al. (2013). SHCal13 Southern Hemisphere Calibration, 0–50,000 Years cal BP. *Radiocarbon*, 55(4).
- Horai, S., Kondo, R., Nakagawa-Hattori, Y., Hayashi, S., Sonoda, S., y Tajima, K. (1994). Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mitochondrial DNA. *Tanpakushitsu kakusan koso. Protein, nucleic acid, enzyme*, 39(15), 2759–67.
- Instituto Geográfico Militar. (2013). Historia Chilena. Mapa de los pueblos originarios. *Educarchile. Ministerio de Educación. Gobierno de Chile*. Retrieved June 14, 2015, from www.educarchile.cl
- ISOGG. (2013). Y-DNA Haplogroup Tree 2013, Version 8.43, 12 April 2013. *International Society of Genetic Genealogy*. Retrieved June 3, 2013, from <http://www.isogg.org/tree/>
- ISOGG. (2014). Y-DNA Haplogroup Tree 2014, Version 10.26, 10 April 2015. *International Society of Genetic Genealogy*. Retrieved May 11, 2015, from <http://www.isogg.org/tree/>
- Jobling, M., y Tyler-Smith, C. (2003). The Human Y Chromosome: An Evolutionary Marker Comes Of Age. *Nature Genetics*, 4, 598–612.
- Jota, M., Lacerda, D., Sandoval, J., Vieira, P., Santos-Lopes, S., Bisso-Machado, R., Paixao-Cortés, V., et al. (2011). A New Subhaplogroup of Native American Y-Chromosomes From the Andes. *AJPA*, 146, 553–559.
- Kaestle, F., y Horsburgh, A. (2002). Ancient DNA in Anthropology: Methods,

- Applications and Ethics. *Yearbook of Physical Anthropology*, 45, 92–130.
- Karafet, T., Mendez, F., Meilerman, M., Underhill, P., Zegura, S., y Michael, H. (2008). New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Research*.
- Kayser, M., y Roewer, L. (1997). Evaluation of Y-chromosomal STRs: a multicenter study. *Int J Legal Med*, 110, 125–133.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., et al. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647–1649.
- Kemp, B. (2008). Brian Kemp's Ancient DNA Protocol. Washington: Kemp Lab of Molecular Anthropology and Ancient DNA.
- Kemp, B., Malhi, R., Mcdonough, J., Bolnick, D., Eshleman, J., Rickards, O., Martinez-labarga, C., et al. (2007). Genetic Analysis of Early Holocene Skeletal Remains From Alaska and its Implications for the Settlement of the Americas. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 605–621.
- Kemp, B., y Schurr, T. (2010). Ancient and Modern Genetic Variation in the Americas. In B. Auerbach (Ed.), *Human Variation in the Americas*. Carbondale, IL.: Center for Archaeological Investigations.
- Keyser-Tracqui, C., Crubézy, E., y Ludes, B. (2003). Nuclear and Mitochondrial DNA Analysis of a 2,000-Year-Old Necropolis in the Egin Gol Valley of Mongolia. *Am. J. Hum. Genet.*, 73, 247–260.
- Knapp, M., Lalueza-Fox, C., y Hofreiter, M. (2015). Re-inventing ancient human DNA. *Investigative Genetics*, 6(4).
- Konigsberg, L. (2006). A Post-Neumann History of Biological and Genetic Distance Studies in Bioarchaeology. In J. Buikstra y L. Beck (Eds.), *Bioarchaeology: the contextual analysis of human remains* (pp. 263–279). London: Elsevier.
- Kottak, C. P. (1995). Parentesco, filiación y matrimonio. *Antropología cultural* (pp. 147–163). Madrid: McGraw-Hill.
- Kumar, V., Langstieh, B., Madhavi, K., Naidu, V., Singh, H. P., Biswas, S., Thangaraj, K., et al. (2006). Global Patterns in Human Mitochondrial DNA and Y-Chromosome Variation Caused by Spatial Instability of the Local Cultural Processes. *Plos Genetics*, 2(4), e53.
- Lalueza, C., Pérez-Pérez, A., Prats, E., Cornudella, L., y Turbón, D. (1997). Lack of founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct Aborigines from Tierra del Fuego–Patagonia. *Human Molecular Genetics*, 6(1), 41–46.
- Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Estalrich, A., Gigli, E., Campos, P. F., García-Taberner, A., García-Vargas, S., et al. (2011). Genetic evidence for patrilineal mating behavior among Neandertal groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(1), 250–3.
- Lane, R., y Sublett, A. (1972). Osteology of Social Organization: Residence Pattern. *American Antiquity*, 37, 186–201.

- Langergraber, K., Siedel, H., Mitani, J., Wrangham, R., Reynolds, V., Hunt, K., y Vigilant, L. (2007). The Genetic Signature of Sex-Biased Migration in Patrilocal Chimpanzees and Humans. *PLoS one*, (10), e973.
- Legoupil, D. (2005). Recolectores de moluscos tempranos en el sureste de la isla de Chiloé: Una primera mirada. *MAGALLANIA*, 33(1), 51–61.
- Legoupil, D., y Fontugne, M. (1997). El poblamiento marítimo de los archipiélagos de Patagonia: núcleos antiguos y dispersión reciente. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 25, 75–87.
- Lell, J., Sukernik, R., Starikovskaya, Y., Su, B., Jin, L., Schurr, T., Underhill, P., et al. (2002). The Dual Origin and Siberian Affinities of Native American Y Chromosomes. *Am. J. Hum. Genet.*, 70, 192–206.
- Lévi-Strauss, C. (1956). La familia. In C. Lévi-Staruss, M. E. Spiro, y K. Gough (Eds.), *Polémica sobre el Origen y la Universalidad de la Familia*. Barcelona: Anagrama.
- Mannucci, A., Sullivan, K. M., Ivanov, P. L., y Gill, P. (1994). Forensic application of a rapid and quantitative DNA sex test by amplification of the X-Y homologous gene amelogenin. *Int J Legal Med*, 106(4), 190–193.
- Marlowe, F. (2003). The Mating System of Foragers in the Standard Cross-Cultural Sample. *Cross-Cultural Research*, 37(3), 282–306.
- Marlowe, F. (2004). Marital Residence among Foragers. *Current Anthropology*, 45(2).
- Marlowe, F. (2005). Hunter-Gatherers and Human Evolution. *Evolutionary Anthropology*, 14, 54 – 67.
- Martinic, M. (1989). Los canoeros de la Patagonia Meridional. Población histórica y distribución geográfica (siglos XIX y XX). El fin de una etnia. *Journal de la Société des Américanistes*, 75, 35–61.
- Mena, F., y Osorio, M. (2011). *Informe Visita Seno Gala, Región de Aisén*. Coyhaique: CIEP.
- Merriwether, D., Hall, W., Vahlne, A., y Ferrell, R. (1996). mtDNA variation indicates Mongolia may have been the source for the founding population for the New World. *American Journal of Human Genetics*, 59, 204–12.
- Michalakis, Y., y Excoffier, L. (1996). A Generic Estimation of Population Subdivision Using Distances Between Alleles With Special Reference for Microsatellite Loci. *Genetics*, 142, 1061–1064.
- Moraga, M., Aspillaga, E., y Reyes, O. (2010). *Proyecto Fondecyt 1100643: Estudio de DNA mitocondrial de los habitantes del extremo septentrional de los canales patagónicos: una aproximación al mundo Chono desde la antropología molecular y la reevaluación de la data antropológica y arqueológica*. Santiago: CONICYT.
- Moraga, M., Aspillaga, E., y Reyes, O. (2011). *Informe de avance. Etapa 2011 Proyecto Fondecyt 1100643*. Santiago.
- Moraga, M., Aspillaga, E., y Reyes, O. (2013). *Informe de último año. Etapa 2012 Proyecto Fondecyt 1100643*. Santiago: CONICYT.

- Moraga, M., De Saint Pierre, M., Torres, F., y Ríos, J. (2010). Vínculos de parentesco por vía materna entre los últimos descendientes de la etnia Kawésqar y algunos entierros en los canales patagónicos: evidencia desde el estudio de linajes mitocondriales. *MAGALLANIA*, 38(2), 103–114.
- Moraga, M., Rocco, P., Miquel, J., Nervi, F., Llop, E., Chakraborty, R., Rothhammer, F., et al. (2000). Mitochondrial DNA Polymorphisms in Chilean Aboriginal Populations: Implications for the Peopling of the Southern Cone of the Continent. *American Journal of Physical Anthropology*, 113, 19–29.
- Murdock, G. P. (1949). *Social Structure* (Tenth Prin.). New York: The Macmillan Company.
- Myhre, B., Gedde-Dahl Jr., T., y Olaisen, B. (2000). DXYS267: DYS393 and its X chromosome counterpart. *Forensic Science International*, 112, 111–121.
- NCBI. (2013). GenBank. *National Center for Biotechnology Information, U.S. National Library of Medicine*. Retrieved April 20, 2013, from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>
- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press.
- Ocampo, C., y Aspillaga, E. (1984). Breves notas sobre una prospección arqueológica en los archipiélagos de las Guaitecas y los Chonos. *Revista Chilena de Antropología*, 4, 155–156.
- Ocampo, C., y Rivas, P. (2004). Poblamiento temprano de los extremos geográficos de los canales patagónicos: Chiloé e Isla Navarino 1. *Chungara, Volumen Es*, 317–331.
- Oota, H., Settheetham-Ishida, W., Tiwawech, D., Ishida, T., y Stoneking, M. (2001). Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilocal versus patrilocal residence. *Nature Genetics*, 29, 20–21.
- Orquera, L., Legoupil, D., y Piana, E. (2011). Littoral adaptation at the southern end of South America. *Quaternary International*, 239(1-2), 61–69.
- Orquera, L., y Piana, E. (1999). *La vida material y social de los Yámana*. Buenos Aires: Eudeba.
- Orquera, L., y Piana, E. (2005). La adaptación al litoral sudamericano sudoccidental: qué es y quiénes, cuándo y dónde se adaptaron. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXX*, 11–32.
- Ortiz-Troncoso, O. (1996). Los últimos canoeros. In J. Hidalgo (Ed.), *Culturas de Chile. Etnografía. Sociedades indígenas contemporáneas y su ideología* (pp. 135–147). Santiago de Chile: Andrés Bello.
- Pääbo, S., Poinar, H., Serre, D., Jaenicke-Despres, V., Hebler, J., Rohland, N., Kuch, M., et al. (2004). Genetic analyses from ancient DNA. *Annual Review of Genetics*, 38, 645–79.
- Pakendorf, B., Novgorodov, I., Osakovskij, V., y Stoneking, M. (2007). Mating Patterns Amongst Siberian Reindeer Herders: Inferences From mtDNA and Y-Chromosomal Analyses. *AJPA*, 133, 1013–1027.
- Pakendorf, B., y Stoneking, M. (2005). Mitochondrial DNA and human evolution. *Annual review of Genomics and Human Genetics*, 6, 165–83.

- Pavez Ojeda, J. (2012). Disciplina científica colonial y coproducción etnográfica. Las expediciones de Martín Gusinde entre los Yámana de Tierra del Fuego. *Magallania*, 40(2), 61–87.
- Perego, U., Achilli, A., Angerhofer, N., Accetturo, M., Pala, M., Olivieri, A., Hooshiar Kashani, B., et al. (2009). Distinctive Paleo-Indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. *Current Biology*, 19, 1–8.
- Pezo, P., Saint Pierre, M., Apata, M., Orellana, M., y Moraga, M. (2015). Paternal variability in Chilean native and rural populations: a Y-SNPs and Y-STRs perspective.
- Porter, C. (1993). GUA-010, un sitio costero erosionado en una zona sísmica activa. *Boletín del Museo Regional de la Araucanía*, 4, 81–88.
- Quiroz, D., y Olivares, J. (1988). Nómades canoeros de la patagonia occidental insular septentrional: el mundo de Don Pedro del Agua. *Encuentro de Etnohistoriadores* (pp. 10–33). Santiago: Serie Nuevo Mundo: Cinco Siglos N°1. Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad de Chile, Santiago.
- Raghavan, M., Skoglund, P., K.E., G., Metspalu, M., Albrechtsen, A., Moltke, I., Rasmussen, S., et al. (2014). Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature*, 505(7481), 87–91.
- Rasmussen, M., Anzick, S., Waters, M., Skoglund, P., DeGiorgio, M., Stafford, T., Rasmussen, S., et al. (2014). The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana. *Nature*, 506, 225–9. doi:10.1038/nature13025
- Raymond, M., y Rousset, F. (1995). An Exact Test for Population Differentiation. *Evolution*, 49(6), 1280–1283.
- Reyes, O. (2012). *Informe arqueológico sobre las actividades realizadas en el Archipiélago de los Chonos y sobre las muestras osteológicas recuperadas; Estero Sur Seno Gala e islas Ascensión, Ipún y Victoria. XI Región de Aisén.*
- Reyes, O., Moraga, M., y Aspillaga, E. (2011). El registro bioantropológico y las evidencias de ocupación en el Archipiélago de los Chonos (región de Aisén, Chile). Avances en la arqueología de los canales septentrionales del extremo sur. *Tendencias teórico-metodológicas y casos de estudio en la arqueología de la Patagonia*, 227–232.
- Reyes, O., Moraga, M., Méndez, C., y Cherkinsky, A. (2015). Maritime Hunter-Gatherers in the Chonos Archipelago (43°50'–46°50'S), Western Patagonian Channels. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*, (00), 1–25.
- Reyes, O., San Román, M., y Moraga, M. (2011). Archipiélago de los Chonos: nuevos registros arqueológicos y bioantropológicos en los canales septentrionales. Isla Traiguén, Región de Aisén. *Magallania*, 39(2), 293–301.
- Rickards, O., Martínez-Labarga, C., Lum, J. K., De Stefano, G. F., y Cann, R. L. (1999). mtDNA history of the Cayapa Amerinds of Ecuador: detection of additional founding lineages for the Native American populations. *American Journal of Human Genetics*, 65(2), 519–30.

- Rivas, P., Ocampo, C., y Aspillaga, E. (1999). Poblamiento temprano de los canales patagónicos: El núcleo ecotonal septentrional. *Anales del Instituto de la Patagonia, serie Ciencias Humanas*, 27, 221–230.
- Rizzi, E., Lari, M., Gigli, E., De Bellis, G., y Caramelli, D. (2012). Ancient DNA studies: new perspectives on old samples. *Genetics Selection Evolution*, 44(21).
- Roewer, L., Contributor, M., Gusmão, L., Gomes, V., González, M., Corach, D., Sala, A., et al. (2013). Continent-Wide Decoupling of Y-Chromosomal Genetic Variation from Language and Geography in Native South Americans. *Plos Genetics*, 9(4).
- Rohland, N., y Hofreiter, M. (2007). Comparison and optimization of ancient DNA extraction. *BioTechniques*, 42, 343–352.
- Rozen, S., y Skaletsky, H. (2000). Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. *Krawetz S, Misener S (eds) Bioinformatics Methods and Protocols: Methods in Molecular Biology*. (pp. 365–386). Totowa, NJ: Humana Press.
- Ruitberg, C., y Butler, J. (2000). New primer sets for Y chromosome and CODIS STR loci. Poster presented at the Eleventh International Symposium on Human Identification, Biloxi, MS.
- Ruiz-Linares, A., Ortiz-Barrientos, D., Figueroa, M., Mesa, N., Múnera, J., Bedoya, G., Vélez, I., et al. (1999). Microsatellites provide evidence for Y chromosome diversity among the founders of the New World. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96, 6312–6317.
- Scelza, B. A. (2011). Female Mobility and Postmarital Kin Access in a Patrilocal Society. *Hum Nat*, 22, 377–393.
- Schillaci, M., y Stojanowski, C. (2003). Postmarital Residence and Biological Variation at Pueblo Bonito. *AJPA*, 120, 1–15.
- Schneider, S., y Excoffier, L. (1999). Estimation of Past Demographic Parameters From the Distribution of Pairwise Differences When the Mutation Rates Vary Among Sites: Application to Human Mitochondrial DNA. *Genetics*, 152, 1079–1089.
- Schultes, T., Hummel, S., y Herrmann, B. (1999). Amplification of Y-chromosomal STRs from ancient skeletal material. *Hum Genet*, 104, 164–166.
- Schultes, T., Hummel, S., y Herrmann, B. (2000). Ancient DNA-typing approaches for the determination of kinship in a disturbed collective burial site. *Anthrop. Anz.*, 58, 37–44.
- Schurr, T., Ballinger, S., Gan, Y., Hodge, J., Merriwether, D., Lawrence, D., Knowler, W., et al. (1990). Amerindian Mitochondrial DNAs Have Rare Asian Mutations at High Frequencies, Suggesting They Derived from Four Primary Maternal Lineages. *American Journal of Human Genetics*, 46, 613–23.
- Schurr, T., y Sherry, S. (2004). Mitochondrial DNA and Y Chromosome Diversity and the Peopling of the Americas: Evolutionary and Demographic Evidence. *American Journal of Human Biology*, 16, 420–439.
- Seielstad, M., Minch, E., y Cavalli-Sforza, L. (1998). Genetic evidence for a higher

- female migration rate in humans. *Nature Genetics*, 20, 278 – 280.
- Seielstad, M., Yuldasheva, N., Singh, N., Underhill, P., Oefner, P., Shen, P., y Wells, S. (2003). A Novel Y-Chromosome Variant Puts an Upper Limit on the Timing of First Entry into the Americas. *Am. J. Hum. Genet.*, 73, 700–705.
- Shapiro, W. (1966). On Patrilocal Bands. *American Anthropologist*, 68(6), 1498–1502.
- Simón, M., González-Ruiz, M., Prats-Muñoz, G., y Malgosa, A. (2012). Comparison of two DNA extraction methods in a Spanish Bronze Age burial cave. *Quaternary International*, 247, 358–362.
- Simón, M., Jordana, X., Armentano, N., Santos, C., Díaz, N., Solórzano, E., López, J. B., et al. (2011). The Presence of Nuclear Families in Prehistoric Collective Burials Revisited: The Bronze Age Burial of Montanissell Cave (Spain) in the Light of aDNA. *AJPA*, 146, 406–413.
- Slatkin, M. (1995). A Measure of Population Subdivision Based on Microsatellite Allele Frequencies. *Genetics*, 139, 457–462.
- Spence, M. (1974). Residential Practices and the Distribution of Skeletal Traits in Teotihuacán, Mexico. *Man*, 9, 262–273.
- Stone, A., y Stoneking, M. (1999). Analysis of ancient DNA from a prehistoric Amerindian cemetery. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 354, 153–159.
- Stoneking, M. (1995). Ancient DNA: how do you know when you have it and what can you do with it? *American Journal of Human Genetics*, 57, 1259–62.
- Stuiver, M., Reimer, P. J., y Reimer, R. (2015). CALIB 7.0.4 [WWW program and documentation].
- Sur Imagen. (1983). Al Sur del Mundo: El Archipiélago de los Chonos, el Mundo perdido de los nómades del Mar. Canal 13.
- Tajima, F. (1983). Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, 105, 437–460.
- Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D., Mulligan, C., Bravi, C., et al. (2007). Beringian standstill and spread of Native American founders. *PloS one*, 2(9), e829.
- Toscanini, U., Gusmao, L., Berardi, G., Gomes, V., Amorim, A., Salas, A., y Raimondi, E. (2011). Male Lineages in South American Native Groups: Evidence of M19 Traveling South. *AJPA*, 146, 188–196.
- Trivero, A. (2004). Los primeros pobladores de Chiloé: Génesis del horizonte mapuche. *Working Paper Series 24. Ñuke Mapuförlaget*.
- Underhill, P., Jin, L., Zemans, R., Oefner, P., y Cavalli-Sforza, L. (1996). A pre-Columbian Y chromosome-specific transition and its implications for human evolutionary history. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93, 196–200.
- Underhill, P., Shen, P., Lin, A., Jin, L., Passarino, G., Yang, W., Kauffman, E., et al. (2000). Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nature Genetics*, 26, 358–361.
- Urbina, R. (1988). Los chonos en Chiloé. *Chiloé*, 9, 29–42.

- Urbina, R. (2007). El pueblo chono de vagabundo y pagano alzado a cristiano y sedentario amestizado. *Orbis incognitus: avisos y legajos del Nuevo Mundo: homenaje al profesor Luis Navarro García*, 1, 325–346.
- Vanek, D., Saskova, L., y Koch, H. (2009). Kinship and Y-Chromosome Analysis of 7th Century Human Remains: Novel DNA Extraction and Typing Procedure for Ancient Material. *Croat Med J*, 50(3), 286–295.
- Ward, G. K., y Wilson, S. R. (1978). Procedures for combining radiocarbon age determinations: a critique. *Archaeometry*, 20(1), 19–31.
- Wilder, J., Kingan, S., Mobasher, Z., Pilkington, M. M., y Hammer, M. (2004). Global patterns of human mitochondrial DNA and Y-chromosome structure are not influenced by higher migration rates of females versus males. *Nature Genetics*, 36(10), 1122–1125.
- Willuweit, S., y Roewer, L. (2013). Y Chromosome Haplotype Reference Database. Retrieved from <http://www.yhrd.org/>
- Willuweit, S., y Roewer, L. (2015). The new Y Chromosome Haplotype Reference Database. *Forensic Sci Int Genet*, (15), 43–8.
- Xue, Y., Wang, Q., Long, Q., Ng, B. L., Swerdlow, H., Burton, J., Skuce, C., et al. (2009). Human Y Chromosome Base-Substitution Mutation Rate Measured by Direct Sequencing in a Deep-Rooting Pedigree. *Current Biology*, 19, 1453–1457.
- Yang, N. N., Mazieres, S., Bravi, C., Ray, N., Wang, S., Burley, M. W., Bedoya, G., et al. (2010). Contrasting Patterns of Nuclear and mtDNA Diversity in Native American Populations. *Annals of Human Genetics*, 74, 525–538.
- Ye, J., Coulouris, G., Zaretskaya, I., Cutcutache, I., Rozen, S., y Madden, T. (2012). Primer-BLAST: A tool to design target-specific primers for polymerase chain reaction. *BMC Bioinformatics*, 13(134).
- Yesner, D. R., Ayres, W. S., Carlson, D. L., Davis, R. S., Dewar, R., González Morales, M. R., Hassan, F. A., et al. (1980). Maritime Hunter-Gatherers: Ecology and Prehistory. *Current Anthropology*, 21(6), 727–750.
- Zegura, S., Karafet, T., Zhivotovsky, L., y Hammer, M. (2004). High-Resolution SNPs and Microsatellite Haplotypes Point to a Single, Recent Entry of Native American Y Chromosomes into the Americas. *Molecular Biology and Evolution*, 21(1), 164–175.