



Estructura Genética y Barreras al Flujo Génico en las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo con el Método de Monmonier

Memoria para optar al título de Antropóloga Física

Autora: Josefa Guerra Spencer

Profesora Guía: Michelle de Saint Pierre

Profesor Tutor: Nicolás Montalva

Diciembre, 2019

Agradecimientos

En primer lugar, me gustaría agradecer a todos los voluntarios de las Comunidades Agrícolas por su hospitalidad, su tiempo y su confianza. Agradezco también al proyecto Fondecyt N° 11160402 “Cultural phylogenetics and coevolution of wealth inheritance and land tenure norms in agropastoralist communities” que hizo esta tesis posible.

Quisiera agradecer a los tutores de esta tesis, Nicolás Montalva y Michelle de Saint Pierre, por las sugerencias y comentarios, y por acompañarme con paciencia en todo este proceso. Agradecer también a Sandra Flores por toda su ayuda y colaboración.

Agradezco a mi familia, que con mucho afecto me ha apoyado siempre. En especial, le agradezco a mi mamá y mis hermanas, que me han enseñado que las mujeres somos más fuertes de los que nos hacen creer algunas veces. Quiero agradecer también a mis amigas, por los consejos, el tiempo, y la comprensión. Por último, le doy gracias además a Júlia por la compañía y por ayudarme en todo lo posible.

Tabla de Contenido

INTRODUCCIÓN	8
ANTECEDENTES	10
1. Estructura genética en poblaciones humanas	10
2. Genética del paisaje: Estructuración genética geográfica y el método de Monmonier	12
3. Apellidos como marcadores en estudios de genética de poblaciones	15
4. Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo	18
4.1. Origen	19
4.2. Ambiente	21
4.3. Subsistencia y propiedad de la tierra	23
4.4. Mirada desde la genética de poblaciones.....	26
MARCO TEÓRICO CONCEPTUAL	28
1. Agro-pastoralismo y ambiente	28
2. Diferenciación genética en poblaciones humanas y barreras al flujo génico	30
3. Estructuración genética poblacional y distancias genéticas en poblaciones humanas.....	32
4. Microsatélites	33
PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN Y JUSTIFICACIÓN	36
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	36
MATERIALES Y MÉTODOS	38
1. Muestra	38
2. Metodología	41
2.1. Recolección y manejo de datos	41
2.2. Análisis de datos	42
RESULTADOS	51
1. Caracterización de la muestra	51
1.1. Apellidos.....	51
1.2. STR.....	52
2. Apellidos y barreras al flujo génico de las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo.....	53

3. Microsatélites y barreras al flujo génico de las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo.	65
4. Barreras al flujo génico de las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo.....	73
DISCUSIÓN	77
CONCLUSIÓN	84
BIBLIOGRAFÍA	85
ANEXOS	96

Índice de figuras

Figura 1: Mapa topográfico de la región de Coquimbo mostrando CCAA (puntos rojos delimitados por líneas negras) y principales ríos (Fuente: Montalva 2015).....	23
Figura 2: Tamaño muestral de cada comunidad agrícola.....	39
Figura 3: Triangulación de Delauney (líneas verdes), teselación de Voronoi (líneas azules) y barrera al flujo génico (línea roja) (Elaboración propia).....	50
Figura 4: Apellidos más frecuentes en comuneros en nómina	51
Figura 5: Números de alelos por locus	52
Figura 6: MDS de matriz de distancias genéticas (Hedrick) de las CCAA según nivel de análisis	55
Figura 7: MDS de matriz geográfica de las CCAA según nivel de análisis.....	56
Figura 8: MCA de las CCAA según nivel de análisis	58
Figura 9: Barreras al flujo génico según método de Monmonier para todas las CCAA	62
Figura 10: Barreras al flujo génico según método de Monmonier para CCAA con más de 24 comuneros inscritos.	63
Figura 11: Barreras al flujo génico según método de Monmonier para CCAA con más de 45 comuneros inscritos.	64
Figura 12: MCA de CCAA muestreadas según nivel de análisis	66
Figura 13: MDS de matriz de distancias genéticas (<i>Rst</i>) de CCAA muestreadas según nivel de análisis	68
Figura 14: MDS de matriz de distancias geográficas de las CCAA muestreadas según nivel de análisis.....	69
Figura 15: Barreras al flujo génico según método de Monmonier en las CCAA muestreadas	71
Figura 16: Barreras al flujo génico según método de Monmonier en las CCAA muestreadas de Limarí y Choapa.	72
Figura 17: Barreras al flujo génico para valor máximo de umbral según método de Monmonier en CCAA para apellidos y STR.....	73
Figura 18: Barreras al flujo génico por default según método de Monmonier en CCAA para apellidos y STR.....	74

Figura 19: Barreras al flujo génico para valor mínimo de umbral según método de Monmonier en CCAA para apellidos y STR.....	75
Anexos 1: Matrices de distancia de apellidos de comuneros de la región según nivel de análisis	96
Anexos 4: Matrices de distancia de <i>Rst</i> para CCAA muestreadas.....	103
Anexos 5: MDS de matriz de distancias genéticas <i>G"st</i> y <i>Fst</i> de CCAA muestreadas según nivel de análisis	104
Anexos 6: Barreras al flujo génico de <i>G"st</i> y <i>Fst</i> según método de Monmonier en las CCAA muestreadas con threshold mínimo y máximo.....	104
Anexos 7: Barreras al flujo génico de <i>G"st</i> y <i>Fst</i> según método de Monmonier en las CCAA de Limarí y Choapa con threshold mínimo y máximo	104

Índice de Tablas

Tabla 1: Estadística descriptiva de comuneros en nómina	38
Tabla 2: 15 microsatélites autosómicos altamente variables de Powerplex 16 HS (Fuente: Montalva 2015)	40
Tabla 3: Estadística descriptiva de apellidos de comuneros en nómina	51
Tabla 4: Alelos más frecuentes para cada locus	53
Tabla 5: Alelos más frecuentes para cada locus según provincia.....	53
Anexos 2: Lista de orden geográfico de las Comunidades Agrícolas de Coquimbo	97
Anexos 3: Resultados permutación de tamaños de alelos de CCAA muestreadas con Spagedi (Hardy, 2004)	102

RESUMEN

La estructura genética de las poblaciones ha sido ampliamente estudiada desde la genética de poblaciones en un intento por aprehender la variación genética humana, pero también para comprender los procesos subyacentes que explican esta variabilidad. Si bien existen varios métodos que permiten estudiar estructuras genéticas, muchas veces la geografía – entendida no solo como distancia geográfica, sino que también como los hitos geográficos presentes en el ambiente que las poblaciones de estudio habitan – es una variable que queda excluida, al menos hasta recientemente. Algunos estudios anteriores habían señalado una posible estructuración genética de las Comunidades Agrícolas dadas por distancia geográfica (Montalva, 2014; Flores, 2018), que, en la presente tesis se pretende investigar incluyendo también los hitos geográficos de la región de Coquimbo. Para ello, se hizo uso del método de Monmonier, algoritmo matemático y geográfico que permite trazar barreras al flujo génico sobre la superficie terrestre. Esto resulta particularmente interesante dado que estas poblaciones son comunidades que han permanecido relativamente aisladas producto de los cordones montañosos que caracterizan la región de los valles transversales. A partir de datos genéticos – marcadores de STR – y apellidos de comuneros se elaboraron distintos mapas del paisaje genético de estas poblaciones. Finalmente se concluyó que no existe una estructuración genética geográfica evidente para las Comunidades Agrícolas de Coquimbo pero que sí existen barreras crípticas entre ellas. Se pudo constatar que existen barreras al flujo génico similares entre ambas líneas de evidencia, en particular, una barrera importante que divide de norte a sur la provincia de Elqui y Limarí, y barreras este-oeste en la comuna de Monte patria.

Palabras clave: *estructura genética, geografía, Monmonier, STR, apellidos, barreras al flujo génico, barreras crípticas.*

INTRODUCCIÓN

En el marco de la investigación del Proyecto Fondecyt No 11160402 “Cultural Phylogenetics and Coevolution of Wealth and Inheritance and Land Tenure Norms in Agro-pastoralist Communities” (Montalva, 2016), se propone investigar en la presente memoria las barreras al flujo génico de las Comunidades Agrícolas (CCAA) de la región de Coquimbo mediante el estudio de su estructuración genética. Para ello, se utilizará el método de Monmonier, con datos tanto de apellidos como de marcadores genéticos.

Las comunidades agrícolas de Chile son grupos de agro-pastores de ancestría mixta (Montalva, 2015), que se reconocen como propietarios de un terreno rural común que explotan y cultivan individualmente. Si bien su origen se remonta al periodo colonial, fueron reconocidas legalmente como tales en 1968 por el Decreto con Fuerza de Ley N° 5 del Ministerio de Agricultura (D.F.L. N°5). En la actualidad, existen 180 comunidades agrícolas que se distribuyen de manera desigual a lo largo del territorio. De estas, 178 se ubican en la Región de Coquimbo, y 2 en la Región de Atacama, abarcando en total una superficie aproximada de un millón de hectáreas (Ministerio de Bienes Nacionales, s.f).

Las comunidades agrícolas de la región de Coquimbo se ubican en la zona de los denominados valles transversales, que, tal como dice su nombre, se caracteriza por poseer cordones cordilleranos transversales entre la cordillera de los andes y la cordillera de la costa. Las CCAA comprenden solo el 5% de la población regional y ostentan el 25% de la tierra de dicha región (Schneider, 2006). Se han debido enfrentar históricamente a un ambiente difícil con escasas fuentes de irrigación, sequías, poca tierra disponible para el cultivo, y poca capacidad de carga ganadera (Morales, 2005). A pesar de todo pronóstico, han logrado perdurar en el tiempo y practicar tanto la agricultura de trigo y cebada, como también el pastoralismo de cabras y ovejas, extendiendo así las posibilidades de fuentes de ingreso de la comunidad (Alexander, 2008). Estas comunidades agrícolas han llamado la atención de algunos autores producto de su inherente particularidad, dada en gran parte, por su larga historia, su

sistema de manejo de la tierra indivisible y mixto, y por su propio sistema democrático interno (Gallardo, 2002).

Para la genética de poblaciones, estas comunidades tienen también otras características relevantes como, por ejemplo, su relativo aislamiento, consanguinidad, y bajo tamaño poblacional. Estos rasgos las hacen poblaciones idóneas para estudiar la relación entre estructura genética y geografía. Si bien en estudios anteriores (Acuña, 2000; Montalva, 2015; Flores, 2018), han señalado una posible estructuración genética dada por geografía, esta no ha sido estudiada en profundidad. Estudios de estructuración genética en poblaciones humanas suelen describir este fenómeno en términos de endogamia dentro de sus subpoblaciones y el grado de intercambio de genes entre ellas (Weiss, 1980). Esto se representa mediante distancias genéticas que suelen obedecer a factores socioculturales y/o geográficos denominados barreras al flujo génico. A pesar de que, la relación entre estos factores y la estructura genética ha sido estudiada, un elemento que usualmente no se toma en cuenta es el espacio geográfico que comparten las poblaciones de estudio. Justamente, esto es lo que permite hacer el método de Monmonier, pues detecta barreras al flujo génico en una zona geográfica determinada, incluyendo así la variable geográfica en el estudio de variación y diferenciación genética.

ANTECEDENTES

1. Estructura genética en poblaciones humanas

La genética de poblaciones ha intentado aprehender la variabilidad biológica desde la variación genética. Esta variación se traduce en cambios en las frecuencias alélicas dentro y entre poblaciones generando así estructuras genéticas particulares. Estudios de esta índole han contemplado investigaciones a través de relaciones filogenéticas entre poblaciones, distancias genéticas y sus respectivas barreras al flujo génico. En un principio, ayudaron a constatar que existen subdivisiones, que varían en magnitud, dentro de una misma población (Jorde, 1980). Si bien han sido de vital importancia para estudios de carácter evolutivo, también han tenido cabida en investigaciones forenses de identificación y en epidemiología (Berríos, 2014; Lao et al., 2008).

Los primeros estudios de este tipo describieron estructuras genéticas por medio de los grupos sanguíneos (Cavalli-Sforza & Feldman, 1973). De la mano del avance de la tecnología, y, con el manejo de la electroforesis, se comenzaron a utilizar posteriormente marcadores genéticos. En esta primera fase se asentaron las primeras aproximaciones sistemáticas con el fin de identificar y clasificar distintas poblaciones de acuerdo con su variación genética, y así, a su vez, dar cuenta de la variabilidad genética humana (Rosenberg, 2002). De este modo, se generaron coeficientes estadísticos que permitieron representar la diferencia genética en un solo número. Entre algunos de los primeros, es posible encontrar los estadísticos F de Sewall Wright (1943), que nos permiten determinar estructura poblacional mediante coeficientes de endogamia – *inbreeding* – en base a la correlación entre gametos aleatorios entre dos poblaciones (Wright, 1965).

A partir de los estadísticos F , surgieron también otros coeficientes de similitud y distancia. Muchos de ellos se basaron en los estadísticos F , pero los adaptaron para *loci* de alelos múltiples, y, para ser utilizados en un número cada vez mayor de *loci* (Meirmans, 2010). Entre algunos de los índices más comunes basados en los estadísticos F , se encuentra el de Nei (1965), Hedrick (1971), Slatkin (1995) y Jost (2008). Todos ellos trabajan

implícita o explícitamente con los conceptos de variación inter-poblacional e intra-poblacional, pero tienen enfoques distintos, calibraciones diferentes, toman en cuenta algunas fuerzas evolutivas por sobre otras y trabajan mejor en ciertos marcadores que en otros. Estas diferencias hacen que cada coeficiente se adapte mejor a ciertos objetivos de investigación. Aun así, en la práctica suelen entregar resultados similares cuando el número de muestras es apropiado (Meirmans, 2010). Vale decir que, existen también otros índices que no se basan en lo propuesto por Wright, fundados a partir de otras bases teóricas, como, por ejemplo, la distancia genética geométrica de Cavalli-Sforza (1967).

Asentados estos métodos numéricos, otras investigaciones comenzaron a estudiar los factores que inciden en la diferenciación entre poblaciones. De esta forma, se empezó a hacer uso del modelo de aislamiento por distancia (IBD) (Malécot, 1948), para incluir la variable geográfica como una posible explicación. Este modelo enfatiza el papel de la distancia geográfica en la determinación de las estructuras genéticas de la población (Boattini et al., 2007), a grandes rasgos establece que a mayor distancia geográfica existe una mayor distancia genética. Debido a que se demostró una correspondencia entre distancia geográfica y estructura genética en la mayoría de los casos, se comenzó a indagar también en la relación entre elementos geográficos (ríos, quebradas, montañas, etc.) y estructura genética (Barbujani, 1989; Rychkov et al., 1990). Por otro lado, otras investigaciones demostraron que no solo la geografía, sino que también elementos sociales y culturales tenían efectos en la estructuración genética de las poblaciones. Así, por ejemplo, (Fiorini et al., 2007) establece que la etnia – entendida en este estudio como una comunidad que comparte una religión, lengua, devenir histórico y espacio común – en contextos sociales determinados, tiene efecto en la diferenciación intra-poblacional. Por su parte, Valenzuela (1987;2011), realza el papel del factor socioeconómico, al demostrar que existe una estructuración socio-genética dada por estrato socioeconómico en Chile.

Lo anterior demuestra que existen distintos factores que inciden en la probabilidad diferencial de reproducción, y por defecto, en la estructura genética de las poblaciones y

subpoblaciones. Por un lado, tenemos factores geográficos, entendidos tanto como distancia y elementos propios de la geografía, y, por otra parte, factores socioculturales, como la etnia y el estrato socioeconómico, por mencionar algunos. Su identificación es relevante no solo porque permite caracterizar poblaciones, sino que también porque logra profundizar en fenómenos históricos, demográficos, socioculturales y evolutivos.

Tanto poblaciones grandes como poblaciones pequeñas o aisladas han sido de interés para estas investigaciones, pues hasta cierto punto toda población presenta algún grado de estructuración genética (Hartl, 1997). Sin embargo, las últimas son especialmente trabajadas dado que pueden considerarse un laboratorio natural (Rodríguez Díaz, 2010), debido a que suelen estar separadas por fuertes barreras al flujo génico que las mantienen aisladas, y, por tanto, difieren cultural y genéticamente de otras (Laland, 2010). El alcance del estudio de estas poblaciones estructuradas genéticamente ha sido descrito como una vía para observar la interacción de procesos evolutivos similares a los que han actuado a lo largo de una gran parte de la historia humana (Rodríguez Díaz, 2010), profundizar el conocimiento de procesos genéticos hasta ahora desconocidos, y facilitar el mapeo de genes con fines epidemiológicos.

2. Genética del paisaje: Estructuración genética geográfica y el método de Monmonier

Existen varios estudios (Lisa, 2007; Crossetti, 2008; Manni, 2008; Álvarez, 2010; Boatinni, 2007; 2011) que caracterizan una población analizando las relaciones entre subpoblaciones a través del estudio de sus distancias genéticas. Usualmente estas últimas guardan relación causal con barreras al flujo génico que pueden deberse a factores geográficos o culturales. Si bien anteriormente, se reducía la relación entre geografía y estructura genética a distancias geográficas mediante el uso del modelo de aislamiento por distancia, recientemente, se ha profundizado en el efecto de la geografía y factores geográficos o ambientales en la estructura y variación genética (Manel, 2003). Así se ha llegado a hablar de estructuración genética geográfica.

De lo anterior, se encarga una incipiente subdisciplina de la genética de poblaciones, la genética del paisaje (*genetic landscape*), que considera las características del paisaje para explicar estructuras genéticas (Holderegger & Wagner, 2008). Para esta subdisciplina la estructura genética está constituida, en primer lugar, por un tiempo y espacio específico, es decir, factores físicos y ambientales concretos, y, en segundo lugar, por procesos micro evolutivos, sean flujo génico, deriva génica y/o selección. Si bien la genética del paisaje es similar a la filogeografía, Garrido-Garduño (2013) plantea que la primera se diferencia al poner los procesos recientes o contemporáneos por sobre los históricos para estudiar la variación genética (Garrido-Garduño, 2013).

Entre uno de los objetivos más frecuentes de los trabajos en esta área, es posible encontrar la identificación de potenciales barreras al flujo génico. A partir de estos estudios se ha concluido que todas las características del paisaje influyen y afectan el flujo génico, pero que hay algunos de estos factores que son bastante más impenetrables que otros (Storfer, 2007). Entre ellos, podemos encontrar cadenas montañosas, caminos y cuerpos de agua (Garrido-Garduño, 2013). Pero también, la humedad del paisaje, la temperatura y otras tolerancias químicas propias del ambiente han sido enunciadas como posibles barreras (Storfer, 2007). Así se han diseñado diversos métodos que permiten identificar interrupciones del flujo génico en un espacio predeterminado a través de datos genéticos (Dupanloup et al., 2002; Mani et al., 2004; Geffen et al., 2004). Esta disciplina ha logrado establecer métodos de identificación de barreras crípticas que no eran detectables a través de otros métodos (Guillot, 2005; Coulon, 2006).

Entre los métodos más tradicionales para identificar relaciones genéticas entre las poblaciones, encontramos el análisis de componente principales (PCA), análisis de coordenadas principales (PCoA) y análisis de escalamiento multidimensional (Rodríguez-Díaz, 2010). Estos métodos representan la variabilidad genética en un espacio virtual correspondiente al gráfico creado por dichos métodos, y si bien permiten determinar la relación entre distancias genéticas y geográficas, no profundizan en los patrones específicos de variación de una variable determinada en el espacio bidimensional (Mani, 2004). De esta forma, dejan de lado completamente la variable

geográfica, y la noción de que finalmente los procesos de diferenciación génica también son afectados por la calidad del paisaje y no solo por distancia geográfica (Holderegger, 2006). Asimismo, suelen evidenciar solo correlaciones bastante altas, y no logran identificar patrones de cambio más graduales en el espacio (Palmé, 2003). En contraparte, los estudios enmarcados en la genética del paisaje utilizan herramientas genéticas y estadísticas para determinar, por un lado, el patrón genético espacial y, por otro, correlacionar aquello con el paisaje en cuestión y sus características geográficas.

El método de Monmonier es un método geométrico computacional basado en el algoritmo matemático de máxima diferencia de Monmonier (1973) que puede reconocer directamente patrones espaciales de la variabilidad biológica en una zona geográfica concreta, y, por tanto, permite evaluar la relación entre el espacio geográfico, hitos, accidentes, y la interrupción del flujo génico, a diferencia de los métodos que se mencionaron anteriormente. El software Barrier (Manni, 2004) emplea el algoritmo de diferencia máxima Monmonier para identificar barreras al flujo génico en un espacio geográfico determinado y la dirección de estas. Más aún, este puede identificar correlaciones menos obvias entre estructuras genéticas y espacio, a través de barreras ocultas que son resultado de flujo génico secundario en poblaciones previamente aisladas – barreras cripticas – (Palme, 2003). En el año 2018, en el programa R, se incluyó la función Monmonier dentro del paquete “adegenet” (Jombart, 2018), que entrega más libertad al usuario para hacer estos análisis e incluir otras decisiones estadísticas. El funcionamiento de este método se explicará con mayor detalle en la sección de metodología.

Este nuevo enfoque, a diferencia de otros, permite analizar conjuntos de poblaciones, y no solo poblaciones máximamente diferenciadas. Se puede aplicar a cualquier tipo de datos, no necesariamente de naturaleza biológica, como apellidos (Manni, 2004; Lisa, 2007; Mateos, 2014), por ejemplo, siempre y cuando sean computarizados como matrices de distancia (Manni, 2004). En su aplicación, este método ha permitido poner a prueba la hipótesis geográfica brindando buenos resultados tanto para datos genéticos como no genéticos – apellidos, morfología, etc. – (Lao, 2008; Fabra, 2009; Nelis, 2009;

Rodríguez-Díaz, 2010, 2017). E incluso, según Storfer (2007) ha visto que muestra barreras invisibles para otros métodos no espaciales, como STRUCTURE (Pritchard, 2000).

3. Apellidos como marcadores en estudios de genética de poblaciones

Los apellidos presentes en una población son el resultado de varios procesos históricos, culturales y sociales. Hasta cierto punto, esto los convierte en un símbolo de ancestría e identidad común que han servido para demarcar grupos diferentes tanto a nivel de familia como de etnia (Colantonio, 2003; Mateos, 2014). Existen distintas formas de herencia de apellidos, en algunos casos solo se traspasa el apellido del padre, e incluso las mujeres después de casarse toman el apellido del marido. También están los patrones de herencia matrilineales, que son más bien escasos, y, asimismo existen aquellos lugares donde ambos apellidos se heredan, perdiéndose el apellido materno en la segunda generación solamente. El conocer como se heredan los apellidos, y el estudio de sus distribuciones y frecuencias, permite investigar aspectos sociales de una población, pero también genéticos.

Existe un paralelo entre apellidos y genética que ha sido señalado y también estudiado. En principio, si los apellidos se mantienen dentro de los mismos grupos, es decir, no hay entrecruzamiento entre individuos de distintos grupos en el tiempo, las frecuencias de apellidos van a reflejar ciertos grados de aislamiento que tienen una clara correspondencia con la falta de diversidad genética (Mateos, 2014). Fue G. Darwin (1875) quien señaló por primera vez las potencialidades del uso de apellidos en estudios poblacionales. Esta idea se fue desarrollando de manera matemática a lo largo del siglo XIX, logrando así que los apellidos puedan ser utilizados para entregar información sobre la dinámica de la población, filiación, y su evolución en el tiempo (Lasker, 1985). Más concretamente, en el marco de las investigaciones genéticas, los apellidos han sido considerados como análogos a alelos de un locus, y la distribución y evolución de apellidos se puede analizar mediante la teoría de mutaciones neutrales en poblaciones finitas (Yasuda et al., 1974 en Weiss, 1980). De esta forma, se han utilizado los apellidos

paternos como equivalentes al cromosoma Y, pues usualmente solo los apellidos paternos se heredan y mantienen. Sin embargo, algunos estudios (Pinto-Cisternas, 1987) han agregado los apellidos maternos, analizando así cuatro en vez de dos apellidos.

Generalmente, se hace uso de apellidos para calcular el origen de alguna población, coeficiente de endogamia de una población y/o estudiar estructuración poblacional. Esto se ha hecho a partir del concepto de isonimia que corresponde a la frecuencia de matrimonios entre personas con un mismo apellido (Crow, 1965). La primera fórmula que se estableció para este tipo de estudios fue creada por Crow y Mange (1965), en la que solo se hace uso solo de pares idénticos de apellidos. Estos autores, establecen que la tasa de isonimia indica la misma cantidad de endogamia en la población, independiente del grado de consanguinidad del matrimonio. Este índice, sin embargo, no consideró que muy pocas poblaciones tienen matrimonios entre personas con el mismo apellido, y que incluso en las comunidades más pequeñas esto es un fenómeno poco frecuente, por lo que analizar pares de apellidos idénticos no resultó ser muy informativo (Colantonio, 2003).

Lasker y Kaplan (1985), identificaron el problema anterior y generaron un nuevo coeficiente que incluye todos los apellidos de la población y no solo aquellos pares repetidos. En cuanto al cálculo de este, es bastante similar, en el sentido que utiliza los pares de apellidos – esta vez, no solo los pares idénticos – para medir el grado de endogamia de la población y de la relación existente entre diferentes poblaciones o subpoblaciones. En general, tiene como supuesto que mientras mayor sea el número de apellidos en común y mayor sea la similitud de su distribución, mayor será la relación existente entre dos poblaciones (Lasker, 1985). Varios estudios han dado cuenta de la efectividad de este coeficiente (Pinto-Cisternas, 1985; Barrai, 1996; Rodríguez-Larralde, 1998; Bronberg et al., 2009), especialmente en su posterior adaptación como coeficiente de distancia – *dissimilarity* – por Rodríguez-Larralde (1998).

Por otro lado, el coeficiente de Hedrick (1971) fue reformulado por Weiss (1980) para su aplicación en estudios con apellidos – el coeficiente de Hedrick es usualmente utilizado para datos genéticos –, y también trabaja bajo el concepto de distancia entre poblaciones. La diferencia más importante con el índice anterior es que este último calcula frecuencias alélicas, mientras que, Hedrick, calcula las frecuencias genotípicas. Una gran ventaja de este índice por sobre el coeficiente de Lasker, es que se puede utilizar en poblaciones con distinto número, algo en lo que ha fallado la aplicación de Lasker (Weiss, 1980). Este coeficiente a pesar de no ser tan popular como el descrito anteriormente, también ha traído buenos resultados, especialmente en poblaciones particularmente pequeñas y aisladas (Pettener, 1998; Rodríguez-Díaz, 2010; Boattini et al., 2007).

En este tipo de estudios es también de utilidad cuantificar la diversidad de apellidos en una población y el índice de migración, aparte de la distancia entre las poblaciones en estudio. Para lo primero, se ha aplicado en varias investigaciones el α de Fisher (Fisher, 1943), que al igual que el coeficiente de Hedrick, fue acuñado especialmente para su uso en genética, y después reformulado para este tipo de trabajos. Mientras más baja sea esta medida de diversidad más alta será la endogamia. En el segundo caso, para ver flujo génico entre poblaciones, se usa más bien el v de Karlin McGregor (Karlin and McGregor, 1967) que es 0 cuando todos los individuos tienen el mismo apellido y 1 cuando la diversidad es máxima, es decir, todos los apellidos son diferentes.

Estas investigaciones se han llevado a cabo en varios niveles de organización: países, regiones, y también de etnia. Existen varios estudios a nivel nacional, especialmente para países europeos, y, en menor medida, latinoamericanos (Barrai et al. 1997; Rodríguez-Larralde et al., 1998; Rodríguez-Díaz et al., 2017). Estas investigaciones han permitido constatar que en Sudamérica hay una mayor incidencia de la distancia geográfica sobre las distancias genéticas en comparación con Europa. Un estudio hecho en Chile, (Barrai et al., 2012) demostró a partir del índice de Lasker que efectivamente existe una correlación entre distancia genética y distancia geográfica, especialmente a nivel de regiones. Otro resultado interesante fue el valor de α de Fisher que arrojó a nivel nacional

un valor de 309, considerado bajo en comparación a otros estudios en Europa, pero simultáneamente, parecido a los valores que arrojan estudios similares en España y otros países sudamericanos hispanohablantes. Se piensa que esto se debe al reducido número de apellidos españoles que existe en el mundo, más que a una reducción en diversidad genética de la zona propiamente tal. Entre otros de los resultados más relevantes de Barraí (2012), está el bajo valor de α de Fisher de la región de Coquimbo ($\alpha = 124$), que se posiciona como el menor a nivel nacional. Vale decir que el valor de α de esta región es parecido, e incluso menor, al valor entregado para Chiloé ($\alpha = 125$), que, al ser una isla, se espera valores bajos para este coeficiente. Como medida comparativa se tiene también a Santiago, ciudad central y más grande de Chile, con un α de Fisher = 307.5. Para los valles de la región de Coquimbo se obtuvieron valores bajos también; Choapa $\alpha = 113.3$, Limarí $\alpha = 76.9$, y Elqui $\alpha = 140.2$. Estos datos se condicen también con los obtenidos por Montalva (2015), donde también se obtuvieron valores bajos de α para las CCAA estudiadas.

A pesar de que se ha demostrado que el uso de apellidos pueden ser una buena aproximación para estudiar aspectos genéticos y poblacionales, se ha notado que pueden sobreestimar la relación inter-poblacional (Rudan, 2000). Por ello, resulta conveniente su comparación con otro tipo de marcadores moleculares, como es aquí el caso. En algunos estudios se ha intentado ver su relación con el cromosoma Y (Jobling, 2001; Graf, 2010; Larmuseau, 2012), ADN mitocondrial (Zlojutro et al., 2009), y también, marcadores autosómicos (Lisa, 2007). En muchos de estos casos se demostró congruencia entre las estructuras reflejadas por apellidos y marcadores moleculares.

4. Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo

Las comunidades agrícolas del norte semiárido son definidas legalmente como comunidades que históricamente han basado sus economías en una mezcla de trashumancia del pastoreo de cabras y ovejas, y, producción agrícola, practicando entonces una economía de subsistencia agro-pastora. Son comunidades con poblaciones demográficamente pequeñas y con baja inmigración que se encuentran

relativamente aisladas geográficamente. Si bien, suelen asociarse a sistemas comunitarios de tenencia de tierra, Gallardo (2002) sugiere que es más acertado referirse a ellas como sistemas semi-comunitarios, más cercanos a la realidad medieval inglesa y los Alpes suizos que a los sistemas comunitarios americanos.

4.1. Origen

Para entender el origen de las comunidades agrícolas es fundamental hablar del origen mismo de la propiedad y de la tenencia de la tierra en Chile, y, para ello, es necesario remontarse al periodo colonial. Tras el descubrimiento de América en el siglo XVI y la fundación de la sociedad colonial chilena, se instauraron nuevas instituciones como las mercedes de tierra y la encomienda que, según varios autores, son el punto de origen de la estructura de la tenencia de la tierra en Chile.

Las mercedes de tierra fueron terrenos que la Corona Española concedió a modo de retribución a oficiales españoles de alto rango (Vitale, 2009), por lo general se situaron en buenas áreas de cultivo, y cercanas a las nacientes ciudades coloniales. Por otro lado, la encomienda fue una institución que se instauró con el reconocimiento de los indios americanos como súbditos legítimos del monarca español, y si bien tenía como objeto velar por los derechos de los pueblos nativos, se estableció finalmente como un medio legal que permitió la explotación de la fuerza de trabajo indígena (Salazar, 2000). La importancia de estas dos instituciones radica en que se convirtieron en los primeros mecanismos para acceder a la tierra. Las mercedes de tierra se constituyeron como el primer mecanismo legal para este fin, mientras que, la encomienda se configuró como un medio análogo a través de la práctica. Si bien esta última no dio derecho a la propiedad de la tierra – a diferencia de las mercedes –, si proporcionó derechos sobre las poblaciones locales que les habían sido encomendadas, facilitando así la apropiación indirecta de estas tierras (Gallardo, 2002). Con el tiempo, estos terrenos conocidos como mercedes comenzaron a acumularse en las manos de unos pocos. Esto dio lugar a grandes extensiones de tierra de carácter privado, que se conocieron bajo el nombre de latifundios o haciendas. Para que esto ocurriese, ya consolidada la tierra como propiedad

privada, la institución del mayorazgo fue esencial, pues permitió la transferencia indivisible de los bienes. Así fue como se conservó el poder económico, y también político, dentro de las mismas familias.

En este escenario colonial que dio origen a la propiedad privada, es necesario aclarar cómo surge un sistema de tenencia comunal de la tierra en el Norte Chico, y como solo algunas de aquellas propiedades de la zona se convirtieron en comunidades agrícolas. Existen varias hipótesis – resumidas aquí por Gallardo (2002) – de cómo se constituyeron las comunidades agrícolas como tal. En primer lugar, Castro y Bahamondes (1986), establecen que el origen de este particular sistema de tenencia de tierra surge tras el deterioro de los suelos y el abandono de los mercederos de tierras, por lo que los peones e inquilinos que trabajaban allí tuvieron que ingeniarse un nuevo sistema laboral. Santander (1993), por su lado, sugiere que esto tiene un origen colonial pero basado en un sistema prehispánico de las comunidades locales y castellano, traído por oficiales españoles de aquella zona de España. Finalmente, Gallardo (2002), propone que, a causa de las adversidades ambientales y la escasez de trabajadores en la zona, se reemplazó el mayorazgo por un nuevo sistema de multigenitura indivisible, que originó finalmente la tenencia comunal de los derechos de propiedad sobre la tierra.

Si bien estas hipótesis¹ apuntan a distintas causas de origen, existen elementos comunes y recurrentes en ellas que se entrelazan con sus respectivas tesis. El primero corresponde a la consolidación de la hacienda como institución económica, y su posterior partición en terrenos más pequeños, tras la crisis minera del siglo XVIII. El segundo elemento por rescatar es el clima seco y la geografía de la zona en cuestión, lo que se comentará en la siguiente sección.

¹ Para mayor detalle revisar Gallardo, G. (2002). *Communal Land Ownership in Chile: The Agricultural Communities in the Commune of Canela, Norte Chico (1600-1998)* (International Land Management Series). Aldershot: Ashgate

A pesar de que el origen de estas comunidades se puede trazar hasta la colonia, legalmente solo son reconocidas en el año 1968 con el Decreto con Fuerza de Ley N° 5 (DFL N° 5) bajo el alero del Ministerio de Tierras y Colonización, actual Ministerio de Bienes Nacionales. En este decreto, se desarrollan aspectos regulatorios generales de estas comunidades, referidos a derechos, organización, restricciones y limitaciones, entre otros (Wilkins, 2014). Actualmente, se rigen bajo un marco legal mejorado que se ilustra en la Ley 19.233 de 1993 (Ministerio Bienes Nacionales, s.f). No obstante, las distintas comunidades tienen distintas formas de hacer regir estos reglamentos.

4.2. Ambiente

La cuarta región se caracteriza por poseer cordones de cordillera que la cruzan transversalmente, estos se encuentran entre la cordillera de los Andes al este y la cordillera de la costa al oeste. Aquí la cordillera de los Andes alcanza una altura máxima de 6.252 metros, y va decreciendo hacia el sur (Biblioteca del Congreso Nacional, s/f). Los cordones transversales entre dichas cordilleras dividen la región en los denominados valles transversales. Son tres los ríos principales que cruzan esta zona, Elqui, Limarí y Choapa, que dan, a su vez, el mismo nombre a sus valles. Esta región tiene un número total de habitantes de 757.586, de los que la mayor parte habita en las ciudades costeras (81%) (Biblioteca del Congreso Nacional, s/f). Más al interior, en la zona de los valles transversales, se localizan las comunidades agrícolas, que ocupan los sectores de menor productividad agrícola de la región. Su ubicación las ha mantenido relativamente aisladas, especialmente en el pasado, ya que no permitió sino hasta recientemente, la conectividad mediante caminos.

De acuerdo con informes de la comisión nacional de riego del gobierno de Chile – llevados a cabo por Santander (2003) –, es un sector con buen clima para la actividad agrícola, sin embargo, la escasez de agua y la poca seguridad de riego reducen las posibilidades de desarrollo productivo, al no contar con el recurso hídrico en la cantidad y oportunidad demandada por los cultivos (Santander, 2003). Hay que tener en cuenta que las precipitaciones en esta región tienen una estacionalidad invernal y una marcada

amplitud interanual, que va desde los 100 mm a los 300 mm. Esto ha tenido como consecuencia varios estudios y proyectos que conformen medidas de adecuado manejo de los limitados recursos hídricos (Santander, 2003). La escasez de agua se agudiza especialmente en un país donde se privatiza el derecho al agua, tanto en su acceso como en su uso (Schneider, 2014).

La desertificación que sufre esta zona - 92% de la superficie regional – es una respuesta a la falta del recurso hídrico, pero también a la erosión de los suelos. Esto último, se debe en gran parte a causas naturales, pero Peralta (1978) también lo relaciona con la intensa actividad minera, tala, siembra y sobrepastoreo que comenzaron en la era colonial (citado en Flores et al., 2012). Si bien existe presencia de importantes cursos de agua – ríos Elquí, Limarí y Choapa – que contribuyen a la existencia suelos de alta calidad, existe también una fuerte erosión y degradación de estos, que dificulta su explotación y promueve, por tanto, la pérdida de los mismos. Las zonas que habitan las comunidades agrícolas – cercanas al 25% de la superficie regional – son, de hecho, los terrenos más afectados por la erosión. Según estudios actuales sobre el estado de los suelos, los ganados sobrepasan la capacidad de carga por hectárea recomendada – en un 263% – contribuyendo aún más al avance de este fenómeno (Flores et al., 2012).

El clima seco y la geografía del norte chico son factores relevantes para entender el surgimiento y consolidación de estas comunidades, en especial, si se piensa en cultura y ambiente como conceptos interconectados. Según Gallardo (2002), la existencia de pocas tierras arables y bien irrigadas explicaría el cercamiento de estas para la agricultura y el afianzamiento de los demás terrenos como áreas designadas para la actividad ganadera. Así, habría surgido la propiedad privada y colectiva respectivamente. De esta forma, el ambiente favoreció ciertos sistemas de subsistencia, pero fue mediante el establecimiento de un sistema social que estas se mantuvieron y reprodujeron. Para Alexander (2008) otro fenómeno que pone en manifiesto la relación entre cultura y ambiente es el bajo tamaño poblacional de las comunidades. De acuerdo con este autor, este entorno, al *requerir* densidades de población baja, ha condicionado el bajo tamaño de las poblaciones pasadas y actuales que habitan esta región, y propone entonces que

la alta emigración es un mecanismo para este fin. Este tema, y, específicamente, la relación existente entre medio ambiente y sociedad se discutirá más adelante.

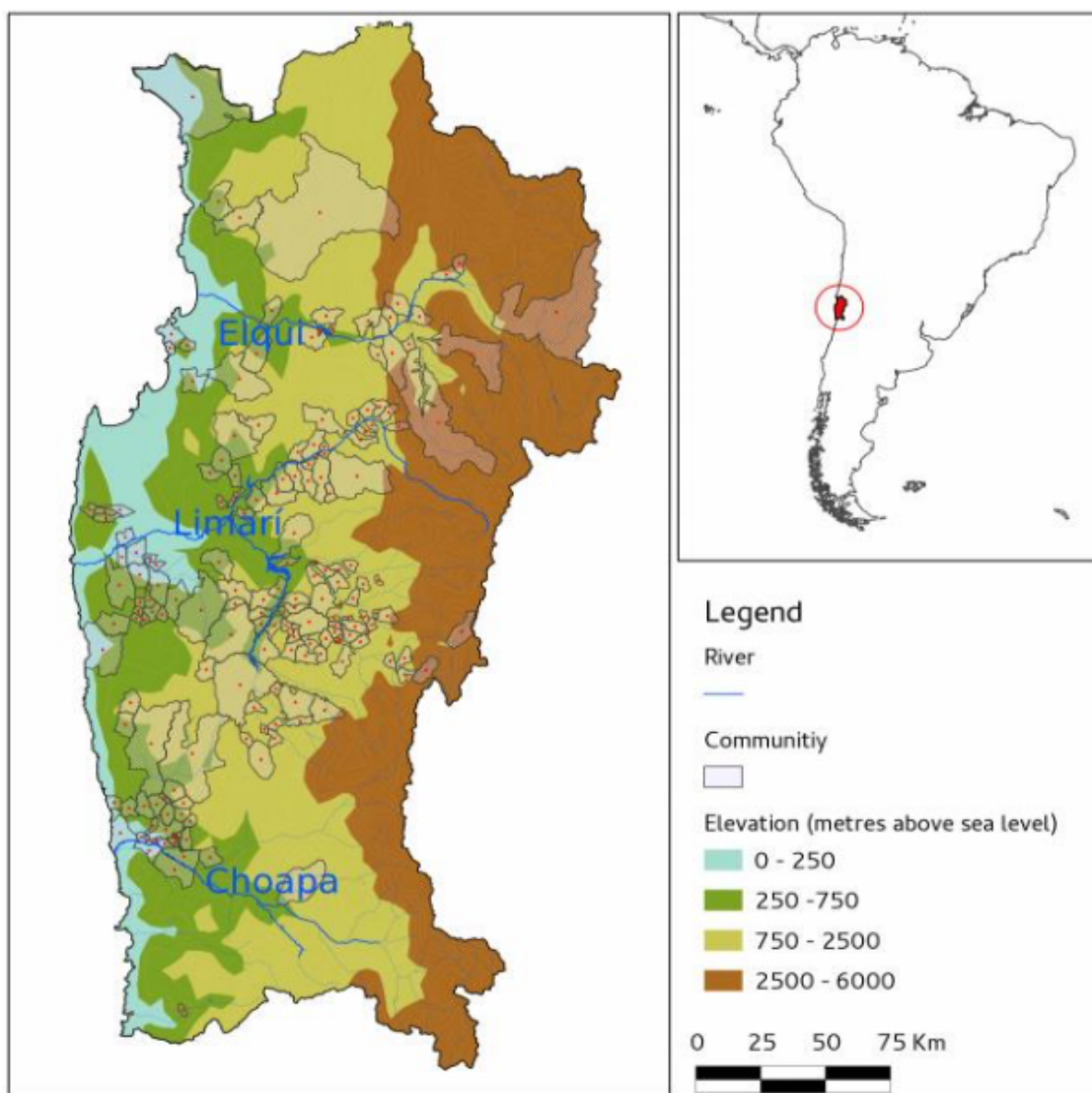


Figura 1: Mapa topográfico de la región de Coquimbo mostrando CCAA (puntos rojos delimitados por líneas negras) y principales ríos (Fuente: Montalva 2015)

4.3. Subsistencia y propiedad de la tierra

En cuanto a las estrategias que caracterizan a estas comunidades podemos destacar la existencia de una idea de propiedad de la tierra que transita entre lo comunal y lo privado,

varias formas de asistencia mutua y de redistribución de excedentes, estructuras democráticas para la toma de decisiones, estrategias domesticas combinadas con producción de subsistencia, pastoralismo, y, por último, integración regional del mercado y trabajo pagado (Burke, 2010). Lo anterior, se evidencia en tres formas principales de propiedad de la tierra y de producción que se describirán a continuación.

En primer lugar, está el pastoreo en campos colectivos no cercados, que son los espacios de mayor extensión en la comunidad –entre 80-90% de las tierras totales de la comunidad–. Esta es una de las estrategias productivas y económicas más importantes dentro de estas comunidades. Las cabras son el animal más común (72%) seguido de las ovejas (15%), mientras que en pocas comunidades se encuentra ganado bovino. La crianza de estos animales se destina a la producción de queso, más que a la de carne o cuero. Sin embargo, hoy estos espacios colectivos han ido perdiendo terreno en algunas comunidades por varias razones – construcción de caminos, venta de terrenos, cercamiento de tierras, etc. –. Tradicionalmente, la tenencia de estos animales se relacionaba con el pastoralismo trashumante que hoy en día se ve dificultado por varias razones, entre ellas la estandarización de la producción de quesos por la SEREMI de salud (Alexander, 2008). La trashumancia, está intrínsecamente asociada con la movilidad y las condiciones ambientales, pero, actualmente, muy pocas personas lo practican.

También se practica la agricultura en hijuelas y de secano. Primeramente, las hijuelas son islotes de tierra de propiedad privada que son arables y cuentan con una fuente de irrigación. Estas son, en su mayoría, goces singulares – sin título de dominio – que posee cada comunero y están destinadas más que nada a uso doméstico. Si bien por ley se dictamina que solo los comuneros se encuentran en posesión de hijuelas, y, solo ellos tienen derecho a voto – equivalentes al número de hijuelas en posesión – dentro de la comunidad (Wilkins, 2014), se ha visto que, en la práctica, cada Comunidad Agrícola tiene sus propias formas de hacer cumplir lo dictado por la ley, y dependen en parte, de los estatutos de cada una de ellas. Debido a que se pueden heredar derechos del lado de la madre y del padre, es posible encontrar personas con más de un derecho, y, por

tanto, con más de un derecho a voto. A pesar de ello, por ley, el máximo de derechos que un comunero puede acumular corresponde al 3% del total del número de derechos en la comunidad (D.F.L. N°5). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, en la práctica se ha visto que esto varía bastante de comunidad en comunidad. En algunas, por ejemplo, una sucesión de hijos hereda tanto el derecho de comunero como también de tierra, y entre los hermanos eligen al representante de ese derecho. Asimismo, en algunas comunidades los comuneros solo pueden tener un derecho a voto, sin importar que se tenga más de un derecho de propiedad. En la práctica, y refiriéndonos a la herencia de los derechos de comuneros, se ha visto que estos se heredan, en su mayoría, y en orden de preferencia, a los conyugues, a los hijos mayores, o bien a los hijos que viven y trabajan en la propiedad, sin importar su género.

Por otro lado, la agricultura de secano se practica en segmentos de tierra de uso temporal e individual llamados lluvias. Reciben el nombre de lluvias ya que, a diferencia de las hijuelas, solo tienen como recurso hídrico las lluvias, y, por tanto, dependen de ellas para cultivar. Suelen cosechar aquí trigo o cebada, bien para la venta o para alimentar animales. El acceso a ellos por partes individuales depende de la aprobación de los comuneros, quienes pueden votar a favor o en contra. En este sentido, es necesario aclarar que existe una asamblea de comuneros, en donde se resuelven los distintos temas acerca del uso del suelo del territorio comunitario, desde la ocupación física de una familia, como el derecho a pastoreo (talaje), principalmente de cabra, entre múltiples otros temas (Schneider, 2006).

Otras estrategias de subsistencia que se mencionan en la literatura son el trabajo temporal fuera de la comunidad (emigración temporal) y la emigración permanente. Normalmente, las personas jóvenes dentro de estas comunidades son las que más emigran, por razones de estudio o bien de trabajo, reduciendo así el tamaño de las poblaciones, y aumentando la edad promedio de estas. A pesar de que, por lo general, se puede percibir la emigración como evidencia del fracaso del manejo colectivo de tierra (Burke, 2010), Alexander (2008) propone que, en este caso, es más bien una

demostración exitosa de la capacidad que tienen de desarrollar instituciones sociales que promueven la estabilidad ambiental.

4.4. Mirada desde la genética de poblaciones

Existen algunos estudios que han intentado caracterizar genéticamente estas poblaciones y complementar la historiografía. En primer lugar, Acuña (2000) mediante análisis de marcadores proteicos reveló que estas comunidades tienen un modelo tri-híbrido de ascendencia –amerindio, europeo y africano –. Esto es interesante ya que si bien Gallardo (2002) y otros autores con ella (Santander, 1993; Castro y Bahamondes, 1986), plantean que el origen de estas comunidades se encuentra en dos grupos principales, amerindios y españoles (europeos), es necesario tener en cuenta otros datos históricos que avalan la presencia de africanos y afrodescendientes en la región (Arre, 2008).

Un estudio más reciente (Montalva, 2015) con marcadores moleculares, también reveló una ancestría mixta, proveniente mayormente de grupos europeos y amerindios, pero también africano en menor medida. Estos, tienen proporciones variables de asignación de un grupo y otro. Esta última investigación, mostró además que todas las poblaciones tienen algún grado de consanguinidad. Asimismo, estudió la heterocigosidad dentro de estos grupos, demostrando que no hay diferencias significativas entre la heterocigosidad observada y esperada para 15 STRs autosómicos, exponiendo valores en equilibrio de Hardy-Weinberg. Y, por último, dio cuenta de una estratificación poblacional para marcadores, no representada al usar marcadores de ancestría (AIMs), quizás porque las comunidades reflejan diferencias geográficas recientes en ancestría, que pueden ser, probablemente, producto del alto parentesco en las localidades (Montalva, 2015).

En conclusión, podemos ver que existen varios aspectos de estas poblaciones que son claves para el estudio de estructuración genética, barreras al flujo génico y geografía. Primero, su bajo tamaño demográfico. Segundo, su aislamiento. Tercero, la consanguinidad existente. Cuarto, la práctica de la trashumancia – dada la movilidad –,

y, por último, la baja inmigración hasta tiempos recientes y la alta emigración que afecta hoy a estas comunidades.

MARCO TEÓRICO CONCEPTUAL

1. Agro-pastoralismo y ambiente

El agro-pastoralismo es un modo de subsistencia que se caracteriza generalmente por combinar formas de agricultura y sedentarismo con pastoreo y movilidad (Kamuanga et al., 2008). Si bien es posible encontrar comunidades agro-pastoras en varios lugares y continentes, suelen habitar zonas de baja productividad agrícola, usualmente tierras degradadas y áridas con cantidades de lluvias anuales menores a los 400 milímetros (Niamir-Fuller, 1999). También, se reconoce una tendencia general a ser constantemente desfavorecidas por los respectivos gobiernos centrales, quienes favorecen otros modos de producción (Johnson, 1993). Esto último es particularmente importante pues hace a estos grupos más vulnerables a las condiciones ambientales y promueve así ciertas respuestas culturales que permiten hacerle frente, como por ejemplo, la propiedad comunal y la acción colectiva.

Diferentes autores suelen asociar la organización y métodos de subsistencia de las poblaciones con el ambiente. En particular, para las comunidades agro-pastoras esta relación es bastante trabajada, e incluso se las ha propuesto como una consecuencia inherente del ambiente inhóspito que habitan. Así lo plantea, por ejemplo, Kamuanga (2008), al establecer como causa de la emergencia del pastoralismo en ciertas zonas de Sahel y Sudán la sucesión de crisis climáticas entre los años 1970 y 1980. No obstante, este tipo de afirmaciones refleja una visión binaria y, por tanto, no unificadora de medio ambiente y cultura. Vale aclarar que el medio ambiente es lo *dado*, como también es lo construido en sociedad, y, por lo mismo, también está mediado por la cultura (Santamarina, 2008). Esto, por ningún motivo, quiere decir que el ambiente no tiene ningún efecto en las sociedades, pues sin duda lo tiene, sin embargo, este efecto dependerá también de la percepción que se tenga de él dentro de la comunidad. Una vez percibido un efecto ambiental como un *problema* se inicia una respuesta cultural a través de mecanismos sociales que intentan aliviar escenarios de hostilidad o variabilidad ambiental, pero, solo porque el aparataje social lo permite (Urquiza, 2015).

Ciertos autores conceptualizan este fenómeno como resiliencia (Adger 2000; Gallopin, 2006, Little, 2014).

Entre algunas de las características más trabajadas de este tipo de comunidades están la trashumancia, la propiedad comunal y también la acción colectiva (McCay, 1993; Ostrom, 2007), aspectos que también son observables desde el concepto de resiliencia. Primeramente, la trashumancia se establece como una actividad recurrente en este tipo de comunidades, y que está intrínsecamente relacionada con el entorno de las sociedades que lo practican. Si bien esta actividad refleja en parte una relación entre medio ambiente y sociedad, es necesario comprender que esta relación no es unidireccional, pues los seres humanos también ejercen un impacto sobre sus entornos, los alteran, y, en el proceso son a la vez afectados por las fuerzas ambientales (Milton, 2001). Se establece que la baja estabilidad ambiental, poca lluvia, o muchas veces la baja calidad de los suelos hace útil esta práctica para mantener el ganado, pero a su vez requiere que los pastores sean flexibles y móviles (Little, 2014).

La propiedad común se relaciona directamente con el agro-pastoralismo y las condiciones naturales adversas, a pesar de que no solo se confina a ellas. De acuerdo con Ostrom (1990), esto es así en varias comunidades agro-pastoras ya que los bienes comunes, como la tierra, por ejemplo, son una forma de lidiar con la hostilidad del ambiente, esto por el alto costo o bien dificultad que implica dividirlos y excluirlos. Por su lado, Niamir-Fuller (1999) reconoce también una alta relación entre ambiente y tipo de propiedad, señalando que cuanto más seco es el ecosistema, mayor posibilidad de encontrarse frente a sistemas de propiedad colectivos, y a gestiones comunitarias de los recursos naturales. Según Meinzen-Dick (1999), esto último no es raro pues los derechos de propiedad comunes o propiedad colectiva suelen incentivar y reforzar la acción común. La acción colectiva que es mantenida en el tiempo generalmente incluye también varias reglas, normas y estructuras para la toma de decisiones dentro de esa comunidad. En el caso del manejo de los recursos naturales, esto podría incluir reglas sobre el uso – o abstención de uso – de un recurso, así como también procesos para adquirirlos en primer lugar – formas de herencia –, y monitorear, sancionar y resolver disputas (Ostrom

1992). En este sentido, se trabaja colectiva y socialmente para establecer un acceso a los recursos naturales del entorno.

Hasta cierto punto los postulados de la antropología ecológica, y, en particular la idea que ser humano y medio ambiente están siempre en constante interacción y constitución (Milton, 2001; Steward, 1949) se pueden relacionar con la genética del paisaje. Primeramente, esta idea de un sistema integrado que incluye por un lado sistema sociales y ecológicos a la vez se denomina SES (Gallopín, 1991 en Gallopin, 2006). Por su lado, la genética del paisaje, al tener como unidad metodológica el individuo y mirarlo en relación con su ambiente para estudiar estructuras genéticas, entiende que están en constante interacción, y también indaga en el proceso de constitución de estas entidades. En este sentido también se puede decir entonces que trabaja hasta cierto punto bajo la idea de sistemas integrados.

2. Diferenciación genética en poblaciones humanas y barreras al flujo génico

Aunque se sabe que las poblaciones humanas difieren entre ellas, la variabilidad que las caracteriza es realmente reducida; de hecho, a nivel molecular, la diversidad genética es menor entre los humanos que en cualquier otro primate (Capocasa, 2013). Sin embargo, las poblaciones naturales humanas han demostrado tener más variación genética de lo que se pensaba en un principio (Berríos, 2014). La población es, para la genética de poblaciones, la unidad evolutiva, y se define como un grupo de individuos que pertenecen a la misma especie y que coexisten en el tiempo y el espacio, compartiendo un acervo genético común, que se transmite mediante apareamiento aleatorio, o lo que es lo mismo, panmixia. Esto usualmente recibe el nombre de población mendeliana, y asume en parte que dicha población es homogénea, o lo que es lo mismo, que no esté segmentada (Mateos, 2014). No obstante, en la realidad este tipo de poblaciones son difíciles de encontrar, más aún en poblaciones humanas, puesto que existen distintos fenómenos – que se comentarán a continuación – que modifican la probabilidad de reproducción entre los distintos individuos de un mismo grupo.

Una de las causas de estas discontinuidades genéticas son las denominadas barreras al flujo génico, ya que como lo sugiere su nombre, impiden el flujo génico entre poblaciones. El flujo génico, a veces llamado migración, es el movimiento de alelos o intercambio genético dentro de las poblaciones como resultado de un apareamiento exitoso entre individuos (Crispo, 2011). Las barreras pueden reducirse a las tres más frecuentes: La primera corresponde al aislamiento por distancia, en donde, se establece que existe una asociación positiva entre la distancia geográfica y la distancia genética de las poblaciones (Boattini, 2007). En segundo lugar, están los factores geográficos, en el que las barreras físicas o geográficas estarían impidiendo el flujo génico entre grupos, y posiblemente recluyendo a un grupo humano en un ambiente particular (Vitart, 2006). En tercer lugar, las poblaciones humanas, poseen diferentes rasgos culturales, como el idioma, etnia y religión, por mencionar algunos, que median la reproducción promoviéndola o inhibiéndola, actuando como barreras al flujo génico también (Rudan, 2006). Esto último refleja la constante comunicación en la que permanecen cultura y biología.

Producto de todo ello, Jobling (2004), propone definir poblaciones humanas como aquellos grupos que habitan un mismo espacio – y, por ende, existe contacto entre individuos – que hablan una misma lengua – y por lo mismo se pueden comunicar – y que también comparten una cultura, etnia o religión – ya que se ha visto que dos individuos tienen más probabilidades de reproducirse si comparten una historia o valores comunes –. El cumplir o no con estas tres características primordiales generan una probabilidad diferenciada de apareamiento, que recibe el nombre de apareamiento selectivo o no aleatorio, y que es, por supuesto, opuesto a la panmixia, que corresponde al apareamiento azaroso. Sin embargo, la diferenciación genética se debe a más que solo falta de panmixia, se debe también a la acción de las demás fuerzas evolutivas y la mantención en el tiempo.

Las subpoblaciones son un resultado de la diferenciación genética, pues, finalmente, son las variaciones en las frecuencias alélicas, y el patrón de estas variaciones, lo que nos permite distinguir grupos. Si bien el proceso de diferenciación genética aumenta la

distancia que existe entre dos poblaciones (Nei, 1972), también disminuye la variación genética que hay dentro de cada población (Wahlund, 1928). De todas formas, es necesario mencionar que, recientemente, la variación genética se ha intentado aprehender menos como uno proceso de diferenciación genética que define claramente subpoblaciones o grupos distintos – *clusters* –, y, más como variaciones graduales que dan paso a lo que se conoce como *clines* (Lawson Handley, 2007). La genética del paisaje ha ayudado a estudiar *clines* al incluir otras dimensiones de la variable geográfica que el modelo de aislamiento por distancia no incorpora (Manel, 2003). Así, ha permitido identificar barreras crípticas, interrupciones de flujo génico que se dan de manera gradual en poblaciones.

3. Estructuración genética poblacional y distancias genéticas en poblaciones humanas

Una estructura genética es la frecuencia alélica que describe a una población en particular. Dentro de una población predefinida puede haber también otros patrones de variación de frecuencias alélicas que demarcan subdivisiones internas. La interrupción que causan barreras en el flujo génico de dos poblaciones o subpoblaciones genera estas diferencias en las frecuencias alélicas. Se puede hablar de estructuración genética cuando es más probable que dos individuos aleatoriamente seleccionados dentro de una subpoblación comparten una cantidad de alelos mayor que dos individuos de la población total. Cuando la geografía es el principal impedimento de flujo génico, se puede llegar a hablar de estructuración genética geográfica.

Si bien como se dijo en un principio cada población tiene hasta cierto punto algún nivel de estructuración (Hartl, 1997), en poblaciones pequeñas y aisladas es más predecible. En estas, las barreras al flujo génico ya sean geográficas o culturales sumadas a tamaños de población pequeños y escaso intercambio genético, ayudan a fijar ciertos alelos a lo largo de las generaciones, principalmente por la acción de la deriva genética, que es, justamente, la fijación azarosa de genes. Así facilitan la diferenciación genética. Por otro lado, otros factores que hay que considerar son la endogamia, que es la

reproducción dentro de un mismo grupo, y/o, la consanguinidad, que es la reproducción entre individuos emparentados, pues permiten la diferenciación genotípica (Rudan, 2006). Tanto endogamia como consanguinidad son un tipo apareamiento selectivo o no panmíctico.

Para poder establecer una estructura genética es necesario determinar la variación genética, y, para ello se puede hacer uso de distancias genéticas. Esta última, no es más que una medida que resume esta variación (Dogan & Dogan, 2016). Básicamente, los distintos coeficientes de distancias genéticas, ya resumidos más arriba, permiten representar a partir de un número que tan próximos o lejanos están dos poblaciones o subpoblaciones, y, por tanto, que tan diferentes son dos grupos.

4. Microsatélites

Una forma de detectar la variación genética de las poblaciones es a través del uso de marcadores genéticos. Los marcadores genéticos son un segmento de ADN –tanto codificante como no codificante– con una ubicación física conocida en el cromosoma que detectan la variación genética o polimorfismos (National Human Genome Research Institute, s.f). Un tipo de ellos son los microsatélites, o también llamados STR que consisten en repeticiones cortas (1-6 pares de bases) en tándem. Son reconocidos como marcadores moleculares eficientes para la identificación de individuos, análisis de parentesco y caracterización genética de poblaciones, particularmente de estructuración genética (Balloux, 2002). Son especialmente útiles cuando las poblaciones estudiadas, o bien los individuos de la población de estudio, se encuentran estrechamente emparentados (Wilkening, 2006), como es aquí el caso. Unas de las propiedades que lo hacen ser buenos marcadores para este tipo de estudios son su alta mutabilidad y polimorfismos.

La tasa de mutación de los microsatélites es bastante más alta que la de las mutaciones puntuales, y, es distinta para sus diferentes unidades de repetición – mono, bi, tri, tetra, penta, y hexanucleótidos – como también para distintos *loci* (Fan, 2007). Asimismo, la

mayoría son polimórficos, aun en poblaciones donde existe baja variabilidad en otros marcadores –proteínas o ADN mitocondrial – (Demarchi, 2009). A menudo, muestran decenas de alelos en un *locus* que difieren entre sí en el número de repeticiones (Wilkening, 2006). Al existir múltiples alelos en un solo *locus* se pueden constatar la cercanía entre individuos relacionados al ver cuántos de estos alelos comparten. Dado que la mayoría de los microsatélites se ubican en la porción no codificante del ADN, no tienen función conocida y son selectivamente neutros (Abdallah, 2002), pueden acumular estas diferencias a lo largo de muchas generaciones. Justamente esto es lo que permite una alta discriminación entre individuos, incluso de una misma población (Latham, 2014). En cuanto a la identificación misma de estos marcadores, se ha visto que su amplificación por PCR y su tipificación es simple, logrando caracterizar distintos alelos con un grado de precisión significativa (Fan, 2007).

Ahondado en el proceso de mutación de los microsatélites, que es hasta ahora más bien poco conocido, se han descrito dos modelos de mutación que se posicionan en dos extremos opuestos: El *infinite alleles model* (IAM; Kimura, 1964) – proceso que describe el proceso de mutación genética en general –, y, el *stepwise mutation model* (SMM; Kimura, 1978) – este modelo fue hecho para describir el proceso en microsatellites en particular –. En primer lugar, el IAM establece que cada mutación crea un alelo nuevo, y que la tasa de ello es equiprobable (Jarne, 1996). Importante es mencionar, varios estudios han puesto en duda su aplicabilidad con microsatélites (Fan, 2007). Por otra parte, el SMM, sugiere que cada mutación crea un nuevo alelo al agregar o eliminar – con una misma probabilidad de $\frac{u}{2}$ para cada dirección – unidades de repetición (Balloux & Lugon-Moulin, 2002). De esta forma, los alelos que presentan tamaños alélicos similares están más relacionados que aquellos que no. Este modelo, a diferencia del primero, si ha demostrado consistencia en varios estudios para STR (Fan, 2007). Sin embargo, esto no quiere decir que todos los STR sigan este modelo estrictamente.

Pese a que la alta tasa de mutación es una propiedad ventajosa para este tipo de investigaciones, puede ser también una dificultad. Por un lado, tener una tasa de mutación tan alta puede resultar en que dos individuos emparentados aparezcan como

no emparentados, o bien, en aumentar las probabilidades de homoplasias. Además, esta propiedad arrastra importantes problemáticas en lo que respecta al uso de herramientas usualmente utilizadas para la genética de poblaciones y su posterior inferencia. De acuerdo con Putman y Carbone (2014) la alta tasa de mutación de los microsatélites puede confundir a las herramientas multivariadas – MDS, PCA, PCoA – como de agrupamiento, y, que, por lo mismo, se debe indagar más en su uso particular en microsatelites. Así también, señalan que la estadística descriptiva y la elección de índices – R_{st} , F_{st} , G_{st} , etc. – se complejiza un poco más al tratar con microsatélites. Aun así, varios de estos problemas se pueden superar, primeramente, incluyendo el mayor número posible de *loci* a disposición (Wilkening, 2006), y, posteriormente, combinando distintas herramientas de trabajo (Putman y Carbone, 2014).

PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN Y JUSTIFICACIÓN

En el presente trabajo, se pretende evaluar la presencia de una estructuración genética geográfica. Para ello, se estudiarán las barreras al flujo génico de las comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo, generadas con el algoritmo de Monmonier. Estas medidas se formarán en base a los apellidos de los comuneros y comuneras, y, marcadores genéticos microsatelitales. Estas comunidades son demográficamente pequeñas, presentan bajas tasas de inmigración, y, según estudios anteriores realizado en algunas comunidades; ancestría mixta, alta consanguinidad y una estructuración poblacional existente pero débil para algunos marcadores (AIMs), que puede sugerir una posible estructuración geográfica (Montalva, 2015; Flores, 2018). En este sentido, el estudio mismo de las barreras al flujo génico en esta investigación es interesante pues permitirá, por un lado, poner a prueba la existencia de una estructuración genética, y, por otro, identificar la relación entre geografía y variación genética. Así también, esta tesis puede dar luces sobre las relaciones entre comunidades y aspectos de la estructura social. De acuerdo con esto, la pregunta de investigación de la presente memoria es la siguiente:

¿Existe estructuración genética geográfica en las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo?

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis:

Dada las características geográficas de la región de Coquimbo existen barreras al flujo génico entre las Comunidades Agrícolas que se condicen con aquellos factores geográficos y que dan cuenta de una estructuración genética geográfica en la región.

Objetivo General:

Explorar la estructura genética de las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo en relación con las barreras al flujo génico y la geografía del lugar.

Objetivos Específicos:

1. Identificar las barreras al flujo génico con el método de Monmonier a partir de los datos genéticos recolectados en las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo.
2. Identificar las barreras al flujo génico con el método de Monmonier a partir de la frecuencia de apellidos de las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo.
3. Evaluar la relación entre las barreras al flujo génico, geografía (hitos y accidentes geográficos) y la estructuración genética de la zona.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Muestra

1.1. Apellidos

El presente trabajo se llevó a cabo en las comunidades agrícolas de la región de Coquimbo. Para el estudio de **apellidos**, se utilizaron todos los apellidos de los comuneros de la región que están inscritos en la Oficina Técnica de Comunidades Agrícolas (OTCA) del Ministerio de Bienes Nacionales de Chile. Estas listas de Registro de Propiedad contienen los nombres de todos los comuneros de una comunidad, y el número de derechos individuales que pertenecen a cada comunero. En ellas, hay un total de 16,656 individuos. Cada comunidad tiene alrededor de 100 comuneros, con una mínima de 6 y una máxima de 1,712 comuneros (Tabla 1).

Tabla 1: Estadística descriptiva de comuneros en nómina

Mínimo	Primer Cuartil	Mediana	Media	Tercer Cuartil	Máximo
6.0	24.0	45.0	99.8	88.0	1712.0

La provincia que presenta mayor número de comuneros registrados corresponde a Limarí representando un 64.9% de la lista de comuneros. Lo sigue la provincia de Choapa con un 22.3% de comuneros en nómina. Por último, Elqui es la provincia con el menor número de comuneros registrados siendo solo el 12.8% del total.

1.2. STR

Por otro lado, los **datos genéticos** se rescataron a partir de un trabajo anterior (Montalva, 2015) efectuado entre los años 2011 y 2012 en el laboratorio de la University College of London. Se tomaron en cuenta las siguientes localidades: Barraza, Canela Baja, Canelilla Ovalle, Castillo Mal Paso, El Espinal, Gualiguaica, Huentelauquén, La Calera, La Polvada, y Monte Patria. Los datos recolectados corresponden a muestras de isopado

bucal de habitantes de las diferentes CCAA. De esta primera etapa se obtuvieron 451 muestras (34% hombres y 66% mujeres). De ellas solo 436 fueron secuenciadas y solo 351 genotipificadas para todos los loci de los 15 microsatélites.

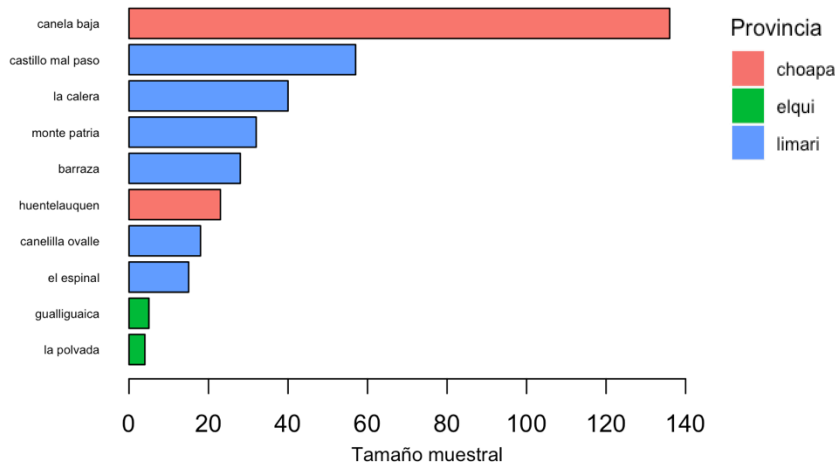


Figura 2: Tamaño muestral de cada comunidad agrícola

En la Figura 2 se puede ver que la comunidad que aporta un mayor número de alelos es Canela Baja. Limarí es la provincia con más comunidades representadas, mientras que las muestras de Choapa y Elqui solo provienen de dos comunidades. Por su lado, Choapa tiene a la comunidad Canela Baja que es la de mayor tamaño muestras, mientras que las comunidades del Elqui son las que tienen menor representatividad en la muestra.

A partir de estas muestras se analizaron 15 microsatélites (Tabla 2). Estos microsatélites son altamente variables y son los que provienen del kit forense Promega Powerplex 16HS. Todos ellos tienen repeticiones tetranucleotídicas excepto por dos que tienen repeticiones pentanucleotídicas – Penta E y Penta D –. En general han sido evaluados positivamente (Enserberger, 2010)

Tabla 2: 15 microsatélites autosómicos altamente variables de Powerplex 16 HS (Fuente: Montalva 2015)

LOCUS	UBICACIÓN EN BANDA	Nº TOTAL DE ALELOS	ALELOS (nº de repeticiones)
CSF1PO	5q33.1	10	6-15
D13S317	13q31.1	9	7-15
D16S539	16q24.1	9	5, 8-15
D18S51	18q21.33	22	8-27
D21S11	21q21.1	25	24-38
D3S1358	3p21.31	9	12-20
D5S818	5q23.2	10	7-16
D7S820	7q21.11	9	6-14
D8S1179	8q24.13	12	7-18
FGA	4q28	28	16-31, 43- 46
Penta D	21q22.3	14	2, 3, 5, 7-17
Penta E	15q26.2	20	5-24
TH01	11p15.5	13	4-11, 13
TPOX	2p25.3	8	6-13
vWA	12p13.31	13	10-22

2. Metodología

2.1. Recolección y manejo de datos

2.1.1. Apellidos

Los apellidos se recolectaron de listas públicas del Registro de Propiedad de la OTCA. En una fase anterior de este proyecto, los apellidos fueron traspasados desde las listas a un solo archivo que permite trabajarlos como bases de datos. Esta considera los siguientes ítems: nombres, apellido materno y apellido paterno, sexo, comunidad de pertenencia, comuna, provincia, región y coordenadas en latitud y longitud (coordenadas céntricas y de perímetro). En este caso, se está trabajando con la totalidad de los apellidos de comuneros registrados, y, vale mencionar, no toma en cuenta entonces los apellidos de quienes no son comuneros pero si viven en las CCAA.

2.1.2. STR

Los datos recolectados corresponden a muestras de hisopado bucal que se obtuvieron voluntariamente de las distintas comunidades que se toman en cuenta en este estudio. Para ello, se les hizo firmar un consentimiento informado aprobado por el Comité de Ética de la Universidad de Tarapacá. Las muestras se recogieron usando hisopos de algodón y se almacenaron en tubos cónicos con 2,5 ml de tampón Slagboom (EDTA 10 mM, NaCl 100 mM, Tris-HCl 10 mM, SDS al 0,5% (p / v) y Proteinasa K 0,2 mg / ml). Posteriormente, el ADN se extrajo usando un método de precipitado por sales (Quinque, 2006) en el laboratorio de la University College of London. Asimismo, para la amplificación interna de fragmentos mediante PCR, se utilizó un kit forense para identificación humana, Promega Powerplex 16HS. Posteriormente, se detectaron los fragmentos con un secuenciador ABI 3730xl del UCL Centre for Comparative Genomics, este secuenciador fue calibrado mediante la matriz de estándar de Promega

PowerPlex 4-dye Matrix Standards. Para probar la calidad de los datos se utilizó la escalera alélica, controles positivos y negativos provistos por Promega también. Se analizaron estos fragmentos para obtener perfiles genotípicos a nivel individual para los 15 loci STR autosómicos altamente variables utilizando el software GeneMarker HID 2.9 (SoftGenetics).

La forma de recolectar estos datos, como ya es común en el campo de la antropología, no sigue una estrategia de muestreo probabilístico. Conseguir muestras a través de estrategias de muestreos diseñados previamente es bastante difícil, pues casi siempre solo se cuenta con participaciones voluntarias. Aun así, la investigación de Flores (2018), concluyó, mediante simulaciones de estos datos, que las matrices muestrales de STR que no contaban con una estrategia de muestreo probabilístico tenían de igual forma altos índices de precisión, exactitud y bajo sesgo.

2.2. Análisis de datos²

2.2.1. Matrices de distancias

El primer paso para aplicar el algoritmo de máxima diferencia de Monmonier es hacer matrices de distancia para los apellidos y los datos genéticos. Si se tienen matrices de similitud, es absolutamente necesario convertirlas en matrices de distancia. También, se construyeron matrices de distancias geográficas. Posteriormente se comprobó si existía correlación entre estos dos tipos de matrices de distancias – genéticas y geográficas – con una prueba de Mantel mediante el paquete de R *ade4* (Dray, 2018). Asimismo, se utilizó la prueba G-statistic Monte Carlo del mismo paquete para poner a prueba la hipótesis de estructuración genética.

² Se hará uso del programa Rstudio v1.0.153 (www.R-project.org) para todos los análisis a menos que se explicita lo contrario. Se especificarán los paquetes cuando sea necesario.

2.2.1.1. Apellidos

Para el caso de los apellidos, las matrices de similitud se trabajaron en una fase anterior del proyecto Fondecyt. Se utilizó el coeficiente de Hedrick (1971) utilizando el paquete “Biodem” (Boatinni, 2007). Dos poblaciones con los mismos apellidos en las mismas frecuencias alcanzan siempre un valor de identidad genética de 1, por otro lado, apellidos completamente diferentes obtienen un valor de 0. Si bien el coeficiente de Lasker y Kaplan (1985) ha sido más usado para estudios de este estilo, el coeficiente de Hedrick (1971) es el más acertado para investigaciones que se concentran en una micro-región geográfica y poblaciones pequeñas (Weiss, 1980; Pettener, 1998; Boatinni, 2007; Rodriguez-Diaz, 2010). El coeficiente de Hedrick se representa en la siguiente ecuación:

$$H_{ij} = \frac{\sum_k (p_{ki} p_{kj})}{\frac{1}{2} \sum_k (p_{ki}^2 + p_{kj}^2)},$$

En donde p_{ki} y p_{kj} son las frecuencias del apellido k en las poblaciones i y j , respectivamente. De esta forma se obtiene una matriz en la cual cada celda indica la similitud entre las poblaciones de las filas y columnas correspondientes (Rodriguez-Diaz, 2010). Posteriormente, esta se debe transformar en una matriz de distancia. Para ello, se utilizó una transformación bastante utilizada que se denota en la siguiente fórmula (Lin, 1998):

$$D = \sqrt{1 - S}$$

En donde S corresponde a la matriz de similitud y D a la matriz de distancia. Para poder trabajarla como un objeto de distancia en R es necesario usar la función básica “as.dist”. Se calcularon tres matrices distintas. La primera incluye todas las comunidades, mientras que las demás responden a los estadísticos descriptivos

de la Tabla 1, es decir, primer cuartil – comunidades con más de 24 comuneros por comunidad –, y mediana – comunidades con más de 45 comuneros por comunidad –. El tercer cuartil – comunidades con 88 comuneros – finalmente no se incluyó pues solo tomaba en cuenta 41 CCAA de un total de 167 y las barreras arrojadas por el programa no resultaron ser informativas.

2.2.1.2. STR

En el caso de los **datos genéticos**, se calcularon tres matrices distintas a partir del F_{st} de Wright, el R_{st} de Slatkin y G''_{st} de Hedrick. Estos tres índices han sido utilizados en estudios que trabajan con microsatélites, sin embargo, en la literatura no existe un consenso sobre la exactitud relativa de ambos, y generalmente, el R_{st} en particular, suele diferir en su aplicación (Balloux, 2002; Putman y Carbone, 2014). Si bien el R_{st} fue creado para microsatélites, y ha demostrado buenos resultados, solo funciona para todos aquellos que siguen estrictamente el SMM (Balloux, 2002). Es por ello que Meirmans (2010) plantea el uso del índice G''_{st} en desmedro del R_{st} para STR altamente variables, pues no tiene la anterior desventaja. Aun así, de acuerdo con Putman y Carbone (2014), este último coeficiente, al igual que el F_{st} , pueden causar problemas en el caso de que la tasa de flujo génico sea menor a la tasa de mutación, o bien que se quieran comparar subpoblaciones o loci con diferentes niveles de diversidad genética.

Teniendo en consideración la primera desventaja de los R_{st} sobre los demás coeficientes, se usó SPAGeDi versión 1.2 (Hardy, 2002) para elegir el estimador de diferenciación de la población más adecuado. Este programa indica si el tamaño de los alelos provee información sobre estructuración genética o no, y así discriminar sobre el uso de uno u otro índice (Hardy, 2003). A pesar de que esto logra, hasta cierto punto, resolver la desventaja más relevante en el uso de R_{st} , Putman y Carbone (2014) recomiendan de todos modos calcular todos los coeficientes posibles para microsatélites y reportar sus valores. A su vez, mencionan que puede ser de ayuda realizar simulaciones, algo que no se hizo en

esta tesis pero que fue realizado en otro estudio de este proyecto (Flores, 2018). A grandes rasgos, este último trabajo concluyó que R_{st} logró construir de manera más precisa y exacta las matrices de distancia y dendrogramas en comparación a otros índices tanto para las matrices simuladas como las matrices muestrales (Flores, 2018) – estas últimas son las mismas matrices que se trabajan en esta memoria –. A pesar de contar con este antecedente, se decide de todas formas calcular las tres matrices de distancia y a partir de los resultados de SPAGeDi elegir una de ellas para construir los mapas de Monmonier.

El F_{st} de Wright se calculó con el paquete “genepop” (Rousset, 2008). Este estadístico representa la correlación que existe entre los genes dentro de una subpoblación con respecto a los de la población total, que es equiparable probabilísticamente a que dos alelos que son idénticos por descendencia se mezclen en un cigoto (Wright, 1943). Debido a esto es que nosotros podemos calcular distancias biológicas entre poblaciones, y en esa línea, dilucidar posibles niveles de relación. Esta se define matemáticamente como:

$$F_{st} = \frac{H_t - H_s}{H_t}$$

Donde H_t es el promedio de la heterocigocidad esperada para la población total y para todos los posibles loci, y donde H_s representaría el promedio de la heterocigocidad esperada para todos los loci dentro de las subpoblaciones en cuestión (Wright, 1943). En este sentido, vemos que el F_{st} deriva de las variaciones entre frecuencias de alelos. Esto puede producir que subestime la diferenciación en poblaciones altamente estructuradas (Wright, 1978).

Por otro lado, el R_{st} de Slatkin se calculó con el paquete “polysat” (Clarck, 2018). Este es una prueba análoga al F_{st} de Wright, sin embargo, está diseñada para microsatélites (Balloux, 2002). En mayor detalle, toma en cuenta el tamaño del alelo, es decir, las diferencias en el número de repeticiones entre los alelos de microsatélites – no las variaciones entre frecuencias de alelos como el F_{st} –

(Hardy, 2003). Slatkin (1995), crea una prueba estadística especial para el modelo de stepwise mutation model (SMM) de los microsatélites, y, así, define R_{st} como:

$$R_{st} = \frac{(S - S_w)}{S}$$

Donde S es el promedio de la diferencia de tamaño de alelos al cuadrado entre todos los pares de alelos, y S_w , el promedio de la suma al cuadrado de las diferencias en tamaños alélicos dentro de cada subpoblación.

En cuanto al G''_{st} , se utiliza el paquete “mmod” (Winter, 2017). Este coeficiente es una corrección del G_{st} de Hedrick (2005) y del G'_{st} de Nei (1987), y se utiliza en especial para hacer comparaciones pairwise. Este coeficiente puede permanecer sin sesgo frente a muestras poblacionales pequeñas al incluir el valor de k , que son las poblaciones muestreadas, y, además, $1 - H_s$ en su fórmula:

$$G''_{st} = \frac{k(H_t - H_s)}{(kH_t - H_s)(1 - H_s)}$$

Evidentemente, a pesar de que este coeficiente no este sesgado por el tamaño de la población es necesario tener en cuenta la tasa de mutación y de flujo génico.

Este proceso de construcción de matrices se repitió, pero excluyendo las comunidades de Elqui dado su bajo tamaño muestral (Figura 1). De esta forma, se vuelven a calcular tres matrices diferentes correspondientes a los índices F_{st} , G''_{st} y R_{st} para todas las comunidades en muestras y posteriormente solo para las de Choapa y Limarí.

2.2.1.3. Distancias Geográficas

Se construyeron también las matrices de distancias geográficas de las CCAA para cada nivel de análisis. La distancia geográfica se calculó en base a la diferencia

en las coordenadas céntricas – latitud y longitud – de cada comunidad. Esto se hizo para comprobar si las matrices de distancias genéticas y de distancias geográficas estaban correlacionadas, y, de esta forma, poner a prueba el modelo de aislamiento por distancia.

2.3. Análisis Multivariado

Para incrementar el poder de análisis del método, es necesario complementarlo con algún otro análisis multivariado (Manni, 2004). Si bien los métodos de detección de barreras al flujo génico son bastante precisos por si solos, es siempre mejor analizarlos en conjunto con alguna otra técnica de agrupación (Blair, 2012). En los análisis multivariados se analizan simultáneamente conjuntos de datos, a través de distintos métodos estadísticos. A pesar de que también son utilizados para encontrar barreras al flujo génico, y que tienen cierto grado de éxito, se ha visto también que muchas veces identifican barreras falsas (Blair, 2012). Otra razón por la cual es mejor utilizar ambas técnicas juntas. En esta tesis se tuvo especial cuidado de las herramientas a utilizar en vista de lo propuesto por Putman y Carbone (2014), quienes establecen, como ya se dijo anteriormente, que muchas de las herramientas utilizadas en el campo de la genética de poblaciones no han sido creadas para el uso específico de microsatélites.

2.3.1. Análisis de escalamiento multidimensional (MDS)

Esta técnica de análisis genera un gráfico en un espacio multidimensional en el que cada punto representa una comunidad. Estos puntos estarán distribuidos según las relaciones de proximidad que haya entre cada comunidad, que se calculan en base a las distancias que se desprenden de las matrices distancia calculadas para los apellidos y los STR. En el gráfico, las comunidades que se encuentran más cerca son más similares, mientras que las que se encuentren más lejos son más diferentes de acuerdo con sus distancias. Esta distribución entonces permite constatar si hay alguna

estructura subyacente de diferenciación (Lalouel, 1982), en este caso, se quiere ver si el espacio geográfico de las comunidades afecta esta distribución. Si bien el uso de esta herramienta no ha sido específicamente descrito para el uso de microsatélites, ha sido ampliamente utilizada.

2.3.2. Análisis de Correspondencias Múltiples (MCA)

Esta es otra herramienta que nos permite ver si existe una estructura subyacente que explique la distribución de los datos, pero en este caso no se basa en las distancias, sino que más bien en las relaciones – para ello se utiliza χ^2 – entre las comunidades y los apellidos o bien las comunidades y los marcadores genéticos. Dada la naturaleza categórica de las variables este método parece ser el más adecuado, pues este método de análisis fue diseñado para trabajar con este tipo de variables. En este sentido, el análisis de correspondencias toma en cuenta todos los niveles de estas variables para hacer las asociaciones, por lo que resulta más preciso (Sourial, 2009). Así también, este no asume normalidad de los datos o algún otro tipo de distribución a priori. Para el caso de los STR en particular, el paquete *adegenet* entrega una función estandarizada para ejecutar este análisis con microsatélites en específico, lo que es positivo según los planteamientos Putman y Carbone (2014). En cuanto a la interpretación de estos gráficos también la cercanía de puntos indica la proximidad entre ellos, pero hay distintas dimensiones de agrupación, siendo la primera dimensión la más importante ya que explica en mayor medida la varianza de los datos.

2.4. Método de Monmonier

Se hizo uso del método de Monmonier que es un método geométrico que provee la ubicación de las barreras al flujo génico. Este método se centra en encontrar regiones de cambio en una variable de interés, como aquí lo son frecuencias alélicas y apellidos. Además, permite analizar sets de poblaciones dentro de una

misma población, ya que logra identificar disrupciones del flujo génico más graduales, que las que logran identificar métodos multivariados, por ejemplo. En cuanto al funcionamiento del algoritmo propiamente tal, se explicará brevemente de acuerdo con lo expuesto en Manni (2004).

El método de Monmonier utiliza la triangulación de Delauney³ (Brassel y Reif, 1979) y la teselación de Voronoi (Voronoi, 1908) para unir a todas las comunidades en un plano y trazar las barreras respectivamente (Figura 3). Cada vertex de la triangulación entonces termina representando una comunidad. Una vez unidas todas las comunidades a través de la triangulación, y configurados los polígonos de Voronoi, se le asocian a cada uno de estos bordes sus respectivas distancias genéticas, dada por las matrices de distancias ya calculadas. Las barreras se comienzan a computar desde el borde que tiene la mayor distancia genética asociada, y se extienden a través de este borde, encontrando siempre aquellas aristas que tienen una mayor distancia. Es por ello que la construcción de barreras se da de manera jerárquica. Este proceso se detiene cuando se alcanza el límite de la triangulación, se llega a una barrera preexistente o bien las distancias con las que se encuentra son débiles. Para saber si las distancias son débiles o no se trabaja con el concepto de umbral. El umbral es un valor que se define en base a todas las distancias genéticas en cuestión, y, que marca el punto de corte de las distancias que busca el algoritmo al correr. Por ejemplo, si se define como umbral el valor 0.2, el algoritmo solo trazará barreras superiores a este valor.

Se utilizará el paquete “adeget” (Jombart, 2018) para aplicar el algoritmo de máxima diferencia de Monmonier. Para ello es necesario tener las coordenadas de cada comunidad y las coordenadas de sus polígonos. Una vez generado el plano con la triangulación de Delauney, como se mencionó en el apartado anterior,

³ Método de triangulación más rápido para conectar puntos en un plano a través de un set de triángulos, en este caso los puntos corresponden a las comunidades agrícolas.

se genera también un gráfico que muestra todas las diferencias de las comunidades en orden decreciente. A partir de ello, se puede calcular el valor umbral. En este caso, se trabajaron con tres valores distintos. El primero corresponde al umbral más alto ya que computara solo las barreras que coinciden con las distancias más grandes. El segundo valor es el default entregado por el programa. El tercer umbral se definió como el valor más bajo pero distinto de 0, así se podrían ver todas las barreras posibles. Ya definido el punto de corte o umbral se construyen las barreras al flujo génico, generando un plano que se puede superponer con un mapa topográfico para ver donde exactamente se encuentran estas barreras. Vale agregar, que una función de este paquete entrega las coordenadas de las comunidades que son cruzadas por barreras, y el orden de las mismas lo que facilita esta tarea.



Figura 3: Triangulación de Delauney (líneas verdes), teselación de Voronoi (líneas azules) y barrera al flujo génico (línea roja) (Elaboración propia).

RESULTADOS

1. Caracterización de la muestra

1.1. Apellidos

Se reportan 909 apellidos diferentes para las 167 CCAA aquí analizadas, Por lo general cada apellido se presenta al menos 18 veces (Tabla 3). Los veinte apellidos más frecuentes (Figura 4) representan el 41.5% de todos los apellidos presentes en las CCAA. La mayor diversidad de apellidos proviene de las comunidades de la provincia de Limarí, que es a su vez, la provincia que más comuneros tiene. Mientras que Elqui, por su lado, es la provincia con menos diversidad de apellidos y número de comuneros. Esto se puede atisbar en la Figura 4.

Tabla 3: Estadística descriptiva de apellidos de comuneros en nómina

Mínimo	Primer Cuartil	Mediana	Media	Tercer Cuartil	Máximo
1.0	1.0	2.0	18.3	12.0	960.0

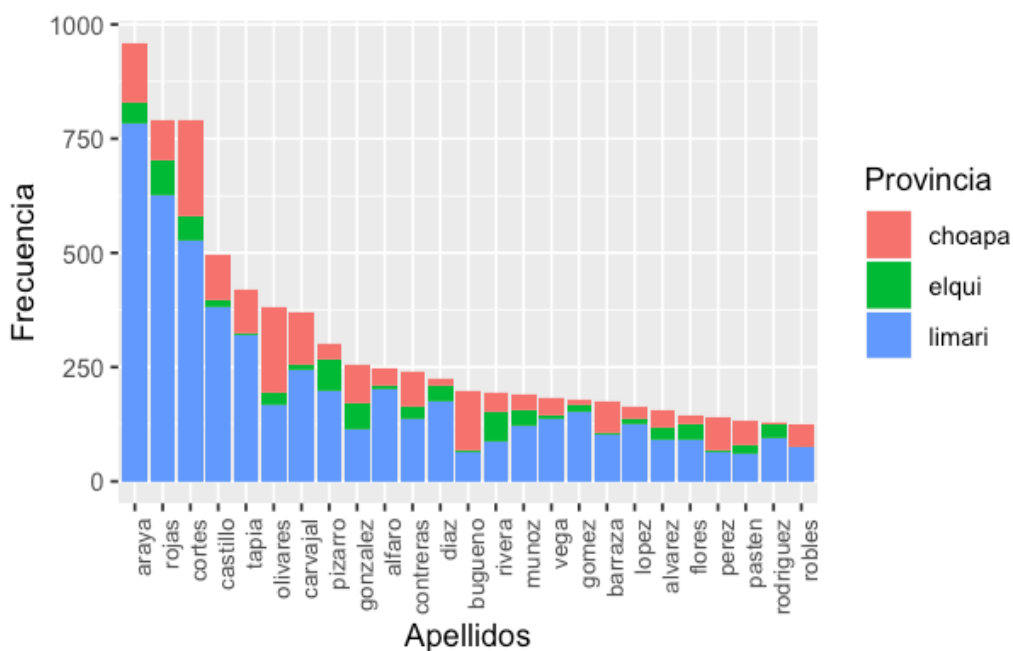


Figura 4: Apellidos más frecuentes en comuneros en nómina

Los apellidos que más se repiten en la lista de comuneros son: Araya (n=960), Rojas (n=791), Cortés (n=790), Castillo (n=495) y Tapia (n=421). En las CCAA de la provincia de Elqui los cinco apellidos más frecuentes son Rojas (n=79) y Cortes (n=56), que coinciden con algunos de los apellidos más frecuentes de la región completa, pero además Pizarro (n=70), Rivera (n=64), y González (n=57) sobresalen. En las CCAA de Limarí justamente los cinco apellidos que más se repiten coinciden con los de la población total; Araya (n=783), Rojas (n=625), Cortes (n=526), Castillo (n=380), Tapia (n=319). Esto se explica por el gran tamaño de Limarí que esta influenciando las frecuencias de apellidos en la lista de comuneros que se muestra en la Figura 4. En la provincia de Choapa los apellidos que más se repiten son Cortes (n=208) y Araya (n=131) además de Olivares (n=187), Bugueño (n=130) y Carvajal (n=111).

1.2. STR

Para los 15 microsatélites que aquí se analizan el que cuenta con un mayor número de alelos corresponde a Penta E, seguido por D18S51 y FGA. Por el contrario, TH01 y TPOX son los que menos alelos poseen (Figura 5).

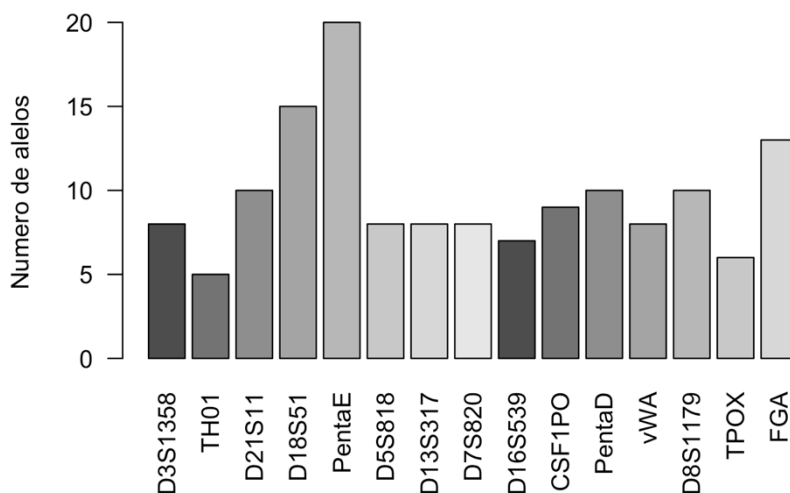


Figura 5: Números de alelos por locus

Los alelos que más se repiten por locus se muestran en la Tabla 4 en la columna nombrada “moda”. En la Tabla 5 se puede ver las tendencias para cada locus por provincia. Se puede apreciar que Choapa es la provincia con valores mas parecidos a Limarí y Elqui, mientras que Limarí y Elqui son las provincias que menos repeticiones comparten. En el caso de Elqui, existen varios datos perdidos, en particular, en los locus TH01, Penta E y D8S1179. Los datos perdidos no se tomaron en cuenta para realizar estas tablas.

Tabla 4: Alelos más frecuentes para cada locus

LOCUS	CCAA	
	ALELOS	MODA
CSF1PO	6-15	12
D13S317	7-15	12
D16S539	5, 8-15	12
D18S51	8-27	14
D21S11	2-38	30
D3S1358	12-20	15
D5S818	7-16	11
D7S820	6-14	11
D8S1179	7-18	13
FGA	16-31, 43-46	25
Penta D	2, 3, 5, 7-17	10
Penta E	5-24	12
TH01	4-11, 13	9
TPOX	6-13	8
vWA	10-22	16

Tabla 5: Alelos más frecuentes para cada locus según provincia

CHOAPA		LIMARI		ELQUI	
LOCUS	MODA	LOCUS	MODA	LOCUS	MODA
CSF1PO	12	CSF1PO	11	CSF1PO	12
D13S317	12	D13S317	12	D13S317	11
D16S539	11	D16S539	12	D16S539	11
D18S51	14	D18S51	14	D18S51	14
D21S11	30	D21S11	30	D21S11	31
D3S1358	15	D3S1358	15	D3S1358	16
D5S818	11	D5S818	11	D5S818	11
D7S820	11	D7S820	11	D7S820	11
D8S1179	13	D8S1179	13	D8S1179	10
FGA	22	FGA	25	FGA	25
PentaD	10	PentaD	10	PentaD	12
PentaE	12	PentaE	12	PentaE	10
TH01	7	TH01	9	TH01	7
TPOX	8	TPOX	8	TPOX	8
vWA	16	vWA	16	vWA	16

2. Apellidos y barreras al flujo génico de las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo

2.1. Análisis Multivariado

A partir del cálculo de las tres matrices de distancia – una que considera todas las CCAA, otra solo para las CCAA con más de 24 comuneros inscritos, y la última con más de 45 comuneros inscritos – se puede ver que las CCAA, en general, son más diferentes de lo que se esperaba (Anexos 1). Se observa que las CCAA más semejantes genéticamente son aquellas que se ubican en los Valles de Limarí y Choapa. Aun así, dentro de estas regiones más similares se observan CCAA que, a pesar de estar cerca geográficamente, son bastante diferentes. Por ejemplo, Mincha Norte (160)⁴, Agua Frita Alta (162), Agua Fría Baja (164), Las Paredes (165), Las Barrancas (166), Cabra Corral (168) y La Capilla (169) se muestran distantes genéticamente a Las Tazas (163) y La Leona (167), encerrando un valor de distancia entre 0.84 y 0.97. Asimismo, en el escenario opuesto, CCAA que están bastante lejos geográficamente muestran una similitud genética bastante alta. Por ejemplo, La Herradura (7), una CCAA del norte de Elqui, está muy cercana genéticamente con Cárcamo (103), obteniendo un valor de distancia de 0.5. Si bien estas tendencias generales se reproducen en los tres niveles de análisis que aquí se proponen, a medida que decrece el número de comunidades tomadas en cuenta, las CCAA se van haciendo más similares. Por otro lado, a través de un test de Mantel realizado para todos los niveles de análisis, es decir, para los tres grupos definidos más arriba, se concluye que no existe evidencia estadísticamente significativa para rechazar la hipótesis de nulidad de que no hay correlación entre las matrices de distancia genética y geográfica.

⁴ Para facilitar la comprensión, en esta sección se escribirán los nombres de las comunidades seguidas de un número en paréntesis que corresponde a su número en una lista de orden geográfico (Anexos 2). En esta lista se ha numerado a las CCAA según su ubicación geográfica de norte a sur. De esta forma, se puede tener una idea de que tan alejadas o cercanas están las CCAA geográficamente.

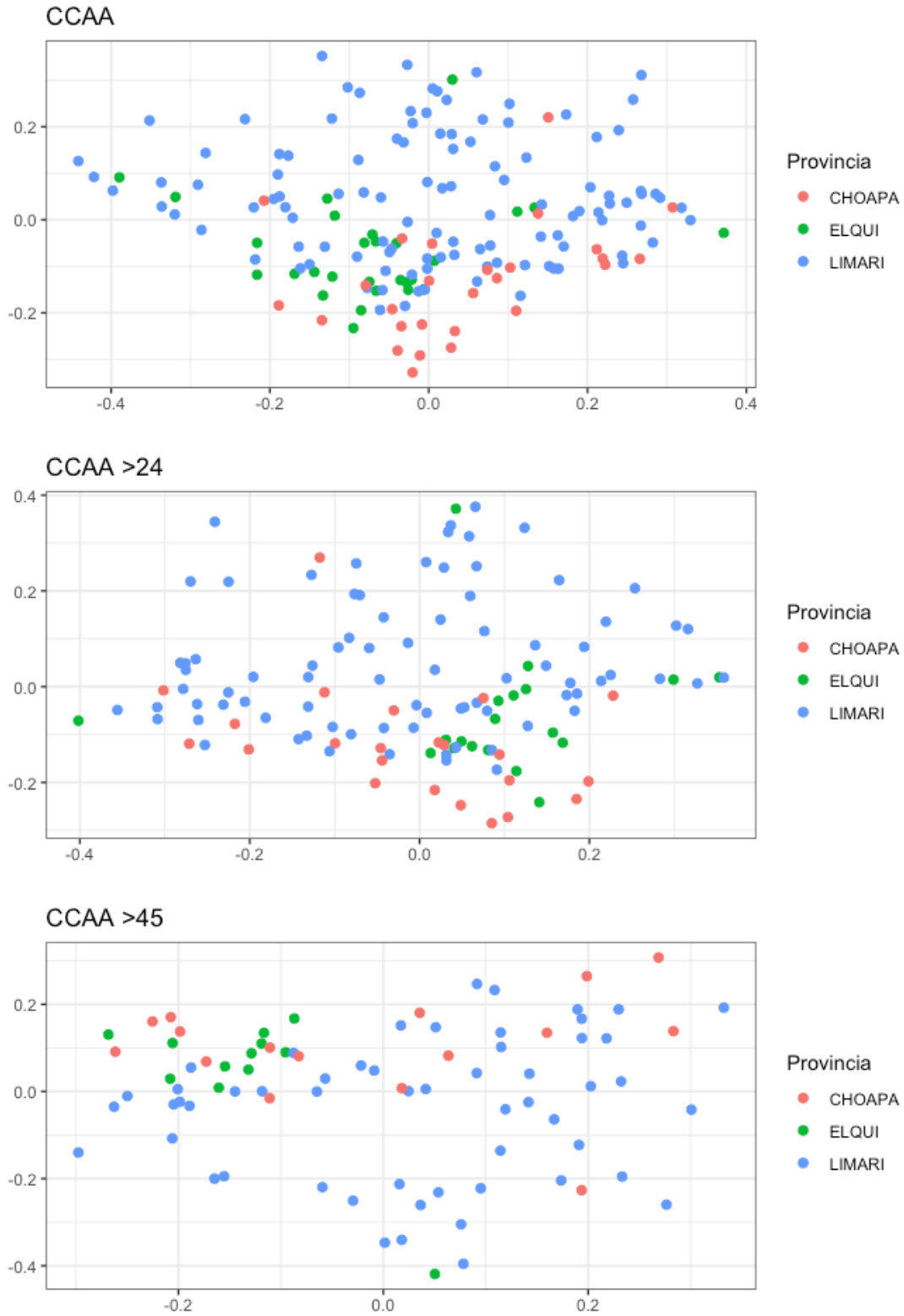


Figura 6: MDS de matriz de distancias genéticas (Hedrick) de las CCAA según nivel de análisis

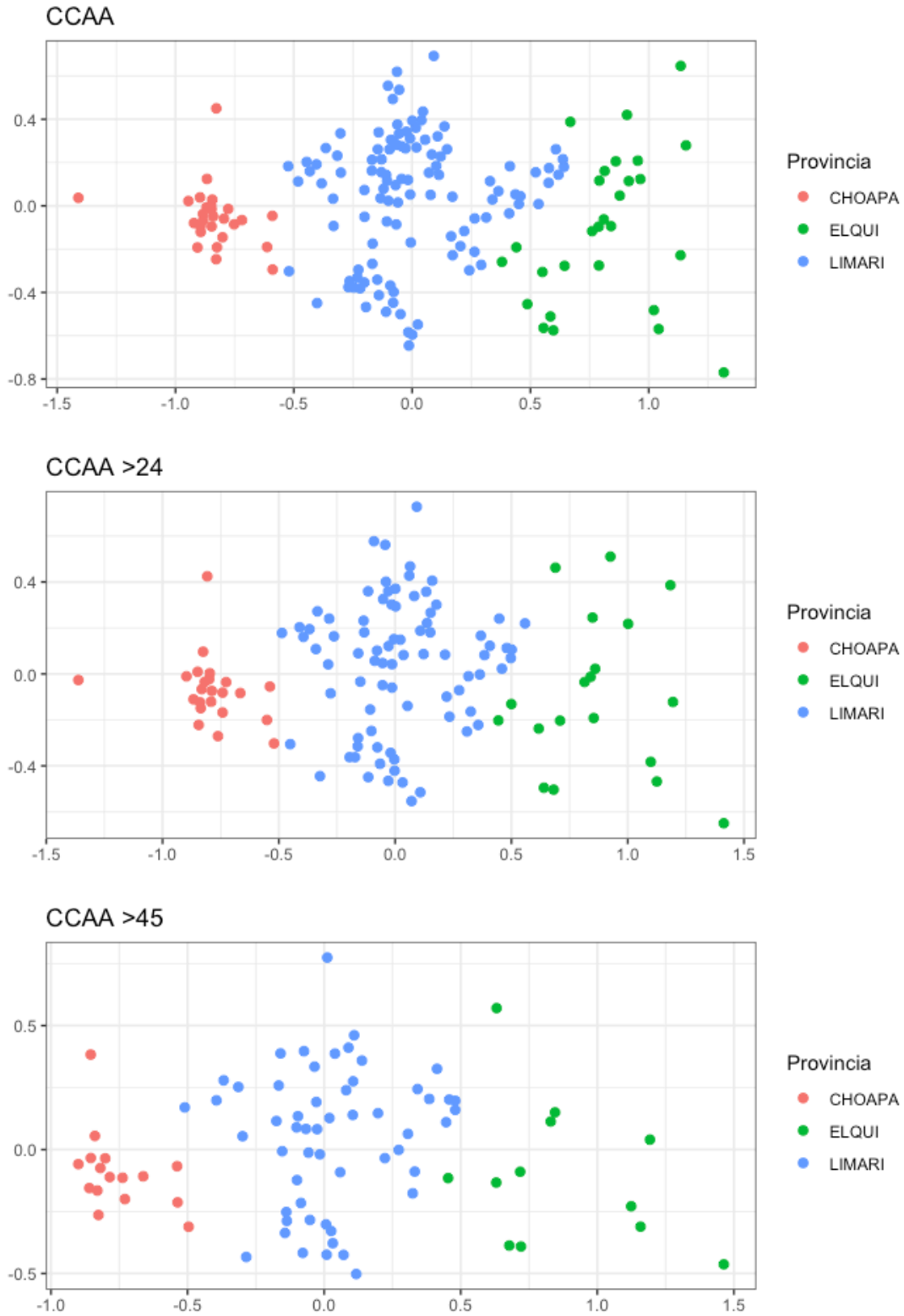


Figura 7: MDS de matriz geográfica de las CCAA según nivel de análisis

El MDS muestra evidencias de una posible estructuración geográfica, débil en cualquier caso, dada por provincia solo cuando se toman en cuenta todas las comunidades (Figura 6). Se puede ver que a pesar de que no hay mucha distancia entre los grupos si se pueden identificar tres agrupaciones correspondientes a la provincia a la que pertenecen. Sin embargo, esta leve estructuración se va perdiendo al quitar las comunidades de menor tamaño. Para las comunidades con un número de comuneros mayor a 45, podemos ver que se empiezan a formar dos grupos, con un espacio vacío entre ambos, sin embargo, no hay una disposición clara entre las comunidades que los conforman. Estos grupos están constituidos, por un lado, por comunidades bastante lejanas entre sí, y, por otro, por comunidades que se encuentran bastante cerca geográficamente (Figura 7). Esto se ve en el hecho de que en el primer grupo las comunidades de más al norte se encuentran en el mismo grupo de las comunidades de más al sur, con la única excepción de la Herradura. Bastantes comunidades del Choapa y del Elqui se encuentran más cercanas genéticamente a pesar de la distancia geográfica, e incluso están más cercanas genéticamente que otras comunidades del Limarí. Esto es interesante puesto que teniendo en mente los resultados de Barrai (2014)⁵, el valle de Limarí parece ser bastante diferente al resto de la región.

En el análisis de correspondencias (Figura 8) no se ve evidencias de estructuración alguna, para ninguno de los niveles poblacionales, a diferencia del análisis anterior. Podemos ver que, en los cuatro gráficos, la primera dimensión no logra explicar más del 6% de la varianza, lo que no es mucho. En los tres gráficos vemos que Los Choros (1), Cuesta El Manzano (11), y Flores y Saavedra (140) están alejados y ordenados de norte a sur en el primer eje, pero no hay una tendencia clara para los demás datos. La Polvada (16) es la única que se escapa en el segundo eje, y tampoco se puede interpretar geográficamente. Si bien, estas comunidades se muestran bastante alejadas de las demás, en el MDS no se apartan.

⁵ Resultados α de Fisher para la región de Coquimbo (Barrai, 2014): Choapa $\alpha = 113.3$, Limarí $\alpha = 76.9$, y Elqui $\alpha = 140.2$.

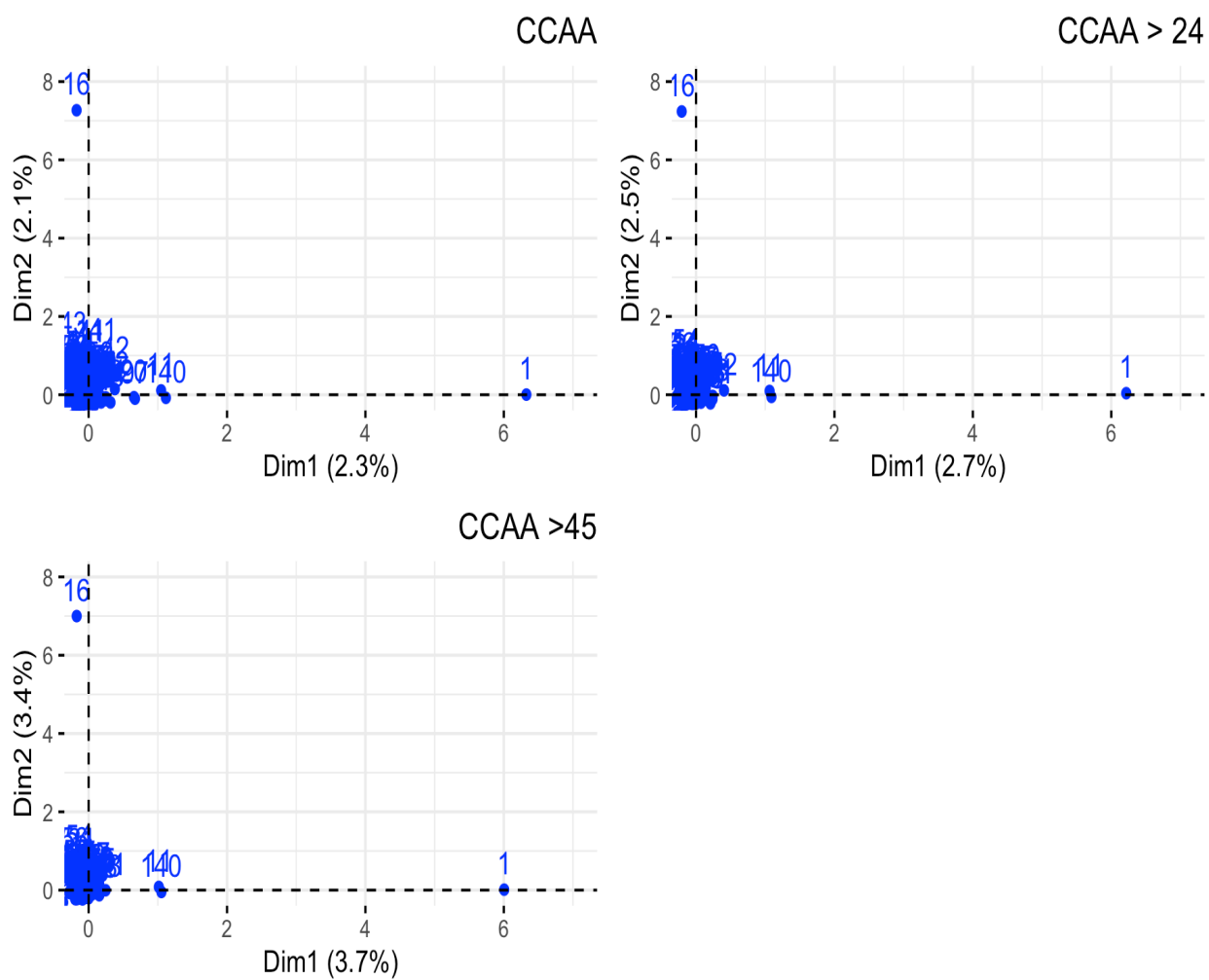


Figura 8: MCA de las CCAA según nivel de análisis

2.2. Método de Monmonier

Los mapas construidos a partir del algoritmo de Monmonier arrojan distintas barreras de acuerdo con los tres valores de umbral definidos para los tres grupos: total de las CCAA, CCAA con más de 24 comuneros registrados y CCAA con más de 45 comuneros registrados. En estas figuras, los puntos rojos que se observan son las CCAA. La intensidad de las barreras en estos gráficos se refleja con cambios en el color, mientras más oscuras sean más altas serán las distancias genéticas en esos puntos. Los primeros dos grupos (Figura 9,12), arrojan barreras importantes entre Algodones (14) y La Polvada (16), y, entre Algodones (14) y las comunidades de más al sur. El tercer grupo (Figura 11) – CCAA con más de 45 comuneros inscritos–, arroja barreras más al sur que no son visibles en los demás gráficos, aun así, se repiten algunas barreras de los grupos anteriores, en especial en la comuna de Monte Patria. Vale decir que los tres gráficos (Figura 9, 10, 11) muestran barreras, que cambian en intensidad, en la comuna de Monte Patria.

La figura 9.A revela una barrera fuerte entre La Polvada (16) y Los Algodones (14) que divide al sur a Algodones (14) con las demás CCAA, y que no se condice con ningún hito geográfico. Sin embargo, la barrera que desde este punto baja hacia al sur, si coincide con algunos cordones montañosos la región. Al bajar un poco más el umbral (figura 9.b), vemos que Litipampa (135) aparece aislada de todas las demás CCAA. Una de las barreras más intensas es la que la separa de Cerro Blanco (78), Punitaqui (80) y Manquehua (86). Esta barrera al bajar por el sur se debilita, pero recobra fuerza a la altura de Canela Alta (145) y Baja (144). Justamente este recorrido se ajusta a una cadena montañosa. Sin embargo, la barrera por el este, que separa Litipampa (135) de Jiménez y Tapia (136), no parece tener una correspondencia con la topografía de la región. Se ve también caminos que las conectan. Al disminuir el valor umbral (figura 9.c), se observa una continuación de la barrera anterior, que rodea a Litipampa (135), hacia la comuna de Monte Patria. Esta es la barrera más fuerte representada. En la comuna de Monte Patria hay bastantes cerros, y si bien varias de las barreras que se presentan aquí coinciden con ellos, muchas otras no lo hacen. Se puede ver también una barrera

que divide oeste-este esta comuna. En mayor detalle, El Macano (129) Quebrada de Tulahuén (124) y La Tranquita (126) quedan por el lado oriente, mientras que Quebrada Las Mollacas (122) y La Cisterna (123) en el lado poniente en relación con la barrera. Se pone fin a esta barrera con el aislamiento de Coipo y Cuyuncavi (114) y Colliguay (118), que concuerda con la topografía del lugar.

En la figura 10.a, figura que muestra las barreras con distancias más altas, la comunidad Los Algodones (14) aparece completamente aislada del resto de CCAA. Nuevamente las barreras hacia el sur se corresponden con regiones montañosas. Si se disminuye el valor del umbral, se observan barreras en la comuna de Monte Patria (figura 10.b), esta vez, podemos ver por el color de barreras que son un poco más fuertes que en el gráfico anterior (Figura 9.c). La barrera más fuerte divide de este a oeste las CCAA, separando a Río Colorado (134) particularmente. Esta barrera coincide con una cadena montañosa de mayor elevación que las otras. La segunda barrera más fuerte divide la Quebrada de Piedra Lisa (110), Tulahuén (124), La Cisterna (123), de las comunidades de más al norte como Quebrada las Mollacas (122) y Vado Hondo (108). Estas CCAA se encuentran bastante cerca y además no hay factores topográficos que las dividan. Lo mismo se observa con la barrera más débil del sur, que separa a Piedra Lisa (110), Tulahuén (124), La Cisterna (123) de El Macano (129). Además, esta barrera, separa de norte a sur a las CCAA de Chacarillas (94), La Saucera (102), San Lorenzo (104) con todo el resto de las comunidades de la comuna de Monte Patria. Pasando a la figura 10.c, se observa que algunas barreras se mantienen, por ejemplo, Río Colorado (134) se mantiene aislada mediante una barrera este-oeste, sin embargo, no es la más fuerte. La zona de mayor distancia se mantiene en la zona norte, en específico, en la comunidad de Los Algodones (14). Entre las barreras de menos fuerza, la división entre Maqui Los Palquis (131) y Los Hoyos y el Empedrado (132) se mantiene de la figura 10.b, a pesar de su cercanía, hay cerros que las dividan. Las demás barreras mencionadas recientemente en la comuna de Monte Patria también permanecen.

Con relación a la figura 11.a, vemos que la barrera que refleja la distancia más alta se encuentra en la provincia de Choapa, y divide norte a sur las CCAA de Yerba Loca (154),

Canelilla Canela (156), Canela Alta (145), El Espino (150) con Huentelauquen (153), Mincha Norte (160), Agua Fria Alta y Baja (164, 162) y Cuzcuz (175). Al disminuir un poco el valor umbral, la zona que encierra mayor distancia pasa nuevamente a la comuna de Monte Patria. Esta vez, encierra completamente a Pulpica Alto (107), siendo las barreras del sureste y suroeste las que mayor distancia reflejan. En el último gráfico (figura 11.c), disminuyendo el valor del umbral a lo mínimo, vemos que se mantienen algunas barreras. Por ejemplo, la comuna de Monte Patria permanece dividida este-oeste por dos barreras de mediana intensidad, hacia el sur Pulpica Alto (107) continúa aislada por el sureste y suroeste. Otra barrera que se repite es la de la figura 11.a, la única que divide de norte a sur en la provincia de Choapa. Entre otras barreras que revela este gráfico, está la barrera costera entre comunidades como Cerro Blanco (78), La Rinconada de Punitaqui (79), Alhuemilla Las Palmas (143) y Yerba Loca (154) que las divide de Los Trigos (77) y La Cebada (71).

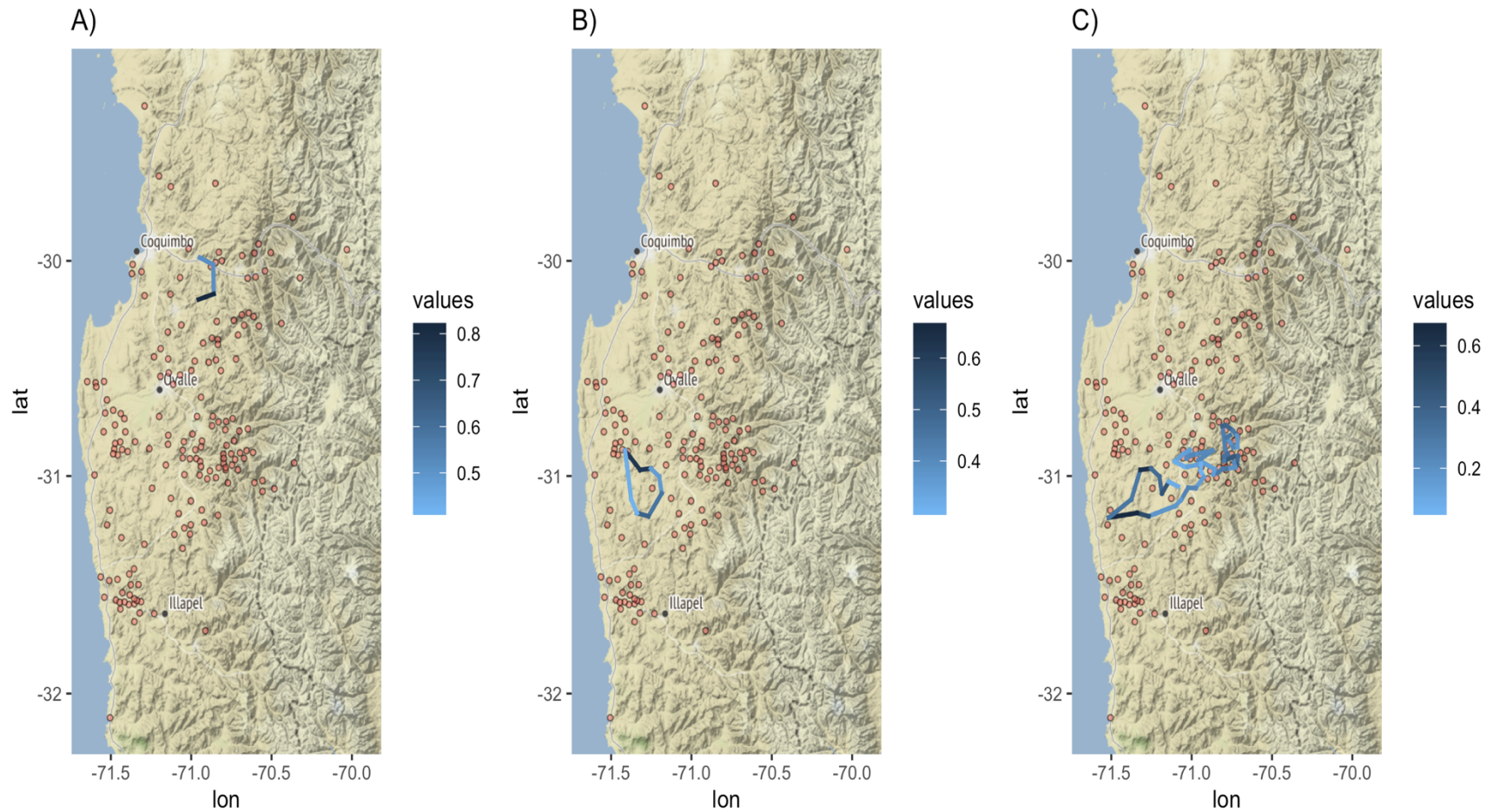


Figura 9: Barreras al flujo génico según método de Monmonier para todas las CCAA

A) Valor umbral máximo: 0.4. B) Valor umbral default: 0.2. C) Valor umbral mínimo: 0.05.

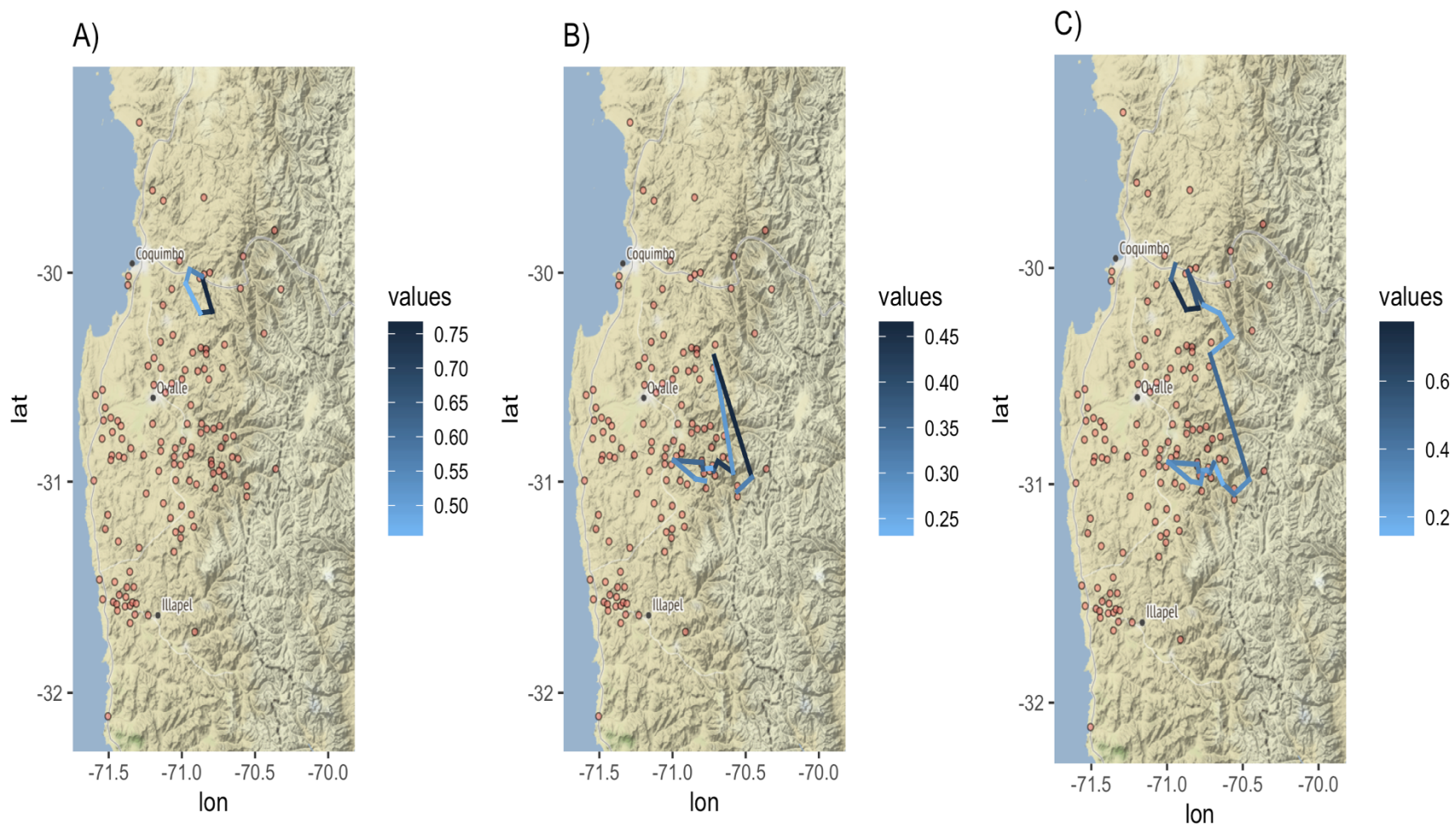


Figura 10: Barreras al flujo génico según método de Monmonier para CCAA con más de 24 comuneros inscritos.

A) Valor umbral máximo: 0.4. B) Valor umbral default: 0.23. C) Valor umbral: 0.15

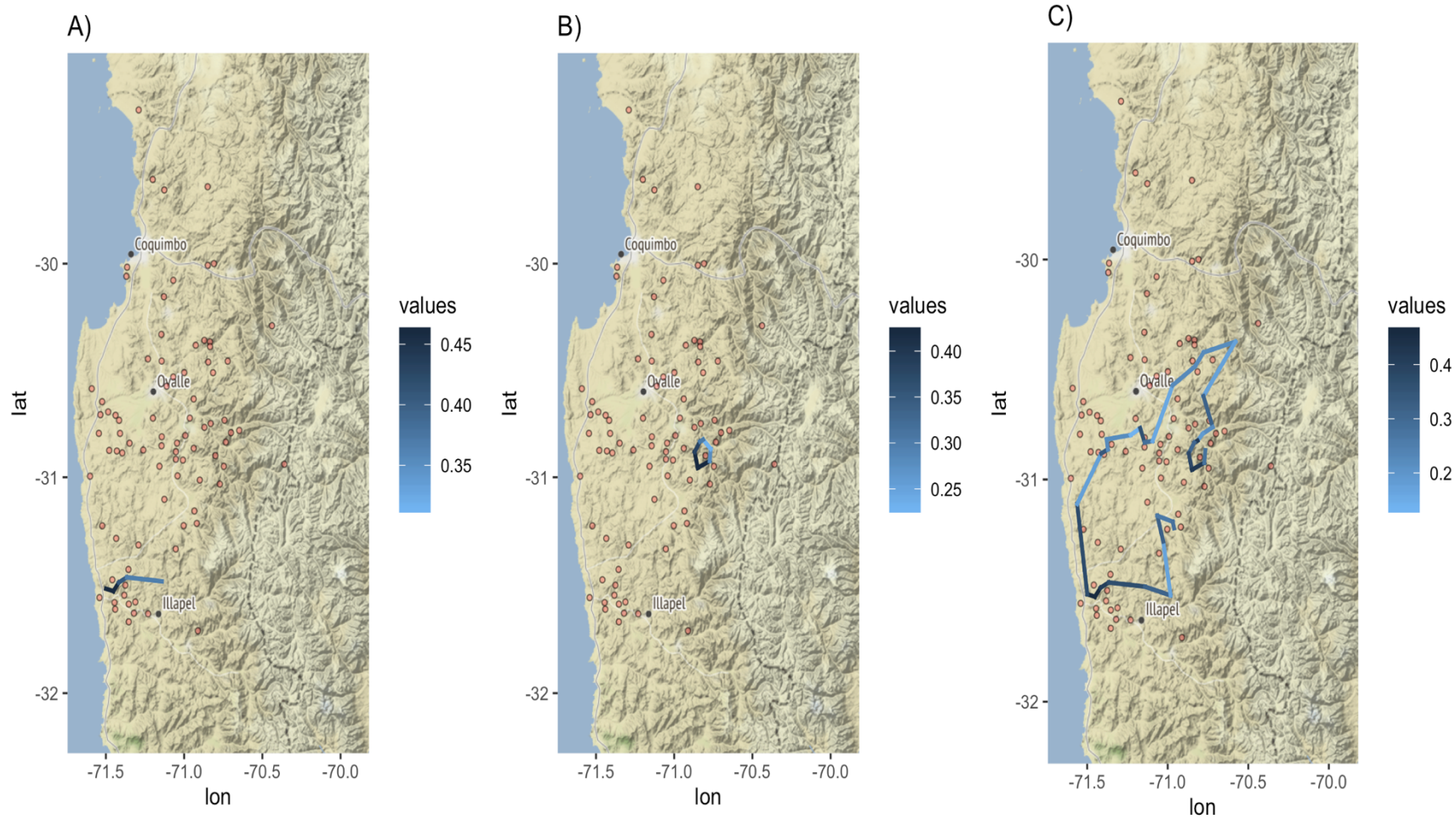


Figura 11: Barreras al flujo génico según método de Monmonier para CCAA con más de 45 comuneros inscritos.

A) Valor umbral: 0.3. B) Valor umbral: 0.2. C) Valor umbral: 0.13

3. Microsatélites y barreras al flujo génico de las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo

3.1. Análisis Multivariado

Al calcular las distintas matrices de pares para cada coeficiente – R_{st} , F_{st} , G''_{st} –, también se calculó el valor global para cada uno de ellos, y a través de permutaciones – 10000 – se comprobó su significancia. La mayoría de estos coeficientes reportan valores bastante pequeños, que sugieren una baja o inexistente estructuración poblacional, sin embargo, sus valores sí resultan significativos. Además, al calcular el G de Montecarlo se obtiene un p-valor de 0.01 lo que nos permite aceptar la hipótesis alternativa de estructuración en la muestra. Posterior a realizar el análisis en spagedi (Hardy, 2004), se concluye que sí hay una diferencia de tamaños en los alelos (Anexos 3), por lo que se establece que sí siguen el SMM. Debido a esto, se analizarán solo los resultados para R_{st} .

A partir de las dos matrices de distancia genética (Anexos 4) calculadas para las CCAA muestreadas – una para todas las CCAA muestreadas, y otra solo para las CCAA de Limarí y Choapa – se desprenden dos conclusiones principales. La primera es que al incluir las CCAA de Elqui, o lo que es lo mismo, tomar en consideración a La Polvada (16)⁶ y Gualiguaica (17), las distancias genéticas se concentran en esta zona, y, las demás CCAA se presentan bastante similares. Mientras que La Polvada muestra diferencias importantes con todas las demás comunidades – valores de distancia entre 0.02 y 0.03 –, Gualiguaica solo se distancia de Castillo Mal Paso (95) y Canela Baja (144) – valores de distancia de 0.015 y 0.016 respectivamente –, y, en menor medida, de El Espinal (68) – con un valor de distancia de 0.09 –. Aun así, Canelilla Ovalle (47) y El Espinal (68) también se muestran relativamente distantes con un valor de 0.01. En segundo lugar, al quitar las comunidades del Elqui, vemos que el panorama cambia al

⁶Nuevamente, para facilitar la comprensión, en esta sección se escribirán los nombres de las comunidades seguidas de un número en paréntesis que corresponde a su número en esta lista de orden geográfico norte-sur (Anexos 2).

mostrar más diferencias a las CCAA. La distancia entre Canelilla Ovalle (47) y El Espinal (68) es ahora la mayor distancia representada, siendo de 0.01 también. Esta vez, Huentelauquén (153) muestra mayor distancia con casi todas las comunidades, excepto con Canela Baja (144).

Por su parte, el test de Mantel concluye que al incluir todas las CCAA muestreadas si existe una correlación entre las matrices de distancia genética y geográfica, mientras que al excluir las CCAA de la provincia de Elqui, no hay evidencia suficiente para rechazar la hipótesis nula de no correlación entre las matrices.

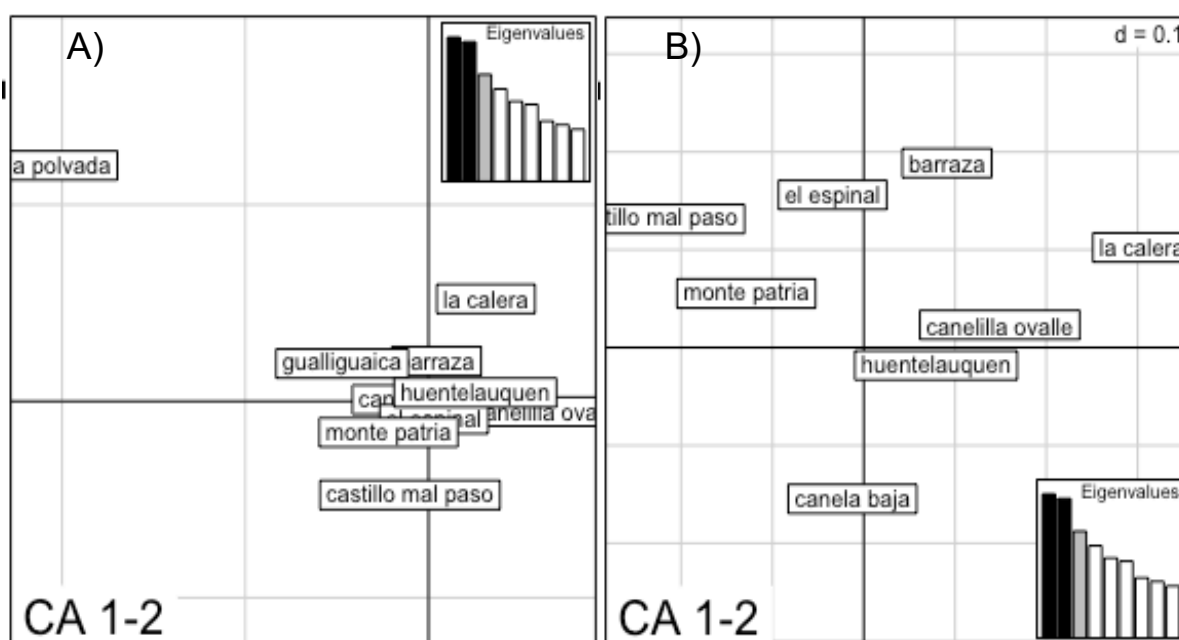


Figura 12: MCA de CCAA muestreadas según nivel de análisis

A) CCAA de Elqui, Limarí y Choapa. B) CCAA Limarí y Choapa.

En la figura 12 se forman dos grupos separados entre La Polvada y las demás CCAA. Se puede ver que no hay mucha variación para el primer eje (2,3% de la varianza) excepto para la comunidad de La Polvada. Extrañamente, Gualliguaica se ubica más cercana a las demás comunidades que a La Polvada. En el segundo eje (1,8% de la varianza) se repite la tendencia anterior, La Polvada lejana de las demás comunidades que forman un grupo por si solo. Pasando al segundo gráfico de la figura 12, en que no se incorporan las comunidades de Elqui, sí se puede observar una correspondencia

oeste-este de las comunidades para el primer eje. Aun así, es interesante ver que Huentelauquén se encuentra más próxima a las demás comunidades que a Canela Baja, por ejemplo, que está más cercana geográficamente. En el segundo eje, se observa una distribución norte-sur para las comunidades del Limarí ubicadas en los primeros dos cuadrantes horizontales.

La Figura 13 muestra a Gualliguaica y La Polvada bastante distantes entre ellas, pero además lejos de las demás comunidades. Estas últimas no parecen mostrar una distribución particular. El Espinal se muestra bastante lejano a Barraza y La Calera, lo que llama la atención por su cercanía geográfica (Figura 14). Lo mismo pasa con Canelilla Ovalle y Monte Patria. Al incluir solo las comunidades de Choapa y Limarí, se puede ver que hay una correspondencia mayor con su ubicación geográfica, sin embargo, El Espinal se muestra más alejado de lo que se podría suponer. Estas tendencias se reproducen a grandes rasgos para los otros coeficientes F_{st} y G''_{st} (Anexos 5).

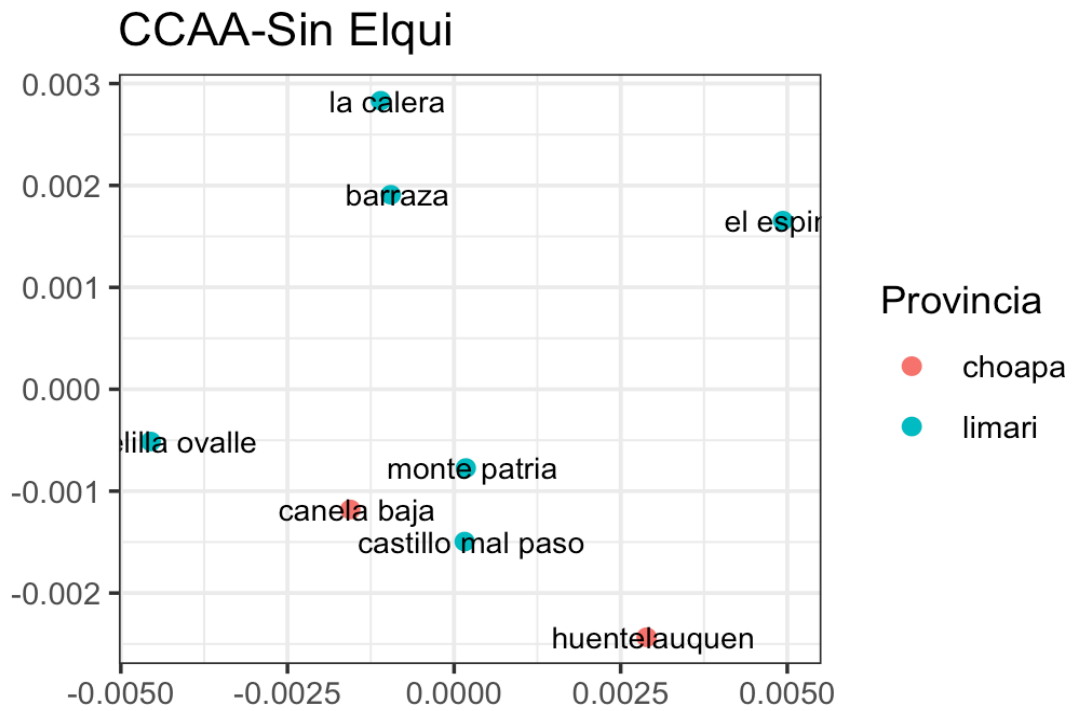
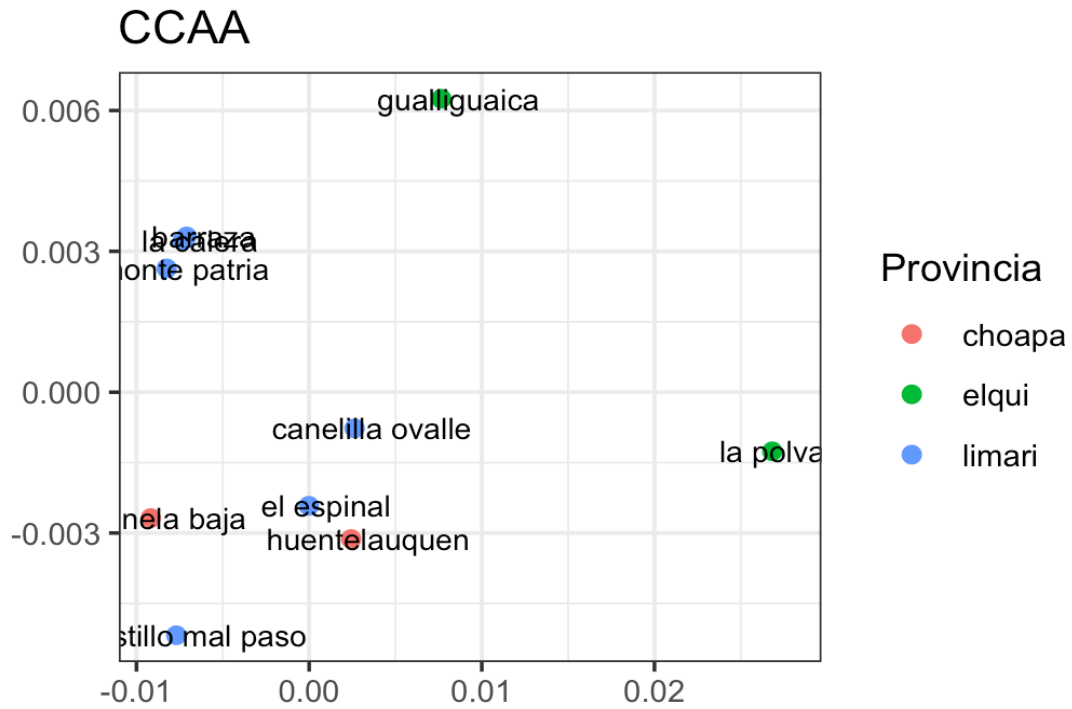


Figura 13: MDS de matriz de distancias genéticas (R_{st}) de CCAA muestreadas según nivel de análisis

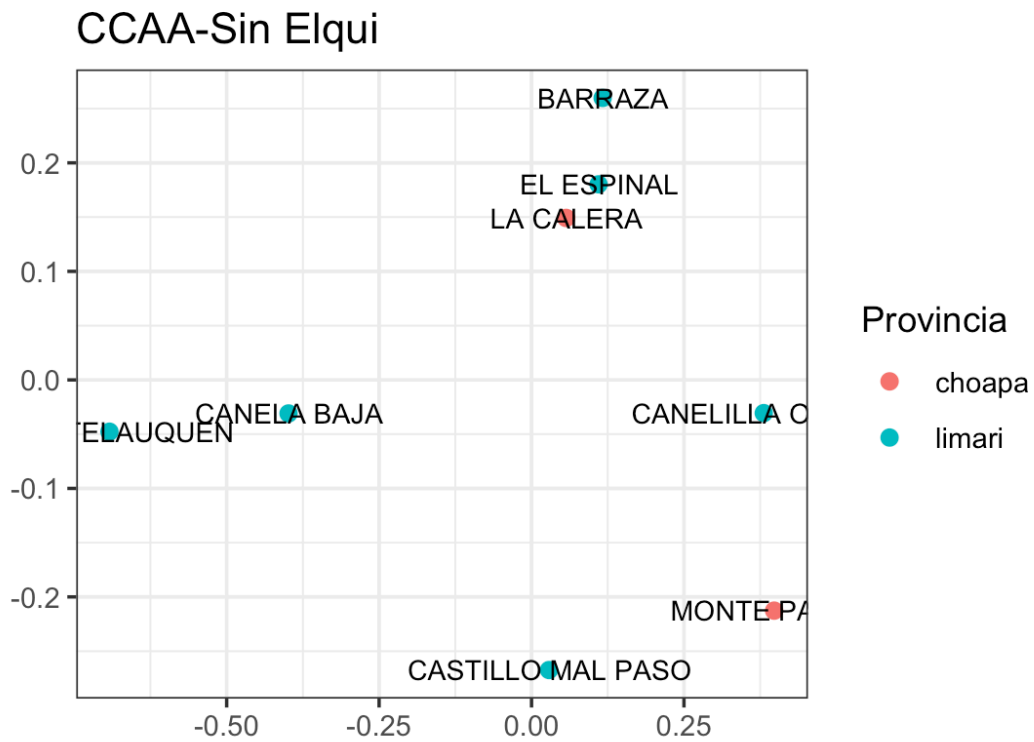
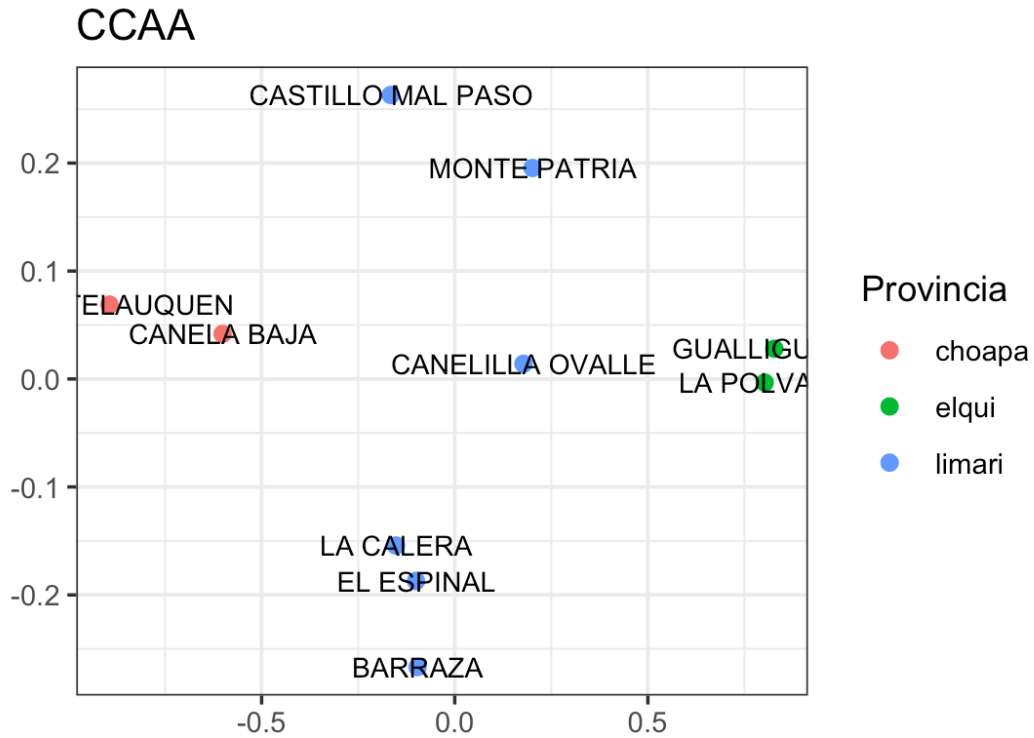


Figura 14: MDS de matriz de distancias geográficas de las CCAA muestreadas según nivel de análisis

3.2. Método de Monmonier

La barrera más fuerte es la que se encuentran entre las comunidades del norte, La Polvada y Gualiguaica, y las demás comunidades (Figura 15). Al disminuir el valor del umbral, esta barrera se mantiene y continúa bajando por el sur separando a Canelilla Ovalle de Barraza y de El Espinal, dividiendo de este-oeste a dichas CCAA. En la Figura 15.C, Canelilla Ovalle ya se muestra completamente aislada del resto de las comunidades, por el este, muestra una barrera importante con Monte Patria, y por el sur-oeste, con Barraza, El Espinal y La Calera. La barrera de menor intensidad es la que separa por el sur-este a Canelilla Ovalle de Castillo Mal Paso. Justamente, Canelilla Ovalle se localiza en una región bastante montañosa, sin embargo, es importante considerar que, por su cercanía a la ciudad de Ovalle se encuentra bien conectada.

Al quitar las comunidades del Elqui (Figura 16), y considerando solo las distancias más altas, vemos que una de las barreras del gráfico anterior (Figura 15) se mantiene, la barrera sur-oeste que separa a Canelilla Ovalle y Monte Patria de Barraza, El Espinal y La Calera. Esto se condice con los cordones montañosos que separan estas zonas. Al bajar un el umbral, El Espinal forma una especie de isla, separándose bastante de las comunidades más cercanas a ella, pero siendo de mayor importancia las barreras con Barraza y Canelilla Ovalle y Monte Patria. La barrera que se muestra entre El Espinal y La Calera, y, entre El Espinal y Barraza, no tiene concordancia con hitos geográficos.

Estas tendencias generales se reproducen también con los otros índices de distancia F_{st} y G''_{st} (Anexos 6 y 7).

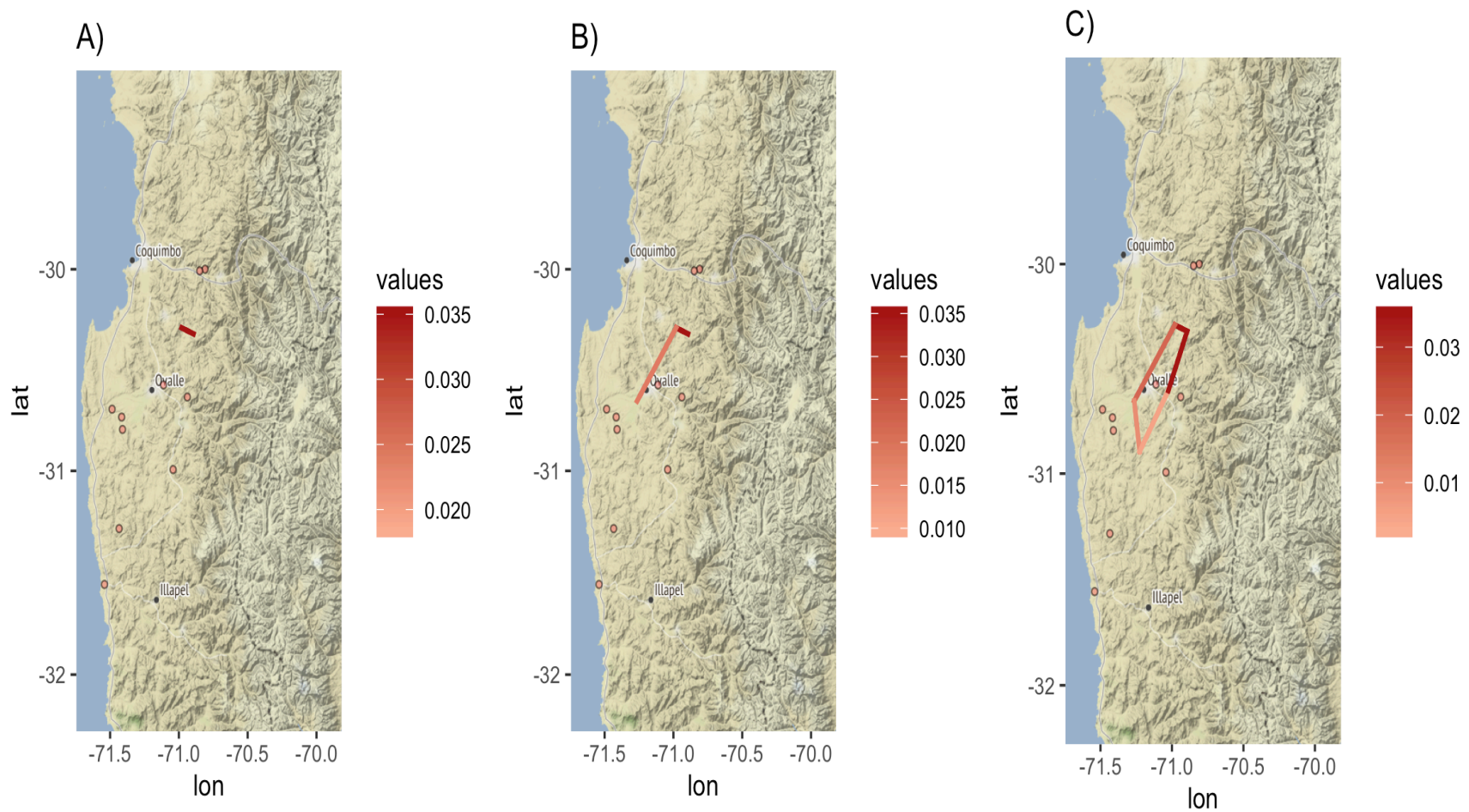


Figura 15: Barreras al flujo génico según método de Monmonier en las CCAA muestreadas

A) Valor umbral máximo: 0.01 .B)Valor umbral default: 0.009 .C) Valor umbral mínimo: 0.002

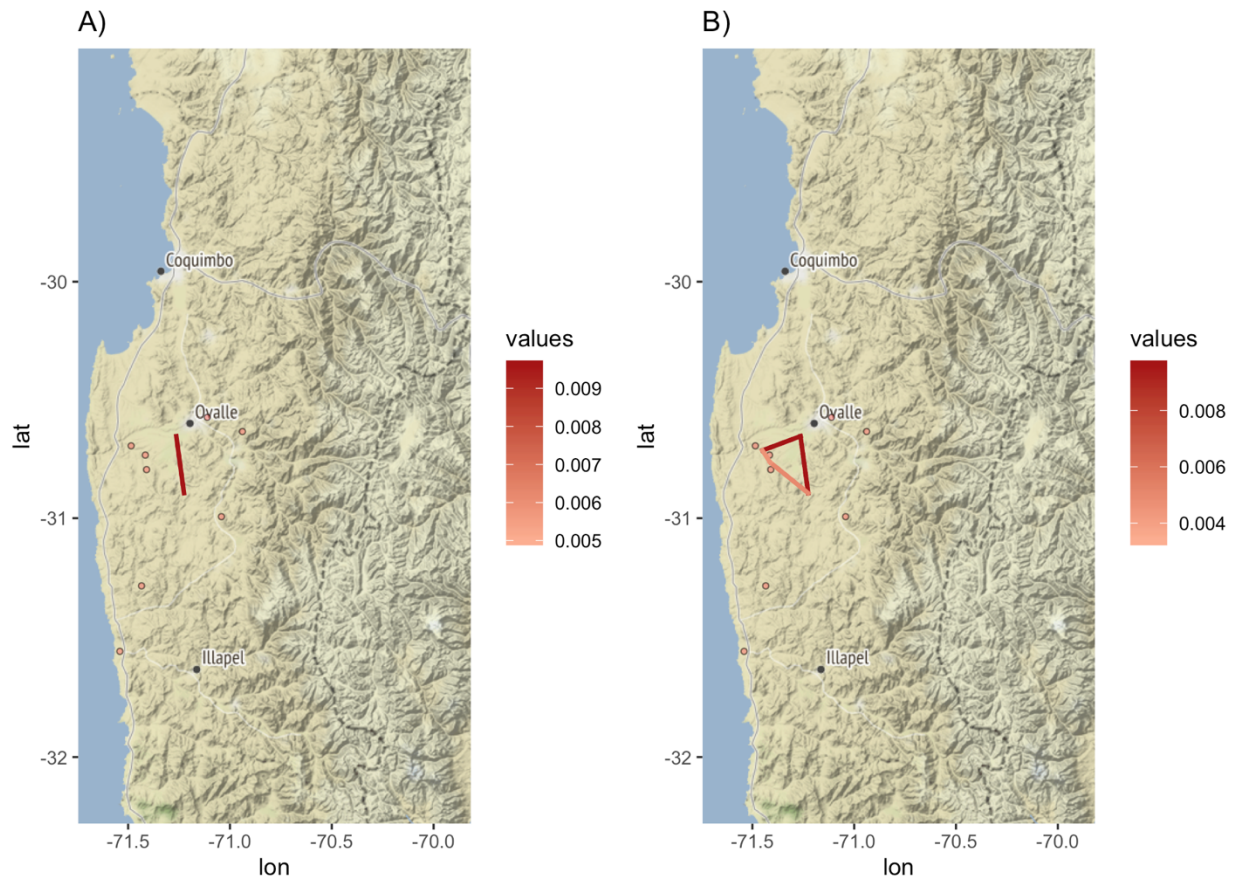


Figura 16: Barreras al flujo génico según método de Monmonier en las CCAA muestreadas de Limarí y Choapa.

A) Valor umbral máximo: 0.0045. B) Valor umbral mínimo: 0.003

4. Barreras al flujo génico de las Comunidades Agrícolas de la Región de Coquimbo

En esta sección se muestran tres gráficos que resumen las distintas barreras al flujo génico en las CCAA para cada línea de evidencia – apellidos y STR – entregadas para cada nivel de análisis y según el valor de umbral definido en el algoritmo Monmonier. Estos gráficos están ordenados de forma decreciente, es decir, la primera figura muestra las barreras para el umbral más alto, o lo que es lo mismo, las barreras más fuertes. mientras que el último gráfico corresponde al valor umbral más bajo, y, por tanto, todas las barreras al flujo génico posibles.

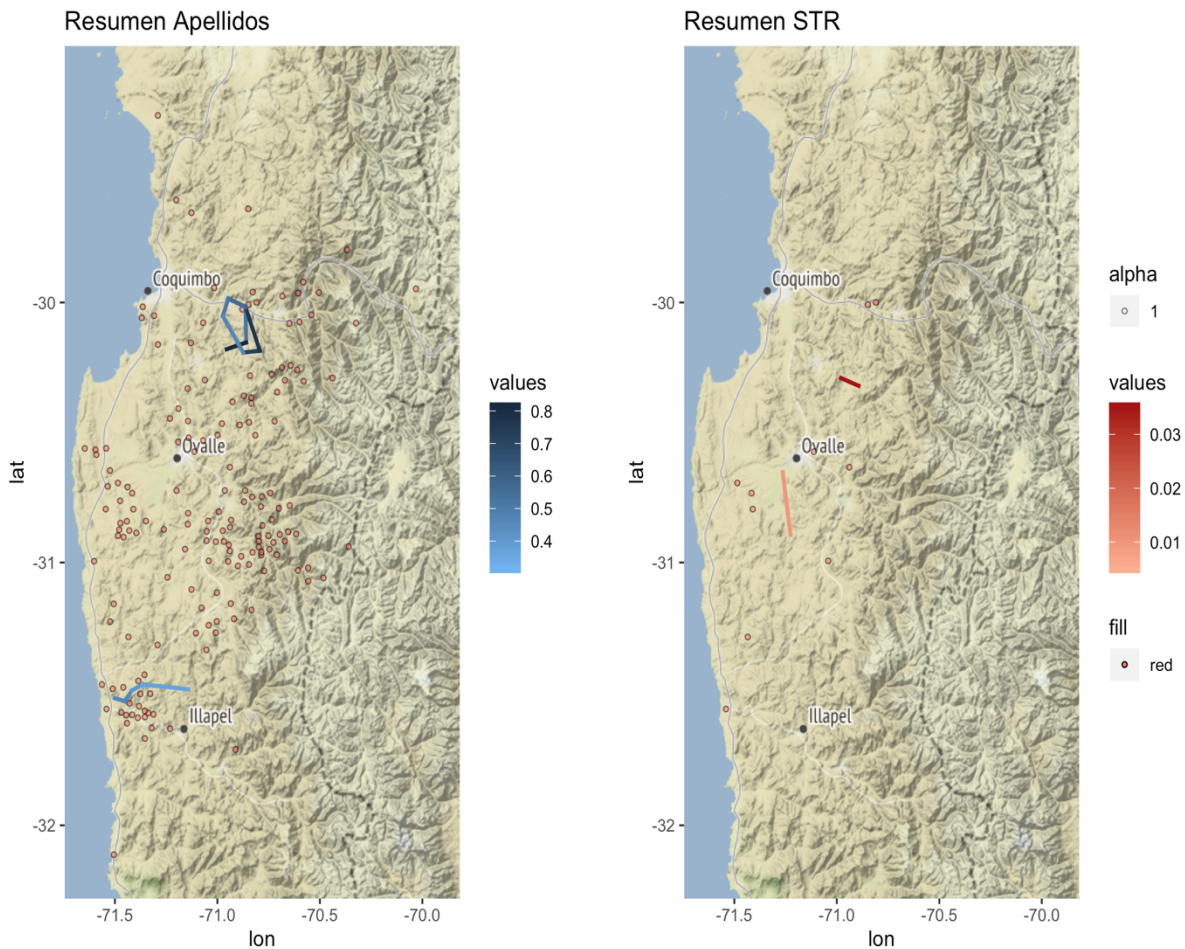


Figura 17: Barreras al flujo génico para valor máximo de umbral según método de Monmonier en CCAA para apellidos y STR

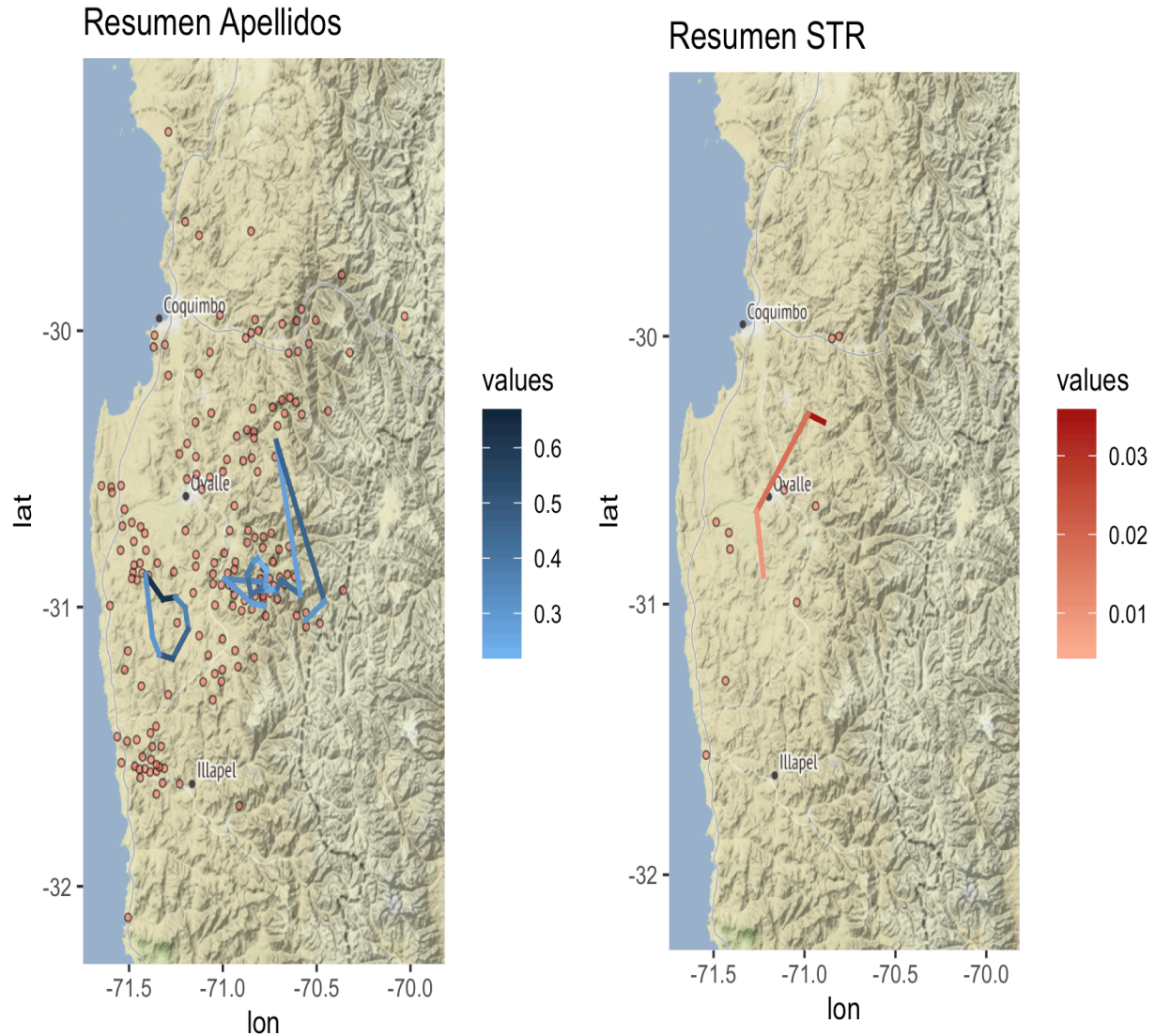


Figura 18: Barreras al flujo génico por default según método de Monmonier en CCAA para apellidos y STR

En la figura 17 es posible ver que la barrera más fuerte aparece a la misma altura, dividiendo las CCAA de más al sur de la provincia de Elquí con las CCAA de las provincias de más al sur. Justamente las CCAA que dividen son La Polvada y Gualliguica de las CCAA de más al sur. En las figuras 18 y 19 se observa una tendencia a dividir de este a oeste las CCAA de la comuna de Monte Patria con las CCAA de la comuna de Ovalle.

Definitivamente una de las zonas que más presenta barreras en la comuna de Monte Patria, que es justamente una de las zonas más montañosas. Esto, sin embargo, solo se puede apreciar en el mapa de apellidos puesto que no hay datos suficientes para los marcadores genéticos. Lo anterior coincide con varios cerros de la región, sin embargo, otras barreras se muestran entre CCAA colindantes en las que no existen una barrera física visible, como se mencionó en las secciones anteriores.

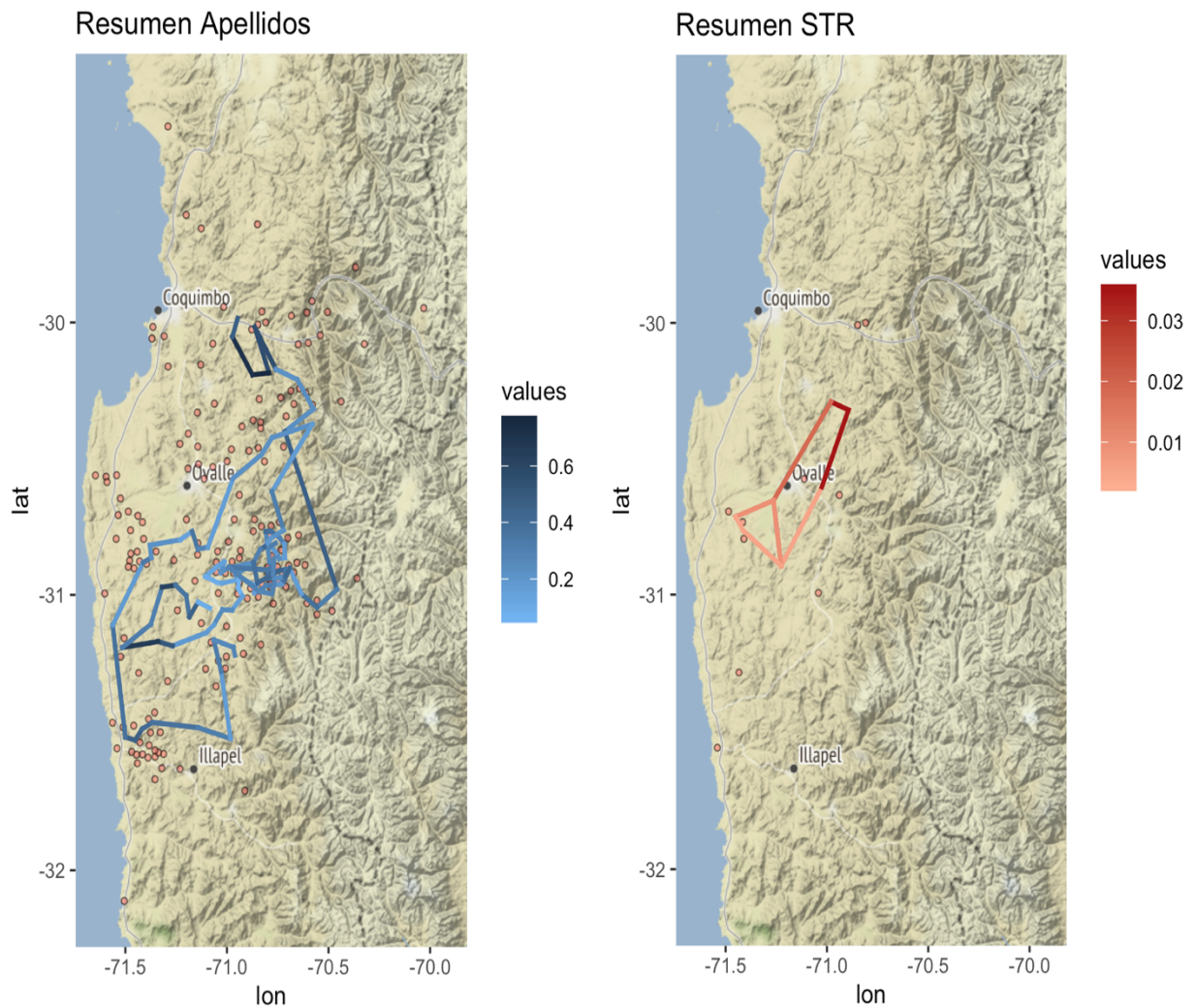


Figura 19: Barreras al flujo génico para valor mínimo de umbral según método de Monmonier en CCAA para apellidos y STR

También en la figura 19, particularmente el gráfico resumen del análisis de apellidos, se puede ver que hay una división norte-sur cerca de la frontera de la provincia entre Limarí

y Choapa. Esta barrera, sumada a la barrera que divide de norte a sur la región, a la altura de la Polvada, coincide con resultados anteriores (Montalva, 2016; Flores, 2018) que indican que existe una estructura genética dada por provincia en Coquimbo. Por último, estos resultados también muestran que las comunidades costeras son más similares entre sí y más diferentes de las comunidades del interior. Esto se ilustra en que hay pocas barreras en la región costera, y, varias barreras este-oeste que las dividen a medida que se avanza en dirección a la cordillera de los Andes.

DISCUSIÓN

En esta sección se comentarán los principales resultados de esta tesis, y, a su vez, se señalarán las limitaciones de esta investigación. A partir de estos resultados, podemos concluir que existen barreras al flujo génico entre las poblaciones estudiadas. Tanto para los mapas realizados con frecuencias de apellidos como con frecuencias alélicas se pueden observar barreras al flujo génico. En mayor detalle, existe una coincidencia entre las barreras al flujo génico más intensas para apellidos y STR. La primera de ellas corresponde a la división norte-sur de las CCAA de más al sur de la provincia de Elqui, La Polvada, Gualliguaica y Los Algodones, y las CCAA más al norte de la provincia de Limarí. La segunda es una barrera este-oeste entre las comunas de Ovalle y Monte Patria. En particular, esta última barrera coincide con resultados de investigaciones anteriores (Montalva, 2015).

Si bien los valores de las distancias genéticas para STR son bastante pequeñas, son significativas. Varios estudios que han trabajado con este tipo de marcadores han resaltado este fenómeno, y, lo tienden a explicar por la alta variabilidad de estos marcadores. Esta característica que hace a los microsatélites ventajosos también se puede volver una desventaja pues subestima la estructuración genética (Balloux, 2002; Putman y Carbone, 2014). A pesar de que, por lo mismo, se recomienda el uso de SNPs en varios de estos estudios, para esta investigación en particular no es favorable puesto que las poblaciones que aquí se estudian presentan un alto grado de consanguinidad, y, por tanto, usar SNPs en desmedro de los STR resultaría poco informativo (Wilkening, 2006).

En cuanto a los valores de distancia entregados para los apellidos, estos son más altos en comparación con los valores para STR. A pesar de que algunos estudios han determinado que el uso de apellidos en general suele sobreestimar la estructuración genética (Rudan, 2006), también establecen que al ser una de las medidas más utilizadas se sabe de técnicas que pueden reducir este efecto (Mateos, 2014). Una de

ellas, es comparar con otro tipo de marcadores para llegar a una especie de equilibrio, como se hace en el presente estudio.

Algunas consideraciones metodológicas que son importantes de mencionar tienen que ver con la forma que fueron recolectadas estas muestras. Para estudios de estructura genética, como para muchos otros, es de real importancia no solo el número de muestras recolectadas, sino que también la técnica de muestreo. Astle (2009) plantea que son estos dos elementos los que permiten entender verdaderamente una estructura genética y el efecto de estructuración en la misma. Respecto a esto, se puede decir que, si bien para este trabajo no existió un diseño de muestreo probabilístico, estas muestras demostraron ser representativas a través de simulaciones en el trabajo de Flores (2018). Como se mencionó anteriormente, hacer simulaciones de datos microsatelitales es bastante recomendable pues mejora la calidad de estos marcadores (Putman y Carbone, 2014). Además, vale recalcar que la cantidad de muestras con las que aquí se trabajan no es menor – 351 muestras para marcadores genéticos – y tuvieron buenas evaluaciones en cuanto a precisión, exactitud y sesgo en Flores (2018).

En cuanto a los apellidos, se trabaja con una gran cantidad de datos, lo que también puede resultar en menor poder de distinción de barreras (Mateos, 2014; Oliveira, 2013). Sin embargo, al hacer cortes de acuerdo con los estadísticos descriptivos de la población se intentó superar esta limitación. Si miramos la figura 9.c, que denota todas las barreras posibles para el primer nivel de análisis que incluye todas las CCAA registradas en la lista de comuneros, podemos ver que en la comuna de Monte Patria se observan bastantes barreras, pero sin un patrón claro, opuesto a lo que se muestra en las figuras 12.c y 13.c – todas las barreras posibles para las CCAA con más de 24 y 45 comuneros inscritos, respectivamente –. Por ello, se piensa que esta medida de trabajar con distintos niveles de análisis resultó ser positiva. Por otro lado, las bases de datos presentaban apellidos bastante similares, algunos que se asumen fueron mal transcritos. Este problema ha sido señalado ya en otros estudios (Oliveira, 2013), y se ha intentado corregir comparando con los apellidos registrados en la región.

No obstante, y como ya se ha señalado, ambas líneas de evidencia coinciden en las barreras más relevantes por lo que se puede establecer con cierto grado de seguridad que existen al menos tendencias parecidas para estas dos líneas de evidencia. Además, es importante mencionar conforme a la evaluación de las barreras al flujo génico propiamente tal, como se establece en Blair (2012), Monmonier es uno de los métodos con mejor definición de barreras “verdaderas”, por lo que las barreras que aquí se exponen son menos probables de caer en un error tipo 1.

En relación con las barreras al flujo génico y los factores geográficos, no se puede decir concluyentemente que estas barreras se explican en su totalidad por la geografía. Existen algunos resultados, no obstante, que en una primera instancia sí apuntan a una relación entre el paisaje genético y los factores geográficos. Las pruebas de Mantel – con excepción de la matriz de STR para todas las comunidades muestreadas – concluyeron que no hay coincidencia entre las distancias genéticas y las distancias geográficas, lo que podría indicar entonces que existen otros factores, como los hitos geográficos, que pueden estar jugando un rol fundamental en la estructura genética de estas poblaciones. Además, justamente la zona que presenta mayores barreras al flujo génico, entre las comunas de Monte Patria y Combarbalá – provincia Limarí – es una de las zonas más montañosas de la IV región, y, por otro lado, el sector que presenta menos barreras es el sector costero, que se encuentra menos dividido por cordones montañosos y mejor conectado por carreteras. Este fenómeno se ha observado en otros estudios, por ejemplo, en Faubet (2007) se establece que la altitud juega un rol más importante que la distancia geográfica en las estructuras genéticas de las poblaciones estudiadas. A su vez, señala que a menor altitud existe más diversidad genética mientras que a mayor altitud ocurre lo contrario, producto de que las poblaciones a mayor altitud suelen estar más recluidas. En cuanto a los ríos, no parece ser que actúen como barreras al flujo génico en la región de Coquimbo.

Tal como se menciona anteriormente, no todas las barreras aquí reveladas coinciden con barreras geográficas de la región. Por ejemplo, para la barrera entre Los Algodones con La Polvada, que son comunidades aledañas, no se ve presencia de barreras físicas

visibles (Figura 17). Lo mismo sucede con Litipampa y Jiménez y Tapia (Figura 18). En este sentido, sería interesante estudiar si estas barreras pudiesen explicarse por factores sociales. Seguramente, la investigación de este Fondecyt al incluir en el estudio otras variables sociales, como las distintas normas de tenencia de tierra de cada comunidad, pueda brindar más luces sobre este tema. Aun así, se piensa que reducir el tamaño de los polígonos de coordenadas con los que se trabaja aquí a solo el sector que habitan las distintas CCAA y no a todo el terreno que poseen, podría mejorar la coincidencia entre las barreras físicas y de flujo génico. Asimismo, incluir una matriz de distancia hecha a partir de las distancias entre los caminos y las CCAA puede ser una buena adición al análisis.

De acuerdo con los resultados de esta tesis, la hipótesis de estructuración genética en la zona dada por geografía debe ser rechazada. A pesar de que las pruebas de Montecarlo para STR indicaron una estructuración subyacente en los datos, y, en estudios anteriores (Montalva, 2015; Flores, 2018) se había sugerido una estructuración genética débil para estas comunidades, en esta tesis los análisis no son concluyentes para ninguna de las dos líneas de evidencia. En primer lugar, los análisis de correspondencias no muestran una distribución particular de los puntos, pero si se puede destacar que tanto para apellidos como para STR la Polvada se muestra como la comunidad agrícola más alejada. Se ha visto que, en general, este método tiende a verse bastante influido por los outliers. Si bien esto podría explicar la disposición observada en la figura 12.A, dado el bajo tamaño muestral de esta comunidad para marcadores microsatelitales, en apellidos no se puede usar este mismo argumento. Si bien en el método de Monmonier se trazan barreras a esta altura, no separan específicamente La Polvada de las demás comunidades, sino que las tres comunidades del Elqui que se ubican allí – La Polvada, Los Algodones y Gualliguaica –.

Por su lado, en los MDS tampoco parece haber una tendencia clara dada por geografía en los datos, más bien se presentan como verdaderas nubes de puntos. Esto con excepción del MDS de apellidos (figura 6), dado que es el único que permite atisbar algún grado de estructuración al ubicar a las comunidades de las mismas provincias en las

mismas regiones del gráfico, coincidiendo así con Flores (2018) quien establece que hay una estructuración de las comunidades dadas por provincia. Aun así, basándonos solo en este gráfico, la estructuración sería bastante débil. Sin embargo, interesantemente, en la figura 19, que resume todas las barreras arrojadas por el método de Monmonier para los distintos niveles de análisis de apellidos, se puede ver que justamente existen barreras norte-sur a la altura del límite provincial de Elqui y Limarí, y, Limarí y Choapa, separando entonces a Limarí de las dos otras provincias. Esto último no solo coincide con los resultados de Flores (2018), sino que también con los resultados de Barrai (2014) que establece que Limarí es una de las zonas más endogámicas y diferentes al resto de Chile. No obstante, esta posible estructuración dada por provincia solo logra verse en apellidos, y combinando distintos niveles de análisis. A pesar de que entonces no se puede concluir que haya una estructuración genética geográfica en la región, existen algunas zonas más diferenciadas que otras. Por ejemplo, el límite provincial entre Elqui y Limarí, y el centro de la región en la comuna de Monte Patria.

Más en profundidad, vemos que algunas tendencias que se muestran en los gráficos multivariados no guardan suficiente relación con las barreras arrojadas por el método de Monmonier. Por ejemplo, en la figura 8 se muestra a Los Choros y La Polvada bastante lejos de las demás CCAA, mientras que en los mapas de Monmonier no se ve ninguna barrera a la altura de la primera comunidad mencionada. Así también, la distancia que se muestra entre Gualliguica y La Polvada en la figura 13, no está reflejada como una barrera en los mapas de Monmonier. Existen algunos estudios que señalan resultados parecidos, discordancia entre el análisis multivariado y el algoritmo de detección de barreras. En parte, Storfer (2007), lo explica por diferencias teóricas entre ambos métodos, puesto que el método de Monmonier, permite encontrar discontinuidades en el flujo génico más graduales entre las poblaciones en contraposición a otros métodos multivariados, ya que el primero se basa en un modelo de clines genéticos mientras que el segundo, en un modelo de isla que define grupos distintos o subpoblaciones. En específico, el algoritmo de Monmonier permite identificar clines, gracias a la forma que tiene de operar el algoritmo en sí, que va trazando las barreras de acuerdo con los puntos más cercanos y sus valores de distancia locales. Algunos autores, como Astle (2009),

señalan que encontrar variaciones graduales en el espacio logra describir mejor el panorama genético de las poblaciones humanas. De esta forma, una posible explicación de estos resultados sería que las diferencias genéticas entre las CCAA no son tan abruptas para ser captadas por los métodos multivariados que aquí se usan.

Esto último, y siguiendo lo propuesto por Astle (2009), tiene una lectura especial, ya que, en vez de estar hablando de estructuración poblacional, se trata de barreras cripticas. Si bien ambos fenómenos obedecen a un patrón de variación, la primera habla de una ancestría común remota, mientras que, la segunda, de una ancestría común reciente. Eso último no sería extraño dado el bajo tamaño de las poblaciones que aquí se estudian y la consanguinidad que hay en las mismas (Barrai, 2012; Montalva, 2015). Además, no debemos olvidar que se está trabajando con poblaciones americanas, por lo que han tenido menos tiempo para diferenciarse. Por lo general, al estar en presencia de barreras cripticas no se pueden ver los mismos patrones entre ambos métodos – multivariados y Monmonier –, que es a lo que nos referimos más arriba.

Es necesario mencionar también que otro factor que puede estar influyendo en estos resultados es la trashumancia. Si bien existen estudios que describen genéticamente a algunas comunidades trashumantes (Crawford, 2002), estos son escasos, y, no hay estudios que lo hagan en términos de la geografía o ambiente que habitan y sus respectivas barreras al flujo génico, por lo que es difícil comparar con los resultados expuestos en la presente tesis. Sin embargo, si existen algunas investigaciones en comunidades agro-pastoras que se pueden comentar. Por ejemplo, las comunidades agro-pastoras de Palencia, España con características similares a las CCAA que aquí se describen – alta consanguinidad y aislamiento relativo – han sido estudiadas a través de sus apellidos (Rodríguez-Díaz, 2010). En esta investigación, las comunidades presentaron variaciones en el paisaje genético bastante claras, un apego al modelo de aislamiento por distancia y concordancia entre las barreras al flujo génico y la geografía. Lo mismo ocurre con las comunidades Aleut de los archipiélagos de Alaska y Rusia, que son también comunidades pequeñas y aisladas (Zlojutro, 2009). Nuevamente se ve en ellas una coincidencia entre las barreras al flujo génico y las barreras físicas de la zona

que habitan. Esto se puede explicar en parte por la escasa movilidad de estas comunidades en comparación con las CCAA de Coquimbo. Como se mencionó más arriba, las CCAA en un pasado no muy lejano practicaron la trashumancia. Es posible que la movilidad de estas comunidades en un pasado cercano se refleje hoy en una estructuración genética no muy clara en la región en contraposición a lo que se observa en estas otras dos comunidades mencionadas – comunidades agro-pastoras de Palencia y comunidades Aleut –.

Ahondando en los procesos de movilidad de estas comunidades, es necesario mencionar que, aparte del factor de la trashumancia, existe evidencia también de flujos migratorios hacia y desde las CCAA. Tanto en el pasado como en la actualidad, han existido procesos importantes de emigración e inmigración (Alexander, 2008). Como se mencionó anteriormente, la población más joven de las CCAA tiende a emigrar a la ciudad en busca de educación y trabajo. Asimismo, se especula que las sequías recurrentes sumado a la disponibilidad de agua y la degradación de los suelos, son causa de movimiento de gente también. En este sentido, sería interesante indagar en estos procesos de inmigración relacionados con el cambio climático, en especial ahora que la crisis hídrica se ha agudizado considerablemente. En contraparte, existe también gente que llega a las CCAA desde la ciudad en busca de terrenos más asequibles. Se piensa que la suma de todos estos factores también está afectando el paisaje genético observado en esta tesis.

CONCLUSIÓN

A pesar de resultados de investigaciones anteriores (Montalva, 2014; Montalva, 2015), en la presente memoria se establece que no hay una estructuración genética en las Comunidades Agrícolas de la región de Coquimbo, pero sí que existen barreras cripticas entre ellas. El método de Monmonier arroja barreras al flujo génico que reflejan la variación en el paisaje genético de las Comunidades Agrícolas que presentan algunas similitudes entre ambas líneas de evidencias, apellidos y microsatélites. Sin embargo, las barreras al flujo génico no se pueden explicar en su totalidad por los factores geográficos presentes en la zona. Resulta de suma importancia, más aún al trabajar con comunidades agro-pastoras, relevar el papel de la geografía y del ambiente a la hora de estudiarlas. Sin duda, incluir la variable geográfica, a pesar de las limitaciones de este estudio, resulta bastante informativo pues permite comprender de mejor manera la estructura genética de estas poblaciones al demostrar variaciones que los análisis multivariados no han podido ilustrar. Estudios como este también nos ayudan a comprender mejor las relaciones entre individuo y ambiente, y a difuminar la barrera que se traza entre ellos.

A partir de los resultados de este estudio se sientan las bases para otros tipos de investigaciones que pueden profundizar en los aspectos sociales que están influyendo en el flujo génico. Por otra parte, complejizar y profundizar en los procesos de movilidad de las CCAA, tomando en cuenta lo propuesto en esta tesis, también puede resultar bastante interesante. De esta manera, se puede llegar a comprender mejor las relaciones entre las comunidades agrícolas de Coquimbo en la actualidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdallah, R., & Lopes, C. R. (2002). Evaluation of nine microsatellite loci and misidentification paternity frequency in a population of Gyr breed bovines. *Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science*, 39(3), 129-135.
- Acuña, M., Llop, E., & Rothhammer, F. (2000). Composición genética de la población chilena: las comunidades urales de los valles de Elqui, Limarí y Choapa. *Revista Médica de Chile*, 128(6), 593-600.
- Adger, W. N. (2000). Social and ecological resilience: Are they related? *Progress in Human Geography*, 24(3), 347–364.
- Alexander, W. L. (2008). *Resiliency in hostile environments: a comunidad agrícola in Chile's Norte Chico*. Cranbury: Lehigh University Press.
- Alvarez, L., Mendoza, C., Nogués, R. M., Aluja, M. P., & Santos, C. (2010). Biodemographic and genetic structure of Zamora Province (Spain): insights from surname analysis. *Human ecology*, 38(6), 831-839.
- Arre Marfull, M. (2008). Esclavos en la Provincia de Coquimbo: Espacios e Identidad del afrochileno entre 1702 y 1820. Disponible en <http://repositorio.uchile.cl/handle/2250/109753>
- Astle, W., & Balding, D. J. (2009). Population Structure and Cryptic Relatedness in Genetic Association Studies. *Statistical Science*, 24(4), 451–471.
- Balloux, F., & Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular ecology*, 11(2), 155-165.
- Barbujani, G., Oden, N. L., & Sokal, R. R. (1989). Detecting regions of abrupt change in maps of biological variables. *Systematic Zoology*, 38(4), 376-389.
- Barrai I, Scapoli C, Beretta M, Nesti C, Mamolini E et al (1997) Isolation by distance in Germany. *Human Genetics*, 100(5), 684.
- Barrai, I., Rodríguez-Larralde, A., Dipierri, J., Alfaro, E., Acevedo, N., Mamolini, E., Scapoli, C. (2012). Surnames in Chile: A study of the population of Chile through isonymy. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(3), 380–388.
- Barrai, I., Scapoli, C., Beretta, M., Nesti, C., Mamolini, E., & Rodríguez-Larralde, A. (1996). Isonymy and the genetic structure of Switzerland I. The distributions of

- surnames. *Annals of human biology*, 23(6), 431-455.
- Berríos, S. (2014). *Genética humana*. Santiago, Chile: Mediterráneo Biblioteca del Congreso Nacional. (s.f). Biblioteca del Congreso Nacional (BCN). *Información territorial: Región de Coquimbo. Extraído el 7 de diciembre de 2018 en <https://www.bcn.cl/siit/nuestropais/nuestropais/region4/>.*
- Blair, C., Weigel, D. E., Balazik, M., Keeley, A. T. H., Walker, F. M., Landguth, E., Balkenhol, N. (2012). A simulation-based evaluation of methods for inferring linear barriers to gene flow. *Molecular Ecology Resources*, 12(5), 822–833.
- Boattini, A., Blanco Villegas, M. J., & Pettener, D. (2007). Genetic structure of La Cabrera, Spain, from surnames and migration matrices. *Human Biology*, 79(6), 649–666.
- Boattini, A., Luiselli, D., Sazzini, M., Useli, A., Tagarelli, G., & Pettener, D. (2011). Linking Italy and the Balkans. A Y-chromosome perspective from the Arbereshe of Calabria. *Annals of human biology*, 38(1), 59-68.
- Bronberg, R. A., Dipierri, J. E., Alfaro, E. L., Barraí, I., Rodríguez-Larralde, A., Castilla, E. E., ... & Bailliet, G. (2009). Isonymy structure of Buenos Aires city. *Human biology*, 81(4), 447-461.
- Burke, B. J. (2010). Resiliency in Hostile Environments: A Comunidad Agrícola in Chile's Norte Chico by William L. Alexander. *Transforming Anthropology*, 18(2), 205-206.
- Capocasa, M., Battaglia, C., Anagnostou, P., Montinaro, F., Boschi, I., Ferri, G., ... Bisol, G. D. (2013). Detecting Genetic Isolation in Human Populations: A Study of European Language Minorities. *PLoS ONE*, 8(2), e56371.
- Castro, M. & Bahamondes, M., 1986. Surgimiento y transformación del sistema comunitario: Las comunidades agrícolas, IV Región, Chile, *Ambiente y Desarrollo*, 2(1), 111-126.
- Cavalli-Sforza, L. L., & Edwards, A. W. F. (1967). Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution*, 21(3), 550–570.
- Cavalli-Sforza, L. L., & Feldman, M. W. (1973). Cultural versus biological inheritance: phenotypic transmission from parents to children. (A theory of the effect of parental phenotypes on children's phenotypes). *American Journal of Human Genetics*, 25(6), 618–637.
- Clark L. V., & Jasieniuk M. (2011). polysat: An R package for polyploid microsatellite

- analysis. *Molecular Ecology Resources*, 11, 562–566.
- Coulon A, Guillot G, Cosson J-F et al. (2006) Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from a roe deer population. *Molecular Ecology*, 15(6), 1669–1679.
- Crispo, E., Moore, J. S., Lee-Yaw, J. A., Gray, S. M., & Haller, B. C. (2011). Broken barriers: human-induced changes to gene flow and introgression in animals: an examination of the ways in which humans increase genetic exchange among populations and species and the consequences for biodiversity. *BioEssays*, 33(7), 508-518.
- Crossetti, S. G., Demarchi, D. A., Raimann, P. E., Salzano, F. M., Hutz, M. H., & Callegari-Jacques, S. M. (2008). Autosomal STR genetic variability in the Gran Chaco native population: Homogeneity or heterogeneity? *American Journal of Human Biology*, 20(6), 704-711.
- Crow, J. F., & Mange, A. P. (1965). Measurement of inbreeding from the frequency of marriages between persons of the same surname. *Eugenics Quarterly*, 12(4), 199-203
- Cunningham, E. P., & Meghen, C. M. (2001). Biological identification systems: genetic markers. *Revue Scientifique et Technique-Office International des Epizooties*, 20(2), 491-499.
- Demarchi, D. A. (2009). Microsatélites, distancias genéticas y estructura de poblaciones nativas sudamericanas. *Revista Argentina de antropología biológica*, 11.
- Dogan, İ., & Dogan, N. (2016). Genetic Distance Measures: Review. *Turkiye Klinikleri Journal of Biostatistics*, 8(1), 87–93.
- Dupanloup I, Schneider S, Excoffier L (2002) A simulation annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, 11, 2571–2581
- Ensenberger, M. G., Thompson, J., Hill, B., Homick, K., Kearney, V., Mayntz-Press, K. A., Krenke, B. E. (2010). Developmental validation of the PowerPlex® 16 HS System: An improved 16-locus fluorescent STR multiplex. *Forensic Science International: Genetics*, 4(4), 257–264.
- Fabra, M. (2009). Patrones geográficos de diferenciación craneofacial entre poblaciones de la región central del país y otras de Argentina: aportes desde la genética del

- paisaje. *Revista del Museo de Antropología*. 1(1), 13-24.
- Fan, H., & Chu, J. Y. (2007). A brief review of short tandem repeat mutation. *Genomics, Proteomics & Bioinformatics*, 5(1), 7-14.
- Faubet, P., & Gaggiotti, O. E. (2008). A new Bayesian method to identify the environmental factors that influence recent migration. *Genetics*, 178(3), 1491–1504.
- Fiorini, S., Tagarelli, G., Boattini, A., Luiselli, D., Piro, A., Tagarelli, A., & Pettener, D. (2007). Ethnicity and Evolution of the Biodemographic Structure of Arbëreshe and Italian Populations of the Pollino Area, southern Italy (1820–1984). *American Anthropologist*, 109(4), 735–746
- Flores, J., López, C., & Rojas, J. (2012). Estado actual de los Suelos de la Región de Coquimbo Uso y Degradación. *CIREN | Centro de Información de Recursos Naturales*, 80.
- Gallardo, G. (2002). *Communal Land Ownership in Chile: The Agricultural Communities in the Commune of Canela, Norte Chico (1600-1998) (International Land Management Series)*. Aldershot: Ashgate.
- Gallopín, G. C. (2006). Linkages between vulnerability, resilience, and adaptive capacity. *Global Environmental Change*, 16(3), 293–303.
- Garrido-Garduño, T., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(3), 1031-1054.
- Geffen, E., Anderson, M.J., & Wayne, R.K. (2004). Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf. *Molecular Ecology*, 13, 2481–2490.
- Graf, O. M., Zlojutro, M., Rubicz, R., & Crawford, M. H. (2010). Surname distributions and their association with Y-chromosome markers in the Aleutian Islands. *Human Biology*, 82(5–6), 745–757.
- Guillot, G., Estoup, A., Mortier, F., & Cosson, J. F. (2005). A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics*, 170(3), 1261–1280.
- Hardy, O. J. (2003). Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. *Molecular Ecology*, 12(6), 1577-1588.
- Hardy, O. J., & Vekemans, X. (2002). SPAGeDi: a versatile computer program to analyse

- spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular ecology notes*, 2(4), 618-620.
- Hartl, D.L. & A.G. Clark (1997). *Principles of Population Genetics*. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts, USA. 542p.
- Hedrick, P. W. (1971). A new approach to measuring genetic similarity. *Evolution*, 25(2), 276–280.
- Holderegger R, Wagner HH (2008). Landscape genetics. *BioScience*, 58, 199–207.
- Holderegger, R., & Wagner, H. H. (2006). A brief guide to Landscape Genetics. *Landscape Ecology*, 21(6), 793–796.
- Jarne, P., & Lagoda, P. J. (1996). Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in ecology & evolution*, 11(10), 424-429.
- Jobling MA, Hurles ME, Tyler-Smith C (2004) *Human evolutionary genetics: origins, peoples and disease*. Garland Science Publishing, London/New York
- Jobling, M.A. 2001. In the name of the father: Surnames and genetics. *Trends in Genetics*. 17(6), 353-357.
- Johnson, D. L. (1993). Reviewed Work(s): Adaptive Strategies in African Arid Lands by Mette Bovin and Leif Manger. *Labour, Capital and Society*, 26(1), 130–132.
- Jombart, T. (2008). ADEGENET: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24:1403-1405
- Jorde, L. B. (1980). The genetic structure of subdivided human populations. En *Current developments in anthropological genetics* (pp. 135-208). Springer, Boston, MA.
- Jost, L. (2008). GST and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology*, 17, 4015–4026.
- Kamuanga, M. J. B., Somda, J., Sanon, Y., Kagoné, H.. (2008). *Livestock and regional market in the Sahel and West Africa Potentials and challenges*. (SWAC-OECD/ECOWAS, Ed.). Paris: Sahel and West Africa Club, Organization for Economic Cooperation and Development, & Economic Community of West African States, 2008, Sahel.
- Kimura, M., & Ohta, T. (1978). Stepwise mutation model and distribution of allelic frequencies in a finite population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 75(6), 2868-2872.

- Kimura, M., & Weiss, G. H. (1964). The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 49(4), 561.
- Laland KN, Odling-Smee J, Myles S (2010). How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nat Rev Genet*, 11, 137–148.
- Lalouel, J-M. (1987). Distance Analysis and Multidimensional Scaling. En Mielke, J., Crawford., M., *Current Developments in Anthropological Genetics* (pp.209-245). Springer Science & Business Media.
- Lao, O., Lu, T. T., Nothnagel, M., Junge, O., Freitag-Wolf, S., Caliebe, A., ... Kayser, M. (2008). Correlation between Genetic and Geographic Structure in Europe. *Current Biology*, 18(16), 1241–1248.
- Lasker, G. W., & Kaplan, B. A. (1985). Surnames and genetic structure: Repetition of the same pairs of names of married couples, a measure of subdivision of the population. *Human biology*, 431-440.
- Larmuseau, M. H. D., Vanoverbeke, J., Gielis, G., Vanderheyden, N., Larmuseau, H. F. M., & Decorte, R. (2012). In the name of the migrant father Analysis of surname origins identifies genetic admixture events undetectable from genealogical records. *Heredity*, 109(2), 90–95.
- Latham, KE, Madonna ME. (2014). DNA Survivability in Skeletal Remains. En Pokines, JT y Symes, SA, *Manual of Forensic Taphonomy* (pp.385-407). CRC Press.
- Lawson Handley, L. J., Manica, A., Goudet, J., & Balloux, F. (2007). Going the distance: human population genetics in a clinal world. *Trends in Genetics*, 23(9), 432–439.
- Lin, D. (1998). An Information-Theoretic Definition of Similarity. ICML '98 Proceedings of the Fifteenth International Conference on Machine Learning. pp. 296-304.
- Lisa, A., De Silvestri, A., Mascaretti, L., Degiuli, A., & Guglielmino, C. R. (2007). HLA genes and surnames show a similar genetic structure in Lombardy: Does this reflect part of the history of the region? *American Journal of Human Biology*, 19(3), 311–318.
- Malécot, G. (1948). *Mathematics of heredity*. CA, USA; Freeman, San Francisco.
- Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G., & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4), 189–197.

- Manni, F., Guerard, E., & Heyer, E. (2004). Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human biology*, 76(2), 173-190.
- Manni, F., Heeringa, W. J., Toupance, B., & Nerbonne, J. A. (2008). Do surname differences mirror dialect variation?. *Human Biology*, 80(1), 41-64.
- Mateos, P. (2014). *Names, Ethnicity and Populations*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- McCay, B. J. (1993). *Property Rights and The Performance of Natural Resource Systems: Management Regimes*. Stockholm.
- Meinzen-dick, R., & Knox, A. (1999). Collective action, property rights, and devolution of natural resource management: a conceptual framework.
- Meirmans, P. G. (2010). Assessing population structure: FST and related measures, (11), 5–18.
- Milton, K. (2001). Ecologías: antropología, cultura y entorno. *Revista internacional de Ciencias Sociales*, 154, 86-115.
- Ministerio de Bienes Nacionales. s.f. Comunidades agrícolas: Comunidades de la Región de Coquimbo. Extraído el 14 de mayo de 2018 de <http://www.comunidadesagricolas.cl/region-coquimbo/>
- Monmonier, M. S. (1973). Maximum-difference barriers: An alternative numerical regionalization method. *Geographical analysis*, 5(3), 245-261.
- Montalva, N. (2015). Consumo de leche y persistencia de lactasa en pastores de las Comunidades Agrícolas del Norte. Universidad de Chile.
- Montalva, N. (2016). Fondecyt Iniciación en Investigación 2016, Proyecto No 1160402: “Cultural phylogenetics and coevolution of wealth inheritance and land tenure norms in agropastoralist communities”. No publicado.
- Morales, C., & Parada, S. (2005). *Pobreza, desertificación y degradación de los recursos naturales*. Santiago: Cepal.
- National Human Genome Research Institute, s.f. Genetic Markers. Extraído el 19 de julio de 2018 en <https://www.genome.gov/glossary/index.cfm?id=86>
- Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106(949), 283-292.
- Nei, M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small

- number of individuals. *Genetics*, 89(3), 583-590.
- Nei, M. 1965. Variations and covariation of gene frequencies in subdivided populations. *Evolution* 19, 256-258
- Nelis, M., Esko, T., Mägi, R., Zimprich, F., Zimprich, A., Toncheva, D., ... & Jakkula, E. (2009). Genetic structure of Europeans: a view from the North–East. *PloS one*, 4(5), e5472.
- Niamir-Fuller, M. (1999). Managing mobility in African rangelands. *Property rights, risk and livestock development in Africa*, 102-31.
- Ostrom, E. 1990. *Governing the commons: The evolution of institutions for collective action*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press
- Ostrom, E., & Hess, C. (2007). Private and common property rights. En *Encyclopedia of law and economics*. Edwards Elgar Publishing Limited.
- Palmé, A. E. (2003). Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch , *Betula pendula*. *Molecular Ecology*, (12), 201–212.
- Pettener, D., Pastor, S., & Tarazona-Santos, E. (1998). Surnames and genetic structure of a high-altitude Quechua community from the Ichu River Valley, Peruvian Central Andes, 1825-1914. *Human biology*, 865-887.
- Pinto-Cisternas, J., Castelli, M., & Pineda, L. (1985). Use of Surnames in the Study of Population Structure. *Human Biology*, 57(3), 353-363.
- Pritchard, J., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945–959
- Quinque, D., Kittler, R., Kayser, M., Stoneking, M., & Nasidze, I. (2006). Evaluation of saliva as a source of human DNA for population and association studies. *Analytical biochemistry*, 353(2), 272–277.
- Rodríguez Díaz, R., & Blanco Villegas, M. J. (2010). Genetic Structure of a Rural Region in Spain: Distribution of Surnames and Gene Flow. *Human Biology*, 82(3), 301–314.
- Rodríguez-Díaz, R., Blanco-Villegas, M. J., & Manni, F. (2017). From surnames to linguistic and genetic diversity: five centuries of internal migrations in Spain. *J. Anthropol. Sci.(JASs)*, 95, 249-267.
- Rodriguez-Larralde, A., Scapoli, C., Beretta, M., Nesti, C., Mamolini, E., & Barrai, I. (1998). Isonymy and the genetic structure of Switzerland. II. Isolation by

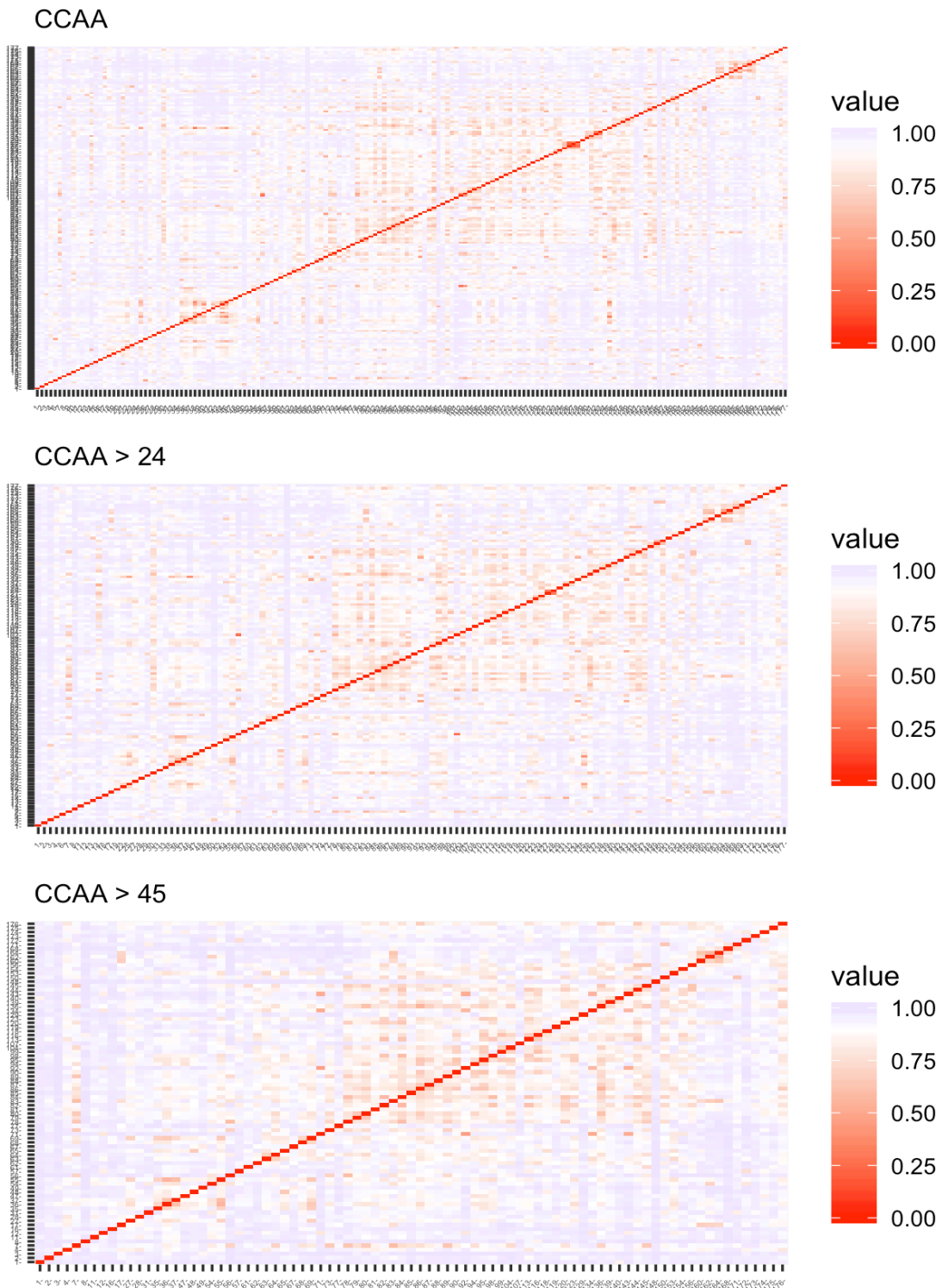
- distance. *Annals of human biology*, 25(6), 533-540.
- Rosenberg, N. A. (2002). Genetic Structure of Human Populations. *Science*, 298(5602), 2381–2385.
- Rousset, F. (2008). genepop: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular ecology resources*, 8(1), 103-106.
- Rudan, I. and P. Rudan. (2000). Comparison between coefficients of inbreeding computed from deficit of heterozygotes for codominant autosomal genetic polymorphisms and from isonymy data. En *Biennial Book of European Anthropological Association*, 117-128.
- Rudan, I., Biloglav, Z., Vorko-Jović, A., Kujundžić-Tiljak, M., Stevanović, R., Ropac, D., ... & Campbell, H. (2006). Effects of inbreeding, endogamy, genetic admixture, and outbreeding on human health: a “1001 Dalmatians” study. *Croatian medical journal*, 47(4), 601-610.
- Rychkov, I. G., Rychkov, A. V, Balanovskaia, E. V, Batsuur', Z., Belkovskiĭ, A. N., Budilova, E. V, & Terekhin, A. T. (1990). Genogeography of human populations: computer mapping of population genetics data. *Genetika*, 26(2), 332–340.
- Salazar, G. (2000). *Labradores, peones y proletarios: formación y crisis de la sociedad popular chilena del siglo XIX*. Lom.
- Santamarina, B. (2008). Antropología y medio ambiente. Revisión de una tradición y nuevas perspectivas de análisis en la problemática ecológica, *Revista de Antropología Iberoamericana*, 3(2), 144-184.
- Santander, A., (1993). *Comunidades Agrícolas IV Región: Proposición de una Estrategia para Erradicar la Extrema Pobreza Asegurando Protección y Conservación del Medio Ambiente, Perfiles de Planes y Programas de Desarrollo*, CEDECOM, Santiago, Chile.
- Santander, M. L. (2003). Estudio de los recursos hídricos en el secano iv región para una propuesta de desarrollo agrícola. *Comisión Nacional de Riego*.
- Schneider, N. (2006). Comunidades agrícolas de la Región de Coquimbo Chile, Tenencia ancestral y colectiva de la tierra versus la llegada de nuevos vecinos y nuevos comuneros. *Nuevos Desafíos Del Desarrollo En América Latina: La Perspectiva de Jóvenes Profesionales y Académicos*.

- Schneider, N. 2014. Ordenamiento y autogestión territorial en comunidades agrícolas de la región de Coquimbo: El caso de la comunidad agrícola Peña Blanca, Ovalle. Tesis de magister. Grupo de Investigaciones Agrarias, Universidad Academia de Humanismo Cristiano, Chile.
- Slatkin, M. (1995). Flujo génico y estructura de las poblaciones. *Ecological genetics*.
- Sourial, N., Bergman, H., Wolfson, C., Fletcher, J., Zhu, B., Quail, J., Béland, F. (2009). Correspondence analysis is a useful tool to uncover the relationships among categorical variables. *Journal of Clinical Epidemiology*, 63(6), 638–646.
- Steward, J. H. (1949). Cultural causality and law: a trial formulation of the development of early civilizations. *American Anthropologist*, 51(1), 1-27
- Storfer, A., Murphy, M. A., Evans, J. S., Goldberg, C. S., Robinson, S., Spear, S. F., ... Waits, L. P. (2007). Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity*, 98(3), 128–142.
- Urquiza Gómez, A., & Cadenas, H. (2015). Sistemas socio-ecológicos: elementos teóricos y conceptuales para la discusión en torno a vulnerabilidad hídrica. *L'Ordinaire Des Amériques*, (218), 1–19.
- Valenzuela, C. Y. (2011). Human sociogenetics. *Biological research*, 44(4), 393-404.
- Valenzuela, C., Acuña, M. P., Harb, D., & Zuraiya, A. (1987). Gradiente sociogenético en la población chilena. *Rev Med Chil*, 115(4), 295-9.
- Vieira, M. L. C., Santini, L., Diniz, A. L., & Munhoz, C. de F. (2016). Microsatellite markers: what they mean and why they are so useful. *Genetics and Molecular Biology*, 39(3), 312–328.
- Vitale, L. (2009). *Los principales períodos de la historia de América Latina: contribución al debate del bicentenario*. Lom Ediciones.
- Vitart, V., Biloglav, Z., Hayward, C., Janicijevic, B., Smolej-Narancic, N., Barac, L., ... & Polasek, O. (2006). 3000 years of solitude: extreme differentiation in the island isolates of Dalmatia, Croatia. *European Journal of Human Genetics*, 14(4), 478-487.
- Wahlund, S. (1928). Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas*, 11(1), 65-106.
- Weiss, V. (1980). Inbreeding and genetic distance between hierarchically structured

- populations measured by surname frequencies. *Mankind Quarterly*, 21, 135–149.
- Wilkening, S., Chen, B., Hemminki, K., & Försti, A. (2006). STR markers for kinship analysis. *Human biology*, 1-8.
- Wilkins, J., & Greene, F. (2014). Comunidades Agrícolas: Antecedentes generales y jurídicos. Extraído el 6 de junio de 2018 de https://www.bcn.cl/obtienearchivo?id=repositorio/10221/19924/1/COMUNIDADES%20AGRICOLAS.f_v4.doc
- Wright, S. (1943). Isolation by distance. *Genetics*, 28(2), 114.
- Wright, S. (1949). The genetical structure of populations. *Annals of eugenics*, 15(1), 323-354.
- Wright, S. (1978). *Evolution and the Genetics of Populations. Variability Within and Among Natural Populations*.
- Zlojutro, M., Rubicz, R., & Crawford, M. H. (2009). Mitochondrial DNA and Y-chromosome variation in five eastern Aleut communities: Evidence for genetic substructure in the Aleut population. *Annals of Human Biology*, 36(5), 511–526.

ANEXOS

Anexos 1: Matrices de distancia de apellidos de comuneros de la región según nivel de análisis



Anexos 2: Lista de orden geográfico de las Comunidades Agrícolas de Coquimbo

ORDEN GEOGRÁFICO	COMUNIDAD	COMUNA	PROVINCIA
1	LOS CHOROS	LA HIGUERA	ELQUI
2	QUEBRADA HONDA	LA HIGUERA	ELQUI
3	EL CHACAY	LA SERENA	ELQUI
4	OLLA DE CALDERA	LA SERENA	ELQUI
6	EL POTRERO ALTO	VICUNA	ELQUI
7	LA HERRADURA	COQUIMBO	ELQUI
8	TOTALILLO	COQUIMBO	ELQUI
9	MAJADA BLANCA	COQUIMBO	ELQUI
10	QUITALLACO	COQUIMBO	ELQUI
11	CUESTA EL MANZANO	COQUIMBO	ELQUI
12	QUEBRADA DE TALCA	LA SERENA	ELQUI
13	LAS ROJAS DE CUTUN	LA SERENA	ELQUI
14	LOS ALGODONES	VICUNA	ELQUI
15	LAS TRANCAS DE PUCLARO	VICUNA	ELQUI
16	LA POLVADA	VICUNA	ELQUI
17	GUALLIGUAICA	VICUNA	ELQUI
18	SAN ISIDRO	VICUNA	ELQUI
19	UCHUMI-DIAGUITAS	VICUNA	ELQUI
20	QUEBRADA LOS LOROS	VICUNA	ELQUI
21	ALGARROBAL Y DESPENSA	VICUNA	ELQUI
22	LA PLATA	VICUNA	ELQUI
23	VARILLAR	VICUNA	ELQUI
24	CHANCHOQUI	PAIHUANO	ELQUI
25	QUEBRADA DE PAIHUANO Y SAN ANDRES	PAIHUANO	ELQUI
26	VALLECITO Y RIO SECO	VICUNA	ELQUI
27	ESTERO DERECHO	PAIHUANO	ELQUI
28	CALDERA Y DAMAS	ANDACOLLO	ELQUI
29	JARILLA Y AZOGUE	ANDACOLLO	ELQUI
30	HIGUERITAS UNIDAS	OVALLE	LIMARI
31	LA VERDIONA	OVALLE	LIMARI
33	LAGUNILLAS GALLEGUILLOS DEL VALLE	OVALLE	LIMARI
34	EL OLIVO	OVALLE	LIMARI
35	LOS MAITENES	RIO HURTADO	LIMARI
36	DAIN Y CORTADERA	RIO HURTADO	LIMARI
37	FUNDIDA NORTE	RIO HURTADO	LIMARI
38	CARRIZAL Y LAGUNA DE SERON	RIO HURTADO	LIMARI

39	PIEDRAS BLANCAS	RIO HURTADO	LIMARI
40	HUAPILLAS MOLLAQUITAS	RIO HURTADO	LIMARI
41	EL ATAJO	RIO HURTADO	LIMARI
42	LA HOYADA	RIO HURTADO	LIMARI
43	LOS LAVADEROS	RIO HURTADO	LIMARI
44	CERRO GIGANTE	RIO HURTADO	LIMARI
46	LOS MAITENES DE SERON	RIO HURTADO	LIMARI
47	CANELILLA OVALLE	OVALLE	LIMARI
48	LA COIPA	OVALLE	LIMARI
49	BLAS Y BULRREME	RIO HURTADO	LIMARI
50	HUAMPULLA	RIO HURTADO	LIMARI
52	LAS MINILLAS	RIO HURTADO	LIMARI
54	INGA PICHASCA	RIO HURTADO	LIMARI
55	FUNDIDA SUR	RIO HURTADO	LIMARI
56	EL ROMERAL	RIO HURTADO	LIMARI
57	CHAPE Y CHACAY	RIO HURTADO	LIMARI
58	EL PERAL OJO DE AGUA	OVALLE	LIMARI
59	LORENZO PERALTA DE PUNILLA	OVALLE	LIMARI
60	BUENOS AIRES DE PUNILLA	OVALLE	LIMARI
61	VALDIVIA DE PUNILLA	OVALLE	LIMARI
62	ORURO	OVALLE	LIMARI
63	SALALA	OVALLE	LIMARI
64	BARRAZA	OVALLE	LIMARI
65	ALCONES	OVALLE	LIMARI
66	SOCOS	OVALLE	LIMARI
67	EL DURAZNO	OVALLE	LIMARI
68	EL ESPINAL	OVALLE	LIMARI
69	LA CALERA	OVALLE	LIMARI
71	LA CEBADA	OVALLE	LIMARI
72	LOS POZOS	OVALLE	LIMARI
73	FERNANDO ALVAREZ	OVALLE	LIMARI
74	LORENZO ARAYA	OVALLE	LIMARI
75	LAS DAMAS	OVALLE	LIMARI
76	CUARTO CAJON	OVALLE	LIMARI
77	LOS TRIGOS	OVALLE	LIMARI
78	CERRO BLANCO	OVALLE	LIMARI
79	LA RINCONADA DE PUNITAQUI	PUNITAQUI	LIMARI
80	PUNITAQUI	PUNITAQUI	LIMARI
81	MONTE PATRIA	MONTE PATRIA	LIMARI

82	HUANA	MONTE PATRIA	LIMARI
83	POTRERILLO ALTO	OVALLE	LIMARI
84	EL ALTAR	PUNITAQUI	LIMARI
85	EL DIVISADERO	PUNITAQUI	LIMARI
86	MANQUEHUA	COMBARBALA	LIMARI
87	EL TOME	MONTE PATRIA	LIMARI
88	JARA O LAJA	MONTE PATRIA	LIMARI
89	LAS CARDAS	MONTE PATRIA	LIMARI
90	LOS MORALES	MONTE PATRIA	LIMARI
91	ATUHUAICO	MONTE PATRIA	LIMARI
92	EL POTRERO DE HUATULAME	MONTE PATRIA	LIMARI
93	LOS TAPIAS	MONTE PATRIA	LIMARI
94	CHACARILLAS	MONTE PATRIA	LIMARI
95	CASTILLO MAL PASO	COMBARBALA	LIMARI
96	CHELLES	MONTE PATRIA	LIMARI
97	LAGUNA VERDE	MONTE PATRIA	LIMARI
98	MIALQUI	MONTE PATRIA	LIMARI
99	ROMERALCILLO	OVALLE	LIMARI
101	LAS BATEAS	MONTE PATRIA	LIMARI
102	LA SAUCERA	COMBARBALA	LIMARI
103	CARCAMO	MONTE PATRIA	LIMARI
104	SAN LORENZO	COMBARBALA	LIMARI
105	LOS MOZOS	COMBARBALA	LIMARI
106	RAPELCILLO	MONTE PATRIA	LIMARI
107	PULPICA ALTO	MONTE PATRIA	LIMARI
108	VADO HONDO	MONTE PATRIA	LIMARI
109	EL CUYANO	MONTE PATRIA	LIMARI
110	PIEDRA LISA	MONTE PATRIA	LIMARI
111	DE ARAYA	MONTE PATRIA	LIMARI
112	DOS RIOS	MONTE PATRIA	LIMARI
113	CHILECITO Y CHUAPA	MONTE PATRIA	LIMARI
114	COIPO Y CUYUNCAVI	MONTE PATRIA	LIMARI
115	LOS ANGELES	MONTE PATRIA	LIMARI
116	RAPEL	MONTE PATRIA	LIMARI
117	PULPICA BAJO	MONTE PATRIA	LIMARI
118	COLLIGUAY	MONTE PATRIA	LIMARI
119	LOS CLONQUIS	MONTE PATRIA	LIMARI
120	LA ORTIGA	MONTE PATRIA	LIMARI
121	QUEBRADA LA ARENA	MONTE PATRIA	LIMARI

122	QUEBRADA LAS MOLLACAS	MONTE PATRIA	LIMARI
123	LA CISTERNA	MONTE PATRIA	LIMARI
124	QUEBRADA DE TULAHUEN	MONTE PATRIA	LIMARI
125	QUEBRADA DE COLLIGUACITO	MONTE PATRIA	LIMARI
126	LA TRANQUITA	MONTE PATRIA	LIMARI
127	QUEBRADA LAS MINILLAS	MONTE PATRIA	LIMARI
128	RAMADILLA	MONTE PATRIA	LIMARI
129	EL MACANO	MONTE PATRIA	LIMARI
130	PEJERREYES	MONTE PATRIA	LIMARI
131	MAQUI LOS PALQUIS	MONTE PATRIA	LIMARI
132	LOS HOYOS Y EL EMPEDRADO	MONTE PATRIA	LIMARI
133	CORDILLERA DE CARRIZAL	MONTE PATRIA	LIMARI
134	RIO COLORADO	MONTE PATRIA	LIMARI
135	LITIPAMPA	COMBARBALA	LIMARI
136	JIMENEZ Y TAPIA	COMBARBALA	LIMARI
137	DIAZ Y OCARANZA	COMBARBALA	LIMARI
138	MOVILO	COMBARBALA	LIMARI
139	FERNANDEZ Y VELIZ	COMBARBALA	LIMARI
140	FLORES Y SAAVEDRA	COMBARBALA	LIMARI
141	FERNANDEZ ANGEL Y OTROS	COMBARBALA	LIMARI
142	ALGARROBO DE HORNILLOS	OVALLE	LIMARI
143	ALHUEMILLA LAS PALMAS	CANELA	CHOAPA
144	CANELA BAJA	CANELA	CHOAPA
145	CANELA ALTA	CANELA	CHOAPA
146	DE ORREGO	COMBARBALA	LIMARI
147	VIVANCO	COMBARBALA	LIMARI
148	LA COLORADA DE AGUILERA Y SARMIENTO	COMBARBALA	LIMARI
149	ALVAREZ DE VALLE HERMOSO	COMBARBALA	LIMARI
150	EL ESPINO	COMBARBALA	LIMARI
151	ANGOSTURA DE GALVEZ	CANELA	CHOAPA
152	LOS TOMES	CANELA	CHOAPA
153	HUENTELAUQUEN	CANELA	CHOAPA
154	YERBA LOCA	CANELA	CHOAPA
155	HUINCHIGUALLEGO	CANELA	CHOAPA
156	CANELILLA CANELA	CANELA	CHOAPA
157	EL ALMENDRO	CANELA	CHOAPA
159	EL PANGUE	CANELA	CHOAPA
160	MINCHA NORTE	CANELA	CHOAPA
162	AGUA FRIA ALTA	CANELA	CHOAPA

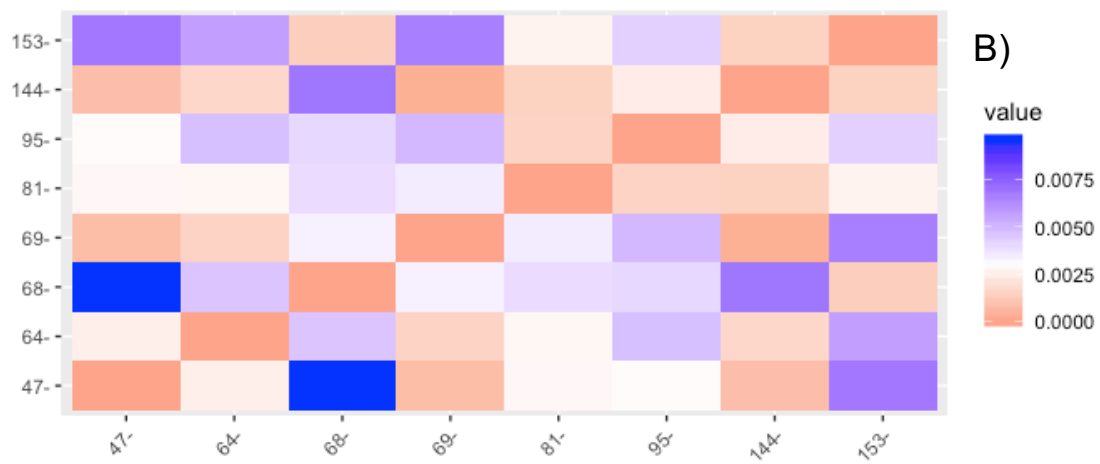
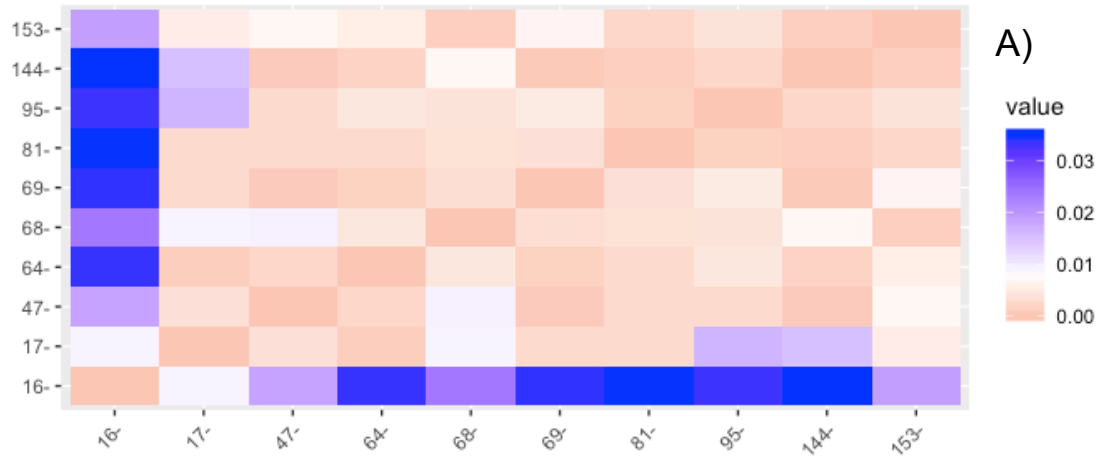
163	LAS TAZAS	CANELA	CHOAPA
164	AGUA FRIA BAJA	CANELA	CHOAPA
165	LAS PAREDES	CANELA	CHOAPA
166	LAS BARRANCAS	CANELA	CHOAPA
167	LA LEONA	CANELA	CHOAPA
168	CABRA CORRAL	CANELA	CHOAPA
169	LA CAPILLA	CANELA	CHOAPA
171	ATELCURA	CANELA	CHOAPA
172	MINCHA SUR	CANELA	CHOAPA
173	TUNGA NORTE	ILLAPEL	CHOAPA
174	TUNGA SUR	ILLAPEL	CHOAPA
175	CUZCUZ	ILLAPEL	CHOAPA
176	CHALINGA	SALAMANCA	CHOAPA
177	LOS CERRILLOS	LOS VILOS	CHOAPA

Anexos 3: Resultados permutación de tamaños de alelos de CCAA muestreadas con Spagedi (Hardy, 2004)

SPAGEDI	TODAS LAS CCAA	CCAA SIN ELQUI
Locations, individuals and/or genes permutation tests	Rst= 0.0663	Rst= 0.0171
Alleles permutation tests	Rst=0.909	Rst=0.4131

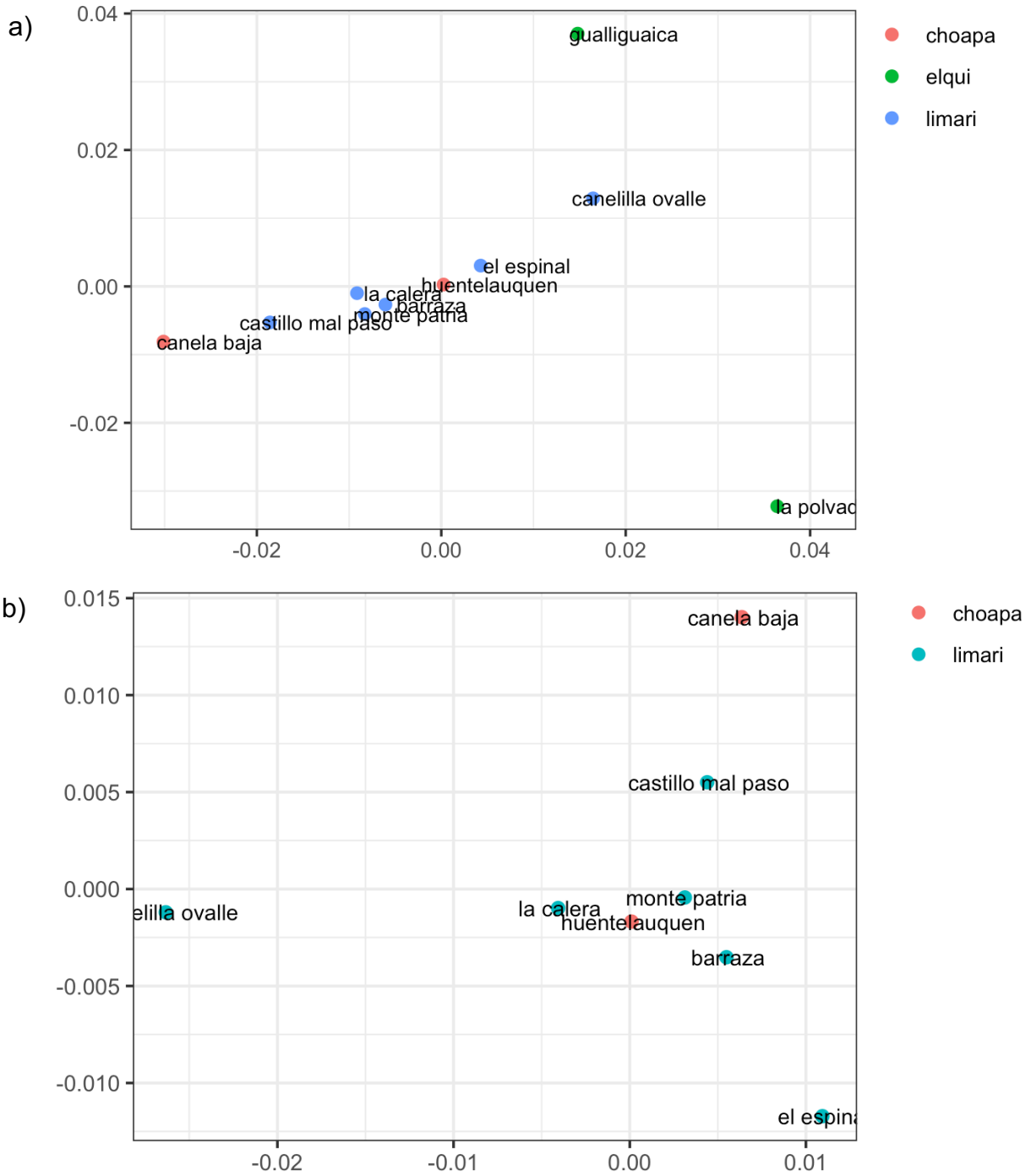
Anexos 4: Matrices de distancia de Rst para CCAA muestreadas.

A) CCAA de Elqui, Limarí y Choapa. B) CCAA Limarí y Choapa.

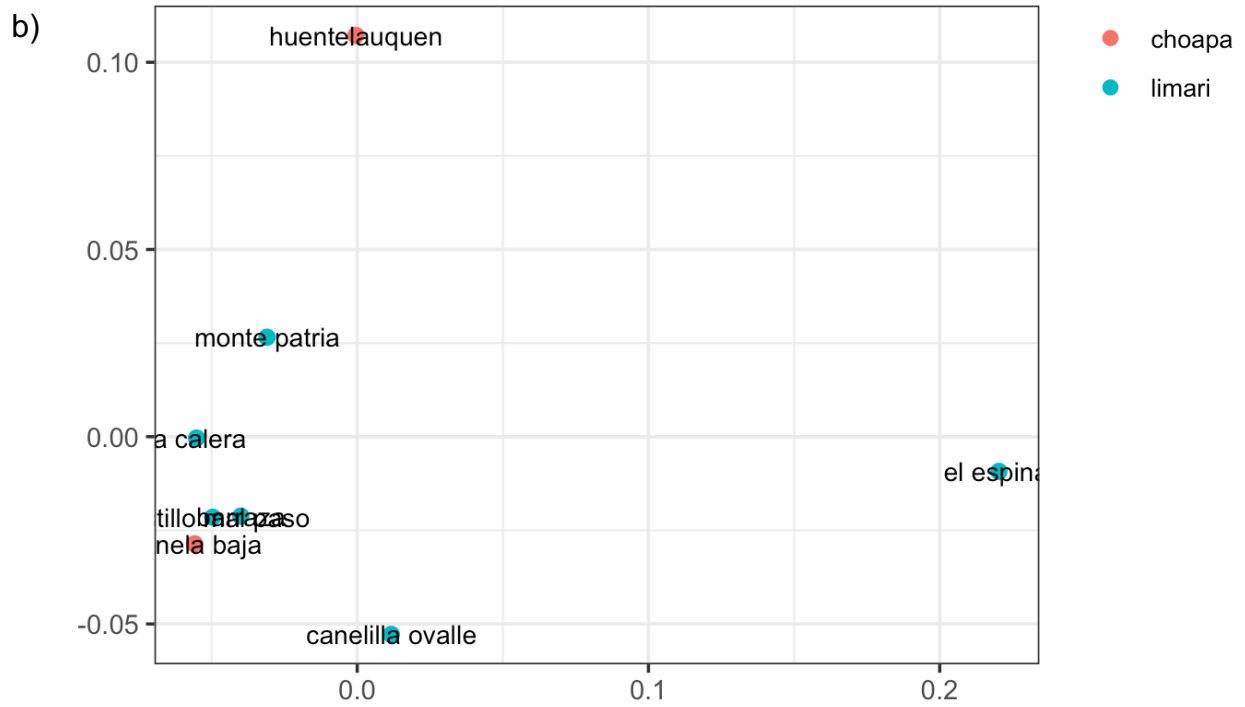
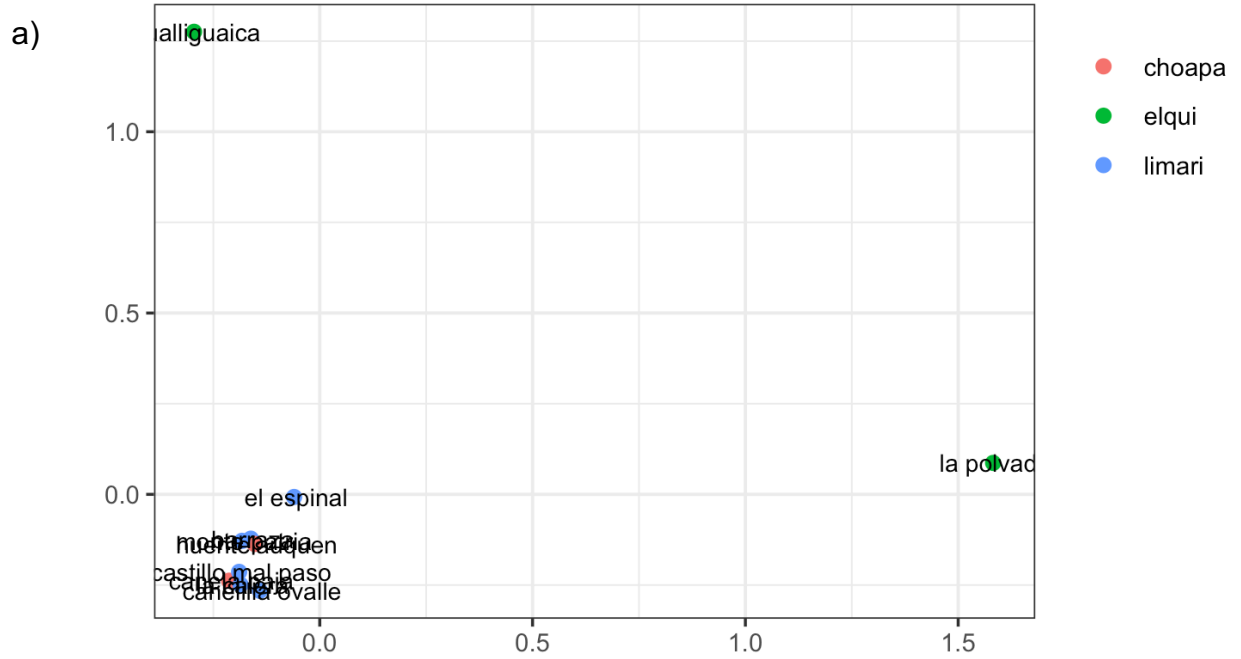


Anexos 5: MDS de matriz de distancias genéticas G''_{st} y F_{st} de CCAA muestreadas según nivel de análisis

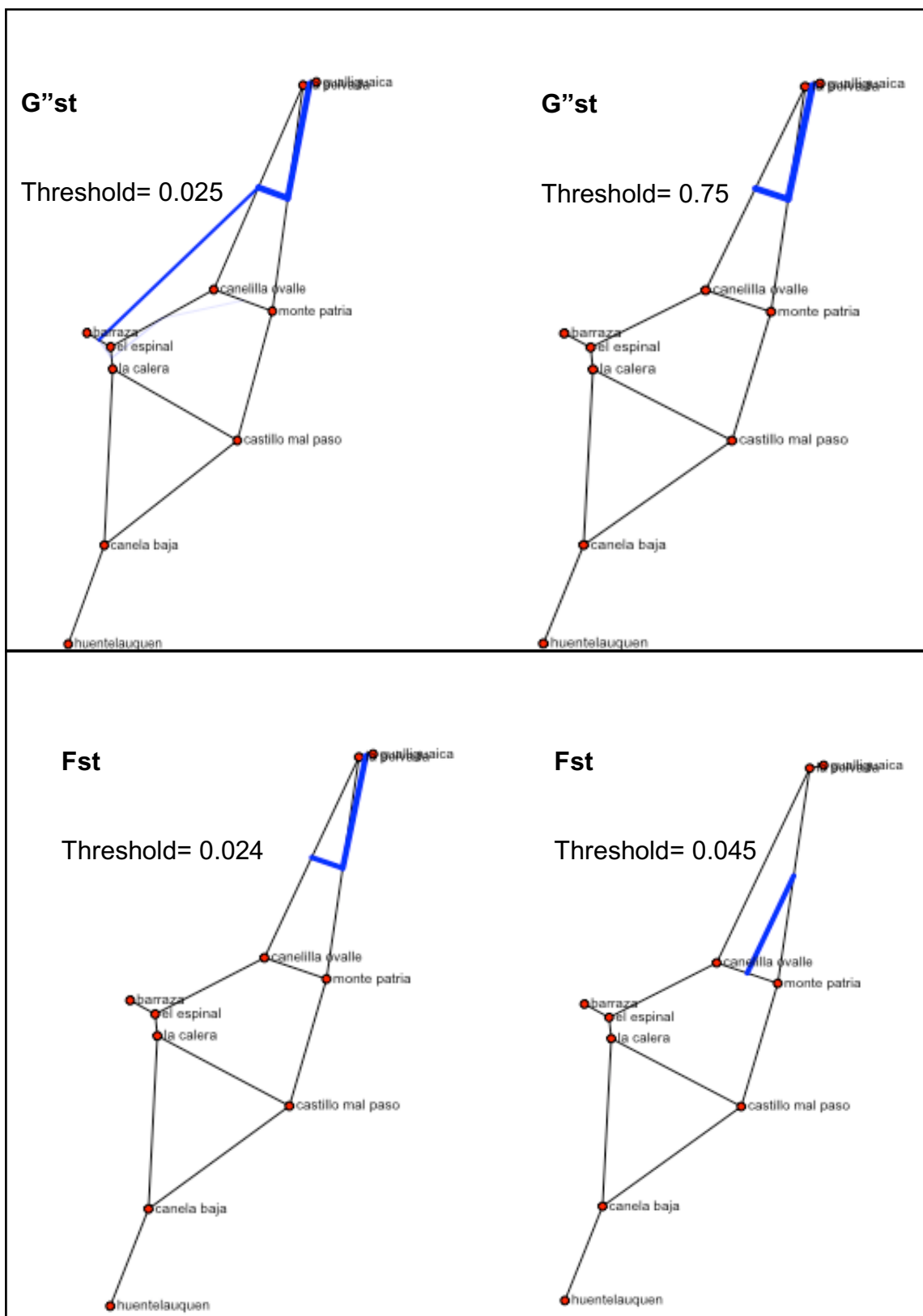
Anexos 5.1: MDS CCAA con F_{st} . a) Todas las CCAA en muestra, b) Sin Elqui



Anexos 5.2: MDS CCAA con G²st. a) Todas las CCAA en muestra, b) Sin Elqui



Anexos 6: Barreras al flujo génico de G''_{st} y F_{st} según método de Monmonier en las CCAA muestreadas con threshold mínimo y máximo



Anexos 7: Barreras al flujo génico de G''_{st} y F_{st} según método de Monmonier en las CCAA de Limarí y Choapa con threshold mínimo y máximo

