

DINÁMICA POBLACIONAL Y DESARROLLO CULTURAL PREHISPÁNICOS EN LA COSTA SUR DEL PERÚ: LO QUE REVELAN LOS ANÁLISIS DE ADN ANTIGUO*

Lars Fehren-Schmitz^a

Resumen

Se presenta aquí un estudio cuyo objetivo principal es la comprensión del desarrollo y decadencia de la cultura Nasca en la parte alta de la cuenca del Río Grande de Nasca, así como sus afinidades biológicas y culturales con su antecesora, la cultura Paracas. Se realizaron análisis de ADN antiguo en más de 300 individuos procedentes de varios cementerios prehispánicos del sur del Perú correspondientes a un lapso que se inicia en el Período Formativo y alcanza el Horizonte Medio. Los resultados muestran que las poblaciones nasca son cercanas a las de su cultura precedente. Esta información, combinada con los datos arqueológicos, sugiere que la cultura Nasca se desarrolló, de manera autóctona, en la cuenca del Río Grande. Más aún, se puede observar que los cambios socioeconómicos de este período influyeron en la diversidad genética. Las poblaciones prehispánicas costeñas del sur del Perú difieren, significativamente, de las antiguas poblaciones de la sierra y de las poblaciones peruanas actuales. La diferenciación genética entre las principales áreas culturales de la parte oeste de Sudamérica parece desaparecer en el Horizonte Medio.

Palabras clave: ADN antiguo, Nasca, Paracas, genética de poblaciones, ADN mitocondrial

Abstract

PRE-COLUMBIAN POPULATION DYNAMICS AND CULTURAL DEVELOPMENT IN SOUTH COAST PERÚ AS REVEALED BY ANALYSIS OF ANCIENT DNA

In this paper I report on a study whose principal aim is to understand the development and decline of the southern Peruvian Nasca culture in the upper Río Grande de Nasca drainage, and its cultural and biological affinities to the preceding Paracas culture. Ancient DNA analyses were conducted on over 300 pre-Columbian individuals from various cemeteries in southern Perú, from periods ranging from the Formative Period to the Middle Horizon. Our results show that the Nasca populations are close related to those of the preceding Paracas culture, and combined with archaeological data, suggest that the Nasca culture was autochthonous to the Río Grande drainage. Furthermore, one can observe how changes in socioeconomic complexity influence the genetic diversity. The pre-Columbian coastal populations of southern Perú differ significantly from both ancient highland and all present-day Peruvian populations. The genetic differentiation between the main cultural areas of western South America seems to fade with the Middle Horizon.

Keywords: ancient DNA, Nasca, Paracas, population genetics, mitochondrial DNA

1. Introducción

¿Hasta qué punto la evolución cultural en áreas geográficas determinadas fue influenciada por procesos de dinámica poblacional (como, por ejemplo, en forma de migraciones) o fue ella la que influenció el

* Traducción del inglés al castellano: Elsa Tomasto

^a Georg-August-Universität Göttingen, Historische Anthropologie und Humanökologie, Johann-Friedrich-Blumenbach Institut für Zoologie und Anthropologie.
Dirección postal: Bürgerstrasse 50, De-37073, Göttingen, Alemania.
Correo electrónico: lfehren@gwdg.de

comportamiento migratorio? Este tipo de preguntas es recurrente en la arqueología y las percepciones al respecto han variado en el tiempo. El reciente desarrollo de la genética molecular ofrece la oportunidad de ampliar el espectro de métodos que proporcionan la arqueología y la lingüística para diferenciar entre movimientos poblacionales y otros posibles mecanismos de difusión cultural por medio del acceso al principal «archivo» relacionado con estos procesos: el hombre mismo (Anthony 1990).

Los marcadores de herencia uniparentales, como el ADN mitocondrial (mtDNA) y la porción no recombinante del cromosoma Y (nryDNA), han demostrado ser muy útiles para la reconstrucción de la dispersión global del *Homo sapiens*, y de este modo, para la comprensión de patrones globales de diversificación humana en períodos amplios (Underhill y Kivisild 2007). El análisis del ADN mitocondrial de herencia materna y del nryDNA de herencia paterna en poblaciones recientes ha ayudado exitosamente en el entendimiento de diversos factores, tales como las poblaciones de origen, el número de migrantes, las fechas y las rutas de las migraciones, entre otros, que acompañaron a la colonización inicial de las Américas (Torroni, Achilli, Macaulay, Richards y Bandelt 2006; Tamm *et al.* 2007; Perego *et al.* 2009), Europa (*v.g.*, Richards *et al.* 1998) y Australia (*v.g.*, Hudjashov *et al.* 2007). La comparación de la información brindada por ambos marcadores genéticos ha permitido, también, el análisis de patrones de movilidad específicos para cada sexo, lo que ha ayudado a comprender el comportamiento migratorio humano (*v.g.*, Wilder *et al.* 2004). Todos estos estudios han usado ADN de poblaciones recientes para reconstruir procesos migratorios históricos por medio del empleo de métodos de genética poblacional y simulaciones demográficas. El mayor problema de este enfoque es que con él solo se puede deducir un estado inicial de diversidad genética sobre la base de su situación actual. De esta forma, su carácter es «ciego» en relación con los cambios en la composición genética, causada, por ejemplo, por procesos culturales o ecológicos, con lo que se produce algo cuya mejor descripción sería el de un conjunto compuesto por diversos aspectos que le dan un carácter complejo (*palimpsest effect*). Para revelar las afinidades poblacionales prehistóricas y el flujo genético en un escenario tan intrincado como la parte oeste de Sudamérica en tiempos precolombinos, un área con alrededor de 13.000 años de evolución cultural y en la que interactuaron diversos grupos de regiones geográficas extremadamente diferentes en términos ecológicos, es necesario emplear una perspectiva diacrónica y microevolucionista. Con el uso de métodos paleogenéticos es posible descubrir cambios diacrónicos ya que permiten analizar poblaciones de diferentes períodos cronológicos; por otro lado, también tienen limitaciones, las que serán descritas en la siguiente sección.

En este artículo presento un estudio cuyo principal objetivo fue entender el desarrollo y decadencia de la cultura Nasca en la parte alta de la cuenca del Río Grande de Nasca, y, asimismo, sus afinidades biológicas y culturales con la cultura precedente, Paracas. Se realizaron análisis de ADN en más de 300 individuos procedentes de varios cementerios prehispánicos del área de Palpa, en el estuario del Río Grande, de la península de Paracas y de la región serrana adyacente (Fig. 1). El lapso estudiado abarca desde el Período Formativo hasta el Período Intermedio Tardío, con el objeto de esclarecer la dinámica poblacional de la región en el transcurso de, aproximadamente, 2200 años. Los datos obtenidos fueron comparados con una amplia serie de poblaciones sudamericanas contemporáneas y antiguas con el fin de descubrir afinidades biológicas a lo largo de los Andes sureños y, de un modo más amplio, a escala continental. Dichos datos fueron contextualizados con abundante información arqueológica y ecológica del proyecto de investigación transdisciplinario Nasca-Palpa Project.

1.1. Características del ADN antiguo

El análisis de ADN antiguo, cuando es usado apropiadamente, ha demostrado ser una herramienta valiosa en el estudio de continuidades y discontinuidades poblacionales prehistóricas (Paabo *et al.* 2004; Bramanti *et al.* 2009), pero presenta algunas limitaciones importantes que reducen la tasa de detecciones exitosas de ADN y la garantía de resultados auténticos. Un aspecto importante es la estabilidad del ADN, puesto que este se degrada de manera rápida después de la muerte. La preservación de restos de ADN en especímenes antiguos depende, en gran medida, de las características ambientales del lugar de enterramiento. Los factores más importantes son la temperatura, la humedad, el pH del suelo y la radiación UV (Burger *et al.* 1999; Hummel 2003). Inclusive si dichas condiciones ambientales son óptimas y disminuyen la velocidad del proceso de degradación, lo más probable es que se encuentren muy pocas copias de ADN en muestras

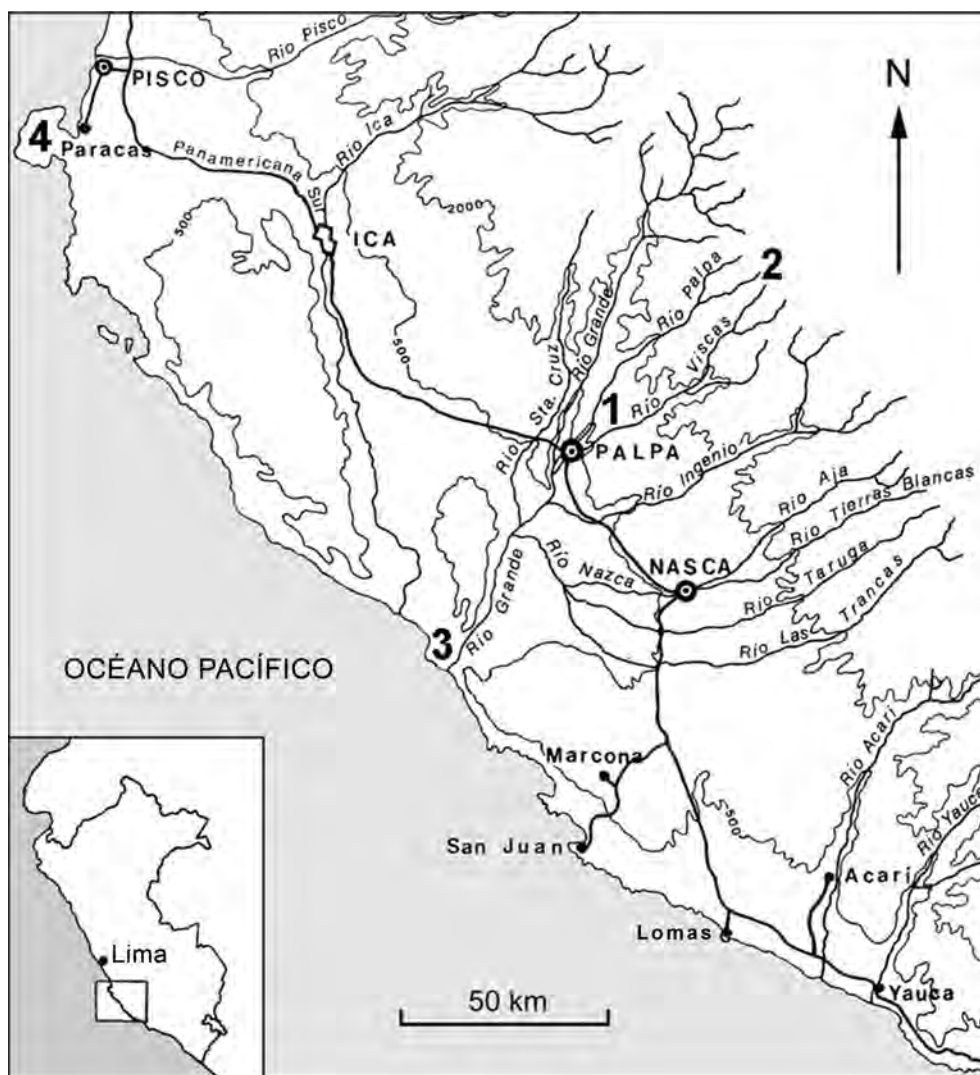


Fig. 1. Mapa del área de investigación en el sur de Perú. Los números indican las áreas donde se realizó el muestreo. 1. Palpa; 2. Valles altos-sierra; 3. Monte Grande; 4. Península de Paracas (basado en un mapa elaborado por Markus Reindel y Johnny Isla).

antiguas. De forma adicional, el ADN es alterado post mórtem y dañado estructuralmente por procesos hidrolíticos y oxidantes: las cadenas se rompen y solo dejan fragmentos de ADN que, por lo general, no superan las 400 pares de bases (pb). Asimismo, las bases se modifican, de tal manera que, por ejemplo, las secuencias originales pueden cambiar por errores de codificación (Willerslev y Cooper 2005; Binladen *et al.* 2006; Gilbert *et al.* 2007). Asimismo, las muestras pueden contaminarse con sustancias químicas que inhiben las reacciones bioquímicas que se necesitan para analizar el ADN, y también con ADN microbacterial que, por lo general, se deriva directamente del ambiente del lugar de enterramiento. De esta manera, todas las estrategias de análisis tienen que adaptarse a las características especiales del ADN antiguo, y cada sitio arqueológico, al igual que cada esqueleto, debe ser tratado de manera distinta, lo que depende de los diferentes factores que hayan podido afectar a la muestra.

Uno de los mayores problemas al trabajar con ADN antiguo, y que se deriva de la poca cantidad de ADN preservado en especímenes arqueológicos, es el riesgo de contaminación con ADN moderno, en

este caso humano. Ello puede ocurrir como resultado de cualquier contacto con las personas involucradas en el procesamiento de las muestras, desde la excavación hasta el laboratorio, pero también puede hallarse en químicos, material descartable y todo objeto usado en dicho espacio (Hummel 2003). Puesto que el ADN real de la muestra está, por lo general, en un bajo número de copias, inclusive una mínima cantidad de ADN contaminante puede invalidar las muestras. Para distintos tipos de contaminación se pueden emplear diversas estrategias de naturaleza diferente con el objetivo de minimizar el riesgo. Cuando se excava material que puede resultar interesante para análisis de ADN, el arqueólogo debe usar guantes y mascarillas descartables, y sellar las muestras en una bolsa u otro recipiente inmediatamente después de tomar la muestra (Bollongino *et al.* 2008). De ser posible, la información genética de todas las personas que tuvieron contacto con las muestras debe ser documentada (Fehren-Schmitz, Reindel, Tomasto, Hummel y Herrmann 2010). Para el proceso del trabajo de laboratorio existen otras estrategias descritas en varias publicaciones (*cf.* Hummel 2003; Willerslev y Cooper 2005), pero esa información está más allá de los límites del presente artículo debido a que está dirigido a los especialistas en arqueología.

Cuando se trata del número de copias preservadas debe subrayarse que existen diferencias, lo que depende del tipo de genoma que se desee analizar. Las células humanas, como todas las células eucariotas, tienen un núcleo que contiene genoma nuclear, caracterizado por cromosomas, pero existe un tipo de genoma adicional que se usa a menudo para análisis de ADN antiguo: el genoma mitocondrial. El ADN mitocondrial es una molécula de doble cadena y forma circular que se encuentra en las mitocondrias de las células eucariotas. Cada célula contiene cientos de miles de copias de ADN mitocondrial, lo que hace mucho más probable que, inclusive después de que el ADN haya sufrido degradación post mórtem, existan muchos más fragmentos de ADN mitocondrial que de ADN cromosómico preservados en los restos humanos esqueletizados. El ADN mitocondrial se hereda exclusivamente por línea materna, no se recombina y evoluciona más rápido que el ADN cromosómico (Pakendorf y Stoneking 2005). Estas características brindan la posibilidad de trazar linajes maternos casi sin cambios en el transcurso del tiempo y hacen que esta molécula sea la elegida para estudios filogenéticos y de genética poblacional, particularmente cuando se analiza ADN antiguo. Sin embargo, esto también origina que el ADN mitocondrial sea más susceptible de contaminación (Hummel 2003; Gilbert *et al.* 2005). La parte más frecuentemente analizada del genoma, la llamada región hipervariable (HVR), es especialmente vulnerable a falsas determinaciones de haplotipos debido a errores de codificación causados por degradación post mórtem del ADN (Gilbert, Hansen, Willerslev, Rudbeck, Barnes, Lynnerup y Cooper 2003; Bandelt 2005) y a la existencia de zonas de rápida evolución (*hotspots*; *cf.* Meyer *et al.* 1999; Stoneking 2000).

La preservación del ADN no solo depende de las condiciones ambientales, sino que también está relacionada con la región anatómica de donde proceden las muestras. La Fig. 2 muestra los resultados de un estudio sistemático que compara, cuantitativamente, la preservación en diferentes elementos óseos. Los dientes y la porción petrosa del temporal son las zonas del esqueleto en las que existe mayor probabilidad de preservación (Kleindorp *et al.* 2006). Su conservación también es buena en los carpos y tarsos. Los dientes, carpos y tarsos tienen, además, una gran ventaja: son fáciles de muestrear, inclusive en el campo y, por otra parte, no implican una pérdida considerable en términos de conservación.

En resumen, si se tiene en cuenta todo lo mencionado en este acápite, es posible dar algunas recomendaciones a los arqueólogos que deseen realizar análisis de ADN mitocondrial: en lo posible hay que tratar de muestrear dientes, carpos o tarsos que no presenten daño, evitar el contacto directo, sellar las muestras inmediatamente y tratar de almacenarlas en un ambiente frío y estable. Asimismo, se debe tomar nota de todas las personas que tuvieron contacto directo con las muestras y tratar de minimizar su número.

1.2. La población indígena de Sudamérica desde una perspectiva genética

Mediante estudios de genética molecular —particularmente por medio del análisis del ADN mitocondrial— de poblaciones recientes, asiáticas y de nativos americanos se ha logrado obtener importantes indicios de lo que fue la colonización inicial del Nuevo Mundo. En la actualidad hay un consenso general acerca de que los primeros seres humanos entraron al continente mediante el «puente» de tierra que existía en la región de Beringia. La controversia surge en relación con la fecha, la ruta exacta y el número de

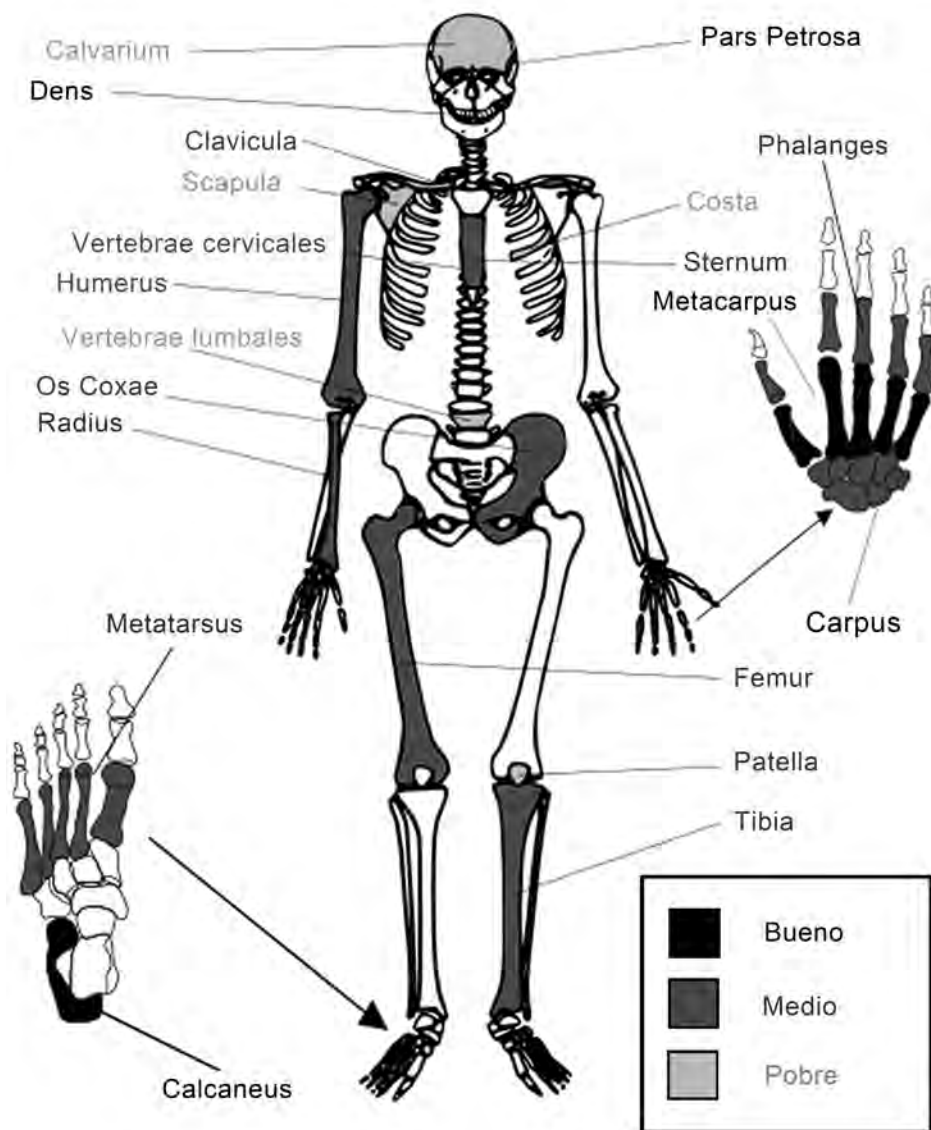


Fig. 2. Esquema de un esqueleto humano en el que se muestran los huesos que brindan mejores resultados en términos de calidad y cantidad de material genético disponible para el análisis de ADN antiguo. La mejor preservación de ADN (en color negro) se encuentra en los dientes, carpos y tarsos, y parte petrosa de los temporales (elaboración del dibujo: Lars Febren-Schmitz).

migrantes. El modelo más conservador a partir del estado de conocimiento actual en temas de genética es el de una migración inicial, con relativamente pocos individuos, que habría ocurrido hace unos 20.000 a 14.000 años a lo largo de una ruta costera por el Pacífico (Merriwether *et al.* 1995; Silva *et al.* 2002; Schurr 2004; Lewis *et al.* 2007) y, quizás, una segunda ola un tiempo después, la que siguió un corredor libre de hielo (Perego *et al.* 2009). La suposición de una rápida dispersión de personas a lo largo de la costa pacífica desde Beringia hasta el extremo sur de Sudamérica —y, por lo tanto, una colonización preclavis de las Américas— es consistente con la información arqueológica (Dixon 2001) y con los fechados radiocarbónicos de los contextos arqueológicos más tempranos de Sudamérica, como los procedentes de Monte Verde, en Chile (Dillehay 2009). Las simulaciones demográficas también demuestran que una pequeña población

fundadora hubiera podido cubrir la distancia, por esta ruta, desde Alaska hasta la Tierra del Fuego en un tiempo relativamente corto —por ejemplo, 1000 años—, y habría mantenido un tamaño operativo o funcional de individuos (Fix 2005).

A pesar de la riqueza cultural y de la variedad de ambientes en los que habitaron, los nativos americanos muestran un nivel relativamente pequeño de diversidad genética. Es probable que esto sea consecuencia de las características del poblamiento inicial antes descritas. Casi todos los haplotipos mitocondriales de los nativos americanos pertenecen a linajes ancestrales: los haplogrupos mitocondriales llamados A, B, C y D (Torroni *et al.* 1993). Estos linajes están distribuidos, de manera amplia, por las Américas, pero existe mucha variación en sus frecuencias entre distintas poblaciones y regiones geográficas. Un quinto haplogrupo mitocondrial fundador, denominado X, solo se halla en grupos humanos originarios de la parte norte de Norteamérica (Dornelles *et al.* 2005). En la población fundadora inicial, estos cinco linajes maternos (haplogrupos mitocondriales) estaban representados solo por un sublinaje (haplotipo mitocondrial) (Schurr y Sherry 2004) o por unos pocos de ellos (Kemp *et al.* 2007; Tamm *et al.* 2007; Perego *et al.* 2009; Malhi *et al.* 2010). Estos haplogrupos tienen, definitivamente, un origen asiático y la información genética indica que la población ancestral de origen procedía, de manera probable, de la parte surcentral de Siberia, desde donde migraron a Beringia y, luego, al Nuevo Mundo (Schurr 2004).

En el caso del ADN del cromosoma Y, la mayoría de nativos americanos pertenecen a dos linajes fundadores principales, conocidos como C y Q (nomenclatura: Y-Chromosome Consortium 2002). El haplogrupo Q1a3a* (antes Q-M3) es el más frecuente en los nativos sudamericanos y alcanza un 77% de la población (Bortolini *et al.* 2003). Los haplogrupos Q1a3a1, -2 y -3, que derivan de Q1a3a*, son específicos de Sudamérica (Karafet *et al.* 2008), en tanto que el Q1a3a2 se ha encontrado, principalmente, en las poblaciones originarias de las regiones amazónicas del norte (Bortolini *et al.* 2003). No existe información detallada respecto a la distribución de los otros dos grupos Q1a3a. El haplogrupo Q*, que es antecesor de Q1a3a*, es el segundo grupo más frecuente, en tanto que el C* se ha hallado solo en algunos individuos originarios de la costa norte de Sudamérica (Bortolini *et al.* 2003; Bailliet *et al.* 2009).

Si bien el conocimiento de las subsiguientes etapas del poblamiento de Norteamérica ha progresado de manera significativa en los últimos años, no ha ocurrido lo mismo en el caso de Sudamérica. Existen evidencias arqueológicas y genéticas que sugieren que el continente se pobló alrededor de 14.000 o 13.000 a.p. (Dillehay 1999; Fuselli *et al.* 2003), pero no se ha logrado consenso respecto a la cantidad de migraciones iniciales ni tampoco acerca de las rutas migratorias (Lalueza *et al.* 1997; Rothhammer *et al.* 2001; Keyeux *et al.* 2002; Lewis *et al.* 2007b). Sudamérica tiene un patrón único de diversidad genética. Hasta hace poco parecía obvio que los grupos humanos occidentales (andinos) mostraban un alto nivel de diversidad intrapoblacional y distancias genéticas interpopulacionales cortas en comparación con los grupos humanos orientales (amazónicos) (Fuselli *et al.* 2003; Lewis *et al.* 2005; Lewis y Long 2008). Sin embargo, nuevos estudios, basados en ADN autosómico, han revelado que las poblaciones amazónicas exhiben un grado de diversidad genética comparable con el de las poblaciones andinas y que los estudios previos pudieron haber estado sesgados por las estrategias de muestreo (Lewis 2009).

En Sudamérica existe una distribución regional muy específica de las frecuencias de haplogrupos mitocondriales (Fig. 3), y una alta frecuencia de haplotipos que son únicos y no compartidos por diferentes regiones. De manera particular, en la parte oeste del continente existe una gradiente, con altas frecuencias del haplogrupo A en la parte noroeste de Colombia, seguida por una predominancia del haplogrupo B en el área central andina y el norte de Chile, mientras que el sur de Chile, la Patagonia y Tierra del Fuego están claramente marcados por los haplogrupos D y C. Una comparación genética basada en las secuencias de la región hipervariable I (HVR I), realizada de manera reciente en poblaciones nativas modernas de toda Sudamérica, muestra que, si bien hay diferencias regionales en los patrones de variación genética, la varianza entre estas regiones, que es baja, no proporciona evidencias de muchas olas migratorias (Lewis *et al.* 2007). Aun si este dato proporciona más sustento a la hipótesis de que el continente fue poblado por una población fundadora, las rutas exactas y la cuestión de que si esta ola se dividió en diferentes grupos al pasar el istmo de Panamá constituyen cuestiones sin resolver. Esta falta de conocimiento puede ser atribuida, parcialmente, a la circunstancia de que todas las hipótesis existentes en relación con estas preguntas están basadas en el análisis de poblaciones nativas actuales. En Sudamérica, el número de estudios paleogenéticos

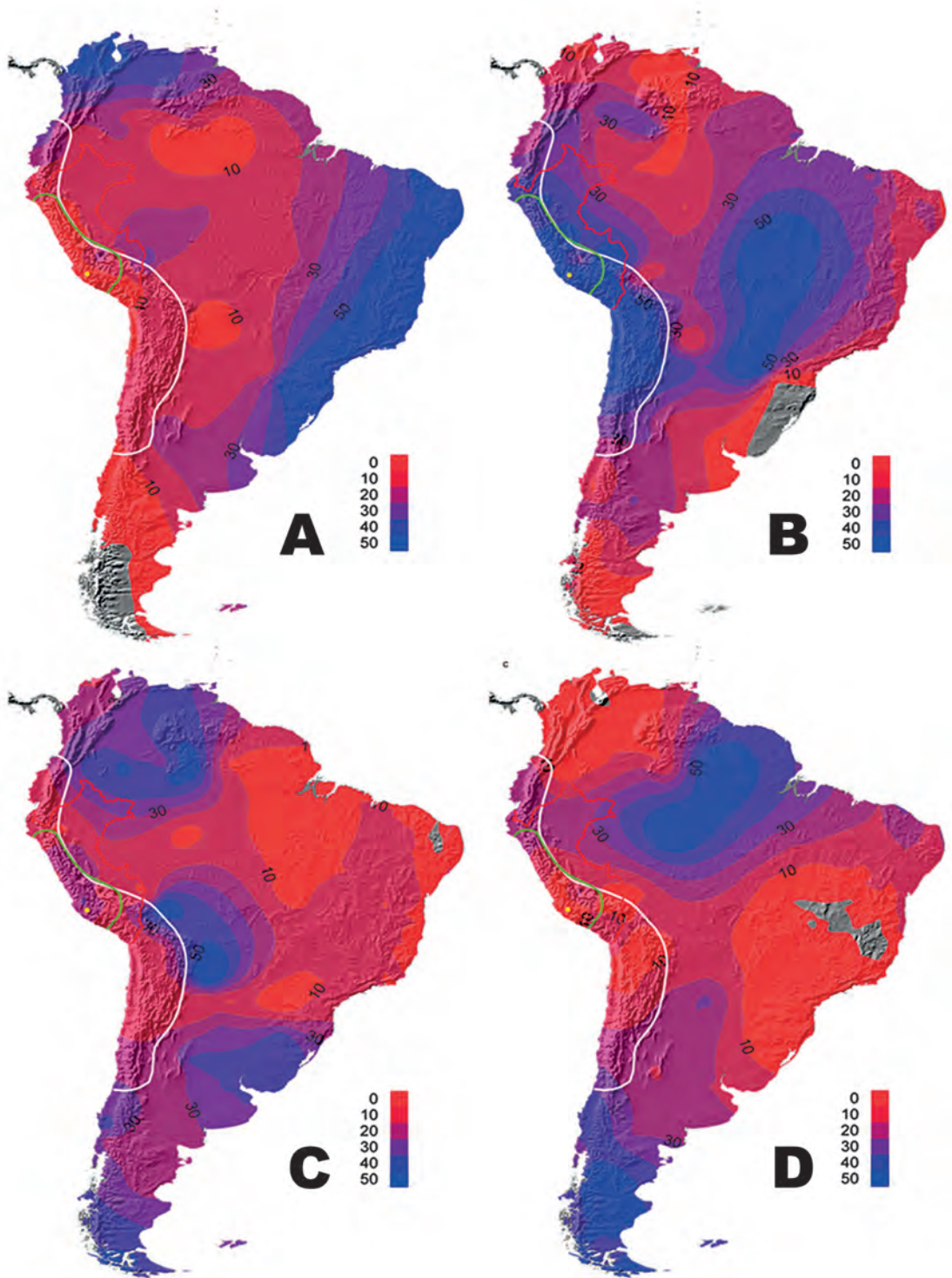


Fig. 3. Mapa gradiente que muestra la distribución de frecuencias de haplogrupos mitocondriales a escala continental en Sudamérica. La línea blanca indica el área de mayor expansión del imperio incaico. El mapa está basado en datos de haplogrupos de 198 poblaciones nativas (Fehren-Schmitz 2008) y ha sido dibujado por medio del programa MapViewer™ en modo Kriging de interpolación (elaboración del gráfico: Lars Fehren-Schmitz).

es, todavía, reducido. Solo de modo reciente ha habido un creciente interés en estudios paleogenéticos de poblaciones precolombinas de los Andes centrales tanto costeñas (Shimada *et al.* 2004; Moraga *et al.* 2005; Fehren-Schmitz *et al.* 2009; Fehren-Schmitz *et al.* 2010) como serranas (Shinoda *et al.* 2006; Lewis *et al.* 2007a; Carnese *et al.* 2009; Kemp *et al.* 2009).

1.3. Arqueología y ecología del área de Palpa

El registro arqueológico de la región de Palpa muestra una ocupación casi continua desde el Período Arcaico (3800 a.C.) hasta la época inca (1400-1532 d.C.). Las estructuras domésticas más tempranas que tienen, de manera clara, una ocupación permanente, datan del Período Inicial (1800-800 a.C.) y se excavaron en el sitio de Pernil Alto, donde se hallaron, también, evidencias del Período Arcaico (Reindel e Isla 2006).

A partir del Horizonte Temprano (800-200 d.C.) el número de sitios en la región de Palpa —y por lo tanto, la densidad ocupacional— se incrementó continuamente. El Horizonte Temprano de la costa sur del Perú está definido por la cultura Paracas, identificada por primera vez por Julio C. Tello en la península de la que tomó su nombre (Tello 1959). La cronología estilística de 10 fases, conocidas como Ocucaje, que se aplica a la cultura Paracas, está basada en colecciones cerámicas del valle de Ica (Menzel *et al.* 1964), a unos 80 kilómetros al norte de Palpa. En los valles de Palpa se excavaron dos sitios que datan de la época Paracas Temprano, Pernil Alto y Mollake Chico, los cuales brindaron, básicamente, información de carácter funerario. También se estudiaron un asentamiento rural y un cementerio en el sitio de Jauranga, los que datan de las épocas Paracas Medio y Tardío. Junto con la información de prospecciones en la región, estos datos demuestran que la cultura Paracas estuvo presente en la cuenca del Río Grande de Nasca durante todo el Horizonte Temprano, con evidencias de toda la secuencia estilística desde Ocucaje 3 hasta Ocucaje 10 (Reindel e Isla 2003; Isla y Reindel 2003; Reindel *et al.* 2004; Reindel y Isla 2006). Estos hallazgos contradicen la hipótesis previa de que la cultura Paracas no habría llegado más allá de la parte sur del valle de Ica, y que los descubrimientos de materiales paracas en la cuenca del Río Grande de Nasca serían evidencia de mecanismos de difusión cultural, tales como el comercio entre los paracas y las poblaciones tajo, de carácter local (Silverman 1994).

El hallazgo de sitios paracas en la parte norte del territorio de la cultura Nasca contradice, asimismo, la hipótesis formulada con anterioridad respecto al origen de Nasca. Por lo general, se asevera que la tradición Nasca evolucionó de la cultura Paracas (Menzel *et al.* 1964; Silverman y Proulx 2002) y los análisis morfológicos de restos humanos del valle de Ica también sugerían que la gente nasca descendía directamente de los paracas no solo en términos culturales, sino también biológicos (Allison 1979). El hecho de que hasta muy recientemente hubiera muy pocas evidencias de ocupación de las épocas temprana y media de Paracas en el centro del territorio de la cultura Nasca, y que solo se supiera de mayores frecuencias de cerámica de las fases Ocucaje 8 a 10 (Paracas Tardío) en la parte norte (Silverman 1994) y sur del área de Nasca (Orefici 1996; Schreiber y Lancho 2003; Vaughn y Gijsegem 2007), se interpretaba como evidencia de que la cultura Nasca no surgió de manera autóctona en la cuenca del Río Grande. Sobre la base de la continuidad cultural detectada en el área de Ica, se postulaba que, durante la época Paracas Tardío, hubo migraciones desde Ica hacia el Río Grande de Nasca, las cuales habrían contribuido a la formación de la cultura Proto-Nasca (Nasca 1, *c.* 200 a.C.-60 d.C.), y que los complejos culturales locales (en otras palabras, las poblaciones) que antecedieron a dicho período no proporcionaban los prerrequisitos para un desarrollo autóctono (Silverman 1994). Las evidencias arqueológicas en la región de Palpa mencionadas líneas arriba, así como el descubrimiento de petroglifos y geoglifos que datan del Horizonte Temprano y representan antecedentes directos de los característicos geoglifos nasca (Lambers 2006), han sido interpretados por Reindel *et al.* (2005) como una prueba de que la cultura Nasca se desarrolló de manera autóctona en la cuenca del Río Grande de Nasca.

La información paleoecológica evidenció que el florecimiento de la cultura Nasca —y, también, el desarrollo de sistemas de irrigación— se correlacionaban con el incremento de la aridez en la región y con el gradual deterioro de las condiciones ecológicas para los habitantes de los valles de la costa sur (Eitel *et al.* 2005). Se identificaron numerosos sitios de las épocas Nasca Temprano y Nasca Medio, los cuales mostraron una clara jerarquía. En los valles de Palpa, además de varios sitios rurales, se excavaron dos grandes

centros con arquitectura planificada, edificios centrales y otros rasgos de carácter público (Reindel e Isla 2001). Estos centros son Los Molinos, correspondiente a Nasca Temprano (fases Nasca 2 y 3), y La Muña, de la época Nasca Medio (fases 4 y 5). Estos datos, en combinación con los grandes contextos funerarios de elite encontrados en La Muña, indican que los Nasca alcanzaron un grado mucho mayor de organización política y estratificación social de lo que se pensaba hasta hace algún tiempo (Isla y Reindel 2006). Con anterioridad, se suponía que Cahuachi, en el valle bajo de Nasca, era un centro de peregrinación de la época nasca, cuya función era ceremonial y no habitacional. También se afirmaba que los nasca estaban organizados en comunidades políticamente independientes (Silverman y Proulx 2002). Sin embargo, sobre la base de las evidencias arqueológicas encontradas en Palpa, Isla *et al.* (2006), consideraron que Nasca fue un Estado regional en sus etapas iniciales, de acuerdo con la clasificación de Service (1962), con su centro político en Cahuachi y centros administrativos regionales, como Los Molinos y La Muña, situados en los otros valles de la cuenca de Nasca.

Durante la época Nasca Tardío (430-600 d.C.) la cantidad de asentamientos en la región de Palpa empezó a decrecer. Los pobladores comenzaron a trasladarse hacia la zona media de los valles, y por último, la cultura Nasca desapareció hacia 600 d.C. Hipótesis previas postulaban que su decadencia podría haberse producido por la expansión militarista de la cultura Wari desde la sierra vecina a principios del Horizonte Medio (Allison 1979); sin embargo, en el registro arqueológico de Palpa no hay evidencias de un creciente impacto foráneo ni de actividades bélicas que justifiquen el planteamiento de una invasión o la dominación por parte de una elite foránea. Durante el Horizonte Medio (600-1000 d.C.), la región de Palpa fue casi completamente abandonada. El registro arqueológico solo muestra pequeños asentamientos y se excavaron unas pocas tumbas (Reindel e Isla 2000). De la información paleoecológica se infiere que, durante la época Nasca Tardío, hubo un aumento significativo de la aridez, lo que causó que el borde del desierto se moviera tierra adentro, hacia el este. Basados en estas observaciones, Eitel *et al.* (2006) postularon que el fin de la cultura Nasca fue ocasionado por el deterioro de las condiciones ecológicas y la desertificación del territorio.

Esta situación cambió, de nuevo, alrededor de 1000 d.C., cuando las condiciones climáticas volvieron a ser más húmedas (Eitel y Mächtle 2009) y la densidad poblacional aumentó considerablemente. El número de habitantes de la región debió haber alcanzado los niveles de la época Nasca Temprano y se concentró en grandes sitios habitacionales, como la ciudad perdida de Huayurí. A fines de la etapa prehispánica, desde *c.* 1400, las condiciones climáticas volvieron a ser de aridez y durante el período inca solo se instalaron unos pocos centros administrativos. Las mismas condiciones de aridez continúan hasta la actualidad (Reindel y Gruen 2006).

2. Materiales y métodos

2.1. Muestras

Durante varias temporadas de campo (2004-2009) se recolectaron muestras de hueso y de dientes de 330 individuos, entre esqueletos y restos momificados. De estos, 193 proceden de sitios arqueológicos localizados en la región ecológica chala (Pulgar Vidal 1979), alrededor de la actual ciudad de Palpa. Las muestras corresponden a diferentes períodos cronológicos, de tal manera que ha sido posible analizar los cambios en un marco temporal que abarca desde el Período Arcaico (aproximadamente 3800 a.C.) hasta el Período Intermedio Tardío (1000 a 1400 d.C.). Para el muestreo se dio preferencia a los sitios que tuvieran contextos funerarios de más de un período arqueológico. Otros 90 individuos son de sitios localizados en la parte alta de los valles de Palpa y Viscas, en las zonas ecológicas quechua y suni, las cuales son directamente adyacentes a la puna, entre los 3000 y 4000 metros sobre el nivel del mar (Pulgar Vidal 1979). Estos sitios se ubican en torno del actual pueblo de Laramate, 50 kilómetros al este de Palpa, y se remontan al Horizonte Medio y el Período Intermedio Tardío. Otros 40 provienen del sitio costero de Monte Grande, localizado en el estuario del Río Grande, y datan de los períodos Intermedio Temprano e Intermedio Tardío. Por último, 12 proceden de la Caverna VI de Cerro Colorado (Tello y Mejía Xesspe 1979), en la península de Paracas, unos 150 kilómetros al norte de Palpa. En la Tabla 1 se presenta la lista de sitios muestreados, con sus clasificaciones cronológicas y el número de individuos por cada período.

Tabla 1. Sitios arqueológicos muestreados, tabulados por sitio y período cronológico (elaboración de la tabla: Lars Fehren-Schmitz).

Sitio	Área	N (total)	Período Temprano		Período Intermedio		Período Tardío	
			Horizonte	Temprano	Horizonte	Medio	Horizonte	Tardío
Chillo	Valle medio (Palpa)	20						20
Hanaq Pacha	Valle medio (Palpa)	21			19	2		
Jauranga	Valle medio (Palpa)	69	48		21			
Los Molinos	Valle medio (Palpa)	42			27	15		
La Muña	Valle medio (Palpa)	7			7			
Mollake Chico	Valle medio (Palpa)	14	10		4			
Pernil Alto	Valle medio (Palpa)	20	5		15			
Botigiriayocc	Parte alta de los valles	15						15
Huayuncalla	Parte alta de los valles	8						8
Layuni	Parte alta de los valles	10						10
Ocoro	Parte alta de los valles	10				10		
Pacapaccari	Parte alta de los valles	16						16
Yacotogía	Parte alta de los valles	31				31		
Monte Grande	Costa	35			15			20
Caverna VI	Península de Paracas	12	12					
Total		330	75	108	58			89

Todas las muestras fueron tomadas siguiendo estrictamente las precauciones establecidas para estudios de ADN antiguo (Bollongino *et al.* 2008). Fueron selladas inmediatamente para prevenir la contaminación y rotuladas de manera rigurosa antes de ser exportadas, con el permiso respectivo del Instituto Nacional de Cultura, a nuestros laboratorios en Alemania. La preparación de las muestras de hueso y dientes para la extracción del ADN se hizo según los protocolos estandarizados (Hummel 2003) y en espacios dedicados de manera exclusiva a la investigación de ADN antiguo. Mayor información referente a los métodos y protocolos empleados para la extracción del ADN de especímenes antiguos está descrita en Fehren-Schmitz *et al.* (2010). Adicionalmente, se utilizó información comparativa de frecuencias de haplogrupos y secuencias publicadas de más de 5000 individuos contemporáneos y antiguos de poblaciones nativas sudamericanas. Una lista completa de todas las poblaciones consideradas puede encontrarse en Fehren-Schmitz (2008).

2.2. Marcadores genéticos

El presente estudio está basado, principalmente, en el análisis de ADN mitocondrial y, por lo tanto, en dinámicas de población matrilineal. Otras investigaciones referentes a marcadores binarios del cromosoma Y (haplogrupos del cromosoma Y), STRs autosómicos (huellas dactilares del ADN) y marcadores cromosómicos asociados con el peso al nacer, la adaptación a ambientes serranos y otros temas de genética antropológica están en proceso.

Para determinar los haplotipos mitocondriales se analizó un fragmento de 388 pares de bases de la región hipervariable mitocondrial I (HVR I; posiciones de nucleótidos 16021-16408 relativas a la secuencia referencial revisada de Cambridge, rCRS; Andrews *et al.* 1999), mediante un sistema de análisis consistente en ocho *primers* que generaron productos de PCR traslapados. Los productos de PCR generados fueron, luego, analizados por secuenciación directa. Se puede encontrar información detallada referente a los parámetros de análisis, protocolos, secuencias de los *primers* y condiciones de PCR en Fehren-Schmitz *et al.* (2010). Además de determinar los haplogrupos mitocondriales mediante los polimorfismos específicos de la HVR I, se examinaron cuatro polimorfismos específicos de la región codificante mitocondrial que determinan los grupos A, B, C y D. Tres de los grupos (A, C y D) se caracterizan por SNPs (transversiones o transiciones de una sola base) y el grupo B se distingue por la delección de nueve pares de bases en la posición 8272-8280 del genoma mitocondrial (Merriwether *et al.* 1995). Paralelamente, se analizaron los polimorfismos que determinan los grupos principales M, N, R y L3 en un ensayo multiplex SBE para verificar posibles secuencias contaminantes (Fehren-Schmitz, Warnberg, Reindel, Seidenberg, Tomasto, Isla, Hummel y Herrmann e.p.). Para autenticar los resultados se desarrolló este sistema doble de determinación de haplogrupos mitocondriales, puesto que los *hotspots* de alta tasa de mutación de la HVR I y los errores de codificación causados por daño post mórtem del ADN implican un alto riesgo de determinaciones falsas (Meyer *et al.* 1999; Willerslev y Cooper 2005; Gilbert *et al.* 2007).

Para todas las poblaciones estudiadas se calcularon índices de diversidad genética, distancias inter-poblacionales y otros parámetros estándar de genética de poblaciones por medio del programa Arlequin (versión 3.1; *cf.* Excoffier *et al.* 2005). Los análisis de componentes principales (PCA) y de correspondencia se hicieron mediante Statistics 8 (Statsoft). Los árboles filogenéticos basados en distancias y las distancias medias de nucleótidos entre poblaciones se calcularon con el uso del programa Mega 4.0 (Tamura *et al.* 2007). Para evaluar la continuidad o discontinuidad poblacional se realizaron simulaciones y modelos demográficos con el SerialSimCoal (Anderson *et al.* 2005). Mayor información referente a los análisis de genética poblacional ha sido publicada anteriormente (*cf.* Fehren-Schmitz 2008; Fehren-Schmitz, Hummel y Hermann 2009; Fehren-Schmitz, Reindel, Tomasto, Hummel y Herrmann 2010).

3. Resultados e interpretación

3.1. Resultados

A la fecha ha sido posible determinar, de manera replicable, los haplogrupos mitocondriales de 220 individuos (67% de la muestra) mediante el análisis de los polimorfismos de la región codificante. Asimismo,

se han obtenido los haplotipos (secuencia completa de 388 bp de la HVR I) de 187 individuos (56% de la muestra) de un total de 330 muestreados en el proyecto. Las muestras analizadas exitosamente se distribuyen a lo largo de todos los sitios arqueológicos y períodos que han sido muestreados (*cf.* Tabla 1). Hasta el momento, la amplificación de ADN cromosómico ha sido exitosa en 25 individuos (Fehren-Schmitz 2008; Fehren-Schmitz, Warnberg, Reindel, Seidenberg, Tomasto, Isla, Hummel y Herrmann *e.p.*), los que proceden, principalmente, de sitios ubicados en la sierra. Sin embargo, los estudios de ADN cromosómico recién han empezado y los resultados tienen carácter preliminar.

De manera reciente, se han formulado hipótesis que postulan que las condiciones ecológicas de los ambientes desérticos favorecen la preservación del ADN por un máximo de 700 años (*v.g.*, Marota *et al.* 2002). Sin embargo, los métodos usados y desarrollados en el transcurso de esta investigación han resultado exitosos en la recuperación de ADN de huesos mucho más antiguos que estuvieron en suelos áridos, aunque, en general, se puede decir que el grado de preservación de ADN en los individuos procedentes de sitios serranos ha resultado ser mejor que en los inhumados en el desierto. Las condiciones ambientales en las chullpas y cavernas de uso funerario, de donde proviene la mayor parte de muestras serranas, se caracterizan por tener temperatura y humedad estables, y los huesos tienen poco contacto con la tierra, lo que ha demostrado ser bueno para la preservación de ADN en otros estudios (Burger *et al.* 1999). La mala conservación del ADN en el área de Palpa podría explicarse por las temperaturas más altas y los valores de pH del suelo, pero, también, por las condiciones climáticas cambiantes en el transcurso del tiempo (Eitel y Mächtle 2006).

Todos los individuos tipificados exitosamente pertenecen a uno de los cuatro haplogrupos americanos A, B, C y D, lo que ha sido confirmado, de manera independiente, por los polimorfismos de la región codificante y por las secuencias de la HVR I. La distribución de haplogrupos de las poblaciones precolombinas estudiadas, agrupadas por procedencia y contexto cronológico, puede verse en el histograma de la Fig. 4. En el caso de los nasca del área de Palpa, estas han sido subdivididas de acuerdo con el tipo de asentamiento de donde proceden: de carácter urbano (Los Molinos y La Muña) o rural. El haplogrupo D es predominante entre los paracas y nasca rurales (60-70%), seguido del haplogrupo C. El haplogrupo B, que es mayoritario en las poblaciones serranas del Horizonte Medio y el Período Intermedio Tardío (55-57%), aparece por primera vez en la costa durante el Período Intermedio Temprano, pero en frecuencias bajas (11-18%). En la costa persiste una alta frecuencia de los grupos D y C hasta el Horizonte Medio, pero durante el Intermedio Tardío la distribución de haplogrupos en la parte costeña de Palpa cambia de manera integral y comienza a exhibir frecuencias altas del haplogrupo B, similares a las observadas en poblaciones serranas (50-60%).

Las frecuencias de haplogrupos de las poblaciones estudiadas fueron comparadas con una amplia serie de otras nativas sudamericanas, antiguas y modernas por medio del empleo del PCA, y los resultados pueden verse en el *plot* de PCA de la Fig. 5. Se aprecian claramente dos *clusters* separados por el primer PCA. Un *cluster* está compuesto por las poblaciones antiguas de la costa sur, desde el Horizonte Temprano hasta el Horizonte Medio, un grupo de la costa norte del Horizonte Medio (Shimada *et al.* 2004) y las actuales poblaciones nativas del área surcentral de Chile (por ejemplo, las comunidades de los mapuche y los pehuenches) y Tierra del Fuego. El otro *cluster* está formado por antiguas poblaciones de la sierra del Perú, otras modernas andinas, amazónicas y del Gran Chaco, y las del Período Intermedio Tardío de la costa sur peruana. Los grupos humanos actuales del noroeste colombiano conforman un conjunto completamente separado.

Los datos de la secuencia de la HVR I de los 187 individuos que fueron tipificados exitosamente pudieron ser asignados a 106 haplotipos.¹ Los haplotipos fundadores de las poblaciones nativas americanas A2, B2, C1 y D1 (Tamm *et al.* 2007) son los más frecuentes de cada haplogrupo. En total hay 59 haplotipos únicos en toda la base de datos. Los otros son compartidos sincrónicamente (entre diferentes sitios arqueológicos) o diacrónicamente (en distintos períodos cronológicos). Los haplotipos discordantes respecto de los fundadores son compartidos entre poblaciones costeñas del Horizonte Temprano de Palpa y de la península, grupos urbanos y rurales del Período Intermedio Temprano y otros del Horizonte Medio del área de Palpa. Un individuo hallado en las grandes cámaras funerarias de elite de La Muña comparte un haplotipo no fundador del grupo C con dos individuos asociados con asentamientos rurales. En los

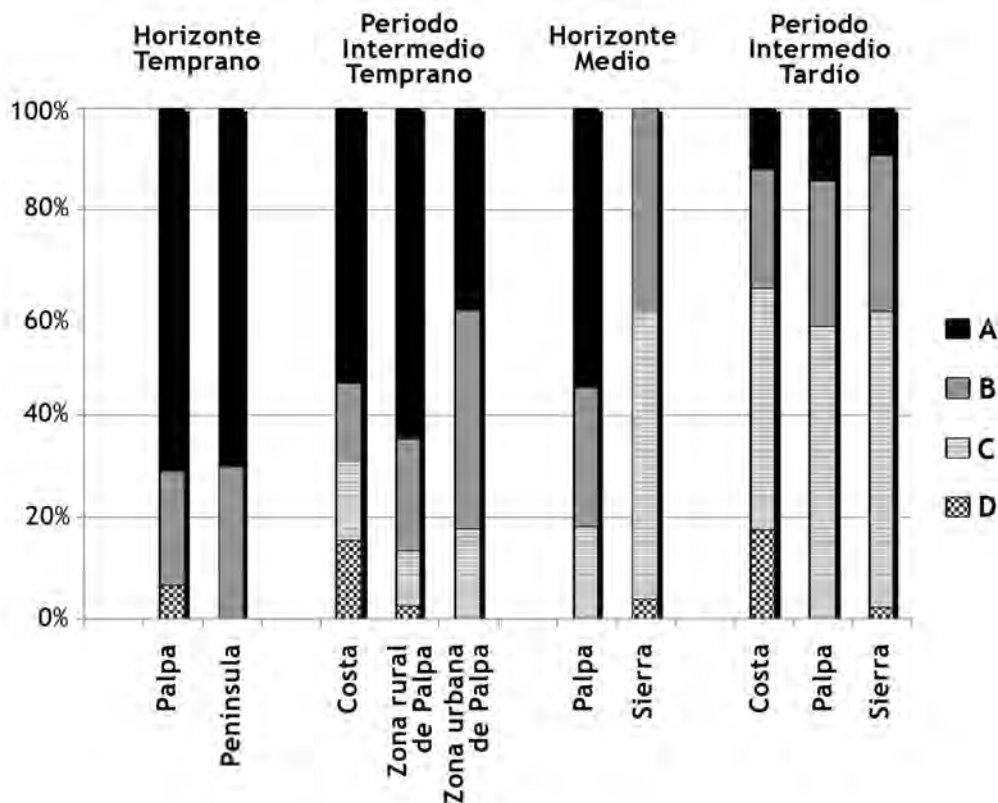


Fig. 4. Frecuencias de haplogrupos mitocondriales observados en las poblaciones antiguas estudiadas, agrupadas de acuerdo con el contexto geográfico y cronológico (elaboración del gráfico: Lars Fehren-Schmitz).

sitios serranos del Horizonte Medio y del Período Intermedio Tardío también hay varios haplotipos no fundadores, tanto sincrónica como diacrónicamente. A pesar de la poca distancia geográfica entre Palpa y las partes altas de los valles, localizadas en la sierra, las poblaciones de ambas regiones no comparten haplotipos si no hasta el Período Intermedio Tardío. Todas las poblaciones antiguas analizadas muestran un alto nivel de diversidad genética (Tabla 2), lo que es congruente con la hallada en otras poblaciones de los Andes centrales (cf. Lewis, Lizárraga, Tito, Medina, Martínez, Polo, Cáceres y Stone 2007). Sin embargo, ambas poblaciones paracas exhiben un nivel relativamente bajo de diversidad de nucleótidos ($\pi=0,0078-0,0105$). Aun cuando se observa un cambio diacrónico y específico de un grupo en las frecuencias de haplogrupos en las comunidades costeñas, no hay un incremento en la variabilidad genética mitocondrial general. Otros análisis estadísticos realizados (que no se presentan en este artículo) confirman esta conclusión, y también muestran que las altas frecuencias del grupo D, que se observan en las poblaciones costeñas antiguas, no pueden explicarse en términos de aislamiento genético.

Los cálculos de distancia genética basados en los datos de la secuencia de la HVR I sustentan las consideraciones derivadas de los datos de los haplogrupos. Hay distancias muy cortas entre ambas poblaciones del período paracas y el grupo rural nasca. Estas tres poblaciones se agrupan en el árbol filogenético construido con el método Neighbor Joining (NJ) (Fig. 6). La población urbana de Nasca y la del Horizonte Medio muestran una distancia mayor en relación con los otros tres grupos costeños precolombinos, aunque se concentran en la misma rama del árbol, en tanto que las poblaciones peruanas nativas recientes, las precolombinas de la sierra y el conjunto amazónico forman una rama distinta del árbol junto con las costeñas del Período Intermedio Tardío (Fig. 6). Las de la Colombia moderna forman la raíz del árbol, como un grupo distante.

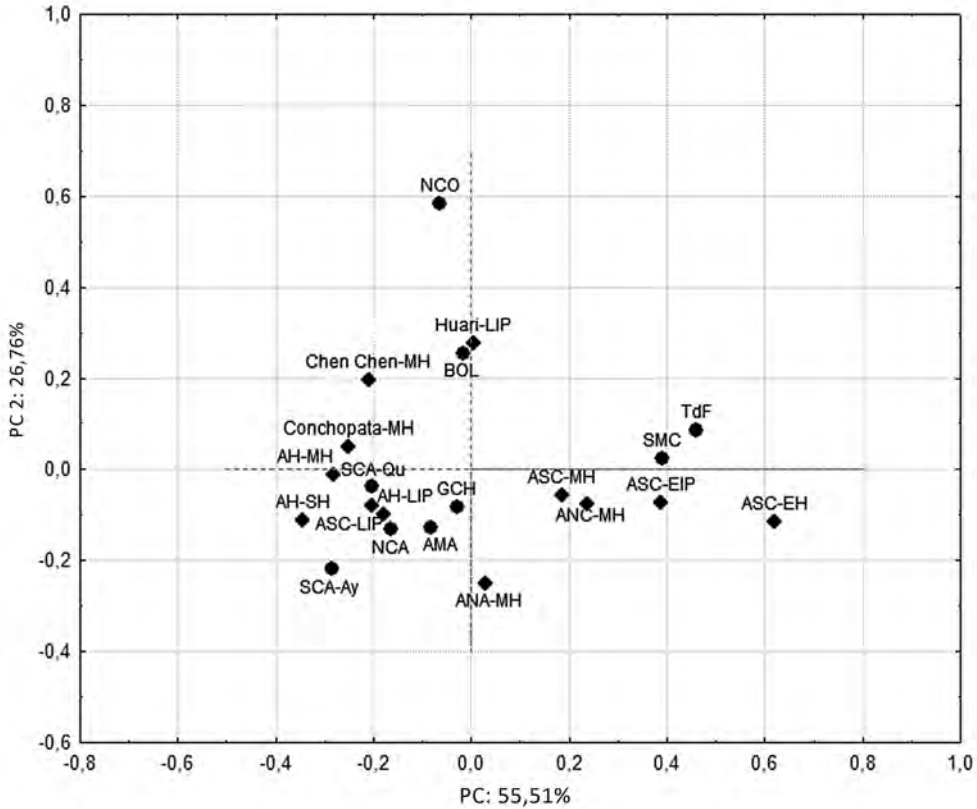


Fig. 5. Plot PCA basado en las frecuencias de haplogrupos (cf. Tabla 2) de las poblaciones antiguas estudiadas y en poblaciones modernas y antiguas de Sudamérica previamente publicadas. ASC-EH: antigua costa sur, Horizonte Temprano; ASC-EIP: antigua costa sur, Período Intermedio Temprano; ASC-MH: antigua costa sur, Horizonte Medio; ASC-LIP: antigua costa sur, Período Intermedio Tardío; ANC-MH: antigua costa norte, Horizonte Medio; SMC: área surcentral de Chile; TdF: Tierra del Fuego; AH-MH: antigua sierra, Horizonte Medio; AH-LIP: antigua sierra, Período Intermedio Tardío; AH-SH: antigua sierra, Horizonte Tardío; NCA: parte norte de los Andes centrales; SCA-Qu: parte sur de los Andes centrales-quechua; SCA-Ay: parte sur de los Andes centrales-aimara; GCH: Gran Chaco; BOL: llanos bolivianos; AMA: Amazonía; NCO: parte norte de Colombia (elaboración del gráfico: Lars Fehren-Schmitz).

3.2. Dinámica poblacional y evolución cultural en el área de Palpa

Los datos genéticos obtenidos pueden traducirse en la reconstrucción de procesos de dinámica poblacional al ser contrastados con los conocimientos arqueológicos y ecológicos de la costa sur precolombina del Perú. La similitud genética de las poblaciones paracas del área de Palpa y de la península, así como la baja distancia genética entre ambas, permite concluir que las comunidades del período paracas en el valle de Ica, la región de la península de Paracas y la parte norte de la cuenca del Río Grande de Nasca no solo estaban relacionadas culturalmente (Reindel 2009), sino también biológicamente. Esta propuesta se sustenta, también, en el alto flujo genético que se detecta dentro del área de distribución de la cultura Paracas y la ausencia de un intercambio genético significativo con las poblaciones vecinas de la sierra colindante. Si se considera que los datos arqueológicos y los individuos analizados en el presente estudio también se remontan a las fases tempranas de la cultura Paracas (Ocucaje 3-4), se puede afirmar que esta relación no resultó de una migración desde el área de Ica durante la época Paracas Tardío (Ocucaje 8-9), como sugieren Silverman *et al.* (1994).

Los cálculos de distancia y los patrones de distribución también evidencian que existió una población constante en el área de Palpa, y que persistió durante el período nasca. La propuesta de esta continuidad

poblacional también se sustenta mediante modelos demográficos. Estos hallazgos, combinados con las evidencias arqueológicas, tales como las similitudes de la iconografía y la existencia de geoglifos paracas como antecedentes de sus pares nasca (Lambers 2006; Reindel e Isla 2006), sugieren que la cultura Nasca en esa área evolucionó de manera autóctona a partir de la cultura Paracas. Aun cuando los grupos urbano y rural de Nasca exhiben un cierto grado de distancia genética, no hay evidencias que sugieran que esto sea resultado de influencias foráneas, como podría esperarse en un escenario de dominación por parte de una elite (Renfrew 1987). Esta afirmación se sustenta en el hecho de que el conjunto de individuos de los contextos funerarios de elite de La Muña comparten haplotipos con los individuos rurales. El surgimiento del haplogrupo B y las diferencias entre las poblaciones rurales y urbanas sugieren que hay un mayor volumen de intercambio genético con poblaciones foráneas, quizás de la sierra. Debe tomarse en cuenta que las poblaciones costeñas y serranas estudiadas no comparten haplotipos, con excepción de los fundadores, si no hasta el Período Intermedio Tardío, pero las altas frecuencias de B en las poblaciones serranas sugieren que esta zona es la probable fuente de las poblaciones inmigrantes. Esto podría ser el resultado de la creciente complejidad socioeconómica del período nasca, la que podría haber motivado un incremento del factor de atracción migratorio de esta área (Lee 1972). El grado de complejidad social alcanzado por la civilización Nasca habría requerido de especialistas administrativos y artesanos (Service 1962). El hecho de que la estructura genética de la población cambiara ligeramente durante el período nasca, y el que la urbana se diferencie de la rural podría explicarse por la inmigración de especialistas foráneos a los asentamientos urbanos.

No hubo cambios genéticos notables entre el período nasca y el Horizonte Medio y, por lo tanto, no se evidencian discontinuidades poblacionales en el área de la costa que se ha investigado. Las poblaciones del Horizonte Medio de los sitios de los valles altos y de otras regiones serranas (Kemp, Tung y Summar 2009) se diferencian, significativamente, de las poblaciones de la misma época de Palpa en términos de ascendencia matrilineal. Esta observación sugiere que los escenarios de invasión y colonización (*cf.* Allison 1979) no son apropiados para explicar la desaparición de la cultura Nasca. El descenso de la densidad poblacional en la época Nasca Tardío y el Horizonte Medio, en contraste con el constante aumento de la diversidad de los haplotipos mitocondriales encajan mejor con un contexto en que la capacidad del entorno para sostener a una población con sus recursos (*carrying capacity*) de la principal área de asentamientos decreció como consecuencia de los cambios climáticos, lo que causó la emigración, posiblemente hacia el este, en dirección a los valles andinos (Eitel y Mächtle 2006). Sin embargo, ninguna de las poblaciones del Horizonte Medio y del Período Intermedio Tardío de los sitios serranos estudiados muestra signo alguno de mixtura con las firmas genéticas observadas en la costa. Por el contrario, las poblaciones costeñas del Período Intermedio Tardío exhiben una alta afinidad con aquellas serranas de estas mismas épocas y con poblaciones modernas de la región andina central. Este fenómeno puede ser explicado por una repoblación masiva de las áreas costeñas durante el corto lapso de clima húmedo entre 1000 y 1400 d.n.e. (Eitel y Mächtle 2009). La homogeneidad genética observada y la evidencia de haplotipos compartidos entre ambas áreas sugieren que es probable que los grupos humanos que repoblaron el área costera derivaran de las serranías adyacentes.

Un posible modelo de explicación para el fenómeno de que las poblaciones del valle alto no muestren signos de mixtura con las poblaciones costeñas vecinas, aun cuando hubo migraciones desde la costa hacia la sierra durante la última parte del Período Intermedio Temprano, podría basarse en factores de estrés físico que habrían afectado a los seres humanos no adaptados a altitudes mayores a 2500 metros (Fehren-Schmitz *et al.* 2009). Hay evidencias procedentes de fuentes históricas y de medicina de altura de que las mujeres inmigrantes que no se adaptan a las alturas tienen mayores posibilidades de alumbrar bebés que no sobreviven, en comparación con las mujeres que sí están adaptadas (Moran 2000; Moore *et al.* 2004; Gonzales *et al.* 2008). Inclusive si las mujeres costeñas se habitúan al ambiente de las alturas después de un cierto tiempo, es posible que tengan una desventaja reproductiva cuantitativa en comparación con las mujeres que viven allí desde su nacimiento (Gonzales y Tapia 2009). En ese sentido, la influencia demográfica matrilineal en las poblaciones por encima de los 2500 metros sería muy baja como para tener un impacto significativo en las frecuencias de haplogrupos mitocondriales, pero este modelo es solo de carácter hipotético y no existe, por el momento, la información que permita validarla.

Tabla 2. Frecuencias de haplogrupos mitocondriales y diversidad de haplotipos (HD) para las poblaciones precolombinas analizadas y para las poblaciones nativas sudamericanas de referencia.

Grupo	Población	Fechado	Frecuencia de haplogrupos						
			n ^a	H ^b	A	B	C	D	Hd ^c
Antigua costa	Costa sur (península) ¹	Horizonte Temprano	10 (6)	5	0,00	0,00	0,30	0,70	0,93
	Costa sur (Palpa) ¹	Horizonte Temprano	28 (25)	15	0,07	0,00	0,14	0,79	0,95
	Nasca, zona rural (Palpa) ¹	Intermedio Temprano	37 (30)	26	0,02	0,11	0,22	0,65	0,98
	Nasca, zona urbana (Palpa) ¹	Intermedio Temprano	28 (25)	17	0,00	0,18	0,43	0,39	0,97
	Costa sur (Palpa) ¹	Horizonte Medio	11 (6)	6	0,00	0,27	0,36	0,36	1,00
	Costa sur ¹	Intermedio Tardío	17 (25)	10	0,08	0,52	0,24	0,16	0,93
	Costa norte ²	Horizonte Medio	(36)	s.d.	0,19	0,22	0,06	0,31	s.d.
Antigua sierra	Antiguas partes altas de los valles ³	Horizonte Medio	27 (30)	13	0,07	0,57	0,37	0,00	0,91
	Antiguas partes altas de los valles ³	Intermedio Tardío	38 (42)	25	0,05	0,55	0,31	0,10	0,97
	Conchopata ⁴	Horizonte Medio	10	9	0,29	0,50	0,14	0,07	0,98
	Chen Chen ⁵	Horizonte Medio	(23)	s.d.	0,39	0,39	0,17	0,04	s.d.
	Huari ⁴	Intermedio Tardío	17	12	0,17	0,22	0,55	0,06	0,94
	Paucarcancha ⁶	Horizonte Tardío	(35)	s.d.	0,09	0,66	0,23	0,03	s.d.
Norte de Colombia	Chibcha ⁷		80	7	0,81	0,01	0,18	0,00	0,68
	Arawak ⁷		29	4	0,28	0,28	0,44	0,00	0,77
Norte del Perú	Áncash ⁸		33	27	0,09	0,52	0,18	0,21	0,98
	San Martín ⁹		21	14	0,10	0,57	0,05	0,29	0,93
	Tupe ¹⁰		16	9	0,00	0,69	0,31	0,00	0,87
	Yungay ¹⁰		36	20	0,03	0,47	0,36	0,14	0,95
Sur del Perú	Arequipa ⁹		22	18	0,09	0,68	0,14	0,09	0,98
	Puno (quechua) ¹⁰		30	22	0,07	0,60	0,23	0,10	0,97
	Puno (aymara) ¹⁰		14	11	0,00	0,71	0,14	0,14	0,97
	Tayacaja ⁹		59	40	0,22	0,34	0,31	0,13	0,96

Área sur media de Chile	Mapuche ¹¹	34 (111)	9	0,00	0,07	0,44	0,49	0,84
	Pehuenche ¹¹	24 (105)	13	0,03	0,11	0,41	0,46	0,90
Tierra del Fuego	Yaghan ¹¹	15 (21)	7	0,00	0,00	0,48	0,52	0,88
	Gaviao ¹²	27	7	0,15	0,15	0,00	0,70	0,87
Amazonía	Xavante ¹²	25	4	0,16	0,84	0,00	0,00	0,68
	Yanomamö ¹³	155	6	0,00	0,56	0,32	0,12	0,66
	Zoro ¹²	30	9	0,20	0,07	0,13	0,60	0,77
Gran Chaco	Gran Chaco (conjunto) ¹⁴	204	46	0,16	0,42	0,13	0,28	0,94

¹Fehren-Schmitz *et al.* 2010; ²Shimada *et al.* 2004; ³Fehren-Schmitz *et al.* 2011; ⁴Kemp *et al.* 2009; ⁵Lewis *et al.* 2007b; ⁶Shinoda *et al.* 2006; ⁷Carnese *et al.* 2010; ⁸Lewis *et al.* 2004; ⁹Fuselli *et al.* 2003; ¹⁰Lewis *et al.* 2007a; ¹¹Moraga *et al.* 2000; ¹²Ward *et al.* 1996; ¹³Williams *et al.* 2002; ¹⁴Cabana *et al.* 2006 (elaboración de la tabla: Lars Fehren-Schmitz).

^a n=Número de individuos con determinación de haplogrupos exitosa. Este se escribe a continuación entre paréntesis.

^b H=Número de haplotipos diferentes determinados en la población.

^c Hd=Diversidad haplotípica (Nei 1987). El valor se relaciona con los datos de la secuencia de la HVR I y no con los datos de los haplogrupos.

3.3. ADN antiguo y el poblamiento de la parte oeste de Sudamérica

Cuando la información genética de este estudio se compara con bases de datos continentales se vislumbra la posibilidad de abordar el tema del poblamiento inicial de la parte oeste de Sudamérica y de las rutas usadas por los primeros pobladores. Las diferencias entre la costa y la sierra identificadas para etapas pre-colombinas, que no persisten en el Perú contemporáneo, y por otra parte, el hecho de que las antiguas poblaciones serranas tengan una gran similitud con las peruanas modernas indican que debe haber habido cambios significativos que causaron la homogeneización que se observa en el área central andina en los últimos 1000 años, lo que originó un «palimpsesto» biológico (Fehren-Schmitz Reindel, Tomasto, Hummel y Herrmann 2010; Fehren-Schmitz, Warnberg, Reindel, Seidenberg, Tomasto, Isla, Hummel y Hermann 2011). Las antiguas poblaciones serranas y las modernas de los Andes centrales tienen una alta afinidad genética matrilineal con aquellas amazónicas de la parte este de Sudamérica. Lo mismo sucede con las poblaciones costeñas antiguas en relación con las modernas de las regiones más meridionales de este continente (*cf.* Figs. 3, 6). Como se ha mencionado antes, la variabilidad genética general y la estructura genética de los grupos humanos nativos sudamericanos brindan una fuerte evidencia de que el continente empezó a ser habitado a partir de una sola población fundadora (Wang *et al.* 2007; Lewis y Long 2008; Lewis 2009). Recientes estudios (Lewis 2009) revelan, también, que los patrones de variabilidad genética observados en Sudamérica no son consistentes con un escenario único de colonización hacia la costa seguido de una dispersión a lo largo de los Andes y hacia la parte este del continente (*cf.* Dillehay 2009). Si se combinan estos descubrimientos con los datos genéticos de poblaciones antiguas y recientes que acabo de describir, sugiero, a continuación, una versión modificada del escenario de poblamiento que postularon Rothhammer y colaboradores (Rothhammer *et al.* 2001).

Cuando los primeros habitantes entraron a Sudamérica se dividieron en dos o más rutas, a lo largo de la costa oeste, la costa norte y, luego, hacia las tierras amazónicas —y quizás otro grupo a lo largo de las vertientes orientales de los Andes—. Estos dos últimos grupos habrían colonizado la sierra andina desde el este. Los grupos que escogieron el camino hacia la costa oeste podrían ser, en ese sentido, los ancestros directos de las antiguas poblaciones costeñas y de las que habitan la parte más meridional de Sudamérica en la actualidad. El flujo genético y el intercambio biológico entre estas poblaciones, por lo menos en

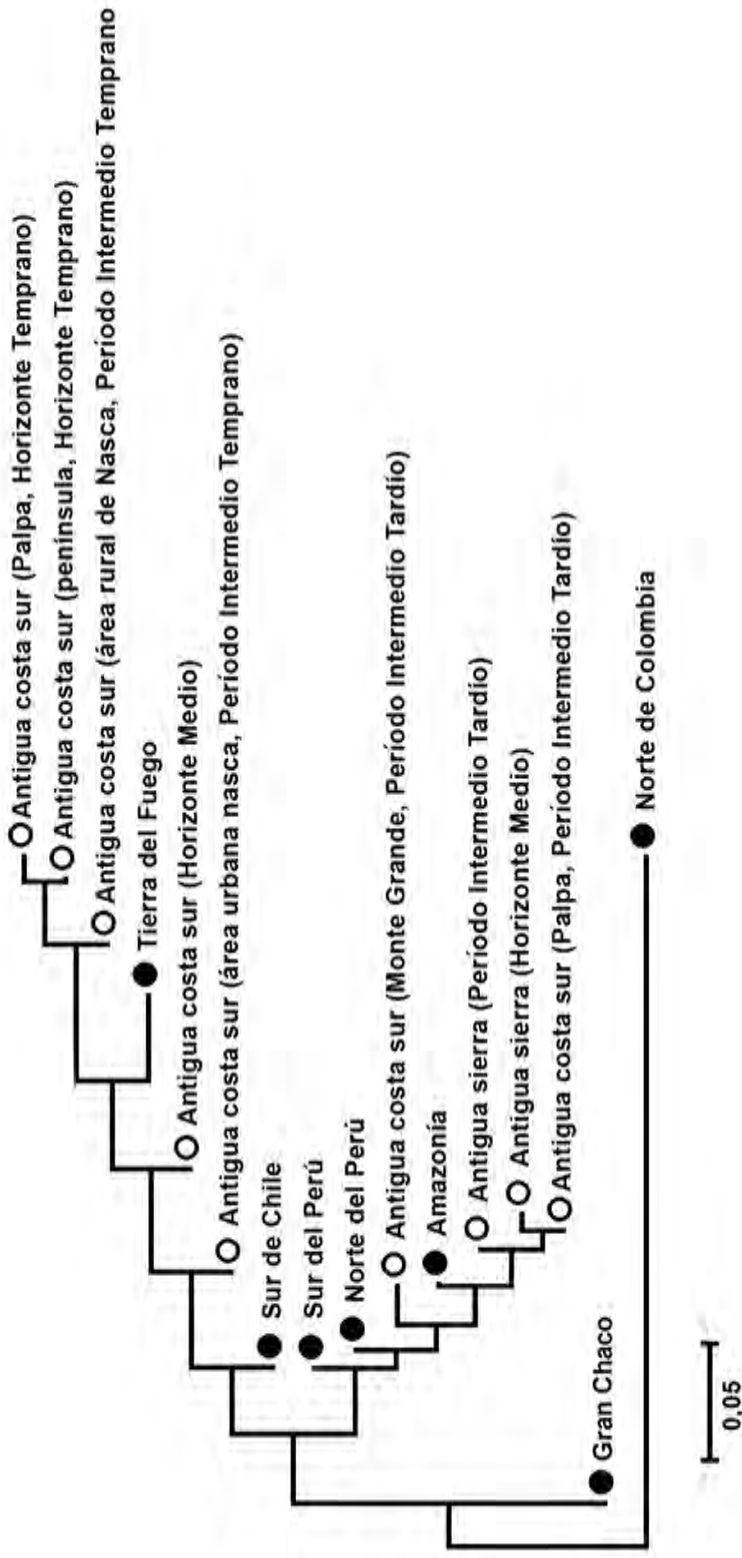


Fig. 6. Árbol NJ basado en valores F^* derivados de secuencias de la HVR I que compara varias poblaciones nativas sudamericanas, antiguas y modernas, agrupadas por contexto cronológico y geográfico. Se muestra el árbol óptimo, con una suma de longitud de rama de 0,60305564. El árbol se ha dibujado a escala, con las longitudes de las ramas en las mismas unidades que las distancias evolutivas empleadas para inferir el árbol filogenético (elaboración del dibujo: Lars Fehren-Schmitz).

términos matrilineales, se mantuvo marginal en los siguientes períodos. Luego, en un marco temporal que, posiblemente, se inició con el Horizonte Medio —o, a más tardar, durante el Período Intermedio Tardío— la gente de las serranías comenzó a dispersarse a lo largo de toda la región y se mezclaron con los grupos costeños y los sobrepasaron en términos demográficos. Es obvio que esto no habría sido un simple fenómeno de migración masiva, sino, más bien, una impulsada por el Estado. La reubicación de poblaciones tiene que ser tomada en cuenta como un factor importante puesto que se sabe que esta era una práctica tanto de los wari como de los incas (Schreiber 1992; Tung 2007; Heggarty 2008). El surgimiento de ambas culturas, supuestamente, también tuvo influencia en los comportamientos generales de migración, así como en la composición genética y demográfica de las poblaciones de los Andes centrales por medio de la urbanización y de alteraciones de la complejidad social. La Fig. 3 muestra que la máxima expansión hacia el sur del imperio incaico es congruente con el límite actual entre grupos humanos que exhiben patrones de distribución mitocondrial similares a grupos peruanos y chilenos actuales que presentan los antiguos patrones costeños. Sin embargo, es importante señalar que, aun cuando este escenario es admisible, todavía no es posible demostrarlo estadísticamente sobre la base de los datos de poblaciones recientes.

4. Conclusiones y perspectivas

Este estudio presenta el potencial del análisis de ADN antiguo para la investigación de los procesos de dinámica poblacional que ocurrieron en la parte oeste de la Sudamérica precolombina. Sin embargo, puesto que el número de tales estudios es reducido, todos los resultados e interpretaciones que apuntan a un contexto suprarregional deben ser vistos como preliminares. De manera especial, la historia poblacional temprana sigue siendo desconocida en su mayor parte. Se deben estudiar más poblaciones antiguas de diferentes regiones y períodos arqueológicos para poder revelar, finalmente, los procesos de dinámica poblacional que acompañaron la evolución cultural de Sudamérica.

Sin embargo, en relación con los procesos específicos del área del Río Grande de Nasca, las investigaciones han demostrado ser muy exitosas. En realidad, esto se debe a la cooperación transdisciplinaria entre un amplio número de científicos culturales y naturales que permitieron la contextualización y traducción de los datos genéticos hacia los procesos histórico-culturales. Al trabajar con ADN se debe tomar en cuenta que las formas de transmisión cultural y difusión son mucho más complejos que la herencia biológica y que se debe pensar en diferentes impactos demográficos de distintos tipos de migración. A menudo, los genetistas desatienden la influencia de las dinámicas culturales en las estructuras poblacionales y reducen a los grupos humanos a entidades estadísticas. No obstante, para obtener respuestas acerca de procesos prehistóricos como la migración, es necesario considerar toda la información disponible de las fuentes arqueológicas, lingüísticas y ambientales, así como incluir una superestructura a partir de la teoría cultural, y no solo a partir de la genética de poblaciones, con el objeto de desarrollar los modelos demográficos e históricos más verosímiles para interpretar los datos.

Agradecimientos

Agradezco al Bundesministerium für Bildung und Forschung de Alemania, por el financiamiento de nuestro proyecto (becas n.º 01UA0804B y 03HEX1VP), y a todos los colegas peruanos y alemanes del grupo de investigación Andentranssekt: Klimasensitivität präkolumbischer Mensch-Umwelt-Systeme, por su colaboración científica. Expreso mi reconocimiento, también, al Instituto Nacional de Cultura del Perú, por permitir la exportación de las muestras.

Notas

¹ Un resumen de los haplotipos mitocondriales identificados en la secuencia de 388 bp de la HVR I (np 16021-16408), así como su distribución en relación con los sitios arqueológicos y períodos cronológicos puede encontrarse en Fehren-Schmitz (2008); Fehren-Schmitz, Reindel, Tomasto, Hummel y Herrmann (2010) y Fehren-Schmitz, Warnberg, Reindel, Seidenberg, Tomasto, Isla, Hummel y Herrmann (e.p.).

REFERENCIAS

- Allison, M.
1979 Palaeopathology in Perú, *Natural History* 88 (2), 74-82.
- Anderson, C. N., U. Ramakrishnan, Y. L. Chan y E. A. Hadly
2005 Serial SimCoal: A Population Genetics Model for Data from Multiple Populations and Points in Time, *Bioinformatics* 21 (8), 1733-1734.
- Andrews, R. M., I. Kubacka, P. F. Chinnery, R. N. Lightowlers, D. M. Turnbull y N. Howell
1999 Reanalysis and Revision of the Cambridge Reference Sequence for Human Mitochondrial DNA, *Nature Genetics* 23 (2), 147.
- Anthony, D. W.
1990 Migration in Archaeology: The Baby and the Bathwater, *American Anthropologist, New Series* 92 (4), 895-914.
- Bailliet, G., V. Ramallo, M. Muzzio, A. García, M. R. Santos, E. L. Alfaro, J. E. Dipierri, S. Salceda, F. R. Carnese, C. M. Bravi, N. O. Bianchi y D. A. Demarchi
2009 Brief Communication: Restricted Geographic Distribution for Y-Q* Paragroup in South America, *American Journal of Physical Anthropology* 140 (3), 578-582.
- Bandelt, H. J.
2005 Mosaics of Ancient Mitochondrial DNA: Positive Indicators of Nonauthenticity, *European Journal of Human Genetics* 13 (10), 1106-1112.
- Binladen, J., C. Wiuf, M. T. Gilbert, M. Bunce, R. Barnett, G. Larson, A. D. Greenwood, J. Haile, S. Y. W. Ho, A. J. Hansen y E. Willerslev
2006 Assessing the Fidelity of Ancient DNA Sequences Amplified from Nuclear Genes, *Genetics* 172 (2), 733-741.
- Bollongino, R., A. Tresset y J.-D. Vigne
2008 Environment and Excavation: Pre-Lab Impacts on Ancient DNA Analyses, *Comptes Rendus Palevol* 7 (2-3), 91-98.
- Bortolini, M. C., F. M., Salzano, M. G. Thomas, S. Stuart, S. P. K. Nasanen, C. H. Bau, M. H. Hutz, Z. Layrisse, M. L. Petzl-Erler, L. T. Tsuneto, K. Hill, A. M. Hurtado, D. Castro-de-Guerra, M. M. Torres, H. Groot, R. Michalski, P. Nymadawa, G. Bedoya, N. Bradman, D. Labuda y A. Ruiz-Linares
2003 Y-Chromosome Evidence for Differing Ancient Demographic Histories in the Americas, *American Journal of Human Genetics* 73 (3), 524-539.
- Bramanti, B., M. G. Thomas, W. Haak, M. Unterlaender, P. Jores, K. Tambets, I. Antanaitis-Jacobs, M. N. Haidle, R. Jankauskas, C. J. Kind, F. Lueth, T. Terberger, J. Hiller, S. Matsumura, P. Forster y J. Burger
2009 Genetic Discontinuity between Local Hunter-Gatherers and Central Europe's First Farmers, *Science* 326 (5949), 137-140.
- Burger, J., S. Hummel, B. Herrmann y W. Henke
1999 DNA Preservation: A Microsatellite-DNA Study on Ancient Skeletal Remains, *Electrophoresis* 20 (8), 1722-1728.
- Carnese, F. R., F. Mendisco, C. Keyser, C. B. Dejean, J. M. Dugoujon, C. M. Bravi, B. Ludes y E. Crubezy
2009 Paleogenetical Study of Pre-Columbian Samples from Pampa Grande (Salta, Argentina), *American Journal of Physical Anthropology* 141 (3), 452-462.
- Dillehay, T. D.
1999 The Late Pleistocene Cultures of South America, *Evolutionary Anthropology* 7 (6), 206-216.

- 2009 Probing Deeper into First American Studies, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 (4), 971-978.
- Dixon, E. J.**
2001 Human Colonization of the Americas: Timing, Technology and Process, *Quaternary Science Reviews* 20 (1-3), 277-299.
- Dornelles, C. L., S. L. Bonatto, L. B. de Freitas y F. M. Salzano**
2005 Is Haplogroup X Present in Extant South American Indians?, *American Journal of Physical Anthropology* 127 (2), 439-448.
- Eitel, B., S. Hecht, B. Mächtle, G. Schukraft, A. Kadereit, G. A. Wagner, B. Kromer, I. Unkel y M. Reindel**
2005 Geoarchaeological Evidence from Desert Loess in the Nazca-Palpa Region, Southern Perú: Palaeoenvironmental Changes and their Impact on Pre-Columbian Cultures, *Archaeometry* 47 (1), 137-158.
- Eitel, B. y B. Mächtle**
2006 Holozäner Umweltwandel in der nördlichen Atacama und sein Einfluss auf die Nasca-Kultur (Süd-Perú), *Geographische Rundschau* 58 (4), 30-36.
- 2009 Man and Environment in the Eastern Atacama Desert (Southern Perú): Holocene Climate Changes and their Impact on Pre-Columbian Cultures, en: M. Reindel y G. A. Wagner (eds.), *New Technologies for Archaeology: Multidisciplinary Investigations in Palpa and Nasca, Perú*, 17-37, Natural Science in Archaeology, Springer, Berlin/Heidelberg.
- Excoffier, L., G. Laval y S. Schneider**
2005 Arlequin ver. 3.0: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis, *Evolutionary Bioinformatics Online* 1 (3), 47-50.
- Fehren-Schmitz, L.**
2008 Molekularanthropologische Untersuchungen zur präkolumbischen Besiedlungsgeschichte des südlichen Perú am Beispiel der Palpa Region, tesis de doctorado, Mathematisch-naturwissenschaftliche Fakultät, Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen.
- Fehren-Schmitz, L., M. Reindel, E. Tomasto, S. Hummel y B. Herrmann**
2010 Pre-Columbian Population Dynamics in Coastal Southern Perú: A Diachronic Investigation of mtDNA Patterns in the Palpa Region by Ancient DNA Analysis, *American Journal of Physical Anthropology* 141 (2), 208-221.
- Fehren-Schmitz, L., O. Warnberg, M. Reindel, V. Seidenberg, E. Tomasto, J. Isla, S. Hummel y B. Herrmann**
e.p. Diachronic Investigations of Mitochondrial and Y-Chromosomal Genetic Markers in Pre-Columbian Andean Highlanders from South Perú, para publicarse en: *Annals of Human Genetics* 75 (2), 266-283.
- Fehren-Schmitz, L., S. Hummel y B. Herrmann**
2009 Who where the Nasca? Population Dynamics in Pre-Columbian Southern Perú revealed by Ancient DNA Analyses, en: M. Reindel y G. A. Wagner (eds.), *New Technologies for Archaeology: Multidisciplinary Investigations in Palpa and Nasca, Perú*, 159-172, Natural Science in Archaeology, Springer, Berlin/Heidelberg.
- Fix, A. G.**
2002 Colonization Models and Initial Genetic Diversity in the Americas, *Human Biology* 74 (1), 1-10.
- 2005 Rapid Deployment of the Five Founding Amerind mtDNA Haplogroups via Coastal and Riverine Colonization, *American Journal of Physical Anthropology* 128 (2), 430-436.
- Fuselli, S., E. Tarazona-Santos, I. Dupanloup, A. Soto, D. Luiselli y D. Pettener**
2003 Mitochondrial DNA Diversity in South America and the Genetic History of Andean Highlanders, *Molecular Biology and Evolution* 20 (10), 1682-1691.
- Gilbert, M. T., A. J. Hansen, E. Willerslev, L. Rudbeck, I. Barnes, N. Lynnerup y A. Cooper**
2003 Characterization of Genetic Miscoding Lesions Caused by Postmortem Damage, *American Journal of Human Genetics* 72 (1), 48-61.
- Gilbert, M. T., E. Willerslev, A. J. Hansen, I. Barnes, L. Rudbeck, N. Lynnerup y A. Cooper**
2003 Distribution Patterns of Postmortem Damage in Human Mitochondrial DNA, *American Journal of Human Genetics* 72 (1), 32-47.

- Gilbert, M. T., H. J. Bandelt, M. Hofreiter y I. Barnes
2005 Assessing Ancient DNA Studies, *Trends in Ecology and Evolution* 20 (10), 541-544.
- Gilbert, M. T., J. Binladen, W. Miller, C. Wiuf, E. Willerslev, H. Poinar, J. E. Carlson, J. H. Leebens-Mack y S. C. Schuster
2007 Recharacterization of Ancient DNA Miscoding Lesions: Insights in the Era of Sequencing-by-Synthesis, *Nucleic Acids Research* 35, 1-10.
- González, G. F., V. Tapia y C. E. Carrillo
2008 Stillbirth Rates in Peruvian Populations at High Altitude, *International Journal of Gynecology and Obstetrics* 100, 221-227.
- González, G. F. y V. Tapia
2009 Birth Weight Charts for Gestational Age in 63,620 Healthy Infants Born in Peruvian Public Hospitals at Low and at High Altitude, *Acta Paediatrica* 98 (3), 454-458.
- Heggarty, P.
2008 Linguistics for Archaeologists: A Case-Study in the Andes, *Cambridge Archaeological Journal* 18 (1), 35-56.
- Hudjashov, G., T. Kivisild, P. A. Underhill, P. Endicott, J. J. Sánchez, A. A. Lin, P. Shen, P. Oefner, C. Renfrew, R. Villems y P. Forster
2007 Revealing the Prehistoric Settlement of Australia by Y chromosome and mtDNA Analysis, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (21), 8726-8730.
- Hummel, S.
2003 *Ancient DNA Typing: Methods, Strategies and Applications*, Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
- Isla, J. y M. Reindel
2003 Jauranga: un sitio paracas en el valle de Palpa, Perú, *Beiträge zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie* 23, 227-274.
- 2006 Burial Patterns and Sociopolitical Organization in Nasca 5 Society, en: W. H. Isbell y H. I. Silverman (eds.), *Andean Archaeology. Vol. III, North and South*, 374-400, Kluwer Academic/Plenum Publishers, Springer, New York.
- Karafet, T. M., F. L. Mendez, M. B. Meilerman, P. A. Underhill, S. L. Zegura y M. F. Hammer
2008 New Binary Polymorphisms Reshape and Increase Resolution of the Human Y Chromosomal Haplogroup Tree, *Genome Research* 18, 830-838.
- Kemp, B. M., R. S. Malhi, J. McDonough, D. A. Bolnick, J. A. Eshleman, O. Rickards, C. Martínez-Labarga, J. R. Johnson, J. G. Lorenz, E. J. Dixon, T. E. Fifield, T. H. Heaton, R. Worl y D. G. Smith
2007 Genetic Analysis of Early Holocene Skeletal Remains from Alaska and its Implications for the Settlement of the Americas, *American Journal of Physical Anthropology* 132 (4), 605-621.
- Kemp, B. M., T. A. Tung y M. L. Summar
2009 Genetic Continuity after the Collapse of the Wari Empire: Mitochondrial DNA Profiles from Wari and Post-Wari Populations in the Ancient Andes, *American Journal of Physical Anthropology* 140 (1), 80-91.
- Keyeux, G., C. Rodas, N. Gelvez y D. Carter
2002 Possible Migration Routes into South America deduced from Mitochondrial DNA Studies in Colombian Amerindian Populations, *Human Biology* 74 (2), 211-233.
- Kleindorp, R., M. Westenthanner, M. Adler, L. Fehren-Schmitz y S. Hummel
2006 aDNA Preservation Patterns within Different Human Skeletal Elements and Independence on Different Chromosomal Locations, póster, 8th International Conference on Ancient DNA and Associated Biomolecules, October 16th-20th, 2006, Lodz.
- Lalueza, C., A. Pérez-Pérez, E. Prats, L. Cornudella y D. Turbón
1997 Lack of Founding Amerindian Mitochondrial DNA Lineages in Extinct Aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia, *Human Molecular Genetics* 6, 41-46.
- Lambers, K.
2006 *The Geoglyphs of Palpa, Perú: Documentation, Analysis and Interpretation*, Forschungen zur Archäologie Außereuropäischer Kulturen 2, Linden-Soft, Aichwald.

- Lee, E. S.
1972 Eine Theorie der Wanderung, en: G. Széll (ed.), *Regionale Mobilität*, 115-129, Nymphenburger, München.
- Lewis, C. M., Jr.
2009 Hierarchical Modeling of Genome-Wide Short Tandem Repeat (STR) Markers Infers Native American Prehistory, *American Journal of Physical Anthropology* 141 (2), 281-289.
- Lewis, C. M., Jr., B. Lizárraga, R. Y. Tito, P. W. López, G. C. Iannacone, A. Medina, R. Martínez, S. I. Polo, A. de la Cruz, A. M. Cáceres y A. C. Stone
2007 Mitochondrial DNA and the Peopling of South America, *Human Biology* 79 (2), 159-178.
- Lewis, C. M., Jr., J. E. Buikstra y A. C. Stone
2007 Ancient DNA and Genetic Continuity in the South Central Andes, *Latin American Antiquity* 18 (2), 145-160.
- Lewis, C. M., Jr., R. Y. Tito, B. Lizárraga y A. C. Stone
2005 Land, Language, and Loci: mtDNA in Native Americans and the Genetic History of Perú, *American Journal of Physical Anthropology* 127 (3), 351-360.
- Lewis, C. M., Jr. y J. C. Long
2008 Native South American Genetic Structure and Prehistory Inferred from Hierarchical Modeling of mtDNA, *Molecular Biology and Evolution* 25 (3), 478-486.
- Malhi, R. S., J. S. Cybulski, R. Y. Tito, J. Johnson, H. Harry y C. Dan
2010 Brief Communication: Mitochondrial Haplotype C4c Confirmed as a Founding Genome in the Americas, *American Journal of Physical Anthropology* 141 (3), 494-497.
- Marota, I., C. Basile, M. Ubaldi y F. Rollo
2002 DNA Decay Rate in Papyri and Human Remains from Egyptian Archaeological Sites, *American Journal of Physical Anthropology* 117 (4), 310-318.
- Menzel, D., J. H. Rowe y L. E. Dawson
1964 *The Paracas Pottery of Ica: A Study in Style and Time*, University of California Publications in American Archaeology and Ethnology 50, University of California Press, Berkeley/Los Angeles.
- Merriwether, D. A., F. Rothhammer y R. E. Ferrell
1995 Distribution of the Four Founding Lineage Haplotypes in Native Americans suggests a Single Wave of Migration for the New World, *American Journal of Physical Anthropology* 98 (4), 411-430.
- Meyer, S., G. Weiss y A. von Haeseler
1999 Pattern of Nucleotide Substitution and Rate Heterogeneity in the Hypervariable Regions I and II of Human mtDNA, *Genetics* 152 (3), 1103-1110.
- Moore, L. G., M. Shriver, L. Bemis, B. Hickler, M. Wilson, T. Brutsaert, E. Parra y E. Vargas
2004 Maternal Adaptation to High-Altitude Pregnancy: An Experiment of Nature. A Review, *Placenta* 25 Suppl. A, S60-S71.
- Moraga, M., C. Santoro, V. G. Standen, P. Carvallo y F. Rothhammer
2005 Microevolution in Prehistoric Andean Populations: Chronologic mtDNA Variation in the Desert Valleys of Northern Chile, *American Journal of Physical Anthropology* 127 (20), 170-181.
- Moran, E. F.
2000 *Human Adaptability: An Introduction to Ecological Anthropology*, Westview Press, Boulder.
- Orefici, G.
1996 Nuevos enfoques sobre la transición Paracas-Nasca en Cahuachi (Perú), *Andes. Boletín de la Misión Arqueológica Andina* 1, 173-189.
- Paabo, S., H. Poinar, D. Serre, V. Jaenicke-Després, J. Hebler, N. Rohland, M. Kuch, J. Krause, L. Vigilant y M. Hofreiter
2004 Genetic Analyses from Ancient DNA, *Annual Review of Genetics* 38, 645-679.
- Pakendorf, B. y M. Stoneking
2005 Mitochondrial DNA and Human Evolution, *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 6, 165-183.

- Perego, U. A., A. Achilli, N. Angerhofer, M. Accetturo, M. Pala, A. Olivieri, B. H. Kashani, K. H. Ritchie, R. Scozzari, Q. P. Kong, N. M. Myres, A. Salas, O. Semino, H.-J. Bandelt, S. R. Woodward y A. Torroni
2009 Distinctive Paleo-Indian Migration Routes from Beringia Marked by two Rare mtDNA Haplogroups, *Current Biology* 19 (1), 1-8.
- Pulgar Vidal, J.**
1979 *Geografía del Perú. Las ocho regiones naturales del Perú*, 8.^a ed., Universo, Lima.
- Reindel, M.**
2009 Life at the Edge of the Desert – Archaeological Reconstruction of the Settlement History in the Valleys of Palpa, Perú, en: M. Reindel y G. A. Wagner (eds.), *New Technologies for Archaeology: Multidisciplinary Investigations in Palpa and Nasca, Perú*, 439-461, Natural Science in Archaeology, Springer, Berlin/Heidelberg.
- Reindel, M., J. Isla y K. Lambers**
2005 *Archäologisches Projekt «Paracas in Palpa», Perú. Ausgrabungen und Forschungen 2004. Jahresbericht der Schweizerisch-Liechtensteinischen Stiftung im Ausland 2004*, 25-44, Zürich/Vaduz.
- Reindel, M. y A. Gruen**
2006 The Nasca-Palpa Project: A Cooperative Approach of Photogrammetry, Archaeometry, Archaeology, en: E. Baltasvias, A. Gruen, L. van Gool y M. Pateraki (eds.), *Recording, Modeling and Visualization of Cultural Heritage. Proceedings of the Workshop Monte Verita, Ascona, May 22th-27th, 2005*, 21-32, Taylor and Francis, London.
- Reindel, M. y J. Isla**
2000 *Ausgrabungen in Los Molinos und La Muña. Ergebnisse der Grabungskampagne 1999 des Archäologischen Projektes Nasca-Palpa, Süd-Perú. Jahresbericht der Schweizerisch-Liechtensteinischen Stiftung im Ausland 1999*, 3-31, Zürich/Vaduz.
2001 Los Molinos und La Muña. Zwei Siedlungszentren der Nasca-Kultur in Palpa, Südperú/Los Molinos y La Muña. Dos centros administrativos de la cultura Nasca en Palpa, costa sur del Perú, *Beiträge zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie* 21, 241-319.
2004 *Archäologisches Projekt «Paracas in Palpa», Perú. Bericht über die Grabungskampagne 2003. Jahresbericht der Schweizerisch-Liechtensteinischen Stiftung im Ausland 2003*, 137-156, Zürich/Vaduz.
2006 *Archäologisches Projekt «Paracas in Palpa», Perú. Ausgrabungen und Forschungen im Jahr 2005. Jahresbericht der Schweizerisch-Liechtensteinischen Stiftung für Archäologische Forschungen im Ausland, 2005*, 30-59, Zürich/Vaduz.
- Renfrew, C.**
1987 *Archaeology and Language: The Puzzle of Indo-European Origins*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Richards, M. B., V. A. Macaulay, H.-J. Bandelt y B. C. Sykes**
1998 Phylogeography of Mitochondrial DNA in Western Europe, *Annals of Human Genetics* 62 (3), 241-260.
- Rothhammer, F., E. Llop, P. Carvallo y M. Moraga**
2001 Origin and Evolutionary Relationships of Native Andean Populations, *High Altitude Medicine and Biology* 2 (2), 227-233.
- Schreiber, K. J.**
1992 *Wari Imperialism in Middle Horizon, Perú*, Anthropological Papers 87, Museum of Anthropology, University of Michigan, Ann Arbor.
- Schreiber, K. J. y J. Llancho Rojas**
2003 *Irrigation and Society in the Peruvian Desert: The Puquios of Nasca*, Lexington Books, Lanham.
- Schurr, T. G. y S. T. Sherry**
2004 Mitochondrial DNA and Y Chromosome Diversity and the Peopling of the Americas: Evolutionary and Demographic Evidence, *American Journal of Human Biology* 16 (4), 420-439.
- Service, E. R.**
1962 *Primitive Social Organization. An Evolutionary Perspective*, Random House, New York.
- Shimada, I, K. Shinoda, J. Farnum, R. Corruccini y H. Watanabe**
2004 An Integrated Analysis of Pre-Hispanic Mortuary Practices, *Current Anthropology* 45 (3), 369-402.

- Shinoda, K., N. Adachi, S. Guillén e I. Shimada**
2006 Mitochondrial DNA Analysis of Ancient Peruvian Highlanders, *American Journal of Physical Anthropology* 131 (1), 98-107.
- Silverman, H. I.**
1994 Paracas in Nazca: New Data on the Early Horizon Occupation of the Río Grande de Nazca Drainage, Perú, *Latin American Antiquity* 5 (4), 359-382.
- Silverman, H. I. y D. A. Proulx**
2002 *The Nasca*, The Peoples of America, Blackwell, Malden.
- Stoneking, M.**
2000 Hypervariable Sites in the mtDNA Control Region are Mutational Hotspots, *American Journal of Human Genetics* 67 (4), 1029-1032.
- Tamm, E., T. Kivisild, M. Reidla, M. Metspalu, D. G. Smith, C. J. Mulligan, C. M. Bravi, O. Rickards, C. Martínez-Labarga, E. K. Khusnutdinova, S. A. Fedorova, M. V. Golubenko, V. A. Stepanov, M. A. Gubina, S. I. Zhadanov, L. P. Ossipova, L. Damba, M. I. Voevoda, J. E. Dippierra, R. Villems y R. S. Malhi**
2007 Beringian Standstill and Spread of Native American Founders, *PLoS ONE* 2, e829.
- Tamura, K., J. Dudley, M. Nei y S. Kumar**
2007 MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) Software Version 4.0, *Molecular Biology and Evolution* 24 (8), 1596-1599.
- Tello, J. C.**
1959 *Paracas: primera parte*, Gráfica T. Scheuch, Lima.
- Tello, J. C. y T. Mejía Xesspe**
1979 *Paracas. Segunda parte: Cavernas y Necrópolis*, Dirección Universitaria de Bibliotecas y Publicaciones, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima.
- Torroni, A., A. Achilli, V. Macaulay, M. Richards y H.-J. Bandelt**
2006 Harvesting the Fruit of the Human mtDNA Tree, *Trends in Genetics* 22 (6), 339-345.
- Torroni, A., T. G. Schurr, M. F. Cabell, M. D. Brown, J. V. Neel, M. Larsen, D. G. Smith, C. M. Vullo y D. C. Wallace**
1993 Asian Affinities and Continental Radiation of the Four Founding Native American mtDNAs, *American Journal of Human Genetics* 53 (3), 563-590.
- Tung, T. A.**
2007 Trauma and Violence in the Wari Empire of the Peruvian Andes: Warfare, Raids, and Ritual Fights, *American Journal of Physical Anthropology* 133 (3), 941-956.
- Underhill, P. A. y T. Kivisild**
2007 Use of Y Chromosome and Mitochondrial DNA Population Structure in Tracing Human Migrations, *Annual Review of Genetics* 41 (1), 539-564.
- Vaughn, K. J. y H. Gijseghem**
2007 A Compositional Perspective on the Origins of the «Nasca Cult» at Cahuachi, *Journal of Archaeological Science* 34 (5), 814-822.
- Wang, S., C. M. Lewis, M. Jakobsson, S. Ramachandran, N. Ray, G. Bedoya, W. Rojas, M. V. Parra, J. A. Molina, C. Gallo, G. Mazzotti, G. Poletti, K. Hill, A. M. Hurtado, D. Labuda, W. Klitz, R. Barrantes, M. C. Bortolini, F. M. Salzano, M. L. Petzl-Erler, L. T. Tsuneto, E. Llop, F. Rothhammer, L. Excoffier, M. W. Feldman, N. A. Rosenberg y A. Ruiz**
2007 Genetic Variation and Population Structure in Native Americans, *PLoS Genetics* 3 (11), e185.
- Wilder, J. A., S. B. Kingan, Z. Mobasher, M. M. Pilkington y M. F. Hammer**
2004 Global Patterns of Human Mitochondrial DNA and Y-Chromosome Structure are not Influenced by Higher Migration Rates of Females versus Males, *Nature Genetics* 36 (10), 1122-1125.
- Willerslev, E. y A. Cooper**
2005 Ancient DNA, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 272 (1558), 3-16.