

EL ADN ANTIGUO Y LA HISTORIA DEL POBLAMIENTO TEMPRANO DEL OESTE DE SUDAMÉRICA: LO QUE HEMOS APRENDIDO Y HACIA DÓNDE VAMOS*

Lars Fehren-Schmitz,^{a,b} Bastien Llamas,^{c,d} Elsa Tomasto^e y Wolfgang Haak^c

Resumen

Aún cuando el análisis de ADN de huesos arqueológicos tiene algunas grandes limitaciones, constituye la manera más directa de investigar eventos prehistóricos de dinámica poblacional. La contextualización interdisciplinaria de los datos genéticos con los registros arqueológico y paleoecológico permite reconstruir las historias poblacionales pasadas y la demografía de sociedades antiguas. Por otro lado, el número de estudios paleogenéticos en Sudamérica se está incrementando. En este artículo revisamos los datos de ADN antiguo de individuos prehispanicos que existen en la actualidad con la finalidad de evaluar su potencial para contribuir a nuestro entendimiento de la historia temprana del poblamiento de Sudamérica. La distribución espacial y temporal de las poblaciones sudamericanas antiguas muestreadas a la fecha es muy irregular y la resolución de los marcadores genéticos analizados es baja. Sin embargo, los datos sugieren que existieron procesos de dinámica poblacional que acompañaron el desarrollo cultural de la parte oeste de Sudamérica. Con las nuevas metodologías y mejores estrategias de muestreo que se emplean hoy en día en los proyectos de paleogenética, y con una cooperación interdisciplinaria más efectiva, pronto será posible lograr un mejor entendimiento del poblamiento del continente, así como de los hechos sucesivos de su historia poblacional.

Palabras clave: ADN antiguo, historia poblacional, ADN mitocondrial, poblamiento inicial, América

Abstract

ANCIENT DNA AND THE EARLY POPULATION HISTORY OF WESTERN SOUTH AMERICA: WHAT HAVE WE LEARNED SO FAR AND WHERE DO WE GO FROM HERE

Even though the analysis of DNA from archaeological bone comes with some major limitations, it constitutes the most direct means of investigating prehistoric population dynamics. The interdisciplinary contextualization of genetic data with the archaeological and palaeoecological record helps to reconstruct past population histories and the demography of ancient populations. For South America, palaeogenetic studies have become increasingly important. Here we review the existing ancient DNA data from pre-Columbian individuals to assess their potential to contribute to our understanding of early South American population history. The spatial and temporal distribution of ancient South American populations analysed to date is very uneven and the

* 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, D-37073, Göttingen, Alemania.

Correo electrónico: lfehren@gwdg.de

^b Yale University, Department of Anthropology.

Dirección postal: 10 Sachem Street, New Haven, CT, 06551, Estados Unidos.

^c University of Adelaide, Australian Centre for Ancient DNA, School of Earth and Environmental Sciences.

Dirección postal: Adelaide, South Australia 5005, Australia.

Correo electrónico: bastien.llamas@adelaide.edu.au

Correo electrónico: wolfgang.haak@adelaide.edu.au

^d Flinders University, School of Medicine, Faculty of Health Sciences.

Dirección postal: Bedford Park, South Australia 5042, Australia.

^e Pontificia Universidad Católica del Perú, Departamento de Humanidades.

Dirección postal: av. Universitaria 1801, Lima 32, Perú.

Correo electrónico: etomast@pucp.edu.pe

data resolution of the analysed genetic markers is low. Nevertheless, the data suggest that there were population dynamic processes accompanying cultural development in Western South America. With the new methodologies and better sampling strategies employed in current paleogenetic projects and more effective interdisciplinary cooperations it will be soon possible to achieve a better understanding of the peopling of the continent and the succeeding population history.

Keywords: ancient DNA, population history, mitochondrial DNA, initial peopling, America

1. Introducción

El análisis de ADN antiguo y las estrategias de muestreo heterocrónicas han demostrado ser medios efectivos para ampliar nuestro entendimiento de historias poblacionales antiguas. Especialmente a una escala regional, ha sido usado de forma exitosa para describir relaciones, interacciones y dispersiones poblacionales. Cuando se ha usado en contexto con datos arqueológicos ha ayudado a explicar los procesos de dinámica poblacional que acompañaron los cambios culturales. Más allá de ello, varios estudios de ADN antiguo han esclarecido procesos de dispersión humana a escalas geográficas mayores como, por ejemplo, en el contexto de la Transición Neolítica Europea (véase, por ejemplo, Haak *et al.* 2005; Bramanti *et al.* 2009; Haak *et al.* 2010). Los datos del ADN antiguo constituyen la manera más directa de investigar eventos y procesos genéticos *in tempore* en la prehistoria, y pueden proporcionar profundidad temporal adicional a los análisis genéticos de la historia evolutiva de la humanidad.

En ese sentido, este tipo de estudios ofrece, también, puntos de referencia importantes para la evaluación de modelos coalescentes en la evolución del genoma y para analizar modelos demográficos generales del desarrollo de la diversidad genética en poblaciones colonizadoras. Su potencial se ha incrementado de manera sustancial con recientes avances metodológicos, como la revolución de la Secuenciación de Nueva Generación (Next Generation Sequencing o NGS). La NGS ha abolido, en la práctica, las limitaciones en número y tipo de marcadores genéticos que pueden ser evaluados por medio de las técnicas clásicas/tradicionales de ADN antiguo. Los resultados más impresionantes de la revolución NGS son los genomas casi completos de homínidos como los neandertales (Green *et al.* 2010) y el hallazgo de un espécimen tipo previamente desconocido en la cueva de Denisovan, en las montañas Altai, en Asia (Meyer *et al.* 2012). No obstante, a pesar de los recientes avances técnicos, el trabajo con ADN antiguo tiene todavía algunas limitaciones mayores, especialmente cuando se trabaja con el del ser humano antiguo. Estas limitaciones incluyen el bajo número de intentos exitosos al detectar el ADN y la necesidad del uso continuo de criterios rigurosos para asegurar la autenticidad de los resultados. El ADN antiguo es, usualmente, menos abundante que el ADN moderno y puede ser afectado significativamente por contaminación de ADN exógeno y por procesos de diagénesis. El material para muestreo es valioso y raro, lo cual lleva a que las muestras tengan que ser pequeñas y, por lo general, con distribuciones geográficas y temporales irregulares. Reseñas respecto a las características del ADN antiguo y sus limitaciones pueden encontrarse en los trabajos de Kaestle y Horsburgh (2002), Pääbo *et al.* (2004), Willerslev y Cooper (2005), y Kirsanow y Burger (2012).

Se han llevado a cabo numerosos estudios de ADN antiguo de individuos precolombinos y de poblaciones americanas (véase Raff *et al.* 2011 para una revisión reciente de los estudios de ADN antiguo de nativos americanos). En relación con Sudamérica, el interés en estudios paleogenéticos de poblaciones precolombinas de los Andes Centrales, tanto de la costa pacífica como de las serranías aledañas, se ha incrementado de manera reciente, pero en otras regiones del continente dichos estudios están poco representados. En este artículo revisamos los estudios de ADN antiguo que han sido publicados, así como la distribución geográfica y temporal de las series de datos existentes, evaluando su potencial para contribuir al entendimiento de la historia temprana del poblamiento de Sudamérica. Sobre esta base, definimos futuras direcciones para las investigaciones con este tipo de análisis en un intento por maximizar nuestro entendimiento de los complejos patrones de diversidad genética de las poblaciones sudamericanas y de los procesos que están detrás de las formaciones de estos patrones, considerando las limitaciones naturales del ADN antiguo en ambientes tropicales y subtropicales.

2. Estudios de ADN antiguo en poblaciones sudamericanas precolombinas

2.1. Datos publicados de ADN antiguo de poblaciones sudamericanas precolombinas

A pesar de que las poblaciones indígenas modernas de Sudamérica han sido bien caracterizadas a escala molecular, especialmente en relación con los marcadores genéticos heredados de manera uniparental, como son el genoma mitocondrial y el cromosoma Y (*cf.* Bisso-Machado *et al.* 2012) —y, de forma reciente, también con marcadores autosómicos (Wang *et al.* 2007; Lewis 2009a; Reich *et al.* 2012; Watkins *et al.* 2012)—, en comparación, pocas poblaciones precolombinas han sido caracterizadas por análisis de ADN antiguo, aun cuando el número de individuos es relativamente alto.

Al revisar la literatura disponible encontramos 20 estudios que reportan datos de 494 individuos antiguos (Tabla 1). La gran mayoría de los estudios de ADN antiguo se enfocaron en el análisis del ADN mitocondrial, de herencia materna, con unos pocos casos de análisis de marcadores autosómicos y del cromosoma Y. La mejor explicación por esta preferencia por el ADN mitocondrial radica en las características de la preservación del ADN antiguo, puesto que cada célula viva contiene cientos de miles de copias del ADN mitocondrial, en tanto que solo posee un núcleo que contiene una única serie diploide de cromosomas. De esta manera, es mucho más probable que se preserven más fragmentos de ADN mitocondrial que de ADN cromosómico en restos humanos esqueletizados después de que el ADN ha pasado por procesos de degradación post mórtem (Pakendorf y Stoneking 2005). Para obtener mayor información respecto a las características del ADN antiguo e información general respecto de la genética humana se pueden consultar los trabajos respectivos de Hummel (2003), Pääbo *et al.* (2004), Willerslev y Cooper (2005) y Fehren-Schmitz (2011).

Los estudios de ADN pueden clasificarse de acuerdo a la forma y profundidad de la resolución con la que el ADN mitocondrial ha sido analizado. Esto tiene que ser hecho a la luz de los avances técnicos ocurridos en las dos últimas décadas y la disponibilidad de fondos y recursos, que no están distribuidos de manera uniforme en todos los laboratorios. Como resultado de ello, algunos estudios solo genotipan los haplogrupos mitocondriales por medio del análisis de Polimorfismos de Nucleótidos Simples (Single Nucleotide Polymorphisms o SNPs) relevantes o fragmentos de restricción en la región codificante del genoma (tipificación RFLP). Otros estudios secuencian también la Región Mitocondrial Hipervariable I (HVR I) o partes de ella, que es una sección del genoma mitocondrial que puede determinar el linaje materno distintivo de un individuo (*cf.* Tabla 1). Independientemente de los métodos usados para generar información sobre un haplogrupo mitocondrial, la distribución regional de los haplogrupos mitocondriales A, B, C y D de los nativos americanos (Schurr *et al.* 1990; Torroni *et al.* 1993) es muy específica a lo largo de Sudamérica (*cf.* Fehren-Schmitz 2011). No obstante, la resolución de los datos a este nivel es muy baja y de uso limitado como para esclarecer historias regionales y continentales. Las diferencias de frecuencias de haplogrupos observadas en comparaciones diacrónicas podrían ser explicadas por procesos de dinámica poblacional como migraciones o discontinuidades, pero estos procesos a menudo no pueden ser distinguidos de fuerzas evolutivas como la deriva, que también puede ser causa de los patrones de frecuencia observados (Lewis 2009b). El uso de datos de la HVR I para reconstruir historias poblacionales sufre de los mismos problemas, pero la resolución de los datos de la secuencia es comparativamente más alta y permite distinguir entre linajes maternos específicos y haplotipos mitocondriales, así como hacer análisis de genética poblacional adicionales y generar modelos demográficos.

La distribución geográfica de las poblaciones precolombinas analizadas genéticamente se restringe a las zonas oeste y sur de Sudamérica. La mayoría de colecciones esqueletizadas que se han examinado proceden de Colombia, Perú, Bolivia, Chile y Argentina (*cf.* Fig. 1). A la fecha, solo existe una publicación que reporta datos de individuos de la región amazónica (Ribeiro-dos-Santos *et al.* 1996), pero estos individuos no representan una población única sino que fueron muestreados de múltiples regiones y correspondían a un amplio rango temporal. Además, se han publicado datos de cuatro individuos del Arcaico Tardío procedentes de dos sitios de la costa atlántica de Brasil, cerca de Río de Janeiro (Marinho *et al.* 2006). Debido a la poca cantidad de muestras y a que la distribución temporal de estos dos estudios no es regular, no los vamos a considerar en los siguientes análisis.

Tabla 1. Lista de datos de ADN antiguo de Sudamérica y datos genéticos disponibles a partir de publicaciones (elaboración de la tabla: Lars Fehren-Schmitz).

	Población/sitio	Número ¹	Período ²	Origen geográfico ³	n ⁴	Hg mt ⁵	HVRI mt	Crom Y	ADN auto	Referencia
Argentina										
	Pampa Grande	15	EIP/MH	Noroeste de Argentina (H)	19	X	X	X	X	Carnese <i>et al.</i> 2010
Brasil										
	Amazonía	17	Inicial-LH	Región amazónica brasileña (L)	18	X	X	-	-	Ribeiro-dos-Santos <i>et al.</i> 1996
	Moa	16	LA	Costa, Río de Janeiro (EC)	3	X	X	-	-	Marinho <i>et al.</i> 2006
	Berida	16	LA	Costa, Río de Janeiro (EC)	1	X	X	-	-	Marinho <i>et al.</i> 2006
Bolivia										
	Tiwanaku	14	MH	Bolivia central (H)	9	X	-	-	-	Rothhammer <i>et al.</i> 2003
Chile										
	Valle de Azapa (LA)	13	LA	Norte de Chile (C)	14	X	X	-	-	Moraga <i>et al.</i> 2005
	Valle de Azapa (MH)	13	MH	Norte de Chile (C)	19	X	X	-	-	Moraga <i>et al.</i> 2005
	Valle de Azapa (LIP)	13	LIP	Norte de Chile (C)	15	X	X	-	-	Moraga <i>et al.</i> 2005
	Chinchorro	13	MA	Norte de Chile (C)	4	X	-	-	-	Rothhammer <i>et al.</i> 2010
	Morro, valle de Azapa	13	LA	Norte de Chile (C)	7	X	-	-	-	Rothhammer <i>et al.</i> 2009
	Valle de Tarapacá	13	Inicial	Norte de Chile (C)	7	X	-	-	-	Rothhammer <i>et al.</i> 2009
Colombia										
	Guane-La Purina	1	MH/LIP	Norte de Colombia (H)	17	X	X	-	-	Casas-Vargas <i>et al.</i> 2011
Perú										
	Chen Chen	11	MH	Sur del Perú (H)	23	X	-	-	-	Lewis <i>et al.</i> 2007
	Conchopata	10	MH	Región central del Perú (H)	14	X	X	-	-	Kemp <i>et al.</i> 2009

Coyungo	5	EH	Región surcentral del Perú (C)	4	X	-	-	-	Kaulicke <i>et al.</i> 2009
Huari	10	LIP	Región central del Perú (H)	18	X	X	-	-	Kemp <i>et al.</i> 2009
Llaramate (MH)	8	MH	Región surcentral del Perú (H)	30	X	X	X	X	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> 2011; Georges <i>et al.</i> 2012
Llaramate (LIP)	9	LIP	Región surcentral del Perú (H)	42	X	X	X	X	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> 2011; Georges <i>et al.</i> 2012
Palpa (EH)	7	EH	Región surcentral del Perú (C)	28	X	X	-	-	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> 2010
Palpa (EIP)	7	EIP	Región surcentral del Perú (C)	65	X	X	-	-	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> 2010
Palpa (MH)	7	MH	Región surcentral del Perú (C)	11	X	X	-	-	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> 2010
Palpa (LIP)	7	LIP	Región surcentral del Perú (C)	25	X	-	-	-	Fehren-Schmitz 2010
Paracas, Caverna VI	4	EH	Región surcentral del Perú (C)	10	X	X	-	-	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> 2010
Paucarcancha	10	LH	Sur del Perú (H)	35	X	X	-	-	Shinoda <i>et al.</i> 2006
Pernil Alto	6	MA	Región surcentral del Perú (C)	2	X	X	-	-	O'Fallon y Fehren-Schmitz 2011
Sicán	2	MH	Norte del Perú (C)	21	X	-	-	-	Shimada <i>et al.</i> 2004
Sipán	3	EIP	Norte del Perú (C)	9	X	X	-	-	Shimada <i>et al.</i> 2005
Tompsonillo 2	12	LH	Sur del Perú (H)	24	X	X	X	X	Baca <i>et al.</i> 2012

¹ Número en el mapa (Fig. 1).

² Según la cronología para la región central andina (MA=Arcaico Medio; LA=Arcaico Tardío; EH=Horizonte Temprano; EIP=Período Intermedio Temprano; MH=Horizonte Medio; LIP=Período Intermedio Tardío; LH=Horizonte Tardío).

³ H=Sierra andina; C=Costa pacífica; L=Tierras bajas amazónicas; EC=Costa atlántica.

⁴ n=Número de individuos tipificados para los haplogrupos mitocondriales; el número para el resto de marcadores puede ser menor.

⁵ Abreviaturas: Hg mt=Haplogrupos mitocondriales; HVR I mt=secuencias mitocondriales de la HVR I; Crom Y=datos del cromosoma Y; ADN auto=datos autosómicos.

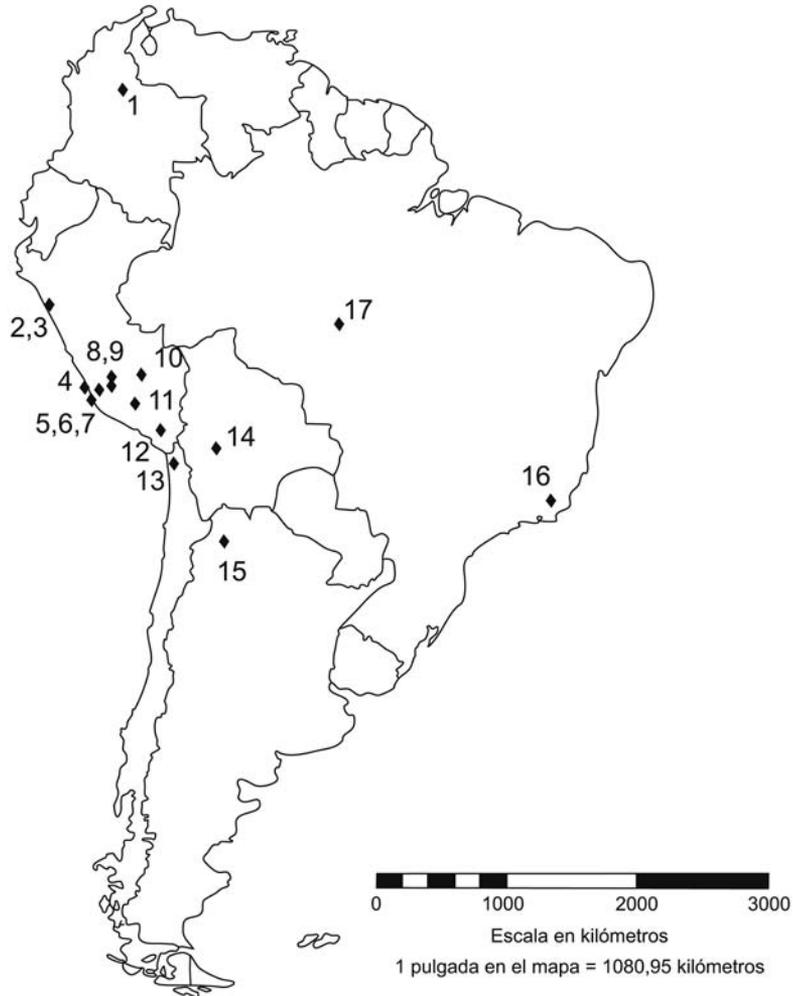


Fig. 1. Mapa que muestra los sitios arqueológicos de los que proceden los individuos para el análisis de ADN antiguo. Para los nombres de los sitios, véase la Tabla 1 (elaboración del dibujo: Lars Fehren-Schmitz).

En una escala geoecológica, las muestras analizadas pueden ser subdivididas en dos grupos: las que proceden de los desiertos de la costa pacífica y de los valles de la vertiente occidental de los Andes ($n=227$ individuos) y aquellas que proceden de las serranías por encima de los 2500 metros sobre el nivel del mar ($n=231$ individuos). A la fecha se han podido recuperar marcadores genéticos autosómicos y del cromosoma Y solo de los individuos procedentes de la sierra. El patrón geográfico que se observa en las muestras analizadas podría ser atribuido al número limitado de investigaciones, aunque la elección de los marcadores genéticos estudiados refleja la probabilidad diferencial de preservación del ADN y el hueso en ambas regiones. Sobre la base de la experiencia obtenida con varios proyectos de investigación, se puede afirmar que los mejores niveles de preservación del ADN se observan en los restos humanos de la sierra. La preservación del ADN en restos humanos procedentes de sitios costeros parece ser significativamente inferior (Fehren-Schmitz 2008).

Al comparar los contextos funerarios costeros y serranos muestreados se hace evidente que los tratamientos funerarios son muy disímiles y, por lo tanto, podrían explicar las diferencias de preservación que se han hallado. De esta manera, mientras que la mayor parte de individuos de la sierra fueron descubiertos en cuevas o espacios semejantes —como, por ejemplo, chullpas—, la mayoría de los individuos costeros

estaban enterrados en el suelo. Se sabe que las condiciones ambientales de las cuevas o similares son ideales para la preservación del ADN, puesto que en ellos las temperaturas son bajas y constantes, el porcentaje de humedad tiene un carácter sostenido y no hay exposición a los rayos ultravioleta (Burger *et al.* 1999; Allentoft *et al.* 2012). Las estructuras funerarias en la sierra están, por lo general, revestidas con piedras y los esqueletos, en su gran mayoría, no están cubiertos de sedimentos. Por el contrario, los enterramientos de la costa están casi siempre sepultados bajo grandes cantidades de suelo desértico, el cual suele tener valores bajos de pH, que no son favorables para la preservación del ADN. De manera adicional, las condiciones ambientales en la costa han favorecido la preservación de materiales orgánicos humanos y otros, como los textiles y plantas que formaban grandes fardos funerarios característicos de varios grupos culturales. Llama la atención la excelente preservación de los materiales orgánicos en contraposición a la mala conservación del ADN en los mismos contextos. La explicación de esto podría estar en la descomposición parcial de los materiales orgánicos y, asimismo, la acumulación de productos de desecho de los individuos mismos al interior de los fardos, lo que pudo haber causado reacciones bioquímicas que alteraron los valores de pH o, simplemente, acentuaron los procesos ya existentes de degradación del ADN. Otra posible explicación podría radicar en los rituales funerarios prolongados que algunos de estos pueblos realizaban, los cuales han sido detectados a partir de la presencia de moscas y otros insectos al interior de los fardos, así como de capas de textiles de distintos estilos en un mismo fardo. Estos rituales extendidos pudieron haber significado el traslado de los cuerpos y cambios en la temperatura y la humedad, así como la exposición a los rayos UV que podrían haber influenciado en la preservación del ADN.

La humedad y las condiciones ecológicas cálidas en las regiones tropicales de las estribaciones orientales más bajas de los Andes y en la adyacente región amazónica producen una descomposición más rápida de los materiales orgánicos y, como resultado de ello, solo se conocen algunos pocos restos esqueletizados procedentes de dichas áreas. Puesto que solo existe un estudio que ha analizado muestras de esta región ecológica, no se tiene mucha experiencia en relación con la preservación del ADN de la Amazonía. Consecuentemente, considerando que las condiciones ambientales no favorecen la preservación del ADN o del material orgánico en general, esto reducirá los futuros análisis de ADN antiguo a un número muy pequeño de hallazgos casuales y hará que las investigaciones genéticas a gran escala sean poco probables.

La distribución temporal de las muestras analizadas en relación con los períodos arqueológicos de colonización humana es igualmente irregular (Fig. 2). La mayor parte de los individuos y sitios arqueológicos muestreados datan del Horizonte Medio (28%), seguidos por el Período Intermedio Tardío (26%) y el Período Intermedio Temprano (20%). Los sitios de los períodos Arcaico, Formativo y del Horizonte Tardío están subrepresentados, mientras que el Período Arcaico es el que tiene menor representación (4%), seguido por el Formativo (9%) y el Horizonte Tardío (13%). La mayor parte de estudios publicados analizan muestras de un solo período (Tabla 1), mientras que unos pocos comparan por lo menos dos períodos sucesivos en una región (Kemp *et al.* 2009; Rothhammer *et al.* 2010). Notablemente, solo el área de Palpa, en la costa sur del Perú, y Arica, en la parte norte de Chile, tienen una cobertura cronológica que va desde el Período Arcaico Tardío hasta el Período Intermedio Tardío (Moraga *et al.* 2005; Fehren-Schmitz, Hummel y Herrmann 2009; Fehren-Schmitz 2011; Fehren-Schmitz, Reindel, Tomasto, Hummel y Herrmann 2010; Fehren-Schmitz, Warnberg, Reindel, Seidenberg, Tomasto, Isla, Hummel y Herrmann 2011). La poca cantidad de muestras del Arcaico y Formativo reflejan la disponibilidad de restos esqueletizados de estos períodos, quizás debido al reducido tamaño de esas poblaciones. Por otro lado, el bajo número de individuos analizados del Horizonte Tardío parece reflejar un limitado interés en investigar poblaciones de esta época, lo cual es también evidente para períodos poscolombinos.

Al comparar las distribuciones cronológica y geográfica de los grupos humanos precolombinos analizados genéticamente, resulta claro que las muestras de los períodos Arcaico y Formativo se derivan solo de sitios localizados en la costa o en la vertiente occidental de los Andes. A la fecha, casi todas las muestras del Arcaico proceden de la región de Arica (Moraga *et al.* 2005), mientras que solo hay dos de la región de Palpa (O'Fallon y Fehren-Schmitz 2011). Asimismo, todos los datos conocidos del Formativo provienen exclusivamente de esta última (Kaulicke *et al.* 2010; Fehren-Schmitz *et al.* 2010). Los datos genéticos más antiguos de poblaciones serranas reportados corresponden al Período Intermedio Temprano y proceden de restos humanos de Pampa Grande, un sitio localizado en la sierra norteña de Argentina (Carnese *et al.* 2009). El Horizonte Medio está representado por un creciente número de individuos serranos, mientras

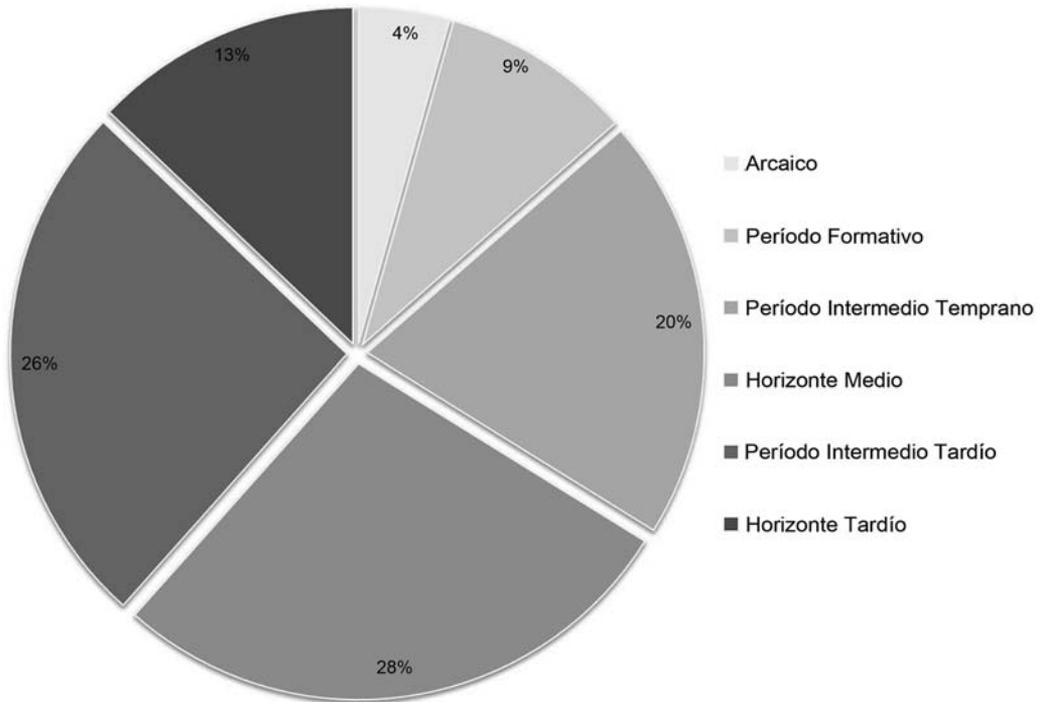


Fig. 2. Distribución cronológica del número total de individuos precolombinos sudamericanos estudiados por medio del análisis de ADN antiguo (elaboración del diagrama: Lars Fehren-Schmitz).

que, por el contrario, la proporción de individuos de la costa es menor, y en poblaciones posteriores dicho número se ve sustancialmente subrepresentado (Fig. 3). En una escala geográfica más grande, se puede mencionar que la mayor parte de información de ADN antiguo procede del Perú, en particular de las regiones surcentral y sur, mientras que la mayoría de la información del Arcaico procede del norte de Chile.

En suma, al hacer una revisión de los datos publicados de ADN antiguo de individuos precolombinos, observamos que las distribuciones geográfica y temporal son muy irregulares y desbalanceadas y que, además de ello, el espectro de marcadores genéticos analizados es muy limitado. El 45% de individuos examinados proviene de una sola área geográfica en la costa sur del Perú, cerca de las actuales ciudades de Palpa y Laramate (Fig. 1).

2.2. El ADN antiguo en una escala regional

La contextualización interdisciplinaria de información del ADN antiguo con datos arqueológicos en la mayor parte de estudios publicados tiene la finalidad de reconstruir historias poblacionales regionales y evaluar las discontinuidades y continuidades poblacionales que coincidan con procesos culturales. En esta escala regional, el ADN antiguo proporciona una herramienta efectiva que incrementa nuestro entendimiento de la prehistoria de Sudamérica. En el presente trabajo resaltaremos tres ejemplos.

Un estudio de restos humanos precolombinos del valle de Azapa, realizado por Moraga y colaboradores (2005) incluía individuos de tres períodos arqueológicos diferentes: el Arcaico Tardío, el Horizonte Medio y el Período Intermedio Tardío (Tabla 1). Los autores compararon sus resultados con una población aymara moderna. La comparación diacrónica de los datos sugiere un constante incremento del haplogrupo B y una constante disminución del haplogrupo A en el transcurso del tiempo. Mientras que el haplogrupo A es predominante en la población chinchorro del Período Arcaico y el haplogrupo B muestra la segunda

frecuencia más alta, estas frecuencias están invertidas en la población del Horizonte Medio. Un mayor incremento de B y la disminución de A ocurrieron desde el Período Intermedio Tardío hasta la actualidad. El acrecentamiento del ritmo microevolutivo de la frecuencia de cambio es explicado por los autores por medio del análisis interdisciplinario de los datos arqueológicos y genéticos. Empezando en el Horizonte Medio, el registro arqueológico muestra un incremento de procesos culturales dinámicos, en especial interacciones más intensivas entre los grupos costeros y serranos de la región. Este ritmo de interacción cultural debió haber acentuado, también, el ritmo de intercambio biológico, por ejemplo mediante la migración, lo que llevó a una homogeneización de los patrones de frecuencia de haplogrupos observados en las poblaciones costeras y serranas (Moraga *et al.* 2005).

Los resultados de esta investigación no apuntan a una discontinuidad poblacional directa o a un reemplazo en un determinado lapso, sino que sugieren un cambio microevolutivo que fue alimentado por un impulso cultural que produjo un aumento del intercambio biológico y se correlaciona con un incremento de la complejidad social y económica. Pero depender de la frecuencia de haplogrupos para inferir procesos de dinámica poblacional tiene que ser visto de una manera crítica. Por medio de la prueba exacta de Fisher para la comparación de las diferentes frecuencias observadas, Kemp *et al.* (2009) demostraron que las poblaciones del Arcaico Tardío no difieren significativamente de las poblaciones del Período Intermedio Tardío, lo que sugiere que la interpretación de los resultados hecha por Moraga *et al.* (2005) no tiene un sustento estadístico a partir de los datos genéticos.

Kemp *et al.* (2009) analizaron ADN mitocondrial de individuos del Horizonte Medio y del Período Intermedio Tardío procedentes de Ayacucho con el objetivo de determinar si hubo cambios significativos en la composición genética matrilineal en esta región después de la caída del Imperio wari. Su estudio incluyó individuos wari, en su mayoría procedentes de Conchopata, e individuos poswari hallados en el sitio de Monqachayoq (Huari). Los autores secuenciaron ADN mitocondrial de la HVR I de 10 individuos wari y 18 individuos poswari y descubrieron una distancia genética baja, de 0,0029 (pareada FST), entre ambas poblaciones. Asimismo, examinaron la distancia genética observada con modelos de escenarios evolutivo/demográficos para determinar la continuidad o discontinuidad de la población. Los resultados de las simulaciones no pudieron descartar la continuidad poblacional, lo que sugería que no ocurrieron modificaciones en la composición genética femenina en el área nuclear wari después del colapso del imperio debido a la inmigración de gente desde fuera de ella (Kemp *et al.* 2009).

No obstante, como también mencionan los autores, es posible que el acervo génico (*gene pool*) de ADN mitocondrial de la sierra andina (¿la población de origen?) sea demasiado homogéneo como para detectar signos de inmigración femenina. A la fecha, los individuos más tempranos de la sierra peruana que han sido analizados con métodos paleogenéticos datan del Horizonte Medio (Fig. 3). Al comparar la información mitocondrial existente de todos los sitios arqueológicos serranos y poblaciones andinas modernas se observa, en general, distancias genéticas bajas, lo cual da sustento a la hipótesis de una homogeneidad genética mitocondrial en los Andes Centrales, y continuidad genética matrilineal hasta el día de hoy, lo que empezó, por los menos, en el Horizonte Medio (Lewis 2009b; Fehren-Schmitz *et al.* 2011). Con el fin de mostrar cualquier transformación en la estructura genética de las poblaciones que pueda estar vinculada con cambios sociales y políticos importantes en Ayacucho a la caída del Imperio wari, sería interesante analizar, también, marcadores genéticos cromosómicos. La posible fragmentación del imperio en entidades políticas más pequeñas podría haber resultado en una población estructurada, lo que produjo, posiblemente, una reducción de la heterocigosidad general en la población poswari en comparación con la wari, un efecto conocido en genética de poblaciones como el Efecto Wahlund (Wahlund 1928), pero también debemos mencionar que la preservación del ADN, en muchos casos, no permite el análisis de ADN cromosómico.

En los trabajos de Fehren-Schmitz, Reindel, Tomasto, Hummel y Herrmann (2010) y de Fehren-Schmitz, Warnberg, Reindel, Seidenberg, Tomasto, Isla, Hummel y Herrmann (2011) se analizaron muestras del curso inferior de la cuenca del Río Grande de Nasca (varios sitios alrededor de la moderna ciudad de Palpa) y las partes altas adyacentes en los valles de Viscas y Palpa, por encima de los 3000 metros de altitud (diversos sitios alrededor del actual poblado de Laramate). El propósito principal de estos estudios fue revelar la historia poblacional del área de Palpa y evaluar si los cambios culturales trascendentes —como, por ejemplo, el advenimiento y caída de la cultura Nasca— estuvieron acompañados por transformaciones

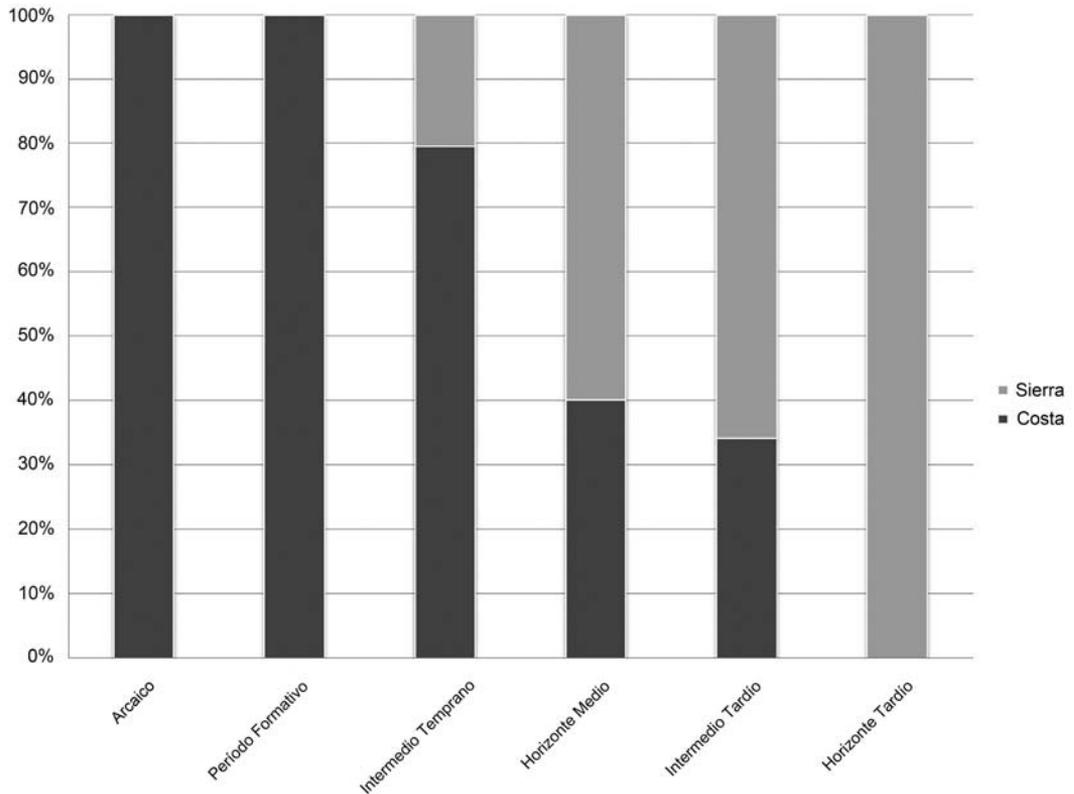


Fig. 3. Histograma que muestra las proporciones de individuos de la costa y sierra analizados para cada período arqueológico (elaboración del gráfico: Lars Fehren-Schmitz).

significativas en la composición genética de las respectivas poblaciones debido, por ejemplo, a las migraciones. Los individuos muestreados proceden de varios complejos funerarios que datan desde el Formativo (Paracas Temprano, Ocucaje 3-4) hasta el Período Intermedio Tardío. Debido a la limitada disponibilidad de material óseo, la distribución geográfica de las muestras es heterogénea en términos cronológicos. La mayoría de las muestras de la costa cubren un rango que va desde el Formativo hasta el Horizonte Medio, mientras que las muestras de la sierra datan del Horizonte Medio y del Período Intermedio Tardío. En conjunto, se pudo obtener y analizar con éxito el ADN mitocondrial de 129 individuos costeños y 72 serranos (cf. Tabla 1). Se observaron distancias genéticas cortas entre todas las poblaciones costeñas desde el Formativo hasta el Horizonte Medio, lo cual sugiere una continuidad genética en la costa durante, por lo menos, 2000 años. Sobre la base de esta observación y las evidencias del registro arqueológico, los autores plantearon que no ocurrieron eventos migratorios mayores durante este lapso y que la cultura Nasca (200 a.C.-650 d.C.), así como su predecesora, la cultura Paracas, se desarrollaron de manera autóctona en esta área del territorio peruano.

Adicionalmente, no se encontró discontinuidad después de la cultura Nasca, lo cual sugería que el fin de esta cultura no fue causado por la invasión del Imperio wari, sino, posiblemente, por los cambios climáticos que estaban ocurriendo desde antes, pero que se agravaron al final del Período Intermedio Temprano (Fehren-Schmitz *et al.* 2010). Las distancias genéticas entre las poblaciones de la costa y de la sierra son altas hasta el Período Intermedio Tardío, aun cuando hay una distancia geográfica muy corta, de unos 50 kilómetros, entre ambas regiones (Fehren-Schmitz, Reindel, Tomasto, Hummel y Herrmann 2010; Fehren-Schmitz, Warnberg, Reindel, Seidenberg, Tomasto, Isla, Hummel y Herrmann 2011; Fehren-Schmitz 2011). Durante el subsiguiente Período Intermedio Tardío, las poblaciones costeñas y serranas

eran genéticamente indistinguibles, es decir, que las distancias genéticas eran bajas o inexistentes, con lo que compartían una distribución homogénea de haplotipos y de haplogrupos similares. Los autores postularon que esto apuntaba a una historia poblacional diferente para las dos principales regiones ecológicas y culturales de la parte oeste de los Andes Centrales —la costa y la sierra— y que los ancestros de los grupos serranos, al poblar la región, siguieron una ruta distinta a la de los ancestros de los grupos costños. Ellos postularon, además, un proceso de homogeneización poblacional durante el Período Intermedio Tardío, muy posiblemente debido a inmigraciones desde la sierra hacia la costa (Fehren-Schmitz 2010). Todas estas hipótesis están basadas solo en distancias genéticas y no han sido comparadas con modelos de escenarios de evolución como los que usaron Kemp *et al.* (2009). Como resultado de ello, es posible que las diferencias y transformaciones genéticas diacrónicas observadas fueran el resultado de fuerzas evolutivas, como la deriva, y no de procesos culturales. Análisis comparables por medio del empleo de estadística bayesiana se preparan en la actualidad (Fehren-Schmitz 2010), y en ellos se utilizan nuevos datos genéticos de poblaciones que fueron muestreadas específicamente para llenar vacíos cronológicos. Asimismo, un resumen de los análisis genéticos realizados para el área de Palpa puede ser consultado en un trabajo publicado anteriormente (Fehren-Schmitz 2011).

Estos tres estudios son limitados debido a que emplearon datos mitocondriales para abordar cuestiones relativas a migración en un marco de genética poblacional. Las migraciones pueden estar muy sesgadas en relación con los sexos y es esperable que existan diferentes niveles de intercambio de hombres y mujeres (Sanjek 2003), dependiendo de los factores de atracción-repulsión que pueden influenciar en esos procesos de migración. Por ejemplo, si son principalmente los hombres quienes inmigran a un área, bajo los supuestos escenarios de dominio de elite o colonización, este proceso se vería en la línea paterna y no podría reconocerse si los estudios se basan solo en ADN mitocondrial. Sin embargo, los tres estudios dan nuevas luces acerca de la historia poblacional precolombina de Sudamérica y prueban el potencial del análisis de ADN antiguo como una herramienta efectiva para posteriores trabajos en conjunto entre arqueólogos y paleogenetistas.

2.3. Datos mitocondriales antiguos en una escala continental

Los resultados de la mayoría de estudios de ADN antiguo fueron puestos también en el contexto más amplio de la historia del poblamiento de Sudamérica, en especial al momento de abordar preguntas de larga data como la historia del poblamiento del continente. Aquí resulta obvio lo que se puede esperar a partir de la revisión de los datos publicados hecha en el acápite anterior. La distribución geográfica y cronológica irregular limita la aplicabilidad de estos estudios para abordar esos temas. En una reciente revisión de los datos de ADN de poblaciones nativas americanas se observaron diferencias en las frecuencias de haplogrupos mitocondriales entre los grupos humanos precolombinos y las poblaciones modernas de Sudamérica, y que no se encuentran en Centroamérica ni en Norteamérica. Los autores postularon que este patrón fue causado por procesos mayores de dinámica poblacional (Raff *et al.* 2011). A continuación vamos a examinar de nuevo los datos de ADN antiguo publicados, lo que incluye una serie de datos de mayor extensión espacial y cronológica con el fin de evaluar si las diferencias genéticas advertidas fueron el resultado de eventos demográficos o de sesgos en el muestreo.

La Fig. 4 muestra el desarrollo diacrónico de las frecuencias de haplogrupos mitocondriales, desde el Período Arcaico hasta la actualidad, a lo largo de todo el continente sudamericano y solo en el Perú (Fig. 4, B). Ambos paneles muestran que las proporciones de los cuatro haplogrupos cambian en el transcurso del tiempo. Considerando los datos de toda Sudamérica, observamos una tendencia decreciente del haplogrupo A. El haplogrupo D era predominante durante el Formativo y empezó a disminuir rápidamente después de dicho período, mientras que el haplogrupo B se incrementó y se volvió predominante durante el Horizonte Medio. Este cambio en la frecuencia de los haplogrupos B y D en el tiempo es mucho más perceptible cuando solo se consideran los datos del Perú (Fig. 4, B). Esto sugiere una transformación mayor en la composición genética matrilineal de las poblaciones precolombinas, la que posiblemente ocurrió alrededor del Horizonte Medio. Esto coincide bien con los procesos socioculturales que ocurrieron durante esa época, es decir, las expansiones de los primeros imperios serranos, Wari y Tiwanaku (Isbell 2008). No obstante, esta figura constituye una generalización muy gruesa que no toma en cuenta detalles que son cruciales para la

interpretación. Estos detalles comprenden, principalmente, la distribución geográfica de las poblaciones, el número de sitios y el número de individuos por período. Por ejemplo, todo el Formativo está representado por muestras de la costa sur del Perú (Palpa y la península de Paracas). Consecuentemente, sus frecuencias de haplogrupos denotan una población biológica muestreada de una región geocológica (la costa; ver Fig. 3). En contraste, las frecuencias para el Horizonte Medio están representadas por muestras de tres sitios costeros ($n=51$) y cuatro serranos ($n=76$), con una distribución geográfica que va desde el norte del Perú hasta el norte de Chile. Problemas similares existen con los otros períodos.

Al considerar los orígenes geocológicos de nuestras poblaciones de interés observamos una significativa diferencia de frecuencias de haplogrupos entre las poblaciones de la sierra y de la costa ($p<0,0001$). El haplogrupo B es predominante en las poblaciones de la sierra, mientras que el haplogrupo D es más común en las poblaciones costeras (Fig. 5). Se puede observar el mismo patrón a una escala regional para el área de Palpa, en la costa sur del Perú (Fehren-Schmitz *et al.* 2011). No obstante, extrapolar este patrón regional a una escala continental supone los mismos problemas descritos antes. La mayor parte de los individuos costeros que dan cuenta de la alta frecuencia del haplogrupo D derivan del área de Palpa, de tal manera que las diferencias observadas son, en primera instancia, un fenómeno local. La población del Período Intermedio Temprano de la costa norte analizada por Shimada *et al.* (2005) también exhibe una alta frecuencia del D (67%), comparable con lo que puede observarse en la costa central, en tanto que las poblaciones del Horizonte Medio de la misma área tienen una frecuencia mayor del B (Shimada *et al.* 2004). Por lo tanto, se podría plantear la hipótesis de que el patrón distintivo que define las poblaciones costeras y serranas en el sur del Perú existe también en el norte. Esta suposición también coincide con la homogeneización entre las poblaciones costeras y serranas, aunque con un inicio más temprano en el norte. Esta hipótesis podría evaluarse si hubiera datos disponibles de ADN antiguo de la sierra norte del Perú (*cf.* Tabla 1).

La cantidad de datos reportados de ADN mitocondrial es aún menor si se toman en cuenta solo los datos de haplotipos (secuencias de la HVR I). Para la sierra solo se tiene suficiente información de complejos arqueológicos de las regiones sur y surcentral del Perú. De esta manera, para el Horizonte Tardío está el sitio de Tompullo; para el Período Intermedio Tardío el complejo de Huari y otros de la región de Laramate, y Conchopata y, nuevamente, sitios de la región de Laramate para el Horizonte Medio. La costa y las estribaciones occidentales de los Andes están representadas por muestras del área de Palpa y de la península de Paracas, que datan del Formativo, y por muestras del Período Intermedio Tardío y del Horizonte Medio que proceden solo del área de Palpa. Datos de la secuencia de la HVR I existen también para sitios en Chile (Moraga *et al.* 2005) y Colombia (Casas-Vargas *et al.* 2011), con la limitación de que solo una parte de la región fue analizada, lo cual afecta la resolución de los datos y su comparabilidad con las poblaciones sudamericanas indígenas, antiguas y modernas, mencionadas líneas antes.

3. El ADN antiguo a la luz de los datos de la población indígena actual

A la fecha, la mayor parte de nuestros conocimientos acerca de la estructura genética e historia poblacional de los grupos humanos indígenas de Sudamérica ha sido inferida de estudios que analizan poblaciones modernas. Se tiene información de haplogrupos mitocondriales de 7455 individuos de Sudamérica (Bisso-Machado *et al.* 2012), de los cuales solo el 7% (494 individuos) corresponde a individuos antiguos, mientras que el resto corresponde a poblaciones indígenas modernas. Esta proporción es comparativamente más alta que en otras regiones del continente. La proporción de datos del cromosoma Y de individuos antiguos es menor a 1% a escala continental.

3.1. El poblamiento inicial de Sudamérica

Si bien los estudios genéticos de nativos americanos han contribuido mucho a nuestro entendimiento del poblamiento inicial de las Américas en las últimas décadas, el ADN antiguo ha tenido, a lo mucho, un carácter de respaldo, lo que es especialmente cierto para Sudamérica. Los principales temas abordados por los estudios genéticos incluyen las siguientes grandes preguntas: ¿cuándo llegaron los primeros habitantes?,

¿de dónde venían?, ¿en cuántas oleadas migraron hacia y a lo largo de las Américas? Si bien estas preguntas se refieren, en primer lugar, a la entrada a América a través de Beringia, pueden ser aplicadas, de igual manera, a Sudamérica.

Los análisis genéticos han revelado que todos los nativos americanos, en Norte y Sudamérica, comparten un ancestro común asiático nororiental. Esto se sustenta en marcadores genéticos nucleares, el ADN mitocondrial y el cromosoma Y (Merriwether *et al.* 1995; Schurr y Sherry 2004; Lewis *et al.* 2007; Lewis 2009a; Reich *et al.* 2012). La diversidad genética molecular entre los nativos americanos modernos puede atribuirse a cinco haplogrupos mitocondriales fundadores (A, B, C, D y X) y a dos haplogrupos fundadores del cromosoma Y (C y Q) (*cf.* Bisso-Machado *et al.* 2012), y todos estos haplogrupos se encuentran entre las poblaciones indígenas del sur de Siberia, desde la región de Altai hasta Amur (Lell *et al.* 2002; Schurr y Sherry 2004). Hasta el momento, todos los estudios de ADN antiguo de restos óseos precolombinos han dado como resultado solo haplogrupos de origen asiático (*cf.* Raff *et al.* 2011). Sobre la base de los registros de ADN antiguos y actuales, es evidente que Asia fue la tierra de origen de los primeros americanos. En la actualidad no existe evidencia de una contribución europea significativa al acervo génico americano antes del siglo XVI. De esta manera, el ADN permite descartar la hipótesis solutrense, que postula inmigraciones de poblaciones de la Península Ibérica a América durante el Paleolítico Superior (Bradley y Stanford 2004).

Sobre la base de la comparación de cráneos humanos americanos del Pleistoceno Final y Holoceno Temprano (en especial Lagoa Santa, Brasil) con cráneos prehistóricos más recientes y cráneos modernos, se ha sugerido que la variación craneométrica observada podría reflejar dos migraciones sucesivas desde dos orígenes geográficos y temporales diferentes. De esta manera, los paleoamericanos habrían llegado primero al Nuevo Mundo y, luego, habrían sido reemplazados por los ancestros de los nativos americanos modernos (Powell y Neves 1999; Neves y Hubbe 2005). Los datos genéticos no dan sustento a este modelo. Todos los haplogrupos nativos americanos mitocondriales y del cromosoma Y comparten fechados similarmente coalescentes, lo cual indica que un solo acervo génico antiguo es ancestral para todas las poblaciones nativas americanas. Adicionalmente, todos los nativos americanos y grupos del oeste de Beringia relacionados comparten un único alelo en un *locus* microsatélite específico (el alelo 9 en DS9S1120), y un polimorfismo del cromosoma Y específico que no han sido hallados en otra población del Viejo Mundo (Schroeder *et al.* 2007; Bisso-Machado *et al.* 2011). El análisis de ADN mitocondrial de los pocos individuos que datan de los inicios de la presencia humana en las Américas ha dado como resultado solamente los mismos haplogrupos nativos americanos que están presentes en poblaciones precolombinas posteriores y en poblaciones indígenas modernas (Gilbert *et al.* 2008; Goebel *et al.* 2008). No obstante, es importante mencionar que, hasta el momento, no existe ADN antiguo de individuos anteriores a 4000 a.C. procedentes de Sudamérica. El número de muestras de, aproximadamente, la misma antigüedad o más tempranas es, también, muy bajo en Norteamérica y, hasta el momento, los análisis se han restringido al ADN mitocondrial (Smith *et al.* 2005; Kemp *et al.* 2007; Gilbert *et al.* 2008; Raff *et al.* 2011). Sin embargo, comparaciones a escala continental también revelaron que la poca variación entre todas las poblaciones indígenas sudamericanas sustenta la suposición de que todos los sudamericanos derivan de una única población de origen (Wang *et al.* 2007; Lewis 2009a). En concordancia con el registro arqueológico, los datos genéticos apoyan el postulado de un escenario con una sola población fundadora —con un tamaño de población efectiva bajo— que habría entrado a las Américas por Beringia y se habría dispersado rápidamente hacia Sudamérica a lo largo de la línea costera (Fagundes *et al.* 2008; O’Fallon y Fehren-Schmitz 2011; Bodner *et al.* 2012). En un estudio reciente que analizó Polimorfismos de Nucleótido Simple (SNPs) de todo el genoma en 52 poblaciones nativas americanas se halló prueba de dos oleadas adicionales de inmigración a las Américas, además de la primera gran oleada, pero estas trajeron a los esquimales aleutianos y a los *na-dené* a Norteamérica, y no contribuyeron al acervo génico sudamericano (Reich *et al.* 2012), lo cual da sustento a la evidencia de tres familias idiomáticas mayores. De esta manera, las diferencias morfológicas observadas entre las poblaciones tempranas y tardías sudamericanas son, posiblemente, el resultado de deriva genética y selección natural, y no tanto de oleadas de migración separadas.

No obstante, las rutas de dispersión de los primeros habitantes después de pasar el Istmo de Panamá, y los sucesivos procesos que formaron los patrones de diversidad genética, permanecen desconocidos (Rothhammer y Dillehay 2009). Esto puede atribuirse, en parte, al hecho de que nuestros conocimientos

actuales acerca de la historia biológica del poblamiento de Sudamérica han sido derivados de análisis genéticos de poblaciones indígenas actuales. Sin embargo, la información acerca de la estructura genética y dispersión de las poblaciones a lo largo de la etapa precolombina, inferida a partir de poblaciones modernas, puede estar oscurecida por eventos demográficos históricos.

Sobre la base de la observación de que las poblaciones indígenas modernas de los Andes Centrales son genéticamente muy homogéneas, se ha asumido que la colonización de la sierra andina ocurrió mediante el mismo proceso de migración (Schurr 2004). Sin embargo, los recientes estudios de ADN antiguo descritos en el acápite 2.3 hallaron distancias genéticas mitocondriales altas entre las poblaciones precolombinas de la costa y de la sierra. Las poblaciones modernas de los Andes Centrales muestran frecuencias altas del haplogrupo B, mientras que el haplogrupo D solo se da en bajas frecuencias. Por ejemplo, en poblaciones quechuas se ha observado una distribución de frecuencias de 14% para A, 62% para B, 15% para C y 9% para D, mientras que en poblaciones aymaras las frecuencias son de 4% para A, 76% para B, 8% para C y 11% para D (datos compilados en Bisso-Machado *et al.* 2012). Las poblaciones precolombinas de la costa peruana hasta el Período Intermedio Tardío se caracterizaron por altas frecuencias del haplogrupo D (*cf.* Fig. 6). Altas frecuencias del haplogrupo D se encuentran hoy en día en poblaciones de la parte sur de Sudamérica, Patagonia y Tierra del Fuego (Fig. 6). Para poblaciones huilliche se puede advertir una distribución de frecuencias de 4% para A, 28% para B, 20% para C y 48% para D, mientras que para los debuenche la distribución es de 2% para A, 9% para B, 40% para C, y 49% para D (Merriwether *et al.* 1995; Moraga *et al.* 2000; Bisso-Machado *et al.* 2012). Los cálculos de distancia genética basados en las secuencias de la HVR I colocan a las muestras antiguas de la costa cerca de las poblaciones modernas de Chile, mientras que las poblaciones antiguas de la sierra se agrupan con las poblaciones modernas de los Andes Centrales y de la Amazonía (Fig. 7). Esto sugiere que cada una de estas áreas culturales clave pudieron haber sido colonizadas por rutas diferentes (Rothhammer y Dillehay 2009; Fehren-Schmitz, Reindel, Tomasto, Hummel y Herrmann 2010; Fehren-Schmitz, Warnberg, Reindel, Seidenberg, Tomasto, Isla, Hummel y Herrmann 2011). Un posible escenario para el poblamiento de la parte oeste de Sudamérica podría ser que, después de pasar el Istmo de Panamá, la población se dividió en, por lo menos, dos subpoblaciones. Una de ellas migró directamente hacia el sur, a lo largo de la costa pacífica hasta el extremo sur de Sudamérica, mientras que el segundo grupo se extendió primero hacia la llanura amazónica, vía la costa norte de Sudamérica o a lo largo de las estribaciones orientales de los Andes y, luego, pobló las serranías andinas desde el este (*cf.* Rothhammer *et al.* 2001). Esta hipótesis se sustenta con datos geológicos que verifican la existencia de barreras físicas en la parte más alta de los Andes (los glaciares), lo cual hace que una colonización de los Andes desde la costa oeste durante el Pleistoceno Final sea menos verosímil (Mächtle y Eitel 2012). No obstante, considerando el bajo número de datos de ADN antiguo disponibles y el hecho de que son solo mitocondriales, este escenario no se puede probar estadísticamente en la actualidad, pero con mejores estrategias de muestreo, que aseguren una mejor cobertura espacial y temporal para la parte oeste de Sudamérica, y el análisis de marcadores genéticos que no solo se refieran a la dinámica de población femenina, sería posible verificar tales escenarios.

3.2. La dinámica poblacional precolombina en Sudamérica

Se sabe poco acerca de los procesos de dinámica poblacional que siguieron al poblamiento inicial del continente. Los análisis de ADN antiguo han proporcionado algunas luces sobre discontinuidades poblacionales y/o mezclas en algunas regiones específicas (*cf.* acápite 2.2), pero los datos tienen todavía una distribución muy irregular como para permitir la reconstrucción de procesos a una escala mayor. La diferenciación hallada entre las poblaciones costeñas y serranas del Perú, que ha sido descrita líneas atrás, parece desvanecerse en el Horizonte Medio (650-1000 d.C.). Esto sugiere que la estructura genética que se observa hoy en día en las poblaciones de los Andes Centrales es una consecuencia de procesos culturales y políticos más o menos recientes en lugar de haber sido causados por el poblamiento inicial del área (Fehren-Schmitz *et al.* 2011). El incremento de la interacción entre las principales áreas culturales probablemente aumentó, también, el flujo genético entre las poblaciones costeñas y serranas. El surgimiento de los Estados serranos de Wari y Tiwanaku y, luego, el Inca, con sus bien conocidas estrategias de expansión y reemplazo (Stanish 2001; Salazar-Burger, 2004; Isbell 2008; Tung 2008) debe haber tenido un impacto

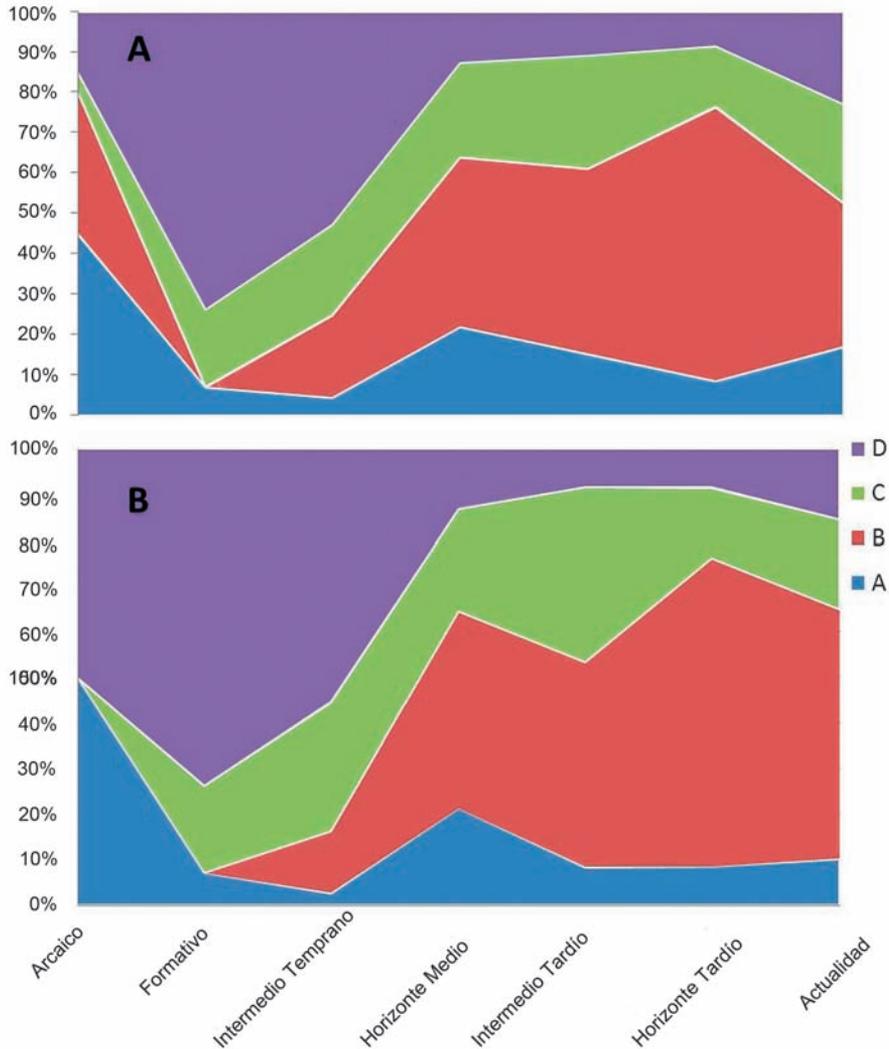


Fig. 4. Desarrollo diacrónico de las frecuencias de haplogrupos mitocondriales. A. Todas las muestras antiguas de Sudamérica; B. Muestras antiguas solo del Perú (elaboración de los gráficos: Lars Fehren-Schmitz).

en la estructura genética y la conducta migratoria de las poblaciones en el territorio, lo que originó un posterior proceso de homogeneización genética. Para revelar el impacto del desarrollo cultural en la estructura demográfica y patrones de distribución genéticos de las poblaciones precolombinas tienen que haber más datos genéticos con una mejor cobertura temporal y espacial.

Un reciente estudio que combinó haplotipos mitocondriales precolombinos de Norteamérica y Sudamérica con haplotipos de individuos indígenas modernos americanos para realizar un análisis heterocrono y de modelación demográfica (O'Fallon y Fehren-Schmitz 2011) reveló que el tamaño efectivo de población femenina en las Américas permaneció bajo durante un tiempo después del poblamiento inicial, un tiempo un poco más largo de lo que se había sugerido con anterioridad (Fagundes *et al.* 2008; Ho y Endicott 2008). El momento en el que la expansión demográfica comenzó permanece incierto, aunque los fechados más probables deben estar en el rango de 12.000 a 8000 AP (O'Fallon y Fehren-Schmitz 2011). Así, mientras que los datos arqueológicos indican presencia humana hacia 14.500 AP en el sitio de Monte Verde, en la parte sur de Sudamérica (Dillehay 1989; Dillehay *et al.* 2008) y quizás más temprano, hacia

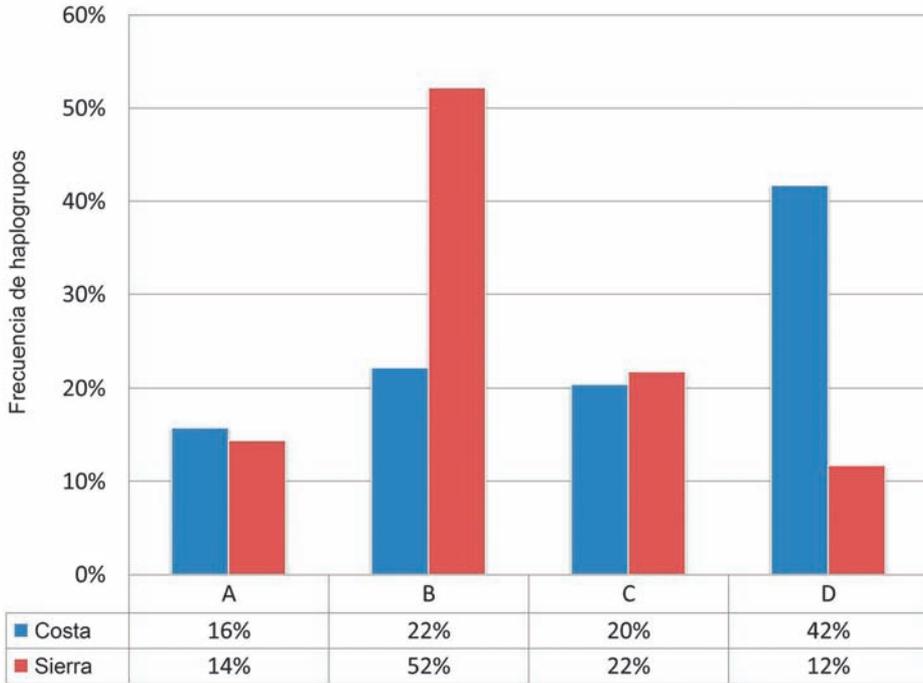


Fig. 5. Comparación de frecuencias de haplogrupos mitocondriales observadas en poblaciones costeñas y serranas precolombinas (elaboración del diagrama: Lars Fehren-Schmitz).

15.500 AP en el sitio Debra L. Friedkin en Texas (Gilbert *et al.* 2008), el análisis sugiere que la densidad de población permaneció baja durante esta etapa y posiblemente no aumentó de manera sustancial hasta después de la desaparición del complejo Clovis. Esta observación es consistente con modelos que sugieren una dispersión inicial costeña y ribereña de los primeros pobladores a lo largo de las Américas, seguida por una prolongada época de establecimiento en nichos, diferenciación cultural y posterior incremento demográfico en magnitud y complejidad (Dixon 2001; Fix 2005; Rothhammer y Dillehay 2009). De modo notable, el tamaño de la población parece permanecer estable hasta el siglo XVI (O'Fallon y Fehren-Schmitz 2011), después de lo cual se puede observar una significativa aunque transitoria contracción del tamaño de la población nativa, durante la cual el tamaño efectivo de la población femenina se reduce en, aproximadamente, un 50%. Esto coincide con la caída reportada de las poblaciones centro y sudamericanas después de la llegada de los europeos (O'Fallon y Fehren-Schmitz 2011). Si bien el devastador impacto de la colonización europea en las poblaciones indígenas era ya evidente a partir del registro histórico (Livi-Bacci 2006), los dos estudios previos que emplearon modelación demográfica no descubrieron signos de una reducción de población (Fagundes *et al.* 2008; Ho y Endicott 2008). Esto puede atribuirse al uso de datos genéticos de poblaciones nativas modernas, lo cual implicaría que la integración de datos de ADN antiguo es indispensable para la reconstrucción precisa de la historia poblacional de Sudamérica. Si bien el estudio de O'Fallon y Fehren-Schmitz (2011) aborda el desarrollo demográfico de una manera amplia y presenta varios aspectos inciertos, los resultados indican que sería posible obtener una reconstrucción demográfica más precisa de la prehistoria sudamericana si se emplea una serie de muestras más grande y temporalmente más heterogénea.

4. Perspectivas

El acápite 2 de este artículo enfatiza el hecho de que los estudios de ADN antiguo en poblaciones precolombinas existentes en la actualidad son limitados en su potencial para contribuir a nuestro entendimiento

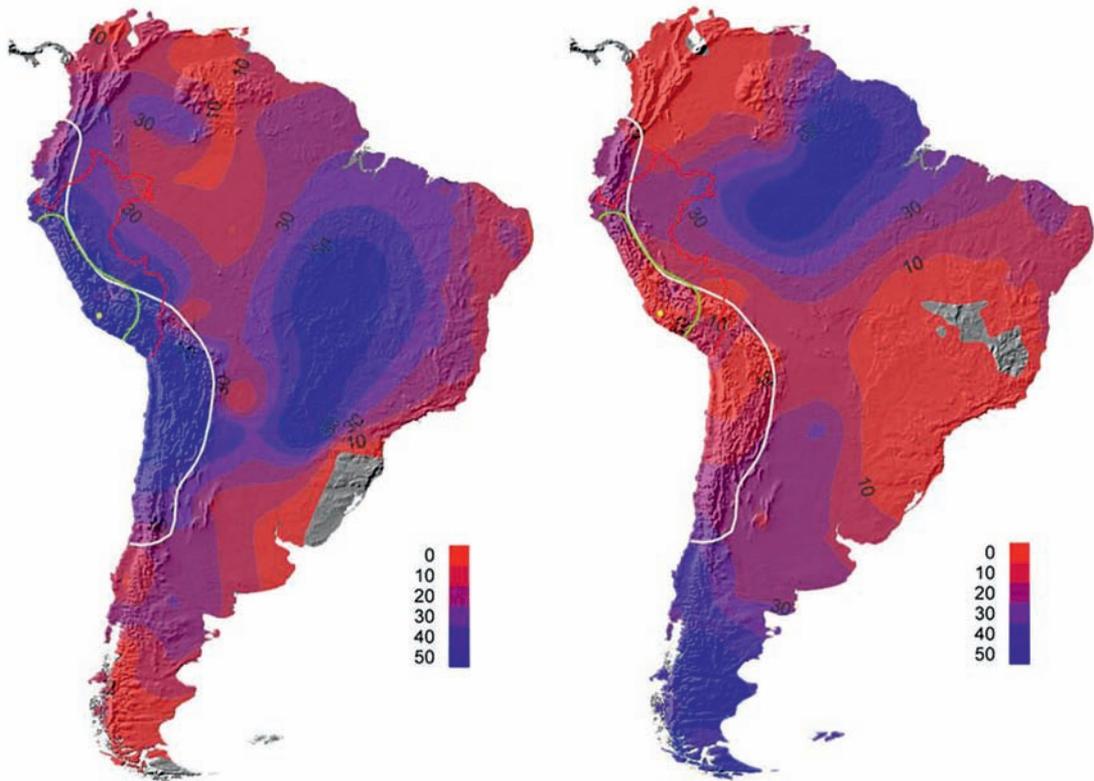


Fig. 6. Mapa gradiente que muestra la distribución de frecuencia de los haplogrupos B (izquierda) y D (derecha) en una población indígena sudamericana moderna. Las frecuencias altas están coloreadas de azul. La línea blanca marca la máxima expansión del Imperio inca (tomado de Febren-Schmitz 2011: fig. 3).

de la historia del poblamiento temprano de la parte oeste de Sudamérica. El número de muestras precolombinas estudiadas es muy reducido, su distribución geográfica y cronológica es irregular, y los marcadores genéticos analizados son de un limitado valor informativo. Sin embargo, como se ha bosquejado en el acápite 2.2, los análisis de ADN antiguo han ayudado a entender mejor los procesos de dinámica de población regional y, como se ha delineado en el acápite 2.3, proporcionan evidencias de que hubo alteraciones en los patrones de distribución y estructura genética en el transcurso del tiempo, como ya había sido observado por Raff *et al.* (2011). Sobre la base de los datos existentes no es posible identificar las causas de estos cambios con precisión, pero la observación subraya la necesidad de análisis de ADN antiguo para mostrar por completo la historia poblacional temprana de Sudamérica y para reconstruir un cuadro más preciso de los cambios de dinámica poblacional a través de etapas consecutivas.

Para alcanzar esta meta serán necesarios los siguientes requisitos: a) incrementar el tamaño de las muestras y mejorar su cobertura espacial y temporal; b) obtener datos de poblaciones del Período Arcaico para revelar el estado original de la diversidad genética antes de los sucesivos procesos que oscurecen el cuadro, y c) incrementar la resolución de los datos por medio del análisis no solo de haplogrupos mitocondriales, sino también de genomas mitocondriales y otros datos del genoma completo, no solamente mitocondrial. Los aspectos a y b requieren, en especial, una mayor colaboración entre arqueólogos y paleogenetistas.

Aún cuando el análisis de ADN antiguo es destructivo y las muestras son valiosas y raras, hay un gran potencial para la arqueología en el análisis genético de material esquelético humano prehistórico. Las técnicas modernas de muestreo pueden reducir el carácter invasivo de los análisis genéticos a un mínimo, y las muestras pueden ser escogidas de tal manera que no se pierda información morfológica relevante del esqueleto. En cooperación con los arqueólogos se pueden desarrollar estrategias de muestreo más efectivas,

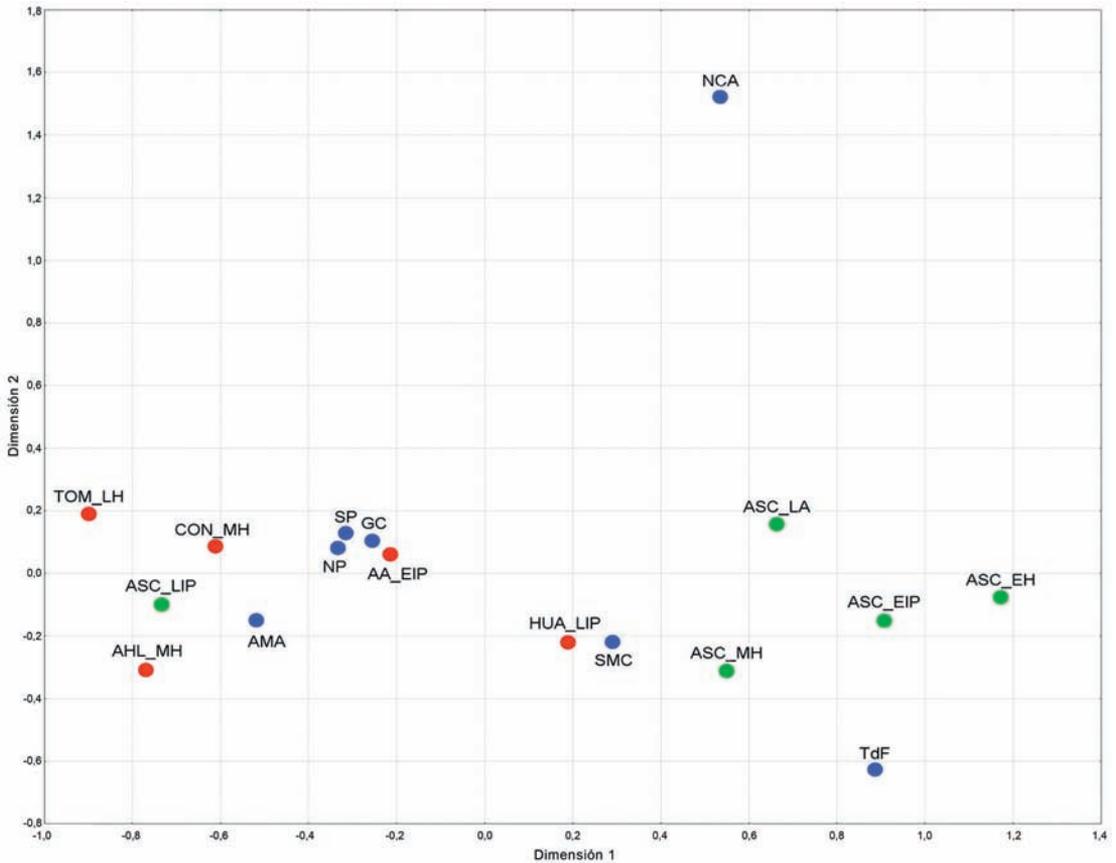


Fig. 7. Escalamiento multidimensional (MDS) que ilustra las distancias genéticas (F_{ST}) entre varias poblaciones sudamericanas antiguas y modernas. Las distancias genéticas están basadas en secuencias mitocondriales de la HVR I. ASC_LA. Arcaico Tardío, costa sur peruana; ASC_EH. Formativo, costa sur peruana; ASC_EIP. Período Intermedio Temprano, costa sur peruana; ASC_MH: Horizonte Medio, costa sur peruana; ASC_LIP. Período Intermedio Tardío, costa sur peruana; AHL_MH. Sierra de Laramate, Horizonte Medio; AHL_LIP Sierra de Laramate, Período Intermedio Tardío; TO_LH. Tompullo, Horizonte Tardío; CON_MH. Conchopata, Horizonte Medio; AA_EIP. Pampa Grande Período Intermedio Temprano; AMA. Amazónicos modernos; NP. Peruanos modernos del norte; SP. Peruanos modernos del sur; GC. Gran Chaco, población moderna; SMC. Chilenos modernos del sur; TdF. Tierra del Fuego; NCA. Colombianos modernos del norte (elaboración del diagrama: Lars Fehren-Schmitz).

con lo que se incrementaría la cobertura espacial y temporal y, por tanto, el valor informativo del ADN antiguo. Asimismo, se debe propiciar el trabajo colaborativo entre distintos proyectos que aborden diferentes líneas de investigación con el objeto de evitar volver a muestrear las colecciones, con lo que se ayudaría a su preservación. Si bien el sur del Perú y el norte de Chile están bien representados en los estudios de ADN, sería de mucha ayuda tener muestras de poblaciones precolombinas del norte del Perú y Ecuador, y de las partes media y sur de Chile. Adicionalmente, aún cuando las condiciones climáticas no favorecen la preservación del ADN, tener más muestras procedentes de las estribaciones orientales de los Andes —o, en general, de su región este— aumentaría nuestro entendimiento de la historia poblacional precolombina. A una escala cronológica, definitivamente hay una carencia de muestras anteriores al Horizonte Medio que procedan de las serranías.

La introducción de la tecnología llamada Secuenciación de Nueva Generación (véase párrafos anteriores) al campo del análisis de ADN antiguo es significativamente promisorio para el aspecto c. Las NGS combinan la amplificación y secuenciación de, prácticamente, todos los fragmentos presentes en la extracción de ADN, lo que incluye a los muy pequeños que, de otra manera, serían imposibles de analizar

por medio de métodos clásicos. De forma adicional, la NGS brinda la posibilidad de generar una cantidad de datos que no tiene precedentes, inclusive genomas completos, lo cual no era concebible mediante el empleo de metodologías previas de ADN antiguo (Knapp y Hofreiter 2010). Por medio de estrategias de enriquecimiento del ADN objetivo, sería posible generar grandes cantidades de datos a lo largo del genoma con el potencial de distinguir mejor entre poblaciones sudamericanas y, finalmente, identificar procesos de dinámica poblacional.

En la actualidad hay varios proyectos de ADN antiguo en proceso entre nuestros propios grupos de investigación y en otras instituciones, y su meta es superar los problemas tratados. Se están analizando muestras de sitios precolombinos tempranos, como Lauricocha, La Paloma, Caral y La Galgada, y nuestra posición es muy optimista respecto de que estos análisis ayudarán pronto a acrecentar nuestro entendimiento de la historia poblacional temprana de Sudamérica. Varios grupos trabajan también en la mejora de las metodologías y no pasará mucho tiempo para que se genere la primera serie de datos de todo el genoma de los grupos humanos precolombinos. El proceso se ha iniciado y, quizá en algunos años, en una revisión como la presente, será posible citar contribuciones significativamente más exitosas a la investigación de ADN antiguo para el entendimiento de la historia poblacional de Sudamérica. Pero, además de las mejoras metodológicas y de muestras más grandes, es importante subrayar que la principal clave para el éxito es la cooperación interdisciplinaria de arqueólogos, antropólogos, lingüistas, genetistas y representantes de todas las otras ciencias relevantes. Solo esta colaboración puede ayudar a traducir los datos genéticos a una historia poblacional.

Agradecimientos

El presente estudio fue posible gracias a un financiamiento de la Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG: FE1161/1-1).

REFERENCIAS

- Allentoft, M. E., M. Collins, D. Harker, J. Haile, C. L. Oskam, M. L. Hale, P. F. Campos, J. A. Samaniego, M. T. Gilbert, E. Willerslev, G. Zhang, R. P. Scofield, R. N. Holdaway y M. Bunce
2012 The Half-Life of DNA in Bone: Measuring Decay Kinetics in 158 Dated Fossils, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1748), 4724-4733. doi: 10.1098/rspb.2012.1745
- Baca, M., K. Doan, M. Sobczyk, A. Stankovic y P. Weglenski
2012 Ancient DNA Reveals Kinship Burial Patterns of a Pre-Columbian Andean Community, *BMC Genetics* 13, 30.
- Bisso-Machado, R., M. C. Bortolini y F. M. Salzano
2012 Uniparental Genetic Markers in South Amerindians, *Genetics and Molecular Biology* 35 (2), 365-387.
- Bisso-Machado, R., M. S. Jota, V. Ramallo, V. R. Paixao-Cortes, D. R. Lacerda, F. M. Salzano, S. L. Bonatto, F. R. Santos y M. C. Bortolini
2011 Distribution of Y-Chromosome Q Lineages in Native Americans, *American Journal of Human Biology* 23 (4), 563-566.
- Bodner, M., U. A. Perego, G. Huber, L. Fendt, A. W. Röck, B. Zimmermann, A. Olivieri, A. Gómez-Carballa, H. Lancioni, N. Angerhofer, M. C. Bobillo, D. Corach, S. R. Woodward, A. Salas, A. Achilli, A. Torroni, H.-J. Bandelt y W. Parson
2012 Rapid Coastal Spread of First Americans: Novel Insights from South America's Southern Cone Mitochondrial Genomes, *Genome Research* 22 (5), 811-820.
- Bradley, B. y D. Stanford
2004 The North Atlantic Ice-Edge Corridor: A Possible Palaeolithic Route to the New World, *World Archaeology* 36 (4), 459-478.
- 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. Hermann 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.
- Casas-Vargas, A., A. Gómez, I. Briceño, M. Díaz-Matallana, J. E. Bernal y J. V. Rodríguez
2011 High Genetic Diversity on a Sample of Pre-Columbian Bone Remains from Guane Territories in Northwestern Colombia, *American Journal of Physical Anthropology* 146 (4), 637-649.
- Dillehay, T. D.
1989 *Monte Verde: A Late Pleistocene Settlement in Chile. Vol. 1, Paleoenvironmental and Site Context*, Smithsonian Series in Archaeological Inquiry, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Dillehay, T. D., C. Ramírez, M. Pino, M. B. Collins, J. P. Rossen y J. D. Pino-Navarro
2008 Monte Verde: Seaweed, Food, Medicine, and the Peopling of South America, *Science* 320 (5877), 784-786.
- Dixon, E. J.
2001 Human Colonization of the Americas: Timing, Technology and Process, *Quaternary Science Reviews* 20 (1-3), 277-299.
- Fagundes, N. J., R. Kanitz, R. Eckert, A. C. Valls, M. R. Bogo, F. M. Salzano, D. G. Smith, W. A. Silva, Jr., M. A. Zago, A. K. Ribeiro-dos-Santos, M. L. Petzl-Erler y S. L. Bonatto
2008 Mitochondrial Population Genomics supports a Single Pre-Clovis Origin with a Coastal Route for the Peopling of the Americas, *American Journal of Human Genetics* 82 (3), 583-592.
- 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.

- 2010 Population Dynamics, Cultural Evolution and Climate Change in Pre-Columbian Western South America, en: J. Burger, E. Kaiser y W. Schier (eds.), *Population Dynamics in Pre- and Early History: New Approaches by using Stable Isotopes and Genetics*, 55-76, De Gruyter, Berlin.
- 2011 Dinámica poblacional y desarrollo cultural en la costa sur peruana precolombina revelados por medio de análisis de ADN antiguo, en: P. Kaulicke, R. Cerrón-Palomino, P. Heggarty y D. G. Beresford-Jones (eds.), *Lenguas y sociedades en el antiguo Perú: hacia un enfoque interdisciplinario*, *Boletín de Arqueología PUCP* 14 (2010), 329-349.

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

- 2011 Diachronic Investigations of Mitochondrial and Y-Chromosomal Genetic Markers in Pre-Columbian Andean Highlanders from South Perú, *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.

- 2005 Rapid Deployment of the Five Founding Amerind mtDNA Haplogroups via Coastal and Riverine Colonization, *American Journal of Physical Anthropology* 128 (2), 430-436.

Gilbert, M. T. P., D. L. Jenkins, A. Götherstrom, N. Naveran, J. J. Sánchez, M. Hofreiter, P. F. Thomsen, J. Binladen, T. F. G. Higham, R. M. Yohe II, R. Parr, L. S. Cummings y E. Willerslev

- 2008 DNA from Pre-Clovis Human Coprolites in Oregon, North America, *Science* 320 (5877), 786-789.

Georges, L., V. Seidenberg, S. Hummel y L. Fehren-Schmitz

- 2012 Molecular Characterization of ABO Blood Group Frequencies in Pre-Columbian Peruvian Highlanders, *American Journal of Physical Anthropology* 149 (2), 242-249.

Goebel, T., M. R. Waters y D. H. O'Rourke

- 2008 The Late Pleistocene Dispersal of Modern Humans in the Americas, *Science* 319 (5869), 1497-1502.

Green, R. E., J. Krause, A. W. Briggs, T. Maricic, U. Stenzel, M. Kircher, N. Patterson, H. Li, W. Zhai, M. H.-Y. Fritz, N. F. Hansen, E. Y. Durand, A.-S. Malaspina, J. D. Jensen, T. Marques-Bonet, C. Alkan, K. Prüfer, M. Meyer, H. A. Burbano, J. M. Good, R. Schultz, A. Aximu-Petri, A. Butthof, B. Höber, B. Höffner, M. Siegemund, A. Weihmann, C. Nusbaum, E. S. Lander, C. Russ, N. Novod, J. Affourtit, M. Egholm, C. Verna, P. Rudan, D. Brajković, Ž. Kučan, I. Gušić, V. B. Doronichev, L. V. Golovanova, C. Lalueza-Fox, M. de la Rasilla, J. Fortea, A. Rosas, R. Schmitz, P. L. F. Johnson, E. E. Eichler, D. Falush, E. Birney, J. C. Mullikin, M. Slatkin, R. Nielsen, J. Kelso, M. Lachmann, D. Reich y S. Pääbo

- 2010 A Draft Sequence of the Neandertal Genome, *Science* 328 (5979), 710-722.

Haak, W., O. Balanovsky, J. J. Sánchez, S. Koshel, V. Zaporozhchenko, C. J. Adler, C. S. I. der Sarkissian, G. Brandt, C. Schwarz, N. Nicklisch, V. Dresely, B. Fritsch, E. Balanovska, R. Villems, H. Meller, K. W. Alt, A. Cooper, The Genographic Consortium y T. G. Schurr

- 2010 Ancient DNA from European Early Neolithic Farmers reveals their Near Eastern Affinities, *PLoS Biology* 8 (11), e1000536.

Haak, W., P. Forster, B. Bramanti, S. Matsumura, G. Brandt, M. Tänzer, R. Villems, C. Renfrew, D. Gronenborn, K. W. Alt y J. Burger

- 2005 Ancient DNA from the First European Farmers in 7500-Year-Old Neolithic Sites, *Science* 310 (5750), 1016-1018.

Ho, S. Y. W. y P. Endicott

- 2008 The Crucial Role of Calibration in Molecular Date Estimates for the Peopling of the Americas, *American Journal of Human Genetics* 83 (1), 142-146.

Hummel, S.

2003 *Ancient DNA Typing: Methods, Strategies and Applications*, Springer, Berlin/Heidelberg/New York.

Isbell, W. H.

2008 Wari and Tiwanaku: International Identities in the Central Andean Middle Horizon, en: H. I. Silverman y W. H. Isbell (eds.), *Handbook of South American Archaeology*, 731-759, Springer, New York.

Kaestle, F. A. y K. A. Horsburgh

2002 Ancient DNA in Anthropology: Methods, Applications, and Ethics, *American Journal of Physical Anthropology* 119, Issue Supplement 35, 92-130.

Kaulicke, P., L. Fehren-Schmitz, M. Kolp-Godoy, P. Landa, O. Loyola, M. Palma, E. Tomasto, C. Vergel y B. Vogt

2010 Implicancias de un área funeraria del Período Formativo Tardío en el departamento de Ica, en: P. Kaulicke y Y. Onuki (eds.), *El Período Formativo: enfoques y evidencias recientes. Cincuenta años de la Misión Arqueológica Japonesa y su vigencia. Primera parte, Boletín de Arqueología PUCP* 12 (2009), 289-322.

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.

Kirsanow, K. y J. Burger

2012 Ancient Human DNA, *Annals of Anatomy* 194 (1), 121-132.

Knapp, M. y M. Hofreiter

2010 Next Generation Sequencing of Ancient DNA: Requirements, Strategies and Perspectives, *Genes* 1 (2), 227-243.

Lell, J. T., R. I. Sukernik, Y. B. Starikovskaya, B. Su, L. Jin, T. G. Schurr, P. A. Underhill y D. C. Wallace

2002 The Dual Origin and Siberian Affinities of Native American Y Chromosomes, *American Journal of Human Genetics* 70 (1), 192-206.

Lewis, C. M., Jr.

2009a Hierarchical Modeling of Genome-Wide Short Tandem Repeat (STR) Markers Infers Native American Prehistory, *American Journal of Physical Anthropology* 141 (2), 281-289.

2009b Difficulties in Rejecting a Local Ancestry with mtDNA Haplogroup Data in the South Central Andes, *Latin American Antiquity* 20 (1), 76-90.

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.

Livi-Bacci, M.

2006 The Depopulation of Hispanic America after the Conquest, *Population and Development Review* 32, 199-232.

Mächtle, B. y B. Eitel

2012 Fragile Landscapes, Fragile Civilizations - How Climate Determined Societies in the Pre-Columbian South Peruvian Andes, *CATENA*. doi: 10.1016/j.catena.2012.01.012

Marinho, A. N. R., N. C. Miranda, V. Braz, Â. K. Ribeiro-dos-Santos y S. M. F. Mendonça de Souza

2006 Paleogenetic and Taphonomic Analysis of Human Bones from Moa, Beirada, and Zé Espinho Sambaquis, Rio de Janeiro, Brazil, *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 101 (Suppl. 2), 15-23.

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, M., M. Kircher, M.-T. Gansauge, H. Li, F. Racimo, S. Mallick, J. G. Schraiber, F. Jay, K. Prüfer, C. de Filippo, P. H. Sudmant, C. Alkan, Q. Fu, R. Do, N. Rohland, A. Tandon, M. Siebauer, R. E. Green, K. Bryc, A. W. Briggs, U. Stenzel, J. Dabney, J. Shendure, J. Kitzman, M. F. Shunkov, A. P. Derevianko, N. Patterson, A. M. Andrés, E. E. Eichler, M. Slatkin, D. Reich, J. Kelso y S. Pääbo
2012 A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual, *Science* 338 (6014), 222-226.
- Moraga, M. L., C. M. 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.
- Moraga, M. L., P. Rocco, J. F. Miquel, F. Nervi, E. Llop, R. Chakraborty, F. Rothhammer y P. Carvallo
2000 Mitochondrial DNA Polymorphisms in Chilean Aboriginal Populations: Implications for the Peopling of the Southern Cone of the Continent, *American Journal of Physical Anthropology* 113 (1), 19-29.
- Neves, W. A. y M. Hubbe
2005 Cranial Morphology of Early Americans from Lagoa Santa, Brazil: Implications for the Settlement of the New World, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (51), 18.309-18.314.
- O'Fallon, B. D. y L. Fehren-Schmitz
2011 Native Americans Experienced a Strong Population Bottleneck Coincident with European Contact, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (51), 20.444-20.448.
- Pääbo, 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.
- Powell, J. F. y W. A. Neves
1999 Craniofacial Morphology of the First Americans: Pattern and Process in the Peopling of the New World, *American Journal of Physical Anthropology* (Suppl. 29), 153-188.
- Raff, J. A., D. A. Bolnick, J. Tackney y D. H. O'Rourke
2011 Ancient DNA Perspectives on American Colonization and Population History, *American Journal of Physical Anthropology* 146 (4), 503-514.
- Reich, D., N. Patterson, D. Campbell, A. Tandon, S. Mazieres, N. Ray, M. V. Parra, W. Rojas, C. Duque, N. Mesa, L. F. García, O. Triana, S. Blair, A. Maestre, J. C. Dib, C. M. Bravi, G. Bailliet, D. Corach, T. Hünemeier, M. C. Bortolini, F. M. Salzano, M. L. Petzl-Erler, V. Acuña-Alonzo, C. Aguilar-Salinas, S. Canizales-Quinteros, T. Tusié-Luna, L. Riba, M. Rodríguez-Cruz, M. López-Alarcón, R. Coral-Vázquez, T. Canto-Cetina, I. Silva-Zolezzi, J. C. Fernández-López, A. V. Contreras, G. Jiménez-Sánchez, M. J. Gómez-Vázquez, J. Molina, A. Carracedo, A. Salas, C. Gallo, G. Poletti, D. B. Witonsky, G. Alkorta-Aranburu, R. I. Sukernik, L. Osipova, S. A. Fedorova, R. Vásquez, M. Villena, C. Moreau, R. Barrantes, D. Pauls, L. Excoffier, G. Bedoya, F. Rothhammer, J.-M. Dugoujon, G. Larrouy, W. Klitz, D. Labuda, J. Kidd, K. Kidd, A. di Rienzo, N. B. Freimer, A. L. Price y A. Ruiz-Linares
2012 Reconstructing Native American Population History, *Nature* 7406 (487), 370-374. doi: 10.1038/nature11258
- Ribeiro-dos-Santos, A. K. C., S. E. B. Santos, A. L. Machado, V. Guapindaia y M. A. Zago
1996 Heterogeneity of Mitochondrial DNA Haplotypes in Pre-Columbian Natives of the Amazon Region, *American Journal of Physical Anthropology* 101 (1), 29-37.
- Rothhammer, F., C. M. Santoro, E. Poulin, B. T. Arriaza, M. Moraga y V. J. Standen
2009 Archaeological and mtDNA Evidence for Tropical Lowland Migrations during the Late Archaic/Formative in Northern Chile, *Revista Chilena de Historia Natural* 82, 543-552.
- 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.
- Rothhammer, F., M. Moraga, M. Rivera, C. M. Santoro, V. G. Standen, F. García y P. Carvallo
2003 Análisis de ADNmt de restos esqueléticos del sitio arqueológico de Tiwanaku y su relación con el origen de sus constructores, *Chungara* 35 (2), 269-274.

- Rothhammer, F., M. Moraga y C. M. Santoro y B. T. Arriaza**
 2010 Origen de los Changos. Análisis de ADNmt antiguo sugiere descendencia de pescadores de la cultura Chinchorro (7900-4000 A.P.), *Revista Médica de Chile* 138 (2), 251-256.
- Rothhammer, F. y T. D. Dillehay**
 2009 The Late Pleistocene Colonization of South America: An Interdisciplinary Perspective, *Annals of Human Genetics* 73 (5), 540-549.
- Salazar-Burger, L. C.**
 2004 Machu Picchu: Mysterious Royal Estate in the Cloud Forest, en: R. L. Burger y L. Salazar-Burger (eds.), *Machu Picchu: Unveiling the Mystery of the Incas*, 21-47, Yale University Press, New Haven.
- Sanjek, R.**
 2003 Rethinking Migration, Ancient to Future, *Global Networks* 3 (3), 315-336.
- Schroeder, K. B., T. G. Schurr, J. C. Long, N. A. Rosenberg, M. H. Crawford, L. A. Tarskaia, L. P. Osipova, S. I. Zhadanov y D. G. Smith**
 2007 A Private Allele Ubiquitous in the Americas, *Biology Letters* 3 (2), 218-223.
- Schurr, T. G.**
 2004 The Peopling of the New World: Perspectives from Molecular Anthropology, *Annual Review of Anthropology* 33 (3), 551-583.
- Schurr, T. G., S. W. Ballinger, Y. Y. Gan, J. A. Hodge, D. A. Merriwether, D. N. Lawrence, W. C. Knowler, K. M. Weiss y D. C. Wallace**
 1990 Amerindian Mitochondrial DNAs have Rare Asian Mutations at High Frequencies, Suggesting They derived from Four Primary Maternal Lineages, *American Journal of Human Genetics* 46 (3), 613-623.
- 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.
- 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.
- Shimada, I., K. Shinoda, S. Bourget, W. Alva y S. Uceda**
 2005 mtDNA Analysis of Mochica and Sicán Populations of Pre-Hispanic Perú, en: D. M. Reed (eds.), *Biomolecular Archaeology: Genetic Approaches to the Past*, 61-92, Occasional Paper No. 32, Center for Archaeological Investigations, Southern Illinois University Press, Carbondale.
- 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.
- Smith, D. G., R. S. Malhi, J. A. Eshleman, F. A. Kaestle y B. M. Kemp**
 2005 Mitochondrial DNA Haplogroups of Paleoamericans in North America, en: R. Bonnicksen, B. T. Lepper, D. Stanford y M. R. Waters (eds.), *Paleoamerican Origins: Beyond Clovis*, 243-254, Texas A&M University Press, College Station.
- Stanish, C. S.**
 2001 The Origin of State Societies in South America, *Annual Review in Anthropology* 30 (1), 41-64.
- 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.**
 2008 Life on the Move: Bioarchaeological Contributions to the Study of Migration and Diaspora Communities in the Andes, en: H. I. Silverman y W. H. Isbell (eds.), *Handbook of South American Archaeology*, 671-680, Springer, New York.

Wahlund, S.

1928 Zusammensetzung von Population und Korrelationserscheinung vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet, *Hereditas* 11, 65-106.

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.

Watkins, W. S., J. Xing, C. Huff, D. J. Witherspoon, Y. Zhang, U. A. Perego, S. R. Woodward y L. B. Jorde

2012 Genetic Analysis of Ancestry, Admixture and Selection in Bolivian and Totonac Populations of the New World, *BMC Genetics* 13, 39.

Willerslev, E. y A. Cooper

2005 Ancient DNA, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 272 (1558), 3-16.