

Pautas socioculturales y vinculaciones genéticas en poblaciones prehispánicas andinas

María Gabriela Russo, Verónica Seldes, Sergio Avena y Cristina B. Dejean

Recibido 03 de octubre 2018. Aceptado 08 de marzo 2019

RESUMEN

En este trabajo se analizó la variabilidad y diferenciación genética en poblaciones prehispánicas del Área Centrosur Andina bajo la hipótesis de que las relaciones de intercambio mantenidas durante todos los períodos de ocupación habrían estado acompañadas por flujo génico. Se recopiló secuencias de la Región Hipervariable I del ADN mitocondrial de 415 individuos y se agruparon en 18 grupos poblacionales de diversas regiones. Los resultados obtenidos indicaron, por un lado, que las poblaciones prehispánicas del noroeste argentino no se diferenciaron de las de los actuales territorios de Bolivia y norte de Chile, hecho que podría asociarse a las relaciones de intercambio que mantuvieron. Por otra parte, la distancia entre los grupos estudiados del Área Centrosur Andina no parece explicar la diferenciación hallada. En cambio, existen evidencias de que otros factores, como la temporalidad o las características sociopolíticas y culturales de cada población, pudieron haber tenido mayor influencia. Las poblaciones que más se diferenciaron del resto correspondieron tanto a momentos tempranos de ocupación, como a comunidades pequeñas que se habrían mantenido más aisladas y probablemente con altos niveles de endogamia. Al contrario, las poblaciones que fueron capitales estatales o grandes centros ceremoniales presentaron valores más altos de diversidad y una menor diferenciación.

Palabras clave: ADN antiguo; Andes Centro Sur; Intercambio; Flujo génico.

ABSTRACT

SOCIO-CULTURAL PATTERNS AND GENETIC RELATIONSHIPS AMONG PRE-HISPANIC ANDEAN POPULATIONS. In this study, the genetic diversity and differentiation of pre-Hispanic populations from the south central Andes were analyzed. The hypothesis established was that gene flow might have existed among groups involved in the exchange of goods that has occurred during all periods throughout the region. Mitochondrial Hypervariable Region I sequences of 415 individuals were compiled and grouped into 18 populations from different regions. Results showed that pre-Hispanic populations from northwestern Argentina were not genetically differentiated from the groups of current-day Bolivia and Northern Chile. This could be related with the exchange relationships among those regions. Furthermore, genetic differentiation among the studied groups was not explained by geographic distance. Instead, we found evidence that other factors such as temporality or sociopolitical and cultural characteristics might have had more influence. Higher levels of differentiation were found both in early and in small, isolated, and probably endogamic populations. In contrast, populations associated with state capitals or large ceremonial settlements exhibited higher genetic diversity and lower differentiation levels.

Keywords: Ancient DNA; South-central Andes; Exchange; Gene flow.

María Gabriela Russo. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Centro de Estudios Biomédicos, Básicos, Aplicados y Desarrollo (CEBBAD), Universidad Maimónides. Hidalgo 775 (CP 1405), Buenos Aires, Argentina. E-mail: russo.mariagabriela@maimonides.edu

Verónica Seldes. CONICET. Instituto Interdisciplinario de Tilcara, Facultad de Filosofía y Letras (FFyL), Universidad de Buenos Aires (UBA). Belgrano 445 (4624), Tilcara, Jujuy, Argentina. E-mail: vseldes@gmail.com

Sergio Avena. CONICET. CEBBAD, Universidad Maimónides. Sección de Antropología Biológica, FFyL, UBA. Hidalgo 775 (CP 1405), Buenos Aires, Argentina. E-mail: sergioavena@gmail.com

Cristina Dejean. Sección de Antropología Biológica, FFyL, UBA. CEBBAD, Universidad Maimónides. Puán 480 (CP 1406), Buenos Aires, Argentina. E-mail: dejeancr@gmail.com

INTRODUCCIÓN

La vinculación entre poblaciones de regiones distantes constituyó parte integral de la forma de vida prehispánica en el Área Centrosur Andina. Las relaciones incluían las esferas económicas (intercambio de bienes), políticas (alianzas, conquistas) y socioculturales (prácticas culturales compartidas o resignificadas a partir de las de otros pueblos).

Dentro de este universo de posibles vínculos, el tráfico de bienes ha sido ampliamente estudiado desde la arqueología. Las evidencias de intercambio se han hallado en sitios correspondientes a todos los períodos de ocupación, incluso de momentos tempranos como el Arcaico (11.000-2500 años AP) (Aschero 1984; Fernández Distel 1986) y el Formativo (2500-1050 años AP) (Yacobaccio 2012; Martel 2014), y corresponden a materiales procedentes de otras regiones. El tráfico habría implicado tanto el intercambio de objetos de prestigio, como de bienes para consumo cotidiano (Yacobaccio 2012).

El intercambio de bienes de consumo se encuentra ligado a la complementariedad de recursos entre distintas regiones puesto que, en el área andina, las diferentes zonas productivas se distribuyen a lo largo de grandes distancias (Nielsen 2000). Estas zonas, a su vez, se despliegan a lo largo de diferentes fajas altitudinales correspondientes a pisos ecológicos con recursos particulares. Las sociedades prehispánicas habrían desarrollado una diversidad de prácticas que les permitieron el acceso y la explotación de esas diferentes ecorregiones. La explotación podía realizarse en forma directa, con individuos de un grupo social o étnico involucrados directamente en la producción o extracción de recursos, o en forma indirecta, para obtener los recursos por comercio o intercambio. Este comercio también podía ser directo o estar mediado por grupos especializados en el tráfico, como los caraveneros del altiplano, que desarrollaron esta práctica para el transporte de bienes utilizando tropillas de animales (Nielsen 2000; Llagostera 2010).

Las diferentes estrategias pueden pensarse como parte de un sistema político sostenido a lo largo del tiempo. En este sentido, habría sido importante la definición de los recursos que se habrían de comerciar de acuerdo con las necesidades, la frecuencia de los viajes, la forma de organizar el tráfico (directo, indirecto mediante caravanas, etc.) y las rutas establecidas para la circulación. Es decir que el intercambio fue consecuencia de una estructura

social que garantizaba su efectividad y continuidad (Nielsen 2000; Yacobaccio 2012).

Las evidencias de un sistema organizado de intercambio de bienes permiten adjudicarles a las sociedades andinas una gran movilidad, incluso luego de haberse producido el cambio hacia una forma de subsistencia agroalfarera (Olivera 2001). No obstante, es necesario diferenciar entre la movilidad asociada al tráfico de recursos y aquella relacionada con eventos migratorios. En este sentido, es importante tener en cuenta que el estudio de la movilidad puede ser abordado desde diversas perspectivas. Por ejemplo, la presencia de individuos migrantes en un sitio arqueológico puede evaluarse mediante la identificación de prácticas culturales particulares de regiones específicas, como las culinarias o los rituales funerarios (e.g., Goldstein y Owen 2001), etc. Sin embargo, estos indicadores constituyen evidencias indirectas de migración en una comunidad, puesto que las prácticas culturales pueden tener diferentes interpretaciones, que incluyen otros procesos además de los migratorios.

Algunas evidencias más directas pueden hallarse a partir de análisis bioarqueológicos. Por ejemplo, mediante el estudio de prácticas corporales ha podido relacionarse la deformación craneana con la procedencia étnica de individuos en zonas donde habría ocurrido la articulación entre diferentes grupos (Blom 2005). Otra forma de evaluar con mayor precisión la procedencia de un individuo es analizar isótopos de estroncio, puesto que la señal isotópica de una región geográfica determinada se incorpora a los tejidos óseos y dentales de los individuos mediante su dieta y, por lo tanto, brinda información sobre el lugar de origen o sobre los lugares de residencia en los años previos a la muerte, según el elemento analizado (Manzanilla 2007; Tung y Knudson 2008). Además, algunos estudios han intentado establecer si las relaciones de intercambio podrían haber favorecido el flujo génico entre las poblaciones implicadas a partir de análisis craneométricos (e.g., Blom *et al.* 2004; Varela *et al.* 2014).

Una de las formas más directas de evaluar el aporte de los migrantes al acervo génico de una población, es decir, el flujo génico, es por medio de estudios de ADN antiguo (ADNa). Algunos procesos socioculturales de las poblaciones humanas pueden tener influencia sobre sus características a nivel genético (Jobling 2012). En particular, los patrones de movilidad pueden relacionarse con el flujo génico

y la diferenciación entre distintos grupos. La posibilidad de que el sistema de intercambios también haya implicado el movimiento de personas de una población a otra a partir de nexos matrimoniales ha sido planteada para los Andes circumpuneños (Llagostera 2010: 292). Sin embargo, es importante resaltar que el flujo génico no necesariamente debió ocurrir mediante los mismos mecanismos involucrados en otros tipos de movilidad, como el intercambio de bienes. Por ejemplo, en términos hipotéticos, una interacción como el caravaneo, efectuado mayormente por individuos masculinos (Nielsen 2000), pudo haber conectado distintas poblaciones que, al mismo tiempo, mantenían flujo génico mediante la migración de mujeres.

Los avances realizados en los estudios de ADN han permitido obtener datos de diversos sitios arqueológicos del Área Centrosur Andina, principalmente de ADN mitocondrial (ADNmt). A pesar de que este marcador permite evaluar únicamente la línea materna, debido a la gran cantidad de secuencias de ADNmt disponibles, los Andes Centrosur constituyen un área apropiada para intentar estudiar la problemática de la movilidad y el flujo génico desde una aproximación genética. Hasta el momento se cuenta con datos para sitios arqueológicos de los actuales territorios de Perú, altiplano de Bolivia, norte de Chile y noroeste argentino (e.g., Luciani *et al.* 2006; Kemp *et al.* 2009; Carnese *et al.* 2010; Mendisco *et al.* 2011, 2014; Baca *et al.* 2014; Fehren-Schmitz *et al.* 2014; Llamas *et al.* 2016; Russo *et al.* 2017). En algunas de estas poblaciones también se han analizado marcadores del cromosoma Y (línea paterna) y algunos autosómicos (e.g., Carnese *et al.* 2010; Baca *et al.* 2012; Mendisco *et al.* 2014, 2018; Fehren-Schmitz *et al.* 2015; Russo *et al.* 2016, 2018), pero esta información aún resulta escasa comparada con la disponible para ADNmt.

Con el objetivo de aportar al estudio de las interacciones entre poblaciones prehispánicas del Área Centrosur Andina, en este trabajo se analizaron la variabilidad y diferenciación genética mitocondrial, así como su asociación con la distancia geográfica entre grupos. La principal hipótesis subyacente a este objetivo fue que las poblaciones de diversas regiones conectadas por relaciones de intercambio han mantenido también flujo génico. Esto implica que aquellos grupos más conectados con otros tendrían mayor variabilidad y menor diferenciación genética. La hipótesis general puede dividirse en dos aspectos particulares: temporal y geográfico. En el primer caso, debido a que las dinámicas

de intercambio se incrementaron hacia el período Tardío o de Desarrollos Regionales (1050 AP aproximadamente), es esperable que las poblaciones más tempranas hayan tenido un mayor grado de diferenciación y una menor variabilidad debido a la menor influencia de migrantes. En el segundo caso, se espera que las poblaciones más cercanas geográficamente hayan tenido un mayor grado de contacto y, por lo tanto, una menor diferenciación genética, siempre que ningún otro factor haya influenciado el flujo génico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Grupos poblacionales estudiados

Se recopilaron secuencias de la Región Hipervariable I (RHVI) del ADNmt de individuos procedentes de 50 sitios arqueológicos del Área Centrosur Andina (Tabla 1). Además, se sumó una secuencia no publicada previamente (pero ver Russo 2016) de un individuo proveniente del sitio El Tero (Valle Calchaquí, Noroeste Argentino-NOA) del período de Desarrollos Regionales (PDR) (1050-520 años AP). El ADN de dicho individuo se extrajo a partir de una pieza dental y se amplificó por PCR la RHVI en tres fragmentos solapados que posteriormente fueron secuenciados. Las metodologías de extracción, amplificación y secuenciación, así como las medidas de prevención de la contaminación, se emplearon siguiendo un protocolo ya descrito (Russo *et al.* 2017).

La base de datos final comprendió un total de 415 individuos (mayormente adultos, de ambos sexos) provenientes de poblaciones que habitaron los actuales territorios del NOA, norte de Chile, Bolivia y Perú (Figura 1). Los individuos fueron agrupados en 18 poblaciones teniendo en cuenta la cercanía geográfica y temporal entre los sitios arqueológicos incluidos, e intentando que el tamaño muestral fuera lo más homogéneo posible (Tabla 1 y Figura 1).

Si bien se procuró que los grupos poblacionales tuvieran una consistencia geográfica y temporal, en algunos casos quedaron conformados por individuos de sitios con temporalidades variadas. El principal motivo fue la poca disponibilidad de datos genéticos, sumado a la falta de información en bibliografía para asignar una temporalidad a cada individuo. Cabe mencionar que el grupo con el rango temporal más amplio (norte de Chile) posee solo un individuo de un período muy temprano, que fue incluido a

Región	Grupo poblacional	n	Período	Años AP	Sitios arqueológicos incluidos	Referencias
Quebrada de Humahuaca	Norte	17	PDR	1050-520	Muyuna, Los Amarillos, Huacalera, San José, Banda de Perchel	Mendisco <i>et al.</i> (2011, 2014); Russo <i>et al.</i> (2016, 2017)
	Sur	15	Formativo tardío* – PDR – Inca	1450-414	Esquina de Huajra, Flores 1, Pukara de Tilcara, Huichairas, Juella, Sarahuaico	Mendisco <i>et al.</i> (2014); Russo <i>et al.</i> (2016, 2017)
Valle Calchaquí	Valle Calchaquí	7	PDR – Inca	1050-414	Cortaderas Derecha, Fuerte Alto, El Tero	Dejean <i>et al.</i> (2006); Mendisco <i>et al.</i> (2014); presente trabajo
Valle de Lerma	Las Pirguas	19	Formativo	1310	Las Pirguas	Carnese <i>et al.</i> (2010)
Bolivia	Tiwanaku	8	Horizonte medio	1314-864	Tiwanaku	Llamas <i>et al.</i> (2016)
Norte de Chile	Norte de Chile	7	Arcaico* – Período Intermedio	4800-474	Chinchorro, Camarones, Pica-8	Raghavan <i>et al.</i> (2015); Llamas <i>et al.</i> (2016)
Sur de Perú	Tompullo 2	24	Horizonte tardío	474-416	Tompullo 2	Baca <i>et al.</i> (2012)
	Acchaymarca	11	Intermedio tardío – Horizonte tardío	950-416	Accaymarca	Baca <i>et al.</i> (2014)
	Puca	14	Intermedio tardío – Horizonte tardío	950-416	Puca y Antaura	Baca <i>et al.</i> (2014)
	Tierras altas	23	Horizonte medio – Intermedio tardío	1350-500	Huari, Conchopata, Cuzco y San Sebastián	Luciani <i>et al.</i> (2006); Kemp <i>et al.</i> (2009); Llamas <i>et al.</i> (2016)
	Valles Altos HM	46	Horizonte medio	1310-770	Yacotogía, Ocoro y Tranca	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> (2011, 2014)
	Valles Altos PITar	33	Intermedio tardío	770-500	Botigirayoc, Huayuncalla, Pacapaccari y Layuni	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> (2010, 2011); Llamas <i>et al.</i> (2016)
	Costa HT	31	Horizonte temprano	2790-2210	Pernil Alto, Mollake Chico y Paracas Península	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> (2010)
	Costa PITem	68	Intermedio temprano	2210-1310	Pernil Alto, Mollake Chico, Jauranga, Hanaq Pacha, Los Molinos, La Muña y Monte Grande	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> (2010); Llamas <i>et al.</i> (2016)
	Costa HM	11	Horizonte medio	1310-770	Hanaq Pacha y Los Molinos	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> (2010, 2014)
Costa PITar	23	Período Intermedio tardío	770-500	Monte Grande y Chillo	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> (2014)	
Centro de Perú	Costa	50	Intermedio temprano – Horizonte medio – Intermedio tardío – Horizonte tardío	1639-509	Huaca Prieta, Pasamayo, Huaca Pucllana, Pueblo Viejo	Llamas <i>et al.</i> (2016)
	Tierras altas	8	Holoceno temprano y medio	8650-4000	La Galgada, Lauricocha	Fehren-Schmitz <i>et al.</i> (2015); Llamas <i>et al.</i> (2016)
Total		415				

Nota: n: tamaño muestral. PDR: Período de Desarrollos Regionales. HM: Horizonte medio. PITar: Período Intermedio tardío. HT: Horizonte temprano. PITem: Período Intermedio temprano. *Sólo un individuo corresponde a ese período. Los años AP corresponden a la extensión del período de ocupación de los sitios incluidos dentro de cada grupo, según lo informado en los trabajos originales.

Tabla 1. Grupos poblacionales prehispánicos del Área Centrosur Andina analizados en el presente trabajo.

fin de priorizar un tamaño muestral mayor (Tabla 1) y habiendo comprobado previamente que su exclusión no modificaba de forma sustancial los resultados obtenidos (Tablas S1 y S2).

Análisis estadísticos

Para cada grupo (Tabla 1 y Figura 1) se calcularon medidas de variabilidad ampliamente utilizadas, tales como el número de haplotipos (h),

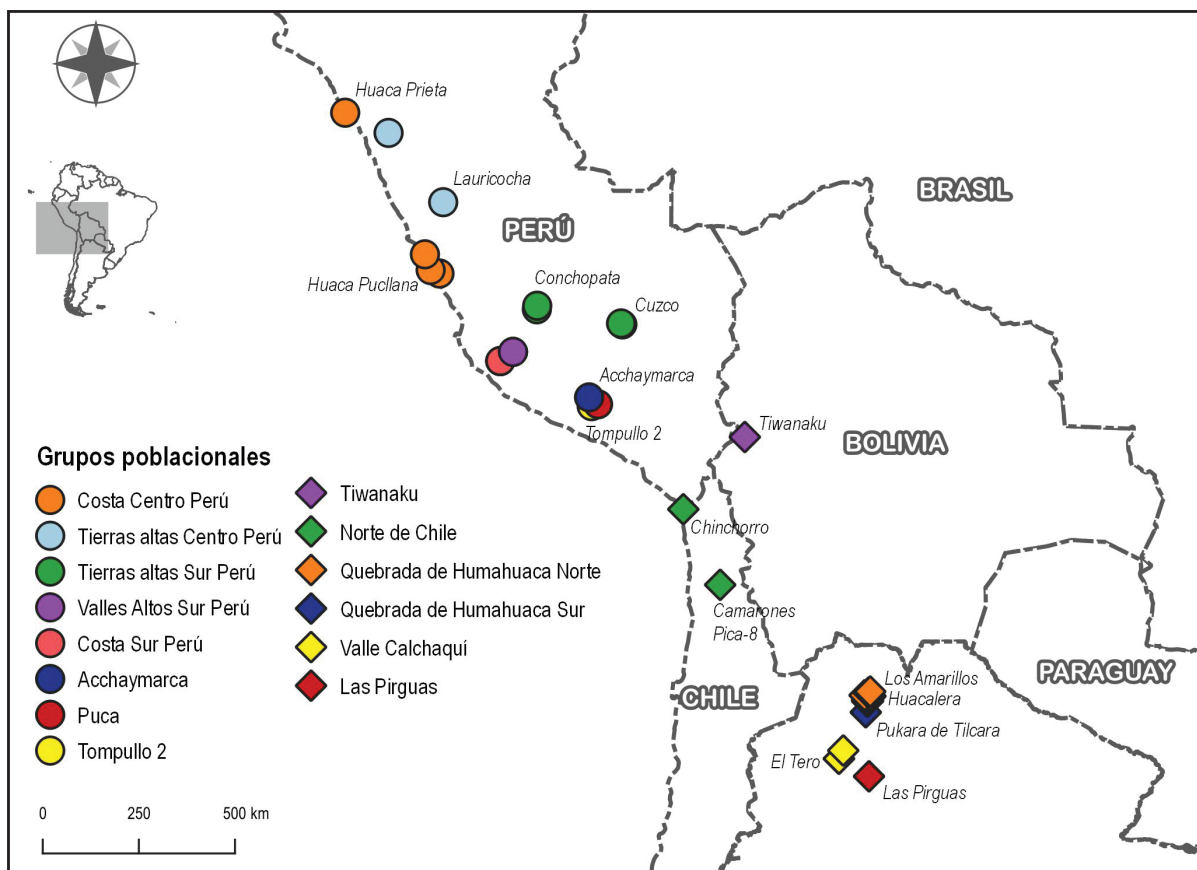


Figura 1. Ubicación de los grupos poblacionales analizados en el presente trabajo. A modo de ejemplo, se nombran algunos de los sitios arqueológicos incluidos en cada grupo.

la diversidad haplotípica (H_d) (Nei 1987) y la diversidad nucleotídica (π) (Nei y Li 1979), que son proporcionales a la diversidad genética de la población analizada. Estos estadísticos fueron calculados con el programa DnaSP v. 5.10.01 (Librado y Rozas 2009).

La diferenciación genética entre los grupos estudiados se evaluó mediante un análisis molecular de la varianza (AMOVA) con el programa Arlequin v. 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer 2010). Se calcularon los estadísticos F_{ST} entre pares de poblaciones seleccionando 1000 permutaciones para obtener la significación ($\alpha = 0,05$). Se utilizó el modelo de evolución molecular de Tamura y Nei (1993) con un valor de 0,311 para el parámetro de la distribución Gamma, elegido con el programa MEGA6 (Tamura *et al.* 2013) acorde con el criterio BIC (Schwarz 1978).

Además, se analizó la correlación entre el número de poblaciones con las que se diferenció un determinado grupo y su diversidad nucleotídica utilizando el programa Infostat v. 2015 (Di Rienzo *et al.* 2015).

Finalmente, se estudió la relación entre la diferenciación genética y la distancia geográfica. Para

ello, se obtuvo una matriz de distancias genéticas entre grupos (Tabla S3), medida como el número promedio de sustituciones por sitio entre pares de secuencias. Estas distancias se obtuvieron con el programa MEGA6 utilizando el mencionado modelo de evolución molecular. Por otro lado, se calcularon las distancias en kilómetros a partir de las coordenadas geográficas. A los grupos poblacionales que incluyeron distintos sitios se les asignó una coordenada geográfica correspondiente a un punto intermedio entre ellos (Tabla S4). Aquellos grupos que poseían iguales coordenadas geográficas pero diferente temporalidad (por ejemplo, los conjuntos Valles Altos y Costa del Sur de Perú; Tabla 1) fueron agrupados o analizados por separado dependiendo de si se encontraron diferencias genéticas entre ellos a partir del AMOVA. En efecto, debido a que los grupos del Horizonte Medio (HM) y del período Intermedio Tardío (PITar) de la costa sur de Perú se diferenciaron, no pudieron ser agrupados en un solo grupo llamado "Costa Sur de Perú". Por lo tanto, se contó con dos matrices de distancias genéticas: en una de ellas se incluyó dentro del grupo "Costa Sur de Perú" a los individuos de todas las temporalidades menos a los del PITar, mientras que en la otra,

ese grupo incluyó individuos de todos los períodos exceptuando el HM (Tabla S3). Utilizando la latitud y la longitud, la matriz de distancias geográficas entre pares de grupos (Tabla S5) se calculó con las funciones *distm* y *distVincentyEllipsoid* (Vincenty 1975) disponibles en el paquete *geosphere* (Hijmans 2015) de R v. 3.0.3 (R Core Team 2014). La correlación entre las matrices de distancias genéticas y geográficas se evaluó mediante la prueba de Mantel (Mantel 1967) utilizando Infostat.

RESULTADOS

Los estadísticos de variabilidad genética indicaron que, en líneas generales, los grupos con mayor tamaño muestral tuvieron más haplotipos (*h*) y aquellos con alta diversidad haplotípica también presentaron elevada diversidad nucleotídica (Figuras 2 y S1; Tabla S6). Es importante destacar que la correlación hallada entre el tamaño muestral y el número de haplotipos puede explicarse por razones probabilísticas y es esperable, al igual que la no correlación entre los estadísticos de variabilidad (H_d y π) y el tamaño muestral (Tabla S7). Este hecho permite analizar los resultados de diversidad genética obtenidos para cada grupo poblacional independientemente de su tamaño muestral.

Entre los grupos poblacionales con mayor variabilidad genética se encontraron las Tierras Altas del

sur de Perú y Tiwanaku (Figura 2). Estos sitios están asociados a grandes centros ceremoniales o capitales estatales de los Imperios inca (520–414 años AP) y Tiwanaku (1450-800 años AP), respectivamente. Asimismo, los sitios incluidos en el norte de Chile y el sector sur de la Quebrada de Humahuaca (QH) presentaron valores relativamente altos de variabilidad genética (Figura 2).

En el extremo opuesto, dentro de los grupos con menor variabilidad, se encontraron el sitio Tompullo 2 y el sector norte de la QH, así como los sitios más tempranos de la costa sur de Perú.

Con respecto a la diferenciación genética, se observó un alto grado de estructuración considerando toda el área andina analizada ($p < 0,00001$; Tabla S8) e incluso se hallaron diferencias significativas entre pares de poblaciones dentro de una misma región (Figura 3). Por ejemplo, dentro del NOA, el sector norte de la QH se diferenció tanto del grupo sur como de Las Pirguas, si bien no se hallaron evidencias de diferenciación entre los grupos QH Sur, Las Pirguas y Valle Calchaquí (Figura 3).

Cabe destacar que tanto el norte de Chile como Tiwanaku no se diferenciaron entre sí, ni de ninguno de los grupos del NOA (a excepción de QH Norte, que difirió de Tiwanaku). Sin embargo, ambos presentaron diferencias con respecto a muchos grupos del actual territorio de Perú (Figura 3), aunque Tiwanaku se diferenció de un menor número

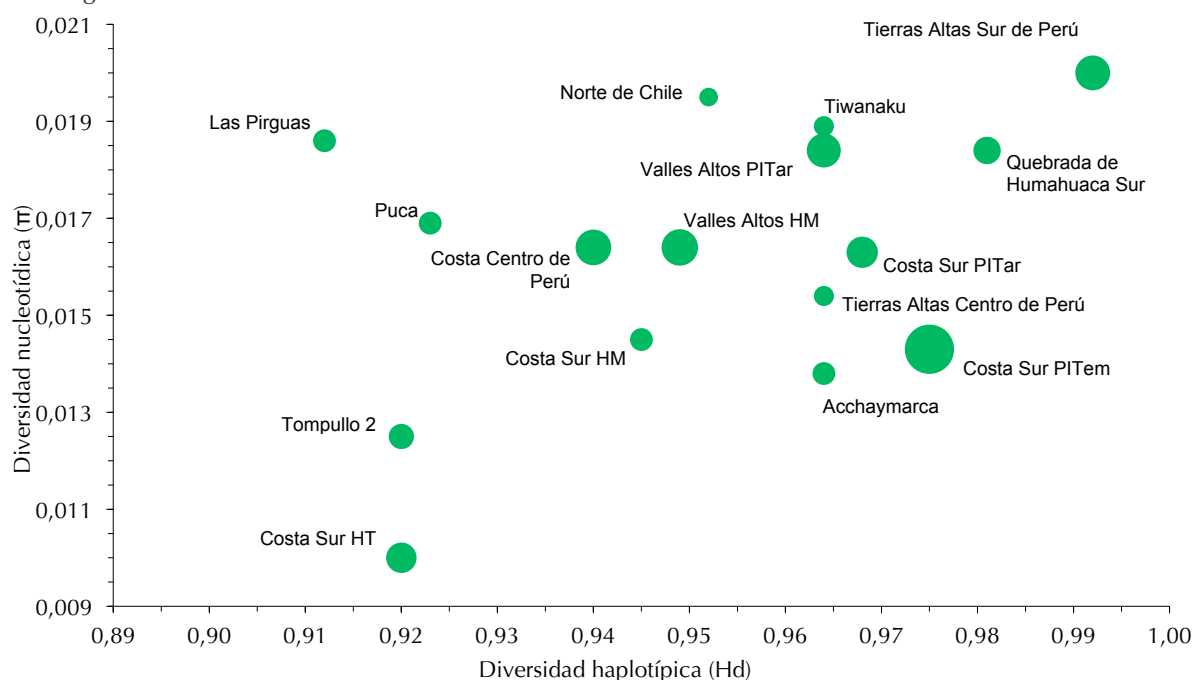


Figura 2. Diversidad nucleotídica (π) en función de la diversidad haplotípica (H_d) para cada grupo poblacional estudiado en el presente trabajo. El tamaño de los puntos es proporcional al número de haplotipos (*h*). Los grupos Quebrada de Humahuaca Norte y Valle Calchaquí no se muestran por presentar valores muy extremos y para facilitar la visualización (Figura S1). HM: Horizonte medio. PITar: Período Intermedio tardío. HT: Horizonte temprano. PITem: Período Intermedio temprano.

de poblaciones (Figura 3).

En líneas generales, la mayoría de los grupos localizados en el actual Perú se diferenciaron entre sí (Figura 3). Cabe destacar que en la costa sur del actual Perú se hallaron diferencias entre grupos muy cercanos pertenecientes a distintas temporalidades (Fehren-Schmitz *et al.* 2014) (Figura 3).

Las poblaciones más diferenciadas del resto fueron Tompullo 2, costa sur de Perú del Horizonte temprano (HT) y costa sur de Perú del período Intermedio temprano (PITem), seguidos de QH Norte y Las Pirguas (Figura 3). En el extremo opuesto se encontraron los grupos QH Sur, Valle Calchaquí y Tiwanaku (Figura 3). La cantidad de poblaciones de las cuales se diferenció un determinado grupo se correlacionó negativamente con su diversidad nucleotídica ($r = -0,714$; $p = 0,00087$). Es decir que, en líneas generales, los grupos que más se diferenciaron del resto presentaron valores más bajos de

diversidad genética, y viceversa (Figura 4).

Finalmente, no se hallaron evidencias de una relación entre las distancias genéticas y geográficas de los grupos poblacionales estudiados. Ninguna de las dos matrices de distancias genéticas (generadas para analizar por separado a las poblaciones de la costa sur de Perú HM y PITar) se correlacionó significativamente con la matriz de distancias geográficas ($p = 0,08$ y $p = 0,07$). Además, presentaron coeficientes de correlación lineal muy bajos (0,187 y 0,215).

DISCUSIÓN

En este trabajo se estudió la variabilidad genética de poblaciones humanas que habitaron el Área Centrosur Andina en tiempos prehispánicos a partir del análisis de secuencias de la RHVI del

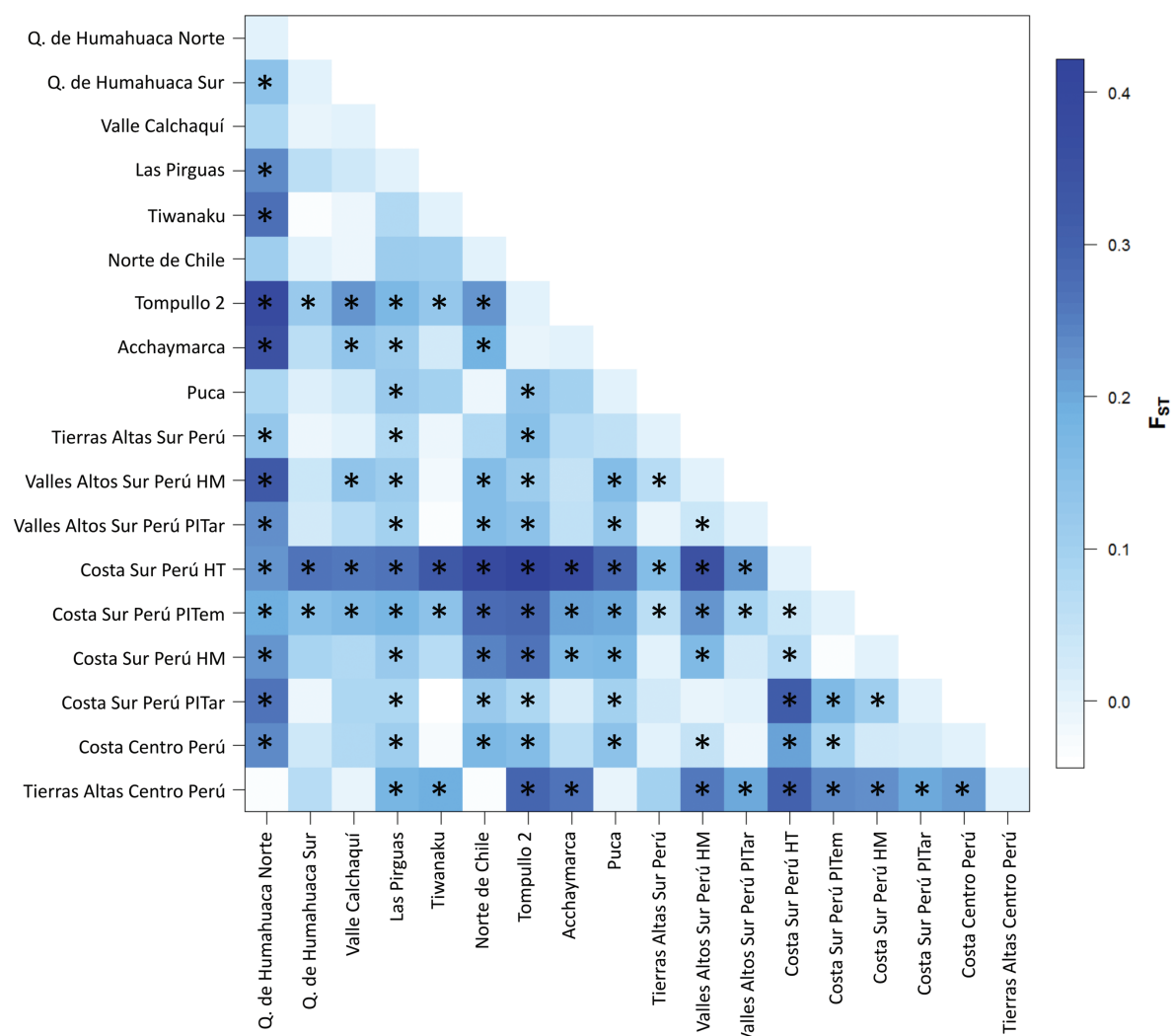


Figura 3. Comparaciones de a pares (F_{ST}) entre los grupos poblacionales prehispánicos estudiados en el presente trabajo. * $p < 0,05$. HM: Horizonte medio. PITar: Período Intermedio tardío. HT: Horizonte temprano. PITem: Período Intermedio temprano.

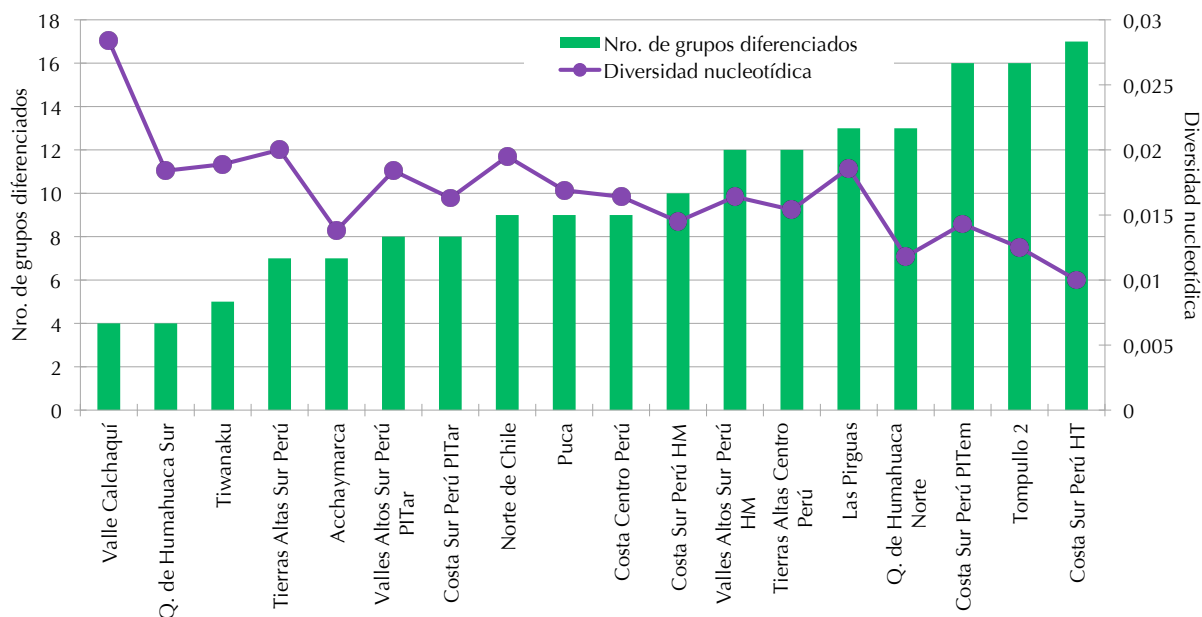


Figura 4. Cantidad de poblaciones de las cuales se diferencia (eje de la izquierda) y diversidad nucleotídica (eje de la derecha) de cada grupo poblacional analizado en el presente trabajo. HM: Horizonte medio. PITar: Período Intermedio tardío. HT: Horizonte temprano. PITem: Período Intermedio temprano.

ADNmt, teniendo como hipótesis que la conexión entre diversas regiones por medio de relaciones de intercambio habría favorecido el flujo génico entre ellas. Bajo esta hipótesis general, las diferencias en los niveles hallados de diversidad y diferenciación genética entre las poblaciones estudiadas pueden explicarse por distintas causas.

En primer lugar, con respecto al factor temporal, se observó una tendencia a que las poblaciones más antiguas presentaran menos variabilidad que las tardías y se encontraran más diferenciadas del resto, como era esperable. Por ejemplo, la costa sur de Perú (períodos Intermedio temprano y Horizonte temprano, entre 2790 y 1310 años AP) podría incluir sitios de pequeña envergadura y que posiblemente habrían estado más aislados. Es decir que, en los momentos más tempranos, las poblaciones habrían tenido menor movilidad entre diferentes regiones y, por consiguiente, escaso flujo génico, al menos en comparación con períodos posteriores. Es importante destacar que la costa sur de Perú representa una de las muestras más numerosas en su conjunto, por lo que esta interpretación no estaría afectada por el tamaño muestral. En el NOA, si bien las relaciones interregionales se evidencian desde tiempos tempranos (e.g., Aschero 1984; Fernández Distel 1986; Yacobaccio 2012), es en el PDR cuando se despliega un importante tráfico de bienes, mediante, por ejemplo, las caravanas de llamas (Nielsen 2001). Este incremento en el contacto entre poblaciones distantes podría

haber aumentado el flujo génico. Puede pensarse entonces que las sociedades agroalfareras tempranas poseían una baja densidad demográfica, una mayor probabilidad de estar bajo los efectos de la deriva génica y menores niveles de flujo génico entre regiones distantes, lo cual se vería reflejado en los bajos niveles de diversidad genética y altos de diferenciación hallados en relación con los grupos más tardíos (Figura 4).

Otros estudios han asociado el factor temporal a la composición genética de los grupos prehispánicos. Por ejemplo, Fehren-Schmitz *et al.* (2014) registraron cambios en el flujo génico mantenido a lo largo del tiempo entre regiones cercanas debidos a fluctuaciones climáticas que afectarían la disponibilidad de recursos. Además, la estructura genética de algunos grupos andinos se habría modificado luego de la conformación del Imperio inca (Russo *et al.* 2018).

Sin embargo, existen excepciones a este patrón general. Por ejemplo, es necesaria otra explicación para la menor variabilidad hallada en el sector norte de la QH, con ocupaciones durante el PDR. En este caso, podría pensarse que la ubicación del asentamiento Los Amarillos (de donde proviene la mayoría de los individuos de este grupo), a 6 km aproximadamente de la quebrada troncal (Figura S2), pudo haber provocado una disminución en su capacidad de mantener relaciones interpoblacionales, principalmente en comparación con los grupos localizados a lo largo de la principal ruta de acceso

y comercio de la región. En este sentido, sería importante realizar estudios moleculares en otros sitios ubicados en las quebradas laterales (Figura S2).

Por otro lado, respecto del factor geográfico, es importante destacar el rol de las interacciones interregionales en relación con los procesos migratorios. En líneas generales, los resultados hallados en este trabajo son consistentes con la existencia de flujo génico entre las poblaciones del NOA analizadas, puesto que no se encontró diferenciación entre la mayoría de ellas (Figura 3). Asimismo, no se hallaron evidencias de diferenciación entre el NOA y los actuales territorios de Bolivia y norte de Chile (Figura 3). Estos resultados indican una posible vinculación genética entre estas poblaciones que puede deberse a diversos motivos no necesariamente excluyentes. Es posible que los grupos prehispánicos de los actuales territorios del NOA, norte de Chile y Bolivia (zona andina) hayan tenido un origen poblacional común, lo cual se vería reflejado en la existencia de un acervo génico compartido y, por lo tanto, en la falta de diferenciación genética entre ellos. Sin embargo, el tiempo transcurrido desde el poblamiento inicial de estas regiones a partir de un sustrato común pudo haber generado diferencias. En efecto, en este trabajo se observó, en general, una diferenciación entre las poblaciones andinas tempranas y tardías, que coincide con otras evidencias de cambios temporales mencionadas con anterioridad. Teniendo en cuenta esto, es probable que las relaciones que mantuvieron las poblaciones prehispánicas del actual NOA, norte de Chile y Bolivia, conocidas desde la arqueología gracias a los mecanismos de intercambio de bienes (Nielsen 2003), hayan involucrado también flujo génico.

A pesar de que para estas poblaciones de regiones cercanas, como los territorios del NOA, norte de Chile y Bolivia, no se encontró diferenciación genética, no fue posible definir un patrón claro de distancia genética que se asociara con la distribución geográfica de los grupos a lo largo del Área Centrosur Andina. Es decir que no se hallaron evidencias de correlación entre la diferenciación genética y la distancia geográfica entre los grupos estudiados. Esto puede deberse a que algunas poblaciones muy distanciadas no presentaron diferencias (por ejemplo, QH Sur y varios grupos de Perú), mientras que otras muy próximas, sí (como Puca y Tompullo 2, los sitios más cercanos del conjunto analizado, que se encuentran a escasos 19 km

(Figuras 1 y 3). Idealmente, se espera que, a medida que aumenta la distancia geográfica, se incremente también la diferenciación genética entre las poblaciones. En el marco de la genética de poblaciones, este efecto es conocido como aislamiento por distancia (Wright 1943). El hecho de que los grupos humanos analizados en este trabajo se alejen de este modelo podría explicarse por diversos factores.

Por ejemplo, podría pensarse que algunos asentamientos prehispánicos diferían en cuanto a su variabilidad genética debido a niveles de endogamia variables, relacionados con pautas socioculturales, políticas y/o económicas que habrían determinado su grado de vinculación con otros. Por ejemplo, de acuerdo con Baca *et al.* (2014), el sitio Tompullo 2 (siglos XV y XVI) habría sido habitado por un pequeño grupo de pastores posiblemente trasladados a esa región como *mitmaqkunas* o *mitimaes*, práctica habitual durante el Imperio incaico (e.g., Williams 2000). En este caso, la escasa variabilidad observada se explicaría como una consecuencia de que dicho grupo permaneció relativamente aislado y durante un breve período en ese lugar, lo que habría dificultado el contacto con poblaciones vecinas.

En el extremo opuesto, la mayor variabilidad y el menor grado de diferenciación con otras poblaciones pueden explicarse por procesos vinculados también a los patrones demográficos y la organización social de cada asentamiento. Por un lado, los grupos Valle Calchaquí y QH Sur incluyeron sitios del PDR, como algunos pucarás y El Tero (Tabla 1), donde se habría concentrado gran cantidad de población. En efecto, los lugares con alta densidad demográfica habrían aumentado durante el PDR como consecuencia de un abandono de pequeñas comunidades y aglutinamiento alrededor de grandes asentamientos (Nielsen 2001). Este proceso de concentración habría implicado un aumento del tamaño poblacional en cada sitio, lo que habría incrementado, por consiguiente, la diversidad y variabilidad genética, sobre todo suponiendo que las poblaciones del período anterior eran más pequeñas, más homogéneas internamente y poseían menor flujo génico entre grupos, incluso dentro de una misma región.

Por otro lado, mayores niveles de variabilidad y menor diferenciación también se hallaron en sitios correspondientes a las capitales de dos Estados consolidados como fueron Tiwanaku (1450-800 años AP) y el Imperio incaico (520-414 años AP). Estos asentamientos, además de poseer gran densidad poblacional, constituían grandes centros receptores

de migrantes que habrían aportado diversidad al acervo génico.

En el caso del Estado Tiwanaku (1450-800 años AP), se establecieron colonias compuestas por individuos de diversas regiones, con lo que se conformaron asentamientos con diferentes grupos sociales y étnicos (Janusek 2004). A su vez, la capital imperial constituía un centro ceremonial y de peregrinación desde diferentes regiones controladas por Tiwanaku (Smith y Schreiber 2006). La alta variabilidad genética y la baja diferenciación registradas para este sitio (Figuras 2, 3 y 4) se explicarían entonces como consecuencia de la existencia de espacios donde convivían distintas comunidades.

Por su parte, las prácticas imperiales incaicas también implicaron un aumento en la movilidad de las poblaciones y, con esto, una reconfiguración de las relaciones sociales. Dentro del Tawantinsuyu, el traslado de poblaciones formó parte del proceso de conquista e implicó la relocalización de grupos en otras regiones para cumplir con diversas tareas bajo los sistemas de *mitmaqunas*, *yanakunas* (Williams 2000; Moseley 2008) y mitas (Acuto 2012). Además, es importante considerar que, bajo este Imperio, algunos asentamientos constituyeron centros ceremoniales. Por ejemplo, Acchaymarca (ocupado entre los siglos XI y XVI) (Baca *et al.* 2014) habría sido un lugar de peregrinaje desde diferentes regiones, y habría representado un espacio multiétnico. Consistente con esto, este sitio fue uno de los menos diferenciados del resto (Figuras 3 y 4), y su diversidad haplotípica (o de linajes) se encontró entre los valores más altos (Figura 2 y Tabla S6), lo cual confirma hallazgos anteriores (Baca *et al.* 2014).

En síntesis, el auge y la caída de Estados e Imperios ocurridos durante el último milenio en la región surandina dio lugar a intensos movimientos poblacionales que habrían afectado la composición genética de diversos grupos. Asimismo, el hecho de que los grupos humanos analizados en este trabajo se alejen del modelo esperado de aislamiento por distancia refuerza la idea de que los patrones de flujo génico y diferenciación habrían estado también bajo la influencia de otro tipo de factores. En particular, sumado a la temporalidad, el grado de aislamiento o "apertura" (recepción de migrantes) de un determinado grupo o comunidad habría estado altamente influenciado por componentes socioculturales, políticos y económicos.

CONCLUSIONES

En las poblaciones prehispánicas andinas se han registrado interacciones y procesos migratorios entre diferentes comunidades a partir de distintas líneas de evidencias, como arqueológicas (e.g., Nielsen 2001, 2003; Janusek 2004; Yacobaccio 2012), bioarqueológicas (e.g., Blom *et al.* 2004) y métodos químicos (e.g., Tung y Knudson 2011). En el presente trabajo se evaluó la evidencia genética como otra fuente valiosa de información para aportar a la discusión.

Al analizar secuencias de ADNmt en poblaciones del Área Centrosur Andina correspondientes a distintas temporalidades, se halló que diversos aspectos socioculturales habrían influenciado la estructuración genética, la distribución de la variabilidad y las relaciones que se establecieron entre grupos.

En primer lugar, la temporalidad sería un factor importante a tener en cuenta al analizar la diferenciación genética entre poblaciones prehispánicas. En este trabajo se registraron diferencias entre los grupos más antiguos, que además poseían menos variabilidad, y los de periodos posteriores.

Por otro lado, al estudiar grupos humanos, la distancia geográfica no es el único factor que puede determinar las interacciones y el flujo génico. En efecto, se observó que los grupos más alejados geográficamente no fueron necesariamente los más diferenciados, y que algunas comunidades muy cercanas no habrían mantenido flujo génico. Esto concuerda con una prevalencia de factores socioculturales, políticos y económicos en el establecimiento de vínculos entre las poblaciones humanas prehispánicas. Tanto el flujo génico como otros tipos de relaciones entre grupos andinos de diferentes regiones pudieron estar determinados por la disponibilidad de recursos, por ejemplo, y ser relativamente independientes de la distancia geográfica.

Además, la diversidad genética también se halló relacionada con características sociopolíticas. Por ejemplo, aquellos sitios que fueron centros ceremoniales o capitales de Estados, con alta influencia de migrantes de distintas regiones, presentaron mayores niveles de variabilidad. En contraposición, una menor diversidad genética se encontró en asentamientos de menor envergadura y relativamente más aislados o con menor flujo génico con otras poblaciones.

Finalmente, se destaca la importancia de incorporar a estos estudios otro tipo de marcadores moleculares, como los autosómicos. Su análisis permitiría, entre otras cosas, obtener información acerca de las relaciones de parentesco genético entre individuos (e.g., Russo *et al.* 2016; Mendisco *et al.* 2018). Evaluar la importancia del parentesco en la organización social andina resulta relevante porque, por ejemplo, las pautas que definen las uniones entre individuos pueden influenciar la diversidad genética poblacional (Guillot *et al.* 2015). Además, los marcadores autosómicos permiten analizar los patrones de migración diferencial entre hombres y mujeres (e.g., Baca *et al.* 2014), relacionados con los sistemas de residencia y la movilidad. En tal sentido, los datos genéticos podrían profundizar los conocimientos sobre fenómenos como el intercambio y las situaciones de conflicto, y su relación con los mecanismos de flujo génico.

Agradecimientos

Los autores deseamos agradecer a los revisores anónimos, cuyas sugerencias ayudaron a mejorar sustancialmente el manuscrito. El presente trabajo se llevó a cabo gracias a una beca doctoral cofinanciada por CONICET y Universidad Maimónides. Agradecemos además el apoyo financiero de ANPCyT (PICT 2014-3012), UBACYT (20020150200233BA-2016), Fundación Científica Felipe Fiorellino y Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

REFERENCIAS CITADAS

- Acuto, F.
2012 Landscapes of Inequality, Spectacle and Control: Inka Social Order in Provincial Contexts. *Revista Chilena de Antropología* 25: 9-64. doi: 10.5354/0719-1472.2012.20256
- Aschero, C.
1984 El sitio ICc-4: Un asentamiento precerámico en la Quebrada de Inca Cueva (Jujuy, Argentina). *Estudios Atacameños* 7: 62-72. doi: 10.22199/S07181043.1984.0007.00006
- Baca, M., K. Doan, M. Sobczyk, A. Stankovic y P. Węgleński
2012 Ancient DNA reveals kinship burial patterns of a pre-Columbian Andean community. *BMC Genetics* 13 (1): 30. doi: 10.1186/1471-2156-13-30
- Baca, M., M. Molak, M. Sobczyk, P. Węgleński y A. Stankovic
2014 Locals, resettlers, and pilgrims: a genetic portrait of three pre-Columbian Andean populations. *American Journal of Physical Anthropology* 154 (3): 402-412. doi: 10.1002/ajpa.22524
- Blom, D. E.
2005. Embodying borders: human body modification and diversity in Tiwanaku society. *Journal of Anthropological Archaeology* 24 (1): 1-24. doi: 10.1016/j.jaa.2004.10.001
- Blom, D. E., M. C. Lozada Cerna y B. Hallgrimson
2004 Diversidad interna en Tiwanaku y Chiribaya: estructuras sociopolíticas serranas y costeras. En *Tiwanaku: Aproximaciones a sus contextos históricos y sociales*, compilado por M. A. Rivera y A. L. Kolata, pp. 165-177. Editorial Universidad Bolivariana, Santiago de Chile.
- Carnese, F., F. Mendisco, C. Keyser, C. B. Dejean, J. M. Dugoujon, C. M. Bravi, B. Ludes y E. Crubézy
2010 Paleogenetical study of pre-Columbian samples from Pampa Grande (Salta, Argentina). *American Journal of Physical Anthropology* 141 (3): 452-462. doi: 10.1002/ajpa.21165
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada y C. W. Robledo
2015 InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Excoffier, L. y H. E. L. Lischer
2010 Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10 (3): 564-567. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- Fehren-Schmitz, L., M. Reindel, E. Tomasto Cagigao, S. Hummel y B. Herrmann
2010 Pre-Columbian population dynamics in coastal southern Peru: A diachronic investigation of mtDNA patterns in the Palpa region by ancient DNA analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 141 (2): 208-221. doi: 10.1002/ajpa.21135
- Fehren-Schmitz, L., O. Warnberg, M. Reindel, V. Seidenberg, E. Tomasto-Cagigao, J. Isla-Cuadrado, S. Hummel y B. Herrmann
2011 Diachronic investigations of mitochondrial and Y-chromosomal genetic markers in pre-Columbian Andean highlanders from south Peru. *Annals of Human Genetics* 75 (2): 266-283. doi: 10.1111/j.1469-1809.2010.00620.x

- Fehren-Schmitz, L., W. Haak, B. Mächtle, F. Masch, B. Llamas, E. Tomasto Cagigao, V. Sossna, K. Schitteck, J. Isla Cuadrado, B. Eitel y M. Reindel
2014 Climate change underlies global demographic, genetic, and cultural transitions in pre-Columbian southern Peru. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 201403466. doi: 10.1073/pnas.1403466111
- Fehren-Schmitz, L., B. Llamas, S. Lindauer, E. Tomasto-Cagigao, S. Kuzminsky, N. Rohland, F. R. Santos, P. Kaulicke, G. Valverde, S. M. Richards, S. Nordenfelt, V. Seidenberg, S. Mallick, A. Cooper, D. Reich y W. Haak
2015. A Re-Appraisal of the Early Andean Human Remains from Lauricocha in Peru. *PLoS One* 10 (6): e0127141. doi: 10.1371/journal.pone.0127141
- Fernández Distel, A.
1986 Las cuevas de Huachichocana, su posición dentro del precerámico con agricultura incipiente del Noroeste Argentino. *Beiträge zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie* 8: 353-430.
- Goldstein, P. S. y B. Owen
2001 Tiwanaku en Moquegua: las colonias altiplánicas. *Boletín de Arqueología, Pontificia Universidad Católica del Perú* 5: 139-168.
- Guillot, E. G., M. L. Hazelton, T. M. Karafet, J. S. Lansing, H. Sudoyo y M. P. Cox
2015 Relaxed observance of traditional marriage rules allows social connectivity without loss of genetic diversity. *Molecular Biology and Evolution* 32 (9): 2254-2262. doi: 10.1093/molbev/msv102
- Hijmans, R. J.
2015 geosphere: Spherical Trigonometry. R package version 1.3-13. <http://CRAN.R-project.org/package=geosphere>
- Janusek, J. W.
2004 Tiwanaku and Its Precursors: Recent Research and Emerging Perspectives. *Journal of Archaeological Research* 12 (2): 121-183. doi: 10.1023/B:JARE.0000023711.96664.1b
- Jobling, M. A.
2012 The impact of recent events on human genetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 367 (1590): 793-799. doi: 10.1098/rstb.2011.0297
- 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 Physical Anthropology* 140 (1): 80-91. doi: 10.1002/ajpa.21037
- Llagostera, A.
2010 Retomando los límites y las limitaciones del "archipiélago vertical". *Chungara (Arica)* 42 (1): 283-295. doi: 10.4067/S0717-73562010000100036
- Librado, P. y J. Rozas
2009 DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452. doi: 10.1093/bioinformatics/btp187
- Llamas, B., L. Fehren-Schmitz, G. Valverde, J. Soubrier, S. Mallick, N. Rohland, S. Nordenfelt, C. Valdiosera, S. M. Richards, A. Rohrlach, M. I. Romero, I. F. Espinoza, E. T. Cagigao, L. W. Jiménez, K. Makowski, I. S. Reyna, J. M. Lory, J. A. Torrez, M. A. Rivera, R. L. Burger, M. C. Ceruti, J. Reinhard, R. S. Wells, G. Politis, C. M. Santoro, V. G. Standen, C. Smith, D. Reich, S. Y. Ho, A. Cooper y W. Haak
2016 Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. *Science Advances* 2 (4): e1501385. doi: 10.1126/sciadv.1501385
- Luciani, S., G. Fornaciari, O. Rickards, C. Martínez Labraga y F. Rollo
2006 Molecular characterization of a pre-columbian mummy and in situ coprolite. *American Journal of Physical Anthropology* 129 (4): 620-629. doi: 10.1002/ajpa.20314
- Mantel, N. A.
1967 The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27 (2 part 1): 209-220.
- Manzanilla, L.
2007 Comentarios finales: el estudio de la complejidad, las identidades y las interacciones. Una propuesta metodológica. En *Sociedades precolombinas surandinas: temporalidad, interacción y dinámica cultural del NOA en el ámbito de los Andes Centro-Sur*, editado por V. I. Williams, B. N. Ventura, A. B. M. Callegari y H. D. Yacobaccio, pp. 393-418. Taller Internacional de Arqueología del NOA y Andes Centro Sur, Buenos Aires.
- Martel, A.
2014 Aguas Calientes. Evidencias directas de tráfico caravanero entre la Puna meridional y el valle Calchaquí. *Estudios Sociales del NOA: nueva serie* 13: 103-124.
- Mendisco, F., C. Keyser, C. Hollard, V. Seldes, A. Nielsen, E. Crubézy y B. Ludes
2011 Application of the iPLEX™ Gold SNP genotyping method to the analysis of Amerindian ancient DNA samples: benefits for ancient population-based studies. *Electrophoresis* 32 (3-4): 386-393. doi: 10.1002/elps.201000483

- Mendisco, F., C. Keyser, V. Seldes, C. Rivolta, P. Mercolli, P. Cruz, A. E. Nielsen, E. Crubezy y B. Ludes
2014 Genetic diversity of a late prehispanic group of the Quebrada de Humahuaca, Northwestern Argentina. *Annals of Human Genetics* 78 (5): 367-380. doi: 10.1111/ahg.12075
- Mendisco, F., C. Keyser, V. Seldes, A. E. Nielsen, M. G. Russo, E. Crubézy y B. Ludes
2018 An insight into the burial practices of the late pre-Hispanic Los Amarillos community (northwestern Argentina) through the study of ancient DNA. *Journal of Archaeological Science* 91: 12-19. doi: 10.1016/j.jas.2018.01.005
- Moseley, M.
2008 *The Incas and their Ancestors: The Archaeology of Peru. Revised Edition*. Thames & Hudson, Londres.
- Nei, M.
1987 *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, Nueva York.
- Nei, M. y W. H. Li
1979 Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 76 (10): 5269-5273. doi: 10.1073/pnas.76.10.5269
- Nielsen, A. E.
2000 Andean Caravans: an ethnoarchaeology. Tesis Doctoral inédita. Department of Anthropology, The University of Arizona, Tucson.
2001 Evolución social en Quebrada de Humahuaca (AD 700-1536). En *Historia argentina prehispánica*, t. 1, editado por E. Berberían y A. E. Nielsen, pp. 171-264. Brujas, Córdoba.
2003 Por las rutas del Zenta: evidencias directas del tráfico prehispánico entre Humahuaca y las Yungas. En *La mitad verde del mundo andino. Investigaciones arqueológicas en la vertiente oriental de los Andes y las tierras bajas de Bolivia y Argentina*, editado por B. Ventura y G. Ortiz, pp. 261-284. EdiUnju, Jujuy.
- Olivera, D.
2001 Sociedades agropastoriles tempranas: el Formativo Inferior del Noroeste Argentino. En *Historia Argentina Prehispánica*, t. 1, editado por E. Berberian y A. Nielsen, pp. 83-127. Brujas, Córdoba.
- R Core Team
2014 R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Raghavan, M., M. Steinrücken, K. Harris, S. Schiffels, S. Rasmussen, M. DeGiorgio, A. Albrechtsen, C. Valdiosera, M. C. Ávila-Arcos, A. S. Malaspinas, A. Eriksson, I. Moltke, M. Metspalu, J. R. Homburger, J. Wall, O. E. Cornejo, J. V. Moreno-Mayar, T. S. Korneliusson, T. Pierre, M. Rasmussen, P. F. Campos, P. de Barros Damgaard, M. E. Allentoft, J. Lindo, E. Metspalu, R. Rodríguez-Varela, J. Mansilla, C. Henrickson, A. Seguin-Orlando, H. Malmström, T. Stafford Jr., S. S. Shringarpure, A. Moreno-Estrada, M. Karmin, K. Tambets, A. Bergström, Y. Xue, V. Warmuth, A. D. Friend, J. Singarayer, P. Valdes, F. Balloux, I. Lebreiro, J. L. Vera, H. Rangel-Villalobos, D. Pettener, D. Luiselli, L. G. Davis, E. Heyer, C. P. E. Zollikofer, M. S. Ponce de León, C. I. Smith, V. Grimes, K. A. Pike, M. Deal, B. T. Fuller, B. Arriaza, V. Standen, M. F. Luz, F. Ricaut, N. Guidon, L. Osipova, M. I. Voevoda, O. L. Posukh, O. Balanovsky, M. Lavryashina, Y. Bogunov, E. Khusnutdinova, M. Gubina, E. Balanovska, S. Fedorova, S. Litvinov, B. Malyarchuk, M. Derenko, M. J. Mosher, D. Archer, J. Cybulski, B. Petzelt, J. Mitchell, R. Worl, P. J. Norman, P. Parham, B. M. Kemp, T. Kivisild, C. Tyler-Smith, M. S. Sandhu, M. Crawford, R. Villems, D. Glenn Smith, M. R. Waters, T. Goebel, J. R. Johnson, R. S. Malhi, M. Jakobsson, D. J. Meltzer, A. Manica, R. Durbin, C. D. Bustamante, Y. S. Song, R. Nielsen y E. Willerslev
2015 Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. *Science* 349 (6250): aab3884. doi: 10.1126/science.aab3884
- Russo, M. G.
2016 Análisis genéticos aplicados al estudio de la dinámica de poblaciones humanas prehispánicas del Noroeste Argentino. Tesis Doctoral inédita. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Russo, M. G., F. Mendisco, S. Avena, C. B. Dejean y V. Seldes
2016 Pre-Hispanic Mortuary Practices in Quebrada de Humahuaca (North-western Argentina): Genetic Relatedness among Individuals Buried in the Same Grave. *Annals of Human Genetics* 80 (4): 210-220. doi: 10.1111/ahg.12159
- Russo, M. G., M. S. Gheggi, S. A. Avena, C. B. Dejean y M. B. Cremonte
2017 Linajes mitocondriales en muestras de Esquina de Huajra (Jujuy, Argentina). Aportes al estudio de la ocupación Incaica en la región y la procedencia de sus habitantes. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 19 (1): 15. doi: 10.17139/raab.19.1.15
- Russo, M. G., F. Mendisco, S. A. Avena, C. M. Crespo, V. Arencibia, C. B. Dejean y V. Seldes
2018 Ancient DNA reveals temporal population structure within the Southcentral Andes Area. *American Journal of Physical Anthropology* 166 (4): 851-860. doi: 10.1002/ajpa.23475

- Schwarz, G.
1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics* 6 (2): 461-464. doi: 10.1214/aos/1176344136
- Smith, M. E. y K. J. Schreiber
2006 NewWorld States and Empires: Politics, Religion, and Urbanism. *Journal of Archaeological Research* 14 (1): 1-52. doi: 10.1007/s10814-005-9000-1
- Tamura, K. y M. Nei
1993 Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10 (3): 512-526. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023
- Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski y S. Kumar
2013 MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30 (12): 2725-2729. doi: 10.1093/molbev/mst197
- Tung, T. A. y K. J. Knudson
2008 Social identities and geographical origins of Wari trophy heads from Conchopata, Peru. *Current Anthropology* 49 (5): 915-925. doi: 10.1086/591318
2011 Identifying locals, migrants, and captives in the Wari Heartland: A bioarchaeological and biogeochemical study of human remains from Conchopata, Peru. *Journal of Anthropological Archaeology* 30 (3): 247-261. doi: 10.1016/j.jaa.2011.06.005
- Varela, H. H., J. A. Cocilovo, M. L. Fuchs y T. G. O'Brien
2014 Coastal, valley, and oasis interaction: impact on the evolution of ancient populations in the South Central Andes. *American Journal of Physical Anthropology* 155 (4): 591-599. doi: 10.1002/ajpa.22614
- Vincenty, T.
1975 Direct and inverse solutions of geodesics on the ellipsoid with application of nested equations. *Survey Review* 23 (176): 88-93. doi: 10.1179/sr.1975.23.176.88
- Williams, V.
2000 El imperio Inka en la provincia de Catamarca. *Intersecciones en Antropología* 1 (1): 55-78.
- Wright, S.
1943 Isolation by distance. *Genetics* 28 (2): 114-138.
- Yacobaccio, H. D.
2012 Intercambio y caravanas de llamas en el sur andino (3000-1000 AP). *Comechingonia* 16 (1): 31-51.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla S1. Estadísticos de variabilidad genética estimados a partir de la RHVI para el grupo Norte de Chile incluyendo y excluyendo al individuo del período Arcaico.

Grupo Poblacional	n	h	Hd (s)	π (s)
Norte de Chile	7	6	0,952 (0,096)	0,0195 (0,0031)
Norte de Chile sin individuo Arcaico	6	5	0,933 (0,122)	0,0209 (0,0036)

n: tamaño muestral. h: número de haplotipos. Hd: diversidad haplotípica. π : diversidad nucleotídica. s: desvío estándar.

Tabla S2. Comparaciones de a pares (F_{ST} y p) entre las poblaciones estudiadas y el grupo Norte de Chile incluyendo y excluyendo al individuo del período Arcaico.

Grupo Poblacional	F_{ST}		p	
	Norte de Chile	Norte de Chile sin Arcaico	Norte de Chile	Norte de Chile sin Arcaico
Q. de Humahuaca Norte	0,1061	0,1622	0,0801	0,0625
Q. de Humahuaca Sur	0,0056	-0,0124	0,3135	0,3682
Valle Calchaquí	-0,0103	-0,0209	0,4170	0,4590
Las Pirguas	0,1088	0,0819	0,0928	0,1777
Tiwanaku	0,1030	0,0691	0,0889	0,1904
Tompullo 2	0,2180	0,1843	0,0078	0,0117
Acchaymarca	0,1847	0,1454	0,0332	0,0557
Puca	-0,0101	-0,0068	0,3565	0,3594
Tierras Altas Sur Perú	0,0791	0,0732	0,0918	0,1514
Valles Altos Sur Perú HM	0,1535	0,1139	0,0176	0,0498
Valles Altos Sur Perú PITar	0,1563	0,1376	0,0225	0,0430
Costa Sur Perú HT	0,3814	0,4095	<0,0001	<0,0001
Costa Sur Perú PITem	0,2811	0,2943	0,0010	<0,0001
Costa Sur Perú HM	0,2449	0,2466	<0,0001	0,0088
Costa Sur Perú PITar	0,1184	0,0867	0,0469	0,0996
Costa Centro Perú	0,1734	0,1566	0,0166	0,0342
Tierras Altas Centro Perú	-0,0320	0,0051	0,4063	0,3604

HM: Horizonte Medio. PITar: Período Intermedio Tardío. HT: Horizonte Temprano. PITem: Período Intermedio Temprano.

Tabla S3. Distancias genéticas (número promedio de sustituciones por sitio) obtenidas para los grupos poblacionales analizados.

	Quebrada de Humahuaca Sur	Quebrada de Humahuaca Norte	Valle Calchaquí	Tompullo 2	Acchaymarca	Puca	Costa Sur de Perú	Valles Altos Sur de Perú	Tierras Altas Sur de Perú	Las Pirguas	Tierras Altas Centro de Perú	Costa Centro de Perú	Tiwanaku	Norte de Chile
Quebrada de Humahuaca Sur	0	0,0199	0,0268	0,0199	0,0197	0,0205	0,0198	0,0211	0,0219	0,0226	0,0208	0,0208	0,0210	0,0219
Quebrada de Humahuaca Norte	0,0199	0	0,0245	0,0227	0,0225	0,0179	0,0221	0,0237	0,0209	0,0229	0,0148	0,0219	0,0235	0,0194
Valle Calchaquí	0,0268	0,0245	0	0,0281	0,0277	0,0269	0,0274	0,0285	0,0280	0,0277	0,0254	0,0275	0,0274	0,0280
Tompullo2	0,0199	0,0227	0,0281	0	0,0149	0,0193	0,0178	0,0194	0,0218	0,0210	0,0221	0,0200	0,0199	0,0223
Acchaymarca	0,0197	0,0225	0,0277	0,0149	0	0,0197	0,0176	0,0188	0,0209	0,0209	0,0227	0,0189	0,0191	0,0231
Puca	0,0205	0,0179	0,0269	0,0193	0,0197	0	0,0211	0,0229	0,0224	0,0231	0,0184	0,0225	0,0229	0,0206
Costa Sur de Perú (HM/PITar)*	0,0208	0,0188	0,0265	0,0209	0,0193	0,0217	0	0,0192	0,0213	0,0218	0,0229	0,0194	0,0194	0,0231
Valles Altos Sur de Perú	0,0197	0,0237	0,0285	0,0194	0,0188	0,0229	0,0204	0	0,0219	0,0235	0,0247	0,0200	0,0210	0,0259
Tierras Altas Sur de Perú	0,0219	0,0209	0,0280	0,0218	0,0209	0,0224	0,0198	0,0219	0	0,0240	0,0228	0,0210	0,0221	0,0248
Las Pirguas	0,0226	0,0229	0,0277	0,0210	0,0209	0,0231	0,0216	0,0235	0,0240	0	0,0238	0,0225	0,0233	0,0245
Tierras Altas Centro de Perú	0,0208	0,0148	0,0254	0,0221	0,0227	0,0184	0,0220	0,0247	0,0228	0,0238	0	0,0238	0,0244	0,0192
Costa Centro de Perú	0,0208	0,0219	0,0275	0,0200	0,0189	0,0225	0,0184	0,0200	0,0210	0,0225	0,0238	0	0,0200	0,0250
Tiwanaku	0,0210	0,0235	0,0274	0,0199	0,0191	0,0229	0,0205	0,0210	0,0221	0,0233	0,0244	0,0200	0	0,0249
Norte de Chile	0,0219	0,0194	0,0280	0,0223	0,0231	0,0206	0,0255	0,0259	0,0248	0,0245	0,0192	0,0250	0,0249	0

*Por debajo de la diagonal las comparaciones incluyen al grupo HM (Horizonte Medio) pero no a los individuos del PITar (Período Intermedio Tardío), por encima de la diagonal las comparaciones incluyen al grupo PITar pero no a los individuos del HM.

Tabla S4. Coordenadas geográficas de los grupos poblacionales analizados.

Grupo poblacional	Latitud	Longitud
Quebrada de Humahuaca Sur	-23,73632	-65,471436
Quebrada de Humahuaca Norte	-23,392695	-65,345341
Valle Calchaquí	-25,014697	-66,102722
Tompullo2	-15,734702	-72,748965
Acchaymarca	-15,500914	-72,818587
Puca	-15,68443	-72,579252
Costa Sur de Perú	-14,538053	-75,182932
Valles Altos Sur de Perú	-14,289167	-74,841667
Tierras Altas Sur de Perú	-13,150034	-73,992825
Las Pirguas	-25,587167	-65,369636
Tierras Altas Centro de Perú	-9,729577	-77,062903
Costa Centro de Perú	-10,775327	-77,682279
Tiwanaku	-16,555966	-68,673403
Norte de Chile	-20,483933	-69,331424

Tabla S5. Distancias geográficas (km) entre los grupos analizados.

	Quebrada de Humahuaca Sur	Quebrada de Humahuaca Norte	Valle Calchaquí	Tompullo 2	Acchaymarca	Puca	Costa Sur de Perú	Valles Altos Sur de Perú	Tierras Altas Sur de Perú	Las Pirguas	Tierras Altas Centro de Perú	Costa Centro de Perú	Tirwanaku	Norte de Chile
Quebrada de Humahuaca Sur	0													
Quebrada de Humahuaca Norte	40,2	0												
Valle Calchaquí	155,4	195,4	0											
Tompullo 2	1168,4	1149,3	1239,1	0										
Acchaymarca	1193,1	1173,7	1264,9	26,9	0									
Puca	1161,2	1141,6	1234,0	19,0	32,7	0								
Costa Sur de Perú	1441,3	1425,1	1499,0	293,2	275,7	307,3	0							
Valles Altos Sur de Perú	1436,5	1419,2	1498,7	276,1	255,7	288,2	46,0	0						
Tierras Altas Sur de Perú	1476,5	1455,5	1552,7	315,9	289,3	319,2	200,3	155,9	0					
Las Pirguas	205,3	243,1	97,3	1333,8	1359,4	1328,4	1595,4	1594,7	1646,7	0				
Tierras Altas Centro de Perú	1980,1	1959,8	2051,3	812,8	787,5	819,1	569,9	599,4	505,3	2146,3	0			
Costa Centro de Perú	1932,4	1914,4	1994,7	765,9	742,4	775,0	497,0	496,4	480,1	2090,8	134,1	0		
Tirwanaku	862,4	833,0	973,9	445,3	458,7	428,8	733,1	707,9	685,3	1057,1	1181,8	1165,3	0	
Norte de Chile	336,9	522,7	601,4	638,0	663,7	632,7	904,8	901,4	951,4	695,8	1450,6	1397,7	440,3	0

Tabla S6. Estadísticos de variabilidad genética estimados a partir de la RHVI para cada grupo poblacional. Se incluyen las frecuencias de los haplogrupos mitocondriales hallados.

Grupo Poblacional	n	A2	B2	C1	D1	h	H _d (s)	π (s)
Quebrada de Humahuaca Norte	17	0,588	0,059	0,118	0,235	7	0,713 (0,109)	0,0118 (0,0026)
Quebrada de Humahuaca Sur	15	0,267	0,467	0,200	0,067	13	0,981 (0,031)	0,0184 (0,0016)
Valle Calchaquí	7	0,429	0,286	0,286	0,000	5	0,905 (0,103)	0,0284 (0,0046)
Las Pirguas	19	0,105	0,474	0,000	0,421	9	0,912 (0,035)	0,0186 (0,0013)
Tirwanaku	8	0,125	0,500	0,375	0,000	7	0,964 (0,077)	0,0189 (0,0027)
Norte de Chile	7	0,571	0,429	0,000	0,000	6	0,952 (0,096)	0,0195 (0,0031)
Tompullo 2	24	0,083	0,708	0,042	0,167	11	0,920 (0,030)	0,0125 (0,0017)
Acchaymarca	11	0,000	0,727	0,182	0,091	9	0,964 (0,051)	0,0138 (0,0027)
Puca	14	0,429	0,429	0,071	0,071	9	0,923 (0,050)	0,0169 (0,0021)
Tierras Altas Sur de Perú	23	0,217	0,304	0,348	0,130	21	0,992 (0,015)	0,0200 (0,0015)
Valles Altos HM	46	0,043	0,630	0,239	0,087	23	0,949 (0,015)	0,0164 (0,0013)
Valles Altos PITar	33	0,061	0,424	0,394	0,121	20	0,964 (0,015)	0,0184 (0,0011)
Costa Sur HT	31	0,065	0,000	0,194	0,742	16	0,920 (0,035)	0,0100 (0,0013)
Costa Sur PITem	68	0,015	0,162	0,338	0,485	42	0,975 (0,009)	0,0143 (0,0010)
Costa Sur HM	11	0,000	0,182	0,364	0,454	9	0,945 (0,066)	0,0145 (0,0022)
Costa Sur PITar	23	0,087	0,565	0,261	0,087	17	0,968 (0,022)	0,0163 (0,0016)
Costa Centro de Perú	50	0,060	0,400	0,400	0,140	22	0,940 (0,016)	0,0164 (0,0009)
Tierras Altas Centro de Perú	8	0,625	0,250	0,000	0,125	7	0,964 (0,077)	0,0154 (0,0034)
Total	415	0,130	0,373	0,253	0,243	170	0,973 (0,004)	0,0181 (0,0003)

n: tamaño muestral. h: número de haplotipos. H_d: diversidad haplotípica. π: diversidad nucleotídica. s: desvío estándar. HM: Horizonte Medio. PITar: Período Intermedio Tardío. HT: Horizonte Temprano. PITem: Período Intermedio Temprano.

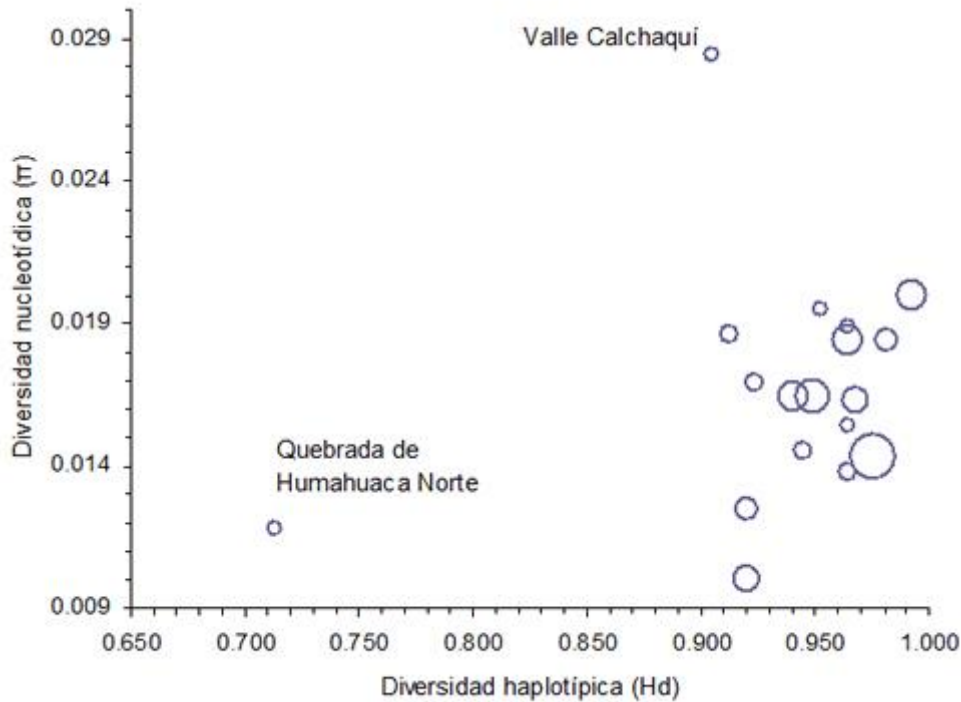


Figura S1. Diversidad nucleotídica (π) en función de la diversidad haplotípica (H_d) para cada grupo poblacional estudiado. El tamaño de los puntos es proporcional al número de haplotipos (h). Los grupos Quebrada de Humahuaca Norte y Valle Calchaquí presentaron valores muy extremos en comparación al resto de las poblaciones analizadas (ver Figura 2 para referencias).

Tabla S7. Correlaciones entre los estadísticos de variabilidad genética calculados y el tamaño muestral.

Estadístico	r	p
h	0,9350	<0,0001
H_d	0,1389	0,5826
π	-0,2932	0,2377

r : coeficiente de correlación de Pearson. n : tamaño muestral. h : número de haplotipos. H_d : diversidad haplotípica. π : diversidad nucleotídica.

Tabla S8. AMOVA realizado con los grupos poblacionales prehispánicos del Área Centrosur Andina analizados.

Fuente de Variación	g.l.	Suma de Cuadrados	Componentes de Varianza	Porcentaje de Variación
Entre poblaciones	17	239,142	0,48989	13,60*
Dentro de poblaciones	397	1235,654	3,11248	86,40
Total	414	1474,797	3,60237	100

g.l.: grados de libertad.

* $p < 0,00001$.

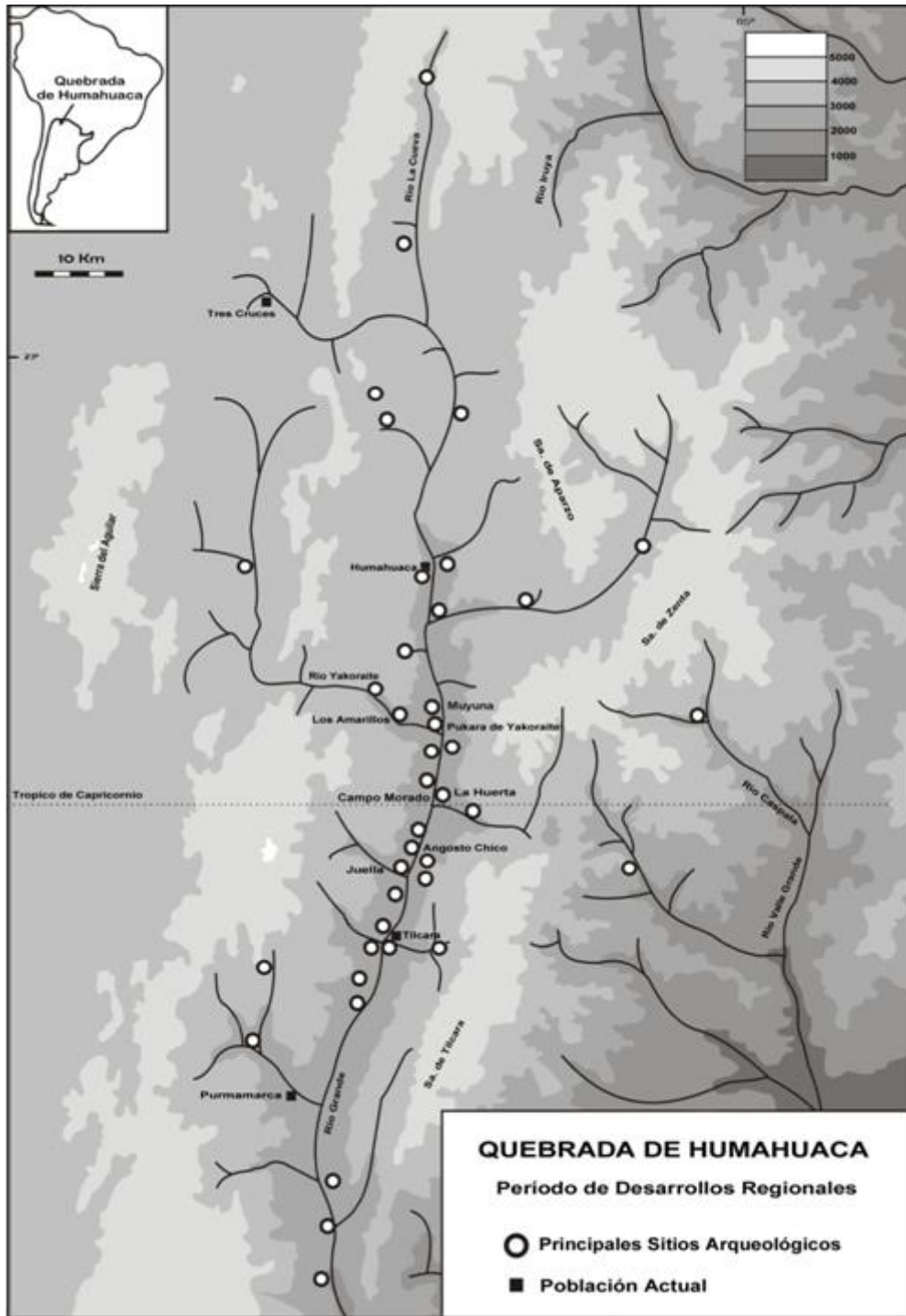


Figura S2. Sitios arqueológicos de la Quebrada de Humahuaca mencionados en el texto. Tomada y modificada de Nielsen 2001.