

Divergencia fenotípica y flujo génico en el Área Andina Centro Sur: el trayecto entre Puna de Jujuy, San Pedro de Atacama y Calama

Phenotypic divergence and gene flow in the Andean Central South Area: the route between Puna de Jujuy, San Pedro de Atacama and Calama

José A. Cocilovo, Héctor H. Varela y María L. Fuchs

Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Química y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, 5800 Río Cuarto, Argentina.

Correspondencia: José A. Cocilovo Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Química y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, 5800 Río Cuarto, Argentina. E-mail: jcocilovo@exa.unrc.edu.ar

Palabras claves: poblaciones prehistóricas, deriva genética, flujo genético, caracteres cuantitativos, F_{ST}

Key words: prehistoric population, genetic drift, gene flow, quantitative traits, F_{ST} .

Resumen

Un tema de gran interés en la investigación antropológica es el estudio de las relaciones entre las poblaciones del Área Andina Centro Sur basadas en el impacto producido por el intercambio de conocimientos, de ideas y de productos materiales en la subsistencia y la consolidación de grupos locales. Dicho proceso debió haber involucrado también el apareamiento entre individuos de distintas localidades y regiones (migraciones), circunstancia que influyó en la composición genética y en la diferenciación de las poblaciones. En el presente trabajo se evalúa la magnitud de dicha interacción y su influencia en la divergencia genética ancestral entre Calama (CAL, 1390 d.C.), San Pedro de Atacama (SPA, 400 a.C. y 1450 d.C.) y la Puna de Jujuy (PJ, 1029 y 1497 d.C.). En 1107 individuos se midieron 31 variables craneométricas. Para establecer la estructura de la población y evaluar las relaciones genéticas entre los grupos se aplicaron métodos estadísticos de análisis multivariado y el coeficiente F_{ST} para la heredabilidad de 0,55. Los resultados permiten inferir diferencias fenotípicas estadísticamente significativas entre los grupos (Wilks' Lambda: 0,26315 aproximación $F_{(62,2148)} = 32,892$, $p < 0,01$). El estadístico $F_{ST} = 0,063 \pm 0,002074$ indica la magnitud de la divergencia y el nivel del flujo génico entre subáreas. La variación genética existente es el producto de un antiguo proceso evolutivo que dominó una vasta región del Área Andina Centro-Sur configurando el perfil genético de las poblaciones a nivel local y regional.

Abstract

A subject of great interest in anthropological research is the study of the relations between the populations of the Andean Area South Center based on the impact produced by the exchange of knowledge and material products in the subsistence and consolidation of local groups. This process should have also involved mating between individuals from different localities and regions (migrations), that influenced the genetic composition and the differentiation of populations. In the present work the magnitude of this interaction and its influence on the genetic ancestral divergence is evaluated between Calama (CAL, 1390 AD), San Pedro de Atacama (SPA, 400 BC y 1450 AD) and Puna de Jujuy (PJ, 1029 y 1497 AD). In a sample of 1107 individuals, 31 craniometric variables were measured. To establish the population structure and to evaluate the genetic relationships between the groups, statistical methods of multivariate analysis and the F_{st} coefficient for the heritability of 0.55 were applied. The results allow inferring statistically significant phenotypic differences between the groups (Wilks' Lambda: 0.26315 $F_{(62,2148)}$ approximation = 32.892, $p < 0.01$). The statistic $F_{st} = 0.063 \pm 0.002074$ show the magnitude of the divergence and the level of the gene flow between subareas. The existing genetic variation is the product of an old evolutionary process that dominated the Andean Central-South Area, configuring the genetic profile of populations at local and regional level.

Introducción

En el Área Andina Centro Sur la exploración, conquista y ocupación de nuevos espacios aptos para el desarrollo de la vida fue el resultado de un extenso proceso adaptativo durante el cual factores genéticos y culturales determinaron la diversidad fenotípica que caracteriza a distintas regiones y localidades. El poblamiento inicial fue protagonizado por grupos pequeños que se dispersaron por un amplio y accidentado territorio ocupando nichos aptos para la vida. La supervivencia estuvo basada en la eficiencia para la captación de recursos y en la existencia de vastas redes relacionadas con el intercambio de productos y de personas. La distribución de sitios arcaicos en el Área Andina Centro Sur (Aldenderfer y Flores Blanco, 2011) es el resultado de este proceso dispersivo. Por milenios y más de 400 generaciones, durante la conquista y colonización de nuevos territorios aptos para la subsistencia, los grupos humanos experimentaron cambios en su composición genética por variaciones en el tamaño efectivo y en el éxito reproductivo.

La fluctuación de la señal antropogénica basada en el registro de marcas radiocarbónicas refleja los avatares de la población regional. En efecto, el estudio de este registro permitió identificar fases en las cuales se observan caídas de la señal (7.500-7.900 cal a.P. y entre 6.900-6.300 cal a.P.) y otros un incremento de la señal (11.100 a.P. cal y a.P. de 4.700 cal). Tales eventos podrían indicar fluctuaciones en la densidad de la población, la cual habría experimentado un incremento importante entre el Holoceno Medio y Tardío (Muscio y López, 2016). Es posible que dichas fluctuaciones determinaran cambios en la composición genética de las poblaciones locales y su diferenciación.

Por ejemplo, el efecto principal de la disminución de la población es la transmisión no aleatoria de los genes de una generación a la siguiente determinando la pérdida de variabilidad y el incremento de la homocigosis por endogamia y deriva génica. Además existen otros dos fenómenos asociados: el efecto “cuello de botella”, cuando una población experimenta una reducción del tamaño efectivo entre generaciones y el “efecto fundador” cuando un grupo pequeño se desprende de una población mayor y abandona una localidad para colonizar otro espacio apto para la subsistencia. En estos casos se produce un incremento de la homocigosis y la divergencia genética de la población ancestral (Hartl y Clark, 1997). En general la variabilidad genética necesaria para la subsistencia es mantenida por el equilibrio entre la deriva y el aporte de novedades genéticas por migración. El éxito en la captación y manejo de recursos naturales junto a una mayor interacción regional permitió el incremento de la población y el restablecimiento de la diversidad genética (heterocigosis).

La distancia es un factor importante por el cual se produce la extinción del parentesco y la diferenciación fenotípica entre localidades de distintas regiones (Morton 1982; Barbujani 1987).

Este factor fue explorado a partir del estudio de muestras antiguas de Perú, Chile y Argentina (Cocilovo, 1981; Cocilovo y Di Rienzo, 1984-1985; Cocilovo y Rothhammer, 1990; Cocilovo y Varela, 1999). Posteriormente, se obtuvo una explicación más precisa del proceso evolutivo al medir el efecto combinado de la deriva genética y de la migración en la diferenciación de las poblaciones. Esta información además permitió establecer las relaciones de ancestralidad más probables a nivel local y regional (Varela *et al.*, 2008, 2013 y 2014) incluyendo el sur de Bolivia, Chile y Argentina.

La investigación arqueológica revela la ocupación del territorio a partir de 13.000-12.000 años a.C. y el desarrollo de distintas etapas, períodos o fases que explican la evolución de la sociedad y la interacción entre distintas subáreas. Dicha interacción incluyó el tráfico de productos y el tránsito de personas a través de una compleja red de caminos y de rutas que conectaron localidades y regiones de Perú, Bolivia, Norte de Chile y Noroeste Argentino hasta tiempos históricos (Tarragó, 1977; Núñez y Dillehay, 1995; Nielsen, 2002, 2011; Llagostera, 1995; Montenegro y Ruiz, 2007; De Nigris, 2009; Yacobaccio, 2012; Molina Otárola, 2011, etc).

San Pedro de Atacama (SPA) es una localidad del Norte Árido de Chile ubicada a 2.436 msnm, con un clima árido, escasas precipitaciones, intensa radiación solar y gran amplitud térmica. En esta localidad, se registran tumbas con contenidos funerarios del acervo material e iconográfico local y foráneo (Tarragó 1977, 1984, 1989; Llagostera 1995, Llagostera *et al.* 1988). La presencia de individuos migrantes fue detectada en base a las marcas establecidas por la concentración de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en los sitios de Coyo-3, Coyo Oriental, Solcor-3 y Larache (Knudson *et al.* 2012, Torres Rouff *et al.* 2015). Un caso testigo sobre la presencia foránea fue determinado en una tumba del ayllu de Coyo Oriental conteniendo cuatro mujeres con evidencias de lesiones provocadas por leishmaniasis, una infección adquirida en zonas trasandinas (Costa *et al.* 2009, Costa y Llagostera 2014).

El estudio de la variabilidad genética mitocondrial de PJ revela la existencia haplogrupos únicos y compartidos entre distintos sitios del Área Andina Centro Sur. En PJ se determinó la frecuencia dominante del linaje A2 con una gran diversidad haplotípica. Además se registraron otros linajes compartidos con poblaciones actuales y antiguas de Costa de Perú, Quebrada de Humahuaca, Tucumán, Río Negro, Mbyá-Guaraní, Tupí, etc. (Postillone *et al.* 2017). Igualmente en la Quebrada de Humahuaca se comprobó también una alta frecuencia del haplogrupo A2 y cinco haplotipos idénticos o semejantes a los haplotipos fundadores distribuidos por todas las regiones de Sudamérica, incluyendo las llanuras orientales del Chaco, Argentina y Brasil. El análisis realizado sobre haplogrupos del cromosoma Y reveló su pertenencia a poblaciones Amerindias, entre los cuales uno de los haplotipos fue observado en la vertiente Andina oriental de Bolivia (provincia de Beni), otro en Toba (Chaco, Argentina), otro en Quichuas de Ecuador, cuatro en Uros de Perú y nueve haplotipos fueron idénticos a los encontrados en una muestra de Perú y mientras que la menor distancia estimada fue con comunidades Guaraní, Salta, Criollos y Chaco de Argentina (Mendisco *et al.* 2014). Además la frecuencia de 25% de A2 en una muestra de Atacameños y de B2 de 70 % en Aymara y 60 % en Atacameño (San Pedro de Atacama, Norte de Chile) y el valor F_{st} : 0,070 ($p = 0,027$) entre ambas etnias (de Saint Pierre *et al.* 2012) permite inferir la señal de una antigua relación entre NOA, Bolivia y SPA coincidiendo con la investigación arqueológica. Además, recientes investigaciones permitieron comprobar en particular las relaciones entre PJ y SPA (Fuchs *et al.* 2016b, Cocilovo *et al.* 2017).

Considerando la información proporcionada por la investigación arqueológica, etnohistórica, antropológica y genética molecular, el objetivo del presente trabajo es analizar la estructura de la población y el efecto migratorio en la diferenciación entre Calama (CAL), San Pedro de Atacama (SPA) y la Puna de Jujuy (PJ) a partir de rasgos fenotípicos. Tales localidades constituyen, tres espacios claves del desarrollo humano antiguo en el Área Andina Centro Meridional por las relaciones entre el Norte de Chile, el Noroeste Argentino, sur de Perú, sur de Bolivia y bosques tropicales.

Materiales y Métodos

La muestra de SPA proviene de varios sitios estudiados anteriormente (Varela *et al.* 1990; Cocilovo *et al.* 1994; Cocilovo *et al.* 1995; Varela y Cocilovo 1996; Varela y Cocilovo 2009; etc).

Los materiales empleados corresponden al intervalo temporal entre el 300 a.C. y 1.532 d.C. incluyendo los períodos que se mencionan a continuación: el período Intermedio Temprano o Formativo está integrado por las fases Toconao y Sequitor (300 a.C. - 400 d.C.), entre el 300 d.C. y el 1.000 d.C. se desarrolla el período Medio o Tiwanaku con las fases Quito y Coyo y cuando declina la influencia de Tiwanaku se inicia el período Intermedio Tardío o de Desarrollo Regional (1.000 d.C. - 1.470 d.C.) con las fases Yaye y Solor, el cual culmina con el dominio Inka (1.471 d.C. - 1.532 d.C.) en la región (Berenguer *et al.* 1986; Llagostera *et al.* 1988; Tarragó, 1989). En la Figura 1 se presentan los sitios en los cuales se obtuvieron las muestras empleadas en el presente trabajo.



Figura 1. Ubicación de las subáreas Puna de Jujuy, San Pedro de Atacama y Calama
Figure 1. Location of the sub-areas Puna de Jujuy, San Pedro de Atacama and Calama

A 101 km al NO de SPA, a orillas del río Loa, se encuentra el sitio Chunchurí en la localidad de Calama, datado en 1.390 d.C. (sitio Dupont-1) (Nuñez 1965, 1968 y 1976; Nuñez *et al.* 2003; Nuñez y Pimentel 2008) y corresponde al Período Tardío pre Incaico. Parte del material cultural de este sitio obtenido por Max Uhle en 1912 fue descrito por Durán *et al.* (2000) y los restos bioantropológicos por Cocilovo *et al.* (2016). Desde SPA, a 427 km (promedio) en dirección SO en territorio argentino, se encuentran un conjunto de sitios de la PJ del Período Tardío (Agua Caliente, Casabindo, Doncellas, Queta, Río Negro, Sorcuyo y Tablada de Abra Pampa) fechados entre 1.029 - 1.208 a.C. ($\pm 2\sigma$) y 1.400 - 1.497 a.C. ($\pm 2\sigma$) (Fuchs, 2014; Fuchs y Varela, 2013). El trayecto entre Calama y Puna de Jujuy es de 528 km (promedio).

El estudio de la estructura de la población se basó en el análisis de 1.107 individuos de las subáreas: PJ (323), CAL (161) y SPA (623). La muestra está integrada por individuos de ambos sexos, de edades adulto, maduro y senil, con deformación tabular erecta y oblicua, circular y no deformados. La determinación del sexo, de la edad y de la deformación artificial del cráneo se realizó de acuerdo con Genovés (1962), Dembo e Imbelloni (1938) y Buikstra y Ubelaker (1994). Se midieron 31 variables métricas (Tabla 1) de acuerdo con la Convención Internacional de Mónaco de 1906 (Comas, 1966), Wilder (1920) y Bass (1981) empleando instrumentos originales de Siber y Hegner (Suiza).

Variables		
Longitud máxima	Diámetro nasio basilar	Longitud maxilo alveolar
Anchura máxima	Diámetro alvéolo basilar	Longitud del paladar
Altura basilo bregmática	Altura nasio alveolar	Anchura del paladar
Altura porio bregmática	Altura de la nariz	Altura órbita alveolar
Diámetro frontal mínimo	Anchura de la nariz	Longitud foramen magnun
Diámetro frontal máximo	Altura del pómulo	Anchura foramen magnun
Anchura fronto malar	Anchura biorbitaria	Curva nasion bregma
Anchura bicigomática	Anchura de la órbita	Curva bregma lambda
Anchura bimaxilar máxima	Altura de la órbita	Curva lambda opistion
Anchura biastérica	Anchura maxilo alveolar	Curva horizontal
Anchura biauricular		

Tabla 1. Variables empleadas en el presente trabajo

Table 1. Variables used in the present study

Las diferencias entre subregiones se evaluaron mediante técnicas estadísticas de análisis multivariado: MANOVA y Análisis Discriminante (Seber, 1984). El estudio incluyó la evaluación de la clasificación de los individuos al propio grupo o a uno distinto junto con la probabilidad condicional asociada según la Regla de Bayes (Montes Suay, 2007). El resultado de este último cálculo permitió determinar: 1) la homogeneidad de las muestras de cada subregión y 2) analizar los casos asignados a otros grupos.

La divergencia genética entre las poblaciones fue evaluada mediante valores F_{st} para rasgos cuantitativos de acuerdo con Relethford (1994, 1996, 2001 y 2002), Relethford y Blangero (1990), Relethford y Harpending (1994) y Relethford *et al.* (1997). El estadístico F_{st} mide la magnitud de la diferenciación genética y la semejanza entre los grupos a partir de la relación entre la varianza entre grupos y la varianza promedio dentro de grupos (Varela y Cocilovo, 2000, 2002). Esta relación varía de acuerdo con el efecto de la deriva genética y de la migración en ausencia de selección y de mutación, aunque F_{st} es relativamente insensible al efecto de estos factores (Slatkin 1994). El valor de F_{st} se calculó para caracteres continuos con una heredabilidad de 0,55, entre subáreas y entre sexos por subáreas para evaluar el comportamiento reproductivo de los individuos a nivel local y regional. Además este cálculo permite inferir la magnitud del flujo génico local o proveniente de una fuente externa a la región estudiada.

Resultados

La distribución del sexo (Tabla 2) refleja una mayoría de individuos masculinos (58 %). En cada subárea la proporción de ambos sexos varía, es semejante en SPA y los hombres son más frecuente en PJ (72 %) y CAL (65 %), siendo en general las diferencias estadísticamente significativas (Pearson Chi-square: 32,59, $gl=2$, $p<0,01$).

Subarea\Sexo	Masculino	Femenino	Total
San Pedro de Atacama	319	304	623
%	0,512	0,488	
Calama (Chunchuri)	116	45	161
%	0,720	0,280	
Puna de Jujuy	212	111	323
%	0,656	0,344	
Total	647	460	1107

Tabla 2. Denominación y composición de las muestras

Table 2. Denomination and composition of samples

El análisis de las diferencias fenotípicas entre subregiones (CAL, SPA y PJ) reveló resultados significativos (Tabla 3). La diferencia global fue evaluada por la prueba de Wilks' Lambda: 0,26315 approx. $F_{(62 \text{ y } 2148gl)} = 32,892$, $p < 0,01$. Estos resultados se traducen en la Figura 2 en donde se muestra la distribución de los individuos de cada grupo según las dos primeras coordenadas discriminantes que acumulan el 100 % de la variación. En dicha figura se observan las áreas de la distribución y la proporción del solapamiento entre las mismas. Además los valores

D² se correlacionan con las distancias espaciales entre las muestras de cada subárea (Coeficiente Correlación r = 0,94).

Subregiones	Calama (Chunchurí)	San Pedro de Atacama	Puna de Jujuy
Calama (Chunchurí)	0,00	5,04	9,47
San Pedro de Atacama	5,04	0,00	7,09
Puna de Jujuy	9,47	7,09	0,00

Tabla 3. Valores D², diferencias entre fenotipos medios de subáreas. Para todos los casos p=0; Wilks' Lambda: 0,26315 approx. F (62,2148)=32,892 p<0,0000

Table 3. D² values, differences between mean phenotypes of subareas. For all cases p = 0; Wilks' Lambda: 0.26315 approx. F (62.2148) = 32.892 p <0.0000

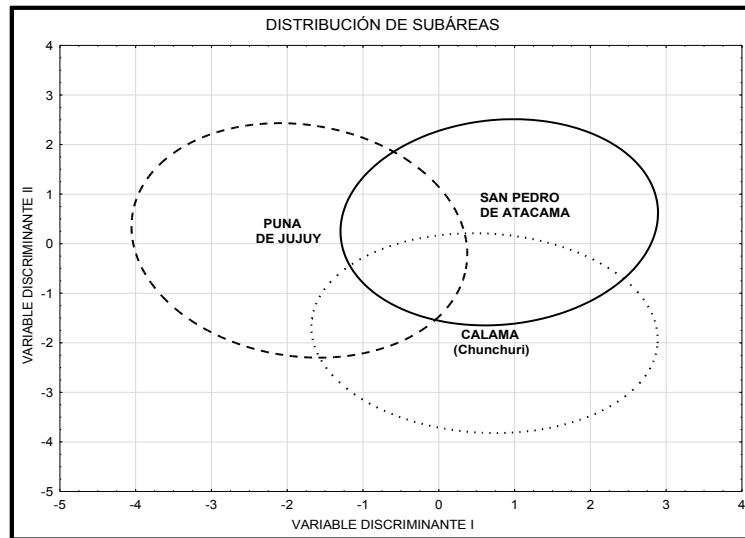


Figura 2. Distribución de las subregiones por las coordenadas discriminantes (Wilks' Lambda: 0,26315 aproximación F (62 y 2148 gl) = 32,892, p < 0,01) Variación explicada 100 %.

Figure 2. Distribution of the subregions by the discriminant coordinates (Wilks' Lambda: 0.26315 F approximation (62 and 2148 df) = 32.892, p < 0.01). Variation explained 100 %.

En la prueba de la clasificación se comprobó que el 87 % de los individuos fue asignado al grupo original (Tabla 4). En SPA se observó la mayor proporción de casos clasificados al propio grupo y la menor para CAL. El 13 % fue clasificado en un grupo distinto del original con 68 % masculinos y 32 % femeninos. La distribución entre sitios refleja igualmente el espaciamento geográfico entre ellos (Tabla 4). Esto último, se destaca también en la tabla 4 en la cual se presentan las proporciones de individuos reclasificados a un grupo distinto del original y el valor medio de la probabilidad para cada grupo. Por ejemplo, desde CAL a SPA se registró el 29 % (43/150) de individuos ($\bar{p} = 0,70$ de probabilidad) y a PJ con el 6 % (9/150) de individuos ($\bar{p} = 0,57$ de probabilidad), desde SPA la proporción de individuos asignados a CAL fue de 13 % (19/150) y de 23 % (34/150) a PJ, con valores medios de probabilidad de 0,69 y 0,72 respectivamente y desde PJ el 24 % de los casos (36/150) a SPA ($\bar{p} = 0,67$ de probabilidad) y el 6 % (9/150) a CAL ($\bar{p} = 0,55$ de probabilidad).

Subregiones	Porcentaje Correcto	Calama (Chunchurí) p=,14544	San Pedro de Atacama p=,56278	Puna de Jujuy p=,29178
Calama (Chunchurí)	67,70	109	43	9
San Pedro de Atacama	91,49	19	570	34
Puna de Jujuy	86,07	9	36	278
Total	86,45	137	649	321

Tabla 4. Análisis de la reclasificación de los individuos y probabilidad de pertenecer al propio grupo. Total de individuos reclasificados: 150 (14 %)

Table 4. Analysis of the reclassification of the individuals and probability of belonging to the group. Total reclassified individuals: 150 (14 %),

En la Figura 3 se presenta el análisis de agrupamiento (método de Ward) entre los sexos en base a los valores D^2 en donde se destaca la consistencia de los fenotipos de ambos sexos para cada subregión (Wilks' Lambda: 0,11427 approx. $F_{(155,5309)} = 18,847$ $p < 0,01$). En la Tabla 5 se presentan los valores D^2 para hombres y mujeres entre subregiones y las probabilidades de las pruebas de significación. Se destaca la semejanza entre los valores D^2 de masculinos y femeninos entre subáreas y el valor creciente de las diferencias entre cada sexo con relación a la distancia geográfica.

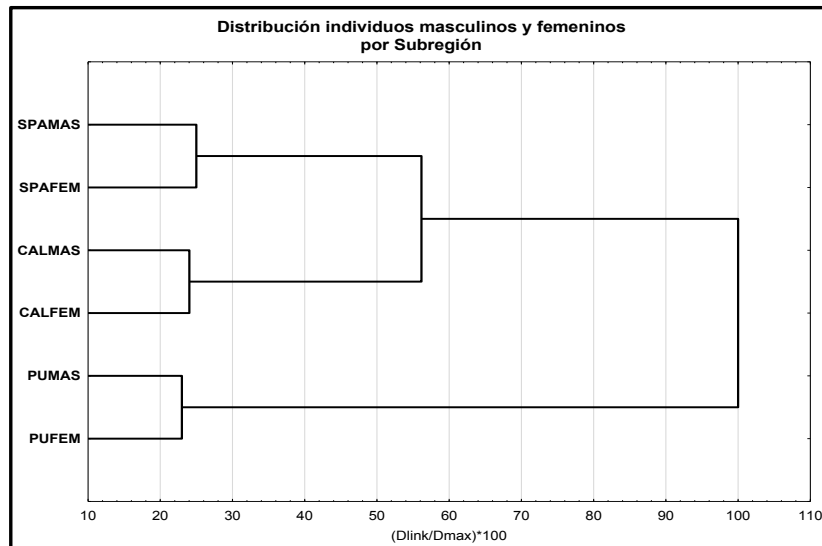


Figura 3. Asociación de los sexos por subregión en base a valores D^2 Método de Ward. SPAMAS (San Pedro de Atacama masculinos), SPAFEM (San Pedro de Atacama femeninos), CALMAS (Calama masculinos), CALFEM (Calama femeninos), PUMAS (Puna de Jujuy masculinos) y PUFEM (Puna de Jujuy femeninos).

Figure 3. Association of the sexes by subregion based on D^2 values Ward's method. SPAMAS (San Pedro de Atacama male), SPAFEM (San Pedro de Atacama female), CALMAS (male Calama), CALFEM (female Calama), PUMAS (male Jujuy Puna) and PUFEM (female Jujuy Puna).

Es interesante señalar que la reasignación de individuos en una u otra subregión sigue un patrón definido (Figura 4 a 6). Por ejemplo, desde SPA a CAL y PJ se destaca la contribución de sitios del Período Medio y Tardío como Coyo Oriental, Quito 5, Quito 6, Yaye y Quito 1 y, desde PJ a SPA y CAL desde los sitios Doncellas, Agua Caliente, Casabindo y Río Negro correspondientes al Período Intermedio Tardío. También sigue un patrón definido la reclasificación de los individuos de cada subregión por sexo (Figura 6) en una subregión distinta de la original: desde CAL la proporción de masculinos asignados a otros grupos es decreciente y la de femeninos aumenta moderadamente hasta PJ.

Subregiones	Índices	Calama (Chunchurí)	San Pedro de Atacama	Puna de Jujuy
Calama (Chunchurí)	%	-----	29	6
	\bar{p}	-----	0,7	0,57
San Pedro de Atacama	%	13	-----	23
	\bar{p}	0,69	-----	0,72
Puna de Jujuy	%	6	24	-----
	\bar{p}	0,55	0,67	-----

Tabla 5. Proporción y probabilidad media de los individuos reclasificados entre subregiones. Total de individuos reclasificados: 150 (14 %).

Table 5. Proportion and average probability of reclassified individuals between subregions. Total reclassified individuals: 150 (14 %).

La estructura de la población a nivel regional (Figuras 7 y 8) evaluada a partir del estadístico $F_{st} = 0,063 \pm 0,002$, indica un proceso de divergencia determinado por un balance

distinto del esperado por el modelo entre el efecto de la deriva y de la migración. Se destaca PJ por presentar una varianza fenotípica mayor que la esperada a diferencia de SPA y CAL cuyas varianzas son menores, posiblemente por una mayor interacción entre localidades de la propia región, mientras que PJ refleja la influencia de variabilidad genética de un rango territorial mayor.

Subregión Sexo	Calama (Chunchuri)		San Pedro de Atacama		Puna de Jujuy		
	Masculinos	Femeninos	Masculinos	Femeninos	Masculinos	Femeninos	
Calama (Chunchuri)	Masculinos	0,00	4,64	5,81	7,06	9,30	13,26
	Femeninos	4,64	0,00	11,87	6,41	13,57	12,80
San Pedro de Atacama	Masculinos	5,81	11,87	0,00	4,82	8,40	13,00
	Femeninos	7,06	6,41	4,82	0,00	9,24	7,53
Puna de Jujuy	Masculinos	9,30	13,57	8,40	9,24	0,00	4,44
	Femeninos	13,26	12,80	13,00	7,53	4,44	0,00

Tabla 6. Valores D^2 , diferencias entre individuos de ambos sexos por subarea. Diferencia global: Wilks' Lambda: 0,11427 approx. $F_{(155,5309) gl} = 18,847 p=0$. Diferencia entre pares de comparaciones (entre sexos y entre subregiones) $p=0$.

Table 6. D^2 values, differences between individuals of both sexes by subarea. Overall Difference: Wilks' Lambda: 0.11427 approx. $F_{(155,5309) df} = 18.847 p = 0$. Difference between pairs of comparisons (between sexes and between subregions) $p = 0$.

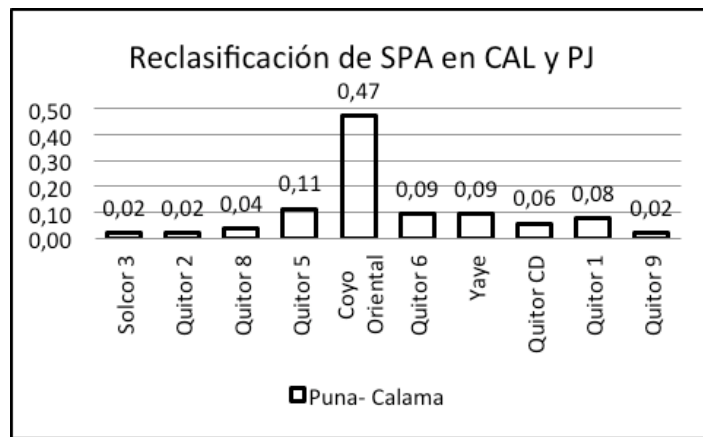


Figura 4. Reclasificación de individuos de San Pedro de Atacama en Calama y Puna de Jujuy. Se especifican las proporciones desde cada sitio de San Pedro de Atacama.

Figure 4. Reclassification of individuals from San Pedro de Atacama in Calama and Puna de Jujuy. The proportions are specified from each site of San Pedro de Atacama.

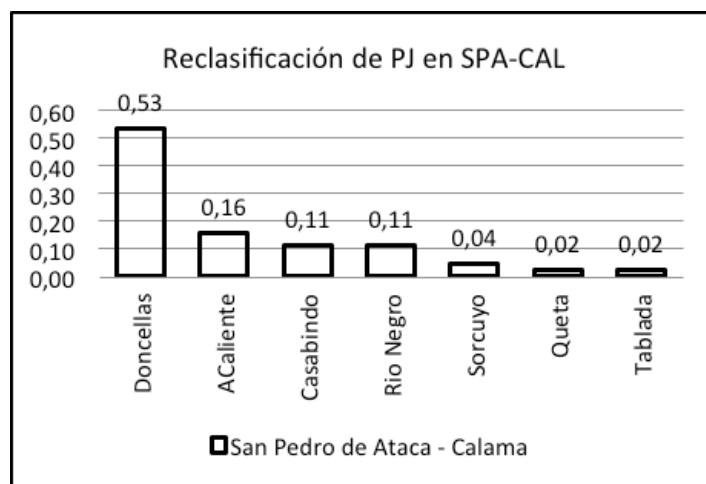


Figura 5. Reclasificación de individuos de Puna de Jujuy en San Pedro de Atacama y Calama. Se especifican las proporciones de cada sitio de Puna de Jujuy.

Figure 5. Reclassification of individuals from Puna de Jujuy in San Pedro de Atacama and Calama. The proportions of each site of Puna de Jujuy are specified.

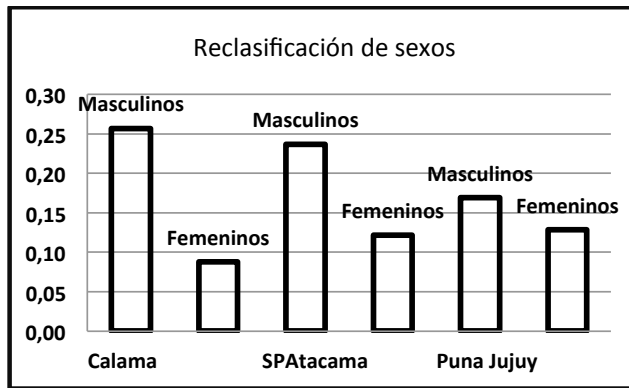


Figura 6. Proporción de individuos reclasificados por sexo desde la subregión de origen en una subregión distinta de la original.

Figure 6. Proportion of individuals reclassified by sex from the subregion of origin in a sub-region other than the original one.

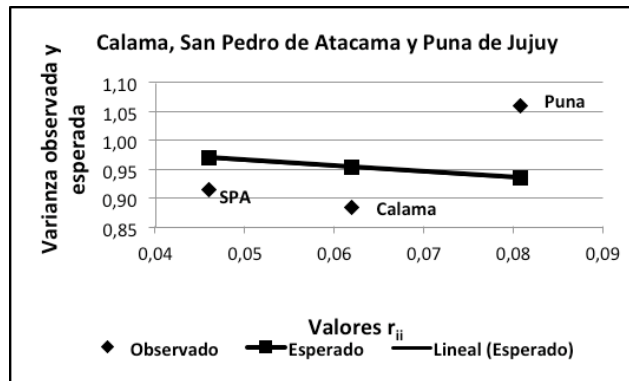


Figura 7. Varianza fenotípica observada y esperada para las subregiones Calama, San Pedro de Atacama y Puna de Jujuy. Valores r_{ii} distancia al centroide de la distribución. Valor $F_{st} = 0,063 \pm 0,002$.

Figure 7. Observed and expected phenotypic variance of the Calama, San Pedro de Atacama and Puna de Jujuy subregions. Values r_{ii} distance to the centroid of the distribution. F_{st} value = 0.063 ± 0.002 .

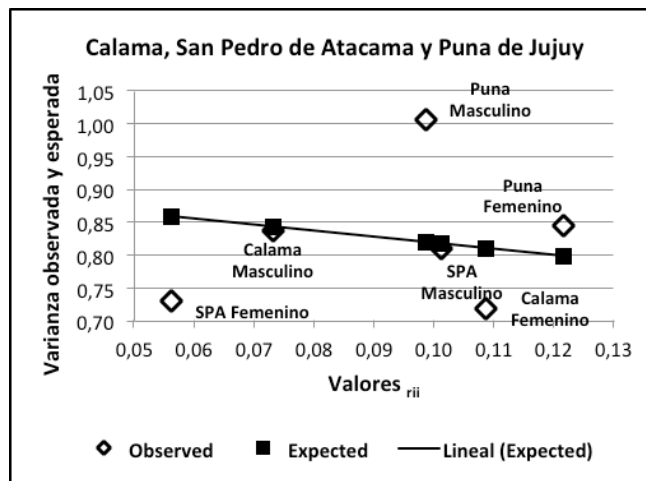


Figura 8. Varianza fenotípica observada y esperada de las subregiones Calama, San Pedro de Atacama y Puna de Jujuy para sexo masculino y femenino. Valores r_{ii} distancia al centroide de la distribución. Valor $F_{st} = 0,0931 \pm 0,003$.

Figure 8. Observed and expected phenotypic variance of the Calama, San Pedro de Atacama and Puna of Jujuy subregions for male and female. Values r_{ii} distance to the centroid of the distribution. F_{st} value = 0.0931 ± 0.003 .

Discusión

Las diferencias fenotípicas entre subáreas (Tabla 2) es una información que amplía los resultados de experiencias anteriores (Varela *et al.*, 1999 y 2008) y confirma la existencia desde el Período Medio y Tardío regional de historias de vida diferentes afectando a la mayoría de los habitantes de uno y otro lado de la Cordillera de los Andes. Las diferencias de las distribuciones de los sexos entre subáreas comprobada en este trabajo es un hecho relevante advertido anteriormente al estudiar las relaciones entre SPA y PJ (Fuchs *et al.*, 2016a; Cocilovo *et al.*, 2017), tal vez marcando pautas culturales y laborales diferentes relacionadas con el tránsito migratorio y caravanero.

La influencia de la distancia entre las subáreas fue un factor importante en la diferenciación global y particular entre ambos sexos (Tablas 2 y 5). Este efecto se manifestó también en la reclasificación de los individuos entre las subáreas (Tabla 3) y en los valores de probabilidad asociados con las asignaciones (Tabla 4). El nivel de interacción regional, sin omitir momentos más tempranos, fue más intenso en los períodos Medio y Tardío e involucró más a individuos masculinos (68 %) que femeninos (32 %) lo cual se expresa en la distribución por sexo de la Figura 6. Estas observaciones también se obtuvieron en un estudio previo entre PJ y SPA (Cocilovo *et al.*, 2017).

La reasignación de casos por el análisis discriminante es consistente desde el punto de vista cronológico pues la frecuencia se concentra entre los períodos Medio y Tardío. Para SPA (Figura 4), considerando las fechas más tardías: Quitor 1: 956 ± 44 a.P. (cal d.C. 1.032 - 1.211), Quitor 5: 1.164 ± 44 a.P. (cal 782 - 1.019 d.C.), Quitor 6: 1.050 ± 40 a.P. (cal 982 - 1.150 d.C.), Yaye 1: 920 ± 40 a.P. (cal 1.042 - 1.260 d.C.) (Hube *et al.*, 2011). Y para el sitio Chunchurí (CAL), datado en 1.390 d.C. (sitio Dupont-1) (Nuñez, 1965, 1968 y 1976; Nuñez *et al.* 2003; Nuñez y Pimentel, 2008). La muestra de PJ posee fechas radiocarbónicas, que cubren el intervalo de 964 ± 45 a.P. (cal d.C. $1.029 - 1.208 \pm 2\sigma$) para el Pucará de Rinconada y 501 ± 42 a.P. (cal d.C. $1.400 - 1.497 \pm 2\sigma$) para Casabindo (Fuchs y Varela, 2013) incluyendo los sitios de la Figura 5.

En la composición de PJ el valor de la varianza fenotípica observada con respecto a la esperada (Figura 7 y 8) refleja el efecto de un rango mayor de interacción genética que involucra a ambos sexos pero en mayor proporción al masculino con relación a SPA y CAL, mientras que para el componente femenino de estas subáreas la varianza fenotípica es mucho menor. En efecto, considerando solamente las tres subregiones la divergencia medida por el estadístico Fst es 6,3 %, y al evaluar ambos sexos por subregión se eleva al 9,3 %. El incremento de ambos estadísticos es notable comparado con los valores obtenidos en un estudio anterior entre SPA y PJ: $F_{st} = 2,4$ % y $F_{st} = 6$ % entre los sexos de ambas poblaciones (Cocilovo *et al.* 2017). Se destaca el efecto de la distancia en la divergencia genética a nivel regional indicando la extinción gradual del parentesco entre subáreas.

Es interesante comparar estos resultados con los obtenidos en otros estudios que revelan variaciones relacionadas con la estructura temporal, espacial y sexual. En el ayllu de Quitor de SPA se estimó una divergencia promedio de 5 % entre los Períodos Temprano, Medio y Tardío con un valor global Fst mayor en mujeres (7,6 %) que en varones (6,4 %) (Varela y Cocilovo, 2009) lo cual dejó planteado para este sitio el tema de la mayor diversidad femenina por un menor tamaño efectivo con relación a los hombres. Precisamente, en la experiencia actual (Figura 8) los grupos femeninos de SPA y CAL mostraron una varianza fenotípica menor que la esperada por un mayor aislamiento y la interacción en un ámbito territorial menor. En cambio, se destaca la desviación de este equilibrio de los individuos masculinos de PJ indicando mayor diversidad genética y una interacción regional mucho más amplia. Esta observación repite una medición anterior realizada a nivel del Área Andina Centro Sur (Varela *et al.* 2012).

En una muestra mayor de SPA incluyendo una decena de sitios, el valor Fst fue muy similar al anterior (5 %), y se comprobó la variación de este indicador en el tiempo: Período Temprano $F_{st} = 0,114 \pm 0,0163$, Período Medio $F_{st} = 0,005 \pm 0,004$ y Período Tardío $F_{st} = 0,026 \pm 0,009$ (Varela y Cocilovo, 2011). Estos valores de Fst marcan la historia de esta subregión relacionada con el poblamiento original y con el aporte de variabilidad genética externa. La divergencia fenotípica estimada entre SPA y PJ (2,4 %) refleja la conservación de la mayor variación genética dentro de cada subárea alcanzando el valor de 8 % cuando se consideran los sitios de cada subregión (Cocilovo *et al.* 2017). Por otra parte, en la experiencia actual, al incluir Calama en el

análisis, la divergencia entre subáreas ($F_{st} = 6,3\%$) se incrementó un 45 % por el aporte de mayor variabilidad contenida en esta última subárea.

También es importante destacar la concordancia entre las mediciones de variabilidad fenotípica (F_{st}) obtenidas para fases tardías del desarrollo regional. Por ejemplo en PJ con una composición del Período Intermedio Tardío, se obtuvo el valor de 0,025 (Fuchs *et al.* 2016a), semejante al estimado para el período final del desarrollo de SPA de 0,026 (Varela y Cocilovo, 2011) y al valor global determinado entre PJ y SPA de 0,024 (Cocilovo *et al.* 2017). Estos valores pueden ser explicados por el aumento de la población regional coincidente con el incremento de la señal en 4700 a.P. cal (Muscio y Lopez, 2016) y una mayor interacción entre distintas subáreas que estimuló la migración y el intercambio económico. Por ejemplo, se demostraron relaciones basadas en la ausencia de diferencias fenotípicas significativas entre sitios de PJ y SPA: Doncellas, Queta y Río Negro con Quito CD y Yaye (Fuchs *et al.* 2016b) y una mayor interacción regional de los sitios: Larache, Quito CDB y CDN, Solcor 3, Agua Caliente y Casabindo (Cocilovo *et al.*, 2017). Además, esta relación se proyecta territorialmente por la ausencia de diferencias significativas basadas en estimaciones de D^2 entre PJ y sitios de la Quebrada de Humahuaca como Alfarcito, Angosto Chico, La Huerta y Pukará de Humahuaca (Varela *et al.* 2017). Tal vez, este nivel de interacción se relacione con la conservación de una mayor frecuencia del linaje A2 entre SPA y PJ, que también se manifiesta en la Quebrada de Humahuaca (de Saint Pierre *et al.* 2012; Mendisco *et al.* 2014; Postillone *et al.*, 2017).

En síntesis, se comprobaron diferencias fenotípicas significativas a nivel regional entre Puna de Jujuy, San Pedro de Atacama y Calama (Chunchuri). Dichas diferencias se correlacionan con las distancias espaciales entre subregiones. El dimorfismo sexual se expresa con valores semejantes en cada subárea y las diferencias entre masculinos y femeninos de cada subárea también siguen un patrón espacial. La proporción de individuos reclasificados en una subregión distinta de la original fue de 13 %, involucrando un mayor porcentaje de hombres que de mujeres. La proporción reasignada y la probabilidad media varían de acuerdo con la distancia entre subregiones, entre los períodos Medio y Tardío. Esta evidencia tal vez se relaciona con actividades laborales y culturales diferentes desempeñados por ambos sexos. La estructura de la población regional estuvo determinada por un balance desigual entre la deriva y la migración involucrando ambos sexos. Las diferencias fenotípicas comprobadas explican a nivel regional el proceso evolutivo por el cual se diferenciaron las poblaciones del Norte de Chile de las del Noroeste Argentino. Los valores F_{st} estimados son el resultado del equilibrio entre el tamaño de las poblaciones locales y el aporte de novedades genéticas externas. La información sobre DNAm disponible refleja la integración de las distintas sociedades con linajes locales y compartidos a nivel regional. Sería sumamente interesante completar el presente estudio con otras localidades de la región y particularmente con aquellas que permitan completar el trayecto hasta la costa Pacífica.

Agradecimientos. Agradecemos la colaboración brindada por las autoridades y el personal de los museos en donde se encuentran depositadas las colecciones osteológicas empleadas en este trabajo: Museo Nacional de Historia Natural en Santiago (Chile), Instituto de Investigaciones Arqueológicas R.P. Gustavo Le Paige, S.J. en San Pedro de Atacama, Museo Etnográfico "Juan Bautista Ambrosetti" de la Universidad Nacional de Buenos Aires y Museo de Ciencias Naturales de La Plata. El presente trabajo se realizó con los siguientes fondos: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, PIP 2405/08), Argentina; Secretaría de Ciencia y Técnica-Universidad Nacional de Río Cuarto (SeCyT-UNRC), Argentina.

Bibliografía

- Aldenderfer, M.S. y Flores Blanco L., 2011 Reflexiones para Avanzar en los Estudios del Período Arcaico en los Andes Centro-Sur Chungara. *Revista De Antropología Chilena* 43 (Número Especial), 531-550.
- Barbujani, G., 1987, Autocorrelation of Gene Frequencies Under Isolation by Distance. *Genetics* 117, 777-782.
- Bass, W.M., 1981, *Human Osteology: A laboratory and field manual of the human skeleton.* University of Missouri Press, Springfield.

- Berenguer, J.A., Deza, A.R. y Llagostera, A., 1986 La secuencia de Myriam Tarragó para San Pedro de Atacama: Un test por termoluminiscencia. *Revista Chilena de Antropología* 5,17-54
- Buikstra, J.E. y Ubelaker, D., 1994, Standards for data collection from human skeletal remains. Fayetteville, Arkansas: Arkansas archeological survey research series n° 44.
- Cocilovo, J.A., 1981, Estudio sobre discriminación y clasificación de poblaciones prehispánicas del N. O. Argentino. *Publicación Ocasional* 36, 3-60 Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile.
- Cocilovo, J.A. y Di Rienzo, J.A., 1984-1985, Un Modelo Biológico para el Estudio del Poblamiento Prehispánico del Territorio Argentino. *Correlación Fenético-Espacial. Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 16,119-135.
- Cocilovo, J.A y Rothhammer, F., 1990, Paleopopulation biology of southern Andes: craniofacial chronological and geographical differentiation. *Homo* 41,16-31
- Cocilovo, J.A. y Varela, H.H., 1999, Variación Morfológica, Estructura Canónica y Bioensayo de Parentesco en Poblaciones Prehistóricas del Norte de Chile. *Chungará (Arica)* 30 (1),75-85.
- Cocilovo, J.A., Varela, H.H. y Fuchs, M.L., 2017, Movilidad, Tráfico Sur Andino y Diferenciación Genética entre San Pedro de Atacama y la Puna De Jujuy. *Manuscrito*.
- Cocilovo, J.A., Varela, H.H. y Quevedo, S., 1995, La deformación artificial del cráneo en la población prehistórica de San Pedro de Atacama, Chile. *Chungara* 27(2),117-124.
- Cocilovo, J.A., Varela, H.H. y Valdano, S.G., 2016, La Población Prehistórica de Calama Chunchuri Norte de Chile. *Composición y Estructura. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural Chile* 65, 291-306.
- Cocilovo, J.A., Zavattieri, M.V. y Costa Junqueira, M.A., 1994, Biología del grupo prehistórico de Coyo Oriental (San Pedro de Atacama, Norte de Chile): I Dimorfismo sexual y variación etaria, *Estudios Atacameños* 11,121-134.
- Comas, J. 1966. *Manual de antropología física*, Instituto de Investigaciones Históricas. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Costa, M.A. y Llagostera, A., 2014, Leishmaniasis en Coyo Oriente. *Migrantes trasandinos en San Pedro de Atacama. Estudios Atacameños Arqueología y Antropología Surandinas* 47, 5-18.
- Costa, M.A., Matheson, C., Iachetta, L., Llagostera, A. y Appenzeller, O., 2009, Ancient Leishmaniasis in a Highland Desert of Northern Chile. *PLoS ONE*, 4(9) e6983. doi:10.1371/journal.pone.0006983.
- De Nigris, M. 2009. *Arqueología, Minería y Metalurgia en la localidad de Cobres y sus alrededores (Períodos Prehispánico y Colonial)*. Tesis para optar por el título de Antropólogo, Escuela de Antropología, Facultad de Humanidades, Universidad Nacional de Salta. Salta.
- De Saint Pierre, M., C. Bravi, Motti, J.M.B., Fuku, N., Tanaka, M., Llop, E., Bonatto, S. y Moraga, M., 2012, An Alternative Model for the Early Peopling of Southern South America Revealed by Analyses of Three Mitochondrial DNA Haplogroups, *PLoS ONE* 7(9): e43486.
- Dembo, A. e Imbelloni, J.. 1938 *Deformaciones intencionales del cuerpo humano*. Humanior, Sección A 3. Buenos Aires: Imprenta Luis L. Gotelli.
- Durán E., Kangiser, M.F. y Acevedo, N., 2000, *Colección Max Uhle: Expedición a Calama 1912* *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural Chile* 56, 5-49.
- Fuchs, M.L., 2014. *Caracterización bioestructural de la población antigua de la Puna de Jujuy (Argentina)*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Argentina.
- Fuchs, M.L. y Varela, H. 2013, Fechados radiocarbónicos de Colecciones osteológicas de la Puna de Jujuy, Argentina. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 38, 553-558
- Fuchs, M.L., Varela, H.H. y Cocilovo, J.A., 2016a, Kinship and Phenotypic Divergence in the Ancient Population of the Puna Plateau of Northwestern Argentina. *Advances in Anthropology* 6, 1-10.
- Fuchs, M.L., Varela, H.H., Cocilovo, J.A., 2016b, Relaciones biológicas entre la Puna de Jujuy Argentina y San Pedro de Atacama Chile. *Antropo* 36, 15-27. www.didac.ehu.es/antropo

- Genovés, S., 1962, *Introducción al Diagnóstico de la Edad y del Sexo en Restos Óseos Prehistóricos*. Publicación del Instituto de Historia, México.
- Hartl, D.L. y Clark, A.G., 1997, *Principles of population genetics*. 3rd ed. By. Sunderland, M.A., Sinauer Associates, Inc.
- Hubbe, H., Oviedo, M. y Torres-Rouff, C., 2011, Estado de conservación y contextualización cronológica de la Colección Osteológica “Gustavo Le Paige”. *Estudios Atacameños Arqueología y Antropología Surandinas* 41,29-44
- Knudson, K.J., Pestle, W.J., Torres-Rouff, C. and Pimentel, G., 2012, Assessing The Life History of an Andean Traveller through Biogeochemistry: Stable and Radiogenic Isotope Analyses of Archaeological Human Remains from Northern Chile. *Int. J. Osteoarchaeol.* 22, 435–451.
- Llagostera, A. 1995. El componente cultural Aguada en San Pedro de Atacama. *Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino*, 6, 9-34.
- Llagostera, A., Torres, C.M. y Costa, M.A., 1988, Complejo psicotrópico de Solcor-3 (San Pedro de Atacama). *Estudios Atacameños* 9,61-98.
- Mendisco, F., Keyser, Ch., Seldes, V., Rivolta, C., Mercolli, P., Cruz, P., Nielsen, A. E., Crubezy, E. and Ludes, B., 2014, Genetic Diversity of a Late Prehispanic Group of the Quebrada de Humahuaca, Northwestern Argentina. *Annals of Human Genetics*, 78(5), 367-380.
- Molina Otárola, R., 2011, Los otros arrieros de los valles La Puna y el Desierto de Atacama. *Chungara Revista de Antropología Chilena* 43 2 , 177-187
- Montenegro, M., y Ruiz, M. 2007. Tránsito y paisaje en la puna de Jujuy durante los desarrollos regionales: una aproximación iconográfica. *Cuadernos de la Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales. Universidad Nacional de Jujuy*, (32), 167-185.
- Montes Suay, F., 2007 *Introducción a la Probabilidad*. Departamento de Estadística e Investigación Operativa, Universidad de València, España.
- Morton, N.E., 1982 *Outline of Genetic Epidemiology*, S. Karger, New York.
- Muscio, H. J., y López, G. E. 2016. Radiocarbon dates and anthropogenic signal in the South-Central Andes (12,500–600 cal. years BP). *Journal of Archaeological Science*, 65, 93-102.
- Nielsen, A.E., 2002, Asentamientos, conflicto y cambio social en el altiplano de Lípez (Potosí). *Revista Española de Antropología Americana* 32, 179-205.
- Nielsen, A.E. 2011. El tráfico de caravanas entre Lípez y Atacama visto desde la Cordillera Occidental. En *Ruta: Arqueología, Historia y Etnografía del Tráfico Sur Andino*, editado por L. Núñez A, y AE Nielsen, 83-110.
- Núñez, L. 1965. Desarrollo cultural prehispánico del norte de Chile. *Estudios Arqueológicos*, 1, 37-115.
- Núñez, L., 1968, Subárea Loa-Costa Chilena desde Copiapó a Pisagua. *Actas 32 Congreso Internacional de Americanistas*, pp. 145-182, Buenos Aires.
- Núñez, L., 1976, Registro regional de fechas radiocarbónicas en el Norte de Chile. *Estudios Atacameños* 4,74-123.
- Núñez A.L., Agüero P.C., Cases C.B. y De Souza H. P., 2003, El campamento minero Chuquicamata-2 y la explotación cuprífera prehispánica en el Desierto de Atacama. *Estudios Atacameños* 25,27-34
- Núñez L. y Dillehay, T., 1995, Movilidad giratoria armonía social y desarrollo en los Andes Meridionales: Patrones de tráfico e interacción económica. *Universidad Católica del Norte Antofagasta* 2º ed. 190 pp.
- Núñez, L. y Pimentel, G., 2008, Informe prospección arqueológica proyecto exploración geológica de óxidos y sulfuros, División Codelco Norte, Chile.
- Postillone, M.B., Fuchs, M.L., Crespo, C.M., Russo, M.G., Varela, H.H., Carnese, F.R., Avena, S.A. y Dejean, C.B., 2017, Linajes Maternos en Muestras Antiguas de la Puna Jujeña. Comparación con Estudios de la Región Centro-Sur Andina. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 19(1).
- Relethford, J.H., 1994, Craniometric variation among modern human populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 95,53–62.
- Relethford, J.H., 1996, Genetic drift can obscure population history: problem and solution. *Hum Biol* 68, 29–44.

- Relethford, J.H., 2001, Global analysis of regional differences in craniometric diversity and population substructure. *Hum Biol* 73, 629–636.
- Relethford, J.H., 2002, Apportionment of Global Human Genetic Diversity Based on Craniometrics and Skin Color. *American Journal of Physical Anthropology* 118, 393-398.
- Relethford, J.H., and Blangero, J., 1990. Detection of differential gene flow patterns of quantitative variation. *Hum Biol* 62,5–25.
- Relethford, J.H. and Harpending, H.C., 1994, Craniometric variation, genetic theory, and modern human origins. *Am J. Phys. Anthropol.* 95,249–270.
- Relethford, J.H., Crawford M.H., Blangero, J., 1997, Genetic drift and gene flow in post-famine Ireland. *Hum Biol* 69,443-465.
- Seber, G.A.F., 1984, *Multivariate observation*. Ed. John Wiley and Son, Nueva York.
- Slatkin, M., 1994, Gene flow and population structure. En *Ecological Genetics*, Ed. por L. Real. Princeton.
- Tarragó, M., 1977, Relaciones prehispánicas entre San Pedro de Atacama, Norte de Chile y regiones aledañas: la Quebrada de Humahuaca. *Estudios Atacameños* 5, 50-63.
- Tarragó, M., 1984, La historia de los pueblos circumpuneños en relación con el altiplano y los Andes Meridionales. *Estudios Atacameños* 7,93-104.
- Tarragó, M.N., 1989, Contribución al conocimiento arqueológico de las poblaciones de los oasis de San Pedro de Atacama en relación con los otros pueblos puneños, en especial, el sector septentrional del valle Calchaquí. Tesis para optar el título de Doctor en Historia, Especialidad Arqueología, Facultad de Humanidades y Artes, Universidad Nacional de Rosario, Argentina.
- Torres-Rouff, Ch., Knudson, K.J., Pestle, W.J. and Stovel, E.M., 2015 Tiwanaku Influence and Social Inequality: A Bioarchaeological, Biogeochemical, and Contextual Analysis of the Larache Cemetery, San Pedro de Atacama, Northern Chile. *American Journal of Physical Anthropology* 158,592–606 .
- Varela, H.H. y Cocilovo, J.A., 1996, Los componentes de la variación intramuestral en la población prehistórica de San Pedro de Atacama, Chile. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 1(1), 219-231.
- Varela, H.H. y Cocilovo, J.A., 2000, Structure of the Prehistoric Population of San Pedro de Atacama. *Current Anthropology*, 41(1), 125-132 The University of Chicago Press, Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research.
- Varela, H.H. y Cocilovo, J.A., 2002. Genetic Drift and Gene Flow in a Prehistoric Population of the Azapa Valley and Coast, Chile. *American Journal of Physical Anthropology* 118, 259-267.
- Varela H.H. y Cocilovo, J.A., 2009. Microevolución en San Pedro de Atacama (Norte de Chile): el cementerio de Quitor. *Latin American Antiquity*, 20 (2), 333-342.
- Varela, H. H., y Cocilovo, J.A., 2011,. Divergencia fenotípica en los Oasis de San Pedro de Atacama, Norte de Chile. *Estudios Atacameños*, 4, 101-112.
- Varela, H. Cocilovo, J.A., Baffi, I. y Valdano, S., 1999, La población antigua de la Quebrada de Humahuaca y sus relaciones biológicas con áreas aledañas. *Rev. Esp. Antrop. Biol.* 20,7-24
- Varela, H., Cocilovo, J.A., y Costa, M. A. 1990. El dimorfismo sexual en la población prehistórica de San Pedro de Atacama, Chile. *Chungara*, 24/25: 159-166.
- Varela, H. H., Cocilovo, J.A. and Fuchs, M.L. 2017 Dispersion, Colonization and Phenotypic Structure of Prehistoric Human Populations of the Andes of north-western Argentina. Manuscrito.
- Varela, H.H., Cocilovo, J.A., Fuchs, M.L. and O'Brien, T.G., 2014, Coastal Valley and Oasis Interaction: Impact on the Evolution of Ancient Populations in the South Central Andes. *American Journal of Physical Anthropology* 155,591–599.
- Varela, H.H., Cocilovo, J.A., y O'Brien, T.G., 2012, Evolución de las Poblaciones Prehistóricas del Área Andina Centro Sur: Deriva Genética, Migración y Selección Natural. *Antropo*, 28, 9-22. www.didac.ehu.es/antropo.
- Varela, H. H., Cocilovo, J. A., O'Brien, T. G. 2013. Valley to valley: the biological connection between prehispanic residents of Cochabamba, Bolivia, and Azapa, Chile. *Advances in Anthropology*, 3(04), 210.

- Varela, H.H., O'Brien, T.G., Cocilovo, J.A., 2008, The genetic divergence of prehistoric populations of the South-Central Andes as established by means of craniometric traits. *American Journal of Physical Anthropology* 137, 274-282.
- Wilder, H., 1920, *Laboratory Manual of Anthropometry*. Editorial P. Blakiston's Son y Co., Philadelphia.
- Yacobaccio, H.D., 2012, Intercambio y Caravanas de Llamas en el Sur Andino 3000-1000 AP. Comechingonia. *Revista de Arqueología* 16,31-51.