

INFORME DEL PROYECTO ANÁLISIS DE ADN DE LOS INCAS Y LAS POBLACIONES MULTIÉTNICAS PREHISPANICAS

Por: Dr. L. Richard Burger

Prof. Dr. Lars Fehren-Schmitz

Resumen

Este informe trata sobre el análisis genético de aplicado a las muestras de restos humanos de individuos provenientes de los sitios arqueológicos: Kusikancha, Qotacalle, Kanamarca, Torontoy y MachuPicchu. Todas las muestras consideradas fueron exportadas al Laboratorio de Paleogenómica de UCSC en la Universidad de California, Santa Cruz, bajo la Resolución Viceministerial Nro. 026-2018-VMPCIC-MC, emitida para el Prof. Richard Lewis Burger el 19 de febrero de 2018. Estos estudios han permitido establecer la multiplicidad de grupos genéticos habitando Machu Picchu a modo probablemente como *Yanaconas* provenientes de la costa norte y amazonia norte y en una escala más amplia se encuentran datos que señalan que una importante población inca de cuzco proceden originalmente de regiones altiplánicas y otra parte de la zona noroeste, evidenciando además una dinámica de amplia interacción social inter regional durante la época de apogeo del tawantinsuyo.

Antecedentes, problemática y objetivos de la investigación

Los estudios de antropología aplicados a los contextos funerarios de Machu Picchu indicaron que algunos individuos presentaban rasgos particulares como asociación a objetos foráneos, deformación craneana, etc. Indicios que indicaban que hubo grupos de personas no locales, lo que sugería que algunos de estos individuos podrían provenir de regiones lejanas y muy probablemente se tratarían de Yanaconas, personas que fueron trasladados de regiones lejanas para prestar servicio al estado inca (4,8) había que demostrar esta posibilidad. El desarrollo de análisis de ADN antiguo, aplicados a material óseo humano arqueológico recientemente perfeccionados pueden ahora brindar respuestas a incógnitas y ser fuente de ayuda a la ciencia arqueológica. Esta hipótesis ha sido el centro y origen de esta investigación ampliando su rango de acción con muestras de diversas partes de Cuzco y comparándolas con datos genéticos de otras regiones mas lejanas.

Las muestras fueron seleccionadas para el estudio fueron recogidas en diversas temporadas de trabajos arqueológicos incluso las más antiguas fueron recolectadas luego de 1911 en Machu Picchu, por lo cual existía el riesgo que el ADN antiguo podría no haberse conservado. Este problema fue superado al recuperarse evidencia genética en la mayoría de los restos, salvo algunos que debido al estado de conservación y el tipo de muestras.

El objetivo de este estudio fue evaluar la preservación de ADN antiguo, determinar el parentesco biológico, la afinidad genética poblacional de todos los individuos y definir la posible procedencia de individuos aparentemente foráneos en Machu Picchu y como objetivos generales aplicar estos

criterios a nivel macro para la región de Cuzco mediante métodos paleogenómicos a fin de determinar los grupos genéticos, así como determinar las regiones de probable origen a nivel andino durante la vigencia del imperio Inca.

Metodología aplicada en el desarrollo de la investigación.

Las muestras fueron enviadas a las instalaciones del laboratorio de ADN antiguo del Laboratorio de Paleogenómica de UCSC, Universidad de California, Santa Cruz, donde fueron preparadas para análisis paleogenómicos siguiendo procedimientos estandarizados. El Laboratorio de Paleogenómica de UCSC es una instalación de investigación de última generación, especialmente dedicada al análisis de muestras que contienen cantidades mínimas de ADN altamente degradado.

Después de la limpieza de todas las muestras y la pulverización o corte de fracciones para los análisis de ADN, se extrajo ADN de todas las muestras utilizando un protocolo establecido para ADN altamente degradado (3). Se construyeron bibliotecas genómicas de cadena sencilla para secuenciación de genoma completo (bibliotecas de cadena sencilla Santa Cruz) a partir de los extractos de ADN, empleando un protocolo diseñado especialmente para crear bibliotecas a partir de muestras altamente degradadas (4).

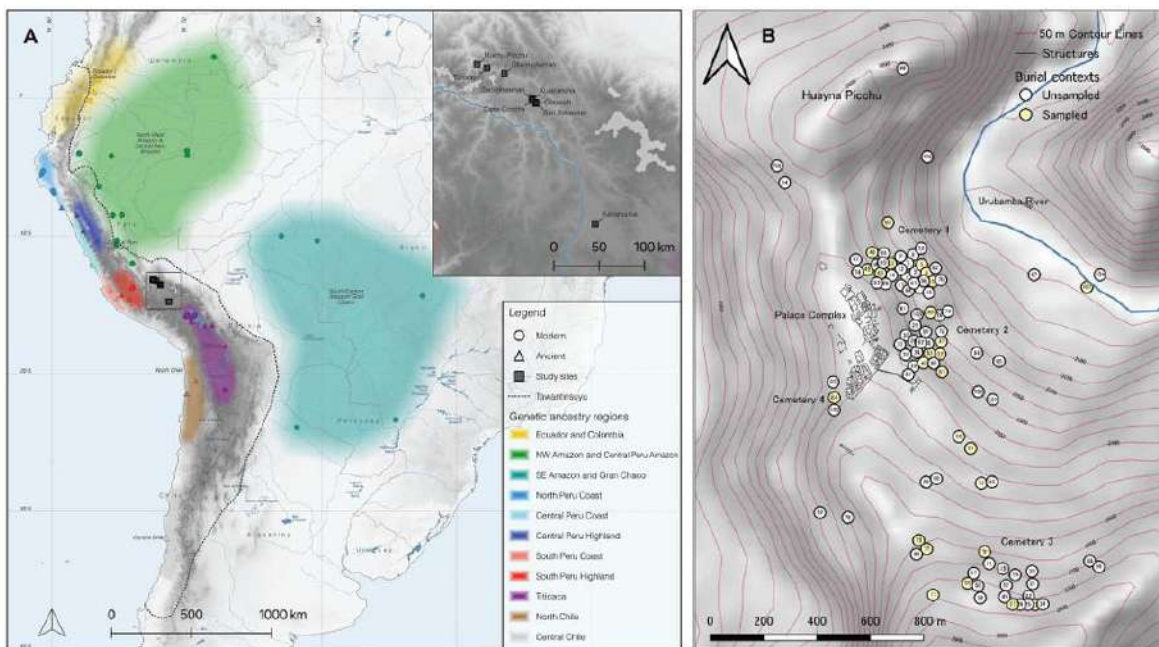


Fig. 1. Mapas de la procedencia de los sitios, grupos e individuos analizados en este estudio. (A) Mapa de América del Sur que muestra la distribución geográfica de los grupos de ascendencia genética descritos (33, 34), la ubicación de los genomas de referencia publicados de individuos modernos (círculos) y antiguos (triángulos) que constituyen estos grupos y de los sitios arqueológicos de los cuales derivan los individuos en este estudio (cuadrados, ver también el recuadro). (B) Mapa que muestra la ubicación de las cuevas funerarias en Machu Picchu y destaca las cuevas muestreadas en este estudio [adaptado de la figura 2 de (25)].

Las extracciones de polvo de dientes se realizaron siguiendo un protocolo basado en columnas de sílice optimizado para la recuperación de pequeñas moléculas de aDNA (56) utilizando ~60 mg de

muestra pulverizada. Antes del análisis, añadimos un tratamiento con lejía antes de la digestión, tal como lo describen Boessenkool et al. (57). Aliquotas de 60 mg de polvo de diente se incubaron primero en 1 ml de solución de hipoclorito de sodio al 0.5% (Sigma-Aldrich) a temperatura ambiente durante 15 minutos. Después de la centrifugación, el sobrenadante se desechó y el pellet de polvo óseo restante se lavó con 1 ml de H₂O de grado molecular tres veces.

Para varios dientes, seguimos el método de extracción mínimamente destructivo descrito por Harney et al. (58) que no implica ninguna destrucción mecánica del diente. Envolvimos las coronas de los dientes limpios en parafilm irradiado con ultravioleta y sumergimos parte de las raíces en 1 ml del tampón de lisis utilizado para el método previamente descrito durante ~3 horas a 37°C. El lisado fue luego purificado como se describe para el muestreo destructivo (56, 58). Todos los lotes de extracción fueron acompañados por al menos dos controles negativos.

Preparación de la biblioteca de secuenciación

Utilizamos dos métodos de preparación de bibliotecas de secuenciación para los datos generados en este estudio. Para la mayoría de los individuos de Machu Picchu, construimos bibliotecas de ADN de doble hebra y doble índice (dsDNA) a partir de 25 µl de extracto de ADN. Todos los extractos fueron tratados parcialmente con Uracil-DNA Glycosylase (UDG) antes de la construcción de la biblioteca para reducir, pero no eliminar, la cantidad de daño inducido por desaminación en los extremos de los fragmentos de aDNA (59). Las muestras de los otros individuos tuvieron otra biblioteca de ADN para mantener un orden.

En la Universidad de California, Santa Cruz (UCSC), para los extractos de ADN de todos los demás individuos, utilizamos un protocolo de biblioteca que emplea la ligadura direccional con soporte de los adaptadores P5 y P7 de Illumina para convertir ADN de cadena sencilla nativo (ssDNA) y calor. dsDNA desnaturalizado en bibliotecas de secuenciación en una sola reacción enzimática (60). Seguimos el protocolo descrito por los autores utilizando 25 µl de extracto de ADN para cada individuo. Para las bibliotecas producidas en MPI EVA, se utilizó otro protocolo de biblioteca de ssDNA descrito por Gansauge et al. (61), utilizando la versión completamente automatizada del protocolo.

Todos los lotes de bibliotecas fueron acompañados por al menos dos controles en blanco, y las bibliotecas también se construyeron y probaron para los controles de extracción. Las bibliotecas de reacción en cadena de la polimerasa post-indexación de ambos métodos fueron cuantificadas utilizando el ensayo de ADN de alta sensibilidad en un Agilent 2200 TapeStation (Agilent Technologies Inc., Santa Clara, CA, EE. UU.). Para el cribado inicial de ADN, las bibliotecas de preservación de lotes de preparación se agruparon en cantidades equimolares y se secuenciaron en un secuenciador NextSeq500 (Illumina Inc., San Diego, CA, EE. UU.) durante 2 × 75 ciclos en UC-PGL.

Enriquecimiento dirigido y secuenciación de alto rendimiento

Tanto las bibliotecas de ADN de doble cadena (dsDNA) como las de ADN de cadena sencilla (ssDNA) que, después de la secuenciación shotgun, mostraron la presencia de daños específicos de ADN antiguo y un porcentaje de ADN endógeno humano superior al 0.5% fueron transferidas a MPI-EVA para el enriquecimiento de objetivos. Las bibliotecas de 34 individuos enterrados en Machu Picchu mostraron una preservación de ADN suficiente para el enriquecimiento. Además, las bibliotecas de 30 individuos (tabla S1) del Valle Sagrado/Urubamba (Ollantaytambo = 5 y Torontoy = 3), sitios en barrios de la Cusco moderna (Casa Concha = 2, Kusicancha = 4, Qotakalli = 4, Sacsahuamán = 5 y San Sebastián = 3), y Kanamarka (n = 4) en la región sur de Cusco, a ~150 km de Cusco (Provincia de Espinar), fueron enviados para enriquecimiento. Los datos de los individuos enterrados en Torontoy y San Sebastián han sido reportados en Nakatsuka et al. (34).

En el MPI-EVA, las bibliotecas fueron enriquecidas para un conjunto de 1,237,207 SNPs dirigidos a lo largo del genoma humano (captura en solución de 1240K) como se describió anteriormente (62). Los productos de ADN enriquecido fueron secuenciados en un instrumento Illumina HiSeq4000 (Illumina Inc., San Diego, CA, EE. UU.) con 75 ciclos de carrera de un solo extremo o 50 ciclos de carrera de extremos emparejados utilizando el protocolo del fabricante. La salida fue luego desmultiplexada utilizando bcl2fastq versión 2.17.1.14 (software de conversión Illumina) y dnaclust versión 3.0.0 (63).

Procesamiento de lecturas de secuenciación, determinación del sexo cromosómico y autenticidad del ADN

Después de la desmultiplexión, las lecturas de secuenciación resultantes se procesaron utilizando el pipeline computacional interno UCSC-PGL desarrollado para aDNA descrito en (34) y disponible en (<https://github.com/mjobin/batpipe>, v1, 10 de mayo de 2021). Esta tubería recorta adaptadores, fusiona lecturas de extremos emparejados (parámetros predeterminados), alinea las lecturas de secuenciación contra un genoma de referencia especificado por el usuario, elimina lecturas duplicadas y estima características de calidad. Las secuencias de adaptadores residuales fueron recortadas y fusionadas utilizando BC_bin_clip y SeqPrep 2 (64), con un solapamiento mínimo de 11 pares de bases necesario para fusionar lecturas de extremos emparejados.

Las lecturas de secuenciación se alinearon utilizando el alineador Burrows-Wheeler versión 0.7.12 (65), deshabilitando la siembra (-l 16500,-n 0.01) contra la referencia del genoma humano GRCh37/hg19 del navegador del genoma UCSC. Se eliminaron los duplicados con DeDup versión 0.12.2 (66), que elimina lecturas con coordenadas de inicio y fin idénticas. Se aplicó un filtro de calidad de mapeo de 30 utilizando la versión 1.3 de SAMtools.

Estimamos la tasa de contaminación para las lecturas de secuenciación utilizando dos métodos. Para todos los individuos, utilizamos los parámetros recomendados en Contammix (67) para estimar las tasas de contaminación mitocondrial. Además, también estimamos la contaminación en el cromosoma X para todos los individuos biológicamente masculinos con ANGSD (68), que crea una estimación basada en la tasa de heterocigosidad observada en el cromosoma X. Las tasas de contaminación mitocondrial y del cromosoma X para todos los individuos secuenciados fueron bajas (mitocondrial: <3%; cromosómico X: <1%), lo que indica la autenticidad de los datos genómicos obtenidos (tabla S1). Estimamos los patrones de daño en el ADN utilizando MapDamage 2 (69) y observamos tasas de daño en los extremos de lectura de >3% para todos los individuos (tabla S1), como se esperaba para el ADN antiguo (aDNA). Para las bibliotecas de ADN de cadena sencilla (ssDNA), observamos el desequilibrio esperado en la frecuencia de desaminación terminal reportado anteriormente (60).

El sexo cromosómico de los individuos estudiados se determinó evaluando la proporción (R_y) de lecturas que se alinean con el cromosoma Y (n_Y) en comparación con el número total de lecturas que se alinean con los cromosomas sexuales ($n_X + n_Y$), es decir, $R_y = (n_Y / (n_Y + n_X))$, como se describe en (70).

Además, utilizamos un enfoque de tasa de normalización del cromosoma X (R_x) que compara la proporción R_x con la variabilidad observada en todos los autosomas (71). Pudimos determinar el sexo cromosómico para 33 de los 34 individuos de Machu Picchu que fueron enriquecidos utilizando la captura de 1240k. El conjunto analizado está compuesto por 19 hembras biológicas y 14 machos biológicos. Las estimaciones de sexo molecular están de acuerdo con la evaluación de sexo morfológico reportada por Verano (20). Las estimaciones de sexo para todos los individuos analizados en este estudio se pueden encontrar en la tabla S1. Pudimos determinar la molécula

de sexo para un total de 67 individuos de los 68 genomas antiguos recién secuenciados en este estudio (grupos de Machu Picchu y Urubamba y Cusco). De esos, un total de 27 individuos presentan sexo biológico masculino y 40 femenino.

Análisis del cromosoma Y y del ADNmt Para la asignación de haplogrupos del cromosoma Y, utilizamos los archivos BAM originales y realizamos un procedimiento de procesamiento independiente. Filtramos las lecturas con una calidad de mapeo de <30 y las bases con una calidad de base de <30 y recortamos los primeros y últimos 2 pares de bases (pb) de cada secuencia para eliminar posibles sustituciones inducidas por daños.

Determinamos el haplogrupo al identificar la mutación más derivada para cada muestra utilizando el árbol de la versión 15.37 de la Sociedad Internacional de Genealogía Genética 2019–2020 (accedido el 15 de abril de 2021) mediante la función de clasificación de LineageTracker y la construcción del genoma de referencia hg19 (-b 37) implementada en Y-LineageTracker (72). Los haplotipos mitocondriales de los individuos fueron analizados como se describe en Llamas et al. (73) (ver Texto Suplementario).

Genotipificación y datos de referencia Recortamos 2 pb de cada extremo de las lecturas de las bibliotecas enriquecidas tratadas parcialmente con UDG para reducir el sesgo potencial introducido por el daño en el ADN. Diferentes corridas de secuenciación y bibliotecas de los mismos individuos fueron fusionadas, y los duplicados fueron eliminados y ordenados nuevamente usando SAMtools (74). Para cada una de las posiciones SNP de 1240k enriquecidas en las bibliotecas de secuenciación, se eligió una lectura al azar para representar esta posición utilizando el llamador de genotipos pileupcaller (<https://github.com/stschiff/sequenceTools>, v1.5.3, 15 de febrero de 2023). Los datos se fusionaron luego con genomas antiguos previamente publicados de las Américas (32, 34, 46, 75–82), datos humanos actuales del Simons Genome Diversity Project (83), que incluían 26 individuos nativos americanos de 13 grupos, y datos genómicos de otros individuos genotipados para los 1,196,358 SNPs dirigidos por la captura de SNP de 1240k, compilados y proporcionados por el laboratorio de Reich (84). También incluimos datos de 224 individuos nativos americanos de 34 poblaciones diferentes genotipados en el array Affymetrix Human Origins (HO) (33, 41, 85, 86) no incluidos en el conjunto de datos de 1240k. Para varios análisis que involucraron poblaciones modernas y que se beneficiaron de la mayor diversidad y representación geográfica de individuos en el conjunto de datos HO, restringimos los datos a la intersección de 597,503 SNPs entre el conjunto de SNPs 1240k y el conjunto de datos HO. Sin embargo, debido a la baja cobertura general obtenida para varios de los individuos de Machu Picchu (MP), la pérdida sustancial de poder estadístico resultante de eso no fue aceptable. En la mayoría de los casos, realizamos análisis utilizando tanto el conjunto de datos completo de 1240k como el conjunto de datos HO (también mostrando los límites de resolución). Para un número limitado de análisis, también fusionamos nuestro conjunto de datos HO con los genotipos de 229 individuos de América Central y del Sur, incluyendo individuos de las comunidades Cashibo, Shipibo, Huambisa, Ashaninka y Yanasha de la Amazonía Peruana Central, genotipados con el HumanOmniExpress 1.1 BeadChip (OMNI, Illumina, San Diego, CA), para aumentar la diversidad geográfica de los grupos representativos (40). La combinación de los conjuntos HO y OMNI (HO_Omni) resultó en una superposición de 125,320 SNPs retenidos.

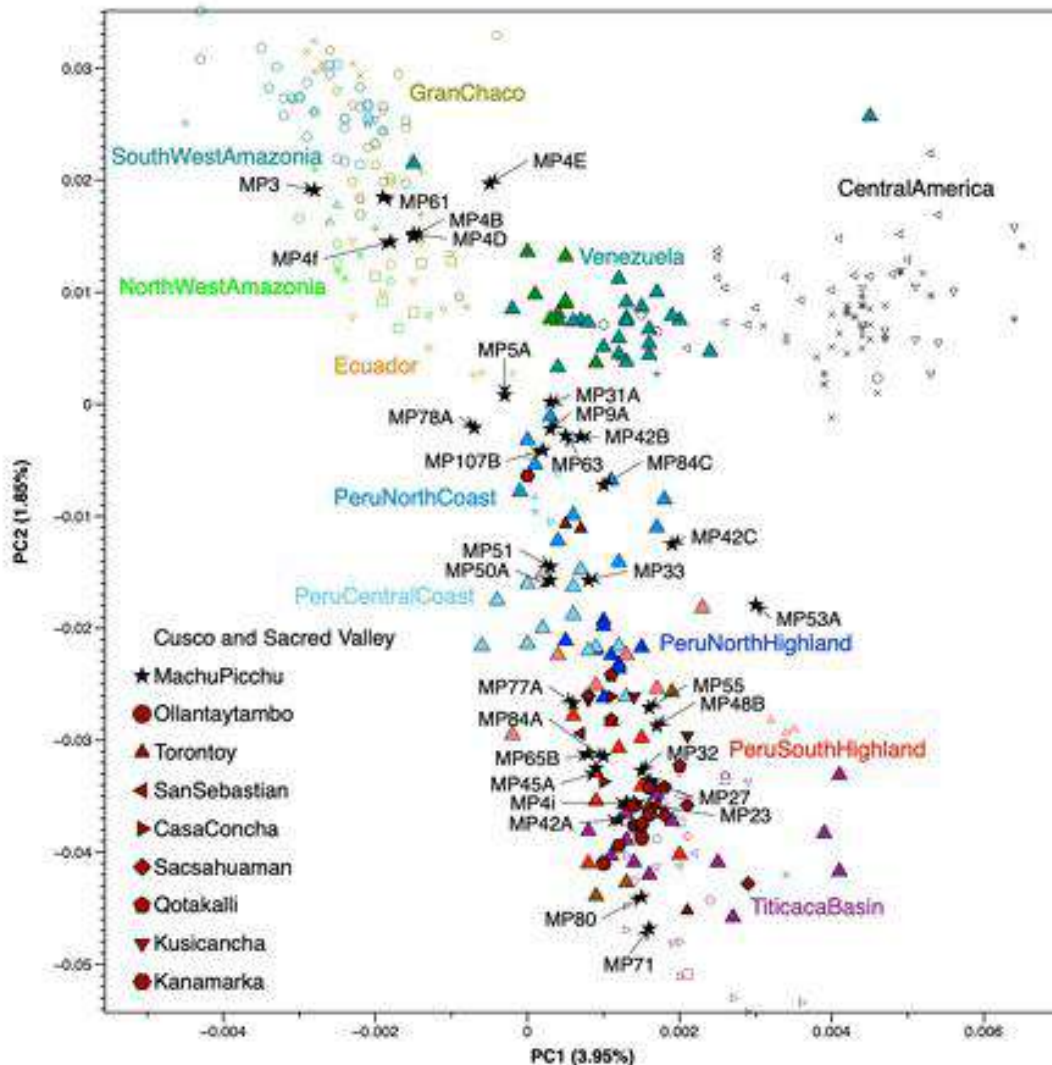


Fig. 2. Afinidad genética de los individuos de Machu Picchu, el Valle Sagrado y Cusco. Gráfico de PCA proyectando individuos previamente publicados (32–34, 41, 46, 75–82, 84–86) y los individuos antiguos estudiados aquí sobre componentes principales calculados a partir de las poblaciones nativas americanas actuales. Los individuos de Machu Picchu están representados por estrellas negras.

Estimaciones de diversidad genómica

Para estimar la diversidad genética autosómica, realizamos análisis de heterocigosidad condicional para los grupos de Machu Picchu y Cusco reportados aquí y datos genómicos previamente reportados de varios grupos andinos y sudamericanos prehispánicos y contemporáneos de contextos rurales y urbanos utilizando POPSTATS con parámetros predeterminados (85). La heterocigosidad condicional es una estimación de la diversidad genética en un grupo obtenida al muestrear un alelo aleatorio de cada uno de dos individuos elegidos al azar en un panel conocido de polimorfismos.

Parentesco

Para analizar la relación o parentesco biológico entre los individuos enterrados en Machu Picchu, utilizamos tanto READ (87) como IcMLkin (88). Ejecutamos IcMLkin con frecuencias alélicas de población calculadas a partir de $n = 150$ individuos prehispánicos y nativos americanos contemporáneos publicados en (32, 34, 46, 75, 78, 82), excluyendo a los individuos contemporáneos que exhiben mezcla con ascendencia no nativa americana (ver Texto Suplementario).

Análisis de componentes principales

Realizamos el PCA utilizando la versión 16680 de smartpca en EIGEN-SOFT (89). Utilizamos los parámetros predeterminados y las opciones `lsqproject: YES` y `newshrink: YES` y realizamos PCA en el conjunto de datos HO de los actuales individuos no mezclados de América Central y del Sur. Proyectamos los individuos antiguos sobre los componentes principales determinados a partir de los individuos actuales. Los individuos con menos de 20,000 SNPs no fueron proyectados.

Agrupación de individuos del Valle de Urubamba y Cusco en clústeres de análisis

El PCA indica que muchos de los individuos de cada una de las regiones del Valle de Urubamba y Cusco comparten un ancestro genético similar; por lo tanto, para identificar las diferencias a nivel individual y para identificar un agrupamiento sensato, utilizamos qpWave (90) para probar si los individuos de los sitios en el Valle de Urubamba y la región de Cusco son genéticamente homogéneos dentro de esos grupos, realizando comparaciones por pares entre cada individuo de un grupo. Cuando los individuos dentro de un sitio eran consistentes con una ola de ascendencia utilizando múltiples grupos andinos como grupos externos ($P > 0.01$ para rango 0), los asignamos a un grupo/población (tabla S2). En el caso de Ollantaytambo y San Sebastián, todas las comparaciones por pares indicaron que todos los individuos en el respectivo grupo son homogéneos en ascendencia.

Para todos los demás grupos, este no fue el caso, resultando en varios subgrupos (por ejemplo, Peru_Kanamarka1_LH, Peru_Kanamarka2_LH y Peru_Kanamarka3_LH) para cada sitio (ver tabla S1 para todos los agrupamientos utilizados en los análisis posteriores). Debido a nuestro interés en identificar historias genéticas individuales, no agrupamos a ninguno de los individuos de Machu Picchu para la mayoría de los análisis.

Estadísticas f3.

Usando el conjunto de datos completo de 1240k, utilizamos el paquete qp3pop (v650) en ADMIXTOOLS (90) para calcular estadísticas f3 con errores estándar calculados mediante un jackknife de bloques ponderados sobre bloques de 5 Mb. Usamos el parámetro `inbreed: YES` para calcular las estadísticas f3 y tener en cuenta nuestra elección aleatoria de alelos en cada posición. Calculamos estadísticas f3 de grupo externo de la forma f3 (Mbuti; Pop1, Pop2), que miden la deriva genética compartida entre la población 1 y la población 2. Creamos una matriz de los valores f3 del grupo externo entre todos los pares de poblaciones y entre los individuos de Machu Picchu. Convertimos los valores originales de f3 a distancias tomando el inverso de los valores y generando un árbol de vecino uniendo (NJ-tree) utilizando la función neighbor de la versión 3.696 de PHYLIP y estableciendo USA_MT_Anzick1_12800BP como el grupo externo (se usaron los ajustes predeterminados para el resto del análisis). Para el árbol NJ, solo incluimos a los individuos de Cusco y Urubamba agrupados como se describió anteriormente, pero no a los individuos de Machu Picchu. Mostramos el árbol usando FigTree (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/>) (fig. S4).

Además, calculamos estadísticas f3 de la forma f3 (Mbuti; Andino Antiguo, Sudamericano Actual) para cada individuo de Machu Picchu y los grupos de Urubamba/Cusco utilizando el conjunto de

datos HO y para individuos seleccionados utilizando el conjunto de datos Omni. Representamos las estadísticas f en un mapa de calor usando R (https://github.com/pontusssk/point_heatmap, v1, 2 de mayo de 2022) (figs. S2 y S7).

Para investigar más a fondo la deriva compartida entre cada individuo enterrado en Machu Picchu y para probar si su ascendencia genética se correlaciona con su distribución a través de los diferentes cementerios y cuevas funerarias, calculamos estadísticas f3 del tipo f3 (Mbuti; MP_ind1, MP_ind2) y las visualizamos como una matriz de similitud (fig. S6) para los individuos de Machu Picchu. Solo se incluyeron individuos con más de 50,000 SNPs.

f4 estadísticas, qpWave y qpADM

Utilizamos las herramientas qpDstats, qpWave y qpADM empaquetadas en ADMIXTOOLS(90) para probar la mezcla. Para evaluar las conexiones relativas entre los individuos y grupos antiguos que comparten entre sí y con otras poblaciones antiguas y actuales, calculamos varios estadísticos f4 utilizando el paquete qpDstat (v970) en ADMIXTOOLS con los parámetros modo f4: Sí y printse: Sí. Los errores estándar (SE) se calcularon utilizando un tamaño de bloque de jackknife de 0.050. Para obtener detalles sobre las pruebas específicas, consulte el Texto Suplementario posterior y las tablas S3 y S7.

Utilizamos qpWave (v1200) de ADMIXTOOLS (90) para determinar el número mínimo de fuentes de ascendencia para cada individuo y grupos de individuos utilizando poblaciones antiguas y modernas. Los grupos de referencia (poblaciones adecuadas) fueron elegidos para representar ramas que se consideran basales para las poblaciones bajo investigación, manteniendo el número de poblaciones al mínimo como sugiere la documentación del software. Más precisamente, probamos, por ejemplo, si alguno de los individuos o grupos de Machu Picchu, Cusco o Urubamba es consistente con una sola ola de ascendencia ($P > 0.05$) para el rango 0 cuando se emparejan con San Sebastian_combined, Ollantaytambo_LIP, o cualquiera de los clústeres de ascendencia andina regional determinados por Nakatsuka et al. (34) u otros sudamericanos no andinos. Para todos los análisis qpWave, utilizamos la configuración predeterminada excepto por el cambio en el que establecimos allsnps: Sí. Los resultados compilados utilizando tanto los conjuntos de datos completos de 1240k como los de HumOrg se pueden encontrar en la tabla S4, y la descripción extendida de todas las pruebas se puede encontrar en el Texto Suplementario.

Para todos los individuos/grupos donde el rango = 0 fue rechazado en los análisis de qpWave, utilizamos qpADM (90) para probar modelos de mezcla bidireccional y tridireccional utilizando el enfoque de modelo rotativo sugerido e implementado en qpADM_wrapper (https://github.com/pontusssk/qpAdm_wrapper, v1, 12 de marzo de 2022) (92). Bajo este enfoque rotativo, las poblaciones se trasladan consistentemente del conjunto de fuentes al conjunto de poblaciones de referencia. Utilizamos un conjunto fijo de fuentes/grupos externos para el análisis, que consiste en todos los clústeres de ascendencia andina antigua determinados por Nakatsuka et al. Y otras poblaciones antiguas y contemporáneas de la Amazonía, el Cono Sur y América Central, acumulando 120 modelos probados por individuo/grupo para los modelos bidireccionales. Establecimos el parámetro de detalles: Sí, que informa un puntaje Z distribuido normalmente para el ajuste (estimado con un jackknife de bloque). Los resultados compilados utilizando tanto el conjunto de datos completo de 1240k como el conjunto de datos de HumOrg se pueden encontrar en la tabla S5.

Resultados de la investigación:

Perspectivas genómicas desde la población de Machu Picchu y Cuzco

Para explorar la diversidad genética y las afinidades de los individuos de Machu Picchu y Cusco en el contexto más amplio de América del Sur y Central, realizamos un análisis de componentes principales (PCA) utilizando genomas modernos de estas regiones como referencias y proyectando los genomas obtenidos en este estudio y otros genomas antiguos publicados en estos ejes (Fig. 2 y Texto Suplementario). Encontramos que los individuos de Machu Picchu se agrupan no solo con individuos de toda la región andina, sino también con individuos de la costa peruana, desde el norte hasta el sur. Además, seis individuos (MP3a, MP4b, MP4d, MP4e, MP4f y MP61) se agrupan con individuos modernos de la Amazonía peruana central y noroccidental, así como la región amazónica ecuatoriana y colombiana (Fig. 2). Los perfiles individuales de deriva genética compartida, calculados utilizando estadísticas f_3 (fig. S2 y Texto Suplementario), reflejan la diversidad de afinidades genéticas observadas en el PCA, con algunos individuos (por ejemplo, MP3a, MP4b, MP4d, MP4e, MP4f, MP5a, MP61 y MP107b) compartiendo la mayor parte de la deriva genética con grupos amazónicos del noroeste o suroeste, y algunos (MP9b, MP31a, MP63 y MP78) mostrando una atracción genética distinta hacia los hablantes de Kichwa modernos de Ecuador y el sur de Colombia (33). En consecuencia, la mayoría de los individuos de Machu Picchu para los cuales obtuvimos datos suficientes ($>100,000$ SNPs, $n = 30$) comparten alelos en exceso con otros grupos de ascendencia andina costera o de altiplano regional y grupos de ascendencia de tierras bajas de bosque tropical adyacentes (Fig. 1), en comparación con los habitantes preincaicos del Valle de Urubamba (Ollantaytambo_LIP) o los habitantes pre imperiales de la capital inca Cusco (San Sebastian_LIP) utilizando estadísticas f_4 (Fig. 3, fig. S3, tabla S3 y Texto Suplementario) hasta los límites de nuestra resolución estadística.

Usamos qpWave y qpADM para probar si alguno de los retentores de Machu Picchu puede ser modelado como compartiendo la misma población ancestral con alguno de los grupos que representan los clústeres de ascendencia andina regional (34) y cualquier ascendencia no andina de América del Sur grupo (33, 40, 41) o como una mezcla bidireccional de los dos (Fig. 1 y Texto Suplementario). Hasta los límites de nuestra resolución estadística, discernimos que 17 de 30 individuos pueden estar vinculados a una única fuente ancestral compartida con uno de los grupos de ascendencia regional mencionados ($P > 0.05$ para rango 0; Fig. 4 y tabla S4). Seis de estos individuos (20%), todas biológicamente femeninas, exhiben ascendencia asociada con grupos actuales del Norte Peruano y del Centro Oeste de la Amazonía. Pruebas adicionales indican que estos individuos comparten más deriva genética con grupos que viven a lo largo del piedemonte oriental de los Andes Centrales de Perú, como los Matsigenka, Shipibo, Piros y los Ashaninka, que con grupos que habitan la Amazonía noroccidental peruana (figs. S2 y S4, tabla S5, y Texto Suplementario). Los Ashaninka son uno de los grupos contemporáneos de la selva tropical geográficamente más cercanos a Machu Picchu, viviendo en la cuenca baja del Urubamba y las tierras bajas de los Departamentos de Junín y Ucayali, al norte de Machu Picchu (Fig. 1).

Cuatro individuos de Machu Picchu (tres hombres y una mujer) exhiben ascendencia asociada con individuos prehispánicos y contemporáneos de la costa norte y central de Perú (tabla S4). Un individuo masculino comparte la misma ascendencia con San Sebastián_LIP, representando la región de Cusco, mientras solo seis individuos (cuatro hombres y dos mujeres) exhiben ascendencia asociada con los habitantes ancestrales del Valle de Urubamba (Ollantaytambo_LIP) y el grupo más amplio de ascendencia de las Tierras Altas del Sur de Perú. Esto no significa necesariamente que estos seis individuos fueran locales, ya que el grupo de ascendencia regional South Peru Highland

incluye individuos de Ayacucho y Huancavelica, con algunos individuos de este grupo encontrados en sitios arqueológicos hasta 260 km al oeste de Ollantaytambo en las partes altas del drenaje de Nasca (Fig. 1).

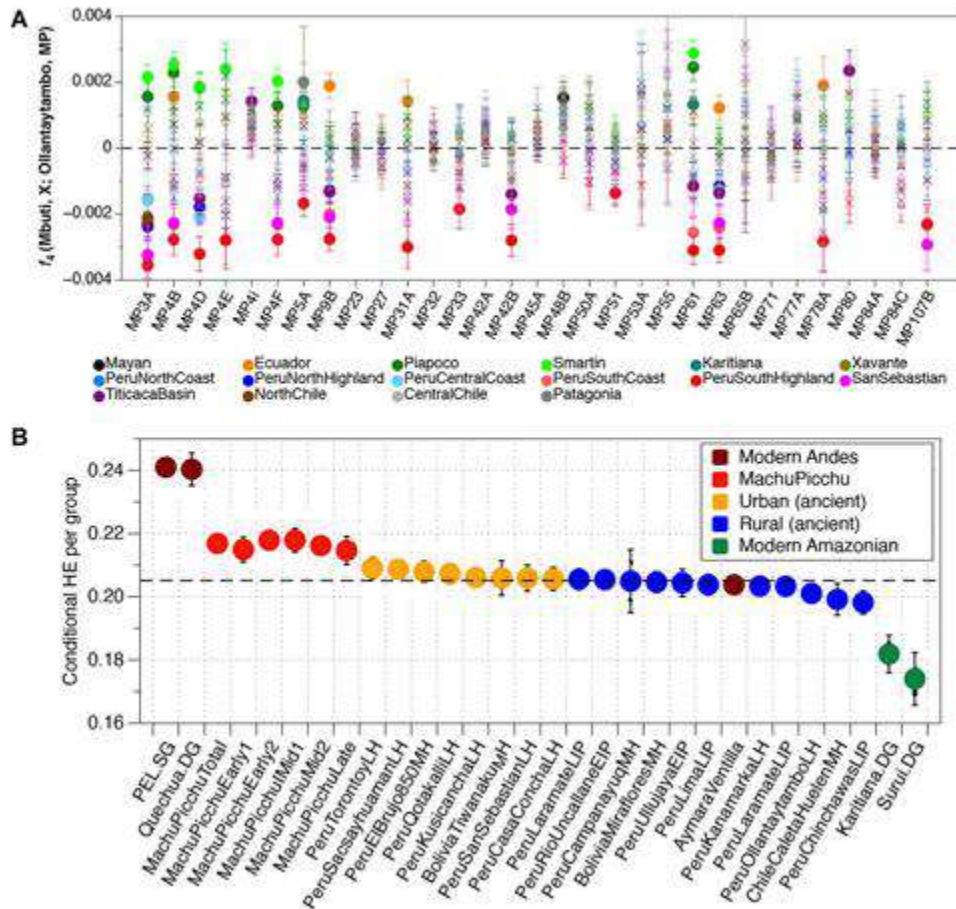


Fig. 3. Estructura genómica y diversidad de los individuos de Machu Picchu. (A) Estadísticas f_4 del tipo f_4 (Mbuti, X; Ollantaytambo/San Sebastián, MPindividual).

utilizando el conjunto de datos HumOrg (26). X representa ya sea uno de los clústeres de ascendencia andina o grupos seleccionados no andinos centrales de América del Sur y Central (visión completa, ver fig. S3 y tabla S3). (B) Estimaciones de heterocigosis condicional (HE). Barras negras estrechas y más gruesas, ± 1.96 y 3 DEs, respectivamente.

Ajustamos modelos de mezcla bidireccional para los 13 individuos restantes (Fig. 4). En muchos casos, observamos múltiples modelos en competencia, con varias fuentes andinas ajustándose, mientras que las fuentes no andinas eran menos problemáticas (tabla S6). La dificultad de determinar fuentes andinas distintas cuando el número de SNPs es bajo se explica mejor por la baja diferenciación genética entre los grupos regionales andinos, la mayoría de los cuales comparten una ascendencia muy reciente (34, 40).

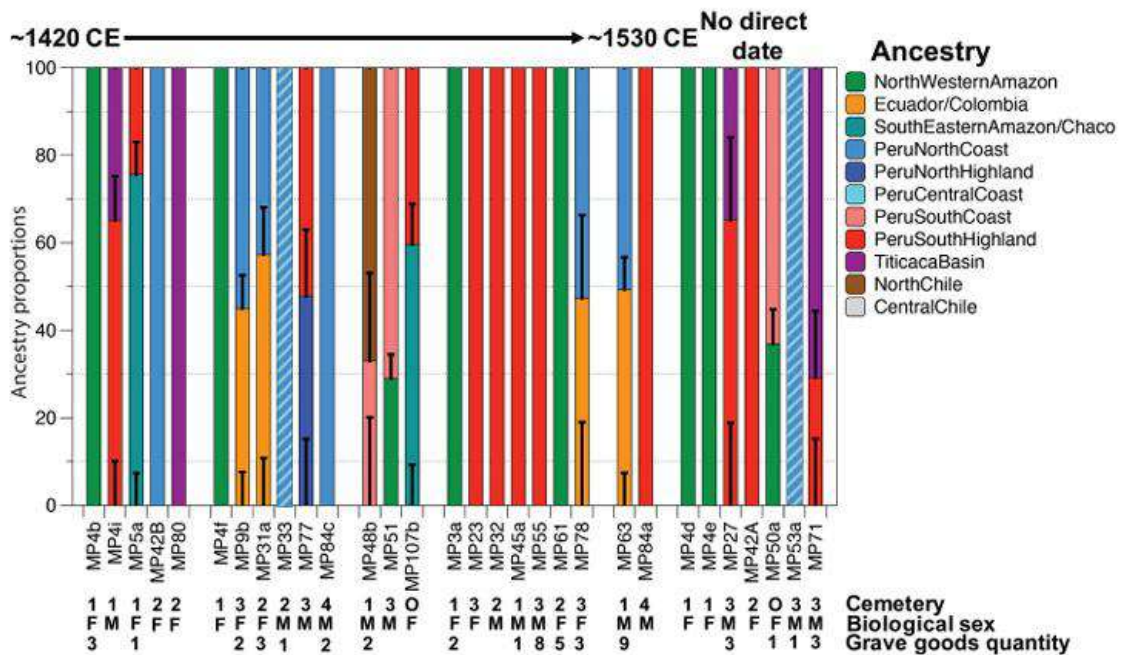


Fig. 4. Modelado de ascendencia para individuos de Machu Picchu. Ancestrias estimadas para 30 individuos enterrados en Machu Picchu ordenadas por fecha mediana (tabla S1), considerando los resultados de qpWave y qpADM. Para los individuos mestizos, solo mostramos el modelo con el valor P más alto (incluyendo SE), pero, en la mayoría de los casos, se observaron modelos competidores ($P > 0.05$) (tabla S6). Las franjas de caramelo azul claro/azul medio indican que no fue posible diferenciar entre la ascendencia de Peru North Coast y Peru Central Coast.

Cinco individuos masculinos fueron modelados como mezclas entre dos fuentes andinas, como North Highland-South Highland o South Highland-Titicaca Basin (Fig. 3). Para todos los demás individuos, los modelos con el mayor soporte (el valor P más alto) sugieren mezclas entre una fuente andina y una no andina (Fig. 4, tabla S6 y Texto Suplementario). Para dos de los individuos, los modelos sugieren una mezcla de ascendencia andina central (~63 a 70%) con una fuente del Amazonas peruano (~30 a 37%) que está estrechamente relacionada con la ascendencia de los seis individuos previamente descritos de ascendencia amazónica. Sin embargo, también hay dos individuos para los cuales los modelos mejor ajustados (tabla S6) fueron una mezcla de ascendencia andina (~30 a 40%) y ascendencia asociada con grupos de la Amazonía sureste y la región del Gran Chaco de Bolivia, Brasil, Argentina y Paraguay (~60 a 70%), como los Chané, Guaraní, Karitiana y Xavante. No podemos excluir que la mezcla observada refleje una ascendencia regional no muestreada, como grupos de las laderas orientales de los Andes bolivianos, en lugar de un evento de mezcla en tiempos incas. Las fuentes arqueológicas y etnohistóricas confirman interacciones entre los incas y los ancestros de los Chané en las estribaciones de los Andes bolivianos, lo que hace que ambos modelos sean plausibles (42, 43).

Cuatro individuos (tres mujeres y un hombre) pueden ser modelados como una mezcla entre una fuente genómica compartiendo ascendencia con los hablantes modernos de Kichwa del este de Ecuador (33) y ascendencia de la costa norte de Perú (Fig. 4, tabla S6 y Texto Suplementario).

Pruebas adicionales indicaron que estos individuos son genéticamente homogéneos (tabla S7); por lo tanto, los agrupamos para aumentar nuestro poder estadístico y encontramos que un modelo que considera una mezcla de $46 \pm 6\%$ de ascendencia asociada a los Kichwa ecuatorianos y $54 \pm 6\%$ de ascendencia de la costa norte de Perú produce el valor P más alto ($P = 0.41$). Sin embargo, modelos alternativos que consideran otras fuentes andinas (Highland del Norte y Costa Central) también están respaldados (tabla S6). No hay genomas antiguos o modernos publicados de individuos que vivan en las tierras altas ecuatorianas o a lo largo de la costa ecuatoriana, lo que limita nuestra capacidad para evaluar si la mezcla observada indica un evento de mezcla reciente o si refleja la ascendencia genética de un grupo no muestreado en algún lugar de Ecuador. Similar al caso anterior, las intensas interacciones entre las poblaciones ecuatorianas y los incas hacen posible tal alternativa (2, 44, 45).

Sobre la base de nuestros resultados, Machu Picchu era sustancialmente más genéticamente diverso—medido como heterocigosidad condicional para el ADN nuclear y diversidad de nucleótidos para el ADNmt—que las aldeas rurales contemporáneas en los Andes (Fig. 3 y fig. S5). Entre los yanaconas de Machu Picchu, observamos ancestrías genéticas que representan todas las regiones que comprenden el Imperio Inca, excepto el centro de Chile/occidente de Argentina, que representa la frontera sur. Esta observación es consistente con análisis previos de los entierros de Machu Picchu que indicaron que muchos individuos exhibían firmas isotópicas no locales (Sr y O) o indicadores culturales (12, 20, 21) no asociados con las tradiciones culturales locales (tabla S1).

La tasa de variación en los sitios polimórficos observada para Machu Picchu parece mantenerse consistentemente alta a lo largo de la ocupación del sitio (Fig. 2) (25). Individuos de ascendencia genética no regional (Ollantaytambo, Cusco) y estroncio no local $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ se encuentran en toda la población de entierro a través de las edades de radiocarbono (por ejemplo, MP63 y MP107; tabla S1). Cuando se combinan con las estimaciones de diversidad genética, este patrón sugiere que la adición de yanacona y ex-aclla a la comunidad de Machu Picchu continuó después de la muerte de Pachacuti. Esto es consistente con la evidencia histórica de que los yanaconas fueron regalados a las propiedades reales después de la muerte del fundador (11, 14) porque las momias que fundaron sus propiedades reales continuaron siendo reconocidas como las dueñas de las propiedades y se esperaba que entretuvieran a las momias de otros linajes y a sus invitados.

Observamos una diferencia significativa ($P = 0.0157$) cuando comparamos los linajes genéticos de individuos biológicamente masculinos y femeninos, con la mayoría de los individuos masculinos exhibiendo linajes asociados con regiones de alta montaña, mientras que los individuos femeninos exhiben linajes no asociados con la alta montaña más diversos (Fig. 4 y tabla S1). La diversidad genética observada en Machu Picchu también supera la diversidad observada en las únicas comunidades de mitimaes (es decir, grupos étnicos reubicados por la fuerza por el estado inca) del Valle de Chincha en la costa central de Perú (46). Este patrón es consistente con la conclusión de que la población enterrada en Machu Picchu estaba compuesta por yanacona y ex-aclla (17) en lugar de mitimaes. La presencia de individuos que exhiben ascendencias asociadas con la Amazonía (por ejemplo, MP4b), Ecuador (por ejemplo, MP9b) y la Costa Norte Peruana (MP42b) en las primeras fases de ocupación de Machu Picchu (Fig. 4 y tabla S1) puede sugerir que la expansión del Imperio

Inca ocurrió antes o de manera diferente a los modelos derivados de fuentes históricas. Esta observación es consistente con la creciente opinión entre los especialistas en Inca de que la cronología historicista dominante desde 1945 es insostenible a la luz de la reciente evidencia arqueológica de Cusco y provincias distantes de los Incas (2, 6, 42, 47, 48).

La presencia temprana de individuos que exhiben ascendencia asociada, por ejemplo, con los Ashaninka y otros grupos de habla Arawak a lo largo del piedemonte oriental andino es emocionante pero esperada. Las fuentes arqueológicas, etnohistóricas, lingüísticas y genéticas indican que los habitantes de esta región interactuaron con las tierras altas adyacentes incluso antes de los Incas (33, 40, 49–51), y estudios recientes sugieren una relación complementaria entre los Incas y estos grupos, en lugar de una dominada por el conflicto y la conquista (49). Todos los individuos enterrados en Machu Picchu que exhiben esta ascendencia han sido determinados como biológicamente femeninos, sugiriendo que algunos podrían haber sido “regalados” como esposas a individuos favorecidos, un proceso registrado en fuentes históricas (13, 16).

La relación entre los incas y las poblaciones del antiguo Reino de Chimor en la costa norte peruana y grupos ecuatorianos como los Cañaris era más belicosa, y la presencia de algunos de los individuos en Machu Picchu con ascendencias de estas regiones puede explicarse por su incorporación como yanacona, quienes eran especialistas en artesanías con habilidades en el trabajo de metales. La identificación de objetos metálicos inacabados y restos de producción ha permitido a los arqueólogos identificar la metalurgia como una de las actividades presentes en Machu Picchu, pero aparentemente ausente en muchas otras residencias reales (8, 52).

Implicaciones para la vida diaria en Machu Picchu

Los análisis osteológicos (20) indican que los yanaconas y las antiguas aclla de Machu Picchu llevaban vidas relativamente cómodas. No estaban involucrados en trabajos agrícolas pesados ni en proyectos de construcción.

Ninguno de ellos mostró heridas en la cabeza u otras patologías frecuentemente producidas por la guerra, ni presentan interrupciones en el crecimiento resultantes de enfermedades infantiles o escasez de alimentos (20). Notablemente, muchos de ellos ($n = 67$) sobrevivieron hasta la madurez (de 15 a 49 años), y un número sustancial ($n = 14$) alcanzó la vejez (más de 50 años). Como se mencionó, sus diversos antecedentes étnicos se sugieren por la frecuente presencia de cerámicas exóticas y herramientas de metal en las tumbas (21). El gran número de recipientes que mostraron evidencia de reparaciones implica que estos objetos extranjeros, quizás de sus tierras natales, continuaron teniendo un significado especial para los yanaconas y las antiguas aclla.

Un estudio previo estableció que los cuatro cementerios de Machu Picchu fueron utilizados durante toda la ocupación del sitio, con múltiples entierros en las mismas cuevas realizados a lo largo de varias décadas (25). Nuestros análisis muestran que individuos de diferentes ascendencias genéticas fueron enterrados en los mismos cementerios y, en algunos casos, en la misma cueva funeraria, como en las Cuevas Funerarias 4 y 42 (Figs. 1 y 4).

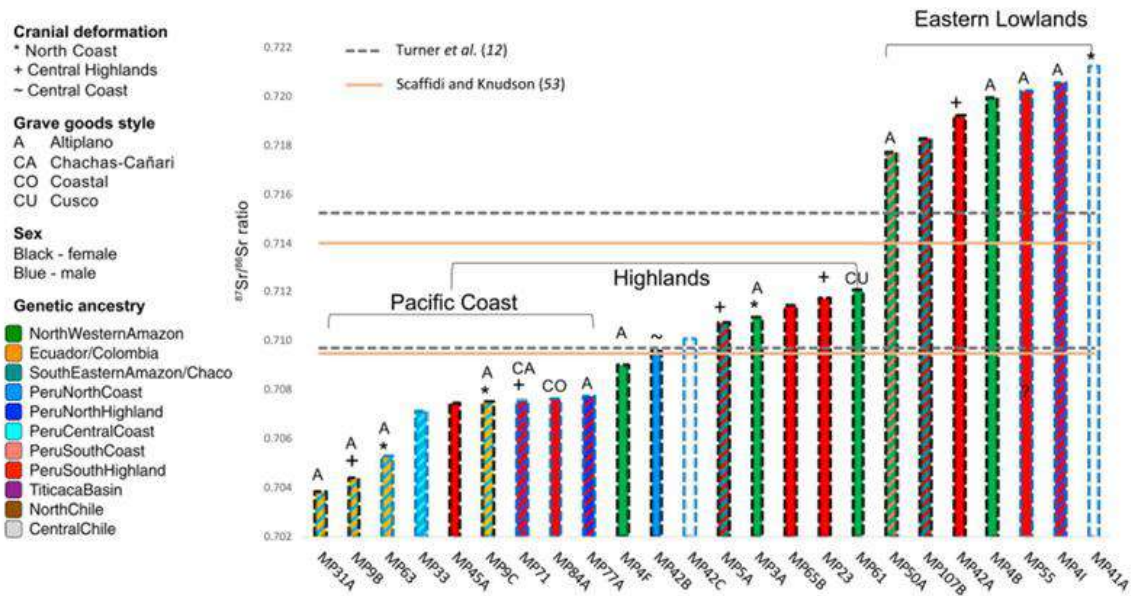


Fig. 5. Comparación de genética, isótopos de Sr, modificación craneal y bienes funerarios. El gráfico muestra el $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ para los individuos estudiados reportados por Turner et al. (12)

y ordenados por macro región geográfica (Costa, Altiplano y Llanuras) (53). Las líneas horizontales sólidas y discontinuas representan el rango de $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ bio disponible para las características geológicas que rodean Machu Picchu, según lo determinado por Turner et al. (12) o Scaffidi y Knudson (53), respectivamente. El contorno de color de las barras indica el sexo biológico, y el relleno representa la ascendencia genética. Los símbolos sobre las barras indican los estilos de modificación craneal y los objetos funerarios observados con los individuos.

Al probar la relación biológica, encontramos solo un par de parientes de primer grado, probablemente una pareja madre-hija, en una sola cueva (MP4bandMP4f,r/kO ratio: 2.88; tabla S8). Tanto el ADN nuclear como el mtDNA indican que los otros individuos investigados aquí— incluso aquellos enterrados juntos en el mismo lugar— no compartían una relación familiar más cercana (tabla S8). Nuestras observaciones sugieren que ni la ascendencia genética ni la etnicidad ancestral de los sirvientes fueron un factor importante en la estructuración de los patrones mortuorios, una conclusión consistente con una observación anterior de que se practicaba un único conjunto de prácticas funerarias compartidas en Machu Picchu (4, 21). Además, estos hallazgos respaldan aún más la conclusión de que las personas llegaron a Machu Picchu como individuos en lugar de comunidades o familias extendidas, un patrón predicho para los yanaconas y las antiguas accla según relatos históricos (11, 13, 45).

Las historias genómicas de los sirvientes en Machu Picchu sugieren además que la ascendencia o etnicidad no restringieron su vida diaria y sus elecciones reproductivas. Varios de los retentores mostraron una mezcla de ancestrías genéticas asociadas con diversas geografías. Mientras que, en algunos casos, tales patrones de mezcla podrían reflejar ascendencias de grupos regionales actualmente no muestreados (30,33, 34), otros casos parecen ser el resultado de apareamientos entre individuos de diferentes ascendencias que componían la comunidad en Machu Picchu (por

ejemplo, MP48b, MP50a, MP51 y MP77; Fig. 4 y tabla S6). Además, observamos que las regiones geográficas asociadas con las firmas culturales, genómicas y geoquímicas no se alinean para algunos individuos (Fig. 5 y Texto Suplementario). La complejidad de las historias de vida individuales

se sugiere, por ejemplo, a través de los análisis isotópicos y las interpretaciones actuales de su significado (Fig. 5 y tabla S1). En el caso del par madre-hija MP4b-MP4f, ambas de ascendencia amazónica (Fig. 4), el progenitor supuesto (MP4b) exhibe una firma de estroncio no local $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ asociada con las tierras bajas amazónicas, que coincide con su ascendencia genética. Sin embargo, la hija (MP4f) exhibe una firma que coincide con regiones andinas de mayor altitud o costeras (12, 53).

Otros individuos de ascendencias no locales, no andinas o ascendencias mezcladas exhiben relaciones de $87\text{Sr}/86\text{Sr}$, lo que indica que esos individuos pueden haber pasado su juventud durante la cual se formaron y erupcionaron los dientes investigados (~7 a 17 años) en las tierras altas (por ejemplo, MP3a, MP5b y MP61; Fig. 4) antes de llegar a Machu Picchu.

Junto con los patrones de distribución de enterramientos y el análisis de enterramientos, nuestros análisis genómicos revelan que la comunidad de retentores en Machu Picchu era muy diversa y que sus vidas no estaban estructuradas principalmente por antecedentes étnicos o regionales. Personas de diferentes antecedentes genómicos fueron enterradas juntas en las mismas áreas del cementerio y, en ocasiones, incluso en las mismas cuevas. Juzgando por el número de individuos con antecedentes genómicos mixtos, a veces de regiones bastante distantes entre sí, parecería que entre los yanaconas y las antiguas aclla, el trasfondo genómico no era el principal determinante en la selección de parejas y en la producción de hijos. La ascendencia genómica, por supuesto, no es una categoría consciente, sino simplemente un producto de la historia reproductiva regional y otros procesos evolutivos, y no necesariamente refleja una identidad vivida.

Desafortunadamente, los análisis reportados aquí no nos dicen nada sobre la identidad genética de la realeza inca y sus invitados para quienes se construyó el palacio de campo. Estos individuos de élite residían en Cusco y no habrían vivido a tiempo completo en Machu Picchu ni habrían sido enterrados allí. A pesar de las limitaciones inherentes, nuestros análisis de los individuos no élite demuestran que la información genómica, en combinación con fuentes arqueológicas y etnohistóricas, puede revelar una visión más matizada y completa de la vida cotidiana en Machu Picchu que la que ha estado disponible en el pasado.

Contexto regional de los resultados: Machu Picchu

En contraste con los resultados de Machu Picchu, la mayoría de los individuos muestreados de otros sitios en el Valle de Urubamba y el área de Cusco se agrupan con otros individuos prehispánicos y contemporáneos de las Tierras Altas del Sur de Perú y la Cuenca del Titicaca (33, 34, 40) en el PCA (Fig. 2). Un pequeño número de individuos de Kanamarka y Torontoy aparecen más cercanos a individuos de la Costa Norte Peruana y algunos de Sacsahuamán y Torontoy más cercanos a individuos prehispánicos y modernos de la Cuenca del Titicaca.

Estas afinidades genéticas también se reflejan en los f_3 S2 y S7). Al calcular estadísticas f_4 (figs. estadísticas del tipo f_4 (Mbuti, X; Ollantaytambo/San Sebastián, Urubamba/Cusco), observamos que varios individuos/grupos de esos sitios comparten alelos de acceso con otros grupos no locales de las tierras altas, especialmente las tierras altas del norte de Perú o la Cuenca del Titicaca (tabla S2 y

fig. S8). Siete individuos de tres sitios en Cusco (Kusicancha, Casa Concha y Qotakalli) comparten la misma ascendencia con los primeros individuos de Cusco de San Sebastián y, similar a estos últimos, pueden ser modelados como una mezcla bidireccional entre ascendencia de las Tierras Altas del Sur de Perú (~70 a 80%) y ascendencia de la Cuenca del Titicaca (~20 a 30%; tabla S6 y Texto Suplementario) usando qpADM. Cuatro otros individuos del principal centro ceremonial inca de Sacsahuamán en Cusco (54) (ver Texto Suplementario) exhibe las mismas dos fuentes de ascendencia pero muestra proporciones más altas de ascendencia asociada a la Cuenca del Titicaca (~60%; tabla S6). Otro individuo exhibe una ascendencia asociada al área del Lago Titicaca sin mezcla (tabla S4 y Texto Suplementario). Trece de los 17 individuos procedentes de sitios situados en o cerca de Cusco exhiben algún grado de afinidad con las ancestrías genómicas observadas en grupos que viven en la Cuenca del Titicaca. Todos los esfuerzos para datar el evento de mestizaje que llevó a la ascendencia observada en San Sebastián y otros sitios de Cusco no produjeron resultados confiables (ver Texto Suplementario). Sin embargo, como se discutió anteriormente, los registros arqueológicos indican que las interacciones entre Cusco y la Cuenca del Titicaca ya existían en el Formativo Medio (1500 a 500 a.C.) (37, 38). Solo un individuo de Cusco exhibe ascendencia SouthPeruHighland/Ollantaytambo, mientras que algunos otros muestran cierto grado de ascendencia asociada con las tierras altas del norte de Perú (tabla S6 y fig. S8). Los individuos del asentamiento rural inca de Kanamarca, al sur de Cusco (Fig. 1), todos exhiben ascendencia SouthPeruHighland/Ollantaytambo, excepto por un individuo que comparte la misma mezcla de ascendencia asociada con las poblaciones Kichwa ecuatorianas y la costa norte peruana, identificada entre varios sirvientes en nuestra muestra de Machu Picchu (por ejemplo, MP63).

En resumen, como se esperaría de los documentos históricos, la población del Cusco Inca era diversa (Fig. 2). Sin embargo, mientras que la comunidad de sirvientes en Machu Picchu exhibía ancestrías de todo el Imperio Inca, las ancestrías observadas en nuestra muestra de los habitantes de Cusco están mayormente asociadas con las tierras altas peruanas y la cuenca del Titicaca (Fig. 6). Este contraste puede ser el resultado de nuestra muestra limitada de Cusco, un complejo centro urbano con más de 100,000 habitantes (2, 3, 15). Es probable que una muestra más grande de más sectores de la ciudad pueda proporcionar evidencia de una mayor diversidad genómica. No obstante, también es posible que estas diferencias fueran una expresión de la distinta estructura y funciones que Cusco y Machu Picchu tenían dentro de Tahuantinsuyu.

La diversidad genómica tanto en Cusco como en Machu Picchu contrasta marcadamente con la composición genética de los grupos que habitaban asentamientos rurales de apoyo como Paucarcancha y Patallacta en el Valle del Urubamba, donde los individuos parecen haber sido de ascendencia local, al igual que los individuos de Ollantaytambo (55).

Como sugieren los registros históricos, la estructura demográfica y genética de los sitios incas estaba determinada por su función dentro del imperio, pero los análisis de ADN antiguo ofrecen una visión más detallada y matizada del grado de diversidad genómica que existía entre los sirvientes de Machu Picchu y los habitantes de Cusco. La representación de una amplia gama de antecedentes genómicos de todo el imperio entre los sirvientes de Machu Picchu y el grado en que estaban mezclados en vida y en muerte era previamente desconocida. La fuerte presencia de individuos, especialmente mujeres, de múltiples zonas de las laderas orientales boscosas de los Andes y las tierras bajas amazónicas fue un resultado inesperado, y señala la necesidad de una investigación adicional sobre el papel de los grupos de la selva tropical en el Imperio Inca.

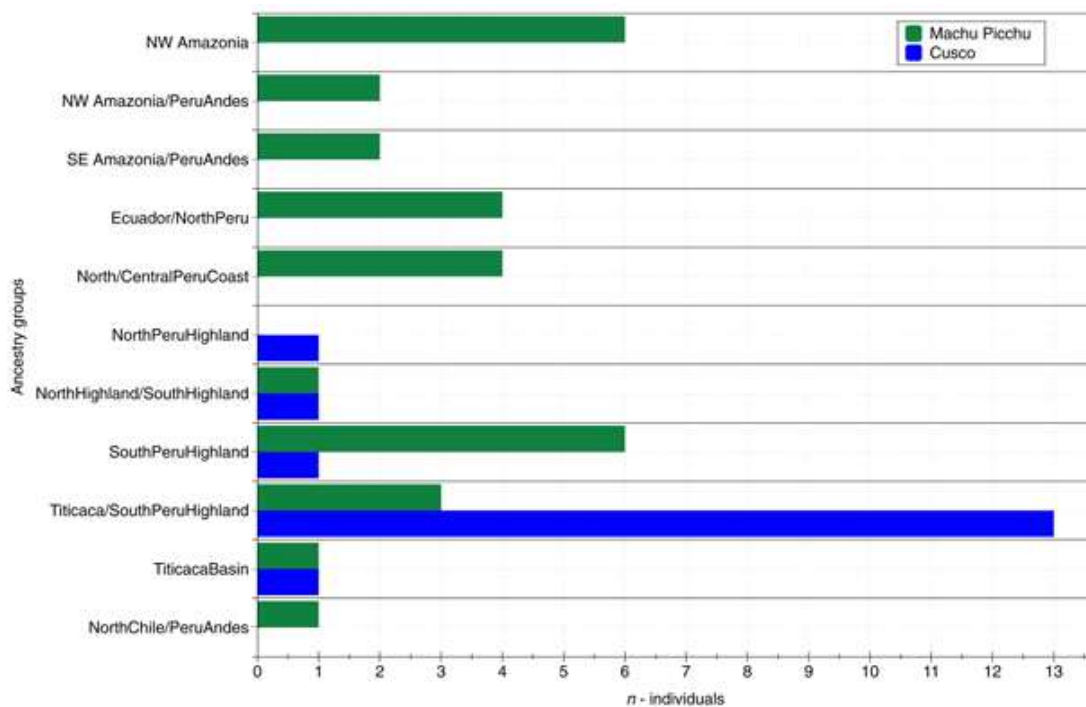


Fig. 6. Comparación de la distribución de ascendencias entre Cusco y Machu Picchu. Resumen simplificado de las ancestrías/ancestrías mixtas bidireccionales exhibidas por individuos enterrados en Machu Picchu y los sitios del Cusco urbano (excluyendo: sitios del Valle de Urubamba y Kanamarka).

Conclusiones y recomendaciones

Los resultados iniciales de secuenciación revelaron que 44 de las muestras contenían cantidades de ADN humano suficientes para análisis más profundos ($n =$ Torontoy 3, Kusikancha 13, Qotacalle 15, Kanamarka 13). Para estos individuos, el ADN genómico humano fue enriquecido para aproximadamente 1 millón de Polimorfismos de Nucleótido Único (SNPs) utilizando el reactivo TWIST Ancient DNA Enrichment (5) y posteriormente secuenciado en varios carriles de un instrumento Illumina NovaSeq X (Illumina, Inc., San Diego, CA, EE.UU.).

El análisis de los datos crudos se llevó a cabo mediante un flujo de trabajo interno (6), incluyendo el mapeo de las lecturas de secuenciación al genoma humano de referencia (hg19), determinación de patrones de daño molecular, sexo cromosómico y estimación de las tasas de contaminación mitocondrial y del cromosoma X. Tanto los patrones de daño como las estimaciones de contaminación indican la autenticidad de los datos obtenidos.

El análisis de un subconjunto de las muestras fue reportado en Salazar et al. 2023 (2). Los hallazgos clave muestran que la población de Cusco durante el Horizonte Tardío era altamente diversa en comparación con otros sitios arqueológicos previamente estudiados en los Andes, con personas que exhibían ascendencia genómica asociada a varias comunidades que habitaban la sierra andina

peruana, incluyendo regiones tan al norte como Ancash. Análisis adicionales, incluyendo todos los individuos (no solo los reportados en Salazar et al. 2023), confirman la diversidad reportada.

El análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) en la Figura 2 muestra que la mayoría de los individuos de los sitios de Cusco exhiben ascendencia genómica mezclada entre comunidades del Altiplano Sur-Central del Perú (triángulos rojos) y la Cuenca del Titicaca (triángulos morados).

Algunos individuos de Kusikancha y Qotacalle se agrupan con individuos de las tierras altas del norte del Perú (Ancash). Curiosamente, los individuos de Kanamarca, al sur de Cusco, presentan un perfil genético menos diverso, diferente al de los individuos de los sitios de Cusco. Todos los individuos de Kanamarca presentan ascendencia genómica asociada a grupos que habitaban el Altiplano Sur-Central del Perú (por ejemplo, Ayacucho, Ica, Huancavelica, Apurímac). Un individuo de Kanamarca exhibe ascendencia genética relacionada con grupos del sur del Ecuador, como se reporta en Salazar et al. 2023 (2).

Todos los resultados confirman que Cusco, durante el Horizonte Tardío, tenía una comunidad altamente diversa con personas que derivaban sus ancestrías de regiones circundantes y distantes de la sierra central andina. Además de los perfiles de ascendencia genómica, también observamos cambios demográficos asociados con el establecimiento del Reino de Cusco y el posterior Estado Inca. Observamos que el tamaño efectivo de la población en Cusco aumentó drásticamente a partir de finales del siglo XIII y principios del siglo XIV.

Al final en el anexo de este informe se presentan los resultados generales de cada una de las muestras que pudieron ser ingresadas al laboratorio para el análisis. Se debe indicar que algunas de estas se degradaron, contaminaron y/o no preservaron ADN debido al estado de conservación y posiblemente por las condiciones de almacenaje, al tipo de pieza corporal, antigüedad, etc. y no pudieron ser estudiadas, no obstante, una importante mayoría de las muestras pudieron ser analizadas y brindaron la información que se sintetiza y se ha presentado en el actual informe.

Equipo de investigadores y responsabilidades

Prof. Dr. Lars Fehren-Schmitz (UCSC): Preparación de muestras, extracción de ADN, secuenciación de ADN, análisis de datos de ADN.

Dr. Jannine Forst (UCSC): Encargada de la toma de muestras en Cusco, preparación de muestras y extracción de ADN.

Prof. Dr. Richard Burger (Universidad de Yale): supervisión del proyecto, contextualización arqueológica.

Mg. Lucy Salazar-Burger (Universidad de Yale): contextualización histórica y arqueológica.

Acciones de conservación preventiva:

Los restos de todos los huesos y dientes después del análisis se almacenan actualmente a -20 °C en las instalaciones de la sala limpia del Laboratorio de Paleogenómica de la UCSC para maximizar la preservación macroscópica y molecular de las muestras. Están catalogados para que puedan ser

devueltas al Ministerio de Cultura; además podrían ser objeto de nuevos análisis a futuro como muestras comparativas, uso de nuevas tecnologías, etc.

Medios de difusión de la investigación:

Los resultados parciales y preliminares del proyecto han sido presentados en conferencias y seminarios públicos en Perú y Estados Unidos por los Dres. Fehren-Schmitz, Burger y Salazar. Los datos genómicos de algunas de las muestras se han publicado en dos artículos académicos revisados por pares: Nakatsuka et al. 2020 y Salazar et al. 2023 (Avances científicos). Ambos artículos han recibido gran atención de los medios, incluidos periódicos en español como El País y El Comercio.

En agosto del año 2023 se desarrolló un taller sobre ADN antiguo para estudiantes y docentes de la UNSAAC de Cuzco donde se presentaron resultados de estos estudios a la comunidad académica local.

Archivo fotográfico:

(Ver Anexo 1 al final: inventario general y archivo fotográfico)

Inventario de bienes culturales muebles investigados y resultado de ascendencia genética (derecha)

Muestra No.	Sitio	Origen	No. de catalogo	Material	Elemento	Peso (g.)	Análisis	Laboratorio	UCS C Code	ADN preservado	sexo cromosómico	ascendencia genética
1	Kana marka	M C-DD C-GA F	Caja 1-Funerario 01/Ind.01	Diente	LLM 1	1.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU	KM A1-1	SI	XX	South Central Peruvian Highlands
2	Kana marka	M C-DD C-GA F	Caja 1-Funerario 02/Ind.02	Diente	URP M3	0.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU	KM A2-2	SI	XX	South Central Peruvian Highlands
3	Kana marka	M C-DD C-	Caja 1-Funerario	Hueso	Fragmento de fibula	0.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU	KM A2-1	NO	n.d.	n.d.

		GA F	02/In d.01									
4	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 1- Funer ario 04/In d.01	Hue so	pars petr osa izqui erda	6. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A4- 1	NO	n.d.	n.d.
5	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 2- Funer ario 05/In d.01	Dien te	LRM 1	2. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A5- 1	SI	XX	South Centr al Peruv ian High lands
6	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 2- Funer ario 06/In d.01	Hue so	pars petr osa dere cha	5. 8	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A6- 1	NO	n.d.	n.d.
7	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 2- Funer ario0 7 /Ind. 01	Hue so	Frag men to de costil la	1. 5	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A7- 1	NO	n.d.	n.d.
8	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funer ario 09/In d.01	Hue so	pars petr osa dere cha	5. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A9- 1	NO	n.d.	n.d.
9	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funer ario 13/In d.01	Hue so	pars petr osa dere cha	7. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A13 -1	NO	n.d.	n.d.
10	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funer ario 14/In d.01	Hue so	pars petr osa izqui erda	4. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A14 -1	NO	n.d.	n.d.

11	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funerario 15A/ Ind.0 1	Hue so	pars petr osa	3	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A15 A-1	SI	XX	South Centr al Peruv ian High lands
12	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funerario 16-1/ Ind.0 1	Hue so	ULM 3	1. 5	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A16 -1	SI	XX	South Centr al Peruv ian High lands
13	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funerario 16-2/ Ind.0 1	Hue so	pars petr osa izqui erda	3. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A16 -2	NO	n.d.	n.d.
14	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funerario 16-3/ Ind.0 3	Hue so	Fala nge	0. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A16 -3	NO	n.d.	n.d.
15	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funerario 17-1/ Ind.0 1	Hue so	pars petr osa izqui erda	9. 5	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A17 -1	NO	n.d.	n.d.
16	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 3- Funerario 17-2/ Ind.0 2	Hue so	Frag men to de hues o largo	2. 3	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A17 -2	NO	n.d.	n.d.
17	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 5- Funerario 10/In d.01	Dien te	ULM 2	1. 8	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A10 -1	NO	n.d.	n.d.

18	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 5- Funerario 12/Ind.01	Diente	ULM 2	1. 8	ADN	UCSC Paleo- enomi- cs EE.UU	KM A12 -1	SI	XX	South Centr- al Peruv- ian High- lands
19	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 5- Funerario 15-3/ Ind.03	Hueso	pars petr- osa dere- cha	7. 6	ADN	UCSC Paleo- enomi- cs EE.UU	KM A15 -3	NO	n.d.	n.d.
20	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 6- Funerario 15-1/ Ind.01	Diente	URM 1	2. 1	ADN	UCSC Paleo- enomi- cs EE.UU	KM A15 -1	SI	XX	South Centr- al Peruv- ian High- lands
21	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 6- Funerario 15-2/ Ind.01	Hueso	Fala- nge	2. 1	ADN	UCSC Paleo- enomi- cs EE.UU	KM A15 -2	NO	n.d.	n.d.
22	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 7- Funerario 17-3/ Ind.03	Diente	ULM 3	1. 6	ADN	UCSC Paleo- enomi- cs EE.UU	KM A17 -3	SI	XX	South Centr- al Peruv- ian High- lands
23	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 7- Funerario 19/Ind.01	Diente	ULM 2	1. 5	ADN	UCSC Paleo- enomi- cs EE.UU	KM A- 19-1	SI	XX	Ecuad- or
24	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 7- Funerario 20/Ind.01	Hueso	frag- men- to de costil- la izqui- erda	0. 8	ADN	UCSC Paleo- enomi- cs EE.UU	KM A20 -1	NO	n.d.	n.d.

25	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 8- Funerario 21/Ind.01	Diente	LRM 1	2. 1	ADN	UCSC Paleo- economics EE.UU	KM A21 -1	NO	n.d.	n.d.
26	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 9- Funerario 22/Ind.01	Diente	RLM 1	1. 3	ADN	UCSC Paleo- economics EE.UU	KM A22 -1	SI	XX	South Central Peruvian Highlands
27	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 9- Funerario 24-2/ Ind.02	Hueso	fragmento de costilla izquierda	0. 7	ADN	UCSC Paleo- economics EE.UU	KM A24 -1	NO	XY	South Central Peruvian Highlands
28	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 9- Funerario 25/Ind.01	Hueso	fragmento de costilla	0. 6	ADN	UCSC Paleo- economics EE.UU	KM A25 -1	NO	n.d.	n.d.
29	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 10- Funerario 24-1/ Ind.01	Diente	URM 3	1. 9	ADN	UCSC Paleo- economics EE.UU	KM A24 -1	SI	XY	South Central Peruvian Highlands
30	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 11- Funerario 26/Ind.01	Diente	ULM 3	1. 3	ADN	UCSC Paleo- economics EE.UU	KM A26 -1	SI	XX	South Central Peruvian Highlands
31	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 11- Funerario 27/Ind.01	Hueso	fragmento de costilla izquierda	0. 3	ADN	UCSC Paleo- economics EE.UU	KM A27 -1	NO	n.d.	n.d.

32	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 11-Funero 28/Ind.01	Hue so	pars petr osa	2. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A28 -1	SI	XX	South Centr al Peruv ian Highl ands
33	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 11-Funero 29(CF 05-05)/ Ind. 1	Hue so	frag men to de costil la izqui erda	0. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A29 -1	NO	n.d.	n.d.
34	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 11-Funero 30(CF 04-05)/ Ind. 1	Hue so	pars petr osa	1. 8	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A30 -1	NO	n.d.	n.d.
35	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 11-Funero 31(CF 07-05)/ Ind. 1	Hue so	pars petr osa izqui erda	4. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A31 -1	NO	n.d.	n.d.
36	Kana marka	M C- DD C- GA F	Caja 11-Funero 32(CF 02-05)/ Ind. 1	Hue so	pars petr osa izqui erda	4. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KM A32 -1	NO	n.d.	n.d.
38	Toron toy	M C- DD C- GA F	Caja 1-Funero 7a/Ind.01	Dien te	ULM 2	2. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	TOY -7A-1	SI	XX	Titica ca Basin
39	Toron toy	M C- DD	Caja 1-Funero	Hue so	Frag men to de	3. 2	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	TOY -7A-2	NO	n.d.	n.d.

		C-GA F	ario 7a/In d.02		hues o largo			cs EE.UU				
40	Toron toy	M C- DD C- GA F	Caja 1- Funer ario 1/Ind .01	Dien te	LRM 2	1. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	TOY -1-1	SI	XX	North Peruv ian Coast
41	Toron toy	M C- DD C- GA F	Recin to 4/ Ind.0 1	No sufic ient e para tom ar mue stra s								
42	Toron toy	M C- DD C- GA F	Caja 1- Recin to 4/ Ind.0 2	Hue so	Frag men to de tibia	0. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	TOY -4-2	NO	n.d.	n.d.
43	Toron toy	M C- DD C- GA F	Caja 1- Recin to 4/ Ind.0 3	Hue so	Eje femo ral	0. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	TOY -4-3	NO	n.d.	n.d.
44	Toron toy	M C- DD C- GA F	Recin to 4/ Ind.0 4	No sufic ient e para tom ar mue stra s								
45	Toron toy	M C- DD C- GA F	Caja 1- Recin to 4/ Ind.0 5	Dien te	URM 2	1. 8	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	TOY -4-5	SI	XX	North Peruv ian Coast

46	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 1- No 1218	Dien te	URP 3	1. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 121 8	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
47	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 2- No 1141	Hue so	pars petr osa dere cha	14 .6	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 114 1	NO	n.d.	n.d.
48	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 2- No 1257	Dien te	LLM 1	1. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 125 7	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
49	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 3- No 1298	Dien te	ULM 3	1. 8	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 129 8	Si	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)

50	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 3- No 1112	Dien te	LRM 2	1. 8	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 111 2	NO	n.d.	n.d.
51	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 3- No 1108	Dien te	LRM 1	2. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 110 8	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)
52	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 3- No 1286	Dien te	LRM 3	1. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 128 6	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)
53	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 4- No 265	Dien te	ULM 3	1. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA -265	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)

54	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 4- No 837	Hue so	Frag men to de costil la	1. 5	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA -837	NO	n.d.	n.d.
55	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 5- No 1364	Hue so	pars petr osa izqui erda	4. 5	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 136 4	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)
56	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 5- No 807 / Ind.0 1	Dien te	LRM 2	1. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA -807	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)
57	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 6- No 2577 / Ind.0 1	Dien te	ULM 2	2. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 257 7	Si	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)

58	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 6- No 2656	Dien te	RLM 3	1. 3	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 265 6	NO	n.d.	n.d.
59	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 7- No 3040	Dien te	ULM 3	1. 2	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 304 0	SI	XX	Titica ca Basin
60	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 7- No 3089	Dien te	LLM 3	2. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 308 9	SI	XX	Admi xed: North Peru High land - South Peru High land
61	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 7- No 3090	Hue so	Frag men to de costil la izqui erda	0. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 309 0	Si	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
62	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 8- No 3110 / Ind.0 1	Dien te	RLM 3	1. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 311 0	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin

												admi xed)
63	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 8- No 3110 / Ind.0 2	Hue so	Frag men to de costil la izqui erda	1. 2	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 311 0-2	NO	n.d.	n.d.
64	Kusica ncha	M C- DD C- GA F	Caja 8- No 3141	Hue so	Met atars al	2	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	KCA - 314 1	NO	n.d.	n.d.
65	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 1- Recin to 24 / Fn.01	Hue so	Frag men to de costil la dere cha	0. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	OKI- 24-1	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
66	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 1- Recin to 04 / Fn.03	Dien te	LLM 2	2. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 4	SI	XX	North Peruv ian High land
67	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 1- Recin to 08 Fn.19 (02) / Ind.0 1	Dien te	LLM 3	1. 5	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 19-1	NO	n.d.	n.d.
68	Qotak alli	M C- DD C-	Caja 2- Extre mo	Dien te	LLM 3	1. 3	ADN	UCSC Paleog enomi	QKI- 4-4	NO	n.d.	n.d.

		GA F	Este/ RG Q4/ Fn. 04					cs EE.UU				
69	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 34- Secto r III / Fn. 218	Dien te	LRM 3	1. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 218	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)
70	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 38- Secto r III / Fn.13 03/ Ind.0 1	Dien te	LLM 3	1. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 130 3-1	NO	n.d.	n.d.
71	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 36- Secto r VII / Fn. 809	Dien te	LLM 3	1. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 809	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)
72	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 37- Secto r VII / Fn. 816	Dien te	URM 3	1. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 816	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl

												and and Titica ca Basin admi xed)
73	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 35- Secto r V/ Fn. 732	Dien te	URP 4	0. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 732	NO	n.d.	n.d.
74	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 35- Secto r V/ Fn. 739	Hue so	Frag men to de costil la	1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 739	NO	n.d.	n.d.
75	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 3- Recin to 75/ Fn.6/I nd.5	Dien te	URM 3	1. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 6-5	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
76	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 4 - Recin to 75/ Fn. 7/ Ind.4	Dien te	LRM 2	1. 7	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 7-4	NO	n.d.	n.d.
77	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 5- Recin to 75/ Fn. 8	Hue so	Frag men to de hues o largo	3. 6	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 8	NO	n.d.	n.d.

78	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Caja 5- Recin to 75/ Fn. 9/ Ind.3	Dien te	LRM 1	1. 6	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 9-3	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
79	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Caja 5- Recin to 75/ Fn. 10 / Ind.3 and 4	Hue so	Fala nge	1. 3	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 10-3	NO	n.d.	n.d.
80	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Caja 6- Recin to 75/ Fn. 11 / Ind.1 3	Dien te	ULP3	1. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 11- 13	NO	n.d.	n.d.
81	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Recin to 75/ Fn. 12	No sufic ient e para tom ar mue stra s								
82	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Caja 8- Recin to 75/ Fn.13	Dien te	LLM 1	1. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 13-1	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru

			/ Ind. 1									High and Titica Basin admixed)
83	Qotakalli	M C-DD C-GA F	Recinto 75 / Fn. 14	No suficiente para tomar muestras			ADN	UCSC Paleoeconomías EE.UU	QKI-14	NO	n.d.	n.d.
84	Qotakalli	M C-DD C-GA F	Caja 10-Recinto 75/ Fn. 15 / Ind.4	Diente	ULM 3	1. 6	ADN	UCSC Paleoeconomías EE.UU	QKI-15-4	NO	n.d.	n.d.
85	Qotakalli	M C-DD C-GA F	Caja 11-Recinto 75/ Fn. 16 / Ind.4	Diente	LLM 3	1. 1	ADN	UCSC Paleoeconomías EE.UU	QKI-16-4	SI	XY	Cusco (South Central Peru High and Titica Basin admixed)
86	Qotakalli	M C-DD C-GA F	Recinto 75 / Fn. 17	No suficiente para tomar mue			ADN	UCSC Paleoeconomías EE.UU	QKI-17	NO	n.d.	n.d.

				stras								
87	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Caja 11- Recin to 75/ Fn. 18	Dien te	L?M 2	2. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 18	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
88	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Caja 11- Recin to 75/ Fn. 19 / Ind.1	Dien te	URC	1. 2	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 19-1	NO	n.d.	n.d.
89	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Caja 12- Recin to 75/ Fn. 20 / Ind.5	Dien te	ULM 1	1. 9	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 20-5	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
90	Qotakalli	M C- DD C- GA F	Caja 13- Recin to 75/ Fn. 21 / Ind.1	Dien te	URM 2	2. 5	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 21-1	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and

												Titica ca Basin admi xed)
91	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 13- Recin to 75/ Fn. 22 / Ind.6	Dien te	URM 3	2. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 22-6	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru Highl and and Titica ca Basin admi xed)
92	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 14- Recin to 75/ Fn. 23 / Ind.4	Dien te	LLM 3	1. 4	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 23-4	NO	n.d.	n.d.
93	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 15- Recin to 75/ Fn. 24 / Ind.4	Dien te	LLM 3	1. 6	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 24-4	NO	n.d.	n.d.
94	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 16- Recin to 75/ Fn. 25 / Ind.1	Hue so	Frag men to de costil la dere cha	1. 3	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 25-1	NO	n.d.	n.d.
95	Qotak alli	M C- DD C-	Caja 16- Recin to 75/	Hue so	Fala nge	1. 5	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 26-1	NO	n.d.	n.d.

		GA F	Fn. 26 / Ind.1									
96	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 17- Recin to 75/ Fn.27 / Mand ibulas	Dien te	RLM 1	2. 1	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 27	SI	XX	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
97	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 17- Recin to 75/ Fn.28 /Ind. 3	Dien te	LLM 3	1. 3	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 28-3	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
98	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 19- Recin to 75/ Fn.29 /Ind. 1	Dien te	URP 3	1. 2	ADN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 29-1	SI	XY	Cusco (Sout h Centr al Peru High land and Titica ca Basin admi xed)
99	Qotak alli	M C- DD	Recin to	No sufic ient								

		C- GA F	75/ Fn.30	e para tom ar mue stra s								
100	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 19- Recin to 75/ Fn.31 /Ind. 1	Dien te	URM 3	2 .1	A DN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 31-1	NO	n.d.	n.d.
101	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 21- Recin to 75/ Fn.32 /Ind. 1	Dien te	LLM 3	1 .0	A DN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 32-1	NO	n.d.	n.d.
102	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 22- Recin to 75/ Fn.33 /Ind. 2	Hue so	Fala nge	1 .0	A DN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 33-2	NO	n.d.	n.d.
103	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 22- Recin to 75/ Fn.35 /Ind. 7	Dien te	URM 2	2 .1	A DN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 35-7	NO	n.d.	n.d.
104	Qotak alli	M C- DD C- GA F	Caja 23- Recin to 75/ Fn.36 /Ind. 4	Dien te	URP 4	0 .9	A DN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 36-4	NO	n.d.	n.d.

105	Q otakali	M C- DD C- GA F	Caja 23- Recin to 75/ Fn.37 /Ind. 1	Dien te	RM3	L .5	1 DN	UCSC Paleog enomi cs EE.UU	QKI- 37-1	NO	n.d.	n.d.
-----	--------------	--------------------------------	--	------------	-----	---------	---------	--	--------------	----	------	------

Notas y referencias bibliográficas

1. J.A.Flores Ochoa, Contemporary significance of Machu Picchu, in Machu Picchu: Unveiling the Mystery of the Incas, R. L. Burger, L. Salazar, Eds. (Yale Univ. Press, 2008), pp. 109–123.
2. T. N. D'Altroy, The Incas (John Wiley & Sons, 2014).
3. C. Morris, A. von Hagen, The Incas: Lords of the Four Quarters (Thames & Hudson, 2012).
4. R. L. Burger, Scientific insights into daily life at Machu Picchu, in Machu Picchu: Unveiling the Mystery of the Incas, R. L. Burger, L. C. Salazar, Eds. (Yale Univ. Press, 2005), pp. 500–502.
5. K. Quave, Royal estates and imperial centers in the Cuzco Region, in The Oxford Handbook of the Incas, S. Alconini, R. A. Covey, Eds. (Oxford Univ. Press, 2018), pp. 101–118.
6. K. Quave, B. S. Bauer, Machu Picchu und die königlichen landsitze der region Cuzco, in Könige der Anden, D. Kurella, I. de Castro, Eds. (Verlag Phillip von Zabern, 2013), pp. 96–113.
7. J. H. Rowe, Machu Picchu a la luz de documentos del siglo XVI. Dent. Hist. 14, 139–154 (1990).
8. L. C. Salazar, Machu Picchu: Myterious royal estate in the cloud forest, in Machu Picchu: Unveiling the Mystery of the Incas, R. L. Burger, L. C. Salazar, Eds. (Yale Univ. Press, 2004), pp. 21–47.
9. D. Hu, K. E. Quave, Prosperity and prestige: Archaeological realities of unfree laborers under Inka imperialism. J. Anthropol. Archaeol. 59, 101201 (2020).
10. S. A. Niles, Considering Inka Royal Estates: Architecture, economy, history, in The Inka Empire: A Multidisciplinary Approach, I. Shimada, Ed. (University of Texas Press, 2015), pp. 233–246; www.degruyter.com/document/doi/10.7560/760790-014/html.

11. J. H. Rowe, Inca policies and institutions relating to the cultural unification of the empire, in George Collier, Renato Rosaldo, John Wirth (eds.) *The Inca and Aztec States 1400–1800: Anthropology and History* (Academic Press, 1982), pp. 93–118.
12. B.L. Turner, G. D. Kamenov, J. D. Kingston, G. J. Armelagos, Insights into immigration and social class at Machu Picchu, Peru based on oxygen, strontium, and lead isotopic analysis. *J. Archaeol. Sci.* 36, 317–332 (2009).
13. H. Santillán, Relación del origen, descendencia, política, y gobierno de los incas, in *Biblioteca de Autores Españoles* (Ediciones Atlas, 1968), vol. 209, pp. 97–149.
14. S.Villar Cordova, *La Institución de Yanacóna en el Incanato* (Universidad Nacional Mayor de San Marcos, 1966), vol. 1 of *Nueva Cronica*.
15. M. Rostworowski, *History of the Inca Realm* (Cambridge Univ. Press, 1999).
16. I. M. Silverblatt, *Moon, Sun, and Witches: Gender Ideologies and Class in Inca and Colonial Peru* (Princeton Univ. Press, 1987).
17. B. L. Turner, B. R. Hewitt, The *aclla* and *mitma*, in *The Oxford Handbook of the Incas*, S. Alconini, R. A. Covey, Eds. (Oxford Univ. Press, 2018), pp. 263–282.
18. R. L. Burger, J. Lee-Thorp, N. Van der Merwe, Rite and crop revisited: An isotopic perspective from Machu Picchu and beyond, in *The 1912 Yale Peruvian Scientific Expedition Collections from Machu Picchu: Human and Animal Remains*, R. L. Burger, L. C. Salazar, Eds. (Department of Anthropology, Yale University Division of Anthropology, Peabody Museum of Natural History, Yale University Publications in Anthropology, 2003), pp. 119–137.
19. B. L. Turner, J. D. Kingston, G. J. Armelagos, Variation in dietary histories among the immigrants of Machu Picchu: Carbon and nitrogen isotope evidence. *Chungará* (Arica). 42, 515–534 (2010).
Salazar et al., *Sci. Adv.* 9, eadg3377 (2023) 26 July 2023
20. J. W. Verano, Human skeletal remains from Machu Picchu: A reexamination of the Yale Peabody Museums Collections, in *The 1912 Yale Peruvian Scientific Expedition Collections from Machu Picchu: Human and Animal Remains*, R. L. Burger, L. C. Salazar, Eds. (Department of Anthropology, Yale University Division of Anthropology, Peabody Museum of

Natural History, Yale University Publications in Anthropology, 2003), pp. 65–117.

21. L. C. Salazar, Machu Picchu's silent majority: A consideration of the Inca cemeteries, in *Variations in the Expression of Inca Power*, R. Burger, R. Matos, C. Morris, Eds. (Dumbarton Oaks Research and Library, 2007), pp. 165–184.

22. G. Tomlinson, *The Singing of the New World. Indigenous Voice in the Era of European Conquest* (Cambridge Univ. Press, 2009).

23. L. C. Salazar, Inca religion and mortuary ritual at Machu Picchu, in *Mortuary Practices and Ritual Associations: Shamanic Elements in Prehistoric Funerary Contexts in South America*, E. J. Currie, J. E. Staller, Eds. (Archaeopress, 2001), pp. 117–127.

24. B. Cobo, *Inca Religion and Customs*, edited by R. Hamilton (University of Texas Press, 1990).

25. R. L. Burger, L. C. Salazar, J. Nesbitt, E. Washburn, L. Fehren-Schmitz, New AMS dates for Machu Picchu: Results and implications. *Antiquity* 95, 1265–1279 (2021).

26. G. Eaton, *The Collection of Osteological Material from Machu Picchu* (Yale Univ. Press, 1916).

27. R. L. Burger, L. Salazar, M. D. Glascock, Analysis of Inca pottery from the Cuzco Region: Implications for the provisioning of ceramics for Machu Picchu and other Inca Sites, in *Ceramics of the Indigenous Cultures of South America: Studies of Production and Exchange*, M. D. Glascock, Ed. (University of New Mexico Press, 2019), pp. 97–111.

28. G.R. Miller, Food for the Dead, Tools for the afterlife: Zooarchaeology at Machu Picchu, in *The 1912 Yale Peruvian Scientific Expedition Collections from Machu Picchu: Human and Animal Remains*, R. Burger, L. Salazar, Eds. (Yale Univ. Press, Yale University Publications in Anthropology, 2004), pp. 1–63.

29. E. Washburn, J. Nesbitt, B. Ibarra, L. Fehren-Schmitz, V. M. Oelze, A strontium isoscape for the Conchucos region of highland Peru and its application to Andean archaeology. *PLOS ONE* 16, e0248209 (2021).

30. D.N.Harris, W. Song, A. C.Shetty, K. S. Levano, O. Cáceres, C. Padilla, V. Borda, D. Tarazona, O. Trujillo, C. Sanchez, M. D. Kessler, M. Galarza, S. Capristano, H. Montejo, P. O. Flores Villanueva, E. Tarazona-Santos, T. D. O'Connor, H. Guio, Evolutionary genomic dynamics

of Peruvians before, during, and after the Inca Empire. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 115, E6526–E6535 (2018).

31. D. Popović, M. Molak, M. Ziółkowski, A. Vranich, M. Sobczyk, D. U. Vidaurre, G. Agresti, M. Skrzypczak, K. Ginalski, T. C. Lamnidis, N. Nakatsuka, S. Mallick, M. Baca, Ancient genomes reveal long-range influence of the pre-Columbian culture and site of Tiwanaku. *Sci. Adv.* 7, eabg7261 (2021).

32. J. Lindo, R. Haas, C. Hofman, M. Apata, M. Moraga, R. A. Verdugo, J. T. Watson, C. V. Llave, D. Witonsky, C. Beall, C. Warinner, J. Novembre, M. Aldenderfer, A. D. Rienzo, The genetic prehistory of the Andean highlands 7000 years BP through European contact. *Sci. Adv.* 4, eaau4921 (2018).

33. C. Barbieri, R. Barquera, L. Arias, J. R. Sandoval, O. Acosta, C. Zurita, A. Aguilar-Campos, A. M. Tito-Álvarez, R. Serrano-Osuna, R. Gray, F. Mafessoni, P. Heggarty, K. K. Shimizu, R. Fujita, M. Stoneking, I. Pugach, L. Fehren-Schmitz, The current genomic landscape of western South America: Andes, Amazonia and Pacific Coast. *Mol. Biol. Evol.* 36, 2698–2713 (2019).

34. N. Nakatsuka, I. Lazaridis, C. Barbieri, P. Skoglund, N. Rohland, S. Mallick, C. Posth, K. Harkins-Kinkaid, M. Ferry, É. Harney, M. Michel, K. Stewardson, J. Novak-Forst, J. M. Capriles, M. A. Durruty, K. A. Álvarez, D. Beresford-Jones, R. Burger, L. Cadwallader, R. Fujita, J. Isla, G. Lau, C. L. Aguirre, S. LeBlanc, S. C. Maldonado, F. Meddens, P. G. Messineo, B. J. Culleton, T. K. Harper, J. Quilter, G. Politis, K. Rademaker, M. Reindel, M. Rivera, L. Salazar, J. R. Sandoval, C. M. Santoro, N. Scheifler, V. Standen, M. I. Barreto, I. F. Espinoza, E. Tomasto-Cagigao, G. Valverde, D. J. Kennett, A. Cooper, J. Krause, W. Haak, B. Llamas, D. Reich, L. Fehren-Schmitz, A paleogenomic reconstruction of the deep population history of the Andes. *Cell* 181, 1131–1145.e21 (2020).

35. R. A. Covey, D. Amado, The marquisate of orapesa and the preservations and study of its documents, in *Imperial Transformations in Sixteenth Century Yucay, Peru*, R. A. Covey, A. Amado, Eds. (University of Michigan Press, 2008), pp. 30–34.

36. R. A. Covey, C. M. Elson, Ethnicity, demography, and estate management in sixteenth century Yucay. *Ethnohistory* 54, 303–335 (2007).

37. C. Stanish, *Ancient Titicaca: The Evolution of Complex Society in Southern Peru and Northern Bolivia* (University of California Press, 2003).
38. L. G. Lumbreras, *Arqueología de la América Andina* (Editorial Milla Batres, 1981).
39. R. L. Burger, K. L. M. Chávez, S. J. Chávez, Through the glass darkly: Prehispanic obsidian procurement and exchange in Southern Peru and Northern Bolivia. *J. World Prehist.* 14, 267–362 (2000).

Downloaded from <https://www.science.org> on August 02, 2023

12 of 16

SCIENCE ADVANCES | RESEARCH ARTICLE

40. G. A. Gnecci-Ruscione, S. Sarno, S. De Fanti, L. Gianvincenzo, C. Giuliani, A. Boattini, E. Bortolini, T. Di Corcia, C. Sanchez Mellado, T. J. Dávila Francia, D. Gentilini, A. M. Di Blasio, P. Di Cosimo, E. Cilli, A. Gonzalez-Martin, C. Franceschi, Z. A. Franceschi, O. Rickards, M. Sazzini, D. Luiselli, D. Pettener, Dissecting the pre-Columbian genomic ancestry of native Americans along the Andes–Amazonia divide. *Mol. Biol. Evol.* 36, 1254–1269 (2019).
41. M.A.CastroeSilva, T.Ferraz, M.C. Bortolini, D. Comas, T.Hünemeier, Deepgenetic affinity between coastal Pacific and Amazonian natives evidenced by Australasian ancestry. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 118, e2025739118 (2021).
42. S. Alconini, *Southeast Inka Frontiers: Boundaries and Interactions* (University Press of Florida, 2016); <https://muse.jhu.edu/book/46400>.
43. F. Santos-Granero, *Vital Enemies: Slavery, Predation, and the Amerindian Political Economy of Life* (University of Texas Press, 2010).
44. F. Salomon, A north Andean status trader complex under Inka rule. *Ethnohistory* 34, 63–77 (1987).
45. F. Salomon, *Native Lords of Quito in the Age of the Incas: The Political Economy of North Andean Chiefdoms* (Cambridge Univ. Press, 2007).
46. J. L. Bongers, N. Nakatsuka, C. O’Shea, T. K. Harper, H. Tantaleán, C. Stanish, L. Fehren Schmitz, Integration of ancient DNA with transdisciplinary dataset finds strong support for Inca resettlement in the south Peruvian coast. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 117,

18359–18368 (2020).

47. E. J. Marsh, R. Kidd, D. Ogburn, V. Durán, Dating the expansion of the Inca Empire: Bayesian models from Ecuador and Argentina. *Radiocarbon*. 59, 117–140 (2017).
48. T. N. D'Altroy, V. Williams, A. Lorandi, The Inkas in the Southlands, in *Variations in the Expression of Inka Power*, R. Burger, C. Morris, R. Matos, Eds. (Dumbarton Oaks Research Library and Collection, 2007), pp. 138–164.
49. D. Wilkinson, Incas and Arawaks: A special relationship along the Andes-Amazonian frontier. *Andean Past*. 13, 13 (2022).
50. J. R. Sandoval, D. R. Lacerda, O. Acosta, M. S. Jota, P. Robles-Ruiz, A. Salazar-Granara, P. P. R. Vieira, C. Paz-Y-Miño, R. Fujita, F. R. Santos, The genetic history of Peruvian Quechua-Lamistas and Chankas: Uniparental DNA patterns among autochthonous Amazonian and Andean populations. *Ann. Hum. Genet.* 80, 88–101 (2016).
51. J. Nesbitt, R. Clasby, *The Archaeology of the Upper Amazon: Complexity and Interaction in the Andean Tropical Forest* (University Press of Florida, 2021); https://muse.jhu.edu/pub/227/edited_volume/book/85772.
52. J. W. Rutledge, R. B. Gordon, The work of metallurgical artificers at Machu Picchu, Peru. *Am. Antiq.* 52, 578–594 (1987).
53. B. K. Scaffidi, K. J. Knudson, An archaeological strontium isoscape for the prehistoric Andes: Understanding population mobility through a geostatistical meta-analysis of archaeological $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ values from humans, animals, and artifacts. *J. Archaeol. Sci.* 117, 105121 (2020).
54. V. A. Andrushko, E. C. Torres Pino, V. Bellifemine, The burials at Sacsahuaman and Chokepukio: A bioarchaeological case study of imperialism from the capital of the Inca Empire. *Ñawpa Pacha* 28, 63–92 (2006).
55. K. Shinoda, N. Adachi, S. Guillén, I. Shimada, Mitochondrial DNA analysis of ancient Peruvian highlanders. *Am. J. Phys. Anthropol.* 131, 98–107 (2006).
56. J. Dabney, M. Knapp, I. Glocke, M.-T. Gansauge, A. Weihmann, B. Nickel, C. Valdiosera, N. García, S. Pääbo, J.-L. Arsuaga, M. Meyer, Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments. *Proc.*

- Natl. Acad. Sci. U.S.A. 110, 15758–15763 (2013).
57. S. Boessenkool, K. Hanghøj, H. M. Nistelberger, C. Der Sarkissian, A. Gondek, L. Orlando, J. H. Barrett, B. Star, Combining bleach and mild pre-digestion improves ancient DNA recovery from bones. *Mol. Ecol. Resour.* 17, 742–751 (2016).
58. É. Harney, O. Cheronet, D. M. Fernandes, K. Sirak, M. Mah, R. Bernardos, N. Adamski, N. Broomandkhoshbacht, K. Callan, A. M. Lawson, J. Oppenheimer, K. Stewardson, F. Zalzal, A. Anders, F. Candilio, M. Constantinescu, A. Coppa, I. Ciobanu, J. Dani, Z. Gallina, F. Genchi, E. G. Nagy, T. Hajdu, M. Hellebrandt, A. Horváth, Á. Király, K. Kiss, B. Kolozsi, P. Kovács, K. Köhler, M. Lucci, I. Pap, S. Popovici, P. Raczky, A. Simalcsik, T. Szeniczey, S. Vasilyev, C. Virag, N. Rohland, D. Reich, R. Pinhasi, A minimally destructive protocol for DNA extraction from ancient teeth. *Genome Res.* 31, 472–483 (2021).
59. N. Rohland, E. Harney, S. Mallick, S. Nordenfelt, D. Reich, Partial UDG-treatment for screening of ancient DNA. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370, 20130624 (2014).
60. J. D. Kapp, R. E. Green, B. Shapiro, A fast and efficient single-stranded genomic library preparation method optimized for ancient DNA. *J. Hered.* 112, 241–249 (2021).
61. M. T. Gansauge, A. Aximu-Petri, S. Nagel, M. Meyer, Manual and automated preparation of single-stranded DNA libraries for the sequencing of DNA from ancient biological remains and other sources of highly degraded DNA. *Nat. Protoc.* 15, 2279–2300 (2020).
62. Q. Fu, M. Hajdinjak, O. T. Moldovan, S. Constantin, S. Mallick, P. Skoglund, N. Patterson, N. Rohland, I. Lazaridis, B. Nickel, B. Viola, K. Prüfer, M. Meyer, J. Kelso, D. Reich, S. Pääbo, Salazar et al., *Sci. Adv.* 9, eadg3377 (2023) 26 July 2023
- An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor. *Nature* 524, 216–219 (2015).
63. M. Ghodsi, B. Liu, M. Pop, DNACLUSt: Accurate and efficient clustering of phylogenetic marker genes. *BMC Bioinformatics.* 12, 271 (2011).
64. J. S. John, *SeqPrep* (2011); <https://github.com/jstjohn/SeqPrep>.
65. H. Li, R. Durbin, Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics* 25, 1754–1760 (2009).
66. A. Peltzer, G. Jäger, A. Herbig, A. Seitz, C. Kniep, J. Krause, K. Nieselt, EAGER: Efficient

ancient genome reconstruction. *Genome Biol.* 17, 60 (2016).

67. Q. Fu, A. Mittnik, P. L. F. Johnson, K. Bos, M. Lari, R. Bollongino, C. Sun, L. Giemsch, R. Schmitz, J. Burger, A. M. Ronchitelli, F. Martini, R. G. Cremonesi, J. Svoboda, P. Bauer, D. Caramelli, S. Castellano, D. Reich, S. Pääbo, J. Krause, A revised timescale for human evolution based on ancient mitochondrial genomes. *Curr. Biol.* 23, 553–559 (2013).

68. T. S. Korneliussen, A. Albrechtsen, R. Nielsen, ANGSD: Analysis of next generation sequencing data. *BMC Bioinformatics* 15, 356 (2014).

69. H. Jónsson, A. Ginolhac, M. Schubert, P. L. F. Johnson, L. Orlando, MapDamage2.0: Fast approximate Bayesian estimates of ancient DNA damage parameters. *Bioinformatics* 29, 1682–1684 (2013).

70. P. Skoglund, J. Storå, A. Götherström, M. Jakobsson, Accurate sex identification of ancient human remains using DNA shotgun sequencing. *J. Archaeol. Sci.* 40, 4477–4482 (2013).

71. A. Mittnik, C. C. Wang, J. Svoboda, J. Krause, A molecular approach to the sexing of the triple burial at the upper paleolithic site of Dolní Věstonice. *PLOS ONE* 11, e0163019 (2016).

72. H. Chen, Y. Lu, D. Lu, S. Xu, Y-LineageTracker: A high-throughput analysis framework for Y chromosomal next-generation sequencing data. *BMC Bioinformatics*. 22, 114 (2021).

73. B. Llamas, L. Fehren-Schmitz, G. Valverde, J. Soubrier, S. Mallick, N. Rohland, S. Nordenfelt, C. Valdiosera, S. M. Richards, A. Rohrlach, M. I. B. Romero, I. F. Espinoza, E. T. Cagigao, L. W. Jiménez, K. Makowski, I. S. L. Reyna, J. M. Lory, J. A. B. 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. W. Ho, A. Cooper, W. Haak, Ancient mitochondrial DNA provides high resolution time scale of the peopling of the Americas. *Sci. Adv.* 2, e1501385 (2016).

74. H. Li, B. Handsaker, A. Wysoker, T. Fennell, J. Ruan, N. Homer, G. Marth, G. Abecasis, R. Durbin; 1000 Genome Project Data Processing Subgroup, The sequence alignment/map format and SAMtools. *Bioinformatics* 25, 2078–2079 (2009).

75. M. Rasmussen, S. L. Anzick, M. R. Waters, P. Skoglund, M. DeGiorgio, T. W. Stafford, S. Rasmussen, I. Moltke, A. Albrechtsen, S. M. Doyle, G. D. Poznik, V. Gudmundsdottir, R. Yadav, A.-S. Malaspinas, S. S. White, M. E. Allentoft, O. E. Cornejo, K. Tambets, A. Eriksson,

P. D. Heintzman, M. Karmin, T. S. Korneliusen, D. J. Meltzer, T. L. Pierre, J. Stenderup, L. Saag, V. M. Warmuth, M. C. Lopes, R. S. Malhi, S. Brunak, T. Sicheritz-Ponten, I. Barnes, M. Collins, L. Orlando, F. Balloux, A. Manica, R. Gupta, M. Metspalu, C. D. Bustamante, M. Jakobsson, R. Nielsen, E. Willerslev, The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana. *Nature* 506, 225–229 (2014).

76. M. Raghavan, M. Steinrücken, K. Harris, S. Schiffels, S. Rasmussen, M. DeGiorgio, A. Albrechtsen, C. Valdiosera, M. C. Avila-Arcos, A.-S. Malaspinas, A. Eriksson, I. Moltke, M. Metspalu, J. R. Homburger, J. Wall, O. E. Cornejo, J. V. Moreno-Mayar, T. S. Korneliusen, T. Pierre, M. Rasmussen, P. F. Campos, P. de Barros Damgaard, M. E. Allentoft, J. Lindo, E. Metspalu, R. Rodriguez-Varela, J. Mansilla, C. Henrickson, A. Seguin-Orlando, H. Malmstrom, T. Stafford, S. S. Shringarpure, A. Moreno-Estrada, M. Karmin, K. Tambets, A. Bergstrom, 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 Leon, 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. G. 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, E. Willerslev, Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. *Science* 349, aab3884 (2015).

77. J. V. Moreno-Mayar, B. A. Potter, L. Vinner, M. Steinrücken, S. Rasmussen, J. Terhorst, J. A. Kamm, A. Albrechtsen, A.-S. Malaspinas, M. Sikora, J. D. Reuther, J. D. Irish, R. S. Malhi, L. Orlando, Y. S. Song, R. Nielsen, D. J. Meltzer, E. Willerslev, Terminal Pleistocene Alaskan genome reveals first founding population of Native Americans. *Nature* 553, 203–207 (2018).

78. J. V. Moreno-Mayar, L. Vinner, P. de Barros Damgaard, C. dela Fuente, J. Chan, J. P. Spence, M. E. Allentoft, T. Vimala, F. Racimo, T. Pinotti, S. Rasmussen, A. Margaryan, M. I. Orbeagozo,

D. Mylopotamitaki, M. Wooller, C. Bataille, L. Becerra-Valdivia, D. Chivall, D. Comeskey, T. Devièse, D. K. Grayson, L. George, H. Harry, V. Alexandersen, C. Primeau, J. Erlandson, C. Rodrigues-Carvalho, S. Reis, M. Q. R. Bastos, J. Cybulski, C. Vullo, F. Morello, M. Vilar, S. Wells, K. Gregersen, K. L. Hansen, N. Lynnerup, M. M. Lahr, K. Kjær, A. Strauss, M. Alfonso

Downloaded from <https://www.science.org> on August 02, 2023

13 of 16

SCIENCE ADVANCES | RESEARCH ARTICLE

Durruty, A. Salas, H. Schroeder, T. Higham, R. S. Malhi, J. T. Rasic, L. Souza, F. R. Santos, A. S. Malaspinas, M. Sikora, R. Nielsen, Y. S. Song, D. J. Meltzer, E. Willerslev, Early human dispersals within the Americas. *Science* 362, eaav2621 (2018).

79. D. M. Fernandes, K. A. Sirak, H. Ringbauer, J. Sedig, N. Rohland, O. Cheronet, M. Mah, S. Mallick, I. Olalde, B. J. Cullen, N. Adamski, R. Bernardos, G. Bravo, N. Broomandkhoshbacht, K. Callan, F. Candilio, L. Demetz, K. S. D. Carlson, L. Eccles, S. Freilich, R. J. George, A. M. Lawson, K. Mandl, F. Marzaioli, W. C. McCool, J. Oppenheimer, K. T. Özdoğan, C. Schattke, R. Schmidt, K. Stewardson, F. Terrasi, F. Zalzala, C. A. Antúnez, E. V. Canosa, R. Colten, A. Cucina, F. Genchi, C. Kraan, F. LaPastina, M. Lucci, M. V. Maggiolo, B. Marcheco-Teruel, C. T. Maria, C. Martínez, I. París, M. Pateman, T. M. Simms, C. G. Sivoli, M. Vilar, D. J. Kennett, W. F. Keegan, A. Coppa, M. Lipson, R. Pinhasi, D. Reich, A genetic history of the pre-contact Caribbean. *Nature* 590, 103–110 (2021).

80. K. Nägele, C. Posth, M. I. Orbegozo, Y. C. de Armas, S. T. H. Godoy, U. M. G. Herrera, M. A. Nieves-Colón, M. Sandoval-Velasco, D. Mylopotamitaki, R. Radzeviciute, J. Laffoon, W. J. Pestle, J. Ramos-Madrigal, T. C. Lamnidis, W. C. Schaffer, R. S. Carr, J. S. Day, C. A. Antúnez, A. R. Rivero, A. J. Martínez-Fuentes, E. Crespo-Torres, I. Roksandic, A. C. Stone, C. Lalueza-Fox, M. Hoogland, M. Roksandic, C. L. Hofman, J. Krause, H. Schroeder, Genomic insights into the early peopling of the Caribbean. *Science* 369, 456–460 (2020).

81. C. L. Scheib, H. Li, T. Desai, V. Link, C. Kendall, G. Dewar, P. W. Griffith, A. Mörseburg, J. R. Johnson, A. Potter, S. L. Kerr, P. Endicott, J. Lindo, M. Haber, Y. Xue, C. Tyler-Smith, M. S. Sandhu, J. G. Lorenz, T. D. Randall, Z. Faltyskova, L. Pagani, P. Danecek, T. C. O'Connell,

P. Martz, A. S. Boraas, B. F. Byrd, A. Leventhal, R. Cambra, R. Williamson, L. Lesage, B. Holguin, E. Y.-D. Soto, J. Rosas, M. Metspalu, J. T. Stock, A. Manica, A. Scally, D. Wegmann, R. S. Malhi, T. Kivisild, Ancient human parallel lineages within North America contributed to a coastal expansion. *Science* 360, 1024–1027 (2018).

82. C. Posth, N. Nakatsuka, I. Lazaridis, P. Skoglund, S. Mallick, T. C. Lamnidis, N. Rohland, K. Nägele, N. Adamski, E. Bertolini, N. Broomandkoshbacht, A. Cooper, B. J. Culleton, T. Ferraz, M. Ferry, A. Furtwängler, W. Haak, K. Harkins, T. K. Harper, T. Hünemeier, A. M. Lawson, B. Llamas, M. Michel, E. Nelson, J. Oppenheimer, N. Patterson, S. Schiffels, J. Sedig, K. Stewardson, S. Talamo, C.-C. Wang, J.-J. Hublin, M. Hubbe, K. Harvati, A. Nuevo Delaunay, J. Beier, M. Francken, P. Kaulicke, H. Reyes-Centeno, K. Rademaker, W. R. Trask, M. Robinson, S. M. Gutierrez, K. M. Prufer, D. C. Salazar-García, E. N. Chim, L. Müller Plumm Gomes, M. L. Alves, A. Liryo, M. Inglez, R. E. Oliveira, D. V. Bernardo, A. Barioni, V. Wesolowski, N. A. Scheifler, M. A. Rivera, C. R. Plens, P. G. Messineo, L. Figuti, D. Corach, C. Scabuzzo, S. Eggers, P. DeBlasis, M. Reindel, C. Méndez, G. Politis, E. Tomasto-Cagigao, D. J. Kennett, A. Strauss, L. Fehren-Schmitz, J. Krause, D. Reich, Reconstructing the deep population history of central and South America. *Cell* 175, 1185–1197.e22 (2018).

83. S. Mallick, H. Li, M. Lipson, I. Mathieson, M. Gymrek, F. Racimo, M. Zhao, N. Chennagiri, S. Nordenfelt, A. Tandon, P. Skoglund, I. Lazaridis, S. Sankararaman, Q. Fu, N. Rohland, G. Renaud, Y. Erlich, T. Willems, C. Gallo, J. P. Spence, Y. S. Song, G. Poletti, F. Balloux, G. van Driem, P. de Knijff, I. G. Romero, A. R. Jha, D. M. Behar, C. M. Bravi, C. Capelli, T. Hervig, A. Moreno-Estrada, O. L. Posukh, E. Balanovska, O. Balanovsky, S. Karachanak-Yankova, H. Sahakyan, D. Toncheva, L. Yepiskoposyan, C. Tyler-Smith, Y. Xue, M. S. Abdullah, A. Ruiz Linares, C. M. Beall, A. Di Rienzo, C. Jeong, E. B. Starikovskaya, E. Metspalu, J. Parik, R. Villems, B. M. Henn, U. Hodoglugil, R. Mahley, A. Sajantila, G. Stamatoyannopoulos, J. T. S. Wee, R. Khusainova, E. Khusnutdinova, S. Litvinov, G. Ayodo, D. Comas, M. F. Hammer, T. Kivisild, W. Klitz, C. A. Winkler, D. Labuda, M. Bamshad, L. B. Jorde, S. A. Tishkoff, W. S. Watkins, M. Metspalu, S. Dryomov, R. Sukernik, L. Singh, K. Thangaraj, S. Pääbo, J. Kelso, N. Patterson, D. Reich, The Simons Genome Diversity Project: 300 genomes from 142 diverse populations. *Nature* 538, 201–206 (2016).

84. I. Lazaridis, D. Nadel, G. Rollefson, D. C. Merrett, N. Rohland, S. Mallick, D. Fernandes, M. Novak, B. Gamarra, K. Sirak, S. Connell, K. Stewardson, E. Harney, Q. Fu, G. Gonzalez Fortes, E. R. Jones, S. A. Roodenberg, G. Lengyel, F. Bocquentin, B. Gasparian, J. M. Monge, M. Gregg, V. Eshed, A.-S. Mizrahi, C. Meiklejohn, F. Gerritsen, L. Bejenaru, M. Blüher, A. Campbell, G. Cavalleri, D. Comas, P. Froguel, E. Gilbert, S. M. Kerr, P. Kovacs, J. Krause, D. McGettigan, M. Merrigan, D. A. Merriwether, S. O'Reilly, M. B. Richards, O. Semino, M. Shamoon-Pour, G. Stefanescu, M. Stumvoll, A. Tönjes, A. Torroni, J. F. Wilson, L. Yengo, N. A. Hovhannisyan, N. Patterson, R. Pinhasi, D. Reich, Genomic insights into the origin of farming in the ancient near east. *Nature* 536, 419–424 (2016).

85. P. Skoglund, S. Mallick, M. C. Bortolini, N. Chennagiri, T. Hünemeier, M. L. Petzl-Erler, F. M. Salzano, N. Patterson, D. Reich, Genetic evidence for two founding populations of the Americas. *Nature* 525, 104–108 (2015).

86. I. Lazaridis, N. Patterson, A. Mittnik, G. Renaud, S. Mallick, K. Kirsanow, P. H. Sudmant, J. G. Schraiber, S. Castellano, M. Lipson, B. Berger, C. Economou, R. Bollongino, Q. Fu, K. I. Bos, S. Nordenfelt, H. Li, C. de Filippo, K. Prüfer, S. Sawyer, C. Posth, W. Haak, F. Hallgren, E. Fornander, N. Rohland, D. Delsate, M. Francken, J.-M. Guinet, J. Wahl, G. Ayodo, H. A. Babiker, G. Bailliet, E. Balanovska, O. Balanovsky, R. Barrantes, G. Bedoya, H. Ben-Ami, J. Bene, F. Berrada, C. M. Bravi, F. Brisighelli, G. B. J. Busby, F. Cali, M. Churnosov, D. E. C. Cole, D. Corach, L. Damba, G. van Driem, S. Dryomov, J.-M. Dugoujon, S. A. Fedorova, I. Gallego Romero, M. Gubina, M. Hammer, B. M. Henn, T. Hervig, Salazar et al., *Sci. Adv.* 9, eadg3377 (2023) 26 July 2023

U. Hodoglugil, A. R. Jha, S. Karachanak-Yankova, R. Khusainova, E. Khusnutdinova, R. Kittles, T. Kivisild, W. Klitz, V. Kuřinskas, A. Kushniarevich, L. Laredj, S. Litvinov, T. Loukidis, R. W. Mahley, B. Melegh, E. Metspalu, J. Molina, J. Mountain, K. Näkkäläjärvi, D. Nesheva, T. Nyambo, L. Osipova, J. Parik, F. Platonov, O. Posukh, V. Romano, F. Rothhammer, I. Rudan, R. Ruizbakiev, H. Sahakyan, A. Sajantila, A. Salas, E. B. Starikovskaya, A. Tarekn, D. Toncheva, S. Turdikulova, I. Uktveryte, O. Utevska, R. Vasquez, M. Villena, M. Voevoda, C. A. Winkler, L. Yepiskoposyan, P. Zalloua, T. Zemunik, A. Cooper, C. Capelli, M. G. Thomas, A. Ruiz-Linares, S. A. Tishkoff, L. Singh, K. Thangaraj, R. Villems, D. Comas, R. Sukernik,

- M. Metspalu, M. Meyer, E. E. Eichler, J. Burger, M. Slatkin, S. Pääbo, J. Kelso, D. Reich, J. Krause, Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 513, 409–413 (2014).
87. J.M.M.Kuhn, M.Jakobsson, T.Günther, Estimating genetic relationships in prehistoric populations. *PLOS ONE* 13, e0195491 (2018).
88. M. Lipatov, K. Sanjeev, R. Patro, K. R. Veeramah, Maximum likelihood estimation of biological relatedness from low coverage sequencing data. *bioRxiv*, 023374 (2015).
89. N. Patterson, A. L. Price, D. Reich, Population structure and eigenanalysis. *PLOS Genet.* 2, e190 (2006).
90. N. Patterson, P. Moorjani, Y. Luo, S. Mallick, N. Rohland, Y. Zhan, T. Genschoreck, T. Webster, D. Reich, Ancient admixture in human history. *Genetics* 192, 1065–1093 (2012).
91. B. R. Baum, PHYLIP: Phylogeny Inference Package. Version 3.2. Joel Felsenstein. *Q. Rev. Biol.* 64, 539–541 (1989).
92. P. Skoglund, J. C. Thompson, M. E. Prendergast, A. Mittnik, K. Sirak, M. Hajdinjak, T. Salie, N. Rohland, S. Mallick, A. Peltzer, A. Heinze, I. Olalde, M. Ferry, E. Harney, M. Michel, K. Stewardson, J. I. Cerezo-Román, C. Chiumia, A. Crowther, E. Goman-Chindebvu, A. O. Gidna, K. M. Grillo, I. T. Helenius, G. Hellenthal, R. Helm, M. Horton, S. López, A. Z. P. Mabulla, J. Parkington, C. Shipton, M. G. Thomas, R. Tibesasa, M. Welling, V. M. Hayes, D. J. Kennett, R. Ramesar, M. Meyer, S. Pääbo, N. Patterson, A. G. Morris, N. Boivin, R. Pinhasi, J. Krause, D. Reich, Reconstructing prehistoric African population structure. *Cell* 171, 59–71.e21 (2017).
93. L. Salazar, R. L. Burger, The Machu Picchu solution: A new approach to cultural patrimony disputes, in *Finding Solutions for Protecting and Sharing Archaeological Heritage Resources*, A. P. Underhill, L. C. Salazar, Eds. (Springer, 2016), pp. 87–102.
94. R. Burger, Nuevos alcances científicos sobre la vida diaria en Machu Picchu, in *Machu Picchu: Investigaciones Interdisciplinarias*, F. Astete, J. Bastante, Eds. (Ministerio de Cultura Peru, 2020), pp. 77–106.
95. R. L. Burger, L. Salazar, *The 1912 Yale Peruvian Scientific Expedition Collections from Machu Picchu: Metal Artifacts* (Yale Univ. Press, Yale University Publications in Anthropology)

gy, 2012).

96. R. L. Burger, L. Salazar, Hiram Bingham III and Machu Picchu: Contextualizing the “Scientific Discovery” and its protagonist, in *Los Reinos del Sol y de la Luna*, V. Pimentel, Ed. (Museum of Fine Art, Montreal, 2013), pp. 28–33.
97. L. Salazar, R. L. Burger, Reinventing the Incas in Contemporary Cuzco: The Cases of Inti Raymi and Machu Picchu, in *The Oxford Handbook of the Incas*, S. Alconini, R. A. Covey, Eds. (Oxford Univ. Press, 2018).
98. L. Salazar, La Mayoría Silenciosa de Machu Pichu: Una consideración de los cemeteries incas, in *Machu Picchu: Investigaciones Interdisciplinarias*, F. Astete, J. Bastante, Eds. (Ministerio de Cultura Peru, 2020), pp. 11–24.
99. R. A. Covey, Archaeology and Inka origins. *J. Archaeol. Res.* 26, 253–304 (2018).
100. J. H. Rowe, Absolute chronology in the Andean area. *Am. Antiq.* 10, 265–284 (1945).
101. R. A. Covey, Multiregional perspectives on the archaeology of the Andes during the late intermediate period (c. A. D. 1000–1400). *J. Archaeol. Res.* 16, 287–338 (2008).
102. J. Hiltunen, G. F. McEwan, Knowing the Inca Past, in *Andean Archaeology* H. Silverman Ed. (Blackwell Publishing, 2004), pp. 237–254.
103. C. Julien, On the beginning of the late horizon. *Ñawpa Pacha* 29, 163–177 (2008).
104. A. Adamska, A. Michczyński, Towards a radiocarbon chronology of the Inca state. *ANDES: Boletín de la Misión Arqueológica Andina* 1, 35–60 (1996).
105. D. E. Ogburn, Reconceiving the chronology of Inca imperial expansion. *Radiocarbon* 54, 219–237 (2012).
106. P. J. Reimer, W. E. N. Austin, E. Bard, A. Bayliss, P. G. Blackwell, C. B. Ramsey, M. Butzin, H. Cheng, R. L. Edwards, M. Friedrich, P. M. Grootes, T. P. Guilderson, I. Hajdas, T. J. Heaton, A. G. Hogg, K. A. Hughen, B. Kromer, S. W. Manning, R. Muscheler, J. G. Palmer, C. Pearson, J. van der Plicht, R. W. Reimer, D. A. Richards, E. M. Scott, J. R. Southon, C. S. M. Turney, L. Wacker, F. Adolphi, U. Büntgen, M. Capano, S. M. Fahrni, A. Fogtmann-Schulz, R. Friedrich, P. Köhler, S. Kudsk, F. Miyake, J. Olsen, F. Reinig, M. Sakamoto, A. Sookdeo, S. Talamo, TheIntCal20 northern hemisphereradiocarbonage calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon* 62, 725–757 (2020).

107. A. G. Hogg, T. J. Heaton, Q. Hua, J. G. Palmer, C. S. Turney, J. Southon, A. Bayliss, P. G. Blackwell, G. Boswijk, C. B. Ramsey, C. Pearson, F. Petchey, P. Reimer, R. Reimer, Downloaded from <https://www.science.org> on August 02, 2023

14 of 16

SCIENCE ADVANCES | RESEARCHARTICLE

L. Wacker, SHCal20 southern hemisphere calibration, 0–55,000 years cal BP. *Radiocarbon* 62, 759–778 (2020).

108. S. Ancapichún, J. Pawlyta, A. Z. Rakowski, D. Sieczkowska, Influence of air parcels from northern and southern hemispheres on radiocarbon-based Inca chronology. *Radiocarbon* 64, 1431–1446 (2022).

109. E. J. Marsh, M. C. Bruno, S. C. Fritz, P. Baker, J. M. Capriles, C. A. Hastorf, IntCal, SHCal, or a mixed curve? Choosing 14C calibration curve for archaeological and paleoenvironmental records from tropical South America. *Radiocarbon* 60, 925–940 (2018).

110. M. Ziólkowski, J. B. Abuhadba, A. Hogg, D. Sieczkowska, A. Rakowski, J. Pawlyta, S. W. Manning, When did the Incas build Machu Picchu and its satellite sites? New approaches based on radiocarbon dating. *Radiocarbon* 63, 1133–1148 (2021).

111. J. L. Swift, N. F. Bahamondes, R. J. Schulting, A radiocarbon chronology for Estadio de Quillota in the Aconcagua Valley, Central Chile, with reference to the adoption of intensive maize agriculture and revisiting the timing of Inka influence on the southern frontier. *Radiocarbon* 64, 1209–1237 (2022).

112. B. S. Bauer, J. Fonseca Santa Cruz, M. Aráoz Silva, *Vilcabamba and the Archaeology of Inca Resistance* (Cotsen Institute of Archaeology Press, 2015).

113. A. Flammang, Inca funerary practices (ca. 1400–1532): A first assessment on the basis of archaeological data. *Ñawpa Pacha* 42, 261–286 (2022).

114. H. Bingham, *Machu Picchu, a Citadel of the Incas* (Yale Univ. Press, 1930).

115. J.-P. Protzen, *Inca Architecture and Construction at Ollantaytambo* (Oxford Univ. Press, 1993).

116. B. S. Bauer, C. Stanish, Killke and Killke-related pottery from Cuzco, Peru, in the Field Museum of natural history. *Fieldiana. Anthropology*, 1–17 (1990).

117. J. Calero, M. Fernandez, *La Casa del Patrón: Documentos para la Historia de la Iglesia de San Sebastian* (Municipalidad Distrital de San Sebastián, 2020).
118. E. Vargas Paliza, *Kusikancha: Morada de las momias reales de los Inkas* (Instituto Nacional de Cultura, Dirección Regional INC-C, Sub Dirección de Investigación, ed. 1, 2007).
119. A. Pérez, N. Olazabal, *Investigaciones arqueológicas en la zona arqueológica de Qotakalli* Cusco. *Patrimonio* 7, 94–99 (2015).
120. C. J. Julien, *Las tumbas de Sacsahuaman y el estilo Cuzco-Inca*. *Ñawpa Pacha* 25, 1–125 (2004).
121. L. E. Valcárcel, *Cuzco: Archaeological Capital of South America, 1534–1934* (Imprenta Torres Aguirre, 1934).
122. B. S. Bauer, *Ancient Cuzco Heartland of the Inca* (University of Texas Press, 2004).
123. M. Paredes, *Prácticas funerarias incaicas en Sacsayhuamán: Enterramientos ceremoniales y complejo funerario*. *Boletín de Arqueología PUCP*, 79–111 (2003).
124. J. W. Verano, V. A. Andrushko, *Cranioplasty in ancient Peru: A critical review of the evidence, and a unique case from the Cuzco area*. *Int. J. Osteoarchaeol.* 20, 269–279 (2010).
125. B. Aparicio Laucata, *Informe de investigación arqueológica 2009: Conjunto arqueológico de Kanamarka-Espinar* (Cusco, 2009).
126. R. Bisso-Machado, M. S. Jota, V. Ramallo, V. R. Paixao-Cortes, D. R. Lacerda, F. M. Salzano, S. L. Bonatto, F. R. Santos, M. C. Bortolini, *Distribution of Y-chromosome Q lineages in Native Americans*. *Am. J. Hum. Biol.* 23, 563–566 (2011).
127. M. van Oven, *PhyloTree build 17: Growing the human mitochondrial DNA tree*. *Forensic Sci. Int. Genet. Suppl. Ser.* 5, e392–e394 (2015).
128. M. van Oven, M. Kayser, *Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation*. *Hum. Mutat.* 30, E386–E394 (2009).
129. H. Weissensteiner, D. Pacher, A. Kloss-Brandstätter, L. Forer, G. Specht, H.-J. Bandelt, F. Kronenberg, A. Salas, S. Schönherr, *HaploGrep 2: Mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing*. *Nucleic Acids Res.* 44, W58–W63 (2016).
130. L. Arias, C. Barbieri, G. Barreto, M. Stoneking, B. Pakendorf, *High-resolution mitochondrial DNA analysis sheds light on human diversity, cultural interactions, and population mo*

- bility in Northwestern Amazonia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 165, 238–255 (2018).
131. S. Brandini, P. Bergamaschi, M. F. Cerna, F. Gandini, F. Bastaroli, E. Bertolini, C. Cereda, L. Ferretti, A. Gómez-Carballa, V. Battaglia, A. Salas, O. Semino, A. Achilli, A. Olivieri, A. Torroni, The Paleo-Indian entry into South America according to mitogenomes. *Mol. Biol. Evol.* 35, 299–311 (2018).
132. A. Gómez-Carballa, J. Pardo-Seco, S. Brandini, A. Achilli, U. A. Perego, M. D. Coble, T. M. Diegoli, V. Álvarez-Iglesias, F. Martínón-Torres, A. Olivieri, A. Torroni, A. Salas, The peopling of South America and the trans-Andean gene flow of the first settlers. *Genome Res.* 28, 767–779 (2018).
133. R. Davidson, L. Fehren-Schmitz, B. Llamas, A multidisciplinary review of the Inka imperial resettlement policy and implications for future investigations. *Genes* 12, 215 (2021).
134. L. M. Valdez, K. J. Bettcher, The founding of the Inca provincial center of Tambo Viejo, Acarí, Peru. *Ñawpa Pacha*, 1–30 (2022).
135. L. Fehren-Schmitz, M. Reindel, E. Tomasto-Cagigao, S. Hummel, B. Herrmann, Pre-colombian population dynamics in Coastal Southern Peru: A diachronic investigation of Salazar et al., *Sci. Adv.* 9, eadg3377 (2023) 26 July 2023
- mtDNA patterns in the palpa region by ancient DNA analysis. *Am. J. Phys. Anthropol.* 141, 208–221 (2010).
136. M. Nei, Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89, 583–590 (1978).
137. J. R. Sandoval, D. R. Lacerda, M. S. A. Jota, A. Salazar-Granara, P. P. R. Vieira, O. Acosta, C. Cuellar, S. Revollo, R. Fujita, F. R. Santos; Genographic Project Consortium, The genetic history of indigenous populations of the Peruvian and Bolivian altiplano: The legacy of the Uros. *PLOS ONE* 8, e73006 (2013).
138. J. R. Sandoval, D. R. Lacerda, M. S. Jota, R. Elward, O. Acosta, D. Pinedo, P. Danos, C. Cuellar, S. Revollo, F. R. Santos, R. Fujita, Genetic ancestry of families of putative Inka descent. *Mol. Genet. Genomics* 293, 873–881 (2018).
139. G. S. Cabana, D. A. Merriwether, K. Hunley, D. A. Demarchi, Is the genetic structure of Gran Chaco populations unique? Interregional perspectives on native south American mito

chondrial DNA variation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 131, 108–119 (2006).

140. G.S.Cabana, C. M. Lewis Jr., R. Y. Tito, R. A. Covey, A. M. Cáceres, A. F. D. L. Cruz, D. Durand, G. Housman, B. I. Hulsey, G. C. Iannaccone, P. W. López, R. Martínez, Á. Medina, O. O. Dávila, K. P. O. Pinto, S. I. P. Santillán, P. R. Domínguez, M. Rubel, H. F. Smith, S. E. Smith, V. R. de Celis Massa, B. Lizárraga, A. C. Stone, Population genetic structure of traditional populations in the Peruvian Central Andes and implications for south American population history. *Hum. Biol.* 86, 147–165 (2014).

141. V. Ramallo, R. Bisso-Machado, C. Bravi, M. D. Coble, F. M. Salzano, T. Hünemeier, M. C. Bortolini, Demographic expansions in South America: Enlightening a complex scenario with genetic and linguistic data. *Am. J. Phys. Anthropol.* 150, 453–463 (2013).

142. S. Fuselli, E. Tarazona-Santos, I. Dupanloup, A. Soto, D. Luiselli, D. Pettener, Mitochondrial DNA diversity in South America and the genetic history of Andean highlanders. *Mol. Biol. Evol.* 20, 1682–1691 (2003).

143. B. M. Kemp, T. A. Tung, M. L. Summar, Genetic continuity after the collapse of the Wari empire: Mitochondrial DNA profiles from Wari and post-Wari populations in the ancient Andes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 140, 80–91 (2009).

144. C. M. Lewis, R. Y. Tito, B. Lizárraga, A. C. Stone, Land, language, and loci: mtDNA in Native Americans and the genetic history of Peru. *Am. J. Phys. Anthropol.* 127, 351–360 (2005).

145. M. de Saint Pierre, F. Gandini, U. A. Perego, M. Bodner, A. Gómez-Carballa, D. Corach, N. Angerhofer, S. R. Woodward, O. Semino, A. Salas, W. Parson, M. Moraga, A. Achilli, A. Torroni, A. Olivieri, Arrival of Paleo-Indian to the southern cone of South America: New clues from mitogenomes. *PLOS ONE* 7, e51311 (2012).

146. L. Fehren-Schmitz, W. Haak, B. Mächtle, F. Masch, B. Llamas, E. Tomasto-Cagigao, V. Sossna, K. Schitteck, J. Isla Cuadrado, B. Eitel, M. Reindel, Climate change underlies global demographic, genetic, and cultural transitions in pre-Columbian southern Peru. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 9443–9448 (2014).

147. L. Excoffier, H. E. Lischer, Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 564–567 (2010).

148. B. S. Bauer, *The Early Ceramics of the Inca Heartland* (Field Museum of Natural History, 1999).
149. S. Alconini, R. A. Covey, *Inca imperial identities- Colonization, resistance, and hybridity*, in *The Oxford Handbook of the Incas*, S. Alconini, R. A. Covey, Eds. (Oxford Univ. Press, 2018), pp. 471–480.
150. É. Harney, N. Patterson, D. Reich, J. Wakeley, *Assessing the performance of qpAdm: A statistical tool for studying population admixture*. *Genetics* 217, iyaa045 (2021).
151. V. M. Narasimhan, N. Patterson, P. Moorjani, N. Rohland, R. Bernardos, S. Mallick, I. Lazaridis, N. Nakatsuka, I. Olalde, M. Lipson, A. M. Kim, L. M. Olivieri, A. Coppa, M. Vidale, J. Mallory, V. Moiseyev, E. Kitov, J. Monge, N. Adamski, N. Alex, N. Broomandkhoshbacht, F. Candilio, K. Callan, O. Cheronet, B. J. Culleton, M. Ferry, D. Fernandes, S. Freilich, B. Gamarra, D. Gaudio, M. Hajdinjak, É. Harney, T. K. Harper, D. Keating, A. M. Lawson, M. Mah, K. Mandl, M. Michel, M. Novak, J. Oppenheimer, N. Rai, K. Sirak, V. Slon, K. Stewardson, F. Zalzalá, Z. Zhang, G. Akhatov, A. N. Bagashev, A. Bagnera, B. Baitanayev, J. Bendezu-Sarmiento, A. A. Bissembaev, G. L. Bonora, T. T. Charynov, T. Chikisheva, P. K. Dashkovskiy, A. Derevianko, M. Dobeš, K. Douka, N. Dubova, M. N. Duisengali, D. Enshin, A. Epimakhov, A. V. Fribus, D. Fuller, A. Goryachev, A. Gromov, S. P. Grushin, B. Hanks, M. Judd, E. Kazizov, A. Khokhlov, A. P. Krygin, E. Kupriyanova, P. Kuznetsov, D. Luiselli, F. Maksudov, A. M. Mamedov, T. B. Mamirov, C. Meiklejohn, D. C. Merrett, R. Micheli, O. Mochalov, S. Mustafokulov, A. Nayak, D. Pettener, R. Potts, D. Razhev, M. Rykun, S. Sarno, T. M. Savenkova, K. Sikhymbaeva, S. M. Slepchenko, O. A. Soltobaev, N. Stepanova, S. Svyatko, K. Tabaldiev, M. Teschler-Nicola, A. A. Tishkin, V. V. Tkachev, S. Vasilyev, P. Velemínský, D. Voyakin, A. Yermolayeva, M. Zahir, V. S. Zubkov, A. Zubova, V. S. Shinde, C. Lalueza-Fox, M. Meyer, D. Anthony, N. Boivin, K. Thangaraj, D. J. Kennett, M. Frachetti, R. Pinhasi, D. Reich, *The formation of human populations in south and central Asia*. *Science* 365, aat7487 (2019).
152. R. A. Covey, *Inca Apocalypse: The Spanish Conquest and the Transformation of the Andean World* (Oxford Univ. Press, 2020).

Muestra No.	Sitio	Origen	No. de catalogo	Matrial	Elemento	Peso (g.)	Analisis	Laboratorio
1	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 1-Funerario 01/Ind.01	Diente	LLM1	1.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
2	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 1-Funerario 02/Ind.02	Diente	URPM3	0.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
3	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 1-Funerario 02/Ind.01	Hueso	Fragmento de fibula	0.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
4	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 1-Funerario 04/Ind.01	Hueso	pars petrosa izquierda	6.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
5	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 2-Funerario 05/Ind.01	Diente	LRM1	2.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
6	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 2-Funerario 06/Ind.01	Hueso	pars petrosa derecha	5.8	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
7	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 2-Funerario07 /Ind.01	Hueso	Fragmento de costilla	1.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
8	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 09/Ind.01	Hueso	pars petrosa derecha	5.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
9	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 13/Ind.01	Hueso	pars petrosa derecha	7.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
10	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 14/Ind.01	Hueso	pars petrosa izquierda	4.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
11	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 15A/ Ind.01	Hueso	pars petrosa	3.0	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
12	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 16-1/ Ind.01	Hueso	ULM3	1.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
13	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 16-2/ Ind.01	Hueso	pars petrosa izquierda	3.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU

14	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 16-3/ Ind.03	Hueso	Falange	0.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
15	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 17-1/ Ind.01	Hueso	pars petrosa izquierda	9.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
16	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 3-Funerario 17-2/ Ind.02	Hueso	Fragmento de hueso largo	2.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
17	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 5-Funerario 10/Ind.01	Diente	ULM2	1.8	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
18	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 5-Funerario 12/Ind.01	Diente	ULM2	1.8	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
19	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 5-Funerario 15-3/ Ind.03	Hueso	pars petrosa derecha	7.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
20	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 6-Funerario 15-1/ Ind.01	Diente	URM1	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
21	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 6-Funerario 15-2/ Ind.01	Hueso	Falange	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
22	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 7-Funerario 17-3/ Ind.03	Diente	ULM3	1.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
23	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 7-Funerario 19/Ind.01	Diente	ULM2	1.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
24	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 7-Funerario 20/Ind.01	Hueso	fragmento de costilla izquierda	0.8	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
25	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 8-Funerario 21/Ind.01	Diente	LRM1	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
26	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 9-Funerario 22/Ind.01	Diente	RLM1	1.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
27	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 9-Funerario 24-2/ Ind.02	Hueso	fragmento de costilla izquierda	0.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU

28	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 9-Funerario 25/Ind.01	Hueso	fragmento de costilla	0.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
29	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 10-Funerario 24-1/Ind.01	Diente	URM3	1.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
30	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 11-Funerario 26/Ind.01	Diente	ULM3	1.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
31	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 11-Funerario 27/Ind.01	Hueso	fragmento de costilla izquierda	0.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
32	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 11-Funerario 28/Ind.01	Hueso	pars petrosa	2.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
33	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 11-Funerario 29(CF 05-05)/Ind. 1	Hueso	fragmento de costilla izquierda	0.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
34	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 11-Funerario 30(CF 04-05)/Ind. 1	Hueso	pars petrosa	1.8	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
35	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 11-Funerario 31(CF 07-05)/Ind. 1	Hueso	pars petrosa izquierda	4.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
36	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Caja 11-Funerario 32(CF 02-05)/Ind. 1	Hueso	pars petrosa izquierda	4.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
37	Kanamarka	MC-DDC-GAF	Funerario 33(CF 08-05)/Ind. 1	No suficiente para tomar muestras				
38	Torontoy	MC-DDC-GAF	Caja 1-Funerario 7a/Ind.01	Diente	ULM2	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
39	Torontoy	MC-DDC-GAF	Caja 1-Funerario 7a/Ind.02	Hueso	Fragmento de hueso largo	3.2	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
40	Torontoy	MC-DDC-GAF	Caja 1-Funerario 1/Ind.01	Diente	LRM2	1.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
41	Torontoy	MC-DDC-GAF	Recinto 4/Ind.01	No suficiente para tomar muestras				

42	Torontoy	MC-DDC-GAF	Caja 1- Recinto 4/ Ind.02	Hueso	Fragmento de tibia	0.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
43	Torontoy	MC-DDC-GAF	Caja 1- Recinto 4/ Ind.03	Hueso	Eje femoral	0.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
44	Torontoy	MC-DDC-GAF	Recinto 4/ Ind.04	No suficiente para tomar muestras				
45	Torontoy	MC-DDC-GAF	Caja 1- Recinto 4/ Ind.05	Diente	URM2	1.8	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
46	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 1- No 1218	Diente	URP3	1.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
47	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 2- No 1141	Hueso	pars petrosa derecha	14.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
48	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 2- No 1257	Diente	LLM1	1.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
49	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 3- No 1298	Diente	ULM3	1.8	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
50	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 3- No 1112	Diente	LRM2	1.8	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
51	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 3- No 1108	Diente	LRM1	2.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
52	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 3- No 1286	Diente	LRM3	1.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
53	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 4- No 265	Diente	ULM3	1.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
54	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 4- No 837	Hueso	Fragmento de costilla	1.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
55	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 5- No 1364	Hueso	pars petrosa izquierda	4.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
56	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 5- No 807 / Ind.01	Diente	LRM2	1.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
57	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 6- No 2577 / Ind.01	Diente	ULM2	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
58	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 6- No 2656	Diente	RLM3	1.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU

59	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 7-No 3040	Diente	ULM3	1.2	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
60	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 7-No 3089	Diente	LLM3	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
61	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 7-No 3090	Hueso	Fragmento de costilla izquierda	0.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
62	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 8-No 3110 / Ind.01	Diente	RLM3	1.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
63	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 8-No 3110 / Ind.02	Hueso	Fragmento de costilla izquierda	1.2	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
64	Kusicancha	MC-DDC-GAF	Caja 8-No 3141	Hueso	Metatarsal	2.0	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
65	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 1-Recinto 24 / Fn.01	Hueso	Fragmento de costilla derecha	0.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
66	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 1-Recinto 04 / Fn.03	Diente	LLM2	2.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
67	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 1-Recinto 08 Fn.19(02) / Ind.01	Diente	LLM3	1.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
68	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 2-Extremo Este/ RG Q4/ Fn. 04	Diente	LLM3	1.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
69	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 34-Sector III / Fn. 218	Diente	LRM3	1.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
70	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 38-Sector III / Fn.1303/ Ind.01	Diente	LLM3	1.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
71	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 36-Sector VII / Fn. 809	Diente	LLM3	1.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
72	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 37-Sector VII / Fn. 816	Diente	URM3	1.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
73	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 35-Sector V / Fn. 732	Diente	URP4	0.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
74	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 35-Sector V / Fn. 739	Hueso	Fragmento de costilla	1.0	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU

75	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 3- Recinto 75/ Fn.6/Ind.5	Diente	URM3	1.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
76	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 4 - Recinto 75/ Fn. 7/ Ind.4	Diente	LRM2	1.7	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
77	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 5- Recinto 75/ Fn. 8	Hueso	Fragmento de hueso largo	3.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
78	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 5- Recinto 75/ Fn. 9/ Ind.3	Diente	LRM1	1.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
79	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 5- Recinto 75/ Fn. 10 / Ind.3 and 4	Hueso	Falange	1.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
80	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 6- Recinto 75/ Fn. 11 / Ind.13	Diente	ULP3	1.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
81	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Recinto 75/ Fn. 12	No suficiente para tomar muestras				
82	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 8- Recinto 75/ Fn.13/ Ind. 1	Diente	LLM1	1.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
83	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Recinto 75 / Fn. 14	No suficiente para tomar muestras			ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
84	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 10- Recinto 75/ Fn. 15 / Ind.4	Diente	ULM3	1.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
85	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 11- Recinto 75/ Fn. 16 / Ind.4	Diente	LLM3	1.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
86	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Recinto 75 / Fn. 17	No suficiente para tomar muestras			ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
87	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 11- Recinto 75/ Fn. 18	Diente	L?M2	2.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
88	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 11- Recinto 75/ Fn. 19 / Ind.1	Diente	URC	1.2	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
89	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 12- Recinto 75/ Fn. 20 / Ind.5	Diente	ULM1	1.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU

90	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 13-Recinto 75/ Fn. 21 / Ind.1	Diente	URM2	2.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
91	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 13-Recinto 75/ Fn. 22 / Ind.6	Diente	URM3	2.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
92	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 14-Recinto 75/ Fn. 23 / Ind.4	Diente	LLM3	1.4	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
93	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 15-Recinto 75/ Fn. 24 / Ind.4	Diente	LLM3	1.6	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
94	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 16-Recinto 75/ Fn. 25 / Ind.1	Hueso	Fragmento de costilla derecha	1.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
95	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 16-Recinto 75/ Fn. 26 / Ind.1	Hueso	Falange	1.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
96	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 17-Recinto 75/ Fn.27/ Mandibulas	Diente	RLM1	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
97	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 17-Recinto 75/ Fn.28/Ind.3	Diente	LLM3	1.3	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
98	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 19-Recinto 75/ Fn.29/Ind.1	Diente	URP3	1.2	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
99	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Recinto 75/ Fn.30	No suficiente para tomar muestras				
100	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 19-Recinto 75/ Fn.31/Ind.1	Diente	URM3	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
101	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 21-Recinto 75/ Fn.32/Ind.1	Diente	LLM3	1.0	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
102	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 22-Recinto 75/ Fn.33/Ind.2	Hueso	Falange	1.0	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
103	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 22-Recinto 75/ Fn.35/Ind.7	Diente	URM2	2.1	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
104	Qotakalli	MC-DDC-GAF	Caja 23-Recinto 75/ Fn.36/Ind.4	Diente	URP4	0.9	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU

105	Qotakalli	MC-DDC- GAF	Caja 23- Recinto 75/ Fn.37/Ind.1	Diente	LRM3	1.5	ADN	UCSC Paleogenomics EE.UU
-----	-----------	----------------	--	--------	------	-----	-----	--------------------------------

Muestra 1



Muestra 2



Muestra 4



Muestra 5



Muestra 6



Muestra 7



Muestra 8



Muestra 9



Muestra 11



Muestra 12



Muestra 14



Muestra 15



Muestra 16



Muestra 17



Muestra 18



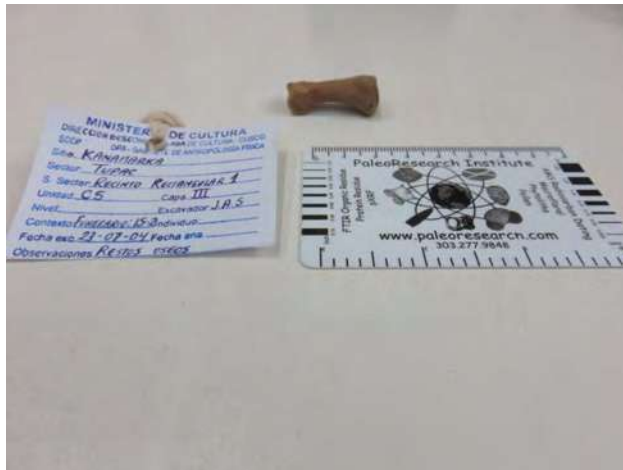
Muestra 19



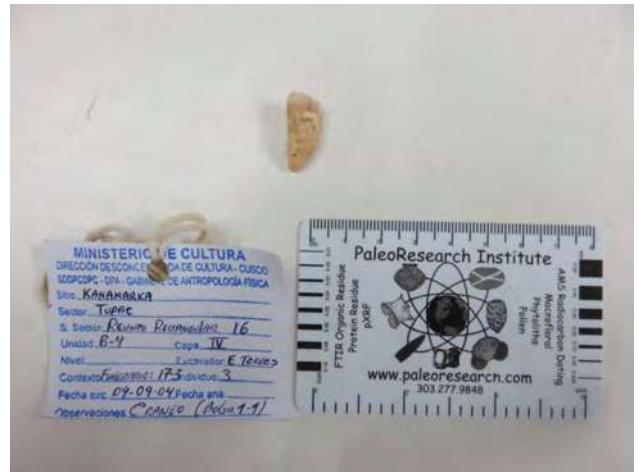
Muestra 20



Muestra 21



Muestra 22



Muestra 23



Muestra 24



Muestra 25



Muestra 26



Muestra 27



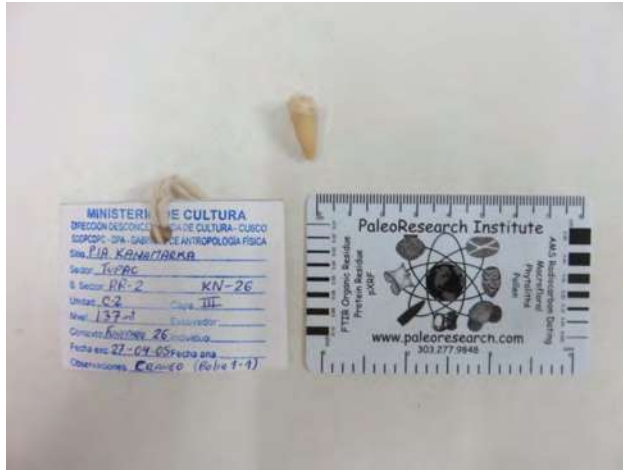
Muestra 28



Muestra 29



Muestra 30



Muestra 31



Muestra 33



Muestra 34



Muestra 35



Muestra 36



Muestra 38



Muestra 39



Muestra 42



Muestra 43



Muestra 45



Muestra 46



Muestra 47



Muestra 48



Muestra 49



Muestra 50



Muestra 51



Muestra 52



Muestra 53



Muestra 54



Muestra 55



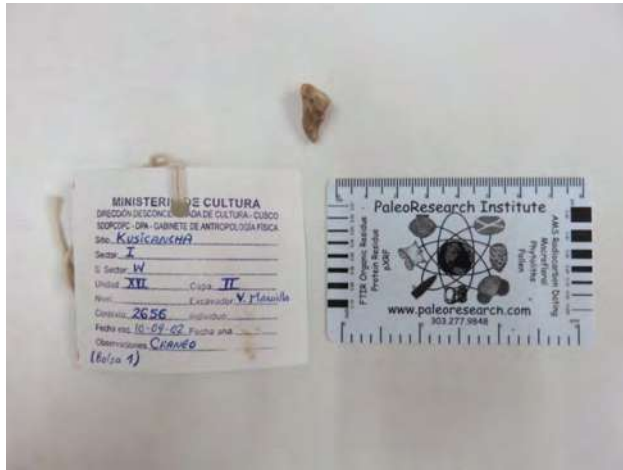
Muestra 56



Muestra 57



Muestra 58



Muestra 59



Muestra 60



Muestra 61



Muestra 62



Muestra 63



Muestra 64



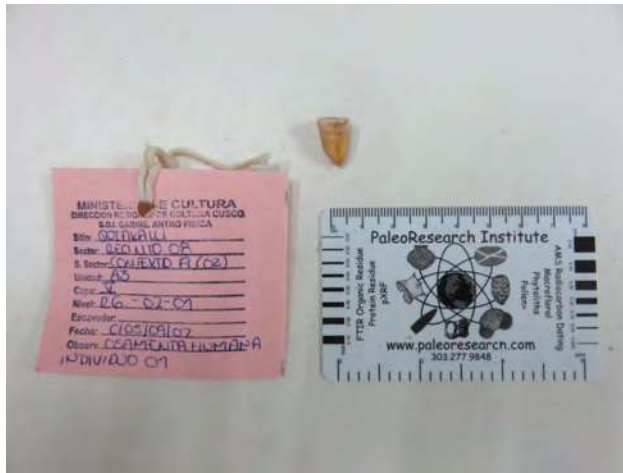
Muestra 65



Muestra 66



Muestra 67



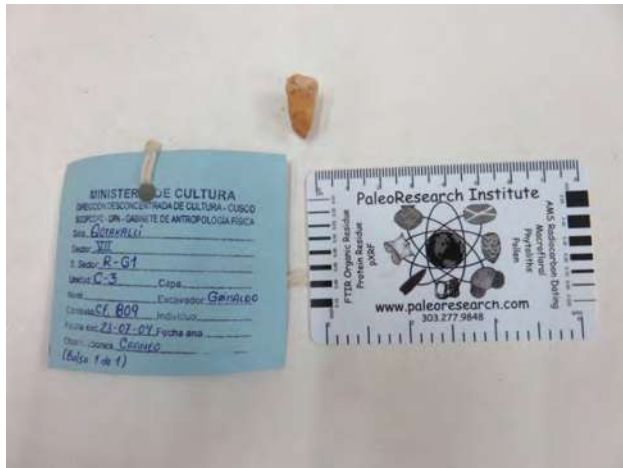
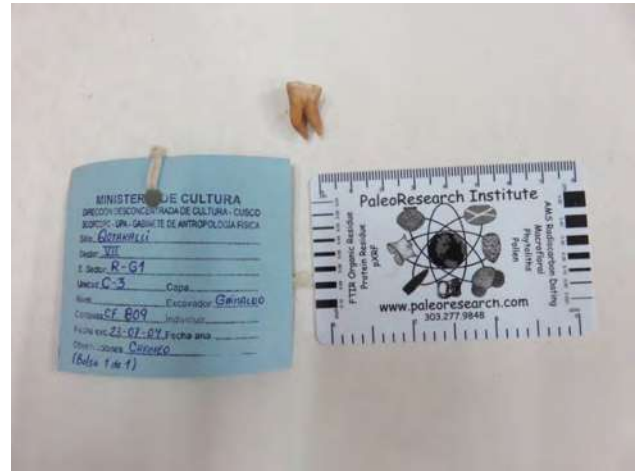
Muestra 69



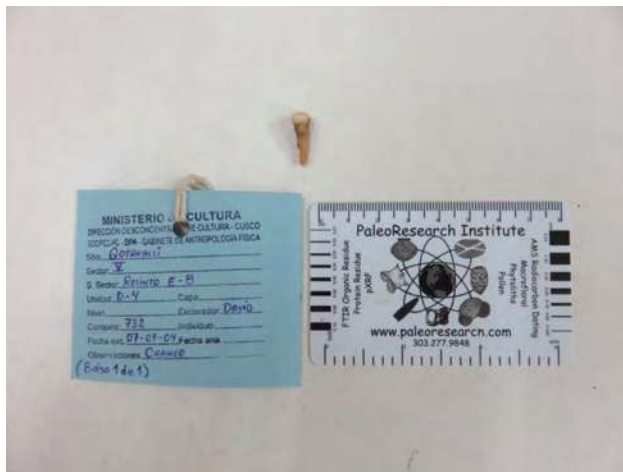
Muestra 70



Muestra 71



Muestra 73



Muestra 74



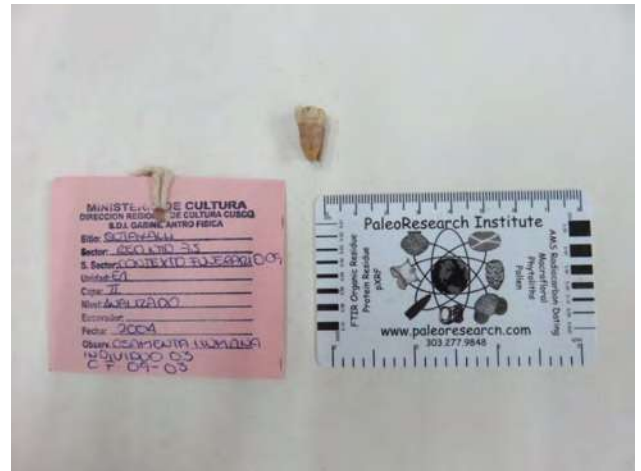
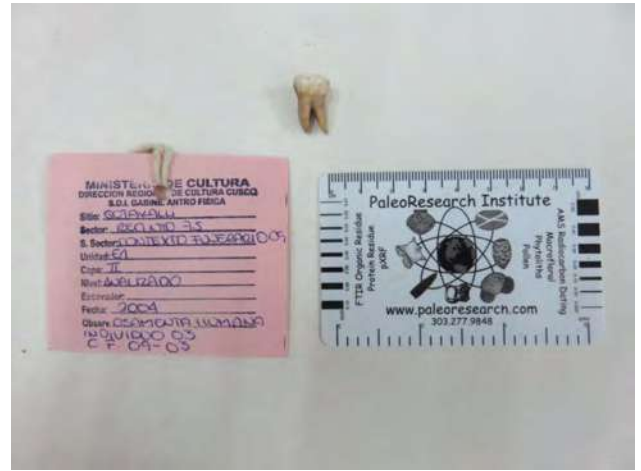
Muestra 75



Muestra 76



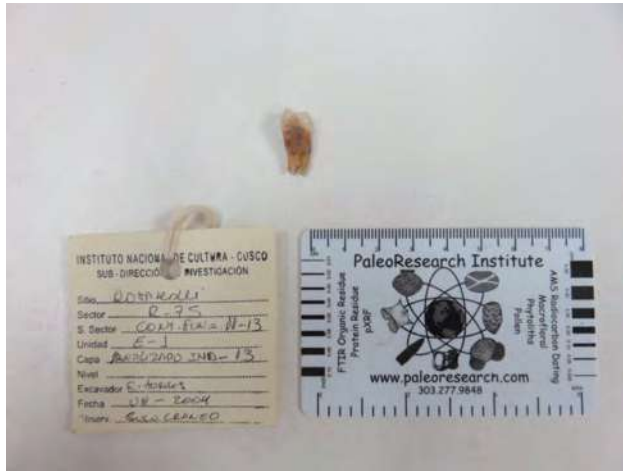
Muestra 78



Muestra 79



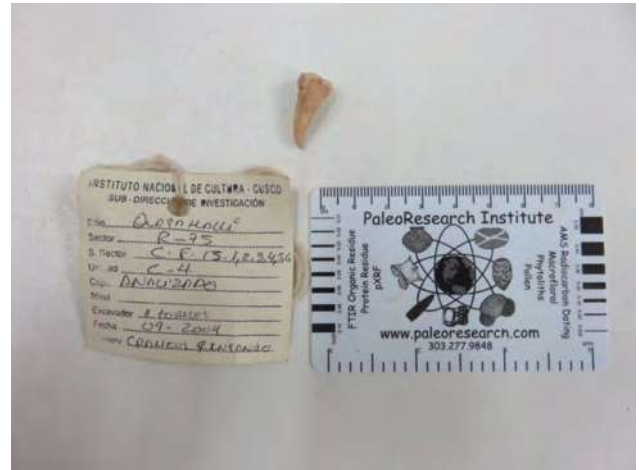
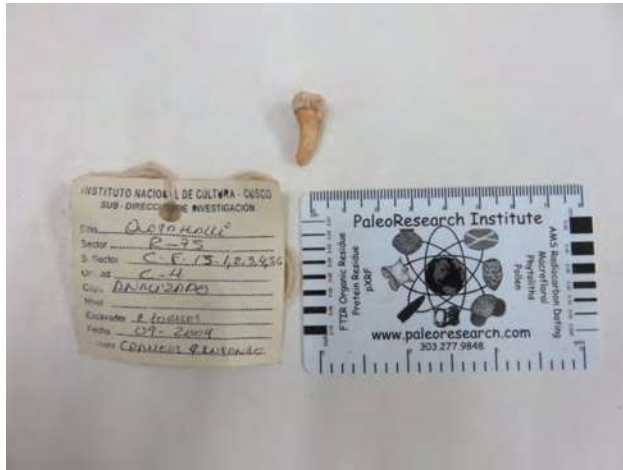
Muestra 80



Muestra 82



Muestra 84



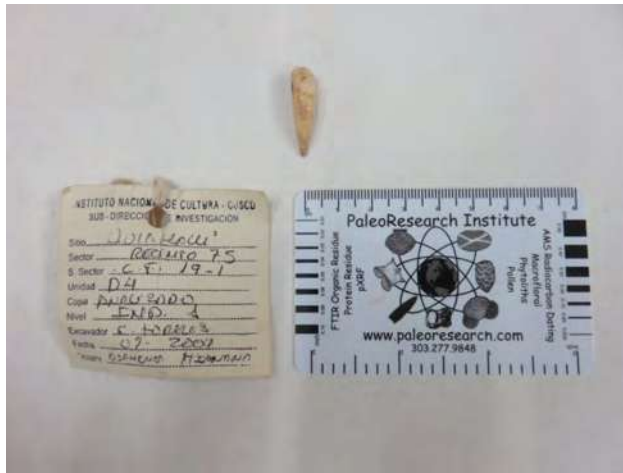
Muestra 85



Muestra 87



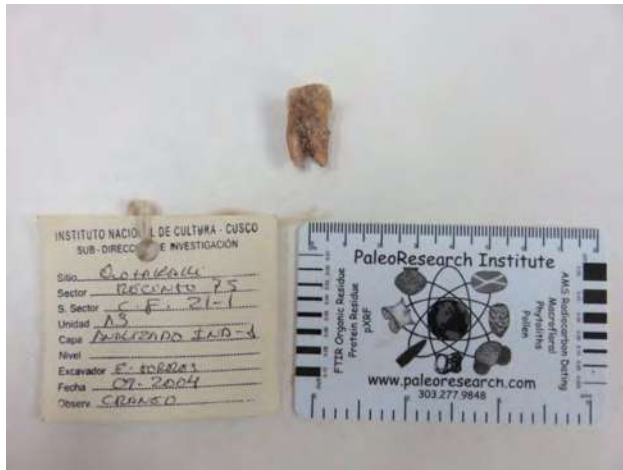
Muestra 88



Muestra 89



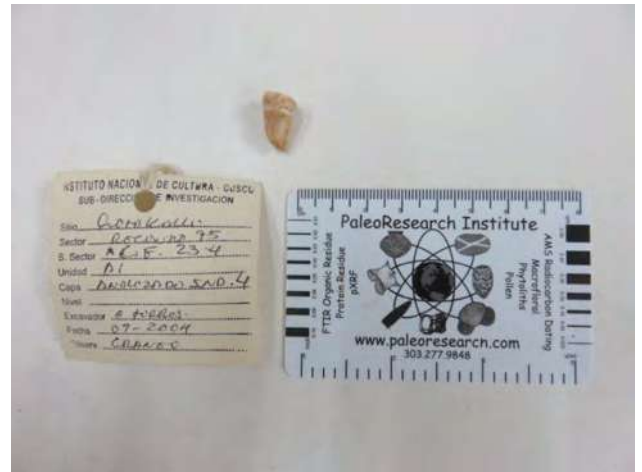
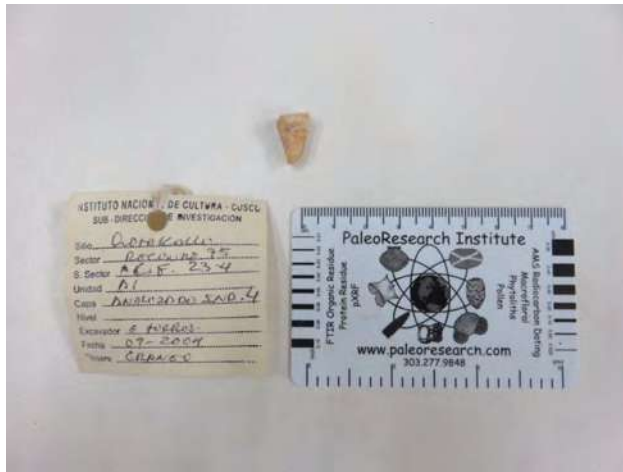
Muestra 90



Muestra 91



Muestra 92



Muestra 93



Muestra 94



Muestra 95



Muestra 96



Muestra 97



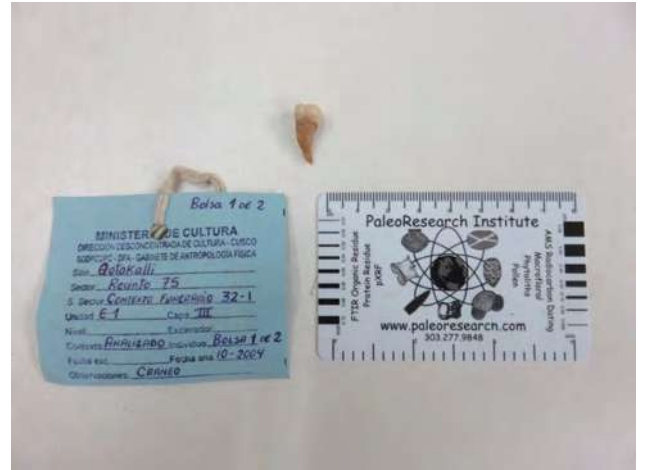
Muestra 98



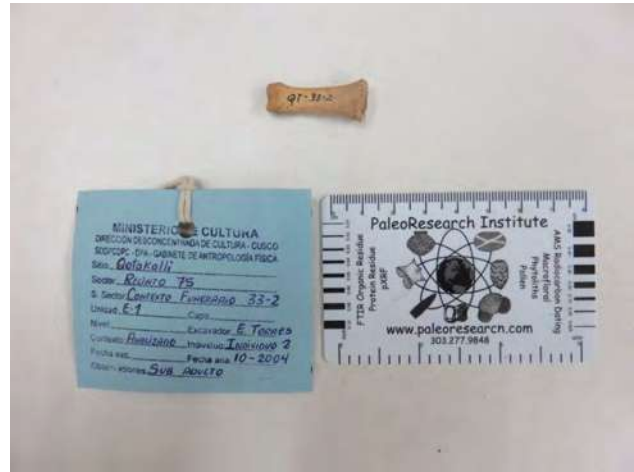
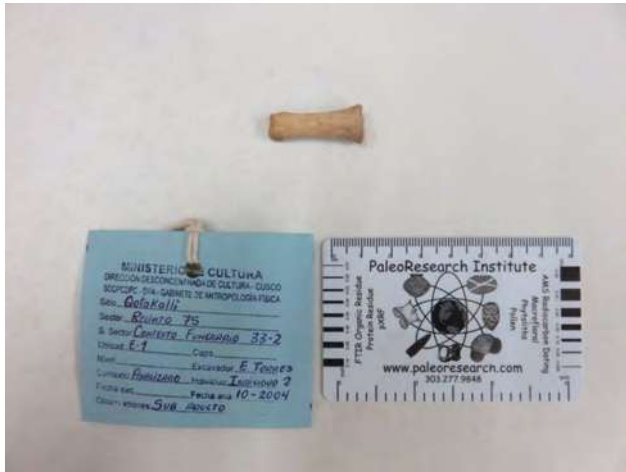
Muestra 100



Muestra 101



Muestra 102



Muestra 104



Muestra 105

