

ARTICLE

Endogamia, movilidad y residencia posmarital en poblaciones incas del noroeste de Cusco

Héctor Hugo Varela, Silvia Graciela Valdano  y José Alberto Cocilovo[†]

Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET-ICBIA), Río Cuarto, Córdoba, Argentina

Autor de contacto: Héctor Hugo Varela, Email: hvarela@exa.unrc.edu.ar

(Received 9 September 2022; revised 6 January 2023; accepted 17 January 2023)

Resumen

El estudio del parentesco permite comprender mejor las sociedades antiguas porque está relacionado con el comportamiento social, económico, político y reproductivo de la población. Es posible conocer la magnitud de la endogamia y hacer inferencias sobre la movilidad de ambos sexos. Una mayor similitud genética promedio dentro de muestras femeninas sugiere mayor migración masculina (modelo de residencia posmarital matrilocal). A la inversa se deduce un modelo de residencia patrilocal y si no hay diferencias se infiere un modelo bilocal. Nuestro objetivo es conocer la divergencia genética entre grupos incas del altiplano del noroeste de Cusco utilizando caracteres cuantitativos del cráneo para estimar el parentesco, el número de migrantes por generación y el patrón de residencia posmarital. Los restos óseos empleados (99 cráneos masculinos y 75 femeninos) proviene de los sitios Paucarcancha, Patallacta y Torontoy. Se aplicaron técnicas de análisis multivariado y modelos derivados de la genética de poblaciones. Existen diferencias morfológicas entre los sitios a pesar de la escasa distancia geográfica. La divergencia genética fue de 0,035 (siete individuos migrantes por generación). La varianza dentro de grupos es similar en ambos sexos (modelo posmarital bilocal). Se discute la evidencia obtenida con otras localidades y subregiones del Área Andina Centro Meridional.

Abstract

The study of kinship provides a better understanding of ancient societies because it is related to the social, economic, political, and reproductive behavior of the population. It is possible to know the extent of inbreeding and to make inferences about the mobility of both sexes. Higher average genetic similarity within female samples suggests higher male migration (matrilocal postmarital residence pattern). Conversely, a patrilocal residence pattern is deduced, and if there are no differences, a bilocal pattern is inferred. Our objective is to determine the genetic divergence between Inca groups from the altiplano of northwestern Cusco using quantitative skull characters to estimate kinship, the number of migrants per generation, and the postmarital residence pattern. The collection used (99 male and 75 female skulls) comes from the sites of Paucarcancha, Patallacta, and Torontoy. Multivariate analysis techniques and models derived from population genetics are applied to show that there are morphological differences between the sites despite the small geographic distance. Genetic divergence was 0.035 (seven migrants per generation). Within-group variance is similar in both sexes (bilocal postmarital model). We discuss the evidence obtained with other localities and subregions of the South-Central Andean Area.

Palabras clave: Área Andina Centro Meridional; divergencia genética; estructura genética de poblaciones; caracteres cuantitativos del cráneo

Keywords: South-Central Andean Area; genetic divergence; genetic structure of populations; quantitative skull traits

La teoría genética de la estructura de las poblaciones permite construir modelos evolutivos que aportan al conocimiento de las propiedades genéticas de las poblaciones humanas. Dicha estructura está determinada por factores históricos, políticos, sociales, económicos, biológicos y geográficos que

interactúan con la deriva génica, la selección natural y el flujo genético, estableciendo su diferenciación temporal y espacial en unidades discretas integradas por conjuntos de individuos vinculados por relaciones de parentesco. Los estudios de estructura de poblaciones pueden desarrollarse utilizando diferentes tipos de información: frecuencias genéticas, apellidos, pedigrí, matrices de migración y caracteres cuantitativos (Gradie et al. 1988; Morton 1973, 1975; Morton et al. 1971; O'Brien et al. 1994; Relethford 1980; Relethford y Blangero 1990; Varela y Cocilovo 2000, entre otros).

Mediante el empleo de modelos teóricos derivados de la genética de poblaciones, es posible estimar el coeficiente de parentesco (Malecot 1969), que representa una generalización del coeficiente de endogamia (Wright 1969), el cual representa la probabilidad de que dos alelos del mismo locus tomados al azar, uno del individuo i y el otro del individuo j , sean idénticos por descendencia. La información que brinda este coeficiente permite comprender mejor las sociedades del pasado porque está relacionado con el comportamiento social, económico, político y reproductivo de la población. Algunos artículos han abordado la relevancia del aporte de los estudios bioarqueológicos de las relaciones biológicas (intra e inter poblacionales) al desarrollo de la investigación antropológica sobre el parentesco, aportando sobre la vida social y la identidad en la prehistoria (Ensor et al. 2017; Stojanowski y Schillaci 2006).

Es posible estimar el parentesco para la población total y también para las muestras femenina y masculina, así, se puede conocer si la endogamia es mayor, menor o igual en un sexo que en el otro y de este modo hacer inferencias sobre la movilidad y migración de ambos sexos. Con esta información también es posible analizar y discutir el tipo de residencia posmarital de la población. Una mayor divergencia genética entre muestras femeninas que entre muestras masculinas, o una mayor similitud genética promedio dentro de muestras femeninas respecto a las muestras masculinas, sugieren una mayor movilidad de los varones comparativamente a las mujeres y se podría inferir un modelo de residencia posmarital matrilocal (uxorilocal). Si ocurre lo contrario, una mayor varianza entre muestras masculinas respecto a las muestras femeninas o una menor varianza dentro de las primeras, se deduce un modelo de residencia posmarital patrilocal (virilocal). Cuando no hay diferencia entre las varianzas femeninas y masculinas se interpreta que el modelo es bilocal, es decir, que la pareja no tiene preferencia en residir con la familia de la mujer o del varón (Konigsberg 1988).

En una muestra prehistórica de West Central Illinois, mediante el uso de caracteres no métricos del cráneo, se calculó el índice de tipo de residencia posmarital, utilizando como medida de la varianza dentro de cada sexo el determinante de la matriz masculina y femenina (Konigsberg 1988). Sus resultados muestran esencialmente una mayor movilidad femenina, indicando un sistema posmarital patrilocal, de todos modos, en ningún caso las pruebas estadísticas fueron significativas. En un estudio posterior, Konigsberg y Frankenberg (2016) apoyan la idea de un cambio de sistema posmarital virilocal a uxorilocal en la población prehistórica de West Central Illinois, lo que parece coincidir con la adopción del cultivo intensivo del maíz. En sitios tardíos del Valle de Ohio Medio, empleando variables métricas de la dentición, se observa un cambio de modelo posmarital patrilocal en sitios ocupados durante la transición hacia la agricultura, a un modelo matrilocal en sitios ocupados después de dicha transición, y a un patrón multilocal en sitios ocupados más recientemente (Cook y Aubry 2014). En un estudio de divergencia genética entre grupos masculinos y femeninos Urubu-Ka'apor del Amazonas de Brasil, empleando 20 loci polimórficos, se demostró que la varianza entre grupos femeninos es mayor que la varianza entre grupos masculinos, sugiriendo una mayor movilidad masculina (Souza Aguiar y Neves 1991).

El sistema de residencia posmarital en comunidades andinas actuales es variable y parece depender de factores socio culturales particulares, en algunos casos tienden a ser virilocal o patrilocal (Carrasco Gutiérrez y Gavilán Vega 2014; Dransart 2011; Del Popolo y Oyarce 2009; Rodicio García 1980). Sin embargo, en la práctica, de acuerdo a la conveniencia, la residencia posmarital puede ser por el lado de la madre o del padre, incluso el matrimonio puede residir en un lugar alejado de sus padres (neolocal; Ortiz Rescaniere 1989).

Los resultados logrados por Velasco (2018), mediante el uso de caracteres no métricos del cráneo y cinco muestras de dos cementerios del valle de Colca, Perú, no avalan la existencia de un

modelo de residencia postmarital matrilocal o patrilocal. En grupos prehistóricos Chiribaya del valle de Osmore de la costa sur de Perú se observó que los individuos masculinos son más variables que los femeninos, sugiriendo que los varones fueron el sexo con mayor movilidad (Nystrom y Malcom 2010).

En el ayllu de Quitar de San Pedro de Atacama (Norte de Chile), se utilizaron caracteres métricos del cráneo y se estimó una divergencia genética entre periodos mayor en individuos femeninos que en individuos masculinos, indicando una mayor movilidad regional de los varones, lo que sugiere un modelo de residencia matrilocal (Varela y Cocilovo 2009). En un análisis de relaciones sociales y parentesco entre cuatro grupos prehistóricos del área Andina Centro Sur (AACS) (Puna de Jujuy del noroeste de Argentina y San Pedro de Atacama, Calama y Pisagua del norte de Chile), se emplearon caracteres métricos del cráneo y se evidenció una mayor movilidad regional en varones que en mujeres, sugiriendo un modelo de residencia matrilocal (Cocilovo et al. 2017).

Cuando se evaluaron las relaciones de parentesco y el patrón de residencia de poblaciones antiguas de una región más amplia del AACS que abarca el norte de Chile (Costa Norte, Calama, Norte semiárido y San Pedro de Atacama) y el noroeste Argentino (Puna de Jujuy, Quebrada de Humahuaca, Valle Calchaquí y Selvas Occidentales) en un amplio registro cronológico (4.000 años), se observó que la varianza entre grupos femenina es mayor que la masculina como consecuencia de una mayor migración masculina, sugiriendo un patrón de residencia matrilocal (Cocilovo et al. 2019a). El análisis de la variación fenotípica sexo-dependiente en poblaciones antiguas del norte de Chile demostró una tendencia hacia un modelo matrilocal en el periodo Arcaico y en el periodo Agroalfarero (Cocilovo et al. 2019b). En las sociedades agroalfareras del noroeste de Argentina se determinó en general un patrón de residencia matrilocal en Puna de Jujuy y Quebrada de Humahuaca, y patrilocal y/o neolocal en Valle Calchaquí (Cocilovo et al. 2019c). En la población del valle de Azapa en el norte de Chile se observó que el patrón de residencia entre periodos, entre muestras de la costa y entre muestras del valle es bilocal con una tendencia matrilocal (Cocilovo et al. 2021), es decir, que se identifica una movilidad similar en ambos sexos durante diferentes momentos del desarrollo de la población, entre sitios ubicados en la costa y entre sitios ubicados en el interior del valle.

Cuando se compararon cinco muestras incas, tres cementerios de la costa central del Perú (Huaquerones, 57AS03 y Pachacamac) y dos sitios de altura, ubicados cerca de Cusco (Machu Picchu y Colmay), empleando caracteres craneométricos, se obtuvo una divergencia genética (F_{ST}) de 0,078. Este valor aumentó a 0,098 cuando a las cinco muestras incas se le sumaron cuatro sitios no incas, dos de la costa y dos de la montaña de la región andina (Bethard 2013). Además, este autor sugiere que algunas poblaciones incorporadas al imperio no se vieron afectadas por el reasentamiento, es decir, que el Inca utilizó numerosas estrategias en la administración del imperio.

Hay evidencias que indican que la muestra del material óseo de Machu Picchu, estudiada originalmente por Eaton (1916), es genéticamente heterogénea y estaría representada por individuos provenientes de la montaña y la costa (Bethard 2013; Eaton 1916; Verano 2003). El análisis de la composición isotópica de oxígeno, estroncio, plomo, nitrógeno y carbono de dientes de un conjunto de esqueletos de Machu Picchu, muestra una amplia y dispersa variación en los parámetros isotópicos, sugiriendo que dicha población está constituida por individuos provenientes de varios lugares de los Andes Centrales (Turner et al. 2009, 2010).

Para comprender mejor las relaciones de parentesco y el comportamiento de las sociedades incas, sería de interés conocer para ambos sexos la divergencia genética y el patrón de movilidad con el fin de inferir el tipo de residencia posmarital. Los antecedentes expuestos permiten plantear que es probable que las poblaciones prehistóricas incas del noroeste de Cusco presenten una divergencia genética baja-moderada y se aproximen a un modelo de residencia posmarital matrilocal o bilocal. Por este motivo, el interés del presente trabajo es conocer en ambos sexos la variación fenotípica dentro y entre grupos incas del altiplano del noroeste de Cusco, mediante el uso de caracteres cuantitativos del cráneo. De esta manera, se podrá estimar el parentesco, el número de migrantes por generación, el tamaño efectivo de la población y el patrón de residencia posmarital.

Material y métodos

Los restos esqueléticos empleados fueron recogidos en cuevas del altiplano al noroeste de Cusco durante la expedición Peruana de 1914 y 1915, auspiciada por la Universidad de Yale y la National Geographic Society. Este material fue estudiado por MacCurdy (1923) y proviene de las localidades de Paucarcancha, Patallacta (Qquente), Torontoy, Huata, Yanamanchi, Sillque, Huispang y Huarocundo. La muestra empleada en el presente trabajo, luego de tener en cuenta el número de individuos por localidad y datos faltantes por variables, quedó constituida por 174 cráneos adultos (99 masculinos y 75 femeninos) correspondientes a las localidades de Paucarcancha, Patallacta y Torontoy (Tabla 1). Para un mayor detalle de los restos óseos estudiados por este último autor remitirse a MacCurdy (1923). Estos sitios se encuentran en la cuenca del río Urubamba o Vilcanota (Figura 1) y en palabras de dicho autor:

Desde Paucarcancha, pasando por Patallacta, hasta Torontoy (los tres sitios principales), hay apenas ocho millas según el mapa; desde Torontoy y Yanamanchi, en el extremo noroeste, hasta Huarocundo, el sitio más distante en el sureste, no hay más de cuarenta millas. Machu Picchu, explorado por una expedición anterior de Yale (1912) bajo la dirección del Profesor Bingham, no está a más de ocho millas en línea recta al noroeste de Torontoy; de modo que toda el área debe ser considerada como una unidad étnica en el momento en que estas cavernas fueron utilizadas por los antiguos habitantes del Perú. El tronco es aparentemente el mismo que dejó sus restos en las cuevas y *chaukallas* de las provincias de Yauyos y Huarochiri en dirección a Lima [traducción propia, en itálicas en el original; MacCurdy 1923:218].

En la Tabla suplementaria 1 se mencionan las variables métricas del cráneo usadas en el presente trabajo, que fueron seleccionadas de la publicación de MacCurdy (1923) según su importancia para los estudios de relaciones biológicas. De acuerdo a la descripción de este autor, existen cráneos no modificados artificialmente y cráneos modificados tipo Aymara o anular. Del total de individuos analizados aquí, 75 presentan modelado cefálico tipo Aymara y 99 no están afectados por esta práctica cultural (MacCurdy 1923). Para evitar el efecto de esta fuente de variación, todos los análisis se efectuaron con los residuos de la modificación cefálica (Varela et al. 1993), es decir que se eliminó la variabilidad provocada por este factor de variación mediante la aplicación del Modelo Lineal General (Seber 1984). Este análisis permite obtener, a partir de la variable métrica del cráneo (variable dependiente observada) y la modificación del cráneo (variable independiente), la variación métrica del cráneo que explica (valores predichos) y no explica (valores residuales) la modificación cefálica.

Los sitios mencionados anteriormente se comparan con los restos óseos de Machu Picchu, estudiados por Eaton (1916) y reexaminados por Verano (2003), con el fin de evaluar la variabilidad genética y fenotípica de este sitio conjuntamente con los otros sitios incas de la región del noroeste de Cusco. Estos restos esqueléticos fueron recolectados por la expedición Peruana de 1912, auspiciada por la Universidad de Yale y la National Geographic Society. De los 135 ejemplares estudiados por Eaton (26 masculinos y 109 femeninos), la muestra de Machu Picchu empleada en el presente trabajo (Tabla 1) quedó constituida por un total de 56 cráneos adultos de ambos sexos (17 masculinos y

Table 1. Composición de la muestra.

Población	Masculino	Femenino	Total
Patallacta	25	16	41
Paucarcancha	63	50	113
Torontoy	11	9	20
Subtotal	99	75	174
Machu Picchu	17	39	56
Total	116	114	230

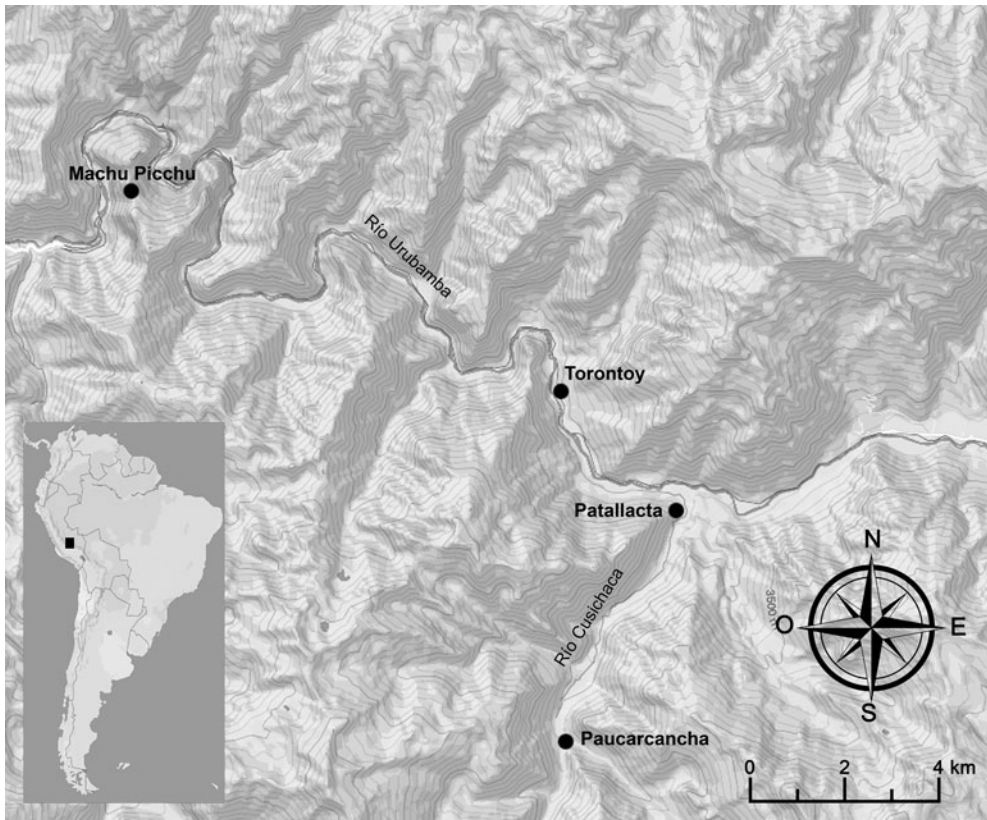


Figura 1. Noroeste de Cusco. Ubicación de los sitios analizados en el presente trabajo.

39 femeninos, siete con modificación Aymara y 49 sin modificación intencional). Las variables empleadas en este último análisis, una vez compatibilizadas las bases de datos, son las mismas que figuran en la Tabla suplementaria 1, a excepción de la distancia interorbital anterior, la longitud del paladar y la anchura del paladar que no pudieron ser consideradas.

Como existen diferencias en la clasificación por sexo realizada por Eaton (1916) y Verano (2003; 39 masculinos y 60 femeninos), se aplicó un análisis discriminante entre sexos con el fin de evaluar la proporción de asignación correcta por sexo de la clasificación efectuada por Eaton (1916). Mediante el uso del análisis discriminante (Seber 1984) se evaluaron las diferencias fenotípicas entre todos los grupos (*Lambda de Wilks*), las distancias por pares de grupos (D^2 de Mahalanobis), y la probabilidad que tiene un individuo de pertenecer a un determinado grupo (matriz de clasificación).

Para evaluar la estructura de la población, estimar el parentesco e inferir el patrón de residencia posmarital, se empleó un modelo de equilibrio entre deriva genética y flujo génico para caracteres cuantitativos, que predice que la varianza fenotípica dentro de grupos (V_o) disminuye a medida que aumenta la distancia genética de cada grupo con respecto a la media total de la población (*rii*). El promedio de los valores *rii* representa la divergencia genética entre las poblaciones (F_{ST}). Cuando la V_o es mayor que la varianza esperada por el modelo (V_e), se interpreta como un exceso de inmigrantes provenientes de otra región y cuando V_o es menor que la V_e , se asume que el número de inmigrantes desde otra región es menor a lo esperado (Relethford 1994, 1996; Relethford y Blangero 1990; Relethford y Harpending 1994; Relethford et al. 1997). Este modelo asume ausencia de mutación y selección natural o neutralidad de los caracteres métricos del cráneo. Si bien no podemos descartar la acción de la selección natural, los antecedentes muestran que la variación fenotípica observada dentro y entre las poblaciones del área Andina Centro Sur, puede ser explicada principalmente por deriva genética y flujo génico (Varela et al. 2012). Para efectuar este análisis se usó el programa RMET 5.0

(Relethford y Blangero 1990) y se empleó una heredabilidad promedio de todos los caracteres métricos de 0,55, un valor aceptable de acuerdo a lo sugerido por Relethford y Blangero (1990) y Relethford y Harpending (1994) y a las experiencias previas con caracteres craneométricos en diferentes poblaciones del área Andina Centro Sur (Medeot et al. 2008; Varela y Cocilovo 1999, 2007; Varela et al. 2020). Para la estimación del número de migrantes promedio por generación (Nm) se empleó el modelo isla de Sewall Wright, $Nm = (1-F_{ST})/4F_{ST}$ (Falconer y Mackay 1996).

Para evaluar el modelo de residencia posmarital se estimó el cociente de la varianza dentro de grupos masculina ($1-F_{ST\sigma}$) sobre la varianza dentro de grupos femenina ($1-F_{ST\varphi}$). Si este índice es mayor a uno se infiere un modelo matrilocal y si es menor a uno un modelo patrilocal.

Para evaluar si los coeficientes o varianza entre grupos estandarizada masculinos y femeninos son diferentes se utilizó una prueba de comparación entre dos coeficientes de correlación.

Para cumplir con el objetivo planteado se evalúa la variación dentro y entre los grupos para los siguientes casos: (a) para las muestras total, masculina y femenina de Paucarcancha, Patallacta y Torontoy y (b) para las muestras total, masculina y femenina de Paucarcancha, Patallacta, Torontoy y Machu Picchu.

Resultados

El análisis muestra diferencias entre Patallacta, Paucarcancha y Torontoy (Λ de Wilks = 0,590, $F_{(34,310)} = 2,752$, $p < 0,001$). Las distancias D^2 por pares de grupos son todas estadísticamente diferentes (pruebas F con 17 y 155 grados de libertad; Tabla suplementaria 2a). La primera coordenada discriminante explica el 69% de la variación entre grupos y diferencia a Patallacta de Paucarcancha y Torontoy, la segunda coordenada discriminante explica el 31% restante y separa a Torontoy de los otros dos grupos (Figura 2). La reclasificación de las observaciones dentro de cada grupo, obtenida por el análisis discriminante, muestra que Paucarcancha es el sitio con mayor reclasificación de individuos dentro de su propio grupo (91%), mientras que para Torontoy y Patallacta los porcentajes de reclasificación son 40% y 51% respectivamente. Los resultados del modelo de equilibrio entre deriva genética y migración se muestran en la Figura 3, con una divergencia genética (F_{ST}) de $0,035 \pm 0,007$ y un número de migrantes de 6,83. Además, se observa una varianza fenotípica menor que la esperada en Paucarcancha y un exceso de varianza fenotípica observada mayor que lo esperado por el modelo en Patallacta y particularmente en Torontoy. También se observa que Patallacta es el sitio más divergente de la media total de la población ($r_{ii} = 0,051$). En la Tabla 2a se presenta el análisis de la estructura de la población para la muestra masculina y femenina de los sitios Patallacta, Paucarcancha y Torontoy. El índice F_{ST} es semejante en mujeres ($0,051 \pm 0,013$) que en varones ($0,048 \pm 0,011$) y para ambos sexos el grupo más divergente de la población total masculina y femenina es Patallacta ($r_{ii\sigma} = 0,068$ y $r_{ii\varphi} = 0,089$). Además, se destaca que las varianzas dentro de grupos en ambos sexos ($1-r_{ii\sigma}$ y $1-r_{ii\varphi}$) son similares y que el cociente promedio de la varianza masculina sobre la varianza femenina ($1-F_{ST\sigma} / 1-F_{ST\varphi}$) es próximo a uno (1,003).

Cuando se analizan Patallacta, Paucarcancha y Torontoy conjuntamente con la muestra de Machu Picchu, se observa que los sitios son diferentes (Λ de Wilks = 0,402, $F_{(42,632)} = 5,424$, $p < 0,001$). Las distancias D^2 por pares de grupos son todas estadísticamente significativas, siendo Machu Picchu el sitio que más se diferencia de los otros grupos (pruebas F con 14 y 213 grados de libertad; Tabla suplementaria 2b). Las tres raíces discriminantes son estadísticamente significativas y explican respectivamente el 74%, el 16% y el 10% de la variación entre grupos. La primera raíz separa hacia la derecha a Machu Picchu y la segunda raíz diferencia a Patallacta hacia abajo (Figura 4). La tercera raíz, no graficada, diferencia a Torontoy de los otros grupos. De acuerdo al análisis discriminante, los grupos con mayor probabilidad de reclasificación dentro de su propio grupo son Paucarcancha con 86% y Machu Picchu con 73%, y los grupos con menor reclasificación dentro de su propio grupo son Torontoy y Patallacta con 20% y 37% respectivamente. El análisis de la estructura de la población muestra que la divergencia genética entre los cuatro grupos es de $F_{ST} = 0,070 \pm 0,008$, el número de migrantes promedio por generación es 3,31 y el grupo más divergente de la media total es Machu Picchu ($r_{ii} = 0,146$). En la Figura 5 se muestra para cada sitio, la relación entre la varianza observada (rombos) con respecto a la varianza esperada (cuadrados) por el modelo de equilibrio entre deriva genética y migración. El

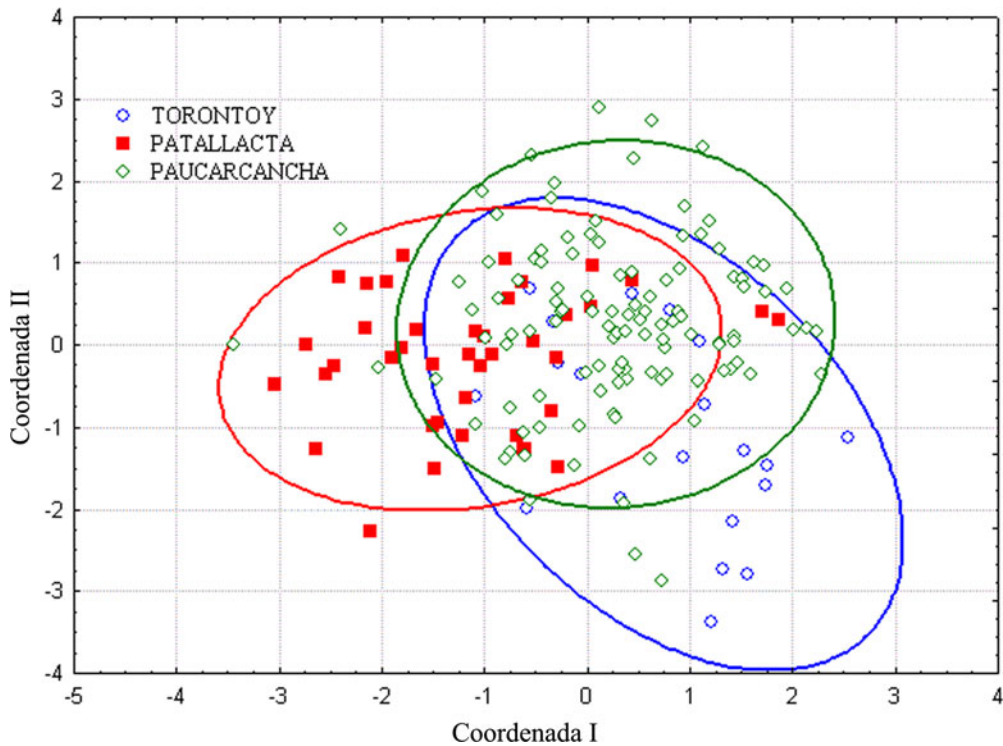


Figura 2. Distribución de individuos de Torontoy, Patallacta y Paucarcancha según las dos primeras coordenadas discriminantes. (Color en la versión electrónica)

análisis discriminante entre sexos del sitio Machu Picchu evidencia diferencias entre ambos sexos ($\text{Lambda de Wilks} = 0,4206$, $F_{(14,41)} = 4,034$, $p < 0,001$) y la reclasificación correcta dentro de su propio sexo, de la clasificación realizada por Eaton (1916), fue del 92%.

El análisis de divergencia genética efectuado para las muestras masculina y femenina de los cuatro grupos (Tabla 2b) muestra una divergencia en el sexo femenino de $F_{ST} = 0,088 \pm 0,012$ y en el sexo masculino de $F_{ST} = 0,061 \pm 0,011$, y un número de migrantes por generación de 2,58 y 3,86 respectivamente. En ambos sexos el sitio más divergente es Machu Picchu. Cuando se analizan las varianzas dentro de grupos para ambos sexos, se observa que la varianza es menor en Machu Picchu y que la varianza dentro de grupos promedio masculina ($1-F_{ST}\sigma^2 = 0,939$) es semejante a la varianza dentro de grupos promedio femenina ($1-F_{ST}\sigma^2 = 0,912$).

Discusión y conclusión

El análisis de los datos publicados por MacCurdy (1923) permite observar que hay una mayor proporción de individuos masculinos que femeninos (Tabla 1), característica que se invierte en la muestra de Machu Picchu estudiada por Eaton (1916) y en la revisión efectuada por Verano (2003). La mayor proporción de un sexo respecto al otro probablemente esté relacionada con el tipo de actividad que desarrollaban los individuos en una determinada sociedad o sitio, por ejemplo, se ha planteado como hipótesis que la muestra de Machu Picchu representa el personal que habitaba en una residencia real Inca (Verano 2003).

Aunque Paucarcancha, Patallacta y Torontoy están geográficamente próximos entre sí y además esta región es considerada como una unidad étnica en el momento en que estos sitios fueron utilizados por los antiguos habitantes del Perú (MacCurdy 1923), en el presente trabajo se demostró que existen diferencias fenotípicas entre ellos (Tabla suplementaria 2a). Este resultado indica que, a pesar de la corta distancia entre las localidades, existieron pautas socioculturales que regularon el flujo genético y el apareamiento entre poblaciones. El análisis de la estructura genética muestra que Patallacta y

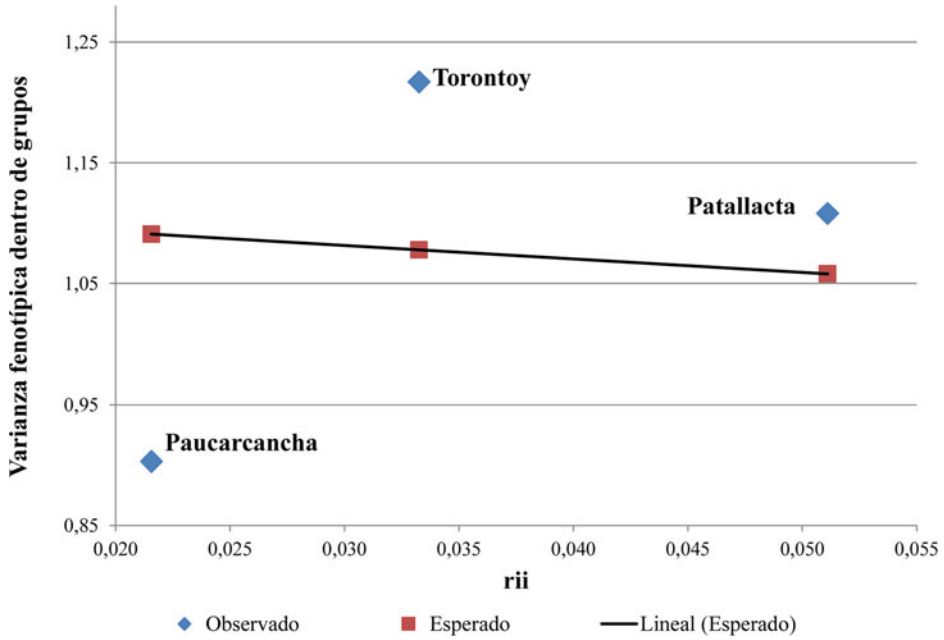


Figura 3. Varianza fenotípica dentro de grupos observada (rombos) y esperada (cuadrados) para los grupos Inca de Torontoy Patallacta y Paucarcancha. Valores r_{ii} : distancia al centroide ($F_{ST} = 0,035 \pm 0,007$; $Nm = 6,83$).

Tabla 2. Distancia a la media total (r_{ii}), varianzas dentro de grupos, cociente de varianzas, índice de divergencia F_{ST} y número de migrantes Nm por generación para cada sexo y grupos Inca considerados: (a) tres grupos, (b) cuatro grupos.

(a)	Masculino	Femenino	Varianzas dentro de grupos		
			$r(ii)$	$r(ii)$	$1-r_{ii}\delta$
Población	$r(ii)$	$r(ii)$			
Torontoy	0,040	0,029	0,960	0,971	0,988
Patallacta	0,068	0,089	0,932	0,911	1,024
Paucarcancha	0,036	0,034	0,964	0,966	0,999
Promedio			0,952	0,949	1,003
$F_{ST} \pm e.e.$	$0,048 \pm 0,011$	$0,051 \pm 0,013$			
Nm	4,98	4,67			
(b)	Masculino	Femenino	Varianzas dentro de grupos		
			$r(ii)$	$r(ii)$	$1-r_{ii}\delta$
Población	$r(ii)$	$r(ii)$			
Torontoy	0,041	0,057	0,959	0,943	1,017
Patallacta	0,050	0,072	0,950	0,928	1,024
Paucarcancha	0,048	0,043	0,952	0,957	0,995
Machu Picchu	0,105	0,181	0,895	0,819	1,092
Promedio			0,939	0,912	1,030
$F_{ST} \pm e.e.$	$0,061 \pm 0,012$	$0,088 \pm 0,012$			
Nm	3,86	2,58			

Nota: e.e: error estándar

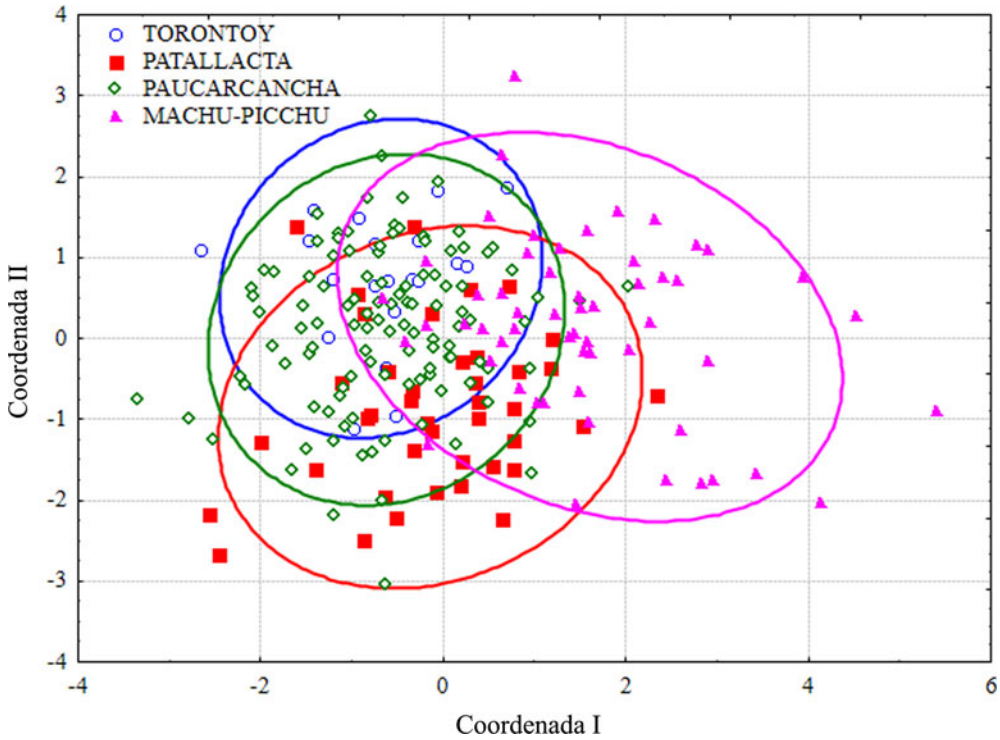


Figura 4. Distribución de individuos de Torontoy Patallacta, Paucarcancha y Machu Picchu según las dos primeras coordenadas discriminantes. (Color en la versión electrónica)

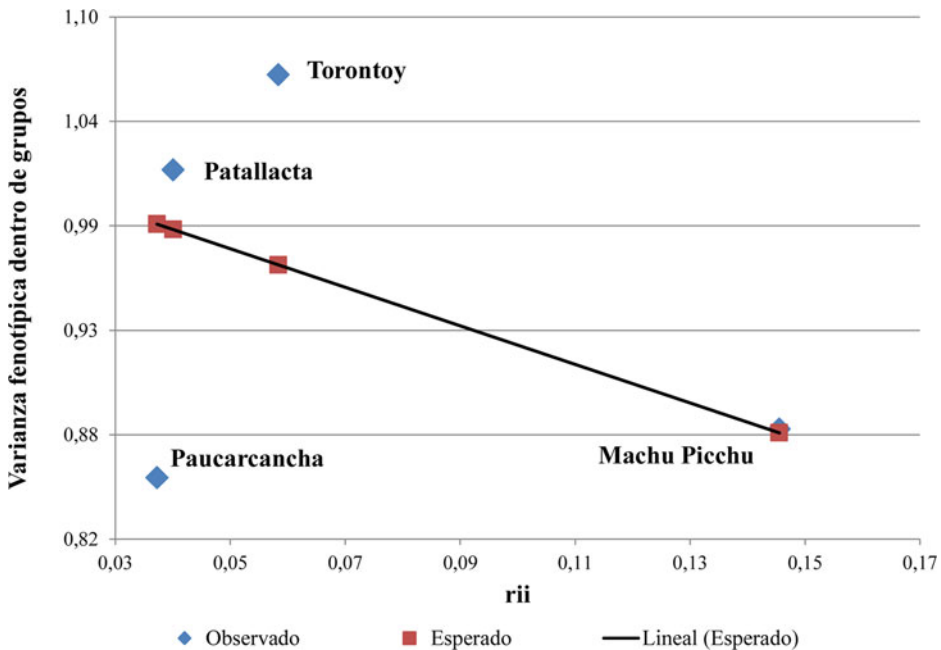


Figura 5. Varianza fenotípica dentro de grupos observada (rombos) y esperada (cuadrados) para los grupos Inca de Torontoy Patallacta, Paucarcancha y Machu-Picchu. Valores *rii*: distancia al centroide ($F_{ST} = 0,070 \pm 0,008$; $Nm = 3,31$).

en particular Torontoy son genéticamente los sitios más heterogéneos, indicando que recibieron desde otra región una cantidad de migrantes mayor a lo esperado por el modelo de equilibrio entre deriva génica y migración, mientras que Paucarcancha es el grupo que recibió una menor cantidad de migrantes que lo esperado por dicho modelo o tuvo una mayor influencia de la deriva genética (Figura 3).

La diferencia entre el F_{ST} obtenido por nosotros (0,035) y el calculado por Bethard (2013) entre cinco poblaciones incas (0,078), se explica principalmente porque los sitios empleados por este autor son diferentes y con una mayor distribución espacial, por ejemplo, la distancia entre Machu Picchu y Huaquerones es de 712 km y entre Machu Picchu y Colmay es de 111 km. En la muestra estudiada en el presente trabajo la mayor distancia es de 12 km entre Torontoy y Paucarcancha.

El análisis de la estructura de la población por sexo (Tabla 2a) muestra que la divergencia genética y la varianza dentro de grupos promedio masculina y femenina son semejantes, lo cual sugiere una movilidad similar en ambos sexos. Esta información indica que la residencia después de la unión de la pareja no responde a un modelo patrilocal o matrilocal, es decir, la pareja no tiene preferencia en residir con la familia de la mujer o del varón.

Cuando se incluye en el análisis la muestra de Machu Picchu, se comprueba que Paucarcancha es el único sitio con una varianza dentro de grupos menor a la esperada, lo que sugiere que recibió menos migrantes desde otra región que lo esperado por el modelo de equilibrio entre deriva genética y flujo génico. Torontoy es el sitio que recibió más migrantes de lo esperado, mientras que Patallacta y Machu Picchu se aproximan más al equilibrio entre deriva genética y flujo génico (Figura 5). Claramente, el comportamiento de la relación entre la varianza dentro de grupos y la distancia al centroide de la población total es similar en los dos análisis, se incluya o no a Machu Picchu (Figuras 5 y 3 respectivamente). El F_{ST} de 0,07 calculado con Machu Picchu (Figura 5) es mayor al F_{ST} de 0,035 estimado sin Machu Picchu (Figura 3), como consecuencia de un mayor número de sitios en el primer caso y de un posible error inter-observador debido que la muestra de Machu Picchu utilizada en este análisis es la publicada por Eaton (1916) y la del resto de los sitios corresponden a la publicación de MacCurdy (1923). Por otra parte, es relevante observar la similitud entre el $F_{ST} = 0,07$ estimado por nosotros y el calculado por Bethard (2013) de 0,078, siendo que los sitios y el número de sitios empleados no son los mismos.

La similitud de la varianza dentro y entre los cuatro sitios, incluyendo a Machu Picchu, en individuos femeninos y masculinos (Tabla 2b), avala la idea de que no habría un modelo posmarital preferido, igual que lo observado cuando se compararon los tres sitios incas sin Machu Picchu (Tabla 2a).

De acuerdo a las poblaciones analizadas en la introducción, se puede inferir que el patrón de residencia postarital es variable y que en algunos casos (Cook y Aubry 2014; Konigsberg y Frankenberg 2016; Souza Aguiar y Neves 1991) coinciden con nuestros resultados, en el sentido de que el patrón de residencia posmarital tiende a ser bilocal o matrilocal.

En general los resultados obtenidos en el presente estudio, se corresponden con los obtenidos en otras poblaciones antiguas del área Andina Centro Sur (Cocilovo et al. 2017, 2019a, 2019b, 2019c, 2021; Varela y Cocilovo 2009), en las que se ha observado sistemáticamente una divergencia genética (F_{ST}) similar entre mujeres y entre varones o mayor en las mujeres (Tabla 3), lo que indica una migración semejante en ambos sexos o mayor en el sexo masculino. El modelo de residencia matrilocal es más notable en poblaciones arcaicas del norte de Chile (Tabla 3).

En síntesis, la divergencia genética entre los sitios incas fue moderada y similar a lo observado en otras poblaciones del área Andina Centro Sur. Paucarcancha presenta la menor varianza dentro de grupos y habría recibido menos migrantes externos a la región que lo esperado por el modelo de equilibrio entre deriva genética y migración. Patallacta y principalmente Torontoy tienen mayor varianza y habrían recibido más flujo génico extrarregional que lo esperado. Cuando en el análisis se incluyó la muestra de Machu Picchu se observó que es el grupo que más se ajusta al equilibrio entre ambas fuerzas evolutivas. Las varianzas fenotípicas dentro y entre grupos son similares para ambos sexos, lo que indicaría una movilidad similar en hombres y mujeres, sugiriendo un patrón de residencia posmarital bilocal. Para el área Andina Centro Sur se observa que el patrón de mayor movilidad masculina fue más acentuado durante el arcaico y que durante el periodo tardío la movilidad fue más similar

Tabla 3. Valores F_{ST} para ambos sexos, patrón de residencia posmarital $((1-F_{ST}\delta)/(1-F_{ST}\varphi))$ y número de migrantes por generación (Nm) en poblaciones prehistóricas del área Centro Sur Andina utilizando caracteres métricos del cráneo.

Población	Fuente de variación	F_{ST}	$\frac{(1-F_{ST}\delta)}{(1-F_{ST}\varphi)}$	Nm	Referencia
Ayllu de Quito (San Pedro de Atacama, Chile)	Entre periodos	$\delta = 0,064$ $\varphi = 0,076$	1,014	3,68 3,02	Varela y Cocilovo 2009
Noroeste Argentino y norte árido de Chile	Entre localidades de ambas regiones	$\delta = 0,092$ $\varphi = 0,108$	1,019	2,47 2,06	Cocilovo et al. 2017
Área Andina Centro-Sur	Entre norte de Chile y noroeste Argentino	$\delta = 0,027$ $\varphi = 0,036$	1,009	8,91 6,69	Cocilovo et al. 2019a
Norte de Chile	Entre localidades	$\delta = 0,228$ $\varphi = 0,266$	1,051	0,85 0,69	Cocilovo et al. 2019b
	Entre periodos	$\delta = 0,062$ $\varphi = 0,079$	1,018	3,80 2,93	
	Entre localidades arcaicas	$\delta = 0,423$ $\varphi = 0,527$	1,220	0,34 0,22	
	Entre localidades agroalfareras	$\delta = 0,066$ $\varphi = 0,093$	1,030	3,52 2,43	
Noroeste Argentino	Entre subregiones	$\delta = 0,081$ $\varphi = 0,087$	1,007	2,84 2,62	Cocilovo et al. 2019c
	Entre sitios de Puna de Jujuy	$\delta = 0,074$ $\varphi = 0,183$	1,133	3,13 1,12	
	Entre sitios de Quebrada de Humahuaca	$\delta = 0,122$ $\varphi = 0,149$	1,032	1,80 1,43	
	Entre sitios del Valle Calchaquí	$\delta = 0,211$ $\varphi = 0,141$	0,919	0,93 1,52	
Valle de Azapa y costa norte de Chile	Entre periodos	$\delta = 0,054$ $\varphi = 0,055$	1,001	4,38 4,30	Cocilovo et al. 2021
	Entre sitios de la costa	$\delta = 0,081$ $\varphi = 0,100$	1,021	2,84 2,25	
	Entre sitios del valle	$\delta = 0,106$ $\varphi = 0,128$	1,025	2,11 1,70	

entre ambos sexos, es decir, una tendencia de matrilocal a bilocal. Este comportamiento está acompañado por una mayor movilidad e interacción entre los grupos en el periodo tardío, lo cual, se ve reflejado en un mayor número de migrantes por generación. El patrón de residencia posmarital parece no ser inflexible, sino adaptable a las necesidades socioculturales imperantes en un momento y región determinada del desarrollo de las poblaciones.

Agradecimientos. Agradecemos las observaciones realizadas por los revisores porque contribuyeron a mejorar el manuscrito.

Declaración de financiamiento. El presente trabajo se realizó con fondos del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, PIP N° 112-201701-00288) y la Secretaría de Ciencia y Técnica, Universidad Nacional de Río Cuarto (SeCyT-UNRC, Res. CS N° 083/20, N° 405/20 y N° 152/21).

Declaración de disponibilidad de datos. Los datos utilizados se encuentran disponibles tanto en la presente publicación como en otros trabajos ya publicados. En caso de que sean necesarios datos más detallados, estos pueden ser solicitados a los autores.

Conflicto de intereses. Los autores declaran que no hay ningún conflicto de intereses.

Materiales suplementarios. Para acceder a los materiales suplementarios que acompañan este artículo, visitar <https://doi.org/10.1017/laq.2023.1>.

Tabla suplementaria 1. Mediciones craneométricas. Denominación.

Tabla suplementaria 2. Distancias D_2 de Mahalanobis (hemimatriz superior), valores F y p -valores entre paréntesis (hemimatriz inferior) para la muestra total de los grupos Inca considerados. (a) tres grupos y (b) cuatro grupos.

Referencias citadas

- Bethard, Jonathan D. 2013. The Bioarchaeology of Inka Resettlement Practices: Insight from Biological Distance Analysis. Tesis doctoral, Departamento de Antropología, Universidad de Tennessee, Knoxville.
- Carrasco Gutiérrez, Ana M. y Vivian T. Gavilán Vega. 2014. Género y etnicidad: Ser hombre y ser mujer entre los Aymara del altiplano chileno. *Diálogo Andino* 45:169–180. <http://dx.doi.org/10.4067/S0719-26812014000300014>.
- Cocilovo, José A., Héctor H. Varela y Silvia G. Valdano. 2017. South Central Andean Area: Social Interaction, Relationship and Genetic Divergence in the Atacama Desert. *Journal of Anthropology and Archaeology* 5:56–73. <https://doi.org/10.15640/jaa.v5n2a5>.
- Cocilovo, José A., Héctor H. Varela y Silvia G. Valdano. 2019a. Residencia posmarital, movilidad y relaciones sociales en el Área Andina Centro-Sur. *Latin American Antiquity* 30(3):459–470.
- Cocilovo, José A., Héctor H. Varela y Silvia G. Valdano. 2019b. Post-Marital Residence Pattern in Ancient Populations of the North of Chile. *Annals of Archaeology* 2(2):1–10.
- Cocilovo, José A., Héctor H. Varela y Silvia G. Valdano. 2019c. Migración y residencia posmarital en el noroeste Argentino. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 44(2):233–250.
- Cocilovo, José A., Héctor H. Varela y Silvia G. Valdano. 2021. Patrones de residencia posmarital en la población prehistórica de Arica (Chile). *Intersecciones en Antropología* 22(2):157–168. <https://doi.org/10.37176/iea.22.2.2021.610>.
- Cook, Robert A. y B. Scott Aubry. 2014. Aggregation, Interregional Interaction, and Postmarital Residence Patterning: A Study of Biological Variation in the Late Prehistoric Middle Ohio Valley. *American Journal of Physical Anthropology* 154:270–278. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22503>.
- Del Popolo, Fabiana y Ana M. Oyarce. 2009. Hogar y familias indígenas en Bolivia, Chile y Panamá: Algunos hallazgos y su aporte a la recolección de la información censal. *Notas de Población (CEPAL)* 87:121–149.
- Dransart, Penélope. 2011. Social Principles of Andean Camelid Pastoralism and Archaeological Interpretations. En *Ethnozoarchaeology: The Present and Past of Human-Animal Relationships*, editado por Umberto Albarella y Angela Trentacoste, pp. 123–130. Oxbow, Oxford.
- Eaton, George F. 1916. *The Collection of Osteological Material from Machu Picchu*. Memoirs Vol. 5. Connecticut Academy of Arts and Sciences, New Haven.
- Ensor, Bradley E., Joel D. Irish y William F. Keegan. 2017. The Bioarchaeology of Kinship. Proposed Revisions to Assumptions Guiding Interpretation. *Current Anthropology* 58(6):739–761. <https://doi.org/10.1086/694584>.
- Falconer, Douglas S. y Trudy F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4ta. ed. Longman, Burnt Mill, Reino Unido.
- Gradie, Margaret I., Lynn B. Jorde y Gérard Bouchard. 1988. Genetic Structure of the Saguenay, 1852–1911: Evidence from Migration and Isonymy Matrices. *American Journal of Physical Anthropology* 77:321–333. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330770305>.
- Konigsberg, Lyle W. 1988. Migration Models of Prehistoric Postmarital Residence. *American Journal of Physical Anthropology* 77(4):471–482. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330770408>.
- Konigsberg, Lyle W. y Susan R. Frankenberg. 2016. Postmarital Residence Analysis. En *Biological Distance Analysis: Forensic and Bioarchaeological Perspectives*, editado por Marin A. Pilloud y Joseph T. Hefner, pp. 335–347. Elsevier, Nueva York.
- MacCurdy, George G. 1923. Human Skeletal Remains from the Highlands of Peru. *American Journal of Physical Anthropology* 6(3):217–329.
- Malecot, Gustave. 1969. *The Mathematics of Heredity*. Freeman, San Francisco, California.
- Medeot, Erica A., José A. Cocilovo y Héctor H. Varela. 2008. Varianza ambiental y estabilidad del desarrollo en la población prehispanica de Las Pirguas (Salta, Argentina). *Latin American Antiquity* 19(2):146–157.
- Morton, Newton E. 1973. Kinship and Population Structure. En *Genetic Structure of Populations*, editado por Newton E. Morton, pp. 66–71. University of Hawaii Press, Honolulu.
- Morton, Newton E. 1975. Kinship, Information and Biological Distance. *Theoretical Population Biology* 7:246–255.
- Morton, Newton E., Shirley Yee, D. E. Harris y Ruth Lew. 1971. Bioassay of Kinship. *Theoretical Population Biology* 2:507–524.
- Nystrom, Kenneth C. y Christine M. Malcom. 2010. Sex-Specific Phenotypic Variability and Social Organization in the Chiribaya of Southern Peru. *Latin American Antiquity* 21(4):375–397.
- O'Brien, Elizabeth, Alan R. Rogers, Judy Beesley y Lynn B. Jorde. 1994. Genetic Structure of the Utah Mormons: Comparison of Results Based on RFLPs, Blood Groups, Migration Matrices, Isonymy, and Pedigrees. *Human Biology* 66:743–759.
- Ortiz Rescaniere, Alejandro. 1989. La comunidad, el parentesco y los patrones de crianza andinos. *Anthropologica* 7(7):135–170.
- Relethford, John H. 1980. Bioassay of Kinship from Continuous Traits. *Human Biology* 52:689–700.
- Relethford, John H. 1994. Craniometric Variation among Modern Human Populations. *American Journal of Physical Anthropology* 95:53–62.
- Relethford, John H. 1996. Genetic Drift can Obscure Population History: Problem and Solution. *Human Biology* 68:29–44.
- Relethford, John H. y John Blangero. 1990. Detection of Differential Gene Flow from Patterns of Quantitative Variation. *Human Biology* 62:5–25.
- Relethford, John H., Michael H. Crawford y John Blangero. 1997. Genetic Drift and Gene Flow in Post-Famine Ireland. *Human Biology* 69:443–465.
- Relethford, John H. y Henry C. Harpending. 1994. Craniometric Variation, Genetic Theory and Modern Human Origins. *American Journal of Physical Anthropology* 95:249–270.
- Rodicio García, Sara. 1980. El sistema de parentesco inca. *Revista Española de Antropología Americana* 10:183–254.
- Seber, George A. F. 1984. *Multivariate Observations*. Wiley, Nueva York.
- Souza Aguiar, Gilberto F. y Walter A. Neves. 1991. Postmarital Residence Pattern and Within-Sex Genetic Diversity among the Urubu-Ka'apor Indians, Brazilian Amazon. *Human Biology* 63:467–488.

- Stojanowski, Christopher M. y Michael A. Schillaci. 2006. Phenotypic Approaches for Understanding Patterns of Intracemetery Biological Variation. *American Journal of Physical Anthropology* 131:49–88. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20517>.
- Turner, Bethany L., George D. Kamenov, John D. Kingston y George J. Armelagos. 2009. Insights into Immigration and Social Class at Machu Picchu, Peru Based on Oxygen, Strontium, and Lead Isotopic Analysis. *Journal of Archaeological Science* 36:317–332. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2008.09.018>.
- Turner, Bethany L., John D. Kingston y George J. Armelagos. 2010. Variation in Dietary Histories among the Immigrants of Machu Picchu: Carbon and Nitrogen Isotope Evidence. *Chungara* 42(2):515–534. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-73562010000200012>.
- Varela, Héctor H. y José A. Cocilovo. 1999. Evaluation of the Environmental Component of the Phenotypic Variance in Prehistoric Population. *Homo* 50:46–53.
- Varela, Héctor H. y José A. Cocilovo. 2000. Structure of the Prehistoric Population of San Pedro de Atacama. *Current Anthropology* 41:125–132.
- Varela, Héctor H. y José A. Cocilovo. 2007. Phenotypic, Maximum Genetic and Special Environmental Variability in Prehistoric Human Populations. *American Journal of Physical Anthropology* 132:17–24. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20473>.
- Varela, Héctor H. y José A. Cocilovo. 2009. Microevolución en San Pedro de Atacama (norte de Chile): El cementerio de Quito. *Latin American Antiquity* 20(2):333–342.
- Varela, Héctor H., José A. Cocilovo y Tyler G. O'Brien. 2012. Evolución de las poblaciones prehistóricas del área Andina Centro Sur: Deriva genética, migración y selección natural. *Antropo* 28:9–22.
- Varela, Héctor H., José A. Cocilovo y Silvia G. Valdano. 1993. Evaluación de la influencia del efecto sexo, edad y deformación artificial en la estimación de distancias biológicas por medio de la D^2 de Mahalanobis. *Boletín de la Sociedad Española de Antropología Biológica* 14:135–148.
- Varela, Héctor H., José A. Cocilovo y Silvia G. Valdano. 2020. Maximum Genetic Proportion of Metric Traits from Different Regions of the Skull in Ancient Human Populations of Northwestern Argentina. *European Journal of Anatomy* 24(5):415–428.
- Velasco, Matthew C. 2018. Open Sepulchers and Closed Boundaries? Biodistance Analysis of Cemetery Structure and Postmarital Residence in the Late Prehispanic Andes. *American Journal of Physical Anthropology* 166:906–920. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23594>.
- Verano, John W. 2003. Human Skeletal Remains from Machu Picchu: A Reexamination of the Yale Peabody Museum's Collections. En *The 1912 Yale Peruvian Scientific Expedition Collections from Machu Picchu: Human and Animal Remains*, editado por Richard L. Burger y Lucy C. Salazar, pp. 65–118. Yale University Publications in Anthropology Vol. 85. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Wright, Sewall. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 2: The Theory of Gene Frequencies*. University of Chicago Press, Chicago.