

REVISIONES DE BIOLOGIA TROPICAL

Pertenece a UMR
Unidad de Microscopía Electrónica
Universidad de Costa Rica

Diversidad genética y mezcla racial en los amerindios de Costa Rica y Panamá

Ramiro Barrantes

Instituto de Investigaciones en Salud (INISA) y Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

(Rec. 25-I-1993. Acep. 6-VII-1993)

Abstract: The genetic diversity of nine Amerindian tribes (Boruca, Bokota, Bribri, Cabecar, Guatuso, Guaymí, Huetar, Kuna and Teribe) from Costa Rica and Panama were analyzed using 48 loci of enzymatic systems, blood groups and serum proteins. The average heterozygosity (H) and the frequency of polymorphisms (P) for this assemblage are relatively low ($H=0.055$; $P=0.217$). The genetic differentiation within tribes is also low with the exception of the Cabecar ($G_{st}=0.049$). However it is high between tribes ($G_{st}=0.073$). These populations have some racial admixture and negro and caucasian genes are present in different frequencies (1-30%) depending on their ecological and cultural background. Mating systems and random genetic drift should explain these results. In a broad sense the genetic diversity of these Chibchan tribes are similar to others from South America which use different languages.

Key words: Genetic diversity, Amerindian, racial admixture, Low Central America.

En la última década se avanzó mucho en el conocimiento de la constitución genética de los amerindios chibcha que han habitado durante miles de años en Baja Centroamérica. La descripción de esta estructura genética se hizo en términos de sus frecuencias génicas y de la variación cuantitativa de rasgos dermatoglíficos (Barrantes *et al.* 1982, 1990, Quesada & Barrantes 1983, 1990). Fundamentándose en estos resultados se trató de elaborar una taxonomía integral que estableciera las posibles diferencias y similitudes entre tribus, mediante el análisis de distancias genéticas, lingüísticas y geográficas, mostrando además la antigüedad de estas relaciones evolutivas (Barrantes *et al.* 1990, Thompson *et al.* 1992).

Otra forma de estudiar la diversidad genética en poblaciones como las amerindias es midiendo la heterocigosis promedio (H) dentro de ellas y estableciendo con este parámetro las respectivas comparaciones. Por otra parte, las poblaciones naturales en la realidad están generalmente subdivididas y es entonces conveniente estudiar la variación dentro y entre poblacio-

nes. Estas se distinguen entre sí por la acción de causas muy diversas y casi siempre muestran diferencias en las frecuencias alélicas y genotípicas entre una región geográfica y otra; es conveniente, por lo tanto, analizar la magnitud de estas diferencias interdémicas. Esta estimación se puede efectuar mediante el análisis jerárquico propuesto por Wright (F-statistics, 1951) y sus adaptaciones o mejoras recientes (Nei 1987).

En cualquiera de los análisis y métodos mencionados antes, no se ha considerado la amalgama de los grupos amerindios con otras etnias, en vista de las posibles distorsiones que causa el acúmulo de genes foráneos en la descripción de la estructura genética de las poblaciones, haciendo necesario su retiro para efectos de cálculos. No obstante, esta mezcla es una realidad, en mayor o menor grado, en casi todas las tribus en estudio, lo que hace importante su análisis para entender plenamente la constitución genética de las poblaciones, en el presente contexto de su estructura poblacional, ecológica y demográfica.

Los objetivos de la presente comunicación son tres: 1) estimar la cantidad de variación genética existente en estos amerindios mediante el cálculo de la heterocigosis media (H); 2) efectuar un análisis de la diversidad genética de ellas utilizando el cálculo del índice de fijación (Gst); 3) hacer una estimativa de la mezcla racial, o flujo génico, con otras etnias.

MATERIAL Y METODOS

Se estudiaron diez tribus chibchaparlantes asentadas en varias localidades de Costa Rica y Panamá. De Norte a Sur, e indicando la tribu entre paréntesis, éstas son: Guatuso (guatuso); Quitirrisí de Mora (huetar); Chirripó (cabécar); Talamanca (bribri y cabécar); Ujarrás (cabécar); Cabagra (bribri); Boruca (boruca); Limoncito (guaymí); Abrojo (guaymí); Sieyik (teribe); Río Azúcar (kuna). En la mayoría de los casos la localidad corresponde al sitio de recolecta de la información demográfica y genética, en vista de que algunos de estos grupos tienen un patrón de asentamiento disperso (Barrantes 1988).

Los métodos de análisis de los marcadores genéticos en los eritrocitos y en el plasma (o suero) están descritos en Barrantes *et al.* 1982, 1990). Se estudiaron los siguientes sistemas, que corresponden a un total de 48 loci genéticos:

1) Enzimas y hemoglobinas en eritrocitos: Hemoglobina A1 y A2; fosfatasa ácida (ACP*1); adenosina deaminasa (ADA); adenilato quinasa (AK1); anhidrasa carbónica (CA1 y CA2); esterases A, B y D (ESA, ESB y ESD); galactosa-1-fosfato uridil transferasa (GALUT); glutamato-oxaloacetato transaminasa (GOT); glucosa-6-fosfato dehidrogenasa (G6PD); glutamic-piruvato transaminasa (GPT); glioxolasa (GLO); isocitrato dehidrogenasa (ICD); dehidrogenasa láctica (LDH), dehidrogenasa málica (MDH); nucleosido fosforilasa (NP); peptidasas A, B, C, D, (PEPA, PEPA, PEPC, PEPC, PEPC); 6-fosfogluconato dehidrogenasa (6PGD); fosfoglucomutasa 1 y 2 (PGM*1 y PGM*2), fosfoglucoisomerasa (PGI); fosfato isomerasa (TPI).

2) Proteínas y globulinas del plasma: Albúmina (ALB); transferrina (TF); haptoglobina (HP); ceruloplasmina (CER); GM y KM.

Grupos sanguíneos: ABO; Rhesus (Rh); MNS; P; Kell (K), Kidd (JK); Duffy (FY), Diego (DI).

Las frecuencias génicas utilizadas en los cálculos de la diversidad genética se obtuvieron de Barrantes *et al.* (1982, 1990), con la excepción de la tribu huetar, incluida aquí por primera vez. Estos datos se refieren a frecuencias relativamente libres de mezcla racial, al retirarse deliberadamente de la muestra aquellos alelos propios de otros grupos étnicos. En la estimación de la mezcla racial se consideró el conteo total de los genes (amerindios y no amerindios).

El cómputo de la heterocigosis promedio, por tribu y total, se hizo de acuerdo a Nei (1987) e incluye las variaciones en los tamaños de las muestras. La diversidad génica dentro y entre tribus se calculó mediante las fórmulas de Nei (1987) e incluyen la heterocigosis total (Ht), la heterocigosis dentro de poblaciones, el coeficiente de diferenciación génica (Gst) y una medida de la diferenciación génica absoluta (Dm).

El cálculo de la mezcla racial, o flujo de genes de otras etnias - caucasoides y negroides - hacia el genoma amerindio, se efectuó según Szathmary & Reed (1978). La fórmula propuesta por estos autores tiene las siguientes características esenciales: a) se aplica a poblaciones pequeñas como las amerindias; b) asume que genes foráneos en estos grupos son raros y siguen, por lo tanto, una distribución de Poisson; c) calcula el límite máximo (o mínimo) de la cantidad de mezcla racial detectable en la población. Para efectuar estas medidas se utilizaron los alelos propios de poblaciones negras o caucasoides, provenientes de loci de los sistemas ABO, Hb, K y Gm (este último con gran poder discriminante).

RESULTADOS

Los amerindios chibchas de Costa Rica y Panamá tienen una estructura genética semejante a la de otros grupos de diferente origen lingüístico, particularmente suramericanos (Neel 1978a, Salzano & Callegari-Jaques 1988). Presentan, por lo tanto, una distribución bimodal: por un lado muchos loci monomórficos y por el otro varios polimórficos, con frecuencias de algunos alelos inusualmente altas, además de la presencia de polimorfismos "privados" y variantes raras (Cuadro 1). Un mayor

detalle sobre las características de estos últimos y las técnicas utilizadas para su detección están descritas en Barrantes *et al.* (1982, 1990)

Los cálculos de la heterocigosis promedio (H) y de la proporción de loci polimórficos (P), expuestos en el Cuadro 2, muestran resultados bajos (entre 0.045 y 0.069) cuando se comparan con poblaciones de otros orígenes étnicos, pero son similares a la de otras tribus amerindias (Neel 1978a). No obstante, se nota cierta variación dentro de estas tribus chibchas, con valores menores de H en algunas de ellas (< 0.050).

El análisis de la diversidad génica mediante el cómputo del coeficiente de diferenciación génica (Cuadro 3), presenta las siguientes características: (1) los valores de G_{st} (y de D_m) son bajos cuando se observa la diferenciación

dentro de las tribus que incluyen subpoblaciones, con la excepción de los grupos cabécares, que tiene un valor de G_{st} relativamente alto cuando se incluye la región de Chirripó (Cabécar 1); (2) definitivamente la microdiferenciación entre las distintas tribus es alta (G_{st} = 0.073).

Los cálculos anteriores se hicieron sin tomar en cuenta la presencia de genes foráneos, provenientes de otras étnias; sin embargo, como se mencionó antes, estas poblaciones tienen una historia de mayor o menor contacto, dependiendo de su ubicación y las características de sus patrones de asentamiento, que se refleja en su constitución genética actual. Una estimativa del grado de mezcla racial en el presente indica claramente esta situación (Cuadro 4). Existen tribus con potenciales componentes caucaso-

CUADRO 1

Loci monórficos y polimórficos, polimorfismos "privados" y variantes raras en 37 sistemas enzimáticos, proteínas del suero y hemoglobinas en los amerindios chibchas de Costa Rica y Panamá

LOCI:

Monomórficos	Polimórficos		Variante raras	Polimorfismos privados
ADA	ICD	ACP ₁	ESA ₂ -Bok	ACP*GUA1
AK	LDHA	ESD	CA ₂	LDHB*GUA1
ALB	MDH	GALUT	HP-BRI	TPI*3BRI
CA ₁	NP	HPT		TF*GUA
GA ₂	PEP-B	LDH		
CERPL	PEP-D	6PGD		
ESA3	PGM-2	Tf		
ESB	PHI	TPI		
HbA	TPI	PEPA		
HbA ₂	G6PD	GOT		
ESAC		GPT		
PGI				
α-Globina				
β-Globina				
δ-Globina				

Pertenece a UME
Unidad de Microscopía Electrónica
Universidad de Costa Rica

CUADRO 2

Heterocigosis (H) y frecuencia de polimorfismos (P), correspondientes a 39 loci, de varias tribus amerindias de Costa Rica y Panamá

Tribu	H	P	Tribu	H	P
Boruca	0.059	0.205	Guatuso	0.045	0.167
Bokota	0.047	0.180	Guaymí	0.068	0.282
Bri Atl	0.058	0.282	Huetar	0.053	0.154
Bri Pac	0.051	0.231	Kuna	0.069	0.231
Cab Atl	0.063	0.282	Teribe	0.055	0.194
Cab Pac	0.046	0.180			
			Promedio	0.056	0.217

CUADRO 3

Análisis de la diversidad genética en las poblaciones amerindias de Costa Rica y Panamá, mediante el cálculo de Gst

Tribu	Número de Subpoblaciones	H _T	H _S	D _{ST}	D _M	G _{ST}
Bribri	2	0.369	0.365	0.004	0.008	0.011
Cabecar (1)	3	0.365	0.347	0.018	0.027	0.049
Cabecar (2)	2	0.318	0.311	0.007	0.014	0.022
Guaymí	6	0.285	0.280	0.005	0.006	0.018
Brib/cab	4	0.305	0.303	0.002	0.004	0.008
Todas*	9	0.322	0.299	0.023	0.027	0.073

(1) Incluye poblaciones cabécares de Talamanca, el Pacífico y Chirripó.

(2) Incluye poblaciones cabécares de Talamanca y el Pacífico.

* Se consideran los grupos cabécares como una sola tribu.

CUADRO 4

Mezcla (máxima y mínima) de las poblaciones amerindias actuales de Costa Rica y Panamá con grupos caucasoides y negroides; de acuerdo al método de Szathmary y Reed (1978)

Mezcla con:	Caucasoides			Negroides			Promedio (cauc. y negro)	
	N	H	P	N	H	P	H	P
Boruca	1452	0.152	0.042	1331	0.135	0.039	0.144	0.041
Cabécar	1414	0.052	<0.01	1212	0.018	<0.01	0.035	<0.01
Bribri Pac	1624	0.067	0.010	1392	0.022	<0.01	0.044	<0.01
Cab/Bri Atl	1792	0.083	0.018	1536	0.053	0.008	0.068	0.013
Guaymí	3997	0.067	0.016	3564	0.065	0.019	0.066	0.018
Guatuso	950	0.119	0.004	760	0.085	0.000	0.102	0.002
Huetar	898	0.300	0.037	660	0.358	0.041	0.329	0.039
Kuna	1680	0.038	<0.01	1320	0.039	<0.01	0.039	>0.01
Teribe	1060	0.051	<0.01	848	0.054	<0.01	0.053	>0.01

Frecuencias génicas ancestrales:

A(0.292); B(0.061); K(0.038)
Gmab(0.020)

A(0.151); B(0.128); Hbs(0.080);
Gmab(0.793); Gmabc(0.207);
CA2*2(0.106) Total: 0.243

des o negroides (o ambos) relativamente altos y, por otra parte grupos con una presencia de genes no indígenas que podría ser bastante baja en el total de la población (e.g. cabécar, kuna, teribe), si se considera que generalmente están ubicados en un determinado número de familias.

DISCUSION

Las estimativas de la variación genética dentro de las tribus chibchas son relativamente bajas, cuando se consideran los resultados individuales y generales de la heterocigosis. Neel (1978a) describe la misma situación en varias tribus suramericanas. Esta situación pudo ser provocada por la naturaleza de la estructura poblacional, particularmente el sistema de parentesco y de cruces, el tamaño reducido de estas poblaciones que permite la acción de procesos aleatorios, o por la acción de ambos. En efecto, estas tribus son muy endogámicas y su coeficiente de endocruzamiento es bastante alto; lo que hace posible que este factor explique en buena parte la reducción de heterocigosis y la consiguiente presencia de un mayor número de loci monomórficos. Este argumento se confirma al analizar el efecto de los cruces en las poblaciones subdivididas. Por otra parte, es posible que estas poblaciones hallan sido sometidas a "cuellos de botella" en algún momento de su historia, favoreciendo así la prevalencia de ciertas combinaciones por azar. Existe evidencia en este sentido proveniente del análisis de correlación entre distancias genéticas (Barrantes *et al* 1990) y la heterocigosis; un resultado negativo ($r = -0.379$; $p = 0.562$) muestra la presencia de reducciones drásticas en el tamaño de estas poblaciones, con la consiguiente acción de procesos aleatorios.

El coeficiente de diferenciación génica (equivalente al índice de fijación, F_{st}), indica la microdiferenciación que produce la deriva genética al azar, influenciada por los pequeños tamaños efectivos de estas poblaciones. Los valores obtenidos, especialmente cuando se comparan las distintas tribus, es relativamente alto; aunque no tanto como en otros grupos suramericanos con un predominio de horticultores o cazadores recolectores incipientes (Neel 1978b). La explicación a este fenómeno se encuentra al analizar el modelo de estructura poblacional característico de estos grupos. En tribus como los yanomama de Venezuela y Brasil

existe un sistema de fisión-fusión que divide rápidamente las poblaciones y permite la migración hacia otros lugares en tiempos cortos. El movimiento es efectuado por grupos emparentados que pueden fundirse posteriormente en otro lugar y formar un nuevo grupo (Chagnon 1979). En los amerindios de Costa Rica y Panamá el modelo es semejante e incluye los procesos de fisión-fusión y la migración de grupos emparentados (el llamado "efecto lineal"); sin embargo, el tiempo de ocurrencia es mayor -del orden de los 50 años - y el patrón de asentamiento es diferente ya que presenta una dispersión característica, adaptada a los ecosistemas del trópico húmedo, distinto a las fisiones nucleares de grupos tales como los yanomama (Barrantes 1988). En estos casos la migración de genes en los grupos emparentados no es aleatoria pero sí interviene la acción del azar, al disminuirse mucho el tamaño efectivo de los grupos.

La disminución de la heterocigosis es causada por la deriva genética o el endocruzamiento, pero también la primera favorece la aparición de variantes raras y polimorfismos privados, relativamente frecuentes en estas tribus chibchas. La acción comprobada de estos factores evolutivos puede ser contrarrestada por la selección natural -no estudiada aquí- y por la hibridación. El flujo génico entre grupos, particularmente entre vecinos, ha tenido alguna importancia como se deduce de la presencia de polimorfismos privados compartidos entre algunas tribus. Tal es el caso de la ACP*GUA en los grupos panameños y la TPI*BRI presente en cabécares, bribries y guatusos de Costa Rica. La otra fuente de hibridación es la mezcla con otras etnias que provoca el flujo de genes, particularmente caucosoides o negroides hacia el genoma amerindio, como quedó demostrado del análisis de mezcla racial hecho en estas tribus chibchas de Baja Centroamérica. Esta situación es, sin duda, el reflejo de la aculturación, o transculturación, acentuada en los últimos años, muy particularmente en los grupos con asentamientos nucleados en estrecho contacto con las poblaciones no indígenas.

AGRADECIMIENTOS

Las investigaciones en amerindios han sido financiadas principalmente por la Universidad de Costa Rica, mediante el Programa N° 742-88-065, y por el CONICIT.

RESUMEN

Se analizó la diversidad genética de 9 tribus amerindias (boruca, bokota, bribri, cabécar, guatuso, guaymí, huetar, kuna y teribe) de Costa Rica y Panamá, utilizando un total de 48 loci que incluyen sistemas enzimáticos, grupos sanguíneos y proteínas del suero. La heterocigosis media (H) y la frecuencia de polimorfismos son relativamente bajas ($H=0.055$; $P=0.217$). La diferenciación genética dentro de tribus es baja con excepción del cabécar ($G_{st}=0.049$), pero es alta entre las distintas tribus ($G_{st}=0.073$). La mezcla racial incluye genes negroides y caucasoides en distintas frecuencias (1-30%) dependiendo del contexto ecológico y cultural de las tribus. Se considera que factores como los sistemas de parentesco y la deriva genética al azar explican en parte estos resultados. De manera general la diversidad genética de estas tribus chibchas es similar a otras de Suramérica con diferentes lenguajes.

REFERENCIAS

- Barrantes, R. 1988. Patrones ecológicos y genéticos de adaptación en los amerindios guaymí de Costa Rica y Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 36:227-233.
- Barrantes, R., P.E. Smouse, J.V. Neel, H.W. Mohrenweiser & H. Gershowitz. 1982. Migration and genetic infra-structure of the Central American Guaymí and their affinities with other tribal groups. *Am. J. Phys. Anthropol.* 58:201-214.
- Barrantes, R., P.E. Smouse, H.W. Mohrenweiser, H. Gershowitz, J. Azofeifa, T.D. Arias & J.V. Neel. 1990. Microevolution in Lower Central America: Genetic characterization of the Chibcha-speaking groups of Costa Rica and Panama, and a consensus taxonomy based on genetic and linguistic affinities. *Am. J. Hum. Genet.* 46:63-84.
- Chagnon, N. 1979. Mate competition, favoring close kin, and village fissioning among the Yanomama Indians, p. 86-91. *In* N. Chagnon & W. Irons (eds.). *Evolutionary biology and human social behavior: An anthropological perspective*. Puxbury Press, Massachusetts.
- Neel, J.V. 1978a. Rare variants, private polymorphisms and locus heterozygosity in Amerindian populations. *Am. J. Hum. Genet.* 30:465-490.
- Neel, J.V. 1978b. The population structure of an amerindian tribe, the Yanomama. *Annu. Rev. Genet.* 12:365-413.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University, Nueva York.
- Quesada, M. & R. Barrantes. 1983. Dermatoglifos en dos poblaciones indígenas guaymí de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 31:269-275.
- Quesada, M. & R. Barrantes. 1991. Dermatoglifos en los amerindios bribri y cabécar de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 39:63-70.
- Salzano, F.M. & S. Callegari-Jacques. 1988. *South American Indians. A case study in evolution*. Oxford University, Oxford.
- Szathmary, E.J. & T.E. Reed. 1978. Calculation of the maximum amount of gene admixture in a hybrid population. *Am. J. Phys. Anthropol.* 48:29-34.
- Thompson, E.A., J.V. Neel, P.E. Smouse & R. Barrantes. 1992. Microevolution in Lower Central America: Rare genes in an Amerindian complex. *Am. J. Hum. Genet.* 51:609-626.
- Wright, S. 1951. The genetic structure of the populations. *Ann. Eugen.* 15:323-354.