

SUBDIVISION POBLACIONAL EN LA PUNA

Noemí Acreche

PALABRAS CLAVE: Semiaislados, Deriva, F, Panmixis, Poblaciones estructuradas

RESUMEN: La definición de los límites poblacionales en nuestra especie es generalmente arbitraria. En el caso de la unidad geoestructural que conocemos como Puna, la población, por razones geográficas y socio económicas, se encuentra parcialmente aislada. Sin embargo, la relación entre los habitantes de las diferentes localidades, medida como coeficientes de migración, requiere mayores consideraciones, por lo que se estudió la variabilidad genotípica para cinco loci de grupos sanguíneos (ABO, Cc, Ec, MN, Ss) y uno de HLA (DRB1). Se determinaron los índices de fijación de Wright F_{IS} , F_{ST} y F_{IT} y se realizó análisis jerárquico con otras poblaciones del noroeste. Se encontró alta correlación gamética y baja diferenciación entre subpoblaciones. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 3(1): 127-136, 2001.

KEY WORDS: Semi-isolated, Drift, F, Panmixis, Structured populations

ABSTRACT: Population limits definitions are generally arbitrary in the human species. In the case of the environmental unit known as Puna, populations are partially isolated. Relationships among people living in different centers have been measured considering the migration coefficients. This fact requires further considerations. In this work genotypic variability has been studied in five loci of blood groups (ABO,

Cc, Ee, MN, Ss) and in one HLA one (DRB1). Wright fixation indices were computed (F_{IS} , F_{ST} and F_{IT}) and hierarchical analyses were performed, including those of the other populations in northwestern Argentina. A high gametic correlations, as well as low differentiation among subpopulations were found. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 3(1): 127-136, 2001.

INTRODUCCION

Los sistemas de apareamiento se definen como cruzamientos sistemáticos entre individuos de determinadas características. En nuestra especie constituyen un fenómeno complejo, para cuya consideración es necesario tener en cuenta factores geofísicos, demográficos y socio-culturales. Se estudian en poblaciones, cuya definición y delimitación es generalmente arbitraria. Frecuentemente se alejan de la panmixia (supuesto básico para el equilibrio poblacional).

Hay especies que se aparean tan cercanamente al azar que puede asumirse la condición panmíctica para el equilibrio. Sin embargo, esto es probablemente poco común. Las desviaciones pueden deberse a apareamientos selectivos por diferentes motivos tales como la elección de la pareja en función de la relación de parentesco o de la similitud fenotípica, pero también pueden ocurrir desviaciones de la panmixia por aislamiento espacial más o menos completo de poblaciones locales.

De los trabajos de Wright se desprende la posible importancia evolutiva derivada de la subdivisión de una población en grupos parcialmente aislados (cada uno endogámico pero sujeto a cruzamientos con los otros por migraciones), sugiriendo que la subdivisión puede acelerar el proceso evolutivo:

Favoreciendo la adaptación a nichos ecológicos locales.

Incrementando la variabilidad genética al permitir el establecimiento de genotipos con distinta adecuación darwiniana en diferentes nichos.

Favoreciendo nuevas combinaciones de genes.

Se ha observado que en aislados poblacionales de baja densidad, el grado de consanguinidad es mayor como consecuencia de la pequeña magnitud de sus tamaños efectivos. Aún manteniendo cruzamientos al azar, la probabilidad de que los progenitores de un individuo estén emparentados es alta.

En una población panmíctica, no hay correlación entre los genes homólogos de las gametas que se unen con sus respectivas frecuencias en la población total. Si hay una subdivisión entre líneas que se reproducen entre sí, se puede esperar una cierta correlación. Esto sugiere la descripción de la estructura de la población y de los efectos del endocruzamiento por medio de las correlaciones.

En función de estas correlaciones, Wright (1978) formula su modelo en el que no se asume nada con respecto al grado de aislamiento de las subdivisiones (S) de

la población total (T) o su arreglo en el espacio. Pueden estar completamente aisladas en un extremo o ser limitadas arbitrariamente de un continuo.

Las poblaciones tienen estructura en el tiempo y en el espacio. El modelo más simple para estudiarlas es el modelo de islas, que considera una población subdividida en islas reproductivas al azar, con poblaciones de tamaño N de las cuales una proporción m es de inmigrantes que pueden ser considerados una muestra aleatoria de la especie.

En este contexto, se considera una población estructurada a una población subdividida que está sujeta a efectos de deriva. F como coeficiente de endogamia, tiene como función primaria la de proveer un parámetro en la especificación de la estructura poblacional.

Las subdivisiones son en grupos panmícticos en sí mismos, excepto por la recepción de las pequeñas proporciones de inmigrantes, representativos de la población en su totalidad. En casos reales, vienen de grupos vecinos y hay más o menos aislamiento por distancia.

En el caso de la unidad geoestructural conocida como Puna, las poblaciones se encuentran distribuidas espacialmente de forma tal que el aislamiento entre ellas y con otras poblaciones parece evidente. Sin embargo, la información demográfica sugiere alta movilidad de los individuos, por lo que el objetivo de este trabajo se ha fijado en la medición del grado de estructuración de esas poblaciones a partir de polimorfismos hematológicos.

MATERIAL Y METODOS

Se estudió la endogamia en tres poblaciones semiaisladas de la región puneña, Santa Rosa de los Pastos Grandes ($N = 86$), Tolar Grande ($N = 19$) y Cobres ($N = 64$) a partir de muestras de sangre e información demográfica. Los índices F se calcularon a partir de los genotipos individuales de los sistemas ABO, MN, Ss, Cc y Ee en las tres localidades y a partir de los genotipos individuales de una muestra de 17 individuos de la localidad de Cobres para el locus DRB1. Las determinaciones para este último locus fueron realizadas por el Dr. Carlos Vullo del Laboratorio de Inmunogenética y Diagnóstico Molecular de la ciudad de Córdoba.

Se estimaron los índices $F_{IS(IK)}$, F_{IS} , F_{ST} y F_{IT} para cada alelo en cada locus, en cada subdivisión. La correlación entre las gametas que se unen para producir los individuos (I) relativas a las gametas de la población total está representada por F_{IT} . El promedio en todas las subdivisiones de la correlación entre las gametas en relación con las de la propia subdivisión es F_{IS} . La correlación entre gametas al azar dentro de las subdivisiones, relativa a las gametas de la población total es F_{ST} .

Cada patrón puede ser tratado como jerárquico por subdivisión de la totalidad en un número de subdivisiones primarias, éstas en secundarias y así hasta grupos que pueden ser tratados homogéneamente en sí mismos (demes).

Se realizó un análisis jerárquico, especificando un arreglo de poblaciones que incluye categorías intermedias, a partir de las frecuencias génicas en los sistemas MN, Ss, Cc, Dd, Ee, ABO, P1P2, Kk y Diego en 14 poblaciones, tres de la Puna frente a once del Chaco. En este caso, las jerarquías consideradas fueron Zona (Chaco y Puna) y Etnia (Matacos, Chorotes (dos grupos), Chulupíes (dos grupos), Pilagáes, Mocovíes, Chiriguano, Chanés, Tobas (dos grupos) (Matson et al., 1969; Pagés Larraya et al., 1978) y Puna (tres grupos)).

En el caso de Zona, se trata de estudiar el grado de diferenciación entre la Puna y el Chaco, cuyas características son definidamente diferentes, tanto en el aspecto geofísico como en el cultural.

La categoría Etnia se estudia con el objeto de agrupar la información sobre los mismos grupos étnicos del Chaco en diferentes localizaciones por un lado y los de la Puna por el otro. El nivel inferior es la población misma. Se procesaron los datos con el programa Biosys2 (Swofford y Selander, 1997).

En el modelo las islas pueden diferenciarse entre sí, por lo que una correlación entre las gametas está implicada, basada en la proporción de casos $(1-m)^2$, en que ambas son de origen local. Se supone que los genes son neutros y que nada influye en los cambios en las frecuencias que no sean accidentes de muestreo o dispersión.

Se supone además que cada subunidad poblacional mantiene un apareamiento aleatorio, por lo que las proporciones del equilibrio se mantienen, pero los efectos de la deriva pueden ser detectados como una deficiencia en el promedio de heterocigotos en la población total (Crow y Kimura, 1970; Nei, 1987).

La fórmula básica usada es $1-F_{IT}=(1-F_{IS})(1-F_{ST})$, donde F_{IT} y F_{IS} son los índices de fijación de los individuos relativos a la población total y subpoblaciones respectivamente. También pueden ser considerados como correlaciones entre las gametas que se unen. F_{ST} mide la cantidad de diferenciación entre las subpoblaciones, relativa a la cantidad límite bajo fijación completa (Swofford y Selander, 1997).

La hipótesis de desviación de F de 0 (cero) (ausencia de endogamia en la población), se puso a prueba siguiendo la fórmula utilizada por Cavalli-Sforza y Bodmer (1981): $X^2 = nF^2$ con $gl=1$.

RESULTADOS

En el caso del locus ABO, se obtuvieron F -s no significativamente diferentes de 0 y negativos en las tres localidades puneñas para los tres alelos (Tabla 1), reflejando un exceso de heterocigotos que sabemos obedece a flujo génico reciente por la información biodemográfica de que disponemos (Caruso et al., 1999).

En Santa Rosa, los F-s para los loci Ee (0,40), MN (0,68) y Ss (0,57) son altamente significativos ($P < 0,0002$) debido a deficiencia de heterocigotos en esos loci. En Tolar, esa deficiencia se pone en evidencia en el locus Ss (0,82) y en Cobres Ee (0,99) y Ss (0,42) (Tabla 1).

Los $F_{IS(K)}$ calculados para el locus DRB1 (Tabla 2), que corresponden a los ocho alelos determinados para la población de Cobres, presentan valores negativos aunque no significativos en siete y la media para el locus, sugiriendo un exceso de heterocigotos. Para este locus no pudieron estimarse F_{IS} , F_{ST} y F_{IT} , por contarse con una única muestra, por lo que se recurrió a F_{DT} , no jerárquico, en cuyo caso se observa que sólo es significativo el valor para el alelo 08, único positivo que junto al 04 es el de mayor frecuencia en la población.

En el análisis jerárquico, la categoría Zona muestra menor grado de diferenciación. Las contribuciones al índice pasan en gran medida por la diferenciación entre poblaciones. Los loci PP y Ee son los que más contribuyen, aunque presentan F-s negativos para la contribución Zona-Total indicando posible exceso de heterocigotos (Tabla 3).

Incluyendo la categoría intermedia Etnia en el análisis jerárquico, se obtienen resultados semejantes a los observados en el análisis anterior con sólo una categoría intermedia, indicando la escasa contribución de Etnia a la diferenciación. Esto indica que la diferenciación es en gran medida debida a las diferencias locales entre poblaciones (Tabla 4).

DISCUSION

Salzano (1980) reporta valores no significativos en los índices de fijación que obtiene a partir de 10 loci (MNSs, Rh, Duffy, D, Haptoglobina, Gc, Fosfatasa ácida, PGM₁, Esterasa y Km) en seis tribus sudamericanas. Cabe señalar que en su análisis considera el promedio. Tomando en consideración este parámetro, es altamente significativo en Cobres y Santa Rosa.

Según Harpending (1995), para la mayoría de los marcadores genéticos neutros, el valor de F_{ST} entre grupos regionales humanos está alrededor del 10%. El estadístico equivalente computado a partir de DNA mitocondrial es el mismo. Aún a partir de grandes conjuntos de datos de medidas de cráneos es 10%. En las poblaciones de la Puna, los valores obtenidos están por debajo de esta cifra como consecuencia de la falta de estructuración entre las poblaciones definidas como tales a priori.

La fórmula de partida para el cálculo es $(1-F_{IT}) = (1-F_{IS})(1-F_{ST})$ (el Índice de Panmixis en la población total, es el producto de los índices intra-grupos por los inter-grupos). En todos los casos analizados, la mayor contribución es la de los índices intra, denotando bajo grado de diferenciación entre las subpoblaciones estudiadas.

En otros términos, F_{ST} tiene una mínima contribución a F_{IT} . En el caso de una población estructurada, se espera que estos dos parámetros sean aproximadamente iguales y F_{IS} cercano a cero.

La deficiencia de heterocigotos observada ha sido interpretada como evidencia de la acción de la deriva génica en las tres localidades puneñas (Caruso et al., 1999). Sin embargo, la acción de este factor de microevolución no ha provocado la diferenciación entre las poblaciones ya que evidentemente el flujo génico mantenido entre ellas ha contrarrestado sus efectos.

En el caso de la Puna, se partió de un hipotético aislamiento considerado en función de las condiciones socio económicas y geográficas. De las localidades puneñas estudiadas (Tolar Grande, Chañarcito, Olacapato, Santa Rosa de los Pastos Grandes, Cobres), Cobres y Santa Rosa de los Pastos Grandes aparecen como las de mayor aislamiento en una primera aproximación. Su población en el momento de la recolección de datos era de 141 y 114 habitantes respectivamente.

En Cobres, de los migrantes, el 20,57 % es de corta distancia (provenientes de localidades de la Puna) y el 4,26 % de larga distancia con la menor tasa de inmigración, menor Coeficiente de Aislamiento Reproductivo (1,76) y mayor Coeficiente de Endogamia (0,10) y en consecuencia mayor sujeción a deriva (Caruso et al., 1999).

Albeza (1995), a través de estudios de estructura poblacional realizados en Santa Rosa de los Pastos Grandes (114 habitantes), indica que la población presenta valores elevados de consanguinidad (Coeficiente de Endogamia = 0,09). A pesar de presentar un importante aporte migratorio (Migración efectiva = 17%) principalmente desde áreas próximas (Migración de Corta Distancia = 0,43 y Migración de Larga Distancia = 0,03) con un elevado Coeficiente de Aislamiento Reproductivo (1,92), por lo que se espera sujeción a deriva.

Los Coeficientes de Aislamiento estimados, son superiores a los que muestran las poblaciones estudiadas por Magalhaes y Arce-Gómez (1987), Carnese y Caratini (1992) y Acreche et al. (1998), en las que los efectos de deriva son menores.

Pese a los resultados obtenidos de la información biodemográfica, en el presente trabajo, es Santa Rosa de los Pastos Grandes la localidad que presenta mayor probabilidad de fijación de los alelos estudiados. En una revisión de los censos obtenidos, se ha detectado que los padres de un alto porcentaje de los niños residentes en Cobres, proceden y residen en otras localidades, lo que explicaría la subestimación de los coeficientes migratorios y los calculados en base a la migración.

En cuanto al análisis jerárquico, los presentes resultados, sobre todo en lo que hace a la inclusión de la categoría intermedia "Etnia" contradicen los previamente obtenidos de las mismas poblaciones del Chaco (Acreche et al., 1996; Goicoechea

et al., 1996), ya que poblaciones agrupadas en etnias presentan escasa diferenciación. En los trabajos mencionados, fenogramas de distancias indican una cierta agrupación de las poblaciones en función de familias lingüísticas, que en términos de subdivisión poblacional no se confirma.

CONCLUSIONES

Se puede concluir por lo tanto, escasa estructuración en las poblaciones estudiadas, falta de diferenciación en los loci considerados entre las poblaciones de Puna y Chaco y entre las etnias estudiadas.

BIBLIOGRAFIA CITADA

Acreche N, Albeza MV y Caruso G (1998) San Agustín (Salta): estructura poblacional, deriva y selección. Facultad de Humanidades (U.N.Sa.). Cuaderno N° 9:7-16.

Acreche N, Caruso GB y Albeza MV (1996) Distancias genéticas en poblaciones del NOA. Revista Argentina de Antropología Biológica 1(1):139-152.

Albeza MV (1995) Deriva Génica: Estructura Poblacional en Poblaciones Andinas. Tesis Profesional. FCN, UNSa.

Carnese FR y Caratini A (1992) Demografía genética de una población Toba de Villa IAPI (Quilmes, Prov. Buenos Aires). ETNIA 36/37:9-28.

Caruso G, Albeza MV, Acreche N y Broglia V (1999) Grupos sanguíneos y demografía en localidades puneñas de la Provincia de Salta. Revista Argentina de Antropología Biológica 2(1):243-256.

Cavalli-Sforza LL y Bodmer WF (1981) Genética de las Poblaciones Humanas. Barcelona, Ed. Omega.

Crow JF y Kimura M (1970) An Introduction to Population Genetics Theory.

Tabla 1

Valores de $F_{IS(K)}$ (K-avo alelo. I-ava población), F_{IS} , F_{ST} , F_{IT} (Grupos eritrocitarios)

Alelo	Santa Rosa	Tolar Grande	Cobres	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
A		-0,0857	-0,0079	-0,0651	0,0499	-0,012
B	-0,0178		-0,0079	-0,0153	0,0032	-0,012
O	-0,0178	-0,0857	-0,0159	-0,0417	0,0168	-0,0242
Media	-0,0178	-0,0857	-0,0119	-0,0407	0,0217	-0,0181
Locus						
Cc	0,0667	0,1044	0,1867	0,1194	0,21	0,1379
Ee	0,3978*	0,0952	0,4875*	0,3994	0,0224	0,4128
MN	0,685*	0,1244	-0,0823	0,382	0,0176	0,3929
Ss	0,5714*	0,8249*	0,4204*	0,5369	0,001	0,5373
Media				0,361	0,0183	0,3727

Tabla 2

Valores de $F_{IS(K)}$ (K-avo alelo. I-ava población) (Locus DRB1)

Alelo	Cobres
4	-0,4167
7	-0,0303
8	0,15*
9	-0,0625
11	-0,0303
14	-0,2143
15	-0,0303
16	-0,0968
Media	-0,1283

Tabla 3

Estadísticos F-s calculados mediante análisis jerárquico, 1 categoría, 14 poblaciones

	ABO	Dd	Cc	Ee	MN	Ss	Diego	PIP2	Total
Población – Zona	0,018	0,093	0,057	0,251	0,01	0,012	0,061	0,199	0,109
Población – Total	0,018	0,082	0,067	0,238	0,009	0,032	0,075	0,177	0,107
Zona - Total	0	0,012	0,011	-0,018	-0,001	0,02	0,016	-0,026	-0,002

Tabla 4

Estadísticos F-s calculados mediante análisis jerárquico, 2 categorías, 14 poblaciones

	ABO	Dd	Cc	Ee	MN	Ss	Diego	PIP2	Total
Población - Etnia	0,033	0	0,05	0,181	0,017	0	0,04	0,266	0,107
Población - Zona	0,016	0,106	0,06	0,258	0,009	0,01	0,06	0,191	0,109
Población - Total	0,018	0,086	0,07	0,238	0,009	0,03	0,08	0,177	0,107
Etnia – Zona	-0,02	0,106	0,01	0,094	-0,01	0,01	0,03	-0,1	0,002
Etnia – Total	-0,02	0,086	0,02	0,069	-0,01	0,03	0,04	-0,12	0
Zona – Total	0,002	-0,02	0,01	-0,03	-0	0,02	0,01	-0,02	-0

BIBLIOGRAFIA CITADA

Acreche N, Albeza MV y Caruso G (1998) San Agustin (Salta): estructura poblacional, deriva y selección. Facultad de Humanidades (U.N.Sa.). Cuaderno N° 9:7-16.

Acreche N, Caruso GB y Albeza MV (1996) Distancias genéticas en poblaciones del NOA. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 1(1):139-152.

Albeza MV (1995) *Deriva Génica: Estructura Poblacional en Poblaciones Andinas*. Tesis Profesional. FCN, UNSa.

Carnese FR y Caratini A (1992) Demografía genética de una población Toba de Villa IAPI (Quilmes, Prov. Buenos Aires). *ETNIA* 36/37:9-28.

Caruso G, Albeza MV, Acreche N y Broglia V (1999) Grupos sanguíneos y demografía en localidades puneñas de la Provincia de Salta. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 2(1):243-256.

Cavalli-Sforza LL y Bodmer WF (1981) *Genética de las Poblaciones Humanas*. Barcelona, Ed. Omega.

Crow JF y Kimura M (1970) *An Introduction to Population Genetics Theory*. New York, Harper & Row.

Goicoechea AS, Soria M, Haedo A, Crognier E y Carnese FR (1996) Distancias genéticas en poblaciones aborígenes de la Argentina. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 1(1):153-166.

Harpending H (1995) Human biological diversity. *Evolutionary Anthropology* 4(3):99-103.

Magalhaes JCM y Arce-Gomez B (1987) Study on a brazilian isolate. I. Population structure and random genetic drift. *Hum. Hered.* 37:278-284.

Matson GA, Sutton HE, Swanson J y Robinson A (1969) Distribution of hereditary blood groups among indians in South America. VII: In Argentina. *Am. J. Phys. Anthropol.* 30:61-84.

Nei M (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Library of Congress Cataloging. USA.

Pagés Larraya R, Wyller de Contardi N y Servy E (1978) Marcadores genéticos de la población aborigen del Chaco Argentino. *Rev. del Inst. de Antropología. Univ. Nac. de Córdoba*, tomo VI:217:242.

Salzano F (1980) Estructura populacional e genética de indios sul - americanos. *Actas IV Congr. Latinoam. Genética.* 2:349-356.

Swofford DL y Selander RB (1997) *Biosys-2*. A computer program for the analysis of allelic variation in genetics. University of Illinois, U.S.A.

Wright S (1978) *Evolution and the Genetics of Populations*. Vol. 2. *The Theory of Gene Frequencies*. Chicago University Press.