

Una hipótesis evolutiva sobre la ausencia del antígeno Diego (Di-a) en Amerindios Chibchas

Ramiro Barrantes

Instituto de Investigaciones en Salud (INISA) Universidad de Costa Rica

(Rec. 30-X-1989. Acep. 13-III-1990)

Abstract: Diego blood group was studied in 141 Amerindian and Eskimo tribes from Alaska and Canada. Twenty six tribes (18%) did not show the Di-a antigen and 20 tribes (77%) were of the Chibcha linguistic Phyla. In the past, the Di-a absence has been related to several ecological factors such as climate and the presence of clines. I advance an alternative explanation regarding the loss of the Di-a allele in the Chibcha genetic divergence which occurred 6000-7000 years ago, as a consequence of random processes and not of natural selection. It is postulated that the Di-a allele is absent in this Amerindian groups only, and that the presence of the antigen in four tribes (Boruca, Ica, Kuna and Sumo) is due to gene flow across neighboring groups of different languages which carry the Di-a antigen.

Key words: Di-a antigen, Chibcha Amerindians, climate, genetic drift.

La existencia del grupo sanguíneo Diego fue comunicada por primera vez en 1954 (Race y Sanger 1975). Se determinó posteriormente que su especificidad estaba controlada por un locus autosómico con dos alelos, Di-a (posiblemente dominante) y Di-b. Desde su descubrimiento se observó que el antígeno Di-a estaba presente esencialmente en poblaciones de origen mongoloide y especialmente en tribus amerindias (Layrisse, Arends y Domínguez 1955). Sin embargo, no en todas se encontró este antígeno. Este hallazgo llevó a Layrisse y Wilbert (1961) a proponer una hipótesis sobre la existencia de dos migraciones de amerindios hacia Centro y Suramérica, en dos diferentes épocas: la primera, constituida por los grupos considerados actualmente más primitivos, serían Diego(a) negativo; aquellas tribus que ingresaron al continente posteriormente y representadas en la actualidad por grupos con agricultura en transición, sí tendrían el antígeno Di-a. Esta hipótesis fue desestimada parcialmente al no detectarse el factor Diego en tribus

agriculturalistas y sedentarias y por otra parte, al determinarse su presencia posteriormente en grupos supuestamente más primitivos.

Algunos autores han observado correlaciones positivas entre la distribución de polimorfismos del locus Diego y factores ambientales, especialmente el clima y latitud, que sugieren una asociación con la presencia de clinas y por lo tanto, de selección natural. Wilson y Franklin (1968), encontraron que la frecuencia del alelo Di-a era más alta en zonas cálidas y húmedas en contraste con regiones frías y secas. O'Rourke, Suárez y Crouse (1985) confirmaron esta asociación en norte y Centroamérica pero no así en Suramérica (O'Rourke y Suárez 1985 Salzano y Callegari-Jaques 1988). Esta relación con factores ecológicos es, aparentemente, la que prevalece hasta el momento para explicar la presencia o ausencia de Di-a en amerindios.

Una hipótesis alternativa será presentada aquí: la ausencia de Di-a es mucho más frecuente, y específica, en los grupos amerindios

del tronco lingüístico Chibcha y ésto se debe a la pérdida del gene, posiblemente por procesos aleatorios, en el momento de la divergencia entre diferentes grupos hace unos 7000 años. Para sustentar esta hipótesis, que no incluye ninguna explicación ecológica posterior, presentaremos resultados obtenidos en 141 tribus, haciendo un énfasis particular en el caso de Baja Centroamérica (Costa Rica y Panamá) que incluye el estudio reciente de 48 loci de enzimas y grupos sanguíneos, incluido el Diego, en 9 tribus de origen Chibcha.

MATERIAL Y METODOS

Se analizaron 141 tribus de Norte, Centro y Suramérica, en relación con la frecuencia del grupo sanguíneo Diego, particularmente del antígeno Di-a. La información obtenida fue de dos tipos: a) aquella recopilada en publicaciones especializadas (Kirk *et al.* 1974, Mourant *et al.* 1976, Post *et al.* 1968, Salzano y Callegari-Jacques 1988); b) la obtenida en investigaciones recientes llevadas a cabo en Costa Rica y Panamá (Barrantes *et al.* 1982, Barrantes *et al.* 1989, presente comunicación).

Las tribus y localidades (entre paréntesis) estudiadas en Costa Rica son: Boruca (Boruca); Bokota-Sabanero o Bugle (Limoncito); Bribri (Talamanca, Ujarrás, Cabagra); Cabécar (Chirripó, Talamanca, Ujarrás); Guatuso (Guatuso); Guaymí (Abrojo, Limoncito); Huetar (Quitirrisí). En Panamá: Teribe o Térraba (Sieyik); Kuna (Río Azúcar). Otros datos complementarios sobre la distribución del factor Diego en Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá se obtuvieron en Matson y Swanson (1965 a,b,c). Un mayor detalle de la distribución geográfica de las tribus esta en la figura 1 y el Cuadro 1.

Los procedimientos de laboratorio que se siguieron para caracterizar el antígeno Di-a están descritos en Gershowitz *et al.* (1972) y Barrantes *et al.* (1982). Se consideraron con ausencia de Di-a aquellas tribus con una frecuencia menores del 1%. Además, se analizó un total de 48 loci de enzimas, proteínas del plasma y grupos sanguíneos; que permitieron construir la filogenia expuesta en la Figura 2, de acuerdo con la metodología descrita en Barrantes *et al.* (1989). Estos loci corresponden a los siguientes sistemas: (a) Sistemas de gru-

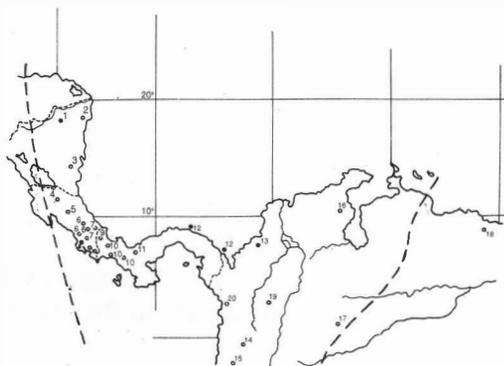


Figura 1. Localización de las tribus en el Area Intermedia, con el antígeno Di-a ausente (círculos en blanco) y presente (círculos en negro), 1= Sumo; 2= Misquito; 3= Rama; 4= Guatuso; 5= Huetar; 6= Cabécar; 7= Bribri; 8= Boruca; 9= Teribe; 10= Guaymí; 11= Bokota-Sabanero; 12= Kuna; 13= Ica; 14= Cayapa; 15= Colorado; 16= Bari; 17= Yanomama; 18= Warrao; 19= Tunebo; 20= Noanamá.

pos sanguíneos. Fueron estudiados ABO, Rhesus (RH), MNS, P, Kell (K), Kidd (JK), Duffy (FY), Diego (Di) y Lewis (LE). (b) Sistemas de proteínas del plasma. Fueron investigadas la Albumina (ALB), Transferrina (TF), Haptoglobina (HP) y Ceruloplasmina (CRPL). También se efectuaron análisis de las globulinas GM y KM. (c) Sistemas de proteínas en eritrocitos. Se examinaron, mediante electroforesis en geles de acrilamida o almidón, de acuerdo con las técnicas descritas o referidas en Barrantes *et al.* (1982), las siguientes enzimas: Hemoglobina A y A2 (HBA y HBA2), fosfatasa ácida (ACP-1), adenosina deaminasa (ADA), adenilato kinasa (AK1), anidrasa carbónica I y II (CA1 y CA2), esterases A, B y D (ESA, ESB, ESD), galactosa-1-fosfato urydil-transferasa (GALUT), transaminasa glutamato-oxaloacetato (GOT), glucosa-6-fosfato dehidrogenasa (G6PD), transaminas piruvato-glutámica (GPT), glyoxolasa (GLO), isocitratodehidrogenasa (ICD), deshidrogenasa láctica (LDH), malato deshidrogenasa (MDH), nucleosido fosforilasa (NP), peptidasas A, B, C, D (PEPA, PEPB, PEPC, PEPD), 6-fosfo-gluconato deshidrogenasa (6PGD), fosfoglucomutasa I y II (PGM1 y PGM2), fosfoglucona isomerasa (PG1), y trifosfato isomerasa (TPI). Por otra parte, para ubicar las diferentes tribus en un determinado tronco lingüístico, se siguió esencialmente la clasificación reciente de Greenberg (1987).

CUADRO 1

Frecuencia del antígeno Diego (Di-a) en las tribus amerindias de origen Chibcha, ubicados en el Area Intermedia

	Localización	Frecuencia Di-a	Referencia
<i>Norte</i>			
Sumo	Nicaragua	0.055	Matson y Swanson, 1965a
Miskito	Nicaragua	0.000	Matson y Swanson, 1965a
<i>Centro</i>			
Rama	Nicaragua	0.000	Matson y Swanson, 1965a
Guatuso	Costa Rica	0.000	Barrantes et al, 1989; presente comunicación
Huetar	Costa Rica	0.000	Presente comunicación
Bribri	Costa Rica	0.000	Barrantes et al, 1989; Matson y Swanson, 1965b
Cabécar	Costa Rica	0.000	Barrantes et al, 1989; Matson y Swanson, 1965b
Boruca	Costa Rica	0.016	Barrantes et al, 1989; Matson y Swanson, 1965b
Teribe	Costa Rica/Panamá	0.000	Matson y Swanson, 1965b; presente comunicación
Guaymí	Costa Rica/Panamá	0.000	Barrantes et al, 1982
Bokota-Sabanero	Costa Rica/Panamá	0.000	Barrantes et al, 1982
<i>Sur</i>			
Kuna	Panamá	0.048	Matson y Swanson, 1985b
Noanama	Colombia	0.000	Kink et al, 1974
Ica	Colombia	0.238	Mourant, Kopéc y Domanieuska, 1976
Tunebo	Colombia	0.000	Mourant, Kopéc y Domanieuska, 1976
Colorado	Ecuador	0.010	Mourant, Kopéc y Domanieuska, 1976
Cayapa	Ecuador	0.040	Mourant, Kopéc y Domanieuska, 1976
Yanomama	Venezuela	0.000	Post, Neel y Schull, 1968
Warrao	Venezuela	0.000	Post, Neel y Schull, 1968
Bari	Venezuela	0.000	Post, Neel y Schull, 1968

RESULTADOS

De las 141 tribus analizadas, 26(18%) no tienen el antígeno Diego. Entre estas 20(77%) corresponden a grupos clasificados en el tronco lingüístico Chibcha. Los Esquimales, considerados aquí como una tribu para efectos operativos aunque los grupos estudiados son cinco, con un total de 1477 individuos; y los Nadene, tampoco presentan Di-a. Estos dos grupos ingresaron al continente americano después que los amerindios. Los otros 4 grupos amerindios restantes, con diferentes lenguajes, son:

Alacaluf (Alacaluf); Cherokee (Iroqués), Cuiva (Macroarawak); y Mapuche (Araucano).

Las tribus Chibchas están distribuidas a lo largo del Area Intermedia, que comprende la parte Noreste de Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, al norte de Ecuador, y Venezuela (Fig. 1). En el cuadro 1 se muestra esta distribución geográfica, de Norte a Sur, en términos de frecuencias génicas de Di-a. Se nota que sólo 4 tribus presentan frecuencias mayores de 1% (Boruca, Kuna, Ica y Sumo), localizadas (con excepción de Boruca) en zonas de contacto con tribus pertenecientes a otros Phyla

lingüísticos. Por otra parte, se observó que la mayor parte de tribus sin el antígeno, se encuentran en Baja Centroamérica (Noroeste de Nicaragua, Costa Rica y Panamá).

DISCUSION

El antígeno Di-a, del sistema Diego de grupos sanguíneos, es considerado actualmente un marcador genético característico de poblaciones del este de Asia y de amerindios (Mourant 1983). Sin embargo, estos resultados indican claramente que la mayoría de las tribus chibchas no lo presentan y, además, que constituyen el único tronco lingüístico de los grupos amerindios con una alta frecuencia de tribus en esta situación. Debe tomarse en cuenta que las lenguas Esquimales y Na-Dene pertenecen a poblaciones que ingresaron al continente después de los Chibchas y, por lo tanto, tiene un origen y una constitución genética diferente (Greenberg, Turner y Zegura 1986). El grupo chibcha mantiene afinidades genéticas con otros amerindios de diferente origen lingüístico; sin embargo, se diferencia de ellas por la presencia de algunas variantes genéticas "privadas", y por las frecuencias inusualmente altas de algunos alelos de loci polimórficos. Específicamente, estas fuentes de variación particulares son: 1) altas frecuencias de la transferrina D China (Tf D-Chi) y la enzima 6-Fosfogluconato Dehidrogenasa (6 PGD); 2) cinco variantes "privadas", que corresponden a loci responsables de la determinación de ciertos sistemas enzimáticos, a saber: Triosa Fosfato Isomerasa Bribri (TPI3-BRI), Transferrina D Guaymí (TFD-GUA), Fosfatasa Ácida Guaymí (ACP-B-GUAI), Deshidrogenasa Láctica Guaymí (LDH-B-GUA) Peptidasa A Kuna (PEPA-KUNA). La ausencia de Diego es, entonces, definitivamente una característica esencial y discriminante de las tribus Chibchas.

Las cuatro excepciones existentes (tribus Boruca, Ica, Kuna y Sumo), pueden explicarse, con excepción de la Ica, en términos de flujo, o intercambio, de genes con grupos vecinos portadores de Di-a. Las frecuencias en que se mantiene el antígeno (menores de 5%) es un claro indicio de esto. El caso del grupo Ica podría ser un caso extremo y antiguo de intercambio genético con tribus caribes o ecuatoriales; o simplemente que no se trata realmente de un grupo Chibcha. Por

otra parte, es interesante la situación geográfica de estas tribus: con la excepción de los Boruca ocupan una posición periférica, precisamente en las zonas de mayor contacto con grupos Di-a positivos. El caso de los Kuna, quienes realmente se originaron en el norte de Colombia, y de los Sumos que están en contacto con tribus mesoamericanas también portadoras del antígeno, es un ejemplo de esto. Más difícil de explicar es la situación de los Boruca, localizados en el centro del Area Intermedia, a menos que se asuma una emigración temprana de Suramérica o mezcla racial con grupos que ocasionalmente visitaron el área.

El Area Intermedia está localizada en una zona de clima tropical húmedo. Sin embargo, ha existido siempre una gran variabilidad geográfica y cultural a pesar de que, como es el caso de Baja Centroamérica, el territorio es relativamente pequeño (Lange 1984). El ecosistema no es tan monótono en términos de clima y vegetación como podría parecer; de hecho las tribus amerindias viven en asentamientos, generalmente dispersos, en diferentes microclimas y a diferentes altitudes. Definitivamente no prevalecen aquí los climas fríos y secos atribuidos a los lugares habitados por poblaciones amerindias sin Di-a. Posiblemente el tratar la región como un todo, con un clima y vegetación uniforme, ha sido la causa de obtener un alto grado de asociación, estadística al menos, entre aquellas poblaciones que no presentan Di-a y el clima. Además, es verdaderamente tentador tratar entonces de asociar la posible variación polimórfica de ciertos loci, especialmente la heterocigosis, con probables factores selectivos; en este caso la asociación con determinadas enfermedades, particularmente infecciosas y el locus Diego. El problema para sostener esta posición estriba en que, como ya apuntamos, el clima no es exactamente uniforme, ni los asentamientos amerindios están ubicados a la misma altitud; sino que además, es prácticamente imposible explicar el por qué otros grupos con origen lingüístico diferente ubicados en la misma región tienen el antígeno Di-a. Posiblemente si en los análisis estadísticos que incluyen correlaciones con factores ecológicos, particularmente el clima, se hubiera introducido la variable "Phylum lingüístico", esta hubiera explicado la mayor parte de la variación existente. El clima y la ubicación aparentemente son independientes de la presencia, o ausencia, de Di-a; que parece más bien ligado íntimamente al grupo

lingüístico Chibcha a que pertenecen estas tribus.

Como decía T. Dobshansky (1973) "...Nothing in biology makes sense except in the light of evolution". Y el caso de la ausencia de Di-a en la mayoría de las tribus chibchas no es la excepción. Es posible explicarlo en términos de la teoría evolutiva ya que, lo más probable es que el alelo Di-a se perdiera, por la acción de procesos aleatorios como la deriva genética o por la presencia de "cuellos de botella", en el proceso de divergencia de un sustrato lingüístico común a los amerindios, en que el tronco lingüístico Chibcha emergió con su filogenia particular. Estos procesos promueven la rápida fijación, o extinción, de un gene o alelo variante rápidamente, en presencia de tamaños efectivos de población pequeños, como sería el caso en los grupos amerindios. Pero para que un gene se extinguiera, y se mantuviera esta pérdida en el tiempo, es preciso que los grupos se mantuvieran durante miles de años en la región. Este es el caso como lo demuestran los cálculos basados en una filogenia, construida con los resultados de frecuencias génicas, particularmente de los polimorfismos privados presentes en los Chibchas, incluyendo el Di-a (Fig. 2). Aquí se aprecia que el proceso de divergencia de un tronco amerindio común, y su evolución independiente posterior, tiene alrededor de 7000 años; y es en esta época cuando el alelo Di-a pudo perderse por los mecanismos apuntados. Es claro también que las tribus, particularmente en Baja Centroamérica, tendrían bastante tiempo, posiblemente del orden de los 6000 años, de mantenerse asentadas en la región; y de ahí la ausencia casi total de Di-a. El hecho de que en la región existieran pocos grupos de otros troncos lingüísticos, ayudó a mantener esta situación. Cabe anotar que los resultados obtenidos en filogenias construidas con datos lingüísticos, hechas con las mismas tribus, confirman la antigüedad de los grupos al estimarse en alrededor de 6000 años el proceso de divergencia (Constenla 1985). La hipótesis aquí apuntada y los hechos que la respaldan, también invalidarían la posibilidad de una emigración posterior de amerindios, porque el tiempo de establecimiento en la región es similar al de otros grupos no-chibchas, de acuerdo con la evidencia arqueológica, lingüística, geográfica y genética disponible (Barrantes *et al.* 1989).

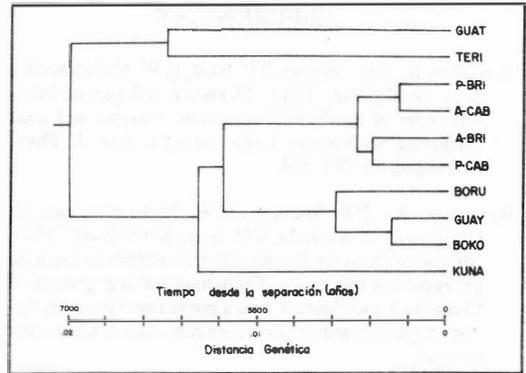


Figura 2. Dendrograma con las relaciones filogenéticas y el tiempo de separación, de las tribus Chibchas de Baja Centroamérica (Costa Rica y Panamá), BORU= Boruca; CAB= Cabécar; BRI= Bribri; BOKO= Bokota-Sabanero o Bugle; GUAY= Guaymí; KUNA= Kuna; TERI= Teribe.

AGRADECIMIENTOS

A Jorge Azofeifa, Bernal Morera y María Santos por las correcciones y la lectura crítica del manuscrito original.

Esta investigación fue financiada con fondos de la Universidad de Costa Rica, mediante el Programa No. 111-79-005, de la Vicerrectoría de Investigación.

RESUMEN

Se estudiaron 141 tribus amerindias de todo el continente y esquimales de Alaska y Canadá en relación con el grupo sanguíneo Diego. Se encontró que 26 (18%) no presentaron el antígeno Di-a y de estas 20 (77%) pertenecían al Phylum lingüístico Chibcha. En el pasado se ha explicado la ausencia de Di-a en un contexto ecológico al relacionar este fenómeno con el clima y con la presencia de clinas según la latitud. Aquí se presenta una explicación alternativa, por la pérdida del alelo Di-a en el proceso de divergencia de los grupos Chibchas, ocurrida hace 6000-7000 años, por procesos aleatorios y no por selección natural. Se postula que la ausencia de Di-a está circunscrita a este grupo amerindio y que su presencia en cuatro tribus (Boruca, Ica, Kuna y Sumo) se atribuye al efecto de flujo génico relativamente reciente con tribus vecinas de diferente lenguaje y portadores del antígeno.

REFERENCIAS

- Barrantes, R., P.E. Smouse, J.V. Neel, H.W. Mohrenweiser & H. Gershowitz. 1982. Migration and genetic infrastructure of the Central American Guaymi 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. 1989. Microevolution in Lower Central America: Genetic characterization of the Chibcha-speaking groups of Costa Rica and Panamá, and a consensus taxonomy based on genetic and linguistic affinity. *Am. J. Genet.* (en prensa).
- Dobzhansky, T. 1973. Citado en: T. Dobzhansky, F.J. Ayala, G.L. Stebbins & J.W. Valentine. *Evolution*. Freeman, San Francisco.
- Gershowitz, H., M. Layrisse, Z. Layrisse, J.V. Neel, N.A. Chagnon & M. Ayres. 1972. The genetic structure of a tribal population, the Yanomana Indians. II. Eleven blood-group systems and the ABH-Le secretor traits. *Ann. Hum. Genet.* 35: 262-269.
- Greenberg, J.H. 1987. *Language in the Americas*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Greenberg, J.H.; C.E. Tumer & S.L. Zegura. 1986. The settlement of the Americans: A comparison of the linguistic, dental and genetic evidence. *Current Anthropol.* 24: 477-497.
- Kirk, R.L., E.M. Mc Dermid, N.M. Blake, D.C. Gajdusek, W.C. Leyshon & R. McLennan. 1974. Blood group, serum protein, and red cell enzyme groups of Amerindian population in Colombia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 41: 301-316.
- Lange, F.W. 1984. Cultural geography of Pre-Columbian Lower Central America. In: Lange F.W. y D. Stone: *The Archaeology of Lower Central America*. University New Mexico, Press, Albuquerque, p. 33-60.
- Layrisse, M. & J. Wilbert. 1961. Absence of the Diego antigen, a genetic characteristic of early immigrants of South America. *Science* 134: 1077-1078.
- Layrisse, M., T. Arends & R. Dominguez. 1955. Nuevo grupo sanguíneo encontrado en descendientes de indios. *Acta Médica Venezolana* 3: 132-138.
- Matson, G.A. & J. Swanson. 1965a. Distribution of hereditary blood antigens among indians in Middle America. V. In Nicaragua. *Am. J. Phys. Anthropol.* 21: 545-549.
- Matson, G.A. & J. Swanson. 1965b. Distribution of hereditary blood antigens among indians in Middle America. VII. In Costa Rica. *Am. J. Phys. Anthropol.* 23: 107-122.
- Matson, G.A. & J. Swanson. 1965c. Distribution of hereditary blood antigens among indians in Middle America. VIII. In Panamá. *Am. J. Phys. Anthropol.* 23: 413-426.
- Mourant, A.E. 1983. *Blood groups and anthropology*. Oxford University Press, Oxford, p. 30.
- Mourant, A.E.; A.C. Kopeć & K. Domaniewska-Sobezak. 1976. *The distribution of the Human blood groups and other polymorphisms*. Segunda edición. Oxford University Press, London.
- O'Rourke, D.H. & B.K. Suarez. 1985. Patterns and correlates of genetic variation in South Amerindians. *Ann. Hum. Biol.* 3: 13-31.
- O'Rourke, D.H.; B.K. Suarez & J.D. Crouse. 1985. Genetic variation in North Amerindian populations: Co-variance with climate. *Am. J. Phys. Anthropol.* 67: 241-250.
- Post, R.H., J.V. Neel & W.J. Schull. 1968. Tabulations of phenotype and gene frequencies for 11 different genetic systems studied in the American Indian. In: *Biomedical Challenges Presented by the American Indian*, Pan American Health Organization, Scientific Publication No. 165, p. 141-185.
- Race R.R. & R. Sanger. 1975. *Blood groups in man*. Sexta edición. Blackwell, Oxford. p. 372-378.
- Salzano, F.M. & S.M. Callegari-Jaques. 1988. *South American Indians. A case study in evolution*. Oxford University Press, Oxford, p. 163-177.
- Wilson, A.P. & I.R. Franklin. 1968. The distribution of the Diego blood group and its relationship to climate. *Carib. J. Sci.* 8: 1-12.