

VARIACIÓN DE LA DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE LAS POBLACIONES HUMANAS EN CENTRO Y SURAMÉRICA

VARIATION OF DIVERSITY AND GENETIC STRUCTURE OF HUMAN POPULATIONS IN CENTRAL AND SOUTH AMERICA

Daniel Poveda-Martínez^{1,3,4*}, Leidy Castillo-B.^{1,3,5}, Víctor Hugo García-Merchán^{1,2,3,6}.

¹. Universidad del Quindío, Armenia, Colombia.

². Grupo de Investigación y Asesoría en Estadística.

³. Grupo de Ecología, Genética y Evolución de la Universidad del Quindío (GEGEUQ).

⁴. danielpovedam@gmail.com

⁵. leidyjulietth.c09@gmail.com

⁶. victorhgarcia@uniquindio.edu.co

Recibido: Agosto 31 de 2013

Aceptado: Octubre 1 de 2013

*Correspondencia del autor. Universidad del Quindío, Programa de Biología, Armenia, Colombia.

E mail: danielpovedam@gmail.com

RESUMEN

Comprender la historia evolutiva y los procesos involucrados en la diversificación genética debido a la colonización de una región por poblaciones humanas ha sido de gran interés para la biología evolutiva. Cuando una población coloniza un nuevo territorio se produce un proceso de dispersión geográfica, acompañado por el surgimiento de divergencias genéticas y morfológicas; y por supuesto la extinción de poblaciones preexistentes. El objetivo de este estudio fue realizar un análisis que incluyera los índices de heterocigosidad, F_{ST} y F_{IS} , reportados para algunos países de Centro y Suramérica, para evidenciar las diferencias de diversidad genética que presentan actualmente estas poblaciones y correlacionarlo con los patrones de distribución geográfica y su historia cultural, mediante análisis de varianza (ANOVA) bajo STATISTICA. Se encontró que en los diferentes países reseñados, solo Brasil y México presentan diferencias significativas en cuanto a sus índices de diversidad genética; ($H=24.612$ $p=0.0022$) para Brasil y ($H=24.612$ $p=0.0163$) para México; además los índices de heterogeneidad (h) tanto de secuencias nucleares (SSR)- h como mitocondriales Mct-H fueron significativamente diferentes ($H=37.695$ $p=0.000$). Por otra parte, entre las distintas ecorregiones registradas para Colombia, la región amazónica fue significativamente diferente a las demás ($H=16.854$ $p=0.000$) lo que podría sugerir la baja recombinación genética que han tenido las comunidades amazónicas que en su mayoría corresponde a comunidades indígenas. En conclusión podemos afirmar que estas diferencias entre los distintos índices de diversidad genética analizados son congruentes con los procesos históricos, culturales y biogeográficos de las poblaciones humanas asentadas a lo largo del territorio Americano.

Palabras Clave: Diversidad genética, haplotipos, heterogeneidad, poblaciones humanas, América.

ABSTRACT

Understand the evolutionary history and the process associated with genetic diversification due to the colonization of a region by human populations has been of great interest to evolutionary biology. When a population colonizes a new territory, a geographic dispersal processes occur, accompanied by morphological and genetic emergence with the posterior extinction of populations. The aim of this study was to conduct an analysis that included heterozygosity and F-Wright's (FST and FIS) indexes, reported for some countries in Central and South America, to demonstrate the differences in the genetic diversity of current populations and correlate with patterns with the geographic distribution and its cultural history using analysis of variance (ANOVA) implemented in STATISTICA software. We found that in the different countries surveyed, only Brazil and Mexico have significance differences in their levels of genetic diversity (Brazil, $H=24.612$ $p=0.0022$) and (Mexico, $H=24.612$ $p=0.0163$). the index of heterogeneity of both core sequences (h for nuclear sequences –SSR- and H mitochondrial sequences – mctDNA-) were significantly different ($H=37.695$ $p=0.000$). Moreover, among the different ecoregions recorded for Colombia, the Amazon region was significantly different from the others ($H = 16.854$ $p = 0.000$) which may suggest low genetic recombination Amazonian communities have had most of which correspond to communities Indians. In conclusion we can say that these differences between genetic diversity indices analyzed are consistent with the historical processes of cultural and biogeographical human populations settled along the American territory.

Key words: Genetic diversity, haplotypes, heterogeneity, human populations, America.

INTRODUCCIÓN

Entender la historia evolutiva y los procesos involucrados en el poblamiento de una región ha sido de gran interés para la biología evolutiva y la antropología. Cuando una población coloniza un nuevo territorio se produce un proceso de dispersión geográfica, acompañado por el surgimiento, la divergencia y la extinción de poblaciones, así como por el establecimiento de patrones de flujo génico entre ellas (1). Estos procesos definen la dimensión histórica del poblamiento de la región, es decir la historia evolutiva; este conjuntamente con la dispersión y divergencia de las poblaciones produce un proceso de diferenciación ecológica y diversificación fenotípica (2).

La distribución de la diversidad genética humana ha sido un tema de interés, y tiene importantes implicaciones para la evolución humana, la medicina forense, y la distribución de las enfermedades genéticas en las poblaciones (3). La diversidad genética en las poblaciones humanas es baja en relación a la de muchas otras especies, lo que demuestra el origen reciente y pequeño tamaño de la población humana ancestral (4). Los humanos modernos se han dispersado progresivamente hacia diferentes regiones del mundo durante los últimos 80.000 años. Durante este proceso el continente americano fue el último territorio en ser ocupado por los humanos modernos (3).

Las poblaciones latinoamericanas, se caracterizan por ser híbridas o mezcladas, con aportes genéticos de individuos pertenecientes a diversos linajes que colonizaron este vasto territorio utilizando varias rutas geográficas (5). Como resultado de estos eventos migratorios y seguro de otras interacciones socio-culturales, existe hoy una gran entremezcla racial compuesta sobre todo por amerindios, afrodescendientes y europeos, llegados de España y Portugal principalmente (6). El estado actual de los conocimientos sobre el ritmo y la modalidad de eventos demográficos experimentados por los antepasados de los actuales nativos americanos está lleno de incertidumbres. En los últimos años, la mayoría de los estudios de genética molecular de amerindios se han centrado en la aclaración de los aspectos de sus orígenes asiáticos, mediante la comparación de la estructura genética de los varios grupos continentales (7).

Otros estudios se han encargado de incluir el patrón demográfico de las comunidades y establecen que dicha diversidad genética es típica de las poblaciones rurales del Nuevo Mundo, y no difiere marcadamente de las observadas en otras poblaciones orientales (8). Análisis posteriores relacionan del mismo modo una relación espacial de la heterogeneidad para varios loci de grupos sanguíneos de diferentes poblaciones suramericanas, con diferencias significativas que se producen en relación con la ABO, MNSs y Duffy (9). Sin embargo, esta heterogeneidad evidenciada no sigue un patrón regular demo-geográfico; es decir, los resultados muestran que

para las distintas poblaciones los factores que definen la heterocigosidad son discontinuos, donde algunos de estos presentan patrones de diversidad genética mayores con respecto a otros, lo que sugiere seguramente que estos procesos de fijación e intercambio genético es desigual entre las poblaciones Americanas; más bien refleja una dicotomía que probablemente se relaciona con el grado de influencia no indígena de las poblaciones locales más que cualquier otro factor (9).

Con esto, el objetivo de este estudio fue realizar un análisis que incluyera los índices de heterocigosidad, la deficiencia o el exceso de heterocigotos promedio en cada población (F_{IS}), el grado de diferenciación génica entre las poblaciones (F_{ST}), reportados para algunos países Centro y Suramericanos para poblaciones humanas con el fin de evidenciar las diferencias en términos de diversidad genética que presentan actualmente estas poblaciones; todo esto bajo una visión inter e intrapoblacional y finalmente proponer una serie de explicaciones históricas que permitan relacionar los valores obtenidos de diferenciación de la diversidad génica entre las poblaciones estudiadas con los eventos socioculturales y biogeográficos ocurridos. Entonces nuestra hipótesis nula fue que los procesos que llevaron a cabo la diferenciación genética de todas las poblaciones analizadas para los distintos países de Centro y Suramérica no son diferentes significativamente. En tanto que la hipótesis alternativa fue que los procesos que llevaron a cabo la diferenciación genética de todas las poblaciones analizadas para los distintos países de Centro y Suramérica si son diferentes significativamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de información

Se emplearon bases de datos tales como ScienceDirect, SciELO, Google Scholar y Springer Link y Plos One; para todos los casos se emplearon las palabras diversidad genética, polimorfismos, frecuencias alélicas, índices de heterocigosidad, humanos, Homo sapiens L. como términos de búsqueda. Además, en algunos casos se empleó la opción búsqueda avanzada con el filtro de *Supporting information* y después Data para obtener datos anexos.

Selección de información

Se seleccionaron trabajos de investigación que presentaran los siguientes criterios investigativos de forma y contenido en su tesis: a) medidas de la diversidad genética dentro de una población humana; b) medidas de

la diversidad genética entre poblaciones humanas; c) cuantificación de las relaciones genéticas; d) diversidad y diferenciación genética a nivel de nucleótido; e) inclusión de datos (en tablas o mención) de índices de heterocigosidad de poblaciones humanas; f) idioma inglés, portugués y español. Para los casos donde existían varios artículos que relacionaban la misma información se seleccionó únicamente el más reciente. Los nombres de los autores y año de publicación, las regiones de origen, localidades y etnias; así como los datos de diversidad genética fueron recogidos, anotados y resumidos en la tabla 1.

En base a la ecuación para la estructura genética de poblaciones $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$ y a los valores de la diversidad genética o la heterocigosidad esperada en la población total (H_T), la diversidad génica dentro de una población o la heterocigosidad promedio observada en un grupo de poblaciones (HI) y la heterocigosidad promedio esperada, estimada a partir de cada subpoblación (HS) se calcularon los estadísticos de F : F_{IS} = la deficiencia o el exceso de heterocigotos promedio en cada población; F_{ST} = el grado de diferenciación génica entre las poblaciones, en función de las frecuencias alélicas; con las siguientes formulas: $F_{IS} = 1 - (HI/HS)$ y $F_{ST} = 1 - (HS/HT)$.

Los valores calculados de F_{ST} se interpretaron de la siguiente manera: Rango de $F_{ST} = 0$, se asumió que no existe divergencia genética entre las poblaciones; $F_{ST} = 1$, si existe divergencia genética; y cuando F_{ST} está de 0 a 0.05 la diferenciación genética fue pequeña; de 0.05 a 0.15 moderada; de 0.15 a 0.25 grande y >0.25 muy grande.

Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para determinar las diferencias significativas entre las diferentes tasas de diferenciación genética (F_{ST}) entre las poblaciones reportadas por los distintos autores consultados para Centro y Sudamérica; se incluyeron los análisis de Rondón *et al.* (6); Guauque *et al.* (10); Mesa *et al.* (11), Bluter *et al.* (12), Geppert *et al.* (13), Paroli *et al.* (14), Gorostiza (15), Tarazona *et al.* (7). Por otra parte, en base a datos parcialmente trabajados por Guauque *et al.* (10); Mesa *et al.* (11), Geppert *et al.* (13), Paroli *et al.* (14), Gorostiza (15), Tarazona *et al.* (7) se realizó una comparación entre los datos de heterogeneidad para las secuencias mitocondriales y nucleares para identificar si estas eran significativamente diferentes; con el fin de determinar si los resultados parciales que arrojan

Tabla 1. Datos de diversidad genética de etnias Centro y suramericanas. N°n: número de individuos analizados; H: heterocogocidad; SSR-H: Heterogeneidad nuclear; Mct-h: Heterogeneidad mitocondrial.

País	Localidad	Etnia	N° n	Secuencia		Índice de H		Referencia
				(SSR)- H	Mct- h	F _{ST}	F _{IS}	
Colombia	Tolima	Coyaimas	50	0,77	0,69	0,21	0,34	Rondón <i>et al.</i> (6)
Colombia	Tolima	Pijaos	35	0,82	0,72	0,21	0,01	
Colombia	Nariño	Awa-Kuaikier	42	0,78	0,51	0,21	0,29	
Colombia	Cauca	Paeces	21	0,87	0,51	0,21	0,20	
Colombia	Cauca	Yanaconas	23	0,85	0,51	0,21	0,16	
Colombia	Chocó	Emberás- Dumá	18	0,85	0,70	0,21	0,16	
Colombia	Caldas	Mestizos	21	0,86	0,70	0,21	0,43	
Colombia	Risaralda	Mestizos	21	0,89	0,70	0,21	0,11	
Colombia	Quindío	Mestizos	21	0,85	0,51	0,21	0,16	
Colombia	Cauca	Mestizos	27	0,91	0,51	0,21	0,15	
Colombia	Popayán	Mestizos	27	0,84	0,51	0,21	0,25	
Colombia	Cali	Mestizos	103	0,87	0,75	0,21	0,18	
Colombia	Tulúa	Mestizos	69	0,86	0,33	0,21	0,33	
Colombia	Florida	Mestizos	69	0,86	0,33	0,21	0,27	
Colombia	Palmira	Mestizos	69	0,81	0,33	0,21	0,01	
Colombia	Sevilla	Mestizos	69	0,87	0,33	0,21	0,27	
Colombia	Bolívar	Mestizos	69	0,84	0,33	0,21	-0,19	
Colombia	Restrepo	Mestizos	69	0,87	0,33	0,21	-0,10	
Colombia	Valle	Mestizos	69	0,83	0,33	0,21	0,28	
Colombia	B.Solano	Afro	5	0,88	0,33	0,21	0,14	
Colombia	Tumaco	Afro	4	0,68	0,33	0,21	0,03	
Colombia	Güapi	Afro	19	0,93	0,33	0,21	0,28	
Colombia	B/ventura	Afro	40	0,85	0,71	0,21	0,29	
Colombia	Mulaló	Afro	33	0,80	0,71	0,27	0,17	Guauque (10)
Colombia	Amazonas	Ticuna	50	0,68	0,36	0,18	0,47	Mesa <i>et al.</i>
Colombia	Amazonas	Ticuna	50	0,68	0,37	0,18	0,46	(11)
Colombia	Guajira	Wayuu	18	0,68	0,37	0,18	0,46	
Colombia	Guajira	Wayuu	20	0,68	0,37	0,18	0,46	
Colombia	Guajira	Wayuu	8	0,68	0,37	0,18	0,46	
Colombia	Putumayo	Ingano	10	0,69	0,35	0,18	0,49	
Colombia	Putumayo	Ingano	23	0,69	0,35	0,18	0,49	
Colombia	Córdoba	Zenu	150	0,67	0,29	0,18	0,57	
Colombia	Antioquia	Embera	34	0,66	0,24	0,18	0,63	
Colombia	Mitú	Tukano	55	0,67	0,24	0,01	0,64	Butler <i>et al.</i>
Colombia	Guaviare	Tukano	22	0,66	0,24	0,09	0,63	(12)
Colombia	Guaviare	Guayaveros	29	0,54	0,24	0,12	0,56	
Ecuador	Amazonia	Waorani	42	-	-	0,36	-	Geppert <i>et al.</i>

Ecuador	Amazonia	Kichwa	15	-	-	0,36	-	(13)
Ecuador	Amazonia	Shuar	2	-	-	0,36	-	
Ecuador	Amazonia	Mestizos	4	-	-	0,36	-	
Ecuador	Amazonia	Afroecuat.	2	-	-	0,36	-	
Ecuador	Capaya	-	26	-	-	0,31	-	Tarazona <i>et al.</i> (7)
Perú	Tacaya	-	44	-	-	0,31	-	
Perú	Arequipa	-	15	-	-	0,31	-	
Argentina	Susque	-	28	-	-	0,31	-	
Argentina	Toba	-	21	-	-	0,31	-	
Argentina	-	Mapuche	34	0,91	-	0,12	-	
Argentina	-	Tehuelche	23	0,85	-	0,12	-	Paroli <i>et al.</i> (14)
Brasil	Ticuna	-	32	-	-	0,31	-	
Brasil	Wai Wai	-	5	-	-	0,31	-	
Brasil	Gaviao	-	17	-	-	0,31	-	
Brasil	Zoró	-	4	-	-	0,31	-	
Brasil	Suruí	-	13	-	-	0,31	-	
Brasil	Karitiana	-	8	-	-	0,31	-	
Brasil	Xavante	-	5	-	-	0,31	-	
México	Chihuahua	Pimas	49	-	0,89	0,12	-	Gorostiza (15)
Mexico	Sinaloa	Mayos	55	-	0,95	0,12	-	
Mexico	Jalisco	Huicholes	36	-	0,96	0,12	-	
Mexico	LaHuasteca	Nahuas	192	-	0,98	0,12	-	
Mexico	Hidalgo	Otomíes	177	-	0,98	0,12	-	
Mexico	Hidalgo	Thepehuas	61	-	0,94	0,12	-	
Mexico	Quinta Roo	Mayas	58	-	0,95	0,12	-	
Chile	Mapuche	-	5	-	-	0,20	-	Tarazona <i>et al.</i> (7)
Paraguay	Ayoreo	-	5	-	-	0,11	-	Paroli <i>et al.</i> (14)
Paraguay	-	Wichi SV	24	0,75	-	0,11	-	
Paraguay	-	Lengua	17	0,56	-	0,14	-	

cada uno de estos índices son verdaderamente diferentes, y por tanto informativos para análisis de diversidad genética en poblaciones humanas.

Con base a la información reportada por Rondón *et al.* (6); Guauque *et al.* (10); Mesa *et al.* (11); Bluter *et al.* (12); y el grado de FIS calculado (Ver selección de información) se realizó un análisis local (interpoblacional) donde se establecieron cuatro ecorregiones para el territorio Colombiano así: 1) Andina: incluyó Antioquia, Caldas, Quindío, Risaralda, Tolima y Sevilla; 2) Pacífico: Cali, Tuluá, Florida, Palmira, Restrepo, Bahía Solano, Tumaco, Güapi, Buenaventura, Mulaló y el resto del valle; 3) Amazónica: Amazonas, Guaviare, Mitú, Putumayo; 4) Caribe: Córdoba, Bolívar y Guajira. Con esto se comprobó si existían diferencias significativas entre estas regiones en términos de sus índices de diversidad genética propuestos parcialmente por los autores mencionados.

Para todos estos análisis se comprobó previamente la homocedasticidad (homogeneidad de varianzas) de los datos, con la prueba de Cochran, Hartley y Bartlett. En todos los casos no se cumplió este supuesto, por tanto se aplicó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Para todas las pruebas se utilizó un nivel de significancia del 95%. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA 7 (Statsoft Inc. 1984-2004).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para el análisis de las diferentes tasas de diferenciación genética entre las poblaciones (F_{ST}), se obtuvo que entre los diferentes países reseñados, solo Brasil y México presentan diferencias significativas en cuantos a su F_{ST} ($H = 24.612$, $p = 0.0022$) para Brasil y ($H = 24.612$, $p = 0.0163$) para México. Por tanto, no existen diferencias significativas de este índice de diversidad genética, para Colombia ($H = 24.612$ $p = 0.18$); Ecuador ($H = 24.612$ $p = 0.28$); Perú, Argentina y Chile ($H = 24.612$ $p = 1.0$) y Paraguay ($H = 24.612$ $p = 0.157$).

Lo anterior puede ser explicado en base a todo el trasfondo transcultural y geográfico de los pueblos indígenas de México y Amazónicos, donde la homogeneidad genética de es alta, y por tanto hace que la diferencia de estas en relación con los otros países donde se han presentado procesos socioculturales diferentes sean significativamente diferentes. Así, la poca o nula integración que han tenido estas poblaciones ubicadas en dichos lugares con otras poblaciones de otros lugares además

de su resguardo en sus comunidades, ha provocado una conservación de su linaje, mostrando un alto grado de diferencia genética con el resto de la población comprada. Según a la literatura el ADNmt y cromosómico, sugieren que el origen geográfico de las poblaciones americanas es asiático, principalmente Mongol (figura 1), los cuales se dispersaron por América, teniendo sus primeros asentamiento en norte América y México (16-18).

Adicionalmente en diferentes estudios realizados, se distinguen cuatro haplogrupos característicos del ADNmt en las poblaciones amerindias, denominados A, B, C, y D; los cuales se encuentra en todo el continente americano, y cual es presentado como un apoyo a la colonización de América por nómadas asiáticos (figura 1) (17, 18).

Por otra parte, la composición indígena de la actual República Mexicana, es el resultado de un complejo proceso histórico, cultural y demográfico, se trata de un área sumamente diversa tanto en variabilidad climática como en recursos accesibles a las culturas que en ella se desarrollaron (19). Si bien, el medio contribuyó a la diversificación inicial de los primeros habitantes que comenzaron a especializarse en ciertas actividades económicas acordes a los recursos disponibles de su entorno, los pueblos se vieron integrados en un proceso civilizatorio único que adquirió características regionales (20); de acuerdo al estudio realizado por Gorostiza (15), en las poblaciones Mesoamérica asociadas a etnias indígenas, señala que Mesoamérica, donde se incluye y se hace énfasis especial en México, se caracteriza por cierta homogeneidad genética, donde se identifican únicamente cuatro haplotipos amerindios; además añade que las regiones culturales definidas para Mesoamérica determinaron las dinámicas poblacionales de los grupos indígenas, estructurando el sustrato genético de cada uno de ellos, aún detectable hoy en día, demostrando la importancia que los procesos históricos y culturales, unidos a los geográficos, han tenido en las interrelaciones poblacionales de evidenciar prácticamente una endogamia generalizada (20).

Gorostiza *et al.* (15) sostiene que la heterogeneidad de alelos modales, las frecuencias alélicas extremas (cerca de 1) y la reducida diversidad genética observada en los grupos étnicos mexicanos, parece ser consecuencia de diferentes factores que interactúan individualmente o en conjunto tales como: i) el menor tiempo de diversificación desde el poblamiento del nuevo mundo por

grupos ancestrales asiáticos; ii) mayor nivel de aislamiento geográfico; iii) efecto fundador; y iv) menor tamaño efectivo de población, propiciando deriva génica.

En la parte occidental de Suramérica, asociado a la región andina, las poblaciones presentan grandes tamaños eficaces y mayores niveles de flujo génico entre ellas, lo que implica una tendencia a la homogeneización de la reserva genética. Por el contrario, las poblaciones del este, que se establecieron en la región amazónica, la meseta central de Brasil y la región del Chaco, presentan tasas más altas de la deriva genética y menores niveles de flujo de genes, con una tendencia hacia la diferenciación genética resultante. Este modelo implica que las poblaciones amerindias del Sur deben ser considerados como dos grupos que evolucionan a diferentes velocidades (7) (figura 1). En la parte occidental de Suramérica, asociado a la región andina, las poblaciones presentan grandes tamaños eficaces y mayores niveles de flujo génico entre ellas, lo que implica una tendencia a la homogeneización de la reserva genética. Por el contrario, las poblaciones del este, que se establecieron en la región amazónica, la meseta central de Brasil y la región del Chaco, presentan tasas más altas de la deriva genética y menores niveles de flujo de genes, con una tendencia hacia la diferenciación genética resultante. Este modelo implica que las poblaciones amerindias

del Sur deben ser considerados como dos grupos que evolucionan a diferentes velocidades (7) (figura 1).

El alto grado de similitud genética entre las poblaciones andinas indica una fuerte correlación entre la variabilidad genética y la diversidad ambiental y cultural; dado que estas poblaciones que se establecieron en la región andina, en conjunto de montañas y valles que presentan una amplia distribución latitudinal y altitudinal. Desde un punto de vista ecológico, la zona Andina es homogénea, en el sentido de que, a una altitud dada, en sus desplazamientos latitudinales encuentran entornos similares. Esta zona geográfica se ha involucrado en un proceso único culturales durante los últimos 12.000 años, lo que ha dado lugar a una homogeneidad cultural y lingüística relativa en comparación con las poblaciones nativas del este de América del Sur, que se establecieron en la región amazónica, la meseta central de Brasil y el área del gran Chaco (21). Esta semejanza cultural entre poblaciones andinas podría haber favorecido intensivos intercambios genéticos entre ellos, incluso teniendo en cuenta que no están muy cerca geográficamente. Esto es relevante porque, en general, el medio ambiente de alta altitud se asocia con la diferenciación genética y el aislamiento (22).

En tanto que las otras poblaciones muestreadas presentan una gran variabilidad genética (Brasil $H = 24.612$, p



Figura 1. Flujo génico por las inmigraciones de las poblaciones humanas desde Europa y Asia hasta los países de Centro y Suramérica. Nótese México y Brasil que fueron colonizados por mongoles (antes de la conquista) y portugueses (en la conquista) respectivamente y el resto de países colonizados en su mayoría por españoles.

= 0.0022; $F_{ST} = 0.31$), la cual está sujeta a la constante migración e interacción con los diferentes pueblos americanos y no americanos, dado que la cultura ha tenido una gran extinción y resurgimiento con estas otras, haciendo que el acervo genético sea mayor donde su interacción o recombinación genética más evidente se dio durante la conquista con poblaciones provenientes de Portugal hecho que modificó fielmente su composición y estructura genética y que la hace diferente con los otros pueblos que fueron en su mayoría colonizados por pobladores españoles (figura 1). Según Bedoya (23) la historia de la mezcla varía entre las poblaciones hispanas dependiendo, entre otras cosas, del tamaño y número de olas migratorias a las regiones post-colonización; que de acuerdo a lo señalado por él, la influencia de hombres españoles durante los siglos 16 y 17, y su mezcla con las mujeres nativas marco la dinámica del flujo de genes. Además añade que las poblaciones americanas aún encuentran en un proceso de mezcla importante, lo que resulta en una densidad variable de los marcadores necesarios para el mapeo en poblaciones con diferentes dinámicas mestizaje.

Por otro lugar, el análisis entre los índices de heterogeneidad (H) para las poblaciones Colombianas, arrojado por las secuencias nucleares (SSR)- h y mitocondriales $Mtc-H$ demuestran que existen diferencias significativas entre los índices dependiendo de las secuencias nucleotídicas que se analicen ($H = 37.695$ $p = 0.000$); esto sugiere que los resultados de heterogeneidad que se empleen en los estudios de diversidad genética serán significativamente divergentes dependiendo de las secuencias de DNA que se empleen; así Rondón *et al.*, (6) encontraron a partir de las frecuencias alélicas de 12 sistemas microsatélites autosómicos, que la mayor diversidad genética estaba representada en las muestras de los afrodescendientes del Cauca y la menor en las muestras obtenidas de Nariño mediante los análisis de heterogeneidad nuclear; además de hallaron un alto mestizaje en las diferentes muestras obtenidas de etnias y poblaciones del occidente Colombiano. En tanto que para los haplotipos mitocondriales, la muestra poblacional de Versalles que reporta este autor presentó para el haplotipo B una frecuencia de (80%) mientras que 94% de la Pijao se distribuyó entre los haplotipos A, B y C. Así mismo, Guauque *et al.*, (10), utilizando 8 sistemas STR's autosómicos encontró la mayor diversidad genética en las poblaciones mestizas del Valle del Cauca y el Cauca mientras que Mesa (11), halló a partir de 9 marcadores microsatélites autosómicos para el cromosoma Y, y 4 sitios de restricción de ADN mitocondrial, que la

diferencia de la estructura de la población basados en ambos análisis son estadísticamente significativos.

Finalmente para el caso, donde se analizó las relaciones de diversidad genética entre las distintas ecorregiones en Colombia se encontró que la región amazónica es significativamente diferente a las demás ecorregiones evaluadas ($H = 16.854$ $p = 0.000$); Andina, Pacífico y Caribe ($H = 16.854$ $p = 1.0$); esto nos demuestra lo que podría ser la baja recombinación genética que han tenido las comunidades amazónicas que según los autores consultados corresponde a comunidades indígenas (6, 20, 21). Con esto, además del conocimiento e historia de Colombia que ha sido uno de los países latinoamericanos con mayores consecuencias socioculturales generadas por la llegada de los conquistadores españoles en 1492 al continente americano (24), suceso que dio lugar al encuentro de diversos grupos étnicos (y con esto diversos haplotipos): los amerindios, residentes en América; los caucásicos, provenientes de Europa; y africanos traídos como esclavos de la región occidental y central de este continente (Guinea, Senegal, El Congo, Sudán y Angola principalmente) (25) fue imprescindible para que existiera hoy día una gran diversidad genética entre las poblaciones actuales presentes en el país. En este contexto, y según nuestros resultados, es importante mencionar que las poblaciones asentadas en la ecorregión Amazónica, según Olaya (26) no se presentó significativo intercambio sociocultural con las culturas colonizadoras (nativos españoles y africanos principalmente) quizás porque en esos momentos existían grandes barreras geográficas como las cordilleras de los Andes que impedía a los colonizadores expandir su rango de distribución de conquista hasta la ecorregión amazónica; de hecho, gran parte de este territorio amazónico aún se encuentra fuertemente conservado tanto natural como culturalmente (27); de ahí que nuestros análisis comparativos demuestren que esta ecorregión sea significativamente diferente de las demás ecorregiones ($H = 16.854$ $p = 0.000$) con respecto a su diversidad genética; caso contrario ocurre en la zona norte, central y occidental del país, donde los eventos de intercambio sociocultural fueron más amplios; tanto así que produjeron mestizaje entre estas etnias (las pre-existentes y las colonizadoras), hecho que se prolonga desde la época de la Conquista y la Colonia (siglos XVI al XIX) hasta estos tiempos (siglo XXI). El caso de la ecorregión pacífica u occidental del país fue blanco de múltiples colonizaciones por esclavos africanos que se asentaron en estos territorios por el fácil acceso desde el océano pacífico a las costas colombianas (figura 2); del mismo modo en la región ecorregión caribe que

permitía por su ubicación geográfica estratégica que embarcaciones provenientes del norte y de Europa arribaran aquí para asentarse y expandirse hasta la región andina y conformar lo que hoy son las grandes ciudades colombianas, Medellín, Bogotá, Cartagena, entre otras (figura 2); todas estas reconocidas hoy día por su gran diversidad cultural y alto grado de poligamia (6). Esta última ecorregión, E. Andina, junto con las anteriores no se diferencian significativamente tal como se anotó con anterioridad ($H = 16.854$ $p = 1.0$).

que estas poblaciones indígenas que se encuentran resguardadas en la ecorregión Amazónica Colombiana tales como las Shuar, Tukano, Guayaveros, Waorani, Kichwa e Ingano, y que fueron producto de las revisiones de los autores consultados, son características por ser etnias con altos valores de endogamia; es decir que contraen matrimonio o unión marital solo entre sus integrantes o en algunos casos de algunas subtribu de la misma zona por lo que la recombinación o mezcla genética con otros haplotipos es nula en la mayoría de los casos (6, 24, 28).

Otro aspecto que debe ser precisado en este aparte es

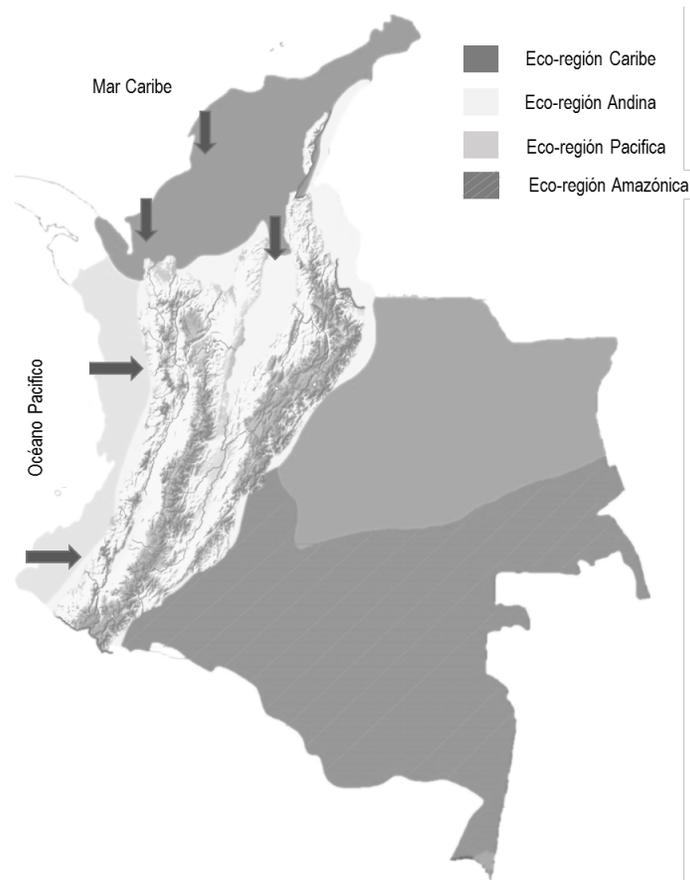


Figura 2. Ecorregiones propuestas para Colombia; flechas indican posibles rutas de colonización de los conquistadores españoles y esclavos africanos que se asentaron y distribuyeron hasta la Ecorregión Andina; nótese cordillera de los Andes como obstáculo físico para la dispersión y colonización de conquistadores hasta región Amazónica.

BIBLIOGRAFÍA

1. Katzmarzyk, P. y Leonard, W. Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends. *American Journal of Physical Anthropology*. 1998; 106: 483-503.
2. Schluter, Dolph. *The Ecology of adaptive radiation*. Oxford: Oxford University Press. 2000.
3. Pérez, I. Poblamiento humano, diferenciación ecológica y diversificación fenotípica en América. *Runa*. 2011; 32 (1): 83-104.
4. Jorde, L. Watkins, W. Bamshad, M. Dixon, M. Ricker, C. Seielstad, M. et al. The Distribution of Human Genetic Diversity: A Comparison of Mitochondrial, Autosomal, and Y-Chromosome Data. *Am. J. Hum. Genet.* 2000. 66: 979-988.
5. Keyeux G, Rodas C, Gelvez N, Carter D. Posible migration routes into South America deduced from mitochondrial DNA studies in Colombian Amerindian populations. *Hum Biol*. 2002; 74: 211-33.
6. Rondón, F. Osorio, J. Peña, A. rcés, H. Barreto, G. Diversidad genética en poblaciones humanas de dos regiones colombianas. *Colomb. Med.* 2008; 39 (2): 52-60.
7. Tarazona, E. Carvalho, D. Pettener, D. Luiselli, D. Franco De Stefano, D. Martínez, C., et al. Genetic Differentiation in South Amerindians Is Related to Environmental and Cultural Diversity: Evidence from the Y Chromosome. *Am. J. Hum. Genet.* 2001; 68:1485-1496.
8. Salzano, FM y Callegari-Jacques, SM. Indios de América del Sur. Un estudio de caso en la evolución. Clarendon Press, Oxford. 1988.
9. Goicoechea, A. Carnese, F. Caratini, A. Avena, S. Salaberry, M. Salzano, F. Demografía, la diversidad genética y las relaciones entre la población Argentina, indios Mapuche. *Genet. Mol. Biol.* 2000. 23: 3
10. Guauque, O., Fuentes, S., Cárdenas, H., Guillermo, B. Diversidad y estructura genética de tres poblaciones afrodescendientes del suroccidente colombiano a partir de 8 STR'S. *Acta Biológica Colombiana*. 2010, (15) 3: 47-59
11. Mesa, N., Mondragon, M., Soto, I., Parra, M., Duque C., Ortiz D., et al. Autosomal, mtDNA and Y-chromosome diversity in Amerinds: Pre- and Post-Columbian patterns of gene flow in south América. *Am J Hum Genet.* 2000; 67: 1277-1286
12. Butler, J., Schoske, R., Vallone, P., Redman, J., Kline, M. Allele Frequencies for 15 Autosomal STR Loci on U.S. Caucasian, African American, and Hispanic Populations. *J Forensic Sci.* 2003;48 (4):1-4
13. Geppert, M., Baeta, M., Núñez, C., Martínez, B., Zweynert, S., et al. Hierarchical Y-SNP assay to study the hidden diversity and phylogenetic relationship of native populations in South America. *Fores. Scie. Intern. Genet.* 2011. 5: 100-104.
14. Paroli, L., Phillips, E., Fondevila, M., Beltrán, L., Ortiz, T., Rondon, F., Barreto G., Lareu, M., Henao, J., Carracedo, A. Genetic variability of the SNP for ID 52-plex identification-SNP panel in Central West Colombia. *Forensic Science International*. 2009; 4 (1) 9:10.
15. Gorostiza, M. T., Rangel-Villalobos, J. F. Muñoz-Valle, A. González-Martín, A.. Magaña y L. A. Páez-Riberos. Relaciones genéticas y Patrones de Estructura entre Mestizos y Etnias Mexicanas Revelados por Marcadores el Cromosoma Y. *Estudios de Antropología Biológica*. 2009; 131-151.
16. Forster, P. Ice Ages and the mitochondrial DNA chronology of human dispersals: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2004; 359: 255-264.
17. Schurr, T. The peopling of the new world: perspectives from molecular anthropology. *Annual Review of Anthropology*. 2004; 33: 551-583.
18. Goebel, T., Waters, M., O'rourke, D. The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science*. 2008; 319: 1497-1502.
19. García, R. Etnografía prehispánica de la zona central de Veracruz. *Revista Mexicana de Estudios Antropológicos*. 1953; 13 (2-3): 157-162.
20. Valle, J., Hernández, JB. Huastecos de Veracruz. Colección Pueblos del México contemporáneo. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas (CoNaDePI). Programa de las Naciones Unidas para el desarrollo. México, 2000.
21. Sánchez, A. La Población de la América Colonial Española. En: Bethell L (ed.) *Historia de América Latina*. 1. América Latina Colonial: La América Precolombina y la Conquista. Editorial Crítica, Barcelona. 1992; 15-38.

22. Cavalli, L., Menozzi, P., Piazza, A. La historia y la geografía de los genes humanos. Princeton University Press, Princeton. 1994.
23. Bedoya, G., Montoya, J. Garcia, I. Soto, S. Bourgeois, I. Carvajal, D. Labuda, V. Álvarez, J. Ospina, P. W. HedricK y A. Ruiz. Admixture dynamics in Hispanics: a shift in the nuclear genetic ancestry of a South American population isolate, *Proceedings National Academy of Sciences USA*. 2006; 103 (19): 7234-7239.
24. Zapata, M. La más vieja raíz de la humanidad. En: *La rebelión de los genes. El mestizaje americano en la sociedad futura*; Altamir ediciones. 1997; 71-144.
25. Barbary, G., Urrea, E. Elementos que permiten acercarnos a la evolución histórica del grupo indígena Kwaiker. En: ABYA-YALA (eds). *Los Awa-Kwaiker, un grupo indígena de la selva pluvial del Pacífico nariñense y el nor-occidente ecuatoriano*. Quito:Editorial ABYA-YALA. 2004; 195-238.
26. Olaya, F. La investigación biológica de la paternidad. (Informe técnico). Centro de Estudios Jurídicos, Ministerio de Justicia. España. 1994.
27. Pantoja, D. Caracterización de la estructura genética de una población aislada de afrodescendientes del Valle del Cauca. [Trabajo de pregrado]. Cali: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad del Valle. 1996.
28. Sociedad Geográfica de Colombia SOGEOCOL. Consultado 05, 2013. En la Word web side: <http://www.sogeocol.com.co/>