

MUNIBE (Antropología y Arqueología)	Suplemento N.º6	237-242	SAN SEBASTIAN	1988	ISSN 0027 - 3414
-------------------------------------	-----------------	---------	---------------	------	------------------

Estudio comparativo de las frecuencias génicas correspondientes a una población pirenaica.

Comparative analysis of biochemical genetic data from a spanish pyrenean population.

P. MORAL *

PALABRAS CLAVE: Polimorfismos bioquímicos, Distancia genética, Poblaciones pirenaicas, Poblaciones vascas.

RESUMEN

Las frecuencias génicas obtenidas en el análisis de dieciséis polimorfismos bioquímicos (grupos sanguíneos ABO, Lewis, Rh, Kell, Duffy y P enzimas eritrocitarios 6-PGD, ADA, ACP 1 y ESD, y proteínas séricas TF, GC, PI, C3, C6 y BF) en una muestra representativa de la población autóctona del valle pirenaico del Pallars Sobirà (provincia de Lérida), han permitido realizar un estudio comparativo con diferentes grupos poblacionales de los Pirineos y del Mediterráneo noroccidental. Los valores de distancia genética se han calculado utilizando los coeficientes de NEI, PREVOSTI y CAVALLI-SFORZA & EDWARDS, mediante el programa BIOSYS. A partir de las matrices de distancia se han construido los dendrogramas correspondientes aplicando el algoritmo unweighted pairgroup method (UPGMA) y el procedimiento de WAGNER. Los resultados obtenidos parecen indicar que en la población actual del Pallars Sobirà no se detectan rasgos aparentes de semejanza con las poblaciones vascas interpretables en términos de parentesco biológico.

SUMMARY

Allele frequencies on sixteen polymorphic serological and biochemical loci, namely blood groups (ABO, Lewis, Rh, Kell, Duffy and P), red cell enzymes (6-PGD, ADA, ACP-1 and ESD) and serum proteins (Tf, Gc and Pi subtypes, and the C3, C6 and Bf factors of human complement), have been determined in an autochthonous population sample from the Pyrenean Valley of Pallars Sobirà in the Province of Lérida (Catalonia, Spain). These gene frequencies have allowed us to perform comparisons among different population sets: from the Pyrenees, Iberian Peninsula and neighbouring areas of the western Mediterranean Sea. Genetic distance measures have been calculated according to the coefficients of NEI, PREVOSTI and CAVALLI-SFORZA and EDWARDS, using the BIOSYS computer program. From the matrices of genetic distances the corresponding dendrograms have been constructed by the application of the unweighted pairgroup method algorithm (UPGMA) and the WAGNER procedure. The results obtained are in agreement with the geographic location of the studied pyrenean population.

1. INTRODUCCION

Los estudios que se vienen realizando desde hace tiempo sobre la distribución de diversos marcadores polimórficos en distintas poblaciones humanas han proporcionado una serie de datos de gran importancia para la descripción antropogenética de las mismas. En efecto, cuando se dispone de información sobre diferentes loci en un conjunto de poblaciones es posible intentar establecer y cuantificar las relaciones existentes entre ellas, como una medida del grado de afinidad o parentesco biológico que puedan presentar. Este tipo de análisis constituye una contribución de la antropología biológica que puede ser de utilidad para la reconstrucción de la historia de las poblaciones.

La población que nos ocupa es la del valle pirenaico del Pallars Sobirà (Provincia de Lleida, España), cuyas características geográficas y demográficas son similares a las descritas en otras zonas del Pirineo Catalán. El Pallars Sobirà es una comarca de 1.355 Km² situada en la cuenca alta del río Noguera Pallaresa cuyos numerosos afluentes forman un conjunto de pequeños subvalles transversales que contribuyen a la abrupta configuración del terreno. Desde mediados del siglo XIX la población pallaresa ha ido disminuyendo, habiendo quedado reducida, en poco más de un siglo, a la cuarta parte, con un total de 5.247 individuos censados en 1981 y una densidad de 3.87 hab/Km². Los estudios demográficos han puesto de manifiesto la importancia de los procesos migratorios en la determinación de la estructura de la población actual del Pallars Sobirà (Torrejón et al., 1984).

Dentro del programa de investigaciones del Departamento de Antropología de la Universidad de Barcelona sobre la población pallaresa, se ha reali-

* Universidad de Barcelona. Facultad de Biología. Departamento de Biología Animal. Sección de Antropología. Avda. Diagonal, 645. 08028 BARCELONA. ESPAÑA

zado un estudio de diversos marcadores hemáticos en una muestra de población autóctona, constituida por escolares de ascendencia pallaresa al menos en dos generaciones. Los polimorfismos analizados comprenden los grupos sanguíneos A₁A₂BO, LEWIS, KELL, P. y DUFFY; los enzimas eritrocitarios 6-fosfogluconatodeshidrogenasa (6-PGD; EC 1.1.1.44), adenosindeaminasa (ADA; EC 3.5.4.4), fosfatasa ácida eritrocitaria (ACP-1; EC 3.1.3.2) y esterasa D (EsD; EC 3.1.1.1); los subtipos proteicos de transferrina (Tf), componente grupal específico (Gc) y alfa₁-antitripsina (Sistema Pi), así como los factores del complemento humano C3, Bf y C6. Las frecuencias fenotípicas y génicas correspondientes a cada uno de estos sistemas se encuentran descritas en otros estudios (MORAL et al., 1986; MORENO et al., 1986; PANADERO et al., 1986).

A partir de estas frecuencias y con ocasión del II Congreso Mundial Vasco, en el presente trabajo se presenta un análisis comparativo entre la población del Pallars Sobirà y otros grupos pirenaicos y del País Vasco, con la intención de que los resultados obtenidos puedan aportar alguna posible luz sobre la problemática de la población Vasca.

2. PROBLEMATICA PLANTEADA

En relación al poblamiento actual de los Pirineos suele admitirse la existencia de un complejo racial formado básicamente por tres elementos: pirenaico-occidental, mediterráneo y alpino. De todos ellos, el más antiguo en esta zona geográfica parece ser el pirenaico-occidental que, en el pasado, habría estado notablemente extendido por toda la cordillera incluyendo, lógicamente, la comarca del Pallars Sobirà. En este sentido, la persistencia de numerosos topónimos de origen vasco en el Pallars Sobirà y algunas observaciones tipológicas (ALCOBE, 1945) realizadas en otros grupos del Pirineo Catalán, pueden interpretarse como rastros de la presencia pretérita de las poblaciones pirenaico-occidentales en otras zonas del Pirineo.

Por otro lado; desde el punto de vista histórico-lingüístico, la ausencia de restos y toponimia latina parecen indicar que la romanización no tuvo incidencia alguna en la comarca del Pallars. La primera introducción de lenguas latinas habría tenido lugar directamente con el catalán que supuso el desplazamiento del dialecto, probablemente de tipo «vascoide», presente hasta entonces en la comarca.

A la vista de estos datos, el problema que se plantea desde el campo de la Antropología Biológica es ver si las características genéticas de la población actual del Pallars Sobirà permiten establecer algún tipo de relación con las poblaciones vascas o si, por el contrario, la catalanización del Pallars supuso un cambio total en la población pallaresa no sólo lingüístico sino también antropogenético.

3. MATERIAL Y METODOS

Como es habitual en este tipo de trabajos, el material está condicionado por la cantidad de datos disponibles en la literatura y es el resultado de un compromiso que intenta conservar el mayor número posible tanto de poblaciones como de loci en función de los cuales se desea llevar a cabo la comparación. En el presente estudio se han comparado en primer lugar seis poblaciones pirenaicas: la del Pallars Sobirà, dos series vascas de ambos lados de la cordillera y tres grupos de la vertiente septentrional en representación de las distintas zonas de esta área geográfica. Los datos correspondientes a estos tres últimos grupos no siempre proceden de una misma población, habiéndose agrupado en estos casos los de localidades vecinas, del siguiente modo: Pirineos Franceses Occidentales (Béarn y Ouzom), Pirineos Franceses Centrales (Bigorre y Barèges) y Pirineos Franceses Orientales (Capcir) (Figura 1).

En segundo lugar, a fin de considerar las interrelaciones de los grupos pirenaicos dentro de un contexto poblacional más amplio, se han incluido en las comparaciones otras series de Francia (Francia Norte y Francia Sur) y de la Península Ibérica (Barcelona, Gerona, Menorca y Galicia).

Los caracteres empleados en función de las poblaciones elegidas son: cuatro sistemas de grupos sanguíneos (ABO, 3 alelos; Rh, 8 alelos; Kell y P, con 2 alelos cada uno), dos polimorfismos de enzimas eritrocitarias (6-PGD, 2 alelos y ACP-1, 3 alelos) y un marcador proteico (Gc, 4 alelos).

Las referencias bibliográficas pueden encontrarse en CONSTANS et al., 1985; MORAL, 1986; MORAL et al., 1986; MORALET et al., 1987; MORENO et al., 1986, MOURANT et al., 1976, e ITURRIOZ, 1984.

A partir de las frecuencias de los 24 alelos correspondientes a los loci mencionados, se han calculado las distancias genéticas utilizando los índices «unbiased genetic distance» de NEI (1978), el de PREVOSTI (1974) y el «arc distance» de CAVALLISFORZA & EDWARDS (1967).

Las matrices de distancia han sido sometidas a un análisis de jerarquías indexadas mediante la aplicación del algoritmo UPGMA (Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic Averaging) que permite la construcción de dendrogramas. Asimismo, según el procedimiento de WAGNER descrito por FARRIS (1972) se han obtenido diagramas de clasificación poblacional en función de las diferencias expresadas en las matrices de distancias genéticas. En estos diagramas las longitudes relativas de las ramas existentes entre dos poblaciones puede considerarse como una indicación del grado de diferenciación existente entre las mismas. Todos los cálculos se han efectuado mediante el programa BIOSYS (SWOFFORD & SELANDER, 1981).

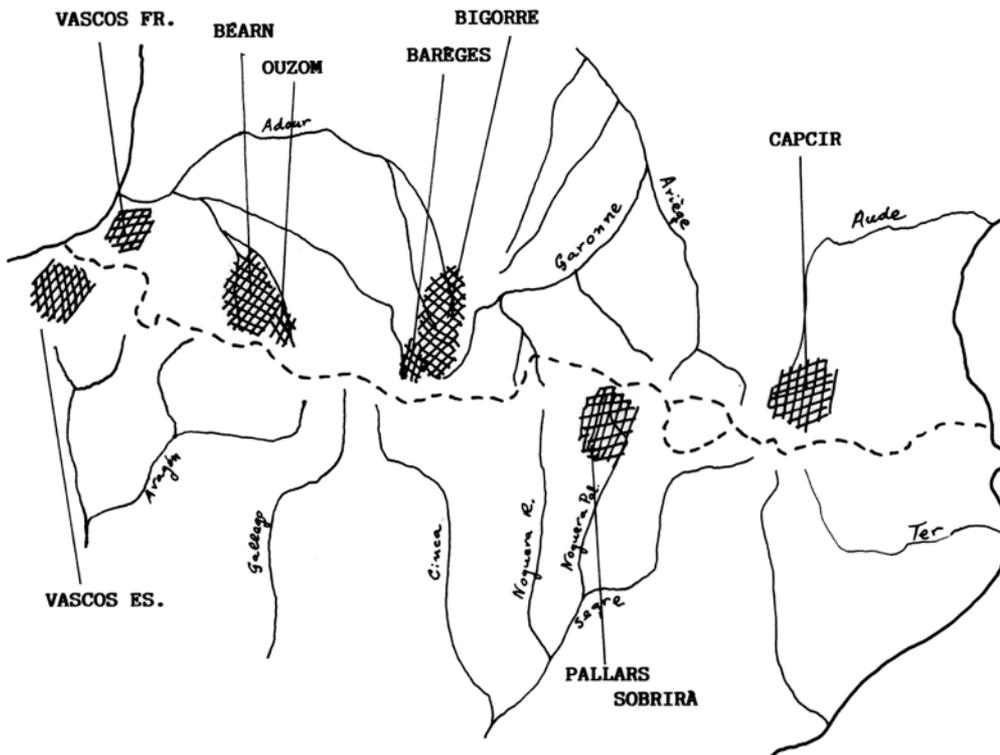


Figura 1. Localización geográfica de las poblaciones pirenaicas.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

Los valores de distancia genética obtenidos muestran unos márgenes de variación de 0.000 - 0.017, 0.018 - 0.091 y 0.038 - 0.102, según los coeficientes de NEI, PREVOSTI y CAVALLI-SFORZA & EDWARDS, respectivamente. Las distancias estimadas por el índice de NEI son excesivamente bajas y presumiblemente sus errores podrían ser del mismo orden de magnitud que dichos valores, por lo que su sensibilidad en este caso no sería muy apropiada. Con respecto a las otras dos medidas de distancia utilizadas, las clasificaciones obtenidas a partir de las distancias de CAVALLI-SFORZA & EDWARDS en los dos tipos de análisis realizados (uno con seis poblaciones y otro con doce) muestran una mayor coherencia entre sí, que la que se aprecia entre las construidas a partir de los valores del índice de PREVOSTI. Además, los coeficientes de correlación cofenética para todas las clasificaciones efectuadas resultan, en conjunto, superiores en el caso de las distancias de CAVALLI-SFORZA & EDWARDS. Por estos motivos, la discusión se centrará atendiendo a los resultados del coeficiente «arco distancia» de estos últimos autores.

En relación a los dendrogramas y diagramas de WAGNER construidos a partir de las distancias arco, los coeficientes de correlación cofenética (r_c) (FIG. 2 y 3) indican un buen ajuste entre las representaciones poblacionales y las relaciones de distancia originales, si bien también cabe señalar que los valores de dichos coeficientes para los diagramas de WAGNER son siempre más elevados que los correspondientes a los dendrogramas.

Comparación con otras poblaciones pirenaicas.

En la Tabla I se presenta la matriz de distancias genéticas entre las seis poblaciones pirenaicas consideradas. La distancia mínima corresponde a la comparación entre dos grupos geográficamente muy próximos (Vascos franceses y Pirineos franceses occidentales), mientras que la mayor diferencia se aprecia entre los Vascos españoles y los Pirineos orientales.

Las relaciones de distancia se hallan expresadas de una manera gráfica en las figuras 2A y 2B. El dendrograma de la figura 2A muestra dos grupos bien diferenciados de acuerdo con la situación geográfica de las poblaciones comparadas. En efecto, por un lado quedan agrupadas las series de la mitad oriental de los Pirineos, mientras que en el otro «cluster» se integran las tres poblaciones atlánticas (Vascos Fr., Vascos Esp. y Pirineos occidentales). El Pallars Sobirà, junto con la serie de los Pirineos orientales, no presenta ninguna semejanza con las poblaciones vascas.

En el diagrama correspondiente, obtenido según el procedimiento de WAGNER (Figura 2B) se mantiene la misma topografía poblacional que en el dendrograma anterior, poniendo de manifiesto que la mayor diferenciación se presenta entre los dos grupos vascos por un lado, y las poblaciones del Pallars Sobirà y de los Pirineos orientales, por el otro. La serie de los Pirineos Centrales ocupa una posición intermedia pero mostrando mayor diferenciación con las poblaciones atlánticas.

Comparación con otras poblaciones de suroeste europeo. La inclusión de otras poblaciones del SO

Tabla I. Distancias genéticas entre seis poblaciones pirenaicas basadas en los datos de siete marcadores hemáticos (ABO, Rh, KELL, P, 6-PGD, ACP-1 y Gc)

Distancias según el índice de Cavalli-Sforza & Edwards (1967)			1	2	3	4	5	6
POBLACIONES								
1	Pallars	Sobirà	----					
2	Vascos	España	0.071	----				
3	Vascos	Francia	0.083	0.065	----			
4	Pirineos	Fr. Orient.	0.059	0.085	0.082	----		
5	Pirineos	Fr. Centr.	0.072	0.075	0.069	0.063	----	
6	Pirineos	Fr. Occid.	0.070	0.060	0.053	0.068	0.059	----

Para el cálculo se han utilizado las frecuencias de los alelos siguientes: A, B, O; CDE (R^z), CDe (R^1), cDE (R^2), cDe (R^0), CdE (r^y), Cde (r'), cdE (r''), cde (r), K, k; P_1 , P_2 ; PGD^A, PGD^C; ACP^A, ACP^B, ACP^C; Gc^{1F}, Gc^{1S}, Gc² y Gc^{1C1}.

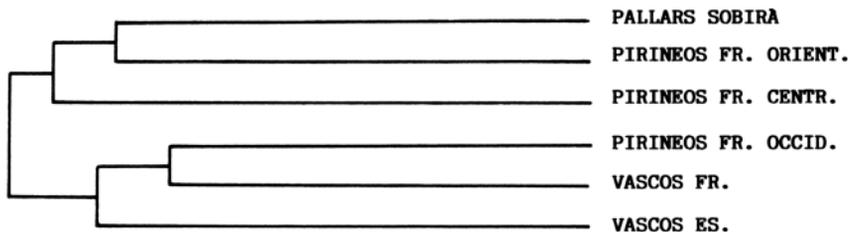


Figura 2A. Dendrograma mediante la aplicación del algoritmo UPGMA, ($R_c=0.705$).

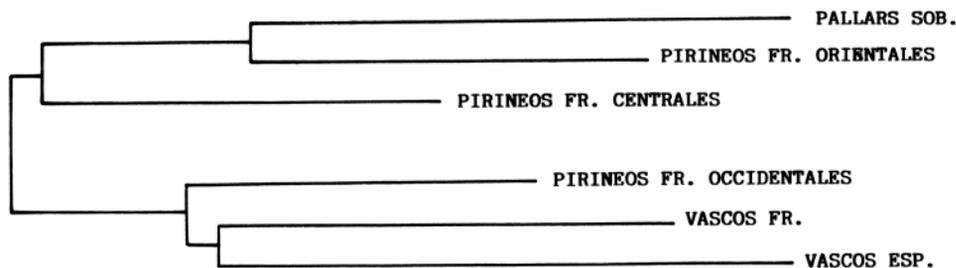
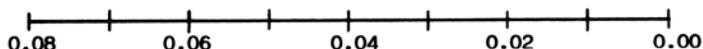
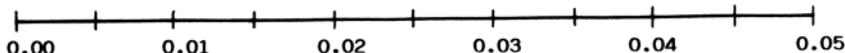


Figura 2B. Diagrama según el procedimiento de Wagner ($R_c=0,840$ long. tot.=0,199)



de Europa en el estudio comparativo permite estudiar la variación de las poblaciones pirenaicas antes consideradas dentro de la variabilidad observada en otros grupos de Francia y de la Península Ibérica.

La matriz de distancias genéricas se muestra en la tabla II. En este caso, la distancia mínima se presenta entre Barcelona y Gerona, y la diferencia más

acusada corresponde a la comparación entre Francia Norte y Vascos Franceses.

Las figuras 3A y 3B expresan gráficamente las relaciones interpopulacionales. En el dendrograma de la figura 3A quedan bien diferenciados, por un lado, los grupos de la mitad occidental de los Pirineos, y por otro, las restantes poblaciones. Si se compara

Tabla II. Distancias entre 12 poblaciones del SW de Europa basadas en los datos de siete marcadores hemáticos (ABO, Rh, KELL, P, 6-PGD, ACP-1 y Gc)
Distancias según el índice "arc distance" de Cavalli-Sforza y Edwards (1967)

POBLACIONES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 Pallars Sobirà												
2 Vascos Esp.	0.071											
3 Vascos Fr.	0.083	0.065										
4 Pir. Fr. Ori.	0.059	0.085	0.082									
5 Pir. Fr. Cen.	0.072	0.075	0.069	0.063								
6 Pir. Fr. Occ.	0.070	0.060	0.053	0.068	0.059							
7 Barcelona	0.045	0.064	0.089	0.070	0.066	0.075						
8 Gema	0.048	0.077	0.097	0.057	0.081	0.082	0.038					
9 Menorca	0.056	0.063	0.072	0.061	0.062	0.060	0.055	0.062				
10 Galicia	0.070	0.078	0.097	0.072	0.081	0.088	0.057	0.061	0.062			
11 Francia N.	0.064	0.082	0.102	0.063	0.067	0.084	0.044	0.050	0.057	0.048		
12 Francia S.	0.041	0.069	0.091	0.056	0.073	0.078	0.043	0.046	0.050	0.053	0.052	

Para el cálculo se han utilizado las frecuencias de los alelos siguientes: A, B, O; CDE (Rz) CDe (R¹), cDe (R²), cDe (R⁰), CdE (r^y), Cde (r¹), cdE (r¹¹), cde (r): K, k; P₁, P₂; PGD^A, PGD^C; ACP₁^A, ACP₁^B, ACP₁^C; Gc^{1F}, Gc^{1S}, Gc², y Gc^{1C1}.

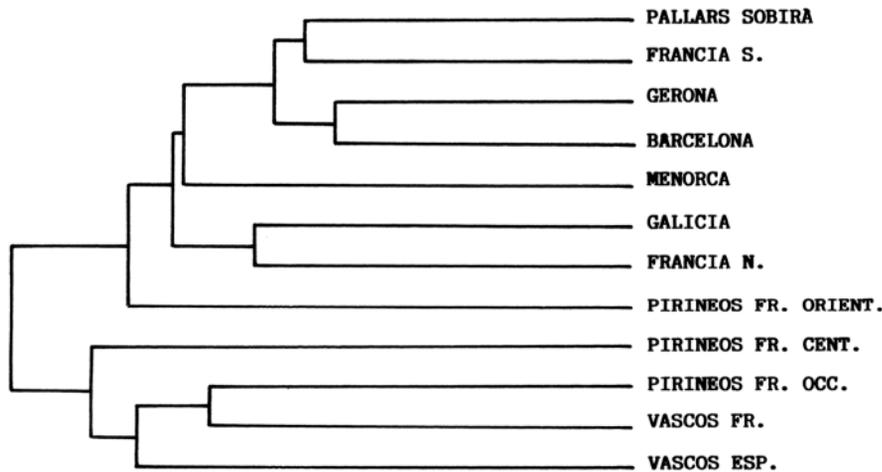


Figura 3A. Dendrograma mediante la aplicación del algoritmo UPGMA (rc=0,811)

este dendrograma con el del apartado anterior (figura 2A), se comprueba que toda la variabilidad de las poblaciones francesas y de la Península Ibérica queda incluida dentro de la correspondiente a los grupos pirenaicos, quedando situadas aquellas poblaciones concretamente entre el Pallars Sobirà y los Pirineos orientales.

Las poblaciones catalanas y la de Francia Sur constituyen el grupo de mayor homogeneidad, siendo Menorca la que queda ligeramente más diferenciada. El Pallars Sobirà se encuentra dentro de este núcleo de mayor homogeneidad, claramente sepa-

rado de las poblaciones vascas y de las restantes poblaciones pirenaicas.

El diagrama de WAGNER (figura 3B) muestra una clasificación similar a la del dendrograma, reflejando la gran afinidad genética entre el Pallars Sobirà y otros grupos catalanes y la serie de Francia Sur, los cuales, a su vez, forman el núcleo poblacional con menor variabilidad. Con respecto a este núcleo quedan diferenciadas las poblaciones de Galicia, Francia Norte y las de la mitad septentrional de los Pirineos, presentando la máxima separación las dos series vascas.

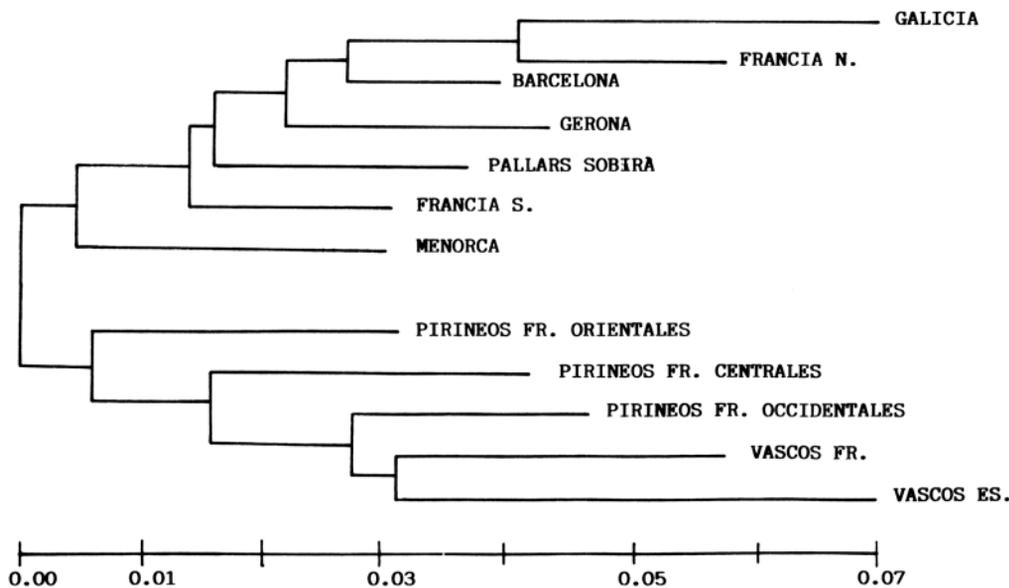


Figura 3B. Diagrama según el procedimiento de Wagner ($R_c = 0,828$; $longtot. = 0,256$).

La menor variabilidad de las poblaciones francesas y de la Península Ibérica frente a los grupos pirenaicos estaría de acuerdo con los intercambios poblacionales que han existido desde antiguo y que no han permitido establecer claras discontinuidades biológicas entre aquellas poblaciones. En cambio, en las poblaciones pirenaicas los efectos de los procesos de diferenciación podrían haberse mantenido gracias al relativo aislamiento geográfico que ha podido existir en algunas zonas de la cordillera. Este, sin embargo, no sería el caso del Pallars Sobirà cuya semejanza genética con las poblaciones catalanas es evidente.

Así pues, los resultados obtenidos a partir de los siete marcadores genéticos considerados, permiten concluir que en la población actual del Pallars Sobirà no se encuentran rasgos aparentes de semejanza con las poblaciones vascas interpretables en términos de parentesco biológico. Por tanto, si se admite la presencia de poblaciones pirenaico-occidentales en tiempos pretéritos a lo largo de todo el Pirineo, los datos biológicos del presente estudio apoyarían la idea de que la catalanización del Pallars supuso el desplazamiento al parecer completo del elemento vasco en dicha comarca.

BIBLIOGRAFIA

ALCOBE, S.

1945. Antropología de la población actual de las comarcas pirenaicas. *Pirineos* 1: 97-116. Zaragoza.

CAVALLI-SFORZA, L.L.; EDWARDS, A.W.F.

1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution* 21: 550-570.

CONSTANS, J.; HAZOUT, S.; GARRUTO, R.M.; GAJDUSEK, D.C.; SPEES, E.K.

1985. Population distribution of the human vitamin D binding protein: anthropological considerations. *Am. J. phys. Anthropol.* 68: 107-122.

FARRIS, J.S.

1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Am. Nat.* 106: 645-668.

ITURRIOZ, R.

1984. Poliformismo eritrocitarios de la población autóctona vizcaína y población mixta. *Munibe* 36: 105-117.

MORAL, P.

1986. *Estudio antropogenético de diversos polimorfismos hematológicos en la isla de Menorca*. Tesis Doctoral. Univ. Barcelona.

MORAL, P.; PANADERO, A.M.; MORENO, P.

1986. Enzimas eritrocitarios (6-PGD, ADA, ACP-1 y ESD) y subtipos de Tf, Gc y Pi en el valle pirenaico del Pallars Sobirà. *Trabaj. Antrop.* 20: 351-372.

MORAL, P.; TURBON, D.; MORENO, P.

1987. Transferrin (Tf) and group-specific component (Gc) subtypes in Galicia (NW Spain). *International Journal of Anthropology*. (en prensa).

MORENO, P.; MORAL, P.; PANADERO, A.M.

1986. Los sistemas de grupos sanguíneos ABO, Lewis, Rh, Kell, Duffy y P en el Pallars Sobirà. *Trabaj. Antrop.* 20: 333-350.

MOURANT, A.E.; KOPEC, A.C.; DOMANIEWSKA-SOBCZAK, K.

1976. *The distribution of human blood groups and other polymorphisms*. Oxford University Press.

NEI, M.

1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.

PANADERO, A.M.; MORENO, P.; MORAL, P.

1986. Variantes genéticas de los componentes C3, C6 y Bf del sistema complemento en el Pallars Sobirà. *Trabaj. Antrop.* 20:373-389.

PREVOSTI, A.

1974. *La distancia genética entre poblaciones*. *Miscelánea Alcobé*. Univ. Barcelona.

SWOFFORD, D.L.; CELANDER, R.B.

1981. BIOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* 72: 281-283.

TORREJON, J.; MORAL, P.; PANADERO, A.M.

1984. *Antropología de Pallars Sobirà II. Structure of the population*. 4th Cong. Europ. Anthropol. Ass. Firenze. Italia.