



Interciencia

ISSN: 0378-1844

interciencia@ivic.ve

Asociación Interciencia

Venezuela

Rodríguez Larralde, Álvaro; Castro de Guerra, Dinorah; González Coira, Mercedes; Morales, Jorge
Frecuencia génica y porcentaje de mezcla en diferentes áreas geográficas de Venezuela, de acuerdo
a los grupos RH y ABO

Interciencia, vol. 26, núm. 1, enero, 2001, pp. 8-12

Asociación Interciencia

Caracas, Venezuela

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33905202>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

FRECUENCIA GÉNICA Y PORCENTAJE DE MEZCLA EN DIFERENTES ÁREAS GEOGRÁFICAS DE VENEZUELA, DE ACUERDO A LOS GRUPOS RH Y ABO

ÁLVARO RODRÍGUEZ-LARRALDE, DINORAH CASTRO DE GUERRA, MERCEDES GONZÁLEZ-COIRA Y JORGE MORALES

La población actual de Venezuela es el producto de una población amerindia original la cual ha recibido genes europeos y africanos en distinta proporción, de acuerdo al área geográfica que se considere, por aproximadamente 20 generaciones. Por otra parte, el estudio de los apellidos en Venezuela ha revelado la existencia de diferencias regionales en cuanto a su distribución (Rodríguez-Larralde y Casique, 1993; Rodríguez-Larralde *et al.*, 1993; Rodríguez-Larralde y Barrai, 1997; 1998). Recientemente (Rodríguez-Larralde *et al.*, 2000), con la información sobre 3.905.487 individuos, extraída del registro electoral actualizado en 1991, se calcularon las distancias euclidianas y se elaboró un dendrograma que representa gráficamente la relación existente entre los 22 estados del país y el Distrito Federal en cuanto a apellidos se refiere. En él se pueden identificar cuatro agrupaciones principales de entidades federales: una formada por 10 estados centrales y centro occidentales; otra formada por dos estados nor occidentales; otra formada por cuatro estados andinos situados en la zona sur occidental de Venezuela; y finalmente, el grupo constituido por seis estados orientales.

Las diferencias regionales en la distribución de los apellidos podrían estar asociadas a diferencias genéticas, por contribución diferencial de distintos grupos humanos a la composición de nuestra población; sin embargo, no existen estudios dirigidos a cuantificar el aporte de cada uno de esos grupos en la población general y las diferencias regionales que puedan existir al respecto. Los estudios existentes han sido realizados en poblaciones pequeñas, semi-aisladas y con poca mezcla (Arends, 1961; 1971a y b; Arends *et al.*, 1978; 1982; 1990; Bortolini *et al.*, 1992; 1995; Castro de Guerra, 1993; Castro de Guerra *et al.*, 1993; Castro de Guerra *et al.*, 1996; Zambrano, 1999), y en poblaciones autóctonas (Díaz Ungría, 1966; Díaz Ungría y Castillo, 1971; Gershowitz *et al.*, 1970; Layrisse y Wilbert, 1999). Recientemente se han hecho estudios en poblaciones híbridas pero con una distribución geográfica limitada (Makhatadze *et al.*, 1997; Pineda Bernal *et al.*, 2000)

La información disponible en los bancos de sangre relacionada con frecuencias génicas del grupo sanguíneo ABO (locus ubicado en la banda 9q34) y del Rhesus (locus en la región 1p36.2-p34) nos motivó a obtener una

primera aproximación de la composición racial de Venezuela en base a estos dos sistemas, siendo éste el primer intento de cuantificar el aporte génico diferencial en diversas regiones del país.

Material y Métodos

Se estimó la frecuencia génica de los alelos A, B y O, para el sistema ABO, y la presencia (D) o ausencia (d) del antígeno D para el Rh, en base a los resultados fenotípicos obtenidos de 13.313 donantes de sangre sanos, nacidos en Venezuela, mayores de 18 años. De ellos, 11.612 son provenientes del Banco de Sangre de la Planta Productora de Derivados Sanguíneos, QUIMBIOTEC, correspondientes a los años 1994, 1995 y 1996, y 1.701 son provenientes del Banco de Sangre del Hospital Universitario de la Universidad de Los Andes, recogidos durante el año 1997. Para estimar estas frecuencias se utilizó el método de máxima verosimilitud del programa GENIOC, escrito en la Fundación Instituto Oswaldo Cruz, Brasil, basado en la metodología descrita por Reed y Schull (1968).

Se definieron diferentes regiones geográficas en Venezuela, ba-

PALABRAS CLAVES / Mezcla / Hibridación / Genética / Africano / Español / Amerindio /

Recibido: 23/11/2000. Modificado: 12/12/2000. Aceptado: 19/12/2000.

Álvaro Rodríguez-Larralde. Ing. Agrónomo, Universidad Central de Venezuela (UCV). Ph.D. en Bioestadística, Escuela de Salud Pública, Universidad de Texas (USA). Investigador, Laboratorio de Genética Humana, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Dirección: Laboratorio de Genética Humana (IVIC). Apartado Postal 21827, Caracas 1020-A, Venezuela. e-mail: arodrigu@ivic.ve

Dinorah Castro de Guerra. Antropólogo (UCV). M.Sc. en Genética Humana (IVIC). Ph.Sc. en Genética Humana (IVIC). Investigador, Laboratorio de Genética Humana (IVIC). e-mail: dcastro@ivic.ve

Mercedes González Coira. Biólogo (UCV). M.Sc. en Genética Humana (IVIC). Jefe Unidad de Genética Médica, Facultad de Medicina, Universidad de los Andes, Venezuela. e-mail: mercedes@ing.ula.ve

Jorge Morales. TSU en Informática.

sándonos en los grupos obtenidos previamente con el dendrograma elaborado con la frecuencia de apellidos (Rodríguez-Larralde *et al.*, 2000): 1) la región central (RC), que comprende los estados Aragua, Carabobo, Guárico, Miranda y el Distrito Federal; 2) la centro-occidental (RCO), con los estados Lara, Portuguesa y Yaracuy; 3) la nor-occidental (RNO) con los estados Zulia y Falcón; 4) la oriental (RO), incluyendo a Anzoátegui, Bolívar, Monagas, Sucre y Nueva Esparta; 5) y la región de Los Andes (RLA), con los estados Táchira, Mérida, Trujillo y Barinas (Figura 1). Los donantes se asignaron a cada región de acuerdo al lugar de nacimiento reportado en su historia médica. No hubo donantes nacidos en los estados Amazonas, Apure, Cojedes y Delta Amacuro. Las frecuencias para toda Venezuela se obtuvieron ponderando las frecuencias obtenidas para cada región, por el tamaño poblacional correspondiente, obtenido del censo de 1991 (OCEI, 1991).

Los porcentajes de mezcla por región y para todo el país, se estimaron con el programa ADMIX, el cual utiliza el método de identidad génica descrito por Chakraborty (1985). Como frecuencias génicas parentales de nuestra población se consideraron las de los grupos español, africano y amerindio. Las frecuencias génicas correspondientes aparecen en la Tabla I, y se obtuvieron utilizando los siguientes criterios: a) Como español se utilizó la frecuencia ponderada por tamaño muestral, de las provincias españolas Andalucía, Aragón, Castilla, Cataluña (Castellano Arroyo y Martínez Jarreta, 1991) e Islas Canarias (Pinto *et al.*, 1996). b) Como africano se utilizó la ponderada de Ghana, Nigeria, Senegal y Costa de Marfil (Mourant *et al.*, 1976), países de África occidental, de donde se supone que proviene el mayor contingente de esclavos africanos traídos a América (Acosta Signes, 1955; Bowman and Murray, 1990). c) Para los amerindios se usaron las frecuencias ponderadas de los grupos venezolanos Panare, Maquiritare y Pemón (Mourant *et al.*, 1976).

Las distancias genéticas entre las cinco regiones se estimaron con la metodología de Nei y colaboradores (1983), y el dendrograma correspondiente se elaboró por el método UPGMA (Sneath y Sokal, 1973).

Resultados y Discusión

Las frecuencias génicas de grupos sanguíneos estimadas a partir de muestras provenientes de bancos de sangre pueden estar sesgadas, ya que en éstos frecuentemente se busca un grupo



Figura 1. Regiones geográficas en que fue dividida Venezuela: región central (RC), región centro-occidental (RCO), región nor-occidental (RNO), región oriental (RO) y región Los Andes (RLA).

TABLA I
FRECUENCIAS GÉNICAS UTILIZADAS PARA LOS TRES GRUPOS PARENTALES: ESPAÑOL, AFRICANO Y AMERINDIO.

| | A | B | O | D | d |
|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Español | 0,271 | 0,066 | 0,663 | 0,621 | 0,379 |
| Africano | 0,164 | 0,176 | 0,660 | 0,772 | 0,228 |
| Amerindio | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 1,000 | 0,000 |

sanguíneo específico para resolver un problema determinado de transfusión. Este no es nuestro caso, ya que el interés de QUIMBIOTEC es la producción de albúmina y gamaglobulina, y para ello se acepta todo tipo de sangre. En el caso del Banco de Sangre del Hospital de la Universidad de Los Andes, sólo se recogía información los días en que se asegu-

raba que no había selección a favor de un grupo sanguíneo determinado.

Las frecuencias de los alelos A, B, O, D y d, y sus errores típicos, para los 13.313 donantes nacidos en Venezuela, clasificados de acuerdo a las distintas regiones geográficas definidas anteriormente, y la ponderada para todo el país, se muestran en la Tabla II. Se

TABLA II
FRECUENCIAS GÉNICAS (\pm ERROR TÍPICO $\times 10^4$) DE LOS GRUPOS SANGUÍNEOS ABO Y RH EN VENEZUELA (VZLA) Y EN LAS REGIONES GEOGRÁFICAS CENTRAL (RC), CENTRO-OCCIDENTAL (RCO), NOR-OCCIDENTAL (RNO), ORIENTAL (RO) Y LOS ANDES (RLA).

| Alelos | RC | RCO | RNO | RO | RLA | VZLA |
|--------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|-------|
| A | 0,186 \pm 33 | 0,161 \pm 85 | 0,175 \pm 90 | 0,181 \pm 86 | 0,165 \pm 57 | 0,178 |
| B | 0,070 \pm 21 | 0,060 \pm 53 | 0,060 \pm 54 | 0,060 \pm 51 | 0,048 \pm 32 | 0,062 |
| O | 0,744 \pm 37 | 0,779 \pm 94 | 0,765 \pm 98 | 0,759 \pm 94 | 0,787 \pm 63 | 0,760 |
| D | 0,732 \pm 54 | 0,749 \pm 150 | 0,765 \pm 154 | 0,798 \pm 146 | 0,692 \pm 99 | 0,747 |
| d | 0,268 | 0,251 | 0,235 | 0,202 | 0,308 | 0,253 |
| N* | 7842 | 1035 | 997 | 1123 | 2316 | 13313 |

*N = tamaño muestral.

TABLA III
PORCENTAJES DE MEZCLA (\pm ERROR TÍPICO X 10⁴) EN VENEZUELA (VZLA) Y EN LAS REGIONES GEOGRÁFICAS CENTRAL (RC), CENTRO-OCCIDENTAL (RCO), NOR-OCCIDENTAL (RNO), ORIENTAL (RO) Y LOS ANDES (RLA).

| | RC | RCO | RNO | RO | RLA | VZLA |
|-----------|----------------|----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|
| Africano | 0,161 \pm 22 | 0,086 \pm 72 | 0,152 \pm 26 | 0,247 \pm 141 | 0,000 | 0,126 \pm 12 |
| Español | 0,604 \pm 18 | 0,591 \pm 58 | 0,536 \pm 21 | 0,423 \pm 113 | 0,726 \pm 43 | 0,588 \pm 9 |
| Amerindio | 0,235 \pm 5 | 0,323 \pm 15 | 0,312 \pm 5 | 0,330 \pm 28 | 0,274 \pm 43 | 0,285 \pm 2 |

encontró que las frecuencias absolutas de los alelos A, B y O entre las cinco regiones presentan diferencias altamente significativas ($p < 0,0005$). Al excluir la región centro-occidental y la región andina, donde el alelo A muestra las frecuencias más bajas, y el O, las más altas, el ji cuadrado deja de ser significativo. Al comparar la heterogeneidad entre las regiones centro-occidental y andina, para este mismo sistema, la diferencia tampoco es significativa.

Para el sistema Rh, encontramos que las cinco regiones son heterogéneas al comparar las frecuencias absolutas de los dos alelos ($p < 0,0005$). En este caso las únicas regiones no heterogéneas son la central y la andina, observándose la frecuencia más elevada del alelo D en la región oriental, y la más baja del mismo alelo, en la región andina.

Estas diferencias regionales en las frecuencias alélicas de ambos loci podrían ser producto de aportes génicos diferenciales de los distintos grupos étnicos que han contribuido a la población venezolana. La Tabla III muestra los porcentajes de mezcla estimados con el programa ADMIX, para Venezuela y cada una de las regiones. Se observa que en la población venezolana el aporte génico predominante es el de origen español (58,8%), seguido del amerindio (28,5%) y por último del africano (12,6%); esta tendencia también se observa en cada una de las regiones, a excepción de la región andina donde no se encontró el aporte africano.

Los resultados obtenidos nos reflejan el intenso proceso de mestizaje ocurrido en Venezuela que parece haber implicado la sustitución parcial del cúmulo génico aborigen por el español, a diferencia de otros países como México, los de Centro América y los andinos, donde éste se conservó en mayor proporción (Sans, 2000). En este sentido se reporta que el proceso de conquista y colonización de Venezuela fue violento, y en poco tiempo diezmó en forma apreciable la población aborigen (Siso, 1986), lo

que trajo como consecuencia la necesidad de habitar el territorio recién conquistado con políticas de inmigración y poblamiento por parte de la colonia española. Los nuevos pobladores se distribuyeron prácticamente por todo el territorio venezolano, contándose de esa manera numerosas ciudades fundadas por españoles desde épocas tempranas de la colonización (Cunill Grau, 1987).

La mezcla del español con el indígena comenzó desde que desembarcaron los conquistadores en Tierra Firme y luego, con el ingreso al país de grandes contingentes de población de origen africano, se introdujo un componente génico nuevo y se incrementó el proceso de mestizaje ya iniciado... "Al lado de las familias formadas por la *unión concubinaria* o unión de hecho, justificada por la necesidad sexual y por el género de vida que se llevaba, nacían, en mucha mayor proporción, los mestizos (*mezcla de español e indio*) y mulatos (*mezcla de español y negro*), frutos ilegales de las formas poligámicas, con cuyo contingente la población crecía, sobre todo la urbana». (Siso, 1986) (el destacado en cursiva es aclaratoria agregada por nosotros).

A pesar del aporte predominantemente español en todas las regiones estudiadas se observa cierta heterogeneidad en el resultado del proceso de mezcla, que también fue mostrada por las frecuencias génicas. Al comparar los porcentajes de mezcla entre las diferentes regiones, resultaron ser significativamente diferentes, a excepción de las regiones central y centro-occidental para el aporte español, y de esta última con la oriental para el aporte amerindio. Así, encontramos que el menor porcentaje de aporte español lo presenta la región oriental, donde el componente africano tiene su máximo valor (24,7%), estando éste ausente en Los Andes, que resulta ser la región con el mayor aporte español (72,6 %). El aporte amerindio presentó su menor frecuencia en la región central.

La heterogeneidad en los diferentes tipos de aportes en las regiones estudiadas, guarda cierta relación con los

patrones de poblamiento en la Venezuela colonial. Tenemos así, que el aporte africano expresa sus máximos valores en la zona donde se ubicaban las plantaciones agrícolas que se nutrían de mano de obra esclava negra: la zona norte-costera del país, donde se han conseguido las mayores frecuencias de hemoglobinopatías en Venezuela (Arends, 1961; 1971a y b; Arends *et al.* 1978; 1982; 1990), y las estimaciones de mezcla en aislados de origen africano de esta zona dan un aporte para este grupo étnico que varía entre 58,2 y 79 por ciento (Castro de Guerra *et al.*, 1996). Pensamos, sin embargo, que el aporte de ese origen obtenido para la región central (16,1%) fue bajo. En la región andina, por su parte, el poblamiento negro fue casi insignificante; no obstante, el indígena se reporta en la literatura como de mayor importancia (Siso, 1986; Cunill Grau, 1987), por lo que el aporte amerindio obtenido para esta región (27,4%) resulta bajo. Estas aparentes deficiencias de aporte africano y amerindio encontradas para las regiones central y andina, respectivamente, se compensan con un importante componente español, los mayores para Venezuela, que podrían ser producto de migraciones recientes. En ese sentido comparamos nuestros resultados con algunos estudios previos que reportan frecuencias génicas para estas dos regiones.

Arias y Arias (1963) publicaron datos sobre los grupos ABO y Rh basados en los donantes de sangre del Hospital Civil de Maracay, correspondientes al período 1951-1963. Las frecuencias alélicas que obtuvimos al reanalizar con el programa GENIOC los datos reportados por ellos correspondientes a los venezolanos (17.456 individuos), son las siguientes: 0,166 para el alelo A; 0,068 para el B y 0,766 para el O; para el sistema Rh son 0,777 para D y 0,223 para el d. Al compararlas con las estimadas para la RC de nuestro estudio, la prueba de ji cuadrado revela heterogeneidad en las frecuencias alélicas de ambos sistemas ($p < 0,0005$), siendo la frecuencia del alelo A encontrada por Arias y Arias inferior a la encontrada en nuestra muestra, mientras que la del D es superior, sugiriendo un mayor componente amerindio en la muestra estudiada por ellos. Una posible explicación de estas diferencias es que existe un período aproximado de 40 años entre las fechas de recolección de ambas muestras, y a pesar de que las dos fueron recogidas en la región central del país, la migración del interior de Venezuela hacia ésta aumentó mucho en ese período, a lo que se añade la inmigración europea a partir de finales de la década de los cuarenta hacia esta misma zona

(Torrealba y Oropeza, 1988). Más aún, en el estudio de Arias y Arias se presentan las frecuencias fenotípicas por año, desde 1951-52 hasta 1962. Si bien es cierto que las frecuencias para el grupo ABO son bastante estables a través de los años, el grupo Rh negativo muestra un incremento constante, variando la frecuencia del alelo d (frecuencias estimadas por nosotros) de 0,14 en el período 1951-52, hasta 0,29 en el año 61. Esto también sugiere que en esos 10 años el cúmulo génico de la población atendida por el Banco de Sangre del Hospital Civil de Maracay se fue enriqueciendo de un componente étnico no amerindio, ya que parece remota la posibilidad de que este incremento constante en las frecuencias génicas se deba a diferencias en los sueros usados durante este período.

Nuestra muestra de individuos nacidos en la Región Los Andes, incluye a 707 individuos con los cuatro abuelos nacidos en el Estado Mérida. Ellos fueron analizados independientemente (González-Coira *et al.*, 1997), encontrándose que las frecuencias para los alelos A, B y O fueron 0,134; 0,048 y 0,818 respectivamente, y 0,653 para el D. Observamos en esa submuestra una menor frecuencia para los alelos A y D, y una mayor para el O que la obtenida para la región andina en su totalidad (RLA), reflejando probablemente un mayor componente amerindio en la submuestra con cuatro abuelos nacidos en Mérida. Esta es más homogénea genéticamente que la denominada RLA del presente estudio; en este caso sabemos que los individuos son nacidos en esa amplia región, pero no conocemos el origen de sus abuelos, que ha podido ser cualquier otra región del país o del extranjero.

El poblamiento del territorio venezolano con inmigrantes procedentes principalmente de España, es un proceso que se reactivó a mediados de este siglo. No obstante a ello, aún se conservan las diferencias genéticas regionales que pudieron formarse en la época colonial.

En la Figura 2 aparece el dendrograma elaborado con la matriz de distancias de Nei estimadas con las frecuencias génicas de los dos sistemas, ABO y Rh. Llama la atención que a pesar de utilizar metodologías diferentes, el dendrograma obtenido en este trabajo, es parecido al encontrado por Rodríguez-Laralde y colaboradores (2000) utilizando frecuencias de apellidos: en este último, los estados centrales, centro y nor-occidentales forman un primer grupo, igual que en el presente análisis. En aquel, a éstos, se les unen los estados andinos y por último, los orientales, mien-

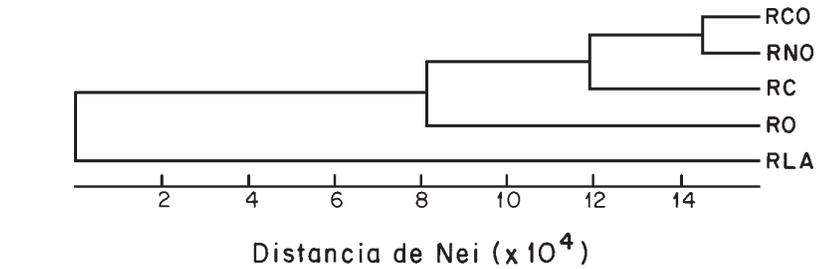


Figura 2. Dendrograma elaborado por el método UPGMA, basado en la matriz de distancias de Nei entre regiones: región central (RC), región centro-occidental (RCO), región nor-occidental (RNO), región oriental (RO) y región Los Andes (RLA).

tras que en este estudio se invierte el orden de incorporación de los dos últimos grupos al dendrograma: la región oriental se une al grupo central, nor y centro occidental, y finalmente se incorpora la región Los Andes. Ambos análisis reflejan, sin embargo, un grupo central, mas o menos homogéneo, y otros dos grupos mas diferentes: el andino y el oriental.

En resumen, estos resultados muestran un proceso de mestizaje importante en la población venezolana, con un predominio del aporte génico español. No obstante, aún se conservan significativas diferencias regionales que evidencian una heterogeneidad biológica interpoblacional que también ha sido reportada para otros países latinoamericanos (Sans *et al.*, 1997; Sans, 2000). Sorpresivamente el estimado del componente español en Venezuela fue bastante alto, comparable al de poblaciones urbanas de Chile y Brasil (Sans, 2000). Cabe la posibilidad de que algunos de los integrantes de nuestra muestra, nacidos en Venezuela, sean hijos de inmigrantes europeos recientes.

Estos resultados representan una primera aproximación para comprender el proceso de conformación genética de las diferentes regiones de Venezuela. Estamos conscientes de las limitaciones del estudio, ya que, por una parte utilizamos solo dos sistemas genéticos, el ABO y el Rh., y por otra, algunas de las frecuencias parentales utilizadas, son una aproximación a las frecuencias reales, por lo que variaciones en ellas podrían cambiar los resultados. No obstante, parece incuestionable el hecho de la existencia de una heterogeneidad genética inter-regional que resulta interesante continuar estudiando con otros sistemas altamente informativos, como por ej. los polimorfismos moleculares o de ADN.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue parcialmente financiado por el CONICIT, proyectos S1-95000577 y S1-95000717. Agradecemos a los bancos de Sangre de la Planta Productora de Derivados Sanguíneos QUIMBIOTEC y del Hospital Universitario de la Universidad de Los Andes por facilitarnos la información, y a Sergio Arias por sus comentarios.

REFERENCIAS

- Acosta Saignes MM (1955) *Matrimonios de Esclavos*. Ed. Suma Universitaria, Caracas.
- Arends T (1961) El problema de las hemoglobinopatías en Venezuela. *Rev. Venez. Salud y Asist. Social* 26: 61-68.
- Arends T (1971a) Epidemiology of hemoglobin variants in Venezuela. En: Arends T, Bemski G, Nagel RL (Eds) *Genetical, Functional and Physical Studies of Hemoglobins*. S. Krager, Basel. pp. 82-98.
- Arends T (1971b) Hemoglobinopathies and enzyme deficiencies in Latin American populations. En: Salzano FM (Ed) *The Ongoing Evolution of Latin American Populations*. Charles C. Thomas, Springfield. pp. 509-559.
- Arends T, Gallango L, Muller A, González-Marrero M, Perez Bandez O (1978) Tapipa: A Negroid Venezuelan isolate. En: Meyer RJ, Olten CM, Abdel-Hameed F (Eds) *Evolutionary Models and studies in Human Diversity*. Mouton, The Hague. pp. 201-214.
- Arends T, Garlin G, Perez Bandez O, Anchustegui M (1982) Hemoglobin variants in Venezuela. *Hemoglob. 6*: 243-246.
- Arends T, Salazar R, Anchustegui M, Garlin G (1990) Hemoglobin variants in the northeastern region of Venezuela. *Interciencia*. 15: 36-41.
- Arias CS, de Arias ME (1963) *Los grupos sanguíneos y el Banco de Sangre del Hospital Civil de Maracay*. Región Sanitaria de Aragua. Publicación N° 2.

- Bortolini MC, Castro de Guerra D, Salzano FM, Weimer TA (1995) Inter and intrapopulation genetic diversity in Afro-Venezuelan and African populations. *Interciencia* 20: 90-93.
- Bortolini M, Weimer T, Franco M, Salzano F, Layrisse Z, Scheneider H, Schneider M, Harada M (1992) Genetic studies in three South American Black populations. *Gen. Geog.* 6: 1-16.
- Bowman JE, Murray RF (1990) *Genetic Variation and Disorders in Peoples of African Origin*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London
- Castellano Arroyo M, Martínez Jarreta M (1991) En: Castellano Arroyo M (Ed) *Distribución de Frecuencias de Marcadores Genéticos-Moleculares en la Población Española*. Ed. Coop. De Artes Gráficas Librería General, Zaragoza, España.
- Castro de Guerra D (1993) Relación entre polimorfismos genéticos e historia en dos poblaciones negras venezolanas. *Bol. Soc. Esp. Antropol. Biol.* 14: 21-29.
- Castro de Guerra D, Arvelo H, Pinto-Cisternas J (1993) Estructura de población y factores influyentes en dos pueblos negros venezolanos. *Am. Negra* 5: 37-47.
- Castro de Guerra D, Arvelo H, Rodríguez-Laralde A, Salzano F (1996) Genetic Study in Panaquire, a Venezuelan population. *Hum. Hered.* 46: 323-328.
- Chakraborty R (1985) Gene identity in racial hybrids and estimation of admixture rates. En: Ahuja YR, Neel JV (Eds) *Genetic differentiation in human and other animal populations*. Indian Anthropological Association, Delhi. pp. 171-180.
- Cunill Grau P (1987) *Geografía del Poblamiento Venezolano en el Siglo XIX*. Ed. Presidencia de la República, Tomo I, Caracas.
- Díaz Ungría A (1966) *Estudio Comparativo de las Características Serológicas y Morfológicas Correspondientes a las Poblaciones Guajiro, Guahibo, Guarao y Yaruro*. Ed. de la Facultad de Economía, UCV, Serie Laboratorio de Antropología, Caracas.
- Díaz Ungría A, Castillo H (1971) *Antropología física de los Indios Irapa*. Ed. Instituto de Investigaciones Económicas y Sociales, UCV, Caracas.
- Gershowitz H, Layrisse M, Layrisse Z, Neel J, Brewer C, Chagnon N, Ayres M (1970) Gene frequencies and microdifferentiation among the Makiritare Indians. I. Eleven blood group systems and the ABH-Le secretor traits: A note on Rh gene frequency determinations. *Am. J. Hum. Gen.* 22: 515-525.
- González-Coira M., Mora JC, Sepúlveda S, Cuevas J, Pérez J, Román D, Velázquez N (1997) Evolución temporal "aparente" de la frecuencia génica de los sistemas sanguíneos ABO y Rh en una población de Mérida, Venezuela. *Programa y Resúmenes. VII Congreso Venezolano de Genética, Maracaibo*. pp. 78-79.
- Layrisse M, Wilbert J (1999) *The Diego Blood Group System and the Mongoloid Realm*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Monografía 44, Gráfica Armitano C.A., Caracas.
- Makhatadze NJ, Franco MT, Layrisse Z (1997) HLA class I and class II allele and haplotype distribution in the Venezuelan population. *Hum. Imm.* 55: 53-58.
- Mourant AE, Kopec AC, Domaniewska-Sobczak K (1976) *The distribution of the Human Blood Groups*. Oxford University Press, New York.
- Nei M, Tajima F, Tateno Y (1983) Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *J. Mol. Evol.* 19: 153-170.
- OCEI (1991) Censo '90, Estado Miranda. Oficina Central de Estadística e Informática, Caracas, Venezuela.
- Pineda Bernal L, Castro-Guerra D, Villasmil MG, Borjas-Fajardo L. (2000) VNTR locus D1S80: Application to the study of a mixed Venezuelan sample. *Am. J. Hum. Biol.* 12: 616-622.
- Pinto F, Rando JC, López M, Morilla JM, Larruga JM (1996) Blood group polymorphisms in the Canary Islands. *Gen. Geog.* 10: 171-179.
- Reed TE, Schull WJ (1968) A general maximum likelihood method estimation program. *Am. J. Hum. Genet.* 20: 579-580.
- Rodríguez-Laralde A, Barrai I (1997) Isonymy structure of Sucre and Táchira: Two Venezuelan States. *Hum. Biol.* 69: 715-731.
- Rodríguez-Laralde A, Barrai I (1998) Estudio genético demográfico del Estado Zulia, Venezuela, a través de isonimia. *Acta Cient. Venez.* 49: 134-143.
- Rodríguez-Laralde A, Barrai I, Alfonso JC (1993) Isonymy structure of four Venezuelan States. *Ann. Hum. Biol.* 20: 131-145.
- Rodríguez-Laralde A, Casique J (1993) Estructura genético demográfica del Estado Aragua, Venezuela, estimada a través de apellidos. *Acta Cient. Venez.* 44: 224-232.
- Rodríguez-Laralde A, Morales J, Barrai I (2000) Surname frequency and isonymy structure of Venezuela. *Am. J. Hum. Biol.* 12: 352-362.
- Sans M (2000) Admixture studies in Latin America: from the 20th to the 21st Century. *Hum. Biol.* 155-177.
- Sans M, Salzano F, Chakraborty R (1997) Historical genetics in Uruguay: Estimates of Biological origins and their problems. *Hum. Biol.* 69: 161-170.
- Siso C (1986) *La Formación del Pueblo Venezolano*. Ed. de la Presidencia de la República, Caracas.
- Sneath PHA, Sokal RR (1973) *Numerical Taxonomy*. WH Freeman & Co., San Francisco
- Torrealba R, Oropeza JA (1988) *Estado y Migraciones Laborales en Venezuela*. Editorial Cabildo C.A., Caracas.
- Zambrano O (1999) *Estudio de la Estructura Genética de Hoyo de la Cumbre: un Pueblo del Avila*. Trabajo para optar al título de Antropólogo. Facultad de Ciencias Económicas y Sociales, Escuela de Antropología, UCV, Caracas.