

RELACIONES ENTRE LA GEOGRAFÍA Y LA ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES: VARIABILIDAD GENÉTICA EN UNA REGIÓN DE LA MESETA CENTRAL (ESPAÑA)

María Soledad Mesa, Vicente Fuster
y Cristina Martínez-Labarga*

*Sección de Antropología, Departamento de Biología Animal I (Antropología),
Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, España,
Dipartimento di Biologia, Università «Tor Vergata», Roma, Italia

RESUMEN

La meseta central de la península Ibérica se encuentra atravesada desde el suroeste al noreste por el sistema central, que es una cadena montañosa de la cual forma parte la sierra de Gredos. Sólo tres pasos naturales la atraviesan, por lo que puede haber constituido una barrera para el intercambio poblacional. Para estudiar este efecto barrera se han analizado cuatro valles, relacionados con dicha sierra, mediante sistemas de grupos sanguíneos. Las muestras suman 529 donantes de sangre, autóctonos. Se han analizado las relaciones genéticas no sólo entre las comarcas estudiadas de la sierra de Gredos, sino considerando todo un conjunto de muestras de diferentes zonas españolas. Se sugiere un cierto grado de variación genética entre las comarcas de la sierra de Gredos, en función de una limitación del flujo génico por efecto de la barrera montañosa y las distancias geográficas.

PALABRAS CLAVE: genética de poblaciones, sistemas de grupos sanguíneos, población española.

ABSTRACT

The central plateau of the Iberian peninsula is crossed from SW to NE by central system, a mountain range, a part of which is the «sierra de Gredos». Only three natural passes join both slopes of the «sierra» and this range may

have been a barrier limiting the population interchanges. Information about four valleys related to this range has been obtained to study the possible barrier effect through several blood group systems. A total of 529 samples from blood donors, autoctonous, have been analyzed. Genetic relationships have been established not only among the «sierra de Gredos» series but also from various spanish regions. Comparisons suggest a certain degree of genetic variation among the «sierra de Gredos» valleys, and results are interpreted as a gene flow limitation, a consequence of the effect of the mountain barrier and geographic distances.

KEY WORDS: Population genetics, blood group polymorphisms, spanish population.

INTRODUCCIÓN

Este estudio pretende poner de manifiesto la influencia de la geografía sobre la estructura genética de las poblaciones a partir del análisis de los habitantes de una serie de valles situados alrededor de una cadena montañosa, la sierra de Gredos, localizada en el centro de la península Ibérica (España). La hipótesis de trabajo se centra en la posibilidad de que la sierra de Gredos haya podido constituir una barrera geográfica limitante para el flujo génico entre las poblaciones situadas en sus vertientes y, por tanto, pueden existir variaciones genéticas en la zona. Se trata de un área que no había sido previamente analizada hasta que nuestro equipo abordó su investigación, considerando no sólo los polimorfismos aquí reseñados sino también otras numerosas variables de interés antropológico (enzimas, proteínas, dermatoglifos, caracteres morfofisiológicos, consanguinidad, movimiento marital, entre otros). En trabajos previos se publicó parte de los resultados sobre marcadores sanguíneos recabados en algunas de estas comarcas asentadas al norte y sur de la sierra de Gredos (Mesa *et al.* 1994, en prensa, Moral *et al.* 1994, 1996a y b).

Numerosos estudios realizados en poblaciones europeas, a partir de polimorfismos sanguíneos, explican las variaciones existentes sobre la base fundamental de factores geográficos y culturales. La combinación de factores físicos y culturales influyen el flujo génico y la mezcla entre poblaciones (Piazza *et al.* 1988, Sokal 1991, Bertranpetit *et al.* 1991, 1996, Rickards *et al.* 1992, Cavalli-Sforza *et al.* 1994, Mesa *et al.* 1994, Calafell *et al.* 1994, Moral *et al.* 1996a).

La sierra de Gredos forma parte del sistema central que divide a la parte central de la península Ibérica en la submeseta norte y la sur (figura 1). La sierra se extiende en un sentido casi transversal y alcanza una longitud aproximada de 100 km y una anchura máxima de 40 km. Presenta alturas cuya cota llega a los 2 593 m (Pico Almanzor). Sus características de montaña forman una barrera limitante en el desplazamiento entre las poblaciones que habitan ambas laderas, ya que solamente se encuentran tres pasos naturales entre ellas.

Existen ciertas diferencias económicas entre la vertiente norte, fría, y la distribución irregular de la población, con respecto a los valles fértiles del sur, que gozan de un clima más templado.

La vertiente norte de la sierra de Gredos configura dos áreas naturales: los valles del Tormes y Alberche y la región de Béjar (figura 1), que albergan una población de alrededor de 6 300 habitantes (INE 1993). El clima es frío y las laderas de los montes sobre todo están cubiertas por bosques de robles y castaños. La actividad tradicional fundamental de estos valles es la ganadería (vacas y ovejas), agricultura (cereales, legumbres y viñedos) junto a una limitada industria maderera (Arenillas 1990). Aunque ha habido algunas mejoras en el aprovechamiento de los pastizales, desde los años 80 la crisis de esta actividad se ha hecho notar en el despoblamiento del lugar y el envejecimiento poblacional (Enríquez 1985), que viene sucediendo a partir de los años 60 (Fuster *et al.* 1993), al igual que en otras áreas rurales españolas.

La vertiente sur constituye una zona abierta hacia la meseta castellana y configura dos valles: Tiétar y Vera-Jerte (figura 1). La población es casi de 74 000 habitantes (INE 1993). Estos valles disfrutan de un clima templado por la protección que ejerce la sierra frente a los fríos vientos del norte; ahí reside una población rural, dedicada principalmente a la agricultura (algodón, tabaco, pimientos, frutales, viñedos, higueras, castaños y olivos), junto al desarrollo de áreas de pino silvestre, piñonero, rebollos, negrales y alisos que se emplean en la industria de la madera.

De una manera general, se puede indicar que ha habido en los últimos años una mejora en la situación de la región, a lo cual han contribuido la renovación de la red de carreteras de acceso a los valles; el desarrollo de la actividad turística en la zona que concentra una mayor población en los periodos vacacionales; y un mejor aprovechamiento del suelo mediante la formación de cooperativas agrícolas orientadas

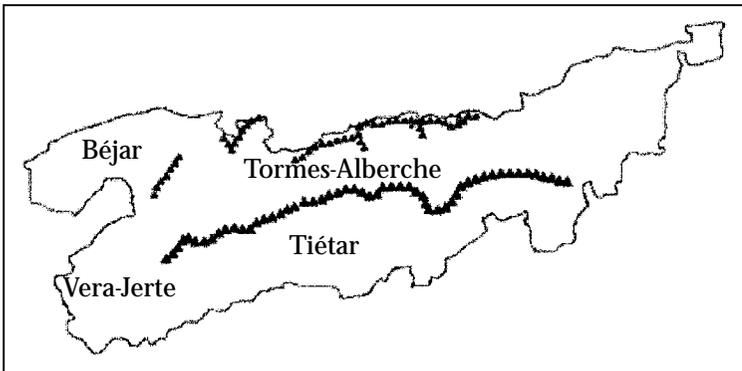
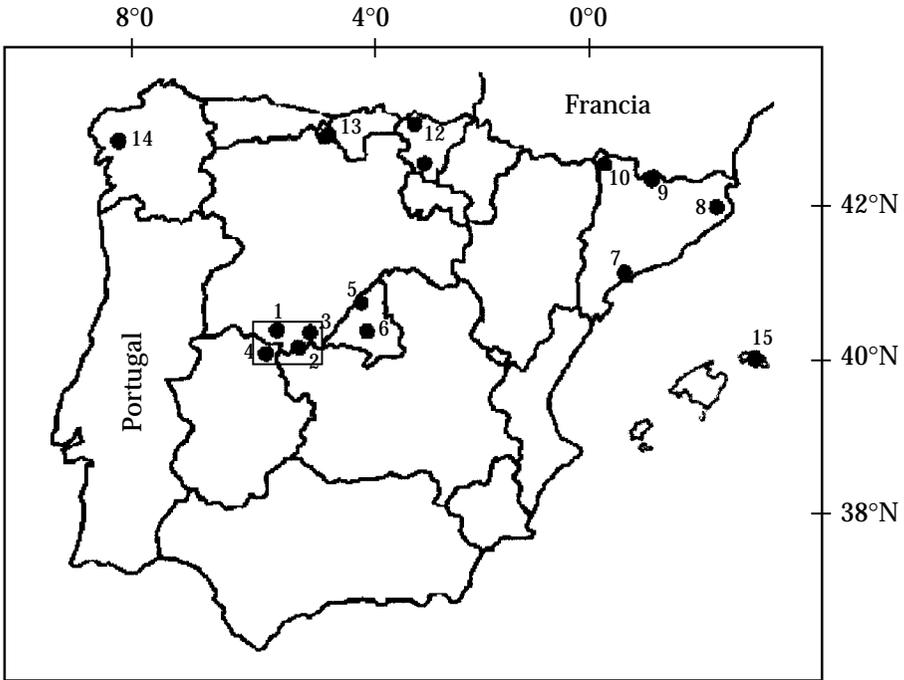


Figura 1. Localización geográfica de la Sierra de Gredos, comarcas analizadas y poblaciones utilizadas en las comparaciones.

fundamentalmente a la comercialización de los productos de la zona (Arenillas 1990).

Los objetivos de este estudio son: 1) Determinar la estructura genética de la población de Gredos, a partir de la información proporcionada por los marcadores genéticos; 2) establecer la existencia o ausencia de variabilidad genética en la sierra de Gredos comparando las comarcas naturales que la componen; 3) situar a los habitantes de la sierra de Gredos y a sus diferentes comarcas dentro del conjunto de las poblaciones de la península Ibérica, estableciendo sus distancias genéticas, y 4) interpretar los resultados del punto anterior, considerando la información suministrada por el conocimiento del medio geográfico y de la movilidad regional entre la sierra de Gredos y las áreas circundantes.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha analizado a 529 hombres y mujeres adultos, aparentemente sanos, con sus cuatro abuelos nacidos en las comarcas objeto de estudio. Las muestras de sangre obtenidas a partir del desplazamiento de las Unidades de Donantes de Sangre a distintas localidades de la región se recogieron en tubos conteniendo EDTA como anticoagulante y fueron enviadas inmediatamente a nuestro Laboratorio para su análisis. Parte de cada muestra individual se congeló para la determinación de proteínas séricas y enzimas eritrocitarias, el resto se usó en la determinación de los sistemas de grupos sanguíneos: A1A2BO (anti-A,-A1,-B); MNSs (anti-M,-N,-S,-s), RH (anti-C,-c,-D,-E,-e); KELL (anti-K,-k); LEWIS (anti-Lea,-Leb), y P (anti-P1). Se ha seguido la metodología de Diamed-ID (Lapierre *et al.* 1990), mediante el uso de microtarjetas conteniendo un gel de Sephadex. La base de las reacciones es la misma que la tradicional; los resultados positivos o negativos dependen de la localización de los hematíes a lo largo del gel, que los deja pasar de manera diferencial según hayan o no aglutinado. Se trata de un método sencillo, en el que las reacciones positivas débiles se identifican bien.

Se ha utilizado el programa Maxlik (Manly 1985) para el cálculo de las frecuencias haplotípicas/génicas por máxima verosimilitud, excepto para el sistema KELL en donde se ha realizado un recuento

Cuadro 1
Frecuencias génicas / haplotípicas en los cuatro valles
de la sierra de Gredos

	Vertiente Norte		Vertiente Sur	
	Torm/Alber	Béjar	Tiétar	Vera/Jerte
Sistema A1A2BO				
ABO* A1	0.202±0.028	0.196±0.026	0.238±0.031	0.282±0.026
ABO* A2	0.056±0.017	0.064±0.018	0.050±0.017	0.039±0.012
ABO* B	0.112±0.021	0.042±0.013	0.118±0.028	0.084±0.015
ABO* O	0.630±0.034	0.698±0.031	0.594±0.037	0.595±0.029
Sistema RH				
CDE	0.000	0.000	0.000	0.006±0.005
CDe	0.479±0.032	0.443±0.033	0.382±0.035	0.467±0.026
cDE	0.057±0.016	0.123±0.015	0.098±0.020	0.070±0.015
cDe	0.028±0.016	0.016±0.023	0.069±0.025	0.089±0.023
CdE	0.000	0.000	0.000	0.000
Cde	0.000	0.011±0.010	0.024±0.015	0.000
cdE	0.010±0.009	0.000	0.000	0.010±0.008
cde	0.425±0.034	0.403±0.032	0.427±0.038	0.358±0.031
Sistema MNSs				
MS	0.261±0.034	0.198±0.028	0.223±0.033	0.221±0.023
Ms	0.345±0.036	0.343±0.032	0.301±0.035	0.295±0.025
NS	0.109±0.026	0.056±0.018	0.134±0.028	0.088±0.017
Ns	0.285±0.035	0.403±0.033	0.342±0.036	0.397±0.027
Sistema Kell				
KEL* K	0.048±0.014	0.037±0.012	0.070±0.017	0.044±0.011
KEL* k	0.952±0.014	0.963±0.012	0.930±0.017	0.956±0.011
Sistema Lewis				
LE* LE	0.691±0.049	0.673±0.043	0.537±0.040	0.579±0.034
LE* Le	0.309±0.049	0.327±0.043	0.463±0.040	0.421±0.034
Sistema P				
P* P1	0.465±0.039	0.521±0.032	0.516±0.044	0.381±0.032
P* P2+p	0.535±0.039	0.479±0.032	0.484±0.044	0.619±0.032

directo. Para la comparación de poblaciones se ha calculado la matriz de distancias genéticas entre pares de poblaciones siguiendo la metodología de Nei (1972); a partir de estas distancias se ha elaborado el correspondiente dendrograma utilizando el algoritmo UPGMA (Biosys, Swofford y Selander 1981). Además, se ha seguido un segundo procedimiento, a partir de las frecuencias génicas/haplotípicas se ha elaborado una nueva matriz (matriz R), con coeficientes de relación entre pares de poblaciones; un análisis posterior de componentes principales permite la construcción de un «mapa genético», en donde poblaciones y alelos pueden ser representados (Harpending y Jenkins 1973).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el cuadro 1 aparecen las frecuencias génicas/haplotípicas de cada uno de los valles analizados. Se ha realizado una comparación conjunta de los resultados obtenidos en la sierra de Gredos y los hallados en otras regiones de la península Ibérica. Para ello, a partir de la bibliografía consultada, se han seleccionado 11 muestras españolas (figura 1, cuadro 2), tomando en cuenta la necesidad de identidad en los polimorfismos analizados.

Las relaciones entre las distintas series comparadas se han establecido, inicialmente, mediante el cálculo de la distancia de Nei (1972) entre pares de poblaciones (cuadro 2). Los resultados indican un rango de variación entre 0.004 y 0.064. Las distancias entre los cuatro valles de la sierra de Gredos abarcan valores entre 0.007 (distancia entre Béjar y Tormes-Alberche) y 0.014 (distancia entre Vera-Jerte y Béjar), es decir, distancias pequeñas en relación con la amplitud de variación obtenida. Las muestras con las distancias más apreciables dentro del conjunto general, con respecto a las restantes series son: Vizcaya, Valle de Arán, Galicia y Cantabria (con valores entre 0.011 y 0.064). La representación gráfica de estas relaciones en el dendrograma correspondiente (figura 2) permite observar mejor las relaciones entre muestras. Así, se destaca una agrupación de 11 series con la mayor afinidad genética, estas poblaciones presentan unas distancias de Nei entre 0.004 y 0.014. Por el contrario, las citadas muestras de Vizcaya, Valle de Arán, Galicia y Cantabria, respectivamente, no se agrupan con ninguna de las otras unidades comparadas. Comentarios e

Cuadro 2
 Diagonal superior: valores obtenidos para la matriz R(x10⁴). Diagonal inferior:
 valores de las distancias de Nei (x10³)

	Bej	Tie	Alb	Ver	Gua	Mad	Tar	Ger	Cña	Ara	Ala	Viz	Can	Gal	Men
Bej	099	-058	035	-029	-024	017	-005	020	012	-029	051	059	-114	-059	024
Tie	013	208	-005	-002	007	003	-050	-048	-065	-025	-036	-077	017	155	-024
Alb	007	013	118	022	004	004	-021	018	-022	-049	026	067	-110	-083	-002
Ver	014	012	011	104	023	-054	017	022	009	-039	-040	012	007	-025	-026
Gua	012	008	011	007	061	-038	007	-002	-008	-076	006	021	042	000	-023
Mad	007	012	012	019	014	075	-011	-021	-012	045	-003	-061	000	025	030
Tar	010	009	013	005	004	011	050	023	024	-046	-009	-003	071	-040	-007
Ger	008	012	007	005	007	014	004	077	007	-012	-007	047	-045	-061	-018
Cña	008	014	014	012	009	011	006	008	106	077	023	-043	-058	-046	-003
Ara	020	025	027	037	033	011	028	030	015	440	-027	-146	-144	006	025
Ala	004	014	008	018	009	010	010	009	008	022	085	085	-075	-075	-004
Viz	019	032	016	023	021	036	023	015	033	061	014	322	-065	-178	-038
Can	046	048	048	026	022	033	018	033	038	064	044	056	402	070	003
Gal	025	035	035	023	021	014	018	028	022	030	033	064	024	296	016
Men	006	007	010	012	011	003	007	010	008	016	010	032	029	012	046

SERIES COMPARADAS: 1) BÉJAR (BEJ); Mesa et al. 1997, 2) TIÉTAR (TIE); Mesa et al. 1994, 3) TORMES-ALBERCHE (ALB); Mesa et al. 1994, 4) VERA (VER); Mesa et al. no publicado, 5) GUADARRAMA (GUA); Arroyo 1993, 6) MADRID (MAD); Fernández-Casado 1975, Colino 1978, Calderón et al. 1984, 7) TARRAGONA (TAR); Moreno et al. 1982, 8) GERONA (GER); Moreno y Moral 1980, 1986, 9) CERDAÑA (CÑA); Aluja et al. 1988, Malgosa et al. 1988, 10) ARÁN (ARA); Arroyo et al. 1989, Vendrell et al. 1989, 11) ALAVA (ALA); Torre et al. 1985, 1988, Manzano et al. 1996, 12) VIZCAVA (VIZ); Iturriz 1982, 13) GALICIA (GAL); Fernández 1980, Varela y Lodeiro 1980. Caíro comunicación personal, 14) CANTABRIA (CAN); Gómez 1983, 15) MENORCA (MEN); Moral 1986

interpretaciones acerca de la distinción de estas series con respecto a las demás ya han sido puestos de manifiesto en un trabajo anterior (Mesa *et al.* 1994) y, a modo de resumen, su estructura genética sería el resultado de un relativo aislamiento de estas poblaciones, todas

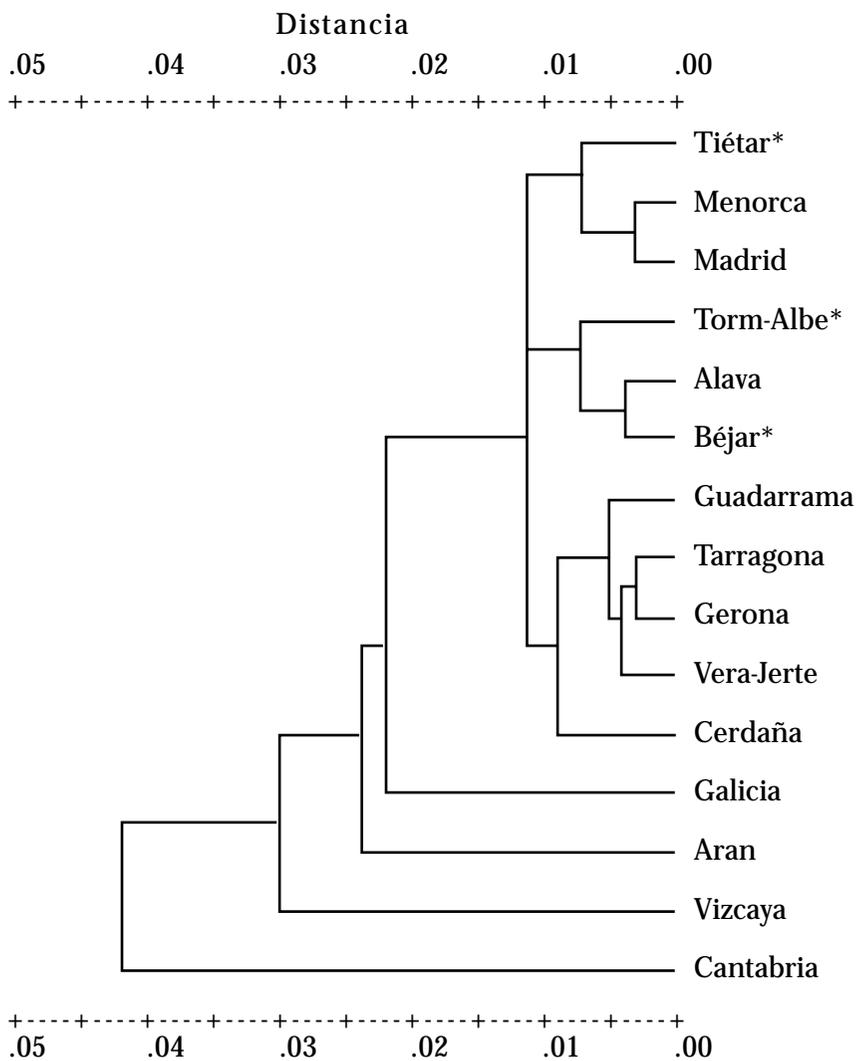


Figura 2. Dendrograma obtenido a partir de las distancias de Nei, basado en el algoritmo UPGMA.

ellas situadas en el norte de España, con respecto al resto de la península Ibérica que, por el contrario, habría estado sometida a sucesivos procesos migratorios, tanto desde dentro como procedentes de fuera de España, y en donde el flujo génico habría sido lo habitual. Por otra parte, considerando el grupo de las 11 series restantes, se observa una separación inicial en tres ramas, en cada una de las cuales se encuentra incluida alguna de las comarcas de la sierra de Gredos. Así los dos valles de la vertiente norte (Béjar y Tormes-Alberche) se encuentran en la mis-ma rama, estrechamente relacionados, como cabría esperar para dos zonas vecinas, junto a la serie de Álava, igualmente localizada en la Submeseta Norte. Sin embargo, los dos valles limítrofes ubicados en la vertiente sur (Tiétar y Vera-Jerte), aparecen en dos ramas diferentes, aunque con distancias pequeñas, estos resultados se interpretan en términos de las condiciones históricas que han experimentado ambos valles, abiertos hacia el sur. Así el valle del Tiétar tradicionalmente ha mantenido relaciones con las áreas situadas inmediatamente al sur del mismo, incluida Madrid; en cambio Vera-Jerte ha estado y está mucho más relacionada con áreas geográficas del suroeste (Extremadura), lo cual se comprueba de manera inmediata a través de la forma del lenguaje en esta zona con giros, acento y vocablos típicos extremeños. Igualmente, la separación relativa en esta representación del valle del Tiétar por un lado, y Tormes-Alberche por el otro, indica un cierto grado de variación genética entre áreas geográficas vecinas, aunque separadas por una cadena montañosa.

Para considerar estas comparaciones desde otra perspectiva metodológica, se ha representado un «mapa genético», con poblaciones y alelos (figura 3), mediante un análisis de componentes principales, posterior al cálculo de las denominadas matriz R y S (cuadro 2), de acuerdo con la metodología establecida por Harpending y Jenkins (1973). Los resultados concuerdan con lo indicado anteriormente y, en este caso, la representación de los alelos permite relacionar alguno de ellos con poblaciones concretas (véase, por ejemplo, el caso ya citado de Vizcaya, Arán, Cantabria y Galicia).

Con respecto a la localización en el mapa genético de las cuatro poblaciones de la sierra de Gredos aquí consideradas, y aún dentro de un núcleo central de poblaciones, el valle del Tiétar (vertiente sur de la sierra de Gredos) aparece en el lado opuesto al de las otras tres muestras, en particular, el vector 1 sería el responsable de esa separación

(29.89% de la dispersión total). En cambio, las dos muestras procedentes de la vertiente norte (Béjar y Tormes-Alberche) se encuentran situadas adyacentes y estrechamente relacionadas con Álava, estos resultados confirman las interpretaciones sobre la estructura genética de esta provincia vasca expuestas previamente (Calderón *et al.* 1993, Mesa *et al.* 1994, Manzano *et al.* 1996, entre otros). La separación relativa entre el valle del Tiétar (vertiente sur), por un lado, y Tormes-Alberche junto con Béjar (vertiente norte), por el otro, indica un cierto grado de variación genética entre regiones vecinas que puede relacionarse, fundamentalmente, con circunstancias históricas o geográficas.

En este sentido se están llevando a cabo estudios acerca de los modelos de migración, grado de aislamiento y consanguinidad en las poblaciones que viven en ambas vertientes, algunos de éstos ya han sido publicados (Fuster *et al.* 1993, 1994, 1995, Morales *et al.* 1996). Los resultados disponibles hasta el momento ponen de manifiesto un escaso intercambio entre las poblaciones localizadas en ambos lados de la sierra de Gredos. Así, en un estudio sobre el movimiento marital en los valles del Tiétar y Tormes-Alberche entre 1875 y 1975, hemos encontrado (Fuster *et al.* 1994) que la mayoría de los matrimonios celebrados en estas zonas se realizan entre individuos nacidos en los valles considerados (varones: 84.56% y mujeres: 91.24%, en el valle de Tiétar; varones: 88.21% y mujeres: 93.37%, en el valle del Tormes-Alberche), el intercambio matrimonial entre ambas vertientes es muy escaso y simétrico (en 1.90% y 1.74% de los casos de matrimonios celebrados en el valle del Tiétar, el marido o la mujer, respectivamente, nacieron en el valle de Tormes-Alberche, mientras que las cifras inversas, para el Tormes-Alberche, son: 1.21% y 0.71%, con variaciones a lo largo del periodo estudiado). Todo esto induce a pensar que, para estas poblaciones, la sierra de Gredos ha constituido una barrera geográfica y las relaciones con las áreas circundantes se establecerían, si la geografía no constituyera un factor limitante. De este modo, en lo que se refiere a matrimonios celebrados con individuos procedentes de áreas fuera de la sierra, las frecuencias son más elevadas y la vertiente norte se encuentra menos relacionada con otras regiones (varones: 10.50% y mujeres: 5.90%) con respecto a la vertiente sur (varones: 13.50% y mujeres: 7%); esta última es una zona mucho más abierta hacia la meseta castellana que la región de Tormes-Alberche, que se encuentra limitada por el norte con cadenas montañosas secundarias.

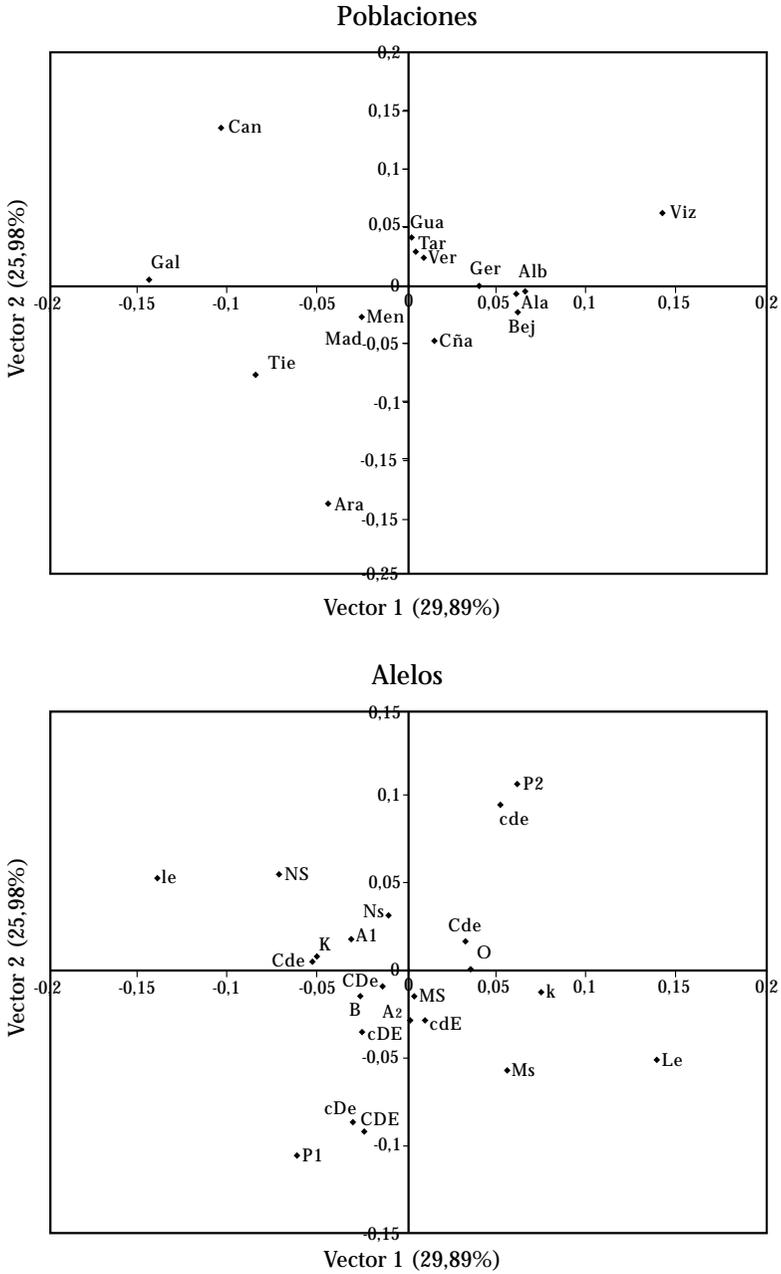


Figura 3. Representación gráfica de poblaciones y alelos (Harpending y Jenkins 1973).

Con respecto a las restantes comarcas se dispone de menos información y, en este sentido, el estudio de Morales *et al.* (1996), sobre estimas de consanguinidad por isonimia ha constatado que en la comarca de Béjar se ha dado una disminución de los niveles de endogamia importantes a lo largo de las tres últimas generaciones, en donde las áreas limítrofes de Salamanca, situadas al oeste de la comarca, aportan un mayor número de apellidos a la zona.

De lo anterior se concluye que la sierra de Gredos es un factor limitante en el intercambio genético entre las poblaciones situadas en las vertientes norte y sur de dicha sierra, que sería responsable de la variabilidad encontrada al comparar ambos lados de esta cadena montañosa. Igualmente, por motivos históricos o medioambientales, las relaciones, de cada comarca en particular con regiones limítrofes serían agentes activos de sus posiciones relativas en el dendrograma y mapa genético.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido subvencionada por la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (DGIC y T) del Ministerio de Educación y Ciencia, proyectos PB88-0119 y PB92-0224. Además, expresamos nuestro agradecimiento a los donantes de sangre que han participado en el estudio y a los doctores Fernando Ortega y Rosa Ma. Fisac (Servicio de Hematología y Hemoterapia, Hospital «Ntra. Sra. de Sonsoles», Ávila), Mercedes Corral, Ma. Jesús González y Mercedes Sánchez (Servicio de Hematología del Hospital Universitario de Salamanca), Pablo Vicente y Ma. Paz Márquez (Servicio de Hematología, Hospital «Ntra. Sra. Virgen del Puerto», Plasencia, Cáceres), Ma. José García Bueno (Servicio de Hematología, Hospital «Campo Arañuelo», Navalморal de la Mata, Cáceres), así como a la dirección y al resto del personal de los citados Servicios Sanitarios por su colaboración en la obtención de las muestras sanguíneas.

REFERENCIAS

- ALUJA, M. P., A. MALGOSA, M. G. ERCILLA Y A. FONT
 1988 Sistemas polimórficos de la Cerdanya y su relación con los del País Vasco, *Munibe (Antropología y Arqueología)*, Suplemento, 6: 189-197.
- ARENILLAS, T.
 1990 *Gredos: La sierra y su entorno*, Editorial Ministerio de Obras Públicas y Urbanismo, Madrid.
- ARROYO, A., M. P. ALUJA, J. MAS Y E. CAUBET
 1989 Primeros datos sobre polimorfismos hemáticos en población aranesa. I. Sistemas ABO, Lewis, Rhesus, Duffy, *Actas VI Congreso Español de Antropología Biológica*, Bilbao, España: 89-99.
- ARROYO, E.
 1993 *Estudio antropogenético de una población de la Sierra de Madrid*, tesis doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- BERTRANPETIT, J. Y L. L. CAVALLI-SFORZA
 1991 A Genetic Reconstruction of the History of the Population of the Iberian Peninsula, *Annals Human Genetics*, 55: 51-67.
- BERTRANPETIT, J., F. CALAFELL, D. COMAS, A. PÉREZ-LEZAUN Y E. MATEU
 1996 Mitochondrial DNA Sequences in Europe: an Insight into Population History, en A. J. Boyce y C. G. N. Mascie-Taylor (eds.), *Molecular Biology and Human Diversity*, Cambridge University Press, Cambridge: 112-129.
- CALAFELL, F. Y J. BERTRANPETIT
 1994 Mountains and Genes: a Population History of the Pyrenees, *Human Biology*, 66: 823-42.
- CALDERÓN, R., F. CAMPILLO, M. C. ESCUDERO Y L. GALLARDO
 1984 Lewis Phenotypes and Secretor Character in the «Castilla la Nueva» Region (Spain). ABH and Lewis Antigen Levels in Salivary Secretion, *Anthropologischer Anzeiger*, 42: 31-39.
- CALDERÓN, R., J. A. PEÑA, M. B. MORALES Y J. J. GUEVARA
 1993 Inbreeding Patterns in the Basque Country (Alava Province, 1831-1980), *Human Biology*, 65: 743-770.

CAVALLI-SFORZA, L. L., P. MENOZZI Y A. PIAZZA

1994 *The History and Geography of Human Genes*, Princeton University Press, Princeton, NJ.

COLINO, F.

1978 *Antígenos eritrocitarios de los grupos sanguíneos de la población española*, tesis doctoral, Universidad Complutense, Madrid.

ENRÍQUEZ, C.

1985 *Gredos por dentro y por fuera*, Editado por C. Enríquez, Madrid.

FERNÁNDEZ, V. E.

1980 Estudio del polimorfismo y variabilidad de los sistemas sanguíneos Rh y Kell en una muestra de la población gallega, *Actas II Simposio Antropología Biológica España*, Oviedo, España: 168-176.

FERNÁNDEZ-CASADO, M.

1975 *Contribución al conocimiento del sistema de antígenos eritrocitarios P en una muestra de población española*, tesina de licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense, Madrid.

FUSTER, V., V. IBAÑEZ, J. MARTÍN Y M. D. MARRODÁN

1993 Population Characteristics and Marital Patterns in the Tietar Valley (Spain), *Anthropologie et Préhistoire*, 104: 46-56.

FUSTER, V., J. MARTÍN, M. S. MESA Y M. D. MARRODÁN

1994 Análisis antropológico de la Sierra de Gredos: Evolución de la población y del modelo de migración, en C. Bernis, C. Varea, F. Robles y A. González (eds.), *Biología de poblaciones humanas: problemas metodológicos e interpretación ecológica*, Ed. Univ. Autónoma de Madrid, España: 319-31.

FUSTER, V., M. S. MESA, J. MARTÍN, F. ORTEGA Y M. B. MORALES

1995 Consanguinidad y endogamia en la Sierra de Gredos (Ávila), *Revista Española Antropología Biológica*, 16: 85-94.

FUSTER, V., M. B. MORALES, M. S. MESA Y J. MARTÍN

1996 Inbreeding Patterns in Gredos Mountain Range (Spain), *Human Biology*, 68: 75-93.

GÓMEZ, P.

- 1983 Polimorfismos sanguíneos y distancias genéticas (Liébana, Cantabria), en T. A. Varela (ed.), *Actas III Congreso Antropología Biológica de España*, Santiago de Compostela, España: 197-210.

HARPENDING, H. Y T. JENKINS

- 1973 Genetic Distance Among Southern African Populations, en M. H. Crawford y P. L. Workman (eds.), *Methods and Theories of Anthropological Genetics*, University of New Mexico Press, Albuquerque, NM: 177-199.

INE (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA)

- 1993 *Nomenclator de las ciudades, villas, lugares, aldeas y demás entidades de población con especificación de sus núcleos. 1991. Ávila, Cáceres y Salamanca*, Publicaciones INE, Madrid.

ITURRIOZ, R.

- 1982 *Cartografía hematológica del País Vasco: Polimorfismos eritrocitarios y salivares de la población vizcaína*, tesis doctoral, Universidad del País Vasco, Bilbao.

LAPIERRE, Y., D. RIGAL, J. ADAM, D. JOSEF, F. MEYER, S. GREBER Y C. DROT

- 1990 The Gel Test: a New Way to Detect Red Cell Antigen-antibody Reactions, *Transfusion*, 30: 109-113.

MALGOSA, A., M. P. ALUJA Y A. FONT

- 1988 Estudio de los sistemas sanguíneos ABO, Lewis, P y Rh en la población autóctona de la Cerdanya. Relación con el País Vasco, *Munibe (Antropología y Arqueología)*, Suplemento 6: 229-235.

MANLY, B. F. J.

- 1985 *The Statistics of Natural Selection*, Ed. Chapman and Hall, London.

MANZANO, C., J. M. ORÚE Y C. DE LA RÚA

- 1996 The «Basqueness» of the Basques of Alava: A Reappraisal from a Multidisciplinary Perspective, *American Journal of Physical Anthropology*, 99: 249-258.

MESA, M. S., J. MARTÍN, V. FUSTER Y R. FISAC

- 1994 Blood Group Polymorphisms and Geography in the Sierra de Gredos, Spain, *Human Biology*, 66: 1005-1019.

MESA, M. S., V. FUSTER, C. MARTÍNEZ-LABARGA, A. SÁNCHEZ-ANDRÉS, M. D. MARRODÁN Y V. IBÁÑEZ

En prensa Polimorfismos sanguíneos en la comarca de Béjar (Salamanca), Actas X Congreso de la Sociedad Española de Antropología Biológica, León, España.

MORAL, P.

1986 *Estudio antropogenético de diversos polimorfismos hematológicos en la isla de Menorca*, tesis doctoral, Universidad de Barcelona.

MORAL, P., S. VIVES, R. FISAC, J. MARTÍN Y M. S. MESA

1994 Serum Protein Polymorphism (HP, TF-, GC- and PI subtypes) in Two Mountain Communities of Sierra de Gredos (Central Spain), *Gene Geography*, 8: 215-22.

MORAL, P., T. SANDIUMENGE, S. VIVES, N. LUTKEN, F. ORTEGA, M. D. MARRODÁN Y V. FUSTER

1996a Human Genetic Variation in the Sierra de Gredos Mountain (Central Spain): Study of Several Polymorphisms, *Annals Human Biology*, 23: 213-21.

MORAL, P., B. GUTIÉRREZ, F. ORTEGA, V. FUSTER Y M. S. MESA

1996b Análisis de la diversidad genética en la Sierra de Gredos, en J. L. Nieto y L. Moreno (eds.), *Avances en antropología ecológica y genética*, Ed. Univesidad Zaragoza, España: 361-69.

MORALES, M. B, V. FUSTER, M. S. MESA, C. MARTÍNEZ-LABARGA Y M. D. MARRODÁN

1996 Estima de la consanguinidad por isonimia en la comarca de Béjar (Salamanca), en J. L. Nieto y L. Moreno (eds.), *Avances en antropología ecológica y genética*, Ed. Univesidad Zaragoza, España: 529-536.

MORENO, P. Y P. MORAL

1980 Distribución de los grupos sanguíneos ABO, Rh y Lewis en una muestra de población de la provincia de Gerona, *Trabajos de antropología*, 18: 229-241.

1986 Sistemas MNSs, Kell, Duffy y P en una muestra de la población de Gerona, *Trabajos de antropología*, 20: 49-57.

MORENO, P., P. MORAL, P. Y J. MAS

1982 Grupos sanguíneos en una muestra de población de Tarragona, *Trabajos de antropología*, 19: 45-50.

- NEI, M.
1972 Genetic Distance Between Populations, *American Naturalist*, 106: 283-92.
- PIAZZA, A., N. CAPPELLO, E. OLIVETTI, Y S. RENDINE
1988 A Genetic History of Italy, *Annals of Human Genetics*, 52: 203-213.
- RICKARDS, O., G. BIONDI, G. F. DE STEFANO, F. VECCHI Y H. WALTER
1992 Genetic Structure of the Population of Sicily, *American Journal of Physical Anthropology*, 87: 395-406.
- SOKAL, R. R.
1991 Ancient Movement Patterns Determine Modern Genetic Variances in Europe, *Human Biology*, 63: 589-606.
- SWOFFORD, D. L. Y S. B. SELANDER
1981 BIOSYS-1: A FORTRAN Program for the Comprehensive Analysis of Electrophoretic Data in Population Genetics and Systematics, *Journal of Heredity*, 72: 281-283.
- TORRE, M. J., C. MANZANO, C. DE LA RÚA Y J. M. BASABE
1985 Primeros datos sobre polimorfismos de grupos sanguíneos en población vasca alavesa. Sistemas Kell, Duffy y Kidd, en J. Pons (ed.), *Actas IV Congreso Español de Antropología Biológica*, Barcelona, España, 2: 717-726.
- TORRE, M. J., C. MANZANO, Y C. DE LA RÚA
1988 Grupos sanguíneos de la población autóctona de Álava, *Munibe (Antropología y Arqueología)*, suplemento 8: 295-302.
- VARELA, T. A. Y R. LODEIRO
1980 Polimorfismo del sistema MNSs en la población gallega, en J. E. Egocheaga (ed.), *Actas II Simposio Antropología Biológica de España*, Oviedo: 168-176.
- VENDRELL, M., M. P. ALUJA, R. NOGUÉS Y M. COLLEL
1989 Primeros datos sobre polimorfismos hemáticos en población aranesa. II MNSs, Kell, Kidd y P, en E. Rebato y R. Calderón (eds.), *Actas VI Congreso Español Antropología Biológica*, Bilbao, España: 293-304.