

## ESTIMACIÓN DE LA MEZCLA GENÉTICA EN LA POBLACIÓN DE NICARAGUA

Bernal Morera\*

### RESUMEN

*La población de Nicaragua ha sido considerada tradicional e históricamente como producto del mestizaje. Se analizaron un total de 100 nicaragüenses provenientes de distintas localidades y residentes en Costa Rica, con el propósito de estimar la magnitud del proceso de mezcla. Para tal efecto se examinaron 6 loci utilizando la PCR (LDLR, GYPA, HBGG, D7S8, GC y HLA-DQA1). Se estimaron los componentes de la mezcla mediante el método de identidad génica de Chakraborty, con un enfoque no ponderado. Las proporciones de genes de origen europeo, amerindio y africano son respectivamente 46,88%, 36,83% y 16,29%. Se concluye que la población nicaragüense es incuestionablemente tribíbrida. El análisis de distancias génicas muestra que Nicaragua es cercana a otras poblaciones hispano-mestizas tales como Chile, Colombia, Costa Rica y a los hispanos de Estados Unidos, las cuales difieren en las proporciones del flujo génico de las poblaciones ancestrales.*

*Palabras clave:* mezcla, genética, población humana, marcadores ADN, Nicaragua

### ABSTRACT

*The population of Nicaragua has been traditional and historically considered to be the product of admixture. To determine the magnitude of accumulated admixture, there were analyzed 100 Nicaraguans originating from different localities of the country. A total of 6 PCR-derived loci were evaluated. Admixture components were estimated by the gene identity method, with an unweighted approach. The proportions of genes of European, Amerindian and African ancestry were found to be 46,88%, 36,83% and 16,29%, respectively. It has been concluded that the Nicaraguan population is unquestionably trihybrid, similar to other Hispanic-admixed populations like Chile, Colombia, Costa Rica and the US Hispanics; however, it differs from them by the proportion of gene flow from ancestral populations.*

*Key words:* admixture, genetics, human population, DNA markers, Nicaragua

### Introducción

El paso de genes de una población a otra responde a muchas circunstancias tales como: migración en masa, guerras, comercio, captura de esclavos, violación o simple vecindad. La migración o flujo génico

puede aumentar la variación genética de las poblaciones locales y tener un marcado efecto sobre las frecuencias génicas (Ayala, 1980). Así, lo biológico y lo histórico, se amoldan mutuamente en la creación de diversidad grupal (Lewontin, 1984).

\* Costarricense, profesor de Biología y de Antropología Biológica, editor de la Revista de Biología Tropical. Universidad de Costa Rica. Correo electrónico: rht@cafiari.ucr.ac.cr.

Durante más o menos veinte generaciones, transcurridas desde el poblamiento inicial de Santo Domingo por los españoles, en el Nuevo Mundo se han mezclado entre sí miembros de grupos humanos continentales, que no se habían puesto en contacto desde el final del Pleistoceno (Coon, 1969; Dobzhansky, 1975). Este proceso, dio origen a una serie de poblaciones criollas o mestizas en América Latina, donde tres grupos étnicos principales —europeos, amerindios y africanos occidentales— contribuyeron en diferentes proporciones según el área geográfica y, algunas veces, según la clase social (Roberts, 1978; Sans, 2000).

El continente americano no es, un todo homogéneo ni biológica ni culturalmente, Ribeiro (1969) clasifica a los pueblos americanos de acuerdo a tres tipos de configuraciones histórico-culturales: Los Pueblos Testimonio, los Pueblos Nuevos y los Pueblos Transplantados. Los Pueblos Testimonio, como por ejemplo México y Perú, están constituidos por los representantes actuales de las antiguas civilizaciones americanas, sobre cuya base se realizó la expansión europea. Los Pueblos Nuevos, como es el caso del Brasil, están integrados por poblaciones conformadas en los últimos siglos por la fusión y aculturación de matrices indígenas, africanas y europeas. El último tipo, de los Pueblos Transplantados, está integrado por las naciones formadas básicamente por la implantación de contingentes europeos que mantuvieron su perfil étnico, su lengua y su cultura originales; Uruguay y Argentina estarían dentro de este grupo (Sans *et al.*, 1993).

Dentro de este contexto, la población de Nicaragua ha sido considerada tradicional e histórica y académicamente como producto del mestizaje europeo-amerindio (Reyes Huete, 1965; Morris Ryan, 1970; Coon, 1969; Gisper *et al.*, 1995; Gould, 1997; Flores-Obando *et al.*, 2004).

De hecho, los políticos liberales a partir de 1881 forjaron el mito de “La Nicaragua Mestiza”, según el cual “el pueblo nicaragüense, formado durante la colonia fue producto del mestizaje. En realidad no hay otro país centroamericano donde este proceso se haya realizado como en Nicaragua, el elemento indígena prácticamente carece de supervivencia”, tal y como es sintetizado en un documento de la década de 1950 (Gould, 1997). Dicho mito, tenía el objetivo de desarraigar a los indígenas de sus tierras ancestrales para así poder trasladarlos como mano de obra remunerada a las plantaciones de café. A lo largo del tiempo, tal idea llegó a impregnar tanto a

los sectores tradicionales como a los académicos y culturales (Reyes Huete, 1965; Sandino, C.A. *vide*: Anónimo, 1991; Ruben Darío, 1995).

Vale resaltar que dentro de esta concepción el mestizaje se restringe a la unión entre indígena y español, en tanto que el elemento africano es considerado ausente. Nótese que análisis genealógicos detallados han demostrado la existencia de ancestros africanos en importantes familias nicaragüenses (Meléndez Obando, 2001), y que estudios genéticos han corroborado la presencia en Nicaragua de los alelos de origen africano de la hemoglobina: HbS y HbC (Sáenz *et al.*, 1993).

Hasta hace poco, la contribución genética a la población general de Nicaragua permanecía completamente desconocida. Sin embargo, el advenimiento de la genética forense y su amplia difusión ha conducido a la realización de dos estudios independientes en los que se analiza la distribución de varios marcadores genéticos en dicha población (Morera *et al.*, 2001b; Flores-Obando *et al.*, 2004). La abundancia de información genética útil a las ciencias forenses, posibilita su aplicación para tratar de responder también a cuestionamientos de orden antropológico y evolutivo. Por ejemplo, tal enfoque fue utilizado recientemente por Bertoni *et al.*, (2003) para el estudio de la contribución de las poblaciones ancestrales a la mezcla que dio origen a las poblaciones hispanas de Estados Unidos.

En el estudio previo de carácter forense (Morera *et al.*, 2001b), el análisis de distancias genéticas (mediante el método *neighbor-joining*) mostró que la población de Nicaragua es cercana a otras de origen hispano-mestizo como las poblaciones de Argentina, Chile, Colombia, Costa Rica y los hispanos de Estados Unidos. Sin embargo, fue llamativo que el árbol sin raíz obtenido no refleja la localización geográfica de las poblaciones, lo cual claramente se observa entre las de Nicaragua y Costa Rica, que a pesar de su vecindad y sus cercanas relaciones a través de la historia, no se agrupan en un nodo juntas. Interpretamos que, la mezcla acumulada debe ser un factor que influye en la topología del árbol y provoca que las poblaciones de Costa Rica, Chile, Colombia y los hispanos del suroeste de EEUU se agrupen en la misma rama, ya que todas estas comparten proporciones de mezcla semejantes (Long *et al.*, 1991; Cerda-Flores *et al.*, 1994; Sandoval *et al.*, 1993; Morera *et al.*, 2003; Merriwether *et al.*, 1997; Palomino *et al.*, 1997). Con base en esos resultados, nosotros propusimos la hipótesis de que la población de Ni-

caragua tiene una proporción particular de mezcla de sus poblaciones ancestrales: amerindias, africana occidental y española, diferente de las otras poblaciones estudiadas hasta la fecha.

Así, la pregunta que emerge es, ¿Cuánto contribuyeron los diferentes grupos al acervo genético de los actuales nicaragüenses? Por lo que, este artículo tiene como objetivo estimar la magnitud del proceso de mezcla en la población de Nicaragua mediante el análisis de marcadores genéticos de ADN.

## Materiales y Métodos

Se analizó marcadores genéticos de ADN en una muestra de 100 individuos provenientes de distintas localidades de la región del Pacífico de Nicaragua y residentes en Costa Rica. Estos son parte de la base de datos del Organismo de Investigación Judicial de Costa Rica, y fueron analizados con propósitos forenses en otro lugar (Morera *et al.*, 2001b). En su momento, datos de resumen fueron almacenados en la Base de Datos de ADN Nuclear española, portuguesa y latinoamericana (Anónimo, 2001) como parte de los procesos de aseguramiento de la calidad analítica.

Seis *loci* basados en PCR fueron usados en el análisis de mezcla, los que constituyen un grupo llamado "polymarkers", caracterizados por medio del paquete comercial, AmpliType<sup>®</sup> PM+DQA1 (Applied Biosystems, Foster City, CA, 2000). Los *loci* incluidos en este paquete son: el receptor de lipoproteína de baja densidad (LDLR), la glicoproteína A (GYPA), el marcador D7S8, la hemoglobina G gamaglobulina (HBGG), un grupo de componentes específicos (GC), y un locus del HLA (HLA-DQA1). Se determinaron las frecuencias génicas por medio de conteo génico y del método de máxima verosimilitud, según se describió con detalle anteriormente (Morera *et al.*, 2001b).

Para el análisis de la mezcla genética, cuatro poblaciones africanas [afroamericanos FBI (Budowle *et al.*, 1995), afroamericanos PE (Anónimo, 1995), promedio ponderado, ponderación histórica de afroamericanos (Bertoni *et al.*, 2003)], dos indígenas americanos [promedio ponderado de indígenas de Costa Rica [bribri, cabecar, guatuso] (Morales-Cordero *et al.*, 2001), promedio ponderado de nativos norteamericanos [navajo, pueblo, sioux] (Bertoni *et al.*, 2003)], y diecinueve ibéricas [Andalucía, Sevilla, Extremadura, Madrid, País Vasco autóctonos, País Vasco residentes, Asturias, Galicia, Teruel, Aragón,

Barcelona, Canarias, promedio ponderado de España, sur de Portugal, Alentejo, Algarbe, Coimbra, norte de Portugal, y promedio ponderado de Portugal (Alonso y Albarrán, 2000; Anónimo, 2001)] fueron seleccionadas como poblaciones ancestrales. Como una referencia rápida, en el Cuadro 1 se reproducen las frecuencias génicas, junto con aquellas de las poblaciones ancestrales que proporcionaron el mejor desempeño estadístico, que en este contexto se refieren a la población de Andalucía, España, al promedio ponderado de los afroamericanos, y al promedio ponderado de los indígenas norteamericanos.

Los cálculos de mezcla bajo un modelo tribíbrido se estimaron mediante el método de identidad genética desarrollado por Chakraborty (1985), con un enfoque no ponderado. Para lo que se utilizó el programa computacional ADMIX95 (Admixture Analysis for Hybrid Populations) disponible en la Internet (<http://www.genetica.fmed.edu.uy/software.htm>).

## Resultados

Los cálculos de mezcla en la población general de Nicaragua bajo un modelo tribíbrido muestran ciertamente una población mestiza con componentes bastante semejantes de genes de origen europeo (46,88%  $\pm$  0,07) y amerindio (36,83%  $\pm$  0,05) seguido en forma ligeramente menor por africano (16,29%  $\pm$  0,03). El ajuste al modelo de mezcla, medido por el coeficiente de correlación múltiple  $R^2$ , fue alto en todas las combinaciones de posibles poblaciones ancestrales, con valores que se distribuían en un ámbito entre 0,9951 y 0,999998. Se muestran las estimaciones que representan un valor más alto de  $R^2$ , y por tanto una mayor proporción de las frecuencias alélicas pueden ser explicadas por la mezcla. Los valores de error estándar son aceptablemente bajos y comparables a los observados en otras poblaciones hispanoamericanas.

## Discusión

Los registros censales de los países del área mesoamericana, si bien no reproducen con total fiabilidad el componente biológico ni el cultural de la población, sino más bien una imprecisa confluencia de ambos criterios, sirven como indicativos burdos de la magnitud de la población mestiza. Así, dos fuentes temporales diferentes estiman que alrededor de 1957 en Nicaragua, había un 69% de mestizos, 17% criollos, 5% amerindios y 9% negros (Coon,

**Cuadro 1**  
**Frecuencias alélicas en la población de Nicaragua y**  
**promedios ponderados de las tres principales poblaciones ancestrales.**

Loci/Gen	Nicaragua	Ancestral		
		Europea	Africana	Amerindia
LDLR-A	0,5400	0,4553	0,1821	0,5685
LDLR-B	0,4600	0,5447	0,8179	0,4315
GYPA-A	0,6100	0,5043	0,5087	0,7399
GYPA-B	0,3900	0,4957	0,4913	0,2601
HBGG-A	0,4750	0,4872	0,3815	0,3024
HBGG-B	0,5000	0,4979	0,2197	0,6936
HBGG-C	0,0250	0,0149	0,3988	0,0040
D7S8-A	0,6750	0,5574	0,6734	0,5262
D7S8-B	0,3250	0,4426	0,3266	0,4738
GC-A	0,1900	0,3106	0,0867	0,0988
GC-B	0,3800	0,1766	0,8439	0,3266
GC-C	0,4300	0,5128	0,0694	0,5746
DQA1-1.1	0,1050	0,1806	0,1301	0,0608
1.2	0,1750	0,1458	0,3728	0,0228
1.3	0,0150	0,0843	0,0867	0,0114
2	0,0550	0,1776	0,0983	0,0190
3	0,3550	0,1359	0,0520	0,2510
4.1\4.2	0,2950	0,2758	0,2601	0,6350

1969). Una fuente más reciente estima un 71% de mestizos y 14% criollos (Gisper *et al.*, 1995). Basados en nuestra experiencia en Costa Rica, la diferencia genética entre criollos y mestizos es tan profunda como la epidermis, y ambos grupos constituyen la misma entidad genética, por lo que se puede deducir que los mestizos representan alrededor de un 85-86% de la población total de Nicaragua.

Los resultados de este trabajo nos permiten concluir que la población general de Nicaragua es ciertamente trihíbrida, lo cual confirma -en parte- las ideas preconcebidas respecto al mestizaje indígena-español que ha tenido lugar a partir de la llegada de los españoles a ese país, en 1522 (González García, 1985).

Sin embargo, el aporte africano aquí cuantificado supera en mucho a las ideas tradicionales respecto al

**Cuadro 2**  
**Coefficientes de mezcla en la población de Nicaragua y otras poblaciones relacionadas.**  
**Porcentaje de contribuciones y ajuste al modelo de mezcla (R<sup>2</sup>)**

	Europea	Africana	Amerindia		Método	Referencia
	%	%	%	R2		
Nicaragua	46,88	16,29	36,83	0,999998	Identidad génica	este trabajo
California I	46,26	10,78	42,96	0,999	Identidad génica	Bertoni et al., 2003
California II	48,39	13,41	38,20	0,999	Identidad génica	Bertoni et al., 2003
Pennsylvania	82,89	-	17,11	0,999	Identidad génica	Bertoni et al., 2003
Costa Rica	61,04	9,05	29,91	-	Máxima Verosimilitud	Morera et al., 2003

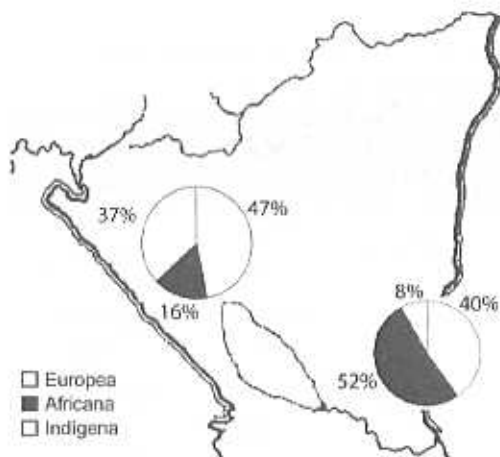
origen de los nicaragüenses de la costa del Pacífico, donde no existe las poblaciones afro-derivadas, que si se pueden encontrar en la costa del Caribe (por ejemplo los negros, garífunas y miskitos), (Crawford, 1986; Biondi *et al.*, 1988; Azofeifa *et al.*, 1998).

Consecuentemente, nuestros resultados cuantitativos respecto al componente africano concuerdan con los análisis clínicos que han detectado la presencia en Nicaragua de los alelos HbS y HbC de la (beta)  $\beta$ -hemoglobina (Sáenz *et al.*, 1993), los que evidencian una herencia africana reciente, y con los estudios genealógicos que han demostrado documentalmente la existencia de raíces africanas en familias nicaragüenses (Meléndez Obando, 2001). Tal contribución africana al acervo genético nicaragüense, debe haber ocurrido durante la época colonial, así que hubo tiempo suficiente para diluir los caracteres fenotípicos africanos en el conjunto de la población general, y para borrar la raíz africana de la memoria colectiva. Fenómeno -este último- que ocurrió en muchas otras partes de Hispanoamérica (Meléndez Obando, 1996, 2001).

Es posible realizar una comparación directa de las presentes estimaciones de mezcla acumulada en Nicaragua (ver Cuadro 2), con los respectivos resultados en las poblaciones hispanas de EEUU (Bertoni *et al.*, 2003), ya que en ambos estudios se analizó el mismo grupo de seis marcadores genéticos y se utilizó el mismo método de cálculo mediante identidad génica (Chakraborty, 1985). De las poblaciones mezcladas del Nuevo Mundo hasta ahora estudia-

das con estos criterios, los nicaragüenses se asemejan principalmente a los hispanos de California ya que ambos presentan proporciones bastante equivalentes de genes europeos y amerindios. A la vez, de todas las poblaciones trihíbridas, la de Nicaragua es una de las que presenta mayor aporte de genes africanos. En este sentido solo es ligeramente superada por los hispanos de Pennsylvania (16,89-17,11%), pero estos últimos son un dihíbrido europeo-africano, con escaso o nulo aporte indígena americano. A la luz de estos resultados, se confirma la diferencia en las proporciones de mezcla que originaron la población general nicaragüense respecto a las otras latinoamericanas conocidas, como habíamos sugerido anteriormente (Morera *et al.*, 2001b).

Una comparación ineludible debe hacerse con la población afro-derivada rural de Nicaragua, de la cual Biondi *et al.* (1988) ofrecieron datos de nueve proteínas sanguíneas. Con base en tales resultados de Blufields en la costa del Caribe, Salzano y Bortolini (2002) estimaron las proporciones de mezcla mediante el método de identidad génica y concluyen que esta última porta un 52%  $\pm$  1 de genes de origen africano, 40%  $\pm$  1 europeo y 8%  $\pm$  1 amerindio. Por lo que ambas poblaciones nicaragüenses son en realidad trihíbridas (Fig. 1), y tal como ha ocurrido en otras partes del continente americano, estos tres grupos étnicos contribuyeron en diferentes proporciones según la etnia y el área geográfica (Morera *et al.*, 2001a; Salzano y Bortolini, 2002).



**Fig. 1** Porcentajes de mezcla génica acumulada en las poblaciones mestiza y afro-derivada de Nicaragua. (Fuentes: este trabajo; Salzano y Bortolini 2002).

Otra comparación quizás mucho más pertinente, requiere ser hecha entre las poblaciones generales de Nicaragua y Costa Rica. Previamente, Morera *et al.* (2003) analizamos once marcadores genéticos clásicos (grupos sanguíneos y proteínas séricas) con el método de máxima verosimilitud de Krieger *et al.* (1965). Se encontró que en la población general costarricense las proporciones de genes de origen europeo, amerindio y africano son 61,04%, 29,91% y 9,05%, respectivamente. Lo cual muestra importantes diferencias entre ambas vecinas hispanoamericanas. Sin embargo, cualquier comparación deber ser *a priori* cautelosa, considerando las diferencias entre los marcadores genéticos y los métodos de estimación de mezcla utilizados.

Es probable que dichas estimaciones de mezcla en Costa Rica ciertamente sean robustas, y que una comparación directa es válida; sobre todo si atendemos a la situación de que ésta última y los hispanos del Sur-Oeste de EEUU se agrupan cercanamente en los cálculos de distancias génicas cuando son efectuados con un idéntico conjunto de marcadores, y además arrojan proporciones semejantes de genes europeos (61-67%) y amerindios (30-36%) (Cuadro 2). El trabajo reciente de Morera (2006) ratifica las valoraciones de mezcla previas.

No obstante, dejando de lado la precisión en las estimaciones de mezcla que se puedan obtener a partir de diferentes metodologías, lo más relevante es que a pesar de su vecindad geográfica y sus cercanas interrelaciones históricas, las poblaciones de Costa Rica y Nicaragua presentan una estructura genética

distintiva, con su propia historia de migración, y diferente proporción de flujo génico recibido a partir de sus poblaciones ancestrales. Como ha comentado Sans (2000), esta situación es frecuente entre países en América Latina.

A pesar de sus particularidades, la población de Nicaragua es cercana a otras hispano-mestizas tales como Chile, Colombia, Costa Rica y a los hispanos de Estados Unidos.

## Agradecimientos

A los nicaragüenses, sin cuya cooperación este trabajo no hubiera podido ser realizado. A Maritza Vega Gutiérrez y Ramiro Barrantes por su revisión crítica al manuscrito. A Gerardo Sánchez Rivera, Gerardo Jiménez y Ana Isabel Morales, por su constante apoyo durante todos estos años. B.M. recibió una beca de la Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI).

## Bibliografía

- ADMIX95. "Admixture Analysis for Hybrid Populations" (Programa computacional). Consultado: 9 enero 2006, [En red]. Disponible en: <http://www.genetica.fmed.edu.uy/software.htm>.
- Alonso, A.; Albarrán, C. (2000). The Spanish and Portuguese ISFG Working Group: ten years coordinating DNA typing in Spain, Portugal and Latin America. En: *Profiles in DNA* Vol. 401. pp. 7-8. [Consultado: 9/1/2006, Disponible en: [http://www.promega.com/profiles/401/401\\_07.html](http://www.promega.com/profiles/401/401_07.html)].
- Anónimo. (1991). *500 años de encubrimiento: agenda 1992*. San José, Costa Rica: Editorial Nuestra Cultura.
- Anónimo. (1995). *Amplitype PM+ HLA-DQA1*. New Jersey, EEUU: Perkin Elmer, Roche Molecular System.
- Anónimo. (2001). *Database of nuclear DNA. The Spanish and Portuguese Working Group of the International Society for Forensic Genetics (GEP-ISFG)*. Consultado: 10 enero 2006, [En red]. Disponible en: <http://www.ertzaintza.net/cgi-bin/db2www.exe/adn.d2w/WELCOME>].
- Ayala, F.J. (1980). Genética molecular y evolución. En: Ayala, F. J. (ed.). *Evolución Molecular*. Barcelona: Omega. pp. 1-20.

- Azofeifa, J.; Ruiz, E.; Barrantes, R. (1998). Genetic variation and racial admixture in the Miskito of the southern Mosquito Shore, Nicaragua. En: *Revista Biología Tropical*. Vol. 46(1). pp. 157-165.
- Bertoni, B.; Budowle, B.; Sans, M.; Barton, S.A.; Chakraborty, R. (2003). Admixture in Hispanics: Distribution of ancestral population contributions in the continental United States. En: *Human Biology*. Vol. 75(1). pp. 1-11.
- Biondi, G.; Battistuzzi, G.; Rickards, O.; et al. (1988). Migration pattern and genetic marker distribution of the Afro-American population of Bluefields, Nicaragua. En: *Annals of Human Biology*. Vol. 15. pp. 399-412.
- Budowle, B.; Lindsey, J.A.; Decou, J.A.; Koons, B.W.; Giusti, A.M.; Comey, C.T. (1995). Validation and population studies of the loci LDLR, GYPA, HBGG, D7S8, and Gc (PM loci), and HLA-DQ-alpha using a multiplex amplification and typing procedure. En: *Journal of Forensic Science*. Vol. 40. pp. 45-54.
- Cerda-Flores, R.M.; Barton, S.A.; Hanis, C.L.; Chakraborty, R. (1994). Genetic variation by birth cohorts in Mexican Americans of Starr County, Texas. En: *American Journal of Human Biology*. Vol. 6. pp. 669-674.
- Chakraborty, R. (1985). Gene identity in racial hybrids and estimation of admixture rates. En: Ahuja, Y.; Neel, J.V. (eds.). *Genetic Microdifferentiation in Human and Other Animal populations*. Delhi, India: Indian Anthropological Association, Anthropology Department, Delhi University. pp. 171-180.
- Coon, C.S. (1969). *Las razas humanas actuales*. Madrid: Editorial Guadarrama. pp. 427-443.
- Crawford, M.H. (1986). Origin and maintenance of genetic variation in black carib populations of St. Vincent and Central America. En: Roberts, D.F., De Stefano, G.F. *Genetic variation and its maintenance*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press. pp. 157-180.
- Dario, R. (seud.). (1995). *Antología*. 2 ed. San José, C.R.: EDUCA.
- Dobzhansky, T. (1975). *Genética del proceso evolutivo*. México: Editores Extemporaneos.
- Flores-Obando, R.E.; Budowle, B.; Huete-Pérez, J.A. (2004). Allele Frequencies for Markers CSF1PO, TPOX, TH01, F13A01, FESFPS, vWA, D16S539, D7S820, D13S317 in the General Population of Nicaragua. En: *Journal of Forensic Science*. Vol. 49(2). pp. 1-2.
- Gisper, C.; Gay, J.; Bueno, M.; Prats, J.M.; Claros, M. (eds.). (1995). *Las razas humanas. Los pueblos americanos*. Vol. IV. Barcelona: Instituto Gallach, Ediciones Océano. pp. 663-688.
- González García, Y. (1985). Estructura agraria en el período colonial. En: Gómez, C.L. (ed.). *Las instituciones costarricenses del siglo XIX*. San José, C.R.: Editorial Costa Rica. pp. 51-81.
- Gould, J.L. (1997). *El mito de "la Nicaragua mestiza" y la resistencia indígena, 1880-1980*. San José, C.R.: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Krieger, H.; Morton, N.E.; Mi, M.P.; Azevedo, E.; Freire-Maia A.; Yasuda, N. (1965). Racial admixture in northeastern Brazil. En: *Annals of Human Genetics*. Vol. 29. pp. 113-125.
- Lewontin, R. (1984). *La diversidad Humana*. Biblioteca Scientific American, Barcelona: Editorial Labor.
- Long, F.; Williams, R.C.; Mcauley, J.E.; Medis, R.; Partel, R.; Tregellas, W.M.; South, S.F.; Rea, A.E.; McCormick, S.B.; Iwanec, U. (1991). Genetic variation in Arizona Mexican Americans: Estimation and interpretation of admixture proportions. En: *American Journal of Physical Anthropology*. Vol. 84. pp. 141-157.
- Meléndez Obando, M. (1996). Josefa de Flores y sus descendientes (la historia familiar). En: *Revista ASOGEHI*. Vol. 2. pp. 64-118.
- Meléndez Obando, M. (2001). Presencia africana en familias nicaragüenses. En: Cáceres, R. (Comp.). *Rutas de la esclavitud en Africa y América Latina*. San José, C.R.: Editorial de la Universidad de Costa Rica. pp. 341-360.
- Merriwether, D.A.; Huston, S.; Iyengar, S.; Hamman, R.; Norris, J.M.; Shetterly, S.M.; Kambol, M.I.; Ferrell, R.E. (1997). Mitochondrial versus nuclear admixture estimates demonstrate a past history of directional mating. En: *American Journal of Physical Anthropology*. Vol. 102. pp. 153-159.

- Morales-Cordero, A.J.; Morera, B.; Jiménez-Arce, G.; Sánchez-Rivera, G.; Calafell, F.; Barrantes, R. (2001). Allele frequencies of the markers LDLR, GYPA, HBG, D7S8, Gc, HLA-DQA1, and D7S80 in the general and minority populations of Costa Rica. En: *Forensic Science Internacional*. Vol. 124, pp. 1-4.
- Morera, B. (2006). Genética histórica de la población de Costa Rica: nuevos datos. En: *Memorias del IV Congreso Costarricense de Antropología*. San José, C.R.: Museo Nacional de Costa Rica-UCR-MCJD-Asociación Antropológica de Costa Rica. (en proceso).
- Morera, B.; Marín-Rojas, R.; Barrantes, R. (2001). Análisis de varios marcadores genéticos clásicos en la población de Costa Rica. En: *Revista Biología Tropical*. Vol. 49(3-4), pp. 1237-1252.
- Morera, B.; Sánchez-Rivera, G.; Jiménez-Arce, G.; Calafell, F.; Morales-Cordero, A.J. (2001). Nicaraguan population data on LDLR, GYPA, D7S8, HBG, GC and HLA-DQA1 loci. En: *Revista Biología Tropical*. Vol. 49(3-4), pp. 1253-1260.
- Morera, B.; Barrantes, R.; Marín-Rojas, R. (2003). Gene Admixture in the Costa Rican Population. En: *Annals of Human Genetics*. Vol. 67(1), pp. 71-80.
- Morris Ryan, J. (1970). *Area Handbook of Nicaragua*. Washington D.C., EEUU: The American University, U.S. Government Printing Office, pp. 64-65.
- Palomino, H.; Cerda-Flores, R.M.; Blanco, R.; Palomino, H.M.; Barton, S.A.; De Andrade, M.; Chakraborty, R. (1997). Complex segregation analysis of facial clefting in Chile. En: *Journal of Craniofacial Genetics Developmental Biology*. Vol. 17, pp. 57-64.
- Reyes Huete, A. (1965). *Estampas de nuestra historia*. Granada, Nicaragua: Tipografía El Correo.
- Ribeiro, D. (1969). *La civilización occidental y nosotros, los pueblos testimonio*. Argentina: Centro Editor de América Latina, Cuadernos latinoamericanos.
- Roberts, P.O. (1978). *The composition of the Costa Rican Population: Some evidence from history, Genetics, and Morphology*. Ph.D. Thesis, Department of Anthropology, University of Colorado.
- Sáenz, G.F.; Rodríguez-Romero, W.; Chaves, M.A. (1993). Variantes estructurales de la hemoglobina en Iberoamérica. En: *Revista Biología Tropical*. Vol. 41(3), pp. 393-403.
- Salzano, F.M.; Bortolini, M.C. (2002). *The Evolution and Genetics of Latin American Populations*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Sandoval, C.; De La Hoz, A.; Yunis, E. (1993). Estructura genética de la población colombiana. En: *Revista Facultad Medicina Universidad Nacional Colombia*. Vol. 41, pp. 3-14.
- Sans, M., Sosa, M., Alvarez, I., Toledo, R., Bengochea, M.; Salzano, F.M. (1993). Blood group frequencies and the question of race admixture in Uruguay. En: *Interciencia*. Vol. 18(1), pp. 29-32.
- Sans, M. (2000). Admixture studies in Latin America: From the 20th to the 21st century. En: *Human Biology*. Vol. 72, pp. 155-177.