



EL CHOQUE DE GENES AMERINDIOS, EUROPEOS Y AFRICANOS: LOS CASOS DE SAN BASILIO DE PALENQUE (COLOMBIA), CUBA Y MÉXICO

THE CLASH OF AMERINDIAN, EUROPEAN AND AFRICAN GENES: THE CASES OF SAN BASILIO DE PALENQUE (COLOMBIA), CUBA AND MEXICO

Fabio Suárez Trujillo*, Adrián López Nares, Ignacio Juárez Martín Delgado***,
Antonio Arnaiz Villena******

Cómo citar este artículo/Citation: Suárez Trujillo, F.; López Nares, A.; Martín Delgado, I.J.; Arnaiz Villena, A. (2021). El choque de genes amerindios, europeos y africanos: los casos de San Basilio de Palenque (Colombia), Cuba y México. *XXIV Coloquio de Historia Canario-Americana (2020)*, XXIV-029. <http://coloquioscanariasamerica.casadecolon.com/index.php/CHCA/article/view/10643>

Resumen: Cien años después de la llegada de Cristóbal Colón a América la población del continente había caído de unos 80 millones a aproximadamente 8, desde Alaska a La Patagonia. La causa principal fueron la guerra y los nuevos microbios. San Basilio de Palenque (Colombia), cercana a Cartagena de Indias, fue construida por los esclavos africanos que eran llevados a Cartagena y la Corona española, obligada por su rebeldía, les hizo los primeros africanos libertos en América: hablan hoy la única lengua criolla Español-Bantu existente. Los cubanos de La Habana y sus genes HLA muestran una mezcla de genes europeos, africanos y, en menor cuantía, amerindios (alrededor de un 12 %). Los Amerindios de Cuba están en los genes de los cubanos. Los genes HLA y otros y sus caracteres culturales comunes a Asia, Pacífico y Europa con Amerindios Mexicanos (Teenek/Huastecos del Atlántico y Mayo/Yoremes del Pacífico) y de otros grupos de Amerindios demuestran que el poblamiento de América fue mucho más complejo y antiguo de lo postulado, en diferentes tiempos y desde diferentes puntos del Pacífico y del Atlántico (cultura Solutrense común), probablemente bidireccional.

Palabras clave: HLA, Teenek/Huastecos, Mayo/Yoremes, amerindios, NaDene, Eskimos, Criollo, Bantu.

Abstract: One hundred years after Columbus arrival to America population had fallen down from 80 to 8 million from Alaska to Patagonia. Mainly because of new microbes and war. San Basilio de Palenque (Colombia) town people, close to Cartagena was built up by escaped African slaves who created a stronghold at San Basilio. Spanish governors drove Spanish Kings at Madrid (Spain) to declare freedom for San Basilio de Palenque Africans who became the First Free Africans in America: they speak the only one Bantu-Spanish Creole in the World and keep African Genetics according to HLA genes. Cubans from La Habana were also studied for HLA. Results show that about 12 % of typical Amerindian HLA genes are observed in La Habana population. Amerindians exist in Cubans blood. Amerindian HLA and other genes and other cultural traits show in Mexican (Pacific Mayo/Yoremes and Atlantic Huastecan/Teenek) show that American continent peopling was much more ancient than postulated and it is obvious that people bidirectional exchange between Pacific and Atlantic European (common Solutrean traits) peoples may have occurred.

Keywords: HLA, Teenek/Huastecos, Mayo/Yoremes, Amerindians, NaDene, Eskimos, Criollo, Bantu.

* Departamento de Inmunología, Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid. Pabellón 5, planta 4. Avd. Complutense, s/n. 28040. Madrid. España. Correo electrónico: fabiosua@ucm.es

** Departamento de Inmunología, Oftalmología y ORL. Facultad de Medicina. Universidad Complutense de Madrid. España. Correo electrónico: adlope04@ucm.es

*** Departamento de Inmunología, Oftalmología y ORL. Facultad de Medicina. Universidad Complutense de Madrid. España. Correo electrónico: ignajuar@ucm.es

**** Departamento de Inmunología, Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid. Pabellón 5, planta 4. Avd. Complutense, s/n. 28040. Madrid. España. Correo electrónico: arnaizville@hotmail.com; aarnaiz@med.ucm.es; Página web: <http://chopo.pntic.mec.es/biolmol/> ; <https://basques-iberians.blogspot.com/>



INTRODUCCIÓN

Los primeros africanos libertos en América: estudio HLA en San Basilio de Palenque (Colombia)

Colombia tiene una composición étnica compleja donde la población amerindia probablemente está subestimada, debido a la mezcla o al aislamiento en áreas remotas.¹ Sin embargo, los genes Amerindios crípticos se encuentran en otras poblaciones de la misma área (como por ejemplo Cuba)², lo que demuestra que los caracteres fenotípicos pueden perderse rápidamente en los Amerindios, después una la mezcla genética caucasoide y/o africana. La población actualmente estudiada es un aislado de origen africano, que vive en la localidad de San Basilio de Palenque, cerca de Cartagena (denominada Cartagena de Indias en España), que es el puerto marítimo atlántico más importante de Colombia (Figura 1). Los españoles llevaban esclavos africanos a América del Sur principalmente a través del puerto de Cartagena de Indias en una época en la que los Amerindios estaban muriendo rápidamente debido al trabajo forzoso y las enfermedades recién llevadas por españoles (viruela, sarampión, influenza y otras). Se calcula que 100 años después de la llegada de Colón a América, 1492 d.C., la población amerindia había disminuido de aproximadamente 80 millones iniciales a 8 millones de individuos desde Alaska hasta la Patagonia³.



Figura 1. Mapa que muestra la ubicación geográfica de la población afroamericana colombiana estudiada (San Basilio de Palenque, Departamento de Bolívar, cerca de Cartagena de Indias).⁴

1 ARNAIZ VILLENA y otros (2009).

2 ALEGRE y otros (2007).

3 DOBBINS (1993); ARNAIZ VILLENA y otros (2000).

4 Se señalan otros grupos afroamericanos colombianos (Providencia, Cauca y Choco) y algunos grupos

Los esclavos negros africanos llevados a Cartagena con frecuencia escapaban y se refugiaban en lugares autofortificados en las cercanas montañas de María, estableciendo San Basilio de Palenque en el siglo XVII. Estos africanos autónomos ayudaban a huir a otros esclavos que estaban siendo llevados masivamente por barcos españoles al puerto de Cartagena. «Palenque» es un nombre genérico utilizado en México y los países de la costa del Caribe/Atlántico para definir lugares fundados por esclavos africanos fugitivos de esclavistas españoles. La comunidad africana de San Basilio de Palenque aumentaba rápidamente con africanos recién llegados que huían y la lucha con los españoles se acentuó debido a la obstaculización del comercio de esclavos. La Corona española se vio obligada a emitir un Real Decreto en 1691 en Madrid (España) que garantizaba la libertad de los africanos en San Basilio de Palenque. Esta libertad se logró en 1713 después de muchas luchas e intensas agitaciones, año en el que este pueblo se convirtió en la primera comunidad africana libre en América⁵. Haití se convirtió en una República libre unos 100 años después.

Genes HLA en cubanos



Figura 2. Mapa de la isla de Cuba y alrededores del Caribe.⁶

Al comienzo del Holoceno, Cuba estaba más cerca de los Cayos de Florida y las Islas Bahamas⁷ porque el nivel del mar era más bajo entre esos lugares (Figura 2). Sin embargo, a pesar de que una migración de gentes del norte de la cultura Mississippi hubiera sido posible, no

amerindios (Wayu, Arhuaco, Kogi y Jaidukama). Las áreas punteadas indican la localización de grupos africanos negros y mulatos en la costa de Colombia. Los nombres en mayúscula indican países y los recuadros negros con letras blancas sitúan las principales ciudades. La Isla de Providencia se encuentra cerca de la Costa de Nicaragua, en el Océano Atlántico.

5 ARRÁZOLA (1970)

6 Se indican las migraciones prehistóricas e históricas y su momento.

7 MOURE y DE LA CALLE (1996).

hay datos arqueológicos que lo corroboren⁸. De hecho, los primeros yacimientos arqueológicos en Cuba datan de antes de 4.000 años antes de Cristo y restos encontrados se ha comprobado que fueron traídos por gente de la Península de Yucatán, mesoamericanos, aunque no se excluye ninguna ruta de llegada, incluida la de Florida. Estas gentes llegadas a Cuba eran cazadores-recolectores⁹. Al mismo tiempo, también pueblos no agrícolas procedentes de América del norte y del sur invadieron el Caribe, incluida Cuba¹⁰. Estos dos tipos de poblaciones vivieron durante mucho tiempo en las islas del Caribe hasta aproximadamente 500 años antes de Cristo, cuando la gente que llegaba de América del norte y del sur (Arahuacos de Venezuela), vino con tecnología cerámica y agrícola que se extendió por las islas¹¹. Cuando llegó Colón (1492 d. C.) se encontraron muchos complejos «cacicazgos» en Cuba y otras islas¹².

Cuba tenía dos tipos diferentes de Amerindios en el momento de la invasión española en 1492. Según Bartolomé de las Casas: los Ciboney pre-agrícolas, que vivían en la parte más occidental de la isla, y los Taínos agrícolas¹³. Estos últimos eran hablantes de lengua arahuaca de Suramérica. Otros Amerindios guerreros antropófagos vivían en las pequeñas islas de las Antillas y eran considerados una amenaza por los demás Amerindios del Caribe¹⁴. Pronto, los cubanos Amerindios fueron desapareciendo por condiciones de esclavitud, guerra (contra los españoles) y enfermedades de origen español (principalmente, viruela, sarampión y gripe).

Estudios de genes HLA en poblaciones amerindias de Teenek y Mayos

Se ha postulado que los primeros nativos Amerindios vinieron de Asia a través del puente terrestre de Bering hace entre 30.000 y 12.000 años. Estas conclusiones se basaban en similitudes culturales, morfológicas y genéticas entre las poblaciones americanas y asiáticas. Tanto Siberia¹⁵ como Mongolia¹⁶ se propusieron como los lugares de origen más probables de migraciones poblacionales desde Asia.

Greenberg postuló por primera vez la Teoría de las Tres Oleadas para explicar el poblamiento de las Américas con tres poblaciones ancestrales¹⁷: Amerindios (la mayoría de los indios de América del Norte y del Sur; hace 12.000 años), Na-Dene (Atabascos, Navajos, Apaches; hace 8.000 años) y eskimo-aleutianos (hace 6.000). Los estudios realizados en estas poblaciones del cromosoma Y y otros marcadores de ADN nuclear, incluido el ADN mitocondrial¹⁸ apoyaron el Modelo de las Tres Oleadas. Sin embargo, otros estudios de ADN mitocondrial¹⁹ propusieron que sólo una ola procedente de Mongolia/norte de China dio lugar a los primeros antepasados nativos americanos²⁰.

8 WILSON (1997).

9 WILSON (1997).

10 WILSON (1997).

11 WILSON (1997).

12 WILSON (1997).

13 MOURE y DE LA CALLE (1996).

14 MOURE y DE LA CALLE (1996).

15 CRAWFORD (1998).

16 KOLMAN y otros (1996); MERRIWETHER y otros (1996).

17 GREENBERG y otros (1986).

18 WALLACE y TORRONI (1992); CAVALLI SFORZA y otros (1994); PARHAM y OHTA (1996).

19 HORAI y otros (1993); TORRONI y otros (1993).

20 KOLMAN y otros (1996); MERRIWETHER y otros (1996).

Ahora se admite que el muy debatido poblamiento de América es mucho más complejo y antiguo: no es un flujo genético unidireccional de Asia a América a través del Estrecho de Bering, sino que se debe a un intercambio de gente entre América, Asia y las islas del Pacífico²¹. Además, los africanos²² y los europeos²³ también pueden haber contribuido al poblamiento de América, vía océano Atlántico.

La población mexicana de los Teenek o Huastecos vive en el estado de San Luis Potosí en el noreste de México y se establecieron allí 600 años antes de Cristo aproximadamente²⁴. Hablan el idioma Teenek-Huasteco, que pertenece a una rama del totonaco de la familia de lenguas mayas²⁵. Este grupo fue uno de los primeros que mantuvo contacto con los españoles en 1519, debido a su ubicación geográfica cerca del Océano Atlántico (Figura 3). Fueron tomados como esclavos y conducidos a las Antillas, principalmente a «La Española» (República Dominicana y Haití) y Cuba (1523-1532)²⁶. La mayor parte de los territorios Teenek fueron disminuyendo después del siglo XVI y han permanecido en un relativo aislamiento por razones culturales. Los españoles liderados por Hernán Cortés y más tarde por Francisco Pizarro (llegados a México y Perú respectivamente), junto con portugueses, británicos y otros invasores europeos en el siglo XVI redujeron las poblaciones de los primeros habitantes de América del Norte y del Sur (Amerindios, na-dene y esquimales) de 80 millones a 8 millones de personas en solo 100 años, principalmente por enfermedades (como viruela, sarampión y gripe), esclavitud y guerra.²⁷



Figura 3. Mapa de México que muestra el lugar de donde se recogieron las muestras Teenek (San Vicente Tancuayalab, región huasteca, estado de San Luis de Potosí) y Mayo (ciudad de Capomos, estado de Sinaloa).²⁸

21 ARNAIZ VILLENA y otros (2000; 2014; 2019).

22 IMANISHI y otros (1992).

23 STANFORD y Bradley (2012); ARNAIZ VILLENA y otros (2013).

24 ÁVILA y otros (1995).

25 ÁVILA y otros (1995).

26 ÁVILA y otros (1995).

27 DOBBYNS (1993) ARNAIZ VILLENA y otros (2000).

28 Las ciudades están representadas con minúsculas. Los estados se representan con mayúsculas.

Ahora se admite que el muy debatido poblamiento de América no es un flujo genético unidireccional de Asia a América a través del Estrecho de Bering, sino que se debe a un intercambio de personas entre América, Asia y las islas del Pacífico.²⁹ Además, los africanos³⁰ y los europeos³¹ también pueden haber contribuido al poblamiento de América. En el presente trabajo estudiamos el perfil genético HLA de los Amerindios Mayo de la costa noroeste de México (estado de Sinaloa)³². Hablan su propio idioma llamado Mayo, que es una rama del grupo lingüístico nahua/azteca. Se autodenominan Yoremes y probablemente provienen de un asentamiento poblacional de la Cuenca del Río Colorado de más al norte. La relación genética de los mexicas/aztecas con los Mayos es incierta, ya que los mexicas impusieron su idioma a muchos otros grupos étnicos no relacionados genéticamente.³³ La llegada de los españoles, liderados por Hernán Cortés, al Imperio Mexicano en el año 1519, supuso su destrucción debido a la guerra y las enfermedades traídas por los invasores³⁴.

MATERIAL Y MÉTODOS

Selección de muestras

Tras la firma de un consentimiento informado, se extrajo sangre periférica de los individuos seleccionados de cada etnia amerindia estudiada. La sangre se extrajo mediante un sistema de tubos de vacío y se conservó junto a EDTA como anticoagulante.

Los individuos seleccionados debían cumplir dos características principales: que sus antepasados de al menos dos generaciones hubiesen nacido en el lugar de recolección de las muestras, y que todos ellos hablaran la lengua característica del lugar.

En este estudio, analizamos 42 individuos sanos no emparentados de San Basilio de Palenque (3500 habitantes en 2010; 10° 06' N, 75° 11' W; Figura 1). Sus cuatro abuelos y ellos mismos vivían en este pueblo y firmaron un consentimiento por escrito para participar en el estudio. Hablaban un idioma único en el mundo: el bantú (Kongo o Kikongo, denominado también criollo español en Colombia).³⁵

En Cuba se estudiaron setenta y ocho donantes voluntarios sanos no emparentados. Fueron elegidos de la base de datos de los laboratorios BETERA (Centro Banco de Sangre Marianao, La Habana, Cuba); independientemente de la raza, el sexo o cualquier otra diferencia entre los individuos, se eligieron individuos clasificados como: Caucasoides (67%), Mixtos (21%) o negros (11%)³⁶.

También, sesenta Amerindios de la etnia Mayo no emparentados entre si se ofrecieron como voluntarios para donar sangre después de firmar el consentimiento; vivían en la ciudad de Capomos, Municipio del Fuerte, en el estado de Sinaloa (noroeste de México). Al menos dos generaciones anteriores a los individuos seleccionados vivían en la misma zona, hablaban el

29 ARNAIZ VILLENA y otros (2000; 2014; 2019).

30 IMANISHI y otros (1992).

31 STANFORD y BRADLEY (2012); ARNAIZ VILLENA y otros (2013).

32 ARNAIZ VILLENA (2007; 2020a).

33 SCHEFFLER (1992).

34 LÓPEZ LUJÁN (1983).

35 ARNAIZ VILLENA y otros (2009).

36 ALEGRE y otros (2007).

lenguaje Nahuatl típico Mayo y tenían una fisonomía marcadamente amerindia.

Cincuenta y cinco individuos sanos no emparentados del grupo étnico Teenek se tiparon para sus alelos HLA demclase I y de clase II. Todos ellos vivían en la vereda San Vicente Tancuayalab (en la región Huasteca de México) estado de San Luis Potosí. En esta aldea los pedigrís consanguíneos son comunes, pero seleccionamos sólo aquellos individuos no relacionados.

Tipaje HLA y secuenciación de DNA

El análisis de alta resolución de HLA clase I (A y B) y HLA clase II (DRB1) se realizó mediante la técnica PCR-SSOP-Luminex³⁷. Esta metodología consiste en: (a) PCR usando pares de cebadores específicos proporcionados por los fabricantes (Luminex Corporation, Austin, Texas). Todos estos cebadores están biotinilados al 50% y son específicos para determinar las secuencias de los exones 2 y 3 (o solo el exón 2 para HLA de clase II) de genes HLA; (b) hibridación: los productos de PCR marcados con biotina se desnaturalizaron a 97°C y luego se hibridaron con sondas de ADN complementarias asociadas a microesferas; y (c) Asignación de alelos HLA: el complejo resultante de la hibridación se introdujo en la plataforma Luminex, este sistema identifica la intensidad fluorescente de los fluoróforos en cada oligosonda que se ha hibridado con el producto de PCR marcado con biotina. El software Luminex asigna los alelos HLA para cada muestra de ADN según el patrón de oligosondas hibridado detectado por el citómetro.³⁸ La secuenciación automática de genes HLA-A, -B y -DRB1 (ABI PRISM 3700 / ABI PRISM 3730. AppliedBiosystems; California) solo se realizó cuando el tipaje HLA por PCR-SSOP arrojó resultados ambiguos.³⁹

Análisis estadísticos

El análisis estadístico se realizó con el software Arlequin v2.0 amablemente proporcionado por Excoffier y Slatkin⁴⁰. En resumen, este programa calculó las frecuencias de los alelos HLA-A, -B, -DRB1 y -DQB1, el equilibrio de Hardy-Weinberg y el desequilibrio de ligamiento entre los alelos encontrados. Su nivel de significancia (p) para las comparaciones se determinó como se describe en Imanishi y otros.⁴¹

Se construyeron árboles filogenéticos (dendrogramas) con las frecuencias alélicas utilizando el método Neighbour Joining (o unión de vecinos)⁴² con las distancias genéticas entre poblaciones (DA)⁴³, utilizando el software DISPAN que comprende los programas informáticos GNKDST y TREEVIEW⁴⁴. El análisis de correspondencia en tres dimensiones y su representación bidimensional se llevó a cabo utilizando el programa informático VISTA v5.05⁴⁵. El análisis de correspondencia consiste en una técnica geométrica que puede usarse para mostrar una vista

37 ITOH y otros (2005).

38 ITOH y otros (2005).

39 ARNAIZ VILLENA y otros (1992).

40 SCHNEIDER y otros (2000).

41 IMANISHI y otros (1992).

42 SAITOU y Nei (1987).

43 NEI (1972).

44 NEI (1973); NEI y otros (1983).

45 YOUNG y BANN (1996).

global de las relaciones entre poblaciones de acuerdo con las frecuencias alélicas HLA (u otras). Esta metodología se basa en la varianza de la distancia genética DA entre poblaciones (similar a la metodología clásica de componentes principales) y en su posterior visualización estadística.

RESULTADOS

Dendrograma y análisis de correspondencia en habitantes de San Basilio de Palenque

Se realizaron dos tipos de análisis para comparar las frecuencias de HLA afroamericanos colombianos con otras frecuencias de la población mundial: 1) con datos agrupados de DRB1 y DQB1; y 2) solo con DRB1. No fue posible realizar un estudio comparando frecuencias alélicas HLA clase I o HLA clase I y II conjuntamente debido principalmente a la falta de tipajes HLA de clase I en varios grupos relacionados, como los negros del Cauca, Providencia y Chocó (Colombia)⁴⁶ y otros como afroamericanos de la ciudad de Nueva York.⁴⁷ Se llevó a cabo el estudio DRB1 y DRB1-DQB1 con el fin de comparar nuestras frecuencias de población HLA afroamericana colombiana con un gran número de poblaciones mundiales. La Figura 4 representa un árbol de unión de vecinos HLA-DRB1 y muestra cómo nuestra población colombiana afroamericana estaba agrupada junto con otras poblaciones negroides y también estaba cerca de las poblaciones mediterráneas, como se ve en el análisis de correspondencia (Figura 5).

46 TRACHTENBERG y otros (1996).

47 MOTOMI y otros (1997).

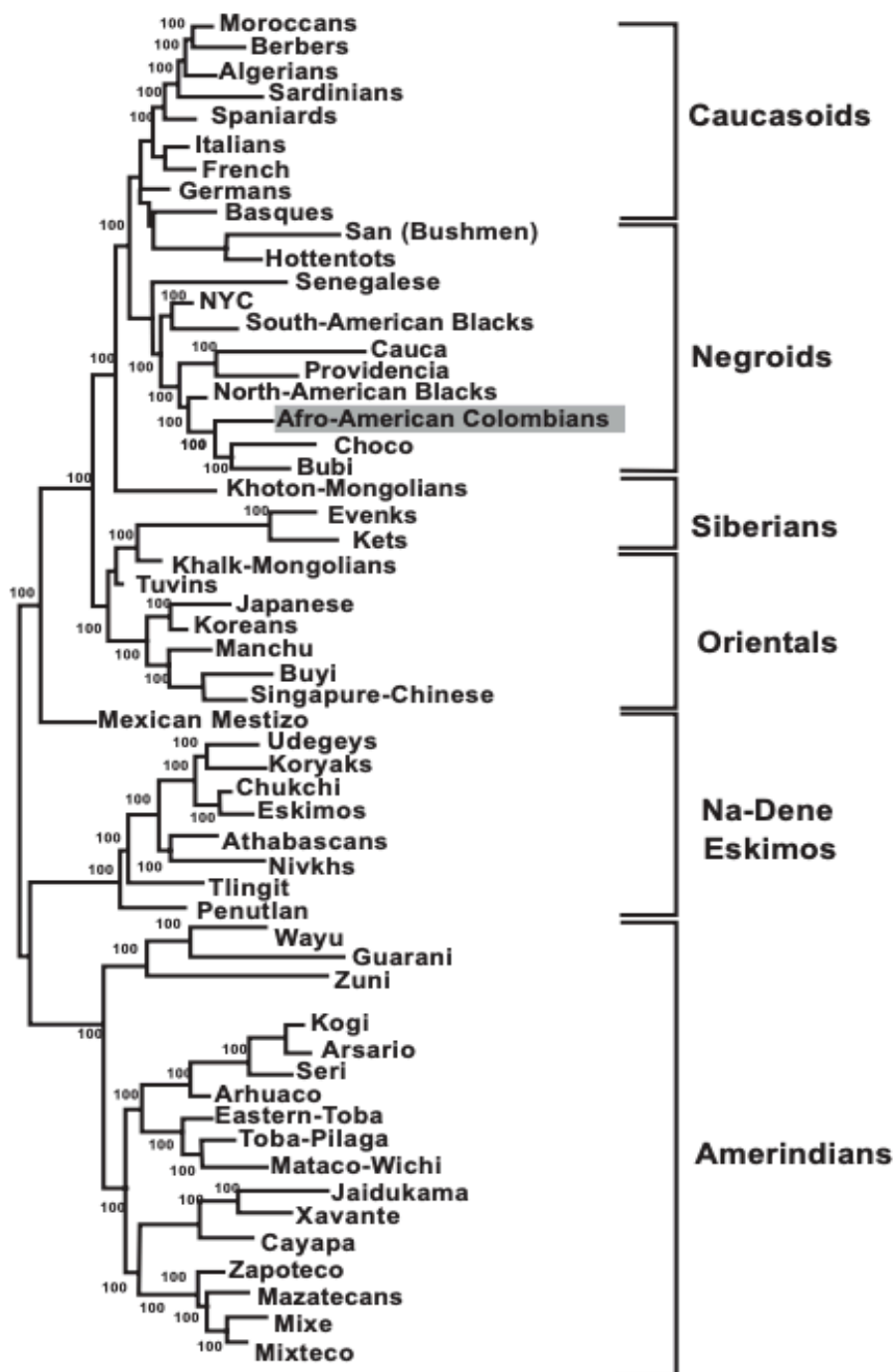


Figura 4. Dendrograma Neighbour Joining que muestra la relación entre los colombianos afroamericanos y otros grupos afroamericanos, africanos, caucasoides, orientales y amerindios.⁴⁸

⁴⁸ Las distancias genéticas entre poblaciones (DA) se calcularon utilizando las frecuencias HLA-DRB1 de alta resolución. Los datos de otras poblaciones se tomaron de la literatura (ARNAIZ VILLENA y otros (2019; 2018); www.allelefreqencies.net).

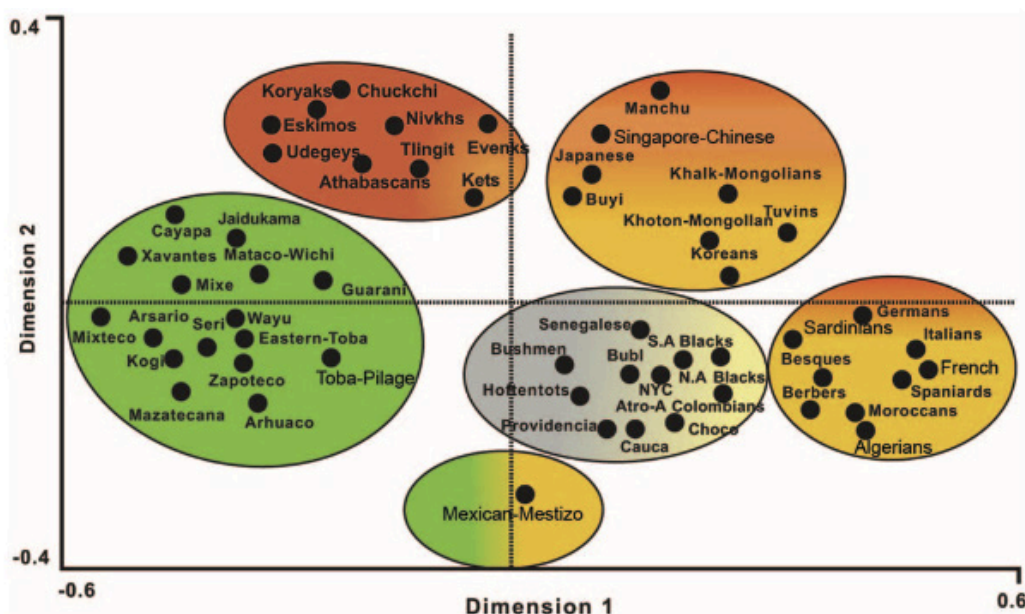


Figura 5. Análisis de correspondencia que muestra una visión global de la relación entre las poblaciones negroides (marrón), amerindias (verde), siberianas, na-dene y esquimales (roja), asiáticas (naranja) y europeas/norteafricanas (amarillo).⁴⁹

Las poblaciones más cercanas a nuestro grupo afroamericano colombiano son los negros norteamericanos, seguidos de las poblaciones de África occidental como los senegaleses y los bubis de la isla de Bioko (Golfo de Guinea). Las poblaciones mediterráneas siguen a las poblaciones de África occidental en cuanto a la distancia genética (los africanos negros y los mediterráneos comparten un perfil HLA bastante similar)⁵⁰. Los Amerindios mostraron distancias genéticas lejanas en comparación con nuestro grupo de San Basilio de Palenque.

Dendrograma y análisis de correspondencia en cubanos

Se hizo un estudio con los alelos HLA-DRB1 para comparar las frecuencias de la población cubana de HLA con las de polinesios, melanesios y micronesios sin análisis DQB1. La Figura 6 muestra un árbol de unión de vecinos HLA-DRB1 y muestra cómo la población cubana está agrupada junto con las poblaciones mediterráneas y también separada de las poblaciones amerindias y orientales. Esto también se ve en el análisis de correspondencias basado en las frecuencias alélicas HLA-DRB1-DQB1 (Figura 7).

⁴⁹ ARNAIZ VILLENA y otros (2018; 2019); www.allelefrequencies.net.

⁵⁰ HORS y otros (1997).

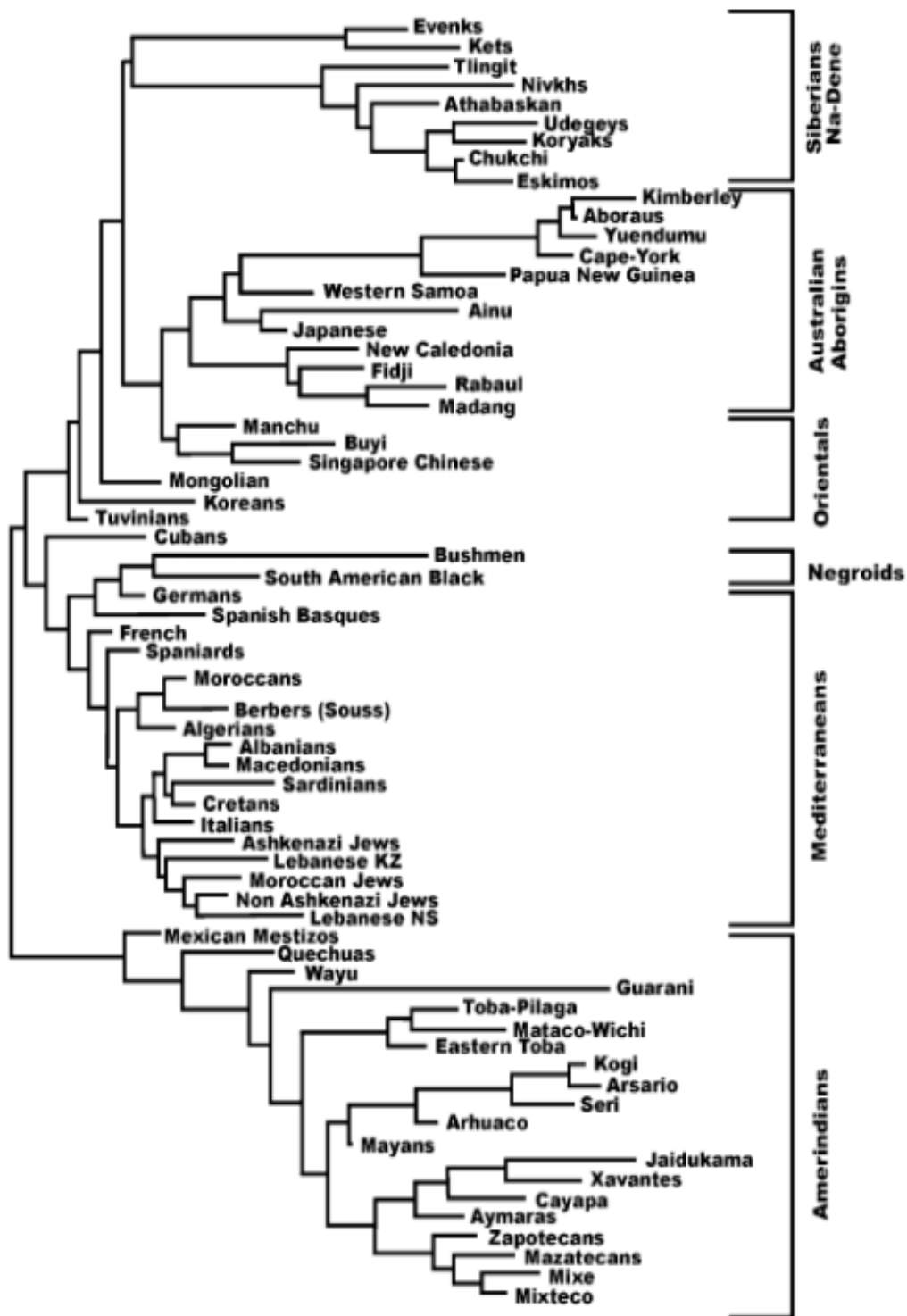


Figura 6. Dendrograma Neighbour Joining que muestra la relación entre la población cubana y otras poblaciones amerindias, Na-denes, esquimales, asiáticas, negroides, polinesias y europeas.⁵¹

⁵¹ Las distancias genéticas entre poblaciones (DA) se calcularon utilizando el genotipado HLA-DRB1(ALEGRE y otros (2007); www.allelefrecuencias.net).

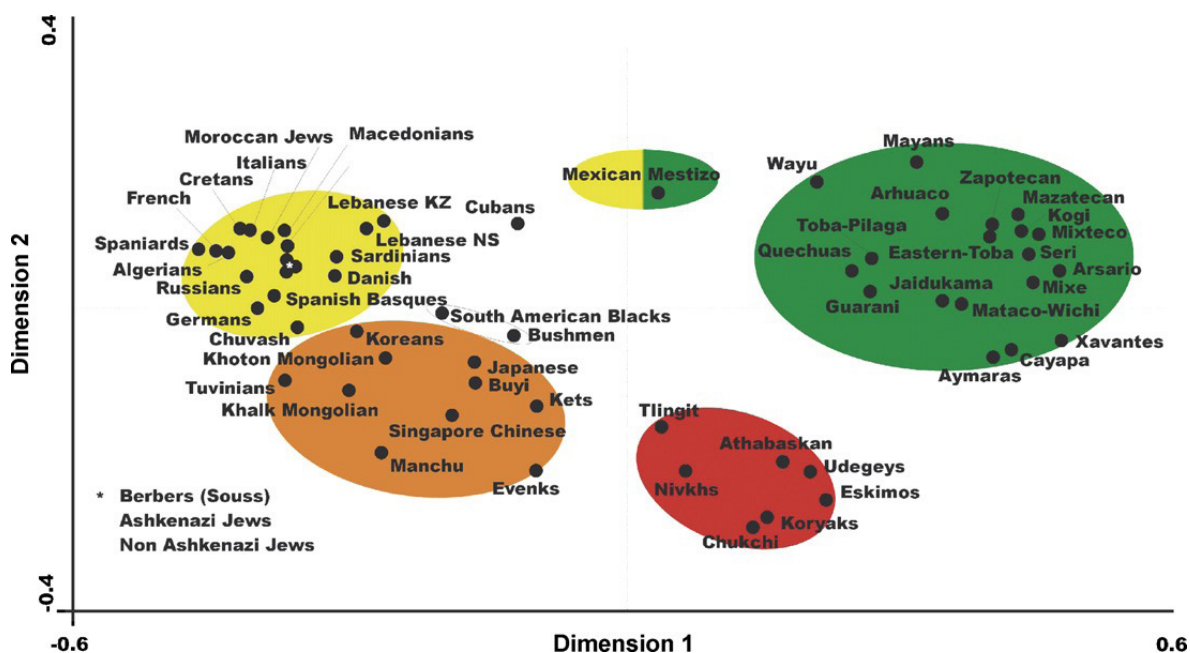


Figura 7. Análisis de correspondencia que muestra una visión global de la relación entre población cubana, amerindia, na-dene, esquimal, asiática, negroide y europea según frecuencias alélicas HLA-DRB1-DQB1 en n dimensiones (representación bidimensional).⁵²

Las distancias genéticas entre cubanos y otras poblaciones muestran que los cubanos están entre las poblaciones mediterráneas y europeas (Figura 7). De hecho, franceses, bereberes y españoles muestran las distancias genéticas más cercanas a los cubanos, seguidos de los rusos, argelinos y vascos españoles. Las poblaciones de grupos étnicos Amerindios y orientales muestran valores más distantes.

Se comprobó que alrededor de un 12% de la población cubana de la Habana lleva genes Amerindios.⁵³

Mayos y Teenek

Las distancias genéticas entre los Mayos y otras poblaciones muestran que están cerca de otras de Mesoamérica y de América del Sur. De hecho, los kogi (11.20x10, Colombia), los teenek (11.38x10, México), los mayas (13.17 x10, Guatemala), los arsarios (18.13 x10, Colombia), los mazatecos (20.44 x10, México) y los mixteco (23.20 x10, México) muestran las distancias genéticas más cercanas, seguidos de los tobas orientales, arahuacos, seris, nahuas y el resto de poblaciones amerindias. Se observa un agrupamiento marcado entre todos los Amerindios, separados de otros grupos del mundo (incluidos los Na-Dene y los esquimales) (Figuras 4, 5, 6 y 7). Tanto los Teenek/Huastecos como los Mayos/Yoremes se agrupan con los Amerindios, sin mostrar proximidad geográfica ni genética (resultados no mostrados).⁵⁴

⁵² Los colores representan una agrupación aproximada de poblaciones (ALEGRE y otros (2007); www.allelefrecuencias.net).

⁵³ ARNAIZ VILLENA y otros (2000).

⁵⁴ ARNAIZ VILLENA y otros (2007; 2020a; 2020b).

DISCUSIÓN

La genética de San Basilio de Palenque

Se ha establecido que los negros originarios del golfo de Guinea tuvieron una gran expansión en las regiones de África central, oriental y sudafricana en el año 400 d. C.⁵⁵. La mayoría de estas tribus de habla bantú tomaron el área subsahariana y eliminaron un gran número de otros grupos. Los pigmeos, por ejemplo, fueron empujados a los bosques de África central. Los grupos San (bosquimanos) se redujeron al límite suroeste del continente africano (Namibia), junto con los hotentotes (una mezcla de pueblos San y bantús)⁵⁶. En la actualidad, podemos encontrar varios alelos y haplotipos propios de algunas poblaciones africanas (nubas, bubis, zulús)⁵⁷ tanto en negros sudamericanos como norteamericanos. Algunos alelos clásicos de África Occidental como A*30 y B*42, están presentes en bubis⁵⁸, zulús⁵⁹, negros colombianos (de la costa del Pacífico)⁶⁰ y senegaleses⁶¹ pero ausentes en la población de San Basilio de Palenque; esto podría deberse a que los alelos se hubieran perdido debido a la deriva genética o durante la posible formación de nuevos alelos/haplotipos HLA de clase I-II en América⁶². Los senegaleses y bubis de la isla de Bioko se agrupan junto con afroamericanos del norte y del sur⁶³. Las figuras 4 y 5 muestran que el grupo San Basilio de Palenque también está cerca de los negros norteamericanos, pero también que están marcadamente separados de las poblaciones amerindias, lo que demuestra que se no ha producido flujo genético entre los dos grupos.

Aunque la gente de África se estableció en América trabajando y viviendo junto a los Amerindios durante casi cinco siglos, el flujo genético de estos últimos hacia las poblaciones negras es casi inexistente según nuestros datos; existe una baja frecuencia de alelos Amerindios HLA clásicos en los pueblos afroamericanos⁶⁴. En este estudio, tres alelos típicos Amerindios, DRB1*04:03, DRB1*04:11 y DRB1*16:02 estaban presentes con muy baja frecuencia en afroamericanos, lo que concuerda con estudios previos en los que se encontró una mezcla genética muy baja entre Amerindios y afroamericanos de Colombia⁶⁵.

La mezcla de genes aborígenes y foráneos en Cuba

La mayoría de los alelos y haplotipos estudiados muestran que la mayoría de la población cubana de hoy en día es portadora de alelos caucasoides, lo cual está de acuerdo con la historia de la isla. Después de 1492, los españoles establecieron las «encomiendas»⁶⁶, que eran parcelas

55 McEVEDY y JONES (1978); McEVEDY (1980).

56 McEVEDY (1980).

57 IMANISHI y otros (1992); CLAYTON y LONJOU (1997); DE PABLO y otros (1997).

58 DE PABLO y otros (1997).

59 HAMMOND y otros (1992).

60 BLANK y otros, 1995).

61 DIEYE y otros (1996).

62 DEGOS y DAUSSET (1974).

63 YOUNG y BANN (1996).

64 JUST y otros (1997); CARABALLO y otros (1992); TRACHTENBERG y otros (1996); MOTOMI y otros, 1997).

65 YUNIS y otros (1994).

66 SALZANO y BARTOLINI (2002).

de tierra para los propietarios españoles que podían «poseer» un grupo de Amerindios: estos últimos fueron utilizados como esclavos y obligados a trabajar. Pronto, las malas condiciones, la guerra y las enfermedades transmitidas por los españoles terminaron con los Amerindios como pueblo existente en Cuba. Sin embargo, es obvio que algunos de sus genes originales permanecen (HLA-DRB1*04:03, 04:04, 04:07, 04:11, 08:02 y 16:02; DRB1*04:10 es un alelo de muy baja frecuencia que se encuentra en los mesoamerindios y otras poblaciones del Océano Pacífico). Los reyes españoles (empujados por el padre Bartolomé de las Casas y por la gran disminución de la población amerindia) promulgaron leyes ya en 1542 para detener las catastróficas condiciones amerindias⁶⁷; sin embargo, estas leyes nunca se siguieron en Cuba. Además, los europeos llegados siempre tuvieron Amerindios o negros africanos como esclavos en la isla después de 1492. Estas condiciones también les dio la oportunidad a las tribus esclavizadas de preservar mejor sus genes, como se ve al estudiar los genes HLA cubanos actuales.

Se comprobó que alrededor de un 12% de la población cubana de la Habana lleva genes Amerindios.⁶⁸

Teenek, Mayos y el poblamiento de América

Un análisis de ADN mitocondrial ha sugerido que todos los linajes Amerindios de ADN mitocondrial debieron haber estado aislados en Asia antes de entrar al continente americano desde hace al menos 7-15 mil años. Incluso sugieren que este lugar de aislamiento debió haber sido Beringia⁶⁹. Además, se ha propuesto una entrada de gentes (y por lo tanto genes) procedentes de Asia a través de la costa pacífica de América⁷⁰ sobre la base de todos los datos arqueológicos, antropológicos y genéticos que se han estudiado.

También se propuso una ruta transpacífica de poblamiento de América desde Asia o la Polinesia porque las cepas del virus HTLV-1 compartían secuencias idénticas en Japón y en la costa norte de América del Sur⁷¹, y algunos alelos HLA pueden haberse introducido por la misma ruta Transpacífica⁷².

En Teenek se encontraron seis alelos HLA-A diferentes y ocho alelos HLA-B. Los más frecuentes fueron -A*02, -A*68, -B*35 y -B*39. Además, se encontraron 12 alelos HLA-DRB1 de los cuales HLA-DRB1*04:07 mostró la frecuencia más alta. Los alelos HLA-DQB1 más frecuentes fueron DQB1*03:02 y DQB1*03:01. Cuatro familias de alelos HLA-A (HLA-A*02, -A*68, -A*24 y -A*31), cuatro familias de alelos HLA-B (HLA-B*35, -B*39, -B*40 y -B*52), tres alelos HLA-DRB1 (HLA-DRB1*04:07, -DRB1*14:06 y -DRB1*04:11) y dos alelos HLA-DQB1 (HLA-DQB1*03:02 y -DQB1*03:01) mostraron frecuencias superiores al 10%. La alta frecuencia de estos alelos se ha descrito previamente en otros grupos Amerindios, incluidos los mexicanos⁷³.

Los alelos HLA de clase I y clase II en Mayos ya se habían encontrado en otras poblaciones

67 SALZANO y BARTOLINI (2002).

68 ARNAIZ VILLENA y otros (2000).

69 MULLIGAN y otros (2008).

70 GOEBEL y otros (2008).

63 LEON-S y otros (1996).

72 ARNAIZ VILLENA y otros (2009); CERNA y otros (1993).

73 VARGAS ALARCÓN y otros (2005); ARNAIZ VILLENA y otros (2020a; 2020b).

amerindias⁷⁴. Particularmente, HLA-DRB1*04:07 y -DRB1*14:06. Además, los haplotipos extendidos HLA-A-B-DRB1-DQB1 más frecuentes se han encontrado en altas frecuencias en otros Amerindios⁷⁵. La presencia del alelo HLA-B*48 en esta población es sorprendente. No se ha encontrado en otros Amerindios mexicanos, pero está presente en poblaciones andinas sudamericanas como aymaras, quechuas y lamas⁷⁶, y también en Amerindios y asiáticos canadienses/norteamericanos de Alaska. Todos los Amerindios examinados que portan HLA-B*48 se encuentran cerca de la costa del Pacífico de América del Norte y del Sur, lo que sugiere la existencia de un intercambio genético directo de los isleños del Pacífico/asiáticos con los primeros habitantes de América, lo que se ha confirmado en estudios posteriores⁷⁷. Además, el segundo alelo HLA-A más frecuente fue HLA-A*24, muy probablemente HLA-A*24:02, que está específicamente extendido en alta frecuencia en los pueblos indígenas Amerindios, de las islas del Pacífico y de Asia del Pacífico, incluidos los aleutianos, los yupik de Alaska, Japón, Taiwán, Australia, Nueva Zelanda, Papúa Nueva Guinea, sur de China y otras islas del Pacífico⁷⁸. Esta entrada de genes de las Islas del Pacífico debe considerarse ahora como unidireccional o bidireccional cuando se estudian los primeros habitantes de América y el poblamiento del continente. Además, nuevas evidencias retrasan el tiempo de poblamiento de América porque la presencia humana ha sido detectada antes de lo postulado en Monteverde (Chile), Pedra Furada (Brasil) y recientemente en California, donde se ha encontrado un yacimiento arqueológico humano de 130.000 años de antigüedad⁷⁹.

Es decir, el poblamiento de América pudo ser muy complejo y multifocal (a través del norte, sur, este y oeste del continente) en diferentes épocas y tiempos, similar y coetáneo al poblamiento de Europa y Asia.

BIBLIOGRAFÍA

- ALEGRE, R., MOSCOSO, J., MARTÍNEZ LASO, J., MARTÍN VILLA, M., SUÁREZ, J., MORENO, A., ARNAIZ VILLENA, A. (2007). *HLA genes in Cubans and the detection of Amerindian alleles*. *Mol. Immunol.*, 44, pp. 2426- 2435.
- ARNAIZ VILLENA, A., TIMON, M., CORELL, A., et al. (1992). Primary immunodeficiency caused by mutations in the gene encoding the CD3 gamma subunit of the T lymphocyte receptor. *N.Engl. J.Med.*, 327, pp. 529–33.
- ARNAIZ VILLENA, A., VARGAS ALARCÓN, G., GRANADOS, J., GÓMEZ CASADO, E., LONGAS, J., GONZÁLES HEVILLA, M., MARTÍNEZ LASO, J. (2000). *HLA genes in Mexican Mazatecans, the peopling of the Americas and the uniqueness of Amerindians*. *Tissue Antigens*, 56, pp. 405-416
- ARNAIZ VILLENA, A., MOSCOSO, J., GRANADOS, J., SERRANO VELA, J. I., DE LA PEÑA, A., REGUERA, R., VARGAS ALARCÓN, G. (2007). *HLA genes in Mayos*

74 ARNAIZ VILLENA y otros (2007; 2020a; 2020b).

75 ARNAIZ VILLENA y otros (2014).

76 ARNAIZ VILLENA y otros (2005; 2007; 2020a; 2020b),

77 ARNAIZ VILLENA y otros (2005; 2007; 2016a; 2016b; 2019; 2020a; 2020b); REY y otros (2013).

78 ARNAIZ VILLENA y otros (2016a; 2016b; 2020a; 2020b).

79 HOLEN y otros (2017).

- population from Northeast Mexico. *Current Genomics*, 8: pp. 466–475.
- ARNAIZ VILLENA, A., REGUERA, R., PARGA LOZANO, C., ABD EL FATAH, S., MONLEÓN, L., BARBOLLA, L., SILVERA, C. (2009). *HLA genes in Afro American Colombians (San Basilio de Palenque): the first free Africans in America*. *Open Immunol. J.*, 2, pp. 59-66
- ARNAIZ VILLENA, A., ALONSO RUBIO, J., RUIZ DEL VALLE, V. (2013). *Tiwanaku (Titikaka Lake, Bolivia) and Alberite Dolmen (Southern Spain) ritual «ears»*. *Int. J. Mod. Anthropol.*, 6, pp. 61–76.
- ARNAIZ VILLENA, A., ARECES, C., ENRÍQUEZ DE SALAMANCA, M., ABD EL FATAH KHALIL, S., MARCO, J., MUÑIZ, E., REY, D. (2014). Pacific Islanders and Amerindian relatedness according to HLA autosomal genes. *Int. J. Mod. Anthropol.*, 7, pp. 44–67.
- ARNAIZ VILLENA, A., DE PALACIO GRÜBER, J., MUÑIZ, E., CAMPOS, C., ALONSO RUBIO, J., GÓMEZ CASADO, E., SILVERA, C. (2016a). *HLA genes in Chimila Amerindians (Colombia), the Peopling of America and Medical implications*. *Int. J. Modern Anthropol.*, 9, pp. 91-121.
- ARNAIZ VILLENA, A., MUÑIZ, E., PALACIO GRUBER, J., CAMPOS, C., ALONSO RUBIO, J., GÓMEZ CASADO, E., SILVERA, C. (2016b). *Ancestry of Amerindians and its Impact in Anthropology, Transplantation, HLA Pharmacogenomics and Epidemiology by HLA Study in Wiwa Colombian Population*. *Open Med. J.*, 3, pp. 269-285.
- ARNAIZ VILLENA, A., JUÁREZ, I., PALACIO GRUBER, J., MUÑIZ, E., CAMPOS, C., MARTÍNEZ LASO, J., SILVERA, C. (2018). *The First Free Africans in America: HLA Study in San Basilio de Palenque (Colombia)*. *Hum. Immunol.*, 79, pp. 585-586.
- ARNAIZ VILLENA, A., PALACIO GRUBER, J., JUAREZ, I., LÓPEZ NARES, A., NIETO, J., CAMPOS, C., MARTÍN VILLA, M. (2019). *HLA in Uros Peru Titikaka lake: Tiwanaku, Easter and Pacific Islanders*. *Hum. Immunol.* 80, pp. 91–92.
- ARNAIZ VILLENA, A., JUÁREZ, I., CRESPO YUSTE, E., LÓPEZ NARES, A., CALLADO, A., VARGAS ALARCON, G., SUÁREZ TRUJILLO, F. (2020a). *Study of HLA genes in Mexico Mayo/Yoremes Amerindians: Further support of gene exchange with Pacific Islanders*. *Hum. Immunol.* 81, pp. 195-196.
- ARNAIZ VILLENA, A., JUAREZ, I., SUÁREZ TRUJILLO, F., CRESPO YUSTE, E., LÓPEZ NARES, A., CALLADO, A., VARGAS ALARCÓN, G. (2020b). *HLA genes in Amerindians from Mexico San Vicente Tancuayalab Teenek/ Huastecos*. *Hum. Immunol.*, 81; pp. 193-194.
- ARRÁZOLA, R. (1970). *Palenque: Primer pueblo libre de América. Historia de las sublevaciones de los esclavos de Cartagena*. Cartagena de Indias, Colombia: Ediciones Hernández.
- ÁVILA, A., BARTHAS, B., CERVANTES, A. (1995). *Los huastecos de San Luis Potosí, Etnografía contemporánea de los pueblos indígenas de México Región Oriental*. Mexico: Instituto Nacional Indigenista Secretaria de Desarrollo Social; pp. 9-55.
- BLANK, M., BLANK, A., KING, S., YASHIKI, S., KUWAYAMA, M., FUJIYAMA, C., HANCHARD, B. (1995). *Distribution of HLA and haplotypes of Colombian and Jamaican black populations*. *Tissue Antigens*, 45, pp. 111-6.
- CARABALLO, L. R., MARRUGO, C. J., ERLICH, H., PASTORIZO, E. M. (1992). *HLA alleles in the population of Cartagena (Colombia)*. *Tissue Antigens*, 39, pp. 128-33.
- CAVALLI SFORZA, L. L., MENOZZI, P., PIAZZA, A. (1994). *The history and geography of human genes*. Princeton, Estados Unidos: Princeton University Press.
- CERNA, M., FALCO, M., FRIEDMAN, H., RAIMONDI, E., MACCAGNO, A., FERNANDEZ

- VIÑA, M., STASTNY, P. (1993). *Differences in HLA class II alleles of isolated South American Indian populations from Brazil and Argentina*. *Hum. Immunol*, 37: pp. 213-220.
- CLAYTON, J. y LONJOU, C. (1997). *Allele and haplotype frequencies for HLA loci in various ethnic groups*. En: CHARRON, D. (Ed.) *Genetic diversity of HLA. Functional and medical implications*. Paris, Francia: EDK, pp. 665-820.
- CRAWFORD, M.H. (1998). *The Origins of Native Americans: evidence from anthropological genetics*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- DE PABLO, R., GARCIA PACHECO, J. M., VILCHES, C., MORENO, M. E., SANZ, L., REMENTERÍA, M. C., KREISLER, M. (1997). *HLA class I and class II allele distribution in the Bubi population from the island of Bioko (Equatorial Guinea)*. *Tissue Antigens*, 50, pp. 593-601.
- DEGOS, L., DAUSSET, J. (1974). *Human migrations and linkage disequilibrium of HLA system*. *Immunogenetics*, 1, pp. 195-210.
- DIEYE, A., DIAW, M. L., ROGIER, C., TRAPE, J. F., SARTHOU, J. L. (1996). *HLA A, B, C, DR, DQ typing in a population group of Senegal: distribution of HLA antigens and HLA DRB1*13 and DRB1*11 subtyping by PCR using sequence specific primers (PCR SSP)*. *Tissue Antigens*, 47: pp. 194-9.
- DOBBINS, F. (1993). *Disease transfer contact*. *Annu. Rev. Anthropol*, 22, pp. 273- 291.
- GOEBEL, T., WATERS, M.R., O'ROURKE, D.H. (2008). *The late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas*. *Science*, 319, pp. 1497-1502.
- GREENBERG, J.H., TURNER, C.G., ZEGURA, S.L. (1986). *The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental and genetic evidence*. *Curr. Anthropol*, 27, pp. 477-498.
- HAMMOND, M. G., DU TOIT, E. D., SACHS, J. A., KAPLAN, C., MBAYO, K. (1992). *HLA in southern African populations*. En: Tsuji, K., Aizawa, M., Sasazuki, T. (Eds.) *HLA 1991*. Vol 1. Londres, Reino Unido: Oxford University Press, pp. 636-8.
- HOLEN, S. R., DEMÉRÉ, T. A., FISHER, D. C., FULLAGAN, R., PACES, R., B., JEFFERSON, G. T., HOLEN, K. A. (2017). *A 130,000 year old archaeological site in southern California, USA*. *Nature* 544, pp. 479–483.
- HORAI, S., KONDO, R., NAKAGAWA HATTORI, Y., HAYASHI, S., SONODA, S. (1993). *Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mitochondrial DNA*. *Mol. Biol. Evol.*, 10, pp. 23-47.
- HORS, J., EL CHENAWI, F., DJOUHLA, S. (1997). *HLA in North African population*. 12th International Histocompatibility Workshop NAFR report. En: CHARRON, D.(Ed.) *Genetic Diversity of HLA. Functional and Medical Implications*. Paris, Francia: EDK., pp. 328-33.
- IMANISHI, T., AKAZA, T., KIMURA, A., TOKUNAGA, K., GOJOBORI, T. (1992). *Estimation of allele and haplotype frequencies for HLA and complement loci*. En: Tsuji, K., Aizawa, M., Sasazuki, T. (eds.), *HLA 1991*. Oxford, Reino Unido: Oxford University Press, pp. 76-79.
- ITOH, Y., MIZUKI, N., SHIMADA, T., et al. (2005). *High throughput DNA typing of HLA A, B, C, and DRB1 loci by a PCR SSOP Luminex method in the Japanese population*. *Immunogenetics*, 57, pp. 717-29.
- JUST, J. J., KING, M. C., THOMSON, G., KLITZ, W. (1997). *African American HLA class II allele and haplotype diversity*. *Tissue Antigens*, 49, pp. 547-55.
- KOLMAN, C.J., SAMBUUGHIN, N., BERMINGHAM, E. (1996). *Mitochondrial DNA analysis of Mongolian populations and implications for the origin of New World founders*. *Genetics*, 142, pp. 1321-1334.

- LEÓN S, F. E., ARIZA DE LEÓN, A., LEÓN S, M. E., ARIZA, C. (1996). *Peopling the Americas*. Science, 273, pp. 723-725.
- LÓPEZ LUJÁN, L. (1983). *Los Mexicanos, últimos señores de Mesoamérica*. En: *Gran Enciclopedia de España y América*. Madrid, España: Espasa Calpe/Argantonio.
- MCEVEDY, C. y JONES, R. (1978). *Atlas of World Population History*. Londres, Reino Unido: Penguin Books Ltd.
- MCEVEDY, C. (1980). *The Penguin Atlas of African History*. Londres, Reino Unido: Penguin Books Ltd.
- MERRIWETHER, D.A., HALL, W.W., VAHLNE, A., FERRELL, R.E. (1996). *mtDNA variation indicates Mongolia may have been the source for the founding population for the New World*. *Am. J. Hum. Genet.*, 59, pp. 204-212.
- MOTOMI, M., BEATTY, P. G., GRAVES, M., BOUCHER, K. M., MILFORD, E. L. (1997). *HLA gene and haplotype frequencies in the North American population*. *The National Marrow Donor Program Registry. Transplantation*, 64, pp. 1017-1027.
- MOURE, R. D. Y DE LA CALLE, M. R. (1996). *Art and Archaeology of pre Columbian Cuba*. Pittsburgh, Estados Unidos: Universidad de Pittsburgh.
- MULLIGAN, C. J., KITCHEN, A., MIYAMOTO, M. M. (2008). *Updated three stage model for the peopling of the Americas*. *PLoS One*, 3, e3199.
- NEI, M. (1972). *Genetic distances between populations*. *Am. Nat.*, 106, p. 283.
- NEI, M. (1973). *Analysis of gene diversity in subdivided populations*. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 70:pp. 3321-3.
- NEI, M., TAJIMA, F., TATENO, Y. (1983). *Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data*. *J. Mol. Evol.*, 19, pp. 153-70.
- PARHAM, P. y OHTA, T. (1996). *Population biology of antigen presentation by MHC class I molecules*. *Science*, 272, pp. 67-74.
- REY, D., PARGALAZANO, C., MOSCOSO, J., ARECES, C., ENRIQUEZ DE SALAMANCA, M., FERNÁNDEZ HONRADO, M., ARNAIZ VILLENA, A. (2013). *HLA genetic profile of Mapuche (Araucanian) Amerindians from Chile*. *Molec. Biol. Rep.*, 40, pp. 4257-4267.
- SALZANO, F. M. Y BARTOLINI, M. C. (2002). *The Evolution and Genetics of Latin American Populations*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- STANFORD, D. J., BRADLEY B. A. (2012). *Across Atlantic Ice: The Origins of America's Clovis Culture*. California, Estados Unidos: University of California Press.
- SCHEFFLER, L. (1992). *Los indígenas Mexicanos*. México DF, México: Panorama.
- SCHNEIDER, S., ROESSLI, D., EXCOFFIER, L. (2000). *ARLEQUIN: a software for population genetics database analysis. (2.0)*. Laboratorios de Genética y Biometría, Departamento de Antropología, Universidad de Génova.
- TRACHTENBERG, E. A., KEYEUX, G., BERNAL, J., NOBLE, J. A., ERLICH, H. (1996). *Results of expedición humana II. Analysis of HLA class II alleles in three African American populations from Colombia using the PCR/SSOP: identification of a novel DQB1*02 (*0203) allele*. *Tissue Antigens*, 48, pp. 192-198.
- TORRONI, A., SUKERNIK, R.I., SCHURR, T.G., STARIKORSKAYA, Y. B., CABELL, M. F., CRAWFORD, M. H., WALLACE, D. C. (1993). *mtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans*. *Am. J. Hum. Genet.*, 53, pp. 591-608.
- VARGAS ALARCÓN, G., HERNÁNDEZ PACHECO, G., MOSCOSO, J., PÉREZ HERNÁNDEZ, N., ENRIQUE MURGUIA, L., MORENO, A., ARNAIZ VILLENA, A. (2005). *HLA genes in Mexican Teeneks: HLA genetic relationship with other worldwide*

- populations. *Mol. Immunol.*, 43, pp. 790–799.
- VARGAS ALARCÓN, G., GRANADOS, J., PÉREZ HERNÁNDEZ, N., RODRÍGUEZ PÉREZ, J., CANTO CETINA, C., CORAL, R., ARNAIZ VILLENA, A. (2010). *HLA class II genes in Mexican Amerindian Mayas: related ness with Guatemalan Mayans and other populations*, *Immunol. Invest.*, 40, pp. 101-111.
- WALLACE, D. C. y TORRONI, A. (1992). *American Indian prehistory as written in the mitochondrial DNA: a review*. *Hum. Biol*, 64, pp. 403-416.
- WILSON, S. M. (1997). *The Indigenous People of the Caribbean*. Gainesville, Estados Unidos: University Press of Florida.
- YOUNG, F. W., BANN, C. M. (1996). *A visual statistics system*. In: Stine RA, Fox J, eds. *Statistical Computing Environments for Social Researches*. Londres, Reino Unido: Sage Publications, pp. 207–236.
- YUNIS, J. J., OSSA, H., SALAZAR, M., DELGADO, M. B., DEULOFEUT, R., DE LA HOZ, A., YUNIS, E. J. (1994). *Major histocompatibility com plex class II alleles and haplotypes and blood groups of four Amerindian tribes of northern Colombia*. *Hum. Immunol*, 41, pp. 248-258.

