

Estima de la heterogeneidad interpoblacional mediante caracteres poligénicos: pigmentación de la piel

(Estimation of the interpopulation heterogeneity through polygenic characters: skin pigmentation)

Rosique, Javier; Rebato, Esther

Univ. del País Vasco

Fac. Ciencias

Dpto. de Biología Animal y Genética (Sección Antropología Física)

Apdo. 644

48080 Bilbao

BIBLID [1137-439X (1998), 16; 83-94]

Se ha estudiado la pigmentación de la piel de una muestra de vizcainos, de ambos sexos, no emparentados, de edades comprendidas entre los 8 y los 19 años. Los datos obtenidos, recogidos por reflectometría, se han utilizado para cuantificar el grado de microdiferenciación interpoblacional para este carácter en la Costa de Vizcaya, mediante el cálculo de r_1 y r_0 . La zona del espectro que mejor representa la cantidad de melanina parece la responsable de la mayor parte de la heterogeneidad encontrada. Los valores medios de heterogeneidad son algo mayores en la muestra femenina. Poblaciones como Sopelana, Múgica y Lequeitio se comportan como si hubieran recibido una mayor cantidad de flujo génico respecto a los valores esperados, cuando los datos de reflectancia se introducen en el modelo extendido de Harpending y Ward (1982) para caracteres continuos de herencia poligénica.

Palabras Clave: Pigmentación de la piel. Microdiferenciación. Costa de Vizcaya.

Bizkaitarren lagin baten azal pigmentazioa ikertu egin da, laginaren ezaugarriak ondokook izanik: bi sexuetakoa, ez ahidetuak eta zortzitik hemeretzira bitarteko adinekoak. Lortutako datuak, erreflektometriaz jasoak, pigmentazioak Bizkaiko Kostaldean aurkezten duen populazioarteko mikrodiferentziazio-maila zenbatzeko erabili dira, r_1 eta r_0 -ren kalkulua dela medio. Melanina-kantitatea hobeto erakusten duen espektro-eremuak, aurkitutako heterogenotasun gehienaren arduraduna dela dirudi. Heterogenotasunaren batez besteko baloreak, emakumezkoen laginean zertxobait altuagoak dira. Sopelana, Muxika eta Lekeitio populazioak, kasu, espero litezkeen balorekiko fluxu genikoaren kantitate handiagoa jaso izan balute bezala portatzen dira, erreflektantzi datuak heredentzi poligenikoko karaktere jarraietarako Harpending eta Ward-en eredu hedatuan (1982) sartzen badira.

Giltz-Hitzak: Azal pigmentazioa. Mikrodiferentziazioa. Bizkaiko Kosta.

On a étudié la peau d'un échantillon de biscayais des deux sexes, non apparentés, entre 8 et 19 ans. Les données obtenues, recueillies par réflectométrie, ont été utilisées pour quantifier le degré de micro-différenciation d'interpopulation pour ce caractère sur la Côte de Biscaye, au moyen du calcul de r_1 et r_0 . La zone du spectre qui représente le mieux la quantité de mélanine semble responsable de la plus grande partie de l'hétérogénéité découverte. Les valeurs moyennes d'hétérogénéité sont un peu plus importantes dans l'échantillon féminin. Des populations telles que Sopelana, Múgica et Lequeitio se comportent comme si elles avaient reçu une plus grande quantité de flux génique quant aux valeurs attendues, lorsque les données de la réflexion s'introduisent dans le modèle connu de Harpending et Ward (1982) pour des caractères continus d'héritage polygénique.

Mots Clés: Pigmentation de la peau. Microdifférenciation. Côte de Biscaye.

INTRODUCCION

Este estudio se enmarca en el conjunto de una serie de investigaciones sobre la Antropología de la pigmentación de la piel en la población de *La Costa* de Bizkaia. El estudio morfofisiológico y descriptivo de la población escolar ha sido abordado en años anteriores y sus resultados más sobresalientes se encuentran en Rebato et al. (1991), Rebato y Rosique (1991) y Rebato et al. (1993). Sin embargo, con carácter general, se habían realizado ya varios estudios sobre la pigmentación de la piel en la población vasca (Rebato y Basabe 1980, 1981; Rebato 1985, 1987) ya que este rasgo biológico siempre ha suscitado un especial interés entre los antropólogos. Se puede decir que el presente trabajo guarda una continuidad con todo lo anterior, pero además inicia un nuevo enfoque: la utilización de la pigmentación de la piel para el estudio de la estructura de la población de *La Costa* de Vizcaya. Es decir, se intenta abordar el estudio de la microdiferenciación biológica entre los principales municipios de *La Costa* mediante la pigmentación de la piel.

El estudio moderno de la pigmentación de la piel se encuentra ligado a la utilización de los espectrofotómetros de reflectancia (EEL, Weiner 1951). Este instrumento permite cuantificar este rasgo biológico respetando su intrínseca continuidad virtual. Los estudios reflectométricos permiten afirmar, en el estado actual de conocimientos que, aunque este carácter posee una base genética compleja y multifactorial, puede verse modificado por el ambiente. Además, su distribución entre las distintas poblaciones humanas hace pensar en una auténtica adaptación genética al medio (Loomis 1967; Roberts 1977; Frisancho 1981; Coon 1984; Quevedo et al. 1985).

Los estudios poblacionales sobre la pigmentación de la piel se basan generalmente en la consideración de su variabilidad y en el intento de dilucidar las causas que han influido sobre la situación presente. Para ello es necesario utilizar modelos de *estructura de la población*. La consideración del efecto de las barreras que se oponen al flujo génico es importante cuando se pretende investigar sobre la estructura de la población, ya que puede aparecer subdivisión en la misma. Estas barreras pueden ser geográficas y/o socioculturales por naturaleza (Relethford et al. 1980). Aunque la estructura de la población es analizada generalmente mediante datos serológicos y/o demográficos, que pueden incorporarse directamente en modelos matemáticos, los datos reflectométricos, medida de la pigmentación de la piel (Williams-Blangero y Blangero 1992), y antropométricos (morfología) también pueden usarse (Morton 1973; Relethford et al. 1980). Sin embargo, el uso de dichos datos hace el análisis mucho más difícil, debido a que no se pueden obviar los efectos ambientales.

En la bibliografía referente al estudio de la variación biológica en relación a la estructura de la población, las medidas de pigmentación de la piel (reflectometría) y los caracteres antropométricos suelen ser designados, generalmente, como **caracteres cuantitativos** (quantitative traits), y en ocasiones se hace referencia a su naturaleza continua (Byard 1981). Estos caracteres son tratados como rasgos de tipo poligénico y se asume, en su manejo, que todos los loci poseen efectos iguales y aditivos. Se acepta además que la dominancia y otros efectos no aditivos se anulan unos a otros al considerar un número grande de loci. En cuanto a los efectos ambientales, se suele considerar que se distribuyen al azar entre las poblaciones consideradas y, por ende, no afectan a la variación interpoblacional. Rogers y Harpending (1983) indican que, en caso de considerar los efectos ambientales, dichos caracteres poligénicos son menos informativos que los monogénicos pero, si no se consideran, son al menos igual de informativos. El tratamiento previo de estos datos supone la elección cuidadosa de las variables y el ajuste para la edad y sexo de los individuos por regresión y/o el uso de puntuaciones z (Relethford y Blangero 1990).

Ha habido gran cantidad de estudios en los últimos años, basados en el intento de comprobar que los caracteres poligénicos responden a las fuerzas microevolutivas de modo similar a otros polimorfismos. Las formas de acercarse a este problema, como indica Relethford (1980), pueden realizarse desde varios puntos de vista: métodos ligados a modelos concretos y métodos no ligados a modelos concretos. En el presente trabajo hemos optado por un método ligado al *modelo de la población subdividida de Wahlund*. Existen varios trabajos significativos sobre este tema que incorporan las medidas de similitud fenotípica a los modelos de estructura genética como los de Relethford (1980, 1983, 1988), Relethford et al. (1980), Relethford et al. (1981), Relethford y Lees (1981, 1982) y Simic y Rudan (1990).

El modelo de población subdividida se abordará mediante un doble acercamiento para la estima de la heterogeneidad interpoblacional: el cálculo de r_1 por un lado y la obtención de r_0 por otro. Este segundo parámetro incorpora la posible influencia de la migración sobre las poblaciones estudiadas.

OBJETIVOS

El objetivo de esta investigación se puede desglosar en los siguientes puntos:

1.-Cuantificar el grado de microdiferenciación de los principales municipios de *La Costa* de Vizcaya mediante la aplicación del modelo de *población subdividida* para la pigmentación de la piel. Para ello se estimará la varianza estandarizada (un análogo de la F_{ST}) a partir de datos reflectométricos mediante el cálculo de r_1 y r_0 .

2.-Determinar que municipios de *La Costa* han podido recibir teóricamente una cantidad de flujo génico superior a la media regional.

MATERIAL Y METODOS

Se han utilizado las técnicas reflectométricas establecidas en el protocolo estándar del IBP (Weiner and Lourie, 1981) para la medición de la pigmentación de la piel. Se ha utilizado un espectrofotómetro de reflectancia EEL, modelo DS29 digital, que consta de un galvanómetro (Unigalvo 200) y de una cabeza medidora con 9 filtros coloreados e intercambiables, numerados desde el 601 al 609, los cuales seleccionan zonas conocidas del espectro visible, asociadas a una determinada longitud de onda. Los filtros se han calibrado mediante un bloque *patrón blanco* de Carbonato de Magnesio (CO_3Mg), color al cual se le hace corresponder el 100% de la reflectancia en cada longitud de onda. A continuación se ha procedido a la lectura de la reflectancia colocando directamente la abertura de la cabeza medidora sobre la zona de piel objeto de estudio. Se ha medido en dos zonas del cuerpo: cara interna superior del brazo izquierdo y frente en su parte media.

El ajuste de los datos observados a los modelos teóricos se ha realizado mediante programas ejecutables, en DBASEIII, de creación propia, siguiendo el protocolo expuesto por Relethford et al. (1980) para el cálculo de r_1 y por Harpending-Ward (1982) para el cálculo de r_0 .

a. La muestra objeto de estudio:

Se ha estudiado la pigmentación de la piel de 1682 individuos, no emparentados, de

ambos sexos (889 mujeres y 793 varones) de edades comprendidas entre los 8 y los 19 años. La muestra fue estudiada para otros caracteres biológicos en Rosique (1992).

A continuación se presenta la distribución de la muestra estudiada (tamaños muestrales y censales) en tres submuestras correspondientes a Guernica, Bermeo y el resto de municipios de *La Costa*, abajo se ha detallado la composición de esta tercera muestra:

	Muestra	Censo (*)
1.-Guernica	724	18.333
2.-Bermeo	543	18.150
3.-Costa	415	35.975
Busturia-Mundaca	61	3.486
Lequeitio	31	7.579
Múgica	34	1.555
Górliz-Plencia	64	9.821
Sopelana	86	7.051
Urduliz	33	2.507
Otros	106	3.976

(*) Eustat 1988.

El muestreo se ha realizado preferentemente durante los meses de Otoño-Invierno para intentar homogeneizar lo más posible los efectos del aumento de la insolación en función del mes de medida.

b. Estima de la heterogeneidad interpoblacional (r_I):

El efecto de la subdivisión de la población puede ser calculado usando datos reflectométricos mediante un algoritmo que recurre al análisis de la varianza de efectos aleatorios (Relethford et al. 1980). Este modelo prueba la hipótesis nula de que la varianza añadida entre grupos es cero, calculando la razón (F) de la varianza intergrupala respecto a la intragrupal (Sokal y Rohlf 1979). Para un conjunto de muestras el valor de F es un índice de diferenciación o de heterogeneidad (Rudan et al. 1986). Pero las comparaciones entre subpoblaciones no pueden realizarse si el tamaño de las muestras es heterogéneo, por ello una medida con mayor significado es el coeficiente de correlación intraclase: r_I , que es la proporción de varianza total debida a la variación intergrupala (Sokal y Rohlf, 1979). Es por esto que r_I es una medida de la varianza estandarizada y por tanto se puede considerar como análogo a los estimadores de la f de Wahlund como la F_{ST} (Relethford et al. 1980).

El cálculo de r_I para la pigmentación de la piel es utilizado como una medida de la estructura de la población (Relethford 1988), tomando la precaución de ajustar las dimensiones para el efecto de la edad (crecimiento o envejecimiento) mediante puntuaciones-z. Se puede obtener r_I a partir de F, del siguiente modo:

$$r_I = \frac{1}{[n_0 / (F-1)] + 1} \quad \text{Donde } n_0 = \frac{\sum n_i - (\sum n_i^2 / \sum n_i)}{k - 1}$$

n_i es el tamaño muestral del grupo i -ésimo y k el número de grupos a comparar.

F proporciona una medida para probar la significación de r_i , siendo en este caso de primera importancia el patrón de variación y en segundo lugar la significación. Frecuentemente los valores de F se derivan de un ANOVA, o de una extensión del MANOVA que proporciona los valores univariados de F. Este segundo procedimiento es el adoptado en este texto y ha sido tomado de Rudan et al. (1986). Algunos valores de r_i no son calculables (Relethford et al. 1980), esto ocurre cuando F es menor que 1.

c. Estima de r_0 a partir del Modelo de Harpending-Ward (1982):

Relethford y Blangero (1990) han propuesto un método para estudiar la desviación de la varianza fenotípica observada respecto a la varianza fenotípica esperada bajo condiciones panmícticas, según un modelo que tiene en cuenta el nivel medio de diferenciación de una serie de subpoblaciones respecto al centroide regional. El modelo, es una extensión del de Harpending-Ward (1982) para polimorfismos genéticos y tiene la siguiente forma, en su versión univariada:

$$E(\sigma^2_{pi}) = \sigma^2_{pw} (1 - r_{ii}) / (1 - r_0)$$

σ^2_{pi} es la varianza muestral de la subdivisión i.

σ^2_{pw} es una estima de la varianza fenotípica dentro de las subdivisiones, y puede estimarse como $\sum w_i h^2 \sigma^2_{pi}$, h^2 es la heredabilidad media (se supone homogénea en la región) y w_i es el tamaño censal relativo para ponderar las varianzas. La forma de obtener w_i es obtener el censo de la población i y dividirlo por el tamaño total (N) suma de los k censos. El resultado no es tan correcto si se utilizan los tamaños muestrales. r_{ii} es una estima de la distancia genética al centroide para caracteres antropométricos:

$$r_{ii} = c_{ii} / ((2 h^2 \sigma_{pw}) + \sum w_i c_{ii})$$

r_0 , que es equivalente a la R_{ST} es:

$$r_0 = \sum w_i c_{ij} / ((2 h^2 \sigma_{pw}) + \sum w_i c_{ij})$$

Para calcular r_{ii} y r_0 hace falta conocer: $c_{ij} = (m_i - m)(m_j - m)$, siendo $m = \sum w_i m_i$ (una estima de la media regional) y m_i y m_j las medias para las poblaciones i y j.

Este método tiene la ventaja de poder ser utilizado conociendo únicamente los estadísticos descriptivos para un conjunto de subpoblaciones y el tamaño censal de cada una de ellas. La distancia de cada población a la recta del modelo da una idea de lo que se alejan las poblaciones de los valores esperados. Las poblaciones que presenten residuos positivos pueden representar poblaciones que han recibido un mayor flujo génico, es decir, han sufrido una mezcla por migración superior a la de la media regional (Relethford y Blangero 1990). Las poblaciones que presentan residuos negativos podrían representar poblaciones con menor mezcla respecto de la media regional. El modelo no puede obtener conclusiones acerca de la deriva, sino sólo acerca del posible flujo génico diferencial entre las poblaciones consideradas.

En resumen, el modelo es lineal con pendiente negativa y no queda afectado por el uso de distintos valores de la heredabilidad (Relethford y Blangero 1990), ya que la razón entre la varianza fenotípica esperada y la observada: $(1 - r_{ii}) / (1 - r_0)$, es relativamente constante tanto para valores moderados como altos de h^2 . Por consiguiente puede utilizarse la aproximación $h^2=1$, cuando se desconocen los valores exactos de la heredabilidad, para estimar las varianzas fenotípicas esperadas.

Sin embargo, el cálculo de r_{ij} y r_0 si que está afectado por el coeficiente de heredabilidad. Pero, para distancias cortas se puede suponer que dichos valores no cambian mucho, ya que el ambiente actúa de forma aleatoria y constante entre las poblaciones, es decir, se supone un ambiente homogéneo (Williams-Blangero et al. 1990). Esta hipótesis es coherente con las distancias que se manejan entre las poblaciones a las que se aplica este estudio, ya que la distancia máxima por carretera se da entre Sopelana y Lequeitio (59 km).

RESULTADOS Y DISCUSION

a) Estima de r_I

En primer lugar se obtuvieron los valores del estadístico F para cada uno de los filtros mediante un ANOVA para las tres submuestras estudiadas: Bermeo, Guernica y Costa. Dichos valores permiten calcular directamente el coeficiente r_I , según la metodología ya indicada anteriormente. Los resultados obtenidos se detallan a continuación, indicando en primer lugar los valores para cada filtro, separados según el sexo y, en segundo lugar, las medias de r_I a lo largo de los nueve filtros considerados.

	MUESTRA MASCULINA	MUESTRA FEMENINA
BRAZO (filtros)	r_I	r_I
601	0,0047	0,0304
602	-	0,0172
603	0,0011	0,0124
604	0,0034	0,0055
605	0,0034	0,0063
606	0,0110	0,0042
607	0,0170	0,0083
608	0,0272	0,0086
609	0,0208	0,0195
FRENTE (filtros)		
601	0,0118	0,0479
602	0,0404	0,0677
603	0,0535	0,0957
604	0,0757	0,1108
605	0,0622	0,0810
606	0,0826	0,1079
607	0,1228	0,1688
608	0,1177	0,1623
609	0,0803	0,0787
VALORES MEDIOS DE HETEROGENEIDAD:		
\bar{r}_I (brazo) =	0,0111	0,0125
\bar{r}_I (frente) =	0,0679	0,1023
\bar{r}_I (total) =	0,0411	0,0574

Para todas las variables, los valores obtenidos en la muestra femenina son siempre mayores que los obtenidos en la muestra masculina, excepto en los filtros 606 a 609 (brazo) y 609 (frente). El sentido de la diferenciación sexual coincide con el obtenido por Rudan et al. (1986) y Relethford (1988). Los valores más altos de diferenciación aparecen en varones en los filtros 608 y 609 (brazo) y 606 a 609 (frente), y en las mujeres en los filtros 601 y 609 (brazo) y 603 a 609 (frente). Estos lugares del espectro están relacionados, en líneas generales, con la presencia de melanina (filtros 601, 608 y 609) y por tanto dicho pigmento podría ser responsable de la mayor parte de la heterogeneidad encontrada en ambos sexos. El rango del espectro en el que aparece heterogeneidad es mucho más amplio para la pigmentación de la frente que para la del brazo lo cual podría interpretarse como consecuencia de la variación ambiental. Sólo se ha encontrado una variable que no presenta heterogeneidad significativa: el filtro 602 (brazo) en varones.

b) Estima de r_0

Se ha aplicado el método de estima de la varianza fenotípica esperada. El número de subpoblaciones utilizadas son las 8 señaladas en el apartado de material y métodos. Estas son: Bermeo, Busturia-Mundaca, Górliz-Plencia, Guernica, Lequeitio, Sopelana, Urdúliz y Múgica. Se han agrupado las muestras de varones y mujeres en cada uno de los municipios. La edad media de la muestra estudiada para cada municipio está en torno a los 15,00 años.

A partir de un análisis de componentes principales (ACP), se han obtenido las medias y desviaciones típicas de los valores de reflectancia del brazo y frente de las 8 poblaciones. Estos estadísticos descriptivos y el tamaño censal relativo de cada una de ellas son nece-

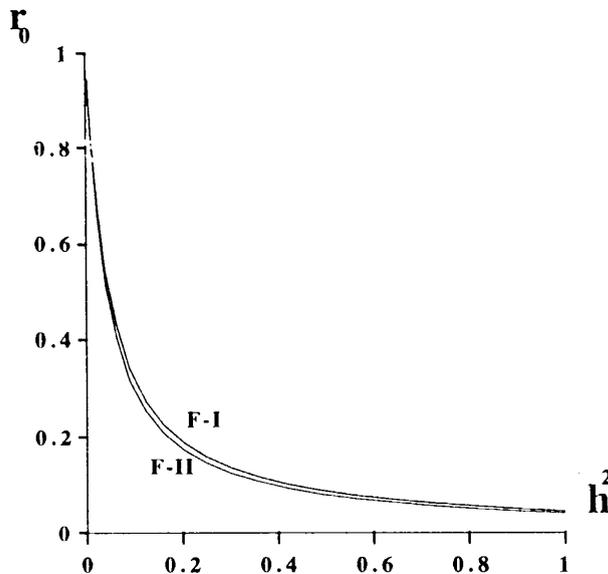


Figura 1. Representación gráfica de la distancia media al centroide (r_0) en función de la variación del coeficiente de heredabilidad (h^2) para cada una de las componentes principales para la pigmentación de la piel.

sarios para calcular r_0 . Pero como para caracteres de tipo continuo y herencia poligénica dicho parámetro es función de la heredabilidad (Relethford y Blangero 1990), se han obtenido en primer lugar todos los valores de r_0 para h^2 de 0 a 1, en ausencia de valores conocidos para la población de *La Costa*. La disminución de r_0 en función de h^2 es exponencial, como puede comprobarse en la Figura 1. En esta figura se aprecia la disminución del parámetro para cada uno de los tres factores del ACP. A cortas distancias suponemos que el ambiente actúa de forma aleatoria entre las poblaciones y por tanto sus efectos son constantes (Williams-Blanguero et al. 1990). En la Figura 1, se puede observar que la disminución de F-II (frente) en función de h^2 , es algo mayor que en F-I (brazo). El comportamiento diferencial de los factores frente a la heredabilidad es concordante con los resultados obtenidos por los estudios de la heredabilidad, que encuentran valores mayores para la pigmentación del brazo.

Para una heredabilidad supuestamente igual a la unidad, el valor medio de r_0 calculado para las dos componentes es 0,0427 y si obtenemos el r_1 medio (calculado con el método anterior) para los valores de F del ANOVA de las 8 poblaciones, sobre las tres componentes del ACP, r_1 es 0,0816. Se han obtenido también los valores de r_{ij} , distancia de la subdivisión i al centroide de la región y los valores esperados de la varianza fenotípica.

La distancia de cada población a la recta del modelo (Figuras 2 y 3) da una idea de lo que se alejan las poblaciones de los valores esperados. Las poblaciones que presenten residuos positivos pueden representar, según el modelo (Relethford y Blangero 1990), poblaciones que han sufrido una mezcla por migración superior a la de la media regional. Las poblaciones que presentan residuos negativos podrían representar poblaciones con menor mezcla respecto de la media regional. El modelo no puede obtener conclusiones acerca de la deriva, sino sólo acerca del posible flujo génico diferencial entre las poblaciones consideradas. Seguidamente se presentan los valores de las varianzas observadas (v_i), las varianzas esperadas ($E(v_i)$), los residuos [$v_i - E(v_i)$] y las distancias r_{ij} para los dos factores:

F-I (brazo)	v_i	$E(v_i)$	$[v_i - E(v_i)]$	r_{ij}
Bermeo	1,062961	1,017835	0,045126	0,002502
Busturia-Mundaca	0,891136	0,963450	-0,072314	0,055801
Górliz-Plencia	0,872356	1,006700	-0,134344	0,013415
Guernica	0,960400	1,015728	-0,055328	0,004567
Lequeitio	0,919681	0,772199	0,147482	0,243230
Sopelana	1,073296	0,975849	0,097447	0,043649
Urdúliz	0,622521	0,911129	-0,288608	0,107076
Múgica	1,032256	0,982174	0,050082	0,037451

F-II (frente)	v_i	$E(v_i)$	$[v_i - E(v_i)]$	r_{ij}
Bermeo	0,938961	0,950616	-0,011655	0,059873
Busturia-Mundaca	1,067089	0,974715	0,092374	0,036040
Górliz-Plencia	0,755161	1,006552	-0,251391	0,004554
Guernica	0,824464	0,974699	-0,150235	0,036056
Lequeitio	1,267876	0,977868	0,290008	0,032922
Sopelana	1,067089	1,004433	0,062656	0,006650
Urdúliz	1,440000	0,925446	0,514554	0,084765
Múgica	0,925444	0,890111	0,035333	0,119711

Las Figuras 2 y 3 representan la varianza observada en función de las distancias al centroide para brazo (F-I) y frente (F-II) respectivamente. La recta indica los valores esperados para el modelo. Ya que la pigmentación del brazo (Figura 2) diferencia mejor a las subpoblaciones, podemos indicar que las poblaciones con residuos positivos (Sopelana, Múgica, Lequeitio y Bermeo) son aquellas que han sufrido, probablemente, una cantidad de flujo génico superior a la media regional. Además, estos resultados a partir de la reflectometría están en consonancia con los datos históricos de la relativa evitación de la consanguinidad en Bermeo (Zudaire 1989) respecto a otros municipios cercanos y, por tanto, esto podría indicar patrones matrimoniales más abiertos.

En cuanto a la pigmentación de la frente (Figura 3), y como para el brazo, Sopelana, Múgica y Lequeitio poseen una cantidad de flujo génico superior a la media regional. Esta característica, en cambio, aparece en Urduliz y Busturia-Mundaca únicamente para la frente. Además, Bermeo se encuentra sobre la recta de los valores esperados al contrario que en el caso del análisis del brazo. Estas discrepancias pueden interpretarse en función de la mayor influencia ambiental que sufre la pigmentación de la frente y en todo caso indica una heterogeneidad de influencias ambientales, para la frente, entre las poblaciones estudiadas.

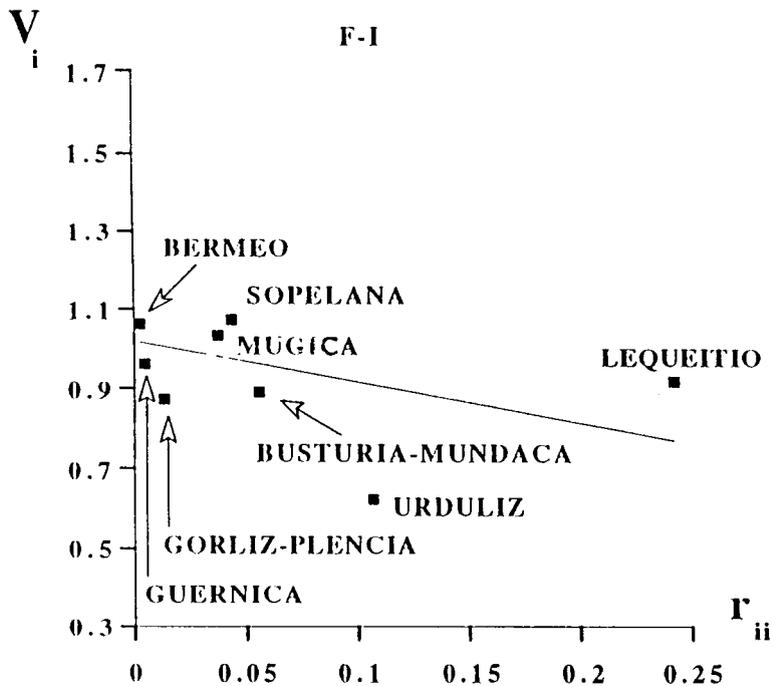


Figura 2. Representación gráfica de la varianza observada en función de las distancias al centroide. La línea indica la varianza esperada a partir del modelo de Harpending-Ward (1982) aplicado a la primera componente del ACP (brazo).

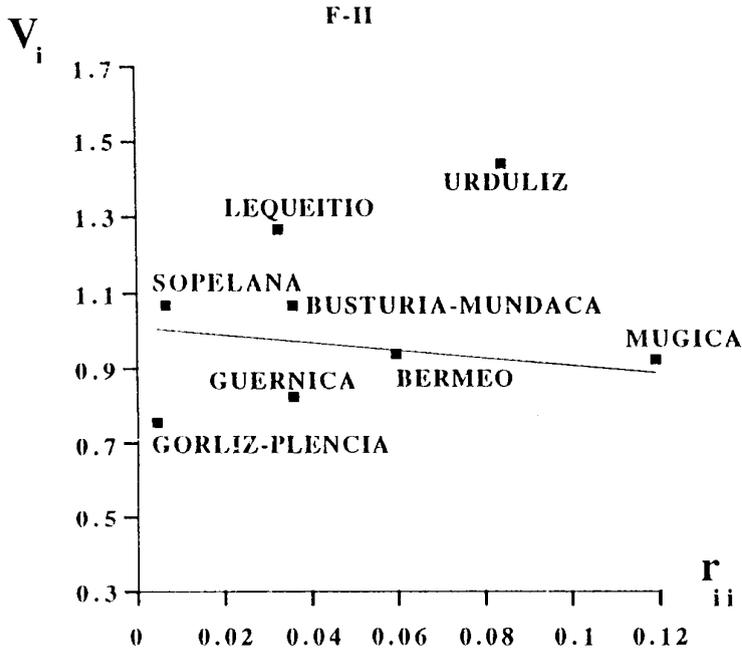


Figura 3. Representación gráfica de la varianza observada en función de las distancias al centroide. La línea indica la varianza esperada a partir del modelo de Harpending-Ward (1982) aplicado a la segunda componente del ACP (frente).

BIBLIOGRAFIA

- BYARD, P. J. 1981. Quantitative genetics of human skin colour. *Am. J. Phys. Anthropol.* **24**:123-137.
- COON, C.S. 1984. Adaptaciones raciales. *Ed. Labor, Barcelona.*
- EUSTAT. 1988. Anuario Estadístico Vasco. Euskal Urtekari Estatistikoa-Erakundea. *Instituto Vasco de Estadística.*
- FRISANCHO, A. R. 1981. Heritability and components of phenotypic expression in skin reflectance of mestizos from the Peruvian Lowlands. *Am. J. Phys. Anthropol.* **55**: 203-208.
- HARPENDING, H. C. y R. WARD. 1982. Chemical systematics and human evolution. In *Biochemical Aspects of Evolutionary Biology*, M. Nitecki, ed. Chicago, Ill. University of Chicago Press. pp. 213-256.
- LOOMIS, W. F. 1967. Skin pigment regulation of Vitamin D biosynthesis in man. *Science.* **157**: 501-507.
- MORTON, E. 1973. Genetic Structure of Populations. *Ed. Newton. Hawaii.*
- QUEVEDO, W. C. Jr., T. B. Fitzpatrick, y K. Jimbow. 1985. Human skin colour: origin, variation and significance. *J. of Hum. Evol.* **14**: 43-56.
- REBATO, E. M. 1985. Antropología de la complejión, fisionomía y somatometría del biotipo vasco. Tesis Doctoral. Servicio Editorial UPV/EHU.
- REBATO, E. M. 1987. Skin colour in the Basque population. *Anthrop. Anz.* **45**: 49-55.

- REBATO, E. M. y J. M. BASABE. 1980. Reflectometría de la piel en vascos. *Acta II Symp. Antrop. Biol. Española*. pp. 349-362. Oviedo.
- REBATO, E. M. y J. M. BASABE. 1981. Estudio de la pigmentación de la piel, iris, cabello y forma de este último en una muestra de población vasca. *Munibe*. 3-4: 231-244.
- REBATO, E. M. y J. ROSIQUE. 1991. Estudio morfométrico de carácter transversal en la población vasca. Patrones de crecimiento: efectos de la edad, sexo y la movilidad biosocial. *Cuadernos de Sección Antropología-Etnografía*. San Sebastián. Eusko-Ikaskuntza. 8: 213-231.
- REBATO, E. M., A. GONZÁLEZ APRAIZ y J. ROSIQUE. 1991. Variations ontogéniques de la pigmentation de la peau chez un échantillon de jeunes basques. Données préliminaires. *Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris*. 3 (3-4): 241-255.
- REBATO, E. M., J. ROSIQUE y A. GONZÁLEZ APRAIZ. 1993. Skin colour variability in Basque boys aged 8-19 years. *Annals of Human Biology*. 20: 293-307.
- RELETHFORD, J. H. 1980. Bioassay of Kinship from Continuous Traits. *Hum. Biol.* 52: 689-700.
- RELETHFORD, J. H. 1983. Genetic Structure and population history of Ireland: a comparison of blood group and anthropometric analysis. *Ann. of Human Biol.* 10: 321-334.
- RELETHFORD, J. H. 1988. Effects of English Admixture and Geographic Distance on Anthropometric Variation and Genetic Structure in 19th-Century Ireland. *Am. J. Phys. Anthropol.* 76:111-124.
- RELETHFORD, J. H., F. C. LEES, y M. H. CRAWFORD. 1980. Population structure and anthropometric variation in rural Western Ireland: migration and biological differentiation. *Ann. Hum. Biol.* 7:411-428.
- RELETHFORD, J. H., F. C. LEES, y M. H. CRAWFORD. 1981. Population structure and anthropometric variation in rural Western Ireland: isolation by distance and analysis of the residuals. *Am. J. Phys. Anthropol.* 55: 233-245.
- RELETHFORD, J. H., y F. C. LEES. 1981. Admixture and skin colour in the transplanted Tlaxcaltecan population of Saltillo, Mexico. *Am. J. Phys. Anthropol.* 56: 259-267.
- RELETHFORD, J. H., y F. C. LEES. 1982. The use of quantitative traits in the study of human population structure. *Yearbook Phys. Anthropol.* 25: 113-132.
- RELETHFORD, J. H., y J. Blangero. 1990. Detection of Differential Gene Flow From Patterns of Quantitative Variation. *Hum. Biol.* 62: 5-25.
- ROBERTS, D. F. 1977. Human pigmentation its geographical and racial distribution and biological significance. *J. Soc. Cosmet. Chem.* 28: 329-342.
- ROGERS, A. R. y H. C. Harpending. 1983. Population Structure and Quantitative Characters. *Genetics*. 105: 985-1002.
- ROSIQUE, J. (1992) Estudio transversal del crecimiento en escolares vizcaínos. La variación antropométrica como componente de la estructura biológica de la población. Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal y Genética. Facultad de Ciencias. Universidad del País Vasco. UPV/EHU.
- RUDAN, P., D. F. ROBERTS, B. JANICJEVIC, N. SMOLEJ, L. SZIROVICZA, y A. KASTELAN. 1986. Anthropometry and the biological structure of the Hvar population. *Am. J. of Phys. Anthropol.* 70: 231-240.
- SIMIC, D., y P. RUDAN. 1990. Isolation by distance and correlation analysis of distance measures in the study of population structure: example from the Island of Hvar. *Hum. Biol.* 62:113-130.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F. J. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones. Madrid.
- WEINER, J. S. 1951. A spectrophotometer for measurement of skin colour. *Man*. 5:152-153.
- WEINER, JS and LOURIE, JA. 1981. *Practical Human Biology*. Academic Press. London.

- WILLIAMS-BLANGERO, S., J. BLANGERO y B. TOWNE. 1990. Quantitative Traits and Population Structure: Introduction. *Hum. Biol.* **62**: 1-4.
- WILLIAMS-BLANGERO, S., y J. BLANGERO. 1992. Quantitative Genetic Analysis of Skin Reflectance: A Multivariate Approach. *Hum. Biol.* **64**: 35-49.
- ZUDAIRE, C. 1989. La Consanguinidad en Vizcaya y su Capital de 1918 a 1966. KOBIE (Serie Antropología Cultural) Bilbao. Bizkaiko Foru Aldundia-Diputación Foral de Bizkaia. nº 4. 1989/90.