

## VARIABILIDAD Y ANTIGÜEDAD DE LINAJES HOLANDRICOS EN POBLACIONES JUJEÑAS

*Verónica L. Martínez-Marignac*<sup>1</sup>

*Graciela Bailliet*<sup>1</sup>

*José E. Dipierri*<sup>2</sup>

*Emma Alfaro*<sup>2</sup>

*Jorge S. López-Camelo*<sup>1</sup>

*Néstor O. Bianchi*<sup>1</sup>

**PALABRAS CLAVE:** Linajes paternos, Cromosoma Y, Microsatélites

**RESUMEN:** La utilización de sistemas polimórficos del cromosoma Y ha permitido asignar el origen geográfico de ciertas mutaciones de punto tal como la sustitución T en el locus DYS199, que sólo se ha encontrado en poblaciones americanas y esquimales. Estos sistemas polimórficos son suficientemente variables para identificar linajes relacionados por ancestros comunes recientes. Se estudiaron 49 varones de cuatro localidades de Jujuy: Humahuaca (18), Susques (19), Rinconada (6) y Cochinoca (6). Se analizó el locus DYS199, y en los individuos DYS199T se caracterizaron siete microsatélites. Los linajes DYS199T estuvieron representados en el 64.3%, 66.7%, 66.7% y 94.7% de los individuos de Humahuaca, Rinconada, Cochinoca y Susques respectivamente. De los 36 linajes DYS199T analizados se distinguieron 29 haplotipos diferentes y se observó gran representación de linajes caracterizados por el alelo 14 del locus DYS393. La frecuencia de estos linajes se mostró significativamente diferente entre las muestras de Jujuy y las muestras de referencia ( $\chi^2$ , GL=56.05;  $p < 0.001$ ).

---

<sup>1</sup>Instituto Multidisciplinario de Biología Celular (IMBICE). 1900 La Plata. Argentina.  
e-mail: imbice@satlink.com

<sup>2</sup>Instituto de Biología de la Altura. Universidad Nacional de Jujuy. San Salvador de Jujuy. Argentina.

La metodología aplicada ha mostrado su utilidad en: a) el análisis de la microdiferenciación regional a partir de la identificación de un grupo de linajes que parecen provenir de un ancestro común y que están prácticamente ausentes en otras poblaciones aborígenes y b) la determinación de una antigüedad de 19518 años (8437-50301) para los linajes portadores del alelo 14 en el locus DYS 393. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 3(1): 65-77, 2001.

**KEY WORDS:** Paternal lineages, Y-chromosome, Microsatellites

**ABSTRACT:** Polymorphic Y-specific chromosome markers have shown geographic specific patterns of distribution; this is the case of T allele in DYS199 locus which has been found only in Native American aborigines and Skimos. We studied 49 males from four locations in Jujuy Province: 18 from Humahuaca, 19 from Susques, 6 from Cochinoca and 6 from Rinconada. We analyzed the DYS199 locus and characterized seven Y-specific microsatellites in those individuals presenting the T allele. The frequencies of DYS199 T allele were 64.3%, 66.7%, 66.7% y 94.7% for Humahuaca, Rinconada, Cochinoca and Susques, respectively. We found 29 different microsatellite lineages, some of them characterized by DYS393 14 allele. The frequency of these lineages was significantly different from Aborigin populations out of Jujuy ( $\chi^2$  GL<sub>5</sub>=56,05; p<0,001). This methodology allowed us to: a) identify of geographically limited lineages evidencing regional microdifferentiation, b) determinate 19518 years (8437-50301) of antiquity for those lineages characterized by the 14 allele of DYS393 locus. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 3(1): 65-77, 2001.

## INTRODUCCION

La variabilidad encontrada en la región específica del cromosoma Y en humanos ha permitido su aplicación en diversos estudios: evolutivos, demográficos, históricos y forenses. Así por ejemplo ha sido posible identificar linajes específicos de regiones geográficas, linajes específicos de América (Pena et al., 1995; Underhill et al., 1996) y el origen geográfico de linajes en poblaciones mixtas (Bravi et al., 1997; Dipierri et al., 1998). Los microsatélites de la región no recombinante del cromosoma Y han sido estudiados a fin de reconocer diferencias entre padres e hijos, estimar la tasa mutacional del modelo (Hayer et al., 1997; Bianchi et al., 1998; Bosch et al., 2000; Kayser et al., 2000), en el reconocimiento de linajes provenientes de un mismo ancestro entre individuos que comparten el apellido paterno (Sykes e Irven, 2000) y en la constatación de una filogenia escrita basada sobre documentos históricos de diverso origen (Bailliet et al., 2001).

El análisis de la población jujeña ha sido abordado desde varios puntos de vista. Los antecedentes etnohistóricos, demográficos y biológicos revelan que se trata de una población con un gran componente aborigen (Dipierrri et al., 1998; 2000), teniendo las culturas Atacama y Omaguaca una contribución destacada en el período precolonial (Dipierrri et al., 1997). El registro arqueológico más antiguo en la región corresponde a la primera ocupación o Capa B de La Cueva de Yavi, en la Puna Jujeña, donde se encontraron restos culturales (fogones, lascas, huesos de animales y placas del armadillo *Chaetophractus vellerosus*) con fechados calibrados entre 12500-12050 años AP (Laguna, 1995).

Los objetivos de este trabajo fueron: 1) caracterizar los linajes representativos de las poblaciones jujeñas; 2) comprobar si éstos se diferencian del resto de los linajes paternos nativos americanos; 3) intentar identificar el origen geográfico de los linajes jujeños, estimar la antigüedad y reconocer fenómenos de microdiferenciación regional.

## MATERIAL Y METODOS

Se analizaron muestras de ADN de 49 varones no emparentados de las siguientes localidades de la provincia de Jujuy: 18 de Humahuaca, 19 de Susques, 6 de Rinconada y 6 de Cochinoca.

Con fines comparativos, se incluyeron 60 individuos portadores de la sustitución T en el locus 199 pertenecientes a 13 poblaciones nativas americanas: 12 Wichi (Salta, Argentina), 3 Mapuche (Río Negro, Argentina), 8 Tehuelche (Chubut, Argentina), 4 Toba (Salta, Argentina), 5 Chorote (Salta, Argentina), 5 Lengua (Paraguay), 5 Ayoreo (Paraguay), 4 Chimila (Colombia), 6 Maya (Méjico), 2 Sioux (USA), 4 Zuni (USA), 2 Navajo (USA), 1 Ticuna (Brasil) cuyos haplotipos de microsatélites se detallan en Bianchi et al. (1998).

Se estudiaron los siguientes marcadores específicos del cromosoma Y: una sustitución C-T en el locus DYS 199 (Underhill et al., 1996), el sistema polialélico del bloque alfoide que muestra 27 variantes ( $\alpha$  I-XXVI) (Santos et al., 1995).

Sólo en los individuos portadores de la sustitución T del locus DYS199 se analizaron los siguientes microsatélites: DYS 19 (tetranucleotídico, 10 alelos), DYS 389 a y b (tetranucleotídico, 7 y 9 alelos, respectivamente), DYS 390 (tetranucleotídico, 10 alelos), DYS 391 (tetranucleotídico, 6 alelos), DYS 392 (tetranucleotídico, 8 alelos), DYS 393 (trinucleotídico, 6 alelos) (Kayser et al., 1997).

Para analizar la diferenciación de los haplotipos para microsatélites pertenecientes a las muestras de Jujuy y aquéllos de las muestras de referencia se tomó la totalidad de los haplotipos portadores de la sustitución T del locus DYS199. Mediante la medición del número de mutaciones que separan a los dos linajes es

posible generar una medida de la variabilidad de los haplotipos dentro de una población. En el caso de los microsatélites se aceptó el modelo de mutaciones “stepwise” (Ota y Kimura, 1973), por el cual se considera un paso mutacional el cambio de alelo debido al aumento o descenso en un repetido. Para contabilizar los pasos mutacionales que diferencian los distintos cromosomas se compararon todos los haplotipos tomados de a pares y se calcularon las diferencias en repetidos. A modo de ejemplo: se contabilizaron como 3 mutaciones las diferencias en un repetido en cada uno de los locus DYS389b, DYS391 y DYS392, entre los individuos Humahuaca 1 y 2. De la misma manera, un cambio en dos repetidos en el mismo locus se contó como dos mutaciones. Como resultado de este procedimiento en el total de las muestras surge una distribución de comparaciones agrupadas por número de diferencias.

Se utilizó el método no paramétrico de Kruskal-Wallis para ensayar el grado de significancia de las diferencias entre poblaciones.

La diversidad genética (h) se calculó de acuerdo a Nei (1987) y el grado de significancia estadística se midió por test Student.

En los portadores de los alelos T para el locus DYS199 y alelo 14 para el locus DYS393 se calculó la probabilidad de encontrar una mutación en 1 de los 7 loci analizados, P(X), que está dada por la siguiente fórmula binomial:  $P(x) = \binom{k}{n} u^k (1-u)^{n-k}$ , donde n= número de loci, k= número de mutaciones, u (tasa mutacional) = 0.0012 (Bianchi et al., 1998). En estas condiciones  $P(x) = 0.0083$ . La antigüedad del linaje ancestral se calculó mediante  $A_0 = Dn/P(X) \cdot G$  (Bianchi et al., 1998), donde Dn representa la distancia máxima en pasos mutacionales entre el haplotipo ancestral y el haplotipo derivado más divergente y G es la duración en años de una generación, la cual fue estimada en 27 años (Underhill et al., 1996).

## RESULTADOS

### Caracterización de los haplotipos

En las muestras de la Provincia de Jujuy, 36 de los 49 individuos estudiados mostraron el haplogrupo definido por la transición C-T en el locus 199 (Underhill et al., 1996) y la variante II del bloque alfoide (uno de las 27 formas descriptas para este marcador) (Tabla 1). Catorce de los 36 individuos (38,9%) mostraron el alelo de 14 repetidos en el microsatélite DYS393 (Tabla 1). Los haplotipos portadores del alelo DYS393 14 se agruparon en 10 haplotipos diferentes (Tabla 2); uno de estos haplotipos estuvo compartido por tres individuos de Rinconada y un individuo de Cochinoca ( $4/14 = 28,6\%$ ), lo que nos habla de relaciones de parentesco entre dichos individuos.

En la muestra de referencia sólo 2 Mayas y 1 Tehuelche mostraron haplotipos con el alelo 14 del locus DYS393, representando el 5% de los individuos (3/60).

### **Diferenciación de las poblaciones jujeñas en relación a las de referencia**

En los loci 389a, 389b, 390, 392 y 393, los alelos más frecuentes de las muestras jujeñas fueron diferentes al de la muestra de referencia (Tabla 3). En la muestra de Jujuy no se encontraron algunos de los alelos de baja frecuencia hallados en la muestra de referencia, lo que puede deberse fundamentalmente al número muestral sensiblemente menor (Tabla 3). La distribución de los alelos, 10 del DYS389a, 27 y 28 del DYS389b, 23 del DYS390, 14 del DYS392 y 13 del locus DYS393 (Tabla 3), mostró diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). En relación con el locus DYS393, la disminución significativa de la frecuencia del alelo 13 en los linajes de Jujuy se ve acompañada por el aumento del alelo 14.

El análisis de la diversidad mostró resultados similares a los de la comparación entre haplotipos (Tabla 4), donde la frecuencia alélica de los loci 390, 392, 393 y 19 fue significativamente diferente ( $p < 0.001$ ) (Tabla 4).

La distribución de las diferencias en número de repetidos por locus entre los dos grupos de muestras (Tabla 5) fue la siguiente: en Jujuy 2,8 % de las comparaciones fueron entre haplotipos idénticos; el número medio de mutaciones que separan a dos haplotipos fue 3.2 y el número máximo fue 8. En las muestras de referencia 1,5 % de las comparaciones se realizaron entre haplotipos idénticos; el número medio de mutaciones fue 4 y el número máximo fue 11. Analizando las dos distribuciones, se vio que en Jujuy el 61,7% de las comparaciones se agrupó en las diferencias menores de 3; el 38,6% restante en las diferencias entre 4 y 8. En las muestras de referencia el 43,8 % de las comparaciones se agrupó en diferencias menores a 3 y un 56,2 % en diferencias entre 4 y 11. Las distribuciones de diferencias fueron estadísticamente significativas ( $X^2_{15} GL = 88.6$ ;  $p < 0.001$ ). Dentro de las muestras jujeñas el número medio de diferencias estuvo entre 3.2 y 4.5 y el número máximo de diferencias entre 6 y 10; no se observaron diferencias significativas entre las muestras provenientes de las distintas poblaciones jujeñas ( $X^2_3 GL = 5.18$ ;  $P = 0.159$ ).

### **Cálculo de la antigüedad de los linajes portadores del alelo 14 en el locus DYS393**

Generalmente se acepta que en un grupo de individuos filogenéticamente relacionados, el marcador más frecuente representa una característica ancestral (Stewart, 1993). En nuestro caso el haplotipo más frecuente está representado por los linajes de Rinconada y Cochinoca que representa el 28,6% (4/14) de los casos. Dado que estos cuatro individuos pertenecen a áreas muy cercanas, y que el linaje en común podría deberse a parentesco reciente, se reconstruyó el ancestro en base a la combinación del alelo predominante en cada loci (Tabla 2); el haplotipo resultante fue A0. Todos los haplotipos presentes en la Tabla 2 derivan de A0 por

la acumulación de mutaciones que fueron de 1 a 6 (columna D, Tabla 2). Tres de los individuos de Rinconada y el individuo de Cochinoca compartieron un mismo haplotipo (28,6%, 4/14), un individuo de Humahuaca sólo difirió de este ancestro por un salto alélico (7,1%, 1/14), cuatro individuos presentaron 2 diferencias (28,6%, 4/14), tres individuos presentaron 3 cambios (21,4%, 3/14), un individuo presentó 4 cambios (7,2%, 1/14) y un individuo presentó 6 cambios (7,1%, 1/14) (Tabla 2). Lo que nos lleva a que el 85,7 % de los individuos se encuentra a menos de 3 mutaciones de distancia del ancestro. Utilizando la tasa mutacional para microsatélites 0,0012 (Bianchi et al., 1998) y 6, la distancia máxima del haplotipo más divergente se calculó en 19518 años (IC 95% 8437-50301), la antigüedad del ancestro de los linajes portadores del alelo 14 en el locus DYS393 (A0).

## DISCUSION

El descubrimiento de algunos marcadores bialélicos del cromosoma Y, tales como los insertos Alu (Hammer, 1995; Bravi et al., 2000), el alelo T del locus DYS199 (Underhill et al., 1996) y el alelo T del locus pSRY (Bianchi et al., 1997), ha contribuido a la generación de filogenias y a la asignación del origen geográfico de alrededor del 60% de los linajes paternos (Bianchi et al., 1997; Bravi et al., 1997). Dado que no existen evidencias de que estos marcadores sean recurrentes, es razonable pensar que los cromosomas que muestran estos marcadores derivan de un ancestro común. A este respecto se han realizado comparaciones entre haplotipos caracterizados por distintos polimorfismos diagnósticos, a los que se los ha llamado haplogrupos ( YAP+, DYS 199 T, pSRY C) y se ha observado que el número de haplotipos de microsatélites iguales entre haplogrupos es sensiblemente menor que los encontrados dentro de haplogrupos (Bianchi et al., en preparación).

En las muestras jujeñas se ha identificado un grupo de linajes portadores del alelo 14 del locus DYS393 que parece derivar de un linaje ancestral común, y que están prácticamente ausentes en otras poblaciones aborígenes.

¿Cuáles son las evidencias que apoyan la hipótesis de ancestralidad de estos linajes?

### **La ubicación geográfica de los linajes**

Los linajes se han hallado mayoritariamente en un área geográfica bien delimitada de la Quebrada de Humahuaca y la Puna; en la muestra de referencia sólo se encontraron linajes relacionados en un tehuelche y dos mayas. La presencia de haplotipos iguales entre tres individuos de Rinconada y uno de Cochinoca refleja relaciones de parentesco entre ellos.

## **Diferenciación de las poblaciones jujeñas**

Todos los métodos utilizados para detectar diferenciación de los linajes jujeños en relación con los de la muestra de referencia fueron positivos; los linajes jujeños se diferenciaron por la frecuencia del alelo 14 del locus DYS393 en asociación con alelos específicos en los restantes microsatélites. En tanto los linajes jujeños no mostraron diferencias entre ellos, evidenciando un mayor grado de homogeneidad en la muestra.

## **Antigüedad de los linajes jujeños**

En las poblaciones jujeñas la antigüedad calculada fue de 19518 años (8437-50301), la que no difirió demasiado de los 22770 años (13.500- 58700) calculados para el ancestro de la mutación T del locus DYS199 (Bianchi et al., 1998).

Dos de los haplotipos portadores del alelo 14 para el locus DYS393 presentaron el alelo 14 para el locus DYS19 asociado. Dado que Carvalho-Silva et al. (1999) han descrito el locus DYS19 como de menor tasa mutacional y menor variabilidad ( $h=0.02$ ,  $dh=0.09$ ) que los otros microsatélites, estos linajes podrían haber adquirido el alelo 14 para el locus DYS393 en un estado de diferenciación posterior a la aparición del alelo 14 para el locus DYS19. Por este motivo, si descartáramos los dos linajes de Susques, la distancia máxima desde el ancestro sería 4 y la antigüedad para los linajes sería 13012 (4212-21155); esta estimación parece ser más coincidente con los datos disponibles en este momento. Cabe destacar que los asentamientos humanos más antiguos de la región fueron datados en alrededor de 12500 años (Laguna, 1995).

Para el cálculo de la antigüedad se excluyeron los linajes Mayas y Tehuelche portadores de los marcadores DYS199T-DYS393 14; estos haplotipos se diferenciaron del ancestro en 4, 5 y 8 mutaciones. Las razones de su exclusión son las siguientes: a) considerar remotas las posibilidades de contactos interétnicos entre los linajes mayas y los jujeños, por pertenecer a áreas geográficas muy alejadas; b) considerar 8 mutaciones como un número demasiado elevado para considerar al linaje tehuelche relacionado filogenéticamente con los linajes jujeños.

Debe recordarse que el resultado de la estimación de la antigüedad depende fundamentalmente de la tasa mutacional considerada y de la selección del linaje ancestral. La tasa mutacional no es significativamente diferente de la calculada en trabajos generados por distintos laboratorios (Hayer et al., 1997; Bianchi et al., 1998; Bosch et al., 2000; Kayser et al., 2000). En el caso del ancestro, 13 de los 17 haplotipos se concentran en diferencias menores que 3 (85,7 %); esta elevada frecuencia de haplotipos, divergiendo del ancestro en pocos pasos mutacionales, es concordante con lo esperado si se consideran haplotipos divergiendo desde un

ancestro común, lo que indicaría una correcta asignación del ancestro. Sin embargo, es posible que se hayan omitido algunos linajes, debido al bajo número de muestra, y que esto distorsione la estimación temporal. Si consideramos real esta antigüedad, sería factible rastrear linajes relacionados en un área mayor del Noroeste argentino y aún en países vecinos, lo que posibilitaría hacer una reconstrucción de centros de dispersión.

Los apellidos de los portadores de estos linajes jujeños eran de origen Aymara y español; estos últimos probablemente adquiridos por bautismo. La hipótesis del origen altiplánico de los linajes debe ser analizada en el futuro con el estudio de otras poblaciones jujeñas y de regiones vecinas desagregadas de acuerdo al origen de los apellidos (Albeck et al., 2000).

## **CONCLUSIONES**

Se concluye que los linajes jujeños portadores de la sustitución T para el locus DYS199 y el alelo 14 del locus DYS393 se diferenciaron genéticamente de los linajes de la muestra de referencia. El componente de mayor incidencia en esta diferenciación es la escasa representación del alelo 13 para el locus DYS393 y la presencia característica del haplotipo DYS393 14, para el que se estimó una antigüedad máxima de 19518 años (8437-50301).

## **AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (FONCyT).



**Tabla 1**

Individuos y haplogrupos en las cuatro poblaciones de Jujuy

Poblaciones	N	DYS199C	DYS199T	DYS199T	DYS39314
Humahuaca	18	8	10		8
Susques	19	1	18		2
Cochinoca	6	2	4		1
Rinconada	6	2	4		3
Total	49	13	36		14

**Tabla 2**

Haplotipos identificados en los individuos portadores del alelo 14 en el locus DYS393

	N	αh	Microsatélites *							D
			19	389a	389b	390	391	392	393	
ancestro A0	4	II	13	11	28	23	10	15	14	
Rinconada 1-3 Cochinoca 1	4	II	13	11	28	23	10	15	14	0
Humahuaca 1	1	II	13	11	28	23	10	16	14	1
Humahuaca 2	2	II	13	11	27	23	11	15	14	2
Humahuaca 3	1	II	13	11	27	23	10	16	14	2
Humahuaca 4	1	II	13	10	28	23	10	16	14	2
Humahuaca 5	1	II	13	11	26	23	10	14	14	3
Humahuaca 6	1	II	13	10	29	23	10	14	14	3
Susques 1	1	II	14	11	27	23	10	16	14	3
Humahuaca 7	1	II	13	11	26	22	10	16	14	4
Susques 2	1	II	14	10	29	24	10	13	14	6

N: número de individuos; αh: sistema alfoide; A0: haplotipo considerado ancestral; D: números de cambios en relación con el ancestro. \* Los alelos están designados en número de repeticiones. Los números resaltados son los que muestran diferencias con el ancestro.

**Tabla 3**

Distribución de la frecuencia alélica de los siete loci en las muestras de referencia y Jujuy

Locus	Alelos	Frecuencia	Frecuencia muestra
		muestra referencia	Jujuy
DYS19	13	0.78	0.92
	14	0.20	0.08
	15	0.02	0
DYS389a	9	0.18	0.03
	10	0.70	0.49 *
	11	0.12	0.53
DYS389b	25	0.02	0.05
	26	0.18	0.14
	27	0.43	0.19 *
	28	0.22	0.50 *
	29	0.15	0.11
DYS390	21	0.02	0
	22	0.03	0.03
	23	0.27	0.39 *
	24	0.53	0.33
	25	0.15	0.22
DYS391	9	0.08	0
	10	0.85	0.94
	11	0.07	0.06
DYS392	12	0.02	0
	13	0.23	0.03
	14	0.47	0.67 *
	15	0.23	0.17
	16	0.03	0.14
	17	0.02	0
DYS393	12	0.02	0.03
	13	0.97	0.58 *
	14	0.02	0.39

\*P<0.05

**Tabla 4**

Análisis de la diversidad genética intrapoblacional (h) entre las muestras de Jujuy y de referencia

Loci	Pob	h	dh	<i>t gl 94</i>	P
389a	Jujuy	0.523	0.023	1.26	0.105
	Ref.	0.467	0.045		
389b	Jujuy	0.689	0.043	0.78	0.218
	Ref.	0.717	0.023		
390	Jujuy	0.699	0.024	1.78	0.039 *
	Ref.	0.0627	0.031		
391	Jujuy	0.114	0.049	2.17	0.016 *
	Ref.	0.268	0.050		
392	Jujuy	0.508	0.058	2.63	0.005 *
	Ref.	0.677	0.026		
393	Jujuy	0.517	0.03	10.07	0.000 *
	Ref.	0.058	0.029		
19	Jujuy	0.149	0.053	2.90	0.002 *
	Ref	0.671	0.453		

h= diversidad genética (Nei, 1987)

dh= error estándar

$\chi^2$ = chi cuadrado

gl= grados de libertad

p= probabilidad

\*P<0.05

**Tabla 5**

Porcentaje de comparaciones agrupadas según el número de diferencias (0 - 9) en las muestras de referencia y Jujuy

Número de Diferencias	0	1	2	3	4	5	6	7	8	>9
Jujuy *	2,8	12,2	22,1	24,6	18,6	10,3	6,5	1,7	1	0
Referencia*	1,5	7,4	14,7	20,2	18,3	15	11	6,2	3,4	2,3

\* Frecuencia en porcentaje

## BIBLIOGRAFIA CITADA

Albeck ME, Alfaro E, Dipierri JE, Palomeque S y Morales J (2000) La identidad de los Casabindo a través del origen de sus apellidos. Actas XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina. Córdoba.

Bailliet G, Castilla EE, Adams JP, Martínez-Marignac VL, Richard SM y Bianchi NO (2001) Correlation between molecular and conventional genealogies in Aicuña: A rural population from Northwestern Argentina. *Hum. Hered.* 51:150-159.

Bianchi NO, Bailliet G, Bravi CM, Carnese FR, Rothhammer F, Martínez-Marignac VL y Pena SDJ (1997) Origin of Amerindian Y-chromosomes as inferred by the analysis of six polymorphic markers. *Am. J. Phys. Anthropol.* 102:79-89.

Bianchi NO, Catanesi CI, Bailliet G, Martínez-Marignac VL, Bravi CM, Vidal-Rioja LB, Herrera RJ y López-Camelo J (1998) Characterization of ancestral and derive Y-chromosome haplotypes of New World Native Populations. *Am. J. Hum. Genet.* 63:1862-1871.

Bosch E, Calafell F, Santos FR, Pérez-Lezaun A, Comas D, Benchemsi N, Tyler-Smith C y Bertranpetit J (2000) Variation in short tandem repeats is deeply structured by genetic background on the human Y chromosome. *Am. J. Hum. Genet.* 65:1623-1638.

Bravi CM, Bailliet G, Martínez-Marignac VL y Bianchi NO (2000) Origin of YAP+ lineages of the human Y-chromosome. *Am. J. Phys. Anthropol.* 112 (2):149-158.

Bravi CM, Sans M, Bailliet G, Martínez-Marignac VL, Portas M, Barreto J, Bonilla C y Bianchi NO (1997) Characterization of mitochondrial DNA and Y-chromosome haplotypes in a Uruguayan population of African ancestry. *Hum. Biol.* 69:641-652.

Carvalho-Silva DR, Santos FR, Hutz MH, Salzano FM y Pena SDJ (1999) Divergent human Y-chromosome microsatellite evolution rates. *J. Mol. Evol.* 49:204-214.

Dipierri JE, Alfaro E y Bejarano IF (1997) El patrimonio biológico de la Provincia de Jujuy. *XUXUY Ciencia y Tecnología - UNJu.* 2:13 - 21.

Dipierri JE, Alfaro E, Martínez-Marignac VL, Bailliet G, Bravi CM, Cejas S y Bianchi NO (1998) Paternal directional mating in two Amerindian subpopulations located at different altitudes in Northwestern Argentina. *Hum. Biol.* 70:1001-1010.

Dipierri JE, Alfaro E, Peña JA, Constans J y Dugoujon JM (2000) GM, KM immunoglobulin allotypes and other serum genetic markers (HP, GC, PI and TF) among South American populations living at different altitudes (Jujuy Province, Argentina): Admixture estimates. *Hum. Biol.* 72 (2):305-319.

Hammer MS (1995) A recent common ancestry for human Y chromosome. *Nature* 378:376-378.

Hayer E, Puymarat J, Dieltjes P, Bakker E y de Knijff P (1997) Estimating Y chromosome specific microsatellite mutation frequencies using deep rooting pedigrees. *Hum. Mol. Genet.* 6(5):799-803.

Kayser M, Caglia A, Corach D, Fretwell N, Gehrig C, Graziosi G, Heidorn F, Herrmann S, Herzog H, Hidding M, Honda D, Jobling M, Krawczak M, Leim D, Meuser S, Meyer E, Oesterreich W, Pandya A, Parson W, Penacino G, Perez-Lezaun A, Piccinini A, Priux M, Schmitt C, Schneider PM, Szivor R, Teifel-Greding J, Weichhold G, de Kniff P y Roewer L (1997) Evaluation of Y-chromosomal STRs: a multicenter study. *Int. J. Legal Med.* 110:125-133.

Kayser M, Roewer L, Hedman M, Henke L, Henke J, Brauer S, Krüger C, Krawczak M, Nagy M, Dobosz T, Szibor R, de Kniff P, Stoneking M y Sajantila A (2000) Characteristics and frequency of germline mutations at microsatellite loci from the human Y chromosome, as revealed by direct observation in father/son pairs. *Am. J. Hum. Genet.* 66:1580-1588.

Laguna L (1995) Arqueología del Sector Sureste de La Cueva de Yavi, Puna de Jujuy. Tesis de Licenciatura. Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales. Universidad Nacional de Jujuy.

Nei M (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. New York, Columbia University Press.

Ota T y Kimura M (1973) A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population. *Genet. Res.* 22:201-204.

Pena SDJ, Santos FR, Bianchi NO, Bravi CM, Carnese FR, Rothhammer F, Gerelsaikhan T, Munkhtuja H y Oyunsuren T (1995) Identification of a major founder Y-chromosome haplotype in Amerindians. *Nat. Genet.* 11:15-16.

Santos FR, Pena SDJ y Tyler-Smith C (1995) PCR haplotypes for the human Y chromosome based on alphoid satellite DNA variants and heteroduplex analysis. *Gene* 165:191-198.

Stewart CB (1993) The powers and pitfalls of parsimony. *Nature* 361:603-607.

Sykes B e Irven C (2000) Surnames and the Y chromosome. *Am. J. Hum. Genet.* 66:1417-1419.

Underhill PA, Jin L, Zemans R, Oefner PJ y Cavalli-Sforza LL (1996) A pre-Columbian Y chromosome specific transition and its implications for human evolutionary history. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93:196-200.