

ARTÍCULOS ORIGINALES

EL MESTIZAJE GENÉTICO EN ECUADOR Y SU APLICACIÓN MÉDICO FORENSE

FABRICIO GONZÁLEZ-ANDRADE¹, DORA SÁNCHEZ¹,
BEGOÑA MARTÍNEZ-JARRETA²

Resumen: Se analizaron tres grupos étnicos de Ecuador: mestizos, amerindios kichwas y negros afroamericanos; se estudiaron 20 microsatélites autosómicos D3S1358, HumFGA, D21S11, Penta E, Penta D, HumVWA, D8S1179, D7S820, D13S317, D5S818, D16S539, HumTH01, HumCSF1PO, HumTPOX, HumF13A01, HumF13B, HumLPL, HumHPRTB, HumFES/FPS y amelogenina y 12 microsatélites del cromosoma Y como DYS19, DYS385 a/b, DYS 389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS392, DYS393, DYS437, DYS438 y DYS439. Se ha confirmado y cuantificado que mestizos y afroecuatorianos son poblaciones trihíbridas, con proporciones variables de contribución de amerindios, europeos y africanos. Los mestizos contienen ~73% de cromosomas autosómicos de origen amerindio, un ~19% europeo putativo y ~8% origen africano. Los afroecuatorianos se pueden estimar en el ~57% africanos, ~28% europeos y ~15% nativos americanos. Esto es consistente con un triple origen genético para los mestizo: amerindios, europeos y africanos, como se demuestra por los STRs en el cromosoma «Y». Los afroecuatorianos son los más próximos a los guineanos pero están más próximos a los kichwas y a los españoles que lo que lo están los guineanos. Los datos obtenidos son de enorme valor antropológico y permitirán trazar mejor la historia de Ecuador en busca de los orígenes de los actuales pobladores del Nuevo Mundo.

Palabras clave: STRs de cromosoma Y, STRs autosómicos, haplotipos, bases de datos, mestizos, amerindios kichwas, negros afroamericanos.

¹ Hospital Metropolitano, Laboratorio de ADN, Quito (Ecuador).

² Universidad de Zaragoza (España), Departamento de Medicina Legal y Forense.

Abstract: Three ethnic groups from Ecuador were analysed: mestizos, Amerindian Kichwas and black Afro-Americans; 20 autosomic microsatellites were studied, D3S1358, HumFGA, D21S11, Penta E, Penta D, HumVWA, D8S1179, D7S820, D13S317, D5S818, D16S539, HumTH01, HumCSF1PO, HumTPOX, HumF13A01, HumF13B, HumLPL, HumHPRTB, HumFES/FPS and amelogenine and 12 Y-chromosome microsatellites like DYS19, DYS385 a/b, DYS 389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS437, DYS438 and DYS439. It has been confirmed and quantified that mestizos and Afro-Ecuadorians are trihybrid populations, with variable proportions of Amerindian, European and African contributions. The mestizos contain ~73% autosomic chromosomes of Amerindian origin, ~19% putative European and ~8% African origin. The Afro-Ecuadorians can be estimated at ~57% African, ~28% European and ~15% American natives. This is consistent with a triple genetic origin for the mestizos: Amerindians, Europeans and Africans, as shown by the STRs in the Y chromosome. The Afro-Ecuadorians are the closest to the Guineans but they are closer to the Kichwas and to the Spaniards than the Guineans are. The data obtained have enormous anthropological value and will help trace the history of Ecuador better, seeking to find the origins of the current settlers of the New World.

Key words: Y chromosome STRs, Autosomic STRs, haplotypes, databases, mestizos, Amerindian Kichwas, Black Afro-Americans.

INTRODUCCIÓN

« (...) , proclamamos por todas partes y a gritos, la originalidad de nuestro continente mestizo, conscientes de que la aceptación del mestizaje supone no renegar de ninguno de nuestros progenitores».
Jorge Enrique Adoum

Hablar de etnia y mestizaje en Ecuador es hablar de lo cotidiano, de lo común del quehacer diario. Entender este proceso es un ejercicio complejo que comprende lo social, lo político, lo biológico y dentro de este último lo genético. En este trabajo se muestran algunos aspectos importantes de inmensa diversidad genética de los ecuatorianos.

Debemos recordar que en nuestro país conviven tres grupos étnicos principales: mestizos, nativos amerindios y afroecuatorianos (1). Los mestizos son el grupo más numeroso, con ~8'000.000 de habitantes (o el 60% de la población total); son los descendientes hispanohablantes de los europeos (en su mayoría españoles) y de nativos amerindios. La proporción y la dinámica de los procesos que causaron esta mezcla, siguen sien-

do desconocidas. Varias de las diferentes poblaciones nativas amerindias conservan su cultura, idioma y clara identidad en Ecuador. De ellas, la más numerosa son los Kichwas (también conocidos como Quichuas), en número de ~3.000.000. El idioma Kichwa es el resultado de la absorción de poblaciones locales en el antiguo imperio Inca (el Quechua con “e”, es un idioma relacionado, pero diferente, hablado por los descendientes actuales de los incas de las regiones centrales de Perú y Bolivia). Los Kichwas viven principalmente en la región interandina de la sierra, pero algunos grupos representativos se encuentran también en la región amazónica (2). En ambos grupos, existe una considerable variación cultural y dialéctica (3). Finalmente, medio millón de ecuatorianos descienden de esclavos africanos y conservan claras características fenotípicas así como rasgos culturales africanos como la música, el baile y la religión. Viven en zonas rurales en dos provincias separadas; en el Valle del Chota (en los Andes) y en la provincia costera de Esmeraldas(2, 3). La medida en la que han absorbido contribuciones genéticas europeas y amerindias nativas permanece sin caracterizar.

En este trabajo hemos genotipado STRs (microsatélites de ADN) de cromosomas autosómico y de cromosoma “Y”; los más utilizados y mejor estandarizados actualmente en la práctica forense mundial, para que nuestros resultados se puedan comparar con los obtenidos en otras poblaciones. El tipado en estos tres grupos étnicos se realizó con una doble finalidad: proporcionar las frecuencias alélicas y los haplotipos adecuados con fines forenses, así como caracterizar genéticamente los tres grupos.

Los mestizos y afroecuatorianos se pueden considerar, como es el caso de otras poblaciones equivalentes de varios países latinoamericanos, poblaciones trihíbridas que contienen genes originarios de América, Europa y África en diversas proporciones. Se pretendió cuantificar estas proporciones y averiguar la asimetría en el cromosoma “Y” del proceso de mezcla, comparando los cromosomas “Y” con marcadores autosómicos. La variación genética del cromosoma “Y” está fuertemente repartida especialmente entre las poblaciones y entre los grupos continentales, lo que permite una identificación bastante precisa del origen de cada cromosoma “Y”; además, hace de los STRs “Y” una buena herramienta para la cuantificación de la mezcla. Sin embargo, solamente expresan la parte masculina de la historia y, por esa razón, hemos vuelto a analizar un conjunto de datos publicado de 15 STRs autosómicos forenses en las mismas poblaciones y previamente publicados (4, 5, 6).

MATERIAL Y MÉTODOS

El ADN se extrajo de sangre total recogida en tubos Vacutainer con EDTA mediante punción venosa. Se extrajo sangre de individuos sanos no relacionadas de ambos sexos, nacidos y residentes en Ecuador, procedentes de los grupos étnicos seleccionados. Las muestras de kichwas y de

negros se obtuvieron directamente en sus comunidades. Las muestras de los mestizos provienen del banco de pruebas de paternidad de nuestro laboratorio. Todas las muestras se procesaron una vez que se obtuvo el Consentimiento Informado. Se seleccionó a los individuos utilizando criterios como apellidos, lugar de nacimiento, idioma y color de la piel.

Extracción del ADN: se extrajo usando el sistema Wizard Genomic DNA Purification Kit System© (Promega, 1998) y se cuantificó por absorbanza UV utilizando el equipo Gene Quant Calculator” (Pharmacia, Uppsala, Suecia).

PCR: La amplificación se realizó en un Techne Thermal Cycler, modelo Genius©, y un termociclador PE 9600, siguiendo las recomendaciones del fabricante.

Tipaje: Los 11 STRs en el cromosoma “Y” en el kit Power Plex “Y”, así como los 15 STRs autosómicos del kit Power Plex 16 fueron tipados con un secuenciador automático ABI Prism 310. El tamaño de los fragmento y la designación de los alelos de los diferentes loci se determinó por comparación con los marcadores de peso molecular y escaleras alélicas distribuidos con cada kit. Se siguieron las recomendaciones de la DNA Commission of the International Society of Forensic Haemogenetics para el análisis de sistemas STRs (7, 8). También utilizamos en el análisis la experiencia previa de nuestro equipo de investigación (9, 10).

Control de calidad: Nuestro laboratorio participa anualmente en el Test de Proeficencia del Grupo de Trabajo GEP-ISFG (11).

Análisis de los datos: Se calculó el número de haplotipos diferentes, la diversidad haplotípica, las diferencias pareadas de haplotipos y la varianza del tamaño de los alelos en las STRs en el cromosoma “Y”, con Arlequin 2.000 (12). También se utilizó el software diseñado por Chakraborty y Lu (13). Se generaron median-joining networks (14) con el programa Network 4.1.0.8 (15). A los STRs se les asignaron ponderaciones que fueron inversamente proporcionales a las varianzas en el tamaño de sus alelos. Las proporciones de mezcla en los STRs autosómicos se calcularon con el programa Admix 2.0 (16).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. STRs EN EL CROMOSOMA “Y”

Diversidad dentro de la población. Tipamos los STRs DYS19, 389I, 389II, 390, 391, 392, 393, 385, 437, 438 y 439 del cromosoma “Y” en 94 afroecuatorianos, 102 kichwas y 102 mestizos, todos de Ecuador. Las frecuencias alélicas y los haplotipos pueden solicitarse directamente al autor. Los descriptores generales de la diversidad genética intrapoblacional se pueden encontrar en la tabla 1.

Tabla 1. Diversidad genética intrapoblacional

	N	K	HD	π	V
Kichwas	102	91	0,9977±0,0015	7,12±3,37	1,14±1,14
Mestizos	102	99	0,9994±0,0015	7,64±3,59	1,21±1,06
Afroecuatorianos	94	89	0,9989±0,0018	7,79±3,66	1,41±1,20

N, tamaño de la muestra; k, número de haplotipos diferentes; Hd, diversidad del haplotipo; p, diferencias medias apareadas entre haplotipos; V, varianza de tamaño de repetición media.

La diversidad haplotípica es alta y bastante próxima a uno, en todas las tres poblaciones; se debe observar que este parámetro, en los sistemas haploides como ADN mitocondial y el cromosoma “Y”, es numéricamente idéntico a los parámetros forenses de información *a priori* como el poder de discriminación o el poder de exclusión en los casos de paternidad. Por consiguiente, este conjunto de 11 *loci* tiene el amplio poder de discriminar individuos varones no relacionados en todas las tres poblaciones y se puede usar en situaciones como delitos sexuales o donde sea más apropiado. Los mestizos y afroecuatorianos muestran ligeramente (y no significativamente) una diversidad más alta medida por el número medio de *loci* que muestran alelos diferentes en un par de cromosomas aleatorios y la varianza media del tamaño del alelo. Esta tendencia a mayor diversidad se espera en las poblaciones mezcladas.

Distribución haplotípica dentro de Ecuador. Siete haplotipos diferentes fueron compartidos entre kichwas y mestizos, uno entre mestizos y afroecuatorianos y uno entre kichwas, afroecuatorianos y mestizos. Este último resulta ser el haplotipo más frecuente en los europeos y, particularmente, en los españoles. el número total de haplotipos diferentes es 271.

Distribución haplotípica mínima con poblaciones globales. Se han definido haplotipos mínimos (es decir, DYS19-389I-389II-390-391-392-393-385) para la práctica forense y dichos haplotipos de poblaciones globales se conservan en la YHRD (base de datos de referencia de haplotipos del cromosoma “Y” (17). Los haplotipos mínimos en las poblaciones ecuatorianas se buscaron en la YHRD (versión 16); esta versión contenía los haplotipos mínimos para 32.196 cromosomas de 271 poblaciones mundiales. Se contaron las coincidencias perfectas; para los haplotipos sin coincidencia, se consideraron los *one-step neighbours* (es decir, haplotipos que son diferentes en una repetición solamente en un locus). Los resultados se encuentran en la tabla 2.

Tabla 2. Coincidencias de haplotipo mínimo Y-STR para poblaciones ecuatorianas en la base de datos YHRD (versión 16).

	KICHWAS	MESTIZOS	AFROECUATORIANOS
Coincidencias americanos	5 (4,9%)	1 (1,0%)	0
1-s n. americanos	26 (25,5%)	10 (9,8%)	2 (2,1%)
Coincidencias europeos	12 (11,8%)	57 (55,9%)	18 (19,1%)
1-s n. Europa	2 (2,0%)	11 (10,8%)	7 (7,4%)
Coincidencias africanos	1 (1,0%)	1 (1,0%)	29 (30,9%)
1-s n. África	0	1 (1,0%)	7 (7,4%)
Coincidencias Asia central	1 (1,0%)	0	0
1-s n. Central Asia	1 (1,0%)	0	0
Coincidencias Pacífico	2 (2,0%)	0	0
Coincidencias Asia oriental	0	1 (1,0%)	0
1-s n. Asia oriental	0	1 (1,0%)	0
1-s n. Asia meridional	0	0	1 (1,1%)
Sin coincidencia	52 (51,0%)	19 (18,6%)	30 (31,9%)

“1-s n.” quiere decir «*one-step neighbours*», es decir, haplotipos sin coincidencia perfecta pero con cromosomas en la base de datos que son diferentes solamente en una repetición en un locus. «Americanos» incluye nativos americanos y poblaciones hispánicas; «África» incluye africanos y poblaciones de descendientes de africanos que viven en América o Europa.

Ningún haplotipo mostró coincidencias con más de un grupo continental. No se pudo encontrar una coincidencia ni un *one-step neighbour* en más de la mitad de los haplotipos kichwas. También es notable que sólo se encontraron cinco coincidencias con otras poblaciones de nativos americanos, pero 26 haplotipos tenían *one-step neighbours*. Estos dos hechos se pueden explicar por dos fenómenos no excluyentes entre sí: la diferenciación interpoblacional entre los amerindios (18) y la menor representación de estas poblaciones en la base de datos (seis, comparada con 201 poblaciones de europeos). Esto hace más probable que los cromosomas que no coinciden (los cuales, *a priori*, podrían tener cualquier población origen) fuesen de origen nativos americanos. En conjunto, el número de coincidencias con Europa es llamativo. Este método sería más sensible a la mezcla de europeos, ya que Europa (y España en particular) está representada en exceso en la YHRD. A pesar de ello, se encontraron coincidencias perfectas o casi perfectas en Europa para un 14% de los cromosomas “Y” de kichwas, 67% de mestizos y 27% de afroecuatorianos.

En una segunda comparación realizada en la YHRD (reléase 17) el haplotipo mínimo más frecuente (M7/102) en mestizos fue también el más frecuente haplotipo encontrado en metapoblaciones europeas occidentales

(465/13,237; reléase 17). En la población kichwa se encontró un sólo haplotipo coincidente con un haplotipo de la población de Salta (Argentina). Un cluster de 12 haplotipos mínimos cercanos que se presenta por dos ocasiones domina la muestra de afroamericanos, estos haplotipos se observan en algunas poblaciones mezcladas y en África, pero no son frecuentes fuera de Ecuador. De esta manera, el haplotipo más común de los mestizos muestra claramente un fuerte componente europeo, no así los kichwas y negros que sólo presentan haplotipos específicos de nuestro país.

Para obtener una visión más clara de la estructura genética comparamos los 9 locus del haplotipo mínimo de los tres grupos étnicos estudiados, mediante AMOVA, con poblaciones similares (ver figura I) cuyos datos estaban previamente publicados. Se comparó con 777 colombianos descendientes de europeos de Antioquia (19), 147 colombianos descendientes de europeos de Bogotá (20), 134 colombianos descendientes de africanos del Chocó (20) y muestras combinadas de 1,407 cromosomas procedentes de España (21). Todas las muestras referidas proceden de la YHRD. El árbol Neighbour Joining construido con la matriz de valores χ^2_{st} muestran tres ramas significativamente diferentes: europeo/mestizo, amerindio/kichwa y afroamericano.

En la base de datos YHRD se utilizan metapoblaciones, las mismas que se definen como grandes pools de poblaciones de referencia, para calcular las probabilidades de coincidencia entre los diferentes grupos poblacionales a nivel mundial; en este caso las muestras poblacionales de Ecuador[mestizo], Ecuador[kichwa] y Ecuador[afroamericano] se asignaron a las metapoblaciones «7.Admixed», «5.Amerindian» y «4.2 Afroamerican» en el menú PopSearch dentro del software de la YHRD, y así poder realizar las comparaciones poblacionales.

Estimaciones de mestizaje. La proporción de cromosomas “Y” de origen americano, europeo y africano en cada población se estimó intentando predecir el grupo haploide de cada cromosoma, ya que la mayoría de los grupos haploides están restringidos geográficamente (22). Esta tarea se realizó usando conjuntos de datos en los que se habían tipado ambos marcadores bialélicos y STRs (23, 24, 25), y se obtiene como ventaja el hecho de que la variación del STR en el cromosoma “Y” está fuertemente repartida por el fondo del grupo haploide (26). Un cromosoma fue asignado a un grupo haploide cuando se encontró una coincidencia perfecta o casi perfecta de un cromosoma con un grupo haploide conocido, o cuando estaba presente un alelo o subhaplotipo diagnóstico (como el 14 o alelos más grandes en el DYS392 combinado con DYS19*13 para el grupo haploide Q, o DYS19*15 - DYS390*21 para E3a, o DYS392*13-DYS385*11, 14 para R1b). Ya que el interés está en los amplios orígenes de cada cromosoma mas que en una filogeografía exacta y como este método puede ser propenso a errores, se asignó cada cromosoma a una de las siguientes categorías: Q (nativos americanos), R1b (europeos), Otros europeos (incluyen E3b, G, I, J, R1a), E3a (africanos). Las frecuencias de cada clase en cada población se pueden ver en la tabla 3. Las asig-

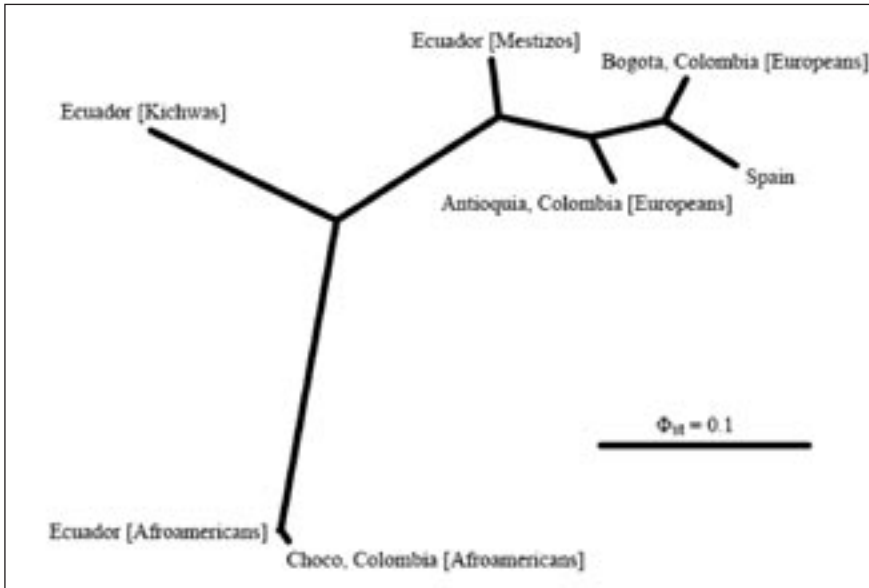


Figura I. Árbol Neighbour Joining construido con la matriz de valores.

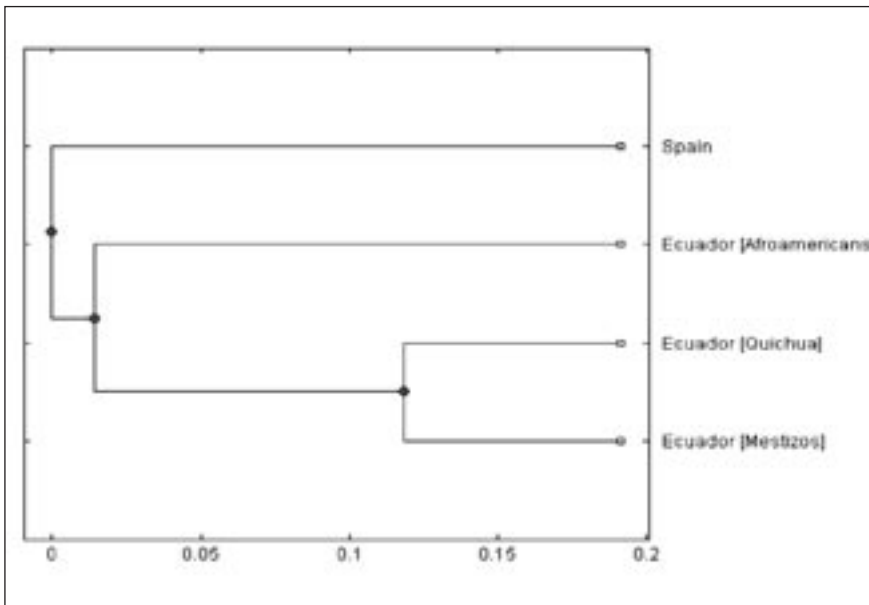


Figura II. Comparación interpoblacional entre los grupos estudiados.

Tabla 3. Frecuencias inferidas del grupo haploide en poblaciones de Ecuador, por comparación de haplotipos STR con conjuntos de datos en los que se han tipado tanto los STRs como los polimorfismos bialélicos que definen el grupo haploide.

	KICHWAS	MESTIZOS	AFROECUATORIANOS
Q	78 (76,5%)*	23 (22,5%)	14 (14,9%)
R1b	7 (6,9%)	48 (47,1%)	11 (11,7%)
Otros europeos	4 (3,9%)	25 (24,5%)	18 (19,1%)
E3a	0	2 (2,0%)	41 (43,6%)
Desconocido	13 (12,7%)	4 (3,9%)	10 (10,6%)

(*) incluye dos cromosomas que llevan haplotipos encontrados en los cromosomas C3b, también de origen nativos americanos.

naciones de clase para cada haplotipo pueden solicitarse directamente al autor.

Es notable que los Kichwas contienen ~10% de cromosomas “Y” de origen europeo putativo. Esto no es excepcional en Sudamérica: 11% en los grupos Guaraní e Ingano; 14% en los Kaingang; 26% en los Wayu (23). La proporción de líneas putativas europeas alcanza el ~70% en los mestizos (más un 2% adicional de origen africano), ver figura III.

El significado de esta cifra no es fácilmente aparente, ya que aunque se han publicado conjuntos de datos Y-STR para poblaciones urbanas comparables, para las poblaciones mestizo, en lo que sabemos, no se han publicado estimaciones cuantitativas de proporciones de mezcla.

Los afroecuatorianos también están muy mezclados: los orígenes de sus líneas de cromosoma “Y” se pueden estimar en el ~44% africanos, ~31% europeos, ~15% nativos americanos (ver figura III). En este caso existen cifras comparables: en diversas comunidades afrobrasileñas las contribuciones paternas varían desde el 47 al 77% para los africanos, 23-48% para los europeos y 0-4% para los nativos americanos (27). En comparación con Brasil, la contribución de los nativos americanos a los afroecuatorianos parece mayor, probablemente debido a la población, históricamente mucho más densa, de nativos americanos en los Andes que en las regiones amazónica y atlántica. La proporción relativa de R1b frente a otros grupos haploides europeos es diferente entre mestizos y afroecuatorianos ($\chi^2=6,59$, $p=0,01$). La proporción en los mestizos es similar a la de los españoles; teniendo en cuenta solamente los cromosomas derivados putativamente de europeos, la frecuencia de R1b es 65,8%, mientras que es 59,6% en España (28). En afroecuatorianos, es el 37,9%.

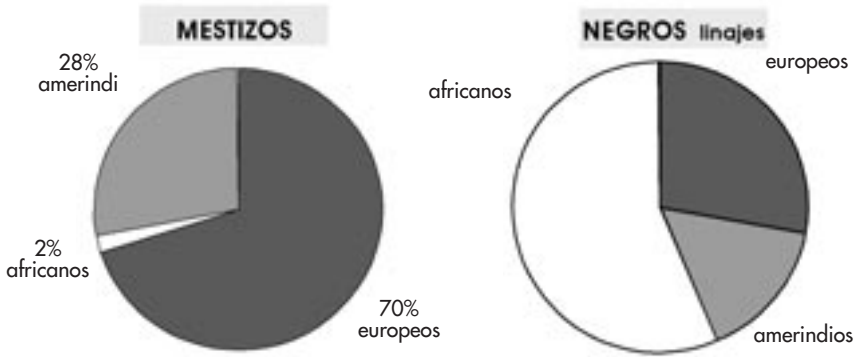


Figura III. Líneas putativas en mestizos y negros.

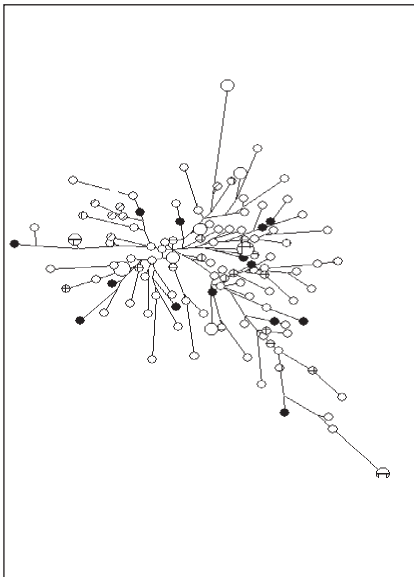


Figura IV. Median joining network de cromosomas Q putativos. Círculos vacíos: cromosomas Kichwas; tramados, Mestizos; círculos llenos, Afroecuatoorianos.

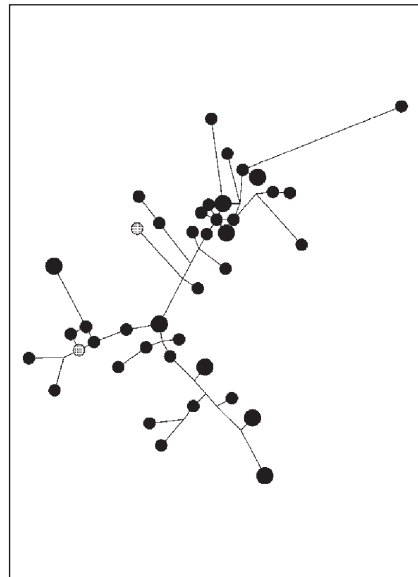


Figura V. Median joining network de cromosomas E3a putativos. Símbolos como en la figura I.

Líneas de nativos americanos y de africanos en detalle. Se generaron *Median joining networks* para los cromosomas putativos “Q” y “E3a”. Por lo que respecta a los cromosomas “Q” (figura IV), no se encontró en la red ninguna estructura discernible que pudiera sugerir la presencia de líneas secundarias como Q-M19 (23). Por el contrario, en la red E3a (figura V), parecen aparentes dos líneas secundarias. En comparación con Beleza y col. (comunicación personal), la mitad inferior parece aplicar a los cromosomas E3a7, mientras que la superior puede pertenecer al parágrafo E3a*. Las frecuencias de estos dos grupos haploides en los afroecuatorianos se estiman en 20,2% y 24,5%, respectivamente.

2. STRS AUTOSÓMICOS

Diversidad intrapoblacional. Quince STRs contenidos en el kit PowerPlex 16 fueron tipados en 115 individuos kichwas, 317 mestizos y 104 afroecuatorianos. Las frecuencias alélicas fueron ya publicadas (4,5,6). El promedio de alelos y la diversidad genética se pueden encontrar en la tabla 4. Además de las poblaciones ecuatorianas, se incluyeron datos (ver tabla 5) de dos posibles poblaciones originarias: las frecuencias de alelos de una población metropolitana de Barcelona (que incluía personas nacidas en toda España (29) y de Guinea Ecuatorial (30), antigua colonia española y lugar de comercio de esclavos en África. Los kichwas mostraron la diversidad más baja, de acuerdo con la menor variabilidad descrita para muchos grupos amerindios. La diversidad en mestizos y afroecuatorianos es mayor, también de acuerdo con las expectativas para las poblaciones mestizas. Sin embargo, de todas las comparaciones pareadas, solamente la frecuencia alélica y la diversidad haplotípica son inferiores en los kichwas que en los mestizos (prueba de Wilcoxon, $p=0,002$ y $p=0,001$, respectivamente).

Distancias genéticas. Se calcularon las distancias genéticas FST entre los ecuatorianos y las poblaciones externas. Se usaron las distancias FST

Tabla 4. Parámetros medios de diversidad intrapoblacional para 15 loci STR autosómicos

POBLACIÓN	2N	K	H
Kichwas(1)	230	8,87±3,08	0,751±0,088
Mestizos(2)	634	10,47±4,28	0,781±0,080
Afroecuatorianos(2)	208	10,13±3,44	0,808±0,064
Españoles(3)	408	9,87±3,72	0,794±0,067
Guineanos(4)	268	10,40±3,62	0,802±0,059

2N, tamaño de la muestra en número de cromosomas; k, número medio de alelos; H, heterocigosidad media esperada. Calculado a partir de los datos de referencias 6, 7, 8, 31 y 32.

Tabla 5. F_{ST} distancias genéticas basadas en 15 STR *loci* autosómicos

POBLACIÓN	KICHWAS	MESTIZOS	AFROECUATORIANOS	ESPAÑOLES	GUINEANOS
Kichwas	0				
Mestizos	0,0075	0			
Afroecuatorianos	0,0278	0,0137	0		
Espanoles	0,0437	0,0204	0,0163	0	
Guineanos	0,0651	0,0417	0,0096	0,0274	0

en vez de la medida de la distancia específica del STR dado que siete de los 15 *loci* mostraron repeticiones imperfectas que no pudieron ser explicadas por el modelo de mutación escalonado sencillo en el que se basan las distancias tales como R_{ST} (31).

Las distancias genéticas son cortas, en general, debido probablemente a frecuentes mutaciones escalonadas que tienden a homogeneizar las distribuciones de frecuencia de los alelos. Esta es una tendencia general para los STRs y más aún para los STRs forenses, en las que la homogeneidad interpoblacional es una propiedad deseable. Los mestizos muestran una distancia corta a los kichwas, pero su distancia a los españoles es claramente más corta que entre los kichwas y los españoles. También es este el caso para su respectiva distancia a los guineanos. Esto es consistente con un triple origen genético para los mestizos: amerindios, europeos y africanos, como se demuestra por los STRs en el cromosoma “Y”. Los afroecuatorianos son los más próximos a los guineanos pero están más próximos a los kichwas y a los españoles que lo que lo están los guineanos. Con diferentes proporciones de mezcla, el modelo de triple origen propuesto para los mestizos también aplica a los afroecuatorianos.

Mezcla genética. La mezcla genética fue cuantificada como sugirieron Dupanloup y Bertorelle (16). Estos autores obtuvieron un modelo lineal que puede admitir cualquier número de poblaciones parentales, así como tasa de mutación, distancia molecular entre alelos y tiempo transcurrido desde la mezcla. Las proporciones de mestizaje y sus desviaciones estándar se determinaron a partir de 100.000 iteraciones bootstrap. Utilizando los kichwas, españoles y guineanos como poblaciones origen, las proporciones de mezcla en los mestizos fueron $0,730 \pm 0,243$ de amerindios, $0,193 \pm 0,280$ de europeos y $0,078 \pm 0,077$ de africanos. Las grandes desviaciones estándar son un reflejo de las pequeñas distancias genéticas entre las poblaciones origen.

Estos resultados contrastan fuertemente con los obtenidos a partir de los STRs en el cromosoma “Y”, pero pueden reconciliarse postulando una gran asimetría de sexos en los apareamientos, con la mayoría de los apareamientos mixtos afectando a hombres europeos y mujeres amerindias. Sin embargo,

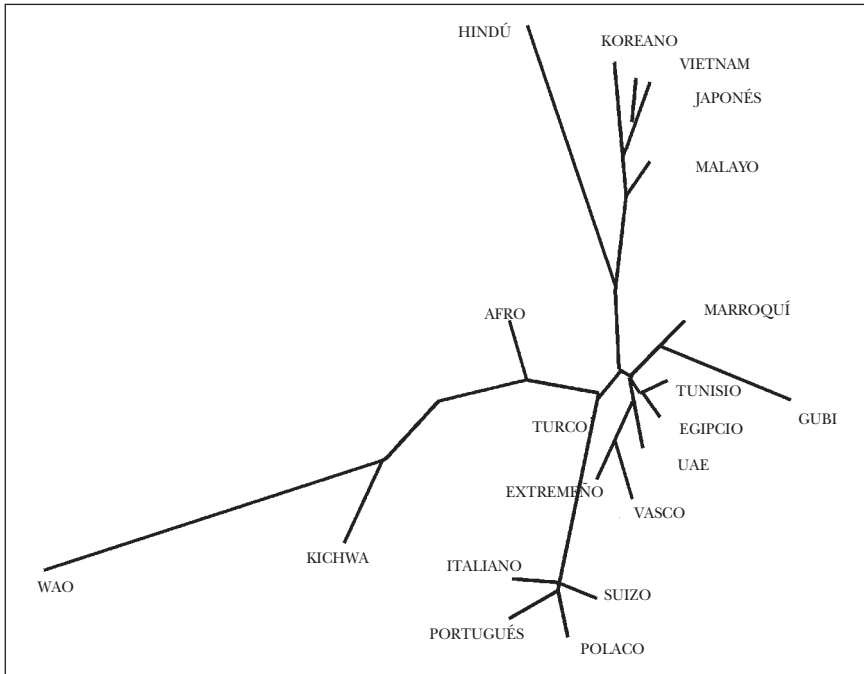


Figura VI. F_{ST} , distancias genéticas para D3S1358, D5S818, D7S820, D8S1179, D13S317, D18S51, D21S11, FGA (FIBRA), VWA31, CSF1PO, D16S539, TH01, TPOX comparados con diferentes poblaciones a nivel mundial.

tales diferencias extremas no pueden aparecer si los mestizos fuesen generados en una sola generación por el apareamiento de mujeres amerindias y varones europeos. Es decir, una mezcla de genes contribuida por ~70% de varones europeos, 30% varones amerindios y sólo mujeres amerindias produciría las proporciones observadas para el cromosoma "Y", pero en la mezcla de autosomas, las proporciones serían 35% europeos y 65% amerindios. Es necesario volver a invocar la asimetría posterior en los apareamientos entre mestizos y amerindios, contribuida otra vez mayormente por hombres y mujeres, respectivamente, para explicar los resultados.

Se han estudiado otros marcadores autosómicos de otras poblaciones mestizas: un resumen de la literatura se presenta en la tabla 6.

Se puede ver que los mestizos ecuatorianos presentan una de las mayores contribuciones de amerindios en las poblaciones estudiadas aunque, dados los diversos tipos de marcadores y niveles de resolución utilizados en las diferentes publicaciones, dicha comparación debe hacerse con precaución. Las proporciones de mezcla para afroecuatorianos fueron $0,564 \pm 0,107$ africanos, $0,279 \pm 0,328$ amerindios y

Tabla 6. Proporciones de mezcla para varias poblaciones urbanas americanas mezcla basadas en *loci* autosómicos. NA: No disponible

POBLACIÓN	TIPO				REFERENCIA
		NATIVOS	EUROPEOS	AFRICANOS	
Mestizos, Ecuador	Urbano general	73	19,3	7,8	Nuestros datos
Afroecuatorianos	Africanos americanos	27,9	15,8	56,4	Nuestros datos
La Plata (Argentina)	Urbano general	25,9	67,6	6,5	Martínez-Marignac y col., 2004 (34)
Churuguara (Venezuela)	Urbano general	19,9	52,5	27,6	Loyo y col., 2004 (35)
Santiago (Chile)	Estatus bajo	34,7	65,3	NA	Cifuentes y col., 2004 (36)
Santiago (Chile)	Estatus alto	20,9	79,1	NA	Cifuentes y col., 2004 (36)
Puerto Rico	Viviendo en Ciudad de New York	17,6	53,3	29,1	Bonilla y col., 2004a (37)
San Luis Valley (EE.UU.)	Hispanos	34,1	62,7	3,2	Bonilla y col., 2004b (38)
Costa da Lagoa, Santa Catarina Island (Brasil)	Urbano general	7,7	75	17,3	De Souza y col., 2003 (39)
Sao Joao do Rio Vermelho, Catarina Island (Brasil)	Urbano general	18,7	53,3	28	De Souza y col., 2003 (39)
California (EE.UU.)	Hispanos	43	46,3	10,7	Bertoni y col., 2003 (40)
California (EE.UU.)	Hispanos	38,2	48,4	13,4	Bertoni y col., 2003
Nevada (EE.UU.)	Hispanos	57,9	34	8,1	Bertoni y col., 2003
SO EE.UU.	Hispanos	35,6	64,4	0	Bertoni y col., 2003
Florida (EE.UU.)	Hispanos	19,9	72	8,1	Bertoni y col., 2003
Nueva Jersey (EE.UU.)	Hispanos	9,1	84,5	6,4	Bertoni y col., 2003
Pennsylvania (EE.UU.)	Hispanos	0,2	82,9	16,9	Bertoni y col., 2003
SE EE.UU.	Hispanos	0	93,3	6,7	Bertoni y col., 2003
Virginia (EE.UU.)	Hispanos	21,3	63,8	14,9	Bertoni y col., 2003

0,158±0,367 europeos. Como también se ve para el cromosoma “Y”, la contribución de los amerindios a los afroecuatorianos es notable. La asimetría es menor que en los mestizos pero, de nuevo, los varones europeos parecen haber contribuido desproporcionadamente a los apareamientos mixtos.

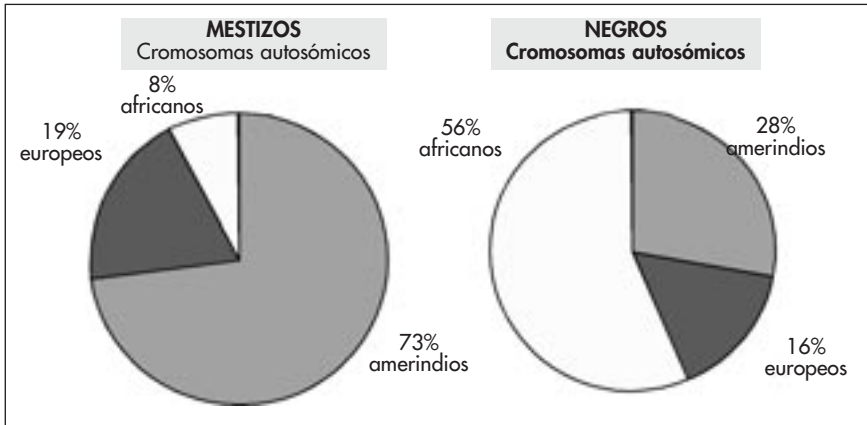


Figura VII. Mezcla genética en cromosomas autosómicos. Se observa que los mestizos y negros son poblaciones trihíbridas.

REFLEXIONES ETNOGEOGRÁFICAS

Los resultados encontrados nos permiten establecer varias hipótesis sobre el Ecuador y Sur América, así como establecer ciertas inferencias sobre el poblamiento del país y origen de los ecuatorianos actuales. Se puede decir, en primera instancia, que este es un estudio inacabado que nos abre nuevas perspectivas futuras de investigación. Luego, habría que señalar que el volumen de información obtenido y los conocimientos adquiridos que son bastantes, siguen siendo insuficientes para entender este entramado étnico, geográfico y genético de los pobladores del nuevo mundo. A pesar de ello, este estudio nos permite realizar algunas reflexiones sobre nuestra compleja estructura étnica y genética actual que se detalla a continuación.

El Mestizo

Representa el grupo más numeroso de ecuatorianos que son genéticamente próximos a todas las poblaciones urbanas de América del Sur; poblaciones que se calculan abarcan más del 50% de todos los habitantes. Hablan español como herencia de la conquista española, aunque se han hispanizado muchos vocablos y términos de origen amerindio. Por otro lado, los ecuatorianos han emprendido un nuevo flujo migratorio hacia Europa, que es lento pero continuo. Esto significa que habrá un nuevo mestizaje dentro de las futuras generaciones de europeos.

Llama la atención que los mestizos tienen un ~70% de componente indígena amerindio nativo kichwa, siendo el más alto descrito hasta ahora. Esto significaría que somos un país mayoritariamente indígena en el cual el componente caucásico se ha diluido o dispersado a lo largo de los años.

Podría pensarse que este grado de mestizaje es similar en los países vecinos, que comparten nuestras costumbres y manifestaciones culturales.

De allí, que podríamos formular una *división etnogeográfica del subcontinente americano* de acuerdo a las tres raíces étnicas de mestizaje, en tres grandes grupos: los países andinos como Venezuela, Colombia, Perú, Bolivia y el norte de Chile, en quienes esperamos un componente amerindio nativo mayor; los países del cono sur Argentina, Chile, Uruguay y Paraguay, en los cuales habría un componente caucásico mayoritario, que posiblemente sea de los últimos dos siglos; y Brasil que por sí solo constituye un país megadiverso con un fuerte componente afroamericano.

Esta división coincide parcialmente con los estudios realizados sobre los límites genómicos de las poblaciones humanas, que agrupan genotipos de STRs autosómicos de acuerdo a la geografía y que establecieron 10 barreras genéticas, 4 de las cuales están en centro y sudamérica. Podemos afirmar que Centroamérica es más parecida a Norteamérica, que a la región subcontinental.

Los Kichwas

Se ubican a lo largo de todo el callejón interandino del Ecuador y, muy cercanos a los mestizos, constituyen el segundo grupo poblacional. Desde luego, su presencia ratifica el concepto de una América Indígena. Se conoce que antes del imperio incásico existieron poblaciones nativas originarias de Ecuador que fueron aparentemente asimiladas por los Incas, pero ¿existen en los actuales momentos descendientes de aquellas culturas originarias?

Si es así estaríamos ante la presencia de *subestructura poblacional en los kichwas actuales*, inferencia que requerirá futuros estudios poblacionales. Por otro lado, si todos los pueblos indígenas tuvieron un ancestro común no podríamos determinar con claridad si hay diferencias entre los grupos actuales. También se debería establecer qué sucedió con los predecesores.

Desde el punto de vista evolutivo, podemos formular también una *teoría sobre el flujo de las migraciones humanas en Ecuador*, las mismas que se dieron aparentemente por tres caminos: un grupo entró por el callejón interandino y son los ancestros de los kichwas actuales. Un segundo grupo entró y se ubicó en la costa ecuatoriana del Océano Pacífico y si así fue, en los actuales momentos debería haber algún grupo descendiente de ellos. Por una tercera ruta llegaron al oriente ecuatoriano y a la región amazónica pero pasaron las montañas y no volvieron, quedando fracciones de pueblos aislados por la geografía y aislados entre sí, lo que explicaría la presencia de los kichwas del oriente y a lo mejor de algunos grupos amerindios dispersos.

Analizando, la segunda ruta hacia la costa pacífica tendríamos que esperar que existiera un grupo étnico relacionado con los ancestros de los kichwas actuales y que además, hablaran algún idioma amerindio nativo;

situación que no se observa. A lo largo de toda la costa ecuatoriana no existen rastros antropológicos, de poblaciones amerindias nativas cercanas a los kichwas actuales.

Los estudios arqueológicos hallaron los restos humanos más antiguos de Ecuador en la península de Santa Elena hace ~11.000 años a.C. Sin embargo, no hay evidencias de que estos pueblos hayan subsistido o hayan emigrado, sino que aparentemente desaparecieron durante la expansión incásica. Tampoco se halla explicación sobre si estos primeros pobladores llegaron a través de la ruta continental hasta la costa como un grupo derivado de los ancestros de los amerindios kichwas actuales. Al contrario se han formulado hipótesis en las que se dice que, debido a su ubicación actual y su tradición de la pesca y la navegación, podrían ser originarios de otro sitio, a lo mejor de Oceanía.

Cabe señalar también que actualmente existe un pequeño pueblo de pescadores ubicados en el mismo sitio, en Santa Elena, que se autodefine como un grupo étnico diferente y son conocidos como los «cholos» de la costa. Hablan español, se los identifica como parte de los mestizos y viven de la pesca tradicional, desde que se les conoce. Podríamos sugerir que este pueblo tiene alguna relación de descendencia con los primeros pobladores, aunque no se descarta que sean un grupo mestizo.

Tampoco existe evidencia cultural de su cercanía con algún pueblo amerindio de la zona andina. Tampoco son similares a los mestizos de la provincia del Guayas donde se ubica geográficamente su pueblo. No están aislados pero aparentemente su fenotipo es diferente. Lo claro es que no hay evidencia de que haya algún grupo nativo amerindio que se mantenga hasta ahora, en la costa pacífica del Ecuador. Quedan aún preguntas sin responder, una de ellas sobre el origen de los primeros pobladores que se ubicaron en la península de Santa Elena y sobre la situación de sus descendientes, si los hubo.

Los Negros

Los resultados encontrados nos permiten formular también una *teoría de la mezcla negra del afroamericano*, o de su variabilidad intrapoblacional. Se ha demostrado claramente que los Negros son una población trihíbrida. Esto nos lleva a pensar en que en los actuales momentos existe en el Ecuador solo poblaciones derivadas o mezcladas, como los *mulatos*, frutos de la unión entre un caucásico y un negro y los *zambos*, descendientes de negros y amerindios. Por lo tanto, los descendientes de los negros africanos ya no deberían calificarse como negros, sino al contrario describirse como productos de una mezcla, tal como los mestizos. No es aconsejable utilizar en este caso el término *mestizo*, ya que significa la mezcla entre un amerindio y un caucásico.

Por otro lado, existen dos grandes asentamientos de origen negro en Ecuador. Uno ubicado en la provincia de Esmeraldas, en la costa ecuatoriana, y otro en la Provincia del Carchi, en la zona interandina. Aunque tie-

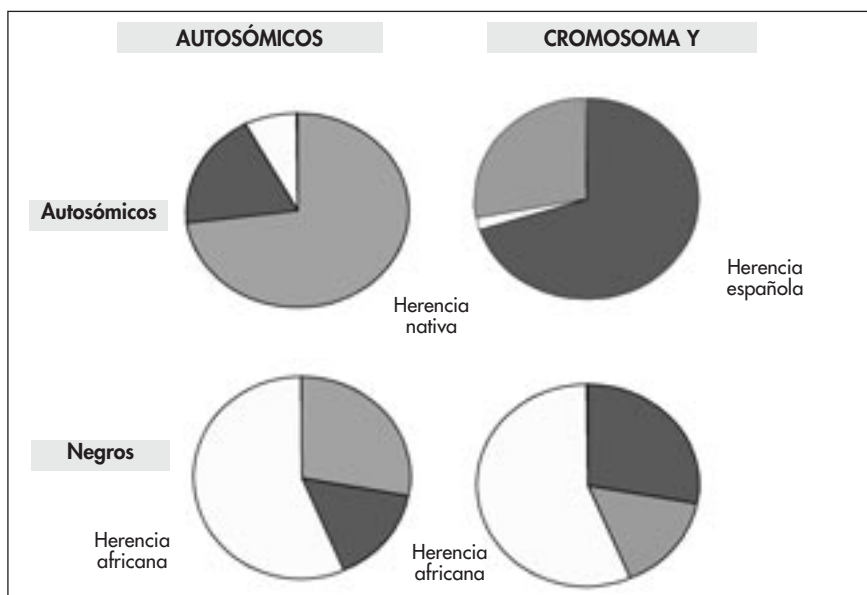


Figura VIII. Comparación del origen cromosómico de las poblaciones estudiadas.

nen un ancestro común presentan divergencias culturales. Se podría pensar que los negros del Carchi tienen un mayor componente amerindio.

Esto podría explicar las diferencias existentes entre los negros ecuatorianos y algunos de los negros afroamericanos de Estados Unidos, que tendrían un componente en la mezcla mayoritariamente caucásico *versus* el amerindio. También se tendría que diferenciar los componentes de la mezcla entre los negros y los componentes Na-Dene o Aleutianos, que probablemente existirían en Norte América.

Finalmente, se debe señalar que los estudios genéticos realizados constituyen la primera investigación formal sobre la etnogenética ecuatoriana.

CONCLUSIONES A LOS ESTUDIOS REALIZADOS

Primera

En mestizos, amerindios kichwas y negros afroamericanos, la diversidad haplotípica del cromosoma «Y» es alta y bastante próxima a uno; este parámetro es numéricamente idéntico a los parámetros forenses de información *a priori* como el poder de discriminación o el poder de exclusión. El conjunto de 12 *loci* analizados tiene amplio poder de discriminar individuos varones no relacionados en todas las tres poblaciones y se puede usar en casos forenses.

Segunda

Se ha confirmado y cuantificado con los marcadores STRs autosómicos que mestizos y afroecuatorianos son poblaciones trihíbridas. Los mestizos contienen ~73% de cromosomas autosómicos de origen amerindio, un ~19% europeo putativo y ~8% origen africano. Los afroecuatorianos se pueden estimar en el ~57% africanos, ~28% europeos y ~15% nativos americanos.

Tercera

Se observa en la mezcla una mayor contribución de los varones europeos a partir de cromosoma «Y». En mestizos las líneas europeas putativas alcanzan un ~70%, un ~2% son de origen africano y un ~28% de nativos americanos, lo que coincide con la introducción de linajes paternos durante la conquista española. En afroamericanos se observa un ~44% africanos, ~31% europeos y ~15% nativos americanos. En los kichwas el ~10% es de origen europeo putativo y un ~78% nativos americanos.

Cuarta

Mediante los STRs autosómicos se confirma que los mestizos tienen una pequeña distancia genética con los amerindios kichwas y luego, se acercan a los españoles y a las poblaciones caucasoides de la Península Ibérica y de Europa. Los kichwas, claramente nativos, se aproximan a los mestizos de la mayoría de poblaciones urbanas de los países del área andina, sobre todo en aquellos sitios donde existe una clara presencia indígena. Los afroecuatorianos son los más próximos a los guineanos pero están más próximos a los kichwas y a los españoles, que a los africanos.

Quinta

Se encontraron 271 haplotipos del cromosoma «Y» diferentes. Siete haplotipos del cromosoma «Y» diferentes fueron compartidos entre kichwas y mestizos, uno entre mestizos y afroecuatorianos y uno entre kichwas, afroecuatorianos y mestizos. Este último resulta ser el haplotipo más frecuente en los europeos y, particularmente, en los españoles.

Sexta

Se confirma también por los STRs en el cromosoma «Y» que los afroecuatorianos son los más próximos a los guineanos pero están más próximos a los kichwas y a los españoles, que lo que lo están los guineanos. Los mestizos muestran una distancia pequeña a los kichwas, pero su distancia a los españoles es claramente más reducida que entre los kichwas y los españoles.

Los datos obtenidos son de enorme valor antropológico y forense, y constituyen una herramienta indispensable para trazar mejor la historia de Ecuador, en busca de los orígenes de los actuales pobladores del Nuevo Mundo.

REFERENCIAS Y FUENTES DE INFORMACIÓN:

1. CODENPE-SIDENPE-SIISE©, 2002. Available in: <http://www.codenpe.gov.ec> CODENPE means Consejo de Nacionalidades y Pueblos indígenas del Ecuador. SIDENPE means Sistema de Indicadores de Nacionalidades y Pueblos indígenas del Ecuador.
2. MOYA A. (2000). Ethnos, atlas etnográfico del Ecuador. Ministerio de Educación y Cultura, Quito, Ecuador.
3. VÁSQUEZ L, SALTOS N. (2003). Ecuador: su realidad. Fundación José Peralta.
4. GONZÁLEZ-ANDRADE F, SÁNCHEZ D, MARTÍNEZ-JARRETA B. (2003). Genetic profile of the Ecuadorian Mestizo population by using the Power-Plex 16 system kit. *Int J Forensic Sci Int.* 2003 Jul 29; 135 (1): 64-6.
5. GONZÁLEZ-ANDRADE F, SÁNCHEZ D (2004) Genetic Profile of the Quechuas (Quichuas) from Ecuador, South America, by analysis of STR loci. *Hum Biol, Oct; 76 (5): 723-30.*
6. GONZÁLEZ-ANDRADE F, SÁNCHEZ D, MARTÍNEZ-JARRETA B. (2005). DNA polymorphisms distribution on ethnic groups of Ecuador (South America). In: Trends on DNA fingerprinting research, Ed. Novapublishers.
7. BÄR W, BRINKMANN B, BUDOWLE B, et al (1997). DNA recommendations. Further report of the DNA Commission of the ISFH regarding the use of short tandem repeat systems. *Forensic Sci Int.* 1997 Jun 23; 87 (3): 181-4.
8. ISFG, International Society for Forensic Haemogenetics (1992). Recommendations of the DNA Commission of the International Society for Forensic Haemogenetics relating to the use of PCR-based polymorphisms. *Forensic Sci Int.* 1992 Jul; 55 (1): 1-3.
9. BELL B, NIEVAS P, ABECIA E, MARTÍNEZ-JARRETA B, HINOJAL FONSECA R, MARTÍNEZ CORDERO A. (2000). Population genetics of the STR loci HUMCSF1PO, HUMF13A01, HUMFES/FPS and 12S391 in Asturias (Northern Spain) *Forensic Science Int;* 113: 21-23.
10. GONZÁLEZ-ANDRADE F. (2006). Ensayos médicos sobre genética: la genética molecular en la medicina ecuatoriana. Ed. Noción, Quito.
11. <http://www.gep-isfg.org>
12. SCHNEIDER, S, ROESSLI, D, and EXCOFFIER L. (2000). Arlequin: A software for population genetics data analysis. Ver 2.000. Genetics and Biometry Lab, Dept. of Anthropology, University of Geneva.
13. <http://cgi.uc.edu/download/haplo>
14. BANDELT HJ, FORSTER P, ROHL A. (1999). *Median-joining networks* for inferring intraspecific phylogenies. *Mol Biol Evol.* 16: 37-48.
15. <http://www.fluxus-engineering.Com>
16. DUPANLOUP I, BERTORELLE G. (2001). Inferring admixture proportions from molecular data: extension to any number of parental populations. *Mol Biol Evol.* 18: 672-5.
17. <http://www.yhrd.org>

18. SALZANO FM. 2002. Molecular variability in Amerindians: widespread but uneven information. *Ann Braz Acad Sci* 74: 223-263.
19. BUILES JJ, BRAVO ML, GÓMEZ C, ESPINAL C, AGUIRRE D, GÓMEZ A, RODRIGUEZ J, CASTANEDA P, MONTOYA A, MORENO M, AMORIM A, GUSMAO L. Y-chromosome STRs in an Antioquian (Colombia) population sample. *Forensic Sci Int.* 2005 Nov 7; [Epub ahead of print].
20. YUNIS JJ, ACEVEDO LE, CAMPO DS, YUNIS EJ, Population data of Y-STR minimal haplotypes in a sample of Caucasian-Mestizo and African descent individuals of Colombia. *Forensic Sci Int.* (2005) 151(2-3): 307-13.
21. ROEWER L, CROUCHER PJ, WILLUWEIT S, LU TT, KAYSER M, LESSIG R, DE KNIJFF P, JOBLING MA, TYLER-SMITH C, KRAWCZAK M. Signature of recent historical events in the European Y-chromosomal STR haplotype distribution. *Hum Genet.* (2005) 116(4): 279-91.
22. JOBLING MA, TYLER-SMITH C. (2003). The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nat Rev Genet.* 4: 598-612.
23. BORTOLINI MC, SALZANO FM, THOMAS MG, STUART S, NASANEN SP, BAU CH, HUTZ MH, LAYRISSE Z, PETZL-ERLER ML, TSUNETO LT, HILL K, HURTADO AM, CASTRO-DE-GUERRA D, TORRES MM, GROOT H, MICHALSKI R, NYMADAWA P, BEDOYA G, BRADMAN N, LABUDA D, RUIZ-LINARES A. (2003). Y-chromosome evidence for differing ancient demographic histories in the Americas. *Am J Hum Genet.* 73: 524-39.
24. ZEGURA SL, KARAFET TM, ZHIVOTOVSKY LA, HAMMER MF. (2004). High-resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas. *Mol Biol Evol.* 21: 164-75.
25. BELEZA S, GUSMAO L, LOPES A, ALVES C, GOMES I, GIOZUELI M, CALAFELL F, CARRACEDO A. Amorim A Microphylogeography and demographic history of Portuguese male lineages. *Ann Hum Genet* (in press).
26. BOSCH E, CALAFELL F, SANTOS FR, PÉREZ-LEZAUN A, COMAS D, BENCHEMSI N, TYLER-SMITH C, BERTRANPETIT J. (1999). Variation in short tandem repeats is deeply structured by genetic background on the human Y chromosome. *Am J Hum Genet.* 65: 1623-38.
27. ABE-SANDES K, SILVA WA JR, ZAGO MA. (2004). Heterogeneity of the Y chromosome in Afro-Brazilian populations. *Hum Biol.* 76: 77-86.
28. FLORES C, MACA-MEYER N, GONZÁLEZ AM, OEFNER PJ, SHEN P, PÉREZ JA, ROJAS A, LARRUGA JM, UNDERHILL PA. (2004). Reduced genetic structure of the Iberian peninsula revealed by Y-chromosome analysis: implications for population demography. *Eur J Hum Genet.* 12: 855-63.
29. PAREDES M, CRESPILO M, LUQUE JA, VALVERDE JL. (2003). STR frequencies for the PowerPlex 16 System Kit in a population from Northeast Spain. *Forensic Sci Int.* 135: 75-8.
30. ALVES C, GUSMAO L, LÓPEZ-PARRA AM, SOLEDAD MESA M, AMORIM A, ARROYO-PARDO E. (2005). STR allelic frequencies for an African population sample (Equatorial Guinea) using AmpFISTR Identifiler and Powerplex 16 kits. *Forensic Sci Int.* 148: 239-42.
31. SLATKIN M. (1995). A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics.* 139: 457-62.

32. SHRIVER MD, PARRA EJ, DIOS S, BONILLA C, NORTON H, JOVEL C, PFAFF C, JONES C, MASSAC A, CAMERON N, BARON A, JACKSON T, ARGYROPOULOS G, JIN L, HOGGART CJ, McKEIGUE PM, KITTLES RA. (2003). Skin pigmentation, biogeographical ancestry and admixture mapping. *Hum Genet.* 112: 387-99.
33. MARTÍNEZ MARIGNAC VL, BERTONI B, PARRA EJ, BIANCHI NO. (2004). Characterization of admixture in an urban sample from Buenos Aires, Argentina, using uniparentally and biparentally inherited genetic markers. *Hum Biol.*; 76: 543-57.
34. LOYO MA, DE GUERRA DC, IZAGUIRRE MH, RODRÍGUEZ-LARRALDE A. (2004). Admixture estimates for Churuguara, a Venezuelan town in the State of Falcon. *Ann Hum Biol.* 31: 669-80.
35. CIFUENTES L, MORALES R, SEPÚLVEDA D, JORQUERA H, ACUNA M. (2004). DYS19 and DYS199 loci in a Chilean population of mixed ancestry. *Am J Phys Anthropol.* 125: 85-9. Bonilla C, Shriver MD, Parra EJ, Jones A, Fernandez JR. (2004a) Ancestral proportions and their association with skin pigmentation and bone mineral density in Puerto Rican women from New York city. *Hum Genet.* 115: 57-68.
36. BONILLA C, PARRA EJ, PFAFF CL, DIOS S, MARSHALL JA, HAMMAN RF, FERRELL RE, HOGGART CL, McKEIGUE PM, SHRIVER MD. (2004b). Admixture in the Hispanics of the San Luis Valley, Colorado, and its implications for complex trait gene mapping. *Ann Hum Genet.* 68: 139-53.
37. DE SOUZA IR, MUNIZ YC, DE M SALDANHA G, ALVES JUNIOR L, DA ROSA FC, MAEGAWA FA, SUSIN MF, DE S LIPINSKI M, PETZL-ERLER ML. (2003). Demographic and genetic structures of two partially isolated communities of Santa Catarina Island, southern Brazil. *Hum Biol.* 75: 241-53.
38. BERTONI B, BUDOWLE B, SANS M, BARTON SA, CHAKRABORTY R. (2003). Admixture in Hispanics: distribution of ancestral population contributions in the Continental United States. *Hum Biol.* 75: 1-11.