

A traditional Amerindian feather headdress is centered on a black background. The headdress features a semi-circular arrangement of feathers. At the top, three long, reddish-pink feathers stand upright. Below them, a dense layer of bright yellow feathers forms a wide, fan-like shape. Underneath the yellow feathers, there are layers of green feathers, some showing iridescent patterns. At the bottom of the headdress, a thick, braided cord made of natural fibers hangs down in a decorative, looping pattern.

Rafael Bisso Machado

VESTÍGIOS DO PASSADO:

A HISTÓRIA AMERÍNDIA REVELADA ATRAVÉS DE MARCADORES GENÉTICOS

Porto Alegre

2010

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Vestígios do passado:

A história ameríndia revelada através de
marcadores genéticos

Rafael Bisso Machado

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular
da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como requisito parcial para a obtenção do grau de
Mestre

Orientadora: Profa. Dra. Maria Cátira Bortolini

Porto Alegre

Março de 2010

Este trabalho foi realizado no Laboratório de Genética de Populações Humanas e Evolução Molecular do Departamento de Genética do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) com recursos da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

AGRADECIMENTOS

À Dra. Maria Cátira Bortolini pela orientação, confiança, incentivo, pelo exemplo de pesquisadora, e por ter me aberto o caminho para a fantástica linha de pesquisa na qual atuamos.

Ao Dr. Francisco Mauro Salzano por ser o exemplo que é para todos nós, além de estar sempre disposto a auxiliar, e evidentemente, pelas amostras dos ameríndios.

Ao Dr. Fabrício R. Santos e à Marilza Sileia pelo trabalho que está sendo desenvolvido em parceria.

À Luciana Tovo Rodrigues pelo auxílio nas análises estatísticas, na utilização do Idrisi, e por estar sempre incentivando e disposta a ajudar.

À Vanessa Rodrigues Paixão Côrtes pelo auxílio na verificação das seqüências do cromossomo Y, por estar sempre disposta a ajudar e pelos “puxões de orelhas” em momentos que se faziam necessários.

Ao Dr. Sandro L. Bonatto pelas amostras de asiáticos.

Aos Drs. Claudio M. Bravi e Michael D. Coble pelo auxílio com o seqüenciamento do mtDNA e com as *networks* dos Kayapó.

À Dra. Andrea R. Marrero pelo auxílio com as seqüências de mtDNA.

À Dra. Sídia M. Callegari-Jacques pelo auxílio inicial na determinação da língua e localização de parte das amostras.

Ao Clênio Machado pelo auxílio no preparo das amostras para envio ao seqüenciamento, e por ter sempre um bom humor fantástico.

Aos colegas do laboratório e do departamento pelos bons momentos de convívio e pelo intercâmbio de conhecimento.

À Ellen e ao Elmo por toda a dedicação.

À Laci pelo auxílio sempre que necessário.

Aos meus amigos por compreenderem a minha ausência e sempre fazerem valer a palavra amizade.

Aos meus pais pelo apoio incondicional e pelos sábios conselhos.

Às minhas irmãs pela paciência com o primogênito.

À família Bandeira, por terem me acolhido como a um filho e por toda a ajuda e apoio.

À Isa por ser a pessoa incrível que é, sempre me incentivando, apoiando, ajudando, aconselhando, escutando. Obrigado por tudo amada!

Às pessoas que fazem parte das amostras e possibilitaram que este estudo fosse feito.

*White man came
Saw the blessed land
We cared, you took
You fought, we lost
Not the war but an unfair fight
Sceneries painted beautiful in blood*

*Wandering on Horizon Road
Following the trail of tears
Once we were here
Where we have lived since the world began
Since time itself gave us this land*

Tuomas Holopainen

RESUMO

Este trabalho teve como meta principal contribuir para elucidar algumas das questões em aberto pertinentes à história evolutiva e antropológica de populações nativas americanas. Para isso investigou-se marcadores uniparentais paternos, ligados à NRY, e materno, mtDNA. Para o cromossomo Y foram investigados 108 indivíduos (85 sul-ameríndios de 16 tribos, pertencentes a 5 grupos lingüísticos, além de 23 asiáticos (siberianos), compreendendo 6 grupos étnicos distintos). Para o mtDNA foram investigados 160 indivíduos (homens e mulheres), compreendendo 10 tribos sul-americanas, pertencentes a 5 grupos lingüísticos distintos. Para o cromossomo Y foram utilizados 26 marcadores (SNPs). Para o mtDNA a região controladora-RC (HVS-I: da posição 16.024 até 16.569, e HVS-II: da posição 001 até 576) e a região imediatamente 5' à região controladora foram seqüenciadas. Foi possível determinar para o cromossomo Y que Q1a3a* (autóctone nativo-americano, de provável origem beringiana) está fixado em 63% das tribos; o haplogrupo Q1a3*, que por outro lado também é encontrado na Ásia, foi observado entre os Araweté (25%), Jamamadi (100%), Lengua (25%) e esquimós asiáticos (17%). Merece destaque que Q1a3* parece ser o que até agora era identificado como sendo apenas "haplogrupo Q*", ou seja, cromossomo Y portador do alelo derivado no loco M242, mas com alelo ancestral para o M3. Nenhuma das novas mutações mencionadas na atual árvore filogenética do cromossomo Y (com exceção do M346, que define Q1a3*) foram encontradas. O seqüenciamento de regiões do cromossomo Y não revelou nenhuma nova mutação.

No caso do mtDNA, os indígenas do tronco Ge mostram os haplogrupos B e A como sendo os mais freqüentes, enquanto que nos Tupi esses haplogrupos apresentam freqüências mais elevadas apenas em regiões bastante restritas, ficando o haplogrupo D como o mais freqüente. Cabe salientar que o haplogrupo C apresenta freqüência muito baixa tanto para os Ge quanto para os Tupi, sendo que freqüências um pouco mais elevadas estão quase que geograficamente opostas, ficando no sul do Brasil para os Ge e no norte para os Tupi.

Avaliando o modelo de fissão-fusão pôde-se sugerir que: 1) As linhagens mitocondriais tribo-específicas dentro das tribos Kayapó aqui investigadas dificilmente representariam linhagens autóctones, já que o tempo de surgimento de cada tribo por processo de fissão é pequeno para comportar uma rede de novas mutações. As especificidades poderiam estar vinculadas ao modelo de fissão envolvendo grupos de pessoas aparentadas via materna. Nesse caso, grupos de parentes carregariam para fora do grupo parental todas as seqüências pertencentes a uma determinada linhagem. Assim a linhagem estaria presente somente no grupo derivado e não mais no parental; 2) Perda de linhagens parentais na dispersão e/ou por deriva na formação do novo grupo, o que resultaria na diferença encontrada entre os grupos derivados; 3) Embora não se possa excluir alguma fusão posterior a fissão, a quantidade de linhagens exclusivas nas tribos Kayapó estaria indicando relativo isolamento dos grupos depois da fissão (ausência ou baixa freqüência de fluxo gênico entre os grupos fissionados levando à relativa baixa freqüência de linhagens compartilhadas), o que denota o fato do fenômeno ser recente (atritos ainda presentes na memória coletiva e/ou familiar dos grupos fissionados) como estabelecido pelos dados históricos (início do século XVII). Esse fato poderia sugerir que a fusão demanda mais tempo para ocorrer; 4) O compartilhamento das linhagens mais comuns, normalmente na raiz das *networks*, entre os Tupi e os Ge, parece denotar mais ancestralidade comum do que importante fluxo gênico depois da formação desses dois grandes estoques lingüísticos.

Palavras-chave: cromossomo Y, mtDNA, SNPs, HVS, ameríndios.

ABSTRACT

This work has as its main aim to elucidate some of the still open questions about the evolutive and anthropological history of the Native American populations. Paternal uniparental markers, in the NRY, and maternal, mtDNA, were investigated to do that. For the Y chromosome, 108 individuals were investigated (85 South-Amerindians from 16 tribes, belonging to 5 linguistic groups, and 23 Asians (Siberians), covering 6 distinct ethnical groups). For the mtDNA, 160 individuals (men and women) were evaluated, covering 10 South-American tribes, belonging to 5 distinct linguistic groups. For the Y chromosome 26 SNPs were tested and some regions sequenced. For the mtDNA the control region-CR (HVS-I: from position 16.024 to 16.569, and HVS-II: from position 001 to 576) and the region immediately 5' of the control region were sequenced. It was possible to determine that Q1a3a* (a Native American autoctonous chromosome, probably of Beringian origin) is fixed in 63% of the tribes; the haplogroup Q1a3*, which, moreover, is also encountered in Asia, was observed in Araweté (25%), Jamamadi (100%), Lengua (25%) and Asian Eskimos (17%). It is worth mentioning that Q1a3* appears to be what until now has been identified as "haplogroup Q*" only, that is, Y chromosome carrier of the derived allele in the M242 locus, but with an ancestral allele for M3. Any of the new mutations mentioned in the current Y chromosome phylogenetic tree (except M346, which defines Q1a3*) were encountered. Sequencing of Y chromosome regions hasn't revealed any new mutation.

In the mtDNA's case, the Ge indians show the haplogroups B and A as the most frequent ones, while in the Tupi indians these haplogroups show high frequencies only in very restrict regions, being haplogroup D the most frequent. It should be noted that haplogroup C shows very low frequency in both Ge and Tupi, the slightly higher frequencies occupying almost geographically opposite locations, at the South of Brazil for the Ge and on the North for the Tupi.

On evaluating the fission-fusion model it could be suggested that: 1) Tribe-specific lineages in the Kayapó tribes investigated here would hardly represent autoctonous

lineages, since the time of emergence of each tribe by fission process is small to bear a web of new mutations. The specificities could be related to the fission model involving maternally related groups of people. In this case, groups of relatives would carry out of the parental group all the sequences belonging to a determined lineage. Therefore the lineage would be present only in the derived group and not in the parental anymore; 2) Loss of parental lineages in the dispersion and/or by drift in the new group's formation, which would result in the differences found between the derived groups; 3) Though some fusion posterior to the fission cannot be excluded, the amount of exclusive lineages in the Kayapó tribes would indicate a relative isolation of the groups after the fission (absence or low frequency of gene flow between the fissioned groups leading to relative low frequency of the shared lineages), which denotes the fact of the phenomenon being recent (struggles still present in the collective and/or familiar memories of the fissioned groups) as established by historical data (beginning of the XVII century). This fact could suggest that the fusion demands more time to occur; 4) The sharing of the more common lineages, normally in the networks' nodes, between Tupi and Ge, appears to denote more common ancestry than important gene flow after the formation of these two great linguistic stocks.

Key-words: Y chromosome, mtDNA, HVS, Amerindians.

LISTA DE FIGURAS

1. Padrão de herança do cromossomo Y e mtDNA.....	25
2. Distribuição global dos haplogrupos do cromossomo Y (2003).....	26
3. Distribuição global dos haplogrupos do cromossomo Y (2008).....	27
4. DNA mitocondrial.....	31
5. Mapa mostrando as tribos amostradas na América do Sul.....	65
6. Mapa mostrando as tribos amostradas na Ásia.....	65
7. Árvore filogenética dos cromossomos Y.....	67
8. Haplogrupo Q do cromossomo Y.....	68
9. Árvore filogenética dos mtDNAs.....	69
10. Proporção dos haplogrupos identificados para o cromossomo Y juntamente com a árvore mostrando a relação entre os mesmos.....	73
11. Mapa mostrando a proporção dos haplogrupos do cromossomo Y em cada tribo na América do Sul, bem como sua localização.....	74
12. Mapa mostrando a proporção dos haplogrupos do cromossomo Y em cada população na Ásia, bem como sua localização.....	75
13. Mapas de isolinhas mostrando a distribuição das freqüências dos haplogrupos do cromossomo Y Q1a3a e Q1a3* na América do Sul.....	78
14. Mapa mostrando a proporção dos haplogrupos do mtDNA em cada tribo, bem como sua localização.....	85
15. Mapas de isolinhas mostrando a distribuição das freqüências dos haplogrupos mitocondriais A, B, C e D na América do Sul.....	89
16. Mapas de isolinhas mostrando a distribuição das freqüências dos haplogrupos mitocondriais A, B, C e D na América do Sul de forma separada para as tribos Ge e Tupi.....	91
17. MDS do mtDNA baseado nos resultados do Fst da tabela 10.....	96
18. <i>Median-joining network</i> de seqüências do haplogrupo mitocondrial A de indivíduos Ge e Tupi.....	101

19. <i>Median-joining network</i> de seqüências do haplogrupo mitocondrial B de indivíduos Ge e Tupi.....	103
20. <i>Median-joining network</i> de seqüências do haplogrupo mitocondrial C de indivíduos Ge e Tupi.....	105
21. <i>Median-joining network</i> de seqüências do haplogrupo mitocondrial D de indivíduos Ge e Tupi.....	107
22. Fissões ocorridas a partir do grupo Kayapó do norte inicial e que teriam dado origem aos grupos Kayapó atuais.....	109
23. <i>Networks</i> feitas a partir das seqüências dos haplogrupos A2, C1 e D1 encontrados nas tribos Kayapó utilizadas neste estudo.....	111
24. <i>Network</i> feita a partir das seqüências do haplogrupo B2 encontrado nas tribos Kayapó utilizadas neste estudo.....	112
25. <i>Median-joining network</i> de seqüências do haplogrupo mitocondrial A de indivíduos Ge (não-Kayapó) e Kayapó.....	114
26. <i>Median-joining network</i> de seqüências do haplogrupo mitocondrial B de indivíduos Ge (não-Kayapó) e Kayapó.....	116
27. <i>Median-joining network</i> de seqüências do haplogrupo mitocondrial C de indivíduos Ge (não-Kayapó) e Kayapó.....	118
28. <i>Median-joining network</i> de seqüências do haplogrupo mitocondrial D de indivíduos Ge (não-Kayapó) e Kayapó.....	120

LISTA DE TABELAS

1. População atual de cada uma das tribos abordadas neste estudo.....	37
2. Compilação dos estudos que apresentam dados genéticos anteriormente publicados sobre as tribos aqui investigadas.....	50
3. Freqüência dos haplogrupos (%) do cromossomo Y em nativos americanos e asiáticos não considerando o polimorfismo no loco M346.....	76
4. Cromossomos específicos asiático-ameríndios descritos em estudos anteriores...	79
5. AMOVA considerando as populações amostradas para o cromossomo Y.....	81
6. Proporção da diversidade genética total devido a diversidade interpopulacional (G_{ST}) e número efetivo de migrantes (N_m) considerando dados do cromossomo Y....	83
7. Proporção dos haplogrupos do mtDNA nas populações aqui investigadas.....	84
8. Distribuição dos principais haplogrupos do mtDNA em populações nativas americanas.....	86
9. AMOVA considerando as populações estudadas para o mtDNA.....	93
10. F_{st} utilizando freqüência dos haplogrupos do mtDNA.....	94
11. Teste exato de diferenciação populacional utilizando freqüência dos haplogrupos do mtDNA.....	95
12. Nível de diversidade intra-populacional para as amostras investigadas considerando as freqüência dos haplogrupos do mtDNA.....	97
13. Proporção da diversidade genética total devido a diversidade interpopulacional (G_{ST}) e número efetivo de migrantes (N_m) considerando dados do mtDNA.....	98
14. Amostra do cromossomo Y.....	147
15. Amostra do mtDNA.....	148
16. Condições de amplificação para os marcadores do cromossomo Y.....	149
17. <i>Primers</i> utilizados para o cromossomo Y, bem como o loco analisado por cada um.....	150

LISTA DE SIGLAS

AMOVA: *Analysis of Molecular Variance* (Análise de Variância Molecular).

CAPES: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior.

CNPq: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico.

CONEP: Conselho Nacional de Ética em Pesquisa.

CRS: *Cambridge Reference Sequence* (Seqüência de Referência de Cambridge).

FUNAI: Fundação Nacional do Índio.

Funasa: Fundação Nacional de Saúde.

HVS-I: *Hypervariable sequence I* (Seqüência hipervariável I); equivalente a HVR-I: Hypervariable region I (Região hipervariável I).

HVS-II: *Hypervariable sequence II* (Seqüência hipervariável II); equivalente a HVR-II: Hypervariable region II (Região hipervariável II).

HVS-III: *Hypervariable sequence III* (Seqüência hipervariável III); equivalente a HVR-III: Hypervariable region III (Região hipervariável III).

IBGE: Instituto Brasileiro de Estatística e Geografia.

ISA: Instituto Socioambiental.

MDS: *Multi Dimensional Scaling* (Escalonamento Multidimensional).

mtDNA: *mitochondrial DNA* (DNA mitocondrial).

Nm: *effective Number of migrants* (número efetivo de migrantes).

NRV: *Non-recombining Y* (região não-recombinante do cromossomo Y).

pb: pares de bases.

PCR: *Polymerase Chain Reaction* (Reação em Cadeia de Polimerase).

PUCRS: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

rCRS: *revised Cambridge Reference Sequence* (Seqüência de Referência de Cambridge revisada).

RFLP: *Restriction Fragment Length Polymorphism* (Polimorfismo de Restrição por Comprimento de Fragmento).

SNP: *Single Nucleotide Polymorphism* (Polimorfismo de base única).

STR: *Short Tandem Repeat* (Repetição curta em tandem).

TBE: Tris-Borato-EDTA.

YAP: *Polymorphic Alu element of the Y* (elemento polimórfico Alu do Y).

YCC: *The Y Chromosome Consortium* (O Consórcio do Cromossomo Y).

UFRGS: Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Sumário

1 Introdução	17
1.1 A formação da população brasileira.....	20
1.2 O acaso e as populações ameríndias.....	21
1.3 Lingüística.....	22
1.4 Marcadores genéticos.....	25
1.4.1 Cromossomo Y	26
1.4.2 DNA mitocondrial.....	30
1.5 Estudos concomitantes com o cromossomo Y e o DNA mitocondrial.....	34
1.6 Diversidade genética.....	35
1.7 Populações estudadas neste trabalho.....	36
1.7.1 Ameríndios.....	38
1.7.1.1 Arara.....	38
1.7.1.2 Araweté.....	39
1.7.1.3 Cinta-Larga.....	39
1.7.1.4 Gavião.....	40
1.7.1.5 Gorotire.....	41
1.7.1.6 Jamamadi.....	41
1.7.1.7 Kaingang.....	42
1.7.1.8 Karipuna.....	42
1.7.1.9 Karitiana.....	43
1.7.1.10 Kuben-Kran-Kegn.....	43
1.7.1.11 Lengua.....	44
1.7.1.12 Mekranoti.....	44
1.7.1.13 Munduruku.....	44
1.7.1.14 Pacaás Novos.....	45
1.7.1.15 Parakanã.....	45
1.7.1.16 Suruí.....	46
1.7.1.17 Tenharin.....	46
1.7.1.18 Wai-wai.....	47

1.7.1.19 Xavante.....	47
1.7.1.20 Xikrin.....	47
1.7.1.21 Zoró.....	48
1.7.2 Asiáticos.....	48
1.7.2.1 Esquimós siberianos.....	48
1.7.2.2 Altaian.....	48
1.7.2.3 Buriat.....	49
1.7.2.4 Chukchi.....	49
1.7.2.5 Kalmyk.....	50
1.7.2.6 Tuvan.....	50
2 Justificativa e objetivos	62
2.1 Objetivo geral.....	62
2.2 Objetivos específicos.....	62
3 Material e métodos.....	64
3.1 Populações amostradas.....	64
3.2 Extração de DNA das amostras.....	64
3.3 Genotipagem.....	64
3.4 Análise dos dados.....	70
4 Resultados e discussão.....	72
4.1 Cromossomo Y.....	72
4.1.1 Haplogrupos e suas distribuições.....	72
4.1.2 Diversidade, diferenciação e fluxo gênico.....	80
4.2 DNA mitocondrial.....	84
4.2.1 Haplogrupos e suas distribuições.....	84
4.2.2 Diversidade, diferenciação e fluxo gênico.....	92
4.2.3 <i>Networks</i>	98
4.3 Kayapó.....	109
5 Conclusão.....	122
Referências.....	124
Anexos.....	147

1 INTRODUÇÃO

A ciência há muito tempo vem buscando respostas no que diz respeito a muitas questões envolvendo os seres humanos. Dentre essas, quando surgiram, por que apresentam a atual distribuição geográfica e características particulares que os identificam a cada uma dessas regiões. A arqueologia e a paleontologia eram as disciplinas tradicionalmente eleitas para investigar o passado humano, particularmente daqueles grupos que não tinham na escrita um instrumento de registro histórico. Isso mudou drasticamente com a revolução da genética e biologia molecular, pois essas áreas relativamente novas do conhecimento trouxeram extraordinárias ferramentas para desvendar o passado não registrado das populações humanas.

As populações nativas americanas têm o perfil que se enquadra no contexto acima, já que, com raras e escassas exceções, mantiveram-se ágrafas durante a maior parte de sua história (atualmente há grupos que já escrevem em seu idioma original, mas o ensinamento sobre a escrita foi transmitido por não-índios em momentos recentes, pós-contato). Sendo assim, suas histórias e trajetórias eram normalmente passadas de geração em geração através de relatos orais. Isso garantiu uma rica herança cultural, onde mitos e lendas são comuns e facilmente se confundem com eventos históricos reais. Torna-se evidente desse modo a importância da utilização de instrumentos científicos para desvendar essas trajetórias, já que o interesse por essas populações também se dá pelo fato de muitas delas manterem até os dias atuais um modo de vida caçador-coletor, com alguma agricultura incipiente, típico dos primórdios de toda a humanidade.

Dessa forma, os nativos americanos têm sido alvos de muitos estudos, em diferentes linhas de pesquisa. Há décadas tem se buscado resolver questões que vão desde detalhamentos sobre o povoamento do continente até a busca por explicações para as características particulares encontradas nos povos que passaram a habitar a América (ver revisão recente em Salzano, 2006). Não obstante algumas certezas (como a ancestralidade asiática), a temática é freqüentemente encontrada em palcos onde há intensos debates, visto que ainda existem inúmeras dúvidas sobre quem exatamente

eram esses primeiros americanos, quando e de que forma vieram, por quais rotas, e em que número. Além disso, existe uma enorme dificuldade na montagem de cenários interdisciplinares. Em 1986 o lingüista J.H. Greenberg, juntamente com o antropólogo físico C.G. Turner II, e o geneticista S.L. Zegura propuseram um modelo de colonização, posteriormente conhecido, como das três ondas migratórias. A proposta inovadora buscava integrar dados das diferentes áreas e indicava que uma primeira migração, por volta de 12 mil anos antes do presente, teria dado origem aos Ameríndios, uma segunda originou os Na-denes e uma terceira os Aleutas e Esquimós (Greenberg et al., 1986). Embora contestada, essa proposta serviu como um paradigma importante, sendo que somente após vinte e dois anos um novo modelo integrativo foi proposto (González-José et al., 2008). Os últimos autores salientam que a grande dificuldade foi basicamente a falta de conexão entre as diferentes áreas do conhecimento, pois cada uma delas fornecia propostas válidas em sua esfera de atuação, mas falhava, sobremaneira, no diálogo com os outros campos, sejam estes tanto de natureza cultural quanto biológica. Sendo assim, os autores concluíram que somente com uma visão integrada dos achados poderiam desvendar um cenário realista sobre o povoamento americano e todas suas conseqüências (González-José et al., 2008). Além disso, existem vários fatores complicadores intrínsecos, raramente considerados, como por exemplo, o baixo mas constante fluxo gênico bidirecional entre os habitantes do extremo oeste do Alasca com aqueles do extremo leste da Sibéria, sendo um mito a idéia de que há um completo isolamento reprodutivo entre o Velho e Novo Mundo (González-José et al., 2008), o que foi recentemente corroborado com um estudo independente com STRs (Ray et al., 2009). Sendo assim, resumidamente pode-se sugerir que a Beríngia, a qual constituía-se numa massa de terra exposta no último máximo glacial no fim do Pleistoceno, de cerca de 1 milhão de Km² e não habitada por qualquer grupo humano até então (Santos et al., 2007) foi colonizada durante o último glacial (18 a 26 mil anos antes do presente) por uma população vinda da Ásia caracterizada por grande diversidade craniométrica, que teria permanecido na região por pelo menos 5 mil anos, tempo suficiente para o surgimento de variantes autóctones americanas detectadas tanto no genoma nuclear (Schroeder et al., 2007; Wang et al., 2007), quanto no mitocondrial (Fagundes et al., 2008) e no

cromossomo Y (Pena et al., 1995; Bortolini et al., 2003). Depois de uma expansão na Beríngia, o qual pode ter ocorrido concomitante com a imigração para o continente Americano (inicialmente via costa), a colonização efetiva ocorre, com o desaparecimento da Beríngia, sendo que o fluxo gênico circo-ártico manteve-se relativamente constante (González-José et al., 2008).

Além de questões mais gerais como aquelas vistas acima, outras específicas, tais como a diferença (ou não) na taxa de migração entre homens e mulheres, bem como o baixo nível de estruturação entre os povos nativos sul-americanos das terras altas (Andes) quando comparado aos das Planícies (Amazônia, Chaco, Serrado e Pampa), também tem suscitado muitas controvérsias (Mesa et al., 2000; Tarazona-Santos et al., 2001; Bortolini et al., 2002; Wang et al., 2007; Lewis and Long, 2008). Outro tema instigante e pouco estudado até aqui é a extraordinária expansão (e suas conseqüências) de povos que falam línguas do grande tronco Tupi. Ancestrais de todas as tribos Tupi teriam partido há cerca de 4 mil anos antes do presente da margem sul do rio Amazonas, chegando e se estabelecendo com enorme sucesso até o sul, sudeste e litoral brasileiro além de países vizinhos como Paraguai, Argentina e Uruguai (Marrero et al., 2007b). Num trabalho pioneiro que aborda o tema, Marrero et al. (2007a, b) sugeriram que houve significativa perda de diversidade genética nessa migração rumo ao sul. Porém, o impacto dessa expansão, seja para as populações nativas locais absorvidas ou deslocadas, bem como para os próprios migrantes ainda não foi completamente desvendado, o que só poderá ser feito quando um grande conjunto de dados de diferentes populações Tupi e outras estiverem disponíveis.

Normalmente marcadores genéticos seletivamente neutros, tanto de herança uni quanto bi-parental, são utilizados em investigações que buscam responder questões como as referidas nos parágrafos anteriores. Dentre as diversas características dos marcadores uniparentais, a ausência de recombinação traz uma particularidade especialmente importante. A passagem dos genomas ou parte deles em bloco ao longo das gerações, faz com que todas as linhagens presentes em populações modernas sejam descendentes de uma única linhagem que fazia parte de um determinado *pool* gênico ancestral.

1.1 A formação da população brasileira

Como visto acima, os ameríndios podem estar vivendo no continente americano há mais de 15.000 anos. Durante esse período até o contato, marcantes diferenças culturais podiam ser encontradas entre os meso-ameríndios, sul-ameríndios andinos e das planícies, bem como dentro dessas macro-regiões. Porém, a forma de vida autóctone, bem como toda a trajetória evolutiva envolvendo as primeiras populações e sociedades americanas viriam a mudar com a chegada dos conquistadores europeus a partir do século XIV. Acredita-se que na época do contato a América contava com milhares de habitantes, embora os números exatos não sejam conhecidos: de 9 a 100 milhões de indígenas viviam no continente (Salzano and Callegari-Jacques, 1988; Salzano and Bortolini, 2002). O certo, no entanto, é que esse número foi reduzido drasticamente depois do contato com não-índios, devido a fatores como confronto direto entre esses e conquistadores, doenças as quais eram susceptíveis, bem como escravidão.

O declínio da população nativa, no entanto, coincide com o aumento da população de migrantes de outros continentes, particularmente de europeus, bem como de africanos trazidos como escravos. A partir de então uma particular dinâmica de mestiçagem teve lugar em terras brasileiras. Investigações na área da genética vêm identificando há bastante tempo que a mistura entre os estoques genéticos europeus, africanos e ameríndios que ocorreu durante a colonização foi extensa, porém com enormes variações regionais (ver compilação completa e dados originais com sistemas genéticos clássicos em Salzano e Bortolini, 2002). Mais recentemente com as investigações com marcadores de linhagens cuja herança é exclusivamente materna ou paterna (mtDNA e cromossomo Y, respectivamente) foi possível identificar que esta mistura foi basicamente de natureza assimétrica (homem europeu com mulheres indígenas e africanas) e que a mesma foi determinante para definir o perfil genético das populações brasileiras contemporâneas (Bortolini et al., 1999; Alves-Silva et al., 2000; Carvalho-Silva et al., 2001). Estes estudos foram fundamentais ainda para a compreensão de que não se pode pretender que apenas os indivíduos com sinais fenotípicos de mistura representem o grupo híbrido em nosso país (Bortolini et al., 1999; Parra et al., 2003; Pena

and Bortolini, 2004; Guerreiro-Junior et al., 2009; Santos et al., 2009). Finalmente, essas investigações também mostraram que o maior reservatório de linhagens mitocondriais ameríndias não está nas populações nativas sobreviventes mas sim nas populações brasileiras contemporâneas (Bortolini et al., 1999; Parra et al., 2003; Pena and Bortolini, 2004; Guerreiro-Junior et al., 2009; Santos et al., 2009).

1.2 O acaso e as populações ameríndias

Os grupos humanos que colonizaram o continente rapidamente tiveram que se adaptar ao novo ambiente. Por isso é esperado que parte da diversidade genética encontrada nas populações nativas seja resultado de processos não casuísticos, tais como seleção natural positiva (Acuña-Alonzo et al., 2010). No entanto, para se ter um completo panorama da história evolutiva das populações ameríndias deve-se sempre levar em consideração fatores microevolutivos casuísticos, como a deriva genética e suas derivações (efeito do fundador, por exemplo) que ocasionam flutuação aleatória na frequência dos alelos, seja por introdução ou eliminação casual dos mesmos. Tal fenômeno se mostra extremamente importante nas populações ameríndias devido a seu pequeno tamanho populacional, além do isolamento por motivos de natureza geográfica, sócio-cultural, etc.

Alguns modelos evolutivos que buscam incorporar o acaso na história das populações nativo-americanas vêm sendo propostos. Em especial pode-se citar o modelo fissão-fusão, sugerido inicialmente por Neel e Salzano (1967) baseado em seu estudo pioneiro com os Xavante, do Brasil central.

Basicamente os autores propuseram que periodicamente, devido a tensões sociais existentes dentro da tribo, esta vem a sofrer um processo de fissão, onde parte de seus membros irão formar outra vila (Salzano, 2009). As fissões ocorrem geralmente de maneira não-randômica, pois envolvem grupos de parentesco, normalmente ao longo de linhagens paternas, embora variações a essa regra podem também ser observadas (Hunley et al., 2008). Uma vila nova, por sua vez, pode vir a se fundir posteriormente

com outra vila formada por membros da mesma ou de tribo distinta, e assim por diante, num processo relativamente contínuo de rupturas e uniões.

Atualmente um conjunto de estudos, incluindo alguns com marcadores moleculares uniparentais, tem permitido a melhor compreensão bem como a expansão do modelo fissão-fusão além dos parâmetros inicialmente propostos (Hunley et al., 2008). Entretanto, o panorama geral com todas suas variáveis está longe de ser compreendido, visto que o número de trabalhos que abordam o problema ainda é bastante pequeno quando comparado a outros envolvendo populações nativas-americanas.

Outros aspectos relativos à diversidade genética nativa americana, suas causas e conseqüências, serão vistos em itens posteriores.

1.3 Lingüística

Segundo Greenberg (1987) existem três grandes agrupamentos lingüísticos para as populações nativas americanas: esquimó-aleuta, na-dené e ameríndio. “Os primeiros dois agrupamentos já eram considerados prováveis, mas não o terceiro, ameríndio, que, segundo Greenberg (1987), contém todas as outras línguas do hemisfério” (Moore e Storto, 2002).

Ao longo dos anos, no entanto, outros estudos com as relações entre os grupos lingüísticos foram se aproximando dos estudos genéticos. Três eminentes lingüistas então propuseram modelos diferentes para as relações entre os quatro principais grupos lingüísticos da América do Sul: Arawak, Carib, Ge e Tupi (Loukotka, 1968; Rodrigues, 1986; Greenberg, 1987).

Greenberg (1987) sugere relações mais estreitas entre Maipure e Tupi, e entre Carib e Ge, seguindo-se em ordem de distância a relação entre esses dois agrupamentos. Loukotka (1968), por outro lado, propõe relações mais estreitas entre Maipure e Tupi, seguindo-se em ordem de distância os Carib, sendo os Ge os mais afastados. Rodrigues (1986) sugere relações mais estreitas entre Carib e Tupi, seguindo-se em ordem de distância os Ge, sendo os Maipure os mais afastados.

Mais recentemente Campbell (1997), baseando-se principalmente na classificação de Rodrigues, fez um “aprimoramento” da mesma. Para Campbell (1997) as relações hierárquicas entre todas as línguas autóctones americanas conhecidas são um tanto quanto perdidas, o que foi posteriormente corroborado por dados genéticos envolvendo cromossomo Y (Bolnick et al., 2004) e mtDNA (Hunley e Long, 2005).

Nos últimos anos Lewis (2009) vem catalogando as línguas do mundo baseado tanto em trabalhos de autores ligados à *SIL International* quanto em trabalho de campo diretamente. Devido ao nível de detalhamento de seu trabalho e a constante atualização, esta dissertação utilizará como base esta sua classificação lingüística.

Abaixo serão mostradas as línguas encontradas nas tribos utilizadas neste estudo (Fonte: Lewis, 2009).

- North Brazil
 - Carib
 - Northern
 - Arara
 - East-West Guiana
 - Waiwai
 - Waiwai
- Tupi
 - Arikem
 - Karitiana
 - Monde
 - Cinta-Larga
 - Gavião do Jiparaná*
 - Munduruku
 - Mundurukú
 - Tupi-Guarani
 - Subgroup IV
 - Parakanã
 - Suruí do Pará
 - Subgroup V
 - Araweté
 - Subgroup VI
 - Karipuna
 - Tenharin
- Macro-Ge
 - Ge-Kaingang
 - Ge

- Central
 - Acua
 - Xavante
 - Northwest
 - Kayapo
 - Kayapó**
 - Kaingang
- Arauan
 - Jamamadi
- Mascoian
 - Lengua
- Chapacura-Wanham
 - Madeira
 - Pakaásnovos

- Eskimo-Aleut
 - Eskimo
 - Yupik
 - Siberian
 - Yupik, Naukan
- Altaic
 - Mongolic
 - Eastern
 - Oirat-Khalkha
 - Khalkha-Buriat
 - Buriat
 - Buriat, Mongolia
 - Oirat-Kalmyk-Darkhat
 - Kalmyk-Oirat
 - Turkic
 - Northern
 - Altai, Southern
 - Tuva
 - Chukotko-Kamchatkan
 - Northern
 - Chukot
 - Chukchi

* Os Zoró falam um dialeto equivalente aos Gavião do Jiparaná.

** Gorotire, Kuben-Kran-Kegn, Mekranoti e Xikrin são dialetos do Kayapó.

1.4 Marcadores genéticos

Como já mencionado anteriormente, marcadores genéticos seletivamente neutros, tanto de herança uni quanto bi-parental, são amplamente utilizados em investigações que buscam responder as questões relacionadas à história evolutiva e demográfica das populações humanas.

Tais marcadores têm como característica fundamental para esses estudos a ausência de recombinação, ou seja, a passagem dos genomas (ou parte deles) em bloco ao longo das gerações (Figura 1). Isso leva, portanto, a que todas as linhagens presentes em populações modernas descendam de uma única linhagem que fazia parte de um *pool* gênico ancestral.

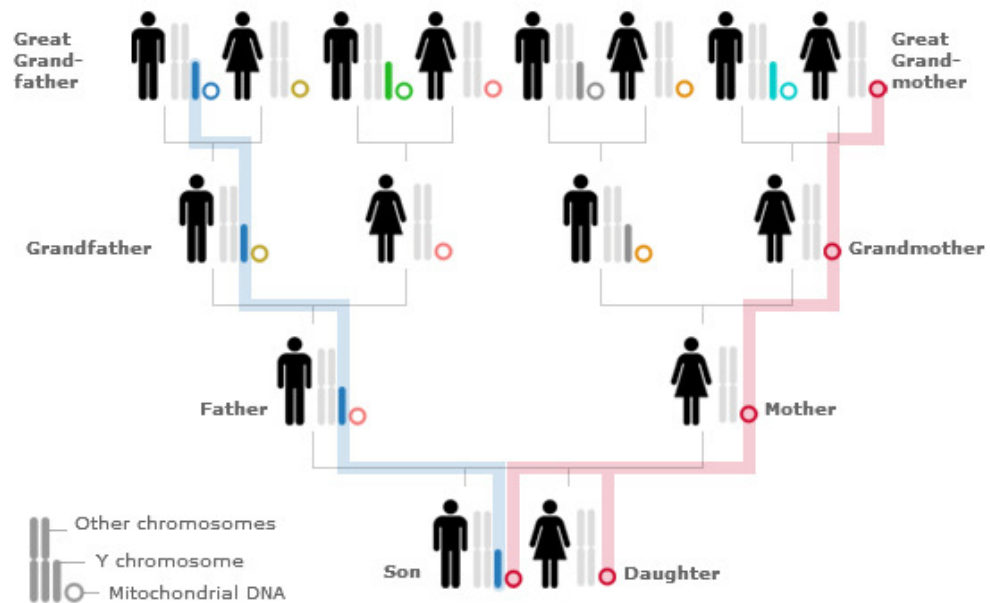


Figura 1: Padrão de herança do cromossomo Y e mtDNA.

Fonte: The Genographic Project, <https://genographic.nationalgeographic.com/genographic/index.html>

1.4.1 Cromossomo Y

A herança exclusivamente paterna, uma maior taxa mutacional, e ausência de recombinação durante a meiose (exceto nas extremidades) faz do cromossomo Y um ótimo marcador da história evolutiva populacional mediado pelos homens. Desta forma, os haplótipos do cromossomo Y usualmente passam intactos de geração a geração, preservando registros históricos (Jobling e Gill, 2004; Jobling e Tyler-Smith, 2003).

“Populações diferentes freqüentemente têm cromossomos Y com características diferentes, sendo que os estudos com esse cromossomo, em breve, trarão uma contribuição importante para o nosso entendimento sobre as origens dos humanos modernos, bem como sobre sua distribuição geográfica” (Jobling e Tyler-Smith, 1995). Ao escrever isso, há mais de uma década atrás, M. A. Jobling e C. Tyler-Smith estavam antevendo todo o avanço que estava por vir graças aos estudos envolvendo marcadores na região não-recombinante do cromossomo Y (NRY). Era a contrapartida perfeita para os estudos com o mtDNA, já que agora havia um instrumento para desvendar a história a partir da perspectiva masculina devido à herança exclusivamente paterna do cromossomo Y (Figuras 2 e 3).

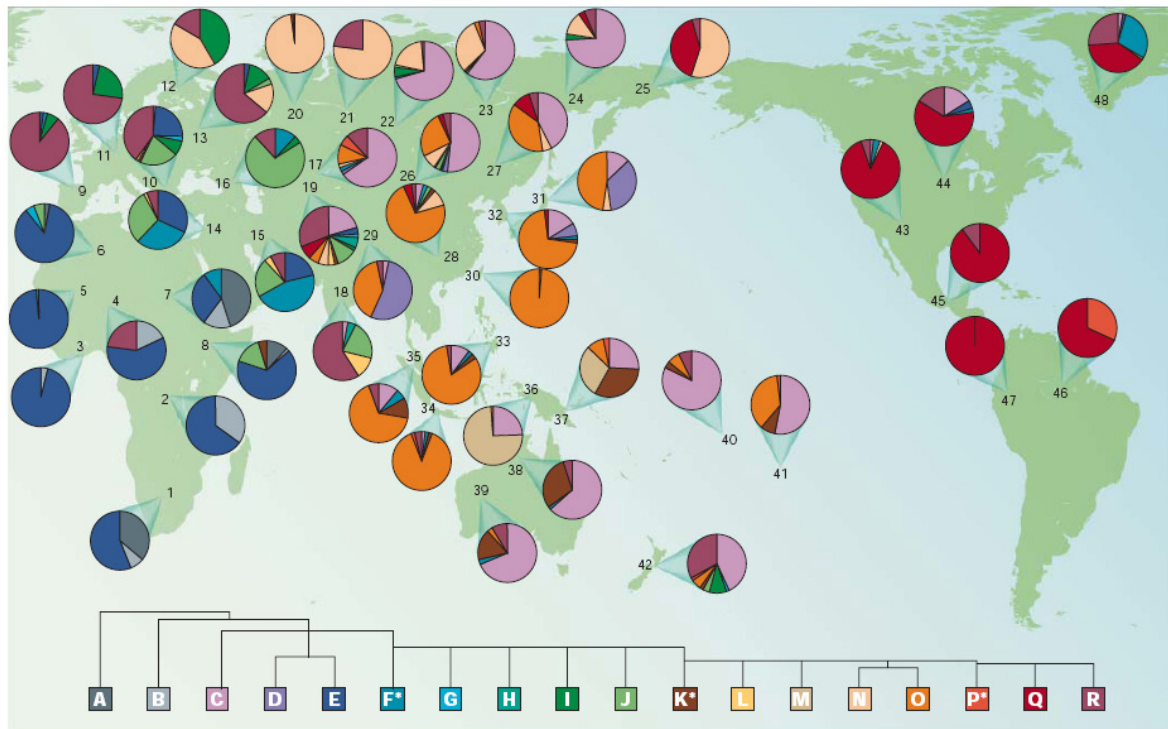


Figura 2: Distribuição global dos haplogrupos do cromossomo Y (2003).

Fonte: Jobling e Tyler-Smith, 2003.

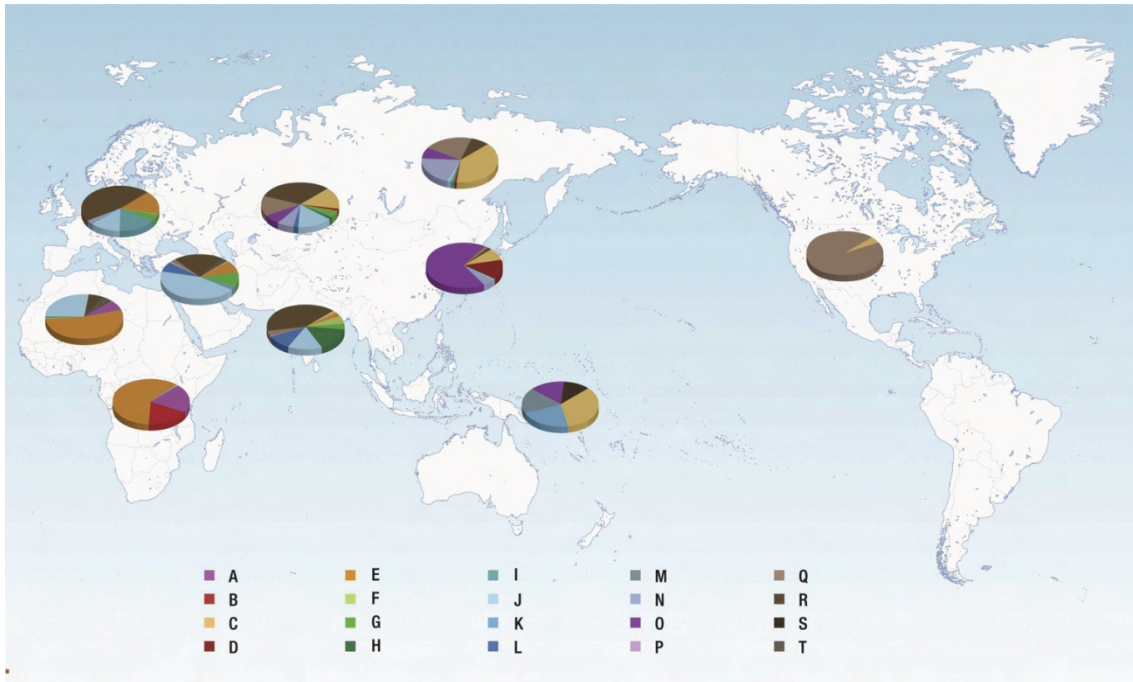


Figura 3: Distribuição global dos haplogrupos do cromossomo Y (2008).

Fonte: Karafet et al., 2008.

No trabalho de Karafet et al. (2008) pode ser visto o mais recente nível de resolução da árvore filogenética do cromossomo Y (Figura 7), obtida a partir de SNPs, marcadores bialélicos muito mais freqüentes que os STRs e que apresentam uma baixíssima taxa de mutação, tornando-os bons indicadores para estudos evolutivos (Ridley, 2006). A árvore atual utiliza um sistema de nomenclatura hierárquica adotada em 2002 para padronizar as informações (The Y Chromosome Consortium, 2002), possuindo 311 haplogrupos determinados por aproximadamente 600 marcadores bialélicos (Karafet et al., 2008).

Desde os primeiros exemplos ressaltando a importância de estudos dessa natureza, já se faziam presentes investigações para avaliar as questões pertinentes à história evolutiva e antropológica dos nativos americanos, pois como já foi dito, tratava-se da abordagem complementar ideal para os dados oriundos dos estudos com o mtDNA.

Mas o que dizem afinal, os resultados com marcadores de Y referentes à questão do povoamento e outras particularmente sobre os nativos americanos? A verificação de um único haplótipo fundador do cromossomo Y (Pena et al.,1995) serviu inicialmente para que fosse feita a inferência de que os migrantes teriam vindo em uma única onda migratória. Posteriormente, verificou-se a existência de duas linhagens fundadoras (Rodríguez-Delfin et al., 1997; Karafet et al., 1999; Ruiz-Linares et al., 1999; Lell et al., 2002; Bortolini et al., 2003). Estes dados levaram alguns pesquisadores a postular que duas migrações maiores teriam ocorrido na colonização do Novo Mundo. No entanto, a existência de dois grandes haplogrupos fundadores, com padrões filogeográficos diferentes, não seria suficiente, e tampouco necessário, para explicar a colonização do continente americano por duas migrações distintas (Tarazona-Santos e Santos, 2002). A hipótese de uma única população fundadora polimórfica tem se mostrado mais condizente com os dados que se tem atualmente (Zegura et al., 2004; Santos et al. 2007; González-José et al., 2008).

Também aqui, ao se abordar a questão do número de migrações, o tema “origem desta(s) migração(ões)” torna-se premente. Alguns autores sustentam que os migrantes seriam originários da região de entorno do Lago Baikal (Karafet et al., 1999), localizado no sudoeste da Sibéria, já que os siberianos atuais, mais especificamente povos que vivem na bacia do rio Yenissey e nas montanhas Altai, compartilhariam uma ancestralidade comum com os nativos americanos (Santos et al., 1999; Zegura et al., 2004). Bortolini et al. (2003), por sua vez, encontram também evidências de que os migrantes teriam vindo do norte da atual Mongólia (ou sudoeste da Sibéria). Além disso, os últimos autores corroboram a provável conexão euro-asiática identificada anteriormente no estudo de Santos et al. (1999) com um número mais restrito de populações. Independente de onde teriam vindo, a passagem e estada por algum tempo na Beríngia também mostrou-se condizente para os achados oriundos dos estudos com o cromossomo Y (Pena et al.,1995; Santos et al., 1999; González-José et al., 2008). A transição C→T na posição 181 do locus DYS199, a qual define o haplogrupo Q3 (The Y Chromosome Consortium, 2002 ou Q1a3a* de acordo com Karafet et al., 2008) observado na maioria dos homens indígenas contemporâneos, deve ter se originado neste local (Underhill et al., 1996; Lell et al., 1997;

Santos et al., 2007; González-José et al., 2008). Estudos com STRs em cromossomos Q3/Q1a3a*, por sua vez, mostraram claramente a acumulação de novas variantes associadas com o processo de radiação ao longo do continente (Scozzari et al., 1997; Bortolini et al., 2003).

Quanto à época da chegada, os estudos pioneiros apenas detectaram que o povoamento da América teria ocorrido em algum momento durante o Pleistoceno (Pena et al., 1995). Datações mais recentes a partir de dados de STRs em cromossomos Q3/Q1a3a* e baseadas em metodologias distintas, apontam que os migrantes teriam chegado entre 14 e 18 mil anos antes do presente (Bortolini et al., 2003; Zegura et al., 2004; Santos et al., 2007), cabendo lembrar que esses números são compatíveis com os mais recentes achados com mtDNA, vistos no item abaixo.

No caso específico da América do Sul, estudos com Y-STRs mostraram ainda que as populações andinas exibiam níveis significativamente mais altos de variabilidade dentro da população do que as populações do leste (não-andinas), as quais seriam significativamente mais estruturadas (Tarazona-Santos et al., 2001). De acordo com os últimos autores, na parte oeste do continente, ou seja, na área andina, as populações ameríndias ao longo de sua história sempre apresentaram tamanho efetivo maior e maiores níveis de fluxo gênico, o que resultou na relativa homogeneização de seu *pool* gênico. Por outro lado, as populações do leste – localizadas na região amazônica, platô central brasileiro, e a região do Chaco – seriam menores, mais isoladas, dificultando o fluxo gênico e favorecendo a ação da deriva (Tarazona-Santos et al., 2001). Bortolini et al. (2003), também baseados em Y-STRs, sugerem que a tribalização antiga, com conseqüente isolamento, proporcionou a ação destacada de fenômenos de natureza estocástica na história evolutiva das populações do leste, o qual favorece a postulação de Tarazona-Santos et al. (2001). A visão da dicotomia entre leste e oeste da América do Sul, foi recentemente corroborada por dados nucleares (Wang et al., 2007), mas bastante contestada com dados oriundos de estudos com a HVS-I do mtDNA (Lewis e Long, 2008), salientando o quanto a questão encontra-se longe de um consenso.

Dados com Y-STRs sugerem adicionalmente a existência de um gradiente norte → sul no que diz respeito ao aumento de deriva nas Américas (Bortolini et al., 2002), algo

que parece ter sido acompanhado também pelo deslocamento das mulheres já que marcadores nucleares também apontam nessa mesma direção (Wang et al., 2007).

É importante destacar que a mais recente filogenia dos cromossomos Y apresentada no estudo com SNPs de Karafet et al. (2008) aponta para subdivisões dos haplogrupos ameríndios como o Q3/Q1a3a* e o Q-M242. Entretanto, o trabalho é incompleto no que diz respeito à distribuição desses em populações nativas americanas, especialmente as da América do Sul. Dessa forma, uma árvore mais completa e bem definida precisa ser elaborada e isso só poderá ser obtido com o estudo de um grande número de populações nativas americanas.

1.4.2 DNA mitocondrial

O mtDNA (Figura 4) é o único DNA extra-nuclear encontrado na espécie humana. Ele fica localizado nas mitocôndrias, que por sua vez têm origem evolutiva externa às células onde se encontram (Margulis, 1970). O mtDNA consistiu-se em uma fita dupla de DNA circular e superenrolado, que pouco difere do DNA nuclear em seu código genético. O DNA mitocondrial é um DNA circular de cadeia dupla, auto-replicativo, e que não apresenta *crossing-over*. O mtDNA é muito compacto, tendo sua seqüência de 16.569 pares de bases estabelecida por Anderson et al. (1981). Esta seqüência é conhecida como CRS e foi utilizada como referência até 1999, quando foi substituída pela seqüência revisada por Andrews et al. (1999) (rCRS). A falta de sistema de reparos aliada à grande produção de radicais livres de oxigênio (mutagênicos), oriundos da atividade básica da mitocôndria, fazem com que a taxa de mutação seja quase 20 vezes mais alta do que a do DNA nuclear.

A alça de deslocamento (alça D ou D-loop) do mtDNA, por sua vez, é uma pequena seção desprovida de qualquer DNA codificador conhecido, e que devido a um curto segmento de fita pesada que é replicado uma segunda vez, acaba por formar essa estrutura de três fitas de DNA, estrutura esta que também é conhecida como 7S DNA (Strachan and Read, 2002). A alça D é a região mais variável do genoma mitocondrial e a

maior parte dos sítios polimórficos desta alça são concentrados em três segmentos hipervariáveis: HVS I, HVS II e HVS III (Lutz et al., 2000).

Características do mtDNA citadas acima, tais como uma estrutura simples de organização, sua elevada taxa de mutação, aliada a outras como a herança do tipo matrilinear, tornam o mtDNA uma excelente ferramenta evolutiva para resgatar a história de populações proximamente relacionadas, sob a perspectiva das movimentações femininas (Matioli, 2001; Strachan e Read, 2002; Jobling e Gill, 2004; Pakendorf e Stoneking, 2005).

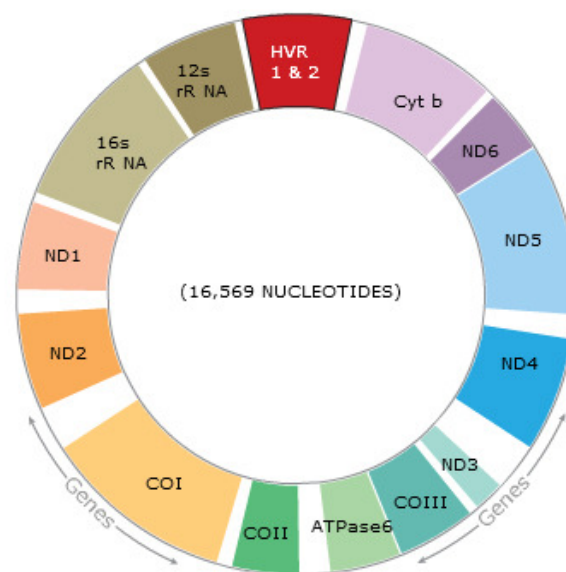


Figura 4: DNA mitocondrial.

Fonte: The Genographic Project, <https://genographic.nationalgeographic.com/genographic/index.html>

Estudos pioneiros com o DNA mitocondrial, os quais contam a história somente a partir da perspectiva feminina, devido à herança exclusivamente materna desse genoma em particular, introduziram a hipótese do “Jardim do Éden” ou da monogênese africana (Cann et al., 1987; Vigilant et al., 1991). Segundo esta teoria, o *Homo sapiens* moderno, do qual descenderiam todas as populações humanas atuais, originou-se em um evento relativamente recente (~160 mil anos antes do presente) a partir de uma população pequena e isolada do *H. sapiens* arcaico africano, podendo, inclusive, ser identificada uma mãe comum a toda a humanidade e que foi oportunamente chamada de “Eva Africana”.

Alguns anos depois, os postulantes desta hipótese salientaram que a Eva Africana não foi a primeira mulher, mas sim a mulher que carregava a linhagem mitocondrial ancestral de todas as demais (Stoneking, 1994). Estudos posteriores com diferentes conjuntos de marcadores, incluindo aqueles do genoma nuclear, vêm sistematicamente corroborando a origem africana de nossa espécie, ou “Out-of-Africa hypothesis” (ver como exemplo, Fagundes et al., 2007).

Após esses estudos iniciais que inferiam a origem da humanidade, o mtDNA, (particularmente a primeira região hipervariável) também passou a ser utilizado como ferramenta importante para responder algumas das questões polêmicas e que encontram-se em aberto sobre os nativos americanos. As análises iniciais com a HVS-I revelaram que a maioria dos ameríndios contemporâneos apresentava cinco haplogrupos mitocondriais distintos (A, B, C, D, e X; Schurr and Sherry, 2004). Para alguns, esse fato era compatível com a hipótese da migração múltipla para o continente (Torroni et al., 1992; Horai et al., 1993). No entanto, essa visão foi aos poucos sendo mudada por investigações posteriores com mais indivíduos e abordagens mais sofisticadas que postularam que a população ancestral de todos os nativos era, na verdade, polimórfica quanto ao número de linhagens mitocondriais (Merriwether et al., 1995; Bonatto e Salzano, 1997a, b; Stone e Stoneking, 1998).

A presença desses haplogrupos distintos, além de ser a base para postulações sobre o número de migrações, também dá suporte para hipóteses sobre a região de origem dos primeiros americanos. Dados iniciais levavam a crer que os migrantes teriam vindo da Sibéria e/ou Mongólia (Neel et al., 1994; Forster et al., 1996; Merriwether et al., 1996). Para os últimos autores, a Mongólia seria a localização mais provável de origem dos fundadores do Novo Mundo, tanto pelo fato dos Mongóis apresentarem todos os principais haplogrupos mitocondriais presentes em nativos americanos, quanto pela localização da Mongólia em relação ao estreito de Bering.

Uma alteração importante ao longo dos anos foi com relação à forma como a Beríngia era vista no contexto. A Beríngia constituía-se numa massa de terra exposta no último máximo glacial no fim do Pleistoceno, de cerca de 1 milhão de Km² e não habitada por qualquer grupo humano até então (Santos et al., 2007). Inicialmente a Beríngia

figurava como mero corredor de passagem, uma ponte de terra entre Ásia e América. Posteriormente foi constatado que os migrantes vindos da Ásia teriam permanecido pelo menos cinco milênios nesse local, sendo a região de origem das seqüências fundadoras que penetraram no norte da América do Norte a partir do oeste do Alaska (Bonatto e Salzano, 1997a). Essa postulação foi fortemente corroborada pelos recentes estudos com o genoma mitocondrial completo que revelaram a presença de sub-haplogrupos mitocondriais autóctones (A2, B2, C1, D1 e X2a), bem como inúmeras linhagens derivadas destes (C1b, C1c e C1d, por exemplo). Ou seja, a Beríngia deixa de ser apenas um corredor, para ser a região onde várias mutações específicas foram acumuladas, resultando nas diferenças entre os nativos americanos e as populações asiáticas que lhes deram origem (Tamm et al., 2007; Fagundes et al., 2008; González-José et al., 2008). Além disso, os estudos com o genoma mitocondrial completo também mostraram a importância de uma rota de migração pela costa do Pacífico (Fagundes et al., 2008).

As investigações tentaram responder também outra pergunta intimamente ligada à colonização, e da mesma forma de difícil aferição e abordagem: quando teriam chegado os primeiros migrantes? As estimativas variam muito de acordo com o cenário adotado ou da metodologia de análise, sendo importante levar em conta qual dos fatores está sendo mais considerado nos diferentes estudos. As investigações iniciais com a HVS-I apontavam datas de chegada/diferenciação/expansão que variavam de 6 a 40 mil anos antes do presente (Torroni et al., 1992; Horai et al., 1993; Forster et al., 1996; Bonatto and Salzano, 1997a, b; Starikovskaya et al., 1998; Stone and Stoneking, 1998). Os últimos estudos com o genoma mitocondrial completo, por sua vez, conseguiram especificar melhor esse período. Entre 23.000 a 19.000 anos atrás teria iniciado a diferenciação das populações asiáticas que povoaram e habitaram a Beríngia, sendo registrada ainda uma forte expansão populacional com início a ~18.000 e término a ~15.000 anos atrás (Fagundes et al., 2008). Os últimos autores também comentam da possibilidade dessa expansão estar associada à entrada no continente americano a partir da Beríngia. Os registros arqueológicos da Sibéria e da Beríngia, bem como sítios na América do Norte e do Sul, têm dado suporte a essas recentes datações (Goebel et al., 2008).

A dispersão ao longo do continente, bem como suas conseqüências, tem também motivado alguns trabalhos envolvendo o mtDNA. Tais estudos envolvem um número pequeno de populações, de modo que os resultados ficam circunscritos a poucas tribos. Não obstante, os dados são instigantes e reveladores. O estudo de Marrero et al. (2007b) com os Guarani (tronco lingüístico Tupi), por exemplo, mostrou uma perda de diversidade a partir da região de origem dos Tupi, rumo ao sul (já comentado anteriormente) e que a divisão das três parcialidades encontradas no Brasil (M'byá, Ñandeva e Kaiowá) teria ocorrido há cerca de 2.000 anos antes do presente, concomitante ao deslocamento migratório a partir da Amazônia. Os dois grupos de Kaingang (tronco lingüístico Ge) que habitam atualmente reservas no Paraná e no Rio Grande do Sul, por sua vez, teriam se separado em tempos históricos, certamente em decorrência do contato com os colonizadores (Marrero et al., 2007b). Isso mostra a riqueza e especificidade de informações que podem ser obtidas com esse tipo de marcador genético.

1.5 Estudos concomitantes com o cromossomo Y e o DNA mitocondrial

Investigações que utilizam marcadores na NRY, bem como aqueles do mtDNA, por sua vez, facilitam o entendimento de aspectos relevantes sobre a dinâmica de mestiçagem entre populações, aldeias e tribos, bem como entre indígenas e não-indígenas. Outro tópico relevante sobre a variabilidade genética em ameríndios diz respeito aos diferentes padrões na mobilidade de homens e mulheres (Hammer et al., 1998). Diferentemente do que foi sugerido para outros grandes grupos geográficos, estudos pioneiros com populações ameríndias não apontaram uma diferença importante nas estimativas de taxas de migração entre os sexos no grupo ameríndio em particular (Mesa et al., 2000; Bortolini et al., 2002). Já a problemática envolvendo fluxo gênico com não-índios tem sido também revelada. A presença de cromossomos Y associados às sub-linhagens do haplogrupo R* em nativos americanos muito provavelmente advém de miscigenação com europeus (Zegura et al., 2004). Este fluxo gênico se deu de forma assimétrica, com homens e mulheres européias contribuindo de maneira desigual (Torroni et al., 1994; Marrero et al., 2007b). Os últimos autores, por exemplo, verificaram

diferenças entre os Guarani e Kaingang, no que diz respeito à dinâmica de mestiçagem com populações vizinhas. Foi possível verificar que nos Guarani a mistura com não-indígenas só chegou através da linhagem paterna. Além disso, diante do fato das parcialidades estudadas (Ñandeva, Kaiowá e M'Byá) estarem separadas desde os tempos da migração rumo ao sul, ou seja, bem antes do contato com os colonizadores, a introdução de cromossomos Y não-ameríndios deve ter ocorrido de forma independente nesses três grupos. Já nos Kaingang, mistura tanto com mulheres quanto com homens não-ameríndios foi detectada (Marrero et al., 2007b).

1.6 Diversidade genética

A variabilidade observada atualmente em nativos americanos está intimamente ligada aos eventos ocorridos durante a colonização do continente, tais como seleção natural promovendo adaptação a ambientes variados, *bottlenecks*, expansões populacionais, e/ou sucessivos eventos de fusão/fissão.

É importante enfatizar que estudos com marcadores neutros têm geralmente mostrado que os nativos americanos apresentam menor diversidade genética (medida através de estimadores de heterozigosidade, tais como o π ou estatística similar) e altos níveis de estruturação (determinados por F_{ST} ou outra estatística similar) do que aqueles vistos para populações nativas de outros continentes (Cavalli-Sforza et al., 1994; Wang et al., 2007). Esses achados são o oposto do que normalmente acontece quando africanos do sul do Saara são investigados (Rosenberg et al., 2002; Wang et al., 2007). Esse padrão particular de diversidade/divergência é oriundo de processos demográficos (sucessivas passagens por gargalos de garrafa populacionais com posterior expansão, por exemplo) que o *H. sapiens* moderno vivenciou em sua trajetória a partir da África para outros continentes (Alonso e Armour, 2001; Ramachandran et al., 2005; Fagundes et al., 2007; Santos-Lopes et al., 2007; Wang et al., 2007). Entretanto, mesmo considerando que muito da variação detectada seja resultado de eventos casuísticos, é esperado que pelo menos parte da variação humana seja decorrente da pressão seletiva, visto a variedade de ambientes que os humanos encontraram em sua migração para fora do continente

africano (Bamshad e Wooding, 2003; Harris e Meyer, 2006; Hughes et al., 2008). É sabido também que eventos demográficos podem resultar em assinaturas genéticas idênticas às da seleção natural. Por exemplo, quando uma população sofre uma rápida expansão, são encontrados muitos alelos em baixa frequência nas amostras, um efeito também observado quando houve seleção direcional. Por outro lado, em um evento de gargalo populacional, alelos em baixa frequência são preferencialmente eliminados, deixando os alelos remanescentes em frequências intermediárias, um efeito semelhante ao observado quando há seleção balanceadora (Bamshad e Wooding, 2003). Contudo, há alternativas metodológicas que permitem diferenciar os dois conjuntos de fenômenos, casuísticos e direcionais, pois os primeiros tendem a deixar marcas no genoma como um todo, enquanto desvios desse modelo são esperados em porções do genoma (genes, unidades de transcrição, etc.) que estejam sob pressão da seleção natural (Bamshad e Wooding, 2003; Romeo et al., 2007). Desse modo, são importantes os estudos sobre o padrão de variação considerando marcadores neutros no maior número possível de populações nativas americanas, pois isso dá suporte para postulações oriundas de dados com genes sujeitos a seleção, os quais também vêm sendo investigados pelo nosso grupo no mesmo conjunto de amostras (Paixão-Côrtes, 2008).

1.7 Populações estudadas neste trabalho

Dados do censo de 2000 (IBGE, 2000) mostram um contingente de 734.127 indígenas no Brasil, distribuídos em 299 terras indígenas demarcadas e 207 não demarcadas. Já dados ainda mais recentes mostram que seriam cerca de 460 mil indígenas vivendo em aldeias e reservas, enquanto que outros 100 a 190 mil indivíduos vivem em ambientes urbanos e rurais, em terras reconhecidas como não indígenas (FUNAI, 2006). A tabela 1 mostra o contingente observado no último censo feito em cada uma das tribos abordadas neste estudo.

A amostra estudada nesse trabalho envolve o maior conjunto de tribos sul americanas já investigadas com marcadores moleculares. Segue abaixo, alguns dados sobre as mesmas, bem como de outras populações relacionadas também avaliadas nesse

estudo. Vale ressaltar que não é objetivo desse estudo discorrer sobre detalhes antropológicos e culturais de cada uma das tribos aqui investigadas, de modo que somente uma breve contextualização sobre os grupos será aqui apresentada.

Tabela 1: População atual de cada uma das tribos abordadas neste estudo.

Tribo	População atual	Fonte
Arara	271	Funasa, 2006
Araweté	339	Funasa, 2006
Cinta-Larga	1.440	Funasa, 2006
Gavião	523	Kanindé, 2004
Gorotire	3.500	Flowers, Countries and their cultures, http://www.everyculture.com/
Jamamadi	884	Funasa, 2006
Kaingang	28.000	Funasa, 2006
Karipuna	14	Leão et al., 2004
Karitiana	320	Instituto Socioambiental – ISA, http://www.socioambiental.org/ , 2005
Kuben-Kran-Kegn	277	Salzano e Callegari-Jacques, 1988 (1952)
Lengua	10.000	Wilbert, Countries and their cultures, http://www.everyculture.com/
Mekranoti	281	Salzano e Callegari-Jacques, 1988 (1976)
Munduruku	10.065	Funasa, 2002
Pacaás Novos	2.721	Funasa, 2006
Parakanã	900	Fausto, 2004
Suruí	264	Funasa, 2006
Tenharim	699	Funasa, 2006
Wai-wai	2.914	Zea, 2005
Xavante	13.303	Funasa, 2007
Xikrin	1.343	Funasa, 2006
Zoró	599	Funai Ji-Paraná, 2008

Esquimós siberianos	1.000	Torrioni et al., 1993
Altaian	59.130	Krader et al., Countries and their cultures, http://www.everyculture.com/
Buriat	421.600	Zhukovskaya, Countries and their cultures, http://www.everyculture.com/
Chukchi	10.000	Torrioni et al., 1993
Kalmyk	173.996	Lewis, 2009
Tuvan	198.360	Leighton and Bicheldei, Countries and their cultures, http://www.everyculture.com/

Adicionalmente a tabela 2 apresenta uma compilação dos estudos que apresentam dados genéticos anteriormente publicados sobre estas populações/tribos. Nas referências ali contidas pode-se também conseguir maiores informações sobre as mesmas.

1.7.1 Ameríndios

1.7.1.1 Arara

Os Arara falam a linguagem Arara, pertencente ao grupo Carib (Lewis, 2009). Estes ameríndios possuem muitos registros de conflitos com outras tribos e particularmente com não-índios (colonizadores e madeireiros) que invadiram seu território (Pará, Brasil). Esses registros mostram muito a questão da obtenção de troféus que eram capturados dos corpos de seus inimigos: cabeças para flautas, dentes para colares e escalpos de face (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

Os contatos ocorridos quando da invasão de seus territórios, especialmente durante a construção da rodovia Transamazônica, vieram por reduzir seu tamanho populacional drasticamente, seguidos por sucessivos eventos de fissão e fusão (Ribeiro-dos-Santos et al., 2001). Nesses eventos de fissão ocorreram casos como o dos Arara do

Iriri onde relatos orais indicam que os 43 indivíduos que constituem essa vila hoje em dia são descendentes de um único casal que foi expelido da vila Arara maior (Ribeiro-dos-Santos et al., 2001).

Apesar da marcada belicosidade dos Arara, existe entre estes indivíduos uma disposição constante para a aproximação amistosa, e até solidária, com os ditos “homens brancos”, chegando a incorporação de estranhos ao mundo nativo (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.2 Araweté

Os Araweté são um povo Tupi (Lewis, 2009) de caçadores e agricultores da floresta de terra firme (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>). Sua história é marcada por sucessivos deslocamentos, advindos principalmente de confrontos com outras tribos. Até 1950 os Araweté ocuparam as cabeceiras do Rio Bacajá, um grande tributário do médio Xingu, mas com a chegada dos Xikrin eles acabaram por se deslocar para os pequenos tributários do Xingu. Chegando lá eles lutaram e deslocaram os Asurini. No final dos anos 1960 têm-se registros de encontros esporádicos com “caçadores brancos”. A chegada dos Parakanã em 1975 forçou a tribo a fugir para as margens do Xingu (Castro, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>). Alguns anos após esse evento a Funai os contatou e os conduziu para onde se encontram atualmente (Pará, Brasil).

Sua forma de casamento preferencial se dá na forma de casamento bilateral entre “primos-cruzados” (Castro, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>).

1.7.1.3 Cinta-Larga

Os Cinta-Larga são um grupo Tupi (Lewis, 2009) que receberam essa denominação da população local não-índia devido ao fato de usarem grandes cinturões em volta do abdômen. Inicialmente houve uma certa confusão com outros grupos que habitavam a região próxima à fronteira entre Rondônia e Mato Grosso e também usavam algum tipo

de cinto. Atualmente os territórios dos Cinta-Larga estão inseridos no Parque Indígena Aripuanã, que possui uma área de 3,6 milhões de hectares (Junqueira, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>; ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

Uma estimativa feita em 1969 mostrava um número de 2.000 pessoas para sua população, já em 1981 essa estimativa apontava para menos de 500 pessoas. As causas para essa redução populacional seriam principalmente doenças epidêmicas, tais como: tuberculose, hepatite e malária (Junqueira, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>).

A poligamia rege a forma de organização familiar nos Cinta-Larga. O casamento ocorre preferencialmente entre um homem e a filha de sua irmã; sendo que ainda permanece comum o costume de o menino iniciar a sua vida adulta recebendo uma das esposas de seu pai, que não é sua própria mãe, e com quem ele vai ter seu primeiro filho. “O círculo de troca de casamentos tende a ser limitado a dois subgrupos. As regras de cada subgrupo exogâmico são respeitadas, apesar de haverem alguns casamentos com os Suruí de Rondônia” (Junqueira, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>)

Os Cinta-Larga têm a caça como atividade central. Esta caça é consumida em um complexo ritual, onde caça e guerra são representados, evidenciando muitos dos aspectos desse povo (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.4 Gavião

Os Gavião abordados neste estudo são conhecidos como Gavião Ikolen, se encontram no Estado de Rondônia e falam Tupi (Lewis, 2009), diferentemente dos Gavião do Pará e do Maranhão, falantes da língua Ge.

Os primeiros relatos dos Gavião Ikolen os mostram habitando a bacia do rio Aripuanã, até serem atacados pelos Paiter e Cinta-Larga, além de terem sido hostilizados pelos fazendeiros por volta dos anos 1940. Nesse momento migram junto com os Zoró para sudoeste, em direção aos afluentes do rio Machado. Afluentes estes que já eram

habitados pelos Karo (também pertencentes ao grupo Tupi). Os Gavião de Rondônia hoje habitam a Terra Indígena Igarapé Lourdes, que compartilham com os Karo (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

Intercasamentos já ocorriam no início do século XX, tanto com os Karo quanto com os Zoró, advindos do costume guerreiro de raptar e incorporar crianças e mulheres inimigas (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.5 Gorotire

Os Gorotire são um ramo dos Kayapó do norte e portanto falam uma linguagem Ge do norte (Lewis, 2009). Cerca de 3.500 Gorotire, incluindo um número de subgrupos, vivem em treze vilas, a maioria delas em reservas, dispersas em uma grande área no Estado brasileiro do Pará. Todos esses grupos são resultado de fissões contínuas que começaram por volta do começo do século XX.

Portanto, “Gorotire, pode se referir tanto ao grupo original, a totalidade das subdivisões que resultaram das fissões desse grupo, ou, mais especificamente, a uma grande comunidade chamada “Vila Gorotire” na reserva Kayapó no Pará” (Flowers, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>).

Neste estudo Gorotire irá se referir especificamente ao grupo original.

1.7.1.6 Jamamadi

Os Jamamadi são um grupo indígena bastante isolado que falam Arawá (Lewis, 2009). Eles fazem parte dos povos indígenas ainda pouco conhecidos da região dos rios Juruá e Purus (Amazonas, Brasil) que sobreviveram aos dois ciclos da borracha, em meados do século XIX. Nos anos 1960, eles estiveram à beira da extinção, mas conseguiram se recuperar a partir daquela época, tanto em termos demográficos quanto culturais (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.7 Kaingang

Os Ge habitavam a região do Planalto Meridional antes da ocupação europeia. Eram divididos em grupos, chamados de parcialidades, denominados Guaianás, Coroados, Pinarés, Ibijaras, Caaguas, Gualachos e Botocudos; que viviam em aldeias de 5 a 6 cabanas, com 20 a 25 famílias (Flores, 1996). Estes indígenas foram dizimados tanto diretamente pelos europeus, na ação dos bandeirantes e bugreiros durante os séculos XVII e XVIII, como indiretamente, pelas epidemias trazidas por estes e pelos africanos. Em meados do século XIX, os primeiros chefes políticos tradicionais aceitaram aliar-se aos “conquistadores brancos” transformando-se em capitães, que foram fundamentais no processo de expropriação e acirramento de conflitos e potencializando o faccionalismo característico dos grupos Ge (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>). Os sobreviventes não-guarani foram reunidos em reservas por Telêmaco Morocines Borba, em 1882, sob o nome de Kaingang, agrupando todos aqueles que lingüística e culturalmente formavam o ramo meridional da Família Ge (Becker, 1995; Flores, 2003).

Os Kaingang habitavam (e ainda habitam) preferencialmente as matas situadas nos lugares mais altos do Planalto rio-grandense, em meio aos pinheirais, devido em parte a isso lhes permitir um controle visual da vizinhança (Becker, 1995; Becker e Laroque, 1999).

Sua organização é, em regra geral, monogâmica. Vivem em pequenos grupos, formados por famílias entrelaçadas, e parentes chegados. Apresentam divisão de trabalho por sexo e uma estrutura social a partir das famílias, que mantém certa estabilidade (Becker, 1995).

1.7.1.8 Karipuna

Karipuna seria um termo Carib atribuído aos grupos inimigos no norte do Amapá. A primeira menção ao nome data do séc. XVII, e estava relacionada à mesma região em

que habitavam os antigos Palikur. Somente a partir do séc. XIX tem-se os primeiros relatos referentes à sua presença na atual localização (Ricardo, 1983).

Os Karipuna, juntamente com os Galibi e Palikur, ocupam a bacia do rio Uaçá, e outras regiões ao longo do rio Curipi, no Estado do Amapá.

A população Karipuna no final do séc. XIX contava com 200 indivíduos, mas seu tamanho populacional tem variado bastante ao longo dos anos. Existe uma grande movimentação entre as aldeias e também uma migração temporária para fora delas. Esta se dá pela busca de trabalho, sendo que os homens geralmente voltam, mas o mesmo não ocorre com as mulheres.

Acredita-se que os Karipuna atuais sejam fugitivos remanescentes da revolução dos Cabanos, ocorrida entre 1835 e 1836. Após se instalarem na região atual teria havido miscigenação com outros povos: “crioulos”, árabes, chineses e europeus (Ricardo, 1983).

O pouco que sabe-se a respeito do modo de vida dos Karipuna diz respeito a terem a monogamia como forma usual de construção familiar, mas casos de bigamia também são conhecidos (Ricardo, 1983).

1.7.1.9 Karitiana

Os Karitiana pertencem ao grupo Tupi, e falam a única língua remanescente da família lingüística Arikém: a língua Karitiana (Lewis, 2009).

Estes ameríndios constituem um dos muitos grupos do Estado de Rondônia ainda pouco estudados. (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>)

1.7.1.10 Kuben-Kran-Kegn

Os Kuben-Kran-Kegn (localizados no Pará, Brasil) surgiram de uma fissão dos Gorotire, sendo portanto pertencentes ao grupo Ge (Lewis, 2009). Essa fissão teria ocorrido em 1936, quando os Gorotire tiveram os seus primeiros contatos com os neo-brasileiros. Relatos dizem que teriam sido “pacificados” em 1952 (Salzano, 1971).

1.7.1.11 Lengua

Os Lengua são ameríndios pertencentes ao grupo Mascoian (Lewis, 2009) que habitam o Gran Chaco no Paraguai. Os 10.000 indivíduos que vivem lá constituem o maior grupo indígena local, isto mesmo depois de terem sofrido enorme declínio populacional durante a época de contato quando a “conquista espanhola” quase os extinguiu por volta de 1800. E posteriormente durante a Guerra do Chaco (1932-1935) entre Paraguai e Bolívia (Wilbert, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>).

A abertura da rodovia Trans-Chaco acelerou o processo de aculturação e assimilação, também por ter trazido grandes ranchos de gado e fazendas menonitas que ocuparam as terras de caça tradicional dos Lengua (Wilbert, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>).

A sociedade dos Lengua é composta de bandos exógamos, cada um consistindo de uma família estendida. A captura de mulheres e crianças era um dos objetivos das guerras (Wilbert, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>).

1.7.1.12 Mekranoti

Os Mekranoti (localizados no Pará, Brasil) são ameríndios do grupo Ge (Lewis, 2009) que surgiram da primeira fissão dos Gorotire em 1905. Relatos falam de sua “pacificação” em 1958 (Salzano, 1971).

1.7.1.13 Munduruku

Os Munduruku, ameríndios do grupo Tupi (Lewis, 2009), são considerados um povo de tradição guerreira. Eles dominavam culturalmente a região do Vale do Tapajós de tal forma que nos primeiros tempos de contato e durante o século XIX esta região era conhecida como Mundurukânia (Amazonas, Brasil). Hoje em dia, suas guerras contemporâneas estão voltadas para garantir a integridade de seu território, ameaçado

pelas pressões oriundas de diversas fontes (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.14 Pacaás Novos

Os Pacaás Novos ganharam esse nome quando foram mencionados pela primeira vez pelo Coronel Ricardo Franco em 1798, ao serem localizados nas margens do rio Pacaás Novos, no Estado de Rondônia. Apesar desse contato inicial já há muito tempo, até o início do século XX mantiveram-se isolados, possivelmente porque viviam em áreas de acesso difícil ou de pouco interesse econômico (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

Os Pacaás Novos constituem um dos poucos remanescentes da família lingüística Chapacura-Wanham (Lewis, 2009), dado que a maior parte dos falantes de línguas dessa família encontrava-se extinta já no início do século XX (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

Estes ameríndios possuem tradição de guerra com os povos vizinhos, em sua maioria Txapakura e Tupi, principalmente Karipuna e Uru-Eu-Wau-Wau (grupo Tupi) (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.15 Parakanã

Os Parakanã, indígenas do grupo Tupi (Lewis, 2009), habitam duas áreas descontínuas na parte sudeste do Estado brasileiro do Pará. “Dividem-se em dois grandes blocos populacionais, Oriental e Ocidental, que se originaram de uma cisão ocorrida em finais do século XIX. Os orientais foram reduzidos à administração estatal em 1971, durante a construção da Transamazônica; os grupos ocidentais foram contatados em diversos episódios e localidades entre 1976 e 1984.” (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>)

Estórias locais relatam “índios brancos”, as quais os Parakanã podem estar relacionados devido ao fato de alguns deles terem a pele bem clara, apesar de outras

indivíduos terem a pele de coloração não muito diferente da maioria dos demais ameríndios (Santos et al., 1998).

Eles tem como peculiaridade, ao menos considerando-se a região que habitam, o fato de serem indígenas tipicamente de terra firme, não canoieiros, e são considerados exímios caçadores de mamíferos terrestres.

1.7.1.16 Suruí

Os Suruí, ameríndios do grupo Tupi (Lewis, 2009), atingiram a sua localização atual (Pará, Brasil) no início do século XX, fugindo dos repetidos ataques dos Xikrin. O contato definitivo com os brancos ocorreu em 1960, quando uma epidemia de gripe matou dois terços da população, reduzindo-a de 126 para 40 pessoas. Os Suruí, que sempre tiveram medidas de controle de natalidade, acabaram por deixá-las de lado, iniciando uma vertiginosa recuperação populacional. Em 1997, a população atingiu o número de 185 pessoas (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.17 Tenharin

“Tenharin é o nome pelo qual são conhecidos três grupos indígenas que vivem hoje na região do curso médio do rio Madeira, no sul do Estado do Amazonas, pertencentes a um conjunto mais amplo de povos que chamam a si mesmos de Kagwahiva. Além da mesma auto-denominação, os povos Kagwahiva são falantes de uma mesma língua, pertencente à família Tupi (Lewis, 2009), e se organizam conforme um mesmo sistema de metades matrimoniais com nomes de aves. Quanto aos três grupos Tenharin, o do rio Sepoti originou-se recentemente daquele do rio Marmelos, mas o do igarapé Preto não tem origem comum conhecida com os outros dois, sendo um antigo aliado” (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.18 Wai-wai

Os Wai-wai encontram-se dispersos em extensas partes do norte da Amazônia, entre o Brasil e a região das Guianas. São falantes, em sua maioria, da família lingüística Carib (Lewis, 2009). E tiveram contato permanente iniciado em 1849 (Santos et al., 1998).

Estes indígenas possuem um longo histórico de processos de troca e de redes de relações na região. São conhecidos até hoje por serem grandes viajantes em suas expedições em busca de “povos não vistos” (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.19 Xavante

Os Xavante, indígenas do grupo lingüístico Ge (Lewis, 2009), aparecem pela primeira vez em registro dos europeus em um mapa de 1751, sendo que os contatos propriamente ditos se deram ao longo dos séculos XVIII e XIX, tanto de forma pacífica quanto hostil (Salzano, 2005).

Essas campanhas de “pacificação” ocorreram principalmente no final da década de 1940 e alcançaram principalmente o leste do Mato Grosso, onde diversos grupos Xavante habitavam (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.20 Xikrin

Os Xikrin (localizados no Pará, Brasil), grupo de língua Kayapó (Lewis, 2009), enfatizam a audição e a palavra. A fim de aguçar estas qualidades, os Xikrin perfuram, logo na infância, os órgãos correspondentes (orelhas e lábios). Os grupos Kayapó em geral se definem como aqueles que falam bem e bonito, em oposição a todos os outros povos que não falam sua língua (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.1.21 Zoró

Os Zoró, e os demais povos de língua Mondé, pertencentes ao grupo Tupi (Lewis, 2009), habitam há muito tempo a região noroeste do Mato Grosso e sul de Rondônia. Apesar de terem sido contatados oficialmente em 1977, seu território já vinha sendo invadido desde 1961, com a inauguração da rodovia Cuiabá-Porto Velho.

Na época de contato sua população era estimada entre 800 e 1.000 indivíduos. Um ano depois do contato, este número já havia se reduzido à metade. A invasão de suas terras por posseiros e madeireiras ganhou força nas décadas seguintes, ocasionando epidemias e depopulação (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>).

1.7.2 Asiáticos

1.7.2.1 Esquimós siberianos

Os esquimós asiáticos habitam a costa do Ártico em volta da Península de Chukotka, e sua língua pertence ao ramo Yupik da família lingüística Esquimó-Aleuta (Lewis, 2009). Gerações mais velhas mostram pequena miscigenação com populações Chukchi ou caucasianas (Sukernik et al., 1986b).

Sua população atual total é de menos de 1.000 pessoas, com quase metade delas sendo miscigenadas com Chukchi e russos. A maioria dos indivíduos não possuem mais atividades de subsistência tradicionais (Torrioni et al., 1993).

1.7.2.2 Altaian

O nome Altaian é uma designação descritiva, não oficial, para pessoas que historicamente não possuem nome específico. Altaian é o nome geral para um grupo de pessoas de origem turca que vivem na região das Montanhas Altai do sul da Sibéria na

República de Altai. Essas pessoas incluem os Chelkan, Kumandin, Telengit, Teles, Teleut, e Tubalar (Krader et al., *Countries and their cultures*, <http://www.everyculture.com/>).

Eles têm mantido seu tamanho populacional estabilizado em volta de 59.000 indivíduos já há muito tempo, pelo menos até o último censo de 1989 (Krader et al., *Countries and their cultures*, <http://www.everyculture.com/>).

Os Altaian geralmente mantiveram uma organização patrilinear. As comunidades locais são unidas por laços de descendência comum, e seus parentes mais próximos são geralmente seus vizinhos mais próximos (Krader et al., *Countries and their cultures*, <http://www.everyculture.com/>).

1.7.2.3 Buriat

Os Buriat vivem na Província de Irkutsk (Oblast), Região Autônoma Buriat Ust'-Orda (Okrug), Chita Oblast e Okrug Autônomo Aga-Buriat da República de Buryatia na antiga URSS. Eles também vivem na Mongólia (na parte norte de Hentei Aimak) e na República Popular da China (um pequeno grupo no norte da Mongólia Interior).

De acordo com o censo de 1989, existiam 421.600 Buriat na então URSS.

O sistema social dos Buriat na época de sua incorporação pela Rússia era uma rede intrincada de instituições feudais e clãs (Zhukovskaya, *Countries and their cultures*, <http://www.everyculture.com/>).

1.7.2.4 Chukchi

Os Chukchi são nativos asiáticos pertencentes à família lingüística Chukotko-Kamchatkan (Krauss, 1988).

“No começo do século XVIII, os Chukchi eram em número de aproximadamente 2.000 pessoas, subsistindo primeiramente da caça. Desde a metade do século XIX, eles se expandiram através da região nordeste, dispersando e parcialmente assimilando tribos Yukagir vivendo a oeste e tribos Koryak vivendo ao sul do alto rio Anadyr, e experimentando um crescimento populacional concomitante para cerca de 10.000

peessoas. Eles agora vivem em grupos dispersos e subdivididos com pequenas populações adjacentes através da região de Chukotka” (Torrioni et al., 1993).

1.7.2.5 Kalmyk

Os Kalmyk em geral falam altaico, mas existem também aqueles que falam mongol (Lewis, 2009). Os que falam mongol seriam descendentes dos mongóis do oeste (Oirats) e teriam migrado para a região do Cáspio no século XVII da Ásia Central (Derenko et al., 2006). Devido à sua similaridade genética com os Buryat eles normalmente são considerados siberianos para fins de cálculos estatísticos.

1.7.2.6 Tuvan

“A maioria dos Tuvan estão contidos na República de Tuvan, uma das 18 repúblicas na Rússia. A República de Tuvan compreende cerca de 171.000 km².

Em 1989 a população da Tuvan Autonomous Soviet Socialist Republic (ASSR) era de 308.557; dos quais 198.360 (64%) eram Tuvan; 98.831 (32%) Russos; e 11.366 (4%) outras nacionalidades.

No passado os Tuvans eram subdivididos em clãs, mas desde a introdução da carteira de identidade nos anos 1950, eles vêm usando nomes de famílias” (Leighton and Bicheldei, Countries and their cultures, <http://www.everyculture.com/>).

Tabela 2: Compilação dos estudos que apresentam dados genéticos anteriormente publicados sobre as tribos aqui investigadas.

População	Língua	Sistema	Referências
América do Sul			
Arara	Carib	proteína	Guerreiro et al., 1989; Salzano et al., 1991; Bortolini et al., 1998.
		autossômico	Franco et al., 1994, 1996, 1997; Guerreiro et al., 1994; Zago et al., 1995, 1996; Covas et al., 1997;

			Marin et al., 1997; Bortolini et al., 1998; Olsson et al., 1998; Santos 1998; Santos et al., 1998; Da Silva Jr et al., 1999; Destro-Bisol et al., 2000; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Tsuneto et al., 2003; Santos et al., 2005; Battilana et al., 2007; Fagundes et al., 2007; Paixão-Côrtes, 2008; Hünemeier et al., 2010.
		cromossomo Y	Zago et al., 1996; Rodriguez-Delfin et al., 1997; Bianchi et al., 1998; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001.
		mtDNA	Bortolini et al., 1998; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Silva Jr et al., 2002; Dornelles, 2003; Fagundes et al., 2008.
Araweté	Tupi	proteína	Guerreiro et al., 1989; Salzano et al., 1991.
		mtDNA	Dornelles, 2003.
Cinta-Larga	Tupi	proteína	Guerreiro et al., 1989; Callegari-Jacques et al., 1994.
		autossômico	Battilana et al., 2007.
		cromossomo Y	Bortolini et al., 2002, 2003.
		mtDNA	Dornelles, 2003; Dornelles et al., 2005.
Gavião*	Tupi	proteína	Bortolini et al., 1997, 1998.
		autossômico	Bevilaqua et al., 1995; Hutz et al., 1997, 1999, 2000, 2002, 2003; Kaufman et al., 1999; Bogdawa et al., 2000; De Andrade et al., 2000,

			2002; Kvitko et al., 2000; Mattevi et al., 2000; Simon et al., 2000; Gaspar et al., 2001, 2002; Fagundes et al., 2005; Battilana et al., 2007; Santos et al., 2009.
		cromossomo Y	Santos et al., 1995; Santos et al., 1996; Tarazona-Santos et al., 2001.
		mtDNA	Ward et al., 1996; Bortolini et al., 1997, 1998; Dornelles, 2003; Fuselli et al., 2003; Vona et al., 2005; Fagundes et al., 2008; Lewis e Long, 2008.
Gorotire	Ge	proteína	Salzano et al., 1972b, 1977; Mestriner et al., 1976.
		autossômico	Salzano et al., 1972b, 1977; Callegari-Jacques and Salzano, 1979.
		cromossomo Y	Bortolini et al., 2003.
Jamamadi	Arawá	proteína	Guerreiro et al., 1989; Salzano et al., 1991.
		autossômico	Paixão-Côrtes, 2008.
		mtDNA	Dornelles, 2003.
Kaingang	Ge	proteína	Salzano and Steinberg, 1965; Salzano et al., 1972b, 1997a; Mestriner et al., 1980.
		autossômico	Salzano et al., 1972b; Belich et al., 1992; Guerra et al., 1992; Watkins et al., 1992; Petzl-Erler et al., 1993; Petzl-Erler and McDevitt, 1994; Domena et al., 1994; Parham et al., 1997; Weg-Remers et al., 1997; Di

			Rienzo et al., 1998; Frégeaux et al., 1998; Sotomaior et al., 1998; Faucz et al., 2000; Yagüe et al., 2000; Luiselli et al., 2001; Battilana et al., 2002, 2007; Hutz et al., 2003; Tsuneto et al., 2003, 2004; Heller et al., 2004; Hünemeier et al., 2005; Kohlrausch et al., 2005; Callegari-Jacques et al., 2007; Raskin et al., 2007; Wang et al., 2007; Paixão-Côrtes, 2008; Perini et al., 2008; Boldt et al., 2009; Tovo-Rodrigues et al., 2010.
		cromossomo Y	Underhill et al., 1997; Bortolini et al., 2003; Marrero et al., 2007b; Leite et al., 2008.
		mtDNA	Marrero et al., 2007b.
Karipuna	Tupi		
Karitiana	Tupi	proteína	Guerreiro et al., 1989; Callegari-Jacques et al., 1994.
		autossômico	Kidd et al., 1991, 2000; Bowcock et al., 1994; Chang et al., 1996; Nei and Takezaki, 1996; Tishkoff et al., 1996a, b, 1998, 2000; Barbujani et al., 1997; Pérez-Lezaun et al., 1997a, b; Kidd et al., 1998; Novick et al., 1998; Antúnez-de-Mayolo et al., 1999; Peterson et al. 1999; Su et al., 1999a; Boissinot et al., 2000; Jin et al., 2000; Zhivotovsky et al., 2000;

			Mateus Pereira et al., 2005; Salzano and Callegari-Jacques, 2006; Fuselli et al., 2007; Wang et al., 2007; Hünemeier et al., 2010.
		cromossomo Y	Pena et al., 1995; Santos et al., 1996; Underhill et al., 1996, 1997; Bianchi et al., 1998; Hammer et al., 1998, 2003; Carvalho-Silva et al., 1999; Karafet et al., 1999, 2008; Tarazona-Santos et al., 2001; YCC, 2002.
		mtDNA	Dornelles, 2003.
Kuben-Kran- Kegn	Ge	proteína	Salzano et al., 1972b, 1977.
		autossômico	Salzano et al., 1972a,b, 1973, 1977; Heller et al., 2004; Fagundes et al., 2007; Hünemeier et al., 2010..
Lengua	Mascoian	proteína	Goicoechea et al., 2001.
		autossômico	Goicoechea et al., 2001; Heller et al., 2004; Mateus Pereira et al., 2005; Marniac and Bianchi, 2006; Battilana et al., 2007; Fagundes et al., 2007; Parolín and Carnese, 2009.
		cromossomo Y	Bianchi et al., 1997, 1998; Bailliet et al., 2009.
Mekranoti	Ge	proteína	Salzano et al., 1977.
		autossômico	Salzano et al., 1972, 1973, 1977; Paixão-Côrtes, 2008.
		cromossomo Y	Bortolini et al., 2002, 2003.
Munduruku	Tupi	proteína	Salzano et al., 1991; Santos et al., 1998.

		autossômico	Klautau-Guimarães et al., 2005a, b; Paixão-Côrtes, 2008; Hünemeier et al., 2010.
		mtDNA	Dornelles, 2003.
Pacaás Novos	Chapacura-	proteína	Salzano et al., 1990.
	Wanham	autossômico	Salzano et al., 1985; Battilana et al., 2007.
		cromossomo Y	Bortolini et al., 2002, 2003.
Parakanã	Tupi	proteína	Mestriner et al, 1976; Black et al., 1988; Salzano et al., 1990.
		autossômico	Black et al., 1980a, b, 1988; Arruda et al., 1998; Bassères et al., 1998; Santos 1998; Santos et al., 1998; Agostinho et al, 1999; Fertrin et al., 2002; Barjas-Castro et al., 2003; Mousinho-Ribeiro et al., 2003; Ribeiro et al., 2003; Bezerra et al., 2004; Santos et al., 2005; Battilana et al., 2007; Dos Santos et al., 2009; Santos et al., 2009.
		cromossomo Y	Bortolini et al., 2002, 2003.
		mtDNA	Dornelles, 2003; Dornelles et al., 2005.
Suruí**	Tupi	proteína	Vieira Filho et al., 1979; Guerreiro et al., 1989; Callegari-Jacques et al., 1994; Bortolini et al., 1998.
		autossômico	Kidd et al., 1991, 2000; Bowcock et al., 1994; Bevilaqua et al., 1995; Armour et al., 1996; Chang et al., 1996; Nei and Takezaki, 1996;

Santos et al., 1996; Thomas et al., 1996; Tishkoff et al., 1996a, b, 1998, 2000; Underhill et al., 1996; Barbujani et al., 1997; Hutz et al., 1997, 1999, 2000, 2002, 2003; Pérez-Lezaun et al., 1997a, b; Bortolini et al., 1998; Calafell et al., 1998, 1999; Kidd et al., 1998; Novick et al., 1998; Antúnez-de-Mayolo et al., 1999; Kaufman et al., 1999; Mateu et al., 1999, 2001; Peterson et al., 1999; Su et al., 1999a; Bogdawa et al., 2000; De Andrade et al., 2000, 2002; Jin et al., 2000; Kvitko et al., 2000; Mattevi et al., 2000; Simon et al., 2000; Zhivotovsky et al., 2000; Gaspar et al., 2001, 2002; Tarazona-Santos et al., 2001; Fagundes et al., 2005; Kohlrausch et al., 2005; Mateus Pereira et al., 2005; Salzano and Callegari-Jacques, 2006; Battilana et al., 2007; Fuselli et al., 2007; Wang et al., 2007; Santos et al., 2009.

cromossomo Y Pena et al., 1995; Santos et al., 1995; Underhill et al., 1996, 1997; Bianchi et al., 1998; Hammer et al., 1998, 2003; Carvalho-Silva et al., 1999; Karafet et al., 1999, 2008; Lell et al., 2002; YCC, 2002.

		mtDNA	Bonatto and Salzano, 1997a; Bortolini et al., 1998; Dornelles, 2003; Fuselli et al., 2003; Fagundes et al., 2008.
Tenharin	Tupi	proteína	Santos et al., 1998.
		autossômico	Paixão-Côrtes, 2008.
Wai-wai	Carib	proteína	Callegari-Jacques et al., 1996; Bortolini et al., 1998.
		autossômico	Bevilaqua et al., 1995; Hutz et al., 1997, 1999, 2000, 2002; Bortolini et al., 1998; Santos et al., 1998; Kaufman et al., 1999; Bogdawa et al., 2000; De Andrade et al., 2000, 2002; Kvitko et al., 2000; Mattevi et al., 2000; Simon et al., 2000; Gaspar et al., 2001, 2002; Fagundes et al., 2005, 2007; Battilana et al., 2007; Santos et al., 2009.
		cromossomo Y	Santos et al., 1995; Santos et al., 1996; Tarazona-Santos et al., 2001; Lell et al., 2002.
		mtDNA	Bortolini et al., 1998; Fuselli et al., 2003; Fagundes et al., 2008.
Xavante	Ge	proteína	Neel et al., 1964, 1968; Shreffler and Steinberg, 1967; Tashian et al., 1967; Salzano et al., 1972b, 1997b; Bortolini et al., 1997, 1998.
		autossômico	Neel et al., 1964; Salzano et al., 1972b; Cerna et al., 1993; Bevilaqua et al., 1995; Heidrich et al., 1995;

			Ramos et al., 1995; Hutz et al., 1999, 2000, 2002, 2003; Kaufman et al., 1999; Yagüe et al., 1999; Bogdawa et al., 2000; De Andrade et al., 2000, 2002; Kvitko et al., 2000; Mattevi et al., 2000; Simon et al., 2000; Gaspar et al., 2001, 2002; Battilana et al., 2002, 2007; Fagundes et al., 2005, 2007; Fuselli et al., 2007; Santos et al., 2009; Hünemeier et al., 2010; Zembrzuski et al., 2010.
		cromossomo Y	Santos et al., 1996; Tarazona-Santos et al., 2001; Lell et al., 2002.
		mtDNA	Bortolini et al., 1997, 1998; Dornelles, 2003; Fuselli et al., 2003; Vona et al., 2005; Fagundes et al., 2008.
Xikrin	Ge	proteína	Salzano et al., 1972b, 1977; Vieira Filho et al., 1979; Mestriner et al., 1980.
		autossômico	Salzano et al., 1972a, b, 1973, 1977; Vallinoto et al., 1998; Chiba et al., 2000; Kuwano et al., 2000; Mousinho-Ribeiro et al., 2003; Ribeiro et al., 2003; Tsuneto et al., 2003; Paixão-Côrtés, 2008.
		cromossomo Y	Vallinoto et al., 1999; Bortolini et al., 2002, 2003.
		mtDNA	Dornelles, 2003; Dornelles et al., 2005.

Zoró	Tupi	proteína	Bortolini et al., 1997, 1998.
		autossômico	Bevilaqua et al., 1995; Heidrich et al., 1995; Bortolini et al., 1998; Hutz et al., 1999, 2000, 2002, 2003; Kaufman et al., 1999; Bogdawa et al., 2000; De Andrade et al., 2000, 2002; Kvitko et al., 2000; Mattevi et al., 2000; Simon et al., 2000; Gaspar et al., 2001, 2002; Fagundes et al., 2005, 2007; Battilana et al., 2007; Santos et al., 2009.
		cromossomo Y	Santos et al., 1995; Santos et al., 1996; Tarazona-Santos et al., 2001; Lell et al., 2002.
		mtDNA	Ward et al., 1996; Bortolini et al., 1997, 1998; Dornelles, 2003; Fuselli et al., 2003; Vona et al., 2005; Fagundes et al., 2008.
Ásia			
Esquimós siberianos	Esquimó- aleuta	autossômico	Sukernik et al., 1986b; Benevolenskaia et al., 1994; Krylov et al., 1995; Krylov et al., 1994, 1995; Krylov et al., 1995; Heller et al., 2004; Mateus Pereira et al., 2005; Battilana et al., 2007; Paixão-Côrtes, 2008; Hünemeier et al., 2010.
		cromossomo Y	Karafet et al., 1997, 1999; Lell et al., 1997, 2002; Bianchi et al., 1998.
		mtDNA	Shields et al., 1993; Torroni et al.,

			1993; Neel et al., 1994; Kolman et al., 1996; Merriwether and Ferrell, 1996; Merriwether et al., 1996; Starikovskaya et al., 1998; Tamm et al., 2007; Volodko et al., 2008; Adachi et al., 2009.
Altaian	Altaica	cromossomo Y	Karafet et al., 1997, 1999, 2001; Lell et al., 1997; Santos et al., 1999; Derenko et al., 2002, 2006.
		mtDNA	Derenko et al., 2001, 2007; Phillips-Krawczak et al., 2006; Tamm et al., 2007; Gokcumen et al., 2008.
Buriat	Altaica	proteína autossômico	Novoradovsky et al., 1993. Dubrova et al., 1993; Novoradovsky et al., 1993; Borinskaia et al., 2007; Maliarchuk et al., 2009.
		cromossomo Y	Karafet et al., 1997, 1999, 2001; Underhill et al., 1997; Zerjal et al., 1997; Su et al., 1999b; Santos et al., 1999; Lell et al., 2002; Bortolini et al., 2003; Hammer et al., 2003; Jin et al., 2003; Tajima et al., 2004; Derenko et al., 2006.
		mtDNA	Kolman et al., 1996; Tajima et al., 2004; Derenko et al., 2007; Tamm et al., 2007.
Chukchi	Chukotko- Kamch atkan	autossômico	Sukernik et al., 1986a; Benevolenskaia et al., 1994; Krylov et al., 1995; Krylov et al., 1994, 1995; Krylov et al., 1995; Heller et

			al., 2004; Battilana et al., 2007; Borinskaia et al., 2007; Maliarchuk et al., 2009.
		cromossomo Y	Karafet et al., 1997, 1999; Bianchi et al., 1998; Lell et al., 1997, 2002.
		mtDNA	Torrioni et al., 1993; Neel et al., 1994; Easton et al., 1996; Kolman et al., 1996; Merriwether and Ferrell, 1996; Merriwether et al., 1996; Starikovskaya et al., 1998; Derenko et al., 2007; Tamm et al., 2007; Volodko et al., 2008; Adachi et al., 2009.
Kalmyk	Altaica	proteína	Galushkin et al., 2001.
		autossômico	Galushkin et al., 2001.
		cromossomo Y	Derenko et al., 2006.
		mtDNA	Derenko et al., 2007.
Tuvan	Altaica	proteína	Pospelov et al., 1997.
		autossômico	Pospelov et al., 1997.
		cromossomo Y	Lell et al., 2002; Derenko et al., 2002, 2006; Seielstad et al., 2003; Pakendorf et al., 2007.
		mtDNA	Starikovskaya et al., 2005; Tamm et al., 2007; Pakendorf et al., 2007.

*Os indivíduos Gavião utilizados neste estudo são os que se encontram no Estado de Rondônia e falam Tupi, mas as referências mostradas nesta tabela podem englobar também os Gavião do Pará e do Maranhão, falantes da língua Ge.

**Os indivíduos Suruí utilizados neste estudo são os que se encontram no Estado do Pará e pertencem ao ramo Tupi-Guarani, mas as referências mostradas nesta tabela podem englobar também os Suruí de Rondônia, pertencentes ao ramo Monde.

2 JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS

Como mencionado acima, a busca por dados sobre a composição genética das populações vem se dando de forma incessante desde que houve o surgimento de tecnologias que possibilitaram a obtenção desse tipo de informação. Estes dados podem ser úteis tanto para o grupo sob investigação quanto para a humanidade como um todo, já que ao desvendar o perfil genético de uma população é possível entender melhor sua história evolutiva em particular bem como de que forma esta se insere no contexto mais geral no imenso e complexo caleidoscópio evolutivo do *Homo sapiens* após a dispersão para fora da África. Nesse contexto, os ameríndios constituem-se numa peça fundamental desse quebra-cabeças, já que representam o grupo que mais longe chegou, colonizou e se adaptou a partir de nosso berço de origem como espécie.

2.1 Objetivo geral

Este trabalho tem como meta principal contribuir para elucidar algumas das questões mencionadas anteriormente sobre a história evolutiva e antropológica de populações nativas americanas. Para isso investigou-se concomitantemente marcadores uniparentais paternos, ligados à região não-recombinante do cromossomo Y, e materno, DNA mitocondrial, em uma amostra envolvendo populações nativas sul-americanas que até então pouco ou nunca antes haviam sido estudadas com marcadores genéticos moleculares.

2.2 Objetivos específicos

A - Tentar definir a melhor filogenia dos cromossomos Y nativos americanos e estabelecer o padrão da distribuição dos respectivos haplogrupos e linhagens nas populações ameríndias sul-americanas;

- B - Estimar padrões de diversidade e diferenciação utilizando-se dados do cromossomo Y e mtDNA, considerando as várias tribos amostradas;
- C - Resgatar detalhes sobre a história evolutiva dessas populações;
- D - Avaliar sinais do modelo fissão-fusão de propagação das aldeias.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Populações amostradas

Um total de 108 indivíduos homens foram estudados para o conjunto de marcadores do cromossomo Y aqui investigados. Oitenta e cinco são indígenas sul-americanos, compreendendo 16 tribos; e 23 asiáticos (siberianos), compreendendo 6 grupos étnicos distintos (ver Tabela 16 em anexo).

A amostra para o mtDNA constitui-se de um total de 160 indivíduos (homens e mulheres), compreendendo 10 tribos sul-americanas (ver Tabela 17 em anexo).

Todos os indivíduos amostrados colaboraram voluntariamente para a realização deste estudo, sendo que o suporte logístico para as coletas foi oferecido pela FUNAI. Tais amostras foram coletadas sob a supervisão do Prof. Dr. Francisco Mauro Salzano (Departamento de Genética-UFRGS) ao longo de cinquenta anos. A amostra dos asiáticos (siberianos) foi cedida pelo Prof. Dr. Sandro Bonatto (PUCRS).

Parecer ético favorável para a utilização destas amostras em estudos evolutivos foi fornecido pelo Conselho Nacional de Ética em Pesquisa (CONEP, parecer nº 123/98) (ver anexos).

3.2 Extração de DNA das amostras

A extração de DNA foi realizada a partir de amostras de sangue total, plasma e saliva, utilizando-se o QIAamp DNA MiniKit (Qiagen) segundo orientações do fabricante.

3.3 Genotipagem

As amostras de DNA foram submetidas às PCRs. Para todas as PCRs utilizou-se a Platinum® *Taq* DNA *Polymerase* (Invitrogen), tendo elas sido realizadas nos termocicladores TC-412 e TC-512 da Techne (Barloworld Scientific Ltd) e o sucesso das



Figura 5: Mapa mostrando as tribos amostradas na América do Sul.



Figura 6: Mapa mostrando as tribos amostradas na Ásia.

reações foi verificado por eletroforese em gel de agarose com tampão TBE e corante Brometo de Etídio, com posterior verificação deste gel em um transluminador (emissor de Ultravioleta) sob prévia utilização de Azul de Bromofenol.

O seqüenciamento (e purificação) dos produtos de amplificação do cromossomo Y foi realizado na Macrogen (Macrogen Inc.; Seul, Coréia do Sul). Para tal foi utilizado o seqüenciador ABI3730XL, tendo sido utilizado o programa KB Basecaller para verificar a qualidade das seqüências.

Já os produtos de amplificação do mtDNA foram seqüenciados e purificados em AFDIL (Armed Forces DNA Identification Laboratory, Rockville, MD, USA), utilizando os seqüenciadores Applied Biosystems 3130 ou 3730 Genetic Analyzer.

A região controladora-RC (HVS-I: da posição 16.024 até 16.569, e a HVS-II: da posição 001 até 576) e a região imediatamente 5' à região controladora foram seqüenciadas. Esse protocolo de seqüenciamento cobre a posição 15.930 que, em conjunto com outras posições da RC, permite diferenciar os subhaplogrupos de C1 (C1b, C1c, C1d).

Já no caso do cromossomo Y, utilizou-se RFLP para os locos 12F2.a, 92R7, M9, M17, M170, M242 e YAP; PCR alelo-específico (competição) para os locos M3 e RPS4Y711; e seqüenciamento para os locos M19, M25, M45, M120, M143, M194, M199, M323, M346, M378, MEH2, N14, P36.2, P48, P89, P106 e P292 (ver Tabela 17 em anexo). O seqüenciamento também foi utilizado para buscar possíveis SNPs ainda não identificados e que podem ajudar a definir melhor a árvore filogenética do cromossomo Y.

As combinações das variantes alélicas dos diferentes marcadores ao longo do cromossomo Y definem haplogrupos de acordo com a proposta hierárquica apresentada por *The Y Chromosome Consortium* (2002) e por Karafet et al. (2008; Figura 7).

A figura 7 mostra os haplogrupos do cromossomo Y agrupados hierarquicamente juntamente com seus respectivos marcadores. Mas cabe salientar que a terminologia utilizada para determinar os cromossomos Y humanos algumas vezes ainda inclui: clados, sub-clados, sub-haplogrupos; e neste estudo o termo haplogrupo será utilizado para definir linhagens maiores (P*, Q*, etc), bem como para definir suas derivações (Q1*, Q1a3a3, etc).

Y-Chromosome Phylogenetic Tree

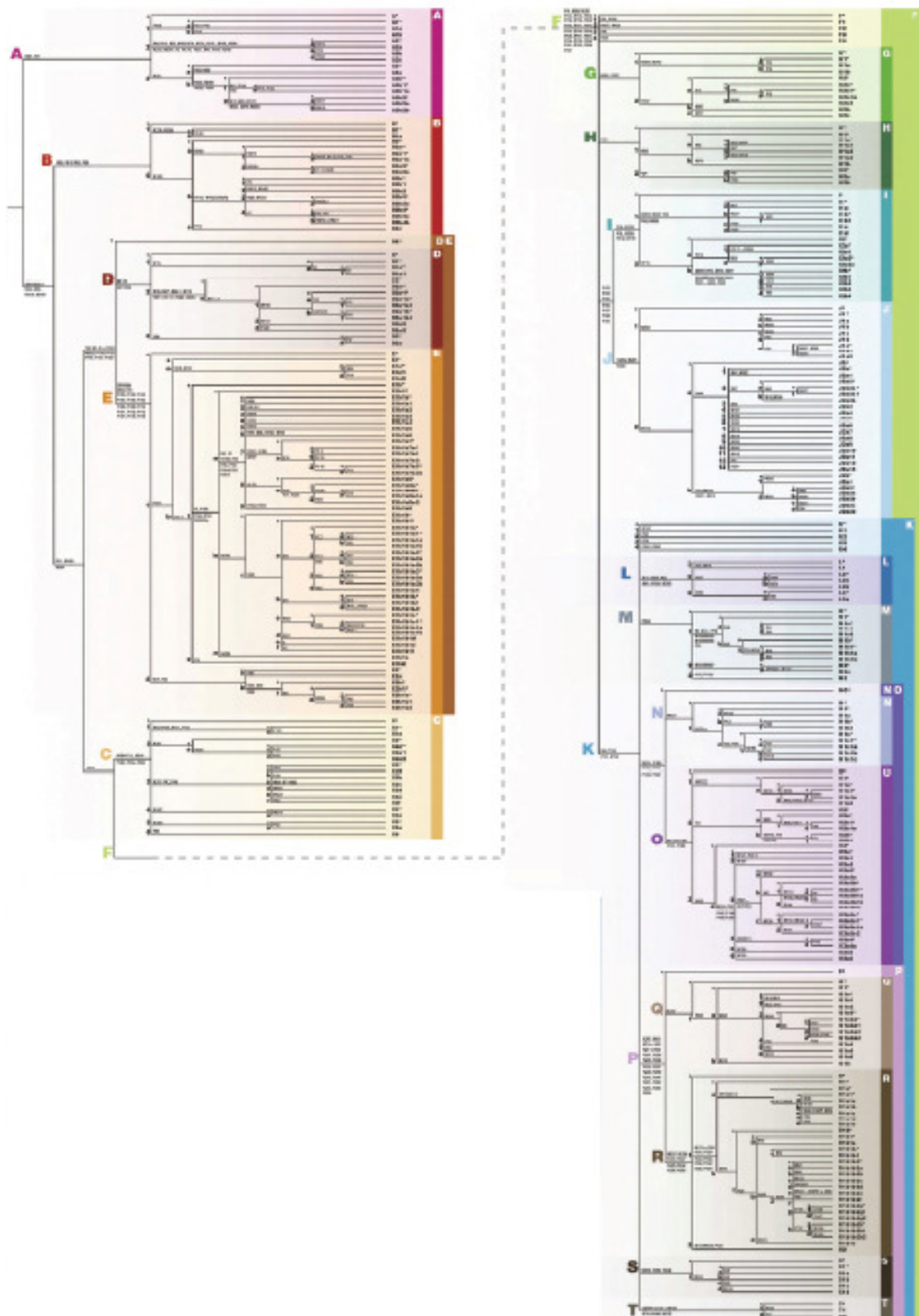


Figura 7: Árvore filogenética dos cromossomos Y.

Fonte: Karafet et al., 2008.

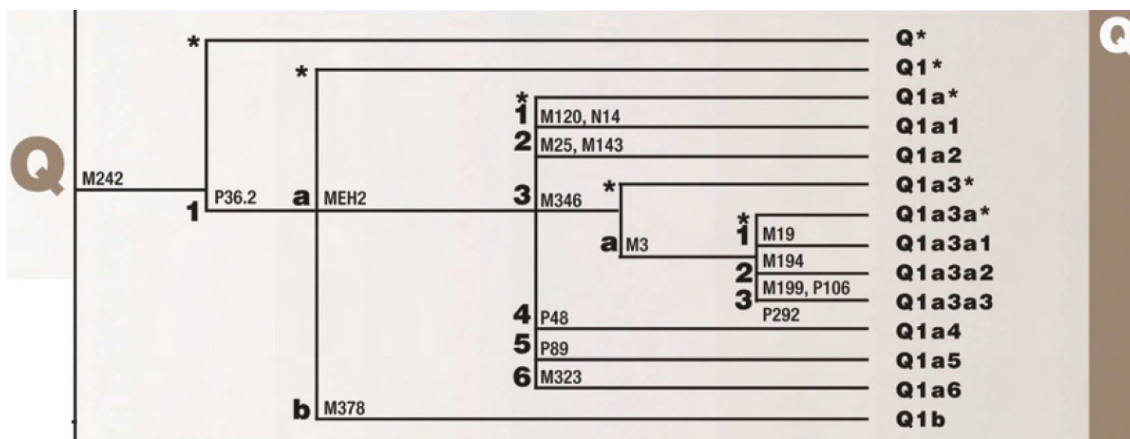


Figura 8: Haplogrupo Q do cromossomo Y.

Fonte: modificado de Karafet et al., 2008.

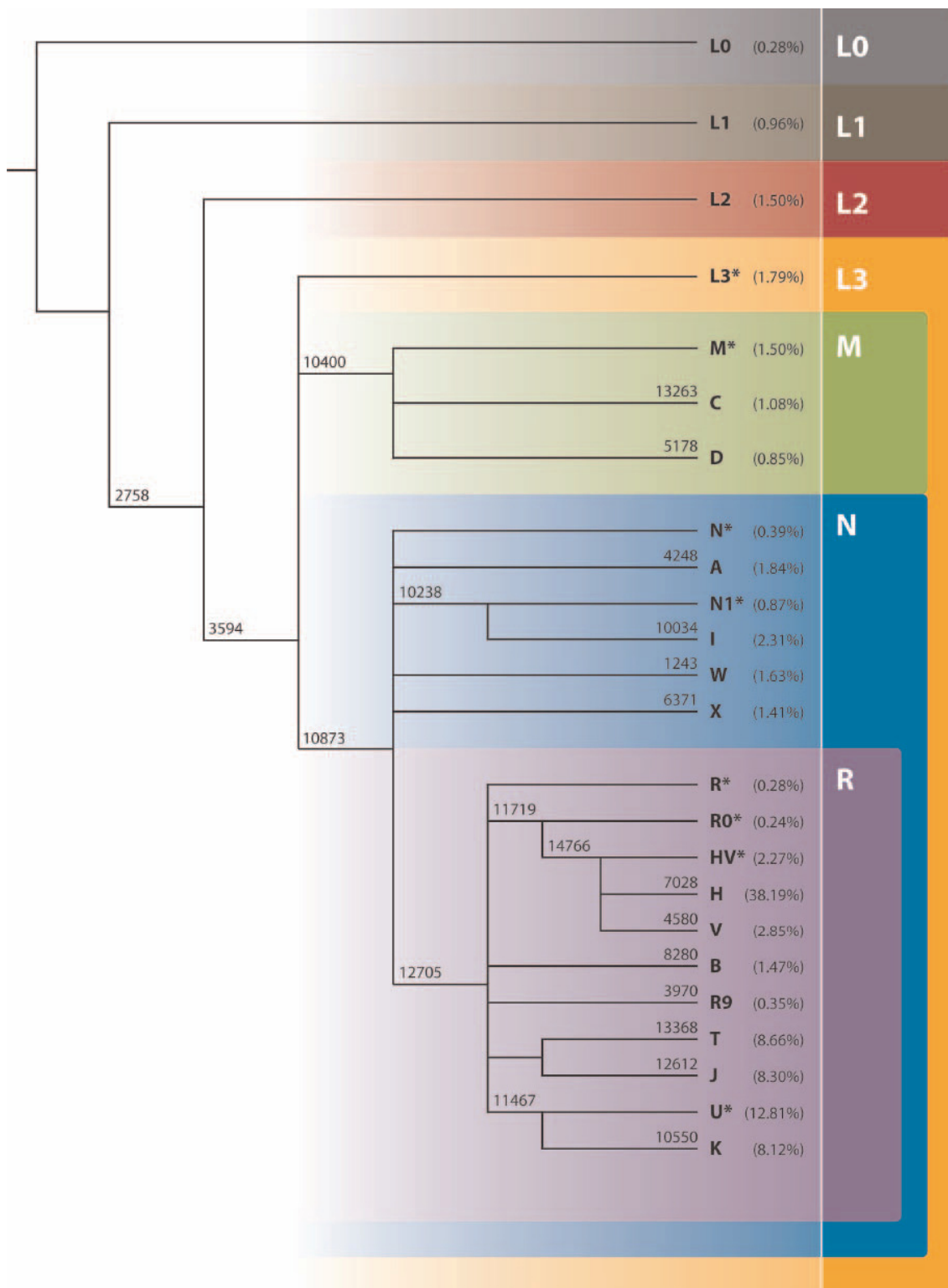


Figura 9: Árvore filogenética dos mtDNAs.

Fonte: Behar et al., 2007.

3.4 Análise dos dados

O programa Google Earth 5.1 (Google Inc., 2009) foi utilizado para gerar as figuras mostrando a localização das tribos amostradas neste estudo.

As seqüências foram alinhadas, sua qualidade avaliada (verificação de cromatogramas) e a anotação das mutações foi feita usando os programas CodonCode Aligner 3.0.3 (<http://www.codoncode.com/>) e BioEdit 7.0.9 (Hall, 1999).

Adicionalmente todos os cromatogramas foram visualizados e conferidos manualmente.

As freqüências dos haplogrupos foram obtidas por contagem direta.

Para calcular a diversidade inter-populacional F_{ST} , Teste Exato de Diferenciação Populacional (Rousset e Raymond, 1995; Goudet et al., 1996) e AMOVA (Weir e Cockerham, 1984; Excoffier et al., 1992; Weir, 1996) foram feitos com o programa Arlequin 3.11 (Excoffier et al., 2005). Este programa também foi utilizado para calcular o nível de diversidade intra-populacional (Nei, 1987).

Já G_{ST} e N_m foram calculados usando o Genetix 4.05 (Belkhir et al., 2004).

Para visualização do distanciamento/proximidade genética das amostras o Escalonamento Multidimensional foi feito com o programa PASW 18 (antigo SPSS) (<http://www.spss.com>).

A visualização dos padrões de distribuição das freqüências dos haplogrupos aqui analisados ao longo da América do Sul foi feita com a geração de mapas de isolinhas utilizando o programa IDRISI 15.0 (IDRISI Andes) (Eastman, 2006).

Os padrões de fluxo gênico intra-tribal (entre aldeias) e inter-tribal (entre tribos) de homens e mulheres, considerando as várias regiões amostradas e os dois conjuntos de dados (objetivo B), foram estimados de acordo com Mesa et al. (2000) e Bortolini et al. (2002), onde $N_m = (1/F_{ST}) - 1$, sendo N_m o número de migrantes por geração considerando marcadores uniparentais. Vale destacar que com os dados do mtDNA, N_m irá representar o número de mulheres migrantes, enquanto com os dados dos marcadores de Y o mesmo fornecerá o número de homens migrantes. Vale lembrar que

Gst pode ser substituída na fórmula acima por qualquer estatística similar como *Fst*, por exemplo.

Foi ainda utilizada metodologia similar à empregada por Marrero et al. (2007b), com a preparação das linhagens através do programa DnaSP 5.10 (Librado e Rozas, 2009) para posteriormente serem geradas as *networks* com o programa Network 4.5.1.6. (<http://www.fluxus-engineering.com/>) utilizando-se do algoritmo *median-joining* (Bandelt et al., 1999).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Cromossomo Y

4.1.1 Haplogrupos e suas distribuições

Algumas populações (Araweté, Jamamadi, Karipuna, Kuben-Kran-Kegn, Munduruku e Tenharin) nunca haviam sido amostradas para investigações com o cromossomo Y até o presente estudo. Além disso, com exceção dos Lengua, todas as tribos que anteriormente já haviam sido estudadas para SNPs do cromossomo Y o foram antes da atual árvore filogenética ser definida (Karafet et al., 2008). Portanto, o presente estudo utilizou pela primeira vez todos os novos marcadores que podem definir em maior detalhes a questão hierárquica dentro do haplogrupo Q*. Adicionalmente um total de 179.884 pb da NRY foram seqüenciados (8.921 pb, correspondendo a ~0,015% dos ~60Mb do cromossomo Y), não só para a verificação das mutações descritas por Karafet et al. (2008), mas também pra verificar se haveria alguma outra alteração nessas regiões, que pudessem ajudar a definir em detalhes a árvore filogenética da NRY.

Nenhuma mutação nova foi identificada envolvendo os 179.884 pb seqüenciados para esse trabalho. A figura 10 descreve os haplogrupos encontrados na amostra aqui investigada, bem como sua relação hierárquica. A distribuição de cada haplogrupo bem como a localização geográfica das populações onde foram encontrados podem ser vistos nas figuras 11 e 12 para a América do Sul e Ásia, respectivamente.

Entre as 16 tribos nativas da América do Sul estudadas aqui, 63% apresentam o cromossomo Q1a3a* fixado. A presença majoritária desse cromossomo é vista na maioria dos estudos anteriores com populações ameríndias (Tabela 3). Outro resultado mostra a ausência do alelo derivado para o marcador M19, o que corrobora a sugestão de que o mesmo estaria restrito a poucas populações do noroeste da América do Sul (Tabela 3: tribos Ticuna e Wayuu, estando entre os ancestrais dos primeiros o provável cromossomo onde a mutação M19 T→A ocorreu; Bortolini et al., 2003). Por outro

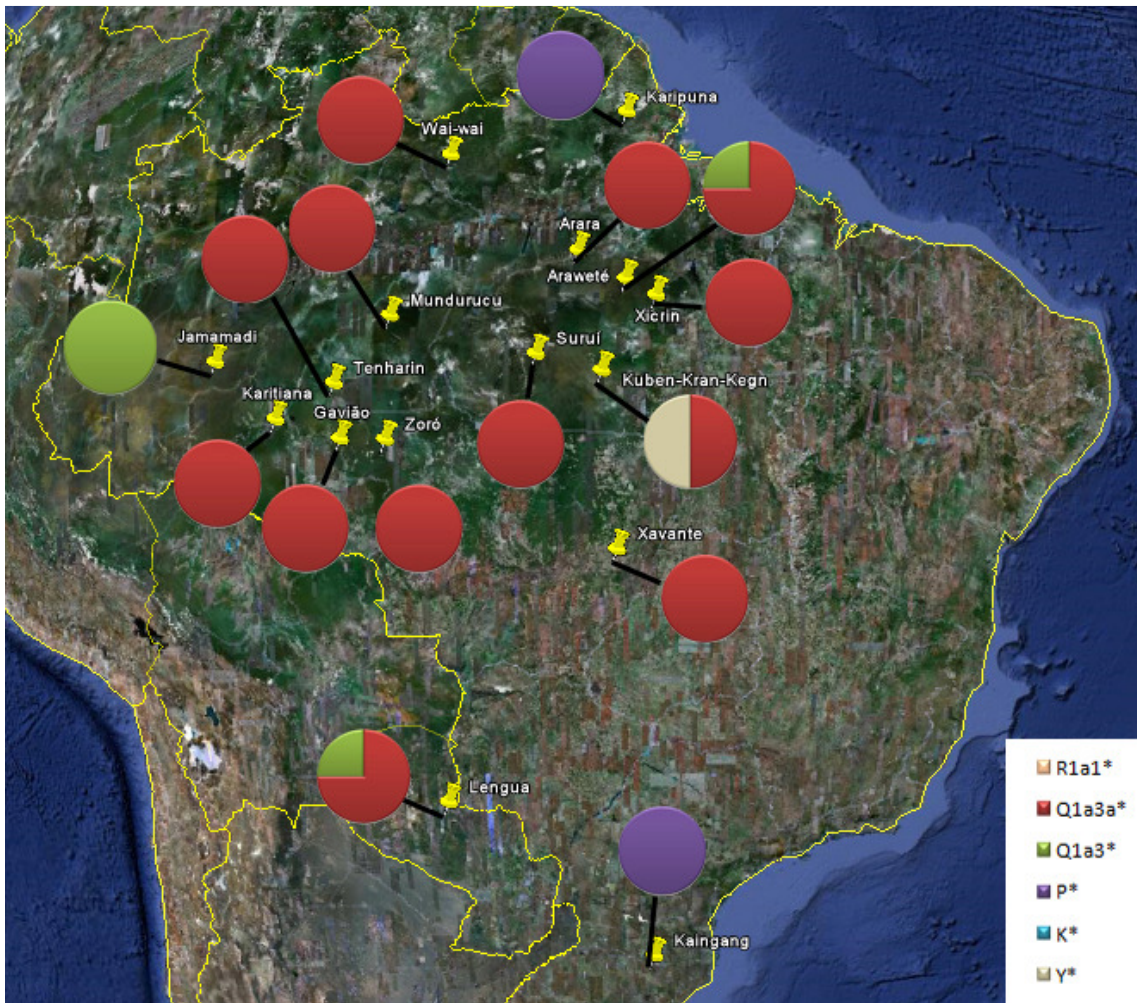


Figura 11: Mapa mostrando a proporção dos haplogrupos do cromossomo Y em cada tribo na América do Sul, bem como sua localização.

Figura feita a partir de dados da figura 10.

lado, nenhum asiático aqui investigado, incluindo os esquimós da Sibéria, apresenta o cromossomo Q1a3a*, o que também reforça a idéia do mesmo ter tido origem beringiana (Santos et al., 2007; González-José et al., 2008). Bortolini et al. (2003) descreveram Q1a3a* numa freqüência de 6% em populações Na-Dene do Canadá, mas sua presença ainda não foi documentada em esquimós americanos, visto ainda não ter sido investigada nenhuma amostra desse grupo em estudos que envolvem esse marcador.

Já a presença de Q1a3a* em baixas freqüências em algumas populações asiáticas vista em trabalhos anteriores poderia ser atribuída ao fluxo migratório reverso a partir da

Beríngia e/ou América após a formação do estreito de Bering (Santos et al., 2007; González-José et al., 2008).

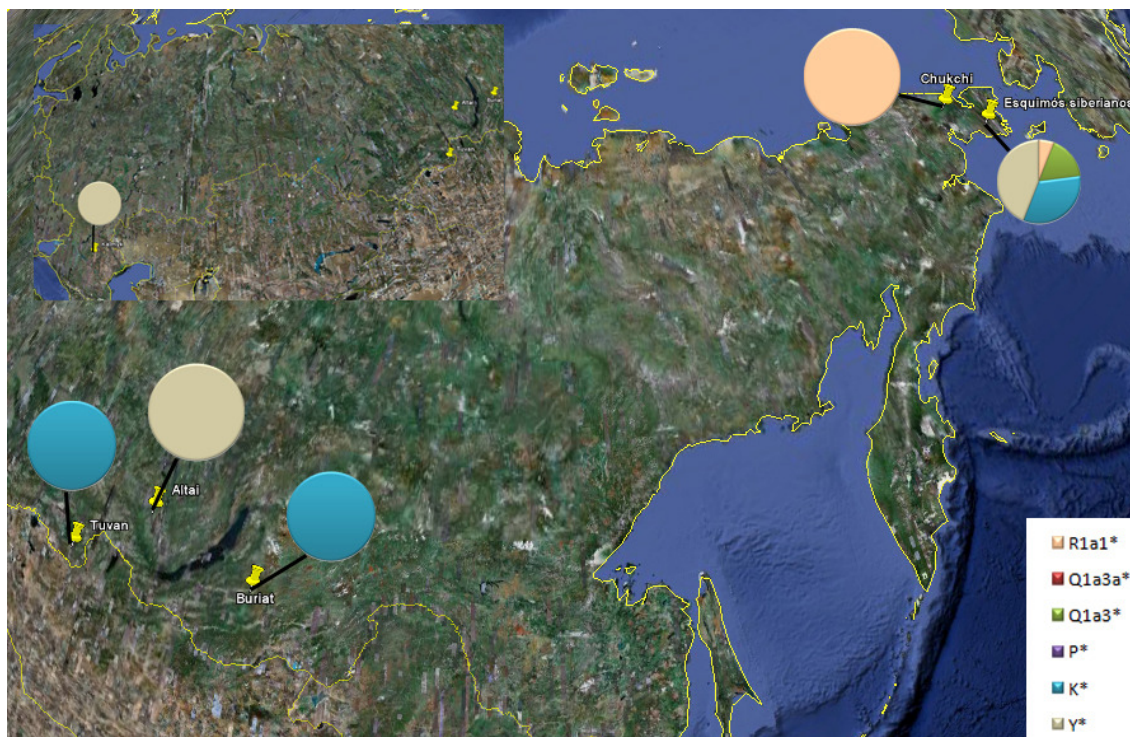


Figura 12: Mapa mostrando a proporção dos haplogrupos do cromossomo Y em cada população na Ásia, bem como sua localização.

Figura feita a partir de dados da figura 10.

Notável foi a presença do haplogrupa Q1a3*, identificado em nativos americanos só bem recentemente (Bailliet et al., 2009). Entre os ameríndios, este haplogrupa parece ser o que até agora era identificado como sendo apenas “haplogrupa Q*”, ou seja, cromossomo Y portador do alelo derivado no loco M242, mas com alelo ancestral para o M3 (Tabela 3).

A presença do haplogrupa Q1a3* foi detectada nos Araweté, Jamamadi, Lengua e Esquimós siberianos. Nos Jamamadi a frequência foi de 100%. Isto talvez possa ser explicado pelo fato de se tratar de um grupo bastante isolado, do grupo lingüístico Arawá. Poderia também ser devido ao fato de o número amostral ser pequeno, mas cabe salientar que essa tribo também apresentou uma distribuição de haplogrupos

mitocondriais bastante distinta das demais (único haplogrupo mitocondrial aparece com frequência de 92%; Tabela 7).

Tabela 3: Frequência dos haplogrupos (%) do cromossomo Y em nativos americanos e asiáticos não considerando o polimorfismo no loco M346.

Populações (n)	Haplogrupos					Referências
	Q1a3a1	Q1a3a*	Q*	C*	Outros não-ameríndios	
Ache (54)		98			2	Bortolini et al., 2003
Apalaí (48)		100				Bortolini et al., 2003
Arara (8)		100				Rodríguez-Delfin et al., 1997
Arara (7)		100				Presente estudo
Araweté (4)		75	25			Presente estudo
Ayoreo (9)		56	22			Bailliet et al., 2009
Asurini (4)		100				Bortolini et al., 2003
Barira (12)		100				Bortolini et al., 2003
Chorote (9)		89			21	Bailliet et al., 2009
Cinta-Larga (15)		100				Bortolini et al., 2003
Emerillon (9)		100				Mazières et al., 2008
Gavião (7)		100				Presente estudo
Gorotire (5)		100				Bortolini et al., 2003
Guarani (78)		72	5		23	Bortolini et al., 2003; Marrero et al., 2007b
Huilliche (18)		83			27	Bailliet et al., 2009
Huitoto (4)		75			25	Bortolini et al., 2003
Ingano (99)		11	67		22	Bortolini et al., 2003
Jamamadi (3)			100			Presente estudo
Kaingang (58)		64	5			Bortolini et al., 2003; Marrero et al., 2007b
Kaingang (1)					100	Presente estudo
Kali'na (21)		81				Mazières et al., 2008
Karipuna (1)					100	Presente estudo
Karitiana (15)		100				Underhill et al. 1996
Karitiana (3)		100				Presente estudo
Kraho (9)		100				Bortolini et al., 2003
Kuben-Kran-Kegn (2)		50			50	Presente estudo
Lengua (24)		67			33**	Bianchi et al., 1998
Lengua (24)		67	29		4	Bailliet et al., 2009
Lengua (12)		75	25			Presente estudo
Mapuche (26)		54	4		42	Bailliet et al., 2009
Matsiguenga (28)		81	9			Mazières et al., 2008
Mekranoti (15)		73	20		7	Bortolini et al., 2003
Mocoví (40)		55	5		40	Bailliet et al., 2009
Munduruku (1)		100				Presente estudo
Pacaás Novos (29)		100				Bortolini et al., 2003

Palikur (35)		91	3			Mazières et al., 2008
Parakanã (20)		100				Bortolini et al., 2003
Pehuenche (18)		83		17		Bailliet et al., 2009
Suruí (17)		94		6**		Underhill et al., 1996
Suruí (7)		100				Presente estudo
Tenharin (1)		100				Presente estudo
Teuhelche (20)		65		35		Bailliet et al., 2009
Ticuna (33)	67	22		11		Bortolini et al., 2003
Tiryíó (4)		100				Bortolini et al., 2003
Urubu-Kaapor (16)		100				Bortolini et al., 2003
Toba (12)		83				Bailliet et al., 2009
Wai-Wai (9)		100				Presente estudo
Waiãmpi (38)		100				Mazières et al., 2008
Waiãmpi (14)		100				Bortolini et al., 2003
Warao (12)		100				Bortolini et al., 2003
Wayuu (19)	10	38	21	31		Bortolini et al., 2003
Wichi (120)		37	1	62		Bailliet et al., 2009
Yagua (7)		86	14			Bortolini et al., 2003
Xavante (15)		100				Presente estudo
Xikrin (14)		100				Presente estudo; Bortolini et al., 2003
Yukpa (12)		100				Bortolini et al., 2003
Zenu (30)		33	48	19		Bortolini et al., 2003
Zoró (6)		100				Presente estudo
Na-Dene (48)		6	25	6	63	Bortolini et al., 2003
Esquimó siberiano (56)		18			82**	Karafet et al., 1997; Lell et al., 1997
Esquimó siberiano (18)			17		83	Presente estudo
Altai (1)					100 (Y*)	Presente estudo
Buriat (1)					100 (K*)	Presente estudo
Chukchi (30)		17			83*	Karafet et al., 1997; Lell et al., 1997
Chukchi (1)					100 (R1a1*)	Presente estudo
Kalmyk (1)					100 (Y*)	Presente estudo
Tuvan (1)					100 (K*)	Presente estudo

Obs.: coluna do haplogrupo Q* inclui o haplogrupo Q1a3*, identificado apenas em Bailliet et al., 2009 e no presente estudo.

**indivíduos identificados apenas como não sendo Q1a3a*.

Nossos achados até aqui permitem sugerir que com a genotipagem do polimorfismo no loco M346, o qual define o haplogrupo Q1a3* (Sengupta et al., 2006), a

maioria dos cromossomos Y até então identificados como pertencentes ao haplogrupo Q* (ver Tabela 3) provavelmente fazem parte do haplogrupo Q1a3*. Certo, porém é o fato de Q1a3* estar presente na Índia e Paquistão (Sengupta et al., 2006). Isso demonstra a provável ampla distribuição de Q1a3* (embora com baixas frequências na atualidade) em toda Ásia.

A Figura 13 ilustra muito bem as distribuições complementares de Q1a3a* e Q1a3* na América do Sul, o que salienta a natureza majoritária “bi-haplogrupo” no continente.

Nenhuma das novas mutações mencionadas na atual árvore filogenética do cromossomo Y (com exceção do M346, ver acima) foram encontradas. Algumas dessas mutações também já haviam sido encontradas em populações asiáticas (Tabela 4).

Cromossomos Y de provável origem não-indígena também foram detectados nos Kaingang e nos Karipuna. Uma amostra maior dos primeiros foi investigada por Marrero et al. (2007b) com um conjunto menor de marcadores. Marrero et al. (2007b) também indentificaram cromossomos não-indígenas, ou seja, na ordem de 15% e 16% dos cromossomos Y teriam origem européia e africana, respectivamente.

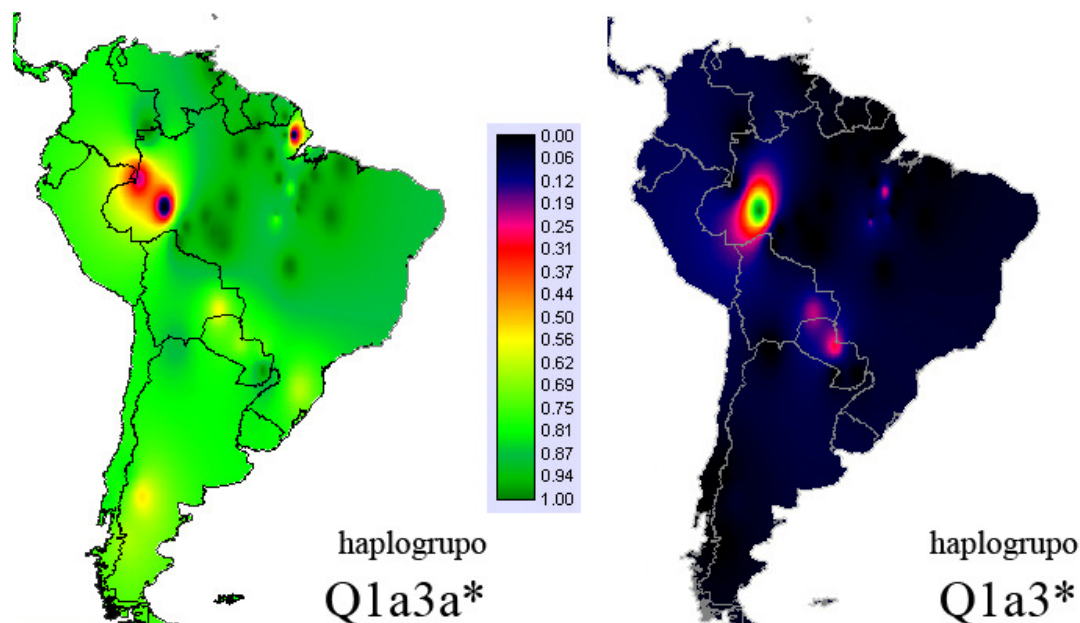


Figura 13: Mapas de isolinhas mostrando a distribuição das frequências dos haplogrupos do cromossomo Y Q1a3a e Q1a3* na América do Sul.

Figura feita a partir de dados da tabela 3.

Tabela 4: Cromossomos específicos asiático-ameríndios descritos em estudos anteriores.

Marcador	Haplogrupo	Região e/ou População	Referência
M19	Q1a3a1	América do Sul Ticuna, Wayuu	Underhill et al., 1997* Ruiz-Linares et al., 1999; Bortolini et al., 2003
M25	Q1a2	Ásia Central, Sibéria	Underhill et al., 2000; Underhill et al., 2001*
M120	Q1a1	China China (Han) Paquistão	Underhill et al., 2000; Underhill et al., 2001* Deng et al., 2004 Sengupta et al., 2006
M143	Q1a2	Ásia Central, Sibéria	Underhill et al., 2000; Underhill et al., 2001*
M194	Q1a3a2	Não identificado	Underhill et al., 2001*
M199	Q1a3a3	Não identificado Suruí	Underhill et al., 2001* YCC, 2002
M323	Q1a6	Iêmen	Shen et al., 2004*
M346**	Q1a3	Índia, Paquistão Lengua, Ayoreo, Wichi, Mocoví, Mapuche, Huilliche	Sengupta et al., 2006* Bailliet et al., 2009
M378	Q1b	Paquistão	Sengupta et al., 2006*

MEH2	Q1a	Não identificado	YCC, 2002*
N14	Q1a1	Han	Deng et al., 2004*
P36.2	Q1	Pima Ásia (Japão)	YCC, 2002* Hammer et al., 2006
P48	Q1a4	Não identificado Pima	Hammer et al., 2003* Karafet et al., 2008
P89	Q1a5	Não identificado	Wilder et al., 2004*
P106	Q1a3a3	Não identificado	Karafet et al., 2008*
P292	Q1a3a3	Não identificado	Karafet et al., 2008*

*referência original para esta mutação.

**foi encontrado no presente estudo mas consta nesta tabela por se tratar de uma mutação recentemente identificada.

4.1.2 Diversidade, diferenciação e fluxo gênico

Procurou-se verificar também se existe variação genética significativa dentro e entre as tribos/populações/grupos/divisões através do teste de AMOVA (Tabela 5), utilizando-se os dados apresentados na figura 11. Tanto a divisão lingüística quanto a geografia mostraram variação significativa somente quando a Ásia era comparada com os nativos americanos. Vale destacar que os Esquimós siberianos foram considerados asiáticos.

Tabela 5: AMOVA considerando as populações amostradas para o cromossomo Y.

Divisões (e número de populações) testadas	Número de grupos	Número de populações	Porcentagem da variação			Valor-p entre regiões
			Dentro das populações*	Entre populações da mesma divisão*	Entre divisões	
Linguística						
Asiáticos (6) vs Carib (2) vs Ge (4) vs Tupi (8) vs Arawá (1) vs Mascoian (1)	6	22	39,73	16,56	43,71	0,004 ± 0,002
Carib (2) vs Ge (4) vs Tupi (8) vs Arawá (1) vs Mascoian (1)	5	16	42,60	36,39	21,00	0,147 ± 0,011
Carib (2) vs Ge (4) vs Tupi (8)	3	14	30,77***	69,23***	0,00**	0,874 ± 0,012
Geográfica						
Ásia (6) vs América do Sul (16)	2	22	26,32	14,34	59,34	p < 0,001
Norte Rio Amazonas (2) vs Sul Rio Amazonas (11) vs Centro-Sul (3)	3	16	37,89***	62,11***	0,00**	0,963 ± 0,007
Norte Rio Amazonas (2) vs Sul Rio Amazonas (11)	2	13	24,02***	75,98***	0,00**	1,000 ± 0,000

*Em todos os casos, p < 0,001

**Valores negativos

***Valores corrigidos para que atingissem 100%.

Valor de significância = 0,05.

Resultados obtidos a partir da frequência dos haplogrupos do cromossomo Y.

Asiáticos: esquimós siberianos, Altaian, Buriat, Chukchi, Kalmyk, Tuvan; Carib: Arara, Wai-Wai; Ge: Kaingang, Kuben-Kran-Kegn, Xavante, Xikrin; Tupi: Araweté, Gavião, Karipuna, Karitiana, Munduruku, Suruí, Tenharin, Zoró; Arawá: Jamamadi; Mascoian: Lengua.

Norte Rio Amazonas: Karipuna, Wai-Wai; Sul Rio Amazonas: Arara, Araweté, Gavião, Jamamadi, Karitiana, Kuben-Kran-Kegn, Munduruku, Suruí, Tenharin, Xikrin, Zoró; Centro-Sul: Kaingang, Lengua, Xavante.

A tabela 6 mostra valores de diversidade e do número de migrantes médio por geração. A proporção da diversidade genética total que é oriunda da diversidade genética entre tribos ($G_{ST} = 0,81$) observado para a América do Sul foi o maior encontrado até o momento (Tabela 6). Conseqüentemente, para o N_m ocorreu o inverso, o valor encontrado foi o menor visto até hoje. Esse resultado pode ser atribuído ao fato de termos confirmado a natureza “bi-haplogrupo” do sistema uniparental em questão, o que junto com o tamanho efetivo pequeno favorece a ação da deriva genética. Tais valores de G_{ST} e N_m foram marcadamente diferentes dos encontrados para o mtDNA, como poderá ser visto mais adiante.

Tabela 6: Proporção da diversidade genética total devido à diversidade interpopulacional (G_{ST}) e número efetivo de migrantes (N_m) considerando dados do cromossomo Y.

População	N*	Marcadores utilizados	G_{ST}	N_m	Referência
América do Sul	16	SNPs/ frequência dos haplogrupos	0,81	0,2	Presente estudo**
Colômbia	5	STRs/frequência alélica	0,16	5,1	Mesa et al., 2000
América do Sul	12	STRs/frequência alélica	0,30	2,3	Bianchi et al., 1998
América do Sul	17	SNPs/frequência dos haplogrupos	0,47	1,1	Bortolini et al., 2002
América Central	7	SNPs/frequência dos haplogrupos	0,15	5,7	Bortolini et al., 2002
América do Norte	4	SNPs/frequência dos haplogrupos	0,11	8,1	Bortolini et al., 2002

*Número de populações.

**Considerando apenas os indivíduos da América do Sul e valores obtidos a partir das frequências dos haplogrupos do cromossomo Y apresentadas na figura 11.

4.2 DNA mitocondrial

4.2.1 Haplogrupos e suas distribuições

Vale lembrar que o conjunto de amostras estudadas para o cromossomo Y não é o mesmo daquele do mtDNA. Infelizmente isso se deve a problemas amostrais e/ou de genotipagens/seqüenciamento ocorridos no transcurso do trabalho.

Os estudos com o mtDNA vêm sendo feitos há mais tempo e com maior amplitude do que com o cromossomo Y, mas também aqui algumas tribos (Gorotire, Jamamadi, Karipuna, Kuben-Kran-Kegn, Lengua, Mekranoti, Pacaás Novos e Tenharin) nunca haviam sido estudadas para este sistema. O mtDNA teve seqüenciada a sua região controladora (HVS-I 16024-16569 e HVS-II 001-576) e a região imediatamente 5' a ela, somando um total de 214.560 pb seqüenciados.

A tabela 7 descreve os haplogrupos mitocondriais encontrados na amostra aqui investigada, e suas localizações podem ser visualizadas na figura 14. Fica marcante, como já constatado para o cromossomo Y, o caso dos Jamamadi onde um único haplogrupo (C1b) corresponde a 92% das seqüências investigadas para esta tribo. Freqüências elevadas ou mesmo haplogrupos fixados também podem ser encontrados em outras tribos analisadas anteriormente (Tabela 8), mas corresponde à minoria dos casos.

Tabela 7: Proporção dos haplogrupos do mtDNA nas populações aqui investigadas.

População	N	Língua	Haplogrupos (%)					
			A2	B2	B2b	C1b	C1d	D1
Arara	19	Carib			58		42	
Cinta-Larga	8	Tupi	76			12		12
Gorotire	11	Ge	28	18		18		36
Jamamadi	13	Arawá				92		8
Kuben-Kran-Kegn	19	Ge	58	16	10	6		10
Mekranoti	24	Ge	29	50	13		8	
Munduruku	14	Tupi	14	28			8	50

Pacaás Novos	30	Chapacura-Wanham	40	30	27	3
Parakanã	19	Tupi	5	48	26	21
Xikrin	3	Ge		33	33	33
Total	160					

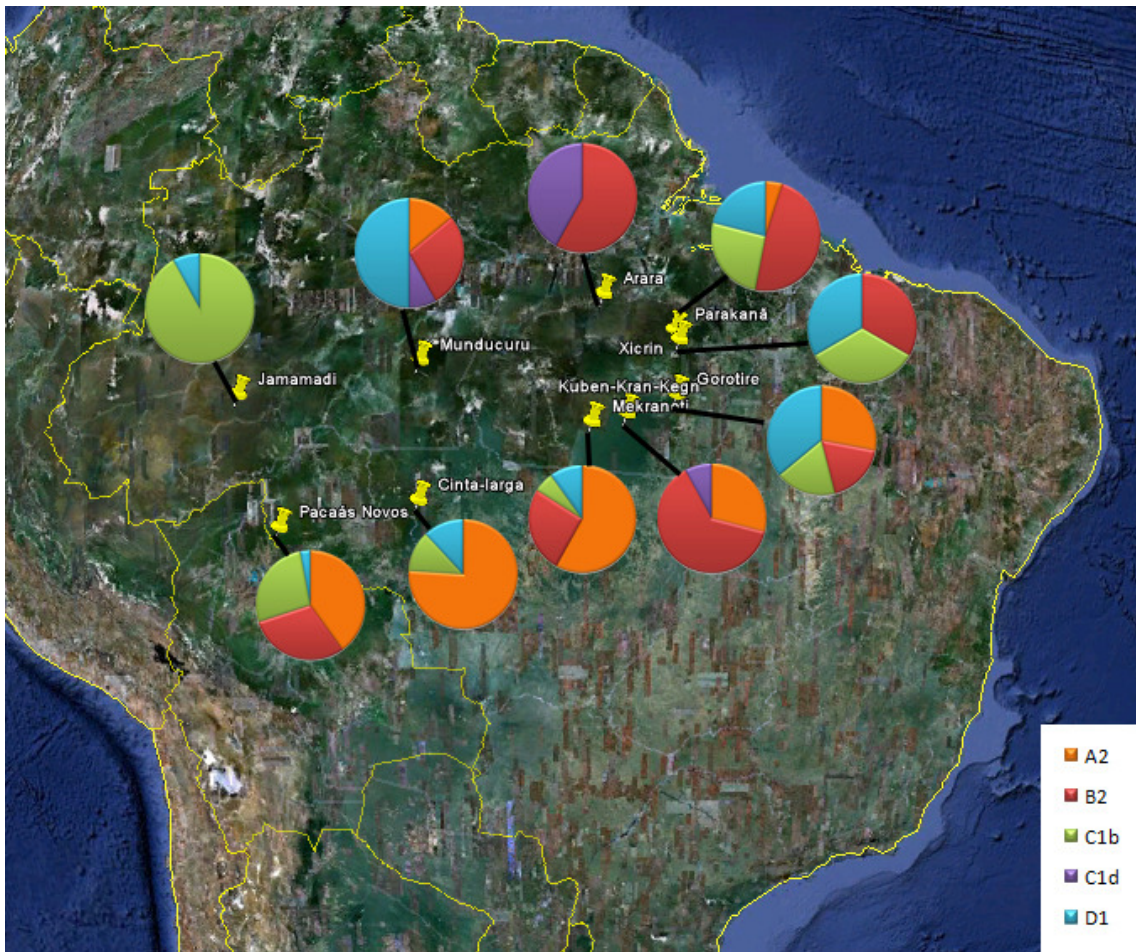


Figura 14: Mapa mostrando a proporção dos haplogrupos do mtDNA em cada tribo, bem como sua localização.

Figura feita a partir de dados da tabela 7.

O haplogrupo D1 até então só encontrado em nativos americanos, recentemente foi encontrado em amostras de DNA antigo de esqueletos Jomon (Adachi et al., 2009), encontrados em Hokkaido, norte do Japão.

Tabela 8: Distribuição dos principais haplogrupos* do mtDNA em populações nativas americanas.

População	N	Haplogrupos (%)				Referências
		A	B	C	D	
Ache	63	10	90	0	0	Dornelles, 2003
Aonikenk	5	0	0	75	25	Lalueza-Fox, 1996
Arara Iriri	10	100	0	0	0	Dornelles, 2003
Arara Laranja	12	0	25	75	0	Dornelles, 2003
Arara	19	0	58	42	0	Presente estudo
Araweté	18	39	0	50	11	Dornelles, 2003
Assurini Kuatinemo	13	8	23	31	38	Dornelles, 2003
Assurini Trocara	10	0	100	0	0	Dornelles, 2003
Atacama	13	23	69	8	0	Dornelles, 2003
Atacameño	60	12	72	10	6	Dornelles, 2003
Awa-Guajá	33	21	79	0	0	Dornelles, 2003
Awa-Juriti	15	0	87	13	0	Dornelles, 2003
Aymara	172	6	67	12	14	Dornelles, 2003
Ayoreo	74	0	0	100	0	Dornelles, 2003
Cayapa	93	37	51	12	0	Dornelles, 2003
Chorote	14	14	50	14	22	Dornelles, 2003
Cinta-Larga	16	6	0	25	69	Dornelles, 2003
Cinta-Larga	20	20	0	20	60	Dornelles et al., 2005
Cinta-Larga	8	76	0	12	12	Presente estudo
Embera	21	76	24	0	0	Dornelles, 2003
Gavião	43	9	9	0	82	Ward et al., 1996
Gavião	27	15	15	0	70	Dornelles, 2003
Gorotire	11	28	18	18	36	Presente estudo
Guarani Ñandeva	119	86	0	7	7	Marrero, 2003
Guarani Kaiowá	88	91	0	1	8	Marrero, 2003
Huilliche	38	6	29	18	47	Dornelles, 2003

Huilliche	80	3	29	19	49	Dornelles, 2003
Ingano	26	16	46	38	0	Dornelles, 2003
Jamamadi	10	0	0	100	0	Dornelles, 2003
Jamamadi	13	0	0	92	8	Presente estudo
Kaingang	78	47	4	49	0	Marrero et al., 2007b
Kaweskar	11	0	0	36	64	García-Bour et al., 2004
Kayapó	13	46	54	0	0	Dornelles, 2003
Karitiana	19	0	11	0	89	Dornelles, 2003
Katuena	20	25	5	40	30	Dornelles, 2003
Kraho	14	29	57	14	0	Dornelles, 2003
Kuben-Kran-Kegn	19	58	26	6	10	Presente estudo
Macushi	10	10	20	30	40	Dornelles, 2003
Makiritare	10	20	0	70	10	Dornelles, 2003
Mapuche	111	0	7	44	49	Moraga et al., 2000
Mapuche	39	15	38	21	26	Dornelles, 2003
Mapuche	61	6	36	23	35	Dornelles, 2003
Marubo	10	10	0	60	30	Dornelles, 2003
Mataco	28	11	36	0	53	Dornelles, 2003
Mekranoti	18	29	63	8	0	Presente estudo
Munduruku	18	22	28	6	44	Dornelles, 2003
Munduruku	14	14	28	8	50	Presente estudo
Pacaás Novos	30	40	30	27	3	Presente estudo
Palikur	15	7	20	13	60	Dornelles, 2003
Parakanã	12	8	25	42	25	Dornelles, 2003
Parakanã	13	8	23	46	23	Dornelles et al., 2005
Parakanã	19	5	48	26	21	Presente estudo
Pehuenche	106	3	10	41	46	Moraga et al., 2000
Pehuenche	100	2	9	37	52	Dornelles, 2003
Piaroa	10	50	0	10	40	Dornelles, 2003
Pilaga	40	5	38	27	30	Dornelles, 2003

Poturuajara	20	45	0	25	30	Dornelles, 2003
Puneños	66	12	64	8	16	Dornelles, 2003
Quechua	19	26	37	5	32	Dornelles, 2003
Selknam	3	0	0	100	0	García-Bour et al., 2004
Suruí	44	11	2	0	87	Dornelles et al., 2005
Suruí	20	5	5	0	90	Dornelles, 2003
Ticuna	28	18	0	32	50	Dornelles, 2003
Tiriyó	29	10	21	24	45	Dornelles, 2003
Toba Chaco	28	14	50	7	29	Dornelles, 2003
Toba Formosa	26	27	35	3	35	Dornelles, 2003
Urubu Kaapor	18	17	39	27	17	Dornelles, 2003
Waiana- Apalai	18	22	6	39	33	Dornelles, 2003
Waiãpi	21	81	0	19	0	Dornelles, 2003
Wayuu	39	26	36	38	0	Dornelles, 2003
Wapishana	12	0	25	8	67	Dornelles, 2003
Xavante	26	16	84	0	0	Dornelles, 2003
Xikrin	29	31	69	0	0	Dornelles, 2003
Xikrin	43	37	63	0	0	Dornelles et al., 2005
Xikrin	3	0	33	33	33	Presente estudo
Yamana	7	0	0	71	29	Lalueza-Fox, 1996
Yanomami	24	0	17	54	29	Dornelles, 2003
Yanomami	73	0	7	82	11	Dornelles, 2003
Yanomami	29	14	28	55	3	Dornelles, 2003
Yaghan	21	0	0	48	62	Moraga et al., 2000
Zenu	35	20	43	31	6	Dornelles, 2003
Zoró	30	20	3	13	64	Ward et al., 1996
Zoró	30	20	7	13	60	Dornelles, 2003

*Não considerando subtipos.

Obs.: para os dados de Dornelles, 2003 considerou-se apenas aqueles indivíduos que apresentaram os haplogrupos A, B, C e D.

Todos haplogrupos encontrados nas populações nativas americanas aqui estudadas estão também presentes nos indivíduos da população brasileira contemporânea (Alves-Silva et al., 2000; Marrero et al., 2007a; Hünemeier et al., 2007; Guerreiro-Junior et al., 2009).

Na figura 15 é possível verificar as distribuições dos haplogrupos mitocondriais na América do Sul. Certos padrões podem ser evidenciados, como a baixa frequência do haplogrupo A na América do Sul como um todo; a presença preponderante dos haplogrupos D e C na Amazônia e extremo sul do continente; e a presença marcante do haplogrupo B na região andina e centro-brasileira.

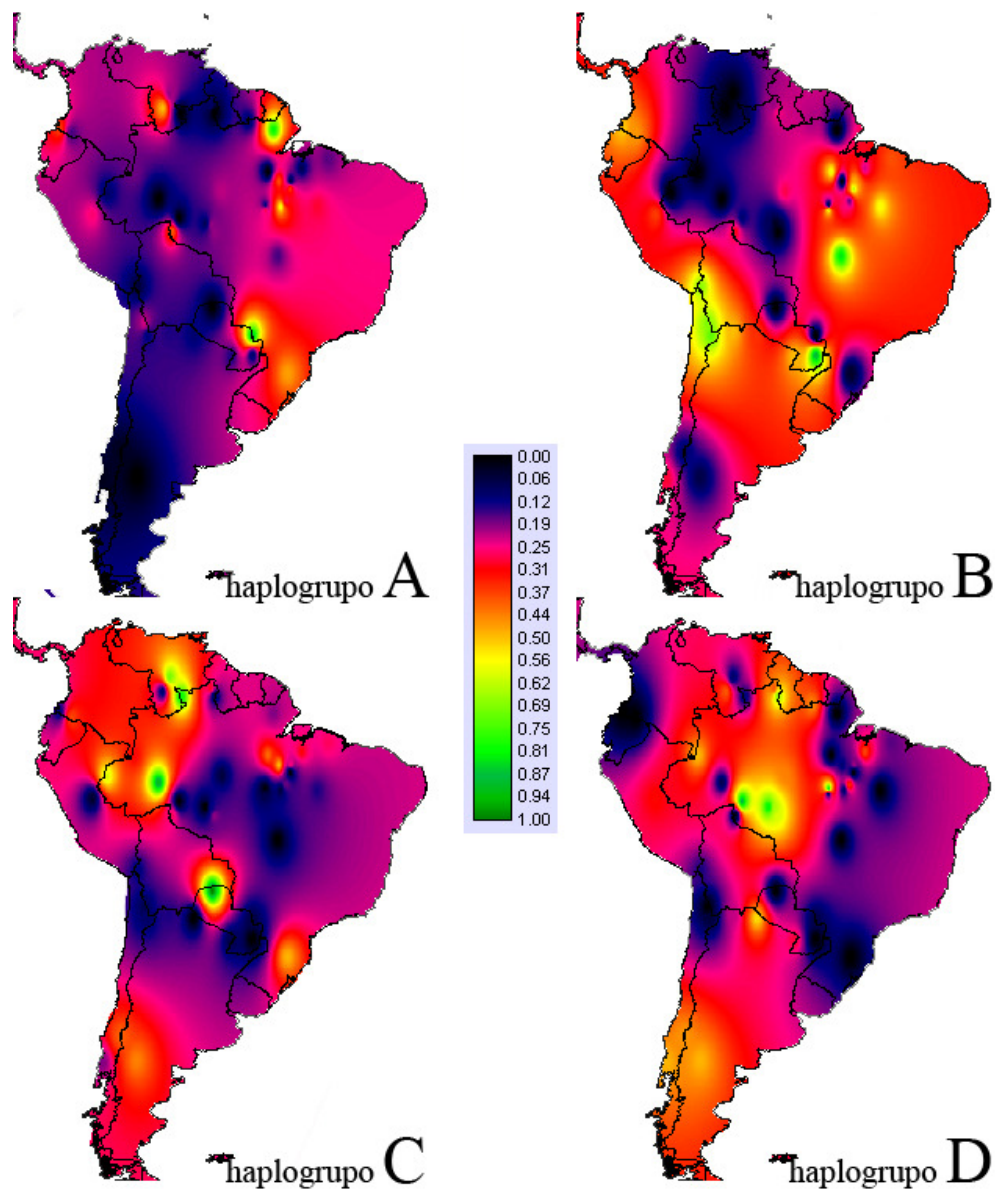


Figura 15: Mapas de isolinhas mostrando a distribuição das freqüências dos haplogrupos mitocondriais A, B, C e D na América do Sul.

Figura feita a partir de dados da tabela 8.

A figura 16 por sua vez mostra que a baixa freqüência do haplogrupo A é percebida tanto em populações Ge quanto Tupi.

Considerando o haplogrupo B, os Tupi mostram marcada diferença com os Ge, pois apresentam baixa freqüência desse haplogrupo, com exceção de pequena área envolvendo os Ache. Vale lembrar que os Ache apesar de falarem língua Tupi, apresentam uma origem e história controversa. Callegari-Jacques et al. (2008) relatam que seriam de origem Tupi, porém com forte mestiçagem com povos Ge.

No caso do haplogrupo C (Figura 15) as regiões onde sua presença é baixíssima tanto grupos Ge quanto Tupi são encontrados (Figura 16).

Com relação ao haplogrupo D, boa parte das freqüências mais elevadas (Figura 15) parecem estar relacionadas aos Tupi, já que nos Ge esse haplogrupo se mostra quase ausente (Figura 16).

Resumindo, os Ge mostram os haplogrupos B e A como sendo os mais freqüentes, enquanto que nos Tupi esses haplogrupos apresentam freqüências mais elevadas apenas em regiões bastante restritas, ficando o haplogrupo D como o mais freqüente. Cabe salientar que o haplogrupo C apresenta freqüência muito baixa tanto para os Ge quanto para os Tupi, sendo que freqüências um pouco mais elevadas estão quase que geograficamente opostas, ficando no sul do Brasil para os Ge e no norte para os Tupi.

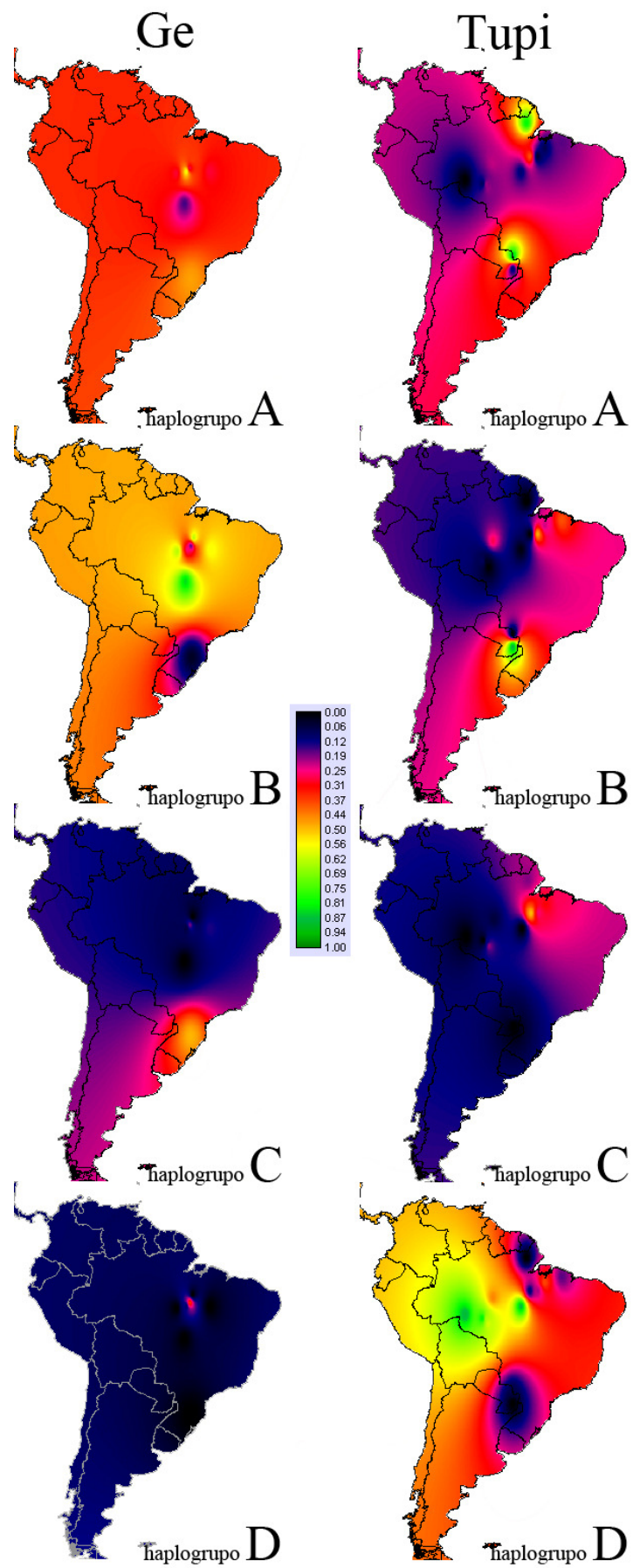


Figura 16: Mapas de isolinhas mostrando a distribuição das freqüências dos haplogrupos mitocondriais A, B, C e D na América do Sul de forma separada para as tribos Ge e Tupi.

Figura feita a partir de dados da tabela 8.

4.2.2 Diversidade, diferenciação e fluxo gênico

Procurou-se verificar se existe variação genética significativa considerando as distribuições dos haplogrupos das tribos investigadas nesse estudo através da AMOVA (Tabela 9). Apenas a divisão lingüística mostrou variação significativa.

Com relação ao *Fst* (Tabela 10), também considerando somente os dados para as tribos aqui investigadas, os Jamamadi e Munduruku apresentam freqüências dos haplogrupos do mtDNA estatisticamente significativos quando comparadas a quase todas as demais tribos, enquanto que os Xikrin não apresentaram nenhum valor estatisticamente significativo.

Já no teste exato de diferenciação populacional (Tabela 11) os Jamamadi e Munduruku permaneceram mostrando valores estatisticamente significantes para as mesmas tribos. Já os Xikrin passaram a mostrar alguns valores estatisticamente significativos. Salienta-se o caso dos Arara onde todos os valores foram significativos.

O MDS (Figura 17) evidencia a distância que existe entre os Jamamadi e as demais tribos, bem como uma certa distância entre os Arara e as demais. Mostra também como todas as demais estão bastante próximas, não sendo possível identificar qualquer agrupamento entre elas.

Tabela 9: AMOVA considerando as populações estudadas para o mtDNA.

Divisões (e número de populações) testadas	Número de grupos	Número de populações	Porcentagem da variação			Valor-p entre regiões
			Dentro das populações*	Entre populações da mesma divisão*	Entre divisões	
Carib (1) vs Ge (4) vs Tupi (3)	3	8	81,88	14,25	3,87	0,273 ± 0,014
Carib (1) vs Ge (4) vs Tupi (3) vs Chapacura- Wanham (1) vs Arawá (1)	5	10	76,63	14,19	9,18	0,151 ± 0,010

*Em todos os casos, $p < 0,001$.

Valor de significância = 0,05.

Resultados obtidos a partir da frequência dos haplogrupos do mtDNA.

Carib: Arara; Ge: Gorotire, Kuben-Kran-Kegn, Mekranoti, Xikrin; Tupi: Cinta-Larga, Munduruku, Parakanã.

Tabela 10: Fst utilizando frequência dos haplogrupos do mtDNA.

	Arara	Cinta-Larga	Gorotire	Jamamadi	Kuben-Kran- Kegn	Mekranoti	Munduruku	Pacaás Novos	Parakanã	Xikrin
Arara	0.00000									
Cinta-Larga	0.50403	0.00000								
Gorotire	0.28278	0.11863	0.00000							
Jamamadi	0.64102	0.68145	0.42588	0.00000						
Kuben-Kran-Kegn	0.33424	0.00219	0.05954	0.56286	0.00000					
Mekranoti	0.11697	0.27437	0.14132	0.59739	0.08038	0.00000				
Munduruku	0.25606	0.28625	-0.02466	0.55309	0.17484	0.17895	0.00000			
Pacaás Novos	0.25593	0.09482	0.03724	0.36546	0.01979	0.06692	0.17052	0.00000		
Parakanã	0.16603	0.33120	0.03834	0.39225	0.19026	0.09792	0.07677	0.08033	0.00000	
Xikrin	0.17715	0.29707	-0.16197	0.42849	0.14369	0.10123	-0.09739	-0.00601	-0.19580	0.00000

Valor de significância = 0,05.

Tabela 11 : Teste exato de diferenciação populacional utilizando frequência dos haplogrupos do mtDNA.

	Arara	Cinta-Larga	Gorotire	Jamamadi	Kuben- Kran-Kegn	Mekranoti	Munduruku	Pacaás	Parakanã
Cinta-Larga	0.00000+-0.0000								
Gorotire	0.00000+-0.0000	0.30560+-0.0079							
Jamamadi	0.00000+-0.0000	0.00040+-0.0002	0.00105+-0.0010						
Kuben-Kran-Kegn	0.00000+-0.0000	0.43280+-0.0115	0.18510+-0.0094	0.00000+-0.0000					
Mekranoti	0.00580+-0.0012	0.00345+-0.0011	0.00660+-0.0018	0.00000+-0.0000	0.05560+-0.0075				
Munduruku	0.00005+-0.0001	0.01600+-0.0044	0.44805+-0.0159	0.00000+-0.0000	0.01660+-0.0021	0.00255+-0.0008			
Pacaás Novos	0.00000+-0.0000	0.10995+-0.0051	0.07540+-0.0059	0.00000+-0.0000	0.19350+-0.0121	0.00900+-0.0015	0.00000+-0.0000		
parakanã	0.00000+-0.0000	0.00195+-0.0011	0.17300+-0.0088	0.00010+-0.0001	0.00125+-0.0005	0.00150+-0.0008	0.04730+-0.0064	0.02280+-0.0034	
Xikrin	0.01400+-0.0017	0.07680+-0.0053	1.00000+-0.0000	0.06565+-0.0042	0.11670+-0.0052	0.03040+-0.0047	0.39405+-0.0125	0.12855+-0.0034	1.00000+-0.0000

Valor de significância = 0,05.

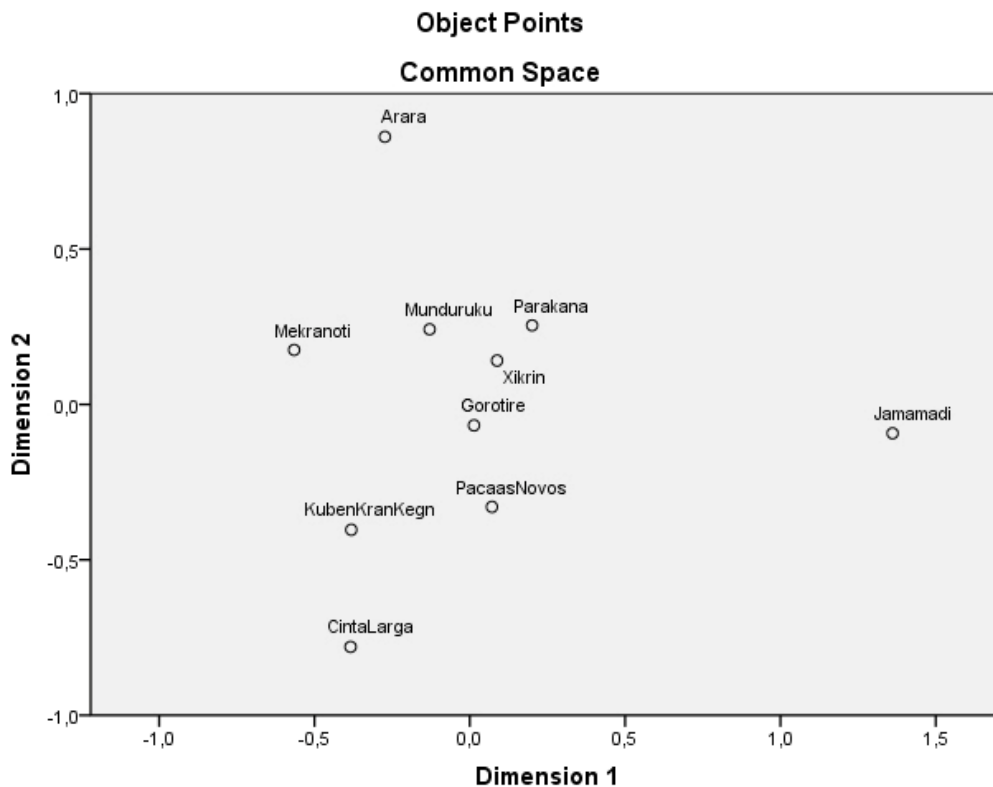


Figura 17: MDS do mtDNA baseado nos resultados do Fst da tabela 10.

A tabela 12 evidencia a baixa diversidade intra-populacional dos Jamamadi, quando comparado aos demais. Como visto anteriormente os Jamamadi são um grupo indígena bastante isolado que falam a língua Arawá. São pouco conhecidos, habitando atualmente a região dos rios Juruá e Purus. Teriam sobrevivido aos dois ciclos da borracha, mas nos anos 1960, estiveram à beira da extinção (ISA – Instituto Socioambiental, <http://www.socioambiental.org/>). Apesar de haver registro de aumento no número de indígenas dessa etnia, é possível especular que a depopulação recente seja a causa dessa baixa diversidade. Sendo assim, fica complicado inferir se as diferenças com as demais tribos é devido à marcante perda recente de diversidade ou se pode ser atribuída a algum outro fator ou evento, mesmo que demográfico, em épocas mais remotas.

Tabela 12: Nível de diversidade intra-populacional para as amostras investigadas considerando as freqüência dos haplogrupos do mtDNA.

Tribo	Diversidade intra-populacional
Arara	0.5146 +/- 0.0517
Cinta-Larga	0.4643 +/- 0.2000
Gorotire	0.8000 +/- 0.0747
Jamamadi	0.1538 +/- 0.1261
Kuben-Kran-Kegn	0.6140 +/- 0.0954
Mekranoti	0.6013 +/- 0.0803
Munduruku	0.6923 +/- 0.0942
Pacaás Novos	0.7011 +/- 0.0360
Parakanã	0.6959 +/- 0.0698
Xikrin	1.0000 +/- 0.2722

Resultados obtidos a partir da freqüência dos haplogrupos do mtDNA.

As populações aqui estudadas para o mtDNA também tiveram o seu nível de estruturação genética estudada. Os valores de G_{ST} e Nm encontrados (Tabela 13) é bastante similar aos encontrados em alguns estudos anteriores para a América do Sul (Tabela 13). Já para o Nm o valor encontrado é o maior visto até hoje. E como mencionando anteriormente, estes valores de G_{ST} e Nm foram bastante diferentes aos encontrados para o cromossomo Y (Tabela 6). Isso pode estar indicando maior mobilidade das mulheres do que dos homens, o qual poderia ser indicativo de maior nível de patrilocalidade (mulheres se mudando para a residência da família do marido) do que matrilocidade, considerando as tribos investigadas aqui. No entanto, esse não parece ser um fenômeno universal considerando a América do Sul como um todo como demonstraram Mesa et al (2000) e Bortolini et al. (2002).

Tabela 13: Proporção da diversidade genética total devido à diversidade interpopulacional (G_{ST}) e número efetivo de migrantes (N_m) considerando dados do mtDNA.

População	N*	Marcadores utilizados	G_{ST}	N_m	Referência
América do Sul	16	mtDNA/ frequência dos haplogrupos	0,28	2,6	Presente estudo**
Colômbia	5	mtDNA/frequência haplogrupos	0,18	4,5	Mesa et al., 2000
América do Sul	20	mtDNA/frequência haplogrupos	0,29	2,5	Bortolini and Salzano, 1996
América do Sul	10	mtDNA/frequência haplogrupos	0,31	-	Bortolini et al., 1998
América do Sul	28	mtDNA/frequência haplogrupos	-	3,0	Fagundes et al., 2002
América do Sul	35	mtDNA/frequência haplogrupos	0,31	2,2	Bortolini et al., 2002
América Central	10	mtDNA/frequência haplogrupos	0,24	3,2	Bortolini et al., 2002
América do Norte	9	mtDNA/frequência haplogrupos	0,20	4,0	Bortolini et al., 2002

*Número de populações.

**Considerando apenas as populações da América do Sul estudadas aqui e os valores das frequências dos haplogrupos do mtDNA apresentados na tabela 8.

4.2.3 Networks

Os resultados das análises que indicam similaridade/diferenciação entre as populações usando somente frequências de haplogrupos do mtDNA mostradas até aqui indicam que usando somente esse nível de resolução é perdida muita informação quanto

a relação entre populações proximamente relacionadas como é o caso de várias investigadas nessa dissertação. Foram visualizadas algumas diferenças marcantes entre os Ge e os Tupi como um todo (figura 16) mas as tabelas 10, 11 e figura 17, por sua vez, mostram a dificuldade em se identificar similaridades e diferenças num nível em que se possa resgatar de maneira mais precisa a história dos grupos aqui investigados. A exceção ficou por conta dos Jamamadi, já comentada anteriormente. Desse modo, buscou-se analisar de forma mais detalhada como se expressa essa diferença através de *networks* das seqüências do mtDNA (Figuras 18, 19, 20 e 21).

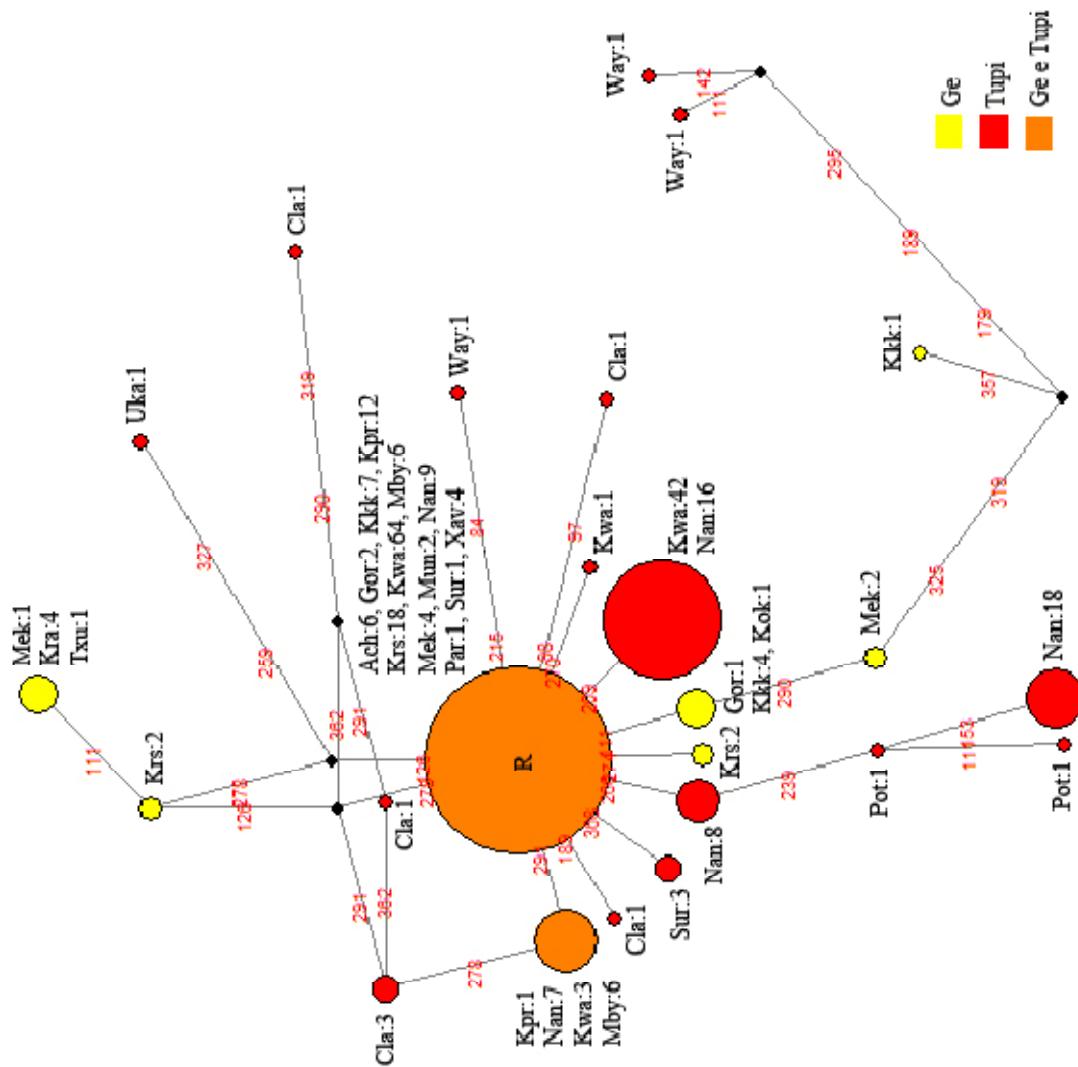
As análises envolveram somente a região HVS-I. Seqüências do presente estudo mais aquelas publicadas anteriormente (Ward et al. , 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b) foram usadas para detalhar inicialmente a relação entre as tribos dos tronco Tupi e Ge.

Para o haplogrupo A (Figura 18) a linhagem mais comum, a qual apresenta as mutações típicas que caracterizam o haplogrupo (16.111, 16.223, 16.290, 16.319, 16.362) é compartilhada por ambos grupos, mas os Tupi mostram, no entanto, várias linhagens exclusivas divergindo, enquanto os Ge mostram apenas duas divergindo a partir dessa raiz. Curiosamente, os Waiãmpi aparentam ter absorvido uma dessas linhagens exclusivas Ge (Kayapó), o que poderia denotar fluxo de mulheres Kayapó para essa tribo Tupi. Por outro lado, a distância geográfica entre as tribos (vila Waiãmpi, localiza-se no estado do Amapá) em questão demonstra que outra explicação poderia ser mais adequada, como por exemplo a não representatividade de todas linhagens ancestrais para ambos grupos Ge e Tupi nas amostras investigadas.

No caso do haplogrupo B (Figura 19) a maior parte das linhagens são compartilhadas entre os Tupi e os Ge, mas esses últimos mostram várias linhagens exclusivas divergindo da raiz (16.189, 16.217). Vale lembrar que esse haplogrupo é bem mais freqüente entre os Ge do que entre os Tupi (Figura 16). Nota-se a linhagem exclusiva Ache caracterizada pela mutação na posição 16.362.

O haplogrupo C, igualmente pouco freqüente entre os Ge e Tupi (com exceções pontuais marcantes; Figura 16), tem somente duas linhagens compartilhadas (Figura 20), e a maioria delas sendo exclusivas Ge ou Tupi.

O haplogrupo D (Figura 21), por sua vez, mostra um padrão semelhante ao do haplogrupo A (Figura 18), excetuando-se a ausência de linhagens exclusivamente Ge. Esse fato evidentemente reflete a maior frequência do haplogrupo D entre os Tupi (Figura 16).



haplogrupo A

Figura 18: *Median-joining network* de seqüências do haplogrupo mitocondrial A de indivíduos Ge e Tupi.

Tamanhos dos círculos são proporcionais as freqüências.

R = raiz; sítios variáveis a partir da seqüência de referência: 16.111, 16.223, 16.290, 16.319, 16.362.

Posições mutadas (-16.000) nas seqüências aparecem em vermelho ao longo dos ramos.

Legenda: Ach = Ache, Cla = Cinta-Larga, Gor = Gorotire, Kkk = Kuben-Kran-Kegn, Kok = Kokraimoro, Kpr = Kaingang do Paraná, Kra = Krahó, Krs = Kaingang do Rio Grande do Sul, Kwa = Guarani Kaiowá, Mby = Guarani M'Byá, Mek = Mekranoti, Mun = Munduruku, Nan = Guarani Nandeva, Par = Parakanã, Pot = Poturujara, Sur = Suruí, Txu = Txukahamãe, Uka = Urubu-Kaapor, Way = Waiãmpi, Xav = Xavante.

Network gerada a partir dos dados de HVS-I deste estudo e de Ward et al., 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b.

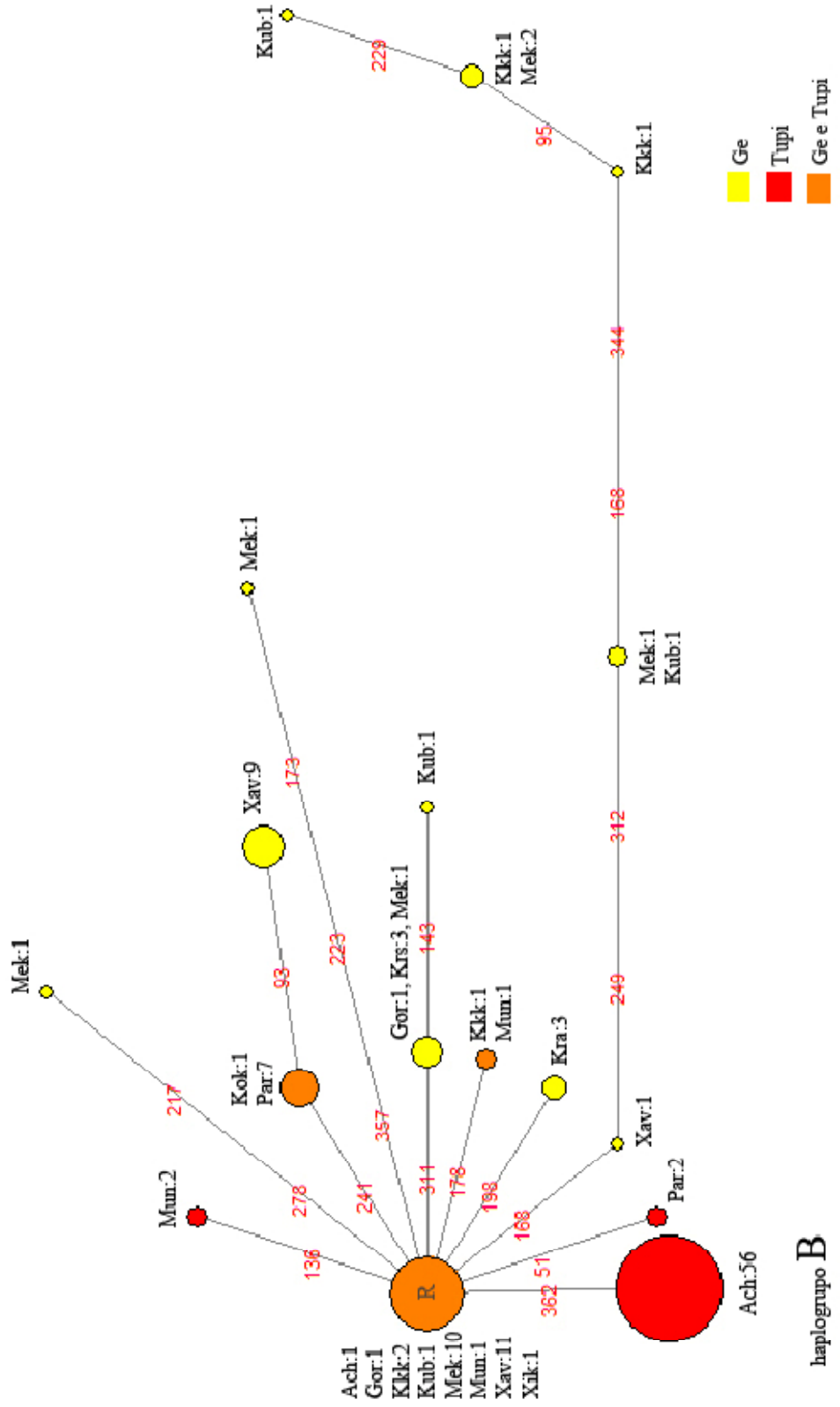


Figura 19: *Median-joining network* de seqüências do haplogrupo mitocondrial B de indivíduos Ge e Tupi. Tamanhos dos círculos são proporcionais as freqüências.

R = raiz: sítios variáveis a partir da seqüência de referência: 16.189, 16.217.

Posições mutadas (-16.000) nas seqüências aparecem em vermelho ao longo dos ramos.

Legenda: Ach = Ache, Gor = Gorotire, Kkk = Kuben-Kran-Kegn, Kok = Kokraimoro, Kra = Krahó, Krs = Kaingang do Rio Grande do Sul, Kub = Kubenkokre, Mek = Mekranoti, Mun = Munduruku, Par = Parakanã, Xav = Xavante, Xik = Xikrin.

Network gerada a partir dos dados de HVS-I deste estudo e de Ward et al., 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b.

Figura 20: *Median-joining network* de seqüências do haplogrupo mitocondrial C de indivíduos Ge e Tupi.

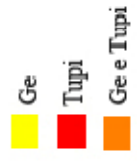
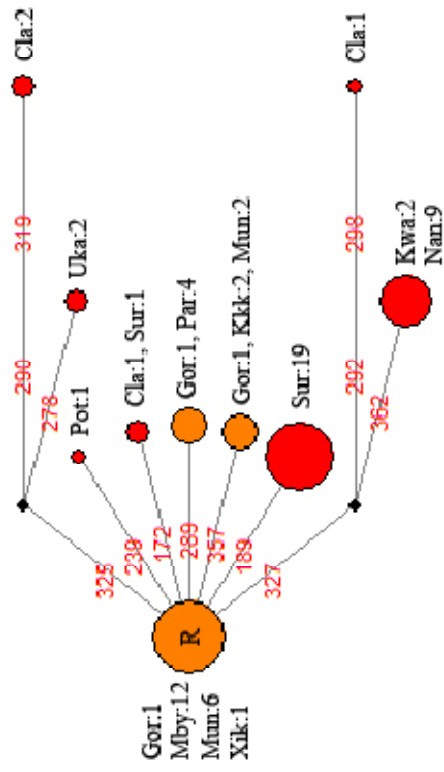
Tamanhos dos círculos são proporcionais as freqüências.

R = raiz; sítios variáveis a partir da seqüência de referência: 16.223, 16.298, 16.325, 16.327.

Posições mutadas (-16.000) nas seqüências aparecem em vermelho ao longo dos ramos.

Legenda: Gor = Gorotire, Kkk = Kuben-Kran-Kegn, Kpr = Kaingang do Paraná, Krs = Kaingang do Rio Grande do Sul, Kwa = Guarani Kaiowá, Mek = Mekranoti, Mun = Munduruku, Par = Parakanã, Txu = Txukahamãe, Xik = Xikrin, Zor = Zoró.

Network gerada a partir dos dados de HVS-I deste estudo e de Ward et al., 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b.



haplogrupo **D**

Figura 21: *Median-joining network* de seqüências do haplogrupo mitocondrial D de indivíduos Ge e Tupi.

Tamanhos dos círculos são proporcionais as freqüências.

R = raiz: sítios variáveis a partir da seqüência de referência: 16.223, 16.325, 16.362.

Posições mutadas (-16.000) nas seqüências aparecem em vermelho ao longo dos ramos.

Legenda: Cla = Cinta-Larga, Kkk = Kuben-Kran-Kegn, Kwa = Guarani Kaiowá, Mby = Guarani Mbyá, Mun = Munduruku, Nan = Guarani Nandeva, Par = Parakanã, Pot = Poturujara, Sur = Suruí, Uka = Urubu-Kaapor, Xik = Xikrin.

Network gerada a partir dos dados de HVS-I deste estudo e de Ward et al., 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b.

4.3 Kayapó

Considerando o fato de termos no presente estudo quatro tribos do grupo Kayapó investigadas para seqüências do mtDNA (Gorotire, Xikrin, Mekranoti e Kuben-Kran-Kegn), bem como dados de outras tribos Kayapó investigadas anteriormente (Txukahamãe, Kokraimoro, Kubenkokre; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Dornelles et al., 2005), análises adicionais considerando esse grupo foram realizadas. Além disso, para pelo menos três dessas tribos (Xikrin, Mekranoti e Kuben-Kran-Kegn) também há informação para Y-SNP haplogrupos.

Vale mencionar que a separação dos Kayapó a partir de outros indígenas da família Ge ocorreu no final do século XVI, ao norte da ilha do Bananal, entre os rios Tocantins e Araguaia. Já os Gorotire estariam separados dos Xikrin a partir do início do século XVII, enquanto os Mekranoti e Kuben-Kran-Kegn se originaram de uma fissão dos Gorotire já no início do século XX. Esses por sua vez deram origem a outras tribos (Txukahamãe e Kokraimoro, respectivamente; Salzano, 1971; Cunha, 1998). A figura 22 ilustra essa relação. Evidentemente essas inferências sobre a origem de cada grupo, tribo ou aldeia são passíveis de muitos erros, visto a complexa história envolvendo os Kayapó. Por outro lado, essa trajetória particular, mesmo que parcialmente conhecida, indica que os Kayapó constituem-se no grupo ideal para se testar a existência (ou não) de sinais da ocorrência do fenômeno de fissão-fusão na propagação das aldeias proposto inicialmente por Neel e Salzano (1967).

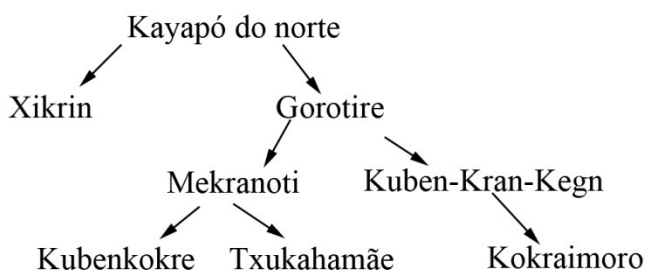


Figura 22: Fissões ocorridas a partir do grupo Kayapó do norte inicial e que teriam dado origem aos grupos Kayapó atuais (Fonte: Salzano, 1971; Cunha, 1998).

Inicialmente foram contruídas *networks* usando somente as seqüências do mtDNA obtidas neste estudo pois envolveu ambas regiões HVS-I, HVS-II, bem como a região imediatamente 5' a região controladora. Esse protocolo de seqüenciamento permite diferenciar alguns subhaplogrupos do mtDNA (ver Tabela 7 e Figuras 23 e 24). Relativo a *network* das seqüências do haplogrupo A2, pode ser visualizada que das 4 linhagens encontradas, duas são compartilhadas entre os Gorotire e seus 2 grupos derivados (Mekranoti e Kuben-Kran-Kegn). Isso seria uma linha de evidência do processo de fissão dos Mekranoti e Kuben-Kran-Kegn a partir do grupo parental mais diverso, os Gorotire. As outras duas linhagens aparecem somente nos Mekranoti.

Já para o haplogrupo B2 (Figura 24), a sublinhagem B2b, se apresenta somente nos grupos derivados Mekranoti e Kuben-Kran-Kegn. Esse subhaplogrupo está também presente nos Arara (Tabela 7), tribo de língua Carib, com localização geográfica relativamente próxima dos Kayapó e outros Ge. A presença do subhaplogrupo C1b é detectada tanto nos Gorotire e Xikrin quanto no grupo derivado (Kuben-Kran-Kegn), porém C1b é comum em tribos de outros troncos lingüísticos (Tabela 7). Para o haplogrupo D1 o que chama a atenção é sua presença através de 4 linhagens nos Gorotire e uma nos Xikrin e raridade entre as tribos derivadas (aparece somente uma linhagem nos Kuben-Kran-Kegn, sendo essa idêntica a uma encontrada nos Gorotire).

Para verificar como a relação das seqüências observadas nos Gorotire, Xikrin, Mekranoti e Kuben-Kran-Kegn se comportavam com relação a outras seqüências Ge não-Kayapó, bem como com seqüências Txukahamãe, Kokraimoro e Kubenkokre (publicadas anteriormente), foram geradas *networks* adicionais utilizando-se apenas HVS-I (lembrando que não há dados para HVS-II disponíveis na literatura para essas outras tribos do tronco Ge).

Os haplogrupos A e B (Figuras 25 e 26) apresentam linhagens Ge (não-Kayapó) e Kayapó compartilhadas. Considerando o haplogrupo A, salientam-se a linhagem compartilhada pelos Gorotire, Kuben-Kran-Kegn e Kokraimoro, bem como aquela pelos Mekranoti e Txukahamãe, o que remete a uma linha de ancestralidade e descendência (ver Figura 22) presente sempre num processo de fissão. Porém nesse caso, não há também como descartar fusões posteriores ao *split*. As linhagens observadas só nos Ge

haplogrupo A2

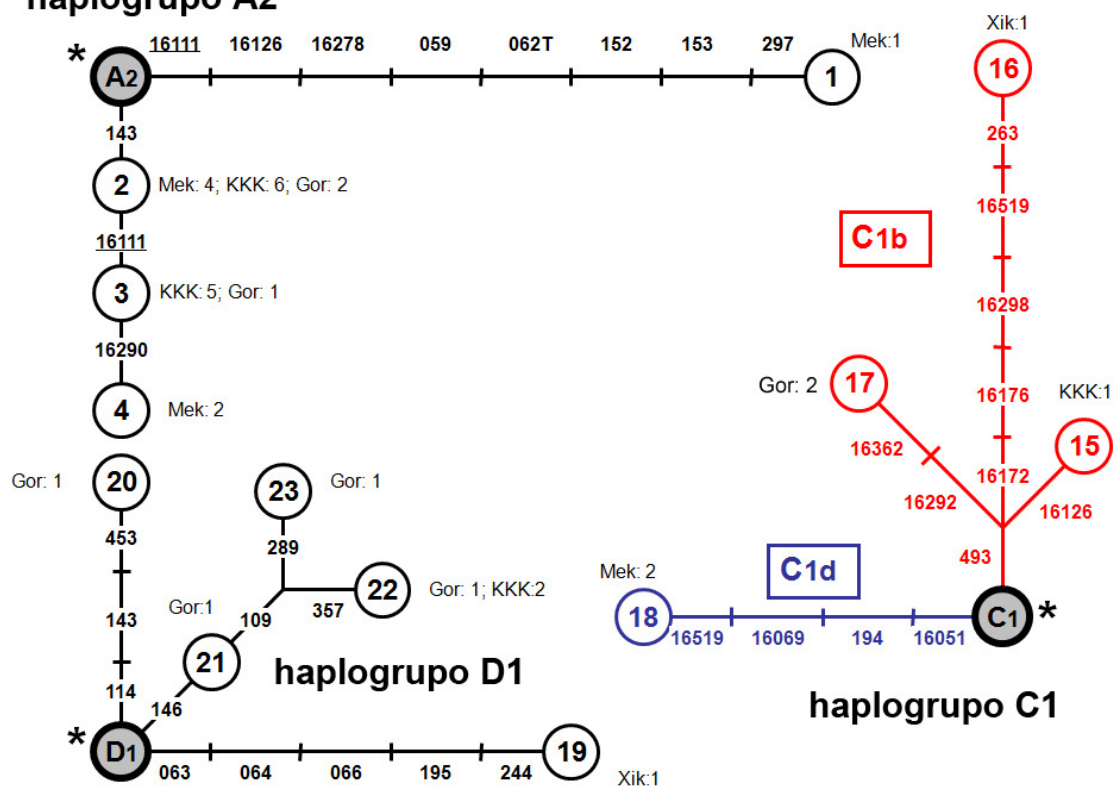


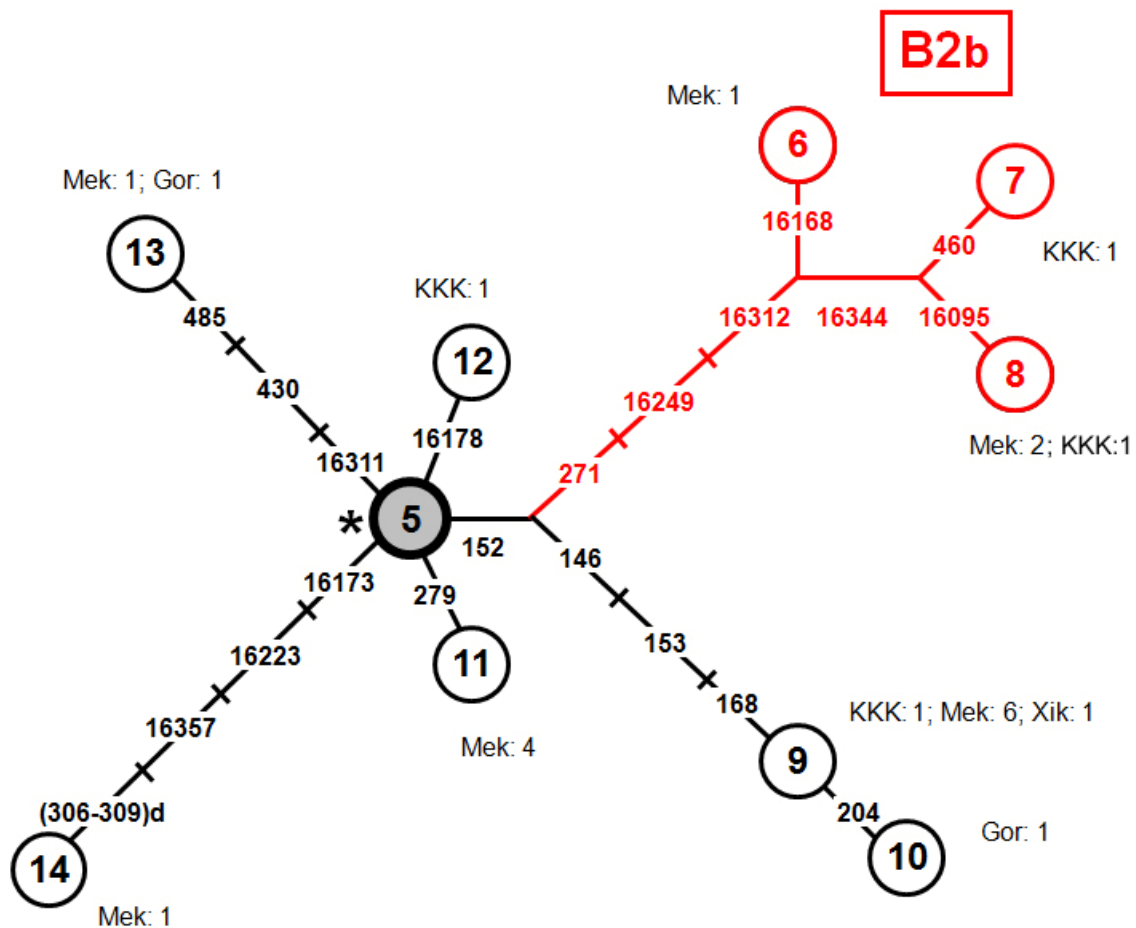
Figura 23: *Networks* feitas a partir das seqüências dos haplogrupos A2, C1 e D1 encontrados nas tribos Kayapó utilizadas neste estudo.

LeGenda: Gor = Gorotire, KKK = Kuben-Kran-Kegn, Mek = Mekranoti, Xik = Xikrin.

não-Kayapó, neste caso os Kaingang, e Kayapó aparecem em igual número. A linhagem Kaingang com a mutação 16.291 claramente remete a introgressão Guarani, já que esta linhagem está presente nas três parcialidades Guarani do Brasil (Marrero et al., 2007b), já a outra com a mutação 16.274 não está presente em nenhuma outra tribo Ge nem Tupi investigada até aqui. As linhagens que só aparecem nos Kayapó não estão também presentes nos Tupi (ver Figura 18). Já o haplogrupo B (Figura 25) mostra apenas duas linhagens compartilhadas, enquanto as demais ou só aparecem nos Ge (não-Kayapó) ou só nos Kayapó. Nota-se uma linhagem compartilhada entre os Mekranoti e os Kubenkokre, esses últimos derivados do primeiro.

Para o haplogrupo C (Figura 26) a *network* mostra clara diferenciação entre as linhagens Kayapó e dos demais Ge (não-Kayapó). Entre os Kayapó observam-se várias linhagens tribo-específicas.

O haplogrupo D (Figura 27) se mostra bastante distinto, apresentando apenas linhagens Kayapó, e em número bem reduzido. Mas mesmo assim pode-se observar a presença de Xikrin e Gorotire no centro, bem como a presença de Gorotire em todas as linhagens, denotando mais uma vez a condição de grupo parental deste.



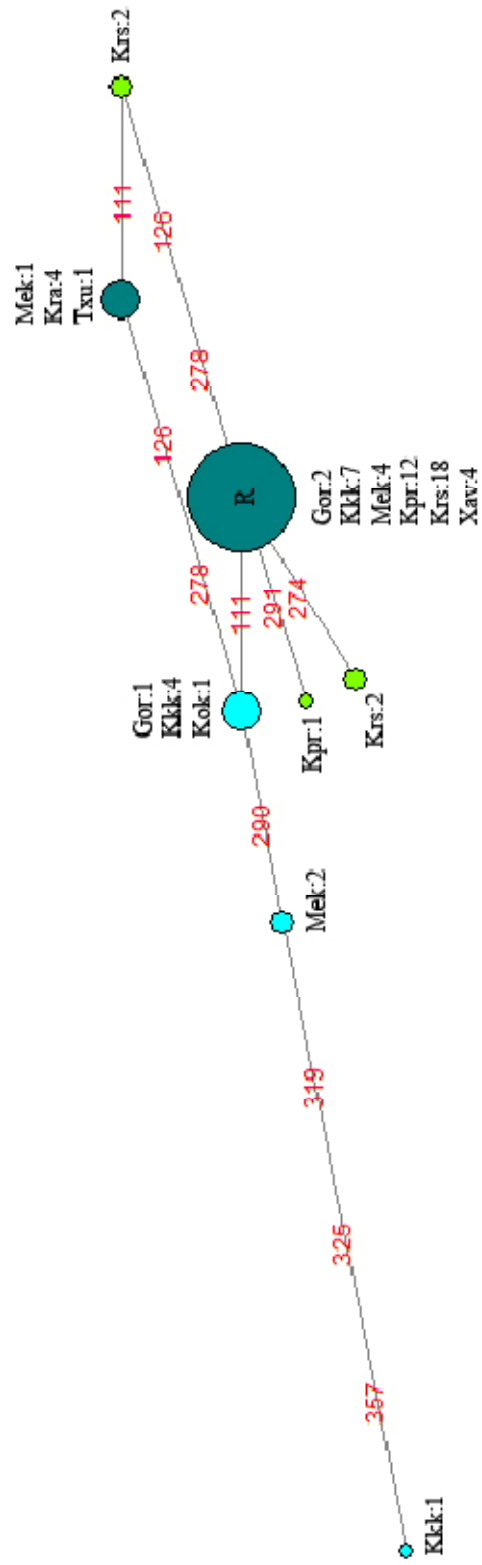
haplogrupo B2

Figura 24: *Network* feita a partir das seqüências do haplogrupo B2 encontrado nas tribos Kayapó utilizadas neste estudo.

LeGenda: Gor = Gorotire, KKK = Kuben-Kran-Kegn, Mek = Mekranoti, Xik = Xikrin

Esse conjunto de dados permite sugerir que: 1) As linhagens tribo-específicas dentro das tribos Kayapó aqui investigadas dificilmente representariam linhagens autóctones, já que o tempo de surgimento de cada tribo por processo de fissão é pequeno para comportar uma rede de novas mutações. As especificades poderiam estar vinculadas ao modelo de fissão envolvendo grupos de pessoas aparentadas via materna. Nesse caso, grupo de parentes carregariam para fora do grupo parental todas as seqüências pertencentes a uma determinada linhagem. Assim a linhagem estaria presente somente no grupo derivado e não mais no parental; 2) Perda de linhagens parentais na dispersão e/ou por deriva na formação do novo grupo, o que resultaria na diferença encontrada entre os grupos derivados; 3) Embora não se possa excluir alguma fusão posterior a fissão (Figura 25), a quantidade de linhagens exclusivas nas tribos Kayapó estaria indicando relativo isolamento dos grupos depois da fissão (ausência ou baixa freqüência de fluxo gênico entre os grupos fissionados levando a relativa baixa freqüência de linhagens compartilhadas), o que denota o fato do fenômeno ser recente (atritos ainda presentes na memória coletiva e/ou familiar dos grupos fissionados) como estabelecido pelos dados históricos (início do século XVII). Esse fato poderia sugerir que a fusão demanda mais tempo para ocorrer; 4) O compartilhamento das linhagens mais comuns, normalmente na raiz das *networks*, entre os Tupi e os Ge, parece denotar mais ancestralidade comum do que importante fluxo gênico depois da formação desses dois grandes estoques lingüísticos.

Adicionalmente, considerando os dados do cromossomo Y (ver tabela 4), pode-se inferir que há introgressão de cromossomos Y de origem não-indígena em pelo menos duas das aldeias Kayapó investigadas para marcadores do cromossomo Y (Mekranoti e Kuben-Kran-Kegn). O cenário que emerge desses resultados indica que as mulheres Kayapó dessas duas aldeias, ao longo de sua história provavelmente pós-“pacificação” (anos 1950; Salzano, 1971), têm se relacionado com não-índios, sendo que as crianças resultantes desses cruzamentos acabam sendo incorporadas na aldeia, fenômeno que já foi descrito para outras tribos sul americanas (Marrero et al., 2007b).



haplogrupo A

Figura 25: *Median-joining network* de seqüências do haplogrupo mitocondrial A de indivíduos Ge (não-Kayapó) e Kayapó.

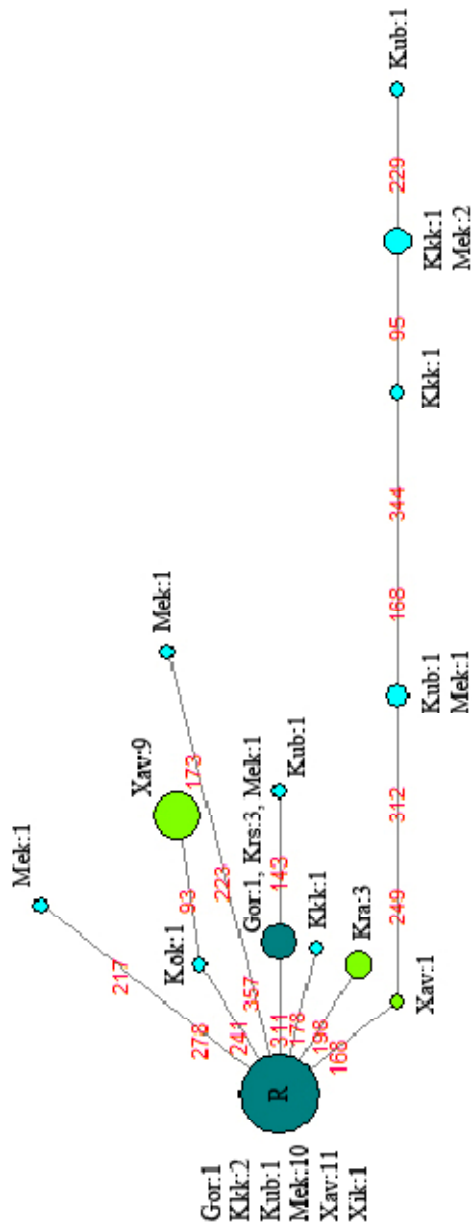
Tamanhos dos círculos são proporcionais as freqüências.

R = raiz; sítios variáveis a partir da seqüência de referência: 16.111, 16.223, 16.290, 16.319, 16.362.

Posições mutadas (-16.000) nas seqüências aparecem em vermelho ao longo dos ramos.

Legenda: Gor = Gorotire, Kkk = Kuben-kran-Kegn, Kok = Kokraimoro, Kpr = Kaingang do Paraná, Krs = Kaingang do Rio Grande do Sul, Mek = Mekranoti, Txu = Txukahamãe, Xav = Xavante.

Network gerada a partir dos dados de HVS-I deste estudo e de Ward et al., 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b.



Ge (não-Kayapó)

Kayapó

Ge (não-Kayapó) e Kayapó

haplogrupo B

Figura 26: *Median-joining network* de seqüências do haplogrupo mitocondrial B de indivíduos Ge (não-Kayapó) e Kayapó.

Tamanhos dos círculos são proporcionais as freqüências.

R = raiz; sítios variáveis a partir da seqüência de referência: 16.189, 16.217.

Posições mutadas (~16.000) nas seqüências aparecem em vermelho ao longo dos ramos.

Legenda: Gor = Gorotire, Kkk = Kuben-Kran-Kegn, Kok = Kokraimoro, Kra = Kraho, Krs = Kaingang do Rio Grande do Sul, Kub = Kubenkokre, Mek = Me Kranoti, Xik = Xikrin, Xav = Xavante.

Network gerada a partir dos dados de HVS-I deste estudo e de Ward et al., 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b.

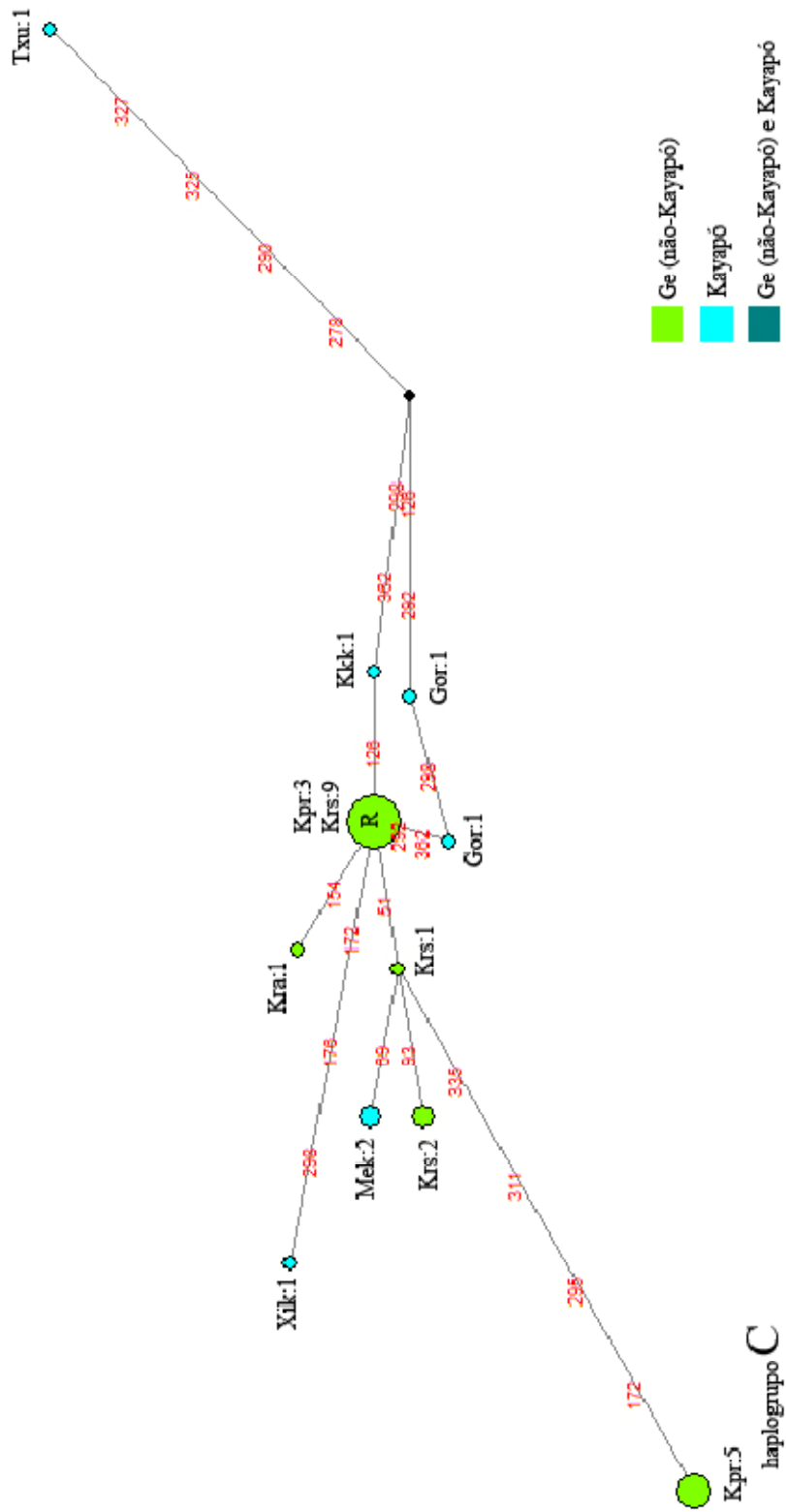


Figura 27: *Median-joining network* de seqüências do haplogrupo mitocondrial C de indivíduos Ge (não-Kayapó) e Kayapó.

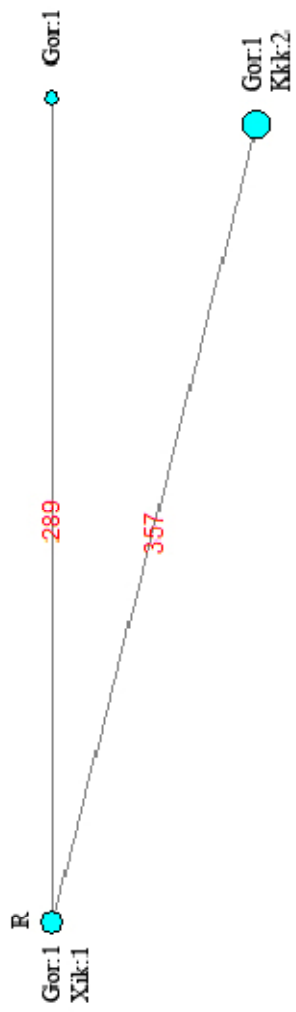
Tamanhos dos círculos são proporcionais as freqüências.

R = raiz; sítios variáveis a partir da seqüência de referência: 16.223, 16.298, 16.325, 16.327

Posições mutadas (-16.000) nas seqüências aparecem em vermelho ao longo dos ramos.

Legenda: Gor = Gorotire, Kkk = Kuben-Kran-Kegn, Kpr = Kaingang do Paraná, Kra = Kraho, Krs = Kaingang do Rio Grande do Sul, Mek = Mekranoti, Txu = Txukahamãe, Xik = Xikrin.

Network gerada a partir dos dados de HVS-I deste estudo e de Ward et al., 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b.



■ Ge (não-Kayapó)

■ Kayapó

■ Ge (não-Kayapó) e Kayapó

haplogrupo D

Figura 28: *Median-joining network* de seqüências do haplogrupo mitocondrial D de indivíduos Ge (não-Kayapó) e Kayapó.

Tamanhos dos círculos são proporcionais as freqüências.

R = raiz; sítios variáveis a partir da seqüência de referência: 16.223, 16.325, 16.362.

Posições mutadas (-16.000) nas seqüências aparecem em vermelho ao longo dos ramos.

Legenda: Gor = Gorotire, Kkk = Kuben-Kran-Kegn, Xik = Xikrin.

Network gerada a partir dos dados de HVS-I deste estudo e de Ward et al., 1996; Ribeiro-dos-Santos et al., 2001; Schmitt et al., 2004; Dornelles et al., 2005; Marrero et al., 2007b.

5 CONCLUSÃO

Na tentativa de definir a melhor filogenia dos cromossomos Y nativos americanos nenhuma mutação nova foi identificada, e das mutações mencionadas na atual árvore filogenética do cromossomo Y, apenas a M346 foi encontrada. A genotipagem do polimorfismo nesse loco sugere que a maioria dos cromossomos Y até então identificados como pertencentes ao haplogrupo Q* provavelmente façam parte do haplogrupo Q1a3*. O haplogrupo Q1a3a* está fixado na maioria das populações, já o Q1a3* tem a sua distribuição mais restrita, mas diferente de Q1a3a*, também é encontrado na Ásia.

Considerando o cromossomo Y, variação significativa, tanto lingüística quanto geograficamente, só ocorre quando a Ásia é comparada com os nativos americanos.

A natureza “bi-haplogrupo” do cromossomo Y na América do Sul, juntamente com a deriva genética favorecida pelo pequeno tamanho efetivo da maioria das populações nativas, são provavelmente os principais fatores que levam à grande divergência genética entre tribos observada para a América do Sul.

O mtDNA mostrou apenas os 4 haplogrupos característicos de nativos sul-americanos (A, B, C e D), o que denota que não há fluxo gênico mediado por mulheres não-indígenas para as aldeias. Tais haplogrupos mostraram distribuições claramente diferenciadas para determinados haplogrupos (B e D) ao longo da América do Sul, em especial quando os grupos Ge e Tupi foram considerados. Os Jamamadi se mostraram distintos dos demais considerando ambos os sistemas abordados neste estudo, o que pode estar relacionado com a quase extinção do grupo em épocas recentes.

Avaliando o modelo de fissão-fusão pôde-se sugerir que: 1) As linhagens tribo-específicas dentro das tribos Kayapó aqui investigadas dificilmente representariam linhagens autóctones, já que o tempo de surgimento de cada tribo por processo de fissão é pequeno para comportar uma rede de novas mutações. As especificidades poderiam estar vinculadas ao modelo de fissão envolvendo grupos de pessoas aparentadas via materna. Nesse caso, grupos de parentes carregariam para fora do grupo parental todas as seqüências pertencentes a uma determinada linhagem. Assim a linhagem estaria

presente somente no grupo derivado e não mais no parental; 2) Perda de linhagens parentais na dispersão e/ou por deriva na formação do novo grupo, o que resultaria na diferença encontrada entre os grupos derivados; 3) Embora não se possa excluir alguma fusão posterior a fissão (Figura 22), a quantidade de linhagens exclusivas nas tribos Kayapó estaria indicando relativo isolamento dos grupos depois da fissão (ausência ou baixa frequência de fluxo gênico entre os grupos fissionados levando a relativa baixa frequência de linhagens compartilhadas), o que denota o fato do fenômeno ser recente (atritos ainda presentes na memória coletiva e/ou familiar dos grupos fissionados) como estabelecido pelos dados históricos (início do século XVII). Esse fato poderia sugerir que a fusão demanda mais tempo para ocorrer; 4) O compartilhamento das linhagens mais comuns, normalmente na raiz das *networks*, entre os Tupi e os Ge, parece denotar mais ancestralidade comum do que importante fluxo gênico depois da formação desses dois grandes estoques lingüísticos.

REFERÊNCIAS

- Acuña-Alonzo V, Flores-Dorantes T, Kruit JK, Villarreal-Molina T, Arellano-Campos O, Hünemeier T, Moreno-Estrada A, Ortiz-López MG, Villamil-Ramírez H, León-Mimila P, *et al.* (2010) A functional *ABCA1* gene variant is associated with low HDL-cholesterol levels and shows evidence of positive selection in Native Americans. *Hum Mol Genet* (submetido).
- Adachi N, Shinoda K-I, Umetsu K and Matsumura H (2009) Mitochondrial DNA analysis of Jomon skeletons from the Funadomari site, Hokkaido, and its implication for the origins of Native American. *Am J Phys Anthropol* 138:255-265.
- Agostinho MF, Arruda VR, Basseres DS, Bordin S, Soares MC, Menezes RC, Costa FF and Saad ST (1999) Mutation analysis of the HFE gene in Brazilian populations. *Blood Cells Mol Dis* 25:324-327.
- Alonso S and Armour JA (2001) A highly variable segment of human subterminal 16p reveals a history of population growth for modern humans outside Africa. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98:864-869.
- Alves-Silva J, Santos MS, Guimarães PM, Ferreira ACS, Bandelt H-J, Pena SDJ and Prado VF (2000) The ancestry of Brazilian mtDNA lineages. *Am J Hum Genet* 67:444-461.
- Anderson S, Bankier AT, Barrel BG, De Bruijin MHL, Coulson AR, Drouin J, Eperon JC, Nierlich DP, Roe BA, Sanger F, *et al.* (1981) Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature* 290:457-465.
- Andrews RM, Kubacka I, Chinnery PF, Lightowlers RN, Turnbull DM and Howell N (1999) Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nat Genet* 23:147.
- Antúñez-de-Mayolo G, Thomas E, Reategui EP, Brown MD and Herrera RJ (1999) Worldwide distribution of a polymorphic *Alu* insertion in the progesterone receptor gene. In: Papiha SS, Deka R and Chakraborty R (eds.) *Genomic diversity: Applications in human population genetics*. Kluwer/Plenum, New York, pp 213-222.
- Armour JAL, Anttinen T, May CA, Vega EE, Sajantila A, Kidd JR, Kidd KK, Bertranpetit J, Pääbo S and Jeffreys AJ (1996) Minisatellite diversity supports a recent African origin for modern humans. *Nature Genet* 13: 154-160.
- Arruda VR, Grignolli CE, Gonçalves MS, Soares MC, Menezes R, Saad STO and Costa FF (1998) Prevalence of homozygosity for the deleted alleles of glutathione S-transferase mu (*GSTM1*) and theta (*GSTT1*) among distinct ethnic groups from Brazil: Relevance to environmental carcinogenesis? *Clin Genet* 54:210-214.
- Bailliet G, Ramallo V, Muzzio M, García A, Santos MR, Alfaro EL, Dipierrri JE, Salceda S, Carnese FR, Bravi CM, *et al.* (2009) Brief communication: restricted geographic distribution for Y-Q* paragroup in South America. *Am J Phys Anthropol* 140:578-582.
- Bamshad M and Wooding SP (2003) Signatures of natural selection in the human genome. *Nature Rev Genet* 4:99-111.
- Bandelt H-J, Forster P and Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraespecific phylogenies. *Mol Biol Evol* 16:37-48.
- Barbujani G, Magagni A, Minch E and Cavalli-Sforza LL (1997) An apportionment of human DNA diversity. *Proc Natl Acad U S A* 94:4516-4519.

- Barjas-Castro ML, Soares MC, Menezes RC, Carvalho MH, Costa FF and Saad ST (2003) ABO blood group in Amerindians from Brazilian Amazon. *Ann Hum Biol* 30:220-224.
- Bassères DS, Salles TSI, Costa FF and Saad STO (1998) Presence of allele α lely in an Amazonian In-dian population. *Am J Hematol* 57:212-214.
- Battilana J, Bonatto SL, Freitas LB, Hutz MH, Weimer TA, Callegari-Jacques SM, Batzer MA, Hill K, Hurtado AM, Tsuneto LT, *et al.* (2002) *Alu* insertions vs blood group plus protein genetic variability in four Amerindian populations. *Ann Hum Biol* 29:334-347.
- Battilana J, Cardoso-Silva L, Barrantes R, Hill K, Hurtado AM, Salzano FM and Bonatto SL (2007) Molecular Variability of the 16p13.3 Region in Amerindians and its Anthropological Significance. *Ann Hum Genet* 71:64-76.
- Becker IIB (1995) O índio Kaingang no Rio Grande do Sul. UNISINOS, São Leopoldo, 334 pp.
- Becker IIB and Laroque LFS (1999) O índio Kaingang do Paraná: subsídios para uma etno-história. UNISINOS, São Leopoldo, 344 pp.
- Behar DM, Rosset S, Blue-Smith J, Balanovsky O, Tzur S, Comas D, Mitchell RJ, Quintana-Murci L, Tyler-Smith C, Wells SR, *et al.* (2007) The Genographic Project public participation mitochondrial DNA database. *PLoS Genet* 3:e104.
- Belich MP, Madrigal JA, Hildebrand WH, Zemmour J, Williams RC, Luz R, Petzl-Erler ML and Parham P (1992) Unusual HLA-B alleles in two tribes of Brazilian Indians. *Nature* 357:326-333.
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N and Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- Benevolenskaia LI, Erdes Sh, Krylov Mil and Chekalina NA (1994) The epidemiology of spondyloarthropathies among the native inhabitants of Chukotka. 2. The prevalence of HLA-B27 in the population and among spondyloarthropathy patients. *Ter Arkh* 66:41-44.
- Bergen AW, Wang C-Y, Tsay J, Jefferson K, Dey C, Smith KD, Park S-C, Tsai S-J and Goldman D (1999) An Asian-Native American paternal lineage identified by RPS4Y resequencing and by microsatellite haplotyping. *Ann Hum Genet* 63:63-80.
- Bevilaqua LRM, Mattevi VS, Ewald GM, Salzano FM, Coimbra CEA Jr, Santos RV and Hutz MH (1995) Beta-globin gene cluster haplotype distribution in five Brazilian Indian tribes. *Am J Phys Anthropol* 98:395-401.
- Bezerra RM, Chadid TT, Altemani CM, Sales TS, Menezes R, Soares MC, Saad ST and Saad MJ (2004) Lack of Arg972 polymorphism in the IRS1 gene in Parakanã Brazilian Indians. *Hum Biol* 76:147-151.
- Bianchi NO, Bailliet G, Bravi CM, Carnese RF, Rothhammer F, Martínez-Marignac VL and 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 and López-Camelo JS (1998) Characterization of ancestral and derived Y-chromosome haplotypes of New World native populations. *Am J Hum Genet* 63:1862-1871.
- Black FL, Berman LL and Gabbay Y (1980a) HLA antigens in South American Indians. *Tissue Antigens* 16:368-376.

- Black FL, Salzano FM, Layrisse Z, Franco MHL, Harris NS and Weimer TA (1980b) Restriction and persistence of polymorphisms of HLA and other blood genetic traits in the Parakanã Indians of Brazil. *Am J Phys Anthropol* 52:119-132.
- Black FL, Santos SE, Salzano FM, Callegari-Jacques SM, Weimer TA, Franco MH, Hutz MH, Rieger TT, Kubo RR, Mestriner MA, *et al.* (1988) Genetic variation within the Tupi linguistic group: new data on three Amazonian tribes. *Ann Hum Biol* 15:337-351.
- Bogdawa HM, Hutz MH, Salzano FM and Weimer TA (2000) Diversity of two short tandem repeat loci (CD4 and F13A1) in three Brazilian ethnic groups. *Hum Biol* 72:1045-1053.
- Boissinot S, Chevret P and Furano AV (2000) L1 (LINE-1) retrotransposon evolution and amplification in recent human history. *Mol Biol Evol* 17:915-928.
- Boldt ABW, Culpi L, Tsuneto LT, Souza IR, Kun JFJ and Petzl-Erler ML (2009) Analysis of the *CCR5* gene coding region diversity in five South American populations reveals two new non-synonymous alleles in Amerindians and high *CCR5*Δ32* frequency in Euro-Brazilians. *Genet Mol Biol* 32:12-19.
- Bolnick DA, Shook BA, Campbell L and Goddard I (2004) Problematic use of Greenberg's linguistic classification of the Americas in studies of Native American genetic variation. *Am J Hum Genet* 75:519-523.
- Bonato SL and Salzano FM (1997a) A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc Natl Acad Sci U S A* 94:1866-1871.
- Bonato SL and Salzano FM (1997b) Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World. *Am J Hum Genet* 61:1413-1423.
- Borinskaia SA, Kal'ina NR, Sanina ED, Kozhekbaeva ZhM, Gupalo Elu, Garmash IV, Ogurtsov PP, Parshukova ON, Boïko SG, Veselovskii EM, *et al.* (2007) Polymorphism of the apolipoprotein E gene (APOE) in the populations of Russia and neighboring countries. *Genetika* 43:1434-1440.
- Bortolini MC and Salzano FM (1996) mtDNA diversity in Amerindians and other human populations—how different are they? *Braz J Genet* 19:527-534.
- Bortolini MC, Salzano FM, Zago MA, Silva Jr WA and Weimer TA (1997) Genetic variability in two Brazilian Ethnic groups: A comparison of mitochondrial and protein data. *Am J Phys Anthropol* 103:147-156.
- Bortolini MC, Baptista C, Callegari-Jacques SM, Weimer TA and Salzano FM (1998) Diversity in protein, nuclear DNA, and mtDNA in South Amerinds – agreement or discrepancy? *Ann Hum Genet* 62:133-145.
- Bortolini MC, Silva Júnior WA, Castro-de-Guerra D, Remonato G, Mirandola R, Hutz MH, Weimer TA, Zago MA and Salzano FM (1999) Africa-derived South American populations: a history of symmetrical and asymmetrical matings according to sex revealed by bi and uniparental genetic markers. *Am J Hum Biol* 11:551-563.
- Bortolini MC, Salzano FM, Bau CHD, Layrisse Z, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Hill K, Hurtado AM, Castro-de-Guerra D, Bedoya G, *et al.* (2002) Y-chromosome biallelic polymorphisms and Native American population structure. *Ann Hum Genet* 66:255-259.

- Bortolini MC, Salzano FM, Thomas MG, Stuart S, Nasanen SPK, Bau CHD, Hutz MH, Layrisse Z, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, *et al.* (2003) Y-Chromosome for differing ancient demographic histories in the Americas. *Am J Hum Genet* 73:524-539.
- Bowcock AM, Ruiz-Linares A, Tomfohrde J, Minch E, Kidd JR and Cavalli-Sforza LL (1994) High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature* 368:455-457.
- Calafell F, Shuster A, Speed WC, Kidd JR and Kidd KK (1998) Short tandem repeat polymorphism evolution in humans. *Europ J Hum Genet* 6:38-49.
- Calafell F, Shuster A, Speed WC, Kidd JR, Black FL and Kidd KK (1999) Genealogy reconstructing from short tandem repeat genotypes in an Amazonian population. *Am J Phys Anthropol* 108:137-146.
- Callegari-Jacques SM and Salzano FM (1979) Demography and genetics of the Krahó and Gorotire Indians of Brazil. *J Hum Evol* 8:513-522.
- Callegari-Jacques SM, Salzano FM, Weimer TA, Hutz MH, Black FL, Santos SE, Guerreiro JF, Mestriner MA and Pandey JP (1994) Further blood genetic studies on Amazonian diversity--data from four Indian groups. *Ann Hum Biol* 21:465-481.
- Callegari-Jacques SM, Salzano FM, Weimer TA, Franco MH, Mestriner MA, Hutz MH and Schüler L (1996) The Wai Wai Indians of South America: history and genetics. *Ann Hum Biol* 23:189-201.
- Callegari-Jacques SM, Crossetti SG, Kohlrausch FB, Salzano FM, Tsuneto LT, Petzl-Erler ML, Hill K, Hurtado AM and Hutz MH (2007) The beta-globin gene cluster distribution revisited--patterns in Native American populations. *Am J Phys Anthropol* 134:190-197.
- Callegari-Jacques SM, Hill K, Hurtado AM, Rodrigues LT, Bau CH and Salzano FM (2008) Genetic clues about the origin of Aché hunter-gatherers of Paraguay. *Am J Hum Biol* 20:735-737.
- Campbell L (1997) *American Indian languages: The historical linguistics of Native America.* Oxford University Press, New York, 481 pp.
- Cann RL, Stoneking M and Wilson AC (1987) Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325:31-36.
- Carvalho-Silva DR, Santos FR, Hutz MH, Salzano FM and Pena SDJ (1999) Divergent human Y-chromosome microsatellite evolution rates. *J Mol Evol* 49:204-214.
- Carvalho-Silva DR, Santos FR, Rocha J and Pena SD (2001) The phylogeography of Brazilian Y-chromosome lineages. *Am J Hum Genet* 68:281-286.
- Castro EV. Countries and their cultures. Disponível em:<<http://www.everyculture.com/>>. Acesso em: 18 de fevereiro de 2010.
- Cavalli-Sforza LL, Menozzi P and Piazza A (1994) *The history and geography of human genes.* Princeton University Press, Princeton, 541 pp.
- Cerna M, Falco M, Friedman H, Raimondi E, Maccagno A, Fernández-Viña M and Stastny P (1993) Differences in HLA class II alleles of isolated South American Indian populations from Brazil and Argentina. *Hum Immunol* 37:213-220.
- Chang F-M, Kidd JR, Livak KJ, Pakstis AJ and Kidd KK (1996) The world-wide distribution of allele frequencies at the human dopamine D4 receptor locus. *Hum Genet* 98:91-101.

- Chiba AK, Bordin JO, Kuwano ST, Figueiredo MS, Carvalho KI, Vieira-Filho JP and Kerbauy J (2000) Platelet alloantigen frequencies in Amazon Indians and Brazilian blood donors. *Transf Med* 10:207-212.
- Cinnioglu C, King R, Kivisild T, Kalfoglu E, Atasoy S, Cavalleri GL, Lillie AS, Roseman CC, Lin AA, Prince K, *et al.* (2004) Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia. *Hum Genet* 114:127-148.
- CodonCode Aligner. Disponível em: <<http://www.codoncode.com/>>. Acesso em: 17 de fevereiro de 2010.
- Countries and their cultures. Disponível em:< <http://www.everyculture.com/>>. Acesso em: 18 de fevereiro de 2010.
- Covas DT, Delgado M, Zeitune MM, Guerreiro JF, Santos SEB and Zago MA (1997) Gene frequencies of the HPA-1 and HPA-2 platelet antigen alleles among the Amerindians. *Vox Sang* 73:182-184.
- Cunha, MC (1998) História dos índios no Brasil. 2ª edição, FAPESP, São Paulo, 608 pp.
- Da Silva WA Jr, Bortolini MC, Meyer D, Salzano FM, Elion J, Krishnamoorthy R, Schneider MP, De Guerra DC, Layrisse Z, Castellano HM, *et al.* (1999) Genetic diversity of two African and sixteen South American populations determined on the basis of six hypervariable loci. *Am J Phys Anthropol* 109:425-437.
- De Andrade FM, Coimbra CEA JR, Santos RV, Goicoechea A, Carnese FR, Salzano FM and Hutz MH (2000) High heterogeneity of apolipoprotein E gene frequencies in South American Indians. *Ann Hum Biol* 27:29-34.
- De Andrade FM, Ewald GM, Salzano FM and Hutz MH (2002) Lipoprotein lipase and APOE/APOC-I/APOC-II gene cluster diversity in Native Brazilian populations. *Am J Hum Biol* 14:511-518.
- Deng W, Shi B, He X, Zhang Z, Xu J, Li B, Yang J, Ling L, Dai C, Qiang B, *et al.* (2004) Evolution and migration history of the Chinese population inferred from Chinese Y-chromosome evidence. *J Hum Genet* 49:339-348.
- Derenko MV, Grzybowski T, Malyarchuk BA, Czarny J, Miscickasliwka D and Zakharov IA (2001) The presence of mitochondrial haplogroup X in Altaians from South Siberia. *Am J Hum Genet* 69:237-241.
- Derenko MV, Malyarchuk BA, Denisova GA, Dorzhu ChM, Karamchakova ON, Luzina FA, Lotosh EA, Dambueva IK, Ondar UN and Zakharov IA (2002) Polymorphism of the Y-chromosome diallelic loci in the ethnic populations of the Altai-Sayan region. *Genetika* 38:393-399.
- Derenko M, Malyarchuk B, Denisova GA, Wozniak M, Dambueva I, Dorzhu C, Luzina F, Miścicka-Śliwka D and Zakharov I (2006) Contrasting patterns of Y-chromosome variation in South Siberian populations from Baikal and Altai-Sayan regions. *Hum Genet* 118:591-604.
- Derenko M, Malyarchuk B, Grzybowski T, Denisova G, Dambueva I, Perkova M, Dorzhu C, Luzina F, Lee HK, Vanecek T, *et al.* (2007) Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in northern Asian populations. *Am J Hum Genet* 81:1025-1041.
- Destro-Bisol G, Capelli C and Belledi M (2000) Inferring microevolutionary patterns from allele-size frequency distributions of minisatellite loci: a worldwide study of the APOB 3' hypervariable region polymorphism. *Hum Biol* 72:733-751.

- Di Rienzo A, Donnelly P, Toomajian C, Sisk B, Hill A, Petzl-Erler ML, Haines GK and Barch DH (1998) Heterogeneity of microsatellite mutations within and between loci and implications for human demographic histories. *Genetics* 148:1269-1284.
- Domena JD, Little A-M, Arnett KL, Adams EJ, Marsh SGE and Parham P (1994) A small test of a sequence-based typing method: Definition of the *B*1520* allele. *Tissue Antigens* 44:217-224.
- Dornelles CL (2003) Problemas genético-evolutivos em ameríndios: os haplogrupos fundadores de DNA mitocondrial e as peculiaridades dos Ayoreo. Tese de Doutorado. Curso de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, 141 pp.
- Dornelles CL, Bonatto SL, Freitas LB and Salzano FM (2005) Is haplogroup X present in extant South American Indians? *Am J Phys Anthropol* 127:439-448.
- Dos Santos SE, Ribeiro-Rodrigues EM, Ribeiro-Dos-Santos AK, Hutz MH, Tovo-Rodrigues L, Salzano FM and Callegari-Jacques SM (2009) Autosomal STR analyses in native Amazonian tribes suggest a population structure driven by isolation by distance. *Hum Biol* 81:71-88.
- Dubrova YE, Bogatyryova LV and Pushkina EI (1993) Genetic affinities of Buryat populations and other Mongoloids of Siberia. *Hum Hered* 43:82-85.
- Eastman JR (2006) IDRISI 15.0: The Andes edition. Clark University, Worcester.
- Easton RD, Merriwether DA, Crews DE and Ferrell RE (1996) mtDNA variation in the Yanomami: evidence for additional New World founding lineages. *Am J Hum Genet* 59:213-225.
- Excoffier L, Smouse PE and Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479-491.
- Excoffier L, Laval G and Schneider S (2005) Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinform Online* 1:47-50.
- Fagundes NJR, Bonatto SL, Callegari-Jacques SM and Salzano FM (2002) Genetic, geographic, and linguistic variation among South American Indians: possible sex influence. *Am J Phys Anthropol* 117:68-78.
- Fagundes NJ, Salzano FM, Batzer MA, Deininger PL and Bonatto SL (2005) Worldwide genetic variation at the 3'-UTR region of the LDLR gene: possible influence of natural selection. *Ann Hum Genet* 69:389-400.
- Fagundes NJ, Ray N, Beaumont M, Neuenschwander S, Salzano FM, Bonatto SL and Excoffier L (2007) Statistical evaluation of alternative models of human evolution. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:17614-17619.
- Fagundes NJR, Kanitz R, Eckert R, Valls ACS, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva Jr WA, Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, *et al.* (2008) Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *Am J Hum Genet* 82:583-592.
- Faucz FR, Probst CM and Petzl-Erler ML (2000) Polymorphism of LMP2, TAP1, LMP7 and TAP2 in Brazilian Amerindians and Caucasoids: implications for the evolution of allelic and haplotypic diversity. *Eur J Immunogenet* 27:5-16.
- Fausto C (2004) A blend of blood and tobacco: shamans and jaguars among the Parakanã of Eastern Amazonia. In: Whitehead N and Wright RW (Eds.). *In darkness and*

- secrecy: the anthropology of assault sorcery and witchcraft in Amazonia. Duke University Press, New York, pp 157-178.
- Fertrin KY, Gonçalves MS, Saad ST and Costa FF (2002) Frequencies of UDP-glucuronosyltransferase 1 (UGT1A1) gene promoter polymorphisms among distinct ethnic groups from Brazil. *Am J Med Genet* 108:117-119.
- Flores M (1996) *Dicionário de história do Brasil*. EDIPUCRS, Porto Alegre, 544 pp.
- Flores M (2003) *História do Rio Grande do Sul*. 7ª edição. Ediplat, Porto Alegre, 206 pp.
- Flowers NM. Countries and their cultures. Disponível em:<<http://www.everyculture.com/>>. Acesso em: 17 de fevereiro de 2010.
- Forster P, Harding R, Torroni A and Bandelt H-J (1996) Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. *Am J Hum Genet* 59:935-945.
- Franco RF, Simões BP, Guerreiro JF, Santos SEB and Zago MA (1994) Molecular bases of the ABO blood groups of Indians from the Brazilian Amazon region. *Vox Sang* 67:299-301.
- Franco RF, Guerreiro JF, Zago MA and Figueiredo MS (1996) Factor VIII gene polymorphisms in Amerindians from the Brazilian Amazon region. *Braz J Genet* 19:351-354.
- Franco RF, Araújo AG, Zago MA, Guerreiro JF and Figueiredo MS (1997) Factor IX gene haplotypes in Amerindians. *Hum Biol* 69:1-9.
- Frégeaux CJ, Tan-Siew WF, Yap KH, Carmody GR, Chow ST and Fourny RM (1998) Population genetic characteristics of the STR loci D21S11 and FGA in eight diverse human populations. *Hum Biol* 70:813-844.
- FUNAI – Fundação Nacional do Índio. Índios do Brasil. Disponível em: <<http://www.funai.gov.br>>. Acesso em: 16 de fevereiro de 2010.
- Funai Ji-Paraná. Disponível em: <<http://www.funai.gov.br>>. Acesso em: 16 de fevereiro de 2010.
- Funasa – Fundação Nacional de Saúde. Disponível em:<<http://www.funasa.gov.br/internet/index.asp>>. Acesso em: 16 de fevereiro de 2010.
- Fuselli S, Tarazona-Santos S, Dupanloup I, Soto A, Luiselli D and Pettener D (2003) Mitochondrial DNA diversity in South America and the genetic history of Andean Highlanders. *Mol Biol Evol* 20:1682-1691.
- Fuselli S, Gilman RH, Chanock SJ, Bonatto SL, De Stefano G, Evans CA, Labuda D, Luiselli D, Salzano FM, Soto G, *et al.* (2007) Analysis of nucleotide diversity of NAT2 coding region reveals homogeneity across Native American populations and high intra-population diversity. *Pharmacogenomics J* 7:144-152.
- Galushkin SK, Spitsyn VA and Crawford MH (2001) Genetic structure of Mongolic-speaking Kalmyks. *Hum Biol* 73:823-834.
- García-Bour J, Pérez-Peres A, Álvarez S, Fernández E, López-Parra AM, Arroyo-Pardo E and Turbón D (2004) Early population differentiation in extinct aborigenes from Tierra Del Fuego – Patagonia: ancient mtDNA sequences and Y-chromosome STR characterization. *Am J Phys Anthropol* 123:361-370.
- Gaspar PA, Hutz MH, Salzano FM and Weimer TA (2001) *TP53* polymorphisms and haplotypes in South Amerindians and neo-Brazilians. *Ann Hum Biol* 28:184-194.

- Gaspar PA, Hutz MH, Salzano FM, Hill K, Hurtado AM, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT and Weimer TA (2002) Polymorphisms of CYP1A1, CYP2E1, GSTM1, GSTT1 and TP53 genes in Amerindians. *Am J Phys Anthropol* 119:249-256.
- Goebel T, Waters MR and O'Rourke DH (2008) The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science* 319:1497-1502.
- Goicoechea AS, Carnese FR, Dejean C, Avena SA, Weimer TA, Estalote AC, Simões ML, Palatnik M, Salamoni SP, Salzano FM, *et al.* (2001) New genetic data on Amerindians from the Paraguayan Chaco. *Am J Hum Biol* 13:660-667.
- Gokcumen O, Dulik MC, Pai AA, Zhadanov SI, Rubinstein S, Osipova LP, Andreenkov OV, Tabikhanova LE, Gubina MA, Labuda D, *et al.* (2008) Genetic variation in the enigmatic Altaian Kazakhs of South-Central Russia: insights into Turkic population history. *Am J Phys Anthropol* 136:278-293.
- González-José R, Bortolini MC, Santos FR and Bonatto SL (2008) The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *Am J Phys Anthropol* 137:175-187.
- Google, Inc. (2009) Google Earth 5.1. Disponível em: < <http://earth.google.com/>>.
- Goudet J, Raymon M, de Meeüs T and Rousset F (1996) Testing differentiation in diploid populations. *Genetics* 144:1933-1940.
- Greenberg JH (1987) *Language in the Americas*. Stanford University Press, California, 438 pp.
- Greenberg JH, Turner II CG and Zegura SL (1986) The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental and genetic evidence. *Curr Anthropol* 27:477-495.
- Guerra LK, Rehfeldt IR, Lima MT, Petzl-Erler ML and de Messias IJ (1992) BF and C3 genetic polymorphisms in Kaingang Indians from southern Brazil. *Hum Hered* 42:153-156.
- Guerreiro JF, Santos SE and Aguiar GF (1989) Serum cholinesterase polymorphism (CHE1 and CHE2 loci) among several Indian groups from Amazon region of Brazil, and segregation of the C5 variant in families. *Gene Geogr* 3:11-20.
- Guerreiro JF, Figueiredo MS and Zago MA (1994) Beta-globin gene cluster haplotypes of Amerindian populations from the Brazilian Amazon region. *Hum Hered* 44:142-149.
- Guerreiro-Junior VF, Bisso-Machado R, Marrero AR, Hünemeier T, Salzano FM and Bortolini MC (2009) Genetic signatures of parental contribution in black and white populations from Brazil. *Genet Mol Biol* 32:1-11.
- Hall TA (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl Acids Symp Ser* 41:95-98.
- Hammer MF and Horai S (1995) Y chromosomal DNA variation and the peopling of Japan. *Am J Hum Genet* 56:951-962.
- Hammer MF, Karafet T, Rasanayagam A, Wood ET, Altheide TK, Jenkins T, Griffiths RC, Templeton AR and Zegura SL (1998) Out of Africa and back again: nested cladistic analysis of human Y chromosome variation. *Mol Biol Evol* 15:427-441.
- Hammer MF, Blackmer F, Garrigan D, Nachman MW and Wilder JA (2003) Human population structure and its effects on sampling Y chromosome sequence variation. *Genetics* 164:1495-1509.

- Hammer MF, Karafet TM, Park H, Omoto K, Harihara S, Stoneking M and Horai S (2006) Dual origins of the Japanese: common ground for hunter-gatherer and farmer Y chromosomes. *J Hum Genet* 51:47-58.
- Harris EE and Meyer D (2006) The molecular signature of selection underlying human adaptations. *Am J Phys Anthropol* 43:89-130.
- Heidrich EM, Hutz MH, Salzano FM, Coimbra CEA Jr and Santos RV (1995) D1S80 locus variability in three Brazilian ethnic groups. *Hum Biol* 67:311-319.
- Heller AH, Salzano FM, Barrantes R, Krylov M, Benevolenskaya L, Arnett FC, Munkhbat B, Munkhtuvshin N, Tsuji K, Hutz MH, *et al.* (2004) Intra- and intercontinental molecular variability of an Alu insertion in the 3' untranslated region of the LDLR gene. *Hum Biol* 76:591-604.
- Horai S, Kondo S, Nakagawa-Hattori Y, Hayashi S, Sonoda S and Tajima K (1993) Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mitochondrial DNA. *Mol Biol Evol* 10:23-47.
- Hughes DA, Tang K, Strotmann R, Schöneberg T, Prenen J, Nilius B and Stoneking M (2008) Parallel Selection on TRPV6 in Human Populations. *PLoS One* 3:e1686.
- Hünemeier T, Neves AG, Nornberg I, Hill K, Hurtado AM, Carnese FR, Goicoechea AS, Hutz MH, Salzano FM and Chies JA (2005) T-cell and chemokine receptor variation in south Amerindian populations. *Am J Hum Biol* 17:515-518.
- Hünemeier T, Carvalho C, Marrero AR, Salzano FM, Pena SDJ and Bortolini MC (2007) Niger-Congo speaking populations and the formation of the Brazilian gene pool: mtDNA and Y-chromosome data. *Am J Phys Anthropol* 133:854-867.
- Hünemeier T, Ruiz-Linares A, Silveira A, Salzano FM and Bortolini MC (2010) Population data support the adaptive nature of *HACNS1* human-chimpanzee differences in a limb expression domain. *Am J Phys Anthropol* (submitted).
- Hunley K and Long JC (2005) Gene flow across linguistic boundaries in Native North American populations. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:1312-1317.
- Hunley KL, Spence JE and Merriwether DA (2008) The impact of group fissions on genetic structure in Native South America and implications for human evolution. *Am J Phys Anthropol* 135:195-205.
- Hurles ME, Veitia R, Arroyo E, Armenteros M, Bertranpetit J, Pérez-Lezaun A, Bosch E, Shlumukova M, Cambon-Thomsen A, McElreavey K, *et al.* (1999) Recent male-mediated gene flow over a linguistic barrier in Iberia, suggested by analysis of a Y-chromosomal DNA polymorphism. *Am J Hum Genet* 65:1437-1448.
- Hutz MH, Mattevi VS, Callegari-Jacques SM, Salzano FM, Coimbra CEA Jr, Santos RV, Carnese FR, Goicoechea AS and Dejean CB (1997) D1S80 locus variability in South American Indians. *Ann Hum Biol* 24:249-255.
- Hutz MH, Callegari-Jacques SM, Bortolini MC and Salzano FM (1999) Variability in nDNA, mtDNA, and proteins: A test case. In: Papiha SS, Deka R and Chakraborty R (eds.) *Genomic diversity: Applications in human population genetics*. Kluwer/Plenum, New York, pp 23-32.
- Hutz MH, Almeida S, Coimbra CEA Jr, Santos RV and Salzano FM (2000) Haplotype and allele frequencies for three genes of the dopaminergic system in South American Indians. *Am J Hum Biol* 12:638-645.

- Hutz MH, Callegari-Jacques SM, Almeida SEM, Armbrorst T and Salzano FM (2002) Low levels of STRP variability are not universal in American Indians. *Hum Biol* 74:791-806.
- Hutz MH, Mattevi VS, Almeida S, Zembruski VM and Salzano FM (2003) Association of the dopamine D2 receptor gene with obesity in native Brazilians. In: Medeiros-Neto G, Halpern A; Bouchard C (Org.). *Progress in obesity research: 9*. John Libbey Eurotext Ltd, pp 370-372.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Estatística e Geografia. Disponível em: <<http://www.ibge.gov.br>>. Acesso em: 15 de fevereiro de 2010.
- ISA - Instituto Socioambiental. Disponível em:< <http://www.socioambiental.org/>>. Acesso em: 16 de fevereiro de 2010.
- Jin H-J, Kwak K-D, Hammer MF, Nakahori Y, Shinka T, Lee J-W, Jin F, Jia X, Tyler-Smith C and Kim W (2003) Y-chromosomal DNA haplogroups and their implications for the dual origins of the Koreans. *Hum Genet* 114:27-35.
- Jin L, Baskett ML, Cavalli-Sforza LL, Zhivotovsky LA, Feldman MW and Rosenberg NA (2000) Microsatellite evolution in modern humans: A comparison of two data sets from the same populations. *Ann Hum Genet* 64:117-134.
- Jobling MA and Gill P (2004) Encoded evidence: DNA in forensics analysis. *Nat Rev Genet* 5:739-751.
- Jobling MA and Tyler-Smith C (1995) Fathers and sons: the Y chromosome and human evolution. *Trends Genet* 11:449-456.
- Jobling MA and Tyler-Smith C (2003) The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nat Rev Genet* 4:598-612.
- Junqueira C. Countries and their cultures. Disponível em:<<http://www.everyculture.com/>>. Acesso em: 17 de fevereiro de 2010.
- Kanindé. Disponível em:< <http://www.kaninde.org.br/>>. Acesso em: 17 de fevereiro de 2010.
- Karafet T, Segura SL, Vuturo-Brady J, Posukh O, Osipova L, Wiebe V, Romero F, Long JC, Harihara S, Jin F, *et al.* (1997) Y chromosome markers and trans-Bering Strait dispersals. *Am J Phys Anthropol* 102:301-314.
- Karafet TM, Zegura SL, Posukh O, Osipova L, Bergen A, Long J, Goldman D, Klitz W, Harihara S, de Knijff P, *et al.* (1999) Ancestral Asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes. *Am J Hum Genet* 64:817-831.
- Karafet T, Xu L, Du R, Wang W, Feng S, Wells RS, Redd AJ, Zegura SL and Hammer MF (2001) Paternal Population History of East Asia: Sources, Patterns, Microevolutionary Processes. *Am J Hum Genet* 69:615-628.
- Karafet TM, Mendez FL, Meilerman MB, Underhill PA, Zegura SL and Hammer MF (2008) New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Res* 18:830-838.
- Kaufman L, Vargas AF, Coimbra CEA Jr, Santos RV, Salzano FM and Hutz MH (1999) Apolipoprotein B genetic variability in Brazilian Indians. *Hum Biol* 71:87-98.
- Kidd JR, Black FL, Weiss KM, Balazs I and Kidd KK (1991) Studies of three Amerindian populations using nuclear DNA polymorphisms. *Hum Biol* 63:775-794.
- Kidd JR, Pakstis AJ, Zhao H, Lu R-B, Okonofua FE, Odunsi A, Gricorenko E, Bonne-Tamir B, Friedlaender J, Schulz LO, *et al.* (2000) Haplotypes and linkage disequilibrium at the

- phenylalanine hydroxylase locus, *PAH*, in a global representation of populations. *Am J Hum Genet* 66:1882-1899.
- Kidd KK, Morar B, Castiglione CM, Zhao H, Pakstis AJ, Speed WC, Bonne-Tamir B, Lu R-B, Goldman D, Lee C, *et al.* (1998) A global survey of haplotype frequencies and linkage disequilibrium at the *DRD2* locus. *Hum Genet* 103:211-227.
- Klautau-Guimarães MN, DAscensão R, Caldart FA, Grisolia CK, Souza JR, Barbosa AC, Cordeiro CMT and Ferrari I (2005a) Analysis of genetic susceptibility to mercury contamination evaluated through molecular biomarkers in at-risk Amazon Amerindian populations. *Genet Mol Biol* 28:827-832.
- Klautau-Guimarães MN, Hiragi CO, DAscensão RF, Oliveira SF, Grisolia CK, Hatagima A and Ferrari I (2005b) Distribution of glutathione S-transferase *GSTM1* and *GSTT1* null phenotypes in Brazilian Amerindians. *Genet Mol Biol* 28:32-35.
- Kohlrausch FB, Callegari-Jacques SM, Tsuneto LT, Petzl-Erler ML, Hill K, Hurtado AM, Salzano FM and Hutz MH (2005) Geography influences microsatellite polymorphism diversity in Amerindians. *Am J Phys Anthropol* 126:463-470.
- Kolman CJ, Sambuughin N and Bermingham E (1996) Mitochondrial DNA analysis of Mongolian populations and implications for the origin of New World founders. *Genetics* 142:1321-1334.
- Krader L, Diakonova V, Anderson GS. Countries and their cultures. Disponível em: <<http://www.everyculture.com/>>. Acesso em: 17 de fevereiro de 2010.
- Krauss ME (1988) Many tongues: ancient tales. In: Fitzhugh WW and Crowell A (eds.) *Crossroads of continents*. Smithsonian Institution, Washington, DC, pp 145-150.
- Krylov M, Erdesz S, Alexeeva L, Benevolenskaya L, Arnett FC and Reveille JD (1995) HLA class II and HLA-B27 oligotyping in two Siberian native population groups. *Tissue Antigens* 46:382-386.
- Krylov Mlu, Alekseeva LI, Erdes Sh and Benevolenskaia LI (1994) DNA typing of allelic variants of HLA-B27: HLA-B*2705 is the predominant allele of the aboriginal population of the Chukot peninsula (Eskimos and Chukchi). *Mol Gen Mikrobiol Virusol* 5:27-29.
- Krylov Mlu, Erdes Sh, Alekseeva LI and Benevolenskaia LI (1995) DNA typing of HLA class II genes among the aboriginal inhabitants of Chukotka. *Genetika* 31:852-858.
- Krylov MY, Reveille JD, Alexeeva LI, Erdesz S, Arnett FC and Benevolenskaya LI (1995) HLA-B27 subtypes among the Chukotka Native groups. *Arch Immunol Ther Exp (Warsz)* 43:135-138.
- Kuwano ST, Bordin JO, Chiba AK, Mello AB, Figueiredo MS, Vieira-Filho JPB, Fabron A Jr and Kerbauy J (2000) Allelic polymorphisms of human Fcγ receptor IIa and Fcγ receptor IIIb among distinct groups in Brazil. *Transfusion* 40:1388-1392.
- Kvitko K, Nunes JCB, Weimer TA, Salzano FM and Hutz MH (2000) Cytochrome P4501A1 polymorphism in South American Indians. *Hum Biol* 72:1039-1043.
- Lalueza-Fox C (1996) Mitochondrial DNA haplogroups in four tribes from Tierra del Fuego – Patagonia: inferences about the peopling of the Americas. *Hum Biol* 68:853-871.
- Leão ACS, Azanha G and Maretto LC (2004) Estudo socioeconômico sobre as terras e povos indígenas situados na área de influência dos empreendimentos do rio Madeira (UHEs *Jirau* e *Santo Antonio*) – Diagnóstico final e avaliação de impactos nas terras indígenas Karitiana, Karipuna, Lage, Ribeirão e Uru-Eu-Wau-Wau.

Disponível em:< <http://www.trabalhoindigenista.org.br/papers.asp>>. Acesso em: 16 de fevereiro de 2010.

- Leighton R and Bicheldei KA. Countries and their cultures. Disponível em:<<http://www.everyculture.com/>>. Acesso em: 17 de fevereiro de 2010.
- Leite FP, Callegari-Jacques SM, Carvalho BA, Kommers T, Matte CH, Raimann PE, Schwengber SP, Sortica VA, Tsuneto LT, Petzl-Erler ML, *et al.* (2008) Y-STR analysis in Brazilian and South Amerindian populations. *Am J Hum Biol* 20:359-363.
- Lell JT, Brown MD, Schurr TG, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Torroni A, Moore LG, Troup GM and Wallace DC (1997) Y chromosome polymorphisms in Native American and Siberian populations: identification of Native Y chromosome haplotypes. *Hum Genet* 100:536-543.
- Lell JT, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Su B, Jin L, Schurr TG, Underhill PA and Wallace DC (2002) The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes. *Am J Hum Genet* 70:192-206.
- Lewis Jr CM and Long JC (2008) Native American genetic structure and prehistory inferred from hierarchical modeling of mtDNA. *Mol Biol Evol* 25:478-486.
- Lewis MP (ed.) (2009) *Ethnologue: Languages of the World*. 16th edition. SIL International, Dallas. Online version: <http://www.ethnologue.com/>.
- Librado P and Rozas J (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451-1452.
- Loukotka C (1968) Classification of South American Indian languages. Latin American Studies Center, University of California, Los Angeles, 453 pp.
- Luiselli D, Maiolini E, Pelotti S, Bini C, Ferri G and Pappalardo G (2001) The HUMFIBRA (FGA) polymorphism in an Italian population and a worldwide frequency distribution analysis. *Ann Hum Biol* 28:431-443.
- Lutz S, Wittig H, Weisser HJ, Heizmann J, Junge A, Dimo-Simonin N, Parson W, Edelmann J, Anslinger K, Jung S, *et al.* (2000) Is it possible to differentiate mtDNA by means of HVIII in samples that cannot be distinguished by sequencing the HVI and HVII regions? *Forensic Sci Int* 113:97-101.
- Maliarchuk BA, Perkova MA and Derenko MV (2009) Polymorphism of pigmentation genes (OCA2 and ASIP) in some populations of Russia. *Genetika* 45:401-405.
- Margulis L (1970) Recombination of non-chromosomal genes in *Chlamydomonas*: assortment of mitochondria and chloroplasts? *J Theor Biol* 26:337-342.
- Marignac VL and Bianchi NO (2006) Prevalence of dopamine and 5HT2C receptor polymorphisms in Amerindians and in an urban population from Argentina. *Am J Hum Biol* 18:822-828.
- Marin GB, Tavella MH, Guerreiro JF, Santos SEB and Zago MA (1997) Absence of the E2 allele of apolipoprotein in Amerindians. *Braz J Genet* 20:741-743.
- Marrero AR (2003) Os gaúchos: sua história evolutiva revelada a partir de marcadores genéticos. Curso de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, 127 pp.
- Marrero AR, Leite FPN, Carvalho BA, Peres LM, Kommers TC, Cruz IM, Salzano FM, Linares AR, Silva Jr WA and Bortolini MC (2005) Heterogeneity of the genome ancestry of individuals classified as white in the state of Rio Grande do Sul, Brazil. *Am J Hum Biol* 17:496-506.

- Marrero AR, Bravi C, Stuart S, Long JC, Pereira das Neves Leite F, Kommers T, Carvalho CM, Pena SD, Ruiz-Linares A, Salzano FM, *et al.* (2007a) Pre- and post-Columbian gene and cultural continuity: the case of the Gaucho from southern Brazil. *Hum Hered* 64:160-171.
- Marrero AR, Silva-Junior WA, Bravi CM, Hutz MH, Petzl-Erler ML, Ruiz-Linares A, Salzano FM and Bortolini MC (2007b) Demographic and evolutionary trajectories of the Guarani and Kaingang natives of Brazil. *Am J Phys Anthropol* 132:301-310.
- Mateu E, Calafell F, Bonné-Tamir B, Kidd JR, Casals T, Kidd KK and Bertranpetit J (1999) Allele frequencies in a worldwide survey of a CA repeat in the first intron of the CFTR gene. *Hum Hered* 49:15-20.
- Mateu E, Calafell F, Lao O, Bonné-Tamir B, Kidd JR, Pakstis A, Kidd KK and Bertranpetit J (2001) Worldwide genetic analysis of the CFTR region. *Am J Hum Genet* 68:103-117.
- Mateus Pereira LH, Socorro A, Fernandez I, Masleh M, Vidal D, Bianchi NO, Bonatto SL, Salzano FM and Herrera RJ (2005) Phylogenetic information in polymorphic L1 and *Alu* insertions from East Asians and Native American populations. *Am J Phys Anthropol* 128:171-184.
- Matioli SR (ed.) (2001) *Biologia molecular e evolução*. Holos Editora, Ribeirão Preto, 202 pp.
- Mattevi VS, Coimbra CEA Jr, Santos RV, Salzano FM and Hutz MH (2000) Association of the lowdensity receptor gene with obesity in Native American populations. *Hum Genet* 106:546-552.
- Mazières S, Guitard E, Crubézy E, Dugoujon JM, Bortolini MC, Bonatto SL, Hutz MH, Bois E, Tiouka F, Larrouy G, *et al.* (2008) Uniparental (mtDNA, Y-chromosome) polymorphisms in French Guiana and two related populations--implications for the region's colonization. *Ann Hum Genet* 72:145-156.
- Merriwether DA and Ferrell RE (1996) The four founding lineage hypothesis for the New World: a critical reevaluation. *Mol Phylogenet Evol* 5:241-246.
- Merriwether DA, Rothhammer F and Ferrell RE (1995) Distribution of the four founding lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave of migration for the New World. *Am J Phys Anthropol* 98:411-430.
- Merriwether DA, Hall WW, Vahlne A and Ferrell RE (1996) mtDNA variation indicates Mongolia may have been the Source for the founding population for the New World. *Am J Hum Genet* 59:204-212.
- Mesa NR, Mondragón MC, Soto ID, Parra MV, Duque C, Ortíz-Barrientos D, García LF, Velez ID, Bravo ML, Múnera JG, *et al.* (2000) Autosomal, mtDNA, and Y-chromosome diversity in Amerindians: pre- and post-Columbian patterns of gene flow in South America. *Am J Hum Genet* 67:1277-1286.
- Mestriner MA, Salzano FM, Neel JV and Ayres M (1976) Esterase D in South American Indians. *Am J Hum Genet* 28:257-261.
- Mestriner MA, Simões AL and Salzano FM (1980) New studies on the esterase D polymorphism in South American Indians. *Am J Phys Anthropol* 52:95-101.
- Moore D and Storto L (2002) As línguas indígenas e a pré-história. In: *Homo Brasilis: aspectos genéticos, lingüísticos, históricos e Socioantropológicos da formação do povo brasileiro*. Pena SDJ (Org.). Funpec, Ribeirão Preto, pp 73-92.

- Moraga ML, Rocco P, Miquel JF, Nervi F, Llop E, Chakraborty R, Rothhammer F and Carvallo P (2000) Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean Aboriginal populations: implications for the peopling of the southern cone of the continent. *Am J Phys Anthropol* 113:19-29.
- Mousinho-Ribeiro RC, Pante-de-Souza G, Santos EJM and Guerreiro JF (2003) Genetic relationships among Native Americans based on β -globin gene cluster haplotype frequencies. *Gen Mol Biol* 26:229-234.
- Neel JV and Salzano FM (1967) Further studies on the Xavante Indians. X. Some Hypotheses-generalizations resulting from these studies. *Am J Hum Genet* 19:554-574.
- Neel JV, Salzano FM, Junqueira PC, Keiter F and Maybury-Lewis D (1964) Studies on the Xavante Indians of Brazilian Mato Grosso. *Am J Hum Genet* 16:52-140.
- Neel JV, Mikkelsen WM, Rucknagel DL, Weinstein ED, Goyer RA and Abadie SH (1968) Further studies of the Xavante Indians. 8. Some observations on blood, urine, and stool specimens. *Am J Trop Med Hyg* 17:474-485.
- Neel JV, Biggar RJ and Sukernik RI (1994) Virologic and genetic studies relate Amerind origins to the indigenous people of the Mongolia/Manchuria/southeastern Siberia region. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91:10737-10741.
- Nei M (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia Univ Press, New York, 512 pp.
- Nei M and Takezaki N (1996) The root of the phylogenetic tree of human populations. *Mol Biol Evol* 13:170-177.
- Network 4.5.1.6. Disponível em: <<http://www.fluxus-engineering.com/>>.
- Novick GE, Novick CC, Yunis J, Yunis E, Antúñez-de-Mayolo P, Scheer WD, Deininger PL, Stoneking M, York DS, Batzer MA, *et al.* (1998) Polymorphic *Alu* insertions and the Asian origin of Native American populations. *Hum Biol* 70:23-39.
- Novoradovsky AG, Spitsyn VA, Duggirala R and Crawford MH (1993) Population genetics and structure of Buryats from the Lake Baikal Region of Siberia. *Hum Biol* 65:689-710.
- Olsson ML, Santos SEB, Guerreiro JF, Zago MA and Chester MA (1998) Heterogeneity of the O alleles at the blood group ABO locus in Amerindians. *Vox Sang* 74:46-50.
- Paixão-Côrtes VR (2008) PAX9: Uma ferramenta evolutiva? Curso de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, 136 pp.
- Pakendorf B and Stoneking M (2005) Mitochondrial DNA and human evolution. *Annu Rev Genomics Hum Genet* 6:165-183.
- Pakendorf B, Novgorodov IN, Osakovskij VL and Stoneking M (2007) Mating patterns amongst Siberian reindeer herders: inferences from mtDNA and Y-chromosomal analyses. *Am J Phys Anthropol* 133:1013-1027.
- Parham P, Arnett KL, Adams EJ, Little A-M, Tees K, Barber LD, Marsh SGE, Ohta T, Markow T and Petzl-Erler ML (1997) Episodic evolution and turnover of HLA-B in the indigenous human populations of the Americas. *Tissue Antigens* 50:219-232.
- Parolín ML and Carnese FR (2009) HLA-DRB1 alleles in four Amerindian populations from Argentina and Paraguay. *Genet Mol Biol* 32:212-219.
- Parra FC, Amado RC, Lambertucci JR, Rocha J, Antunes CM and Pena SD (2003) Color and genomic ancestry in Brazilians. *Proc Natl Acad U S A* 100:177-182.

- PASW 18. Disponível em:<<http://www.spss.com>>.
- Pena SDJ and Bortolini MC (2004) Pode a genética definir quem deve se beneficiar das cotas universitárias e demais ações afirmativas? *Estudos Avançados* 18:31-50.
- Pena SD, Santos FR, Bianchi NO, Bravi CM, Carnese FR, Rothhammer F, Gerelsaikhan T, Munkhtuja B and Oyunsuren T (1995) A major founder Y-chromosome haplotype in Amerindians. *Nat Genet* 11:15-16.
- Pérez-Lezaun A, Calafell F, Mateu E, Comas D, Bosch E and Bertranpetit J (1997a) Allele frequencies for 20 microsatellites in a worldwide population survey. *Hum Hered* 47:189-196.
- Pérez-Lezaun A, Calafell F, Mateu E, Comas D, Ruiz-Pacheco R and Bertranpetit J (1997b) Microsatellite variation and the differentiation of modern humans. *Hum Genet* 99:1-7.
- Perini JA, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT and Suarez-Kurtz G (2008) VKORC1 polymorphisms in Amerindian populations of Brazil. *Pharmacogenomics* 9:1623-1629.
- Peterson RJ, Goldman D and Long JC (1999) Nucleotide sequence diversity in non-coding regions of ALDH2 as revealed by restriction enzyme and SSCP analysis. *Hum Genet* 104:177-187.
- Petzl-Erler ML and McDevitt HO (1994) Molecular analysis of the HLA-DRB genes in two tribes of Brazilian Indians. *Hum Immunol* 41:180-184.
- Petzl-Erler ML, Luz R and Sotomaior VS (1993) The HLA polymorphism of two distinctive South-American Indian tribes: the Kaingang and the Guarani. *Tissue Antigens* 41:227-237.
- Phillips-Krawczak C, Devor E, Zlojutro M, Moffat-Wilson K and Crawford MH (2006) MtDNA variation in the Altai-Kizhi population of southern Siberia: a synthesis of genetic variation. *Hum Biol* 78:477-494.
- Pospelov LE, Matrakshin AG, Erdynieva LS, Malenko AF, Afanasiev KI, Rubtsova GA, Egorov IK, Yeremeyev VV and Apt AS (1997) Genetic markers in the Tuvan population of Todja, Siberia. *Tissue Antigens* 49:629-634.
- Ramachandran S, Deshpande O, Roseman CC, Rosenberg NA, Feldman MW and Cavalli-Sforza LL (2005) Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:15942-15947.
- Ramos M, Postigo JM, Vilches C, Layrisse Z and López de Castro JA (1995) Primary structure of a novel HLA-B39 allele (B*3909) from the Warao Indians of Venezuela. Further evidence for local HLAB diversification in South America. *Tissue Antigens* 46:401-404.
- Raskin S, Petzl-Erler ML, Phillips JA 3rd, Pereira-Ferrari L, Probst CM, Fauz FR, Sotomaior V, Salzano FM and Culpi L (2007) Cystic fibrosis gene variability in two southern Brazilian Amerindian populations: analysis of the deltaF508 mutation and the KM19 and XV2C haplotypes. *Hum Biol* 79:79-91.
- Ray N, Wegmann D, Fagundes NJ, Wang S, Ruiz-Linares A and Excoffier L (2009) A statistical evaluation of models for the initial settlement of the American continent emphasizes the importance of gene flow with Asia. *Mol Biol Evol* 27:337-345.

- Ribeiro DM, Figueiredo MS, Costa FF and Sonati MF (2003) Haplotypes of alpha-globin gene regulatory element in two Brazilian native populations. *Am J Phys Anthropol* 121:58-62.
- Ribeiro-dos-Santos AKC, Guerreiro JF, Santos SEB and Zago MA (2001) The split of the Arara population: comparison of genetic drift and founder effect. *Hum Hered* 51:79-84.
- Ricardo CA (Coord.) (1983) Povos indígenas no Brasil. v.3: Amapá/Norte do Pará. CEDI São Paulo, 269 pp.
- Ridley M (2006) *Evolução*. Trad.: Ferreira H, Passaglia L, Fischer R. 3ª edição. Artmed, Porto Alegre, 752 pp.
- Rodrigues A (1986) *Linguas brasileiras: Para o conhecimento das linguas indígenas*. Edições Loyola, São Paulo, 134 pp.
- Rodriguez-Delfin L, Santos SEB and Zago MA (1997) Diversity of the human Y chromosome of South American Amerindians: a comparison with Blacks, Whites and Japanese from Brazil. *Ann Hum Genet* 61:439-448.
- Romeo S, Pennacchio LA, Fu Y, Boerwinkle E, Tybjaerg-Hansen A, Hobbs HH and Cohen JC (2007) Population-based resequencing of ANGPTL4 uncovers variations that reduce triglycerides and increase HDL. *Nat Genet* 39:513-516.
- Rosenberg NA, Pritchard JK, Weber JL, Cann HM, Kidd KK, Zhivotovsky LA and Feldman MW (2002) Genetic structure of human populations. *Science* 298:2381-2385.
- Rosser ZH, Zerjal T, Hurler ME, Adojaan M, Alavantic D, Amorim A, Amos W, Armenteros M, Arroyo E, Barbujani G, *et al.*, (2000) Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language. *Am J Hum Genet* 67:1526-1543.
- Rousset F and Raymond M (1995) Testing heterozygote excess and deficiency. *Genetics* 140:1413-1419.
- Ruiz-Linares A, Ortíz-Barrientos D, Figueroa M, Mesa N, Múnera JG, Bedoya G, Vélez ID, García LF, Pérez-Lezaun F, Bertranpetit J, *et al.* (1999) Microsatellites provide evidence for Y chromosome diversity among the founders of the New World. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96:6312-6317.
- Salzano FM (1971) Demographic and genetic interrelationships among the Cayapo Indians of Brazil. *Soc Biol* 18:148-157.
- Salzano FM (2005) *DNA e eu com isso? Oficina de Textos*, São Paulo, 88 pp.
- Salzano FM (2006) The prehistoric colonization of the America. In: *Anthropological Genetics: theory, methods and applications*. Crawford M. (ed). Cambridge University Press, Cambridge, pp 433-455.
- Salzano FM (2009) The Fission-Fusion concept. *Curr Anthropol* 50:959.
- Salzano FM and Bortolini MC (2002) *Evolution and genetics of Latin American populations*. Cambridge University Press, Cambridge, 512 pp.
- Salzano FM and Callegari-Jacques SM (1988) *South American Indians: a case study in evolution*. Oxford Science Publications. Oxford University Press, New York, 259 pp.
- Salzano FM and Callegari-Jacques SM (2006) Amerindian and nonAmerindian autosome molecular variability – a test analysis. *Genetica* 126:237-242.
- Salzano FM and Steinberg AG (1965) The Gm and Inv groups of Santa Catarina, Brazil. *Am J Hum Genet* 17:273-279.

- Salzano FM, Gershowitz H, Junqueira PC, Woodall JP, Black FL and Hierholzer W (1972a) Blood groups and H-Le^a salivary secretion of Brazilian Cayapo Indians. *Am J Phys Anthropol* 36:417-426.
- Salzano FM, Neel JV, Weitkamp LR and Woodall JP (1972b) Serum proteins, hemoglobins and erythrocyte enzymes of Brazilian Cayapo Indians. *Hum Biol* 44:443-458.
- Salzano FM, Steinberg AG and Tepfenhart MA (1973) Gm and Inv allotypes of Brazilian Cayapo Indians. *Am J Hum Genet* 25:167-177.
- Salzano FM, Neel JV, Gershowitz HK and Migliazza EC (1977) Intra- and intertribal genetic variation within a linguistic group: the Ge-speaking Indians of Brazil. *Am J Phys Anthropol* 47:357-348.
- Salzano FM, Weimer TA, Franco MH, Mestriner MA, Simões AL, Constans J and Freitas MJ (1985) Population structure and blood genetics of the Pacaás Novos Indians of Brazil. *Ann Hum Biol* 12:241-249.
- Salzano FM, Umetsu K, Yuasa I, Black FL and Suzuki T (1990) Isoelectric focusing studies in Brazilian Indians--uncovering variation of ORM, AHSG and IF. *Jinrui Idengaku Zasshi* 35:283-290.
- Salzano FM, Black FL, Callegari-Jacques SM, Santos SE, Weimer TA, Mestriner MA, Kubo RR, Pandey JP and Hutz MH (1991) Blood genetic systems in four Amazonian tribes. *Am J Phys Anthropol* 85:51-60.
- Salzano FM, Callegari-Jacques SM, Weimer TA, Franco MHL, Hutz MH and Petzl-Erler ML (1997a) Electrophoretic protein polymorphisms in Kaingang and Guarani Indians of Southern Brazil. *Am J Hum Biol* 9:505-512.
- Salzano FM, Franco MH, Weimer TA, Callegari-Jacques SM, Mestriner MA, Hutz MH, Flowers NM, Santos RV and Coimbra CE Jr (1997b) The Brazilian Xavante Indians revisited: new protein genetic studies. *Am J Phys Anthropol* 104:23-34.
- Santos EJM (1998) Os últimos 5000 anos de história ameríndia na Amazônia: Recente expansão, migração e deriva genética. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Santos FR, Hutz M, Coimbra CEA, Santos RV, Salzano FM and Pena SDJ (1995) Further evidence for the existence of a major founder Y chromosome haplotype in Amerindians. *Braz J Genet* 18:669-672.
- Santos FR, Bianchi NO and Pena SD (1996) Worldwide distribution of human Y-chromosome haplotypes. *Genome Res* 6:601-611.
- Santos FR, Pandya A and Tyler-Smith C (1998) Reliability of DNA-based sex tests. *Nature* 18:103.
- Santos FR, Pandya A, Tyler-Smith C, Pena SDJ, Schanfield M, Leonard WR, Osipova L, Crawford MH and Mitchell RJ (1999) The Central Siberian origin for native American Y chromosomes. *Am J Hum Genet* 64:619-628.
- Santos FR, Bonatto SL and Bortolini MC (2007) Molecular evidence from contemporary indigenous populations to the Peopling of America. In: Santos C and Lima M. (Org.). Recent advances in molecular biology and evolution: Applications to biological anthropology. Research Signpost, Kerala, pp 1-13.
- Santos NPC, Ribeiro-dos-Santos AKC and Santos SEB (2005) Frequency of the Q192R and L55M polymorphisms of the human serum paraoxonase gene (PON1) in ten Amazonian Amerindian tribes. *Genet Mol Biol* 28:36-39.

- Santos RV, Fry PH, Monteiro S, Maio MC, Rodrigues JC, Bastos-Rodrigues L and Pena SDJ (2009) Color, race, and genomic ancestry in Brazil: dialogues between anthropology and genetics. *Curr Anthropol* 50:787-819.
- Santos SE, Ribeiro-Dos-Santos AK, Guerreiro JF, Santos EJ, Weimer TA, Callegari-Jacques SM, Mestriner MA, Franco MH, Hutz MH and Salzano FM (1998) New protein genetic studies in six Amazonian Indian populations. *Ann Hum Biol* 25:505-522.
- Santos SEB, Ribeiro-dos-Santos AKC, Meyer D and Zago MA (1996) Multiple founder haplotypes of mitochondrial DNA in Amerindians revealed by RFLP and sequencing. *Ann Hum Genet* 60:305-319.
- Santos SEB, Ribeiro-Rodrigues EM, Ribeiro-dos-Santos AKC, Hutz MH, Tovo-Rodrigues L, Salzano FM and Callegari-Jacques SM (2009) Autosomal STR analyses in Native Amazonian tribes suggest a population structure driven by isolation by distance. *Hum Biol* 81:71-88.
- Santos-Lopes SS, Pereira RW, Wilson IJ and Pena SD (2007) A worldwide phylogeography for the human X chromosome. *PLoS One* 2:e557.
- Schroeder KB, Schurr TG, Long JC, Rosenberg NA, Crawford MH, Tarskaia LA, Osipova LP, Zhadanov SI and Smith DG (2007) A private allele ubiquitous in the Americas. *Biol Lett* 3:218-223.
- Schurr TG and Sherry ST (2004) Mitochondrial DNA and the peopling of the Americas: evolutionary and demographic evidence. *Am J Hum Biol* 16:420-439.
- Schmitt R, Bonatto SL, Freitas LB, Muschner VC, Hill K, Hurtado AM and Salzano FM (2004) Extremely limited mitochondrial DNA variability among Ache natives of Paraguay. *Ann Hum Biol* 31:87-94.
- Scozzari R, Cruciani F, Malaspina P, Santolamazza P, Ciminelli BM, Torroni A, Modiano D, Wallace DC, Kidd KK, Olckers A, *et al.* (1997) Differential structuring of human populations for homologous X and Y microsatellite loci. *Am J Hum Genet* 61:719-733.
- Seielstad M, Yuldasheva N, Singh N, Underhill P, Oefner P, Shen P and Wells RS (2003) A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the Americas. *Am J Hum Genet* 73:700-705.
- Sengupta S, Zhivotovsky LA, King R, Mehdi SQ, Edmonds CA, Chow CE, Lin AA, Mitra M, Sil SK, Ramesh A, *et al.* (2006) Polarity and temporality of high-resolution Y-chromosome distributions in India identify both indigenous and exogenous expansions and reveal minor genetic influence of Central Asian pastoralists. *Am J Hum Genet* 78:202-221.
- Shen P, Lavi T, Kivisild T, Chou V, Sengun D, Gefel D, Shpirer I, Woolf E, Hillel J, Feldman MW, *et al.* (2004) Reconstruction of patrilineages and matrilineages of Samaritans and other Israeli populations from Y-chromosome and mitochondrial DNA sequence variation. *Hum Mutat* 24:248-260.
- Shields GF, Schmiechen AM, Frazier BL, Redd A, Voevodami, Reed JK and Ward RH (1993) mtDNA sequences suggest a recent evolutionary divergence for Beringian and northern North American populations. *Am J Hum Genet* 53:549-562.
- Shreffler DC and Steinberg AG (1967) Further studies on the Xavante Indians. IV. Serum protein groups and the SC, trait of saliva in the Simões Lopes and São Marcos Xavantes. *Am J Hum Genet* 19:514-523.

- Silva Jr WA, Bonatto SL, Holanda AJ, Ribeiro-dos Santos AK, Paixão BM, Goldman GH, Abe-Sandes K, Rodriguez-Delfin L, Barbosa M, Pacó-Larson ML, *et al.* (2002) Mitochondrial genome diversity of Native Americans supports a single early entry of founder populations into America. *Am J Hum Genet* 71:187-192.
- Simon D, Bandinelli E and Roisenberg I (2000) Von Willebrand factor gene polymorphisms in three Brazilian ethnic groups. *Hum Biol* 72: 1055-1063.
- Sotomaior VS, Faucz FR, Schfhauser C, Janzen-Dück M, Boldt ABW and Petzl-Erler ML (1998) HLA-DQA1 and HLA-DQB1 alleles and haplotypes in two Brazilian Indian tribes: evidence of conservative evolution of HLA-DQ. *Hum Biol* 70:789-797.
- Starikovskaya EB, Sukernik RI, Derbeneva OA, Volodko NV, Ruiz-Pesini E, Torroni A, Brown MD, Lott MT, Hosseini SH, Huoponen K, *et al.* (2005) Mitochondrial DNA diversity in indigenous populations of the southern extent of Siberia, and the origins of Native American haplogroups. *Ann Hum Genet* 69:67-89.
- Starikovskaya YB, Sukernik RI, Schurr TG, Kogelnik AM and Wallace DC (1998) mtDNA diversity in Chukchi and Siberian Eskimos: implication for the genetic history of Ancient Beringia and the peopling of the New World. *Am J Hum Genet* 63:1473-1491.
- Stone AC and Stoneking M (1998) mtDNA analysis of a prehistoric Oneota population: implications for the peopling of the New World. *Am J Hum Genet* 62:1153-1170.
- Stoneking M (1994) Mitochondrial DNA and human evolution. *J Bioenerg Biomembr* 26:251-259.
- Strachan T and Read AP (2002) *Genética Molecular Humana*. 2ª edição. Artmed, Porto Alegre, 578 pp.
- Su B, Jin L, Hu F, Xiao J, Luo J, Lu D, Zhang W, Chu J, Du R, Geng Z, *et al.* (1999a) Distribution of two HIV-1-resistant polymorphisms (SDF-3'A and CCR2-64I) in East Asian and world populations and its implication in AIDS epidemiology. *Am J Hum Genet* 65:1047-1053.
- Su B, Xiao J, Underhill P, Deka R, Zhang W, Akey J, Huang W, Shen D, Lu D, Luo J, *et al.* (1999b) Y-Chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last Ice Age. *Am J Hum Genet* 65:1718-1724.
- Sukernik RI, Osipova LP, Karafet TM, Vibe VP and Kirpichnikov GA (1986a) Genetic and ecological study of aboriginal populations of northeastern Siberia. I. Gm-haplotypes and their frequency in 10 Chukchi populations. Genetic structure of reindeer chukchi. *Genetika* 22:2361-2368.
- Sukernik RI, Vibe VP, Karafet TM, Osipova LP and Posukh OL (1986b) Genetic and ecological study of aboriginal populations of northeastern Siberia. II. Polymorphic blood systems, immunoglobulin allotypes and other genetic markers in Asian Eskimos. Genetic structure of Bering sea Eskimos. *Genetika* 22:2369-2380.
- Tajima A, Hayami M, Tokunaga K, Juji T, Matsuo M, Marzuki S, Omoto K and Horai S (2004) Genetic origins of the Ainu inferred from combined DNA analyses of maternal and paternal lineages. *J Hum Genet* 49:187-193.
- Tamm E, Kivisild T, Reidla M, Metspalu M, Smith DG, Mulligan CJ, Bravi CM, Rickards O, Martinez-Labarga C, Khusnutdinova EK, *et al.* (2007) Beringian standstill and spread of Native American founders. *PLoS One* 2:e829.

- Tarazona-Santos E and Santos FR (2002) The peopling of the Americas: a second major migration? *Am J Hum Genet* 70:1377-1380.
- Tarazona-Santos E, Carvalho-Silva DR, Pettener D, Luiselli D, De Stefano GF, Labarga CM, Rickards O, Tyler-Smith C, Pena SDJ and Santos FR (2001) Genetic differentiation in South Amerindians is related to environmental and cultural diversity: evidence from the Y chromosome. *Am J Hum Genet* 68:1485-1496.
- Tashian RE, Brewer GJ, Lehmann H, Davies DA and Rucknagel DL (1967) Further studies on the Xavante Indians. V. Genetic variability in some serum and erythrocyte enzymes, hemoglobin, and the urinary excretion of beta-aminoisobutyric acid. *Am J Hum Genet* 19:524-531.
- The Genographic Project. Disponível em: <<https://genographic.nationalgeographic.com/genographic/index.html>>. Acesso em: 10 de fevereiro de 2010.
- The Y Chromosome Consortium (2002) A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups. *Genome Res* 12:339-348.
- Thomas MG, Bradman N and Flinn HM (1999) High throughput analysis of 10 microsatellites and 11 di-allelic polymorphisms on the human Y-chromosome. *Hum Genet* 105:577-581.
- Thomas R, Zischler H, Pääbo S and Stoneking M (1996) Novel mitochondrial DNA insertion polymorphism and its usefulness for human population studies. *Hum Biol* 68:847-854.
- Tishkoff SA, Ruano G, Kidd JR and Kidd KK (1996a) Distribution and frequency of a polymorphic *Alu* insertion at the plasminogen activator locus in humans. *Hum Genet* 97:759-764.
- Tishkoff SA, Dietzsch E, Speed W, Pakstis AJ, Kidd JR, Cheung K, Bonn -Tamir B, Santachiara-Benerecetti AS, Moral P, Krings M, *et al.* (1996b) Global patterns of linkage disequilibrium at the CD4 locus and modern human origins. *Science* 271: 1380-1387.
- Tishkoff SA, Goldman A, Calafell F, Speed WC, Deinard AS, Bonn -Tamir B, Kidd JR, PakstisAJ, Jenkins T and Kidd KK (1998) A global haplotype analysis of the myotonic dystrophy locus: Implications for the evolution of modern humans and for the origin of myotonic dystrophy mutations. *Am J Hum Genet* 62:1389-1402.
- Tishkoff SA, Pakstis AJ, Stoneking M, Kidd JR, Destro-Bisol G, Sanjantila A, Lu RB, Deinard AS, Sirugo G, Jenkins T, *et al.* (2000) Short tandem-repeat polymorphism/*Alu* haplotype variation at the PLAT locus: Implications for modern human origins. *Am J Hum Genet* 67:901-925.
- Torrioni A, Schurr TG, Yang C-C, Szathmary EJE, Williams RC, Schanfield MS, Troup GA, Knowler WC, Lawrence DN, Weiss KM, *et al.* (1992) Native American mitochondrial DNA analysis indicates that the Amerind and the Nadene populations were founded by two independent migrations. *Genetics* 130:153-162.
- Torrioni A, Sukernik RI, Schurr TG, Starikorskaya YB, Cabell MF, Crawford MH, Comuzzie AG and Wallace DC (1993) mtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans. *Am J Hum Genet* 53:591-608.

- Torrioni A, Chen YS, Semino O, Santachiara-Benecere AS, Scott CR, Lott MT, Winter M and Wallace DC (1994) mtDNA and Y-chromosome polymorphisms in four Native American populations from southern Mexico. *Am J Hum Genet* 54:303-318.
- Tovo-Rodrigues L, Callegari-Jacques SM, Petzl-Erler ML, Tsuneto L, Salzano FM and Hutz MH (2010) Dopamine receptor D4 allele distribution in Amerindians: a reflection of past behavior differences? *Am J Phys Anthropol* (submitted).
- Tsuneto LT, Probst CM, Hutz MH, Salzano FM, Rodriguez-Delfin LA, Zago MA, Hill K, Hurtado AM, Ribeiro-dos-Santos AKC and Petzl-Erler ML (2003) HLA class II diversity in seven Amerindian populations. Clues about the origins of the Aché. *Tissue Antigens* 62:512-526.
- Tsuneto LT, Probst CM, Hutz MH, Salzano FM, Rodriguez-Delfin LA, Zago MA, Hill K, Hurtado AM, Ribeiro-dos-Santos AKC and Petzl-Erler ML (2004) HLA-DQA1, -DQB1 and -DRB1 alleles in a Kaingang population from Brazil. *Hum Immunol* 65:873-875.
- Underhill PA, Jin L, Zeman R, Oefner PJ and 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.
- Underhill PA, Jin L, Lin AA, Mehdi SQ, Jenkins T, Vollrath D, Davis RW, Cavalli-Sforza LL and Oefner PJ (1997) Detection of numerous Y chromosome biallelic polymorphisms by denaturing high-performance liquid chromatography. *Genome Res* 7:996-1005.
- Underhill PA, Shen P, Lin AA, Jin L, Passarino G, Yang WH, Kauffman E, Bonn -Tamir B, Bertranpetit J, Francalacci P, *et al.* (2000) Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nature* 26:358-361.
- Underhill PA, Passarino G, Lin AA, Shen P, Mirazon Lahr M, Foley RA, Oefner PJ and Cavalli-Sforza LL (2001) The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations. *Ann Hum Genet* 65:43-62.
- Vallinoto ACR, Cayres-Vallinoto IMV, Zago MA, Santos SEB and Guerreiro JF (1998) D1S80 polymorphism in Amerindians from the Amazon Region of Brazil. *Hum Biol* 70:507-516.
- Vallinoto AC, Cayres-Vallinoto IM, Ribeiro Dos Santos AK, Zago MA, Santos SE and Guerreiro JF (1999) Heterogeneity of Y chromosome markers among Brazilian Amerindians. *Am J Hum Biol* 11:481-487.
- Vieira Filho JP, Vieira JG and Russo EM (1979) Determination of serum levels of thyroxine, triiodothyronine, testosterone and dehydroepiandrosterone of Xikrin and Surui Indians. *AMB Rev Assoc Med Bras* 25:208-210.
- Vigilant L, Stoneking M, Harpending H, Hawkes K and Wilson AC (1991) African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science* 253:1503-1507.
- Volodko NV, Starikovskaya EB, Mazunin IO, Eltsov NP, Naidenko PV, Wallace DC and Sukernik RI (2008) Mitochondrial genome diversity in Arctic Siberians, with particular reference to the evolutionary history of Beringia and Pleistocene peopling of the Americas. *Am J Hum Genet* 82:1084-1100.
- Vona G, Falchi A, Moral P, Cal  CM and Varesi L (2005) Mitochondrial sequence variation in the Guahibo Amerindian population from Venezuela. *Am J Phys Anthropol* 127:361-369.

- Wang S, Lewis Jr CM, Jakobsson M, Ramachandran S, Ray N, Bedoya G, Rojas W, Parra MV, Molina JA, Gallo C, *et al.* (2007) Genetic variation and population structure in Native Americans. *PLoS Genet* 3:e185.
- Ward RH, Salzano FM, Bonatto SL, Hutz MH, Coimbra CEA and Santos RV (1996) Mitochondrial DNA polymorphism in three Brazilian Indian tribes. *Am J Hum Biol* 8:317-323.
- Watkins DI, McAdam SN, Liu X, Strang CR, Milford EL, Levine CG, Garber TL, Dogon AL, Lord CI, Ghim SH, *et al.* (1992) New recombinant HLA-B alleles in a tribe of South American Amerindians indicate rapid evolution of MHC class I loci. *Nature* 357:329-333.
- Weg-Remers S, Brenden M, Schwarz E, Witzel K, Schneider PM, Guerra LK, Rehfeldt IR, Lima MT, Hartmann D, Petzl-Erler ML, *et al.* (1997) Major histocompatibility complex (MHC) class III genetics in two Amerindian tribes from southern Brazil: the Kaingang and the Guarani. *Hum Genet* 100:548-556.
- Weir BS (1996) The second National Research Council report on forensic DNA evidence. *Am J Hum Genet* 59:497-500.
- Weir BS and Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- Wilbert J. Countries and their cultures. Disponível em: <<http://www.everyculture.com/>>. Acesso em: 17 de fevereiro de 2010.
- Wilder JA, Kingan SB, Mobasher Z, Pilkington MM and Hammer MF (2004) Global patterns of human mitochondrial DNA and Y-chromosome structure are not influenced by higher migration rates of females versus males. *Nat Genet* 36:1122-1125.
- Yagüe J, Ramos M, Vázquez J, Marina A, Albar JP and López de Castro JÁ (1999) The South Amerindian allotype HLA-B*3909 has the largest known similarity in peptide specificity and common natural ligands with HLA-B27. *Tissue Antigens* 53:227-236.
- Yagüe J, Ramos M, Ogueta S, Vázquez J and López de Castro JA (2000) Peptide specificity of the Amerindian B*3905 allotype: Molecular insight into selection mechanisms driving HLA class I evolution in indigenous populations of the Americas. *Tissue Antigens* 56:385-391.
- Zago MA, Melo Santos EJ, Clegg JB, Guerreiro JF, Martinson JJ, Norwich J and Figueiredo MS (1995) Alpha-globin gene haplotypes in South American Indians. *Hum Biol* 67:535-546.
- Zago MA, Silva WA Jr, Tavella MH, Santos SEB, Guerreiro JF and Figueiredo MS (1996) Interpopulational and intrapopulational genetic diversity of Amerindians as revealed by six variable number of tandem repeats. *Hum Hered* 46:274-289.
- Zea ES (2005) Zwischenbericht des projektes visionen der identität und der alterität bei den Waiwai . Bern: Marie Heim-Vögtlin Programm/ SNF (PMCD1 106206).
- Zegura SL, Karafet TM, Zhivotovsky LA and 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* 21:164-175.
- Zembruski VM, Basta PC, Callegari-Jacques SM, Santos RV, Coimbra CE, Salzano FM and Hutz MH (2010) Cytokine genes are associated with tuberculin skin test response in a native Brazilian population. *Tuberculosis* (no prelo).

Zerjal T, Dashnyam B, Pandya A, Kayser M, Roewer L, Santos FR, Schiefenhover W, Fretwell N, Jobling MA, Harihara S, *et al.* (1997) Genetic relationships of Asians and Northern Europeans, revealed by Y-chromosomal DNA analysis. *Am J Hum Genet* 60:1174-1183.

Zhivotovsky LA, Bennett L, Bowcock AM and Feldman MW (2000) Human population expansion and microsatellite variation. *Mol Biol Evol* 17:757-767.

Zhukovskaya N. Countries and their cultures. Disponível em:<<http://www.everyculture.com/>>. Acesso em: 17 de fevereiro de 2010.

ANEXOS

Tabela 14: Amostra do cromossomo Y.

Tribo	n	Família lingüística de acordo com Lewis (2009)
América do Sul		
Arara	7	Arara (grupo Carib)
Araweté	4	Tupi
Gavião	7	Mondé (grupo Tupi)
Jamamadi	3	Arawá
Kaingang	1	Ge
Karipuna	1	Karipuna (grupo Tupi)
Karitiana	3	Arikém (grupo Tupi)
Kuben-Kran-Kegn	2	Kayapó (grupo Ge)
Lengua	12	Mascoian (grupo Lengua)
Munduruku	1	Tupi
Suruí	7	Mondé (grupo Tupi)
Tenharin	1	Tupi
Wai-Wai	9	Karib
Xavante	15	Ge
Xikrin	6	Kayapó (grupo Ge)
Zoró	6	Mondé (grupo Tupi)
Asiáticos		
Esquimós siberianos	18	Esquimó-Aleuta
Altai	1	Altaica
Buriat	1	Buriat (Altaica)
Chukchi	1	Chukotko-Kamchatkan
Kalmyk	1	Altaica
Tuvan	1	Altaica
Total	108	

Tabela 15: Amostra do mtDNA.

Tribo	n	Família lingüística de acordo com Lewis (2009)
América do Sul		
Arara	19	Arara (grupo Carib)
Cinta-Larga	8	Tupi
Gorotire	11	Ge
Jamamadi	13	Arawá
Kuben-Kran-Kegn	19	Kayapó (grupo Ge)
Mekranoti	18	Ge
Munduruku	14	Tupi
Pacaás Novos	30	Chapacura-Wanham
Parakanã	19	Tupi
Xikrin	3	Kayapó (grupo Ge)
Total	160	

Tabela 16: Condições de amplificação para os marcadores do cromossomo Y.

Marcadores	Desnaturação inicial	Incubação	Desnaturação	Anelamento	Extensão	nº de ciclos	Extensão final
12F2.a	94°C/5min	-	94°C/30s	59°C/30s	72°C/45s	33	72°C/5min
92R7	95°C/5min	-	94°C/1min	61°C/1min	72°C/1m30s	35	72°C/7min
M3 (DYS199)	95°C/5min	-	94°C/1min	64°C/1min	72°C/1min	33	72°C/7min
M9	95°C/5min	-	94°C/1min	56°C/1min	72°C/1min	35	72°C/7min
M17	95°C/5min	-	94°C/30s	53°C/30s	72°C/45s	33	72°C/10min
M19	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	55°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
M25	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	59°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
M45							
M120	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	61°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
M143	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	57°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
M170	94°C/8min	-	94°C/30s	63°C/1min	54°C/1min	18	
M170 (cont.)			94°C/30s	54°C/1min	94°C/30s	22	72°C/7min
M194	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	58°C/30s	72°C/40s	30	72°C/5min
M199	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	58°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
M242	95°C/5min	-	94°C/1min	51°C/1min	72°C/1min	35	72°C/7min
M323	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	57°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
M346	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	61°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
M378	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	55°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
MEH2	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	55°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
N14	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	53°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
P36.2	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	53°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
P48							
P89	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	53°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
P106	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	61°C/1min	72°C/1min15s	33	72°C/5min
P292	95°C/5min	58°C/2min	95°C/40s	58°C/30s	72°C/40s	33	72°C/5min
RPS4Y711	95°C/5min	-	94°C/1min	54°C/1min	72°C/1min	33	72°C/7min
YAP	95°C/5min	-	94°C/1min	55°C/1min	72°C/1min	38	72°C/7min

Tabela 17: *Primers* utilizados para o cromossomo Y, bem como o loco analisado por cada um.

Loco	Haplogrupo	Alelo	Método utilizado neste estudo	Tamanho do fragmento (pb)	Primers (5' → 3')	Referências
12F2.a	J	del500 pb	RFLP	500	CTGACTGATCAAAATGCTACAGATC TCCTTAGAATTTCTTACAGAAATTG	Rosser et al., 2000
92R7 ^a	P	C → T	RFLP	709	GACCCGCTGTAGACTGACT GCCTATCTACTTCAGTGATTTCT	Hurles et al., 1999
M3 (DYS199)	Q1a3a	C → T	PCR competição	241	TAATCAGTCTCCTCCAGCA GGTACCAGCTCTTCCTAATTG GGTACCAGCTCTTCCTAATTA	Underhill et al., 1996
M9	K	C → G	RFLP	214	TCAGGACCCCTGAAATACAGAACT TTGAAAGCTCGTGAACACAGATTAG	Underhill et al., 1997; Thomas et al., 1999
M17	R1a1	4G → 3G	RFLP	124	GTGGTTGCTGGTTGTACCGG AGCTGACCACAAAACCTGATGTAGA	Underhill et al., 1997
M19	Q1a3a1	T → A	seqüenciamento	333	CTGGTCATAACACTGGAAATC TGAACCTACAAAATGTGAAACTC	Underhill et al., 1997; Ruiz-Linares et al., 1999
M25 ^b	Q1a2	G → C	seqüenciamento	340	AAAAGCGAGAGATTCAATCCAG TTTTAGCAAGTTAAGTCACCAGC	Underhill et al., 2001
M45 ^a	P	G → A	seqüenciamento	352	GCTGGCAAGACACTTCTGAG AATATGTTCTCGACACCTTCC	Underhill et al., 2001
M120 ^c	Q1a1	T → C	seqüenciamento	495	GAGCTGGACTTTAGGACGG AAACTTTAAGGCACTTCTGGC	Underhill et al., 2001
M143 ^b	Q1a2	G → T	seqüenciamento	385	ATGCTATAATACTAGGTTGAAG AAATCAGCTTTTACCACCTCTGAA	Underhill et al., 2001
M170	I	A → C	RFLP	88	TGCTTCACACAAAATGCGTTT CCAATTACTTCAACACATTTAAGACC	Underhill et al., 2001

M194	Q1a3a2	T → C	seqüenciamento	426	GCCTGGATGAGGAAGTGAG GCCTTCACATTTTGACCT	Underhill et al., 2001
M199 ^d	Q1a3a3	ins G	seqüenciamento	444	TGAGGTGGAATGTATCAGTATAACC TGATTTCAAGGATTGTTAGTCTT	Underhill et al., 2001
M242	Q	C → T	RFLP	366	AACTCTTGTAAACCGTGCTG TCCAATCTCAATTCATGCCTC	Bortolini et al., 2003; Cinnioglu et al., 2004
M323	Q1a6	C → T	seqüenciamento	352	GCTGGCAAAGACACTTCTGA AAATATGTTCTGACACCTTC	Shen et al., 2004
M346	Q1a3	C → G	seqüenciamento	419	AGATGGGAAGGCGCCAA TCTGTCCACATGTGTCGGTG	Sengupta et al., 2006
M378	Q1b	A → G	seqüenciamento	326	TATGCATTGTGAGTATATGTC GTTCTGATGAAAGTTCAAAACG	Sengupta et al., 2006
MEH2	Q1a	G → T	seqüenciamento	938	ATCATAATATTTGATTCAGAACAG TACCATGAAAAATTCATAATCCACA	YCC, 2002
N14 ^c	Q1a1	C → A	seqüenciamento	445	TTAGACAACCTACTCTTGG TAAACATTACATGAGAAAATT	Denget al., 2004
P36.2	Q1	G → A	seqüenciamento	637	TGAAGGCACAGTAAGTACACA TAAGTCCATTGTACTACAGA	YCC, 2002
P48	Q1a4	ins T	seqüenciamento	638	TGAAGGCACAGTAAGTACACA TAAGTCCATTGTACTACAGA	Hammer et al., 2003
P89	Q1a5	G → T	seqüenciamento	857	ACATTACAGGAOCTTGAT TGCCCTAACCAATACTCCC	Wilder et al., 2004
P106 ^d	Q1a3a3	G → A	seqüenciamento	1090	TTATCCACCCAGCACCTGTTA AGGCACAAATGGTAAGGTCTT	Karafet et al., 2008
P292 ^d	Q1a3a3	ins G	seqüenciamento	444	TGAGGTGGAATGTATCAGTATAACC TGATTTCAAGGATTGTTAGTCTT	Karafet et al., 2008
RPS4Y711	C	C → T	PCR competição	949	CACAAGGGGGAAAAAACAC GGCAATAAACCTTGGATTCTC	Bergen et al., 1999

YAP	DE	Alu - → Alu +	RFLP	455	GGCAATAAACCTTGGATTCC CAGGGGAAGATAAAGAAATA ACTGCTAAAGGGGATGGAT	Hammer and Horai, 1995
-----	----	---------------	------	-----	---	------------------------

Obs.: *primers forward* em negrito.

^aMarcadores localizados no mesmo ramo da árvore filogenética do cromossomo Y (ver figura 8).

^bMarcadores localizados no mesmo ramo da árvore filogenética do cromossomo Y (ver figura 8).

^cMarcadores localizados no mesmo ramo da árvore filogenética do cromossomo Y (ver figura 8).

^dMarcadores localizados no mesmo ramo da árvore filogenética do cromossomo Y (ver figura 8).

TERMO DE CONSENTIMENTO INFORMADO

Os participantes da presente pesquisa, representados nesta ocasião pelo seu coordenador, informam que os objetivos da mesma são: 1. Obtenção de dados sobre a história biológica desta população, comparando-a com a de outros grupos humanos; e 2. Descoberta de problemas genéticos (constitucionais) ou ambientais que possam prejudicar a saúde dos elementos da mesma. Para alcançar esses objetivos será necessária a coleta de pequena quantidade (10 ml) de sangue da veia. Isto acarretará um pequeno incômodo, equivalente ao de uma picada de inseto, praticamente não havendo risco de contaminação, pois todo o material é esterilizado. Por outro lado, as informações obtidas a partir deste material serão muito importantes para o conhecimento da história da comunidade e para a descoberta de possíveis problemas de saúde, ainda não manifestados, nas pessoas submetidas a este procedimento. Não há método alternativo para a obtenção dessas informações. Estaremos alertas, por outro lado, para assistir as pessoas envolvidas no caso de qualquer complicação. Comprometemo-nos também, por meio deste, a 1. Fornecer informações sobre todos os dados obtidos aos líderes comunitários e outras autoridades competentes; e 2. Não utilizar comercialmente as amostras de DNA coletadas, e impedir que qualquer outra pessoa as utilize da mesma forma. A participação na pesquisa é inteiramente voluntária, e os dados obtidos não serão divulgados de maneira a quebrar a privacidade dos sujeitos da pesquisa. Qualquer dano decorrente da mesma será apropriadamente indenizado.

Pesquisador responsável: Francisco M. Salzano

Endereço: Departamento de Genética, Instituto de Biociências,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus do Vale,
91501-970 Porto Alegre, RS

Telefone: (051) 316-6747

(ass.) Francisco M. Salzano



MINISTERIO DA SAÚDE
Conselho Nacional de Saúde
Comissão Nacional de Ética em Pesquisa - CONEP

PARECER N° 123/98

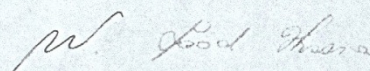
Processo n° 25000.038757/97-34
Projeto de Pesquisa: "Variabilidade genética em populações indígenas sul-americanas e seu significado evolutivo"
Pesquisador responsável: Dr. Francisco M. Salzano
Instituição: Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS

Ao se proceder a análise das respostas ao Parecer CONEP n° 78/98, referente ao projeto supracitado, considerou-se que:

- a) foram atendidas as solicitações do referido parecer,
- b) o projeto atende aos aspectos fundamentais da Resolução CNS 196/96, tendo sido aprovado pelo Comitê de Ética em Pesquisa da UFRGS.

Diante do exposto, a Comissão Nacional de Ética em Pesquisa - CONEP, de acordo com as atribuições da Resolução CNS 196/96, item VIII.4, manifesta-se pela aprovação do projeto de pesquisa proposto, lembrando que as respostas do pesquisador aos pareceres CONEP 18 e 78/98 deverão ser juntadas ao processo no CEP.

Brasília, 29 de julho de 1998


WILLIAM SAAD HOSSNE
Coordenador da CONEP-MS