



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**IDENTIFICACIÓN DE LOS HAPLOGRUPOS  
MITOCONDRIALES EN MAYAS  
CONTEMPORÁNEOS DE YUCATÁN**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

**P R E S E N T A :**

**ALÍN PATRICIA ACUÑA ALONZO**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. ALFONSO MIGUEL TORRE BLANCO**

**2010**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ  
Jefe de la División de Estudios Profesionales  
Facultad de Ciencias  
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

**Identificación de los haplogrupos mitocondriales en mayas contemporáneos de Yucatán**

realizado por **Acuña Alonzo Alin Patricia** con número de cuenta **3-0100276-9** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. Angélica González Oliver

Propietario M. en C. Alfonso José Vilchis Peluyera

Propietario Tutor Dr. Alfonso Miguel Torre Blanco

Suplente M. en C. María Isabel De la Cruz Laina

Suplente M. en Antrop. Jorge Alfredo Gómez Valdés

Atentamente,

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"

Ciudad Universitaria, D. F., a 07 de mayo de 2010

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

DR. PEDRO GARCÍA BARRERA

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

'mln.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Alfonso Miguel Torre Blanco por su tutoría y apoyo brindado en la elaboración de este trabajo así como sus enseñanzas en el área de bioquímica y antropología molecular.

A la Dra. Angélica González Oliver por sus comentarios y observaciones a la tesis así como su enseñanza y apoyo en el área de laboratorio.

A la M. en C. María Isabel de la Cruz Laina por sus observaciones sobre la tesis y su ayuda en el laboratorio durante el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Alfonso José Vilchis Peluyera por sus comentarios y la revisión crítica del presente trabajo.

Al M. en Antrop. Jorge Alfredo Gómez Valdés por sus observaciones sobre el trabajo y ayuda en la parte estadística.

A Reme, Jorge, Sandra y demás compañeros de laboratorio que en más de una ocasión me echaron la mano.

A Myrna y Víctor, mis padres, por su inestimable amor, apoyo y consejos a lo largo de estos años.

A mi hermano Víctor por su apoyo incondicional y ejemplo a seguir.

A mis abuelos Urania<sup>†</sup> y Miguel<sup>†</sup>; Guillermina y Víctor, por todas sus valiosas enseñanzas, afecto y cuidados.

A Adriana, Fabiola, Celta y Gabriel por su apoyo e incondicional amistad.

A los compañeros de la SMD por su amistad y los buenos momentos.

A los grandes maestros que tuve a lo largo de la carrera de Biología.

Un especial agradecimiento a todas las personas que donaron sus muestras biológicas para realizar el presente estudio y a todas las personas que participaron en las colectas de estas muestras.

Este trabajo contó con el apoyo de CONACyT 083541.

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCIÓN.....	3
II. ANTECEDENTES.....	5
2.1 Población Maya.....	5
2.2 Antropología Molecular.....	9
2.3 PCR.....	9
2.4 Marcadores Moleculares.....	10
2.5 Genoma Mitocondrial.....	14
2.6 Detección de Polimorfismos.....	17
2.7 Linajes Fundadores en América.....	18
III. JUSTIFICACIÓN.....	23
IV. OBJETIVOS.....	25
V. METODOLOGÍA.....	27
VI. RESULTADOS.....	33
VII. DISCUSIÓN.....	41
VIII. CONCLUSIONES.....	47
BIBLIOGRAFÍA.....	49
ANEXO.....	59

## RESUMEN

En el presente trabajo se analizaron las frecuencias de los linajes fundadores del DNA mitocondrial en 132 individuos mayas contemporáneos del estado de Yucatán. Con ello se contribuye al entendimiento de la historia biológica de los mayas y las relaciones evolutivas que tienen con otras poblaciones nativas de América.

Los resultados muestran que el 75.8% de los individuos pertenecieron al linaje A, 9.1% al B, 12.1% al C y 3% al D. El linaje A es el más frecuente tanto en las poblaciones mayas como en otras poblaciones de origen mesoamericano.

Observamos que las poblaciones mayas aquí comparadas, a excepción de la de Copán, son similares en sus patrones de distribución de las frecuencias de linajes.

Al hacer una comparación con otras poblaciones nativas americanas se observó que la mayoría de los grupos mayas se relacionan formando un conjunto.

## I. INTRODUCCIÓN

México es un país que se distingue porque sus poblaciones componen un conjunto étnico sumamente complejo, integrado por individuos tanto indígenas como mestizos.

Se estima que en todo el país residen aproximadamente 93 millones de personas mayores de 5 años, de las cuales cerca de seis millones (6.5%) hablan alguna de las más de 70 lenguas indígenas registradas (INEGI, 2005).

El estudio de la población indígena maya resulta de gran interés para analizar la diversidad de los grupos amerindios por varias particularidades de su demografía e historia cultural.

Los mayas desarrollaron rasgos culturales con un alto grado de complejidad y elaboración que les permitieron formar una civilización destacada en Mesoamérica (Morley, 1982). Es un grupo que ha tenido una larga permanencia en el tiempo (más de 3,000 años), y actualmente un número relativamente grande de descendientes mayas habitan en distintos lugares de México, Guatemala, Belice, Honduras y El Salvador. Por ello, es de suponerse que los componentes genético y cultural mayas están presentes de manera representativa dentro de las poblaciones mestizas actuales de la región.

Desde los primeros estudios con mayas los investigadores se han preguntado cuánta diversidad genética hay dentro de este grupo (Comas, 1966). Ello se debe principalmente a que, a pesar de formar un complejo cultural relativamente homogéneo y diferente del que presentan los pueblo vecinos, se ha observado que son biológicamente heterogéneos (Comas, 1966).

Este tipo de interrogantes sobre las relaciones evolutivas de las poblaciones se pueden estudiar mediante el análisis de la variación genética a través de marcadores moleculares como el DNA mitocondrial. De esta forma, al determinar la estructura y diversidad genética de distintas poblaciones, también es posible hacer inferencias sobre otros aspectos como, por ejemplo, el poblamiento de los continentes. Por ello el análisis de la variabilidad del DNA mitocondrial ha sido de

gran interés en el estudio de la historia de las poblaciones humanas (Francalacci *et al.*, 1999).

En el caso de los nativos americanos, la variación del DNA mitocondrial se puede clasificar en 5 haplogrupos que corresponden a linajes maternos de origen asiático (A, B, C, D y X). Estos linajes se distribuyen con diferentes frecuencias en las distintas poblaciones. En los mayas modernos y antiguos de México se ha observado que el haplogrupo más frecuente es el A, lo que es consistente con la elevada presencia de este linaje en nativos americanos de Mesoamérica (Lorenz y Smith, 1996; González-Oliver *et al.*, 2001).



## II. ANTECEDENTES

El término “maya” actualmente se emplea para nombrar a una cultura, una familia de lenguas y a sus portadores. Originalmente esta palabra surge de la raíz *maay* (usada para formar verbos que implican acciones entre humanos y entidades sobrenaturales) y el sufijo *-ab* (reduciéndose a la forma *-a´*) que forma un sustantivo instrumental, quedando *maya´* como significado de una persona que manejaba objetos con calidades sobrenaturales (Voss, 2002).

### 2.1. Población Maya

El área maya abarca aproximadamente 325,000 kilómetros cuadrados (Morley, 1982) y comprende el territorio que incluye el sureste de México (Campeche, Chiapas, Tabasco, Quintana Roo y Yucatán), Guatemala, Belice y parte de Honduras y El Salvador (Sabloff, 1999).

Esta región es geográficamente muy rica y heterogénea. Comprende ambientes con paisajes, climas, biotas e hidrología muy diversos (Nalda, 1999). La fauna incluye grandes felinos, diversas especies de monos, venados, jabalíes, y otros mamíferos; así como, reptiles, aves y numerosas especies de insectos.

El medio natural en el que se desarrollaron los mayas es muy importante para comprender su cultura, pues los símbolos animales y vegetales son esenciales en la religión y sus creaciones artísticas (De La Garza, 1999).

El área maya se ha dividido - con base en la orografía - en altiplanos y llanuras bajas (ver Figura 1 del Anexo). A su vez, por razones de carácter geográfico, ambiental y cultural, estas dos extensiones territoriales se han subdividido en áreas norte, central y sur (Orefici, 1999).

Las tierras bajas presentan un clima cálido y húmedo con alta precipitación pluvial. Su medio ambiente lo caracterizan exuberantes selvas tropicales, sabanas, lagos y pantanos temporales. La formación geológica predominante corresponde a un manto de piedra caliza de origen cenozoico que se extiende a lo largo y ancho de la Península de Yucatán (Escobedo y Valdés, 1999).

Los altiplanos se diferencian de las tierras bajas y de las costas por sus montañas con alturas elevadas, suelos volcánicos y clima más fresco (Rodríguez y Paredes, 1999).

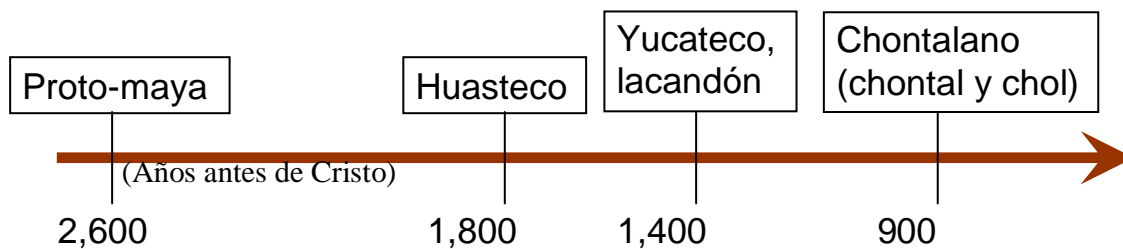
Los mayas de la Península de Yucatán se localizan en los estados de Quintana Roo, Campeche y Yucatán.

En México la lengua maya es la segunda lengua indígena más hablada, sólo después del náhuatl. De los 6 millones de personas (de 5 años y más) que hablan alguna lengua indígena, aproximadamente 759,000 (12.6%) hablan maya.

Para el caso particular del Estado de Yucatán (con una población total de 1,818,948 personas) la cifra de individuos que hablan alguna lengua indígena es de aproximadamente 538,000 personas, de las cuales el 97.9% (527,107 personas) está registrado como hablante de la lengua maya.

A partir de estudios lingüísticos se considera que la diferenciación idiomática maya se inició hace aproximadamente 2,600 años (Figura 1) en la región actualmente conocida como Altos de Guatemala (Comas, 1966). La familia Maya comprende muchas lenguas (ver Figura 2 del Anexo) que están bastante bien documentadas (Campbell, 1997).

**Figura 1. Diferenciación de la lengua maya a través del tiempo**



La cultura maya se divide principalmente en tres periodos:

1. Preclásico (2,500 a. C. - 300 d. C.)

En este periodo, también conocido como el “Periodo Agrícola”, surgieron las primeras aldeas que generalmente se establecieron cerca de los cuerpos de agua (De la Garza, 1999).

Con el incremento de los cultivos agrícolas, principalmente de maíz, frijol, calabaza y chile, aumentó la población, se crearon centros ceremoniales y se dio una jerarquización de la sociedad (De la Garza, 1999).

Existen evidencias arqueológicas e históricas de que en este periodo los mayas ya interactuaban con habitantes de las áreas vecinas como los olmecas, los mixe-zoques y los zapotecas (Sabloff, 1999).

Muchas comunidades mayas incrementaron su complejidad cultural y se consolidaron las bases de sus ciudades y entidades políticas (Sabloff, 1999).

## 2. Clásico (300 d. C. - 900 d. C.)

Es el periodo de mayor esplendor de los mayas de la Península de Yucatán. En la agricultura se desarrollan sistemas de riego y cultivos comerciales como el cacao y el algodón (De la Garza, 1999). Existe un gran avance en áreas como la escritura, las matemáticas, la arquitectura y la astronomía. Según Morley (1982), los rasgos más notables de la cultura maya son de orden intelectual y estético.

La religión era compleja y estaba formalizada. Tenían una cosmogonía altamente desarrollada, un extenso panteón y un complejo ciclo de ceremonias rituales (Morley, 1982).

En este periodo se consolidan la teocracia dirigente y la sociedad estratificada de tipo piramidal (Escobedo y Valdés, 1999). Se construyen numerosos asentamientos humanos y grandes centros ceremoniales y políticos, asimismo se incrementan las relaciones con otros pueblos de Mesoamérica como los teotihuacanos (De la Garza, 1999).

Hacia fines de esta etapa los sitios de las tierras bajas centrales y sureñas sufren cambios sociales abruptos que se reflejan en el cese de las actividades constructivas (Tiesler, 1999). Esta serie de cambios dio lugar a lo que se conoce como el “colapso” de la civilización maya clásica. No existe consenso sobre cual factor tuvo mayor relevancia en este proceso, pero se ha planteado que fue un

fenómeno gradual provocado por una serie de eventos interrelacionados que, en conjunto, ocasionaron el debilitamiento de la civilización maya clásica hasta provocar su caída (Escobedo y Valdés, 1999).

### 3. Postclásico (900 d. C. – 1524<sup>1</sup> d. C.)

En esta etapa Chichén Itzá se establece como el centro de mayor importancia en la Península de Yucatán, pero a mediados del siglo XIII el apogeo de éste llega a su fin y la ciudad de Mayapán se consolida como capital. Esto trajo consigo cambios y redefiniciones espaciales, religiosas y políticas (Quezada, 1999).

Se intensifican los contactos con diversos pueblos y el comercio adquiere una función central en la vida maya (De la Garza, 1999). La costa oriental jugó un papel fundamental en este comercio, teniendo así un rápido crecimiento al haber una constante migración de poblaciones del interior (González de la Mata y Andrews, 1999). La llegada de diversos grupos procedentes de la costa del Golfo de México generó un gran cambio cultural en el norte de la Península de Yucatán (De la Garza, 1999).

En 1441 se inicia una serie de guerras civiles y desaparece el poder centralizado. De esta forma, con la caída del gobierno central de Mayapán, comienza una fase en la que todas las grandes ciudades fueron abandonadas (Morley, 1982).

Posteriormente se fundaron nuevos asentamientos que constituyeron las “provincias” con las que se encontraron los españoles a su llegada en el siglo XVI (De la Garza, 1999).

Actualmente, en la región maya, según cálculos de la Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas (CDI, 2006), la población indígena no alcanza el 50% de la población total, pese a ser una de las regiones que cuentan con mayor número de habitantes indígenas. También destaca que a pesar de contener importantes polos de desarrollo, sobre todo en materia turística, la región maya

---

<sup>1</sup> Fecha de la caída del imperio quiché, Gumarcah, después de la cual es conquistada de manera paulatina toda el área maya hasta la caída de Ta Itzá en 1697 (De La Garza, 1999).

continúa con grandes rezagos, pues el 77.6% de los municipios que la conforman mantienen altos niveles de marginación.

Las principales actividades de la región son el comercio, el turismo y los servicios. Este último sector representa para la población general alrededor del 59.4% y para la población indígena el 46.7%.

En estos aspectos de la dinámica de las poblaciones influyen varios factores como las barreras geográficas, culturales, lingüísticas y religiosas. Estos factores también se verán reflejados en la diversidad genética de las poblaciones (Papiha *et al.*, 1999).

## **2.2. Antropología Molecular**

El estudio de la relación entre la genealogía y la distribución geográfica de una especie (filogeografía), nos permite reconstruir su historia evolutiva (Awise *et al.*, 1987).

La investigación en esta área comenzó a desarrollarse a partir de la introducción del análisis del DNA mitocondrial (ácido desoxirribonucleico) a la genética de poblaciones y con el desarrollo de la teoría de la coalescencia (Awise, 1998). Estos estudios se basaron inicialmente en polimorfismos de sitios de restricción y más recientemente en la secuenciación del genoma mitocondrial.

De esta forma, a partir del estudio de la genética humana mediante el análisis de los linajes genéticos, es posible reconstruir la historia evolutiva de sus poblaciones.

## **2.3. PCR**

La invención del método de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) ha sido crucial para el desarrollo de la biología molecular y por consiguiente para la filogeografía.

Esta técnica *in vitro* permite amplificar selectivamente segmentos de una molécula de DNA.

La reacción se lleva a cabo en un termociclador que permite programar una serie de ciclos de calentamiento y enfriamiento durante tiempos específicos. Cada ciclo del proceso consta de tres fases:

1) Desnaturalización (entre 93°C y 95°C para DNA genómico)

Al incrementar la temperatura se rompen los puentes de hidrógeno de la doble hélice de DNA permitiendo que se separen las hebras y se obtengan dos cadenas sencillas del DNA molde.

2) Alineación (temperatura variable de 50°C a 75°C)

Se disminuye la temperatura de reacción permitiendo que los *primers* (de aproximadamente 25 nucleótidos de longitud) se unan a sus secuencias complementarias en el DNA molde ya desnaturalizado.

3) Elongación (70°C a 75°C)

Se lleva a cabo la síntesis de la cadena de DNA *de novo* mediante la acción de la DNA polimerasa. Este tipo de enzimas son termoestables y se aíslan de bacterias termofílicas como *Thermus aquaticus* (*Taq*).

Cada uno de estos ciclos de tres etapas se repite aproximadamente 30 veces y da lugar a una amplificación de tipo exponencial, duplicándose la cantidad de secuencia molde en cada ciclo, asumiendo una eficiencia de reacción del 100% (Jobling *et al.*, 2004). Como resultado, después de 25 ciclos de síntesis, se obtienen cerca de  $10^5$  copias de la secuencia objetivo, cantidad que puede ser fácilmente visualizada como una banda discreta de tamaño específico cuando se somete a una electroforesis en gel de agarosa (Strachan y Read, 2003).

## 2.4. Marcadores Moleculares

El DNA, con base en su función, se puede dividir en regiones codificantes y no codificantes.

El DNA codificante es aquel que contiene la información para expresar un producto funcional (RNA o proteína) (Luque y Herráez, 2001). Las regiones no codificantes son aquellas que no están bajo la limitación funcional de los genes y por lo tanto pueden tener mucha variación (Rubicz *et al.*, 2007).

Generalmente las regiones no codificantes se consideran selectivamente neutras. Sin embargo hay algunas regiones de este tipo que pueden funcionar dando soporte estructural a las moléculas de DNA y que pueden estar involucradas en la regulación génica (Rubicz *et al.*, 2007).

Las mutaciones que ocurren en el genoma producen variaciones que dan lugar a los denominados polimorfismos.

Un polimorfismo, en términos de genética de poblaciones, es la presencia de dos o más variantes del genoma (alelos en el caso de los genes) en una población, cada una con frecuencias relativas apreciables (Cavalli-Sforza y Bodmer, 1981; Nei y Sudhir 2000). Los polimorfismos que se usan para marcar o diferenciar dos cromosomas o individuos se conocen como marcadores moleculares (Rangel, 2006).

Los estudios de antropología genética utilizan distintos marcadores moleculares caracterizando polimorfismos que ocurren en varios lugares del genoma para investigar preguntas relacionadas a la estructura de las poblaciones, así como eventos de migración y flujo genético, incluyendo el marco de tiempo en que ocurrieron (Rubicz *et al.*, 2007). Los marcadores genéticos también tienen aplicaciones en otras áreas como las ciencias forenses y en casos de disputas parentales.

Los denominados “marcadores clásicos” son aquellos con los que se llevaron a cabo los primeros estudios de variación genética. El análisis se realizaba a nivel de proteínas determinando grupos sanguíneos, polimorfismos de enzimas y proteínas. Más recientemente se ha incorporado el uso del DNA mitocondrial, la hemoglobina y el cromosoma Y. (Merriwether *et al.*, 1999).

La mayoría de los análisis modernos de la variación genética humana son a nivel de DNA. En genética evolutiva los estudios frecuentemente se centran en las mutaciones que se asume son neutrales (Jobling *et al.*, 2004).

Los distintos tipos de polimorfismos se pueden clasificar en varios grupos.

- Polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs, single nucleotide polymorphisms)

Los polimorfismos de un solo nucleótido son los más básicos y consisten en la sustitución de una base por otra. Su origen puede deberse a la acción de agentes mutagénicos como la radiación, o como resultado de la incorporación errónea de nucleótidos durante la replicación del DNA (Rubicz *et al.*, 2007).

Al tipo de mutación que implica el cambio de una pirimidina (T o C) por otra pirimidina, o de una purina (A o G) por otra purina, se le denomina transición. Las llamadas transversiones ocurren cuando hay un cambio de purina a pirimidina, o viceversa (Jobling *et al.*, 2004).

Los SNPs se pueden identificar mediante análisis de RFLPs (polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción, por sus siglas en inglés).

- Inserciones/delecciones (indels)

Las inserciones o delecciones de nucleótidos en el genoma pueden implicar una o varias bases. Estos polimorfismos son frecuentes en las secuencias de DNA mitocondrial (Yao *et al.*, 2003).

- Microsatélites o Repeticiones cortas en tándem (STRs, short tandem repeats)

Son pequeñas secuencias de DNA de entre uno y seis pares de bases repetidas en tándem, es decir, se localizan consecutivamente una detrás de la otra. El número de veces que se encuentra esa repetición en tándem representa un alelo, que se nombra con ese número. Para marcadores genéticos se utilizan los que tienen números de copia de 10 a 30 (Jobling *et al.*, 2004).

Los microsatélites más ampliamente distribuidos en el genoma humano son las repeticiones (CA)<sub>n</sub> que se han utilizado extensamente para el mapeo de genes relacionados a enfermedades en humanos (Papiha *et al.*, 1999).



- Minisatélites o polimorfismos de repeticiones en tándem de número variable (VNTRs, por sus siglas en inglés)

Consisten en unidades de DNA de aproximadamente 10 a 100 pares de bases (pb) repetidas en tándem. Se pueden mantener unidas formando un segmento de hasta 1,000 pb de longitud.

Los minisatélites muestran mucha variación entre individuos y por ello son muy útiles para la identificación individual de personas a través del método conocido como “huella genética” (Rubicz *et al.*, 2007).

Además de los marcadores de cromosomas autosómicos también se han caracterizado polimorfismos en el DNA mitocondrial y en el cromosoma Y. Ambos sistemas genéticos se caracterizan por ser haploides, tener una alta tasa de mutación, no presentar recombinación y tener una forma de herencia uniparental, el DNA mitocondrial por vía materna y el cromosoma Y paterna.

El estudio de estos marcadores nos permite identificar los linajes parentales de manera independiente.

Los polimorfismos más ampliamente utilizados en el cromosoma Y son los marcadores bialélicos<sup>2</sup> (principalmente SNPs, inserciones y deleciones) y los microsatélites (Rubicz *et al.*, 2007). En el DNA mitocondrial se utilizan principalmente los SNPs (Tyler-Smith, 1999).

A diferencia de estos marcadores que se transmiten uniparentalmente, los marcadores autosómicos transmitidos biparentalmente están sujetos a recombinación (Papiha *et al.*, 1999).

Se ha observado que existen variantes genéticas específicas (en cromosomas o DNA mitocondrial) que tienden a heredarse ligadas, se les conoce como haplotipos (Jobling *et al.*, 2004). Un haplotipo se puede definir como una variante de DNA con un conjunto determinado de marcadores.

---

<sup>2</sup> El término marcador bialélico se refiere a un polimorfismo que tiene solamente dos alelos posibles (Jobling *et al.*, 2004). Se considera que representan eventos mutacionales únicos (Rubicz *et al.*, 2007).

La diversidad del DNA mitocondrial y de la mayor parte del cromosoma Y se debe sólo a eventos de mutación que se transmiten directamente a las células hijas sin sufrir recombinación.

Se estima que aproximadamente el 90% de los polimorfismos de nucleótidos en el DNA mitocondrial son transiciones, mientras que en los autosomas puede haber una mayor frecuencia relativa de transversiones (Cavalli-Sforza, 2007).

## **2.5. Genoma mitocondrial**

Las mitocondrias son organelos intracelulares con doble membrana que se encuentran presentes en las células eucariontes (Chinnery, 2006).

La teoría de que las mitocondrias son de origen bacteriano es ampliamente aceptada. Lynn Margulis (1981) propuso que los ancestros mitocondriales provienen probablemente de protoeucariontes que desarrollaron tolerancia hacia bacterias aeróbicas. Esta asociación finalmente se estableció como endosimbiosis permitiendo a la célula hospedera vivir en ambientes ricos en oxígeno y obtener productos energéticos a cambio de proporcionar a los simbiontes aeróbicos un medio rico en nutrientes y protección (Margulis, 1984).

Varias características de las mitocondrias sirven como evidencia para esta teoría, por ejemplo: tienen su propio aparato genético, no presentan histonas, su genoma es circular con muy poco DNA intergénico, no tienen intrones, su código genético es diferente y se dividen por bipartición (Margulis y Sagan, 1986; Jobling *et al.*, 2004).

Las mitocondrias son fundamentales para el metabolismo energético celular realizando la mayoría de las oxidaciones celulares y produciendo la mayor parte del ATP de las células animales (Alberts *et al.*, 2002).

Estos organelos también se encuentran involucrados en la homeostasis celular desempeñando un papel importante en la señalización intracelular, apoptosis, metabolismo de aminoácidos y lípidos, entre otras funciones (Chinnery, 2006).

El DNA de la mitocondria se hereda como una unidad de la madre a su descendencia (Giles *et al.*, 1980). Esta característica permite reconstruir la historia evolutiva (genealogía) del linaje materno de los organismos.

Cada célula tiene cerca de 1,000 mitocondrias, aunque esta cantidad puede variar dependiendo del tejido al que pertenece. Una mitocondria contiene entre dos y diez moléculas de DNA circular de doble cadena que mide aproximadamente 16,569 nucleótidos en los humanos (Anderson *et al.*, 1981; Jobling *et al.*, 2004).

El gran número de copias de DNA mitocondrial por célula facilita los estudios genéticos en individuos antiguos.

En el genoma mitocondrial la región codificante conforma aproximadamente el 90% del total de nucleótidos. En esta región se localizan 37 genes que codifican para 13 proteínas, 2 RNAs ribosomales y 22 RNAs de transferencia de la mitocondria (Anderson *et al.*, 1981, Lodish *et al.*, 1999).

La región no codificante, también denominada región control o *D-loop*, es altamente variable y comprende aproximadamente 1,100 pares de bases. Contiene elementos reguladores de la replicación y la transcripción, y 2 subregiones altamente variables conocidas como HVI y HVII (Región Hipervariable I y II respectivamente, por sus siglas en inglés) (Jobling *et al.*, 2004).

La tasa de mutación del DNA mitocondrial es mayor a la del DNA nuclear (Ballard y Whitlock, 2004). Brown y colaboradores (1979), analizando el DNA mitocondrial de varios primates, obtuvieron un valor de la tasa de evolución del 2% por millón de años, cifra que excede a la del DNA nuclear no repetitivo (de copia única) en un factor de aproximadamente 10.

A lo largo de toda la molécula de DNA la tasa de mutación observada no es uniforme. Se estima que la tasa de sustitución en la región codificante es de entre

0.19% y 3.2% por millón de años, mientras que en la región control llega hasta un 8.4% por millón de años (Francalacci *et al.*, 1999).

Aunque las mutaciones en el genoma mitocondrial pueden tener un efecto deletéreo o en ocasiones ventajoso (Wallace, 2007), los estudios de genética evolutiva se concentran en las variaciones neutrales. Principalmente se consideran la mayoría de las mutaciones puntuales, los cambios en la longitud de una extensión poli(C) en la región control, y la “delección de 9 pares de bases”, que representa un cambio en el número de copia de una secuencia repetida en tándem de 9 pb, cambiando de dos copias a una copia (en casos raros hay DNAs mitocondriales que tienen tres copias) (Jobling *et al.*, 2004).

Por la alta frecuencia de mutaciones, el DNA mitocondrial resulta muy útil para estudiar y diferenciar poblaciones genéticamente muy similares.

Existen varias razones posibles para la alta tasa de mutación del DNA mitocondrial comparada con el DNA nuclear. Algunas de las que se han propuesto son: como producto de la fosforilación oxidativa se producen reactivos tóxicos que pueden dañar el DNA, lípidos y proteínas (Ballard y Whitlock, 2004); la ausencia de histonas puede hacer que el DNA sea más vulnerable a mutaciones (Jobling *et al.*, 2004); por su forma de replicación el DNA mitocondrial permanece un gran periodo de tiempo como cadena sencilla (Jobling *et al.*, 2004; López *et al.*, 2006); y, los sistemas de reparación en la mitocondria son menos efectivos que los nucleares (Rubicz *et al.*, 2007).

El tamaño efectivo de población ( $N_e$ ) se refiere al número de individuos que se reproducen y dejan descendencia (población reproductiva). Este número puede ser algo diferente al tamaño de población censal y se observa que varía dependiendo de los distintos patrones de herencia (Hedrick, 2005). El DNA mitocondrial tiene un tamaño efectivo de población más bajo que el de los cromosomas autosómicos y por lo tanto el efecto de la deriva genética (fijación o pérdida de alelos) es más grande en el primero (Papiha *et al.*, 1999).

Para genes que se heredan de forma uniparental el tamaño efectivo de población para ese sexo determina el efecto de la deriva genética sobre esos genes. Suponiendo que haya una proporción de sexos igual, el tamaño efectivo de

población esperado será aproximadamente cuatro veces menor ( $N_e/4$ ) al de los genes autosómicos (Hedrick, 2005). Este hecho se debe a que estos genes, además de la herencia uniparental, se encuentran en condición haploide.

El tamaño efectivo de población mide la magnitud de la deriva genética, de tal modo que a menor tamaño efectivo de población mayor será la deriva (Jobling *et al.*, 2004). Un valor bajo del tamaño efectivo de población, como en el caso del DNA mitocondrial, conduce a incrementar la deriva genética, generando estructura geográfica en la población, como por ejemplo los linajes específicos de continentes (Jobling *et al.*, 2004).

## **2.6. Detección de polimorfismos**

Los análisis en estudios de poblaciones para detectar polimorfismos del DNA mitocondrial consisten principalmente en RFLPs, en la secuenciación de las regiones HVI y HVII, y más recientemente en la secuenciación completa.

Los RFLPs se pueden caracterizar por medio de enzimas de restricción. Éstas son endonucleasas producidas naturalmente por las bacterias como forma de defensa contra DNA exógeno (López *et al.*, 2006). Reconocen una secuencia específica dentro del DNA y la cortan en un lugar conocido como blanco de restricción. La nomenclatura de estas enzimas se realiza con base en la bacteria de donde se extrajeron originalmente.

Cuando ocurre una mutación en el DNA se puede generar o anular el sitio de reconocimiento para una enzima de restricción. Si el fragmento de DNA presenta el sitio que reconoce la enzima, entonces es cortado generando dos fragmentos de la cadena original. Si el fragmento a analizar no presenta el sitio de reconocimiento para la enzima, la cadena no es cortada.

Los fragmentos de diferentes longitudes del DNA blanco resultantes de la restricción se pueden separar y visualizar por medio de electroforesis (Papiha y Mastana, 1999).

A través de este método se pueden tipificar los llamados haplogrupos. Un haplogrupo o linaje es un conjunto de haplotipos que comparten un polimorfismo específico.

Los haplogrupos se consideran como polimorfismos específicos de continentes y pueden ser utilizados para trazar hacia el pasado los patrones de migración de la población humana. (Francalacci *et al.*, 1999). Éstos siguen la nomenclatura alfabética iniciada por Torroni y colaboradores (1992) y se basan en análisis de restricción de alta definición. Para caracterizar la diversidad dentro de los haplogrupos se han utilizado las secuencias de las regiones HVI y HVII.

## **2.7. Linajes fundadores en América**

La filogenia de un *locus* (localización de un gen en un cromosoma) nos puede proporcionar información acerca del tiempo y lugar de su origen (Jobling *et al.*, 2004).

En el caso de las poblaciones humanas, los estudios de filogeografía, principalmente con marcadores de DNA mitocondrial y cromosoma Y, han servido para proponer que los humanos modernos tuvieron un origen reciente en África (hace menos de 200,000 años) y posteriormente se dispersaron a otros continentes reemplazando a los homínidos existentes (Jobling *et al.*, 2004; Tishkoff y Gonder, 2007). En este proceso el último continente en ser habitado fue América (Kolman *et al.*, 1995).

Actualmente existe el consenso de que la colonización prehistórica del Nuevo Mundo se llevó a cabo vía el Estrecho de Bering, cuando se formó un puente terrestre como resultado del descenso del nivel del mar. Esta ocupación humana se calcula que ocurrió hace al menos 15,000 años (Salzano, 2007), aunque se han propuesto diferentes tiempos.

Principalmente se consideran dos rutas de migración hacia el sur de América desde el continente Asiático, una mediante el acceso por el interior de Norte América y otra a lo largo de la costa (de Siberia, Beringia y Norteamérica) (Jobling *et al.*, 2004; Salzano, 2007).

La investigación de la diversidad dentro del grupo de los nativos americanos fue una de las primeras aplicaciones a las que dieron lugar los análisis moleculares de variación del DNA mitocondrial (Jobling *et al.*, 2004).

Diversos estudios muestran que la diversidad genética en América es menor que en otros continentes, siendo consistente con que fue la última región en ser habitada por el *Homo sapiens* (Horai *et al.*, 1993; Rosenberg *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2007).

Este tipo de estudios también han mostrado que los DNAs mitocondriales de los amerindios están definidos por un número limitado de haplogrupos o linajes fundadores, A, B, C, D y X (Wallace *et al.*, 1985; Schurr *et al.*, 1990; Ward *et al.*, 1991; Torroni *et al.*, 1992, 1993b; Ginther *et al.*, 1993; Horai *et al.*, 1993; Bonatto y Salzano, 1997).

Torroni y colaboradores (1993a) indicaron que existen varios criterios que deben cumplirse para que los grupos de DNAs mitocondriales candidatos sean considerados como linajes fundadores de los amerindios. Primero, los linajes fundadores deben estar ampliamente distribuidos dentro de los amerindios y deben ser compartidos entre grupos. Segundo, en los árboles de análisis filogenéticos deben quedar ubicados de manera central a las ramas de su haplogrupo. Tercero, debe ser posible detectarlos actualmente en poblaciones asiáticas.

Estas condiciones fueron enunciadas teniendo en mente las propiedades de los haplogrupos A, B, C y D (Bailliet *et al.*, 1994) que fueron los primeros en ser reconocidos y nombrados (Torroni *et al.*, 1992). En la Tabla 1 se muestran los marcadores que distinguen a cada uno de estos linajes así como la mutación que los origina. Estos haplogrupos también se encuentran en poblaciones asiáticas y se propone que del haplogrupo N se originaron el A y el B entre otros, y del haplogrupo M derivaron el C y el D (Wallace, 2007).

Fuera de América, los haplogrupos A, C y D son frecuentes en Siberia y en gran parte de Asia del este, mientras que el linaje B se encuentra en muchas partes de Asia del este, pero es raro en Siberia (Torroni *et al.*, 1993b). Varios estudios se han enfocado en la relación existente entre las poblaciones asiáticas y

las americanas, y esto llevó a postular el poblamiento del Nuevo Mundo a partir de cuatro linajes fundadores de origen asiático (López *et al.*, 2006).

**Tabla 1. Características de los linajes fundadores de América**

Haplogrupo	Diferencia respecto a la secuencia de referencia (Anderson <i>et al.</i> , 1981)
A	Transición A-G +663 <i>Hae</i> III
B	Delección 9 pb (CCCCCTCTA) 8,272-8,289 Asociada a +16,517 <i>Hae</i> III
C	Transición A-G -13,259 <i>Hinc</i> II + 13,262 <i>Alu</i> I
D	Transversión C-A -5,176 <i>Alu</i> I

(De acuerdo a la descripción de Torroni y colaboradores, 1993a)

+ mutación que crea un sitio de restricción

- mutación que causa la pérdida un sitio de restricción

Bailliet y colaboradores (1994) confirmaron la existencia de esos cuatro haplogrupos y además encontró evidencia que apoya la existencia de más de cuatro linajes ancestrales.

Varias investigaciones muestran la presencia de un número variable de individuos que no poseen ninguno de los marcadores definidos para los cuatro linajes (López *et al.*, 2006). Los individuos que en esos estudios se asignaron en la categoría “otros” probablemente pertenecen al linaje X (Smith *et al.*, 1999). El haplogrupo X se caracteriza por la ausencia de los sitios de restricción para la enzima *Dde* I en las posiciones 1,715 y 10,394 (Forster *et al.*, 1996, Smith *et al.*, 1999).



En la actualidad este haplogrupo es generalmente aceptado como linaje fundador en América, aunque ha generado algunas controversias (Mulligan *et al.*, 2004).

En algunos estudios se propuso que es de origen europeo (Brown *et al.*, 1998) pero posteriormente se refutó la idea al encontrar el haplogrupo X en Siberia (Derenko *et al.*, 2001) y en restos prehispánicos de Norteamérica (Malhi y Smith, 2002).

La distribución de las frecuencias de los haplogrupos en Norteamérica no es al azar y se puede atribuir a límites geográficos y/o lingüísticos (Lorenz y Smith, 1996). Se ha observado que en los Nativos Americanos modernos las distribuciones son bastante uniformes entre muchos grupos étnicos que se sabe están cercanamente relacionados (Smith *et al.*, 1999).

Tanto con los análisis de frecuencias de haplogrupos del DNA mitocondrial como con estudios de marcadores clásicos y frecuencias de haplogrupos del cromosoma Y, se ha podido observar que las poblaciones del norte de América difieren genéticamente de las del sur del continente. Los patrones de expansión sugieren que la diferenciación está en correlación con el proceso de colonización (López *et al.*, 2006; Jobling *et al.*, 2004).

En términos generales se observa que el linaje A muestra una tendencia a disminuir su frecuencia de Norte a Sur en el continente, mientras que los linajes B, C y D exhiben una tendencia a la inversa (López *et al.*, 2006).

### **III. JUSTIFICACIÓN**

Las poblaciones mayas han sido muy estudiadas desde diversas áreas del conocimiento, sin embargo son pocas las investigaciones que se han enfocado a caracterizarlas desde el aspecto genético.

Estas poblaciones presentan similitudes por las que han sido agrupadas en un mismo complejo cultural, aunque biológicamente no se conoce si constituyen una unidad que se pueda diferenciar de otros grupos.

Por estas razones, el análisis de la diversidad genética de los mayas a través de marcadores moleculares como el DNA mitocondrial es muy importante, pues ayudará a conocer mejor su historia evolutiva y a comprender las relaciones genéticas que tienen con otros grupos nativos americanos.

#### **IV. OBJETIVOS**

Los objetivos de este trabajo son:

- Analizar la variación en las frecuencias de los linajes fundadores del DNA mitocondrial en individuos mayas contemporáneos del estado de Yucatán.
- Comparar las frecuencias obtenidas con las de otras poblaciones mayas y amerindias previamente estudiadas.

## V. METODOLOGÍA

Se analizaron muestras de frotis bucal correspondientes a 132 individuos mayas contemporáneos de Yucatán. En la Figura 2 se muestra la localización geográfica de las siete distintas localidades a las que pertenecen estos individuos.

Las muestras fueron colectadas por la Méd. Cir. Guadalupe López Reyes y el Dr. Félix A. Pinto Herrera, quienes laboran en el Centro de Salud Rural “Xocen” (Servicios de Salud Yucatán); y la Dra. Angélica González Oliver del Laboratorio de Bioquímica de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Los individuos participaron voluntariamente, previo consentimiento informado, y fueron seleccionados de acuerdo a los siguientes criterios de inclusión: no estar relacionados genéticamente, ser hablantes de maya, con padres y abuelos originarios del mismo lugar.

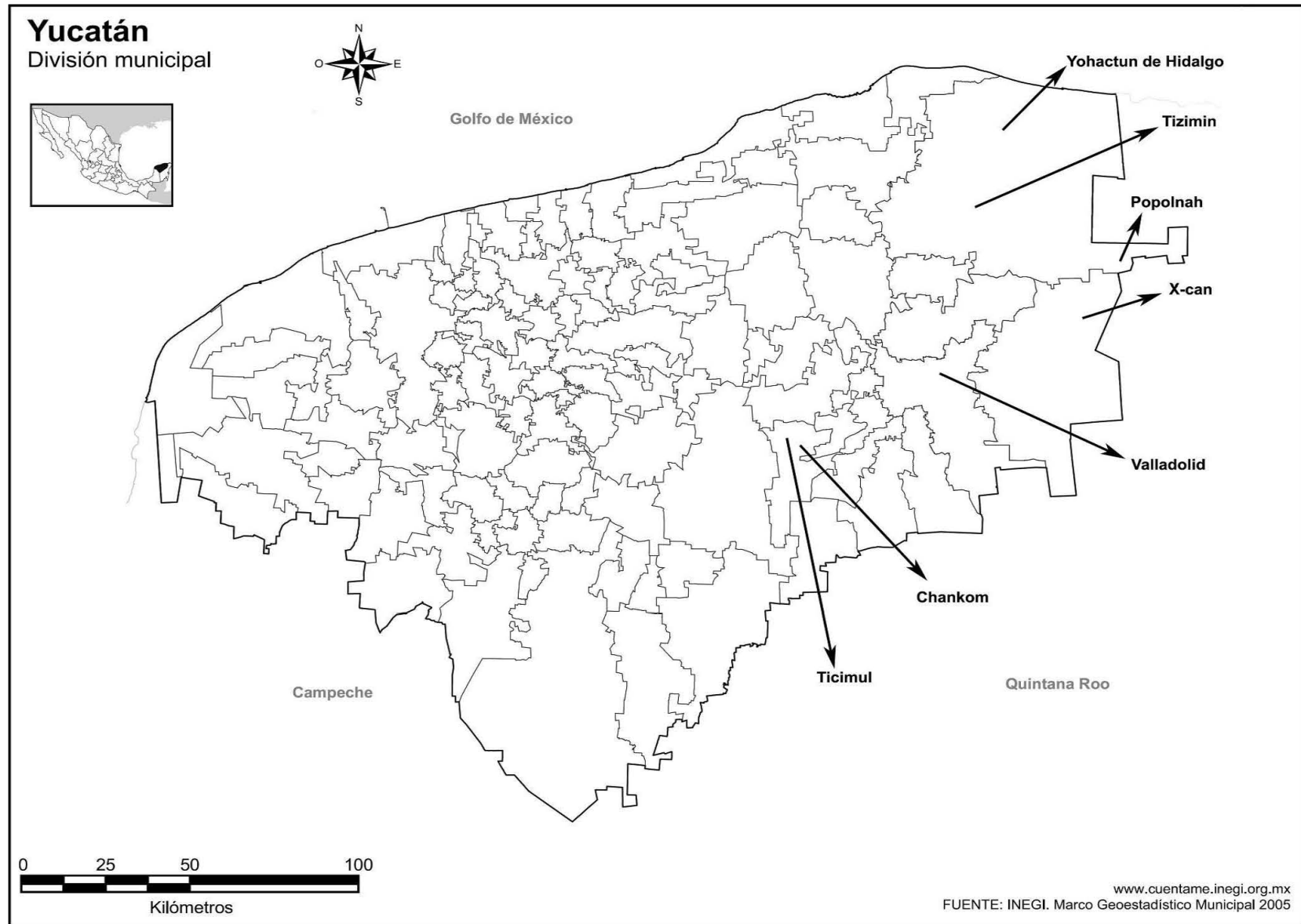
Se extrajo DNA de las muestras de frotis bucal utilizando el Kit Buccal Swab (Qiagen).

Todas las muestras fueron examinadas para el polimorfismo que define al haplogrupo mitocondrial A, las muestras que no pertenecieron a este linaje fueron analizadas para el C, de éstas, las que no pertenecieron a ese haplogrupo se examinaron para el linaje D, y finalmente las que no pertenecieron a ninguno de los linajes mencionados se analizaron para el linaje B.

La secuencia de los *primers* utilizados para cada marcador se muestra en la Tabla 2.

La mezcla de reacción para la PCR se realizó en un volumen final de 25  $\mu$ l. En la Tabla 3 se muestran las concentraciones de cada uno de los reactivos que contenía.

**Figura 2. Mapa de México y el estado de Yucatán donde se muestra la localización geográfica de las localidades donde se obtuvieron muestras de la población maya analizada**



**Tabla 2. *Primers* utilizados para tipificar los haplogrupos mitocondriales**

Haplogrupo	Coordenadas del primer*	Secuencia (dirección 5´ a 3´)	Referencia <sup>3</sup>
A	L <sup>1</sup> 590-611	ACCTCCTCAAAGCAATACACTG	a
	H <sup>2</sup> 743-765	GTGCTTGATGCTTGTTTCCTTTTG	
B	L 8,196-8,215	ACAGTTTCATGCCCATCGTC	a, b
	H 8,295-8,316	ATGCTAAGTTAGCTTTACAGTG	
C	L 13,179-13,199	CGCTATCACC ACTCTGTTCGC	b
	H 13,305-13,325	CAGATGTGCAGGAATGCTAGG	
D	L 5,101-5,122	TAACTACTACCGCATTCTACT	a, b
	H 5,230-5,249	AAAGCCGGTTAGCGGGGGCA	

\* Coordenadas numeradas de acuerdo a la Secuencia Referencia de Cambridge (Anderson *et al.*, 1981).

<sup>1</sup> del inglés *Light*, cadena ligera del DNA mitocondrial.

<sup>2</sup> del inglés *Heavy*, cadena pesada del DNA mitocondrial.

<sup>3</sup> Las referencias son las siguientes: a, Stone y Stoneking, 1993; b, González-Oliver *et al.*, 2001.

**Tabla 3. Composición de la mezcla de reacción para la PCR**

Reactivos	Concentración	Volumen	Concentración final
Amortiguador (Buffer) <sup>1</sup>	10X	2.5 µl	1X
Desoxinucleótidos trifosforilados (dNTPs)*	10 mM (cada uno)	2 µl	0.8 mM (cada uno)
<i>Primer Forward</i>	10 µM	0.25 µl	0.1 µM
<i>Primer Reverse</i>	10 µM	0.25 µl	0.1 µM
MgCl <sub>2</sub>	50 mM	0.75 µl	1.5 mM
Platinum <i>Taq</i> <sup>1</sup>	5 U/µl	0.1 µl	0.5 unidades
DNA molde		2 µl	
Agua destilada (dH <sub>2</sub> O)		17.15 µl	

<sup>1</sup> suministrado por el fabricante Invitrogen.

\* dATP, dCTP, dGTP y dTTP.

Las características de las etapas de la PCR que se programaron en el termociclador (Eppendorf Mastercycler Gradient modelo AG22331) para cada uno de los linajes estudiados se detallan a continuación:

- 1) Desnaturalización inicial a 94°C durante 2 minutos.
- 2) Desnaturalización a 94°C durante 1 minuto.
- 3) Alineación durante 1 minuto a 63°C para el haplogrupo A, 55°C para el B y D, y 60°C para el C.
- 4) Elongación a 72°C durante 1 minuto.
- 5) Elongación final a 72°C durante 7 minutos.

40 ciclos

En cada reacción de PCR se incluyeron uno o dos controles negativos que contenían todos los reactivos de la mezcla excepto el DNA molde. Además se incluyó como control positivo una muestra de DNA de la que se conocía *a priori* el haplogrupo al que pertenece.

Aproximadamente 3 µl de cada uno de los productos de PCR se mezclaron con 4 µl de colorante (azul de bromofenol) y se separaron por electroforesis en geles de poliacrilamida al 12% (linajes A, C y D) o 14% (linaje B) en amortiguador de Tris-Borato-EDTA (TBE 1X) (Sambrook *et al.*, 1989).

Posteriormente se llevó a cabo la tinción de los geles con bromuro de etidio para visualizar los productos de DNA en un transluminador de rayos ultravioleta y determinar el tamaño de los fragmentos comparando con el marcador de tamaño molecular  $\emptyset$  - X174 cortado con la enzima *Hae* III (Invitrogen). De esta forma se confirmó que la amplificación de los productos de PCR fuera correcta para la posterior digestión con enzimas de restricción, o en el caso del haplogrupo B identificar el polimorfismo de longitud diagnóstico.

Para el análisis de restricción se incubaron 6 µl de cada producto de PCR a una temperatura de 37°C durante toda la noche con 2U de la enzima de restricción específica. Se utilizó *Hae* III para el linaje A, *Hinc* II para el linaje C y *Alu* I para el linaje D. Los productos resultantes se analizaron en geles de poliacrilamida al 12%.

Una vez identificados los linajes mitocondriales de cada uno de los individuos se calcularon las frecuencias de los haplogrupos. Posteriormente se llevaron a cabo varios análisis estadísticos para comparar estas frecuencias con las de otras poblaciones tanto antiguas como contemporáneas.

Se llevó a cabo la prueba de ji al cuadrado ( $X^2$ ) con el paquete estadístico SPSS (Statistical Package for the Social Sciences) versión 15.0 (SPSS Inc., Chicago) para determinar si existe asociación entre la distribución de las frecuencias de los haplogrupos y las poblaciones mayas analizadas. En esta prueba se toma como supuesto inicial que no existe asociación entre las variables y que los resultados de la muestra se deben únicamente al azar (es decir, son independientes).

Con el mismo paquete estadístico se realizó un análisis de correspondencia para interpretar de manera gráfica esta asociación. En el diagrama cartesiano que se obtiene, la proximidad entre los puntos representados está relacionada con el nivel de asociación entre las variables (Salvador Figueras, 2003).

Para los análisis posteriores que se realizaron en este trabajo con las frecuencias de haplogrupos, se tomaron en cuenta los datos de varias poblaciones nativas americanas (pertenecientes a grupos lingüísticos presentes en México) citados en otros estudios (ver Tabla 1 del Anexo). De estas poblaciones se seleccionaron las frecuencias de aquellas que tuvieran un tamaño de muestra mayor a 20 individuos.

Los individuos no pertenecientes a los haplogrupos A, B, C o D fueron excluidos de los análisis ya que seguramente representan mezcla no nativa americana, o pertenecen al linaje X.

Mediante el paquete estadístico Arlequin (Ver. 3.0) (Excoffier *et al.*, 2005) se realizó el análisis molecular de la varianza (AMOVA)<sup>3</sup> para calcular los porcentajes de variación genética a distintos niveles (dentro y entre grupos).

Finalmente, se llevó a cabo un análisis de coordenadas principales mediante el programa estadístico GenStat Discovery Edition 3 (VSN International), donde se representan las poblaciones, respecto a las frecuencias de los

---

<sup>3</sup>Referencia: Weir y Cockerham, 1984; Excoffier *et al.*, 1992; Weir, 1996.



haplogrupos, con el fin de interpretar de manera simple las similitudes que presentan entre ellas.

## VI. RESULTADOS

La población maya de Yucatán analizada en este estudio mostró la presencia de los cuatro linajes del DNA mitocondrial tipificados.

Las frecuencias de los haplogrupos presentes en esta población, junto con las frecuencias de haplogrupos de otras siete poblaciones mayas previamente estudiadas se presentan en la Tabla 4.

**Tabla 4. Frecuencias de los haplogrupos del DNA mitocondrial presentes en diversas poblaciones mayas**

Población	n <sup>1</sup>	Haplogrupo					Referencia
		A	B	C	D	Otros <sup>2</sup>	
Contemporánea de Yucatán	132	75.8%	9.1%	12.1%	3.0%	0.0%	<b>Presente estudio</b>
Contemporánea de Yucatán	27	51.9%	22.2%	14.8%	7.4%	3.7%	Torróni <i>et al.</i> , 1992
Contemporánea de Campeche	52	61.5%	17.3%	15.4%	5.8%	0.0%	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
Antigua (Colonial) de Xcaret	24	66.6%	4.1%	17.0%	12.5%	0.0%	Comunicación Personal Torre Blanco
Antigua (Prehispánica) de Xcaret	25	84.0%	4.0%	8.0%	0.0%	4.0%	González-Oliver <i>et al.</i> , 2001
Contemporánea de Chiapas (Tzeltal)	35	60%	14.3%	14.3%	11.4%	0.0%	Peñaloza <i>et al.</i> , 2007
Contemporánea de Chiapas (Lacandona)	47	97.8%	0.0%	2.2%	0.0%	0.0%	Aguirre, 2007
Antigua de Copán	9	0.0%	0.0%	89.0%	11.0%	0.0%	Merriwether <i>et al.</i> , 1997

<sup>1</sup> Número de individuos tipificados.

<sup>2</sup> Individuos que no presentan ninguno de los cuatro linajes fundadores de los nativos americanos.

Se observa que el haplogrupo A es el más frecuente tanto en la población analizada en este trabajo como en la mayoría de las poblaciones mayas. El haplogrupo C es el único presente en todas las poblaciones citadas, y en la mitad de éstas es el segundo linaje más frecuente. El haplogrupo D es el que se presenta con las frecuencias más bajas.

Para conocer si existe asociación entre la distribución de los haplogrupos con respecto a las poblaciones mayas se llevó a cabo una prueba  $X^2$ . Los resultados mostraron que sí existe asociación significativa ( $p < 0.05$ ).

Mediante el análisis de correspondencia simple (Figura 3) se puede observar que las poblaciones tienden a agruparse. La población que más se aleja del grupo son los mayas de Copán, que, como se observa en la Tabla 5, tiene el valor de inercia más alto (0.129). El linaje más informativo es el haplogrupo A, mostrando un valor de masa igual a 0.716 (Tabla 6).

La población maya de Yucatán analizada en este estudio se encuentra más cercana a las poblaciones mayas Prehispánica y Colonial de Xcaret (Figura 3).

**Tabla 5. Examen de los puntos de fila<sup>a</sup> del análisis de correspondencia simple**

Población	Masa	Puntuación en la dimensión		Inercia	Contribución				
		1	2		De los puntos a la inercia de la dimensión		De la dimensión a la inercia del punto		
					1	2	1	2	Total
Yucatán*	0.378	-0.135	0.081	0.004	0.017	0.010	0.642	0.133	0.774
Yucatán	0.074	0.357	-0.878	0.018	0.023	0.242	0.214	0.748	0.962
Campeche	0.149	0.212	-0.461	0.011	0.016	0.134	0.242	0.660	0.902
Xcaret 1	0.069	0.268	0.101	0.011	0.012	0.003	0.183	0.015	0.198
Xcaret 2	0.069	-0.463	0.428	0.009	0.036	0.053	0.645	0.317	0.962
Tzeltal	0.100	0.287	-0.505	0.013	0.020	0.108	0.264	0.471	0.735
Lacandona	0.135	-0.794	0.580	0.046	0.206	0.191	0.763	0.234	0.998
Copán	0.026	3.275	1.544	<b>0.129</b>	0.671	0.259	0.885	0.113	0.998
Total activo	1.000			0.242	1.000	1.000			

a. Normalización Simétrica.

\* Presente estudio.

Población Xcaret 1: Colonial.

Población Xcaret 2: Prehispánica.

En negritas se destaca la población con el valor de inercia más alto.

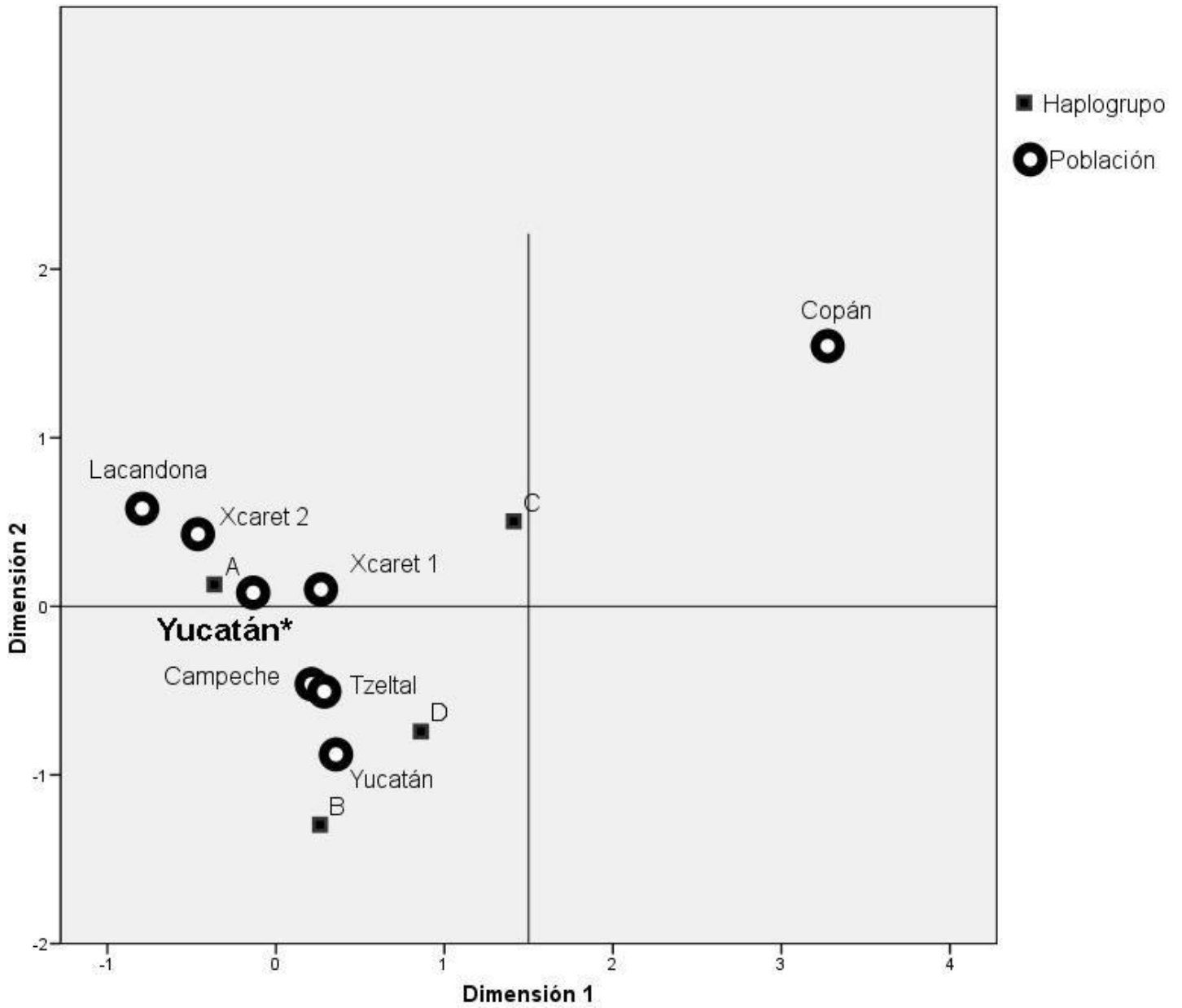
**Tabla 6. Examen de los puntos de columna<sup>a</sup> del análisis de correspondencia simple**

Haplogrupo	Masa	Puntuación en la dimensión		Inercia	Contribución				
		1	2		De los puntos a la inercia de la dimensión		De la dimensión a la inercia del punto		
					1	2	1	2	Total
A	<b>0.716</b>	-0.365	0.130	0.042	0.232	0.051	0.932	0.068	1.000
B	0.097	0.262	-1.295	0.045	0.016	0.689	0.062	0.868	0.930
C	0.138	1.412	0.505	0.122	0.665	0.148	0.925	0.068	0.994
D	0.049	0.861	-0.742	0.033	0.088	0.113	0.449	0.192	0.641
Total activo	1.000			0.242	1.000	1.000			

a. Normalización Simétrica

En negritas se destaca el haplogrupo con el valor de masa más alto.

**Figura 3. Gráfico de los puntos correspondientes a los perfiles de fila y columna del análisis de correspondencia**



Población Xcaret 1: Colonial.  
Población Xcaret 2: Prehispánica.

En la Tabla 1 del Anexo se muestran los porcentajes de los haplogrupos mitocondriales que presentan 44 poblaciones nativas americanas citadas en la bibliografía. De estas poblaciones se seleccionaron las que tienen un tamaño de muestra igual o mayor a 20 individuos para realizar los análisis sucesivos. En la Figura 4 se muestran los porcentajes de los cuatro haplogrupos en las poblaciones mexicanas seleccionadas, así como su localización geográfica.

Incluyendo como variable de agrupación la clasificación lingüística de Campbell se llevó a cabo el análisis molecular de la varianza (AMOVA)<sup>4</sup>. Como se observa en la Tabla 7 el mayor porcentaje de variación genética está dado dentro de las poblaciones (72.77) mientras que el menor porcentaje de variación ocurre entre grupos (7.61).

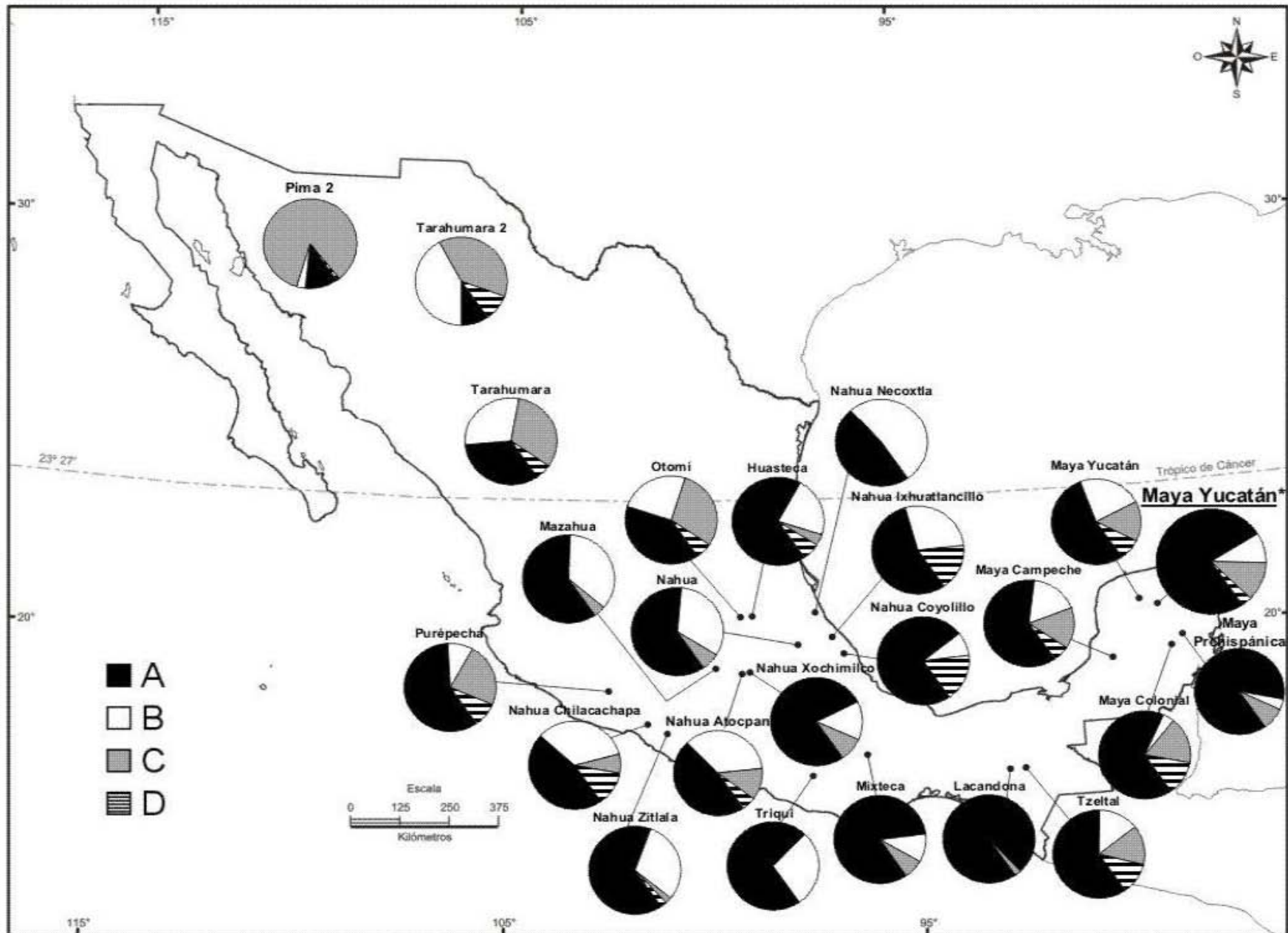
**Tabla 7. Resultados del análisis molecular de la varianza (AMOVA)**

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación
Entre grupos	4	40.802	0.02614 Va	7.61
Entre poblaciones dentro de grupos	26	91.744	0.06738 Vb	19.62
Dentro de poblaciones	1510	377.399	0.24993 Vc	72.77
Total	1540	509.945	0.34345	
Índices de fijación				
FSC :	0.21233			
FST :	0.27229			
FCT :	0.07612			

(1023 permutaciones,  $p < 0.05$ .)

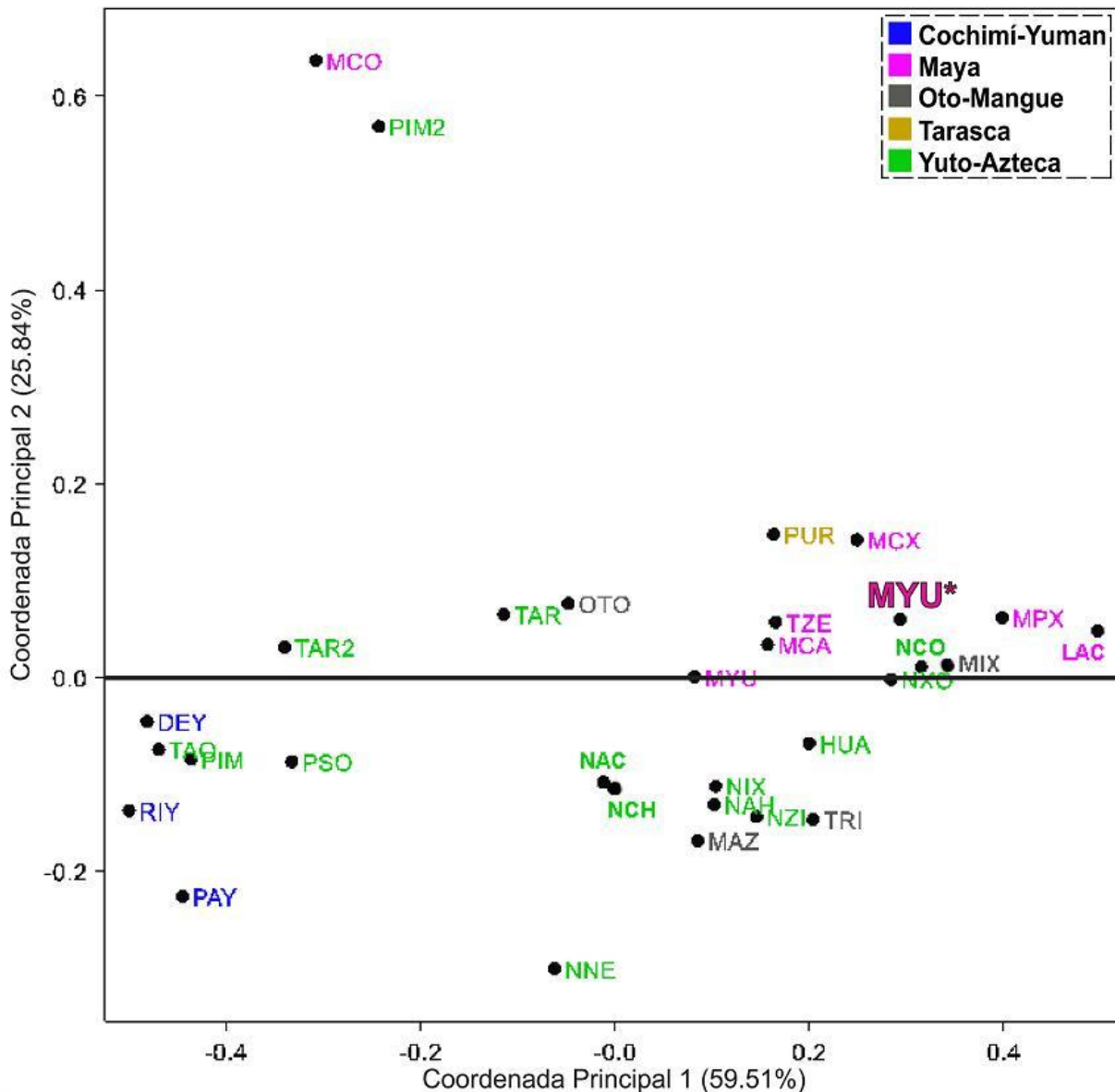
<sup>4</sup> Referencia: Weir y Cockerham, 1984; Excoffier *et. al.*, 1992; Weir, 1996.

Figura 4. Localización aproximada de las poblaciones mexicanas analizadas y representación de sus frecuencias de haplogrupos (datos de la Tabla 1 del Anexo, sólo se muestran las poblaciones ahí marcadas en negritas)



En el análisis de coordenadas principales (Figura 5) se observa que las poblaciones del norte de América están poco relacionadas con el resto de las poblaciones analizadas. Las poblaciones mayas se relacionan formando un conjunto, con excepción de Copán que queda muy alejada de todas.

**Figura 5. Análisis de coordenadas principales basado en las frecuencias de los haplogrupos**



**MYU\*** = Maya Yucatán, presente estudio, **MYU** = Maya Yucatán, **MCA** = Maya Campeche, **MCX** = Maya Colonial Xcaret, **MPX** = Maya Prehispánica Xcaret, **TZE** = Tzeltal, **LAC** = Lacandona, **MCO** = Maya Copán > previamente citadas. **MAZ** = Mazahua > Moreno *et al.*, 2006. **TRI** = Triqui, **OTO** = Otomí, **PUR** = Purépecha, **PIM2** = Pima 2, **NXO** = Nahuatl Xochimilco, **NNE** = N. Necoxtla > Sandoval *et al.*, 2009. **HUA** = Huasteca > Hernández, 2006. **MIX** = Mixteca > Lorenz y Smith, 1996. **NZI** = N. Zitlala, **NIX** = N. Ixhuatlancillo, **NCH** = N. Chilacachapa, **NCO** = N. Coyolillo, **NAC** = N. Atocpan, **TAR2** = Tarahumara 2 > Peñaloza *et al.*, 2007. **TAR** = Tarahumara > Reséndez y Kemp, 2005. **PAY** = Pai Yuman, **RIY** = River Yuman, **DEY** = Delta Yuman, **NAH** = Nahuatl, **PIM** = Pima, **TAO** = Taono O'odham, **PSO** = Paiute Soshone > Malhi, *et al.*, 2003.



## VII. DISCUSIÓN

La población maya de Yucatán analizada en el presente trabajo se caracteriza por mostrar la presencia de los cuatro principales linajes fundadores. Destaca la alta frecuencia del haplogrupo A (75.8%) y bajas frecuencias de los haplogrupos B (9.1%), C (12.1%) y D (3%). En esta tipificación de la población no se observaron individuos cuyo DNA mitocondrial no perteneciera a ninguno de estos cuatro haplogrupos, por lo tanto se descarta la presencia del “quinto linaje fundador”, denominado X.

Esta distribución de linajes, caracterizada esencialmente por la alta frecuencia del haplogrupo A, concuerda con los patrones observados en otras poblaciones mayas y mesoamericanas (ver Tabla 1 del Anexo).

Las poblaciones analizadas exhiben muy bajas frecuencias de haplogrupos que se clasifiquen en la categoría “Otro”. Los individuos de este grupo probablemente pertenecen al linaje X, que, debido a su reciente consideración como linaje fundador de nativos americanos, no se tipificaba en los análisis. También, aunque con una probabilidad menor, pueden existir individuos cuyo haplogrupo no sea nativo americano.

Lo anterior sugiere que estas poblaciones indígenas han tenido muy poco o nulo mestizaje con poblaciones de otros continentes, al menos por vía materna. Los resultados de algunos estudios, así como evidencias históricas, indican que la mezcla de las poblaciones nativas americanas con colonizadores europeos y esclavos africanos fue principalmente por vía paterna (Wang *et al.*, 2008; Green *et al.*, 2000; Torroni *et al.*, 1994b).

Los procesos que afectan fundamentalmente la distribución de los haplogrupos en las poblaciones humanas son el efecto fundador, el flujo génico y la deriva genética (Torroni *et al.*, 1993a; Malhi *et al.*, 2002). Se piensa que los patrones de diversidad del DNA mitocondrial en los nativos mexicanos han sido conducidos principalmente por la deriva genética (Sandoval *et al.*, 2009).

Los grupos mayas comparados se encuentran asociados significativamente ( $p < 0.05$ ) respecto a la distribución de los linajes fundadores del DNA mitocondrial de poblaciones de México (Figura 3). Por ello se infiere que la distribución de las frecuencias de los haplogrupos en estas poblaciones no se debe al azar.

Se observa que las poblaciones mayas se agrupan principalmente por el haplogrupo A. La excepción de esto son los mayas de Copán que se muestran muy alejados debido a que presentan mayoritariamente el haplogrupo C (89%). En este caso debe tenerse en cuenta que puede haber cierto sesgo debido al pequeño tamaño de muestra de la población de Copán (9 individuos). Cuando se analizan pocos individuos se puede estar subestimando la variabilidad genética, pues es poco probable que sean representativos de toda una población. Además, esta población de Copán (Honduras) es la que se encuentra a una mayor distancia geográfica, lo que implica menores niveles de flujo genético así como también de similitud genética. Se ha observado que la similitud de las frecuencias alélicas entre poblaciones está en relación con la distancia geográfica, siendo más semejantes conforme la distancia es menor (Barbujani *et al.*, 1997a). Este hecho podría explicar en cierto grado la disimilitud de la población de Copán respecto a los demás grupos mayas. También cabe considerar que en estas muestras de DNA antiguo no se excluye totalmente la posibilidad de que algunos individuos tengan relación de parentesco materno.

La población lacandona únicamente presenta los linajes A (97.8%) y C (2.2%), lo cual sugiere que los linajes B y D se perdieron probablemente por efecto de la deriva genética. Este proceso evolutivo habría tenido gran efecto sobre las frecuencias de la población, al encontrarse ésta aislada por barreras geográficas (la Selva Lacandona) y tener un tamaño de población muy pequeño (menos de 1,000 individuos) (CDI, 2006), favoreciendo la endogamia (González *et al.*, 2008). En estudios con marcadores serológicos (Rh-hr, complejo MNSs y factor Diego) publicados por Matso en 1959 (en Comas, 1966), se encontraron diferencias significativas entre los lacandones y los demás grupos mayas estudiados. Esto llevó a suponer que la deriva genética tuvo una fuerte influencia en los lacandones. A pesar de estas diferencias la población lacandona no se observa muy alejada de las demás poblaciones mayas (Figura 3).

El grupo de mayas de Yucatán analizados por Torroni y colaboradores (1992), contra lo que se hubiera esperado, no mostró ser la población más similar a la estudiada en el presente trabajo. Cabe mencionar que las muestras analizadas en ese estudio provienen de una sola localidad cuya ubicación no se

específica en la publicación, por lo tanto es difícil saber si las diferencias se deben a la distancia geográfica o algún otro factor.

La población maya de Yucatán analizada en este estudio se encuentra muy cercana a las poblaciones mayas prehispánica y colonial de Xcaret.

Esto sugiere que representan poblaciones genéticamente relacionadas y además, al ser de diferentes periodos históricos, se puede considerar que han mantenido continuidad biológica a través del tiempo. Anteriormente ya se había observado que las poblaciones mayas de las tierras bajas no mostraban saltos importantes en la continuidad genética (González-Oliver *et al.*, 2001).

En el análisis molecular de la varianza se observa que el mayor porcentaje de variación genética se presenta a nivel intrapoblacional (72.8%,  $p < 0.05$ ). Esto es consistente con las observaciones de estudios que han empleado distintos marcadores para estimar la variación genética de las poblaciones humanas (Excoffier *et al.*, 1992; Barbujani *et al.*, 1997b; Rosenberg *et al.*, 2002).

En el presente estudio, se observó que las diferencias entre los distintos grupos definidos bajo criterios lingüísticos representan sólo una pequeña fracción (7.6%,  $p < 0.05$ ) de la diversidad genética total del DNA mitocondrial. Para conocer si este criterio de agrupación es un parámetro que está estructurando a la población se deberán realizar estudios con más poblaciones y mayor número de loci.

Los índices de fijación (menores a 0.3) implican bajo grado de diferenciación genética en los tres niveles (entre grupos, entre poblaciones dentro de grupos y dentro de poblaciones).

La variación entre grupos se puede originar y mantener por la selección que favorece distintos genes en diferentes ambientes (Boyd, 2006). Aunque la variación regional del DNA mitocondrial se ha atribuido tradicionalmente a la deriva genética (Elson *et al.*, 2004; Sandoval *et al.*, 2009), en estudios recientes se ha propuesto que la selección natural mediada por el clima ha contribuido a determinar la actual distribución de las secuencias de DNA mitocondrial en humanos (Balloux *et al.*, 2009). Se plantea que ciertas variantes ancestrales del DNA mitocondrial permitieron a los humanos adaptarse a climas fríos, dando lugar a un enriquecimiento regional de haplogrupos específicos (Mishmar *et al.*, 2003; Ruiz-Pesenti *et al.*, 2004). Sin embargo, esta hipótesis ha sido discutida en

estudios cuyos resultados no la apoyan (Elson *et al.*, 2004; Amo y Brand, 2007), por lo que será necesario investigar más sobre el tema.

Ya sea la selección o la deriva el factor más importante que determina la evolución del DNA mitocondrial, lo que se ha observado es que el patrón de distribución de las frecuencias alélicas a nivel global es de gradientes y no de grupos discretos (Rosenberg *et al.*, 2002; Serre y Pääbo, 2004).

En el presente trabajo, quizás este patrón de distribución gradual puede ayudar a explicar por qué las relaciones entre las poblaciones (Figura 5) no muestran una clara diferenciación de los grupos lingüísticos.

Las poblaciones mayas, a grandes rasgos, sí se agrupan en un conjunto. El hecho de que haya poblaciones que se alejan un poco del grupo podría deberse en parte a que los mayas ocupan una extensa área geográfica. Además, como ya se señaló, también pueden estar influyendo factores como el tamaño de la muestra y la demografía de las poblaciones.

La familia lingüística Yuto-azteca podría tener una fuerte influencia en el patrón de distribución gradual. Al momento del contacto europeo esta familia era una de las más extensamente distribuidas en el Nuevo Mundo (Luckenbach y Levy, 1980). Actualmente es una de las más grandes en términos de número de lenguas y hablantes, y de extensión geográfica, desde Oregon hasta Panamá (Campbell, 1997). Además se conoce que algunas de estas poblaciones como los nahuas conquistaron otros grupos, lo cual probablemente implica mezcla genética. Se ha observado que las poblaciones de regiones geográficas distintas, que pertenecen a la familia Yuto-azteca difieren entre sí en las frecuencias de sus haplogrupos mitocondriales (Kemp, 2006).

El grupo Otomangueano se extiende prácticamente a todo lo largo de Mesoamérica abarcando un gran número de lenguas (Campbell, 1997). Aunque no conforma un conjunto definido, muestra cierta asociación con las poblaciones yuto-aztecas. Esta asociación se observa también en un estudio realizado por Torroni y colaboradores (Torroni *et al.*, 1994b) y concuerda con la agrupación que Greenberg (1987) realizó asociando a los otomangueanos con los yuto-aztecas y los kiowa-tanoan para formar un grupo lingüístico mayor denominado “Amerindios centrales”.

Debe tenerse en cuenta que el marcador utilizado en los análisis de este trabajo (DNA mitocondrial) se hereda únicamente por vía materna, por lo que las inferencias o conclusiones que se plantean reflejan sólo una parte de la historia evolutiva de estas poblaciones.

## VIII. CONCLUSIONES

En el presente trabajo se tipificaron con éxito los linajes fundadores del DNA mitocondrial de 132 individuos mayas contemporáneos de Yucatán.

Se analizó la variación de las frecuencias de los cuatro haplogrupos para caracterizar a los mayas desde una perspectiva biológica.

La distribución de las frecuencias de linajes muestra que las poblaciones mayas comparadas son similares entre sí, a excepción de Copán.

Dentro del grupo maya, las poblaciones contemporáneas están relacionadas genéticamente (por vía materna) de manera muy cercana a las poblaciones antiguas de la misma región.

Al hacer la comparación con otras poblaciones nativas americanas se observó que la mayoría de los grupos mayas se relacionan formando un conjunto.

Con el presente trabajo se proporciona el análisis de un gran número de individuos de distintas localidades mayas. Con ello se aportan datos que contribuyen al estudio de la historia evolutiva de estos grupos desde el enfoque genético.

Para poder precisar si los mayas constituyen una unidad biológica bien definida será necesario realizar estudios con un mayor número de poblaciones e individuos. También se deben complementar con otros marcadores moleculares, como el cromosoma Y, que nos permitirán aumentar la resolución de los análisis así como conocer la historia y relaciones evolutivas de los grupos desde otra perspectiva además de la materna.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre L., M. E. 2007. *Análisis de las frecuencias del DNA mitocondrial, un acercamiento a la historia biológica de los lacandones*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Alberts, B., A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts y P. Walter. 2002. *Molecular Biology of the Cell*. Cuarta Edición. Garland Science, Nueva York.
- Amo, T. y M. D. Brand. 2007. Were inefficient mitochondrial haplogroups selected during migrations of modern humans? A test using modular kinetic analysis of coupling in mitochondria from cybrid cell lines. *Biochemical Journal* 404: 345-51.
- Anderson, S., A. T. Bankier, B. G. Barrell, M. H. L. de Bruijn, A. R. Coulson, J. Drouin, I. C. Eperon, D. P. Nierlich, B. A. Roe, F. Sanger, P. H. Schreier, A. J. H. Smith, R. Staden y I. G. Young. 1981. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature* 290: 457-465.
- Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. Neigel, C. A. Reeb y N. C. Saunders. 1987. Intraespecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 489-522.
- Avise, J. C. 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology* 7: 371–379.
- Bailliet, G., F. Rothhammer, F. R. Carnese, C. M. Bravi y N. O. Bianchi. 1994. Founder mitochondrial haplotypes in amerindian populations. *American Journal of Human Genetics* 54: 27-33.
- Ballard, J. W. y M. C. Whitlock. 2004. The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology* 13: 729-744.
- Balloux, F., L. J. Lawson H., T. Jombart, H. Liu H. y A. Manica. 2009. Climate shaped the worldwide distribution of human mitochondrial DNA sequence variation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 3447-3455.
- Barbujani, G. 1997a. DNA variation and language affinities. *American Journal of Human Genetics* 61: 1011–1014.

- Barbujani, G., A. Magagni, E. Minch y L. L. Cavalli-Sforza. 1997b. An apportionment of human DNA diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 4516-4519.
- Bonatto S. L. y F. M. Salzano. 1997. Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World. *American Journal of Human Genetics* 61: 1413–1423.
- Boyd R, J. B. Silk. 2006. *How Humans Evolved*. W. W. Norton & Company, USA
- Brown, W. M., M. Jr. George y A. C. Wilson. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 76: 1967-1971.
- Brown, M. D., S. H. Hosseini, A. Torroni, H. J. Bandelt, J. C. Allen, T. G. Schurr, R. Scozzari, F. Cruciani y D. C. Wallace. 1998. mtDNA Haplogroup X: an ancient link between Europe/Western Asia and North America? *American Journal of Human Genetics* 63: 1852–1861.
- Campbell, L. 1997. *American Indian Languages*. Oxford University Press, USA.
- Campbell, L. y T. Kaufman. 1985. Mayan linguistics: where are we now? *Annual Review of Anthropology* 14: 187-98.
- Cavalli-Sforza, L. L. y W. F. Bodmer. 1981. *Genética de las poblaciones humanas*. Omega, Barcelona.
- Cavalli-Sforza, L. L. 2007. Human evolution and its relevance for genetic epidemiology. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 8: 1-15.
- Chinnery, P. F. 2006. The transmission and segregation of mitochondrial DNA in *Homo sapiens*. En: H. J. Bandelt, V. Macaulay y M. Richards (eds.). *Nucleic Acids and Molecular Biology* Vol. 18. pp. 17-29. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Comas, J. 1966. *Características físicas de la familia lingüística Maya*. Cuadernos del Instituto de Investigaciones Históricas. Serie Antropológica - número 20. UNAM, México.
- Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. 2006. *Regiones indígenas de México*. Serrano Carreto, E. (coord.). CDI: PNUD., México.
- De La Garza, M. 1999. Introducción. En: Landucci (eds.). *Los Mayas*. pp. 19-27 CNCA-INAH, Italia.



- Derenko, M. V., T. Grzybowski, B. A. Malyarchuk, J. Czarny, D. Miścicka-Śliwka y I. A. Zakharov. 2001. The presence of mitochondrial haplogroup X in altaians from South Siberia. *American Journal of Human Genetics* 69: 237–241.
- Elson, J. L., D. M. Turnbull, N. Howell. 2004. Comparative genomics and the evolution of human mitochondrial DNA: assessing the effects of selection. *American Journal of Human Genetics* 74: 229-38.
- Eroza Solana, E. 2006. *Lacandonos, Pueblos indígenas del México contemporáneo*. CDI (Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas), México.
- Escobedo, H. L. y J. A. Valdés. 1999. Arqueología de los mayas de las tierras bajas centrales. En: Landucci (eds.). *Los Mayas*. pp. 357-372 CNCA-INAH, Italia.
- Excoffier, L., P. Smouse y J. Quattro. 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., G. Laval y S. Schneider. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47-50.
- Forster, P., R. Harding, A. Torroni y H. J. Bandelt. 1996. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. *American Journal of Human Genetics* 59: 935-945.
- Francalacci, P., R. Montiel y A. Malgosa. 1999. A mitochondrial DNA database. En: Papiha, Deka y Chakraborty (eds.). *Genomic diversity: Applications in Human Population Genetics*. pp. 103-119. Kluwer Academic/Plenum Publishers, Nueva York.
- Giles, R. E., H. Blanc, H. M. Cann y D. C. Wallace. 1980. Maternal inheritance of human mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 77: 6715–6719.
- Ginther, C., D. Corach, G. A. Penacino, J. A. Rey, F. R. Carnese, M. H. Hutz, A. Anderson, J. Just, F. M. Salzano y M. C. King. 1993. Genetic variation among the Mapuche Indians from the Patagonian region of Argentina: mitochondrial DNA sequence variation and allele frequencies of several

- nuclear genes. En: Pena S. D. J., R. M. Chakraborty, J. T. Epplen y A. J. Jeffrey (eds.). *DNA Fingerprinting: State of the Science*. pp. 211-219. Birkhäuser Verlag, Basel, Suiza.
- González de la Mata, R. y A. P. Andrews. 1999. Navegación y comercio en la costa oriental de la península de Yucatán. En: Landucci (eds.). *Los Mayas*. pp. 451-468 CNCA-INAH, Italia.
- González-Oliver, A., L. Márquez-Morfin, J. C. Jiménez y A. Torre-Blanco. 2001. Founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in ancient Maya from Xcaret, Quintana Roo. *American Journal of Physical Anthropology* 116: 230-235.
- González Oliver, A., A. P. Acuña Alonzo, I. de la Cruz Laina, E. Garfias Morales, M. E. Aguirre Lara, D. G. Smith y A. Torre Blanco. 2008. Análisis genético de poblaciones mayas y lacandonas de las tierras bajas. En: Memorias del IV Simposio Internacional: "Hombre Temprano en América". Colección Científica, INAH, México. En prensa.
- Green, L. D., J. N. Deer y A. Knight. 2000. mtDNA affinities of the peoples of North-Central Mexico. *American Journal of Human Genetics* 66: 989-998.
- Greenberg, J. 1987. *Language in the Americas*. Stanford University. Press, Stanford, California.
- Hedrick, P. W. 2005. *Genetics of Populations*. Tercera edición. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts.
- Hernández, C., F. 2006. *Caracterización genética de una muestra de la población indígena de Huautla, Hidalgo*. Tesis profesional. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca de Soto, México.
- Horai, S., R. Kondo, Y. Nakagawa-Hattori, S. Hayashi, S. Sonoda y K. Tajima. 1993. Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution* 10: 23-47.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. 2005. *II Censo de Población y Vivienda*. INEGI, México.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. 2005. *Marco Geoestadístico Municipal*. INEGI, México.

- Jobling, M. A., M. E. Hurles y C. Tyler-Smith. 2004. *Human Evolutionary Genetics: Origins, Peoples & Disease*. Garland Science, Nueva York.
- Kemp, B. M. 2006. *Mesoamerica and Southwest prehistory, and the entrance of humans into the Americas: mitochondrial DNA evidence*. Tesis doctoral. Universidad de Davis California, USA.
- Kolman, C. J., E. Bermingham, R. Cooke, R. H. Ward, T. Arias y F. Guionneau-Sinclair. 1995. Reduced mtDNA diversity in the Ngöbé Amerinds of Panamá. *Genetics* 140: 275-283.
- Lodish, H., A. Berk, L. Zipursky, P. Matsudaira, D. Baltimore y J. Darnell. 1999. Cuarta Edición. *Molecular Cell Biology*. W. H. Freeman and Co., Nueva York.
- López, C., A. Gorostiza, A. González-Martín. 2006. El DNA mitocondrial como herramienta en Antropología Molecular. En: *Historia Biológica del Hombre en América*. pp. 77-114. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Lorenz, J. G. y D. G. Smith. 1996. Distribution of four founding mtDNA haplogroups among Native North Americans. *American Journal of Physical Anthropology* 101: 307-323.
- Luque Cabrera, J. y A. Herráez Sánchez. 2001. *Texto Ilustrado de Biología Molecular e Ingeniería Genética*. Elsevier España (anteriormente Ediciones Harcourt, S.A.), Madrid.
- Luckenbach, A. H. y R. S. Levy. 1980. The implications of Nahua (Aztecan) lexical diversity for Mesoamerican culture-history. *American Antiquity* 45: 455-461.
- Malhi, R. S. y D. G. Smith. 2002. Brief communication: Haplogroup X confirmed in prehistoric North America. *American Journal of Physical Anthropology* 119: 84-86.
- Malhi, R. S., A. J. Eshleman, J. A. Greenberg, D. A. Weiss, B. A. Schultz S., F. A. Kaestle, J. G. Lorenz, B. M. Kemp, J. R. Johnson y D. G. Smith. 2002. The structure of diversity within New World mitochondrial DNA haplogroups: implications for the prehistory of North America. *American Journal of Human Genetics* 70: 905-919.
- Malhi, R. S., H. M. Mortensen, J. A. Eshleman, B. M. Kemp, J. G. Lorenz, F. A. Kaestle, J. R. Johnson, C. Gorodezky y D. G. Smith. 2003. Native American

- mtDNA prehistory in the American Southwest. *American Journal of Physical Anthropology* 120: 108-124.
- Margulis, L. 1981. *Symbiosis in Cell Evolution*. Segunda Edición. 1993. W. H. Freeman and Company, Nueva York.
- Margulis, L. 1984. *Early Life*. Segunda Edición. 2001. Jones and Bartlett Publishers, Boston.
- Margulis, L. y D. Sagan. 1986. *Microcosmos: Four Billion Years of Evolution from Our Microbial Ancestors*. Reimpresión. 1997. University California Press. Nueva York.
- Merriwether, D. A., D. M. Reed, R. E. Ferrell. 1997. Ancient and contemporary mitochondrial DNA variation in the Maya. En: Whittington, S. L., D. M. Reed (eds.). *Bones of the Maya: studies of ancient skeletons*. pp. 208-217. Smithsonian Institute Press, Washington.
- Merriwether, D. A., F. A. Kaestle, B. Zemel, G. Koki, C. Mgone, M. Alpers y J. Friedlaender. 1999. Mitochondrial DNA variation in the Southwest Pacific. En: Papiha, Deka y Chakraborty (eds.). *Genomic diversity: Applications in Human Population Genetics*. pp. 153-181. Kluwer Academic/Plenum Publishers, Nueva York.
- Mielke, J. H., L. W. Konigsberg y J. H. Relethford. 2006. *Human Biological Variation*. Oxford University Press, Nueva York.
- Mishmar, D., E. Ruiz-Pesini, P. Golik, V. Macaulay, A. G. Clark, S. Hosseini, M. Brandon, K. Easley, E. Chen, M. D. Brown, R. I. Sukernik, A. Olckers y D. C. Wallace. 2003. Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100: 171-176.
- Moreno, C., L. 2006. *Descripción genética de una población Mazahua y su posible relación con otras etnias mexicanas a partir de haplogrupos mitocondriales*. Tesis profesional. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca de Soto, México.
- Morley, S. G. 1982. *La civilización Maya*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Mulligan, C. J., K. Hunley, S. Cole y J. C. Long. 2004. Population genetics, history, and health patterns in Native Americans. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 5: 295-315.

- Nalda, E. 1999. La ciudad maya. En: Landucci (eds.). *Los Mayas*. pp. 103-129. CNCA-INAH, Italia.
- Nei, M. y K. Sudhir. 2000. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, Nueva York.
- Orefici, G. 1999. Las fronteras mayas. En: Landucci (eds.). *Los Mayas*. pp. 85-101 CNCA-INAH, Italia.
- Papiha, S. S. y S. S. Mastana. 1999. Classical to molecular polymorphisms. En: Papiha, Deka y Chakraborty (eds.). *Genomic diversity: Applications in Human Population Genetics*. pp. 1-21. Kluwer Academic/Plenum Publishers, Nueva York.
- Papiha, S. S., R. Deka y R. Chakraborty. 1999. Epilogue. En: Papiha, Deka y Chakraborty (eds.). *Genomic diversity: Applications in Human Population Genetics*. pp. 237-240. Kluwer Academic/Plenum Publishers, Nueva York.
- Peñaloza-Espinosa, R. I., D. Arenas-Aranda, R. M. Cerda-Flores, L. Buentello-Malo, G. González-Valencia, J. Torres, B. Alvarez, I. Mendoza, M. Flores, L. Sandoval, F. Loeza, I. Ramos, L. Muñoz y F. Salamanca. 2007. Characterization of mtDNA haplogroups in 14 Mexican indigenous populations. *Human Biology* 79: 313–320.
- Quezada, S. 1999. La organización política de los mayas yucatecos, siglos XI-XVI. En: Landucci (eds.). *Los Mayas*. pp. 469-481 CNCA-INAH, Italia.
- Rangel, H. 2006. La historia del hombre descrita por el cromosoma "Y". En: *Historia Biológica del Hombre en América*. pp. 29-76. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Reséndez, A. y B. M. Kemp. 2005. Genetics and the history of Latin America. *Hispanic American Historical Review* 85: 283-298.
- Rodríguez, Z. y J. H. Paredes. 1999. Las tierras altas de Guatemala y Chiapas. En: Landucci (eds.). *Los Mayas*. pp. 309-319 CNCA-INAH, Italia.
- Rosenberg, N. A., J. K. Pritchard, J. L. Weber, H. M. Cann, K. K. Kidd, L. A. Zhivotovsky y M. W. Feldman. 2002. Genetic structure of human populations. *Science* 298: 2381-2385.
- Rubicz, R., P. Melton y M. H. Crawford. 2007. Molecular markers in anthropological genetic studies. En: Crawford, M. H. (ed.). *Anthropological Genetics*. pp. 141-186. Cambridge University Press, Cambridge.

- Ruiz-Pesini, E., D. Mishmar, M. Brandon, V. Procaccio, D. C. Wallace. 2004. Effects of purifying and adaptive selection on regional variation in human mtDNA. *Science* 303: 223 – 226.
- Sabloff, J. A. 1999. La civilización Maya en el tiempo y el espacio. En: Landucci (eds.). “*Los Mayas*”. pp. 53-71. CNCA-INAH, Italia.
- Salvador Figueras, M. 2003. Análisis de Correspondencias. [en línea] *5campus.com, Estadística*  
<<http://www.5campus.com/leccion/correspondencias>> [26 julio 2009].
- Salzano, F.M. 2007. The prehistoric colonization of the Americas. En: Crawford, M. H. (ed.). *Anthropological Genetics*. pp. 433-455. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sandoval, K., L. Buentello-Malo, R. Peñaloza-Espinosa, H. Avelino, A. Salas, F. Calafell y D. Comas. 2009. Linguistic and maternal genetic diversity are not correlated in Native Mexicans. *Human Genetics* 126: 521-531.
- Sambrook, J., E. F. Fritsch, T. Maniatis. 1989. *Molecular Cloning*. Segunda edición. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Nueva York.
- Schurr, T. G., S. W. Ballinger, Y. Y. Gan, J. A. Hodge, D. A. Merriwether, D. N. Lawrence, W. C. Knowler, K. M. Weiss y D. C. Wallace. 1990. Amerindian mitochondrial DNAs have rare Asian mutations at high frequencies, suggesting they derived from four primary maternal lineages. *American Journal of Human Genetics* 46: 613-623.
- Serre, D. y S. Pääbo. 2004. Evidence for gradients of human genetic diversity within and among continents. *Genome Research* 14: 1679-1685.
- Smith, D.G. , R. S. Malhi, J. A. Eshleman, J. G. Lorenz y F. A. Kaestle. 1999. Disribution of mtDNA Haplogroup X among Native North Americans. *American Journal of Physical Anthropology* 110: 271-284.
- Stone, A. y M. Stoneking. 1993. Ancient DNA from a pre-Columbian Amerindian population. *American Journal of Physical Anthropology* 92: 463-471.
- Strachan, T. y A. Read. 2003. *Human Molecular Genetics*. Tercera edición. Garland Science, Reino Unido.
- Tiesler, B., V. I. G. J. 1999. *Rasgos bioculturales entre los antiguos mayas. Aspectos arqueológicos y sociales*. Tesis doctoral. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

- Tishkoff, S. A. y M. K. Gonder. 2007. Human origins within and out of Africa. En: Crawford, M. H. (ed.). *Anthropological Genetics*. pp. 337-379. Cambridge University Press, Cambridge.
- Torrioni, A., T. G. Schurr, C. C. Yang, E. J. E. Szathmary, R. C. Williams, M. S. Schanfield, G. A. Troup, W. C. Knowler, D. N. Lawrence, K. M. Weiss y D. C. Wallace. 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., T. G. Schurr, M. F. Cabell, M. D. Brown, J. V. Neel, M. Larsen, D. G. Smith, C. M. Vullo y D. C. Wallace. 1993a. Asian affinities and continental radiation of the four founding Native American mtDNAs. *American Journal of Human Genetics* 53: 563–590.
- Torrioni, A., R. I. Sukernik, T. G. Schurr, Y. B. Starikovskaya, M. F. Cabell, M. H. Crawford, A. G. Comuzzie y D. C. Wallace. 1993b. mtDNA variation of aboriginal siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans. *American Journal of Human Genetics* 53: 591-608.
- Torrioni, A., Y.-S. Chen, O. Semino, A. S. Santachiara-Beneceretti, C. R. Scott, M. T. Lott, M. Winter y D. C. Wallace. 1994. mtDNA and Y-Chromosome polymorphisms in four Native American populations from Southern Mexico. *American Journal of Human Genetics* 54: 303-318.
- Tyler-Smith, C. 1999. Y-Chromosomal DNA markers. En: Papiha, Deka y Chakraborty (eds.). *Genomic diversity: Applications in Human Population Genetics*. pp. 65-73. Kluwer Academic/Plenum Publishers, Nueva York.
- Voss, N., A. W. 2002. ¿Qué significa maya? – Análisis etimológico de una palabra. En: *Investigadores de la Cultura Maya* 10, tomo 2. pp. 380-398. UACAM, Campeche.
- Wallace, D. C., K. Garrison y W. C. Knowler. 1985. Dramatic founder effects in Amerindian mitochondrial DNAs. *American Journal of Physical Anthropology* 68: 149-155.
- Wallace, D. C. 2007. Why do we still have a maternally inherited mitochondrial DNA? Insights from Evolutionary Medicine. *Annual Review of Biochemistry* 76: 781-821.

- Wang, S., Jr. Lewis, M. Cecil, M. Jakobsson, S. Ramachandran, N. Ray, G. Bedoya, W. Rojas, M. V. Parra, J. A. Molina, C. Gallo, G. Mazzotti, G. Poletti, K. Hill, A. M. Hurtado, D. Labuda, W. Klitz, R. Barrantes, M. C. Bortolini, F. M. Salzano, M. L. Petzl-Erler, L. T. Tsuneto, E. Llop, F. Rothhammer, L. Excoffier, M. W. Feldman, N. A. Rosenberg y A. Ruiz-Linares. 2007. Genetic variation and population structure in Native Americans. *PLoS Genetics* 3: e185.
- Wang, S., N. Ray, W. Rojas, M. V. Parra, G. Bedoya, C. Gallo, G. Poletti, G. Mazzotti, K. Hill, A. M. Hurtado, B. Camrena, H. Nicolini, W. Klitz, R. Barrantes, J. A. Molina, N. B. Freimer, M. C. Bortolini, F. M. Salzano, M. L. Petzl-Erler, L. T. Tsuneto, J. E. Dipierri, E.L. Alfaro, G. Bailliet, N. O. Bianchi, E. Llop, F. Rothhammer, L. Excoffier y A. Ruiz-Linares. 2008. Geographic patterns of genome admixture in Latin American mestizos. *PLoS Genetics* 4: e1000037.
- Ward, R. H., B. L. Frazier, K. Dew-Jager y S. Pääbo. 1991. Extensive mitochondrial diversity within a single Amerindian tribe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 88: 8720-8724.
- Weir, B. S. y C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358–1370.
- Weir, B. S. 1996. Genetic data analysis II: methods for discrete population genetic data. *Sinauer*. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Yao, Y., Q Kong, C. Sun y Y. Zhang. 2003. Can the occurrence of rare insertion/deletion polymorphisms in human mtDNA be verified from phylogeny? *Chinese Science Bulletin* 48: 663 667.



# ANEXO

Figura 1. Mapa de la región maya con la división orográfica en Tierras Altas y Tierras Bajas.

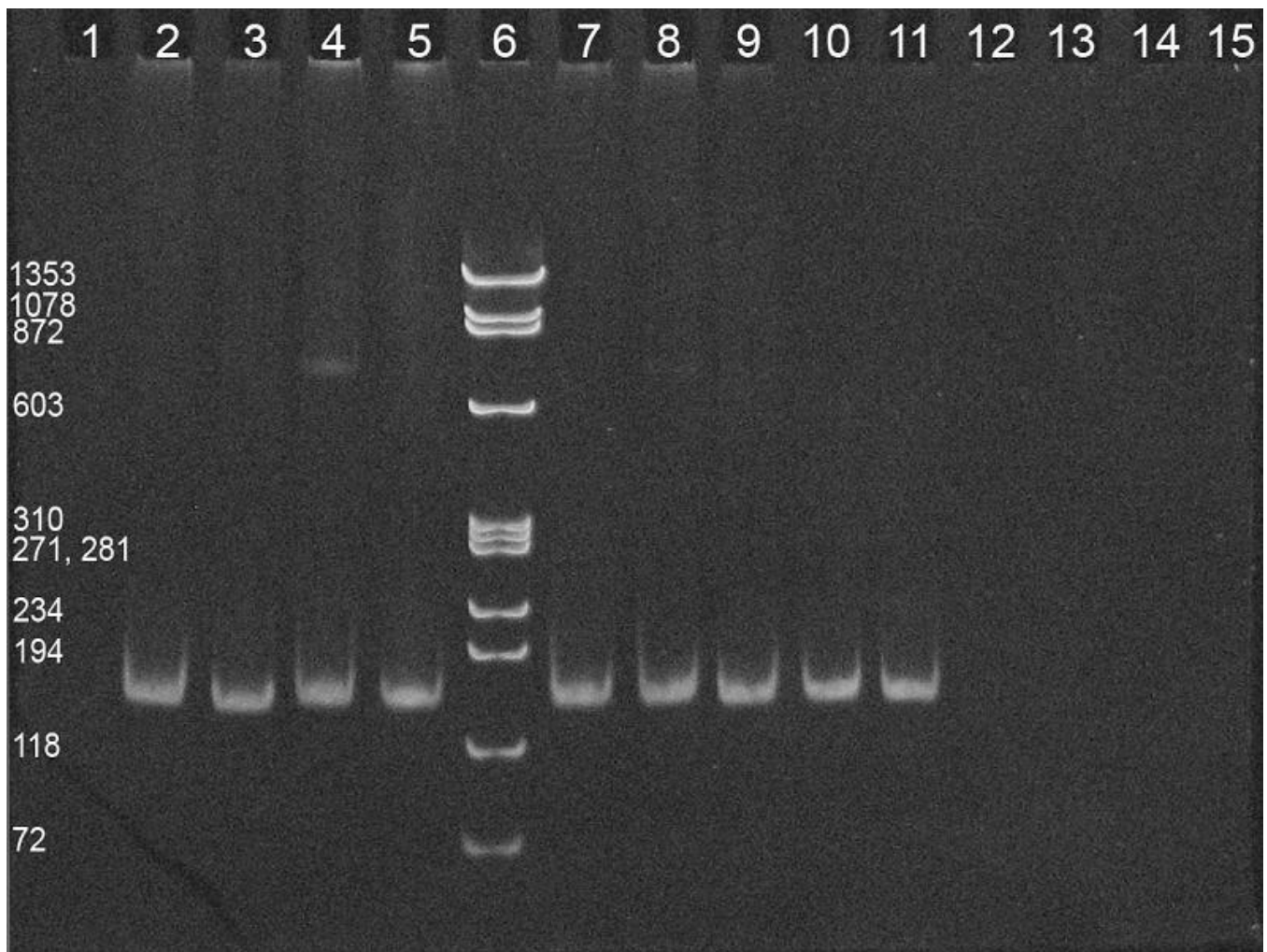


Figura 2. Clasificación de la familia lingüística maya (tomado de Campbell, 1997).

- Mayan
  - Huastecan
    - Huastec<sup>25</sup> *Veracruz, San Luis Potosí*
    - †Chicomuceltec<sup>26</sup> *Chiapas*
  - Yucatecan–Core Mayan
    - Yucatecan
      - Yucatec-Lacandon
        - Yucatec<sup>27</sup> *Yucatán, Campeche, Kintana Roo, Belize; Petén, Guatemala*
        - Lacandón *Chiapas*
      - Mopán-Itzá
        - Mopán *Petén, Guatemala; Belize*
        - Itzá (Itza')<sup>28</sup> [obsolescent] *Petén, Guatemala*
    - Core Mayan
      - Cholan-Tzeltalan (Greater Tzeltalan, Greater Tzotzilán)
        - Cholan
          - Chol-Chontal
            - Chol<sup>29</sup> (Ch'ol) *Chiapas*
            - Chontal<sup>30</sup> *Tabasco*
          - Chortí-Cholti<sup>31</sup>
            - Ch'orti' (Chortí) *Zacapa, Guatemala*
            - †Cholti *Guatemala*
        - Tzeltalan (Tzotzilán)
          - Tzeltal *Chiapas*
          - Tzotzil<sup>32</sup> *Chiapas*
      - Q'anjob'alan-Chujean (Greater Kanjobalan)
        - Q'anjob'alan
          - Q'anjob'al-Akateko-Jakalteko
            - Q'anjob'al (Kanjobal) *Guatemala*
            - Akateko (Acatec)<sup>33</sup> *Guatemala*
            - Jakalteko (Jacalteco)<sup>34</sup> *Guatemala*
          - Motocintlec<sup>35</sup> (with Tuzantec [obsolescent])
        - Chujean
          - Chuj<sup>36</sup> *Guatemala*
          - Tojolabal<sup>37</sup> *Chiapas*
    - K'ichean-Mamean (Eastern Mayan)
      - K'ichean (Quichean) *Guatemala*
        - Q'eqchi' (Kekchi)<sup>38</sup>
        - Uspanteko (Uspantec)<sup>39</sup>
      - Poqom-K'ichean
        - Poqom
          - Poqomchi' (Pokomchi)
          - Poqomam (Pokomam)
        - Core K'ichean
          - K'iche' (Quiché)<sup>40</sup>
          - Kaqchikel-Tz'utujil
            - Kaqchikel (Cakchiquel)<sup>41</sup>
            - Tz'utujil (Tzutujil)
          - Sakapulteko (Sacapultec)<sup>42</sup>
          - Sipakapense (Sipacapa, Sipacapeño)<sup>43</sup>
  - Mamean
    - Teco-Mam
      - Teco (Tektiteko) *Chiapas, Guatemala*
      - Mam<sup>44</sup> *Guatemala, Chiapas*
    - Awakateko-Ixil
      - Awakateko (Aguacatec)<sup>45</sup> *Guatemala*
      - Ixil *Guatemala*

Campbell and Kaufman 1985.

**Figura 3. Gel de poliacrilamida con productos de PCR para el haplogrupo C.**



En los carriles del 2 al 5 y del 7 al 10 se visualizan las muestras pertenecientes a ocho diferentes individuos mayas. En el carril 11 se muestra el control positivo y en los carriles 12 y 13 los controles negativos. El carril 6 contiene el marcador de tamaño molecular  $\Phi 174/Hae$  III cuyo patrón de bandas se muestra del lado izquierdo (en pares de bases). El tamaño del producto de PCR para el haplogrupo C es de 149 pb.

**Figura 4. Gel de poliacrilamida con productos de restricción para el haplogrupo A.**



En los carriles del 2 al 5, 7, 8, 10 y 11 se visualizan las muestras pertenecientes a ocho diferentes individuos mayas. En el carril 9 se muestra el control positivo. El carril 6 contiene el marcador de tamaño molecular  $\Phi 174/Hae$  III cuyo patrón de bandas se muestra del lado izquierdo (en pares de bases). Los tamaños de los fragmentos de restricción para el haplogrupo A son de 101 pb y 75 pb.

**Figura 5. Mujer maya y hombre mestizo de Yucatán.**



Foto: Archivo personal de la autora

Figura 6. Zona arqueológica maya, Uxmal.



Foto: Archivo personal de la autora

**Tabla 1. Frecuencias de los haplogrupos del DNA mitocondrial presentes en diversas poblaciones nativas americanas. Agrupadas en base a la clasificación lingüística de Campbell (1997).**

Población	n	Haplogrupo					País	Referencia
		A	B	C	D	Otro		
<b>Cochimí-Yuman</b>								
Cochimí	13	7.7%	46.2%	46.2%	0.0%	0.0%	México (BCS)	Lorenz y Smith, 1996; Smith <i>et al.</i> , 2000; Malhi <i>et al.</i> , 2003
Kiliwa/Paipai	11	0.0%	90.9%	9.1%	0.0%	0.0%	México (BCN)	Lorenz y Smith, 1996
Kumiai	16	0.0%	62.5%	37.5%	0.0%	0.0%	México (BCN)	Lorenz y Smith, 1996
<b>Pai Yuman</b>	27	7.4%	66.7%	25.9%	0.0%	0.0%	EUA (Arizona)	Lorenz y Smith, 1996; Smith <i>et al.</i> , 2000; Malhi <i>et al.</i> , 2003
<b>River Yuman</b>	22	0.0%	63.6%	36.4%	0.0%	0.0%	EUA (Arizona)	Lorenz y Smith, 1996; Smith <i>et al.</i> , 2000; Malhi <i>et al.</i> , 2003
<b>Delta Yuman</b>	23	0.0%	56.5%	43.5%	0.0%	0.0%	EUA (California)	Lorenz y Smith, 1996; Smith <i>et al.</i> , 2000; Malhi <i>et al.</i> , 2003
<b>Maya</b>								
<b>Maya Yucatán *</b>	132	75.8%	9.1%	12.1%	3.0%	0.0%	México (Yucatán)	Presente Estudio
<b>Maya Yucatán</b>	27	51.9%	22.2%	14.8%	7.4%	3.7%	México (Yucatán)	Shurr <i>et al.</i> , 1991; Torroni <i>et al.</i> , 1992
<b>Maya Campeche</b>	52	61.5%	17.3%	15.4%	5.8%	0.0%	México (Campeche)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Maya Colonial</b>	24	66.6%	4.1%	17.0%	12.5%	0.0%	México (Xcaret, Quintana Roo)	Comunicación Personal Torre-Blanco
<b>Maya Prehispánica</b>	25	84.0%	4.0%	8.0%	0.0%	4.0%	México (Xcaret, Quintana Roo)	González-Oliver <i>et al.</i> , 2001
<b>Tzeltal</b>	35	60.0%	14.3%	14.3%	11.4%	0.0%	México (Chiapas)	Peñaloza <i>et al.</i> , 2007
<b>Lacandona</b>	47	97.8%	0.0%	2.2%	0.0%	0.0%	México (Chiapas)	Aguirre, 2007
<b>Maya antigua, Copán</b>	9	0.0%	0.0%	89.0%	11.0%	0.0%	Honduras	Merriwether <i>et al.</i> , 1997

Población	n	Haplogrupo					País	Referencia
		A	B	C	D	Otro		
<b>Oto-Mangue</b>								
<b>Mixteca</b>	29	82.8%	10.3%	6.9%	0.0%	0.0%	México (Oaxaca)	Torróni <i>et al.</i> , 1994; Lorenz y Smith, 1996
Mixteca	19	78.9%	10.5%	5.3%	5.3%	0.0%	México (Oaxaca)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
Zapoteca	15	33.3%	33.3%	33.3%	0.0%	0.0%	México (Oaxaca)	Torróni <i>et al.</i> , 1994
<b>Triqui</b>	107	72.0%	28.0%	0.0%	0.0%	0.0%	México (Oaxaca)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Mazahua</b>	73	60.3%	35.6%	4.1%	0.0%	0.0%	México (Estado de México)	Moreno <i>et al.</i> , 2005
<b>Otomí</b>	68	39.7%	25.0%	29.4%	5.9%	0.0%	México (Hidalgo)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Tarasca</b>								
<b>Purépecha</b>	34	58.8%	8.8%	23.5%	8.8%	0.0%	México (Michoacán)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Seri</b>								
Seri	8	0.0%	12.5%	87.5%	0.0%	0.0%	México (Sonora)	Malhi <i>et al.</i> , 2003
<b>Yuto-Azteca</b>								
<b>Nahua</b>	31	61.3%	32.3%	6.5%	0.0%	0.0%	México (Puebla)	Lorenz y Smith, 1996; Malhi <i>et al.</i> , 2003
<b>Huasteca</b>	97	67.7%	21.8%	4.1%	6.2%	0.0%	México (Huautla, Hidalgo)	Hernández <i>et al.</i> , 2006
<b>Akimal O'odham (Pima)</b>	43	4.7%	53.5%	39.5%	0.0%	2.3%	EUA (Arizona y Nuevo México)	Torróni <i>et al.</i> , 1993; Lorenz y Smith, 1996; Malhi <i>et al.</i> , 2003
<b>Pima 2</b>	98	11.2%	3.1%	83.7%	1.0%	1.0%	México (Sonora)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
Yuto-Azteca California	14	0.0%	28.6%	42.9%	28.6%	0.0%	EUA (California)	Lorenz y Smith, 1996
<b>Taono O'odham (Papago)</b>	37	0.0%	56.8%	37.8%	5.4%	0.0%	EUA (Arizona)	Malhi <i>et al.</i> , 2003
Paiute/Shoshone	9	0.0%	22.2%	22.2%	44.4%	11.1%	EUA	Lorenz y Smith, 1996
<b>Paiute/Shoshone</b>	94	0.0%	42.6%	9.6%	47.9%	0.0%	EUA (Gran Cañón)	Kaestle y Smith, 2001 (en Malhi 2003)



Población	n	Haplogrupo					País	Referencia
		A	B	C	D	Otro		
Hopi	4	0.0%	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%	EUA	Torróni <i>et al.</i> , 1992; Lorenz y Smith, 1996
Comanche	2	0.0%	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%	EUA	Lorenz y Smith, 1996
<b>Tarahumara</b>	72	33.3%	29.2%	31.9%	5.6%	0.0%	México (Durango)	Reséndez y Kemp, 2005
<b>Tarahumara 2</b>	53	9.4%	41.5%	37.7%	9.4%	1.9%	México (Chihuahua)	Peñaloza <i>et al.</i> , 2007
Tarahumara	15	13.3%	6.7%	73.3%	6.7%	0.0%	México (Chihuahua)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Nahua Xochimilco</b>	35	77.1%	14.3%	8.6%	0.0%	0.0%	México (DF)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Nahua Atocpan</b>	59	47.5%	35.6%	11.9%	5.1%	0.0%	México (DF)	Peñaloza <i>et al.</i> , 2007
<b>Nahua Zitlala</b>	46	65.2%	30.4%	2.2%	2.2%	0.0%	México (Guerrero)	Peñaloza <i>et al.</i> , 2007
Nahua Zitlala	14	100.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	México (Guerrero)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Nahua Chilacachapa</b>	41	46.3%	34.1%	7.3%	12.2%	0.0%	México (Guerrero)	Peñaloza <i>et al.</i> , 2007
Nahua Ixhuatlancillo	10	40.0%	10.0%	30.0%	20.0%	0.0%	México (Veracruz)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Nahua Ixhuatlancillo</b>	47	55.3%	27.7%	0.0%	17.0%	0.0%	México (Veracruz)	Peñaloza <i>et al.</i> , 2007
<b>Nahua Necoxtla</b>	25	48.0%	52.0%	0.0%	0.0%	0.0%	México (Veracruz)	Sandoval <i>et al.</i> , 2009
<b>Nahua Coyolillo</b>	38	68.4%	7.9%	0.0%	15.8%	7.9%	México (Veracruz)	Peñaloza <i>et al.</i> , 2007

Nota: las poblaciones que se incluyeron en los análisis comparativos del presente trabajo están en letras tipo negrita.