



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**ANÁLISIS DE LOS LINAJES DEL CROMOSOMA “Y” EN  
CUATRO POBLACIONES INDÍGENAS DE MESOAMÉRICA.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

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

**BENJAMÍN CRISTIAN CORONA COMUNIDAD**



**DIRECTORA DE TESIS:**

**DRA. ANGELICA GONZÁLEZ OLIVER**

**(2014)**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

1. Datos del alumno  
Apellido paterno  
Apellido materno  
Nombre(s)  
Teléfono  
Universidad Nacional  
Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Carrera  
Número de cuenta

1. Datos del alumno  
Corona  
Comunidad  
Benjamín Cristian

Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
301189604

2. Datos del tutor  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

2. Datos del tutor  
Dra.  
Angélica  
González  
Oliver

3. Datos del sinodal 1  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1  
Dr.  
Carlos  
Serrano  
Sánchez

4. Datos del sinodal 2  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2  
M. en C.  
Alfonso José  
Vilchis  
Peluyera

5. Datos del sinodal 3  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3  
Antrop. Fis.  
Juan Alberto  
Román  
Berrelleza

6. Datos del sinodal 4  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4  
Dr.  
Miguel Ángel  
Alcántara  
Ortigoza

7. Datos del trabajo escrito

7. Datos del trabajo escrito

Título  
Número de páginas  
Año

Análisis de los linajes del cromosoma "Y" en cuatro  
poblaciones indígenas de Mesoamérica  
92  
2014



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

**DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ**  
Director General  
Dirección General de Administración Escolar  
**Presente**

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

**Análisis de los linajes del cromosoma "Y" en cuatro poblaciones indígenas de Mesoamérica**

realizado por **Corona Comunidad Benjamín Cristian** con número de cuenta **3-0118960-4** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dr. Carlos Serrano Sánchez

Propietario M. en C. Alfonso José Vilchis Peluyera

Propietario Dra. Angélica González Oliver  
Tutora

Suplente Antrop. Fis. Juan Alberto Román Berrelleza

Suplente Dr. Miguel Ángel Alcántara Ortigoza

Atentamente

**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU "**  
Ciudad Universitaria, D. F., a 10 de junio de 2014  
**EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES**

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

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.

MAG/mdm

## **DEDICATORIA.**

A Mariana:

Por ayudarme a conocerme mejor y por estar a mi lado todos esos momentos.

## **AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS**

A la Universidad Nacional Autónoma de México

A la Dra. Angélica González Oliver por su tutoría, comentarios, correcciones y apoyo a este trabajo, gracias por su confianza durante este proceso.

Al Dr. Alfonso Miguel Torre Blanco por permitirme formar parte de este grupo de trabajo, por sus enseñanzas en el área de la antropología molecular y por sus comentarios y observaciones a la tesis.

A la M. en C. María Isabel de la Cruz Laina por la enseñanza en cuanto a las técnicas moleculares y el apoyo brindado durante el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Carlos Serrano Sánchez por sus comentarios y asesoría en el área de antropología.

Al M. en C. Alfonso José Vilchis Peluyera por sus comentarios y observaciones a la tesis.

Al Antrop. Fis. Juan Alberto Román Berrelleza por sus observaciones y comentarios realizados a este trabajo.

Al Dr. Miguel Ángel Alcántara Ortigoza por su revisión y comentarios sobre este trabajo.

A el Biol. Ernesto Garfias Morales por sus observaciones sobre la tesis, enseñanza de pruebas estadísticas y apoyo durante todo este tiempo.

A mis compañeros de laboratorio por brindarme su apoyo en cada momento.

A todas las personas pertenecientes a las comunidades indígenas que proporcionaron voluntariamente sus muestras biológicas para realizar el presente estudio, así como a las personas que participaron en las colectas de estas muestras.

A las autoridades e instituciones municipales, religiosas y civiles por su amabilidad y apoyo para la toma de muestras y para que los individuos fueran apropiadamente informados sobre el uso de su muestra biológica en este estudio.

Este proyecto contó con el apoyo de CONACyT No. 101791.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

A mis padres por ayudar a lograr mis metas.

A mis hermanas: Laura y Dulce, que me motivaron en esta última etapa de mi carrera.

A mis abuelos por su legado de enseñanzas.

A todos mis tíos: por su ayuda a lo largo de mi vida.

A mis amigos de la carrera y fuera de ella.

A mis compañeros del laboratorio del grupo de investigación de Antropología molecular.

A fausto Garcés Jiménez por no dejarme caer y por compartir mi sueño.

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>1.INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>1.1. Marcadores genéticos y el estudio de la diversidad genética humana.</b>	3
<b>1.2. Polimorfismos de un sólo nucleótido y microsatélites en el cromosoma “Y”</b> .....	4
<b>1.3. Microsatélites</b> .....	5
<b>1.4. DNA mitocondrial</b> .....	5
<b>1.5. Aportaciones del DNA mitocondrial a los estudios filogeográficos.</b> .....	6
<b>1.6. Cromosoma “Y”</b> .....	7
<b>1.7. Nomenclatura de los haplogrupos del cromosoma “Y”</b> .....	7
<b>1.8. Características principales y distribución global de los haplogrupos del Cromosoma “Y”</b> .....	9
1.8.1.Haplogrupo A.....	9
1.8.2. Haplogrupo B.....	9
1.8.3. Haplogrupo C .....	9
1.8.4. Haplogrupo D .....	10
1.8.5. Haplogrupo E.....	10
1.8.6. Haplogrupo F.....	11
1.8.7. Haplogrupo G .....	11
1.8.8. Haplogrupo H .....	12
1.8.9. Haplogrupo I .....	12
1.8.10. Haplogrupo J.....	13
1.8.11. Haplogrupo K .....	13
1.8.12. Haplogrupo L.....	14
1.8.13. Haplogrupo M.....	14
1.8.14. Haplogrupo N .....	15
1.8.15. Haplogrupo O.....	15
1.8.16. Haplogrupo P .....	15
1.8.17. Haplogrupo Q.....	16
1.8.18. Haplogrupo R .....	17
1.8.19. Haplogrupo S .....	17
1.8.20. Haplogrupo T.....	17
<b>1.9. Haplotipos del cromosoma “Y”</b> .....	18
<b>1.10. Fuerzas evolutivas que afectan las frecuencias alélicas en las poblaciones</b> .....	19
1.10.1. Selección natural y deriva génica.....	19
1.10.2. Migración.....	20
1.10.3. Población patrilocal o matrilocal.....	20
<b>1.11. Hipótesis del poblamiento de América</b> .....	21
<b>1.12. Hipótesis del poblamiento del continente con el cromosoma “Y”</b> .....	21
<b>1.13. DNA mitocondrial y cromosoma “Y” utilizados como marcadores genéticos</b> .....	25
<b>1.14. Rasgos generales de las poblaciones de este estudio</b> .....	27
1.14.1. Mayas.....	27
1.14.2. Lacandonos ( <i>hach winik</i> ).....	28
1.14.3. Mazahuas ( <i>jñatio</i> ).....	30



1.14.4. Otomíes ( <i>hñä hñü</i> ) .....	32
1.14.5. Análisis Fundadores del DNA mitocondrial en las poblaciones Maya, Lacandona, Mazahua y Otomí. ....	34
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	36
Objetivo general.....	36
Objetivo particular.....	36
<b>3. METODOLOGÍA</b> .....	37
<b>3.1. Muestras biológicas.</b> .....	37
<b>3.2. Extracción de DNA.</b> .....	37
<b>3.3 Amplificación de los haplogrupos del cromosoma “Y” por PCR.</b> .....	38
<b>3.4. Electroforesis en geles de poliacrilamida.</b> .....	39
<b>3.5. Análisis de restricción.</b> .....	39
<b>3.6. Análisis estadístico de las frecuencias de los haplogrupos del cromosoma “Y” en las poblaciones estudiadas.</b> .....	40
<b>3.7. Prueba estadística de Ji cuadrada (<math>\chi^2</math>).</b> .....	40
<b>3.8. Análisis de componentes principales (ACP).</b> .....	41
3.8.1. Criterios de exclusión considerados en el análisis de las frecuencias de los linajes del cromosoma “Y”.....	42
3.8.2. Criterios de exclusión o de inclusión considerados en los análisis del ACP del cromosoma “Y”.....	43
<b>4. RESULTADOS</b> .....	44
<b>4.1. Resultados de los Haplogrupos del Cromosoma “Y” en México.</b> .....	44
4.1.1. Prueba Estadística de ji Cuadrada ( $\chi^2$ ).....	45
4.1.2. Análisis de Componentes Principales (ACP).....	47
<b>4.2. Resultados de los haplogrupos del cromosoma “Y” en América.</b> .....	53
4.2.1 Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma "Y" y el grupo "otro" en norteamérica. ....	56
4.2.2. Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma "Y" y el grupo "otro" en México. ....	56
4.2.3. Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma "Y" y el grupo "otro" en sudamérica. ....	56
4.2.4. Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma "Y" y el grupo "otro" en norteamérica, centroamérica y sudamérica.....	57
4.2.5 Análisis de Componentes Principales (ACP) de 56 poblaciones contemporáneas de América. ....	62
<b>5. DISCUSIÓN</b> .....	66
<b>5.1. Discusión en Poblaciones de México.</b> .....	66
<b>5.2. Discusión de las Poblaciones de América.</b> .....	71
<b>6. CONCLUSIONES</b> .....	75
<b>7. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	77

## RESUMEN

En la región no recombinante del cromosoma “Y” se encuentra un tipo de marcadores moleculares llamados bialélicos que se originan al sustituirse una base (sustitución) o al adquirirse (inserción) o perderse (delección) un segmento de DNA en un locus generando un alelo mutado. Por lo tanto existen en las poblaciones dos alelos para ese locus, uno que presenta la mutación y el otro no. Los marcadores bialélicos se consideran eventos evolutivamente únicos e irrepetibles que se heredan de generación en generación sin ser alterados. Por lo tanto, estos marcadores permiten relacionar la aparición de la mutación con una región geográfica, permitiendo conocer el origen paterno del hombre. Cada evento mutacional bialélico define un haplogrupo del cromosoma “Y” en el hombre. El estudio de estos haplogrupos ha permitido entender la dinámica poblacional humana desde el origen y dispersión del hombre fuera de África.

En el presente trabajo de tesis se estudiaron los marcadores genéticos Q-M3, Q-M242 y C-M130 que definen los haplogrupos Q y C en América. Se determinó su frecuencia en las poblaciones: mazahua y otomí del Estado de México, maya de Yucatán y lacandona de Chiapas. El linaje Q fue el más frecuente en tres poblaciones mexicanas. Se identificó por primera vez el linaje C solamente en una de las poblaciones y en las cuatro poblaciones se encontraron individuos que no pertenecieron a ninguno de éstos linajes, lo que sugiere la presencia de mezcla génica europea o africana de origen más reciente.

Los resultados sugieren una relación génica cercana entre las poblaciones de origen maya, mientras que las poblaciones mazahua y otomí del centro de México no se encuentran relacionadas por vía paterna.

El linaje Q es el más frecuente en las poblaciones indígenas de América, mostrando el marcador Q-M3 la frecuencia más alta en las poblaciones de América de Sur, mientras que Q-M242 mostró la frecuencia más baja en esta misma región. El linaje C mostró la mayor frecuencia en Norteamérica. Los marcadores de los haplogrupos fundadores del cromosoma "Y" sugieren un patrón de distribución opuesto para Q-M3 y Q-M242, el haplogrupo Q-M3 aumenta su frecuencia media de norte hacia el sur del continente, mientras que Q-M242 disminuye su frecuencia.

## 1. INTRODUCCIÓN

En los seres humanos la variación genética entre dos individuos es en promedio una diferencia nucleotídica por cada 1,000 pares de bases o menos, dependiendo del marcador genético y de la población humana a considerar (Underhill y Kivisild 2007). Aunque esta variación es relativamente baja, al ser estudiada nos aporta información valiosa de la especie humana sobre sus relaciones filogenéticas, migraciones y distribución en los continentes.

En cuanto al poblamiento del continente Americano, la explicación más aceptada es que los primeros pobladores llegaron procedentes de Asia por el estrecho de Bering, distribuyéndose los haplogrupos o linajes Q y C de origen asiático a lo largo del continente (Pena *et al.*, 1995; Underhill *et al.*, 1996). Los estudios filogeográficos de los linajes fundadores del cromosoma “Y” del continente Americano sugieren que son el resultado de una sola migración de poblaciones asiáticas a América. Por último, migraciones desde distintas poblaciones del mundo han dado lugar a la variación genética observada dentro del continente (Tarazona-Santos y Santos, 2002).

### 1.1. Marcadores genéticos y el estudio de la diversidad genética humana.

El estudio de nuevos marcadores moleculares del cromosoma “Y”, del DNA mitocondrial (DNAmt) y nuclear así como el desarrollo de la técnica de PCR y la secuenciación automática del DNA han facilitado los análisis de la variación genética humana incrementando el conocimiento de ésta en los últimos diez años.

Los marcadores genéticos más utilizados para investigar la diversidad genética de acuerdo a Zhang *et al.*, 2007 son:

\*Grupos sanguíneos (ABO, RH y MNS)

\*Antígenos de linfocitos humanos (CM, KM y AM)

\*Marcadores de isozimas

\*Polimorfismos en DNA (RFLP)

\*Microsatélites (STR) y polimorfismos de un sólo nucleótido (SNPs)

## **1.2. Polimorfismos de un sólo nucleótido y microsatélites en el cromosoma “Y”.**

Estos dos grupos de polimorfismos encontrados en el cromosoma “Y” han permitido el avance en el estudio de la evolución humana. El análisis de la variación genética del hombre se basa en el estudio de las mutaciones, las cuales pueden ser de diferentes tipos (ej. inserciones, deleciones, sustituciones etc.). Las mutaciones que se utilizan más comúnmente son los llamados polimorfismos de un solo nucleótido (Single Nucleotide Polymorphism) o SNPs por sus siglas en inglés, que son detectados por diferentes medios como son: secuenciación de DNA, análisis de restricción de DNA y de cromosoma “Y”, por la técnica llamada desnaturalización de cromatografía desnaturalizante líquida de alto rendimiento (DHPLC), espectrometría de masas, por secuenciación basada en arreglos (array-based sequencing) entre otras (Patil *et al.*, 2001). Underhill *et al.*, 1996, 1997, han identificado alrededor de 160 polimorfismos bialélicos del cromosoma “Y” por medio de la DHPLC. Lo cual ha sido una gran aportación para estudios posteriores.

### **1.3. Microsatélites.**

Los microsatélites o STRs están ampliamente distribuidos en el genoma de los vertebrados y están presentes tanto en la región codificadora como en la no codificante y normalmente se caracterizan por su alto grado de polimorfismo (Zane *et al.*, 2002), lo que permite describir el genotipo de un individuo en un locus simple (Balloux y Lugon-Moulin, 2002). El número de alelos y el número de bases es mayor en un microsatélite de la especie donde se originaron que en las especies cercanamente relacionadas a ésta, conociéndose este fenómeno como “tendencia de ascertividad” (Crawford *et al.*, 1998).

Tienen una alta tasa de mutación, de hecho es más alta que la de los polimorfismos de un solo nucleótido, esta característica de los microsatélites, permite aportar información sobre eventos genéticos dentro de las poblaciones (Zhang *et al.*, 2007). Los microsatélites se usan para distinguir linajes dependiendo del número de marcadores y la variabilidad de éstos y también para dar información sobre la relación entre linajes (Kayser *et al.*, 2004).

### **1.4. DNA mitocondrial.**

El uso del DNA mitocondrial (DNAMt) como molécula informativa para dilucidar parte de la historia de la evolución humana tuvo sus inicios hace más de veinticinco años (Brown *et al.*, 1980). Desde entonces se ha utilizado para tratar de reconstruir la historia de las poblaciones por vía materna.

La mitocondria es de localización extranuclear, presenta un genoma circular de alrededor de 16,569 pares de bases en humanos y son transmitidas a la siguiente generación por oogénesis (Zhang *et al.*, 2007). Hay un número alto de mitocondrias dentro de las células humanas, ya que van de cientos a miles (Robin y Wong, 1988). Su genoma presenta una región codificante que produce 13 polipéptidos esenciales para el proceso de la fosforilación oxidativa, presenta también dos RNAs ribosomales (12s y 16s RNAs) y 22 RNAs de transferencia; su replicación es regulada por la región hipervariable I y II (HVS I y HVS II) (Solano *et al.*, 2001). Las HVS I y HVS II presentan una alta tasa de mutación la cual es informativa para el análisis de la evolución y la variación genética humana (Zhang *et al.*, 2007).

### **1.5. Aportaciones del DNA mitocondrial a los estudios filogeográficos.**

El DNA mitocondrial tiene como aportación importante el apoyo de la hipótesis de un origen africano para el hombre moderno (Cann *et al.*, 1987). Diversos estudios de DNAm han propuesto que el hombre estaba presente en África hace 100,000 a 200,000 años (Vigilant *et al.*, 1991; Cann *et al.*, 1987; Ingman *et al.*, 2000).

Estudios filogeográficos usando DNA mitocondrial como molécula informativa han encontrado cinco haplogrupos de origen asiático A, B, C, D y X distribuidas a lo largo del continente americano (Torroni *et al.*, 1993).

## **1.6. Cromosoma “Y”.**

La mitad del cromosoma “Y” se compone de secuencias repetidas en tándem, y el resto contiene pocos genes. Dos segmentos del cromosoma “Y” tienen la capacidad de recombinar, y a éstos se les conoce como regiones pseudoautosómicas, las cuales tienen un tamaño aproximado de 3Mb, pero la mayor parte del cromosoma “Y” se compone de una región no recombinante (de sus siglas en inglés NRY) de alrededor de 60 Mb (Jobling y Tyler-Smith, 2003). Esta última región es de gran interés ya que al no recombinar, pasa con muy pocos cambios de generación en generación. Los cambios son originados por mutaciones que crean sitios polimórficos que pueden ser usados como marcadores moleculares, que al ser estudiados, comparados y sometidos a análisis estadísticos, nos pueden ayudar a resolver preguntas acerca de la historia evolutiva humana.

## **1.7. Nomenclatura de los haplogrupos del cromosoma “Y”.**

El Consorcio del cromosoma “Y” (Y Chromosome Consortium 2002) propuso una nomenclatura para referirse a los haplogrupos de la región no recombinante del cromosoma “Y” (NRY), basada en el estudio de 245 marcadores analizados en la línea celular linfoblastoide que representaba 74 hombres de todo el mundo. Los 245 eventos mutacionales detectados dieron lugar a 153 haplogrupos de la NRY. La terminología usada para nombrar a los haplogrupos fue propuesta por Knijff (2000) quien los refiere como linajes de la NRY definidos por polimorfismos binarios. La relación filogenética entre estos 153 haplogrupos fue mostrada en un árbol parsimonioso que presenta una serie de clados monofiléticos anidados "nested", es decir, un grupo de linajes relacionados por un estado derivado compartido en un sólo sitio o en un grupo de sitios. La nomenclatura que propuso



el Consorcio fue de 19 letras mayúsculas de la A a la R que representan las principales divisiones de la diversidad humana de la NRY. Las letras mayúsculas identifican los principales clados del resto de los clados subsiguientes. Los linajes que no están definidos por un carácter derivado representan nodos internos de los haplogrupos del árbol y son potencialmente parafiléticos, es decir, éstos incluyen linajes basales, subclados monofiléticos y se les denominó paragrupos que se distinguen por tener el símbolo de asterisco (\*) (Y Chromosome Consortium 2002).

Dentro de cada haplogrupo principal existen subclados que se definen por la letra mayúscula del haplogrupo seguida de un número. Los siguientes clados dentro de estos haplogrupos se denominan con una letra minúscula. El nombre de cada haplogrupo contiene la información necesaria para ubicar su localización en el árbol (Y Chromosome Consortium 2002). Alternativamente, los haplogrupos pueden ser nombrados por las mutaciones que definen los linajes. El Consorcio propuso una segunda nomenclatura que incluye las 19 letras mayúsculas seguidas de un guión y el nombre de la mutación que define a cada haplogrupo (Y Chromosome Consortium 2002).

Antes de la nueva nomenclatura para los marcadores genéticos del cromosoma "Y" propuesta por el Consorcio, existieron varias nomenclaturas publicadas que se referían con diferentes nombres a los mismos haplogrupos. Además, en algunos estudios se incluyeron agrupaciones parafiléticas y esos paragrupos pueden ser erróneamente interpretados como que son necesariamente ancestrales a los haplogrupos que contienen caracteres derivados. Una de las ventajas de la nueva nomenclatura es que permite distinguir entre los nodos internos no derivados (paragrupos) de los clados monofiléticos (haplogrupos), además de que ha permitido comparar los resultados entre los trabajos publicados y concensar el nombre de los haplogrupos de la NRY (Y Chromosome Consortium 2002).

## **1.8. Características principales y distribución global de los haplogrupos del Cromosoma “Y”.**

### 1.8.1. Haplogrupo A

El haplogrupo A está definido por dos mutaciones M91 y P97, son encontrados únicamente en África (Karafet *et al.*, 2008). (Figura 1).

### 1.8.2. Haplogrupo B

Se encuentra definido por cuatro mutaciones M60, M181, P85 y P90. Está casi restringido a la África subsahariana Karafet *et al.*, 2008).

### 1.8.3. Haplogrupo C

El haplogrupo C se encuentra definido por cinco mutaciones: RPS4Y<sub>711</sub>, M216, P184, P255, y P260. El haplogrupo C contiene ahora 19 ramas con 29 marcadores internos. El haplogrupo C no ha sido detectado aún en el África subsahariana sugiriendo un origen en Asia (Karafet *et al.*, 2008). El linaje C1 se encuentra exclusivamente en Japón, el C2 en Nueva Guinea, Melanesia y Polinesia y el linaje C3 probablemente se originó en el sureste o centro de Asia y se expandió hacia el norte de Asia, América y Europa central. Por otro lado, el haplogrupo C4 parece estar restringido a poblaciones de aborígenes australianos donde este linaje es dominante (Hudjashov *et al.*, 2007).

El linaje C-M130 también llamado RPS4Y<sub>711</sub>T, se define por una transición de una base C>T en la posición 2,794,854 del locus RPS4Y; la mutación C-M130 sólo se ha descrito en individuos de norte y sur América (Karafet *et al.*, 1999; Lell *et al.*, 2002).

Recientemente se identificó un sublinaje del haplogrupo C (C3b o C-P39) que está restringido a las poblaciones nativas americanas (Zegura *et al.* 2004).

#### 1.8.4. Haplogrupo D

El clado D es definido por las mutaciones M174 y la JST021355 (Underhill, *et al.*, 2001; Nonaka *et al.*, 2007) con frecuencias altas en el Tíbet (50%), Japón (35%), también se encuentra en Asia central y el Sudeste asiático (Su *et al.*, 2000; Karafet *et al.*, 2001; Thangaraj *et al.*, 2003; Hammer *et al.*, 2006).

#### 1.8.5. Haplogrupo E

El haplogrupo E está definido por 18 mutaciones SRY<sub>4064</sub>, M96, P29, P150, P152, P154, P155, P156, P162, P168, P169, P170, P171, P172, P173, P174, P175 y P176Y (YChromosome Consortium. 2002). Este haplogrupo, en cuanto a número de mutaciones, es el más diverso de todos los clados del cromosoma “Y” (Karafet *et al.*, 2008). Se encuentra en altas frecuencias en África, con frecuencias moderadas en el oriente medio y sur de Europa; ocasionalmente se encuentra en el centro y sur de Asia (Hammer *et al.*, 1998; Underhill, *et al.*, 2001; Cruciani *et al.*, 2002; Jobling y Tyler-Smith 2003; Semino *et al.*, 2004; Sims *et al.*, 2007).

#### 1.8.6. Haplogrupo F

Es el haplogrupo ancestral de los clados de la G a la R. Un total de 25 mutaciones definen el linaje las cuales son: P14, M89, M213, P133, P134, P135, P136, P138, P139, P140, P141, P142, P145, P146, P148, P149, P151, P157, P158, P159, P160, P161, P163, P166 y P187, las cuales a su vez definen el clado que va de F a T (Y Chromosome Consortium. 2002). El Paragrupo F\* fue observado en el subcontinente indio en frecuencias bajas o moderadas (Kivisild *et al.*, 2003; Karafet *et al.*, 2005; Sengupta *et al.*, 2006; Zerjal *et al.*, 2007).

#### 1.8.7. Haplogrupo G

Está definido por dos mutaciones M201 y P257. Este haplogrupo se divide en dos subclados: G1 se define por M285 y M342, mientras que G2 es definido por P287. El haplogrupo G se encuentra en el Medio Oriente, el Mediterráneo y las montañas del Cáucaso (Jobling y Tyler-Smith 2003; Behar *et al.*, 2004; Cinnioglu *et al.*, 2004; Nasidze *et al.*, 2005; Regueiro *et al.*, 2006; Sengupta *et al.*, 2006).

### 1.8.8. Haplogrupo H

Se encuentra definido por el estado derivado en un solo marcador, M69. Dentro de H hay un paragrupo indeterminado (H\*), y tiene nueve linajes adicionales definidos por 11 mutaciones. Este haplogrupo está restringido al subcontinente indio (Jobling y Tyler-Smith 2003; Karafet *et al.*, 2005, 2008; Sengupta *et al.*, 2006).

### 1.8.9. Haplogrupo I

Este clado es común en Europa se define por seis mutaciones P19, M170, P38, M258, P212 y U179. Veintinueve polimorfismos definen la topología del clado; tiene un linaje no derivado (I\*) y 15 linajes que se subdividen en dos grandes subclados: a) I1, que se define por el estado derivado a P30, P40, M253, M307 y M450; b) I2, que se define por P215. El polimorfismo recientemente descubierto en P215 se une a linajes definidos por las mutaciones P37.2 M223 en un grupo de orden superior. Haplogrupo I representa junto con el haplogrupo R uno de los dos principales haplogrupos del cromosoma "Y" en Europeos (Hammer *et al.*, 2001; Jobling y Tyler-Smith 2003; Rootsi *et al.*, 2004). El subclado I1 se encuentra principalmente en el norte de Europa, mientras que I2 es el haplogrupo más frecuente en Europa del Este y los Balcanes (Rootsi *et al.*, 2004).

#### 1.8.10. Haplogrupo J

Se encuentra definido por tres mutaciones: 12f2a, M304 y P209. Contiene el paragrupo (J\*), tiene dos subclados principales (J1 y J2) que se definen por mutaciones M267 y M172, respectivamente. El haplogrupo J tiene linajes que se encuentran en altas frecuencias en el Medio Oriente, África del Norte, Europa, Asia central, Pakistán y la India (Hammer *et al.*, 2000, 2001; Underhill *et al.*, 2001; Semino *et al.*, 2002; Behar *et al.*, 2004; Cinnioglu *et al.*, 2004; Sengupta *et al.*, 2006).

#### 1.8.11. Haplogrupo K

Los haplogrupos C y P, linajes dentro del haplogrupo K no están unidos por una única mutación, más bien el haplogrupo K se caracteriza por el estado derivado en cuatro sitios (M9, P128, P131 y P132) y el estado ancestral en las mutaciones que definen los linajes: L, M, N, P, S y T (Karafet *et al.*, 2008). Este haplogrupo es ancestral de los grupos principales del haplogrupo L al R. El haplogrupo K1 se encontró en bajas frecuencias en la India/Pakistán (Underhill *et al.*, 2001). Los linajes K2, K3, K4 se encuentran en Oceanía, Indonesia y/o Australia. El linaje K2 propuesto por el Y Chromosome Consortium en 2002 fue renombrado como el nuevo haplogrupo T por Karafet *et al.*, 2008.

### 1.8.12. Haplogrupo L

El haplogrupo L está definido por seis mutaciones (M11, M20, M22, M61, M185 y M295). Deriva en un paragrupo sin determinar (L\*) y en siete linajes determinados por siete mutaciones (Karafet *et al.*, 2008). La mayoría de los haplogrupos L se encuentran en el subcontinente indio; también están presentes en el Medio Oriente, Asia central, África del Norte y Europa a lo largo de la costa mediterránea (Underhill *et al.*, 2001; Cruciani *et al.*, 2002; Jobling y Tyler-Smith 2003; Behar *et al.*, 2004; Cinnioglu *et al.*, 2004; Karafet *et al.*, 2005; Sengupta *et al.*, 2006).

### 1.8.13. Haplogrupo M

La mutación P256, combina el linaje M con dos haplogrupos K: K-M353/M387 (Kayser *et al.*, 2006) y K-P117/P118 (Scheinfeldt *et al.*, 2006) en el superclado M. El nuevo clado M contiene 19 mutaciones internas. El linaje M1, anteriormente conocido como haplogrupo M (Y Chromosome Consortium. 2002), está definido por siete mutaciones (M4, M5 = P73, M106, M186, M189, M296, y P35). Además del paragrupo M1\* hay siete linajes definidos por siete mutaciones dentro de la rama M1. La rama M2 está marcada por la presencia de mutaciones M353 y M387. La rama M3 se define por mutaciones P117 y P118. La distribución geográfica del haplogrupo M está limitada a Oceanía y este de Indonesia. La mayoría de los varones de Papua Nueva Guinea y Melanesia llevan cromosomas del haplogrupo M (Su *et al.*, 2000; Capelli *et al.*, 2001; Hammer *et al.*, 2001; Hurles *et al.*, 2002; Karafet *et al.*, 2005; Kayser *et al.*, 2006; Scheinfeldt *et al.*, 2006).

#### 1.8.14. Haplogrupo N

Haplogrupo N se define por la mutación M231 (Cinnioglu *et al.*, 2004). Además del paragrupo (N\*), 10 mutaciones definen nueve haplogrupos N. Este haplogrupo se encuentra principalmente en el norte de Eurasia y está ausente o sólo con bajas frecuencias en otras regiones del mundo (Karafet *et al.*, 2001; Rootsi *et al.*, 2007).

#### 1.8.15. Haplogrupo O

Este clado es muy diverso, se define por cuatro mutaciones (M175, P186, P191 y P196), contiene 44 mutaciones internas que definen 30 haplogrupos, así como un paragrupo sin definir, es el principal haplogrupo en Asia oriental, también se encuentran en Asia central y Oceanía en frecuencias moderadas o bajas (Su *et al.*, 1999; Karafet *et al.*, 2001; Underhill *et al.*, 2001; Deng *et al.*, 2004).

#### 1.8.16. Haplogrupo P

El haplogrupo P se compone de dos linajes ampliamente distribuidos Q y R (Karafet *et al.*, 2008)



### 1.8.17. Haplogrupo Q

El haplogrupo Q se encuentra definido por la mutación Q-M242 y contiene 13 haplogrupos definidos por 17 SNPs y un paragrupo (Q\*). Este haplogrupo se encuentra ampliamente distribuido en el norte de Eurasia, con altas frecuencias en algunos grupos siberianos (Karafet *et al.*, 2002) y con frecuencias bajas en Europa, Asia oriental y el Medio oriente. Los haplogrupos Q\* presentan el estado derivado para M346 C>G (Sengupta *et al.*, 2006; Bailliet *et al.*, 2009) y de acuerdo a Karafet *et al.*, (2008), es muy probable que también presenten los estados derivados de P36.2 (C>T) y MEH2 (G>T) (Y Chromosome Consortium, 2002).

El haplogrupo Q-M242 es un polimorfismo que se define por una transición de C>T en el intron 1 (IVS-866) del gen DBY; en donde el alelo T se relaciona con los alelos de los haplogrupos M45 y M74, más antiguos (Seielstad *et al.*, 2003). Este linaje es posterior a la aparición del M74, pero anterior al polimorfismo Q-M3 (Underhill *et al.*, 1996, 2000) (Seielstad *et al.*, 2003). La mutación de este polimorfismo tiene su origen en poblaciones asiáticas, hace 14,000 a 15,000 años (Seielstad *et al.*, 2003), fecha que ha sido usada como límite para la entrada de la especie humana en este continente.

El haplogrupo o linaje Q-M3 también conocido como DYS199T (Q1a3a1) se define por una transición de una base C>T en la posición 181 del locus DYS199 (Underhill *et al.*, 1996; Karafet *et al.*, 1997), es el más común de los haplogrupos en los nativos americanos y está restringido al continente americano (Zegura *et al.*, 2004). La mutación Q-M3 se originó en un cromosoma Q-M242 que portaba los alelos de los microsatélites 13-12-24-10-14-13 en los loci DYS388, DYS390, DYS391, DYS392 y DYS393, respectivamente (Bortolini *et al.*, 2003).

#### 1.8.18. Haplogrupo R

Definido por ocho mutaciones: M207, M306, P224, P227, P229, P232, P280 y P285. Un total de 42 mutaciones identifican 28 subclados anidados en R. La mayoría de los cromosomas "Y" de Europa pertenecen a este clado (Y Chromosome Consortium 2002).

#### 1.8.19. Haplogrupo S

Anteriormente conocido como el haplogrupo K-M230, es identificado por tres mutaciones (M230, P202 y P204). Un total de ocho mutaciones distinguen cinco haplogrupos y un paragrupo S\*. Los cromosomas del haplogrupo S se encuentran predominantemente en Oceanía e Indonesia (Kayser *et al.*, 2006; Scheinfeldt *et al.*, 2006).

#### 1.8.20. Haplogrupo T

Anteriormente haplogrupo K2 (KM70), de acuerdo al Consorcio del cromosoma "Y". Este haplogrupo se define por cuatro marcadores (M70, M193, M272, y USP9Y + 3178 = M184) (Karafet *et al.*, 2008). Seis mutaciones identifican dos subclados y una paragrupo anidado. Se presenta en bajas frecuencias en el Medio Oriente, África y Europa (Underhill *et al.*, 2001; King *et al.*, 2007).

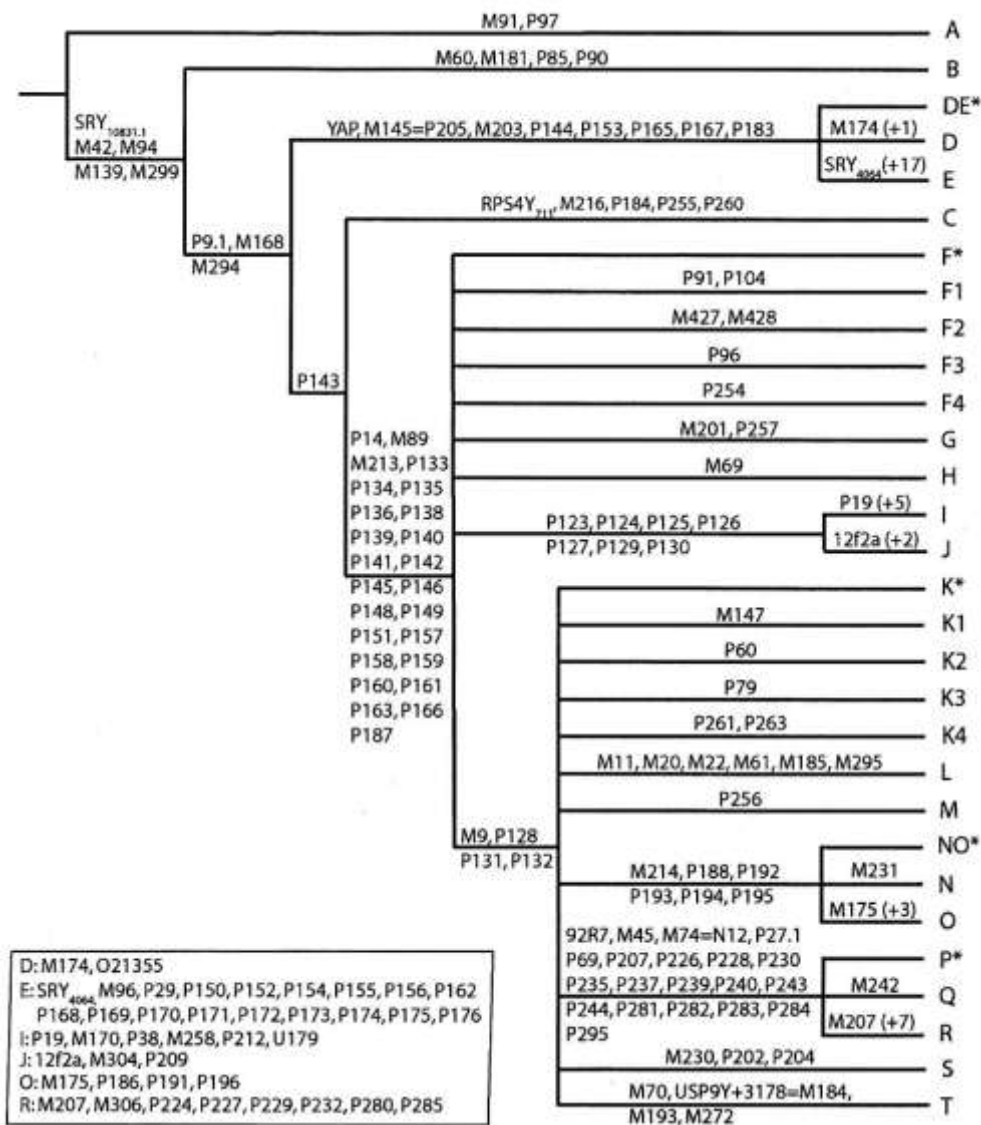


Figura 1.0. Árbol de parsimonia de los principales haplogrupos del cromosoma “Y” de humanos. Tomado de Karafet *et al.*, 2008.

### 1.9. Haplotipos del cromosoma “Y”.

El término de haplotipo usualmente se refiere a todos los sublinajes dentro de un haplogrupo que fueron definidos por la variación presente en los STRs de la región no codificante del cromosoma “Y” (Y Chromosome Consortium, 2002). Los STRs

son segmentos de DNA que contienen una repetición en tándem de 2 a 6 bp. El número de veces que está presente la repetición representa un alelo, el cual se nombra con ese número, por lo tanto existen muchos alelos dentro de una población. Los STRs presentan una alta tasa de mutación en comparación con los haplogrupos bialélicos y los alelos de los STRs pueden originarse más de una vez por distintos eventos mutacionales. Por lo tanto, son muy informativos en cuanto a la diversidad genética dentro de los haplogrupos.

## **1.10. Fuerzas evolutivas que afectan las frecuencias alélicas en las poblaciones.**

### 1.10.1. Selección natural y deriva génica.

La selección natural es una fuerza importante que afecta los patrones de diversidad haplotípica del cromosoma “Y” en las poblaciones ya que puede cambiar las frecuencias alélicas en éstas, debido a que los individuos portan sus propios conjuntos de genes, los cuales mostrarán diferencias en la probabilidad de sobrevivencia o reproducción. Las poblaciones también pueden estar sometidas a un proceso de deriva génica aleatoria, la cual se debe a un número pequeño de individuos participantes en la formación de la siguiente generación. La deriva y la selección pueden conducir en última instancia a la eliminación o fijación de un alelo (Freeman y Herron, 2002).

### 1.10.2. Migración.

La migración en evolución, es el movimiento de los alelos de una población a otra mediante el movimiento de individuos (Freeman y Herron, 2002). La migración puede cambiar las frecuencias alélicas en las poblaciones. En teoría, en una población en la que existe un inmigrante cada generación, la deriva se mantiene parcialmente bajo control y evita la fijación completa de los alelos (Cavalli-Sforza y Fieldman 2003). Algo importante que mencionar es que cuando una población o una parte de ella migra y se asientan en un lugar, los fundadores de la nueva población tendrán una frecuencia alélica distinta de la población original debido al efecto fundador (Freeman y Herron, 2002).

### 1.10.3. Población patrilocal o matrilocal.

Aproximadamente el 70% de las sociedades modernas practican patrilocalidad, es decir, las mujeres son las que se trasladan al lugar de origen del varón, por lo tanto, el DNA mitocondrial se desplaza de la población original (materna) a la población del cónyuge (Burton *et al.*, 1996); si lo anterior sucede generación tras generación, entonces la variación genética del cromosoma “Y” se mantiene baja o constante en las poblaciones patrilocales (Poloni *et al.*, 1997; Seilstad *et al.*, 1998; Hammer *et al.*, 2001). En cambio en las sociedades en las que los hombres se mueven a la residencia de las mujeres y éstas permanecen en sus hogares, es decir los grupos matrilocales, se observa un aumento en la variación genética del cromosoma “Y” y una reducción en la variación del DNA mitocondrial (Oota *et al.*, 2001), dando lugar a un alto grado de diferenciación genética del cromosoma “Y” entre diferentes poblaciones (Jobling y Tyler-Smith, 2003)

### **1.11. Hipótesis del poblamiento de América.**

En 1986 Greenberg *et al.*, utilizando la información dental, genética y lingüística propone un poblamiento del continente americano hace 12,000 años por una primera ola migratoria, la cual dio origen al grupo lingüístico amerindio, seguida de dos olas, que darían origen al grupo lingüístico nadene en el noroeste de América del norte y a los esquimales aleutianos en las zonas del círculo Ártico. Sin embargo, basado en los estudios de DNA mitocondrial, Torroni *et al.*, 1993, 1994; Forster *et al.*, 1996; Bonatto y Salzano 1997; Stone y Stoneking 1998 contradicen dicha propuesta de múltiples olas migratorias, teniendo como hipótesis alternativa, la colonización temprana del continente americano por una sola ola migratoria y datando la llegada al continente por un solo grupo aproximadamente 22,000-29,000 años antes del presente (Torroni *et al.*, 1994).

### **1.12. Hipótesis del poblamiento del continente con el cromosoma “Y”.**

Con base en los primeros resultados del estudio de los marcadores genéticos del cromosoma “Y” se propuso un modelo de migración única (Santos *et al.*, 1996; Underhill *et al.*, 1996; Bianchi *et al.*, 1997; Karafet *et al.*, 1997; Lell *et al.*, 1997). Posteriormente, se propuso la hipótesis de dos olas migratorias. Los individuos portadores de linajes P-M45 llegaron a América en un primer evento migratorio desde el sur central Siberiano y en un segundo evento migratorio proveniente del este Siberiano, extendiéndose por el norte y centro de América. Esta segunda ola fue identificada gracias a que su linaje P-M45 portaba alelos de STRs característicos y que el cromosoma de estos migrantes portaba el alelo C-M130 (RPS4Y<sub>711</sub>) (Karafet *et al.*, 1999 y Lell *et al.*, 2002). Esta hipótesis fue apoyada por Bortolini *et al.*, 2003 que también estudió el marcador Q-M242, los autores propusieron un asentamiento temprano del hombre en el continente americano y

una distribución específica del polimorfismo Q-M19 de origen americano e identificado en el sur del continente.

Se ha propuesto que la colonización del continente Americano es relativamente reciente, la edad calculada para los linajes Q-M242T en amerindios es de alrededor de 13,611 años y para el linaje Q-M242C de 15,416 años antes del presente. El alelo derivado T de Q-M242 está presente en los cromosomas que tienen la mutación M3, por lo que el haplogrupo Q-M242 es ancestral al haplogrupo Q-M3. La mutación M242 probablemente surgió tan pronto como la primera migración entró a América (Seielstad *et al.*, 2003). También se ha propuesto que el haplogrupo Q-M3 surgió después de que la primera población asiática entrara a América (Underhill *et al.*, 1996). La edad aproximada de 7,500 años fue propuesta para el haplogrupo Q-M3, que es ancestral al haplogrupo Q-M19, el cual probablemente surgió rápidamente después de que se originara Q-M3. La edad estimada para Q-M19 es de hace 8,000 años. Se ha sugerido que después de la llegada del hombre al continente, muy probablemente se formaron grupos pequeños que quedaron geográficamente aislados, ya que el marcador Q-M19 presenta una edad similar a Q-M3 (Bortolini *et al.*, 2003).

Los estudios de los polimorfismos de la región no recombinante del cromosoma "Y" en poblaciones americanas han propuesto una alta frecuencia del haplogrupo Q-M3 en todo el continente Americano (Underhill *et al.*, 1996; Pena *et al.*, 1995; Santos *et al.*, 1996). Ruiz Linares y colaboradores en 1999 estudiaron la diversidad de los microsatélites en las poblaciones colombianas, encontrándose que un gran número de portadores del alelo Q-M3 son nativos americanos de origen. Lo anterior apoya que la mutación Q-M3 tuvo lugar en el continente Americano. Además, este haplogrupo se ha encontrado únicamente en el extremo noreste de Siberia. Por lo tanto, Karafet *et al.*, 1997 y Lell *et al.*, 1997 propusieron que poblaciones de América portadoras de Q-M3 regresaron a Siberia.

A pesar de los esfuerzos por entender el número de olas migratorias ocurridas para la entrada al continente americano no se ha llegado a un consenso general. Es claro que la diversidad genética de las poblaciones humanas modernas en América refleja los dos principales asentamientos en el Nuevo Mundo: uno de ellos relacionado con el primer poblamiento de América y el otro con la conquista europea posterior al descubrimiento de Cristóbal Colón. Aunque está en debate el tiempo, las rutas geográficas y el número de migraciones que ocurrieron en el inicial poblamiento americano, existe la aceptación general que las poblaciones de nativos americanos se originaron en Asia. Sin embargo, los cinco siglos de mestizaje ocurrido entre los nativos americanos, los europeos, los africanos y asiáticos modernos ha originado una gran heterogeneidad genética en las poblaciones actuales de América (Ascunce *et al.*, 2013).

Recientemente, se ha utilizado el análisis de parásitos específicos del hombre para estudiar las principales migraciones de los humanos, por ejemplo la salida del hombre moderno de África (Falush *et al.*, 2003, Moodley *et al.*, 2012), y el poblamiento de América por poblaciones asiáticas (Ghose *et al.*, 2002), entre otros. La autora Marina Ascunce y colaboradores, entre ellos la Dra. González Oliver, han recientemente analizado el citocromo C del DNAm de piojos de humanos, *Pediculus humanus*, que son parásitos obligados del hombre. Los piojos fueron colectados en individuos modernos de norte, centro y sudamérica. Los resultados obtenidos mostraron la presencia de dos principales haplogrupos mitocondriales llamados A y B (nomenclatura similar a la de humanos) que muestran claras diferencias en su distribución geográfica.

Los tiempos de coalescencia para el haplogrupo A de los piojos fue de aproximadamente 49,000 años y para el B de 30,000 mil años. Las fechas del



ancestro común más reciente de los piojos humanos más bien refleja la diversidad genética presente en los parásitos de sus poblaciones fundadoras. Por lo tanto, se calcularon las fechas medias de expansión, las cuales variaron de 16,000 años para el haplogrupo A y 20,000 años para B. Este resultado sugirió una expansión demográfica de las poblaciones de piojos que fue contemporánea con las expansiones demográficas de los nativos americanos. No existe un consenso en el número de migraciones humanas de Asia al Nuevo Mundo. Existen dos propuestas, una de ellas sugiere más de una onda migratoria durante la inicial colonización de América (Bonatto y Salzano 1997; Horai *et al.*, 1993, Torroni *et al.*, 1993), y la otra propone que los nativos americanos descienden de una sola onda migratoria que cruzó por el estrecho de Bering (Mulligan *et al.*, 2008, Tamm *et al.*, 2007). El desplazamiento de los humanos hacia el sur del continente ha sido relacionado con una reducción en la diversidad del mtDNA en centro y sudamérica, producto por de un cuello de botella que sufrieron las poblaciones humanas durante su asentamiento en centroamérica (Kolman *et al.*, 1996). Los resultados de los haplogrupos del mtDNA de los piojos no apoyan particularmente ninguna de las dos propuestas y los autores mencionaron la necesidad de analizar microsatélites para tener una mayor claridad en este tema (Ascunce *et al.*, 2013).

Por otra parte, la diversidad génica del DNAm<sub>t</sub> de los piojos humanos parece reflejar eventos demográficos de las poblaciones humanas anteriores a la colonización del nuevo mundo. Específicamente, el haplogrupo B del DNAm<sub>t</sub> sugiere que evolucionó en los neandertales y no en humanos anatómicamente modernos.

### **1.13. DNA mitocondrial y cromosoma “Y” utilizados como marcadores genéticos.**

La fecha de coalescencia del cromosoma “Y” y el DNA mitocondrial de humanos está en un rango de 100,000 a 200,000 años (Thomson *et al.*, 2000; Ingman y Gyllensten 2001.; Mishmar *et al.*, 2003; Kivisild T, *et al.*, 2006). Los dos han ayudado a entender la historia evolutiva de nuestra especie. Tanto el DNA mitocondrial como la región no recombinante del cromosoma “Y” tienen como ventajas su tamaño efectivo de población pequeño. El tamaño del cromosoma “Y” es cuatro veces inferior al de cualquier cromosoma autosómico y tres veces más pequeño que el del cromosoma X; la NRY del cromosoma “Y” tiene un tamaño mucho mayor que el del genoma mitocondrial que tiene 16,569 bp en longitud. Ambos portan información haplotípica específica de cada población, la cual no sufre recombinación genética en cada generación, con la probabilidad de acumular mutaciones que generan polimorfismos específicos en los grupos poblacionales (Zhang *et al.*, 2007).

La tasa estimada para el DNAm<sub>t</sub> es de  $0.017 \times 10^{-6}$  sustituciones por sitio por año a lo largo del genoma, excluyendo la región control (Ingman *et al.*, 2000). Dicha tasa es varios órdenes de magnitud más alta que la de los genes nucleares. En cambio para el cromosoma “Y” la probabilidad de observar una sustitución en un par de nucleótidos en una generación es de  $3-5 \times 10^{-8}$  (Thomson *et al.*, 2000; Consortium CSaA 2005). Se considera igualmente relevante el análisis de la diversidad genética de ambos genomas (Cavalli-Sforza y Fieldman 2003).

Algunas veces la historia evolutiva del DNAm<sub>t</sub> y del cromosoma “Y” son diferentes debido a distintas historias de migración y distribución de las mujeres y los hombres (Carvajal-Carmona *et al.*, 2000; Bolnick *et al.*, 2006).

También se ha propuesto que las diferencias encontradas en los patrones de distribución de la diversidad genética del mtDNA y el cromosoma “Y” en las poblaciones humanas pueden deberse a distintas causas que son:

- Que el matrimonio patrilocal ha sido más común que el matrilocal,
- Una mortalidad diferencial de los sexos,
- Un éxito reproductivo diferencial entre hombres y mujeres,
- Una mayor frecuencia de poligamia (un varón que puede estar casado con varias mujeres al mismo tiempo) que poliandria (una mujer puede estar al mismo tiempo en matrimonio con varios varones),
- Una tasa de mutación del DNA mitocondrial muy variable,
- La estratificación social que se ha dado por un sistema de castas (Wooding *et al.*, 2004),
- El cromosoma “Y” presenta un tamaño efectivo poblacional pequeño, lo que ocasiona que la deriva génica cambie drásticamente las frecuencias de los marcadores que están siendo portados por la NRY. (Zhang *et al.*, 2007, Jobling y Tyler-Smith 2003, Salem *et al.*, 1996 y Oota *et al.*, 2001, Cavalli-Sforza y Fieldman 2003).

## **1.14. Rasgos generales de las poblaciones de este estudio.**

### 1.14.1. Mayas

La población indígena maya actual cuenta con una población de 786,113 personas en México y su distribución abarca un territorio aproximado de 400 mil kilómetros (antes culturalmente denominado Sureste Mesoamericano) que abarca los estados de Yucatán, Campeche, Quintana Roo, Tabasco y Chiapas en México y los países centroamericanos de Guatemala, Belice, y porciones occidentales de Honduras y El Salvador, (Arellano *et al.*, 1997; Morley, 1977).

La cultura maya prehispánica desarrolló una arquitectura monumental en centros ceremoniales, una escritura jeroglífica y un calendario de gran complejidad, entre otros (Arellano *et al.*, 1997). Probablemente, fueron un pequeño grupo que a mitad del tercer milenio a.C., por la costa del Golfo se extendió hasta llegar al altiplano de Chiapas-Guatemala. En el siguiente milenio el tronco lingüístico maya se dividió en tres principales agrupaciones. El Proto-Guatemala-Yucatán, en las tierras altas del sur (Guatemala) y en las tierras bajas del norte (la mitad norte de la Península de Yucatán), el Proto-Chiapas, en las tierras altas de Chiapas, con prolongaciones hacia Tabasco y a través del sur del Petén (Guatemala), hasta el oeste de Honduras y la huasteca, en las tierras bajas del norte de Veracruz y en las ramificaciones de la sierra al este de San Luis Potosí (Morley, 1947; Messmacher *et al.*, 1986).

Durante la conquista española, en Mesoamérica hubo sometimiento y explotación de los pueblos indígenas a través del despojo en beneficio de los colonizadores, los mayas no fueron la excepción (Bracamonte, 1994). Con la conquista española

se desmoronó el culto a los dioses mayas y surgió la cruz como símbolo y figura central de la fe (De la Garza y Nájera, 2002).

Actualmente entre los mayas-yucatecos, la pertenencia a una familia y a una amplia red de parentesco es condición necesaria para ser considerado miembro de la comunidad. En Yucatán existen grupos integrados por seis u ocho familias pertenecientes a tres diferentes generaciones que se reconocen como descendientes de un antepasado común, que se localizan en un determinado espacio geográfico del pueblo, mismo que se encuentra dividido a partir del centro, en cuatro cuadrantes que a veces coinciden con el terreno de cultivo llamado rumbo (Guzmán Medina, 2005).

#### 1.14.2. Lacandones (*hach winik*)

Los lacandones se autodenominan *hach winik*, que significa “gente verdadera” (Trench, 2005); pertenecen al tronco lingüístico maya (Hernández-Albertos, 2000); son un grupo de origen prehispánico y sus miembros viven en pequeñas rancherías que se encuentran dispersas en la selva Lacandona (Eroza, 1994). Los hablantes de maya lacandón son menos de mil individuos (Eroza, 2006). Actualmente, no se conoce el número exacto de individuos lacandones (Garfias Morales, 2012). La selva lacandona tiene una extensión de 662,000 hectáreas (Instituto Nacional Indigenista, 1982), se localiza en la región este-noreste del estado de Chiapas, en el municipio de Ocosingo. Sus límites al oriente son los ríos Usumacinta y Salinas; al sur, la frontera internacional con Guatemala; al norte, la vía férrea del sureste; al noroeste, la carretera Ocosingo-Palenque, y al suroeste, la costa altitudinal de 1,200 m.s.n.m., que corre aproximadamente de Ocosingo a Altamirano, Las Margaritas y las lagunas de Montebello. Con clima predominante cálido-húmedo (de 23 a 27°C). Con lluvia todo el año, excepto en

los meses de marzo y abril, en los que el ritmo de precipitación pluvial disminuye de manera parcial. La altitud varía desde 900 m hasta unos cuantos m.s.n.m. La vegetación característica es bosque tropical en el norte y selva baja en el sur, que proporciona al área árboles de gran tamaño (como cedro y caoba) y diversos tipos de palma. En las zonas más altas se erigen bosques de pinos y coníferas (Eroza, 2006).

La mayoría de los lacandones se encuentran concentrados en cuatro centros de población en el municipio de Ocosingo en el estado de Chiapas: Naha y Metzabok al noreste que son los grupos más grandes, Lacanjá Chansayab cerca del sitio arqueológico de Bonampak y Bethel, al sureste (Eroza, 1994, Trench, 2005; González Oliver *et al.*, 2011). El origen de los lacandones del norte involucra una posible mezcla de choles y quejaches (Villa Rojas, 1985). El término “lacandón” no tiene significado en la lengua maya; dicho término es de origen choltí (lengua chol) y es una deformación de la palabra lacam-tun, que en choltí significa “gran peñón” o “piedra erecta”, por lo que más bien, es un referente geográfico que denominaba a una pequeña isla rocosa situada en la laguna de Miramar, en el extremo sur de la selva. La población chol que habitó esta isla recibió el nombre de los españoles y los lacandones actuales lo heredaron (Trench, 2005; Villa Rojas, 1985; González Oliver *et al.*, 2011).

La versión más aceptada sobre el origen de los lacandones del sur es que son descendientes de mayas de habla yucateca que, durante la época colonial, se refugiaron en la región guatemalteca conocida actualmente como El Petén. En 1697, éstos cruzaron el río Usumacinta para establecerse en lo que ahora se conoce como la selva Lacandona (Trench, 2005). Los lacandones se consideran originarios de la Península de Yucatán y del Petén Guatemalteco; éstos emigraron durante diversos periodos hacia la selva chiapaneca huyendo de los intentos de congregarlos en pueblos coloniales. Se ha propuesto que

miembros de varias tribus estaban distribuidos en un área más extensa que alcanzaba hasta Belice, constituyendo un primer grupo proto-lacandón. Resultado de la interacción entre estos grupos y una vez constituidos, los lacandones no estuvieron completamente aislados de otros grupos mayas (Eroza, 1994; Palka, 2005). La lengua lacandona es mucho más parecida a la lengua original maya que a otros dialectos de Yucatán debido a que los lacandones no estuvieron sujetos a siglos de dominación política, cultural, religiosa y lingüística por los españoles coloniales y posteriormente por el gobierno mexicano (DoBeS, 2006).

Este grupo vive en agrupamientos denominados caribales, integrados por la familia extensa, los padres, hijos y parientes inmediatos de cualquiera de los cónyuges (Instituto Nacional Indigenista, 1982). La poligamia es común ya que algunos hombres tienen dos o tres esposas (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Hernández-Albertos, 2000). Existe una diferencia significativa entre los lacandones del norte y del sur. Mientras que en el caso de los primeros el patrón de residencia postmarital es patrilocal (viven en la casa de los padres del hombre), en el caso de los habitantes del sur la regla es matrilocal (viven en la casa de los padres de la mujer) (Eroza, 2006). La economía de los lacandones se basa en la agricultura, al igual que los demás grupos indígenas del país, el cultivo básico es el maíz.

#### 1.14.3. Mazahuas (*jñatio*)

La lengua mazahua es parte del grupo oto-mangue, tronco otopame, familia otomí-mazahua, y con variantes dialectales entendibles entre sus hablantes mazahuas (Scheffler, 1992). En tiempos remotos hubo un idioma proto-otopame, del cual derivaron las mencionadas lenguas (Wright, 1995; Barrientos, 2004). El significado de la palabra “mazahua” es incierto y algunos sugieren que proviene del nombre

del líder Mazatlitecutli que condujo a una de las cinco tribus de migración chichimeca o por su lugar de origen, Mazahuacán, que deriva de mazatl, “venado”, “poseedores de venados”, “gente de venados”, “donde hay venados” o “los que hablan como venados”, en referencia a la forma despectiva en que los otomíes se refieren a los mazahuas (Soustelle, 1993; Sánchez, 1997). En lengua mazahua se denominan a sí mismos como *nyâ t'ó*, transcrito como *jñatio*, como *jnatrjo* (Boege, 2008), o como *hñáto*, que significa “los que hablamos o existimos” (Garduño, 1999). La población mazahua, al Censo 2010 fue de 135,897 personas. En el Estado de México habitan 116,240 personas mazahuas (INEGI, 2011). Los mazahuas habitan en la meseta de Ixtlahuaca (Estado de México) y habitan mazahuas y otomíes en las montañas que circundan la meseta, al noreste y sureste. La región mazahua se sitúa en la parte noroeste del Estado de México y una porción pequeña de Michoacán (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Soustelle, 1993; Sandoval, 1997).

Sobre su origen se sugiere que formaron parte de una de las cinco tribus de migración Chichimeca hacia el altiplano central ocurrida en el año 538 a.C. (Instituto Nacional Indigenista, 1982; González y Gutiérrez, 1999). En cambio, para Clavijero (1780), los mazahuas descienden de los otomíes, cuyas lenguas no son más que dos diferentes dialectos de una sola.

Los mazahuas se encuentran en grupos domésticos de tipo extenso y nuclear y las reglas de residencia son de tipo patrilocal (Sandoval, 1997). Frecuentemente se unen parientes agregados no consanguíneos por rituales o ceremonias, tales como ahijados, cuñados y ocasionalmente personas sin ninguna relación parental con los jefes del grupo doméstico (Sandoval, 1997).



#### 1.14.4. Otomíes (*hñä hñü*)

Los otomíes se autodenominan *nyâ/nyû*, *HiáHiú*, palabra compuesta de *nyâ/nyö*, ‘hablar’, y *nyû*, que es propiamente el término que designa al otomí, es decir ‘que habla *nyû*’ (Soustelle, 1993); algunos autores lo transcriben como *ñähñu* (Barrientos, 2004) o *hñä hñü* o *Hña hñu* (Boege, 2008). La palabra otomí es de origen náhuatl (singular: otomitl; plural otomí); pasó al castellano como otomí (plural, otomíes), donde otomitl proviene de otocac, ‘que camina’, y mitl ‘flecha’, los cazadores que caminan cargados de flechas. Pero de acuerdo con su lengua nativa, la palabra otomí surge de la variación del nombre de su mítico caudillo Oton, considerando las etimologías Otho, ‘no poseer’; y mi, ‘sentarse’, ‘instalarse’, correspondería al pueblo que no ha podido instalarse, el pueblo errante (Soustelle, 1993). El otomí está considerado como una lengua tonal, cuyas variantes dependen de su distribución geográfica (Barrientos, 2004). Los otomíes se distribuyen en los Estados de Veracruz, Querétaro, Puebla, Michoacán, Tlaxcala, Guanajuato, el centro de Hidalgo y el noreste del Estado de México (Scheffler, 1992). La población otomí al Censo 2010 fue de 284,992 personas a nivel Nacional, y 97,820 concretamente en el Estado de México (INEGI, 2011).

El origen de los otomíes no ha logrado un consenso, algunos autores refieren que éstos habitaron los valles centrales de México en las zonas de Cuicuilco y Copilco durante el pre-clásico Tardío del 400 a.C. al 150 d.C. (Wright 1995) y que al hacer erupción el volcán Xitle, huyeron a Xilotepec y posteriormente al valle del Mezquital (Lastra, 2006). También se piensa que los otomíes se establecieron en Tula antes que los toltecas, al llegar estos últimos, fueron sometidos y formaron parte del imperio tolteca, hasta el año 1168 d.C. en el cual cayó el imperio (Instituto Nacional Indigenista, 1982). Los otomíes han sido vistos como un pueblo inferior, pobre y marginado, diferente en alguna manera a otros grupos de las

culturas mesoamericanas, que no levantó monumentos importantes y que sufrió de dominio sucesivo, sin embargo su participación en los procesos culturales no ha sido entendido del todo, ya que las fuentes para relatar su historia no ha sido a través fuentes directas (Wright, 1995) teniendo como último dominio el del imperio azteca hasta la llegada de los colonizadores españoles (Basauri, 1940 cit. por Wright, 1995). Mazahuas y otomíes se unieron a los aztecas en contra de los conquistadores españoles (Nolasco, 1999; Garduño, 1999; Instituto Nacional Indigenista, 1982). Las pesadas cargas de tributo y las violentas incursiones de las huestes de la Triple Alianza fueron motivo suficiente para que parte de la población otomí de Teocalhueyacan y pueblos cercanos, abandonaran esta zona para dirigirse a Tlilihquitepec cerca de Tlaxcala. Por la situación en que vivían los otomíes, los habitantes de Teocalhueyacan no dudaron en ofrecer ayuda a los españoles durante la guerra de conquista, a su paso por la zona en el año 1520. Desde su llegada, los españoles recibieron ayuda de los grupos indígenas antagonistas de Tenochtitlán, los más conocidos fueron los tlaxcaltecas, así como otros grupos, los cuales se aliaron a los conquistadores, ya que vieron en ello una oportunidad para quedar liberados del sometimiento de la Triple Alianza (Instituto Nacional Indigenista, 1982; López, 2005). Por introducción de la encomienda y posteriormente la hacienda, los indígenas fueron despojados de sus tierras, obligados a prestar servicios personales y a pagar tributos, lo que continúa hasta el porfiriato (Instituto Nacional Indigenista, 1982).

En el ámbito familiar de la población otomí la herencia es predominantemente patrilineal, los hijos heredan del padre, y las hijas heredan por mediación de sus esposos. Al contraer matrimonio, la mujer va a vivir temporalmente a la casa de su esposo, mientras nace el primer hijo, al nacer se forma un nuevo hogar (Instituto Nacional Indigenista, 1982; Questa y Utrilla, 2006). La actividad agrícola sigue siendo de central importancia para las poblaciones otomíes (Barrientos, 2004).

En la vida religiosa hay un culto a los santos patronos, en los santuarios regionales y, además, en los oratorios familiares, culto que aún pervive entre los otomíes (Barrientos, 2004). Actualmente la religión que predomina en las comunidades indígenas es la católica (Questa y Utrilla, 2006).

#### 1.14.5. Análisis Fundadores del DNA mitocondrial en las poblaciones Maya, Lacandona, Mazahua y Otomí.

El análisis de las frecuencias de los cuatro linajes fundadores del DNAm<sub>t</sub> mostró que el linaje A es el más frecuente en las poblaciones contemporáneas y antigua de México excepto en las poblaciones mazahua del Estado de México, Cora de Nayarit, tarahumara de Chihuahua y dos poblaciones huichola de Nayarit. El linaje B es el segundo más frecuente en las poblaciones mexicanas. Los linajes C y D son poco frecuentes, excepto en los pima de Sonora (84 por ciento del linaje C), siendo el linaje D el menos frecuente de los dos. El linaje X solamente se ha detectado en dos poblaciones huichola y tarahumara de Chihuahua (González Oliver *et al.* 2014).

El grupo de investigación de Antropología Molecular de la Facultad de Ciencias de la UNAM ha propuesto que todas las poblaciones de origen maya, antiguas y modernas, de la Península de Yucatán que han sido estudiadas en Pérez Martínez 2013, Garfias Morales 2012, Romero García 2010, Acuña Alonzo 2010, Sánchez Solís 2010, Aguirre Lara 2007 o que están citadas en la literatura presentan una continuidad genética entre las poblaciones mayas de las Tierras Bajas propuesta en González-Oliver *et al.*, 2001, 2011 y 2014. Los resultados obtenidos por el grupo de investigación apoyan la hipótesis que los grupos poblacionales mayas han experimentado diferentes realidades históricas pero comparten patrones culturales y lingüísticos que los agrupan en una unidad cultural. En contraste con

los grupos mayas, los resultados obtenidos de las poblaciones nahuas contemporáneas y azteca antigua sugieren que no existe una relación genética continua por vía materna en el grupo cultural y lingüístico nahua (González Oliver *et al.* 2014).

## 2. OBJETIVOS

### Objetivo general

Determinar las frecuencias génicas de los haplogrupos fundadores Q-M3, Q-M242 y C-M130 del cromosoma “Y” en los actuales habitantes lacandones del estado de Chiapas, mayas de Yucatán, mazahuas y otomíes del Estado de México, para efectuar un análisis comparativo estadístico con los datos bibliográficos de otras poblaciones contemporáneas y antiguas de América, que permita conocer mejor las relaciones genéticas por vía paterna entre las poblaciones nativas americanas.

### Objetivo particular

Identificar los linajes haplogrupos fundadores Q-M3, Q-M242 y C-M130 del cromosoma “Y” mediante análisis de restricción de los productos de PCR en individuos lacandones del Estado de Chiapas, mayas de Yucatán, mazahuas y otomíes del Estado de México.

Determinar las similitudes genéticas entre las poblaciones tipificadas en este estudio y la que existe con otras poblaciones de México con base en las frecuencias de los haplogrupos fundadores Q-M3, Q\* y C-M130.

Identificar la frecuencia media de mezcla génica de probable origen europeo o africano en las poblaciones de México y de América denominado grupo “otro” en la presente tesis.

### **3. METODOLOGÍA**

#### **3.1. Muestras biológicas.**

En este estudio se analizaron 121 individuos varones de cuatro poblaciones distintas, 45 mayas, 60 lacandones, 12 mazahuas y 22 otomíes. Todas las muestra biológicas fueron voluntariamente proporcionadas por los individuos, los cuales fueron apropiadamente informados acerca del uso de su muestra en los proyectos de investigación que se desarrollan en el grupo de Antropología Molecular de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Los participantes dieron su consentimiento por escrito y/o verbal (u otro) para participar en este proyecto, en el cual se mantiene la confidencialidad de los datos personales conforme a las normas internacionales de los datos genéticos humanos, mismas que se dieron a conocer de manera clara a cada participante y a las autoridades municipales, civiles y religiosas de las comunidades visitadas.

Los individuos masculinos fueron seleccionados al azar considerando los siguientes criterios de inclusión: reconocerse pertenecientes a un grupo indígena, hablar y/o entender el lenguaje original del grupo poblacional, ser endémicos de la localidad, con padres y abuelos originarios del mismo lugar, practicar costumbres y tradiciones culturales y no estar relacionados por vía paterna.

#### **3.2. Extracción de DNA.**

El DNA geonómico fue aislado en cada individuo, por medio del uso del mini kit: QIAamp DNA Blood de Qiagen según las instrucciones del fabricante. La extracción fue realizada por mí y otros estudiantes del taller de Antropología Molecular así como tesisas y/o servicios sociales bajo la dirección del Dr. Alfonso Torre Blanco o la Dra. Angélica González Oliver. Se analizó el DNA geonómico por medio del método de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) amplificando los segmentos de interés.

### 3.3 Amplificación de los haplogrupos del cromosoma “Y” por PCR.

Todos los individuos fueron examinados para los haplogrupos Q-M3 y Q-M242 del cromosoma “Y”, las muestras que no pertenecieron a ninguno de estos haplogrupos se examinaron para el linaje C-M130.

La secuencia de los *primers* utilizados para cada haplogrupo se muestra en la Tabla 3.0.

La mezcla de reacción de PCR se realizó en un volumen final de 20  $\mu\text{L}$  que contenía: una concentración final de 0.125 $\mu\text{M}$  de cada primer forward y reverse (10  $\mu\text{M}$ ), 0.3125 mM de dNTPs (1.25 mM), 1.5 mM  $\text{MgCl}_2$  (50 mM), 0.0625  $\mu\text{g}$  de BSA (5 mg/ml) y 0.75 unidades de platinum Taq (5U/ $\mu\text{L}$ ). Todos los reactivos fueron grado biología molecular, libres de DNA.

En cada reacción de PCR se incluyeron controles negativos de amplificación, los cuales contenía todos los reactivos excepto DNA, usados como controles de contaminación de los reactivos de PCR.

Las amplificaciones de los marcadores se realizaron en el termociclador Eppendorf Master Cycler Gradient modelo AG22331. Las condiciones utilizadas fueron las siguientes:

Para Q-M3 (DYS 199 o M3): se amplificó con un programa touchdown que disminuyó la temperatura 0.1 $^{\circ}\text{C}$  al finalizar cada ciclo de amplificación. Inició con 94 $^{\circ}\text{C}$  por 3 minutos, 94 $^{\circ}\text{C}$  30 segundos, 60 $^{\circ}\text{C}$  por 30 segundos y 72 $^{\circ}\text{C}$  por 30 segundos, se repitieron 50 ciclos; para finalizar se usó 72 $^{\circ}\text{C}$  por 5 minutos manteniéndose el producto a 4 $^{\circ}\text{C}$ .

Para Q-M242 (M242) se utilizó un PCR punto final: 94° C por 5 minutos; 50 ciclos de 94° C por 1 minuto, 55°C por 1 minuto, 72°C por 1 minuto; para finalizar 72°C por 3 minutos almacenándose el producto a 4°C.

Para C-M130 (RPS4Y<sub>711</sub>) inició con: 94° C por 3 minutos; 60 ciclos de 94° C por 15 segundos, 58° C por 20 segundos, 72° C por 15 segundos; finalizó con 72° C por cinco minutos manteniéndose el producto a 4° C.

### **3.4. Electroforesis en geles de poliacrilamida.**

Los productos de PCR de los linajes del cromosoma “Y” fueron analizados mediante geles de poliacrilamida al 12%. En cada gel se cargó un volumen de 4 µL del producto de PCR del marcador genético amplificado de cada individuo estudiado; para determinar el tamaño del producto de amplificación se comparó con 1.5 µL del marcador de tamaño molecular φ-X174. Los geles fueron teñidos en solución de 0.5 µg/µL de bromuro de etidio durante cinco minutos en agitación constante. Finalmente los productos de PCR fueron observados en el transiluminador con radiación UV.

### **3.5. Análisis de restricción.**

Se utilizó 8 µL del producto de amplificación de PCR de los tres haplogrupos Q-M3, Q-M242 y C-M130 fueron incubados con cinco unidades de la enzima de restricción específica de cada haplogrupo, Mfe1 para Q-M3, Dde1 para Q-M242 y Bsl1 para C-M130. La mutación puntual que define los linajes origina que se pierda el sitio de reconocimiento de las enzimas de restricción, en esta situación ninguna de las enzimas cortarían el fragmento amplificado (tabla 3.0).

Los productos de PCR se incubaron toda la noche a una temperatura de 37°C. Los productos del análisis de restricción se visualizaron en un gel de poliacrilamida



al 12% que se tiñó como se mencionó antes. La tabla 3.1 indica los tamaños de los fragmentos de restricción.

**Tabla. 3.0. Productos de PCR**

Marcador	Mutación	Enzima de restricción	Primer forward (5'-3')	Primer reverse (5'-3')	fragmento (pb)	Tamaños de los productos de restricción (bp)	Bibliografía
M3	C > T	Mfe I	TAATCAGTCTCCTCCAGCA	AGGTACCAGCTCTTCCAATT	211	186, 25	Underhill et al., 1996
M242	C > T	Dde I	AACTCTTGATAAACCGTGCTG	AACACGTTAAGACCAATGCTAA	200	180, 20	Seielstad et al., 2003
RPS4Y <sub>711</sub>	C > T	BsleI	TATCTCCTCTTCTATTGCAG	CCACAAGGGGGAAAAAACAC	205	162, 43	Bergen et al., 1999

### 3.6. Análisis estadístico de las frecuencias de los haplogrupos del cromosoma “Y” en las poblaciones estudiadas.

Se llevó a cabo un análisis de los datos de las frecuencias alélicas de los linajes del cromosoma “Y” en un total de 468 individuos de 21 poblaciones mexicanas dentro de las que se incluyeron individuos tipificados en este trabajo, los cuales son: 49 lacandones de Chiapas, 45 mayas de Yucatán, 9 mazahuas y 18 otomíes del Estado de México.

De igual forma se llevó a cabo un análisis de los datos de las frecuencias alélicas y frecuencias medias de los linajes del cromosoma “Y” en 1,248 individuos en 52 poblaciones americanas dentro de las que se incluyeron a los individuos tipificados en la presente tesis.

En los análisis estadísticos de  $\chi^2$  y ACP realizados se excluyeron a los individuos agrupados con el nombre de “otro”.

### 3.7. Prueba estadística de Ji cuadrada ( $\chi^2$ ).

Se realizó el análisis estadístico de ji cuadrada Microsoft Office Excel 2010 utilizando las frecuencias de los linajes fundadores del cromosoma “Y” para

comparar las cuatro poblaciones de este estudio con otras 17 poblaciones de México citadas en la bibliografía. Las variables usadas se muestran en la tabla 3.2.

Tabla 3.2. Valores utilizados en la prueba de ji cuadrada.

<b>Chi<sup>2</sup> ajustada (valor crítico)</b>	<b>7.815</b>
<b>Grados de libertad</b>	<b>1</b>
<b>Nivel de confianza</b>	<b>95%</b>
<b>Nivel de significación (α)</b>	<b>0.05</b>

### 3.8. Análisis de componentes principales (ACP).

Se realizó un análisis de componentes principales utilizando las frecuencias de los linajes fundadores del cromosoma “Y” con las cuatro poblaciones indígenas estudiadas y 17 poblaciones mexicanas citadas en la literatura con el fin de representar gráficamente el grado de correlación o semejanza entre las poblaciones basada en las frecuencias de los haplogrupos del cromosoma “Y”. Para ello se utilizó el programa PAST 3.01., 2013. Las frecuencias se normalizaron con la siguiente fórmula:

$$Z = \frac{(x_i - \bar{x})}{s}$$

Dónde:

Z = Frecuencia normalizada

Xi= Cada una de las frecuencias

$\bar{x}$ = Media de las puntuaciones de la población

S= Desviación estándar de la población

Además se hizo un análisis de componentes principales utilizando las frecuencias de los linajes Q-M3, Q\* y C-M130 del cromosoma “Y” con 56 poblaciones de América citadas en la literatura que incluyen las poblaciones mexicanas de este estudio.

### 3.8.1. Criterios de exclusión considerados en el análisis de las frecuencias de los linajes del cromosoma “Y”.

Se seleccionaron las frecuencias de las poblaciones que tuvieran un tamaño de muestra mayor a 9 individuos.

La población mexicana pima de Sonora (Sandoval *et al.*, 2012) fue incluida dentro de las poblaciones de norteamérica al realizar el análisis de la distribución de las frecuencias medias de los haplogrupos en América con el programa de Microsoft Office Excel 2010, ya que el análisis de ji cuadrada mostró que es estadísticamente diferente de la mayoría de las poblaciones mexicanas y que además se ubica a una distancia considerablemente lejana de la mayoría de las poblaciones de México en el análisis de componentes principales.

Los individuos papago “Tohono O’odham” y pima “Akimel O’odham” (Kemp *et al.*, 2010) se consideraron poblaciones norteamericanas y no mexicanas, ya que estas poblaciones incluyen solamente individuos del sureste de Estados Unidos (papago) o mayoritariamente del sureste de Estados Unidos como sucede con los pima analizados en Kemp *et al.*, 2010.

Cabe mencionar que en la Tabla 4.1 (frecuencias porcentuales) se incluyeron a los individuos agrupados con el nombre de “otro”, aunque representan mezcla no nativa americana.

3.8.2. Criterios de exclusión o de inclusión considerados en los análisis del ACP del cromosoma “Y”.

Se utilizaron poblaciones con un tamaño de muestra mínimo de 9 individuos. Se excluyeron a los individuos agrupados con el nombre de “otro”, ya que representan posible mezcla no nativa americana.

El ACP con poblaciones mexicanas se realizó con los linajes Q-M3, Q-M242 y C-M130, mientras que el ACP de América se realizó con Q-M3, Q\* y C-M130.

Se consideraron un total de 56 poblaciones americanas que incluyeron a 4 poblaciones de centroamérica.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Resultados de los Haplogrupos del Cromosoma “Y” en México.

La tabla 4.1 muestra los resultados de las frecuencias de los haplogrupos fundadores del cromosoma “Y” en 21 poblaciones mexicanas, de las cuales lacandona, maya, mazahua y otomí fueron analizadas en el presente estudio. Las poblaciones lacandona y maya-1 se caracterizaron por presentar el linaje Q-M3 (96% y 78% respectivamente), la población otomí por presentar Q-M242 (22%), mientras que la población mazahua se caracterizó por el linaje C-M130 (11%). Las poblaciones mazahua y otomí presentan una frecuencia alta, 89% y 72% respectivamente de individuos que no pertenecen a ninguno de los tres principales marcadores genéticos (Q-M3, Q-M242 y C-M130) de América. Cabe resaltar que la población mazahua no presentó ni Q-M3 ni Q-M242 que son los haplogrupos más frecuentes en las poblaciones de México.

En la tabla 4.1 se observan 10 poblaciones mexicanas contemporáneas y antiguas que presentan una alta frecuencia (mayor o igual a 70%) del linaje Q-M3, mientras que Q-M242 sólo presenta una alta frecuencia en dos poblaciones pima (75%) y triqui (100%). Por lo tanto, el linaje Q es el más frecuentemente encontrado en las poblaciones de México.

Cabe mencionar que las poblaciones nahua 1, 4 y 6 muestran frecuencias iguales o cercanas de Q-M3 y Q-M242; las tres poblaciones también presentan varios individuos en el grupo “otro”.

Cabe destacar que el linaje C-M130 fue detectado en un individuo de la población mazahua, siendo ésta la primera vez que se identifica este linaje en poblaciones

mexicanas. Dicho linaje ha sido detectado en bajas frecuencias en poblaciones de norte América y sudamérica.

La mayoría de las poblaciones mexicanas presentan individuos que no pertenecen a ninguno de los marcadores genéticos Q-M3, Q-M242 y C-M130 que definen los linajes Q y C. El grupo de “otros” incluye individuos que presentan mezcla genética identificada por los marcadores PM-45 (mezcla general), M173 (específica de origen europeo) y YAP (origen africano) que están reportados en la bibliografía (Kemp *et al.*, 2010, Sandoval *et al.*, 2012, Zegura *et al.*, 2004).

#### 4.1.1. Prueba Estadística de ji Cuadrada ( $\chi^2$ ).

Se realizó la prueba de ji cuadrada para comparar frecuencias de los linajes del DNA del cromosoma “Y” en 21 poblaciones mexicanas, los resultados son mostrados en la tabla 4.2. Los valores de probabilidad (p): en color verde se muestran las poblaciones que no son estadísticamente diferentes y en rojo los valores con una probabilidad de uno y sin color las poblaciones que sí son estadísticamente diferentes.

#### Región Norte de México

De las poblaciones de México se observa que los pima son estadísticamente diferentes de la mayoría de las poblaciones mexicanas, es estadísticamente diferente de 14 poblaciones mexicanas (tabla 4.2). Dentro de la región norte los pima son diferentes de tres poblaciones: cora, huichola y tarahumara. Mientras que los tarahumaras son diferentes de dos poblaciones nortañas: cora y pima. Los tarahumaras no presentan diferencias estadísticas con la mayoría de las poblaciones del centro de México excepto los otomíes. Por otra parte, los coras y

huicholes no presentan diferencias estadísticas con la mayoría de las poblaciones del sureste del país.

### Región Centro de México

La población azteca y purépecha no presenta diferencias estadísticas con ninguna población del centro de México. En cambio, la población nahua-5 (Xochimilco) es la que presenta más diferencias estadísticas con las poblaciones de esta región, es diferente estadísticamente de cuatro poblaciones del centro: NH-1, NH-4, NH-6 y otomí.

En la tabla 4.2 se observa que las dos poblaciones nahuas de San Pedro Atocpan (NH-1 y NH-3) no son estadísticamente diferentes. Cabe resaltar que entre los nahuas de Xochimilco y NH-3 existe un valor de probabilidad de ji cuadrada igual a 1. En cambio NH-3 muestra diferencias significativas con los nahuas de Santo Domingo y la población otomí.

Los nahua-2 (Cuetzalan) y nahua-3 (Atocpan, D.F.) presentan diferencias significativas sólo con cuatro poblaciones mexicanas: nahua-4 (Santo Domingo, Estado de México), otomí, pima y triqui.

Por último la población otomí es estadísticamente diferente de todas las poblaciones del norte excepto los pimas y de la mayoría de las poblaciones del sur, excepto los triqui.

## Región Sur de México

La población lacandona de este estudio es estadísticamente diferente de dos poblaciones del norte, seis del centro y 2 del sur, los maya de Campeche y los triqui de Oaxaca.

De los dos grupos mayas (MY-1, MY-2), los mayas de Yucatán (MY-1) son los que presentan más diferencias estadísticas con las poblaciones del centro. Y entre ellas no hay diferencias estadísticas significativas.

Cabe resaltar que todas las poblaciones de origen maya (maya-1, 2 y lacandona) son estadísticamente diferentes de nahua-4 (Santo Domingo), otomí pima y triqui.

Las poblaciones maya-1, mixe, mixteca y zapoteca en general no son diferentes estadísticamente de la mayoría de las poblaciones del sur, en especial mixe, mixteca y zapoteca ya que se encuentran más relacionadas entre sí con un valor de probabilidad de 1.00.

Triqui presenta diferencias estadísticamente significativas con todas las poblaciones de las tres regiones de México, excepto con pima y otomí.

### 4.1.2. Análisis de Componentes Principales (ACP).

La tabla 4.3 muestra los resultados del análisis de componentes principales (ACP) de los valores propios de los factores F1, F2 y F3 derivados de las tres variables (linajes del cromosoma "Y"), el porcentaje de variabilidad de cada factor, y el correspondiente acumulado de éstos. Los factores 1 y 2 reúnen casi el 100 % de



la variabilidad, por lo que el gráfico en dos dimensiones tiene un alto nivel de confiabilidad.

**Tabla 4.3 Valores propios de los factores del ACP.**

	<b>f1</b>	<b>f2</b>	<b>f3</b>
<b>valor propio</b>	<b>1.85</b>	<b>1.15</b>	<b>0.0000</b>
<b>variabilidad (%)</b>	<b>61.57</b>	<b>38.43</b>	<b>0.0000</b>
<b>valor acumulado</b>	<b>61.57</b>	<b>99.99</b>	<b>100.00</b>

Hay 14 poblaciones que se encuentran agrupadas en la parte izquierda del ACP de México (gráfico 4.1), estas 14 poblaciones presentan una alta frecuencia del linaje Q-M3 como se puede observar en la tabla 4.0.

Entre estas 14 poblaciones, se observa una relación muy cercana entre la población huichola, mixteca, mixe, nahua-3, nahua-5 y zapoteca. Este mismo patrón de cercanía se observa en la tabla de valores de probabilidad de ji cuadrada de México; estas poblaciones presentan altas frecuencias del marcador Q-M3 y ausencia del marcador Q-M242 y C-M130 (tabla 4.1).

Un grupo numeroso de poblaciones se agrupan cercanamente en el ACP, estas son: lacandona, cora, maya-1, maya-2, nahua-2, azteca, purepecha y tarahumara. Dichas poblaciones presentan frecuencias altas del Q-M3 y frecuencias bajas del marcador Q-M242 como se observa en la tabla 4.1.

Dentro del ACP se observan agrupadas las poblaciones nahua-1, nahua-4, nahua-6 estas poblaciones presentan frecuencias iguales o cercanas de Q-M3 y Q-M242 de acuerdo a la tabla 4.1.

Se observa a las poblaciones otomíe, pima y triqui alejadas de las otras poblaciones del ACP, estas poblaciones presentan un mayor porcentaje del linaje Q-M242 que del Q-M3; y en el caso de Triqui el 100% de su población presenta Q-M242 (tabla 4.1).

Por último la población mazahua se ubica en una posición diferente en el ACP que es lejana a las poblaciones mexicanas; esta posición está definida por la presencia del linaje C (marcador M130).

**Tabla 4.1 Frecuencias porcentuales de los haplogrupos del cromosoma " Y" en poblaciones indígenas mexicanas.**

Población	N	Q-M3	Q-M242	C-M130	Otro	Localidad	Clave	Bibliografía
Lacandona	49	96	2	0	2	Chiapas	LC	Este estudio
Maya 1	45	78	7	0	16	Yucatán	MY-1	Este estudio
Mazahua	9	0	0	11	89	Estado de México	MZ	Este estudio
Otomí	18	6	22	0	72	Estado de México	OT	Este estudio
Azteca	5	80	20	0	0	Tlatelolco	AZ	De la Cruz <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2005, 2010.
Cora	43	95	5	0	0	Nayarit	CR	Malhi <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010.
Huichola	12	100	0	0	0	Nayarit	HC	Malhi <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010.
Maya 2	18	61	11	0	28	Campeche	MY-2	Sandoval <i>et al.</i> , 2012.
Mixe	7	100	0	0	0	Oaxaca	MX	Zegura <i>et al.</i> , 2004; Malhi <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010;
Mixteca	22	91	0	0	9	Oaxaca	MT	Malhi <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010.
Nahua 1	7	43	43	0	14	Atocpan, D.F.	NH-1	Malhi <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010.
Nahua 2	10	90	10	0	0	Cuetzalan, Puebla	NH-2	Malhi <i>et al.</i> , 2003, 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010.
Nahua 3	5	100	0	0	0	Atocpan, D.F.	NH-3	Sandoval <i>et al.</i> , 2012.
Nahua 4	17	41	47	0	12	Santo Domingo Ocotitlán, Estado de México	NH-4	Sandoval <i>et al.</i> , 2012.
Nahua 5	14	50	0	0	50	Xochimilco, D.F.	NH-5	Sandoval <i>et al.</i> , 2012.
Nahua 6	9	33	33	0	33	Zitlala, Guerrero	NH-6	Sandoval <i>et al.</i> , 2012.
Pima	12	8	75	0	17	Sonora	PM	Sandoval <i>et al.</i> , 2012.
Purépecha	6	50	17	0	33	Michoacán	PR	Sandoval <i>et al.</i> , 2012.
Tarahumara	20	70	25	0	5	Durango	TR	Malhi <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010.
Triqui	9	0	100	0	0	Oaxaca	TQ	Sandoval <i>et al.</i> , 2012.
Zapoteca	11	55	0	0	45	Oaxaca	ZP	Zegura <i>et al.</i> , 2004. Malhi <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010.

Tabla4.2 Valores de probabilidad del análisis de ji cuadrada en poblaciones indígenas de México.

Población	CR	HC	PM	TR	AZ	NH1	NH2	NH3	NH4	NH5	NH6	OT	PR	LC	My1	MY2	MX	MT	ZP	TQ
CR	1.0000	0.4466	0.0000	0.0130	0.1796	0.0006	0.5097	0.6223	0.0000	0.5603	0.0006	0.0000	0.1113	0.4934	0.5450	0.1879	0.5603	0.3270	0.5896	0.0000
HC	0.4466	1.0000	0.0000	0.0523	0.1103	0.0073	0.2622	1.0000	0.0026	1.0000	0.0073	0.0004	0.0736	0.6141	0.3154	0.1566	1.0000	1.0000	1.0000	0.0000
PM	0.0000	0.0000	1.0000	0.0011	0.0067	0.0736	0.0003	0.0008	0.0542	0.0003	0.0736	0.5912	0.0150	0.0000	0.0000	0.0004	0.0003	0.0000	0.0004	0.3297
TR	0.0130	0.0523	0.0011	1.0000	0.7717	0.2783	0.3026	0.1973	0.1075	0.1310	0.2783	0.0274	0.9566	0.0017	0.0591	0.4626	0.1310	0.0140	0.1601	0.0003
AZ	0.1796	0.1103	0.0067	0.7717	1.0000	0.3031	0.5912	0.2918	0.1945	0.2165	0.3031	0.0578	0.8577	0.0454	0.3810	0.8139	0.2165	0.0412	0.2506	0.0015
NH1	0.0006	0.0073	0.0736	0.2783	0.3031	1.0000	0.0736	0.0637	0.8901	0.0329	1.0000	0.3031	0.4292	0.0000	0.0052	0.1112	0.0329	0.0008	0.0455	0.0177
NH2	0.5097	0.2622	0.0003	0.3026	0.5912	0.0736	1.0000	0.4642	0.0270	0.3885	0.0736	0.0067	0.4687	0.2120	0.8303	0.7039	0.3885	0.1503	0.4237	0.0001
NH3	0.6223	1.0000	0.0008	0.1973	0.2918	0.0637	0.4642	1.0000	0.0350	1.0000	0.0637	0.0098	0.2357	0.7445	0.5148	0.3522	1.0000	1.0000	1.0000	0.0002
NH4	0.0000	0.0026	0.0542	0.1075	0.1945	0.8901	0.0270	0.0350	1.0000	0.0154	0.8901	0.2918	0.3133	0.0000	0.0002	0.0366	0.0154	0.0002	0.0230	0.0149
NH5	0.5603	1.0000	0.0003	0.1310	0.2165	0.0329	0.3885	1.0000	0.0154	1.0000	0.0329	0.0038	0.1653	0.6999	0.4416	0.2740	1.0000	1.0000	1.0000	0.0001
NH6	0.0006	0.0073	0.0736	0.2783	0.3031	1.0000	0.0736	0.0637	0.8901	0.0329	1.0000	0.3031	0.4292	0.0000	0.0052	0.1112	0.0329	0.0008	0.0455	0.0177
OT	0.0000	0.0004	0.5912	0.0274	0.0578	0.3031	0.0067	0.0098	0.2918	0.0038	0.3031	1.0000	0.0989	0.0000	0.0000	0.0092	0.0038	0.0000	0.0060	0.1638
PR	0.1113	0.0736	0.0150	0.9566	0.8577	0.4292	0.4687	0.2357	0.3133	0.1653	0.4292	0.0989	1.0000	0.0220	0.2676	0.6591	0.1653	0.0224	0.1967	0.0031
LC	0.4934	0.6141	0.0000	0.0017	0.0454	0.0000	0.2120	0.7445	0.0000	0.6999	0.0000	0.0000	0.0220	1.0000	0.2038	0.0491	0.6999	0.5155	0.7212	0.0000
MY1	0.5450	0.3154	0.0000	0.0591	0.3810	0.0052	0.8303	0.5148	0.0002	0.4416	0.0052	0.0000	0.2676	0.2038	1.0000	0.4331	0.4416	0.1969	0.4759	0.0000
MY2	0.1879	0.1566	0.0004	0.4626	0.8139	0.1112	0.7039	0.3522	0.0366	0.2740	0.1112	0.0092	0.6591	0.0491	0.4331	1.0000	0.2740	0.0703	0.3098	0.0001
MX	0.5603	1.0000	0.0003	0.1310	0.2165	0.0329	0.3885	1.0000	0.0154	1.0000	0.0329	0.0038	0.1653	0.6999	0.4416	0.2740	1.0000	1.0000	1.0000	0.0001
MT	0.3270	1.0000	0.0000	0.0140	0.0412	0.0008	0.1503	1.0000	0.0002	1.0000	0.0008	0.0000	0.0224	0.5155	0.1969	0.0703	1.0000	1.0000	1.0000	0.0000
ZP	0.5896	1.0000	0.0004	0.1601	0.2506	0.0455	0.4237	1.0000	0.0230	1.0000	0.0455	0.0060	0.1967	0.7212	0.4759	0.3098	1.0000	1.0000	1.0000	0.0001
TQ	0.0000	0.0000	0.3297	0.0003	0.0015	0.0177	0.0001	0.0002	0.0149	0.0001	0.0177	0.1638	0.0031	0.0000	0.0000	0.0001	0.0001	0.0000	0.0001	1.0000

En verde los valores que no presentan diferencias estadísticas  $p \geq 0.05$ , en rojo los valores de probabilidad de 1.0000 entre dos poblaciones y en blanco los valores que presentan diferencias estadísticas.

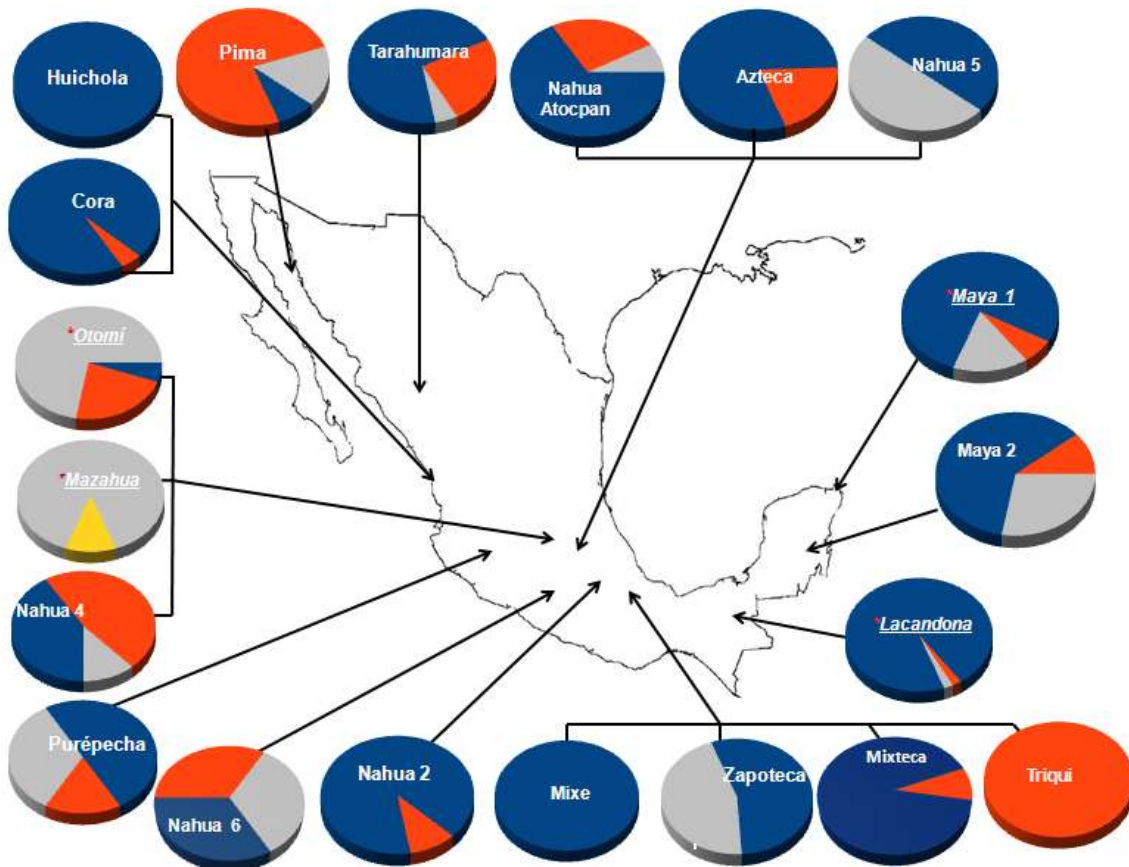
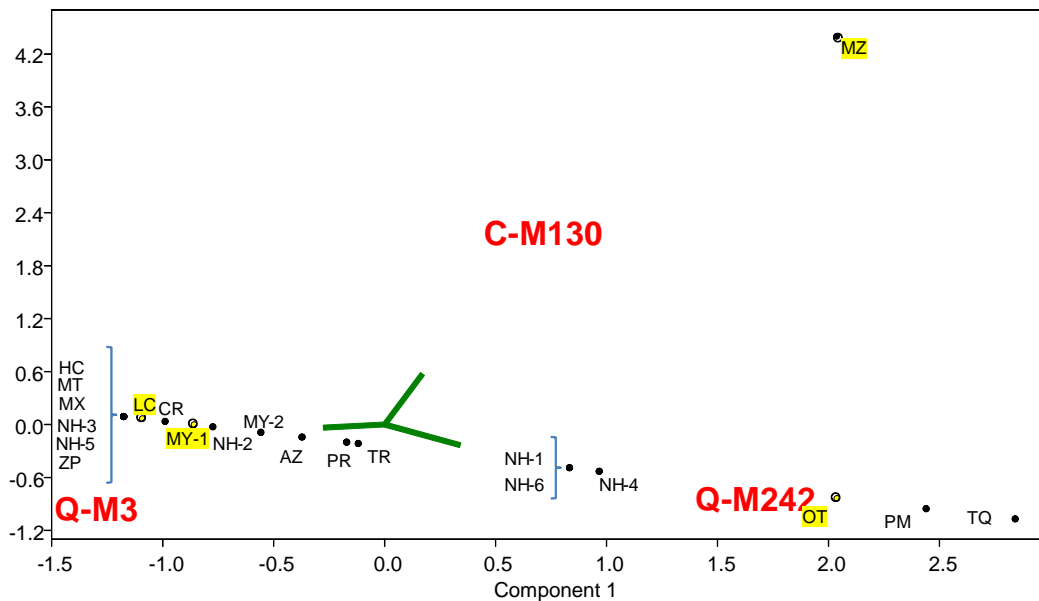


Figura 4.0 Localización geográfica de las poblaciones indígenas mexicanas y la representación gráfica de sus frecuencias de haplogrupos del cromosoma "Y". Las poblaciones están numeradas de acuerdo con la tabla 4.1. En azul linaje Q-M3, naranja linaje Q-M242, amarillo linaje C-M130 y gris el grupo "otro". Poblaciones subrayadas y con asterisco rojo las poblaciones pertenecientes a esta tesis.



**Figura 4.1** Gráfica de componentes principales de 21 poblaciones indígenas contemporáneas y antiguas de México. Poblaciones analizadas en este estudio se encuentran resaltadas en amarillo.

#### 4.2. Resultados de los haplogrupos del cromosoma “Y” en América.

La tabla 4.4 muestra los resultados de las frecuencias de los haplogrupos fundadores del cromosoma “Y” en 52 poblaciones americanas, incluidas lacandona, maya, mazahua y otomí que fueron analizadas en el presente estudio.

El linaje Q definido por Q-M3 y Q\* (paragrupos Q) es el más frecuente en las poblaciones de América (gráfica 4.1). La tabla 4.4 muestra poblaciones contemporáneas que presentan una alta frecuencia, mayor o igual al 70% del haplogrupo Q-M3. En cuanto al paragrupos Q\* sólo presenta una alta frecuencia en dos poblaciones americanas, los pima (75%) y triqui (100%). Cabe mencionar que las poblaciones cherokee cross, chippewa minnesota, chippewa wisconsin, creek, gwich'in, sioux y nahua-5 muestran frecuencias iguales o cercanas de Q-M3 y Q\*;

estas poblaciones también presentan varios individuos que fueron incluidos en el grupo “otro”, es decir, los individuos no muestran ninguno de los tres haplogrupos estudiados aquí (Q-M3, Q\* o C-M130).

El linaje C definido por C-M130 sólo se encontró en frecuencias iguales o menores al 44.4% en el continente americano. El haplogrupo C-M130 fue detectado en 14 poblaciones americanas; 10 de estas poblaciones son de la región norte, una población (mazahua) en México y tres poblaciones (kichwa-1 y 2; y wao) en la región sudamericana. Es la primera vez que se identifica este linaje en poblaciones mexicanas y no se ha reportado en centroamérica.

De las 52 poblaciones observadas en la tabla 4.4, 33 presentan individuos que no pertenecen a ninguno de los marcadores genéticos Q-M3, Q-M242 y C-M130 que definen los linajes Q y C. En el grupo llamado “otro” se incluye individuos que presentan mezcla genética identificada por los marcadores PM-45 (marcador de mezcla), M173 (mezcla de origen europeo) y YAP (mezcla de origen africano) que están reportados en la bibliografía o que presentan otro marcador no identificado aún (Bolnick *et al.*, 2006; Bortolini *et al.*, 2003; Geppert *et al.*, 2011, Dulik *et al.*, 2012; Kemp *et al.*, 2010; Sandoval *et al.*, 2012; Verdu *et al.* 2014; Zegura *et al.*, 2004).

Las frecuencias porcentuales y las frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma “Y” de las poblaciones centroamericanas son mostradas en la tabla 4.5. Se observa que el linaje Q-M3 es el haplogrupo más frecuente con un 73.3% de frecuencia media, en cuanto al paragrupa Q\* se tiene una frecuencia media del 19.5%, en estas poblaciones se tiene una ausencia del linaje C y presentan individuos en el grupo “otros” que incluyen los haplogrupos R en wounan y E, I y J en maya chórtí, y Pogomchí, e individuos que no fueron identificados dentro de ningún linaje.

La tabla 4.6 y la gráfica 4.1 muestran los resultados de las frecuencias porcentuales de los haplogrupos Q-M3, Q\* y C-M130 del continente americano. Se observa que la frecuencia media del haplogrupo Q-M3 es del 55.8% es la más alta de los tres haplogrupos, seguida del haplogrupo Q\* con una frecuencia del 15.4% y en menor frecuencia el haplogrupo C-M130 con 5.1%. El grupo “otro” muestra una frecuencia media del 23.6% en el continente. Cabe aclarar que el grupo “otro” incluye individuos que no han sido tipificados o que no mostraron ninguno de los linajes nativos de america, e individuos que presentan mezcla de origen europeo o africano.

La tabla 4.7 y la gráfica 4.2 muestran las frecuencias medias de los haplogrupos Q-M3, Q\*, C-M130 y el grupo “otro” en tres regiones americanas. En la gráfica 4.2 se observa que se incrementa la frecuencia media del linaje Q-M3 de norte hacia el sur del continente, siendo la frecuencia media más alta del 83.1% en la región sudamericana y la más baja 32.1% en la región norteamericana. El caso contrario ocurre con el haplogrupo Q\*, ya que se tiene un gradiente de norte a sur de mayor a menor frecuencia de este linaje, de 24.9% a 8.7%. Por otra parte, el haplogrupo C-M130 en el norte de América tiene la frecuencia más alta del 10.3%, en México tiene la frecuencia más baja del 0.7% y en la región sur de América tiene un aumento presentando una frecuencia media de 2.7%. Por último, el grupo “otro” también presenta un gradiente en las frecuencias medias en el continente americano, el valor más bajo de la frecuencia fue de 5.5% en sudamérica, aumentando en México con un 22.4% y la mayor frecuencia encontrada fue del 32.7% en norteamérica.



4.2.1 Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma "Y" y el grupo "otro" en norteamérica.

También en el gráfico 4.2 se observa que la frecuencia media más alta es la del haplogrupo Q-M3 con el 32.1%, le sigue la frecuencia de Q\* con 24.9% y finalmente el haplogrupo C con 10.3% y como se mencionó anteriormente esta región presenta una frecuencia media alta en el grupo "otro" 32.7%.

4.2.2. Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma "Y" y el grupo "otro" en México.

En la región de México (figura 4.2) la frecuencia media del haplogrupo Q-M3 es la mayor con 59.9%, le sigue el haplogrupo Q\* con 16.9% y la frecuencia del haplogrupo C-M130 es la más baja incluso de las tres regiones su frecuencia media es del 0.7%. En esta región sólo se encuentra un individuo de la población mazahua portador de la mutación C-M130.

4.2.3. Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma "Y" y el grupo "otro" en sudamérica.

La frecuencia media del linaje Q-M3 es del 83.1%, el cual es el valor más alto de las tres regiones del continente americano (figura 4.2); la frecuencia media del haplogrupo Q\* es del 8.7% que es el valor más bajo de las tres regiones y por último C-M130 con 2.7%. Esta región es la que presenta la frecuencia media más baja del grupo "otro" 5.5%.

#### 4.2.4. Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma "Y" y el grupo "otro" en norteamérica, centroamérica y sudamérica.

En la tabla 4.8 y la gráfica 4.3 se observan las frecuencias medias de los haplogrupo Q-M3, Q\* y el grupo "otro" en tres regiones americanas: norteamérica, centroamérica (bloque México-centroamericano) y sudamérica. La región norteamericana presenta una frecuencia del 32.1% del linaje Q-M3, la cual es baja comparado con las otras regiones, en el bloque México-centroamericano, se nota un marcado aumento de la frecuencia media de este linaje que es del 63.8%, más del doble que en norteamérica; de igual forma se obtuvo una frecuencia alta de 83.1% del linaje Q-M3 en la región sudamericana, la cual es la más alta de las tres regiones. El paragrupo Q\* presenta la frecuencia media más alta del 24.9% en la región norteamericana, su frecuencia se reduce al 17.7% en centroamérica; y por último el valor más bajo del 8.7% está presente en sudamérica.

En cuanto al grupo "otro" que representa individuos con linajes europeos, africanos o con presenta tres regiones con 43.0%, le sigue la región de centroamérica con un valor del 18.6% y por último una frecuencia del 8.2% en la región sudamericana, la cual es la frecuencia media más baja de las tres regiones.

**Tabla 4.4 Frecuencias porcentuales de los haplogrupos del Cromosoma "Y" en poblaciones americanas**

Población	N	Q-M3	Q*	C-M130	Otro	Región	Familia lingüística	Bibliografía
Cherokee Cross	27	33.3	26	3.7	37	Norteamérica	Iroquesa	Bolnick <i>et al.</i> , 2006
Cherokee Stillwell	35	31.4	11.4	0	57.1	Norteamérica	Iroquesa	Bolnick <i>et al.</i> , 2006
Cheyenne/Arapahoa	53	15.1	47.2	15.1	22.6	Norteamérica	Algonquina	Bolnick <i>et al.</i> , 2006; Zegura <i>et al.</i> , 2004
Chippewa	48	6.3	25	6.3	62.5	Norteamérica	Algonquina	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Chippewa Minnesota	9	22.2	22.2	44.4	11.1	Norteamérica	Algonquina	Bolnick <i>et al.</i> , 2006
Chippewa Turtle Mountain	51	5.9	0	0	94.1	Norteamérica	Algonquina	Bolnick <i>et al.</i> , 2006
Chippewa Wisconsin	37	8.1	13.5	0	78.4	Norteamérica	Algonquina	Bolnick <i>et al.</i> , 2006
Choctaw	12	58.3	33.3	0	8.3	Norteamérica	Muskogeana	Bolnick <i>et al.</i> , 2006
Creek	15	33.3	26.7	6.7	33.3	Norteamérica	Muskogeana	Bolnick <i>et al.</i> , 2006
Gwich'in	33	18.2	12.1	24.2	45.5	Norteamérica	Na-dene	Dulik <i>et al.</i> , 2012
Inuvialuit	56	10.7	41.1	1.8	46.4	Norteamérica	Eskimal-aleutiano	Dulik <i>et al.</i> , 2012
Jemez	13	76.9	23.1	0	0	Norteamérica	Kiowa-Tañoana	Kemp <i>et al.</i> , 2010
O'ódham Akimel	15	73.3	26.7	0	0	Norteamérica	Yuto-azteca	Kemp <i>et al.</i> , 2010
O'ódham Tohono	13	46.2	15.4	0	38.5	Norteamérica	Yuto-azteca	Kemp <i>et al.</i> , 2010
Pima	12	8.3	75	0	16.7	México	Yuto-azteca	Sandoval <i>et al.</i> , 2012
Sioux	27	25.9	25.9	29.6	18.5	Norteamérica	Sioux	Bolnick <i>et al.</i> , 2006
Tijchq	37	40.5	5.4	35.1	18.9	Norteamérica	Na-dene	Dulik <i>et al.</i> , 2012
Tlingit	11	63.6	18.2	18.2	0	Norteamérica	Na-dene	Dulik <i>et al.</i> , 2012
Cora	43	95.3	4.7	0	0	México	Yuto-azteca	Kemp <i>et al.</i> , 2010; Malhi <i>et al.</i> , 2008
Huichola	12	100	0	0	0	México	Yuto-azteca	Kemp <i>et al.</i> , 2010; Malhi <i>et al.</i> , 2008
<b>Lacandona</b>	49	95.9	2	0	2	México	Otomangue	Este estudio
<b>Maya 1</b>	45	77.8	6.7	0	15.6	México	Otomangue	Este estudio
<b>Maya 2</b>	18	61.1	11.1	0	27.8	México	Otomangue	Sandoval <i>et al.</i> , 2012
<b>Mazahua</b>	9	0	0	11.1	88.9	México	Otomangue	Este estudio
Mixteca	22	90.9	0	0	9.1	México	Otomangue	Kemp <i>et al.</i> , 2010; Malhi <i>et al.</i> , 2008
Nahua 5	14	50	0	0	50	México	Yuto-Azteca	Sandoval <i>et al.</i> , 2012
Nahua 2	10	90	10	0	0	México	Yuto-azteca	Kemp <i>et al.</i> , 2010; Malhi <i>et al.</i> , 2008
Nahua 4	17	41.2	47.1	0	11.8	México	Yuto-azteca	Sandoval <i>et al.</i> , 2012
Nahuas 1,3	12	66.7	25	0	8.3	México	Yuto-Azteca	Malhi <i>et al.</i> , 2008; Kemp <i>et al.</i> , 2010; Sandoval <i>et al.</i> , 2012
<b>Otomi</b>	18	5.6	22.2	0	72.2	México	Otomangue	Este estudio
Tarahumara	20	70	25	0	5	México	Yuto-azteca	Kemp <i>et al.</i> , 2010; Malhi <i>et al.</i> , 2008
Triqui	9	0	100	0	0	México	Otomangue	Sandoval <i>et al.</i> , 2012
Zapoteca	11	54.5	0	0	45.5	México	Otomangue	Kemp <i>et al.</i> , 2010; Malhi <i>et al.</i> , 2008
Ache	54	98.1	0	0	1.9	Sudamerica	Quechua	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Barira	12	100	0	0	0	Sudamerica	Chibcha	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Cinta-Larga	15	100	0	0	0	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Guarani	59	79.7	6.8	0	13.6	Sudamerica	Chibcha-Paeza	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Ingano	9	11.1	66.7	0	22.2	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Kaigang	22	86.4	0	0	13.6	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Kichwa 1	71	19.7	0	1.4	78.9	Sudamerica	Quechua	Geppert <i>et al.</i> , 2011
Kichwa 2	27	51.9	11.1	37.0	0	Sudamerica	Quechua	Baeta B. M 2011
Kraho	9	100	0	0	0	Sudamerica	Ge-Pano-Caribe	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Paacás Novos	15	100	0	0	0	Sudamerica	Ge-Pano-Caribe	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Parakaña	20	100	0	0	0	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Ticuna	33	21.2	12.1	0	66.7	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Urubu-Kapor	16	100	0	0	0	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Waiapi	14	100	0	0	0	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Wao	42	90.5	0.0	7.1	2.4	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Geppert <i>et al.</i> , 2011
Warao	12	100	0	0	0	Sudamerica	Chibcha-Paeza	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Wayuu	19	36.8	21.1	0	42.1	Sudamerica	Tucano-Ecuatorial	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Yukpa	12	100	0	0	0	Sudamerica	Ge-Pano-Caribe	Bortolini <i>et al.</i> , 2003
Zenu	30	33.3	46.7	0	20	Sudamerica	Guajiba desaparecida	Bortolini <i>et al.</i> , 2003

Q\* = Paragrupa que representa los sublinajes del haplogrupo Q-M242 sin incluir Q-M3.

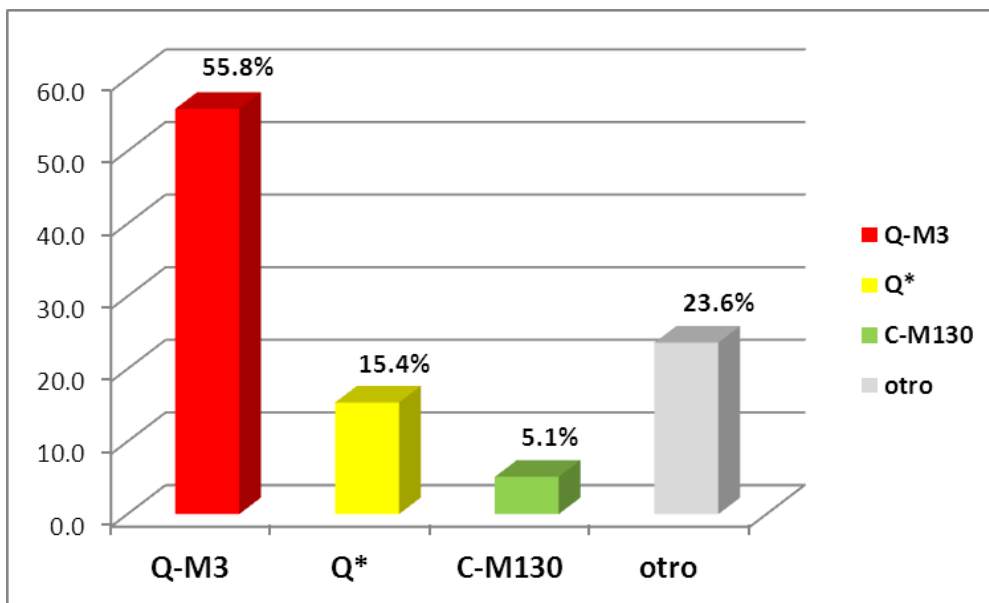
**Tabla 4.5 Frecuencias porcentuales y frecuencia media del haplogrupo Q-M3 en poblaciones centroamericanas**

Población	N	QM3	Q*	Otro	País	Lengua	Bibliografía
Ngöbé	29	79.3	20.7	0.0	Panamá	Chibcha	Ascunce <i>et al.</i> , 2008
Kuna	26	69.2	30.8	0.0	Panamá	Chibcha	Ascunce <i>et al.</i> , 2008
Emberá	17	58.8	41.2	0.0	Panamá	Chocó	Ascunce <i>et al.</i> , 2008
Wounan	16	75.0	12.5	12.5	Panamá	Chocó	Ascunce <i>et al.</i> , 2008
Maya chortí	19	73.7	0.0	26.3	Guatemala	Otomangue	Justice A. E., 2011
Maya pogomchí	25	84.0	12.0	4.0	Guatemala	Otomangue	Justice A. E., 2011
frecuencia media		73.3	19.5	7.1			

**Q\*= Paragrupa que incluye los haplogrupos Q-M242 (poblaciones mayas) y Q-P36 (poblaciones panameñas y mayas).**

**Tabla 4.6 Frecuencia porcentuales de los haplogrupos del cromosoma "Y" en el continente americano.**

Población	N	Q-M3	Q*	C-M130	otro
Norteamérica	504	120	119	49	216
México	309	218	38	1	52
Sudamérica	435	359	35	14	27
Total	1248	697	192	64	295
Frecuencia %		55.8	15.4	5.1	23.6

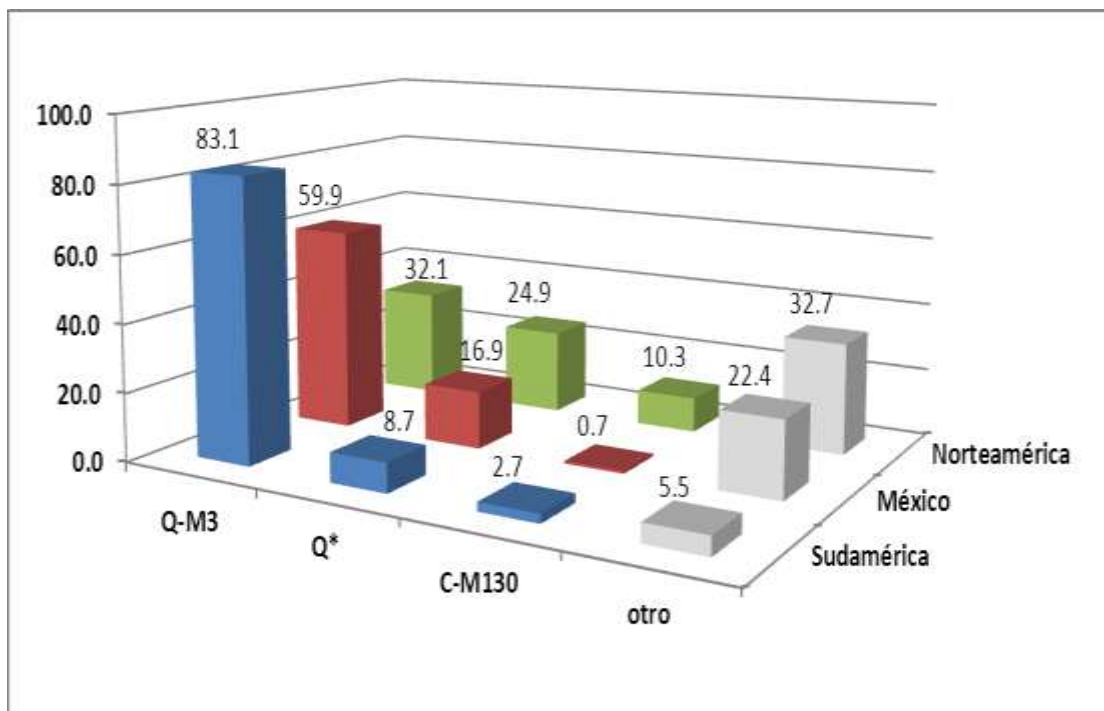


**Gráfica 4.1. Frecuencias porcentuales de los haplogrupos del cromosoma "Y" en el continente americano.**

**Tabla 4.7 Frecuencias medias de los haplogrupos del Cromosoma "Y" en tres regiones americanas: Norteamérica, México y Sudamérica.**

Región	N	Q-M3	Q*	C-M130	otro
Sudamérica	435	83.1	8.7	2.7	5.5
México	309	59.9	16.9	0.7	22.4
Norteamérica	504	32.1	24.9	10.3	32.7

**Q\*= Paragrupos Q, todos los sublinajes del linaje Q-M242 sin contener al linaje Q-M3.**

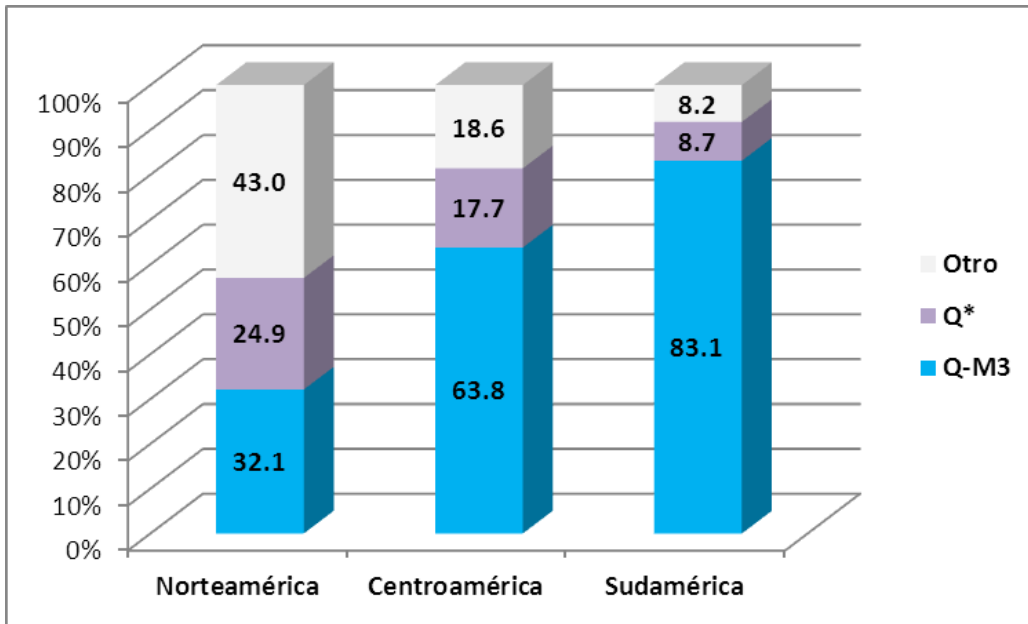


Gráfica 4.2. Gráfica de frecuencias medias de las tres regiones americanas: Norteamérica, México y Sudamérica. En verde la región norteamericana, en rojo la región Mexicana, en azul la región sudamericana y en gris el grupo "otro".

Tabla 4.8 Frecuencias medias de los haplogrupos del cromosoma " Y" en tres regiones americanas: Norteamérica, Centroamérica (México, Guatemala y Panamá) y Sudamérica.

Región	N	Q-M3	Q*	Otro	Total
Norteamérica	504	32.1	24.9	43.0	100.0
Centroamérica	441	63.8	17.7	18.6	100.0
Sudamérica	435	83.1	8.7	8.2	100.0

Q\*= Paragrupos Q, sin contener al linaje Q-M3



**Gráfica 4.3. Gráfica de Frecuencias medias del linaje Q-M3 de las tres regiones americanas: Norteamérica, Centroamérica (México y Centroamérica) y Sudamérica.**

#### 4.2.5 Análisis de Componentes Principales (ACP) de 56 poblaciones contemporáneas de América.

La tabla 4.9 muestra los resultados de los factores F1, F2 y F3 del análisis de componentes principales (ACP) que incluye 56 poblaciones contemporáneas que representan el norte, el bloque México-centroamericano y Sudamérica. En la tabla se muestran los valores propios de los factores f1-3 derivados de los linajes Q-M3, Q\* y C-M130 del cromosoma "Y" (tres variables), el porcentaje de variabilidad de cada factor, y el correspondiente acumulado de éstos. Los factores 1 y 2 reúnen casi el 100 % de la variabilidad, por lo que el gráfico en dos dimensiones tiene un alto nivel de confiabilidad.

**Tabla 4.9 Valores propios de los factores del ACP.**

	<b>f1</b>	<b>f2</b>	<b>f3</b>
<b>valor propio</b>	<b>1.94117</b>	<b>1.05883</b>	<b>4.99E-20</b>
<b>variabilidad (%)</b>	<b>64.706</b>	<b>35.294</b>	<b>1.66E-18</b>
<b>valor acumulado</b>	<b>64.706</b>	<b>99.99</b>	<b>100</b>

En la figura 4.2 se observa que 33 poblaciones en su mayoría del bloque México-centroamericano y sudamérica están agrupadas en la parte izquierda del gráfico. Principalmente, las poblaciones presentan una alta frecuencia del linaje Q-M3, una minoría de ellas muestra frecuencias similares de Q\* y Q-M3 (tabla 4.4). Este mismo patrón pudo observarse en la gráfica 4.1 en la que se muestra una frecuencia dominante del linaje Q-M3, este linaje es el más comúnmente encontrado en toda América.

Hay 16 poblaciones que se ubican en un solo punto del extremo izquierdo del gráfico (la mayoría de ellas Sudamericanas), de estas poblaciones 11 de ellas presentan una frecuencia del 100% del linaje Q-M3 y las restantes 4 muestran frecuencias altas de este mismo linaje. Cabe aclarar que la población restante Chippewa Turtle Mountain, se ubica en este mismo punto ya que solamente muestra el linaje Q-M3 (6.9%) y tiene una alta frecuencia de individuos (94.1%) en el grupo “otro”, es decir individuos que no presentan marcadores de linaje americano. El grupo “otro” fue excluido en el análisis del ACP.

También se aprecia en el extremo izquierdo de la gráfica, 10 poblaciones muy cercanas, cinco de ellas son mexicanas, cuatro sudamericanas y una centroamericana. Todas ellas presentan frecuencias altas de Q-M3 y frecuencias bajas de Q\* (tabla 4.4).

En la parte inferior derecha del ACP, se observa la población mexicana triqui alejada de las poblaciones, ésta presenta 100% de Q\* (tabla 4.4).



En la parte superior derecha del gráfico del ACP se ubica la población mazahua, que se encuentra bastante lejana de las demás poblaciones americanas. Su posición está definida por la presencia del linaje C-M130. Cabe resaltar que la población mazahua solo presentó un individuo con el linaje C-M130 y los 8 individuos restantes de esta población no mostraron ninguno de los linajes de nativos americanos.

Cabe señalar que en el ACP la mayoría de las poblaciones norteamericanas se encuentran en la parte derecha, las ubicadas en la parte superior muestran la presencia de C-M130 mientras que las de la parte inferior muestran frecuencias de medias a altas de Q\*. Esta misma tendencia la observamos en la gráfica 4.2, en la que la región de norteamérica presenta una menor frecuencia del linaje de Q-M3 y una mayor frecuencia de linaje Q\* y de C-M130, cuando se compara con las regiones de México y sudamérica. Los dos resultados, el ACP y la gráfica 4.2 sugieren que las poblaciones de norteamérica están genéticamente más lejanas del resto de las poblaciones aquí utilizadas que están representando las otras regiones geográficas de América.

Por otra parte, las 4 poblaciones centroamericanas se encuentran cercanas entre sí en la parte inferior del gráfico ACP ya que en términos generales muestran frecuencias altas de Q-M3 e intermedias de Q\*. En términos generales las 4 poblaciones de centroamérica no muestran un patrón claro de distribución que este estrechamente relacionado con alguna de las otras regiones americanas.

Por último, la mayoría de las poblaciones sudamericanas se encuentran en la parte izquierda del ACP, las cuales se encuentran cercanas a las poblaciones mexicanas debido a las altas frecuencias del linaje Q-M3. Incluso hay 11 poblaciones sudamericanas ubicadas en un solo punto en la parte izquierda del ACP.

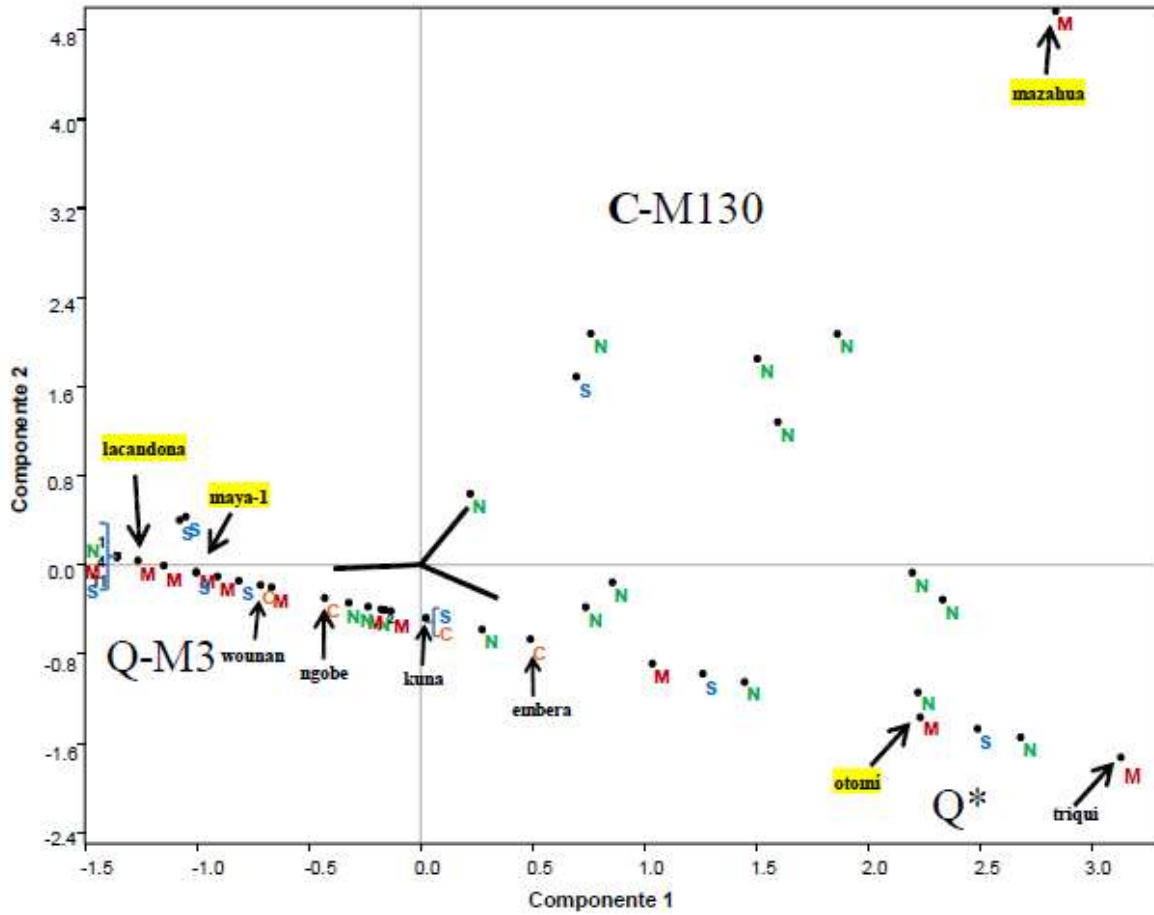


Figura 4.2 Gráfica de componentes principais de 56 poblaciones indígenas contemporáneas América. Poblaciones analizadas en este estudio se encuentran resaltadas en amarillo.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. Discusión en Poblaciones de México.

El haplogrupo Q-M3 está presente en las poblaciones maya-1, lacandona y otomí. Las dos poblaciones de origen maya muestran altas frecuencias de Q-M3, lo que concuerda con el patrón observado en la mayoría de las poblaciones de México. Mientras tanto, la población otomí presenta una frecuencia baja de este marcador; esto también es observado en la población pima. Por otra parte, Q-M3 estuvo ausente en la población mazahua y triqui, aunque cabe mencionar que el número de individuos analizados en estas dos poblaciones es pequeño. Aun así, llama la atención que ninguno de los nueve individuos mazahuas estudiados aquí presentara el haplogrupo Q-M3 o Q\* ya que son los más frecuentes en las poblaciones de México y América (Bailliet *et al.*, 2011, Bortolini *et al.*, 2003, Kemp *et al.*, 2010).

El marcador Q-M242 también se encontró en la población lacandona, maya-1 y otomí. Sin embargo, su frecuencia fue baja en las dos poblaciones de origen maya mientras que la población otomí mostró la frecuencia más alta de este linaje (22%). Q-M242 estuvo ausente en la población mazahua. Aun así las frecuencias del haplogrupo Q\* y Q-M3 podrían variar cuando se estudie un número mayor de individuos mazahuas.

El marcador C-M130 (RPS4Y<sub>711</sub>) estuvo presente en la población mazahua en una frecuencia del 11%. Ninguna de las otras tres poblaciones estudiadas aquí lo mostró. Es la primera vez que se identifica este marcador genético en las poblaciones mexicanas. La identificación de los linajes específicos dentro del grupo "otro" nos permitirá conocer con exactitud el porcentaje de mezcla de origen europeo o africano en las poblaciones de este estudio. La baja presencia de este

linaje en México puede ser consecuencia de un mayor contacto con individuos europeos después de la conquista y la subsecuente incorporación de sus linajes en las poblaciones nativas y/o a la drástica reducción de la población indígena por pandemias ocurridas en el siglo XVI. Pandemias que mataron alrededor de 20 millones de personas en el siglo XVI, según cálculos de Cook y Simpson en 1948. La representación de este marcador poco frecuente en las poblaciones mexicanas podría variar cuando se aumente el número de individuos y de poblaciones a estudiar.

Las poblaciones maya-1, lacandona, mazahua y otomí tienen individuos que no presentaron ninguno de los tres marcadores genéticos: Q-M3, Q-M242 y C-M130 (RPS4Y<sub>711</sub>). Las poblaciones lacandona y maya-1 presentaron una baja frecuencia de individuos del grupo “otros” con un 2% y 16% respectivamente, mientras que las poblaciones mazahua y otomí presentaron una frecuencia alta del 89% y 72% respectivamente en el denominado grupo “otro”. Al estudiar un mayor número de marcadores de mezcla permitirá conocer con exactitud las mutaciones que presentan estos individuos.

Los marcadores Q-M3 y Q-M242 definen el linaje Q en los nativos americanos, por lo tanto la población lacandona y maya-1 están principalmente caracterizadas por la presencia de este linaje, lo que concuerda a lo esperado para las poblaciones mexicanas (Kemp *et al.*, 2010; Sandoval *et al.*, 2012). Aunque la población otomí mostró el linaje Q y la mazahua el linaje C, estas poblaciones no están caracterizadas por estos linajes, ya que ambas muestran frecuencia más alta del grupo “otro”. Lo anterior sugiere la presencia de marcadores relacionados con mezcla génica de origen europeo o africano en las dos poblaciones estudiadas. La identificación específica de los linajes en los individuos mazahuas y otomíes permitirá caracterizar a estas poblaciones mexicanas.

Las poblaciones maya-1, maya-2 y lacandona no son estadísticamente diferentes entre sí por el método de ji cuadrada y en el gráfico del ACP las tres se muestran cercanas. Los resultados de la ji cuadrada y el ACP sugieren que maya-1, 2 y lacandona están genéticamente relacionadas por vía paterna. Cabe aclarar que la población lacandona y maya-2 presentan un valor de  $p= 0.491$ , por lo que el analizar un número de mayor de individuos permitirá conocer con precisión las relaciones génicas entre estas dos poblaciones.

En términos generales todas las poblaciones de origen maya se ubican en el cuadrante inferior izquierdo del ACP lo que sugiere un patrón de cohesión genética entre las poblaciones mayas de la Península de Yucatán. También una continuidad genética ha sido propuesta para las poblaciones mayas con los estudios del DNA mitocondrial (Acuña Alonzo 2010, Garfias Morales 2012, González et al. 2001, 2014, Pérez Martínez 2013). El análisis de un número mayor de individuos mayas del estado de Campeche y de otras regiones de la Península de Yucatán permitirá establecer con mayor claridad las relaciones de cercanía génica entre las poblaciones de origen maya.

La población otomí perteneciente a la familia lingüística Oto-mangue y los nahuas de Santo Domingo Ocotitlán (NH-4) de la familia lingüística Yuto-azteca, ambas poblaciones del Estado de México no fueron significativamente diferentes ( $p \geq 0.05$ ). Ambas poblaciones, los otomíes y los nahuas de Santo Domingo Ocotitlán fueron significativamente diferentes ( $p \geq 0.05$ ) de todas las poblaciones de origen maya (familia lingüística maya) en la prueba ji cuadrada. Además, los otomíes y nahuas del Estado de México se ubicaron relativamente cercanos entre sí pero bastante lejanos (en el cuadrante inferior derecho) de todas las poblaciones mayas en el gráfico del ACP. Por otra parte, los nahuas de Cuetzalan (NH-2) Atocpan (NH-3) y de Xochimilco del D. F. (NH-5) no presentaron diferencias significativas por prueba ji cuadrada con ninguna de las poblaciones mayas y se ubicaron de igual forma en el cuadrante inferior izquierdo del gráfico

ACP de México. Probablemente, la historia particular de migraciones y distribución de las poblaciones del centro de México permitirá conocer con mayor exactitud la relación genética existente entre estos grupos poblacionales.

Las poblaciones pima y triqui fueron estadísticamente diferentes de las demás poblaciones mexicanas en el análisis de ji cuadrada y también se ubican bastante lejanas del resto de las poblaciones en el ACP. Este resultado apoya el aislamiento genético en estas poblaciones debido al aislamiento geográfico y cultural (*Sandoval et al., 2012*).

Los resultados obtenidos de la prueba ji cuadrada y la ubicación distante de las poblaciones otomí y mazahua en el ACP sugieren que ambas están caracterizadas por diferentes marcadores genéticos del cromosoma “Y”, a pesar de pertenecer a la misma familia lingüística Oto-mangué, estar ubicadas geográficamente cercanas y compartir una historia en común. Más aún cabe resaltar que la población mazahua se muestra lejanamente distante de todas las poblaciones mexicanas debido a que presenta el linaje C-M130, el cual es por primera vez detectado en las poblaciones de México.

En esta tesis se sugiere que las poblaciones mazahua y otomí no están actualmente genéticamente relacionadas por vía paterna de acuerdo a los marcadores utilizados (Q-M3, Q-M242 y C-M130). Anteriormente, fue propuesto que ambas poblaciones del Estado de México mostraban una pequeña relación genética por vía materna (Garfias Morales; Pérez Martínez 2013). Este hallazgo es de gran trascendencia puesto que la gran mayoría de las poblaciones mexicanas que han sido estudiadas a la fecha están relacionadas genéticamente por los linajes del mtDNA y del cromosoma “Y” con excepción de algunas poblaciones de la familia lingüística Yuto-azteca. Cabe mencionar que aunque se analizó un número reducido de individuos mazahuas en este estudio, representan la mitad del número total de individuos otomíes analizados, por lo que llama la atención

que no se identificara el linaje Q, que es el más frecuente en las poblaciones de América. Cabe resaltar que las dos poblaciones cuentan con un gran porcentaje de individuos en el grupo “otros”, lo que significa que los individuos no presentaron ninguno de los tres marcadores fundadores Q-M3, Q-M242 o C-M130 y muy probablemente los individuos presentarán marcadores de origen europeo que fueron integrados en las poblaciones en un evento post conquista, lo que podrían estar ocasionado un enmascaramiento de la relación genética en estas poblaciones. Por lo tanto, es necesario realizar un estudio más amplio en cuanto al número de individuos antiguos y contemporáneos, número de marcadores genéticos de mezcla (SNPs) y otros marcadores genéticos como microsatélites (haplotipos) del cromosoma “Y” para tener un panorama más completo de la relación genética existente entre estas dos poblaciones a lo largo de su historia.

Las poblaciones nahuas quedaron distribuidas en distintos cuadrantes del ACP, lo cual sugiere distintos patrones de relaciones genéticas entre éstas. Cabe resaltar que las tres poblaciones nahua-1 (Atocpan), nahua-4 (Santo Domingo) y nahua-6 (Zitlala) se encuentran cercanas entre sí y se ubican en un cuadrante distinto de las demás poblaciones nahuas, lo que sugiere un distanciamiento genético a pesar de su cercanía geográfica, lingüística y su historia compartida. Sin embargo, esta propuesta podría modificarse al analizar un mayor número de individuos y marcadores genéticos en estas poblaciones.

Se necesita realizar una revisión exhaustiva de los procesos históricos de las poblaciones mazahuas, otomíes y nahuas, de los movimientos migratorios ocurridos en sus localidades, de otros parámetros culturales y del estudio de otros marcadores genéticos para el mejor entendimiento de los resultados obtenidos y así poder contribuir al estudio de los patrones genéticos que existen entre las poblaciones mexicanas.

## 5.2. Discusión de las Poblaciones de América.

La comparación de los resultados de los tres principales marcadores genéticos de los nativos americanos en las 52 poblaciones utilizadas para el análisis de frecuencias medias y el uso del grafico ACP con 56 poblaciones brindaron un panorama general del patrón estructural genético en el continente Americano, permitiendo apoyar la idea de que el haplogrupo Q-M3 es el que se encuentra con mayor frecuencia en las poblaciones americanas, seguido del Q\* y finalmente el haplogrupo C-M130 con valores de frecuencias bajas.

El haplogrupo Q-M3 muestra un patrón de distribución de su frecuencia que se caracteriza de menor a mayor, de la región norteamericana (32.1%) a la sudamericana (83.1%) (Tabla 4.4 y gráfica 4.2), mientras que el linaje Q-M242 muestra el patrón contrario, de mayor a menor frecuencia de norteamérica (24.9%) a sudamérica (8.7%). Cabe destacar que el paragrupo Q\* está presente en todas las poblaciones de norteamérica (excepto chipewa turtle), con frecuencias generalmente mayores a las que se presentan en algunas poblaciones de México, ya que usualmente este linaje está ausente en las poblaciones mexicanas. Cabe destacar que el haplogrupo Q-M242 presentó una alta frecuencia en dos poblaciones mexicanas, los pima (75%) y los triqui (100%). En el análisis estadístico realizado, la población pima fue ubicada en la región norteamericana debido a que comparte filiación lingüística (familia Yuto-azteca) con otras poblaciones de norteamérica, que muestra una ubicación geográfica cercana a esta región y que fue notablemente diferente con la mayoría de las poblaciones mexicanas en la prueba de  $\chi^2$  y su ubicación bastante lejana en el ACP.

El linaje C se encontró en frecuencias iguales o menores al 44.4% en el continente americano sólo detectado en 13 de las 52 poblaciones; 10 de estas poblaciones son de la región norte, una población (mazahua) en México y dos poblaciones (kichwa y wao) en la región sudamericana. Este linaje es más frecuente en el norte



del continente que en el sur, cabe resaltar que ambas regiones incluyen un número muy similar de poblaciones analizadas. Lo anterior sugiere que la estructura genética de las poblaciones de la región norte del continente es la más diversa en los linajes fundadores del cromosoma "Y". La baja frecuencia del linaje C podría estar relacionado con la deriva génica, la colonización temprana del continente de norte a sur y los movimientos poblacionales específicos de cada región. La baja frecuencia del linaje C también puede deberse a la reducción de la población nativa por la llegada de individuos europeos u africanos después de la conquista y/o las pandemias ocurridas post contacto, lo que pudo ocasionar la casi desaparición del C-M130 en las poblaciones mexicanas y sudamericanas.

Treinta y tres de las 52 poblaciones de la tabla 4.4, presentan individuos que no pertenecen a ninguno de los haplogrupos Q-M3, Q\* y C-M130 que definen los linajes Q y C; es muy posible que estos individuos presenten algún marcador de mezcla genética de origen europeo (por ejemplo M173 u otro) o de origen africano (por ejemplo YAP), éstos dos ejemplos de marcadores han sido ampliamente estudiados (Bolnick *et al.*, 2006; Bortolini *et al.*, 2003; Geppert *et al.*, 2011; Dulik *et al.*, 2012; Kemp *et al.*, 2010; Sandoval *et al.*, 2012; Zegura *et al.*, 2004). Sin embargo, podría suceder que también presentaran algún otro marcador de mezcla no identificado aún.

Tanto en la gráfica 4.2 (norteamérica, México y sudamérica) cómo en la 4.3 (norteamérica, centroamérica y sudamérica), en la cual se adicionaron poblaciones centroamericanas, se observa una tendencia al incremento de la frecuencia media del haplogrupo Q-M3 de norte hacia el sur del continente. En cualquiera de las dos gráficas se observa un gran aumento en la frecuencia media (aproximadamente del doble) en el haplogrupo Q-M3 entre norteamérica y México (tabla 4.2) o entre norteamérica y centroamérica (tabla 4.3).

Lo contrario ocurre con los linajes Q\* y C-M130, los cuales muestran un gradiente de mayor a menor frecuencia de norte hacia el sur de América (gráfica 4.2) o (gráfica 4.3 que muestra el linaje Q\*). Cabe mencionar que la frecuencia media de este linaje ligeramente se incrementa cuando se incluyeron las poblaciones de centroamérica. Este patrón diferente de distribución de las frecuencias de los linajes del cromosoma "Y" entre las poblaciones de centroamérica y sudamérica ha sido reportado en Ascunce *et al.* 2008 sugiriendo que la deriva génica ha tenido un papel primordial en la colonización de América. Además, se ha propuesto que el patrón de distribución de las frecuencias de los linajes también puede deberse a que la región de Panamá funcionó como barrera geográfica durante la colonización de sudamérica favoreciendo el aislamiento geográfico. Los resultados obtenidos en este estudio, sugieren que el patrón de distribución de las frecuencias medias de los linajes está relacionado con el evento de colonización inicial de América, apoyando el poblamiento del continente en dirección norte a sur. Varios autores apoyan la hipótesis de una sola ola migratoria y una colonización iniciada en el norte del continente americano, además de una reducción de la diversidad genética en las poblaciones conforme se alejaron de esta ubicación geográfica (Ascunce *et al.* 2008., Sandoval *et al.* 2012., Kolman *et al.* 1996., Wang *et al.* 2007).

El ACP que incluyó 56 poblaciones de América también mostró claramente la separación de las poblaciones con alta frecuencia de Q-M3, de las poblaciones con frecuencias intermedias de Q\*. Los ACP de México (figura 4.1) y de América (figura 4.2) junto con las frecuencias de los linajes fundadores del cromosoma "Y" (tabla 4.4) sugieren que la población mazahua está genéticamente distante del resto de las poblaciones de México. El estudio de un mayor número de individuos masculinos de la población mazahua permitirá conocer si existe una lejana relación génica del grupo poblacional.

Por otra parte, la presencia de individuos que no presentaron ni linaje Q o C sugiere que muy probablemente tienen un linaje que representa mezcla genética de origen europeo o africano, lo que se relaciona con eventos posteriores, es decir de la conquista de América por poblaciones de origen europeo, específicamente por la conquista española y/o migración de poblaciones anglosajonas principalmente al norte y sur de América. También hay que considerar el arribo de poblaciones de origen africano durante el periodo colonial. El patrón de distribución de estos linajes de mezcla debe ser el resultado de la historia demográfica de las poblaciones, que incluyó movimientos migratorios y finalmente, la incorporación de nuevos linajes no americanos. Los resultados obtenidos aquí en relación al grupo "otro" sugieren que la mezcla genética de origen ya sea europeo o africano es ligeramente mayor en el norte del continente lo que puede deberse a que se ha analizado un número mucho mayor de individuos de cada población en norteamérica. Cabe recordar que en la gráfica 4.3 el grupo "otro" incluye también el linaje C-M130, por lo tanto el gráfico está mostrando una sobrevaloración de los individuos que no mostraron ninguno de los linajes fundadores del cromosoma "Y", es decir, no es una representación precisa de un grupo relacionado solamente con marcadores de mezcla genética. Finalmente, es necesario realizar una mayor averiguación de los procesos históricos de la conquista de América en las diferentes regiones del continente americano para poder interpretar mucho mejor los resultados de la presente tesis.

## 6. CONCLUSIONES

Las poblaciones lacandona, maya y otomí presentaron el linaje Q del cromosoma "Y", siendo el marcador Q-M3 el más frecuente en las poblaciones de origen maya, mientras que el marcador Q-M242 fue el más frecuente en la población otomí.

El linaje C del cromosoma "Y" se identificó en la población mazahua; esta es la primera vez que se reporta este linaje en las poblaciones mexicanas.

En las poblaciones maya, lacandona, mazahua y otomí se encontraron individuos que no presentaron ninguno de los dos linajes del cromosoma "Y" y se clasificaron con el nombre de "otro". Lo anterior sugiere la presencia de linajes de descendencia europea o africana de origen más reciente.

Las pruebas estadísticas ji cuadrada y el análisis de componentes principales mostraron que las poblaciones mazahua y otomí del Estado de México, no están aparentemente genéticamente relacionadas por vía paterna de acuerdo a los marcadores usados en esta tesis, aunque pertenecen a la misma familia lingüística Oto-mangue, habitan las mismas localidades y comparten una historia en común. Se sugiere realizar un estudio con mayor número de individuos y otros marcadores genéticos para poder establecer alguna relación genética entre estas dos poblaciones.

De acuerdo a los resultados del ACP las poblaciones mayas analizadas aquí mostraron cercanía génica. Futuros análisis en la región no recombinante del cromosoma "Y" aportarán información para contribuir al entendimiento del patrón genético entre las poblaciones de origen maya.

Las poblaciones nahuas mexicanas se distribuyen en dos grupos con base a las frecuencias de los marcadores Q-M3 y Q-M242. Un grupo muestra frecuencias altas de Q-M3 y la ausencia o una frecuencia pequeña de Q-M242; mientras que el otro grupo presenta frecuencias similares de Q-M3 y Q-M242.

La mayoría de los individuos americanos presentan un linaje de origen asiático, ya sea el linaje "Q" o el C, siendo el linaje Q el más frecuente de los linajes fundadores del cromosoma "Y" en el continente americano.

El haplogrupo Q-M3 es el más frecuente en los nativos americanos, mostrando las frecuencias medias más altas con 83.1% las poblaciones de sudamérica.

El haplogrupo Q\* es el segundo más frecuente en los nativos de América con la frecuencia media más alta del 24.4% en las poblaciones de norteamérica.

El linaje C es el menos frecuente en el continente americano, mostrando la más baja frecuencia media del 0.7% en México.

El patrón de distribución de las frecuencias de los linajes fundadores del cromosoma "Y" de nativos americanos contemporáneos podría tener alguna relación con un muy probable proceso de la colonización original de América, de Norte a Sur.

Los individuos que no presentaron el linaje Q o C probablemente portan un marcador de mezcla genética de origen europeo o africano, relacionada con la conquista de América u otros eventos migratorios posteriores.

## 7. BIBLIOGRAFÍA

Acuña, Alonzo, A. P. (2010). *Identificación de los Haplogrupos Mitocondriales en Mayas Contemporáneos de Yucatán*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.

Aguirre, Lara, M.E. (2007). *Análisis de las Frecuencias del DNA Mitocondrial, un Acercamiento a la Historia Biológica de los Lacandones*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.

Arellano, A., Ayala, M., De La Fuente, B., De La Garza, M., Olmedo, B., Staines, L. (1997). *Los Mayas del Periodo Clásico*. México: Consejo Nacional para la Cultura y las Artes.

Ascunce, M., González-Oliver, A., Mulligan, C. J. (2008). *Y-Chromosome Variability in Four Native American Populations from Panama*. *Human Biology*. V. 80, No. 3, pp. 287–302.

Ascunce, M. S., Fane, J., Kassu, G, Toloza, A. C., Picollo, M. I., Gonzalez-Oliver, A., Reed, D. L. (2013). *Mitochondrial Diversity in Human Head Louse Populations Across the Americas*. *American Journal of Physical Anthropology*. 152:118-129.

Baeta, Bafalluy, M. (2011). *Estudio de la variabilidad del genoma mitocondrial y de marcadores sexuales en grupos étnicos de Ecuador*. Tesis Doctoral. Facultad de Medicina, Universidad de Zaragoza.

Bailliet, G., Ramallo, V., Muzzio, M., García, A., Santos, M. R., Alfaro, E. L., Dipierri, J. E., Salceda, S., Carnese, F. R., Bravi, C. M. Bianchi, N. O., Demarchi, D. A. (2009). *Brief Communication: Restricted Geographic Distribution for Y-Q\* Paragroup in South America*. *American Journal of Physical Anthropology*. 140:578–582.

Bailliet, G., Ramallo, V., Muzzio, Santos, M. M. R, Motti J. M. B., Bianchi, N. O., Bravi, C. M. (2011). *Antecedentes y nuevos aportes en el estudio del cromosoma Y en poblaciones humanas sudamericanas*. *J. Basic Appl. Genet*. 22:1–9.

- Balloux, F., Goudet, J. (2002). *Statistical properties of population differentiation estimators under stepwise mutation in a finite island model*. *Molecular Ecology*. 11:771-783.
- Barrientos, L. G. (2004). *Otomíes del Estado de México Pueblos indígenas del México contemporáneo*. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- Behar, D. M., Garrigan, D., Kaplan, M. E., Mobasher, Z., Rosengarten, D., Karafet, T. M., Quintana-Murci, L., Ostrer, H., Skorecki, K., Hammer, M. F. (2004). *Contrasting patterns of Y chromosome variation in Ashkenazi Jewish and host non-Jewish European populations*. *Hum. Genet.* 114:354–365.
- Bergen, A. W., Wang, C. Y., Tsai, J., Jefferson, K., Dey, C., Smith, K. D., Park, S. C., Tsai, S. J., Goldman, D. (1999). *An Asian-Native American paternal lineage identified by RPS4Y resequencing and by microsatellite haplotyping*. *Ann. Hum. Genet.* 63:63–80.
- Bianchi, N. O., Bailliet, G., Bravi, C. M., Carnese, F. R., Rothhammer, F., Martinez-Marignac, V. L., Pena S. D. J. (1997). *Origin of Amerindian Y-chromosomes as inferred by the analysis of six polymorphic markers*. *American Journal of Physical Anthropology*. 102:79–89.
- Boege, E. (2008). *El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México D.F., 344 p.p.
- Bolnick, D. A., Bolnick, D. I., Smith, D. G. (2006). *Asymmetric Male and Female Genetic Histories among Native Americans from Eastern North America*. *Mol. Biol. Evol.* 23(11):2161–2174.
- Bonatto, S. L., Salzano, F. M. (1997). *Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World*. *Am. J. Hum. Genet.* 61:1413-23.
- Bortolini, M. C., Salzano, F. M., Thomas M. G, Stuart, S., Nasanen, S. P., Bau, C. H., Hutz, M. H., Layrisse, Z., Petzl-Erler, M. L., Tsuneto, L. T., Hill, K., Hurtado, A. M., Castro-de-Guerra, D., Torres, M. M., Groot, H., Michalski, R., Nymadawa, P., Bedoya, G., Bradman, N., Labuda, D., Ruiz-Linares A. (2003). *Y-chromosome*

evidence for differing ancient demographic histories in the Americas. *Am. J. Hum. Genet.* 73:524–539.

Bracamonte, P. (1994). *La memoria enclaustrada: Historia indígena de Yucatán, 1750-1915*. México: CIESAS.

Brown, W. M. (1980). *Polymorphism in mitochondrial DNA of humans as revealed by restriction endonuclease analysis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 77:3605–9.

Burton, M. L., Moore, C. C., Whiting, J. W. M., Romney, A. K. (1996). *Regions based on social structure*. *Curr. Anthropol.* 37:87–123.

Cann R. L., Stoneking, M., Wilson, A. C. (1987). *Mitochondrial DNA and human evolution*. *Nature.* 325:31–36.

Capelli, C., Wilson, J. F., Richards, M., Stumpf, M. P., Gratrix, F., Oppenheimer, S., Underhill, P., Pascali, V. L., Ko, T. M., Goldstein, D. B. (2001). *A predominantly indigenous paternal heritage for the Austronesian-speaking peoples of insular Southeast Asia and Oceania*. *Am. J. Hum. Genet.* 68:432-443.

Carvajal, C., Soto, I., Pineda N., Ortíz, B., Duque, C., Ospina D., McCarthy M., Montoya P., Alvarez V., Bedoya G., Ruiz, L. (2000). *Strong Amerind/White sex bias and a possible Sephardic contribution among founders of a population in Northwest Colombia*. *Am. J. Hum. Genet.* 67:1287–95.

Cavalli-Sforza, S., Feldman, M. (2003). *The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution*. *Nat. Genet. Suppl.* 33:266–275.

Clavijero, F. J. (1780). *Historia Antigua de México*. Porrúa. México, D.F., 2003. 879 p.p.

Cinnioglu, C., King, R., Kivisild, T., Kalfoglu, E., Atasoy, S., Cavalleri, G. L., Lillie, A. S., Roseman, C. C., Lin, A. A., Prince, K., Oefner, P. J., Shen, P., Semino, O., Cavalli-Sforza, L. L., Underhill, P. A. (2004). *Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia*. *Hum. Genet.* 114:127–148.

Cook, S., Simpson, L., *The Population of Central Mexico in the Sixteenth Century*. Ibero Americana Vol. 31, Berkeley: Universidad de California; 1948.

Consortium CSaA. (2005). *Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome*. *Nature.* 437:69–87.

Crawford, M. H. (1998). *The Origins of Native Americans. Evidence from Anthropological Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge. 326 p.p.



- Cruciani, F., Santolamazza, P., Shen, P., Macaulay, V., Moral, P., Olckers, A., Modiano, D., Holmes, S., Destro, G., Coia, V., Wallace, D., Oefner, P., Torroni, A., Cavalli, L., Scozzari, R., Underhill, P. (2002). *A back migration from Asia to sub-Saharan Africa is supported by high-resolution analysis of human Y-chromosome haplotypes*. *Am. J. Hum. Genet.* 70:1197–1214.
- De la Garza-Camino, M., Nájera-Coronado, M. I. (2002). *Religión Maya*. Trotta. Madrid, España, 416 p.p.
- De la Cruz I, González-Oliver, A., Kemp, B. M., Román, J. A., Smith, D. G., Torre-Blanco, A. (2008) *Sex identification of infants sacrificed to the ancient Aztec rain gods in Tlatelolco, Mexico*. *Curr. Anthropol.* 49:519–526.
- Deng, W., Shi, B., He, X., Zhang, Z., Xu, J., Li, B., Yang, J., Ling, L., Dai, C., Qiang, B., Shen, Y., Chen, R. (2004). *Evolution and migration history of the Chinese population inferred from Chinese Y-chromosome evidence*. *J. Hum. Genet.* 49:339–348.
- (DoBeS). Documentation of Endangered Languages. (2006). Lacandon.  
Recuperado 10 de noviembre, 2010, de:  
<http://www.mpi.nl/DOBES/projects/lacandon/languages>
- Dulik, M. C., Owings, A. C., Gaieski, J. B., Vilar, M. G., Andre, A., Lennie, C., MacKenzie, M. A., Kritsch, I., Snowshoe, S. (2012). *Ychromosome analysis reveals genetic divergence and new founding nativelineages in athapaskan- and eskimoan-speaking populations*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109:8471–8476.
- Eroza Solana, J. E. (1994). *Pueblos indígenas de México. Los lacandones*. México: Instituto Nacional Indigenista.
- Eroza Solana, J. E. (2006). *Lacandones. Pueblos Indígenas del México Contemporáneo*. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México, D.F., 52 p.p.
- Falush D., Wirth T., Linz B., Pritchard J. K., Stephens M., Kidd M., Blaser M. J., Graham D. Y., Vacher S. et al. (2003). *Traces of human migrations in Helicobacter pylori populations*. *Science*. 299:1582–1585.

- Forster, P., Harding, R., Torroni, A. y Bandelt, H. J. (1996). *Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal*. *Am. J. Hum. Genet.* 59:935-45.
- Freeman, S., Herron, J. C. (2002). *Análisis evolutivo*, 2ª ed. Prentice Hall, Madrid.
- Garduño, C. J. (1999). *Temascalcingo Monografía Municipal*. México: Instituto Mexiquense de Cultura – Asociación Mexiquense de Cronistas Municipales – Gobierno del Estado de México.
- Garfias Morales, E. (2012). *Análisis de los Linajes Fundadores del DNA mitocondrial en cuatro poblaciones indígenas de México*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Geppert, M., Baeta, M., Nuñez, C.; Martínez-Jarreta, B.; Zweynert, S.; Vacas-Cruz, O. W.; González-Andrade, F.; González-Solorzano, J.; Nagy, M., Roewer, L. (2011). Hierarchical Y-SNP assay to study the hidden diversity and phylogenetic relationship of native populations in South America. *Forensic Science International: Genetics*. Vol.5, pp.100–104.
- Ghose C., Perez-Perez G. I., Dominguez-Bello M. G., Pride D. T., Bravi C. M., Blaser M. J. (2002). East Asian genotypes of *Helicobacter pylori* strains in Amerindians provide evidence for its ancient human carriage. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:15107– 15111.
- González, G. J. D., Gutiérrez, A. P. (1999). *Villa Victoria Monografía Municipal*. México: Instituto Mexiquense de Cultura – Asociación Mexiquense de Cronistas Municipales – Gobierno del Estado de México.
- González-Oliver, A., Márquez-Morfin, L., Jiménez, J. C., Torre-Blanco, A. (2001). *Founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in ancient Maya from Xcaret, Quintana Roo*. *American Journal of Physical Anthropology*. 116:230-235.
- González-Oliver, A., Acuña, A. P., De La Cruz, I., Garfias, E., Aguirre, M. E., Smith, D. G., Torre-Blanco, A. (2011). *Análisis genético de poblaciones mayas y lacandonas de las Tierras Bajas*. *IV Simposio Internacional El Hombre Temprano en América*. (pp. 59-74). IIA-UNAM, INAH, Museo del Desierto, A.C. México D. F.
- González-Oliver, A., Garfias Morales, E., Romero García, E., de la Cruz Laina, I., Acuña Alonzo, A. P., Pérez Martínez, M., Sánchez Solís, F., Corona Comunidad,

- B. C., Glenn Smith, D., Torre Blanco, A. (2014). *Análisis del DNA mitocondrial antiguo y contemporáneo: Un acercamiento a las relaciones genéticas en las poblaciones indígenas de Mesoamérica*. Revista Cuicuilco Nueva Época, artículos del dossier Antropología Genética. Editada por la Escuela Nacional de Antropología e Historia. 58: 153-161.
- Greenberg, J. H., Turner, C. G. II., Zegura, S. L. (1986). *The settlement of the Americas: a comparison of linguistic, dental, and genetic evidence*. Curr. Anthropol. 27:477–497.
- Guzmán Medina, M. G. V. (2005). *Una nueva mirada hacia los Mayas de Yucatán: identidad, cultura y poder*. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, 475 p.p.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001). *PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis*. Palaeontologia Electronica 4(1): 9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hammer, M. F., Karafet, T. M., Rasanayagam, A., Wood, E. T., Altheide, T. K., Jenkins, T., Griffiths, R. C., Templeton, A. R., Zegura, S. L. (1998). *Out of Africa and back again: Nested cladistic analysis of human Y chromosome variation*. Mol. Biol. Evol. 15:427–441.
- Hammer, M. F., Karafet, T. M., Redd, A. J., Jarjanazi, H., Santachiara-Benerecetti, S., Soodyall, H., Zegura, S. L. (2001). *Hierarchical patterns of global human Y-chromosome diversity*. Mol. Biol. Evol. 18:1189–1203.
- Hammer, M. F., Karafet, T. M., Park, H., Omoto, K., Harihara, S., Stoneking, M., Horai, S. (2006). *Dual origins of the Japanese: Common ground for hunter-gatherer and farmer Y chromosomes*. J. Hum. Genet. 51:47–58.
- Hernández Albertos, I. (2000). *Análisis Mitológico de los Mayas-Lacandones*. Tesina Profesional. Facultad de Medicina, UNAM.
- Horai S, Kondo R, Nakagawa-Hattori Y, Hayashi S, Sonoda S, Tajima K. (1993). *Peopling of the Americas, founded by four major lineages of mitochondrial DNA*. Mol Biol Evol 10:23–47.
- Hudjashov, G., Kivisild, T., Underhill, P. A., Endicott, P., Sanchez, J. J., Lin, A. A., Shen, P., Oefner, P., Renfrew, C., Villems, R. (2007). *Revealing the prehistoric*

*settlement of Australia by Y chromosome and mtDNA analysis. Proc. Natl. Acad. Sci.* 104:8726–8730.

Hurles, M. E., Nicholson, J., Bosch, E., Renfrew, C., Sykes, B. C., Jobling, M. A. (2002). Y chromosomal evidence for the origins of Oceanic-speaking peoples. *Genetics*. 160:289–303.

Ingman, M., Gyllensten, U. (2001). *Analysis of the complete human mtDNA genome: methodology and inferences for human evolution. J. Hered.* 92:454–61.

Ingman, M., Kaessmann, H., Paabo S., Gyllensten, U. (2000). *Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. Nature.* 408:708–13170.

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (2011). *Censo de población y vivienda 2010.* México. Disponible en: <http://www.censo2010.org.mx/>

Instituto Nacional Indigenista. (1982). *Grupos Étnicos de México.* México.

Jobling, M. A., Tyler-Smith, C. (2003) .*The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. Nat. Rev. Genet.* 4:598–612.

Justice A. E. (2011). *Genetic Structure of the Maya in Guatemala: Perspectives on the Population History of the Maya using mtDNA and Ychromosome Markers.* Tesis doctoral. University of Kansas.

Karafet, T. M., Zegura, S. L., Vuturo-Brady, J., Posukh, O., Osipova, L., Wiebe, V., Romero, F., Long, J. C., Harihara, S., Jin, F., Dashnyam, B., Gerelsaikhan, T., Omoto, K., Hammer, M. F (1997). *Y chromosome markers and trans-Bering Strait dispersals. American Journal of Physical Anthropology.* 102:301–314.

Karafet, T. M., Zegura, S. L., Posukh. O., Osipova, L., Bergen, A., Long, J., Goldman, D., Klitz, W., Harihara, S., de Knijff, P., Wiebe, V., Griffiths, R. C., Templeton, A. R, Hammer, M. F. (1999). *Ancestral Asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes. Am. J. Hum. Genet.* 64:817–831

Karafet, T. M., Xu, L., Du, R., Wang, W., Feng, S., Wells, R. S., Redd, A. J., Zegura, S. L., Hammer, M. F. (2001). *Paternal population history of East Asia: Sources, patterns, and microevolutionary processes. Am. J. Hum. Genet.* 69:615–628.

Karafet, T. M., Osipova, L. P., Gubina, M. A., Posukh, O. L., Zegura, S. L., Hammer, M. F. (2002). *High levels of Y-chromosome differentiation among native*

*Siberian populations and the genetic signature of a boreal hunter-gatherer way of life.* Hum. Biol. 74:761–789.

Karafet, T. M., Lansing, J. S., Redd, A. J., Reznikova, S., Watkins, J. C., Surata, S. P., Arthawiguna, W. A., Mayer, L., Bamshad, M., Jorde, L. B., Hammer M. F. (2005). *Balinese Y-chromosome perspective on the peopling of Indonesia: Genetic contributions from pre-Neolithic hunter-gatherers, Austronesian farmers, and Indian traders.* Hum. Biol. 77:93–114.

Karafet, T. M., Mendez, F. L., Meilerman, M. B, Underhill, P. A., Zegura, S. L., Hammer, M. F. (2008). *New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree.* Genome Res. 18:830–838.

Kayser, M., Kittler, R., Erler, A., Hedman, M., Lee, A. C., Mohyuddin, A., Mehdi, S.Q., Rosser, Z., Stoneking, M., Jobling, M. A., Sajantila, A., Tyler-Smith. (2004). *A comprehensive survey of human Y-chromosomal microsatellites.* Am. J. Hum. Genet. 74(6):1183-1197.

Kayser, M., Brauer, S., Cordaux, R., Casto, A., Lao, O., Zhivotovsky, L. A., Moysen-Faurie, C., Rutledge, R. B., Schiefenhoewel, W., Gil, D., Lin, A., Underhill, P., Oefner, P., Trent, R., Stoneking M. (2006). *Melanesian and Asian origins of Polynesians: mtDNA and Y chromosome gradients across the Pacific.* Mol. Biol. Evol. 23:2234–2244.

Kemp, B. M., Resendez, A., Román, Berrelleza, J. A., Malhi, R. S., Smith, D. G. (2005). *An analysis of ancient Aztec mtDNA from Tlatelolco: Pre-Columbian relations and the spread of UtoAztecan.* *Biomolecular Archaeology: Genetic Approaches to the Past*, ed. Reed. D. M. (Southern Illinois University, Carbondale, IL), 22–46 p.p.

Kemp B. M., González-Oliver A., Malhi R. S., Monroe C., Schroeder K. B., McDonough J., Rhett G., Resendéz A., Peñaloza-Espinosa R. I., Buentello-Malo L., Gorodesky C., Smith D. G. (2010). *Evaluating the Farming/Language Dispersal Hypothesis with genetic variation exhibited by populations in the Southwest and Mesoamerica.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 107:6759–6764.

King, T. E., Bowden, G. R., Belaresque, P. L., Adams, S. M., Shanks, M. E., Jobling, M. A. (2007). *Thomas Jefferson's Y chromosome belongs to a rare European lineage. American Journal of Physical Anthropology.* 132:583–589.

Kivisild, T., Rootsi, S., Metspalu, M., Mastana, S., Kaldma, K., Parik, J., Metspalu, E., Adojaan, M., Tolk, H. V., Stepanov, V., et al. Golge, M., Usanga, E., Papiha, S., Cinnioglu, C., King, R., Cavalli-Sforza, L., Underhill, P., Villems, R. (2003). *The genetic heritage of the earliest settlers persists both in Indian tribal and caste populations. Am. J. Hum. Genet.* 72:313–332.

Kivisild, T., Shen, P., Wall, D. P., Do, B., Sung, R., Davis, K., Passarino, G., Underhill, P., Scharfe, C., Torroni, A., Scozzari, R., Modiano, D., Coppa, A., Knijff, P., Feldman, M., Cavalli-Sforza, L., Oefner, P. (2006). *The role of selection in the evolution of human mitochondrial genomes. Genetics.* 172:373–87.

Knijff, P. (2000). *Messages through bottlenecks: On the combined use of slow and fast evolving polymorphic markers on the human Y chromosome. Am. J. Hum. Genet.* 67:1055–1061.

Kolman C. J., Sambuughin N., Bermingham E. (1996). *Mitochondrial DNA analysis of Mongolian populations and implications for the origin of New World founders. Genetics* 142:1321–1334.

Lastra, Y. (2006). *Los otomíes, su lengua y su historia.* México: Instituto de Investigaciones Antropológicas – UNAM.

Lell, J. T., Brown, M. D., Schurr T. G, Sukernik R. I., Starikovskaya Y. B., Torroni A., Moore, L. G., Troup G. M., Wallace, D. C. (1997). *Y chromosome polymorphisms in Native American and Siberian populations: identification of Native American Y chromosome haplotypes. Hum. Genet.* 100:536–543.

Lell, J. T., Sukernik R. I., Starikovskaya Y. B., Su B. Jin L., Schurr T. G., Underhill P. A., Wallace, D. C. (2002). *The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes. Am. J. Hum. Genet.* 70:192–206.

López., R. (2005). *Otomíes y mexicanos en la tierra de en medio.* Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.

Malhi, R. S., Gonzalez-Oliver A., Schroeder K. B., Kemp, B. M., Greenberg, J. A., Dobrowski, S. Z., Smith, D. G., Resendez A., Karafet T., Hammer M. (2008).

*Distribution of Y chromosomes among native North Americans: a study of Athapaskan population history. American Journal of Physical Anthropology.* 137(4):412-424.

Messmacher, M., Genovés, S., Villanueva, M., Lisker, R., Lastra, Y., Navarrete, C., Villa-Rojas, A., Cámara-Barbachano, F., Nolasco, M., Melesio, M., GalindoBlanco, A., Gálvez, E., Maldonado, C. (1986). *Dinámica Maya: Los Refugiados Guatemaltecos*. FCE. México, D.F., 355 p.p.

Mishmar, D., Ruiz-Pesini, E., Golik, P., Macaulay, V., Clark, A.G. (2003). *Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100:171–76.

Moodley Y., Linz B., Bond R. P., Nieuwoudt M., Soodyall H., Schlebusch C. M., Bernhoeft S., Hale J., Suerbaum S. (2012). *Age of the association between Helicobacter pylori and man. PLoS Pathogens.* 8:e1002693.

Morley, S. G. (1977). *Historia general de los antiguos Mayas*. En L. H. Hollos, R. Ruíz, R. Igoyen y H. Lara (Eds.), *Enciclopedia Yucatanense* (Vol. 2, págs. 5 – 54). México: Gobierno de Yucatán.

Mulligan C. J., Kitchen A., Miyamoto M. M. (2008). *Updated three stage model for the peopling of the Americas. PLoS One.* 3: e3199.

Nasidze, I., Quinque, D., Ozturk, M., Bendukidze, N., Stoneking, M. (2005). *MtDNA and Y-chromosome variation in Kurdish groups. Ann. Hum. Genet.* 69:401–412.

Nolasco, A. M. A. (1999). *Aculco Monografía Municipal. México: Instituto Mexiquense de Cultura – Asociación Mexiquense de Cronistas Municipales – Gobierno del Estado de México.*

Nonaka, I., Minaguchi, K., Takezaki, N. (2007). *Y-chromosomal binary haplogroups in the Japanese population and their relationship to 16 Y-STR polymorphisms. Ann. Hum. Genet.* 71:480–495.

Oota, H., Setteetham-Ishida, W., Tiwaweck, D., Ishida, T. and Stoneking, M. (2001). *Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilocal versus patrilocal residence. Nat. Genet.* 29, 20-21.

Palka, J. W. (2005). *Unconquered Lacandon Maya: Ethnohistory and Archaeology of Indigenous Culture Change*. [Book review: C. Isendahl]. *Journal of Latin America Anthropology*. 218 – 220.

Patil, N. , Berno, A. J. , Hinds, D. A. , Barrett, W. A. , Doshi, J. M. , Hacker, C. R. , Kautzer, C. R., Lee., D. H. , Marjoribank, C. S., McDonough, D. P. , Nguyen, B. T. N. , Norris, M. C., Sheehan, J. B. , Shen, N. , Stern, D., Stokowski, Renee, P. , Thomas, D. J. , Trulson, M. O., Vyas, K. R. , Frazer, K. A. , Fodor, S. P. A. , Cox, D. R. (2001). *Blocks of limited haplotype diversity revealed by high-resolution scanning of human chromosome 21*. *Science* 294, 1719-1723.

Pena, S. D., Santos, F. R., Bianchi, N., Bravi, C. M., Carnese, F. R., Rothhammer, F., Gerelsaikhan. (1995). *Identification of a major founder Y-Chromosome haplotype in Amerindians*. *Nat. Genet.* 11:15–16.

Pérez Martínez Mauricio, (2013). *Relaciones Genéticas Determinadas con DNA mitocondrial en poblaciones Mesoamericanas Contemporaneas Mazahua, Otomí, Lacandona y Maya Antigua*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Poloni E. S., Semino O., Passarino G., Santachiara-Benerecetti A. S., Dupanloup L., Langaney A., Excoffier L. (1997). *Human genetic affinities for Y-chromosome P49a,f/ Taq I haplotypes show strong correspondence with linguistics*. *Am. J. Hum. Genet.* 61:1015–1035.

Questa Rebolledo., A., Utrilla-Sarmiento, B. (2006). *Otomíes del Norte del Estado de México y sur de Querétaro*. Pueblos Indígenas del México Contemporáneo. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas. México.

Regueiro, M., Cadenas, A. M., Gayden, T., Underhill, P. A., Herrera, R. J. (2006). *Iran: Tricontinental nexus for Y-chromosome driven migration*. *Hum. Hered.* 61:132–143.

Robin, E.D., Wong, R. (1988). *Mitochondrial DNA molecules and virtual number of mitochondria per cell in mammalian cells*. *J. Cell. Physiol.* 136:507–13.

Romero García, E. (2010). *Análisis de los linajes fundadores del DNA mitocondrial en los grupos étnicos contemporaneos: Mazahua y Otomí del Estado de México*. Tesis Profesional. ENAH, INAH. México.D.F.



Rootsi, S., Magri, C., Kivisild, T., Benuzzi, G., Help, H., Bermisheva, M., Kutuev, I., Barac, L., Pericic, M., Balanovsky, O., Pshenichnov, A., Dion, D., Grobei, M., Zhivotovsky, L., Battaglia, V., Achilli, A., Al-Zahery, N., Parik, J., King, R., Cinnioglu, C., Khusnutdinova, E., Rudan, P., Balanovska, E., Scheffrahn, W., Simonescu, M., Brehm, A., Goncalves, R., Rosa, A., Moisan, J., Chaventre, A., Ferak, V., Furedi, Sandor., Oefner, P., Shen, P., Beckman, L., Mikerezi, I., Terzic, R., Primorac, D., Cambon, T., Krumina, A., Torroni, A., Underhill, P., Santachiara, B., Villems, R., Semino, Ornella. (2004). *Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe*. *Am. J. Hum. Genet.* 75:128–137

Rootsi, Siiri., Zhivotovsky, L. A., Baldovic, M., Kayser, M., Kutuev, I. A., Khusainova, R., Bermisheva, M. A., Gubina, M., Fedorova Sardana A., Ilumae A., Khusnutdinova E, K., Voevoda, M., Osipova, L., Stoneking, M., Lin A., Ferak V., Parik J ., Toomas, K., Underhill, P., Villems, R. (2007). *A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe*. *Eur. J. Hum. Genet.* 15:204–211.

Ruiz Linares, A., Ortiz-Barrientos, D, Figueroa, M., Mesa, N., Munera, J. G., Bedoya, G., Velez, I. D., Garcia, L. F., Perez-Lezaun, A., Bertranpetit, J., Feldman, M. W., Goldstein, D. B. (1999). *Microsatellites provide evidence for Y chromosome diversity among the founders of the New World*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96:6312–6317.

Sánchez, B.J. (1997). *Ixtlahuaca Monografía Municipal*. México: Instituto Mexiquense de Cultura – Asociación Mexiquense de Cronistas Municipales – Gobierno del Estado de México.

Sánchez Solís, J. F. (2010). *Análisis de los linajes fundadores del DNA mitocondrial en individuos contemporáneos: mazahuas, otomíes y mestizos del Estado de México*. Tesina Profesional. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco.

Salem, A. H., Badr, F. M., Gaballah, M .F. Paabo, S. (1996). *The genetics of traditional living: Y-chromosomal and mitochondrial lineages in the Sinai Peninsula*, *Am. J. Human. Genet.* 59:741-743.

- Sandoval, K., Moreno-Estrada, A., Mendizabal, I., Underhill, P. A., Lopez-Valenzuela, M., Rosenda Peñaloza-Espinosa, Lopez-Lopez, M., Buentello-Malo, L., Avelino, H., Calafell, F., Comas, D. (2012). *Y-chromosome diversity in Native Mexicans reveals continental transition of genetic structure in the Americas. American Journal of Physical Anthropology*. 148:395– 405.
- Sandoval, Forrero, E. (1997). *Población y cultura en la etnoregión mazahua (jañtjo)*. Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México, D.F., 137 p.p.
- Santos, F. R., Bianchi, N. O., Pena, S. D. (1996). *Worldwide distribution of human Y-chromosome haplotypes*. *Genome Res*. 6:601–611
- Sheffler, L. (1992). *Los indigenas mexicanos*. México: Panorama Editorial.
- Scheinfeldt, L., Friedlaender, F., Friedlaender, J., Latham, K., Koki, G., Karafet, T., Hammer, M., Lorenz, J. (2006). *Unexpected NRY chromosome variation in Northern island Melanesia*. *Mol. Biol. Evol*. 23(8):1628-1641.
- Seielstad M. T., Minch E., Cavalli-Sforza L. L. (1998). *Genetic evidence for a higher female migration rate in humans*. *Nat. Genet*. 20:278–280.
- Seielstad, M., Yuldasheva, N., Singh, N., Underhill, P., Oefner, P., Shen, P., Wells, R. S. (2003). *A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the Americas*. *Am. J. Hum. Genet*. 73:700–705.
- Semino, O., Santachiara-Benerecetti, A. S., Falaschi, F., Cavalli-Sforza, L. L., Underhill, P. A. (2002). *Ethiopians and Khoisan share the deepest clades of the human Y-chromosome phylogeny*. *Am. J. Hum. Genet*. 70:265–268.
- Semino, O., Magri, C., Benuzzi, G., Lin, A. A., Al-Zahery, N., Battaglia, V., Maccioni, L., Triantaphyllidis, C., Shen, P., Oefner, P. (2004). *Origin, diffusion, and differentiation of Y-chromosome haplogroups E and J: Inferences on the neolithization of Europe and later migratory events in the Mediterranean area*. *Am. J. Hum. Genet*. 74:1023–1034.
- Sengupta, S., Zhivotovsky, L. A., King, R., Mehdi, S. Q., Edmonds, C. A., Chow, C. E., Lin, A. A., Mitra, M., Sil, S. K., Ramesh, A., Rani M. V. U., Thakur, C. M., Cavalli, Sforza L., Majumder Partha P., Underhill Peter A. (2006). *Polarity and temporality of high-resolution Y-chromosome distributions in India identify both*

*indigenous and exogenous expansions and reveal minor genetic influence of Central Asian pastoralists. Am. J. Hum. Genet. 78:202–221.*

Sims, L. M., Garvey, D., Ballantyne, J. (2007). *Sub-populations within the major European and African derived haplogroups R1b3 and E3a are differentiated by previously phylogenetically undefined Y-SNPs. Hum. Mutat. 28:97.*

Solano, A., Playán, A., López-Pérez, M. J. y Montoya, J. (2001). *Enfermedades genéticas del ADN mitocondrial humano. Salud Pública de México 43:151-161.*

Soustelle, J. (1993). *La Familia Otomí-Pame. México: Instituto Mexiquense de Cultura y Universidad Autónoma del Estado de México.*

Stone A. C., Stoneking M. (1998). *mtDNA analysis of a prehistoric Oneota population: implications for the peopling of the New World. Am. J. Hum. Genet. 62:1153–70.*

Su, B., Xiao, J., Underhill, P., Deka, R., Zhang, W., Akey, J., Huang, W., Shen, D., Lu, D., Luo, J., Chu, J., Tan, J., Shen, P., Davis, R., Cavalli-Sforza, L., Chakraborty, R., Xiong, M, Du, R., Oefner, P., Chen, Z., Jin, L. (1999). *Y-chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last Ice Age. Am. J. Hum. Genet. 65:1718–1724.*

Su, B., Jin, L., Underhill, P., Martinson, J., Saha, N., McGarvey, S. T., Shriver, M. D., Chu, J., Oefner, P., Chakraborty, R., Deka, R. (2000). *Polynesian origins: Insights from the Y chromosome. Proc. Natl. Acad. Sci. 97:8225–8228.*

Tamm E., Kivisild T., Reidla M., Metspalu M., Glenn Smith D., Mulligan C. J., Bravi C. M., Rickards O., Martinez-Labarga C., Khusnutdinova, E., Fedorova, S., Golubenko, M., Stepanov, V., Gubina., Zhadanov, S., Ossipova, L., Damba, L., Voevoda, M., Dipierri, J, Villems, R., Malhi, R (2007). *Beringian standstill and spread of Native American founders. PLoS One. 2:e829.*

Thangaraj, K., Singh, L., Reddy, A. G., Rao, V. R., Sehgal, S. C., Underhill, P. A., Pierson, M., Frame, I. G., Hagelberg, E. (2003). *Genetic affinities of the Andaman Islanders, a vanishing human population. Curr. Biol. 13:86–93.*

- Thomson, R., Pritchard, J. K., Shen, P., Oefner, P. J., Feldman, M. W. (2000). *Recent common ancestry of human Y chromosomes: Evidence from DNA sequence data*. PNAS. Vol. 97:137360–7365.
- Tarazona-Santos E., Santos F. R. (2002). *The peopling of the Americas: a second major migration?*. Am. J. Genet. 70:1377–1380.
- Torrioni, A., Schurr, T. G., Cabell, M. F., Brown, M. D., Neel, J. V., Larsen, Merethe., Smith, D. G., Vullo, Carlos., Wallace, Douglas, C. (1993). *Asian affinities and continental radiation of the four founding Native American mtDNAs*. Am. J. Hum. Genet. 53:563–90.
- Torrioni, A., Miller, J. A, Moore, L. G., Zamudio, S., Zhuang, J., Droma, T., Wallace, D. C. (1994). *Mitochondrial DNA analysis in Tibet: implications for the origin of the Tibetan population and its adaptation to high altitude*. American Journal of Physical Anthropology. 93:189–199.
- Trench, T. (2005). *Representaciones y sus impactos: El caso de los Lacandones en la Selva Lacandona*. Liminar. Estudios Sociales y Humanísticos. 3(2): 48 -69.
- Underhill, P. A., Jin, L., Zemans, R., Oefner, P. J., Cavalli- Sforza, L. L. (1996). *A pre-Columbian Y chromosome-specific transition and its implications for human evolutionary history*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 93:196–200.
- Underhill, P. A., Jin, L., Lin, A., Qasim, S., Jenkins, T., Vollrath, D., Davis R., Cavalli-Sforza L. L., Oefner, P. J. (1997). *Detection of numerous Y chromosome biallelic polymorphisms by denaturing high performance liquid chromatography (DHPLC)*. Genome Res. 7:996–1005.
- Underhill, P. A., Passarino, G., Lin, A. A., Shen, P., Mirazon Lahr, M., Foley, R. A., Oefner, P. J., and Cavalli-Sforza, L. L. (2001). *The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations*. Ann. Hum. Genet. 65:43–62.
- Underhill, P, A., Kivisild, T. (2007). *Use of Y Chromosome and Mitochondrial DNA Population Structure in Tracing Human Migrations* Peter A. Underhill<sup>1</sup> and Toomas Kivisild. Annu. Rev. Genet. 41:539–64.
- Verdu, P., Pemberton, T., Laurent, R., Kemp, B, Gonzalez-Oliver, A., Gorodezky, C., Hughes, C., Shattuck, M., Petzelt, B., Mitchell, J., Harry, H., William, T., Worl, R., Cybulski J, Rosenberg, N., Malhi, R. (2014). *Patterns of Admixture and*

*Population Structure in Native Populations of Northwest North America* PLOS Genetics 10(8): e1004530.

Vigilant, L., Stoneking, M., Harpending, H., Hawkes, K., Wilson, A. C. (1991). *African populations and the evolution of human mitochondrial DNA*. Science. 253:1503–7.

Villa Rojas, A. (1985). Estudios Etnológicos. *Los Mayas*, Serie Antropológicas. Núm. 38, UNAM, México.

Wang, S., Lewis, C. M. Jr., Jakobsson, M., Ramachandran, S., Ray, N., Ray, N., Bedoya, G., Rojas, W., Parra, M., Molina, J., Gallo, Carla., Mazzotti, G., Poletti, G, Hill, K., Hurtado, A., Labuda, D., Klitz, W., Barrantes, R., Bortolini, M., Salzano, F., Petzl-Erler, M., Suneto, E., Rothhamme, F., Excoffier, L, Feldman, M, Rosenberg, N., Ruiz-Linares, A. (2007). *Genetic variation and population structure in Native Americans*. PLoS Genet 3(11): e185.

Wooding, S., Ostler, C., Prasad, B. V., Watkins, W. S., Sung, S. (2004). *Directional migration in the Hindu castes: inferences from mitochondrial, autosomal and Y-Chromosomal data*. Hum. Genet. 115:221–29.

Wright, D, (1995). *El papel de los otomíes en las culturas del Altiplano Central: 5000 a.C.-1650 d.C*. In F. E. Nava (Ed.), Primer Coloquio de Otopames (p. 225-242). Querétaro, México.

Y Chromosome Consortium. (2002). *A nomenclature system for the tree of human Y-Chromosomal binary haplogroups*. Genome Res. 12:339–348.

Zane, L., Bargelloni, L; Patarnello, T. (2002). *Strategies for microsatellite isolation: a review*. Molecular Ecology. 11:1-16.

Zegura, S. L., Karafet, T. M., Zhivotovsky, L. A., Hammer, M. F. (2004). *High-resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas*. Mol. Biol. Evol. 21:164–175.

Zhang, F., Su, B., Zhang, Y., Jin, Li. (2007). *Genetic studies of human diversity in East Asia* Phil. Trans. R. Soc. B. 362:987–995.

Zerjal, T., Pandya, A., Thangaraj, K., Ling, E. Y., Kearley, J., Bertoneri, S., Paracchini, S., Singh, L., Tyler-Smith, C. (2007). *Y-Chromosomal insights into the genetic impact of the caste system in India*. Hum. Genet. 121:137–144.