

Estudios de Antropología Biológica

Volumen XIX

Editores

Jorge Alfredo Gómez Valdés
Carlos Serrano Sánchez
Juan Manuel Argüelles San Millán

Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Investigaciones Antropológicas
Instituto Nacional de Antropología e Historia
Asociación Mexicana de Antropología Biológica
México 2021



CULTURA
SECRETARÍA DE CULTURA



ANÁLISIS FILOGENÉTICO VÍA PATERNA DE NUEVE ETNIAS DE MÉXICO

Rodrigo Rubi-Castellanos,^{*,**†} Mayra Elizabeth García-Aceves,^{*,†} José Alonso Aguilar-Velázquez,^{*} Gabriela Martínez-Cortés,^{*} Nuño-Arana Ismael^{*} y Héctor Rangel-Villalobos^{*,†}

**Instituto de Investigación en Genética Molecular, Universidad de Guadalajara (CUCiénega-UdeG), Guadalajara, México.*

***Laboratorio de Genética, Centro de Investigaciones Regionales 'Dr. Hideyo Noguchi', Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.*

† Estos autores aportaron igualmente a este trabajo.

RESUMEN

Los marcadores bialélicos del cromosoma Y (CY), en su mayoría Y-SNPs, definen haplogrupos con un origen filogeográfico específico, mientras los Y-STRs definen haplotipos que permiten analizar cambios microevolutivos, como los observados entre poblaciones humanas. Por tal motivo, se analizaron 17 Y-STRs y siete Y-SNPs en 586 varones de nueve etnias de México. Se estimaron sus frecuencias alélicas y parámetros de diversidad, así como mestizaje paterno no-amerindio. Los haplogrupos Q1*, Q1a3a1* y C3* se agruparon para definir el origen amerindio (86.2%), mientras R* y Y* definieron al europeo (11.6%) y DE* al africano (2.1%), cuya antigüedad fue estimada. El linaje amerindio predominante fue Q1a3a1* (65.1%), mientras que Q1* destacó en tarahumaras, purépechas y mayas; sólo se observó el haplogrupo C3* en mazatecos (18.9%). Los tarahumaras parecen constituir el asentamiento más antiguo del linaje Q1* en México (~8 700 años), que se dispersó en Mesoamérica (~4 400 años) y posteriormente en mayas (~2 900 años). La presencia de C3* en mazatecos indica un proceso migratorio particular, más reciente y seguido de un “enquistamiento” posterior, ya que no se detectó en ninguna otra etnia ($n = 586$) ni previamente en mestizos ($n = 659$). La limitada diversidad genética en lacandones evidenció procesos de deriva génica. Se concluye una heterogeneidad genética vía paterna entre

etnias mexicanas, cuyos vínculos genéticos no se correlacionan con criterios lingüísticos ni geográficos.

PALABRAS CLAVE: cromosoma Y, etnias mexicanas, linajes paternos, Y-STRs, Y-SNPs.

ABSTRACT

Biallelic loci of the Y-chromosome, mostly Y-SNPs, define haplogroups with specific geographic origin. Conversely, Y-STRs determine haplotypes that describe microevolutionary changes such as those observed in human populations. For this reason, 18 Y-STRs and seven Y-SNPs were analyzed in 586 males from nine Mexican ethnic groups. The haplogroups Q1*, Q1a3a1* and C3* were grouped to define the Amerindian origin (86.2%), while R* and Y* defined the European (11.6%), and DE* indicated the African ancestry (2.1%); in addition, their ages were estimated. The predominant lineage was Q1a3a1* (65.1%), while Q1* was frequent in Tarahumaras, Purépechas and Mayas, only haplogroup C3* was observed in Mazatecos (18.9%). Among the studied populations, the first arriving of Q1* in Mexico was probably in Tarahumaras (~8 700 ybp), followed by a general Mesoamerican dispersion (~4 400 ybp), and in Mayas (~2 900 ybp). The exclusive presence of C3* in Mazatecos suggest a recent gene flow event. However, probably C3* was cystic in that geographic region because was not detected in any other ethnic group ($n= 586$) or previously in Mestizos ($n= 659$). The limited genetic diversity and differentiation of Lacandones suggested genetic drift effects. Finally, paternal genetic heterogeneity was observed among ethnic groups, whose genetic relationships are not correlated with linguistic neither with geographic criteria.

KEYWORDS: Y-chromosome, Mexican Amerindians, paternal lineages, Y-STRs, Y-SNPs.

INTRODUCCIÓN

La región no recombinante del cromosoma Y (CY) representa uno de los sistemas uniparentales más informativos dada su naturaleza varón-específica, y por tener polimorfismos con diferentes tasas de mutación para indagar escenarios evolutivos a diferentes escalas de tiempo. Los marcadores genéticos del CY pueden ser bialélicos, como los Y-SNPs, los que por su baja tasa de mutación pueden relacionarse con un origen geográfico, mientras que los Y-STRs representan marcadores multialélicos, los cuales aportan la variabilidad dentro de los haplogrupos (Knijff

2000). El análisis conjunto de haplogrupos (Y-SNPs) y haplotipos (Y-STRs) permite inferir los componentes de mezcla (europeo, africano, amerindio y asiático), la antigüedad de haplogrupos en la población y la relación genética entre poblaciones.

Hasta la fecha han sido identificados dos linajes o haplogrupos fundadores de América: C y Q (Zegura *et al.* 2004; Karafet *et al.* 2008; Bortolini *et al.* 2003). El haplogrupo C está restringido al Norte de América, mientras que el Q se encuentra en casi todo el continente. Algunos estudios han demostrado que en América Central y América del Sur los haplogrupos que caracterizan a la mayoría de los nativos americanos modernos son los linajes Q1a3a1a-M3 y Q1a3a1-L54 (Bailliet *et al.* 2009; Battaglia *et al.* 2013); mientras tanto, C3b-P39 es el subclado más frecuente derivado del haplogrupo C (Zegura *et al. op. cit.*). Por otro lado, aunque el haplogrupo C3* (C-M217) es frecuente en Asia Central, Oriental y Nororiental, este haplogrupo está ausente en el Norte de América (excepto en Alaska [Schurr *et al.* 2012]). Sin embargo, recientemente fueron identificados cuatro individuos del Noroeste del América del Sur (Geppert *et al.* 2011) y en grupos nativos de Ecuador (Kichwa y Waorani, 26 y 7.5%, respectivamente) (Roewer *et al.* 2013). Además, en un estudio posterior, se identificó que el mestizaje vía paterna de las poblaciones nativas de Ecuador (Mezzavilla *et al.* 2015) fue el resultado de migraciones desde Japón (u otra población asiática) antes de los 6 000 años.

En México, las dos principales áreas culturales y geográficas de los nativos americanos son: Aridoamérica (noreste y península de Baja California) y Mesoamérica (centro a sureste) (Rangel-Villalobos *et al.* 2016; Sandoval *et al.* 2012; Barrot *et al.* 2007; Paez-Riberos *et al.* 2006; Kemp *et al.* 2010). En estudios previos que involucraron a grupos étnicos de estas dos áreas principales con marcadores de CY, se obtuvieron las siguientes conclusiones: i) se evidenciaron dos procesos evolutivos prehispánicos diferentes, con una tasa de migración más alta en Mesoamérica que en los grupos aislados de La Sierra Madre (Huichol y Tarahumara) (Rangel Villalobos *et al.* 2008); ii) heterogeneidad genética entre diferentes regiones con diferente frecuencia de haplogrupos Q-M242 (Q*) y Q-M3 (Q1a3a1); iii) diferenciación clara entre los grupos étnicos del Norte con respecto a estos de Mesoamérica y el resto del continente y se planteó la hipótesis de que México podría haber sido una zona de transición en la diversificación de los linajes paternos durante el asentamiento de América del Sur (Sandoval *et al. op. cit.*), y

iv) no se encontró correlación entre la afiliación lingüística y la diversidad geográfica del cromosoma Y dentro de los grupos amerindios de México, lo que sugiere un poblamiento rápido y la posterior evolución en pequeños grupos (Sandoval *et al. op. cit.*). Además, en otro estudio sobre el cromosoma Y en grupos étnicos mexicanos, se ha descrito un origen dual de los huicholes y un vínculo entre algunas relaciones genéticas con la afiliación lingüística (Páez-Riberos *et al. op. cit.*).

El objetivo principal de este trabajo fue analizar grupos étnicos de México con marcadores del CY, incluyendo un mayor número de Y-SNP para mejorar la resolución utilizada en otros trabajos y aumentar la probabilidad de encontrar haplogrupos no reportados previamente. También fueron incluidas poblaciones de referencia de los principales estudios llevados a cabo en grupos amerindios de México y poblaciones de América del Norte y del Sur. Analizamos siete Y-SNPs y 17 Y-STRs en 586 individuos de los siguientes nueve grupos étnicos de México: maya peninsular, maya de Chiapas, lacandón, mazateco, nahua de Puebla, nahua de Jalisco, purépecha, huichol y tarahumara. Estas poblaciones pertenecen a cuatro familias lingüísticas diferentes según la clasificación lingüística propuesta por Swadesh *et al.* 1959 (macronahua, macromaya, tarasco y macromixteca). Particularmente, en este trabajo nos enfocamos en describir lo siguiente: *i*) diversidad genética; *ii*) mestizaje vía paterna; *iii*) relaciones genéticas, y *iv*) estructura de la población bajo diferentes criterios (lingüístico, geográfico y cultural).

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestra

Fueron analizados 586 varones de nueve grupos étnicos (cuadro S1 y figura 1). Los grupos mayas de los tres estados de la península de Yucatán fueron agrupados; similarmente, se designó a tzotziles, tzeltales y tojolobales como mayas de Chiapas con base en su afiliación lingüística y cercanía geográfica para evitar sesgos en las estimaciones por tamaños de muestra poblacional pequeños. Para realizar algunas evaluaciones, se agregaron datos de diferentes grupos étnicos con fines comparativos y de discusión, principalmente los reportados por Kemp *et al. (op. cit.)* y Sandoval *et al. (op. cit.)*, los que se describen en cada caso. El anonimato de los voluntarios incluidos en este estudio se conservó en todo momento.

Todos los individuos aceptaron voluntariamente ser incluidos en el estudio y firmar un consentimiento informado. El proyecto fue aprobado por el Comité de Investigación Ética del Centro Universitario de la Ciénega, de la Universidad de Guadalajara.



Figura 1. Representación gráfica del origen geográfico y tamaño de muestra de las diferentes etnias mexicanas incluidas en el estudio.

Genotipificación

Se extrajo el DNA por el método salino o extracción a partir de papel FTA con sangre o saliva mediante el método de Chelex. Se genotipificaron 17 Y-STRs de acuerdo con las condiciones de un reporte previo (Butler *et al.* 2002). Para los Y-SNPs se utilizaron dos conjuntos de *primers* para las dos PCR multiplex y detección por SNaPshot (Brion *et al.* 2005), que permitieron describir los haplogrupos más frecuentes en amerindios. Para el linaje Q fueron diseñados pares de *primers* para P36, M242 y M3, y analizamos M217 para C3* y P39 para C3b (Geppert *et al. op. cit.*). El locus M207 (haplogrupo R*), y la indel YAP (haplogrupo DE*), se incluyeron para detectar mestizaje paterno europeo y africano, respectivamente (ver discusión). La PCR multiplex se llevó a cabo en un volumen de 10 μ L con

1 a 2 ng de DNA y de 5 μ L para la reacción SBE (SNaPshot) que incluyó producto purificado con las enzimas ExoSAP IT y/o SAP. Los perfiles genéticos se obtuvieron en analizadores genéticos ABI Prism™ 310 y 3130. Los resultados se analizaron con el programa GeneMapper v3.2.

Análisis de datos

Y-SNPs. Se estimó la frecuencia de los haplogrupos empleando la nomenclatura acorde con el YChromosome Consortium (YCC) (2002). Las proporciones de la mezcla en los grupos amerindios se estimaron en función de la presencia del linaje europeo y africano. Se realizaron pruebas de homogeneidad para comparar la similitud del mestizaje vía paterna entre poblaciones. *Y-STRs.* Para estimar la diversidad, relaciones genéticas y patrones de estructura solo se consideraron los haplotipos de los varones con haplogrupos nativos americanos para minimizar las diferencias entre los grupos debido al mestizaje paterno. *Análisis intrapoblacional.* Se determinaron las frecuencias alélicas y haplotípicas por el método de conteo o *gene counting* (Nei 1987), además de: 1) el número de haplotipos diferentes por población; 2) la capacidad discriminatoria (número de haplotipos diferentes entre el total de haplotipos); 3) el promedio de diferencias pareadas (promedio de mutaciones ocurridas desde el tiempo de divergencia entre pares de haplotipos); 4) el promedio de diversidad genética ($h = 1 - \sum x_i^2$) para los 17 Y-STRs analizados, y 5) la diversidad haplotípica ($D = 1 - \sum x_i^2$) (Nei *op. cit.*); donde las *h* representan las frecuencias alélicas (*h*) y haplotípicas (*D*), respectivamente.

Análisis interpoblacional. Se analizaron las relaciones genéticas de la siguiente forma: 1) haplotipos compartidos entre poblaciones; 2) distancias genéticas F_{ST} con sus valores de significancia (*p-value*) considerando las poblaciones descritas en el cuadro S1; 3) representación gráfica de distancias genéticas por escalamiento multidimensional (MDS), y 4) redes de haplotipos, con base en los algoritmos Reduced Median (RM) y Median Joining (MJ) cuyas conexiones superfluas se purgaron con el algoritmo de máxima parsimonia (MP). Se identificó el nodo ancestral para precisar la edad de cada mutación, considerando un tiempo generacional de 35 años y una tasa mutacional de 2.0×10^{-3} (Jobling *et al.* 2004). Se emplearon los programas Arlequin 3.5.1.2 (Excoffier *et al.* 2005), GDA 1.0 (Lewis y Zaykin 2001), TreeView (Page 1996), SPSS 10.0 para Windows, y Network 4.5.1.6 (Bandelt *et al.* 1999). *Estructura poblacional.* Los posibles escenarios de diferenciación o estructura genética fueron evaluados con las siguientes pruebas: 1) correlación entre la distancia

genética y geográfica por la prueba de Mantel y por autocorrelación espacial con el programa AIDA (Bertorelle *et al.* 1995); 2) análisis molecular de la varianza (AMOVA), para evaluar la relación entre los grupos amerindios de México, de acuerdo con su agrupación lingüística (clasificación lingüística propuesta por Swadesh *et al. op. cit.*) y regiones geográficas (agrupamos en cinco regiones de acuerdo con su ubicación geográfica) (véase cuadro S1); 3) AMOVA que incluye datos de haplotipos de 47 grupos nativos diferentes de América del Norte y del Sur descritos en el cuadro S2; 4) análisis espacial de la varianza molecular (SAMOVA) para determinar la mejor agrupación de poblaciones según su información genética y geográfica (Dupanloup *et al.* 2002); 5) el número efectivo de migrantes (N_m) fue estimado conforme a la fórmula para los marcadores uniparentales: $N_m = (1/GST)^{-1}$ (Nei 1987; Bortolini *et al.* 2002). Para las pruebas SOMOVA, AIDA y Mantel, se utilizaron las referencias geográficas del cuadro S1. La distancia geográfica entre poblaciones (km) se estimó con un programa en línea (<http://williams.best.vwh.net/gccalc.htm>). Para las comparaciones entre los grupos nativos mexicanos descritos en el cuadro S1, se incluyó información para nueve Y-STRs (DYS19, DYS389I/II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS438, DYS439) que representan el haplotipo mínimo europeo, mientras que para la comparación de América del Norte y América del Sur (cuadro S2) se incluyeron datos de siete Y-STR (DYS19, DYS389I/II, DYS390, DYS391, DYS392 y DYS393). Para la selección del número de marcadores que se incluyeron para las comparaciones entre poblaciones se siguieron dos criterios: *i*) disponibilidad de los datos (para América del Norte sólo se disponía de una base de datos con siete YSTRs); *ii*) mientras que para el resto de comparaciones se optó por incluir sólo los marcadores del haplotipo mínimo europeo para facilitar la interpretación de los datos, ya que incluir los 17 YSTRs aumentaría la variabilidad de los haplotipos en las poblaciones, lo que dificultaría la interpretación antropológica.

RESULTADOS

Y-STRs. De los 586 varones analizados, se observaron 374 sujetos de origen amerindio con información para al menos uno de sus Y-STRs. Los alelos Y-STRs modales y distribución corresponden con reportes previos (Bianchi *et al.* 1998; Bortolini *et al.* 2003; Zegura *et al. op. cit.*; Páez-Riberos *et al. op. cit.*), y que no se presentan aquí por limitaciones de espacio y lo poco que

aportan a la discusión antropológica. Para estimar la diversidad génica (h) y haplotípica (D) sólo se consideraron 247 varones con haplogrupo amerindio (Q1*, Q1a3a* o C3*). Por población amerindia, los mazatecos exhibieron la mayor diversidad génica (62.7 ± 36.6). En el mismo sentido, el promedio de diversidad génica y las diferencias pareadas para lacandonos y mazatecos fueron los de menor y mayor valor, respectivamente. En cuanto a la diversidad haplotípica (D), los nahuas de Puebla, purépechas y tarahumaras tuvieron valores del 100% (cuadro 1). No obstante, estos últimos presentaron el menor error estándar (0.8 vs. 2.7 a 6.3%), sugiriendo que en realidad los tarahumaras tienen la mayor diversidad entre las etnias muestreadas. Por el contrario, los lacandonos presentaron la D más baja con 62.1%. En cuanto a la capacidad discriminatoria, tarahumaras, nahuas de Puebla y purépechas presentaron valores del 100%, mientras los lacandonos presentaron el valor más bajo (25%) (cuadro 1).

Y-SNPs. De los 586 varones analizados, sólo se obtuvo el haplogrupo en 559 individuos y se identificaron seis linajes diferentes: *i*) C3* (M217); *ii*) Q1* (P36); *iii*) Q1a3a1* (M3); *iv*) R* (M207); *v*) DE* (indel YAP), y *vi*) Y*, representando haplogrupos no-amerindios pero de origen indefinido. Ningún CY presentó el haplogrupo C3b (P39) y Q*, este último caracterizado por el Y-SNP M242 sin mutaciones derivadas para P36 (Q1*) o M3 (Q1a3a1*) (cuadro 2; figura 2). El haplogrupo Q1a3a1* representó 65.1% de los CY de las etnias mexicanas, con huicholes (94%) y lacandonos (91.3%) con la proporción más alta, y tarahumaras con la más baja (32%). Por el contrario, en tarahumaras el haplogrupo predominante fue Q1* (43%), una mutación que antecede a Q-M3* (ver figura 2) y que se constituyó como el segundo haplogrupo más frecuente para los AmMx (19.9%). Por otro lado, los mazatecos fueron los únicos que exhibieron el haplogrupo C3. En cuanto a los haplogrupos de origen no amerindio, sólo el R* obtuvo frecuencias superiores a 10% entre algunas etnias mexicanas, como los nahuas de Puebla (17.4%) y tarahumaras (16%).

Mestizaje paterno

Los haplogrupos Q1*, Q1a3a1* y C3* se agruparon para definir el origen amerindio, mientras R* e Y* definieron al europeo, y DE* al africano (figura 2, cuadro 2). Los mazatecos tuvieron 100% de CY amerindios. El mayor mestizaje europeo vía paterna lo presentaron tarahumaras, nahuas

Cuadro 1. Índices de diversidad haplotípica (D) con base en 17 Y-STRs para nueve grupos étnicos de México

Etnia	Haplotipos diferentes	Capacidad discriminatoria	Promedio de diferencias pareadas	Promedio de diversidad génica	Diversidad haplotípica
	n	%	p	% ± DE	% ± DE
Maya Peninsular n= 82	50	61.0	7.9 ± 3.7	43.7 ± 22.7	95.3 ± 1.6
Maya de Chiapas n=17	15	88.2	8.1 ± 4.0	47.6 ± 26.0	98.5 ± 2.5
Lacandón n= 20	5	25	3.6 ± 1.9	19.9 ± 11.8	62.1 ± 10.8
Mazateca n= 8	7	87.5	10.0 ± 5.1	62.7 ± 36.6	96.4 ± 7.7
Nahua de Puebla n= 14	14	100	6.1 ± 3.1	38.3 ± 21.8	100
Nahua de Jalisco n= 24	20	83.3	7.4 ± 3.6	43.6 ± 23.5	98.2 ± 1.8
Purépecha n= 8	8	100	6.7 ± 3.5	44.8 ± 26.9	100
Huichol n= 39	20	51.3	6.4 ± 3.1	35.6 ± 19.2	87.9 ± 4.1
Tarahumara n= 33	33	100	7.6 ± 3.6	47.5 ± 25.3	100

de Puebla y mayas peninsulares, con 22, 21.7 y 16.5%, respectivamente. El aporte africano fue el menor de los orígenes detectados (2.1%).

Redes de haplotipos

Para cada red se agruparon a todos los individuos del cuadro S1 por haplogrupo amerindio (C3*, Q1* y Q1a3a*) y con el perfil completo (sin datos perdidos) para nueve Y-STRs. Para cada haplogrupo se determinó el haplotipo ancestral de acuerdo a los alelos Y-STRs modales; cada haplotipo

Cuadro 2. Distribución de haplogrupos del cromosoma Y detectados, así como mestizaje en las distintas etnias mexicanas analizadas

	Mayas Peninsulares	Mayas de Chiapas	Lacandón	Mazatecos	Nahua Puebla	Nahua Jalisco	Purépecha	Huichol	Tarahumara ¹	AmMx ²
Haplogrupo (Y-SNP)	n= 121	n= 48	n= 23	n= 37	n= 23	n= 72	n= 48	n= 84	n= 100	n= 559
Q1* (P36)	0.273	0.229		0.108		0.028	0.333	0.024	0.430	0.199
Q1a3a* (M3)	0.537	0.708	0.913	0.703	0.739	0.861	0.542	0.940	0.320	0.651
R* (M207)	0.099	0.021	0.087		0.174	0.069	0.021	0.012	0.160	0.075
C3* (M217)				0.189						0.013
DE* (YAP)	0.025	0.021			0.043		0.042	0.024	0.030	0.021
Y*	0.066	0.021			0.043	0.042	0.063		0.060	0.041
Mestizaje										
Origen	n= 121	n= 48	n= 23	n= 37	n= 23	n= 72	n= 48	n= 84	n= 100	n= 559
Amerindio	0.810	0.938	0.913	1.000	0.739	0.889	0.875	0.964	0.750	0.862
Europeo	0.165	0.042	0.087		0.217	0.111	0.083	0.012	0.220	0.116
Africano	0.025	0.021			0.043		0.042	0.024	0.030	0.021

¹ Se incluyeron: dos guajiros (uno Q1a3a* y otro Y*), dos pinas (ambos Q1a3a*) y dos tephuanes (ambos Q1a3a*).

² En amerindios mexicanos (AmMx) se incluye un apache (Y*), un mixteco (Q1a3a*) y un tlapaneco (Q1a3a*) muestreados en comunidades indígenas.

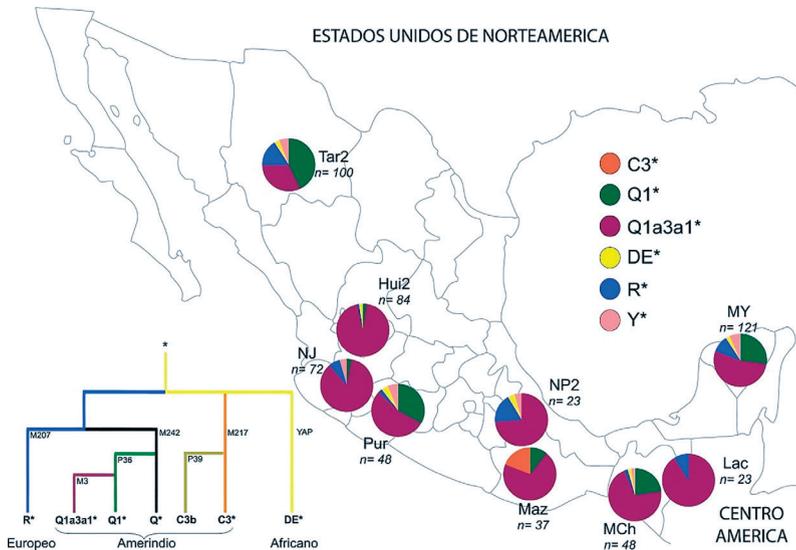


Figura 2. Distribución geográfica y de frecuencia de los distintos haplogrupos del cromosoma Y en nueve grupos étnicos mexicanos. A la izquierda las relaciones y el origen de los haplogrupos que se estudiaron, con los marcadores que caracterizan a cada uno.

estuvo precedido por la letra A y diferenciado por un número. Se obtuvieron un total de 327 haplotipos completos que incluyen 210 haplotipos diferentes distribuidos de la siguiente manera: 1) 164 Q1a3a1* (M3); 2) 44 Q1* (P36); y 3) dos C3* (M217). Para C3* no se pudo generar una red de haplotipos por el limitado número de cromosomas con haplogrupo completo. La red de haplotipos de Q1a3a1* formada por 164 cromosomas se caracteriza por su complejidad para obtener información antropológica relevante, razón por la cual no se presenta. Sin embargo, cabe señalar que el haplotipo A94 de origen mixteco fue el nodo central, constituido por los mismos alelos modales descritos previamente en amerindios (Páez-Riberos *et al. op. cit.*; Bianchi *et al. op. cit.*), y destaca la cercanía entre haplotipos coras y huicholes, relacionados lingüísticamente. La edad de la red Q1a3a1* se estimó en $16\ 041.7 \pm 6\ 356.7$ años.

En la red del linaje Q1* destacaron por su alta frecuencia los nodos A6 y A17 (figura 3). Sin embargo, A17 se consideró como nodo central por su posición y porque de él derivan las tres ramas principales; se caracteriza por la alta presencia de mayas peninsulares (Bandelt *et al. op.*

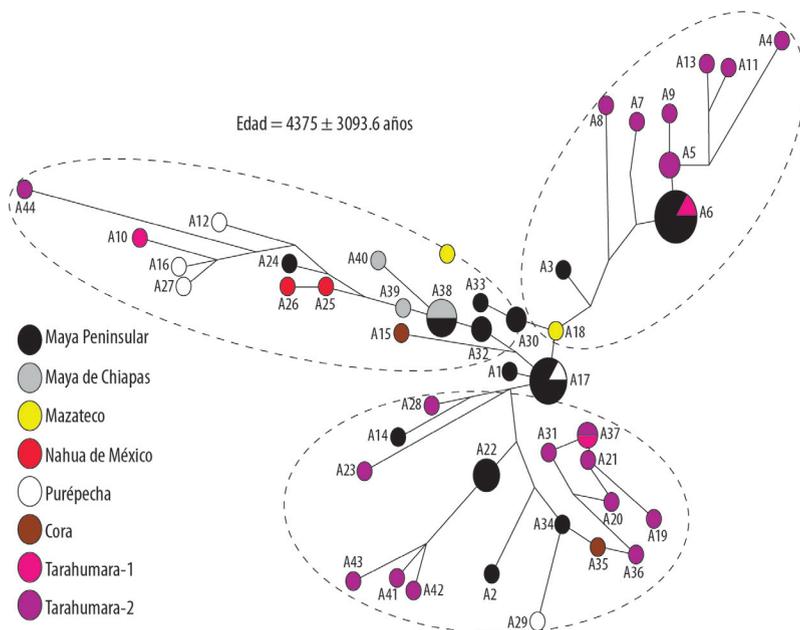


Figura 3. Red de haplotipos Y-STRs del haplogrupo Q1*. El tamaño de los círculos corresponde con su frecuencia. Los óvalos grandes punteados indican las tres ramas principales derivadas del haplotipo A17 definido como nodo central por su frecuencia y posición de la que derivan tres ramas principales de la red.

cit.). El tiempo estimado de aparición de la red del linaje Q1* es $4\,375 \pm 3\,093.6$ años. Se generó una red para haplotipos Q1* con las dos etnias más diversificadas, tarahumaras y grupos mayas, que indicaron que este linaje ha permanecido aproximadamente tres veces más tiempo en tarahumaras respecto a los grupos mayas ($8\,750$ vs. $2\,916.7$ años) (figura 4).

Distancias genéticas

Los lacandones, huicholes-2 y pimas representaron los grupos nativos americanos más diferenciados en comparaciones pareadas (datos no presentados), así como en el gráfico MDS (figura 5A) y el árbol NJ (datos no presentados). Sin embargo, es posible observar una relación genética más cercana de los grupos étnicos mexicanos con los grupos de Estados Unidos, con respecto a los de América del Sur (figura 5B). En los árboles de NJ se observa que el Tar-2 tiende a asociarse tanto con el maya penin-

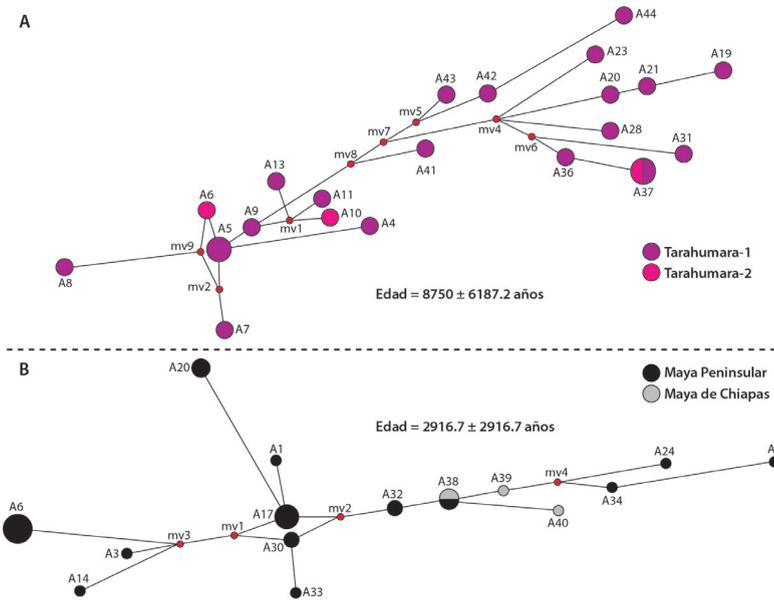


Figura 4. Red de haplotipos de Q1* entre A) tarahumaras y B) mayas. El tamaño de los círculos se corresponde con su frecuencia. Se indican las edades estimadas para ambas redes, donde la edad de Q1* en tarahumaras aumenta más del doble respecto a la de mayas.

sular como con los purépechas, así como también con una cercanía entre el Huichol-1, el Cora y el Tar-1 (datos no mostrados).

Estructura poblacional (AMOVA, SAMOVA, AIDA). La estimación general, sin agrupaciones, indicó una variación significativa ($p = 0.0000$) entre ($F_{ST} = 4.30\%$) y dentro ($F_{IT} = 95.70\%$; cuadro 3) de las 21 poblaciones mexicanas. Al realizar la prueba agrupando poblaciones según criterios lingüísticos, no obtuvimos grupos de población consistentes; estos son aquellos en los que la diferenciación entre los grupos es significativa ($F_{CT}, p < 0.05$), pero sin diferenciación entre las poblaciones dentro del mismo grupo ($F_{SC}, p > 0.05$). Luego, al realizar la prueba según criterios geográficos, no se observaron grupos de población consistentes. El AMOVA, incluidos los 68 grupos amerindios (cuadro 3) mostró la misma conclusión, sin agrupaciones geográficas coherentes. El total estimado sin agrupaciones, indicó una variación significativa ($p = 0.000$) entre ($F_{ST} = 12.02\%$) y dentro de los grupos ($F_{IT} = 87.98\%$) en las 68 poblaciones mexicanas descritas en los cuadros S1 y S2.

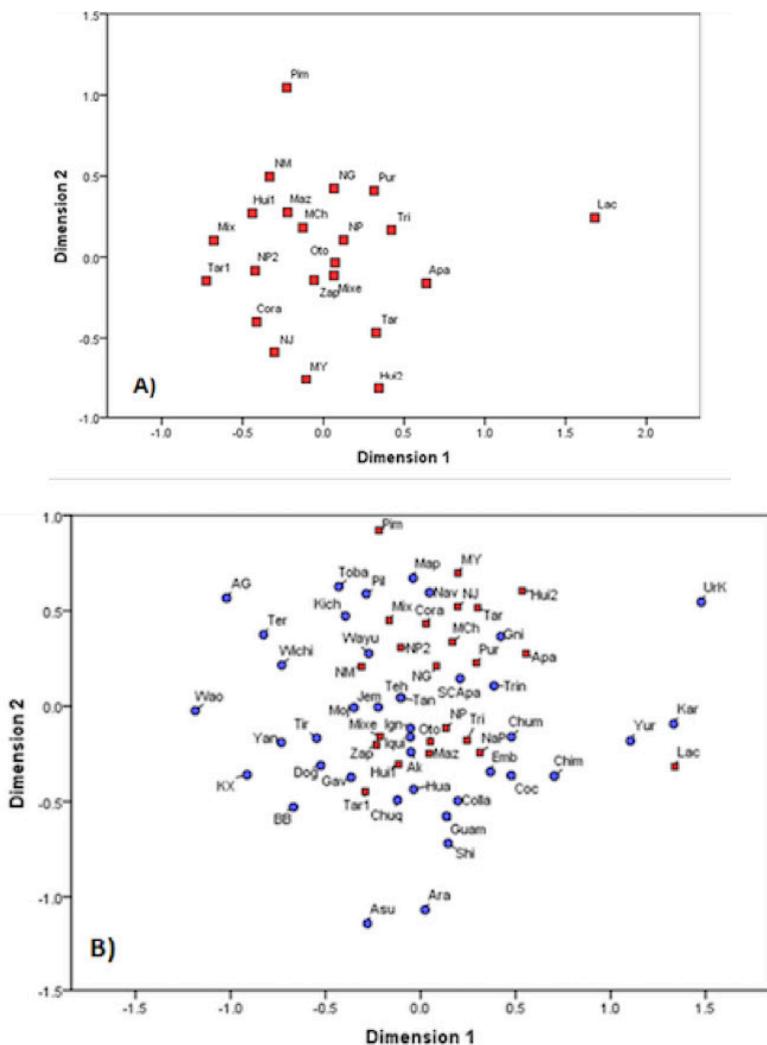


Figura 5. Representación gráfica de distancias genéticas por escalamiento multidimensional (MDS) entre: A) 21 grupos indígenas de México y, B) 21 grupos indígenas de México más 47 de América (ocho de Estados Unidos y 39 de América del Sur).

Cuadro 3. Prueba de AMOVA para evaluar los diferentes niveles de la estructura de la población en grupos étnicos de México y América del Norte y Sur agrupados por criterios geográficos, culturales y lingüísticos

	Número de poblaciones	Número de grupos	Dentro de las poblaciones Fit (%)	Entre poblaciones Fst (%)	Poblaciones dentro de los grupos Fsc (%)
Grupos étnicos de México	21	1	95.70; $p = 0.0000$	4.30; $p = 0.0000$	—
Regiones geográficas ¹	21	5	95.77; $p = 0.0000$	-0.45; $p = 0.83382$	4.68; $p = 0.0000$
Aridoamérica vs Mesoamérica	21	2	95.63; $p = 0.0000$	0.12; $p = 0.40762$	4.26; $p = 0.0000$
Grupos Macro lingüísticos ¹	21	4	95.66; $p = 0.0000$	-0.78; $p = 0.81623$	4.82; $p = 0.0000$
Macro-Nahua vs Macro-Maya	15	2	95.18; $p = 0.0000$	-0.96; $p = 0.78397$	5.78; $p = 0.0000$
Macro-Nahua vs Macro-Mixteco	16	2	97.12; $p = 0.0000$	0.51; $p = 0.38710$	2.37; $p = 0.0000$
Macro-Mixteco vs Macro-Maya	9	2	92.86; $p = 0.0000$	-1.79; $p = 0.62170$	8.93; $p = 0.0000$
Grupos étnicos de América ²	68	1	87.98; $p = 0.0000$	12.02; $p = 0.0000$	—

¹Ver clasificación en el cuadro S1.

²Ver clasificación en el cuadro S2.

Para el SAMOVA se incluyeron 13 etnias descritas en el cuadro S1, con datos de su latitud y longitud. Este análisis permitió la separación secuencial de las etnias más diferenciadas (Lac, Hui2, NM y Maz) del resto de etnias mexicanas, mas no se obtuvo un agrupamiento poblacional consistente (datos no mostrados). En general, fue evidente una falta de agrupación de las etnias mexicanas con base en criterios genéticos-geográficos. Por último, no se obtuvo una correlación significativa entre la distancia genética y geográfica ($r^2 = 0.0366$, $p = 0.1850$), lo cual tampoco fue evidente con el programa AIDA; los pocos valores significativos en el patrón de diferenciación entre las etnias mexicanas (3/11) es indicativo de que la relación se explica más bien por el azar.

DISCUSIÓN

Aunque existen varios estudios en los grupos amerindios mexicanos donde se analizaron los marcadores del CY (Paez-Riberos *et al. op. cit.*; Rangel-Villalobos *et al.* 2008; Kemp *et al. op. cit.*; Sandoval *et al. op. cit.*), este estudio representa el mayor esfuerzo hasta la fecha en términos del número de poblaciones analizadas y la resolución empleada. Cabe señalar que no se discuten a profundidad diferentes estimaciones descriptivas (frecuencias alélicas, diversidad alélica, diversidad de haplotipos, etc.) tanto por limitaciones de espacio como para darle prioridad a la discusión y a las inferencias antropológicas por linaje amerindio y por grupo étnico, como mestizaje vía paterna, diferenciación y estructura poblacional. En cuanto a las edades estimadas de los haplogrupos, aunque son congruentes con estimaciones previas con el cromosoma Y (Bortolini *et al.* 2003; Zegura *et al. op. cit.*), estos valores deben tomarse con cautela por las grandes desviaciones estándar (figura 4), evidenciando la dispersión y heterogeneidad de los datos.

Mestizaje paterno. El mestizaje detectado vía paterna en las etnias fue primordialmente europeo 11.6% (Y* y R*), seguido del africano 2.1% (DE*) (cuadro 2). Sobre los linajes Y*, en realidad indiferenciados, podría tratarse de los haplogrupos I* y J*, con una frecuencia importante en la península Ibérica (>10%) (Brion *et al.* 2004) y previamente reportados en grupos nativos de América (I* = 1.7%, J* = 0.5%) (Zegura *et al. op. cit.*). Aunque otra posibilidad es que representen una ancestría asiática, es menos probable

dada la baja frecuencia de este origen en el componente genético del mexicano (Silva-Zolezzi *et al.* 2009). En este sentido, se ha advertido que el aporte genético europeo en mestizos fue preponderantemente otorgado por varones, con escasa participación de mujeres europeas (Wang *et al.* 2008). Pensamos que se puede explicar –al menos en parte– el elevado mestizaje vía paterna detectado en tarahumaras (25%), similar a lo observado previamente (Rangel-Villalobos *et al.* 2008), por cuatro hechos principales: *i*) el influjo de extranjeros durante el auge de la actividad minera en Chihuahua (siglos XVII, XIX y XX), *ii*) el incremento de la explotación forestal, *iii*) la construcción del ferrocarril Kansas City, y *iv*) la menor densidad poblacional de indígenas en Aridoamérica respecto a Mesoamérica (Pintado-Cortina 2004). Por su parte, el mestizaje paterno apreciable en nahuas de Puebla (26%), podría relacionarse con el hecho de que este estado representó, en su momento, el segundo centro poblacional de la Nueva España (Báez 2004). En el caso de los mayas (19%), dos factores parecen justificar estos valores de mestizaje vía paterna: *i*) la conglomeración de indígenas alrededor de Campeche y Mérida de dominio europeo, y *ii*) el decaimiento de la población maya a una quinta parte por el conflicto de la Guerra de Castas (Baños-Ramírez 2006). En cuanto a la ancestría africana, nuestros resultados no evidenciaron un aumento significativo de este componente en las etnias de regiones consideradas como importadoras de esclavos, por ejemplo la península de Yucatán (2.5%) (Aguirre-Beltrán 1985; Lisker *et al.* 1996; Gorodezky *et al.* 2001; Douglas-Price *et al.* 2006) respecto a grupos del centro (nahuas, 4.3%), occidente (purépechas, 4.2%) y norte de México (tarahumaras, 3.0%). En general, los resultados mostraron heterogeneidad en el nivel de mestizaje vía paterna entre las etnias mexicanas, en concordancia con lo previamente propuesto por Bonilla *et al.* (2005), donde también predominó la integración de CY europeos a los grupos indígenas de Guerrero. Cabe mencionar que para tener un panorama completo del proceso de mestizaje de las poblaciones humanas, es necesario incluir marcadores del DNA mitocondrial (linaje materno) y autosómicos que ofrezcan un panorama genómico como el realizado por Moreno-Estrada *et al.* (2014).

*Linaje Q1a3a**. La edad estimada para este haplogrupo fue $16\ 041.7 \pm 6\ 356.7$ años, lo que concuerda con estudios arqueológicos previos y del CY (Bortolini *et al.* 2003; Zegura *et al. op. cit.*; Páez-Riberos *et al. op. cit.*).

Cabe recordar los datos del mtDNA (contraparte materna al CY) que sugieren un aislamiento o “incubación” de por lo menos 7 a 15 mil años en Beringia, tiempo en el que los paleoamericanos se diferenciaron del pool genético asiático y aparecieron los haplogrupos amerindios, seguido de una rápida expansión de los nuevos colonizadores hace ~ 16 000 años (Tamm *et al.* 2007; Fagundes *et al.* 2008; Mulligan *et al.* 2008). Desde el punto de vista paterno, nuestros resultados en etnias mexicanas permiten concluir que la gran mayoría de linajes que migraron hasta Mesoamérica fueron diferenciados (Q1* y Q1a3a*), similar al “incubamiento” descrito para el mtDNA, ya que no se detectó el linaje ancestral asiático Q* (M242) en ninguno de los 559 varones analizados en las etnias mexicanas, y de acuerdo con descripciones previas en poblaciones de Asia (Beringia) y América (Bortolini *et al.* 2003; Zegura *et al.* op. cit.; Karafet *et al.* 2008). Es decir, nuestros resultados apoyan la hipótesis de incubamiento en Beringia, pero del lado paterno (CY). Sin embargo, cabe señalar dos limitaciones de nuestro trabajo en este sentido: 1) ya que no examinamos M45, algunos varones Y* podrían tener el haplogrupo asiático ancestral P*, aunque su frecuencia sería baja considerando que se estimó en 1.06% en 659 mestizos mexicanos (*dato no publicado*), y 2) la posibilidad de que los varones Q1* (P36) realmente constituyan linajes derivados como Q1a* (MEH2), Q1a3* (M346) o Q1a31-L54. Aunque la dispersión en América de Q1a* se ha propuesto recientemente (Jota *et al.* 2011), es más probable que los hombres definidos aquí como Q1* sean Q1a3 o Q1a3a* de acuerdo con informes anteriores, donde se analizaron M346 y L54 (Bailliet *et al.* 2009; Bisso-Machado *et al.* 2011; Santana *et al.* 2014; Battaglia *et al.* 2013). Incluso se ha sugerido que la frecuencia de Q1a* se limita a los actuales esquimales siberianos, mientras que Q1a3* (M346) y Q1a3a* (M3) habrían entrado juntos en el continente americano, considerando sus tiempos de divergencia (Malyarchuck *et al.* 2011).

*Linaje Q1**. El menor tiempo de divergencia de Q1* (4 375 años), respecto a su linaje derivado Q1a3a* (16 041.7 años), indica un ingreso posterior del linaje Q1* al territorio mexicano. Mientras en tarahumaras la red de Q1* indicó una edad de 8 750 años, en mayas fue 2 917 años, un tiempo de aparición cerca de tres veces más reciente. Respecto al proceso de dispersión de Q1*, la posición geográfica de los tarahumaras al noroeste del país parece haber jugado un papel clave en el flujo génico de este linaje, tanto

hacia Mesoamérica como a grupos del suroccidente de Estados Unidos. Al respecto se generan algunas consideraciones: *i*) El linaje Q1* (P36) ha habitado por tiempo considerable el territorio tarahumara porque, posiblemente, representan el primer asentamiento de la ola migratoria caracterizada por Q1* en México; *ii*) En tarahumaras, la dispersión de los haplotipos cercanos a A5 (presunto ancestral), y la presencia de haplotipos más diferenciados hacia el extremo de A19 (figura 4), sugiere una intromisión constante de cromosomas Q1*, lo que corresponde con el gran dinamismo descrito sobre las relaciones entre el norte de México y suroccidente de Estados Unidos (Webster y Evans 2009). De hecho, se ha corroborado la presencia de linajes Q1a3* (M346) (probablemente los Q1* aquí obtenidos) en varones Sioux y Navajo (Bailliet *et al. op. cit.*); coincidentemente, en el cuadrante superior derecho de la figura 5-B se aprecian las etnias mexicanas con mayor proporción de Q1* agrupadas con etnias de Estados Unidos, como los navajos. El efecto de lo anterior sería el aumento en el número de alelos y de diversidad haplotípica, como se observa en tarahumaras (cuadro 1); *iii*) A pesar de la mayor diversificación de haplotipos Q1* tarahumaras, la posición central de los haplotipos mayas Q1* sugiere que su dispersión en Mesoamérica pudo involucrar flujo génico de cromosomas Q1* mayas; lo cual sería congruente con el desarrollo social y predominancia política de esta etnia en la época prehispánica (Fiedel, 1992); *iv*) la relación directa del haplotipo mazateco con dos mayas, reafirma la conexión biológica entre ambas poblaciones, previamente descrito en nuestra red Q1a3a*, así como con el sistema HLA (Arnaiz-Villena *et al.* 2000); *v*) la relación biológica de los tarahumaras con grupos lingüística y culturalmente vinculados como coras y huicholes, previamente descrita (Páez-Riberos *et al. op. cit.*; Rangel-Villalobos *et al.* 2008; Rangel-Villalobos *et al.* 2016), se basó en un proceso de intercambio génico que involucró preferentemente a Q1a3a*, en detrimento de Q1*.

*Linaje C3**. En América, sublinajes del haplogrupo C*, tanto C3* como C3b, se han relacionado con un proceso migratorio único al haber sido introducidos junto con Q1* y Q1a3a* al continente americano hace unos 17 000 años (Bortolini *et al.* 2003; Zegura *et al. op. cit.*; Geppert *et al. op. cit.*). Mientras el linaje más derivado C3b (P39) se ha descrito únicamente en Norteamérica (Zegura *et al. op. cit.*), el más antiguo C3* (M217) sólo se ha observado en Sudamérica (Zegura *et al. op. cit.*; Geppert *et al. op. cit.*). Es notable que no se observe C3b

en grupos étnicos de México, particularmente los del norte, dada su cercanía con grupos de Norteamérica cuyos territorios serían un paso obligado considerando una vía norte-sur para el poblamiento de América. Sin embargo, un hallazgo significativo de este trabajo fue encontrar que sólo el grupo mazateco presentó el linaje C3* en México, mostrando una alta frecuencia (18.9%), en comparación con 8 y 6% descrito en los wayu y waorani de América del Sur, respectivamente (Zegura *et al. op. cit.*; Geppert *et al. op. cit.*). Sin embargo, en un estudio previo se observó un linaje C3* en 11 varones pertenecientes a los kichwa y tres waorani de Ecuador (América del Sur) con una frecuencia de 26 y 7.5%, respectivamente (Roewer *et al. op. cit.*). Esto podría explicarse por una ruta de dispersión diferente del linaje C3* (es decir, sur-norte), posiblemente en un momento diferente de la gran mayoría de los haplogrupos nativos americanos, además se ha hipotetizado que la llegada tardía del haplogrupo C3* en América del Sur fue por vía costera o por rutas trans-Pacífico (Roewer *et al. op. cit.*). Más recientemente, se excluyó una migración reciente de Asia oriental a Ecuador, y un mestizaje vía paterna ocurrido hace ~ 6 000 que fue identificado como la fuente probable de la aparición del haplogrupo C3 en Ecuador, por lo que se sugiere que dicho haplogrupo representa un linaje fundador raro que se perdió por deriva génica en otras poblaciones nativas de América (Mezzavilla *et al. op. cit.*). Por tanto, es necesario confirmar estos hallazgos en un mayor número de varones nativos de América para especificar el patrón de dispersión más probable del haplogrupo C3*.

Lacandones. Se dedujeron de forma sólida procesos de deriva génica y efecto de fundador en esta etnia considerando lo siguiente: *i*) la presencia exclusiva de Q1a3a1* en todos sus CY; *ii*) el menor número de alelos por etnias (36); *iii*) la baja diversidad génica (20.2%) y haplotípica ($62.1 \pm 10.8\%$) (cuadro 1); *iv*) gran diferenciación genética (figura 5); y *v*) tamaño poblacional pequeño (~1 000 individuos) y aislamiento geográfico/cultural, lo que concuerda con los registros etnohistóricos que describen un surgimiento tardío de los lacandones en el contexto mesoamericano, a partir de mayas peninsulares y del Petén guatemalteco (Eroza-Solana 2006).

Tarahumaras. Aunque se ha descrito como un grupo aislado cultural (Pintado-Cortina *op. cit.*) y genéticamente (Rangel-Villalobos *et al.* 2000; 2008), nuestros resultados contrastan con esa conclusión, dado el elevado número de alelos para 17 Y-STRs (77 alelos) y de diversidad observados

($D = 100 \pm 0.8$). Pensamos que esto se debe a la inclusión de un mayor número de varones de diferentes comunidades tarahumaras respecto al estudio anterior (96 *vs.* 20). Al respecto, se postuló la presencia elevada de otro haplogrupo amerindio en tarahumaras (Q*, Q1* ó C3*) (Rangel-Villalobos *et al.* 2008), lo cual se confirmó en un reporte posterior (Kemp *et al. op. cit.*) y en este trabajo donde fue prevalente Q1* (57.3%) (cuadro 2). Por otra parte, se estimó el tiempo de aparición de Q1* en tarahumaras hace $8\ 750 \pm 6\ 187.2$ años, lo que podría representar el tiempo en el que sus antecesores, “pretarahumaras”, se establecieron al norte de México para conformar los tarahumaras actuales.

Huicholes-Coras. La baja frecuencia del linaje Q1* en huicholes y coras fue poco esperada, considerando su estrecha relación lingüística, cultural y genética con los tarahumaras (Rangel-Villalobos *et al.* 2000, 2008; Páez-Riberos *et al. op. cit.*) quienes presentaron la mayor frecuencia de Q1* entre las etnias mexicanas (cuadro 2). Por un lado, estos resultados indican que el flujo génico de tarahumaras hacia coras y huicholes involucró preferentemente varones del linaje amerindio predominante Q1a3a*, lo cual podría explicar sus similitudes genéticas actuales (figura 5); en consecuencia, el linaje Q1* pudo eliminarse por un efecto fundador o deriva génica, o bien, el evento migratorio hacia coras y huicholes antecedió la dispersión del linaje Q1* en Mesoamérica. Además, el aislamiento de los huicholes en la sierra pudo contribuir a diferenciarlos de sus allegados lingüísticos, los tarahumaras (Nelson 2009). Por otro lado, se ha argumentado un origen biparental vía paterna de los huicholes con base en la tradición oral y la presencia de dos fenotipos craneales distintos, así como dos agrupamientos de huicholes en una red de haplotipos para el linaje Q1a3a* (Páez-Riberos *et al. op. cit.*). No obstante, nuestros hallazgos descartan el supuesto origen biparental vía paterna en esta etnia. En principio, parece más congruente definir orígenes parentales a partir de sus haplogrupos, lo cual no se hizo en el estudio previo porque sólo se contempló a M3 para definir el componente amerindio. En este sentido, sería más apropiado definir un origen biparental para los tarahumaras, purépechas y grupos mayas, quienes con muestras poblacionales más representativas demostraron la presencia de ambos linajes Q1* y Q1a3a* (figura 2). Inclusive, podría hablarse de un origen triparental de los mazatecos, quienes adicionalmente presentaron al linaje C3*.

Mayas. En general, los resultados vía paterna obtenidos son similares tanto a los hallazgos genéticos descritos por marcadores autosómicos (Martínez-Cortés *et al.* 2010; Rangel Villalobos *et al.* 2016), como a los históricos que describen un dominio importante de los mayas en la península de Yucatán y Centroamérica, y por el intenso intercambio mercantil desde el Altiplano Central hasta Honduras (Díaz-Couder 2001). La presencia de Q1* en sociedades mayas (peninsulares 33.7% y chiapanecos 24.4%) podría relacionarse con la influencia que recibieron de los teotihuacanos y olmecas (Jiménez-Moreno 1942; Webster y Evans *op. cit.*). La presencia de Q1* en las sociedades mayas (33.7% peninsular y 24.4% chiapaneco) podría relacionarse con la influencia que recibieron del teotihuacano y del olmeca (Jiménez-Moreno *op. cit.*; Webster y Evans *op. cit.*). Sin embargo, otra explicación es que en realidad son haplogrupos derivados de Q1*, porque recientemente se ha reportado la presencia de sólo haplogrupos Q1a3a1 y Q1a3a1a en diferentes poblaciones mayas de México y América Central (Pérez-Benedico *et al.* 2016).

Purépechas. En un reporte precedente los purépechas presentaron 93.8% del linaje Q1a3a* (Rangel-Villalobos *et al.* 2008), por lo que no se esperaba detectar una alta frecuencia del segundo linaje amerindio Q1* (38.1%). La integración de este linaje Q1* a los purépechas pareciera relacionarse con su conformación a partir de tribus aborígenes de Michoacán de afiliación náhuatl, principalmente, además del influjo importante que recibieron de grupos chichimecas (cazadores-recolectores nómadas), aztecas (nahuas) y toltecas, provenientes ya sea de las siete cuevas de Chicomoztoc o lugares más lejanos, como el altiplano mexicano e inclusive del suroccidente de Estados Unidos (Kirchhoff 1956; Smith y Berdan 2003); esta naturaleza multiétnica sirvió para explicar la gran diversidad haplotípica observada en purépechas a partir del análisis de Y-STRs (Páez-Riberos *et al. op. cit.*), que ahora deducimos se basa en la presencia de dos linajes amerindios: Q1* y Q1a3a1* (figura 2). Por otro lado, el surgimiento tardío de los purépechas en el Posclásico (Michelet 2001) podría estar vinculado con la dispersión del linaje Q1* en Mesoamérica, integrándose a los purépechas a partir de los chichimecas del norte o de los nahuas locales. La no-diferenciación de los purépechas con los nahuas (NP1 y NP2), más un haplotipo compartido entre ellos de la red Q1a3a* (datos no mostrados) y su relativa cercanía genética (figura 5A), recuerdan los *Relatos de Michoacán* sobre

el origen nahua de esta etnia. Aunque los purépechas representaron el segundo grupo con mayor presencia de Q1*, no pudo determinarse su red de haplotipos dado que sólo se obtuvieron pocos haplotipos Y-STRs completos (cuadro S3); lo que limita las inferencias sobre el origen de los purépechas con esta evidencia paterna. En contraste, las diferencias lingüísticas y la falta de pericia en el manejo de la metalurgia de los nahuas, representan el principal limitante para aseverar que mantuvieron una convivencia cercana con purépechas (Michelet *op. cit.*).

Por último, existen antecedentes que sugieren una relación arqueológica (metalurgia) entre purépechas y grupos de Ecuador y Perú, además de un vínculo lingüístico con quéchuas de América del Sur y zunis de Estados Unidos (Michelet *op. cit.*). Sin embargo, se demostró una diferenciación significativa entre purépechas y sudamericanos, más no con etnias estadounidenses (datos no mostrados); en concordancia, etnias mexicanas con niveles apreciables de Q1*, incluidos purépechas, se reúnen en un conglomerado con la mayoría de tribus de Estados Unidos (figura 5B). Esta evidencia hace menos probable la relación de purépechas y grupos sudamericanos, pero refuerza la noción de que la adquisición de Q1* siguió un flujo desde el norte de México y sur de Estados Unidos hacia Mesoamérica.

Mazatecos. Uno de los hallazgos más relevantes fue que por primera vez se detectó en Mesoamérica, exclusivamente en mazatecos, al haplogrupo nativo americano C3*, sólo reportado en pocas poblaciones de Sudamérica (Zegura *et al. op. cit.*; Geppert *et al. op. cit.*; Roewer *et al. op. cit.*). Cabe señalar que C3* no se detectó en etnias cercanas a los mazatecos, como los zapotecos, mixes o mixtecos (cuadro 2), ni tampoco en 659 varones mestizos de México (Martínez-Cortés *et al.* 2010. De lo anterior se puede inferir que, después del proceso migratorio que trajo al linaje C3* a mazatecos, estos y sus descendientes tuvieron poco flujo génico con grupos colindantes, de manera que por cuestiones geográficas o culturales se “enquistó”. Favoreciendo esta hipótesis de “enquistamiento”, los mazatecos representaron el único grupo donde no se detectó mestizaje vía paterna (figura 2), lo que concuerda con descripciones etnohistóricas y genéticas (Arnaiz-Villena *et al. op. cit.*) que les atribuyen pocas relaciones con otras etnias, principalmente de la región serrana, y con mestizos, que aunado a su aislamiento y falta de comunicaciones pudieron maximizar

este evento. Desafortunadamente, para saber más sobre esto no tenemos una descripción exacta del origen del mazateco, debido en parte a la preponderancia de otros grupos étnicos oaxaqueños como el zapoteco y el mixteco. Es importante notar que en el linaje C3* de los grupos étnicos sudamericanos (Ecuador) la mezcla reciente fue descartada, y una mezcla de 6 000 años de Japón u otra población de Asia Oriental parece más posible (Mezzavilla *et al. op. cit.*). Por lo tanto, la hipótesis de que la presencia del haplogrupo C3* en Alaska, Mesoamérica y Sudamérica podría indicar una migración tardía de Asia oriental a América a través de Alaska, con dispersión previa en algunas poblaciones de Mesoamérica y América del Sur, y deriva genética subsecuente en algunas poblaciones, mientras que se conservó en otras poblaciones pequeñas (es decir, mazatecos en Mesoamérica, así como kichwa y waorani en América del Sur).

Patrones de diferenciación y estructura entre grupos étnicos mexicanos. Como se describió en resultados, el AMOVA y SAMOVA demostraron una heterogeneidad genética paterna para los grupos étnicos, cuyas relaciones genéticas no corresponden con criterios lingüísticos y geográficos, lo cual previamente se ha establecido tanto para el CY como para el mtDNA (Sandoval *et al.* 2009; Kemp *et al. op. cit.*; Sandoval *et al.* 2012). Por otro lado, en un estudio previo con Y-STRs se infirió parcialmente al modelo de IBD entre las etnias mexicanas (sólo al incluir aquellas muy alejadas, $\approx 1\ 000$ km) (Rangel-Villalobos *et al.* 2008). No obstante, ni el empleo de un mayor número de poblaciones y Y-STRs en este estudio, ni lo obtenido a partir del mtDNA (Sandoval *et al.* 2009; Kemp *et al. op. cit.*) han sustentado el modelo de IBD; en su lugar demostramos concluyentemente un patrón azaroso, el cual más bien evidencia los reacomodos demográficos complejos ocurridos en diferentes momentos de la época prehispánica, ayudados por el menor tamaño efectivo de población del cromosoma Y que facilita los procesos de diferenciación por deriva génica.

CONCLUSIONES

Se describe que los haplogrupos en nativos de México son predominantemente Q1a3a* (M3) seguido de Q1* (probablemente Q1a3*), donde se excluye la presencia del linaje asiático Q* (M242), lo que favorece la hipótesis de “incubamiento” en Asia (Beringia) de los linajes paternos

nativos de América. La región Tarahumara se perfila como el asentamiento más antiguo del linaje Q1* en México (~ 8 700 años), que habría llegado después a Mesoamérica (~ 4 400 años), con una probable dispersión posterior que involucraría a los grupos mayas (~ 2 900 años). Se infiere un origen triparental (C3*, Q1* y Q1a3a*) de mazatecos, y biparental (Q1* y Q1a3a*) de tarahumaras, purépechas y mayas. La ausencia de C3b y presencia de C3* en mazatecos sugiere un evento de flujo génico posterior con una ruta de migración diferente a los demás linajes amerindios, seguido de “enquistamiento” en su territorio. Se evidencia la diferenciación genética de los lacandones, atribuible a efecto fundador o deriva génica. Se demuestra una heterogeneidad genética vía paterna entre las etnias mexicanas analizadas, donde procesos como aislamiento por distancia, clasificación lingüística o geográfica no explican sus relaciones genéticas.

Agradecimientos

Se agradece a Conacyt el financiamiento del proyecto de Ciencia Básica 129693 a H. R-V., así como la beca doctoral a R. R-C, M.E.G-A y J.A A-V.

CUADROS SUPLEMENTARIOS

Cuadro S1. Características de los grupos nativos mexicanos incluidos en este estudio. Se proporciona con fines comparativos información de poblaciones mexicanas reportada por Kemp *et al.* 2010 y Sandoval *et al.* 2012

Grupo	Etnia	Estado	Localización	N1	
Maya peninsular	Mayas	Yucatán	Tekax	86	
	Mayas	Quinta Roo	Chunhuhub	13	
	Mayas	Campeche	Hecelchakan	6	
Maya de Chiapas	Tzotzil	Chiapas	San Juan Chamula	16	
	Tzeltal	Chiapas	Majosik, Tenejapa	5	
	Tojolabal	Chiapas	Las Margaritas	5	
Lacandon	Lacandón	Chiapas	Lacanjá Chansayab, Ocosingo	24	
Mazateco	Mazateco	Oaxaca	San Miguel Soyaltepec	8	
Zapoteco	Zapoteco	Oaxaca	—	6	
Mixe	Mixe	Oaxaca	—	6	
Mixtecol	Mixteco	Oaxaca, Guerrero	—	20	
	Mixteco	Oaxaca	Chidoco	1	
	Tlapaneco	Guerrero	Copanatoyac	1	
Triqui	Triqui	Oaxaca	—	22	
Otomi	Otomi	Hidalgo	—	4	
Nahua	Nahua	Puebla	Cuetzalan	8	
	Nahua	Puebla	San José Miahuatlán	27	
	Nahua	México, DF	San Pedro Atocpan	17	
	Nahua	Jalisco	Mezcala	6	
	Nahua	Jalisco	San Pedro	25	
	Nahua	Jalisco	Agua Caliente	5	
	Nahua	Jalisco	Túxpan	7	
	Nahua	Guerrero	Zitlala	20	
	Purépecha	Purépecha	Michoacán	Zipiájo	25
		Purépecha	Michoacán	Angahuan	3
Huichol	Huichol	Nayarit	JesúsMaría	11	
	Huichol	Jalisco	San Sebastian	49	
Cora	Cora	Nayarit	Mesa del Nayar	27	
Tarahumara	Tarahumara	Chihuahua	—	13	
	Tarahumara	Chihuahua	Guachoche, Guadalupe y Calvo, Metate	54	
	Guajiro	Chihuahua	Moris	2	
	Pima	Chihuahua	Temósachi	2	
	Tepehuano	Chihuahua	Guadalupe y Calvo	2	
Apache	Apache	Chihuahua	Parral	1	
Pima	Pima	Sonora	—	49	

¹Número de haplotipos con siete Y-STRs. ²Clasificación lingüística propuesta por Swadesh (1959).

Cuadro S1 (continuación). Características de los grupos nativos mexicanos incluidos en este estudio. Se proporciona con fines comparativos información de poblaciones mexicanas reportada por Kemp *et al.* 2010 y Sandoval *et al.* 2012

Abreviatura	Región	Latitud	Longitud	Grupo lingüístico ²	Referencia
MY	Sureste	19.839835	-89.2918	Macro-Maya	Este estudio
	Sureste				Este estudio
	Sureste				Este estudio
MCh	Sur	16.310440	-91.9808	Macro-Maya	Este estudio
	Sur				Este estudio
	Sur				Este estudio
Lac	Sur	16.8288	-91.1522	Macro-Maya	Este estudio
Maz	Sur	18.24225	-96.40221	Macro-Mixteca	Este estudio
Zap	Sur	—	—	Macro-Mixteca	Kemp et al. 2010
Mixe	Sur	—	—	Macro-Maya	Kemp et al. 2010
Mix	Sur	—	—	Macro-Mixteca	Kemp et al. 2010
	Sur	—	—		Este estudio
	Sur	—	—		Este estudio
Tri	Sur	—	—	Macro-Mixteca	Sandoval et al., 2012
Oto	Centro	—	—	Macro-Mixteca	Sandoval et al. 2012
NP1	Centro	20.017250	-97.52410	Macro-Nahua	Kemp et al. 2010
NP2	Centro	18.292125	-97.28725	Macro-Nahua	Este estudio
NM	Centro	19.200563	-99.04974	Macro-Nahua	Kemp et al. 2010 y Sandoval et al. 2012
NJ	Occidente	20.32981	-102.9812	Macro-Nahua	Este estudio
	Occidente				Este estudio
	Occidente				Este estudio
	Occidente				Este estudio
NG	Occidente	—	—		Sandoval et al. 2012
Pur	Occidente	19.79969	-101.5495	Tarasco	Este estudio
	Occidente				Este estudio
Hui1	Occidente	22.255165	-104.5187	Macro-Nahua	Kemp et al. 2010
Hui2	Occidente	21.43841	-102.350		Este estudio
Cora	Occidente	22.214488	-104.649	Macro-Nahua	Kemp et al. 2010
Tar1	Norte	—	—	Macro-Nahua	Kemp et al. 2010
Tar2	Norte	26.82026	-107.072		Este estudio
	Norte				Este estudio
	Norte				Este estudio
	Norte				Este estudio
Apa	Norte	—	—		Este estudio
Pim	Norte	—	—		Sandoval et al. 2012

Cuadro S2. Características de los grupos nativos de América del Norte y del Sur incluidos en este estudio para propósitos de comparación

País	Población	N	Abreviatura	Región	Referencia
EUA	Akimel O'odham	7	Ak	Norte	Kemp <i>et al.</i> 2010
	Jemez	12	Jem	Norte	Kemp <i>et al.</i> 2010
	Apache	88	Apa	Norte	Zegura <i>et al.</i> 2004
	SCApache	20	SCApa	Norte	Malhi <i>et al.</i> 2008
	Navajo	71	Nav	Norte	Malhi <i>et al.</i> 2008
	Tanana	10	Tan	Norte	Zegura <i>et al.</i> 2004
Ecuador	Dogrib	9	Dog	Norte	Malhi <i>et al.</i> 2008
	Kichwa	42	Kich	Sur	Roewer <i>et al.</i> 2013
	Waorani	40	Wao	Sur	
Colombia	Guambiano	16	Guam	Sur	
	Coconuco	7	Coc	Sur	
Perú	Embera-Chamí	25	Emb	Sur	
	Nasa, Pastos	5	NaP	Sur	
	Iquito	5	Iqui	Sur	
	Chumbivilca	10	Chum	Sur	
	Chuquibamba	17	Chuq	Sur	
	Huanca	13	Hua	Sur	
	Shipibo-Conibo	21	Ship	Sur	
Bolivia	Chimane	10	Chim	Sur	
	Ignaciano	6	Ign	Sur	
	Trinitario	37	Trin	Sur	
	Mojeño	11	Moj	Sur	
	Yuracare	7	Yur	Sur	
Venezuela	Wayuu	19	Way	Sur	
	Bari Boxi	16	BB	Sur	

Cuadro S2 (continuación). Características de los grupos nativos de América del Norte y del Sur incluidos en este estudio para propósitos de comparación

País	Población	N	Abreviatura	Región	Referencia	
Argentina	Guarani	84	Gua	Sur		
	Mapuche	49	Map	Sur		
	Toba	87	Toba	Sur		
	Pilaga La bomba	76	Pil	Sur		
	Wichi	45	Wichi	Sur		
	Tehuelche	10	Teh	Sur		
Brasil	Tiriyo	35	Tir	Sur		
	Kayapó-Xikrin	12	KX	Sur		
	Arara	20	Ara	Sur		
	Zoé	25	Zoe	Sur		
	Parakana	8	Par1	Sur		
	Waiãpi	13	Wai	Sur		
	Urubu-Kaapor	27	UrK	Sur		
	Awa-Guajá	46	AG	Sur		
	Asurini	15	Asu	Sur		
	Gaviao	22	Gav	Sur		
	Terena	32	Ter	Sur		
	Yanomami	10	Yan	Sur		
	Parakana 2	30	Par2	Sur		
	Karitiana	16	Kar	Sur		
	Ipixuna	21	Ipix	Sur		
	Colla	14	Colla	Sur		

Cuadro S3. Patrones de diversidad génica (h) de 17 Y-STRs y haplogrupos en nueve grupos étnicos de México

Locus	Maya Peninsular n= 82	Maya de Chiapas n= 17	Lacandón n= 20	Mazateca n= 8
DYS19	16.3	22.1	10.0	71.4
DYS385	87.5	85.3	57.9	92.9
DYS388	15.8	30.3	26.8	60.0
DYS389I	52.2	38.2	0.0	60.7
DYS389II	77.0	67.6	26.8	75.0
DYS390	40.3	76.5	42.6	90.5
DYS391	48.4	52.9	0.0	53.6
DYS392	52.8	52.2	19.5	92.9
DYS393	0.0	0.0	0.0	0.0
DYS426	9.4	32.4	0.0	60.7
DYS437	7.1	38.2	10.0	60.7
DYS438	34.1	0.0	35.3	60.7
DYS439	60.9	54.4	0.0	53.6
DYS447	72.2	82.4	41.6	60.7
DYS448	63.8	70.6	35.3	67.9
DYS460	50.9	47.1	39.5	75.0
H4	59.9	51.5	18.9	57.1
Media	44.2	46.7	20.2	64.1

¹ En AmMx se incluye un mixteco y un tlapaneco.

Cuadro S3 (continuación). Patrones de diversidad génica (h) de 17 Y-STRs y haplogrupos en nueve grupos étnicos de México

Nahua de Puebla n= 14	Nahua de Jalisco n= 24	Purépecha n= 8	Huichol n= 39	Tarahumara n= 33	AmMx ¹ n= 247
14.3	56.2	0.0	50.5	33.0	32.8
93.9	85.5	89.3	71.7	94.5	91.9
14.3	16.3	25.0	0.0	11.9	15.9
48.4	51.1	60.7	63.8	67.4	55.2
83.5	78.6	25.0	66.8	77.1	75.3
58.2	42.0	25.0	37.5	69.3	62.9
64.8	42.0	53.6	64.2	11.9	50.9
85.9	74.9	78.6	49.9	77.0	69.5
0.0	0.0	0.0	5.1	0.0	0.8
38.5	30.1	50.0	5.1	41.7	21.1
0.0	39.1	0.0	14.8	0.0	15.1
0.0	16.3	25.0	10.1	70.3	39.9
57.1	73.9	33.3	52.6	69.5	67.5
58.2	67.0	46.4	53.7	61.2	70.3
49.5	30.8	67.9	5.1	54.4	60.4
56.0	55.4	53.6	48.6	59.5	54.1
70.3	62.7	67.9	41.6	66.1	58.5
44.1	45.7	41.9	35.6	50.7	48.9

REFERENCIAS

AGUIRRE-BELTRÁN, G.

1985 *La población negra de México, estudio etnohistórico*, Vol. II., Fondo de Cultura Económica, México.

ARNAIZ-VILLENA, A., G. VARGAS ALARCÓN, J. GRANADOS, E. GÓMEZ-CASADO, J. LONGAS, M. GONZÁLEZ HEVILLA, J. ZUÑIGA, N. SALGADO, G. HERNÁNDEZ PACHECO, J. GUILLEN Y J. MARTÍNEZ LASO

2000 HLA genes in Mexican Mazatecans, the peopling of the Americas and the uniqueness of Amerindians, *Tissue Antigens*, 56(5): 405-16.

BÁEZ, L.

2004 *Nahuas de la sierra norte de Puebla*, Pueblos indígenas del México contemporáneo, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México: 1-7.

BAILLIET, G., V. RAMALLO, M. MUZZIO, A. GARCÍA, M. R. SANTOS, E. L. ALFARO, J. E. DIPIERRI, S. SALCEDA, F. R. CARNESE, C. M. BRAVI, N. O. BIANCHI Y D. A. DEMARCHI

2009 Brief communication: Restricted geographic distribution for Y-Q* paragroup in South America, *American Journal of Physical Anthropology*, 140 (3): 578-82.

BANDELT, H. J., P. FORSTER Y A. RÖHL

1999 Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies, *Molecular Biology Evolution*, 16: 37-48.

BAÑOS RAMÍREZ, O.

2006 Población y territorio en la Península de Yucatán, *Imaginales: Revista de Investigación Social*, 4:125-148.

BARROT, C., C. SIMILI, C. SANCHEZ, C. BRANDT CASADEVALL, A. GONZALEZ MARTIN, A. XIFRO, M. ORTEGA, E. HUGUET, J. CORBELLA Y M. GENE

2007 Haplotype frequencies of eight Y-chromosome short tandem repeats loci in four Amerindian populations (state of Hidalgo, Mexico), *Journal of Forensic Sciences*, 52: 504-6.

- BATTAGLIA V., V. GRUGNI, U. A. PEREGO, N. ANGERHOFER, J. E. GOMEZ PALMIERI, S. R. WOODWARD, A. ACHILLI, M. MYRES, A. TORRONI Y O. SEMINO
2013 The First Peopling of South America: New Evidence from Y-chromosome Haplogroup Q. *PLoS ONE*, 8(8): e71390.
- BERTORELLE, G. Y G. BARBUJANI
1995 Analysis of DNA Diversity by Spatial Autocorrelation, *Genetics*, 140: 811-819.
- BIANCHI, N.O., C. I. CATANESI, G. BAILLIET, V. L. MARTINEZ MARIGNAC, C. M. BRAVI, L. B. VIDAL RIOJA, R. J. HERRERA Y J. S. LOPEZ CAMELO
1998 Characterization of ancestral and derived Y-chromosome haplotypes of New World native populations, *American Journal of Human Genetics*, 63(6): 1862-1871.
- BISSO-MACHADO, R., M. S. JOTA, V. RAMALLO, V. R. PAIXÃO-CÔRTEZ, D. R. LACERDA, F. M. SALZANO, S. L. BONATTO, F. R. SANTOS Y M. C. BORTOLI
2011 Distribution of Y-Chromosome Q Lineages in Native Americans, *American Journal Human Biology*, 23(4): 563-566.
- BONILLA, C., G. GUTIERREZ, E. J. PARRA, C. KLINE Y M. D. SHRIVER
2005 Admixture analysis of a rural population of the state of Guerrero, Mexico, *American Journal Physical Anthropology*, 128: 861-869.
- BORTOLINI, M. C., F. M. SALZANO, C. H. BAU, Z. LAYRISSE, M. L. PETZL ERLER, L. T. TSUNETO, K. HILL, A. M. HURTADO, D. CASTRO-DE-GUERRA, G. BEDOYA Y A. RUÍZ-LINARES
2002 Y-chromosome biallelic polymorphisms and Native American population structure, *Annals of Human Genetics*, 66: 255-259.
- BORTOLINI, M. C., F. M. SALZANO, M. G. THOMAS, S. STUART, S. P. NASANEN, C. H. BAU, M. H. HUTZ, Z. LAYRISSE, M. L. PETZL ERLER, L. T. TSUNETO, K. HILL, A. M. HURTADO, D. CASTRO DE GUERRA, M. M. TORRES, H. GROOT, R. MICHALSKI, P. NYMADAWA, G. BEDOYA, N. BRADMAN, D. LABUDA Y A. RUIZ LINARES
2003 Y-chromosome evidence for differing ancient demographic histories in the Americas, *American Journal of Human Genetics*, 73(3): 524-39.

BRIÓN, M., J. J. SANCHEZ, K. BALOGH, C. THACKER, A. BLANCO VEREA, C. BORATING, B. STRADMANN-BELLINGHAUSEN, M. BOGUS, D. SYNDERCOMBE-COURT, P. M. SCHNEIDER, A. CARRACEDO, N. MORLING.

2005 Introduction of an single nucleotide polymorphism-based “Major Y-chromosome haplogroup typing kit” suitable for predicting the geographical origin of male lineages, *Electrophoresis*, 26(23): 4411-4420.

BRIÓN, M., B. SOBRINO, A. BLANCO VERA, A. LAREU Y A. CARRACEDO

2004 Hierarchical analysis of 30 Y-Chromosome SNPs in European Populations, *Legal Medicine*, 119:10-13

BUTLER, J. M., R. SCHOOSKE, P. M. VALLONE, M. C. KLINE, A. J. REDDY M. F. HAMMER

2002 A novel multiplex for simultaneous amplification of 20 Y chromosome STR markers, *Forensic Science International*, 129: 10-24.

DÍAZ-COUDER, E.

2001 La clasificación de las lenguas indígenas, *Ciencias*, 60-61: 133-140.

DOUGLAS PRICE, T., V. TIESLER Y J. H. BURTON

2006 Early African diaspora in colonial Campeche, Mexico: strontium isotopic evidence, *American Journal Physical Anthropology*, 130(4): 485-490.

DUPANLOUP, I., S. SCHNEIDER Y L. EXCOFFIER

2002 A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations, *Molecular Ecology*, 11(12): 2571-81.

EROZA SOLANA, J. E.

2006 *Lacandonas*, Pueblos Indígenas del México contemporáneo, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México.

EXCOFFIER, L. G., LAVAL Y S. SCHNEIDER

2005 Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis, *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1: 47-50.

FAGUNDES, N. J., R. KANITZY Y S. L. BONATTO

2008 A Reevaluation of the Native American MtDNA Genome Diversity and Its Bearing on the Models of Early Colonization of Beringia, *PLoS One*, 3(9): e3157.

FIEDEL, S. J.

1992 *Prehistory of the Americas*, Cambridge University Press, Reino Unido.

GEPPERT, M., M. BAETA, C. NÚÑEZ, B. MARTÍNEZ JARRETA, S. ZWEYNERT, O. W. CRUZ, F. GONZÁLEZ ANDRADE, J. GONZÁLEZ SOLÓRZANO, M. NAGY Y L. ROEWER

2011 Hierarchical Y-SNP assay to study the hidden diversity and phylogenetic relationship of native populations in South America, *Forensic Science International Genetics*, 5(2): 100-104.

GORODEZKY, C., C. ALAIZ, M. N. VÁZQUEZ GARCÍA, G. DE LA ROSA, E. INFANTE, S. BALLADARES, R. TORIBIO, E. PÉREZ-LUQUE Y L. MUÑOZ

2001 The Genetic Structure of Mexican Mestizos of Different Locations: Tracking Back Their Origins Through MHC Genes, Blood Group Systems, and Microsatellites. *Human Immunology*, 62: 979-991.

JIMÉNEZ MORENO W.

1942 El enigma de los Olmecas, *Cuadernos Americanos*, 5: 1-36.

JOBLING, M. A., M. E. HURLES Y C. TYLER-SMITH

2004 *Human Evolutionary Genetics: origins, peoples and disease*, Garland Science Publishing, Londres/Nueva York.

JOTA, M. S., D. R. LACERDA, J. R. SANDOVAL, P. P. VIEIRA, S. S. SANTOS-LOPES, R. BISSO MACHADO, V. R. PAIXÃO CORTES, S. REVOLLO, C. PAZ-Y-MIÑO, R. FUJITA, F. M. SALZANO, S. L. BONATTO, M. C. BORTOLINI Y F. R. SANTOS

2011 A new subhaplogroup of Native American Y-Chromosomes from the Andes, *American Journal Physical Anthropology*, 146(4): 553-559.

KARAFET, T. M., F. L. MENDEZ, M. B. MEILERMAN, P. A. UNDERHILL, S. L. ZEGURA Y M. F. HAMMER

2008 New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree, *Genome Research*, 18(5): 830-838.

KEMP, B. M., A. GONZÁLEZ-OLIVER, R. S. MALHI, C. MONROE, K. B. SCHROEDER, J. MCDONOUGH, G. RHETT, A. RESENDÉZ, R. I. PEÑALOZA ESPINOSA, L. BUENTELLO MALO, C. GORODESKY Y D. G. SMITH

2010 Evaluating the farming/language dispersal hypothesis with genetic variation exhibited by populations in the southwest and Mesoamerica, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(15): 6759-6764.

KIRCHHOFF, P.

1956 *Relación de Michoacán como fuente para la historia de la sociedad y cultura tarascas*, Reproducción facsímil del Ms C IV 5 de El Escorial con transcripción, introducción y notas por José Tudela, Aguilar, Madrid.

KNIJFF, P.

2000 Message through bottlenecks: on the combined use of slow and fast evolving polymorphic markers on the human Y chromosome, *American Journal Human Genetics*, 67: 1055-1061.

LEWIS, P.O. Y D. ZAYKIN

2001 *Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data*. Version 1.0 (d16c). [<http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>]

LISKER, R., E. RAMÍREZ Y V. BABINSKY

1996 Genetic structure of autochthonous populations of Mesoamerica: Mexico, *Human Biology* 68: 395-404.

MALHI, R. S., A. GONZÁLEZ OLIVER, K. B. SCHROEDER, B. M. KEMP, J. A. GREENBERG, S. Z. DOBROWSKI, D. G. SMITH, A. RESENDEZ, T. KARAFET, M. HAMMER, S. ZEGURA Y T. BROVKO

2008 Distribution of Y chromosomes among Native North Americans: a study of Athapaskan population history, *American Journal Physical Anthropology*, 137(4): 412-424.

MALYARCHUK, B., M. DERENKO, G. DENISOVA, A. MAKSIMOV, M. WOZNIAK, T. GRZYBOWSKI, I. DAMBUEVA Y I. ZAKHAROV

2011 Ancient links between Siberians and Native Americans revealed by subtyping the Y chromosome haplogroup Q1a, *Journal Human Genetics*, 56(8): 583-538.

MARTÍNEZ-CORTÉS, G., I. NUÑO ARANA, R. RUBI CASTELLANOS, G. VILCHIS DORANTES, A. LUNA VÁZQUEZ, R. M. CORAL VÁZQUEZ, T. CANTO CETINA, J. SALAZAR FLORES, J. F. MUÑOZ VALLE, K. SANDOVAL MENDOZA, Z. LÓPEZ, J. J. GAMERO LUCAS Y H. RANGEL VILLALOBOS

2010 Origin and genetic differentiation of three Native Mexican groups (Purépechas, Triquis and Mayas): contribution of CODIS-STRs to the history of human populations of Mesoamerica, *Annals of Human Biology*, 37(6): 801-819.

MEZZAVILLA, M., M. GEPPERT, C. TYLER-SMITH, L. ROEWER Y Y. XUE

2015 Insights into the origin of rare haplogroup C3* Y chromosomes in South America from high-density autosomal SNP genotyping, *Forensic Science International: Genetics*, 15: 115-120.

MICHELET, D.

2001 La zona occidental en el posclásico, L. Manzanilla y L. López-Luján (eds.). *Historia antigua de México. Vol. III. El Horizonte Posclásico*, Porrúa/ INAH e IIA-UNAM, México: 161-198.

MORENO-ESTRADA, A., C.R. GIGNOUX, J. C. FERNANDEZ LOPEZ (EDS.)

2014 The Genetics of Mexico Recapitulates Native American Substructure and Affects Biomedical Traits. *Science*, 344 (6189): 1280-1285.

MULLIGAN, C. J., A. KITCHEN Y M. M. MIYAMOTO

2008 Updated three-stage model for the peopling of the Americas, *PLoS One*.3(9): e3199.

NEI, M.

1987 *Molecular evolutionary genetics*, Columbia University Press, Nueva York.

Nelson, B. A.

2009 Elite Residences in West Mexico, S. T. Evans y J. Pillsbury (eds.), *Palaces of the Ancient New World.*, Harvard University Press, Washington DC: 59-81.

- PÁEZ-RIBEROS, L. A., A. GONZÁLEZ MARTÍN, J. F. MUÑOZ VALLE, L. E. FIGUERA, L. SANDOVAL RAMÍREZ, I. NUÑO ARANA, B. IBARRA Y H. RANGEL VILLALOBOS
2006 Y-linked haplotypes in Amerindian chromosomes from Mexican populations: genetic evidence to the biparental origin of the Huichol tribe, *Legal Medicine*, 8: 220-225.
- PAGE, R. D.
1996 TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers, *Computational Applied Biosciences*, 12(4): 357-358.
- PINTADO-CORTINA, A. P.
2004 *Tarahumaras*. Pueblos Indígenas del México contemporáneo, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México: 1-7.
- PÉREZ-BENEDICO, D., J. LA SALVIA, Z. ZENG, G. A. HERRERA, R. GARCÍA BERTRAND Y R. N. HERRERA
2016 Mayans: a Y chromosome perspective, *European Journal of Human Genetics*, 24: 1352-1358.
- RANGEL-VILLALOBOS, H., V. M. MARTÍNEZ SEVILLA, G. MARTÍNEZ CORTÉS, J. A. AGUILAR VELÁZQUEZ, M. SOSA MACÍAS, R. RUBI CASTELLANOS Y A. GONZÁLEZ MARTÍN
2016 Importance of the Geographic Barriers to Promote Gene Drift and Avoid Pre- and Post-Columbian Gene Flow in Mexican Native Groups: Evidence from Forensic STR Loci, *American Journal of Physical Anthropology*, 160: 298-316.
- RANGEL-VILLALOBOS, H., J. F. MUÑOZ VALLE, A. GONZÁLEZ MARTÍN, A. GOROSTIZA, M. T. MAGAÑA Y L. A. PÁEZ-RIBEROS
2008 Genetic admixture, relatedness, and structure patterns among Mexican populations revealed by the Y-chromosome, *American Journal Physical Anthropology*, 135(4): 448-461.

RANGEL-VILLALOBOS, H., F. RIVAS, L. SANDOVAL, Z. GARCÍA CARVAJAL, J. M. CANTÚ Y L. E. FIGUERA

- 2000 Genetic variation among four Mexican populations (Huichol, Purépecha, Tarahumara and Mestizo) revealed by two VNTRs and four STRs, *Human Biology*, 72: 983-995.

ROEWER, L., M. NOTHNAGEL, L. GUSMAO Y V. GOMES (EDS.)

- 2013 Continent-Wide Decoupling of Y-Chromosomal Genetic Variation from Language and Geography in Native South Americans, *PLoSGenet*, 9(4): e1003460.

SANDOVAL, K., L. BUENTELLO MALO, R. PEÑALOZA ESPINOSA, H. AVELINO, A. SALAS, F. CALAFELL Y D. COMAS.

- 2009 Linguistic and maternal genetic diversity are not correlated in Native Mexicans, *Human Genetics*, 126(4): 521-531.

SANDOVAL, K., A. MORENO ESTRADA, I. MENDIZABAL, P. A. UNDERHILL, M. LOPEZ-VALENZUELA, R. PEÑALOZA ESPINOSA, M. LOPEZ LOPEZ, L. BUENTELLO MALO, H. AVELINO, R. CALAFELL, D. COMAS.

- 2012 Y-Chromosome Diversity in Native Mexicans Reveals Continental Transition of Genetic Structure in the Americas, *American Journal of Physical Anthropology*, 148: 395-405.

SANTANA C., G. NORIS, M. A. MERAZ-RÍOS, J. J. MAGAÑA, E. S. CALDERON-ARANDA, M. L. MUÑOZ Y R. GÓMEZ.

- 2014 Genetic Analysis of 17 Y-STRs in a Mestizo Population from the Central Valley of Mexico, *Human Biology*, 86(4): 289-312.

SCHURR T. G., M. C. DULIK, A. C. OWINGS, S. I. ZHADANOV, J. B. GAIESKI (EDS.)

- 2012 Clan, language, and migration history has shaped genetic diversity in Haida and Tlingit populations from Southeast Alaska, *American Journal of Physical Anthropology*, 148: 422-435.

SILVA ZOLEZZI, I., A. HIDALGO MIRANDA, J. ESTRADA GIL, J. C. FERNÁNDEZ LÓPEZ, L. URIBE-FIGUEROA, A. CONTRERAS, E. BALAM ORTIZ, L. DEL BOSQUE PLATA, D. VELÁZQUEZ FERNÁNDEZ, C. LARA, R. GOYA, E. HERNÁNDEZ LEMUS, C. DÁVILA, E. BARRIENTOS, S. MARCH Y G. JIMÉNEZ SÁNCHEZ

2009 Analysis of genomic diversity in Mexican Mestizo populations to develop genomic medicine in Mexico, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106(21): 8611-8616.

SMITH, M. E. Y F. F. BERDAN

2003 *Spatial Structure of the Mesoamerican World System, The Post-Classic Mesoamerican world*, University of Utah Press, Salt Lake City: 21-34.

SWADESH, M.

1959 *Mapas de clasificación lingüística de México y las Américas*, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Serie antropológica núm. 8, México.

TAMM, E., T. KIVISILD, M. REIDLA, M. METSPALU, D. G. SMITH, C. J. MULLIGAN, C. M. BRAVI, O. RICKARDS, C. MARTÍNEZ LABARGA, E. K. KHUSNUTDINOVA, S. A. FEDOROVA, M. V. GOLUBENKO, V. A. STEPANOV, M. A. GUBINA, S. I. ZHADANOV, L. P. OSSIPOVA, L. DAMBA, M. I. VOEVODA, J. E. DIPIERRI, R. VILLEMS Y R. S. MALHI

2007 Beringian standstill and spread of Native American founders, *PLoS One*, 2(9): e829.

THE Y CHROMOSOME CONSORTIUM (YCC).

2002 A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups, *Genome Research*, 12(2): 339-348.

WANG, S., N. RAY, W. ROJAS, M. V. PARRA, G. BEDOYA, C. GALLO, G. POLETTI, G. MAZZOTTI, K. HILL, A. M. HURTADO, B. CAMRENA, H. NICOLINI, W. KLITZ, R. BARRANTES, J. A. MOLINA, N. B. FREIMER, M. C. BORTOLINI, F. M. SALZANO, M. L. PETZL-ERLER, L. T. TSUNETO, J. E. DIPIERRI, E. L. ALFARO, G. BAILLIET, N. O. BIANCHI, E. LLOP, F. ROTHHAMMER, L. EXCOFFIER Y A. RUÍZ-LINARES

2008 Geographic patterns of genome admixture in Latin American Mestizos, *PLoS Genetics*, 4: e1000037.

WEBSTER, D. L. Y S. T. EVANS

- 2009 Mesoamerican Civilization, C. Scarre (ed.), *The Human Past: World Prehistory & the Development of Human Societies* (2ª ed.), Thames and Hudson Press, Nueva York: 594-639.

ZEGURA, S. L., T. M. KARAFET, L. A. ZHIVOTOVSKY Y M. F. HAMMER

- 2004 High-resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into Americas, *Molecular Biology Evolution*, 21: 164-75.