

# ESTUDIOS DE ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA

VOLUMEN XIV

\*

Editoras

Josefina Mansilla Lory  
Abigail Meza Peñaloza



Instituto Nacional  
de Antropología  
e Historia



Consejo Nacional  
para la  
Cultura y las Artes



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLÓGICAS  
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA  
ASOCIACIÓN MEXICANA DE ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA  
MÉXICO 2009

*Comité editorial*

Xabier Lizarraga Cruchaga  
José Antonio Pompa y Padilla  
Carlos Serrano Sánchez  
Luis Alberto Vargas Guadarrama

Todos los artículos fueron dictaminados

Primera edición: 2009

© 2009, Instituto de Investigaciones Antropológicas  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Ciudad Universitaria, 04510, México, D.F.

© 2009, Instituto Nacional de Antropología e Historia  
Córdoba 45, Col. Roma, 06700, México, D.F.  
sub\_fomento.cncpbs@inah.gob.mx

© 2009, Asociación Mexicana de Antropología Biológica

ISSN 1405-5066

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización  
escrita del titular de los derechos patrimoniales

D.R. Derechos reservados conforme a la ley  
Impreso y hecho en México  
*Printed in Mexico*

# RELACIONES GENÉTICAS Y PATRONES DE ESTRUCTURA ENTRE MESTIZOS Y ETNIAS MEXICANAS REVELADOS POR MARCADORES EL CROMOSOMA Y

Héctor Rangel-Villalobos, J. F. Muñoz-Valle,\*  
A. González-Martín,\*\* A. Gorostiza,\*\* M. T. Magaña\*\*\*  
y L. A. Páez-Riberos

*Instituto de Investigación en Genética Molecular, Centro Universitario de la Ciénega,  
Universidad de Guadalajara*

*\*Instituto de Enfermedades Reumáticas y del Sistema Músculo-Esquelético,  
Centro Universitario de Ciencias de la Salud*

*\*\*Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad Complutense de Madrid*

*\*\*\*División de Genética, Centro de Investigación Biomédica de Occidente*

## RESUMEN

En poblaciones mexicanas se analizaron 6 Y-STRs, así como 2 Y-SNPs (M3 y YAP) que definen el origen amerindio y africano, respectivamente, añadiendo datos de la literatura. El componente ancestral paterno se estimó en mestizos del occidente: europeo (60-64%), amerindio (25-21%) y africano (~15%). Se determinó una heterogeneidad genética baja pero significativa entre poblaciones mexicanas; tres veces mayor en etnias que en mestizos ( $F_{st} = 9.3$  vs. 3.1%). En las etnias esto se atribuye a los grupos geográficamente más aislados de la Sierra Madre (huicholes y tarahumaras), y en mestizos por el mayor componente amerindio de México, D. F., respecto a Chihuahua y Jalisco. Se evidenciaron dos procesos evolutivos diferentes en etnias prehispánicas, uno complejo con elevadas tasas de migración en el área de Mesoamérica, tendiente a la homogenización genética, y otro en las etnias de la Sierra Madre donde se acentuarían procesos de diferenciación como la deriva génica. Entre las etnias, los nahuas y huicholes fueron las más y menos mezcladas, respectivamente. Los tarahumaras se distinguieron por su alta frecuencia de haplotipos amerindios sin M3 (i.e. Q-P36\*, M242, etcétera). En purépechas, la evidencia genética

contraria (STRs *vs.* cromosoma Y) sobre mestizaje en esta etnia parece involucrar la integración preferencial de mujeres no purépechas a sus comunidades.

PALABRAS CLAVE: Y-STRs, herencia paterna, amerindios, mestizos, Mesoamérica, cromosoma Y.

### ABSTRACT

We analyzed 6 Y-STRs, and two binary loci (M3 and YAP) in Mexican and relevant worldwide populations. The paternal ancestry in western Mestizos was estimated: European (60-64%), Amerindian (25-21%), and African (~15%). A low but significant genetic heterogeneity was established between Mexican populations; it was three times greater among tribes than Mestizos ( $F_{st} = 9.3$  *vs.* 3.1%). In ethnic groups, it was due to the geographically isolated groups from the Sierra Madre (Huichols and Tarahumaras), and highest Amerindian ancestry in Mestizos from Mexico City regarding Jalisco and Chihuahua states. Two different Pre-Hispanic evolutionary processes were evident. In Mesoamerica, a higher migration rate ( $N_m = 24.76$ ) was estimated, promoting genetic homogeneity. Conversely, geographically isolated groups presented lower migration rate ( $N_m = 10.27$ ), and stronger genetic differentiation processes (i.e. genetic drift). Among Mexican ethnic groups, Huichols and Nahuas displayed the lowest and highest admixture level, respectively. Tarahumaras were distinctive by a high frequency of Native-American Y-chromosomes, but without Q3 (i.e. Q-P36\*, M242, etc.). In Purépechas, a special admixture process involving preferential integration of non-Purépecha women in their communities could explain contrary genetic evidences (autosomal *vs.* Y-chromosome) of admixture in this group.

KEY WORDS: Y-STRs, paternal ancestry, Amerindian, Mestizos, Mesoamerica, Y-chromosome.

### INTRODUCCIÓN

Entre los polimorfismos de la región no pseudoautosómica del cromosoma Y (CY), los marcadores bialélicos, descritos en general como Y-SNPs, son resultado de eventos mutacionales únicos (o casi únicos) e irrepetibles como sustituciones de un par de bases o inserciones/deleciones que representan linajes paternos estables conocidos como haplogrupos (Knijff 2000). Por ejemplo, el polimorfismo del elemento Alu en el cromosoma Y, conocido como YAP o DYS287, es una inserción que ha sido usada

para definir el componente ancestral africano en poblaciones humanas. En América, el Y-SNP M3, distingue a los CY predominantes en varones indígenas; dicho *locus* ha sido extensivamente empleado para caracterizar poblaciones nativas e hispanas de América (Lell *et al.* 1997, Batista-Dos-Santos *et al.* 1999). Por otra parte, las repeticiones cortas en tandem del cromosoma Y (Y-STRs) son marcadores multialélicos con una tasa de mutación mayor, que definen los llamados haplotipos útiles para analizar la diversidad interna de los haplogrupos. El estudio combinado de marcadores Y-STRs y Y-SNPs ha demostrado su efectividad para reconstruir la historia demográfica de las poblaciones humanas alrededor del mundo (Zegura *et al.* 2004). Por ejemplo, se ha develado cierta estructura poblacional en Sudamérica, donde las etnias andinas presentaron una mayor homogeneidad que poblaciones no andinas localizadas en la parte este del continente, con diferentes patrones de deriva génica y flujo génico (Tarazona-Santos *et al.* 2001). En América, y particularmente en mestizos y los más de 60 grupos étnicos de México, estos estudios son importantes debido al escaso conocimiento sobre su estructura y relaciones genéticas tras más de 500 años después del descubrimiento del Nuevo Mundo. Para atender a estas cuestiones, estudiamos ocho marcadores ligados al CY, los bialélicos M3 (amerindio) y YAP (africano), y 6 Y-STRs (DYS19, DYS389a, DYS390, DYS391, DYS392, y DYS393) en mestizos del occidente de México, añadiendo datos reportados de etnias mexicanas y de otras poblaciones relevantes. Así, en las diferentes poblaciones se definieron el mestizaje paterno, la estructura genética en mestizos y en etnias (prehispánico) y sus relaciones genéticas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se analizaron 314 muestras de ADN de varones mexicanos, de las cuales 206 fueron mestizos, en su mayoría estudiantes del CUCiénega (UdeG) en Ocotlán, Jalisco, provenientes de los estados de Jalisco, Nayarit y Michoacán. La muestra de etnias se compuso de 108 varones, cuyas características y orígenes se describen en un trabajo previo de nuestro grupo (Páez-Riberos *et al.* 2006). El tamaño de las muestras de población fue: 34 huicholes, 20 tarahumaras, 16 purépechas, 34 nahuas, y cuatro tzotziles. Antes de ser incluidos en el estudio, todos los voluntarios firmaron un

consentimiento informado. Las diferencias en el tamaño de muestra para desarrollar ciertos análisis se indican conforme se presentan. Las muestras de ADN extraídas a partir de sangre periférica, se analizaron por el método fenol-cloroformo y extracción salina. Las muestras obtenidas fueron cuantificadas por espectrofotometría, mientras su integridad física y pureza fueron comprobadas por electroforesis en geles de agarosa. Se analizaron seis Y-STRs (DYS19, DYS389a, DYS390, DYS391, DYS392 y DYS393), y los marcadores bialélicos YAP (africano) y M3 (amerindio), bajo condiciones de amplificación y electroforesis descritas en estudios previos (Rangel-Villalobos *et al.* 2001). Los términos haplotipo y haplogrupo fueron utilizados para los Y-STRs y Y-SNPs, respectivamente, según la nomenclatura del Y-Chromosome Consortium.

La diversidad génica ( $h$ ) de cada Y-STR se calculó como sigue:  $h = 1 - \sum f_i^2$ , donde  $f$  representa la frecuencia del alelo  $i$ . Debido a su tamaño de muestra ( $n = 4$ ), los tzotziles no se analizaron individualmente, sólo se incluyeron en las etnias en conjunto. Los siguientes parámetros de diversidad fueron estimados para cada población: 1) porcentaje de haplotipos diferentes de cada población; 2) promedio de diversidad genética de los marcadores del CY analizados; 3) diversidad haplotípica no sesgada ( $D$ ), y su varianza. Con base en M3 (C@T) y YAP (ins/del), se encontraron tres haplogrupos diferentes: *i*) Q3 o amerindio (T/del); *ii*) xYAP o africano (C/ins), y *iii*) ancestral Y\* (C/del), este último sin un origen geográfico bien definido. En los grupos étnicos, el posible origen amerindio o euroasiático de los cromosomas ancestrales Y\* fue definido por su haplotipo Y-STR, analizando su prevalencia y/o baja frecuencia en una base de datos internacional ([www.yhrd.org](http://www.yhrd.org)). Para mejorar la perspectiva de las relaciones genéticas con otras poblaciones del mundo, se incluyó al análisis datos poblacionales de mestizos, amerindios, hispanos y españoles (cuadro 1).

Para propósitos de comparación con trabajos previos, la nomenclatura alélica de DYS389I se ajustó (alelo 9 corresponde al 12), M3 y YAP se excluyeron por no haber sido analizados en todas las poblaciones citadas. Las relaciones genéticas fueron analizadas por: a) haplotipos compartidos; b) Rst, análogo al coeficiente de diferenciación por deriva genética Fst, pero basado en un modelo de mutación de paso discreto (SMM; *step-wise mutation model*), aceptado para los STRs; c) pruebas de significancia de Rst entre pares de poblaciones; d) dendogramas para

*Cuadro 1*  
Poblaciones cuyos haplotipos del CY se emplearon para estimar  
distancias genéticas y AMOVA

Población	Origen de la muestra	n	Referencias
<i>Hispana</i>			
Mexicana	Occidente (Jalisco)	206	Este estudio
Mexicana	Central (Mexico, D. F.)	357	Luna-Vázquez <i>et al.</i> 2008*
Mexicana	Norte, Centro (Chihuahua)	326	Gutiérrez-Alarcón <i>et al.</i> 2007*
Peruana	24 localidades diferentes	79	Iannacone <i>et al.</i> 2005*
Española	Andalucía, España	111	Gamero <i>et al.</i> 2002*
Española	Barcelona, España	239	Gené <i>et al.</i> 1999*
<i>Amerindia</i>			
Huichol	Sierra Occidente, México	34	
Purépecha	Centro-Oeste, México	36	
Tarahumara	Sierra Centro-Norte, México	20	Páez-Riberos <i>et al.</i> 2006
Nahua	Centro Sur, México	34	
Tzotzil	Sureste, México	4	Este estudio
Otomí 1		16	
Otomí 2	Estado de Hidalgo	32	
Huasteco	Región Central, México	42	Barrot <i>et al.</i> 2007*
Tepehua		13	
Maya	Sureste, México	6	Bianchi <i>et al.</i> 1998*
Lengua-Ayoreo	Sur, Paraguay	20	Bianchi <i>et al.</i> 1998*
Chorote-Wichí-Toba	Salta, Argentina	25	Bianchi <i>et al.</i> 1998*
Humahuaqueño y Susque	Jujuy, Argentina	27	Bianchi <i>et al.</i> 1998*

\*Artículos científicos no citados en referencias por cuestión de espacio.

representar las relaciones genéticas entre poblaciones por el método Neighbour-Joining (NJ). Se estimó el coeficiente de correlación entre distancias genéticas y geográficas, cuya significancia fue evaluada por la prueba de Mantel. Las distancias en kilómetros entre poblaciones fueron estimadas por medio de coordenadas geográficas con el programa Great Circle Calculator (<http://www.gb3pi.org.uk/great.html>). Los índices de

estructura genética poblacional (varianza molecular y estadísticos  $\Phi$ ) fueron estimados con la prueba AMOVA basada en Rst. Los componentes de varianza se definieron a través de diferentes fuentes de variación (entre grupos, entre poblaciones dentro de grupos y dentro de poblaciones); su significancia fue probada mediante un procedimiento no-paramétrico en 10 000 permutaciones. Los diferentes agrupamientos poblacionales para los AMOVA están señalados en el texto. El tamaño efectivo de migración ( $N_m$ ) fue estimado según el modelo de migración de isla de Wright's, ignorando mutación y asumiendo equilibrio de migración-deriva génica, basada en la siguiente fórmula para marcadores uniparentales:  $N_m = (1/G_{ST}) - 1$  (Bortolini *et al.* 2002). Para dichos propósitos, se emplearon los softwares ARLEQUIN 2000 (Schneider *et al.* 2000), y GDA versión 1.1 (Lewis y Zaykin 2001).

## RESULTADOS-DISCUSIÓN

En las etnias mexicanas la distribución de alelos Y-STRs fue diferente a la observada en mestizos mexicanos (Rangel-Villalobos *et al.* 2001); dicha discusión puede consultarse en reportes previos (Páez-Riberos *et al.* 2006). La heterogeneidad de alelos modales, frecuencias alélicas extremas (cercanas a 1) y reducida diversidad genética observada en los grupos étnicos mexicanos, parece ser consecuencia de diferentes factores que interactúan individualmente o en conjunto: i) el menor tiempo de diversificación desde el poblamiento del nuevo mundo por grupos ancestrales asiáticos; ii) mayor nivel de aislamiento geográfico; iii) efecto fundador; y iv) menor tamaño efectivo de población, propiciando deriva génica (Crawford 1998, Bortolini *et al.* 2002). Los huicholes destacaron por estas características, lo cual es de esperar, considerando su aislamiento geográfico y cultural (Diguët 1992). En la muestra total de poblaciones mexicanas se observaron 181 haplotipos completos diferentes (Y-STRs), separados en tres haplogrupos formados por M3 y YAP, que incluyeron 75 amerindios (Q3), 88 indiferenciados (Y\*) y 18 africanos (xYAP); en el cuadro 2 se presentan sus frecuencias y los datos previamente reportados.

Debido a que Q3 sólo representa parcialmente al componente amerindio, re-estimamos los componentes ancestrales considerando la frecuencia de Q-P36\* (ancestral de Q3) reportada para nativos de América

Cuadro 2

## Distribución de Haplogrupos Q3, Y\* y xYAP en poblaciones mexicanas

Población Mexicana	Muestra (n)	Localización geográfica en estados de México	Haplogrupo (%)			Referencia
			Q3	Y*	xYAP	
Mestizos del Occidente <sup>a</sup>	191	Jalisco, Nayarit y Michoacán	17.3	68.1	14.7	Este estudio
Huichol	34	Jalisco y Nayarit	100	-	-	Páez-Riberos <i>et al.</i> 2006
Purépecha	16	Michoacán	93.8	6.3	-	Páez-Riberos <i>et al.</i> 2006
Tarahumara	20	Chihuahua	55	45	-	Páez-Riberos <i>et al.</i> 2006
Nahua	34	Sur de Puebla	79.4	17.6	2.9	Páez-Riberos <i>et al.</i> 2006
Tzotzil	4	San Cristóbal, Chiapas	100	-	-	Páez-Riberos <i>et al.</i> 2006
Mixe	14	Montañas, Oaxaca	85.7	-	14.3	Lell <i>et al.</i> 1997
Mixtecas	10	Montañas, Oaxaca	70	30	-	Lell <i>et al.</i> 1997
Zapotecos	6	Montañas, Oaxaca	50	50	-	Lell <i>et al.</i> 1997
Mixtecas <sup>b</sup>	4	Tlapa, Guerrero	100	-	-	Bonilla <i>et al.</i> 2005
Nahuas <sup>b</sup>	22	Tlapa, Guerrero	59.1	40.9	-	Bonilla <i>et al.</i> 2005
Tlapanecas <sup>b</sup>	6	Tlapa, Guerrero	83.3	16.7	-	Bonilla <i>et al.</i> 2005
Region total de Tlapa	48	Tlapa, Guerrero	60.4	39.6	-	Bonilla <i>et al.</i> 2005
Total grupos étnicos	186		76.4	22.0	1.6	

<sup>a</sup> La diferencia en el tamaño de muestra se debe a que haplotipos del Y incompletos no fueron incluidos.

<sup>b</sup> Datos no considerados para la estimación promedio de grupos étnicos.

(Zegura *et al.* 2004) e hispano-americanos (Hammer *et al.* 2006). Se estimó que la contribución ancestral en mestizos de Jalisco es predominantemente europea (~60-64%), seguida de amerindia (~25-21%) y africana (~15%). Este resultado representa un elevado componente amerindio en mestizos mexicanos comparado con otros de Latinoamérica; por ejemplo, éste ha sido establecido en 10% en La Plata, Argentina; 0-5% en Brasil y 1% en Antioquia, Colombia (Mesa *et al.* 2000). Por el contrario, el componente amerindio (Q3) parece ser baja en mestizos de Jalisco, respecto a la ciudad de México (17.3 vs. 26.9%;  $p = 0.0353$ ) (Martínez-Marignac *et al.* 2007), y estimaciones previas con un rango de 27.6 a 94.5% en 19 poblaciones de mestizos mexicanos inferidas por diferentes sistemas (Bonilla *et al.* 2005). Aunque una estimación previa del componente europeo en

mestizos de Jalisco fue muy cercana a nuestros resultados (56.1 vs. 60%), los componentes amerindio y africano fueron muy diferentes (43 y 0.9%, respectivamente) (Cerdeña-Flores *et al.* 2002). Algunos registros indican que el componente africano en mestizos provino principalmente de la costa oeste del continente africano, entre el Río Senegal y Angola Portuguesa (Godorezky *et al.* 2001). En este sentido, cabe recordar que los españoles por sí mismos también contribuyeron al componente ancestral africano, ya que ellos la poseen como un rastro del proceso de difusión durante el Neolítico en Europa, y como consecuencia del Imperio Islámico por más de ocho siglos sobre la Península Ibérica, el cual se incrementa desde el centro al sur de la península (Pereira *et al.* 2000). Además, la diversidad multiétnica está bien documentada en el componente genético de los españoles, incluidos los fenicios, griegos, romanos, visigodos, árabes y judíos, lo cual probablemente era más evidente en las clases sociales más bajas, quienes después serían los principales emigrantes a América (Godorezky *et al.* 2001). Desde el punto de vista materno, dos estudios sobre mestizos-mexicanos demostraron una predominancia de los haplogrupos amerindios ADNmt (89.1 y 90%) (Green *et al.* 2000, Martínez-Marignac *et al.* 2007), lo cual puede considerarse elevado respecto al componente paterno amerindio del CY (~25%). Este efecto, descrito como flujo génico asimétrico, indica uniones entre mujeres indígenas y varones europeos, lo cual ha sido observado en diferentes poblaciones latinoamericanas (Torróni *et al.* 1994, Batista-Dos-Santos *et al.* 1999, Mesa *et al.* 2000). Sin embargo, también se ha observado una contribución similar de linajes amerindios paterno (85-91%) y materno (~98%) en una población del sureste (Tlaxcala, estado de Guerrero), sugiriendo que en algunas poblaciones mexicanas aisladas y cerradas (como los grupos étnicos), se puede encontrar un componente ancestral amerindio similar de ambas herencias, materna y paterna (Bonilla *et al.* 2005).

Al analizar a los mestizos desde un punto de vista más amplio a lo largo del país, las estimaciones previas de mestizaje han mostrado una variación en el componente ancestral asociado con algunas áreas geográficas (Bonilla *et al.* 2005), lo cual ha sido representado en un diagrama tripolar con los componentes amerindio, europeo y africano (Godorezky *et al.* 2001). Desde esta perspectiva, aunque el número de individuos genéticamente “puros” (100% amerindio, europeo o africano) para cualquier componente racial sería insignificante, un mayor componente amerindio,



en la costa occidente, incluidos los estados de Jalisco y Michoacán (22 %;  $n = 59$ ). En contraparte, a pesar del bien documentado componente ancestral africano en la *Costa Chica* (Aguirre 1989), en el estudio preliminar antes citado la frecuencia del haplogrupo africano (xYAP) no se incrementó en esta región (9%;  $n = 22$ ), ni en la costa occidente (3.4 %;  $n = 59$ ). A pesar de lo reducido de la muestra del estudio preliminar, el resultado cuestiona el incremento *significativo* de componente africano en las costas mexicanas, al menos del lado paterno.

En la primera prueba de AMOVA, un grupo incluyó tres poblaciones mestizas (Jalisco, Chihuahua y México, D. F.), mientras el otro incluyó 10 etnias mexicanas (cuadro 1). La mayoría de variabilidad ocurrió en el nivel intrapoblacional (84.3%), mientras la variabilidad más baja se debe a diferencias entre poblaciones dentro de los grupos (3.5%) (cuadro 3). La variabilidad de la estructura entre mestizos y amerindios mexicanos no fue significativa ( $p = 0.0527$ ), esto se explica por el componente ancestral compartido entre ellos, que disminuye la diferenciación genética. Por su parte, la variabilidad interpoblacional fue tres veces mayor entre etnias, que entre mestizos mexicanos (9.3 vs. 3.1%), en ambos significativa ( $p = 0.0000$ ). Para establecer el papel de las etnias más aisladas sobre la estructura genética de los grupos étnicos mexicanos, se repitió el AMOVA separando tarahumaras y huicholes en un segundo grupo (cuadro 3).

*Cuadro 3*  
Prueba AMOVA en poblaciones mexicanas basada en haplotipos  
para seis Y-STRs

Poblaciones/Grupos	Nº	Nº	Intrapoblacional	Interpoblacional	
	Pobla- ción	Grupos		Entre grupos ( $\Phi_{sc}$ )	Dentro grupos ( $\Phi_{ct}$ )
3 mestizos vs. 10 etnias mexicanas	13	2	84.28%; $p = 0.000$	12.25%; $p = 0.053$	3.47%; $p = 0.000$
Etnias mexicanas	10	1	90.71%; $p = 0.000$	$\Phi_{st} = 9.29\%$ ; $p = 0.0000$	
Etnias mexicanas (separado huichol y tarahumara)	10	2	82.71%; $p = 0.000$	15.46%; $p = 0.035$	1.83%; $p = 0.147$
3 Poblaciones Mestizas	3	1	96.86%; $p = 0.000$	$\Phi_{st} = 3.14\%$ ; $p = 0.0000$	
Mestizos (Chihuahua vs. Jalisco)	2	1	99.04%; $p = 0.000$	0.06%; $p = 0.44$	

Lo anterior resultó en que la variabilidad entre poblaciones dentro de grupos dejó de ser significativa ( $p = 0.147$ ), lo que indica que la estructura genética detectada entre las etnias amerindias mexicanas se puede atribuir a estos grupos aislados geográficamente en la Sierra Madre Occidental (tarahumaras y huicholes), que se diferencian de las demás etnias de Mesoamérica aquí estudiadas.

El flujo génico estimado en estas dos regiones por el tamaño efectivo de migración ( $Nm$ ), indicó que entre amerindios de Mesoamérica la tasa de migración es casi el doble que entre huicholes y tarahumaras ( $Nm = 24.76$  vs.  $10.27$ ). En Mesoamérica el desarrollo de la agricultura tuvo importantes consecuencias en la historia cultural y demográfica de América. En tiempos del contacto con los españoles, las estimaciones demográficas indicaban que ésta fue el área más densamente poblada de América, con quizás 25 millones de personas (Crawford 1998). En ese tiempo, importantes civilizaciones mesoamericanas habían sido formadas y/o destruidas, por ejemplo, los olmecas, Teotihuacan, toltecas, mayas y aztecas, entre muchas otras, en las cuales se desarrollaron sistemas de reinados y estados, con muchas y complejas interrelaciones socioeconómicas. Por otro lado, las etnias que han vivido en montañas y barrancas, como los huicholes y tarahumaras, llevaban a cabo actividades de caza y recolección y agricultura temporal, lo que limitó la población e influyó en la escasez de relaciones con otros grupos (Diguet 1992). De acuerdo con este antecedente, el AMOVA mostró que la estructura genética paterna entre las poblaciones nativas de México se debe a la diferenciación de los grupos más aislados, en este caso los de la Sierra Madre. Por su parte, la homogeneidad genética observada entre los grupos étnicos de la región central (Mesoamérica), también ha sido inferida en siete poblaciones con cinco marcadores autosómicos (Buentello-Malo *et al.* 2003); esto probablemente es consecuencia de su elevada tasa de migración ( $Nm$ ), casi tres veces mayor que en Norte América (México y EUA) según estimaciones con Y-SNPs ( $Nm = 8.1$ ) (Bortolini *et al.* 2002). En conjunto, se demuestra un elevado flujo génico en Mesoamérica antes de la Conquista española, creando una tendencia hacia la homogeneización del componente genético de los grupos amerindios de esta región. En contraste, en los grupos más aislados geográficamente, como los habitantes de sierra y barrancas de la Sierra Madre, habría una tendencia a la diferenciación por efectos como la deriva génica azarosa. En Sudamérica se han reportado resultados similares, donde las etnias andinas presentaron una

mayor homogeneidad que las poblaciones no andinas localizadas en la parte este del continente, con diferentes patrones de deriva génica y flujo génico (Tarazona-Santos *et al.* 2001, Rodríguez-Delfín *et al.* 2001). Por otra parte, aunque los resultados demostraron una correlación significativa entre geografía y la distancia genética  $R_{st}$  ( $r=0.8359$ ,  $z=0.17$ ;  $p=0.002$ ), apoyando parcialmente el modelo de diferenciación de aislamiento por distancia entre etnias mexicanas, la correlación dejó de ser significativa al remover las etnias más aisladas ( $r=-0.3837$ ,  $z=0.0396$ ;  $p=0.803$ ). Por lo que se puede concluir que los resultados soportan un escenario complejo de diferenciación genética entre amerindios de Mesoamérica que no se ajusta al modelo de aislamiento por distancia.

Entre los mestizos mexicanos (Chihuahua, Jalisco y D. F.) se detectó una heterogeneidad baja pero significativa (3.17%;  $p=0.0000$ ). Al repetir el AMOVA excluyendo cada muestra, la menor variabilidad interpoblacional se obtuvo al excluir al D. F. (0.35%), por lo que la diferenciación entre Chihuahua y Jalisco fue no-significativa ( $p=0.0518$ ) (cuadro 3). Estos resultados contrastaron con estudios previos que sugieren homogeneidad entre mestizos mexicanos. Por ejemplo, Cerda-Flores *et al.* (2002) reportaron contribuciones ancestrales similares en mestizos de las mismas regiones analizadas en este trabajo: México, D. F. (central), Jalisco (occidente) y Nuevo León (norte). Estas conclusiones opuestas podrían ser explicadas, además del uso de sistemas genéticos diferentes (autosómico *vs.* CY), por una estructura genética intrapoblacional. Lo anterior se ha puesto de manifiesto con marcadores genéticos clásicos en la Ciudad de México con individuos clasificados de acuerdo con su estatus socioeconómico, y se mostró que el mayor componente amerindio se presentó entre los de estatus socioeconómico bajo (48%) respecto al elevado (27.6%) (Lisker *et al.* 2004). De igual forma, en un análisis reciente de AIMs en la Ciudad de México se encontró una asociación significativa entre la proporción de mestizaje europeo y mayor estatus educativo (odds ratio [OR] = 9.4) (Martínez-Marignac *et al.* 2007). Este resultado no es sorprendente, si se considera el bajo estatus educativo y el trabajo pobremente calificado de la gente indígena, que les dificulta incorporarse al desarrollo social y económico de las grandes ciudades a las que arriban provenientes de comunidades rurales (Valencia-Rojas 2000). Esta estructura intrapoblacional podría ser responsable de las diferencias descritas en componentes ancestrales entre mestizos mexicanos, implicando sesgos de muestreo (Bonilla *et al.* 2005). Otra explicación deriva

de lo observado en Antioquia, Colombia, donde se sugiere que después de muchas generaciones de mestizaje con varones españoles (pero no con mujeres nativas) se ha incrementado el componente nuclear europeo de esta población latinoamericana (Bedoya *et al.* 2006).

La no diferenciación paterna entre mestizos del norte y occidente tiene importantes e inmediatas consecuencias dentro del contexto forense. Hasta donde sabemos, en México sólo se han reportado dos bases de datos (BD) de Y-STRs con el haplotipo mínimo completo sugerido para identificación forense de varones: Chihuahua y México, D. F. ([www.yhrd.org](http://www.yhrd.org)). Si consideramos que genéticamente Chihuahua y Jalisco comprenden un solo grupo, es decir, son homogéneos, nuestros resultados permitirían usar la misma BD para trabajo de rutina forense en ambas poblaciones y en otras de la misma región donde no existe esta información. El problema con las BDs para los haplotipos Y-STRs se debe al gran polimorfismo de estos loci, lo que ocasiona que la estimación de la frecuencia de un haplotipo esté limitada por el tamaño de la BD; es decir, mientras más pequeña es la BD, mayor frecuencia tendrán los haplotipos y viceversa. La homogeneidad entre Jalisco y Chihuahua facilitaría incrementar el tamaño de las BD al unir los datos de ambas poblaciones, volviendo más confiables las estimaciones de las frecuencias haplotípicas. Por otra, parte, aunque en este estudio no fue analizado el ADNmt, una cantidad similar de componente amerindio ha sido reportado en mestizos mexicanos de la región norte-centro (82 y 90%, respectivamente) (Green *et al.* 2000, Sandoval *et al.* 2006). Estas observaciones y nuestros resultados sugieren una homogeneidad en el componente ancestral materno (ADNmt) y paterno (CY) en mestizos de Chihuahua y Jalisco, que lleva a una conclusión similar, respecto a que la susceptibilidad a las enfermedades en estas poblaciones mexicanas se atribuye más bien a factores culturales o ambientales que a factores genéticos.

Respecto al diagrama tripolar para describir la composición genética de las poblaciones mexicanas, aunque lo consideramos apropiado, los resultados hasta ahora discutidos permiten hacer algunos comentarios: i) de acuerdo con el patrón de diferenciación genética se definen dos grandes grupos de mestizos mexicanos: el nor-occidente y el central (el D. F.), éste último tal vez podría incluir al sureste; ii) los resultados preliminares del componente africano paterno (xYAP) implican serias limitaciones a la descripción de una mayor prevalencia de este componente en las costas de nuestro país, lo que sugiere que sólo podría ser aplicado, si acaso, a re-

giones muy particulares de la costa; iii) el diagrama tripolar muestra un número insignificante de individuos genéticamente “puros” para cualquiera de los tres componentes ancestrales. Sin embargo, esto podría no ser cierto considerando comunidades rurales con altos niveles de aislamiento y/o endogamia, ya sea de grupos amerindios bien establecidos, o comunidades indígenas en las cuales se habla predominantemente el español, por lo que los individuos podrían ser clasificados formalmente como mestizos. Los resultados de Bonilla *et al.* (2005) sugieren que esto podría ser frecuente en poblaciones rurales de la región sureste del país. Consecuentemente, el componente nativo de América en el diagrama tripolar debería ser más amplio, ya que existiría en México una mayor proporción de individuos con un componente amerindio “puro” o cercano al 100%, comparado con el componente europeo y africano; iv) aunque ya se ha evidenciado, queda por ser aclarada cómo la correlación entre el estatus socioeconómico y el componente ancestral ha impactado a la estructura genética intrapoblacional, al menos en las ciudades más grandes del país, con el fin de que esta observación sea incluida en modelos futuros para describir a la población mexicana; v) al menos para los mestizos mexicanos, es bien sabido que se lleva a cabo un gran flujo génico por migración a través del país; por lo tanto, en lugar de límites geográficos bien establecidos, se esperaría una diferenciación genética por *clines* entre las poblaciones mexicanas. Finalmente, es necesario un análisis genético más profundo para elucidar esta estructura genética en la población mexicana (incluidos AIMS, ADNmt y marcadores del CY), especialmente en poblaciones mestizas de grandes ciudades del sureste de México, que hasta ahora no han sido publicadas, tanto urbanas como grupos indígenas, analizando cantidades adecuadas de muestras.

Las estimaciones previas de componente europeo en grupos étnicos mexicanos con marcadores sanguíneos y séricos, va de 8.8% en huicholes a 37.3% en huastecos, mientras en nahuas la estimación de componente europeo fue de 29.6% (Lisker *et al.* 1996). La posición de los huicholes en el rango de mestizaje más bajo concuerda con nuestros resultados, ya que todos ellos presentaron el haplogrupo Q3. Las estimaciones de mestizaje paterno en amerindios de México revelaron un componente ancestral no-nativo en nahuas y tarahumaras. Nahuas fue el grupo más mezclado (componente europeo 17.6%), y el único con componente africano (2.9%), compartiendo el mayor número de haplotipos Y-STRs con mestizos (haplogrupos Q3 y Y\*), lo cual indica flujo génico entre ellos. La amplia distribu-

ción geográfica de los nahuas en 13 de los 31 estados mexicanos explica su mayor mestizaje, aunque podría haber diferencias en proporciones de mezcla entre ellos, relacionada con su grado de aislamiento y aculturación (Lisker *et al.* 1996). En tarahumaras, debido a su aislamiento geográfico y cultural en la Sierra de Chihuahua, y por el antecedente de una gran diferenciación genética con los mestizos (Rangel-Villalobos *et al.* 2000), esperábamos una frecuencia elevada de Q3. Sin embargo, encontramos un nivel considerable de CY europeos (15%, 3/20), además de ser la etnia con la frecuencia más baja de Q3 (55%) y más alta de Y\* (45%). A pesar de esto, los tarahumaras estuvieron claramente diferenciados de los mestizos y se confirmó su estrecha relación lingüística y etnográfica con los huicholes (Scheffler 1999). Lo anterior sugiere que la alta frecuencia de haplotipos Y\* en tarahumaras (29.4%; 5/17) – eliminando los 3 CY europeos –, podría representar un componente nativo de América alterno, definido por haplotipos Q-P36\*, M242 o RPS4Y (Seielstad *et al.* 2003, Zegura *et al.* 2004). Esta peculiaridad podría ser consecuencia de su posición geográfica en la región norte-centro de México en Aridoamérica, más cercana a grupos Na-Dene del sur de EUA, respecto a los grupos mesoamericanos del centro y sureste de México. Sobre el mestizaje vía paterna en purépechas, anticipábamos encontrar una frecuencia elevada de CY no-amerindios, de acuerdo con un reporte previo con STRs no sexuales que sugirió mestizaje europeo basado en las siguientes observaciones (Rangel-Villalobos *et al.* 2000): 1) una alta diversidad genética respecto a otro grupo étnicos; 2) diferenciación no significativa con los mestizos de occidente, que podría explicarse por su proximidad geográfica facilitando el flujo génico entre ellos; 3) la gran influencia española desde el punto de vista cultural, lingüístico y religiosa; 4) un menor aislamiento geográfico en la zona lacustre de Michoacán; y 5) la bien conocida migración de varones purépechas a EUA y grandes ciudades de México para trabajar como empleados (Rangel-Villalobos *et al.* 2000). Sorprendentemente, en todos los CY purépechas se pudo inferir un origen amerindio. Una posible explicación para reconciliar esta evidencia genética contraria, implicaría un proceso particular de mestizaje, involucrando uniones entre varones purépecha y mujeres no-purépechas; de esta forma, los purépechas dejarían sus comunidades para trabajar en ciudades urbanas, donde se unirían con no-purépechas (presumiblemente hispanas o mestizas), quienes después serían incorporadas a la comunidad indígena. Esta interpretación recibe sustento de la menor tasa de migración que se

ha proclamado para el cromosoma Y, indicando la mayor tendencia de la mujer a relocalizarse en el lugar de residencia del esposo, lo cual ha sido documentado en dos terceras partes de las poblaciones humanas (Seiestald *et al.* 1998). Por otra parte, el análisis de ADNmt en purépechas no detectó mestizaje europeo, y sus haplogrupos fueron principalmente amerindios (98%). Sin embargo, aunque la herencia materna no mostró mestizaje europeo en purépechas, esta propuesta no debería ser desechada, dado que los haplogrupos amerindios también son predominantes en mestizos mexicanos (Green *et al.* 2000 Sandoval *et al.* 2006). El tamaño de muestra limitado de los purépechas en ambos estudios, obliga a hacer un análisis más profundo para reconciliar esta evidencia genética opuesta.

## CONCLUSIONES

Se evidenció una heterogeneidad genética baja pero significativa en mestizos, parcialmente compatible con el diagrama tripolar sobre la composición genética de la población mexicana. En la región de Mesoamérica se sugiere una elevada tasa de migración prehispánica, mientras que en etnias geográficamente más aisladas en la Sierra Madre, presumiblemente se acentuarían los efectos de diferenciación genética. Aunque lo escaso de las muestras limitan las conclusiones individuales de los grupos étnicos mexicanos, los resultados apuntaron a los nahuas y huicholes como los grupos más y menos mezclados, respectivamente. Los tarahumaras se distinguieron por su alta frecuencia de CY amerindios no Q3. Finalmente, el mestizaje inferido en el grupo purépecha podría involucrar la integración de mujeres no purépechas a sus comunidades.

## Agradecimientos

Se agradece al CONACYT el apoyo brindado al doctor Rangel (Proyecto 48710), a los individuos que aportaron muestras biológicas para la realización de este estudio y a los estudiantes de QFB, cuyo trabajo técnico ha sido fundamental en este trabajo.

## REFERENCIAS

AGUIRRE, G.

1989 *La población negra de México*, vol. II, Fondo de Cultura Económica, México.

BATISTA-DOS-SANTOS, S. E., J. D. RODRIGUEZ, A. K. RIVEIRA-DOS-SANTOS Y M. A. ZAGO

1999 **Differential contribution of indigenous men and woman to the formation of an urban population in the Amazon region as revealed by mtDNA and Y-DNA**, *American Journal Physical Anthropology*, 109: 175-180.

BEDOYA, G., P. MONTOYA, J. GARCÍA, I. SOTO, S. BOURGEOIS, L. CARVAJAL, D. LABUDA, V. ÁLVAREZ, J. OSPINA, P. W. HEDRICK Y A. RUIZ LINARES

2006 **Admixture dynamics in Hispanics: a shift in the nuclear genetic ancestry of a South American population isolate**, *Proceedings National Academy of Sciences USA*, 103(19): 7 234-7 239.

BONILLA, C., G. GUTIÉRREZ, E. J. PARRA, C. KLINE, 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. RUIZ-LINARES

2002 **Y-chromosome biallelic polymorphisms and native American population structure**, *Annals of Human Genetics*, 66: 255-259.

BUENTELLO-MALO, L., R. PEÑALOZA-ESPINOZA R., F. LOEZA F., F. SALMANCA Y R. CERDA-FLORES

2003 **Genetic structure of seven Mexican indigenous populations based on five polymarker loci**, *American Journal Human Biology*, 15: 23-28.

CERDA-FLORES, R. M., B. BUDOWLE, L. JIN, S. A. BARTON, R. DEKA, R. CHAKRABORTY

2002 **Genetic Admixture in three Mestizo populations based on D1S80 and HLA-DQA-1 loci**, *American Journal Human Biology*, 4: 257-263.

CRAWFORD, M. H.

1998 *The origin of Native Americans*, Cambridge University Press, Gran Bretaña.

DIGUET, L.

1992 *Por Tierras Occidentales entre Sierras y Barrancas*, Centro de Estudios Mexicanos y Centroamericanos de la Embajada de Francia en México-INI, México D. F.

GORODEZKY, C., C. ALAEZ, 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 groups, and microsatellites**, *Human Immunology*, 62: 979-991.

GREEN, L. D., J. N. DEER Y A. KNIGHT

2000 mtDNA affinities of the peoples of North-Central Mexico, *American Journal Human Genetics*, 66: 989-998.

HAMMER, M. F., V. F. CHAMBERLAIN, V. F. KEARNEY, D. STOVER, G. ZHANG, T. KARAFET, B. WALSH Y A. J. REDD

2006 Population structure of Y chromosome SNP haplogroups in the United States and forensic implications for constructing Y chromosome STR databases, *Forensic Science International*, 164: 45-55.

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: 1 055-1 061.

LELL, J. T., M. D. BROWN, T. G. SCHURR, R. I. SUKERNIK, Y. B. STARIKOVSKAYA, A. TORRONI, L. G. MOORE, G. M. TROUP Y D. C. WALLACE

1997 Y chromosome polymorphisms in Native American and Siberian populations: identification of Native American Y chromosome haplotypes, *Human Genetics*, 100: 536-543.

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.
- LISKER, R., A. MALACARA, E. RAMÍREZ Y O. MUTCHINICK  
2004 Admixture estimates in a Mexican populations stratified by socioeconomic status, *American Journal Physical Anthropology*, 38 (suppl): 136.
- MARTÍNEZ-MARIGNAC, V. L., A. VALLADARES, E. CAMERON, A. PERERA, R. GLOBUS-GOLDBERG, N. WACHER, J. KUMATE, P. MCKEIGUE, D. O'DONNELL, M. D. SHRIVER, M. CRUZ, E. J. PARRA  
2007 Admixture in Mexico City: implications for admixture mapping of Type 2 diabetes genetic risk factors, *Human Genetics*, 120: 807-819.
- MESA, N. R., M. C. MONDRAGÓN, I. D. SOTO, M. V. PARRA, C. DUQUE, D. ORTIZ-BARRIENTOS, L. F. GARCÍA, I. D. VELEZ, M. L. BRAVO, J. G. MÚNERA, G. BEDOYA, M. C. BORTOLINI, A. RUIZ-LINARES  
2000 Autosomal, mtDNA, and Y-chromosome diversity in Ameridians: Pre- and post-Columbian patterns of gene flow in South America, *American Journal Human Genetics*, 67: 1 277-1 286.
- 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.
- PEREIRA, L., M. J. PRATA, M. BRIÓN, M. A. JOBLING, A. CARRACEDO Y A. AMORIN  
2000 Clinical Variation of YAP+ Y-Chromosome Frequencies in Western Iberia, *Human Biology*, 72: 937-944.
- RANGEL-VILLALOBOS, H., F. RIVAS, L. SANDOVAL, Z. Y. GARCÍA-CARVAJAL, J. M. CANTÚ, 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.
- RANGEL-VILLALOBOS, H., A. R. JALOMA-CRUZ, L. SANDOVAL, J. S. VELARDE-FÉLIX, M. P. GALLEGOS-ARREOLA Y L. E. FIGUERA  
2001 Y-chromosome haplotypes for six STRs in a Mexican population, *Archives Medical Research*, 32: 232-237.

- RODRÍGUEZ-DELFIN, L. A., V. E. RUBIN-DE-CELIS Y M. A. ZAGO  
2001 Genetic diversity in Andean population from Peru and regional migration patterns of Amerindians in South America: Y chromosome and mtDNA data, *Human Heredity* 51: 97-106.
- SANDOVAL, L., M. T. MAGAÑA-TORRES, M. CASAS-CASTAÑEDA, G. VACA, F. RIVAS, J. M. CANTÚ  
2006 Mitochondrial DNA polymorphisms in the Amerindian: Tarahumara, Huichol, Purépecha, and Mestizo Mexican populations, *Abstract 11th International Congress Human Genetics*, Brisbane, Australia.
- SCHEFFLER, L.  
1999. *Los indígenas mexicanos*, Editorial Panorama, México, D. F.
- SCHNEIDER, M. T., D. ROESSLI, L. EXCOFFIER  
2000 *ARLEQUIN version 2000: a software for population genetic analysis*, Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Genova.
- SEIELSTAD, M., E. MINCH Y L. L. CAVALLI-SFORZA  
1998 Genetic evidence for higher migration rate in humans, *Nature Genetics*, 20: 219-220.
- SEIELSTAD, M., N. YULDASHEVA, N. SHING, P. UNDERHILL, P. OEFNER, P. SHEN Y W. R. SPENCER  
2003 A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the America, *American Journal Human Genetics*, 73: 700-705.
- TARAZONA-SANTOS, E., D. R. CARVALHO-SILVA, D. PETTENER, D. LUISELLI, G. F. DE STEFANO, C. MARTÍNEZ-LABARGA, O. RICKARDS, C. TYLER-SMITH, S. D. J. PENA Y F. R. SANTOS  
2001 Genetic differentiation in south Amerindians is related to environmental and cultural diversity: evidence from Y chromosome, *American Journal Human Genetics*, 68: 1 485-1 496.
- TORRONI, A., Y. CHEN, O. A. SEMINO, A. S. SANTACHIARA-BENECERETTI, C. R. SCOTT, M. T. LOTT, M. WINTER Y D. C. WALLACE  
1994 mtDNA and Y-chromosome polymorphisms in four Native American populations from Southern Mexico, *American Journal Human of Genetics*, 54: 303-318.

VALENCIA-ROJAS, A. J.

2000 *La migración indígena a las ciudades: Estado del desarrollo económico y social de los pueblos indígenas de México*, Serie Migración Indígena, Instituto Nacional Indigenista (INI) y Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), México.

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.

