

Tribalización, tiempo de divergencia y estructura genética en Mesoamérica. Una aproximación molecular

Antonio González-Martín

Amaya Gorostiza

Departamento de Zoología y Antropología Física

Facultad de Biología

Universidad Complutense de Madrid

RESUMEN: *El objetivo del trabajo es reconstruir, desde la genética, la historia de las poblaciones mesoamericanas. Para ello se utilizaron dos estrategias, en la primera se caracterizaron cinco poblaciones indígenas mediante 15 marcadores autosómicos (STRs) y se aplicaron diferentes métodos estadísticos (F_{ST} , AMOVA y MDS). En la segunda se repitieron los análisis agregando tres nuevas poblaciones y utilizando tres STRs, número de microsatélites que compartían las ocho poblaciones. Además, se calcularon los tiempos de coalescencia y se analizó la posible existencia de barreras genéticas.*

Los pueblos nativos americanos tienen un origen común y su rica diversidad genética y cultural se puede explicar mediante un modelo de expansión poblacional rápida y adaptaciones locales a diferentes microhábitats. Este proceso —análogo al de tribalización— potenció la existencia de una subestructura genética justificada por parámetros geográficos e histórico-lingüísticos relacionados, a su vez, con estrategias de supervivencia y sus consecuencias demográficas.

Los tiempos de divergencia entre grupos indígenas coinciden con la información arqueológica y determinan que la fragmentación entre Mesoamérica y Aridoamérica se produjo durante el Periodo Lítico. Se corrobora también que los otomíes podrían ser uno de los pueblos más antiguos de Mesoamérica y que los mayas se fraccionaron de los pueblos del altiplano hace unos 3 000 años. Los periodos más activos, en cuanto al fraccionamiento poblacional, coinciden con los periodos Preclásico y Posclásico, siendo el Clásico y el colonial los más estables. Por último se determinó la importancia que la aculturización y el flujo genético tienen en la interpretación de datos genéticos.

PALABRAS CLAVE: *microsatélites autosómicos, Mesoamérica, Aridoamérica, estructura genética, tribalización, tiempos de coalescencia.*

ABSTRACT: *The aim of this work is the reconstruction, through genetics, of the history of Mesoamerican populations. For that, two strategies have been used, on the one hand five indigenous populations have been characterized using 15 autosomal markers (STRs) and different statistical methods (F_{ST} , AMOVA and MDS) have been applied. On the other hand three*

new populations have been added including STRs more being those 3 STRs, the microsatellites number shared by the eight populations. Coalescence times have been also calculated testing the possible existence of genetic barriers.

The native American groups have a common origin and their rich genetic and cultural diversity can be explained by a model of rapid population expansion and local adaptations to different micro-habitats. This process, similar to that of tribalization, potentiated the existence of a genetic substructure justified by geographical and historical-linguistic parameters related in turn, to survival strategies and its demographic consequences.

The divergence times between indigenous groups coincide with the archaeological information and determine that the fragmentation between Mesoamerican and Aridoamérica occurred during Lytic Period. It also confirms that Otomies could be one of the most ancient peoples of Mesoamerica and that Maya were fractionated from highland groups about 3 000 years ago. The most active periods, referring to population fragmentation, match with the Preclassic and the Postclassic, being the Colonial and the Classic more stable. Finally the importance of the acculturation phenomenon and gene flow was determined in order to understand the importance that have in the interpretation of genetic data.

KEYWORDS: *Autosomal microsatellite, Mesoamerica, Aridoamerica, genetic structure, tribalization, coalescence times.*

INTRODUCCIÓN

En los últimos años se han caracterizado genéticamente numerosas poblaciones humanas, algunos de estos trabajos se han centrado en la descripción de la distribución de las frecuencias alélicas de microsatélites autosómicos o STRs (abreviatura de Short Tandem Repeats) que son repeticiones en tándem de entre cuatro y seis nucleótidos. A partir de esta información se han creado bases de datos de libre acceso en la red [Short Tandem Repeat DNA. Internet Database; Distribution of the Human DNA-PCR Polymorphisms; FBI CODIS CORE STR Loci]. Paralelamente se han desarrollado herramientas estadísticas diseñadas específicamente para el análisis poblacional de estos marcadores [Jorde *et al.*, 1997; Bosch *et al.*, 2000; Jin *et al.*, 2000; Zhivotovsky *et al.*, 2000; Ayub *et al.*, 2003 y Mansoor *et al.*, 2004].

Hasta hace poco tiempo no existía una continuidad geográfica en cuanto a las poblaciones caracterizadas, pero en la actualidad se dispone de datos que cubren áreas geográficas de especial interés antropológico, como es el caso de Mesoamérica y Aridoamérica, que constituyen, desde el punto de vista histórico y cultural, la actual República mexicana. El término Mesoamérica define la región que se extiende desde el norte de México hasta Centroamérica [Pailes y Whitecotton, 1995]. Aridoamérica, por su parte,

ocupa la región septentrional de la frontera norte mesoamericana y abarca el noroeste mexicano y parte del sur de Estados Unidos. Esta región es árida y ha estado habitada tradicionalmente por grupos nómadas de cazadores-recolectores [Kroeber, 1939].

Actualmente en México hay más de 120 grupos étnicos agrupados en 12 familias lingüísticas [CONADEPI], las cuales representan una de las regiones geográficas con mayor diversidad humana del continente. Esta circunstancia, unida a parámetros históricos, geográficos y ambientales, convierte a México en una región especialmente interesante para desarrollar el presente trabajo, el cual tiene como objetivo aportar información sobre los procesos que han regulado la diferenciación entre las poblaciones y sobre si éstos han sido lo suficientemente importantes como para justificar la existencia de una subestructura genética. También se tratará de determinar cuándo y en qué secuencia temporal se produjo la separación entre grupos étnicos, lo que permitirá postular una hipótesis sobre su historia y sus orígenes.

La fragmentación de una población original en varias derivadas puede generar entidades que se diferencien culturalmente, es decir, que se produzca un proceso de tribalización. En el presente trabajo se analizan entidades étnicas que proceden de un grupo antecesor común [O'Rourke y Raff, 2010], por lo que primero tuvieron que pasar por un proceso de fragmentación poblacional y después diferenciarse culturalmente. Por lo tanto, en este caso se pueden utilizar indistintamente los términos *fragmentación poblacional* y *tribalización*, aun asumiendo que no necesariamente son procesos equivalentes.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las poblaciones indígenas

Las cinco poblaciones procedentes del estado de Hidalgo y Campeche (tabla 1, figura1) las muestrearon directamente en las comunidades los autores. En este proceso se distribuyó una encuesta que contenía información relativa al origen de los donantes y a cada uno de ellos se le informó sobre los objetivos del trabajo. La caracterización genética de estas cinco poblaciones, publicada previamente en revistas especializadas, consistió en la determinación individual de 15 STRs (D8S1179, D21S11, D7S820, CSF-1PO, D3S1358, TH01, D13S317, D16S539, D2S1338, D19S433, vWA, TPOX, D18S51, D5S818 y FGA).

En un segundo nivel de análisis se incorporaron tres nuevas poblaciones que compartían tan sólo tres STRs (CSF1PO, TH01 y vWA) con los cinco grupos analizados previamente. Estas ocho poblaciones se distribuyen en tres de las subregiones culturales más importantes de Mesoamérica (tabla 1, figura 1). Para más datos culturales y demográficos pueden consultarse páginas específicas de libre acceso en la red [INEGI, 2000; Conapo y Conadepi].

A pesar del bajo número de marcadores utilizados, estudios basados en el mismo número de marcadores han aportado interesantes resultados sobre la historia biológica y el origen de los grupos humanos [Sachdeva *et al.*, 2004; Sciacca *et al.*, 2004 y Zabala *et al.*, 2005]. Además, el número de alelos y, por lo tanto, de variables, que comprenden estos marcadores ($n \geq 20$) son suficientes para estimar la relación genética entre las poblaciones [Shriver *et al.*, 1995 y Liu *et al.*, 2006].

Análisis estadísticos

Respecto del primer nivel de análisis, y a partir de los genotipos individuales de las cinco primeras poblaciones, se calcularon las frecuencias alélicas de 15 STRs. Mediante el programa PHYLIP v3.695 [Felsenstein, 1989] se obtuvieron las distancias F_{ST} y se representaron mediante un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) aplicando el programa XLSTAT-2011 (Versión 2011.3.02 Addinsoft). El cálculo del análisis molecular de varianza (AMOVA) se realizó mediante el programa Arlequín, v. 3.5 [Excoffier *et al.*, 2005] atendiendo a diferentes criterios de agrupación: geográficos, lingüísticos y lingüístico-históricos. Se estimó el flujo genético entre poblaciones asumiendo el modelo de isla que propone que Nv es proporcional a las tasas de migración entre dos poblaciones [Romano *et al.*, 2003]. Por último se compararon las matrices geográficas y genéticas aplicando el test de Mantel [Mantel, 1967].

Para el estudio conjunto de las ocho poblaciones se realizaron los mismos análisis (F_{ST} , MDS, AMOVA y test de Mantel) y además se construyó una gráfica según el algoritmo de máxima diferenciación [Monmonier, 1973] implementado en el software Barrier v. 2.2 [Manni *et al.*, 2004]. Esta metodología permite determinar la posible existencia de barreras genéticas entre las poblaciones [Comas *et al.*, 2000; Barbujani y Belle, 2006 y Balanovsky *et al.*, 2011]. Por último se estimaron los tiempos de coalescencia mediante la distancia genética $(\delta\mu)^2$ aplicando la ecuación $E[(\delta\mu)^2] = 2\omega\beta t$ [Goldstein *et al.*, 1995], asumiendo una tasa de mutación $\beta = 2.8 \times 10^{-4}$ [Chakraborty *et al.*, 1997], una varianza constante ω y 25 años por generación.

Tabla 1.
Grupos indígenas incluidos en el trabajo. Para la clasificación lingüística se utilizaron los trabajos de Manrique Castañeda [1988, 1998 y 2000]. La clasificación de las regiones y subregiones culturales se realizó siguiendo los trabajos de Solanes Carraro y Vela Ramírez [2000].

Grupo	Estado	N*	N _t **	Lengua/ Familia	Región/ Subregión cultural	Referencia
Otomíes valle	Hidalgo	94	291 722	Otomí/ otopame	Mesoamérica/ Altiplano Central	Barrot <i>et al.</i> , 2005
Otomíes sierra	Hidalgo	78				
Nahuas Huasteca	Hidalgo	202	150 527	Náhuatl/ yutoazteca		
Tepehuas	Hidalgo	57	9 435	Tepehua/ tononaca		González-Mar- tín <i>et al.</i> , 2008
Choles	Campeche	89	161 766	Chol/ maya	Mesoamérica/ Región maya	Sánchez <i>et al.</i> , 2005
Huicholes	Jalisco y Nayarit	50	30 686	Huichol/ yutoazteca	Mesoamérica/ Occidente	Rangel-Villalo- bos <i>et al.</i> , 2000
Purépechas	Michoacán	25	121 409	Purépecha/ tarasco		
Tarahumaras	Chihuahua	42	75 545	Tarahumara/ yutoazteca	Aridoamérica	

N* = tamaño de la muestra

N_t** = tamaño total de la población indígena

Figura 1



Localización geográfica de las poblaciones estudiadas. Las líneas continuas indican la presencia de barreras genéticas, los números que las acompañan reflejan su intensidad en porcentaje.

RESULTADOS

El presente trabajo se centra en el estudio y reconstrucción de la historia biológica de poblaciones indígenas de Mesoamérica. Inicialmente se incluyeron cinco grupos indígenas, en la tabla 2 se presenta el valor de las distancias genéticas, los errores estándar y el flujo génico (Nv) entre estas poblaciones. La menor diferencia genética se detectó entre los dos grupos otomíes, con un valor de 0.0080, mientras que la distancia más grande corresponde a la relación entre tepehuas y otomíes de la sierra con un valor de 0.0140. El análisis de las distancias genéticas, representado por un MDS (figura 2a), sugiere la existencia de cuatro agrupaciones bien definidas: por una parte los dos grupos otomíes y por otra el resto de las poblaciones separadas entre ellas.

El flujo génico (tabla 2) varía entre 31 individuos, por generación, detectados entre los grupos otomíes, 28 entre choles y otomíes del valle, el mismo valor para choles y nahuas de la Huasteca y, por último, 18 entre te-

pehuas y otomíes de la sierra. Estos resultados sugieren que las afinidades genéticas no se pueden explicar mediante un modelo geográfico. Para demostrarlo se compararon las matrices de distancias genéticas con las geográficas, el resultado ($r = -0.389$; $p = 0.227$) confirma que no hay correlación entre ambas.

La AMOVA es una aproximación estadística de la existencia de estructura genética, es decir, que los criterios de agrupación justifican que las poblaciones sean distintas genéticamente. Se utilizaron tres criterios de clasificación: geográfico, lingüístico y lingüístico-histórico (tabla 3a). El último de ellos se basa en el planteamiento de que los nahuas de la Huasteca pueden tener un sustrato genético teenek, grupo emparentado lingüística y culturalmente con los mayas [Gallardo, 2004]. Este sustrato podría explicarse como resultado del flujo genético, ya que comparten el mismo espacio, o bien, por un fenómeno antiguo de nahuatlización. Sin embargo, para ninguno de los tres criterios de clasificación se obtuvieron resultados significativos.

En el segundo nivel de análisis se incluyeron tres poblaciones procedentes del Bajío y de Aridoamérica. En este MDS (figura 2b) se observa la existencia de tres agrupaciones, por una parte los tarahumaras, un segundo grupo formado por las poblaciones del Bajío y un tercer agrupamiento conformado por las poblaciones del Centro del altiplano mexicano, quedando ligeramente diferenciadas las poblaciones procedentes de la región maya. En este caso los resultados apuntan a la existencia de una relación genético-geográfica. Para confirmarlo se compararon nuevamente las matrices de distancias genéticas y geográficas, y los resultados mostraron una correlación significativa y positiva entre ambas ($r = 0.589$; $p < 0.001$), es decir, cuanto menor es la distancia geográfica a la que están las poblaciones, más se parecen genéticamente.

En este nivel de análisis, y utilizando los mismos criterios de agrupación que se emplearon para las cinco poblaciones, se realizó el cálculo de AMOVA (tabla 3b), resultando significativo para los criterios lingüístico-históricos ($F_{CT} = 0.1685$; $p = 0.032$) y geográficos ($F_{CT} = 0.1846$; $p = 0.041$). La aplicación del programa Barrier confirmó, mediante una metodología independiente, la existencia de estructura genética, ya que las barreras detectadas conforman los mismos grupos que las agrupaciones de las AMOVA. Se detectaron dos barreras genéticas de diferente intensidad (figura 1). La más importante, con una intensidad de 64%, separa Aridoamérica de Mesoamérica. La segunda frontera se detecta entre el occidente mexicano y el Altiplano Central y el sudeste, ésta con una intensidad inferior a 40%. Este resultado dibuja tres áreas genéticas, el norte o Aridoamérica, representado por los tarahu-

maras, el occidente, con las poblaciones huichol y purépecha, y el resto, que incluye el Altiplano Central, la sierra otomí-tepehua y el sudeste.

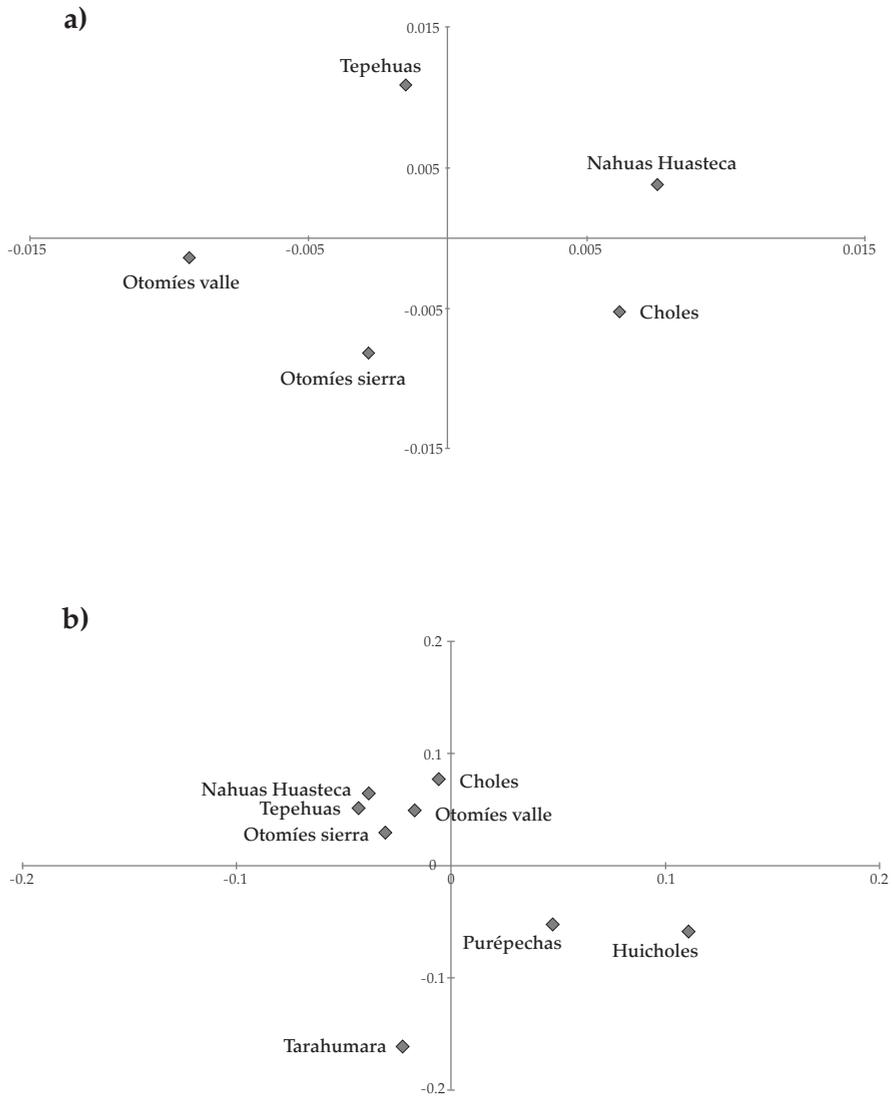
Los tiempos de coalescencia han de interpretarse como una aproximación temporal a los fenómenos de fragmentación y separación entre poblaciones. A partir de un *pool* genético común las poblaciones fueron fraccionándose secuencialmente, dando lugar a culturas diferenciadas, algunas de las cuales han llegado hasta nuestros días. Para una mejor interpretación de los resultados, los tiempos se clasificaron según los periodos culturales de Mesoamérica [López y López, 2000]. Los resultados (tabla 4) sugieren que durante la etapa Lítica se produjo la separación entre tarahumaras y choles, otomíes del valle y huicholes, con un tiempo estimado de 7455, 6339 y 6116 años, respectivamente. Cronológicamente, se produjeron eventos de fraccionamiento poblacional muy acusados durante el periodo Preclásico. Se han detectado divergencias entre tarahumaras y el resto de las poblaciones, entre purépechas y el resto, y entre otomíes y choles. El periodo Clásico fue más estable, únicamente se detectan divergencias entre otomíes del valle con respecto a los nahuas de la Huasteca y tepehuas. El Posclásico vuelve a ser un periodo de intensos fenómenos de divergencia y fraccionamiento de poblaciones. En este periodo se produce la separación de huicholes con el resto de las poblaciones, a excepción de los nahuas de la Huasteca, cuya escisión se produce durante el periodo colonial. Durante el Posclásico también se produce la separación entre los dos grupos otomíes, además de la divergencia entre nahuas de la Huasteca y choles. Por último, durante el periodo Colonial se detecta la separación entre los nahuas de la Huasteca y los otomíes de la sierra, los tepehuas y los ya mencionados choles, así como entre los otomíes de la sierra y tepehuas.

Tabla 2.

En la hemimatriz inferior se presentan los valores para la distancia F_{ST} ; entre paréntesis el valor del flujo génico estimado ($N\mu$). En la hemimatriz superior se dan los errores estándar.

	Nahuas Huasteca	Otomíes sierra	Otomíes valle	Tepehuas	Choles
Nahuas Huasteca	--	0.003	0.002	0.003	0.002
Otomíes sierra	0.0120 (21)	--	0.001	0.003	0.004
Otomíes valle	0.0130 (19)	0.0080 (31)	--	0.002	0.003
Tepehuas	0.0100 (25)	0.0140 (18)	0.0110 (22)	--	0.002
Choles	0.0090 (28)	0.0100 (25)	0.0090 (28)	0.0120 (21)	--

Figura 2



a) Multidimensional scaling (MDS; stress 0.159) basado en la distancia F_{ST} para cinco poblaciones utilizando 15 STRs. b) Multidimensional scaling (MDS; stress 0.1163) basado en la distancia F_{ST} para ocho poblaciones utilizando 3 STRs.

Tabla 3.
Resultado de las AMOVA aplicadas con diferentes criterios de agrupación a las cinco poblaciones mesoamericanas estudiadas y para las ocho que se han utilizado para la comparación.

a) Agrupaciones para cinco poblaciones y 15 STR			Resultados AMOVA			
Criterio	Agrupación	Grupo	Fuente de variación	Varianza	Índice de fijación	P
Geográfico	Valle	Otomíes valle	Dentro de poblaciones	99.34	$F_{ST} = 0.0065$	0.000*
	Sierra	Otomíes sierra, nahuas Huasteca, tepehuas	Entre poblaciones dentro de grupos	0.44	$F_{SC} = 0.0044$	0.000*
	Sudeste	Choles	Entre grupos	0.22	$F_{CT} = 0.0021$	0.189
Lingüístico	Totonaco	Tepehuas	Dentro de poblaciones	99.37	$F_{ST} = 0.0062$	0.000*
	Yutoazteca	Nahuas Huasteca	Entre poblaciones dentro de grupos	0.31	$F_{SC} = 0.0030$	0.031*
	Otopame	Otomíes valle, otomíes sierra	Entre grupos	0.32	$F_{CT} = 0.0032$	0.396
	Maya	Choles				
Lingüístico-histórico	Totonaco	Tepehua	Dentro de poblaciones	99.38	$F_{ST} = 0.0062$	0.000*
	Otopame	Otomíes valle, otomíes sierra	Entre poblaciones dentro de grupos	0.52	$F_{SC} = 0.0052$	0.000*
	Maya	Choles, nahuas Huasteca	Entre grupos	0.10	$F_{CT} = 0.0009$	0.407

* Significación estadística.

Tabla 3 (continuación)

b) Agrupaciones para ocho poblaciones y 3 STR			Resultados AMOVA			
Criterio	Agrupación	Grupo	Fuente de variación	Varianza	Índice de fijación	P
Geográfico	Valle	Otomíes valle	Dentro de poblaciones	81.18	$F_{ST} = 0.1882$	0.000*
	Sierra	Otomíes sierra, nahuas huasteca, tepehua	Entre poblaciones dentro de grupos	0.36	$F_{SC} = 0.0044$	0.005*
	Sureste	Choles	Entre grupos	18.46	$F_{CT} = 0.1846$	0.041*
	Noroeste	Purépecha, huichol				
	Norte	Tarahumara				
Lingüístico	Totonaco	Tepehua	Dentro de poblaciones	84.83	$F_{ST} = 0.1516$	0.000*
	Yutoazteca	Nahuas huasteca, tarahumara, huichol	Entre poblaciones dentro de grupos	23.32	$F_{SC} = 0.0044$	0.000*
	Otopame	Otomíes valle, otomíes sierra	Entre grupos	-8.15	$F_{CT} = -0.0815$	0.614
	Tarasco	Purépecha				
	Maya	Choles				
Lingüístico-histórico	Totonaco	Tepehua	Dentro de poblaciones	81.41	$F_{ST} = 0.1859$	0.000*
	Yutoazteca	Tarahumara, huichol	Entre poblaciones dentro de grupos	1.74	$F_{SC} = 0.0209$	0.000*
	Otopame	Otomíes valle, otomíes sierra	Entre grupos	16.85	$F_{CT} = 0.1685$	0.032*
	Tarasco	Purépecha				
	Maya	Choles, nahuas Huasteca				

* Significación estadística.

Tabla 4.
Tiempos de coalescencia y periodos a los que corresponden para las ocho poblaciones

	Tarahumaras*	Purépechas	Huicholes	Otomíes valle	Otomíes sierra	Nahuas Huasteca	Tepehuas
Tarahumaras							
Purépechas	2 500 Pre C						
Huicholes	6 116 Lit	3 438 Pre C					
Otomíes valle	6 339 Lit	4 241 Pre C	848 Pos C				
Otomíes sierra	3 259 Pre C	1 830 Pre-C	670 Pos C	670 Pos C			
Nahuas huasteca	3 839 Pre C	2 232 Pre C	357 Col	1 518 Cla	491 Col		
Tepehuas	2 143 Pre C	1 071 Pos C	1 161 Pos C	1 473 Cla	179 Col	491 Col	
Choles	7 455 Lit	2 902 Pre C	804 Pos C	2 946 Pre C	1 964 Pre C	938 Pos C	2 098 Pre C

Nota: La intensidad de los colores de las celdas son proporcionales al tiempo, a mayor antigüedad más intensidad.

*Lít = etapa Lítica (33000 BP- 2500 BP)

Pre C = periodo Preclásico (2500 BP- 150/200 AP);

Cla = periodo Clásico (150/200 AP- 900 AP);

Pos C = periodo Posclásico (900 AP-1521 AP);

Col = periodo colonial (1521 AP-actualidad).

DISCUSIÓN

Mesoamérica es una de las regiones más biodiversas del continente americano, como lo han confirmado los estudios genéticos, antropológicos, arqueológicos, lingüísticos, etnohistóricos y etnológicos. Sin embargo, no se sabe con exactitud cuáles fueron los parámetros que fomentaron la génesis de esta diversidad y cuándo se dieron las circunstancias propicias para que se produjeran. Aprovechando que en la actualidad existe información genética de grupos indígenas procedentes de esta región, se ha desarrollado una metodología para abordar estas cuestiones.

El trabajo se planteó en dos niveles en función del número de marcadores disponibles. En el primero se analizó un menor número de poblaciones, pero mayor número de marcadores (15 STRs); en el segundo nivel, mayor número de poblaciones en detrimento del número de marcadores (3 STRs).

Los resultados obtenidos en la primera estrategia apuntan en una misma dirección: ausencia de estructura genética, falta de relación entre geografía y genética, y escasa o nula influencia de la lengua o la combinación lengua-historia como reguladoras de las variaciones genéticas entre poblaciones. Estos resultados coinciden con otros trabajos realizados en la misma región [Bonilla *et al.*, 2005; Vargas-Alarcón *et al.*, 2005; Buentello-Malo *et al.*, 2003 y Rangel-Villalobos *et al.*, 2008]. Por otro lado, se detectaron flujos genéticos, sobre todo entre poblaciones que comparten el mismo espacio aun tratándose de grupos culturalmente diferentes, lo que sugiere cierta permeabilidad de las barreras culturales. El flujo genético, incluso de poca intensidad, tiende a homogenizar las diferencias entre poblaciones y enmascara las posibles relaciones filogenéticas ancestrales.

El panorama cambia con el segundo nivel de análisis. El MDS y la estimación de barreras genéticas muestran una marcada separación entre Aridoamérica y Mesoamérica. Además, en esta última se detecta diferenciación entre el occidente mexicano y el Altiplano Central, y de forma menos acusada con la región maya, un resultado ya apuntado por otros autores [Ibarra *et al.*, 2008]. Es muy posible que el grupo de poblaciones del Altiplano sea más homogéneo debido al flujo genético que se produjo entre las poblaciones de la Huasteca, aunque éste no sea intenso.

Los resultados sugieren la existencia de estructura genética relacionada con la geografía, como lo confirman los resultados del test de Mantel y AMOVA, significativa para los criterios de agrupación geográfica y lingüístico-histórica. Por otro lado, es interesante observar que la lengua no ha sido un factor suficientemente importante como para justificar la estructura genética de los grupos autóctonos. De hecho, este fenómeno ya había sido apuntado por estudios basados en HLA [Vargas *et al.*, 2005] y ADN mitocondrial [Sandoval *et al.*, 2010] sobre poblaciones mesoamericanas. Ahora bien, aunque la lengua por sí sola no tiene suficiente peso, adquiere significación al combinarse con criterios históricos. Estos resultados sugieren que la estructura genética de las poblaciones está regulada por factores complejos. De hecho, la historia por sí sola, como se ha demostrado en otras regiones [Seldin *et al.*, 2006 y Feder *et al.*, 2007], tampoco es un factor suficientemente importante como para regular la estructura genética en las poblaciones humanas, es necesario utilizar una combinación de parámetros de distinta naturaleza. Esta combinación ha-

bla implícitamente de la complejidad de los acontecimientos que se dieron en Mesoamérica y de la diversidad de parámetros implicados en la regulación de esta estructura.

Para comprender mejor el origen de la distribución de la diversidad genética de la región se calcularon los tiempos de divergencia entre poblaciones. Es preciso matizar que los tiempos expuestos son una aproximación y que requieren ser confirmados mediante trabajos complementarios. También es importante señalar que el cálculo temporal puede verse influido por el flujo genético interpoblacional detectado entre algunas poblaciones. La idea es, por lo tanto, plantear un esquema general y secuencial del fenómeno de la fragmentación poblacional.

Los primeros resultados coinciden con una primera divergencia poblacional entre las regiones culturales, Mesoamérica y Aridoamérica. La divergencia genética detectada entre tarahumaras y el resto de las poblaciones apoya la hipótesis sugerida por diferentes autores [García Ortiz *et al.*, 2006] de la existencia de una discontinuidad genética entre Aridoamérica y Mesoamérica, fractura que tendría su origen en el Periodo Lítico mesoamericano hace más de 7000 años. Estos resultados coinciden con los aportados por otros autores en estudios de ADN mitocondrial [Torróni *et al.*, 1993], los cuales apoyan un proceso de fragmentación antiguo y rápido, seguido de un marcado aislamiento y bajos flujos genéticos. Esta hipótesis se apoya también en investigaciones centradas en el cromosoma Y, las cuales estiman una antigüedad de entre 7000 y 8000 años para el marcador propio de América Q-M3, lo que nuevamente sugiere que el proceso de tribalización es antiguo y fue paralelo a la distribución de los grupos humanos en el nuevo continente [Bortolini *et al.*, 2003].

Las causas de esta discontinuidad no están del todo claras, aunque es posible que estén relacionadas con las distintas estrategias de subsistencia y con la dinámica demográfica de los grupos humanos a ambos lados de esa frontera. En el norte, hasta hace pocas generaciones, las comunidades indígenas estaban constituidas por pequeños grupos seminómadas dedicados a la caza y la recolección. Esta estrategia contrasta con los grupos mesoamericanos que desarrollaron una cultura sedentaria basada en la agricultura y el comercio, lo cual implicó un incremento demográfico y movimientos migratorios en toda Mesoamérica [Palerm, 1972]. Ambas estrategias implican una dinámica poblacional antagónica, favoreciendo las diferencias genéticas entre ambas vertientes geográficas, las que son incrementadas por el conocido efecto de la deriva genética sobre poblaciones de tamaños reducidos.

Dentro del contexto mesoamericano, el periodo Preclásico es el más importante en cuanto a la diferenciación poblacional. Durante esta época se produjo una adopción generalizada de la agricultura con especial relevancia del maíz [Matsuoka *et al.*, 2002 y Doebley *et al.*, 2006]. La gran cantidad de hábitats y microecosistemas de la región favoreció la diferenciación local de las poblaciones [Wolf, 1967], y tuvo como consecuencia la aparición de grupos étnicos con identidades culturales y genéticas distintas. En este periodo la fragmentación poblacional afectó fundamentalmente a purépechas y choles con respecto al resto de las poblaciones. La temprana diferenciación de la población otomí del valle de los tarahumaras (6339 años), muy anterior a la de los purépechas (2500 años), sugiere que cuando estos últimos se escindieron del *pool* genético que compartían con las poblaciones del norte, los otomís ya se habían escindido, lo que significaría que los primeros pobladores de Mesoamérica eran grupos de filiación otomí [Trafo, 1990]. Esta información contrasta con la idea de que los primeros pobladores del Altiplano fueron grupos prepurépechas [Peña, 1980]. De la misma manera, la temprana diferenciación de los grupos de filiación maya (7455 años) apoya la idea de que formaban parte de las poblaciones que ancestralmente se separaron de los grupos del norte y, después, en torno a los 3000 años, se fraccionaron de los grupos del centro y se desplazaron hacia el sudeste.

Según algunos estudios arqueológicos [Beekman y Christenson, 2003], durante el periodo Clásico se produjo un cambio cultural en Mesoamérica relacionado con la entrada de grupos procedentes del norte. Estos grupos, representados por nahuas o aztecas, ejercieron una importante presión cultural, demográfica, económica y militar sobre las poblaciones asentadas en el Altiplano Central, representando uno de los acontecimientos biológicos y culturales más importantes de la historia precolombina. Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo apuntan en otra dirección, apoyando la idea de que durante el periodo Clásico se mantuvo cierta estabilidad en cuanto a la dinámica de fragmentación y diversificación de nuevas poblaciones. En este periodo el fenómeno más importante está relacionado con la fragmentación de los otomíes del valle con respecto a grupos que habitan las cercanas regiones montañosas de la Sierra Madre Oriental, como tepehuas y nahuas de la Huasteca.

Durante el periodo Posclásico se vuelven a detectar importantes procesos de fraccionamiento poblacional, como lo avalan los estudios craneométricos [González-José *et al.*, 2007], que detectan un aumento de la diversidad genética en la región; durante este periodo se produce la separación entre los nahuas de la Huasteca y los choles. La relación entre estas dos pobla-

ciones requiere de un análisis más detallado, ya que al considerarse conjuntamente a las AMOVA en el segundo nivel de análisis, resultan positivas para la agrupación lingüístico-histórica. Es posible que se deba a un interesante ejemplo de aculturación. Según los estudios etnográficos y arqueológicos, las poblaciones mayas durante el Preclásico tuvieron un área de distribución que abarcaba desde Centroamérica hasta el norte del Altiplano Central, incluyendo a la Sierra Madre Oriental. La presión ejercida por la entrada de grupos aztecas en el Altiplano provocó el fraccionamiento de esta área relegando a los teenek al norte de la Huasteca [Gallardo, 2004]. Por otra parte, los aztecas llegaron a la huasteca en el siglo xv y realizaron una importante labor de nahuatlización [Escobar, 1998], fecha que coincide con los 930 años estimados para la separación de choles y nahuas de la Huasteca, por lo que grupos de sustrato genético maya adoptaron la cultura y la lengua azteca. La relación detectada entre los nahuas de la Huasteca y los choles podría explicarse por este fenómeno, en el que poblaciones de sustrato genético maya eran culturalmente nahuas.

Otro aspecto de particular interés es la fecha de 700 años calculada para la separación de los dos grupos otomíes, que coincide con los datos aportados por otras disciplinas [Ochoa, 1989].

Por otro lado, para muchos autores un año de referencia en la historia mesoamericana es el 1487, en el que los mexicas conquistaron completamente la Sierra Madre Oriental, separando a los huastecos de los totonacos [Basauri, 1990], es decir, hace aproximadamente 500 años. Nuestros cálculos asignan una fecha de 491 años para este acontecimiento: la separación entre nahuas de la Huasteca y los tepehuas que pertenecen al tronco familiar totonaco. Nuevamente las dataciones sugeridas por la genética se ven apoyadas de forma independiente por la arqueología y la etnohistoria, lo que confirma la validez del método aplicado en el presente trabajo.

CONCLUSIONES

Los estudios moleculares permiten realizar nuevos enfoques en antropología y plantear soluciones a algunas preguntas relacionadas con la historia de las poblaciones humanas. El modelo propuesto en este trabajo plantea un origen común para todos los grupos estudiados que se fueron fraccionando conforme las poblaciones se expandían, adaptaban y explotaban nuevas regiones geográficas. En este sentido, la gran cantidad de microhábitats de Mesoamérica fue una pieza clave que favoreció la aparición de nuevos grupos étnicos con características culturales propias. En esta misma línea

argumental, la geografía, aunada a procesos históricos y culturales, influyó de forma determinante en la construcción de la actual diversidad genética y cultural. Sin embargo, la ausencia de relación entre lengua y estructura genética sugiere que, para entender y reconstruir la historia, es necesaria la combinación de complejos parámetros que interactúan entre ellos y que proceden de disciplinas tan distintas como la lingüística, la geografía, la biología, la etnohistoria y la arqueología.

Fenómenos como la aculturación (impuesta o adoptada) son claves para reconstruir la historia. Los resultados sugieren que la expansión colonizadora, por ejemplo la náhuatl, tuvo importantes consecuencias genéticas. Por una parte la existencia de gran heterogeneidad genética dentro de una misma cultura; por otra, la supervivencia de un *pool* genético ancestral perteneciente a antiguas culturas absorbidas durante procesos de colonización.

Las diferencias genéticas detectadas entre Aridoamérica y Mesoamérica tienen raíces en el Periodo Lítico. Las causas de estas diferencias se relacionan directamente con las estrategias de supervivencia, los tamaños demográficos y el aislamiento. El modelo de cazador-recolector implica un tamaño demográfico pequeño y, como consecuencia, un importante efecto de la deriva genética, lo que favorece la diferenciación poblacional. Además, las estrategias sedentarias, al margen de poder soportar tamaños demográficos grandes, fomentan el comercio y el contacto entre poblaciones, lo que favorece su homogenización marcando todavía más las diferencias con poblaciones seminómadas.

Los tiempos de divergencia entre las poblaciones coinciden en la mayoría de los casos con la información aportada por la arqueología. En este panorama destaca un modelo de fragmentación que se iniciaría en el norte, entre Aridoamérica y Mesoamérica, y continuaría en el Bajío. La tribalización o emergencia de nuevas culturas se produjo con mayor intensidad en periodos inestables, como fue el caos durante el Preclásico y su relación con la expansión agrícola del maíz, y el Posclásico y su relación con la expansión de la cultura azteca. El periodo colonial debió tener importantes implicaciones genéticas, aunque podrían estar enmascaradas por el flujo genético que se produjo entre las poblaciones que compartían el mismo espacio en la Sierra Madre Oriental.

BIBLIOGRAFÍA

- Ayub Q., A. Mansoor et al.**
2003 "Reconstruction of Human Evolutionary Tree using Polymorphic Autosomal Microsatellites", *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 122, pp. 259-268.
- Balanovsky, O., K. Dibirova et al.**
2011 "Parallel Evolution of Genes and Languages in the Caucasus Region", *Molecular Biology and Evolution*, vol. 28, núm. 10, pp. 2905-2920.
- Basauri, C.**
1990 *La población indígena de México*, México, Instituto Nacional Indigenista.
- Barbujani, G. y E. M. S. Belle**
2006 "Genomic Boundaries between Human Populations", *Human Heredity*, vol. 61, pp. 15-21.
- Barrot, C. y C. Sánchez et al.**
2005 "Characterization of Amerindian Populations from Hidalgo State (Mexico) by 15 Str-PCR Polymorphisms", *International Journal of Legal Medicine*, vol. 119, pp. 111-115.
- Beekman, C. S. y A. F. Christenson**
2003 "Controlling for Doubt and Uncertainty through Multiple Lines of Evidence: A new Look at the Mesoamerican Nahua migrations", *Journal of Archaeology Methodology and Theory*, vol. 10, pp. 111-164.
- Bonilla, C., G. Gutiérrez et al.**
2005 "Admixture Analysis of a Rural Population of the State of Guerrero, Mexico", *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 128, núm. 4, pp. 861-869.
- Bortolini, M. C., F. M. Salzano et al.**
2003 "Y-Chromosome Evidence for Differing Ancient Demographic Histories in the Americas", *American Journal of Human Genetics*, vol. 73, núm. 3, pp. 524-539.
- Bosch, E., F. Calafell et al.**
2000 "Genetic Structure of North-West Africa Revealed by STR Analysis", *European Journal of Human Genetics*, vol. 8, núm. 5, pp. 360-366.
- Buentello Malo L., R. I. Peñaloza Espinosa et al.**
2003 "Genetic Structure of Seven Mexican Indigenous Populations Based on Five Polymarker Loci", *American Journal of Human Biology*, vol. 15, núm. 1, pp. 23-28.
- Comas, D., F. Calafell et al.**
2000 "Alu Insertion Polymorphisms in NW Africa and the Iberian Peninsula: Evidence for a Strong Genetic Boundary through the Gibraltar Straits", *Human Genetics*, vol. 107, pp. 312-331.
- Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas (Conadepi)**
s/f <<http://www.cdi.gob.mx/ini/>>.
- Consejo Nacional de Población (Conapo)**
s/f <<http://www.conapo.gob.mx>>.

Chakraborty, R., M. Kimmel et al.

1997 "Relative Mutation Rates at Di-, Tri, and Tetranucleotide Microsatellite Loci", *Proceedings of National Academy of Science USA*, vol. 94, pp. 1041-1046.

Distribution of the Human DNA-PCR Polymorphisms

s/f <<http://www.uni-duesseldorf.de/WWW/MedFak/Serology/database.html>>.

Doebley, J. F., B. S. Gaut et al.

2006 "The Molecular Genetics of Crop Domestication", *Cell*, vol. 127, pp. 1309-1321.

Escobar Ohmstede, A.

1998 "Las Huastecas, 1750-1900", en Antonio Escobar O., *Historia de los pueblos indígenas de México*, México, Instituto Nacional Indigenista.

Excoffier, L., G. Laval et al.

2005 "Arlequín (Version 3.0): An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis", *Evolutionary Bioinformatics*, vol. 1, pp. 47-50.

FBI CODIS Core STR Loci

s/f <<http://www.cstl.nist.gov/div831/strbase/fbicore.htm>>.

Feder J., O. Ovadia et al.

2007 "Ashkenazi Jewish mtDNA Haplogroup Distribution Varies Among Distinct Subpopulations: Lessons of Population Substructure in a Closed Group", *European Journal of Human Genetics*, vol. 15, pp. 498-500.

Felsenstein, J.

1989 "PHYLIP-Phylogeny Inference Package (Release 3.0)", *Cladistics*, vol. 5, pp. 164-166.

Gallardo Arias, P.

2004 "Huastecos de San Luis Potosí", en *Pueblos indígenas de México contemporáneo*, México, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas.

García Ortiz, J. E., L. Sandoval Ramírez et al.

2006 "High-Resolution Molecular Characterization of the HLA Class I and Class II in the Tarahumara Amerindian Population", *Tissue Antigens*, vol. 68, núm. 2, pp. 135-146.

Goldstein, D. B., A. Ruiz Linares et al.

1995 "An Evaluation of Genetic Distances for Use with Microsatellite Loci", *Genetics*, vol. 139, pp. 463-471.

González-José, R., N. Martínez Abadías et al.

2007 "Detection of a Population Replacement at the Classic-Postclassic Transition in Mexico", *Proceedings of Biological Science*, vol. 274, pp. 681-688.

González-Martín, A., A. Gorostiza et al.

2008 "Analyzing the Genetic Structure of Native Mesoamerican Populations Based on Autosomal STR Allele Frequencies: New Insights into the Population History", *American Journal of Human Biology*, vol. 20, núm. 5, pp. 605-613.

Ibarra Rivera L., S. Mirabal et al.

2008 "Delineating Genetic Relationships among the Maya", *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 135, núm. 3, pp. 329-347.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI)

2000 *XII Censo General de Población y Vivienda*, México, INEGI, <<http://www.inegi.gob.mx>>.

Jin, L., M. L. Baskett et al.

2000 "Microsatellite Evolution in Modern Humans: a Comparison of Two Data Sets from the Same Populations", *Annals of Human Genetics*, vol. 64, pp. 117-134.

Jorde, L. B., A. R. Rogers et al.

1997 "Microsatellite Diversity and the Demographic History of Modern Humans", *Proceedings of National Academy of Science USA*, vol. 94, pp. 3100-3103.

Kroeber, A. L.

1939 *Cultural and Natural Areas of Native North America*, Publication in *American Archaeology and Ethnology*, Berkeley, University of California Press.

Liu, X. Q., A. D. Paterson et al.

2006 "The Role of Self-Defined Race/Ethnicity in Population Structure Control", *Annals of Human Genetics*, vol. 70, pp. 496-505.

López Austin, A. y L. López Luján

2000 "La periodización de la historia mesoamericana", *Arqueología Mexicana*, vol. VIII, núm. 43, pp. 14-23.

Manni, F., E. Guérard y E. Heyer

2004 "Geographic Patterns of (Genetic, Morphologic, Linguistic) Variation: how Barriers can be Detected by using Monmonier's Algorithm", *Human Biology*, vol. 76, pp. 173-190.

Manrique Castañeda, L.

1988 "Clasificaciones de las lenguas indígenas en México y sus resultados en el censo de 1990", en Beatriz Garza Cuarón (coord.), *Políticas del lenguaje en México*, México, Universidad Nacional Autónoma de México.

1998 "Lenguas indígenas", en *Enciclopedia de México*, 2a ed., México, Secretaría de Educación Pública.

2000 "Lingüística histórica", en Linda Manzanilla y Leonardo López Luján (eds.), *Historia antigua de México*, México, INAH-UNAH/Porrúa.

Mansoor, A., K. Mazhar et al.

2004 "Investigation of the Greek Ancestry of Populations from Northern Pakistan", *Human Genetics*, vol. 114, pp. 484-490.

Mantel, N.

1967 "The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach", *Cancer Research*, vol. 27, pp. 209-220.

Matsuoka, Y., Y. Vigouroux et al.

2002 "A Single Domestication for Maize Shown by Multilocus Microsatellite Genotyping", *Proceedings of National Academy of Science USA*, vol. 99, pp. 6080-6084.

Monmonier, M.

1973 "Maximum-Difference Barriers. An Alternative Numerical Regionalization Method", *Geographic Annals*, vol. 3, pp. 245-261.

Ochoa, L.

1989 *Huastecos y totonacos*, México, Consejo Nacional para la Cultura y las Artes.

O'Rourke, D. H. y J. A. Raff

2010 "The Human Genetic History of the Americas: the Final Frontier", *Current Biology*, vol. 20, núm. 4, pp. 202-207.

Pailes, R. A. y J. W. Whitecotton

1995 "The Frontiers of Mesoamerica: Northern and Southern", en J. E. Reyman (ed.), *The Gran Chichimeca: Essays of the Archaeology and Ethnohistory of Northern Mesoamerica*, Avebury, Worldwide Archaeology (Series).

Palerm, A.

1972 *Agricultura y civilización en Mesoamérica*, México, Secretaría de Educación Pública.

Peña, E.

1980 *Los tarascos a través de las fuentes y la arqueología*, tesis de licenciatura, México, Escuela Nacional de Antropología e Historia.

Rangel-Villalobos, H., F. Rivas et al.

2000 "Genetic Variation Among four Mexican Populations (Huichol, Purépecha, Tarahumara and Mestizo) Revealed by Two VNTRs and four STRs", *Human Biology*, vol. 72, pp. 983-995.

Rangel-Villalobos, H., J. F. Muñoz Valle et al.

2008 "Genetic Admixture, Relatedness, and Structure Patterns Among Mexican Populations Revealed by the Y-chromosome", *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 135, núm. 4, pp. 448-461.

Romano, V., F. Cali et al.

2003 "Autosomal Microsatellite and mtDNA Genetic Analysis in Sicily (Italy)", *Annals of Human Genetics*, vol. 67, pp. 42-53.

Sachdeva, M. P., S. S. Mastana et al.

2004 "Genetic Variation at Three VNTR loci (D1S80, APOB, and D17S5) in Two Tribal Populations of Andhra Pradesh, India", *Annals of Human Biology*, vol. 31, pp. 95-102.

Sánchez, C., C. Barrot et al.

2005 "Genetic Diversity of 15 STRs in Choles from Northeast of Chiapas (Mexico)", *Journal of Forensic Science*, vol. 50, núm. 6, pp. 1-3.

Sandoval, K., L. Buentello Malo et al.

2010 "Linguistic and Maternal Genetic Diversity are not Correlated in Native Mexicans", *Human Genetics*, vol. 126, núm. 4, pp. 521-531.

Sciacca, G., A. Grillo et al.

2004 "D1S80 VNTR Locus Genotypes in a Population of South-Eastern Sicily: Distribution and Genetic Disequilibrium", *American Journal of Human Biology*, vol. 16, pp. 91-94.

Seldin, M. F., R. Shigeta et al.

2006 "European Population Substructure: Clustering of Northern and Southern Populations", *PLoS Genetics*, vol. 15, núm. 2, p. 9.

Short Tandem Repeat DNA

s/f Internet Database, <<http://www.cstl.nist.gov/div831/strbase/>>.

Shriver, M. D., L. Jin et al.

1995 "A Novel Measure of Genetic Distance for Highly Polymorphic Tandem Repeat Loci", *Molecular Biology and Evolution*, vol. 12, núm. 5, pp. 914-920.

- Solanes Carraro, M. C. y E. Vela Ramírez**
2000 *Atlas de México prehispánico*, México, Arqueología Mexicana.
- Torróni, A., R. I. Sukernik et al.**
1993 "mtDNA Variation of Aboriginal Siberians Reveals Distinct Genetic Affinities with Native Americans", *American Journal of Human Genetics*, vol. 53, pp. 591-608.
- Trafo, L.**
1990 *Vida y magia en un pueblo otomí del Mezquital*, México, Instituto Nacional Indigenista.
- Vargas Alarcón, G., G. Hernández Pacheco et al.**
2005 "HLA Genes in Mexican Teeneks: HLA Genetic Relationship with Other Worldwide Populations", *Molecular Immunology*, vol. 43, núm. 7, pp. 790-799.
- Wolf, E. R.**
1967 *Pueblos y culturas de Mesoamérica*, México, Biblioteca Era.
- XL-STAT**
2011 Versión 2011.1.02. Addinsoft.
- Zabala Fernández, W. M., L. Borjas Fajardo et al.**
2005 "Use of Short Tandem Repeats Loci to Study the Genetic Structure of Several Populations from Zulia State, Venezuela", *American Journal of Human Biology*, vol. 17, pp. 451-459.
- Zhivotovsky, L. A., L. Bennett et al.**
2000 "Human Population Expansion and Microsatellite Variation", *Molecular Biology and Evolution*, vol. 17, núm. 5, pp. 757-767.