

10

EL ANÁLISIS DE ADN DE LA POBLACIÓN ANTIGUA DE CEIBAL

MARK LIPSON, TAKESHI INOMATA, JUAN MANUEL PALOMO,
FLORY PINZÓN, BRENDAN J. CULLETON, DOUGLAS J. KENNETT
Y DAVID REICH

34 SIMPOSIO DE INVESTIGACIONES
ARQUEOLÓGICAS EN GUATEMALA
2021

Museo Nacional de Arqueología y Etnología

26 al 30 de julio de 2021

Editores

Bárbara Arroyo

Luis Méndez Salinas

Gloria Ajú Álvarez

Referencia

Lipson, Mark *et al.*

2022 El análisis de ADN de la población antigua de Ceibal. En *34 Simposio de Investigaciones Arqueológicas en Guatemala, 2021* (editado por B. Arroyo, L. Méndez Salinas y G. Ajú Álvarez), pp. 139-150. Asociación Tikal, Guatemala.



EL ANÁLISIS DE ADN DE LA POBLACIÓN ANTIGUA DE CEIBAL

MARK LIPSON
TAKESHI INOMATA
JUAN MANUEL PALOMO
FLORY PINZÓN
BRENDAN J. CULLETON
DOUGLAS J. KENNETT
DAVID REICH

PALABRAS CLAVE

Tierras bajas mayas, Ceibal, análisis de ADN, periodos Precerámico, Preclásico y Clásico.

ABSTRACT

This paper presents the preliminary results of the ancient DNA analysis of the remains of 16 individuals, which were excavated from the site of Ceibal and date from the Preceramic period through the Terminal Classic (1,200 BC-AD 950). This study represents the first case of the genome-wide analysis of ancient DNA in Guatemala. The results indicate that the Ceibal individuals trace portions of their ancestry to sources from both the north/west and south/east, as well as potentially to people who lived earlier in the same region. The DNA data also show close genetic similarities between the Ceibal group and present-day Maya, which suggests a considerable degree of genetic continuity over the past few thousand years in the Maya area.

INTRODUCCIÓN

Para entender la trayectoria de la sociedad maya y sus interacciones con otros grupos, el análisis de ADN antiguo ofrece datos críticos. La tecnología del análisis de ADN antiguo ha desarrollado significativamente recientemente, y el análisis de todo el genoma de poblaciones antiguos ha permitido resultados importantes tanto sobre las relaciones genéticas entre los neandertales, los denisovanos y humanos modernos como sobre las migraciones masivas en Europa (Green *et al.* 2010; Haak *et al.* 2015; Reich *et al.* 2010). A pesar de estos avances espectaculares, el análisis de ADN antiguo en el área maya ha sido difícil por la mala preservación de ADN debido al medio ambiente con altas temperaturas y humedades.

Esta situación ha estado cambiando desde el año 2015. Las innovaciones metodológicas que permiten el análisis de ADN degradado incluyen el procedimiento para enriquecer ADN para la secuenciación de áreas de interés y el uso de huesos petrosos, es decir, la parte de la oreja interior incluyendo la cóclea, que dan la mejor preservación de ADN que dientes u otras partes esqueléticas (Fu *et al.* 2013; Pinhasi *et al.* 2015). En el primer estudio de todo el genoma en el área maya, el equipo de Reich analizó esqueletos de los periodos Paleoindio y Arcaico Temprano (9,000-7,000 aP), que fueron excavados recientemente en Belice por Keith Prufer (Kennett *et al.* 2020; Posth *et al.* 2018; Prufer *et al.* 2019). Los resultados indican que el grupo antiguo de Belice estaba estrechamente relacionado a la población Clovis de Norteamérica, incluyendo el esqueleto

de Anzick (~12,800 aP), y los restos tempranos que fueron encontrados en Sudamérica (~11,000 aP-). Este patrón sugiere que grupos relacionados estrechamente se difundieron rápidamente en todas las Américas. Sin embargo, estas poblaciones tempranas fueron reemplazadas en porciones significativas por nuevas oleadas de migrantes en todos los continentes americanos (Moreno-Mayar *et al.* 2018; Posth *et al.* 2018; Rasmussen *et al.* 2014). Este estudio inicial indica la necesidad de examinar más muestras para entender los orígenes y la formación de la población maya.

En el año 2017, se tomaron muestras para el análisis de ADN desde los esqueletos excavados en el sitio de Ceibal por el Proyecto Arqueológico Ceibal-Petexbatun, y se las mandaron al Laboratorio de Reich. Este estudio representa el primer caso del análisis de todo el genoma de muestras antiguas en Guatemala. Este artículo presenta los resultados preliminares de este estudio.

Los materiales óseos fueron excavados con la ayuda de las comunidades locales, incluyendo la comunidad Q'eqchi' de Las Pozas, donde el Proyecto Ceibal-Petexbatun ha realizado un programa de colaboración y desarrollo sostenible (Inomata 2003; MacLellan *et al.* 2020). El análisis de ADN fue llevado a cabo bajo la autorización del Instituto de Antropología e Historia, y se consultó al Magíster Eleuterio Cahuec del Valle, Vice-ministro de Patrimonio Cultural y Natural, Ministerio de Cultura y Deportes, como un líder intelectual indígena, solicitando su asesoría para incorporar perspectivas indígenas en el estudio de ADN. Agradecemos el apoyo y ánimo que el Magíster Cahuec nos brindó.

CEIBAL

El sitio arqueológico de Ceibal está ubicado en la región del Río Pasión en la parte suroeste del Departamento de Petén (Figura 1). Este sitio fue investigado sistemáticamente por la Universidad de Harvard en la década de 1960 (Willey *et al.* 1975). Desde 2005 hasta 2017, el Proyecto Arqueológico Ceibal-Petexbatun llevó a cabo investigaciones en Ceibal enfocado en el periodo Preclásico (Inomata, Triadan y Aoyama 2017). Los resultados de estas investigaciones indican que Ceibal tuvo una larga historia de ocupación a partir de la posible presencia de una población precerámica que se fecha

para 1,200 AC, a través del uso inicial de cerámicas y construcciones monumentales tempranas alrededor de 1,000 AC, hasta su abandono alrededor de 950 DC (Burham 2019; Inomata *et al.* 2013, 2015, 2017) (Figura 2).

Estos datos indican que Ceibal ofrece un excelente lugar para examinar los orígenes de la población maya, particularmente en cuanto a la pregunta de si la población local del periodo Precerámico contribuyó significativamente a los grupos más tardíos o hubo grandes migraciones desde las áreas adyacentes que tuvieron cerámicas más tempranas (Andrews 1990; Inomata *et al.* 2020; Lohse 2010). Durante la transición del periodo Preclásico Medio al Preclásico Tardío alrededor de 350 AC, el número de entierros con víctimas de sacrificio incrementó en Ceibal. El estudio de isótopos estables por Palomo sugiere que una porción elevada de los entierros de este periodo contuvieron individuos de orígenes no locales (Palomo 2020). Ceibal durante el periodo Clásico Terminal también ha sido un enfoque de discusiones entre arqueólogos en cuanto a la presencia de migraciones y sus efectos sobre el proceso de la desintegración política (Scherer 2007; Willey y Shimkin 1971).

MUESTRAS Y LOS MÉTODOS DE LABORATORIO

Se tomaron muestras de 20 esqueletos para el análisis de ADN. Se eligieron esqueletos que estaban en mejores condiciones de preservación, enfocados en el periodo Preclásico (14 individuos) para examinar la población temprana de Ceibal. También se seleccionaron 6 individuos del periodo Clásico. Se trataron de tomar huesos petrosos que incluyen cócleas. Sin embargo, uno de los huesos petrosos resultó estar sin cóclea, y dos fueron otros huesos craneales. Se analizaron las muestras de ADN en el Laboratorio de ADN de Reich.

Para examinar si estos individuos nacieron en Ceibal o en otros lugares, se realizó el análisis de isótopos estables de estroncio (Sr), plomo (Pb) y oxígeno (O). Sr y Pb fueron analizados en el Laboratorio de Isótopos del Dr. Joaquín Ruiz y O en el Laboratorio de Isótopos Ambientales del Dr. David Dettman, ambos en el Departamento de Geociencia de la Universidad de Arizona. Para el análisis de isótopos, se tomaron muestras de

esmalte de dos dientes para cada individuo cuando era posible. Se usaron generalmente un primer molar (M1) y un tercer molar (M3). Cuando esos dientes no estuvieron presentes, se usaron premolares (P), caninos (C) o incisivos (I) (Palomo 2020). Además, los mismos esqueletos fueron fechados por el análisis de radiocarbono. Para el fechamiento radiocarbónico se usó la dentina de las raíces de los dientes que quedaron después del análisis de isótopos estables. Las muestras de radiocarbono fueron analizadas en el Laboratorio de Radiocarbono en la Universidad Estatal de Pennsylvania.

Para el análisis de ADN, se procesaron las 20 muestras esqueléticas. Se polvorizaron los huesos, y se extrajo el ADN. Se prepararon bibliotecas de secuenciación, enriqueciendo moléculas en un juego de ~1.2 millones blancos de polimorfismos de nucleótido único (SNP) en el genoma entero, y se secuenció el ADN. Todas las 17 muestras de huesos petrosos con cócleas produjeron datos útiles, aunque los porcentajes de cobertura fueron variables. Las 3 muestras sin cócleas no tuvieron suficiente ADN preservado. Dos muestras (I14719 y I14720) resultaron ser del mismo individuo, y sus datos se unieron.

ORÍGENES Y FECHAS DE LAS MUESTRAS ANALIZADAS

Las Figuras 3 y 4 presentan los resultados de los análisis de radiocarbono e isótopos estables. En el año 2019, en base a los datos preliminares de isótopos estables, se clasificaron los individuos analizados en tres grupos. El Grupo 1 incluye individuos con valores locales de isótopos. El Grupo 2 tiene niveles de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ un poco más baja que las cifras comunes de Ceibal y puede incluir individuos que se originaron de la parte más sur de las tierras bajas mayas. El Grupo 3 muestra niveles de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ más alto que los valores locales de Ceibal. Dentro del Grupo 3, el Subgrupo 3a tiene niveles de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ levemente elevados, y no es claro si los individuos de este subgrupo fueron locales o no. El Subgrupo 3b tiene niveles de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ más elevados, y los individuos de este subgrupo podrían haber provenido de Petén Central y norte, Chiapas o algunas partes de Belice. El Subgrupo 3c es caracterizado por niveles de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ más alto en las muestras de Ceibal, y los individuos de este subgrupo pueden haber migra-

do de Petén Central y norte, Chiapas, Tabasco, algunas partes de Belice, Campeche, Quintana Roo o la parte sur de Yucatan. Después de esta clasificación original, se obtuvieron más datos de isótopos estables, y algunas interpretaciones están en proceso de revisión (Palomo 2020).

RESULTADOS DE LA SECUENCIACIÓN DE ADN Y MARCADORES UNIPARENTALES

El resumen de los datos métricos de la secuenciación de ADN está presentado en la Figura 5. Para los 16 individuos con datos útiles, las coberturas variaron de ~0.003-0.9x con el número medio de ~0.2x. La autenticidad de los ADN antiguos fue indicada por las proporciones de daños de los ADN antiguos (desaminación de citosina) de 17-38% en las últimas bases de las moléculas secuenciadas. Las evidencias de contaminación, las cuales fueron evaluadas por las proporciones del emparejamiento de moléculas individuales con los haplogrupos de secuencias mitocondriales (mtADN) de consenso, fueron insignificantes, siendo menos de unos pocos porcentajes. La distribución de los haplogrupos de mtADN y del Cromosoma Y en las muestras de Ceibal fue generalmente típica de las distribuciones entre los grupos indígenas actuales en Mesoamérica. En cuanto a mtADN, el más común fue el Subtipo A2, mientras todos los Cromosomas Y pertenecieron al Tipo Q.

ANÁLISIS DE TODO EL GENOMA

Se examinaron los linajes genéticos de todo el genoma de los individuos de Ceibal en relación a otros grupos a través del análisis de componentes principales (ACP) de los genotipos de todo el genoma. Se usó el método de ACP supervisado, en el cual se calcularon las direcciones de las variaciones genéticas más grandes en el conjunto de tres grupos actuales seleccionados y luego se proyectaron otros individuos, principalmente antiguos, en esos ejes. Las razones para el uso de esta estrategia fueron que las muestras antiguas de Ceibal tienen considerables datos ausentes y que los grupos actuales de las Américas tienen altos niveles de derivas genéticas que son específicas para cada población. En los resultados de este análisis, se espera que los puntos proyec-

tados de individuos se encontrarán más cercanos a las poblaciones que definen los ejes, con los cuales los individuos están más estrechamente relacionados.

Es importante notar que las proximidades en el plano definido por los primeros dos CP no necesariamente implican similitudes genéticas estrechas ya que individuos con diferentes combinaciones de mezclas y derivas genéticas compartidas pueden ser proyectados en posiciones cercanas. Además, coberturas bajas resultan en altas niveles de incertidumbre. Por esta razón, no se incluyeron en el ACP los cinco individuos de Ceibal con cobertura menos de 0.1x, es decir, menos de 100,000 SNP. El Individuo I14718 del Grupo 3a (Entierro CB126 del periodo Preclásico Medio tardío), quien es un caso aislado particularmente en Figura 7, tuvo la cobertura más baja en las muestras que fueron incluidas en el ACP, y su aparente diferenciación puede haber resultado del ruido aleatorio.

Para el primer ACP (Figura 6) se definieron los ejes usando los mayas actuales (dos individuos de México y un individuo kaqchikel de Guatemala), los mixes y los aymaras (los Andes). Los individuos de Sudamérica y de Baja California de México, los datos de quienes fueron publicados anteriormente, están trazados aproximadamente a lo largo de una pendiente lineal, en el cual los individuos de los periodos Paleoindio y Arcaico Temprano de los EEUU (Anzick ~12,800 aP) y de Belice (~9,000-7,000 aP) se encuentran cerca del centro de las proyecciones. Los individuos de Ceibal se ubican modestamente pero claramente hacia el lado izquierdo en cuanto al CP 1 y el lado inferior en cuanto al CP 2. Este patrón sugiere que los ceibaleños antiguos están relacionados con los grupos actuales del área maya y de México. Ninguna diferenciación es visible entre los diferentes grupos de Ceibal que fueron definidos por el análisis de isotopos estables. Se debe notar que el Grupo 2 consistió solamente de dos individuos que tuvieron bajas coberturas y no está representado en el ACP.

En el segundo ACP (Figura 7), se usaron los suruis de la Amazonia en lugar de los mayas actuales para definir los ejes de poblaciones. En general, los resultados fueron similares a los del primer ACP, aunque se notan más diferenciaciones entre diferentes grupos antiguos de Sudamérica. Como el patrón del primer ACP, los individuos de Ceibal se encuentran en el lado inferior del CP2, lo cual en este caso sugiere algún nivel de re-

lación tanto con los grupos actuales de México como con los grupos al sur. Esta relación con poblaciones al sur no necesariamente significa que existe un vínculo específico con los habitantes de la Amazonia sino que los ceibaleños comparten algunas similitudes ancestrales con grupos indeterminados que más probablemente se encuentran en esa dirección general. En la Figura 7, también se proyectaron los tres individuos maya actuales, las posiciones de quienes se encuentran sobrepuestas con el agrupamiento de los ceibaleños.

Después del ACP, se realizó el análisis de Estadística f_4 para evaluar la asimetría en los compartimientos de alelos entre diferentes poblaciones con el fin de buscar directamente las señales de relación en exceso. Primero, se comparó el grupo de Ceibal con los individuos beliceños tempranos a través de la Estadística f_4 (Ceibal, Belice; Prueba, Grupo lejano). En este caso, se usaron una lista de 33 diferentes grupos indígenas actuales de las Américas en la posición de "Prueba" y el grupo chino-han como el Grupo lejano. En cada caso de análisis, si la "Prueba" está relacionada simétricamente con los grupos de Ceibal y Belice, se espera que el resultado de la estadística sea cero con un rango de ruido. Si la "Prueba" comparte más alelos o menos alelos con el grupo de Ceibal que con el grupo de Belice, se espera que el resultado sea positivo o negativo respectivamente.

Como se esperaba en base al ACP, se observan los resultados estadísticos significativos de no cero, todos en la dirección positiva, lo cual indica que los grupos en la posición de "Prueba" tienen relaciones más cercanas con los ceibaleños que los antiguos beliceños. La Figura 8 señala los 10 resultados más significativos ($Z = 2.9-4.6$ para las diferencias de cero). Estas poblaciones que dieron las señales más fuertes de relación son diversas, y pueden ser divididas en tres categorías: 1) los mayas actuales, incluyendo los kaqchikeles y los mayas de México; 2) las poblaciones mexicanas, incluyendo los nahuas, mixes y zapotecos; y 3) poblaciones del sur, incluyendo tanto los guaymis y cabecares de Costa Rica como los suruis, piapocos y karatianas de la Amazonia.

DISCUSIÓN

Combinando los resultados del ACP y la Estadística f_4 , se pueden proponer dos hipótesis. Primero, especialmente refiriendo a la Figura 7, los individuos de Cei-

bal tienen partes de sus ascendencias en orígenes tanto del norte/oeste como del sur/este. Es también posible que una parte de sus ascendencias es de una población más antigua que vivió en el área maya. Segundo, especialmente refiriendo a la Figura 6, un nivel de continuidad genética desde el periodo Preclásico Medio, o posiblemente desde el periodo Precerámico, resultó en la relación estrecha del grupo de Ceibal con los mayas actuales. Aunque el análisis de isótopos estables sugiere que Ceibal recibió considerables números de migrantes durante varias épocas de su historia larga, la mayoría de esos individuos parecen haber venido de poblaciones con patrones genéticos similares a la de Ceibal. Este resultado coincide con la interpretación anterior basada en el análisis de morfología dental que sugiere que la variación genética dentro de las tierras bajas mayas fue relativamente pequeña (Scherer 2007). A la vez, es necesario advertir sobre potenciales problemas en comparar poblaciones del pasado con las del presente. Aunque el patrón geográfico-genético observado, en el cual poblaciones que viven en proximidad suelen ser similares genéticamente, parece apoyar estas hipótesis, si los ancestros de los grupos actuales vivían en otras áreas en el pasado, este tipo de análisis podría dar resultados engañosos. Se necesitan más trabajos en el futuro para determinar cómo y cuándo esas relaciones se desarrollaron.

Considerando el patrón que se observa en la Figura 7, se realizó la Estadística *f₄* (Ceibal, los mayas actuales; Prueba, Grupo lejano), con el grupo de Ceibal incluyendo todos los ceibaleños analizados y los mayas actuales representados por los tres individuos mencionados arriba. Este análisis examina posible asimetría en alelos compartidos entre el grupo de Ceibal y los mayas actuales en relación con otras poblaciones de “Prueba.” En este caso, no se encontró ninguna señal significativa de no cero ya que todos los casos resultaron en $|Z| < 1.4$. Este resultado puede apoyar la hipótesis de que los mayas actuales, por lo menos en los casos de los individuos analizados, tienen casi toda su ascendencia en las poblaciones similares al grupo de los ceibaleños analizados.

Después, se llevó a cabo la misma Estadística *f₄* para cada uno de los 16 individuos de Ceibal separadamente con el fin de evaluar si algunos de ellos muestran diferencias de la mayoría del grupo. Después de rea-

lizar casi 500 casos de pruebas estadísticas, no se observó ningún resultado altamente significativo, ya que todos los casos resultaron en $|Z| < 3.1$. Aunque no se puede concluir que no hay diferencias en ascendencia entre los individuos que vivieron en Ceibal durante esos periodos, cualquier diferencia genética entre los ceibaleños analizados parece ser pequeña. Sin embargo, es importante advertir otra vez que la posibilidad de detectar diferencias genéticas para los individuos con baja cobertura de secuenciación es limitada. En particular, I14714 (Entierro CB112 del periodo Preclásico Medio Tardío o Preclásico Tardío), I14721 (Entierro CB136 del Preclásico Medio Temprano), I10994 (Entierro CB162 posiblemente del periodo Precerámico) y I10997 (Entierro CB172 posiblemente del periodo Precerámico) tienen menos de 20,000 lecturas de SNP.

Se están desarrollando más análisis de los datos de ADN de Ceibal comparándolos tanto con otros sitios de Belice como con los datos recientes sobre algunos sitios mayas de México. Se espera que estos análisis contribuyan a un mejor entendimiento de interacciones dentro del área maya y con otros grupos de las Américas.

REFERENCIAS

- Andrews, E. Wyllys V.
1990 Early Ceramic History of the Lowland Maya. En *Vision and Revision in Maya Studies* (editado por P. Harrison y F. Clancy), pp. 1-19. University of New Mexico Press, Albuquerque.
- Burham, Melissa
2019 *Defining Ancient Maya Communities: The Social, Spatial, and Ritual Organization of Outlying Temple Groups at Ceibal, Guatemala*. Disertación doctoral, University of Arizona, Tucson.
- Fu, Qiaomei, Matthias Meyer, Xing Gao, Udo Stenzel, Hernán A. Burbano, Janet Kelso, y Svante Pääbo
2013 DNA Analysis of an Early Modern Human from Tianyuan Cave, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(6):2223-2227. Washington, D.C.

Green, Richard E., *et al.*

2010 A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328(5979):710-722. New York.

Haak, Wolfgang, *et al.*

2015 Massive Migration from the Steppe Was a Source for Indo-European Languages in Europe. *Nature* 522 (7555):207. Londres.

Inomata, Takeshi

2003 Arqueología Y Derechos Indígenas: El Caso de Aguateca, Petén. En *XVI Simposio De Investigaciones Arqueológicas en Guatemala 2002*, (editado por J. P. Laporte, B. Arroyo, H. L. Escobedo y H. E. Mejía), pp. 27-29. Museo Nacional de Arqueología y Etnología, Guatemala.

Inomata, Takeshi, Jessica MacLellan, Daniela Triadan, Jessica Munson, Melissa Burham, Kazuo Aoyama, Hiroo Nasu, Flory Pinzon, y Hitoshi Yonenobu

2015 Development of Sedentary Communities in the Maya Lowlands: Coexisting Mobile Groups and Public Ceremonies at Ceibal, Guatemala. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112(14):4268-4273. Washington, D.C.

Inomata, Takeshi, Daniela Triadan, y Kazuo Aoyama

2017 After 40 Years: Revisiting Ceibal to Investigate the Origins of Lowland Maya Civilization. *Ancient Mesoamerica* 28(1):187-201. Cambridge.

Inomata, Takeshi, Daniela Triadan, Kazuo Aoyama, Victor Castillo, y Hitoshi Yonenobu

2013 Early Ceremonial Constructions at Ceibal, Guatemala, and the Origins of Lowland Maya Civilization. *Science* 340(6131):467-471. New York.

Inomata, Takeshi, Daniela Triadan, Jessica MacLellan, Melissa Burham, Kazuo Aoyama, Juan Manuel Palomo, Hitoshi Yonenobu, Flory Pinzón, y Hiroo Nasu

2017 High-Precision Radiocarbon Dating of Political Collapse and Dynastic Origins at the Maya Site of Ceibal, Guatemala. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114(7):1293-1298. Washington, D.C.

Inomata, Takeshi, Daniela Triadan, Verónica A. Vázquez López, Juan Carlos Fernandez-Diaz, Takayuki Omori, María Belén Méndez Bauer, Melina García Hernández, Timothy Beach, Clarissa Cagnato, Kazuo Aoyama, y Hiroo Nasu

2020 Monumental Architecture at Aguada Fénix and the Rise of Maya Civilization. *Nature* 582:530-533. Londres.

Kennett, Douglas J., Keith M. Prufer, Brendan J. Culleton, Richard J. George, Mark Robinson, Willa R. Trask, Gina M. Buckley, Emily Moes, Emily J. Kate, Thomas K. Harper, Lexi O'Donnell, Erin E. Ray, Ethan C. Hill, Asia Alsgaard, Christopher Merriman, Clayton Meredith, Heather J. H. Edgar, Jaime J. Awe, y Said M. Gutierrez

2020 Early Isotopic Evidence for Maize as a Staple Grain in the Americas. *Science Advances* 6(23):eaba3245. New York.

Lohse, Jon C.

2010 Archaic Origins of the Lowland Maya. *Latin American Antiquity* 21(3):312-352. Washington, D.C.

MacLellan, Jessica, Melissa Burham y María Belén Méndez Bauer

2020 Community Engagement around the Maya Archaeological Site of Ceibal, Guatemala. *Heritage* 3(3):637-648. Basel.

Moreno-Mayar, *et al.*

2018 Early Human Dispersals within the Americas. *Science* 362(6419). New York.

Palomo, Juan Manuel

2020 *Local Community and Foreign Groups: Political Changes in the Ancient Maya Center of Ceibal, Guatemala*. Disertación doctoral. University of Arizona, Tucson.

Pinhasi, Ron, Daniel Fernandes, Kendra Sirak, Mario Novak, Sarah Connell, Songül Alpaslan-Roodenberg, Fokke Gerritsen, Vyacheslav Moiseyev, Andrey Gromov, y Pál Raczkó

2015 Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone. *PLoS ONE* 10(6):e0129102. San Francisco.

Posth, Cosimo, *et al.*

2018 Reconstructing the Deep Population History of Central and South America. *Cell* 175(5):1185-1197. Cambridge, MA.

Prufer, Keith M., Asia V. Alsgaard, Mark Robinson, Clayton R. Meredith, Brendan J. Culleton, Timothy Dennehy, Shelby Magee, Bruce B. Huckell, W James Stemp, y Jaime J. Awe

2019 Linking Late Paleoindian Stone Tool Technologies and Populations in North, Central and South America. *PLoS ONE* 14(7):e0219812. San Francisco.

Rasmussen, Morten, *et al.*

2014 The Genome of a Late Pleistocene Human from a Clovis Burial Site in Western Montana. *Nature* 506(7487):225-229. Londres.

Reich, David, *et al.*

2010 Genetic History of an Archaic Hominin Group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468(7327):1053-1060. Londres.

Scherer, Andrew K.

2007 Population Structure of the Classic Period Maya. *American Journal of Physical Anthropology* 132(3):367-380. Washington, D.C.

Willey, Gordon R., y D. B. Shimkin

1971 The Collapse of Classic Maya Civilization in the Southern Lowlands: A Symposium Summary Statement. *Southwestern Journal of Anthropology* 27:1-18. Chicago.

Willey, Gordon R., A. Ledyard Smith, Gair Tourtellot Iii, e Ian Graham

1975 *Excavations at Seibal, Department of Peten, Guatemala: Introduction: The Site and Its Setting*. Memoirs of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Vol. 13, No. 1. Harvard University, Cambridge, MA.

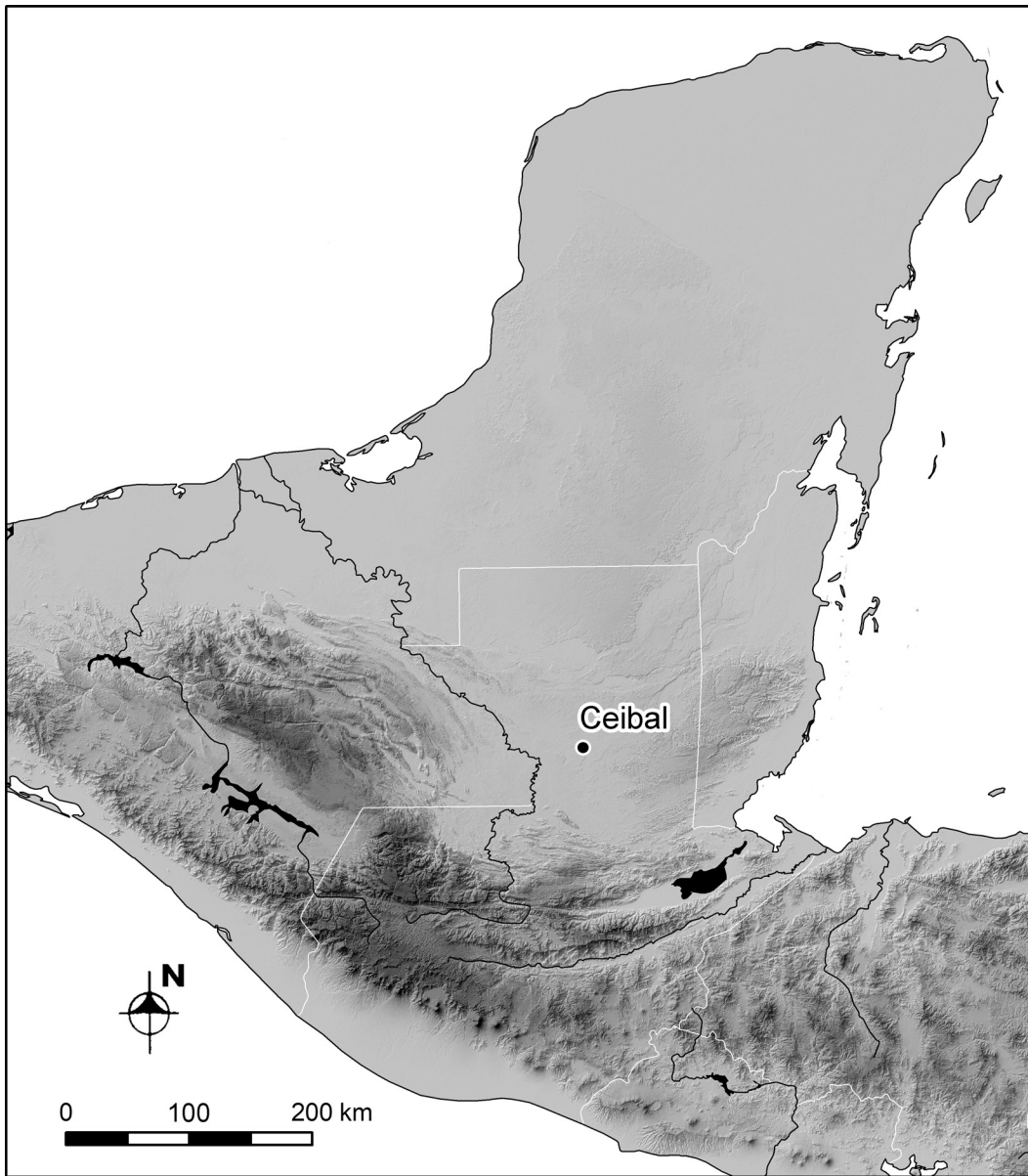


Figura 1. La ubicación de Ceibal.

Período	Cuenta Larga	Fecha	Ceibal	Uaxactun	Tikal		
Posclásico	11.0	1200					
		1100	Samat		Caban		
Clásico	10.10	1000					
		900	Bayal	3	Eznab		
		800	3 2	Tepeu	2	Imix	
		700	Tepejilote	1	1	Ik	
		600	4		3	3B	
		500	3		2	Manik	
		400	2	Junco	2	3A	
		300	1		1	2	
		200	1		1	1	
		Preclásico	8.10	200	3		Cimi
100	2						
dC	1			Xate	1	Chicanel	Cauac
1	3						
aC	100			3			
200	2			Cantutse		Chuen	
300	1						
400	3						
500	2			Escoba	Mamom	Tzec	
600	1						
Medio	7.10	700	3		Late Eb		
		800	2	Real	3	Late	
		900	1			Early Eb	
		1000				Early	
Temprano		1100	Pre-cerámico				
		1200					
		1300					
		1400					

Figura 2. La cronología de Ceibal.

# de lab ADN	Entierro	Lote	Causa de muerte	Edad (años)	Nota	# de lab fecha	Fecha radiocarbónica (aP)	Fecha calibrada (95.4%)	Fase cerámica
I10994	CB162	CB215A1-6-5		20-35		PSUAMS-3371	2910±25	1205-1010 aC	Precerámico
I10997	CB172	CB215A 1-6-8		Adulto		PSUAMS-3285	2905±20	1200-1010 aC	Precerámico
I14713	CB110	CB200B14-8-7		11±2		PSUAMS-5948	2550±20	800-565 aC	Real 2 o 3
I14721	CB136	CB203B 16-9-1		20-35		PSUAMS-3282	2545±20	795-565 aC	Real 3
I14719	CB132C	CB211B 1-7-2		35-50		PSUAMS-3472	2520±20	780-545 aC	Real 3
I14718	CB126	CB210A3-6-7		35-50		PSUAMS-3370	2475±20	765-485 aC	Escoba 2
I14715	CB115	CB203D5-6-2	Sacrificio	20-35		PSUAMS-3369	2395±20	540-400 aC	Escoba 2 o 3
I14714	CB112	CB203C3-5-2	Sacrificio	35-50		PSUAMS-3284	2310±20	410-260 aC	Escoba 3 o Cantutse 1
I14716	CB116	CB201F2-5-4	Sacrificio	15±3		PSUAMS-3283	2240±20	385-205 aC	Escoba 3 o Cantutse 1
I10996	CB169	CB203K9-7-6		20-35		PSUAMS-3474	2115±20	200-50 aC	Cantutse 3
I14710	AN1	AN1A 1-11-3		35-50		PSUAMS-3253	1865±20	125-235 dC	Xate 3 o Junco 1
I14711	CB107	CB201B8-6-4		45-60		PSUAMS-3254	1805±20	210-330 dC	Junco 1 o 2
I14717	CB121	CB207A1-4-9		15±3		PSUAMS-3372	1305±20	660-775 dC	Tepejilote 2 o 3
I14712	CB108A	CB201B14-4-4	Sacrificio	10±2		PSUAMS-3471	1225±20	705-885 dC	Bayal
I14723	CB143	CB215B2-4-3		35-50		PSUAMS-3286	1220±15	705-880 dC	Bayal
I10995	CB166	CB211C9-5-3		20-35		PSUAMS-3256	1175±20	770-950 dC	Bayal
I14720	CB132C	CB211B1-7-2		35-50	Combinado con I14719				
	CB140	CB203J2-8-3	Sacrificio	35-50	Mala preservación				
	CB149	CB211C1-6-2		35-50	Mala preservación				
	CB151	CB218C2-4-3		35-50	Mala preservación				

Figura 3. El listado de las muestras de Ceibal para el análisis de ADN con los resultados del fechamiento radiocarbónico.

# de lab ADN	Entierro	Fase cerámica	Diente	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	$^{208}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$	$^{207}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)	Diente	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	$^{208}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$	$^{207}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)	Grupo	Comentario
I10994	CB162	Precerámico	M1	0.70748			-2.64	M3	0.70750	1.99940	0.81160	-2.42	2	No local?
I10997	CB172	Precerámico	I2		2.02190	0.82223	-2.67						2	Local?
I14713	CB110	Real 2 o 3	M1	0.70752	1.99801	0.81010	-2.79	i1				-2.53	1	Local
I14721	CB136	Real 3	M1	0.70754	2.03562	0.82393		M3	0.70755	2.02242	0.81921	-3.01	1	Local
I14719	CB132C	Real 3	C	0.70757	2.02212	0.81932	-2.98	M3				-3.02	1	Local
I14718	CB126	Escoba 2	M1	0.70765	2.03451	0.82741	-2.59	M3	0.70764			-1.88	3a	Local?
I14715	CB115	Escoba 2 o 3	M1	0.70774			-1.48	M3	0.70778			-3.69	3a	No local
I14714	CB112	Escoba 3 o Cantutse 1	M1	0.70783	2.01124	0.81596	-1.26	M3	0.70794	2.00003	0.81092	-1.36	3b	No local
I14716	CB116	Escoba 3 o Cantutse 1	M1	0.70762			-1.77	M3				-2.83	3a	Local?
I10996	CB169	Cantutse 3	M1	0.70788	2.03710	0.82651	-0.59	M3	0.70794			-1.16	3b	No local
I14710	AN1	Xate 3 o Junco 1	C	0.70757	2.04718	0.83493	-2.20	M3	0.70775	2.04326	0.82886	-1.84	3a	Local? Paso tiempo en otro lugar como adolescente?
I14711	CB107	Junco 1 o 2	P3	0.70809	2.01409	0.81675	-1.98	M3	0.70822	2.03171	0.82412	-1.09	3c	Nolocal
I14717	CB121	Tepejilote 2 o 3	M1		2.02604	0.82305	-2.87	M3	0.70830			-3.07	3c	Nolocal
I14712	CB108A	Bayal	P3	0.70754			-1.70	M3	0.70752			-1.49	1	Local
I14723	CB143	Bayal	C	0.70754	2.06722	0.84944	-2.94	M3	0.70796	2.02394	0.82103	-3.15	3c	Local? Paso tiempo en otro lugar como adolescente?
I10995	CB166	Bayal	M1	0.70760			-3.29	M3	0.70758			-2.79	1	Local

Figura 4. Los resultados del análisis de isotopos estables.

# de lab ADN	Entierro	Fase cerámica	Grupo isotopo	Promedio de cobertura	Lecturas de SNP	Porción de daños	Sexo	Haplogrupo mtADN	Porción de correspondencia de mtADN	Haplogrupo Cromosoma Y
I10994	CB162	Preceramic	2	0.012	14057	0.30	M
I10997	CB172	Preceramic	2	0.016	17825	0.38	F	N/A (fémica)
I14713	CB110	Real 2 or 3	1	0.187	187956	0.25	F	A2+(64)	[0.979,0.995]	N/A (fémica)
I14721	CB136	Real 3	1	0.006	6656	0.26	F	N/A (fémica)
I14719	CB132C	Real 3	1	0.177	175516	0.24, 0.23*	F	A2+(64)	[0.949,0.984], [0.926,0.980]*	N/A (fémica)
I14718	CB126	Escoba 2	3a	0.116	122751	0.26	M	A2	[0.980,0.999]	Q-M3/Q1b1a1a
I14715	CB115	Escoba 2 or 3	3a	0.059	67189	0.24	M	A2ap	[0.900,0.965]	Q-L53/Q1b1
I14714	CB112	Escoba 3 or Cantutse 1	3b	0.003	3880	0.24	M
I14716	CB116	Escoba 3 or Cantutse 1	3a	0.784	519408	0.22	M	A2af1b	[0.981,0.995]	Q-M3/Q1b1a1a
I10996	CB169	Cantutse 3	3b	0.475	360213	0.17	M	D1	[0.990,0.998]	Q-CTS2730/Q1b1a2
I14710	AN1	Xate 3 or Junco 1	3a	0.218	217573	0.19	M	C1c	[0.966,0.993]	Q-L56/Q1b
I14711	CB107	Junco 1 or 2	3c	0.260	240183	0.22	F	A2+(64)+@16111	[0.961,0.985]	N/A (fémica)
I14717	CB121	Tepejilote 2 or 3	3c	0.317	288246	0.22	M	C1c	[0.965,0.986]	Q-CTS748/Q1b1a1a
I14712	CB108A	Bayal	1	0.853	548053	0.18	M	B2	[0.984,0.996]	Q-M848/Q1b1a1a
I14723	CB143	Bayal	3c	0.881	564264	0.17	F	D1	[0.983,0.996]	N/A (fémica)
I10995	CB166	Bayal	1	0.467	349886	0.17	M	A2ad	[0.996,1.0]	Q-M3/Q1b1a1a

Figura 5. El resumen de los métricos de secuenciación y los haplogrupos de mtADN y el Cromosoma Y. La cobertura de secuenciación es representada tanto por el número promedio de lecturas en cada sitio de SNP (polimorfismo de nucleótido único) de blanco (“Promedio de cobertura”) como por el número de sitios con por lo menos una lectura dentro de un total de ~1.2 millones de sitios (“Lecturas de SNP”). La porción de daños es la proporción de característicos artefactos de daño de ADN antiguo (desaminación de citosina) en la última base de lecturas. El sexo fue determinado en base a datos genéticos. Los haplogrupos de mtADN y del Cromosoma Y fueron determinados con la mayor precisión posible para cada individuo. En algunos casos, no fue posible determinar haplogrupos por la falta de suficiente cobertura. La porción de correspondencia de mtADN es la proporción de las lecturas de mtADN que apoyan la determinación del haplogrupo de consenso y es dada como un intervalo de confianza de 95% (1 = correspondencia perfecta, es decir, no evidencia de contaminación). *Los datos de I14719 representan una combinación de dos bibliotecas, combinados con los de I14720. Su cobertura es un total de los dos, sin embargo, las porciones de daños y de correspondencia de mtADN son presentadas para cada biblioteca por separado.

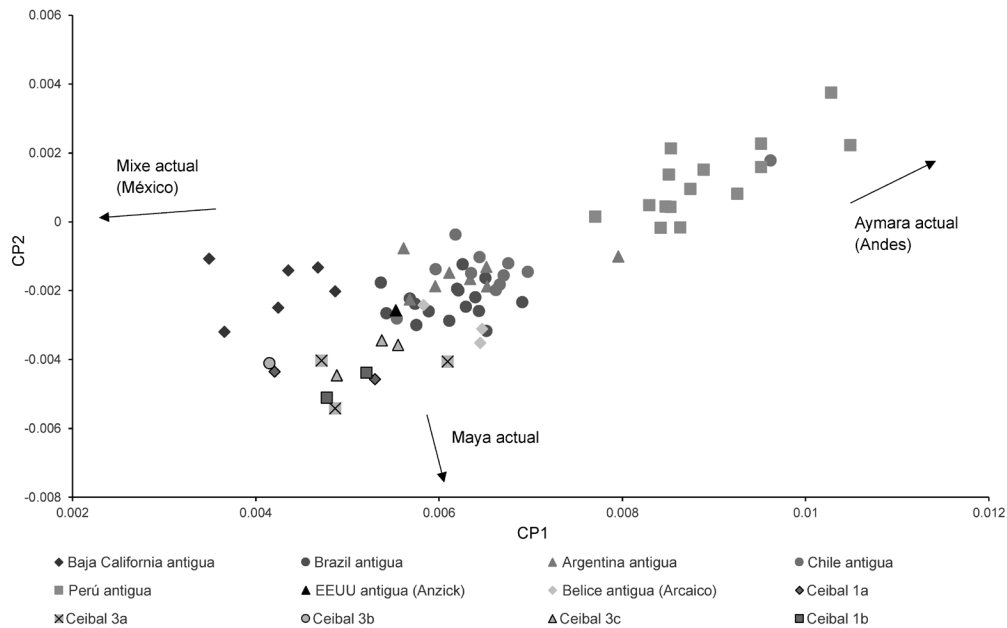


Figura 6. El resultado del primer Análisis de Componentes Principales (ACP).

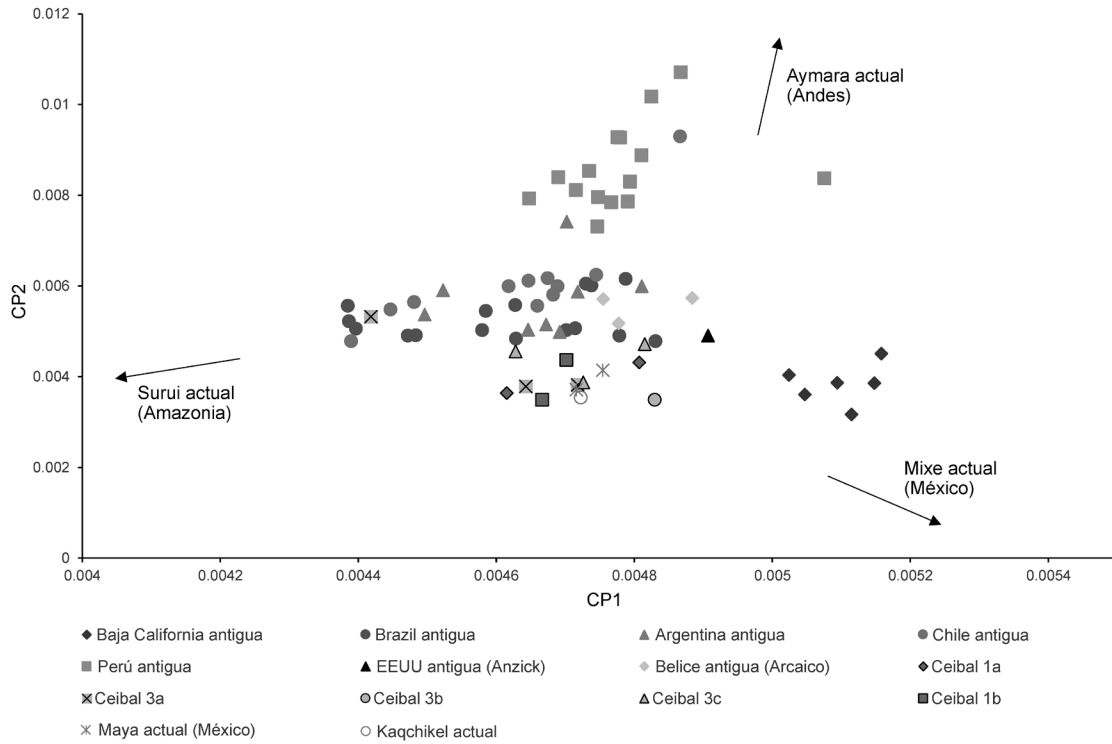


Figura 7. El resultado del segundo ACP.

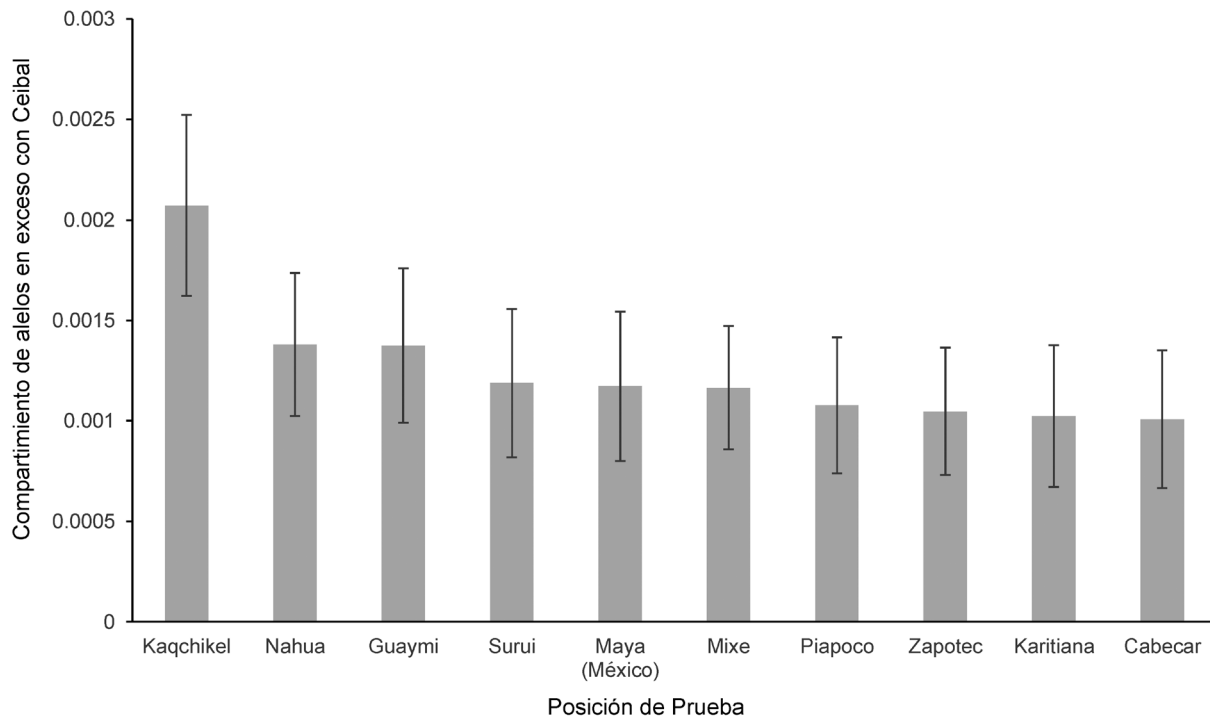


Figura 8. Los 10 resultados más significativos de la Estadística f_4 (Ceibal, Belice; Prueba, Grupo lejano) para diferentes grupos actuales que fueron usadas en la posición de “Prueba.” Las cifras indican los compartimientos en exceso de alelos con los individuos de Ceibal en comparación con los individuos antiguos de Belice, los datos de quienes fueron publicados anteriormente. Las barras indican un error estándar en cada dirección.