Генетическая история Балтики от мезолита до наших дней

Анализ 38 древних геномов из Северной Европы с датировками от 9500 до 2200 лет назад позволил реконструировать генетическую картину Восточной Балтики и Скандинавии от мезолита до бронзового века и после. Генетически подтвердилось заселение Скандинавии по двум путям: южному и северному. Показан генетический вклад анатолийских земледельцев в появлении сельского хозяйства на юге Скандинавии. Описано длительное смешение популяций балтийского региона в неолите и докатившаяся сюда генетическая волна степной миграции через культуру шнуровой керамики. Проанализировано происхождение генетических портретов современного населения Восточной Балтики.

История неолитизации Северной Европы, которая довольно сильно отличается от таковой в Центральной и Южной Европе, реконструирована в новой статье международного коллектива с участием немецких, литовских, латвийских, шведских, эстонских, финских и российских ученых при координации специалистов из Института истории наук о человеке Общества Макса Планка в Йене, ведущий автор проф. Йоханнес Краузе; статья опубликована в журнале Nature Communications. В ней представлены полногеномные данные 38 древних индивидов из Северной Европы с датировками от 9500 до 2200 лет назад, которые позволили исследовать движение популяций в Восточной Балтике и Скандинавии в период перехода от присваивающего хозяйства к производящему.

Как показывают археологические данные, заселение Восточной Балтики и Скандинавии мигрирующими племенами охотников-собирателей началось только после отступления ледника, около 11 тысяч лет назад. Предполагают, что это заселение шло по двум путям – южному и северному. Мезолитические скандинавские охотники-собиратели (SGH) получили генетические компоненты от западноевропейских охотников-собирателей (WHG) и восточноевропейских охотников-собирателей (EHG), эти два компонента и стали основой их генофонда. Пути, по которым происходила миграция WHG и EHG в Скандинавию реконструированы в недавней статье, обзор которой можно прочитать на сайте. Авторы той работы делают свои выводы на основании семи новых секвенированных геномов. С добавлением 38 новых геномов представленная картина стала значительно точнее и убедительнее.

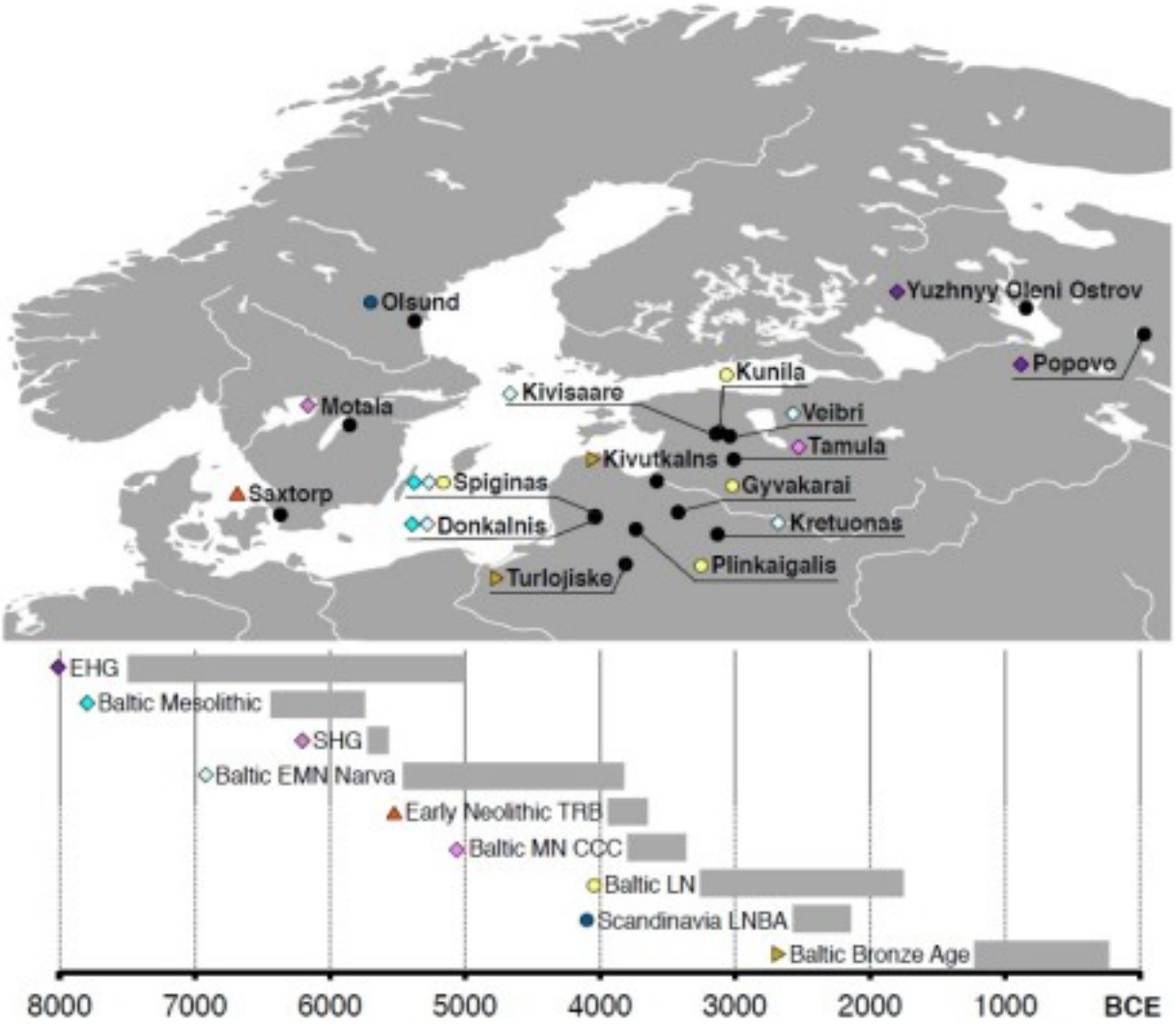
Переход от охоты и собирательства к земледелию и скотоводству в Северной Европе происходил значительно позже, чем в Центральной и Южной Европе. Причем производство керамики, которая в большинстве регионов рассматривается как часть этого перехода, в Скандинавии и в Восточной Балтике появилось раньше, чем земледелие и скотоводство. Керамика была в обиходе многих скандинавских охотников-собирателей еще до производящего хозяйства. Возделывание культур и разведение скота началось на юге Скандинавии около 4000 лет до н.э. в ранненеолитической культуре воронковидных кубков (TRB). Открытым остается вопрос, было ли принесено сюда сельское хозяйство извне или оно стало развиваться местным населением.

Авторы работы попытались ответить на этот и другие вопросы, изучив генетические изменения в популяциях Восточной Балтики и их связь с культурными и экономическими изменениями. В числе прочих они поставили задачу выяснить, как сформировался уникальный генетический портрет современного населения этого региона.

38 новых древних геномов

Образцы древней ДНК, изученной в работе, были взяты в 25 археологических сайтах с территории Литвы, Латвии, Эстонии, Архангельской области и Швеции, их датировка от 7500 до 200 лет до н.э. Всего исследовали ДНК от 105 индивидов, из них 41 были выбраны для секвенирования (методом SNP capture, т.е. секвенировался не весь геном, а только участки, содержащие выбранные маркеры; зато этих маркеров было вполне достаточно для подробной характеристики генома — 1,24 млн). На окончательном этапе получены полногеномные данные по 38 индивидам. Среднее покрытие каждого SNP составило от 0,02 до 8,8.

Географическое положение и датировка изученных образцов древней ДНК представлено на рисунке.



Географическое положение изученных образцов древней ДНК. Внизу представлена принадлежность образцов к конкретным временным эпохам и хронологическая шкала.

В изученные образцы древней ДНК входили:

- 2 мезолитических охотника-собирателя из России, с Южного Оленьего острова (EHG, 7500 – 500 до н.э.);
- 2 мезолитических охотника-собирателя из Моталы, Швеция (SGH, 5720-5560 до н.э.) – их добавили к ранее изученным шести;
- 2 мезолитических охотника-собирателя из Латвии (Baltic Mesolithic , 6400-5700 до н.э.), принадлежащим к культуре кунда;
- 12 индивидов принадлежали к культурам охотников-собирателей, производящих керамику (5500-3800 до н.э.): 10 из них из Литвы и Эстонии (Baltic EMN Narva) были ассоциированы с культурой нарва; 2 индивида из Эстонии – с культурой ямочно-гребенчатой керамики (Baltic MN CCC);
- 5 индивидов из Литвы и Эстонии были датированы поздним неолитом (Baltic LN, 3200-1750 до н.э.);
- 1 образец земледельца из Южной Швеции, из культуры воронковидных кубков (EN TRB, 3950-3650 до н.э.);
- 1 образец с севера Швеции (Skandinavia LNBA, 2570-2140 до н.э.) относящийся к позднему неолиту.
- 14 образцов из Латвии и Литвы бронзового века (Baltic BA , 1200-200 до н.э.).

Полученные по этим геномам данные авторы анализировали вместе с ранее опубликованными данными по скандинавскому неолиту и бронзе и в контексте других древних и современных геномов.

Как обычно, прежде всего исследователи провели анализ главных компонент (PCA), наложив данные по изученным 38 геномам на график с уже опубликованными древними геномами и 1007 современными геномами из различных популяций Западной Евразии. Образцы, изученные в данной работе, на графике показаны значками в красных рамках. Те же самые

популяции изучили по методу ADMIXTURE, представив их как сумму нескольких предковых компонентов. Полученные графики демонстрируют степень генетической близости древних популяций и спектры генетических корней для каждой из них.

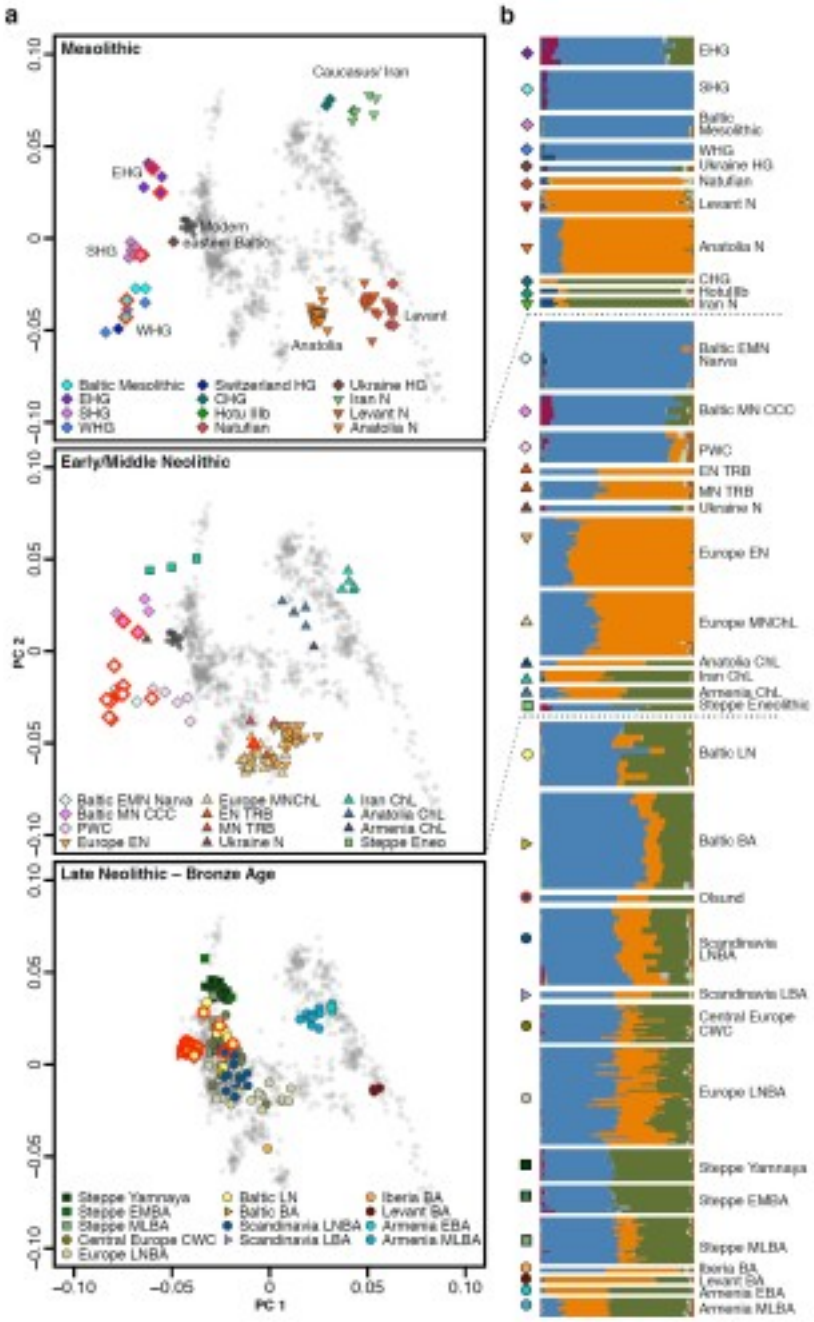


График анализа главных компонент (PCA) и график анализа ADMIXTURE для трех периодов истории Северной Европы. a) Анализ 1012 современных популяций Западной Евразии (серые точки, современные популяции Балтики – темно-серые) с проекцией на его 294 опубликованных древних геномов и 38 древних геномов из данной работы (значки в красных рамках). b) анализ ADMIXTURE для древних геномов (k=11).

Генетический портрет мезолитических охотников-собирателей

Так, мезолитические охотники-собиратели из России (фиолетовые ромбики) на графике PCA попадают в кластер EHG. Это неудивительно, ведь ранее секвенированный геном другого образца того же Южного Оленьего острова вместе с геномом мезолитического образца Поволжья входит «в определение» EHG. На графике ADMIXTURE видно, что EHG имеют немного генетического компонента (зеленый цвет), который максимален у охотников-собирателей с Кавказа (CHG); он же имеется у неолитических земледельцев из Ирана и у степных скотоводов бронзового века.

Несмотря на географическое соседство с EHG, два охотника-собирателя из Восточной Балтики, ассоциированные с мезолитической культурой кунда (голубые ромбики), показали близкое сходство с WHG. Используя программу *qpWave/qpAdm,* авторы моделировали мезолитических охотников-собирателей Восточной Балтики как смешение между EHG и WHG и нашли резкое преобладание западного компонента и в образцах с севера Латвии (65–76% WHG и 24–35% EHG), и с юга Литвы (88–100% WHG и 0–12% EHG).

А много западнее, в Скандинавии, доля восточного компонента, как ни странно, была в мезолите выше: скандинавские охотники-собиратели SHG в пространстве PCA размещаются между WHG/Baltic Mesolithic и EHG. В программе *qpAdm* авторы получили пропорции этих вкладов для SHG: 57±2% WHG и 43±2% EHG. На графике ADMIXTURE видно, что и EHG и SHG имеют общий компонент (темно-бордовый цвет). Он максимально выражен у американских индейцев и включает компонент древних северных евразийцев (ANE), представленный в палеолитических образцах MA-1 (со стоянки Мальта) и AG3 из Сибири. В то же время в балтийском мезолите (культура кунда) этот компонент выражен незначительно.

Охотники-собиратели в неолите Восточной Балтики

Балтийские охотники-собиратели, относящиеся к раннему неолиту (культура нарва) также варьируют по пропорциям основных генетических компонентов: EHG (0–46%) и WHG (54–100%). Но более поздние охотники-собиратели культуры ямочно-гребенчатой керамики среднего неолита (Baltic MN CCC) отличаются значительно более высоким вкладом EHG (68–99%), чем WHG (1–32%).

Авторы отмечают, что подобно другим европейским мезолитическим охотникам-собирателям, индивиды с Восточной Балтики с высокой частотой обладали вариантом *HERC2,* который обеспечивает светлый цвет глаз, и подобно SHG и EHG — вариантами генов SLC45A2 и SLC24A5, обеспечивающими светлую кожу. Мужчины несли Y-хромосомную гаплогруппу I или R1. Первая наиболее часта среди WHG и SHG, а вторая была найдена у EHG. По митохондриальной ДНК образцы Восточной Балтики включают все основные гаплогруппы западноевропейских охотников-собирателей (U2, U5a, U5b) а также U4, которая была найдена с высокой частотой у мезолитических охотников-собирателей из России.

Раннее земледелие в Швеции – генетический поток с юга

По контрасту с генетической картиной в Восточной Балтике, в южной Швеции авторы наблюдали явные признаки генетического влияния с юга. Индивиды культуры воронковидных кубков раннего неолита (EN TRB, около 4000 до н.э.) на графике PCA группируются с неолитическими земледельцами из Европы. График ADMIXTURE показывает, что этот компонент (оранжевый цвет) максимален в Леванте и Западной Анатолии. Судя по ранее опубликованным данным, земледельцы этой же культуры среднего неолита (MN TRB) в западной Швеции являются прямыми потомками местного ранненеолитического населения — EN TRB.

А вот индивиды культуры ямочной керамики (PWC), возникшей в то же время, но ориентированной на ресурсы моря, генетически промежуточны между SHG и EN TRB.

Поздний неолит – бронзовый век – новая сеть контактов

Все образцы балтийского позднего неолита (Baltic LN, 3200 — 1750 до н.э.) на графике PCA попадают в диффузный кластер европейского LNBA. Для этих образцов, включая балтийские, характерно смешение генетических вкладов неолитических земледельцев и кочевых скотоводов ямной культуры бронзового века. Этот последний генетический компонент с миграцией ямников из понто-каспийских степей попал в разные части Европы в том или ином количестве. Наряду с ним в образцах этого периода имеется компонент земледельцев из Анатолии. На графике ADMIXTURE эти компоненты обозначены зеленым и оранжевым цветами, соответственно.

Авторы пишут, что в однородительских маркерах этого периода происходят существенные изменения: в образцах появляются митохондриальные гаплогруппы (I, J, T2, W), не найденные у предшествующих охотников-собирателей, а Y-хромосомная гаплогруппа I2a заменяется на R1a.

В то же время, в образцах балтийского бронзового века по сравнению с поздним неолитом наблюдается увеличение вклада охотников-собирателей (синий цвет на графике ADMIXTURE).

После бронзового века — поток генов в Восточную Балтику

Как подчеркивают авторы, современные популяции Восточной Балтики отличаются от своих предшественников бронзового века большим сходством с остальными (более южными) европейскими группами. Так, D-статистика обнаруживает сходство балтийских популяций с некоторыми современными популяциями Ближнего востока и Южной Европы. Это может объясняться ограниченным потоком генов на территорию Литвы из более южных областей Европы в период после бронзового века. А для эстонцев аналогичный дополнительный поток генов пришел не с юга, а с востока: D-статистика обнаруживает сходство с популяциями Восточной Азии и Сибири.

Авторы подчеркивают, что ни один из мужчин бронзового века в восточной Балтике не обладал Y-гаплогруппой N, которая у современных европейцев достигает наивысшей частоты в Финляндии и странах Балтики.

Общая картина

Итак, по мнению авторов, неолитизация в южной Скандинавии происходила сходным образом с тем, что несколько тысячелетий ранее имело место в Центральной Европе. Основное сходство в том, что появление земледелия и скотоводства в регионе было связано с генетическим потоком от анатолийских земледельцев.

В то время в Восточной Балтике проживали неолитические охотники-собиратели культуры ямочной керамики (PWC), происходившие от скандинавских охотников-собирателей SHG. В целом, переход от мезолита к неолиту в регионе Восточной Балтики не сопровождался масштабным замещением популяций и резким сдвигом в экономике, как в Центральной и Южной Европе. Вместо этого имело место смешение популяций на протяжении длительного времени: группы населения на юге региона, генетически сходные с WHG, смешивались с северными группами, сходными с EHG. Сети контактов в неолите отразились в сходстве в стилях керамики тех или иных культур.

В период перехода от позднего неолита к бронзовому веку в регион докатилась генетическая волна миграции степных скотоводов ямной культуры: степной предковый компонент был принесен сюда с культурой шнуровой керамики (CWC). Как считают авторы, этот степной вклад может иметь отношение и к лингвистике, имея с виду отделение балто-славянской ветви от индоевропейских языков.

В то же время, местные популяции охотников-собирателей не были полностью замещены и в значительной пропорции влились в генофонд Восточной Балтики позднего неолита и бронзы. Это увеличение вклада охотников-собирателей в бронзовом веке наблюдается и в других регионах Европы.

На генофонд современного населения региона оказали влияние и более поздние миграции. Именно ими объясняется сибирский генетический компонент у эстонцев, а также появление в регионе Y-хромосомной гаплогруппы N, которая сегодня достигает высокой частоты. Очевидно, гаплогруппа N была принесена в восточную Балтику с миграцией финно-угорского населения из Волго-Уральского региона, которые оставили и лингвистический след в популяциях финнов и эстонцев. Детальный анализ этого восточного потока в северную Европу авторы оставляют для будущих исследований.

текст Надежды Маркиной

Источник:

The genetic prehistory of the Baltic Sea region

Alissa Mittnik, Chuan-Chao Wang, Saskia Pfrengle, Mantas Daubaras, Gunita Zarina, Fredrik Hallgren, Raili Allmäe, Valery Khartanovich, Vyacheslav Moiseyev, Mari Tõrv, Anja Furtwängler, Aida Andrades Valtueña, Michal Feldman, Christos Economou, Markku Oinonen Andrejs Vasks, Elena Balanovska, David Reich, Rimantas Jankauskas, Wolfgang Haak, Stephan Schiffels and Johannes Krause

Nature Communications volume 9, Article number: 442 (2018)

doi:10.1038/s41467-018-02825-9

(текст статьи в открытом доступе)