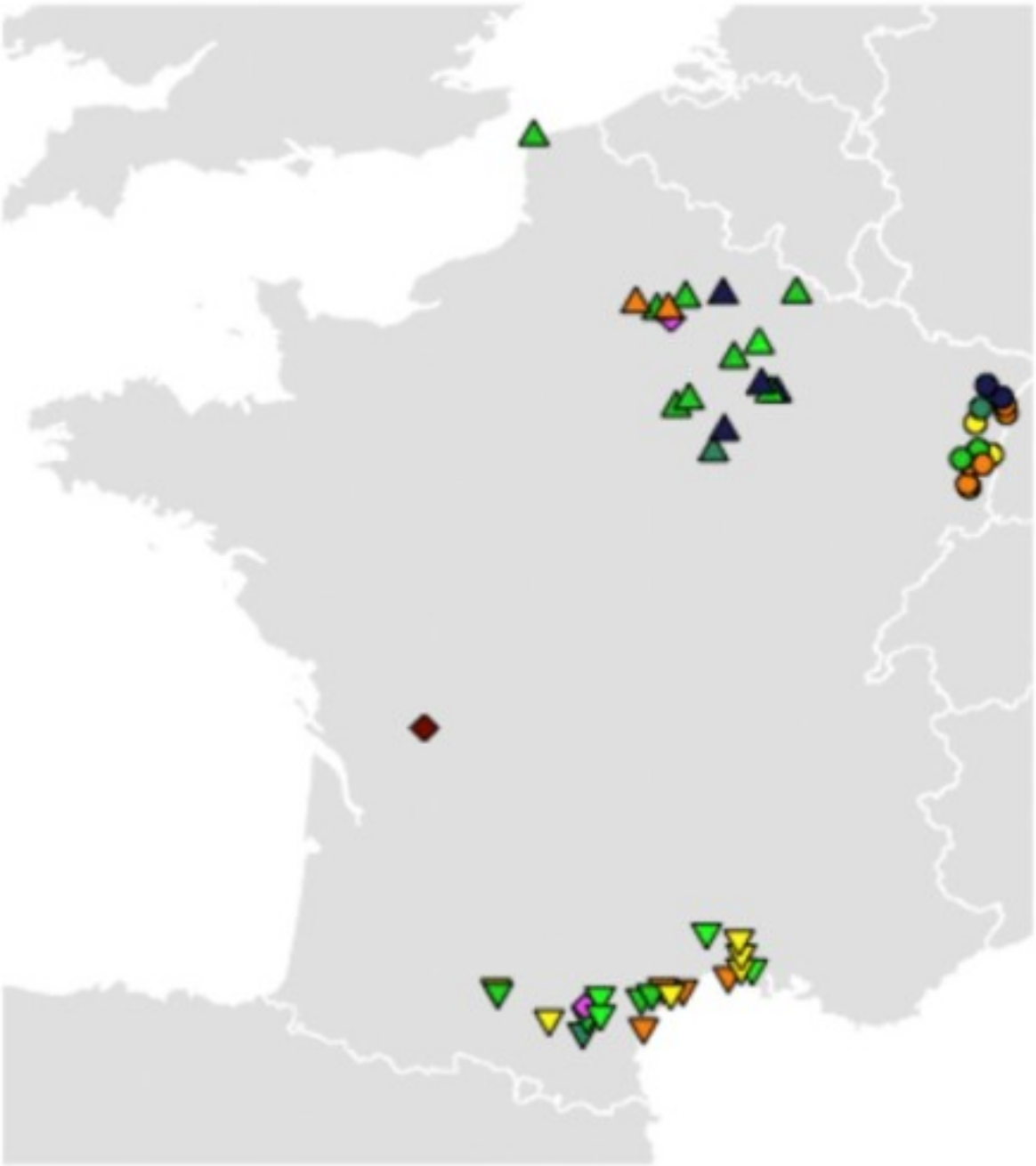
Популяционная история Франции по древним геномам

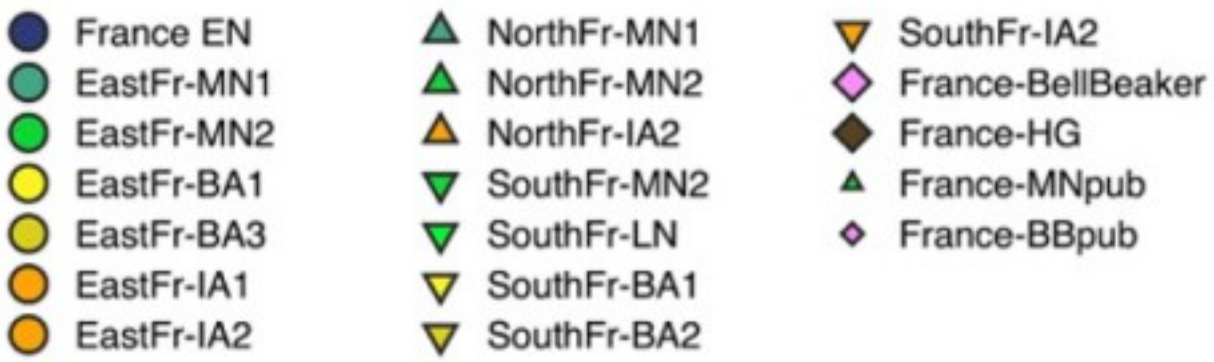
Изучение 243 древних геномов с территории Франции позволило проследить за геномными изменениями на протяжении 7000 с лишним лет – от мезолита до железного века. Показано, что генетический след охотников-собирателей сохраняется в популяциях на протяжении всего этого времени и в разных долях смешивается с генетическим компонентом неолитических анатолийских земледельцев. Степной генетический след появляется в позднем неолите и в разной степени присутствует в популяциях на юге и на севере. От бронзового до железного века не происходило радикальных изменений в генофонде, но он стал более гомогенным в разных регионах Франции.

В течение последних 10 тысяч лет европейские популяции претерпели две большие культурные трансформации, которые сопровождались и изменениями генофонда. Переход к сельскому хозяйству в неолите стал результатом миграции в Европу ранних земледельцев из Анатолии; технологический прогресс в бронзовом веке происходил на фоне массовой миграции кочевников из причерноморско-каспийских степей. Франция, расположенная в центре Европы, занимает стратегическую позицию на путях этих миграций. В то же время ее популяционная история до сих пор не была исследована методами палеогенетики. Об исследовании ее истории методами анализа современных геномов можно прочитать на сайте.

В статье, опубликованной в журнале PNAS, представлено исследование древних геномов 243 индивидов, проживавших на территории Франции от мезолита до железного века. Их останки были найдены в 54 археологических сайтах, расположенных в трех регионах: на севере, на востоке и на юге; по времени они охватывают период 7000 с лишним лет. Среди изученных образцов были мезолитические охотники-собиратели, представители раннего (5300–4700 до н.э.), среднего (4700-3500 до н.э.), и позднего (3500-2500 до н.э.) неолита, культуры колоковидных кубков финального неолита (2500-2200 до н.э.), бронзового века (2000-800 дол н.э.) и железного века (800-25 до н.э.).



Географическое расположение изученных образцов древней ДНК. Обозначения даны на следующем рисунке.



Обозначения образцов древних геномов с территории Франции; в названии указано географическое расположение: восток, север, юг, и временной период: охотники-собиратели, ранний неолит, средний неолит, поздний неолит, культура колоковидных кубков, бронзовый век, железный век.

Авторы секвенировали полные митохондриальные геномы и генотипировали ядерные геномы на панели 120 SNP, включая Y-хромосомные SNP; 58 ядерных геномов были секвенированы с низким покрытием. Геномные данные они проанализировали в контексте древних и современных индивидов из Европы и Ближнего Востока, генотипированных по панели Affymetrix Human Origins.

Построен график анализа главных компонент по изученным древним геномам из Франции и ранее опубликованным древним геномам из других регионов Европы. На графике видно, что французские геномы сгруппировались как по временным периодам, так и по географическому положению внутри Франции.

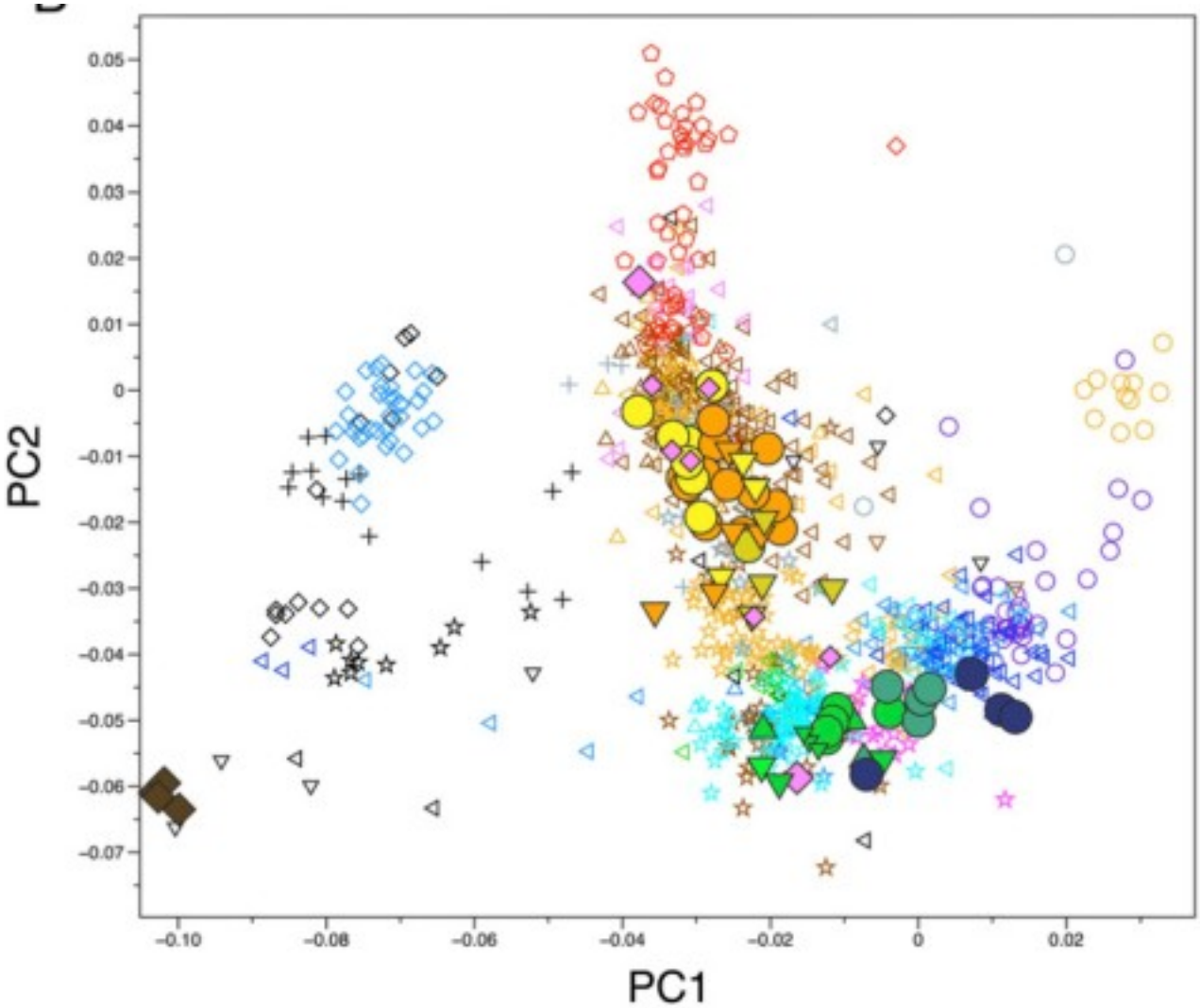
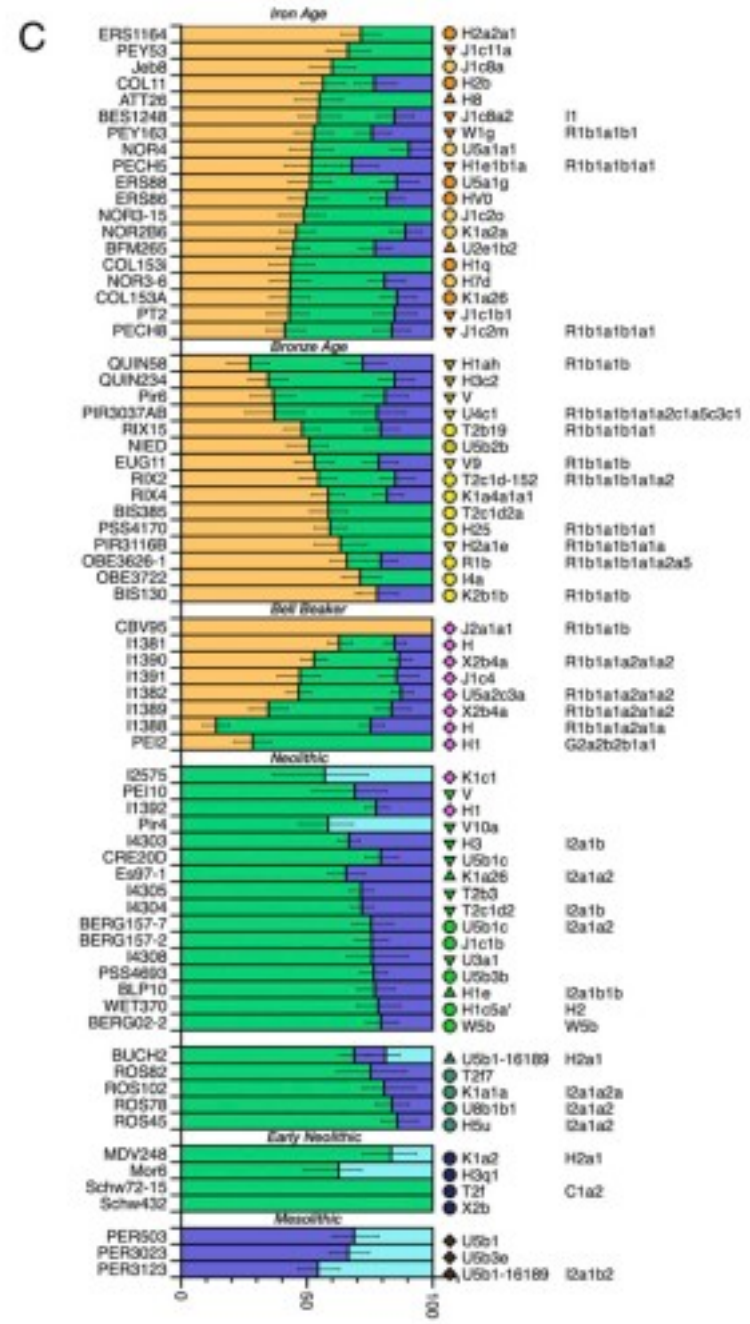


График анализа главных компонент по древним геномам из Франции и других регионов, спроецированный на геномные данные современных популяций Европы. Современные геномы обозначены мелкими значками, древние геномы – крупными значками, обозначения – на следующем рисунке.

Обозначения геномов на графике главных компонент. Мелкие значки – геномы современных популяций. Крупные цветные значки – древние геномы: квадраты – ранее опубликованные данные по периодам и археологическим культурам; прочие значки – геномы из Франции по периодам и регионам.

Мезолитические охотники-собиратели на территории Франции (7177 — 7057 до н.э.), которые ассоциируются с [мадленской культурой](), на графике главных компонент расположились вблизи мезолитических индивидов Западной Европы. Их митохондриальная ДНК принадлежала к типично мезолитической гаплогруппе U5b, Y-хромосома единственного мужчины принадлежала к гаплогруппе I2a. На следующем рисунке показан результат анализа qpAdm, в котором все изученные геномы представлены как смешение генетических компонентов ямной культуры (степной компонент), анатолийского неолита, а также верхнепалеолитических охотников-собирателей Villabruna (14 тыс. лет назад, Италия) и GoyetQ2 (15 тыс. лет назад, Бельгия). Геномы мезолитических индивидов из Франции моделируются из смешения двух последних компонентов. На этом же рисунке показаны митохондриальные и Y-хромосомные гаплогруппы.



Моделирование изученных древних геномов из Франции разных временных периодов методом qpAdm. Справа указаны митохондриальные и Y-хромосомные гаплогруппы.

С началом неолита на территории Франции появляется генетический компонент анатолийских земледельцев, что отражается как по однородительским, так и по полногеномным маркерам (зеленый цвет на графике *qpAdm*). Митохондриальные линии у неолитических индивидов более разнообразны, чем у мезолитических, в Y-хромосомных гаплогруппах появляются C1a2 и H2, они описаны в различных популяциях европейского неолита в Центральной Европе и Иберии. В среднем и позднем неолите в геномах увеличивается доля охотников-собирателей (синий и голубой цвет на графике *qpAdm).* По Y-хромосомным линиям

большая часть образцов относится к гаплогруппе I2a, очевидно, это мезолитическая линия принесена из популяции охотников-собирателей. Таким образом, во французском неолите наблюдается то же явление, что и на остальной территории Европы – увеличение доли охотников-собирателей в генофонде популяций от раннего неолита к позднему. Очевидно, происходила интеграция местных охотников-собирателей с сообществами земледельцев.

В геномах индивидов культуры колоковидных кубков в конце неолита появляется степной генетический компонент, ассоциированный с ямной культурой (оранжевый цвет на графике *qpAdm).* Он в очень разной степени выражен в геномах индивидов из разных регионов Франции, максимален в одном образце с севера. Большая часть индивидов культуры колоковидных кубков принадлежит к Y-гаплогруппе R1b, это самое раннее свидетельство присутствия данной гаплогруппы во Франции, около 2500 до н.э. Ее появление ассоциировано со степной миграцией в конце неолита в Центральную Европу, наблюдается в других частях Европы, но практически отсутствует в Иберии до бронзового века. Данный факт подтверждает, что влияние степного компонента на юго-западе Европы было меньшим, чем в других ее частях.

Между геномами индивидов бронзового и железного веков не наблюдается значительных различий, так что авторы говорят об относительной генетической непрерывности в течение этих периодов. Это может означать, что переход от бронзового к железному веку во Франции в большей степени был вызван культурной диффузией, без масштабного генетического притока из внешних популяций. В бронзовом веке появляются новые митохондриальные гаплогруппы: U2, U4, и I, хотя и с низкой частотой. Среди Y-хромосомных гаплогрупп доминирует R1b. Степной компонент в геномах бронзового века распределен неравномерно и составляет от 30% до 70%. Геномы индивидов железного века более гомогенны по составу.

Один из важных выводов, сделанных по анализу геномных профилей индивидов разных временных периодов, состоит в том, что компонент охотников-собирателей, ассоциированный с мадленской культурой (на графике это компонент GoyetQ2, показанный синим цветом), сохранился довольно долго не только на территории Иберии, как это было показано ранее, но и на территории Франции.

Исследователи проанализировали 73 аутосомных локуса, ассоциированных с физическими и физиологическими признаками, по этим локусам генотипировали 149 индивидов. По аллелям, связанным в пигментацией, получены следующие данные. Мезолитические индивиды обладали предковыми вариантами генов SLC45A2 и GRM5, которые обеспечивали темную кожу. Приобретенные аллели, отвечающие за светлую кожу, с относительно высокой частотой найдены у неолитических индивидов (25% и 38%), хотя она намного ниже частоты этих аллелей в современных популяциях Европы (94% и 69%). Аллель SLC24A5 – основной, связанный со светлой кожей, уже в неолите достигал частоты 96%, а в современных популяциях – 99%. Что касается цвета глаз, то у мезолитических индивидов найдены аллели генов HERC2 и IRF4, обеспечивающие голубой цвет глаз. В неолите частота этих аллелей достигала 30% и 24%. Интересно, что от бронзового века до современности в популяциях Франции частота первого аллеля увеличивалась, а второго снижалась.

Ни один из неолитических индивидов не обладал мутацией толерантности к лактозе, что соответствует представлениям о позднем возникновении генетической адаптации, позволяющей употреблять в пищу молоко. Проанализировали также несколько аллелей, связанных с иммунитетом; они показали, что признаки положительного отбора этих генетических вариантов появились еще до неолита. И, судя по полученным данным, появление земледелия и одомашнивания животных существенно не повлияло на степень положительного отбора этих аллелей.

Итак, прослеживание генетической истории Франции по древним геномам выявило, что верхнепалеолитический след, ассоциированный с мадленской культурой, оставался в популяциях довольно долго (не только на Иберийском полуострове); что степной компонент в позднем неолите и бронзовом веке был в разной степени выражен в геномах на севере и юге; что от бронзового до железного века не случалось больших генетических изменений, и можно говорить о частичной генетической непрерывности в течение этого периода.

текст Надежды Маркиной

Источник:

Samantha Brunel et al. Ancient genomes from present-day France unveil 7,000 years of its demographic history // PNAS first published May 26, 2020 https://doi.org/10.1073/pnas.1918034117

https://www.pnas.org/content/early/2020/05/20/1918034117

Статью можно скачать в Библиотеке сайта