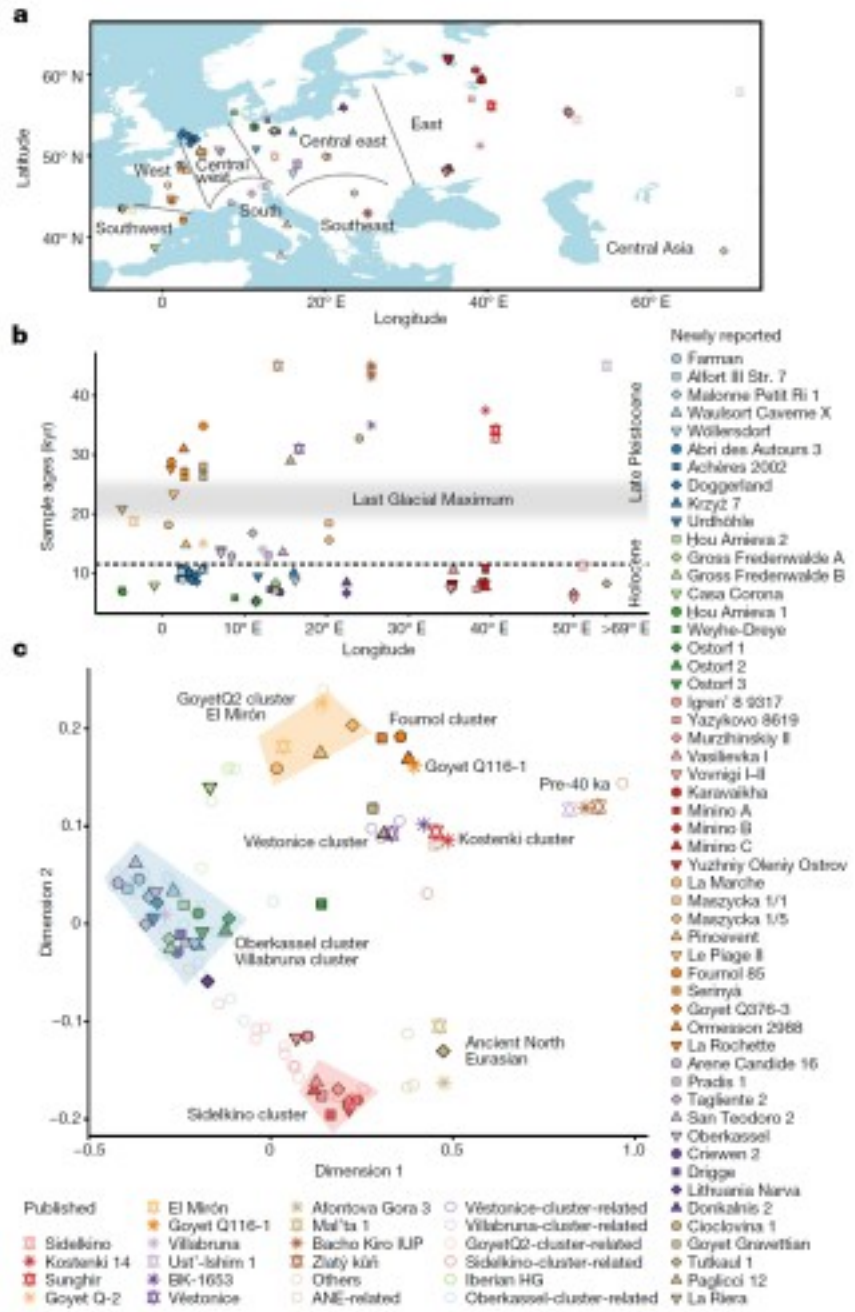
Генетическая история охотников-собирателей в Европе

Исследовали геномы 356 европейских охотников-собирателей от 35 тысяч до 5 тысяч лет назад. Показали, что популяции граветтской культуры Западной Европы, генетически схожие с представителями предшествующей ориньякской культуры, отличались от популяций граветтской культуры Южной Европы. Первые около 25 тыс. лет назад пережили Последний ледниковый максимум (ПЛМ) в климатическом рефугиуме, а в последующем в группах мадленской культуры распространились по Европе. Вторые не пережили ПЛМ и были замещены другими популяциями, ассоциированными с эпиграветтской культурой. Около 14 тыс. лет назад в Европе сформировались популяции западных (WHG) и восточных (EHG) охотников-собирателей, которые в течение 6 тысяч лет находились в изоляции. 8 тыс. лет назад они стали смешиваться друг с другом и с мигрирующими земледельцами из Анатолии.

В исследовании большого коллектива палеогенетиков проанализированы 356 геномов охотников-собирателей, возрастом от 35 до 5 тысяч лет назад, от верхнего палеолита до позднего неолита, образцы были собраны на территории 34 стран Европы и Центральной Азии. Основные авторы статьи в Nature представляют Институт эволюционной антропологии Общества Макса Планка и Университет Тюбингена в Германии, руководители исследования Вольфганг Хаак и Йоханнес Краузе. В результате получены новые данные о популяционной истории охотников-собирателей в Европе на протяжении 30 тысяч лет. Генетически изучена стратегия выживания групп людей в период Последнего ледникового максимума, начавшегося около 25 тыс. лет назад.

Современные люди жили в Европе уже 45 лет назад, но генетический след *Homo sapiens* того времени не сохранился. Только популяции, жившие 35 тыс. лет назад и позже, внесли свой вклад в генофонд последующего населения Европы. Именно на этом периоде сфокусировались авторы работы. Образцы изученных ими 356 охотников-собирателей были собраны с 54 археологических сайтов 14 стран. Геномы 116 индивидов авторы секвенировали впервые, а по остальным 240 геномам уточнили данные и провели свой собственный анализ. Полученные данные они проанализировали в контексте ранее опубликованных древних и современных геномов.

Впервые изученные индивиды представляли несколько археологических культур. Среди них: 1 индивид ориньякской культуры (35-33 тыс. лет назад) из Бельгии и 1 того же времени из Румынии; 15 граветтской культуры (31-26 тыс. лет назад) из Испании, Франции, Бельгии, Чехии и Италии; 2 солютрейской культуры (23-21 тыс. лет назад) из Испании и Франции; 9 мадленской культуры (18-15 тыс. лет назад) из Франции, Германии и Польши; 4 эпиграветтской культуры (17-13 тыс. лет назад) из Италии; 2 федермессерской культуры (14 тыс. лет назад) из Германии; 81 охотников-собирателей от мезолита до неолита из Западной Европы и 1 неолитический из Таджикистана.



a. Географическое расположение изученных в работе древних образцов (цветные обведенные значки) и ранее опубликованных древних образцов (цветные звездочки). Пунктирными линиями обозначены границаы регионов. b. Радиоуглеродные датировки образцов. c. График многомерного шкалирования европейских охотников-собирателей (Posth et al., 2023).

ДНК из древних образцов секвенировали с покрытием от 0,04x до 7,64x на 1,24 млн таргетных SNP. Методом определения пола удалось идентифицировать 78 мужчин и 38 женщин.

Больше всего изученных древних индивидов принадлежало к граветтской культуре, это одна из наиболее широко распространенных в Европе археологических культур верхнего палеолита. К этой культуре принадлежат обитатели известного археологического памятника Костёнки в Воронежской области, а также Вестонице в Чехии. Антропологические и ранее полученные генетические данные не позволяли узнать, были ли носители этой культуры, использовавшие сходные материальные предметы, биологически однородной популяцией.

Для ответа на этот вопрос генетики применили анализ многомерного шкалирования полученных в работе и ранее опубликованных древних геномов. На графике выделились три отдельные группы. (1) индивиды старше 40 тыс. лет назад (Усть-Ишим, Бачо Киро, Златы Кунь и Пештера ку Оасе). (2) кластер Вестонице, включающий ассоциированных с граветтской культурой индивидов из Центрально-восточной и Южной Европы; к нему генетически близки изученные ранее индивиды Сунгирь (Владимирская область) и Костёнки (Воронежская область). (3) Фурнол кластер, включающий индивидов граветтской культуры из Западной и Юго-западной Европы; они оказались генетически близки к индивидам ориньякской

культуры из Бельгии (Goyet Q116-1 и Goyet Q376-3).

Таким образом, оказалось, что граветтские популяции Западной и Юго-Западной Европы (Франция и Иберийский полуостров) генетически отличаются от граветтских популяций Центральной и Южной Европы (Чехия и Италия).

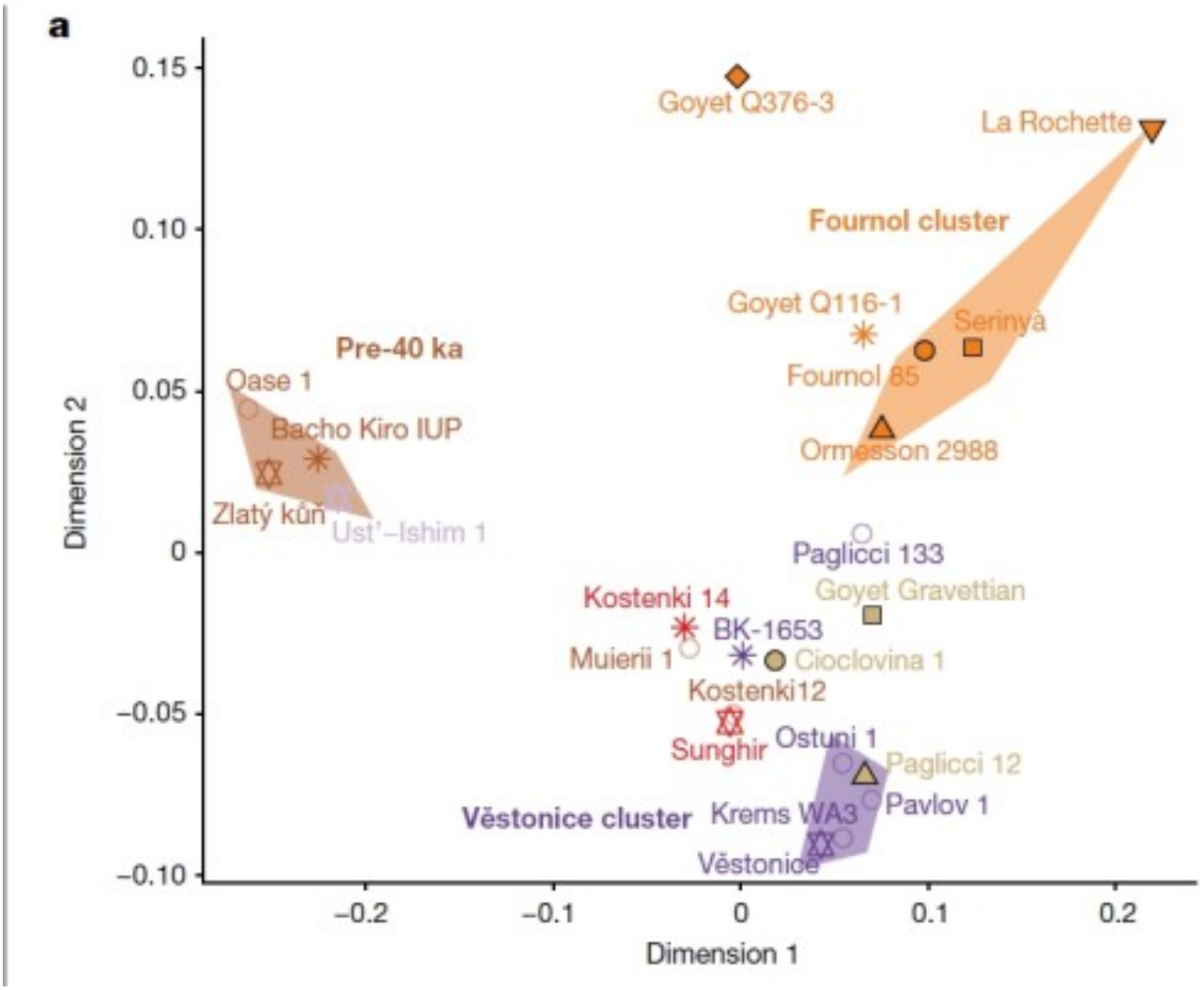


График многомерного шкалирования. Генетическое разнообразие популяций, ассоциированных с граветтской культурой. Три кластера обозначены разными цветами (Posth et al., 2023).

Анализ показал, что некоторые, но не все, геномные линии, присутствующие в Европе от 40 до 30 тыс. лет назад, сохранились в последующих популяциях граветтской культуры. Генофонд граветтских популяций Западной и Юго-западной Европы восходит к предшествующим популяциям ориньякской культуры (Goyet Q116-1). А генетический компонент Костёнки и Сунгирь присутствует в кластере Вестониче в популяциях граветтской культуры Центрально-восточной и Южной Европы.

Представители солютрейской культуры, по времени промежуточной между граветтской и мадленской, жили в Юго-западной и Западной Европе в самый холодный период и пережили ПЛМ в климатических рефугиумах. До сих пор было неясно, до какой степени они сохранили генетическую связь с предшествующими и последующими группами. Новые изученные геномы солютрейской культуры из Франции и Испании показали их генетическую близость к кластеру Фурнол и геному GoyetQ2; таким образом, можно предположить локальную генетическую непрерывность в течение ПЛМ в Юго-западной и Западной Европе.

В Южной и Юго-восточной Европе после ПЛМ широко распространилась эпиграветтская культура, которая раньше рассматривалась как локальный вариант граветтской. Геномное исследование представителей эпиграветтской культуры с территории Италии и Сицилии (на графике они образовали кластер Виллабруна) не показало генетического сходства с популяциями граветтской культуры. Результаты свидетельствуют о генетическом сдвиге, произошедшем на Апеннинском

полуострове, когда граветтские популяции (кластер Вестонице) были замещены эпиграветтскими популяциями (кластер Виллабруна); этот сдвиг произошел до 17 тыс. лет назад.

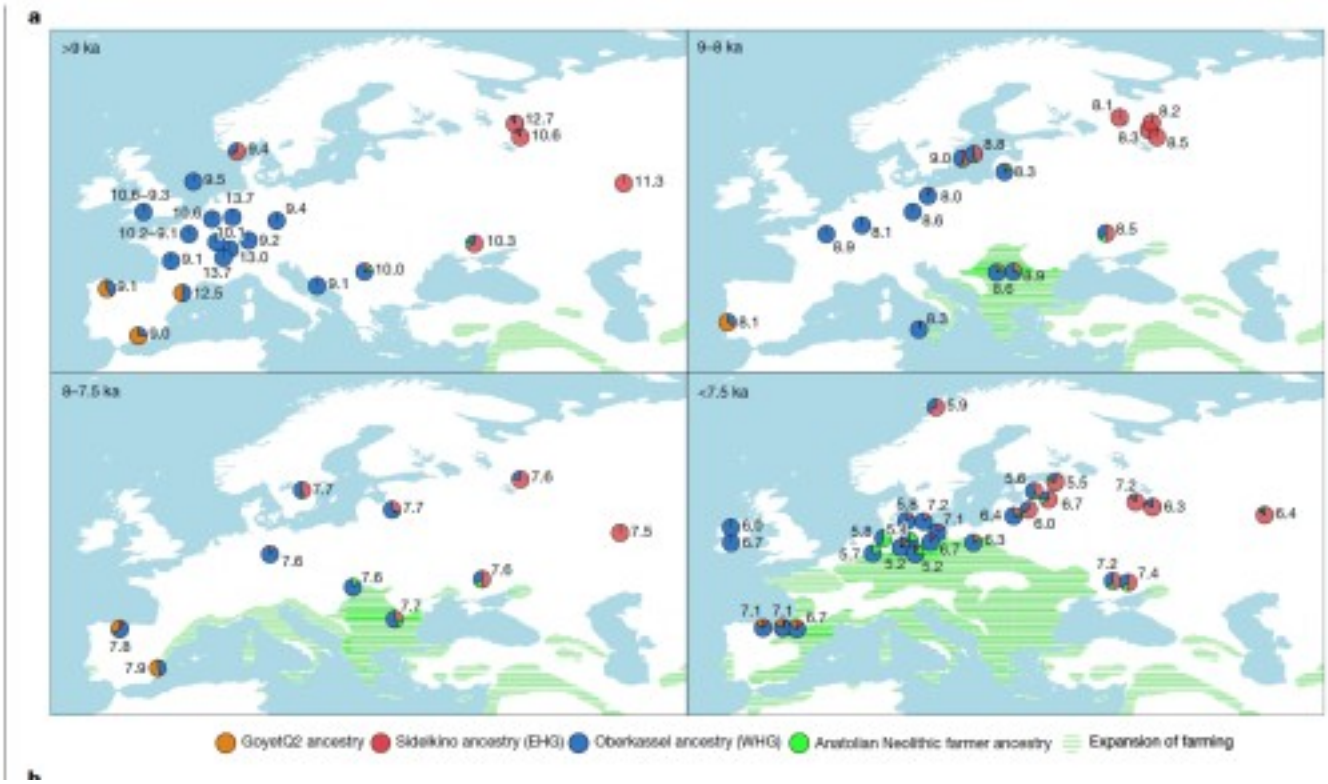
Таким образом, на Апеннинском полуострове не было климатического рефугиума, и живущие здесь группы людей не пережили ПЛМ. Они были замещены другими группами, которые прибыли на север Италии, по-видимому, из балканского региона по коридору к югу от Альп; эти группы и основали популяции эпиграветтской культуры. Оценка степени гомозиготности показала, что популяции эпиграветтской культуры демонстрировали более низкое генетическое разнообразие, что говорит о малом эффективном размере.

После окончания ПЛМ в Юго-западной, Западной и Центральной Европе широко распространилась мадленская культура. До сих пор было неясно, произошли ли разные группы этой культуры из одного источника и насколько они генетически связаны друг с другом. Новый анализ показал, что большая часть генофонда популяций мадленской культуры восходит к граветтским группам Западной и Юго-западной Европы. Граветтский компонент Goyet Q116-1 в большой степени сохранился во всех ассоциированных с мадленской культурой индивидах (GoyetQ2 и El Miron кластеры). Это говорит о генетических связях между охотниками-собирателями Южной и Юго-западной Европы, сохранившихся в период ПЛМ. От 18 до 15 тыс. лет назад распространение мадленской культуры происходило путем экспансии популяций из Западной Европы на север и северо-восток.

После 14 тыс. лет назад в Европе сформировались две генетически различные группы охотников-собирателей: западные (WHG), и восточные (EHG); у последних отмечается родство с генетической линией древней Северной Евразии (ANE), характерной для верхнепалеолитических популяций Сибири. Авторы поставили перед собой вопрос, как образовались эти два генофонда и как они взаимодействовали.

На графиках многомерного шкалирования и главных компонент по геномам Западной Евразии большая часть образцов это времени из Западной и Центральной Европы попадает в группу WHG, а из Восточной Европы – в группу EHG. Образец из Центральной Азии (Таджикистан) оказался близко к группам линии ANE. В качестве примера WHG авторы берут генетический профиль Оберкассель (индивиды финального палеолита 14 тыс. лет назад из Германии). Что касается EHG, то они возникли как смешение кластеров Виллабруна (эпиграветтские популяции) и Оберкассель с линией ANE. Пример EHG – образцы с Южного Оленьего острова (8,2 тыс. лет назад), имеют относительно меньший вклад кластера Виллабруна, чем другие EHG. Самый древний индивид, родственный индивидам Южного Оленьего острова, это образец Сиделькино (11 тыс. лет назад, Самарская область), его авторы берут как обозначение профиля EHG.

Используя данные по 250 ранее опубликованным и новым образцам, авторы показали, что от 14 до 8 тыс. лет назад охотники-собиратели Западной Европы (компонент Оберкассель, он же WHG) и Восточной Европы (компонент Сиделькино, он же EHG) практически не смешивались между собой. И только после 8 тыс. лет назад начался генетический обмен между ними. В это же время началась активная миграция земледельцев из Анатолии, распространяющих сельское хозяйство в Европу. Эти генетические процессы отражены на рисунке.



Состав генофонда охотников собирателей от 14 до 5,2 тыс. лет назад (моделирование методом qpAdm). Компоненты Оберкассель (WHG) – синий цвет, Сиделкино (EHG) – красный цвет, GoyetQ2 – оранжевый цвет, распространение анатолийских земледельцев – зеленый цвет (Posth et al., 2023).

Около 7,5 тыс. лет назад генетический компонент анатолийских земледельцев достиг региона к северу от Альп, и группы охотников-собирателей были оттеснены к северу Европы. 6,5 тыс. лет компонент Оберкассель (WHG) на востоке достигает Самары, а компонент Сиделькино (EHG) на западе достигает Балтики. В Центральной Европе происходит смешение, компонентов охотников-собирателей и земледельцев, но не полное, так что их группы сосуществовали в течение нескольких сотен лет.

В изученных геномах исследователи проследили за аллелями, связанными с определенными фенотипами. Ни у кого из охотников-собирателей не был обнаружен аллель толерантности к лактозе, что понятно, так как появление этого аллеля связано с возникновением молочного скотоводства. В группах западных охотников-собирателей высокой частоты (>90%) достиг аллель *HERC2/OCA2* (rs12913832), который обеспечивает голубой или зеленый цвет глаз. В то же время, у восточных охотников-собирателей частота этого аллеля составляла 10-25%. С двумя аллелями, отвечающими за светлую кожу *SLC24A5* (rs1426654) и *SLC45A2* (rs16891982) ситуация обратная – они с высокой частотой имелись у восточных охотников-собирателей, а у западных встречались крайне редко. Иными словами, западные охотники-собиратели преимущественно имели смуглую кожу и голубые глаза, а восточные – светлую кожу и темные глаза.

Полученные данные привели авторов к пяти новым выводам о геномной истории охотников-собирателей.

Первое, люди, ассоциированные с граветтской культурой, не были биологически гомогенной популяцией. Генофонд предшествующей ориньякской культуры (представитель GoyetQ116-1) продолжился в граветт-ассоциированных группах Западной и Юго-западной Европы. Их потомки пережили ПЛМ в составе групп солютрейской культуры, которая сменилась мадленской культурой. Другой генофонд верхнепалеолитических европейских охотников-собирателей (представители — Костёнки и Сунгирь), дал начало граветт-ассоциированным группам Центральной и Южной Европы (Вестонице кластер). Эти группы не оставили потомков в населении после ПЛМ.

Второе, климатический рефугиум, позволивший людям пережить ПЛМ, существовал в Западной и Юго-западной Европе, поэтому там имела место локальная генетическая непрерывность. на В то же время на Апеннинском полуострове не было климатического рефугиума, и население не пережило ПЛМ. На их территорию пришли группы, по-видимому, с Балкан, ассоциированные с эпиграветтской культурой.

Третье, распространение мадленской культуры было связано с экспансией с юго-запада на север и северо-восток.

Четвертое, новый генетический профиль 14 тыс. лет назад в Центральной и Западной Европе (представитель Оберкассель)

был связан с эпиграветт-ассоциированными группами на северо-западе Италии, их экспансия на остальную территорию Европы происходила к западу от Альп.

Пятое, охотники-собиратели WHG и EHG в Европе оставались изолированными в течение примерно шести тысяч лет. Смешение между ними зарегистрировано около 8 тыс. лет назад в северо-восточной Германии, связано с миграцией с Балтики, и около 7,5 тыс. лет назад на верхней Волге.

текст Надежды Маркиной

Источник:

Posth et al., Palaeogenomics of Upper Palaeolithic to Neolithic European hunter-gatherers // Nature. 2023 Mar;615(7950):117-126. doi: 10.1038/s41586-023-05726-0.