

О генетической истории Европы Ледникового периода

[Надежда Маркина](#)

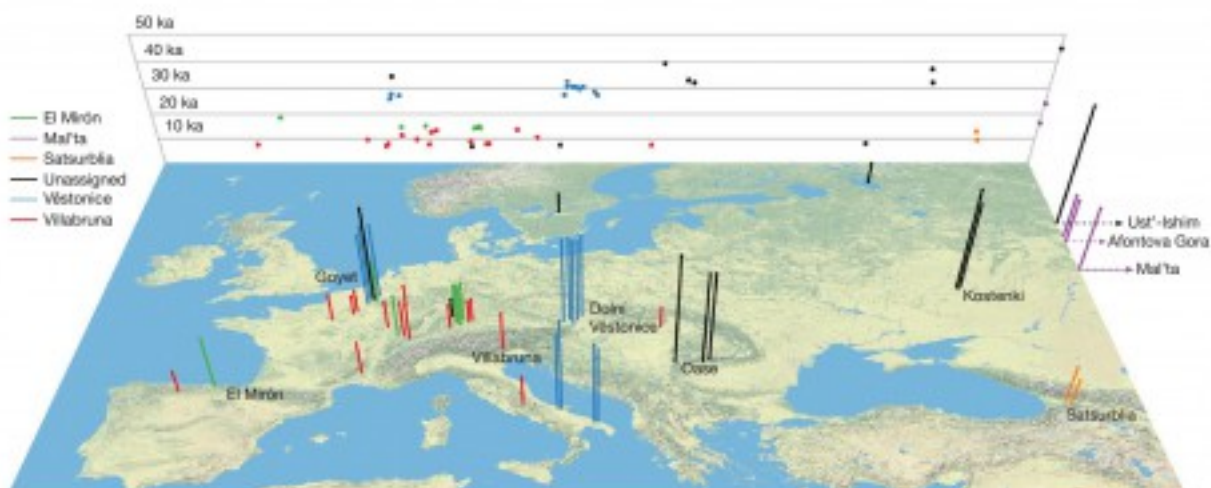
Анализ 51 образца древней ДНК позволил взглянуть на историю популяций верхнепалеолитической Европы

История генофонда Европы до неолитизации очень мало изучена. Новое исследование под руководством трех лидеров в области древней ДНК приоткрывает дверь в события более далекого прошлого. Авторы проанализировали 51 образец древней ДНК и частично реконструировали картину движения популяций до и после Последнего ледникового максимума. Они попытались связать обнаруженные ими генетические кластеры, объединяющие древних индивидов в пространстве и во времени, с определенными археологическими культурами.

Люди современного вида появились в Европе примерно 45 тыс. лет назад и, как показали исследования, жили здесь непрерывно даже в период Последнего ледникового максимума (ПЛМ) 25-19 тыс. лет назад, когда значительная часть континента оказалась покрыта льдом. Как климатические изменения повлияли на историю популяций и до какой степени мы можем судить об истории населения по археологическим свидетельствам? Ответы на эти вопросы пока не получены. Сегодня археологи все больше находят поддержку (или опровержение) своих данных у генетиков. Но о генофонде донеолитической Европы до сих пор было известно совсем мало.

Радикально увеличив число генетически изученных древних европейцев, верхнепалеолитическую историю популяций начали реконструировать авторы большого международного исследования, [опубликовавшие свои результаты в журнале Nature](#). Три ведущих автора статьи – мировые лидеры в области изучения древней ДНК – проф. Йоханнес Краузе (Johannes Krause), директор Института наук об истории человека Общества Макса Планка в Йене (Германия), проф. Сванте Паабо (Svante Pääbo), Институт эволюционной антропологии в Лейпциге (Германия) и проф. Дэвид Райх (David Reich), Гарвардская медицинская школа в Бостоне (США).

До сих пор широкогеномные (в пределах всего генома) исследования древней ДНК до европейского неолита были основаны только на четырех верхнепалеолитических образцах. Авторы новой работы представили широкогеномные данные по 51 образцу древних европейцев возрастом от 45 до 7 тыс. лет.



Изученные европейские образцы древней ДНК (каждый столбик соответствует одному образцу). Их местоположение указано на карте, возраст соответствует длине столбика и обозначен на шкале сверху. Разными цветами обозначены генетические кластеры, выделенные авторами статьи (перечислены слева), к которым относятся образцы. Черным цветом обозначены образцы, не принадлежащие ни к одному кластеру. Справа пунктирные стрелки указывают на местоположение четырех образцов древней ДНК из Сибири.

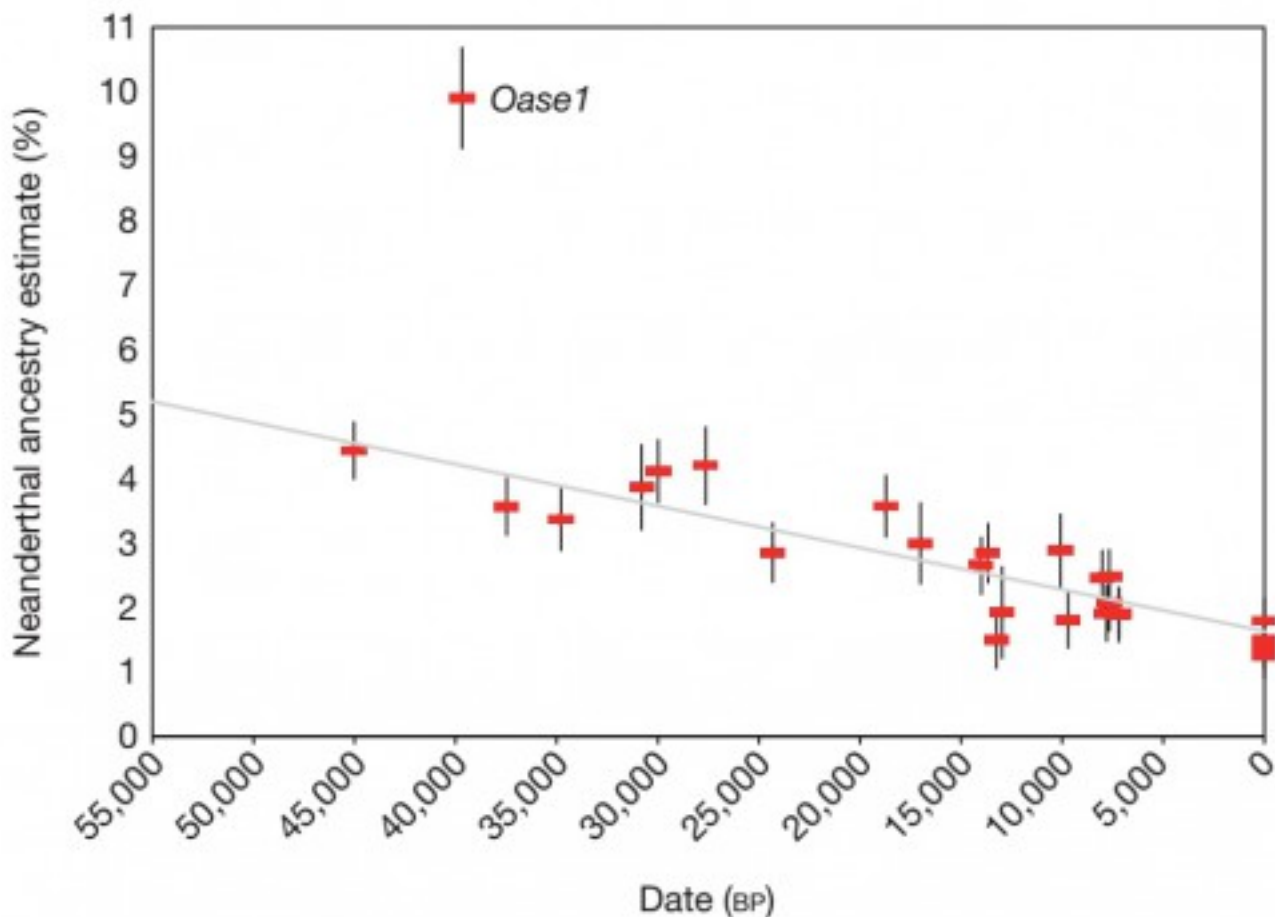
Extended Data Table 1 | The 51 ancient modern humans analysed in this study

Sample Code	Date source	Country	Lat.	Long.	Cal BP 95.8%	State type (ref)	Culture	Remains	SNP Panel	Sex	mtDNA haplogroup	Y chrom. haplogroup	Genetic Cluster	Damage restrict	Mean coverage+	SNPs covered
Uchidini	-	Russia	57.45	71.89	47,688-47,580	Direct-UF (*)	Unassigned	Teuch	Stogun	M	R	K (d.3)	Unassigned	No	42	2,177,625
Ono1	-	Romania	45.12	21.90	40,648-37,580	Direct-UF (*)	Unassigned	Mandib	Stogun	M	N	F	Unassigned	Yes	8,156	285,876
Kovinko104	New	Romania	51.23	39.83	38,688-38,280	Direct-UF (*)	Unassigned	Tibia	3.7M	M	U2	CTb	Unassigned	No	663	1,774,136
GoyetQ5-16-1	New	Belgium	50.26	4.28	35,168-34,400	Direct-Neof.F (*)	Gravettian	Humeru	1240k	M	M	CTa	Unassigned	No	1,046	846,863
Mucier2	New	Romania	45.11	23.46	33,768-32,640	Direct-UF (*)	Unassigned	Temporal	3.7M	F	U8	U	Unassigned	No	9,049	88,618
Paplevo133	New	Italy	41.85	15.61	33,288-31,200	Layer (*)	Gravettian	Tooth	1240k	M	U3e	I	Vincence	No	8,041	87,709
Cockburn1	New	Romania	45.35	23.84	33,098-31,780	Direct-UF (*)	Unassigned	Cranium	1240k	M	U	CT	Unassigned	Yes	8,006	12,784
Kovinko22	New	Romania	51.23	39.30	32,598-31,640	Layer (*)	Unassigned	Cranium	3.7M	M	U2	CT	Unassigned	No	633	81,228
KovinkoW1	New	Romania	48.41	15.99	32,258-30,690	Layer (*)	Gravettian	Cranium	1240k	M	U8	U	Vincence	No	611	283,886
Vestonice13	New	Czech Republic	48.53	16.39	31,078-30,670	Layer (*)	Gravettian	Teuch	3.7M	M	U3e	CF(adBK)	Vincence	Yes	8,071	139,588
Vestonice15	New	Czech Republic	48.53	16.39	31,078-30,670	Layer (*)	Gravettian	Teuch	3.7M	M	U5	BF	Vincence	Yes	8,183	38,280
Vestonice14	New	Czech Republic	48.53	16.39	31,078-30,670	Layer (*)	Gravettian	Teuch	3.7M	M	U	U	Vincence	Yes	8,003	8,627
Paleno1	New	Czech Republic	48.53	16.39	31,118-29,600	Layer (*)	Gravettian	Teuch	3.7M	M	U5	CTa2	Vincence	Yes	8,128	57,083
Vestonice8	New	Czech Republic	48.53	16.39	30,718-29,300	Layer (*)	Gravettian	Teuch	3.7M	M	U	F	Vincence	Yes	8,087	143,346
Vestonice18	New	Czech Republic	48.53	16.39	30,718-29,300	Layer (*)	Gravettian	Teuch	3.7M	M	U5	HK	Vincence	No	1,31	94,282
Dans2	New	Italy	40.73	17.97	28,318-28,640	Direct-UF (New)	Gravettian	Teuch	3.7M	F	U2	U	Vincence	Yes	8,008	17,037
GoyetQ5-8	New	Belgium	50.26	4.28	28,238-27,720	Direct-Neof.F (*)	Gravettian	Fibula	1240k	F	U2	U	Vincence	Yes	8,006	12,567
Paplevo106	New	Italy	41.85	15.61	28,138-27,070	Layer (*)	Gravettian	Pedate	1240k	F	U274789	U	Vincence	Yes	8,002	4,538
Dans1	New	Italy	40.73	17.97	27,818-27,600	Direct-UF (New)	Gravettian	Tibia	3.7M	F	M	U	Vincence	Yes	8,249	389,315
GoyetQ56-19	New	Belgium	50.26	4.28	27,728-27,300	Direct-Neof.F (*)	Gravettian	Humeru	1240k	F	U2	U	Vincence	Yes	8,042	25,480
GoyetQ56-16	New	Belgium	50.26	4.28	28,608-28,400	Direct-Neof.F (*)	Gravettian	Fibula	1240k	F	U2	U	Vincence	Yes	8,003	9,988
Edimau	New	Spain	42.9	103.8	24,828-24,080	Direct-UF (*)	Unassigned	Humeru	Stogun	M	U	R	Mal'ta	No	1,174	14,903
AltamiraCera2	New	Romania	56.85	92.87	18,938-18,680	Direct-UF (*)	Unassigned	Tooth	3.7M	F	R1b	U	Mal'ta	Yes	8,17	286,335
AltamiraCera3	New	Romania	56.85	92.87	18,938-18,680	Direct-UF (*)	Unassigned	Humeru	Stogun	M	U	U	Mal'ta	No	8,071	141,711
Kjnap1	New	France	47.21	6.03	15,608-15,240	Direct-Neof.F (*)	Magdalenian	Mandib	1240k	F	U274789	U	El Mirón	Yes	8,017	35,880
HohleFels49	New	Germany	48.22	9.45	18,008-14,280	Layer (*)	Magdalenian	Teuch	900k	M	U3a	I	El Mirón	Yes	8,033	83,151
GoyetQ3	New	Belgium	50.26	4.28	15,278-14,780	Direct-Neof.F (*)	Magdalenian	Humeru	1240k	M	U3a	HKb	El Mirón	Yes	8,039	77,283
HohleFels79	New	Germany	48.22	9.45	15,078-14,440	Direct-UF (*)	Magdalenian	Cranium	900k	M	U3a	U	El Mirón	Yes	8,006	13,899
HohleFels79	New	Germany	48.22	9.45	15,078-14,270	Direct-UF (*)	Magdalenian	Cranium	900k	M	U3a	U	El Mirón	Yes	8,003	11,211
Baldonshöhle	New	Germany	48.37	9.35	13,808-14,180	Direct-Neof.F (*)	Magdalenian	Cranium	1240k	M	U3a	I	El Mirón	Yes	8,038	38,376
Vilabrona	New	Italy	46.19	12.21	14,108-13,780	Direct-UF (*)	Epigravettian	Teuch	3.7M	M	U3a2b	R1a1	Vilabrona	No	1,173	1,223,633
Bloch	-	Switzerland	47.81	6.79	13,778-13,580	Direct-UF (*)	Aurillac	Petrua	Stogun	M	U3a1b	U	Vilabrona	No	8,118	2,118,782
Sarcelles	-	Georgia	42.34	42.82	13,388-13,130	Direct-UF (*)	Epigravettian	Petrua	Stogun	M	U3	U	Sarcelles	No	1,199	1,488,388
Rochefort	New	France	47.21	6.43	13,008-12,600	Direct-Neof.F (*)	Epigravettian	Mandib	1240k	M	U3a2b	I	Vilabrona	No	8,131	237,380
Bonnots19	New	France	44.29	4.46	12,048-11,600	Direct-Neof.F (*)	Epigravettian	Teuch	900k	M	U3a2b	U	Vilabrona	Yes	8,003	8,659
Costromes	New	Italy	41.96	13.54	11,208-10,830	Layer (New)	Mesolithic	Cranium	3.7M	F	U5b1	U	Vilabrona	Yes	8,006	11,737
Rancho88	New	France	47.81	3.43	10,248-8,950	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Cranium	1240k	F	U5b1	U	Vilabrona	Yes	8,322	434,883
LasChaux33	New	France	46.52	2.11	10,248-8,950	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Teuch	1240k	F	U5a2	U	Vilabrona	Yes	8,004	8,635
Kotus	-	Georgia	42.35	43.12	9,898-8,930	Direct-UF (*)	Mesolithic	Tooth	Stogun	M	H13c	J	Sarcelles	No	12,137	2,133,988
Pulmonstein	New	Germany	48.86	9.84	9,418-8,990	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Fibula	900k	M	U3a2c	F	Vilabrona	Yes	8,033	64,428
Kanid	-	Romania	61.85	35.85	8,808-7,950	Layer (*)	Mesolithic	Tooth	Stogun	M	CTg	R1a1	Unassigned	No	1,052	1,374,608
Bockstein	New	Germany	46.33	10.89	8,578-8,140	Layer (*)	Mesolithic	Tooth	900k	F	U5b1d1	U	Vilabrona	Yes	8,011	21,977
Olney	New	Germany	46.49	10.27	8,418-8,060	Layer (*)	Mesolithic	Tooth	900k	F	U5b1d1	U	Vilabrona	Yes	8,003	8,283
Chaudard5	New	France	49.24	3.46	8,368-8,050	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Tibia	1240k	M	U3a1b	I	Vilabrona	Yes	8,046	82,607
Lauchon	-	Luxembourg	49.30	6.24	8,168-7,960	Direct-UF (*)	Mesolithic	Tooth	Stogun	M	U5b1a	CTaP	Vilabrona	No	38	2,081,584
Laffren1	-	Spain	42.95	-3.59	5,928-5,690	Direct-UF (*)	Mesolithic	Tooth	Stogun	M	U5b2c1	CTa2	Vilabrona	No	3,338	1,884,745
Hungarian-ED1	-	Hungary	47.83	21.20	5,738-5,590	Direct-UF (*)	Mesolithic	Petrua	Stogun	M	U3	Ua	Vilabrona	No	1,1	1,618,883
Musla12	-	Sweden	58.54	18.85	5,678-5,580	Direct-UF (New)	Mesolithic	Tooth	Stogun	M	U2c1	U3a1b*	Unassigned	No	2,185	1,874,538
BerryHall1	New	France	49.24	3.54	5,528-5,178	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Radix	1240k	M	U3a1a	I	Vilabrona	No	8,027	34,888
Stagari	-	Germany	48.78	9.08	5,268-5,020	Direct-UF (New)	Early Neolithic	Tooth	Stogun	F	T2a1d1	U	Unassigned	No	19	2,078,724

Основная проблема при работе с очень древними образцами ДНК – ее контаминация микробной ДНК. Исследователи применили соответствующие методические приемы, чтобы преодолеть эту проблему и получить широкогеномные данные по множеству маркеров SNP (участков однонуклеотидного полиморфизма). Для 16 из 51 образцов они исследовали по меньшей мере 790 тысяч SNP.

Отбор стирает неандертальские следы

В изученных образцах ДНК авторы измерили долю неандертальских фрагментов (включений в геном, полученных при метисации современного человека с неандертальцем) и убедились, что эта доля за 45 тысяч лет закономерно снижается. Подробному изучению этого вопроса и основанному на нем методу датировки была посвящена предыдущая статья команды Райха, обзор которой представлен на нашем сайте. В то время как в современных геномах содержится порядка 2% ДНК неандертальского происхождения, в древних геномах ее значительно больше. Вычисление с применением одного метода показало, что ее доля за 45 тыс. лет снизилась с 4,3-5,7% до 1,1-2,2%, второй метод дал такие цифры – от 3,2-4,25% до 1,8-2,3%.



Доля ДНК неандертальского происхождения (в %) в древних и современных геномах. Внизу – шкала времени. Из всех древних образцов выделяется Oase 1, в геноме которого почти 10% неандертальской ДНК, полученной при недавней метисации (http://генофонд.рф/?page_id=3973).

Снижение доли неандертальской ДНК со временем исследователи объясняют направленным против нее отбором. Об этом говорит и тот факт, что в большей степени неандертальская ДНК вымывалась из участков, содержащих гены. В отличие от прочей ДНК, где она была функционально бесполезна, в пределах генов или рядом с ними, неандертальская ДНК оказывалась в большинстве случаев вредна (хотя иногда, наоборот, полезна, и в таких участках она поддерживалась отбором и сохранялась).

Анализ Y-хромосомы и митохондриальной ДНК

У индивидов мужского пола авторы определили гаплогруппу, к которой относится их Y-хромосома. Неожиданным оказалось обнаружение гаплогруппы R1b у индивида возрастом 14 тыс. лет, с территории Италии (кластер Villabruna). Авторы приводят также факт ее обнаружения у земледельца из Иберии, возрастом 7 тыс. лет ([статья Haak et al., 2015](#)). Доминирование этой гаплогруппы в современной Западной Европе наводит на мысль о ее появлении с миграциями бронзового века из степей. Но новые факты говорят о более глубокой ее истории на западе Европы. Дополнительные доказательства древних связей между востоком и западом предоставил локус HERC2, обеспечивающий светлые глаза у европейцев. Этот аллель появился почти одновременно в популяциях на территории Италии и на Кавказе (около 13-14 тлн).

Анализ митохондриальной ДНК выявил присутствие гаплогруппы M у индивида возрастом 27 тыс. лет из Южной Италии (Ostuni1). Сегодня эта гаплогруппа распространена в Азии и отсутствует в Европе. Вероятно, она существовала в Европе до Последнего ледникового максимума, а потом была потеряна. Интересна находка у индивида возрастом 33 тыс. лет из Румынии (Muciegii2) базальной версии гаплогруппы U6. Это подтверждает гипотезу, что присутствие более поздней версии этой гаплогруппы в современной Северной Африке связано с обратными миграциями из Западной Евразии.

Древние индивиды группируются в кластеры

Большое число образцов древней ДНК дало исследователям невиданную ранее возможность изучить историю популяций верхнепалеолитической Европы за более чем 30 тысяч лет. Как пишут авторы, для того, чтобы не давать себе исходно археологических подсказок, они сначала проанализировали только генетические данные, а уже потом сопоставили их с археологическими данными.

С использованием методов f3 статистики, многомерного шкалирования и D-статистики древние образцы ДНК сгруппировали в пять кластеров на основании генетического сходства. Название кластеры получили по месту нахождения самого древнего в нем образца.

Кластер Вестониче (Věstonice), наиболее древний, объединил 14 индивидов, живших до Последнего ледникового максимума (34-26 тыс. лет назад); археологически этот кластер ассоциирован с граветтской культурой.

Кластер Мальта состоит из 3 индивидов, живших 24-17 тыс. лет назад в районе оз. Байкал в Сибири.

Кластер Эль Мирон включает 7 индивидов, живших после Последнего ледникового максимума (19-14 тыс. лет назад) и ассоциирован с мадленской культурой.

Кластер Виллабруна (Villabruna) включает 15 индивидов, живших 14-7 тыс. лет назад. Он ассоциирован с [азильской культурой](#), эппипалеолитическими и мезолитическими культурами.

Кластер Сатсурблиа (Satsurblia) состоит из 2 индивидов возраста 13-10 тыс лет с Южного Кавказа.

Несколько образцов, причем наиболее древних, не вошли ни в один из кластеров. Это Усть-Ишим (45 тлн), Oase1 (36,6 тлн), Костенки-14 (37,5 тлн), GoyetQ116-1 (34,8 тлн), Muierii2 (33,3 тлн), Cioclovina1 (32,4 тлн) и Костенки-12 (32,4 тлн).

Для геномов, которые были секвенированы с высоким покрытием, исследователи построили схему предполагаемых родственных связей между популяциями.

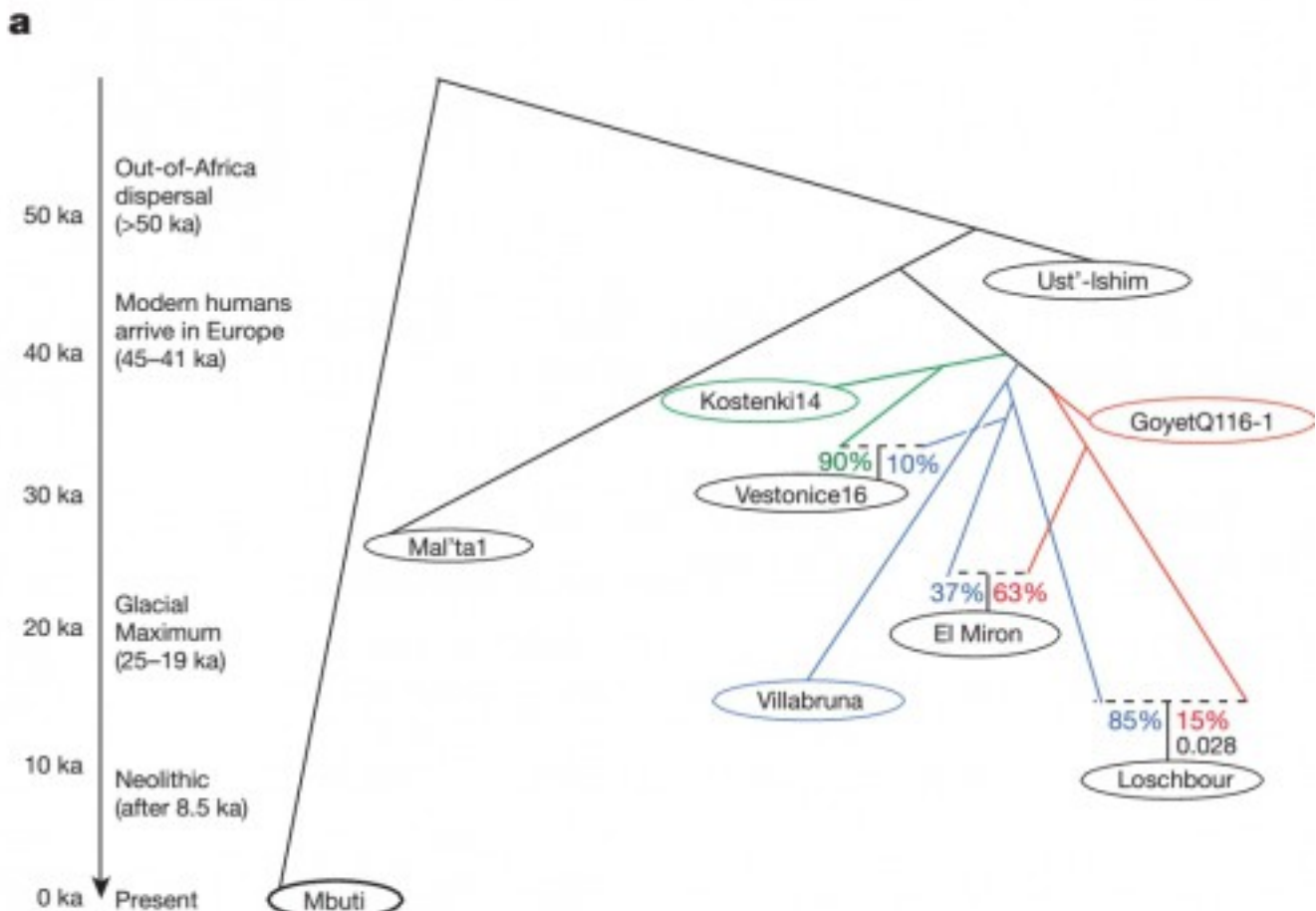


Схема родственных связей между популяциями для геномов, секвенированных с высоким покрытием. В качестве внешней

группы использован геном пигмеев мбути. Цвет указывает на принадлежность образцов к разным генетическим кластерам. Пунктирные линии обозначают генетические потоки, цифры – доли генетического вклада в популяцию. На шкале справа указано время и основные периоды.

Единая популяция-основатель всех европейцев от 37 до 14 тыс. лет назад

В результате предыдущего генетического анализа древних европейцев был сделан вывод, что популяция, к которой принадлежал образец Костенки14 (37 тлн), вобрала в себя три источника:

1. Линия, родственная всем более поздним донеолитическим европейцам;
2. Базальные евразийцы – линия, которая отделилась от предков европейцев и восточноазиатских популяций перед их разделением;
3. Линия, родственная индивиду Мальта1 (24 тлн) из Сибири.

Но с увеличением числа образцов древней ДНК ледникового периода эта гипотеза не нашла подкрепления. Не было получено никаких доказательств, что гипотетические базальные евразийцы связаны с индивидом из Усть-Ишима (45 тлн) или Костенок 14 (37 тлн). Не нашлось также доказательств того, что сибирская популяция Мальта1 входит в состав предков верхнепалеолитических европейцев. А распространение предкового вклада от Мальта1 среди современных европейцев, вероятно, можно объяснить миграциями из евразийских степей в неолите и бронзе.

Самые древние образцы, например Усть-Ишим (45 тлн) и Oase1 (36,6 тлн), по числу общих аллелей не проявляют сходства с современными европейцами. Но, начиная со времени 37 тыс лет назад — с образца Костенки14 (37 тлн) это сходство появляется. Среди вновь изученных индивидов самый древний –GoyetQ116-1 с территории современной Бельгии (около 35 тлн), так же как и Костенки14, имеет больше общих аллелей с современными европейскими, чем с азиатскими популяциями. Таким образом, начиная с 37 тыс. лет назад, все европейские популяции возникли из одной популяции-основателя – делают вывод авторы.

В то же время у образца GoyetQ116-1 сильное сходство с образцами кластера Эль Мирон (19-14 тлн). В кластере Villabruna (14-7 тлн) это сходство ослабевает, так что ученые предположили, что ко времени 14 тыс. лет назад европейские популяции получали какие-то новые генетические потоки, не связанные с древней популяцией-основателем. Анализ показал, что эти генетические потоки получены с Ближнего Востока, и оказалось, что в кластере Villabruna велико число общих аллелей с современным ближневосточным населением.

Индивиды кластера Сатсурблиа (Южный Кавказ, Грузия), возрастом 13-10 тыс. лет разделяют общие аллели с индивидами кластера Villabruna, но в отличие от них несут предковый вклад базальных евразийцев.

Взгляд на историю донеолитической Европы

В выводах к статье авторы сформулировали несколько заключений относительно истории популяций верхнепалеолитической Европы.

1. Некоторые из первоначально прибывших в Евразию людей современного вида не оставили следа в генофонде современных европейцев. Об этом свидетельствуют Усть-Ишим и Oase Только начиная с 37 тыс. лет назад (Костенки14) все изученные древние европейские индивиды демонстрируют наличие общих предков с современными европейцами.
2. Все люди, жившие в Европе в период от 37 тлн до 14 тлн, по-видимому, являются потомками одной предковой популяции, и нет доказательств каких-то генетических притоков в нее со стороны. Ни в одном из европейских кластеров не обнаружено сходство с популяцией Мальта в Сибири. В то же время как для популяции со стоянки Мальта, так и для граветтского культурного комплекса в Европе (генетически относится к кластеру Věstonice) характерны скульптурки палеолитических Венер. Если это сходство – не случайное совпадение, то скорее всего, оно отражает диффузию идей, а не миграции людей.
3. Индивид GoyetQ116-1 (35 тлн) происходит из другой ветви европейской популяции-основателя, чем кластер Věstonice (34-26 тлн). GoyetQ116-1 хронологически ассоциирован с ориньякским культурным комплексом, а кластер Věstonice – с граветтским культурным комплексом. Популяция, к которой принадлежал GoyetQ116-1, не исчезла, и ее потомки широко распространились после 19 тыс. лет назад в кластере Эль Мирон, в Иберии.

4. Популяция, представляющая кластер Эль Мирон, ассоциирована с мадленской культурой и, вероятно, стала результатом постледниковой экспансии из юго-западного европейского рефугиума (климатического убежища).
5. Начиная с кластера Villabruna, по меньшей мере с 14 тыс. лет назад, все изученные европейские индивиды показывают генетическое сходство с Ближним Востоком. По времени это совпадает с первым значительным периодом потепления после ледникового максимума. Археологически это коррелирует с эпиграветтским культурным комплексом в Южной Европе и переходом от мадленской к азильской культуре — в Западной Европе. Возникновение кластера Villabruna может отражать миграции в конце Ледникового периода. Один из вероятных сценариев — экспансия популяций из рефугиума Юго-Восточной Европы или Западной Азии после Ледникового максимума, которые смешались с предковыми европейскими и с ближневосточными популяциями.
6. В пределах кластера Villabruna отдельные индивиды проявляют некоторое тяготение к восточно-азиатским популяциям. Важное направление дальнейшей работы — получение аналогичных данных по древней ДНК из Юго-Восточной Европы и Ближнего Востока, чтобы реконструировать более полную картину верхнепалеолитической истории популяций Западной Евразии.

Если попытаться изложить самые главные выводы авторов простыми словами, то, получается, что самые древние люди современного вида, добравшиеся до Европы, не оставили генетического следа в современном генофонде; все люди, жившие в период от 37 тлн до 14 тлн, происходят из единой популяции-основателя, и в отличие от их предшественников, внесли вклад в современный генофонд; после окончания Последнего ледникового максимума генофонд Европы довольно сильно поменялся: популяции вышли из рефугиумов (климатических убежищ, в которых они переживали пик оледенения) и широко распространились по территории. Авторы сделали попытку связать миграции (то есть генетические потоки) с распространением конкретных археологических культур, но для более полной картины нужны дополнительные исследования.

Источник:

The genetic history of Ice Age Europe

Qiaomei Fu et al.

<http://www.nature.com/nature/journal/vaop/ncurrent/full/nature17993.html>