Больше древних геномов – точнее история популяций

Надежда Маркина

С привлечением новых данных исследователи пришли к новым выводам о генетических связях основных археологических культур

В дополненной статье команды Дэвида Райха про исследование естественного отбора по древней ДНК более чем вдвое увеличилось число проанализированных древних геномов. В результате авторы пришли к новым выводам относительно генетического родства популяций, носителей основных археологических культур от раннего неолита до поздней бронзы.

Читайте также ниже, в разделе «Мнения экспертов» комментарий проф. Л.С.Клейна «Геномы и археологические культуры»

Мы уже рассказывали на сайте про исследование команды Дэвида Райха (David Reich), в котором на основе изучения древней ДНК сделаны предположения, по каким генам и в каком направлении в популяциях Европы в последние 8 тысяч лет действовал естественный отбор. Статья с результатами этой работы была опубликована на сайте препринтов в марте 2015 года. В исследование вошли 83 древних генома, которые авторы сравнивали с 503 образцами ДНК из современных популяций. Однако через семь месяцев на том же сайте препринтов появилась еще одна статья команды Дэвида Райха с тем же названием «Eight thousand years of natural selection in Europe» , с тем же первым автором (Iain Mathieson), при этом коллектив соавторов увеличился, а главное – в статье появились новые данные, которые радикально изменили ее содержание. Остановимся на этом последнем варианте статьи и заодно попробуем проследить за эволюцией данного исследования.

Если в первом варианте статьи были изучены 83 древних генома, то во второй вариант вошло гораздо больше – 230 древних геномов (с датировкой от 6500 до 1000 лет назад), в том числе 163 генома, данные о которых опубликованы впервые. В числе новых образцов – широкогеномные данные по неолитическому населению Анатолии (из места раскопок Barcın Höyük), которые входили в популяцию, ставшую генетическим источником первых земледельцев Европы. Это первое исследование выборки сравнительно большого объема (26 образцов) из Восточного Средиземноморья. Добавились также образцы ямной культуры из Самары и Калмыкии и более поздних степных — срубной культуры, полтавкинской и потаповской культур. Наряду с новыми авторы использовали данные по 67 образцам, которые были опубликованы ранее.

Список популяций, к которым принадлежат изученные в статье древние геномы

Изученные популяции		датировка	Число образцов
WHG	западноевропейские охотники-собиратели	8,2-8,0 тыс. лет назад	3
Motala HG	охотники-собиратели, образцы из Мотала (Швеция)	7,9-7,5 тыс. лет назад	6
Anatolia_Neolithic	Неолитические земледельцы из Анатолии	8,4-8,3 тыс. лет назад	24
Hungary_EN	ранний неолит с территории Венгрии	7,7 тыс. лет назад	10
LBK_EN	культура линейно-ленточной керамики, ранний неолит	7,5-7,1 тыс. лет назад	15
Central MN	центральноевропейский средний неолит	5,9-5,8 тыс. лет назад	6
Iberia_EN	ранний неолит с Иберийского полуострова (Испания)	7,3-7,2 тыс. лет назад	4
Iberia_MN	средний неолит с Иберийского полуострова	5,9-5,6 тыс. лет назад	4
Iberia_Chalkolithic	халколит (медно-каменный век) с Иберийского полуострова	4,8-4,2 тыс. лет назад	12
Remedello	Культура ремеделло (энеолит, Италия)	4,8-4,2 тыс. лет назад	3
Iceman	тирольский «ледяной человек»	5,4-5,1 тыс. лет назад	1

Central LNBA	центральноевропейский поздний неолит – бронзовый век	4,9-4,6 тыс. лет назад	35
Yamnaya Samara	ямная культура, Самара	5,4-4,9 тыс. лет назад	9
Yamnaya Kalmykia	ямная культура, Калмыкия	5,3-4,7 тыс. лет назад	6
Afanasievo	афанасьевскаая культура	5,3-5,0 тыс. лет назад	5
Poltavka	полтавкинская культура	4,9-4,7 тыс. лет назад	4
Sintashta	синташтинская культура	4,3-4,1 тыс. лет назад	5
Potapovka	потаповская культура	4,9-4,7 тыс. лет назад	3
Srubnaya	срубная культура	3,9-3,6 тыс. лет назад	12
Andronovo	андроновская культура	3,8-3,6 тыс. лет назад	3
Russia EBA	Россия, ранний бронзовый век	4,9-4,5 тыс. лет назад	1
Nothern_LNBA	северный поздний неолит – бронзовый век	4,9-4,5 тыс. лет назад	10
Bell_Beaker_LN	культура колоковидных кубков, поздний неолит	4,5 тыс. лет назад	17
Hungary_BA	бронза, Венгрия	4,2-4,1 тыс. лет назад	12
EHG	восточноевропейские охотники-собиратели	7,7-7,6 тыс. лет назад	3
Samara_Eneolithic	Самара, энеолит	7,2-6,0 тыс. лет назад	3
Scythian_IA	Скифы, железный век	2,4-2,2 тыс. лет назад	1

Местоположение изученных образцов на карте. Каждый кружочек – один образец. Их датировка соответствует цветовой шкале слева. Группа розовых кружочков южнее Черного моря – популяция неолитических земледельцев Анатолии.

Для выделения и анализа ДНК исследователи стали использовать не зубы, а скрытую внутри черепа каменистую кость (это часть височной кости, входящая в состав внутреннего уха) — она содержит гораздо больше ДНК. В масштабе всего генома они анализировали более 1,3 млн точек однонуклеотидного полиморфизма (SNP) с использованием платформ Affymetrix Human Origins и Illumina 610-Quad arrays. Данные по древним геномам сравнивали с 2 345 образцами ДНК современных

популяций Европы и Ближнего Востока.

Характеристика образцов древней ДНК по культурам

Неолитические образцы из Анатолии (n=26)**.**

В том числе образцы из **Menteşe Höyük** (n=5). В этом месте находятся несколько археологических раскопов. Menteşe – небольшой поселок на равнине Енишехир, в течение тысячелетий служащей для земледелия и скотоводства. Материальные памятники относятся к культуре Фикиртепа, возрастом от 6400 до 5600 тысяч лет.

Образцы из **Barcın Höyük** (n=21). Это место на равнине Енишехир в северо-западной Турции, как показывают раскопки, было местом поселений от 6600 до 6000 лет назад. Считают, что здесь находится самое древнее земледельческое поселение в Анатолии.

Образцы из Иберии периода халколита, или медно-каменного века (n=14)

Образцы из пещеры **Эль-Мирадор** в районе Съерра-де-Атапуэрка в Испании. Среди них: образец из одиночного захоронения середины бронзового века (1 740 лет до н.э.); шесть образцов раннего бронзового века (от 2430 до 2030 лет до н.э.); образцы периода медно-каменного века (халколита) от 2900 до 2570 лет до н.э.

Неолитические образцы из Германии (n=15)

В исследование вошли 15 новых образцов с территории Германии (Миттельбе-Саале, центральная Германия). Среди них 2 образца культуры **линейно-ленточной керамики**; 1 образец культуры среднего неолита **Зальцмуенде** (**Salzmuende culture),** возрастом около 3300 лет назад; 9 образцов **культуры шнуровой керамики**; три образца **культуры колоковидных кубков**.

Образцы из России (n=27)

Среди них 26 образцов, полученных в рамках самарского проекта (Samara Valley Project) плюс один образец из Карелии – мезолитического охотника-собирателя из Оленеостровского могильника (**Южный Олений остров**) в Онежском озере, возрастом около 5500 лет до н.э.

Три образца из Хвалынска, Саратовской области, расположенного на западном берегу Волги (**Хвалынск I и Хвалынск II**), датировка от 5200 до 4000 до н.э. Это старейшее поселение с нахождением предметов из меди в регионе Волжско-Уральских степей.

Полтавкинская культура среднего бронзового века из Самары (n=5)

Полтавкинская культура развивалась из ямной, начиная с 2900-2800 лет до н.э. и продолжалась до примерно 2200-2100 лет до н.э. Четыре образца были датированы радиоуглеродным методом, получен возраст от 2925 до 2484 лет до н.э. По сравнению с ямной, полтавкинская культура отличается новым типом керамики и некоторыми инновациями в форме погребений, но хозяйство этой культуры было продолжением кочевого скотоводства ямной культуры.

Потаповская культура позднего бронзового века из Самары (n=3)

Три образца, возрастом 2200-1800 лет до н.э. из кургана потаповской культуры близ поселка Утуевка Самарской области. Потаповская культура – это западный вариант синташкинской культуры, центр которой находился в 400 км к востоку , она производила самые древние колесницы, которые находят в захоронениях вместе с лошадьми и оружием. В самарских степях находят захоронения синташкинского типа. Синташкинскую и потаповскую рассматривают как культуры, из которых развились культуры поздней бронзы андроновская и срубная. Таким образом, они играли важную роль в переходе мобильной экономики ранне-средней бронзы в более оседлую экономику поздней бронзы.

Срубная культура позднего бронзового века из Самары (n=14)

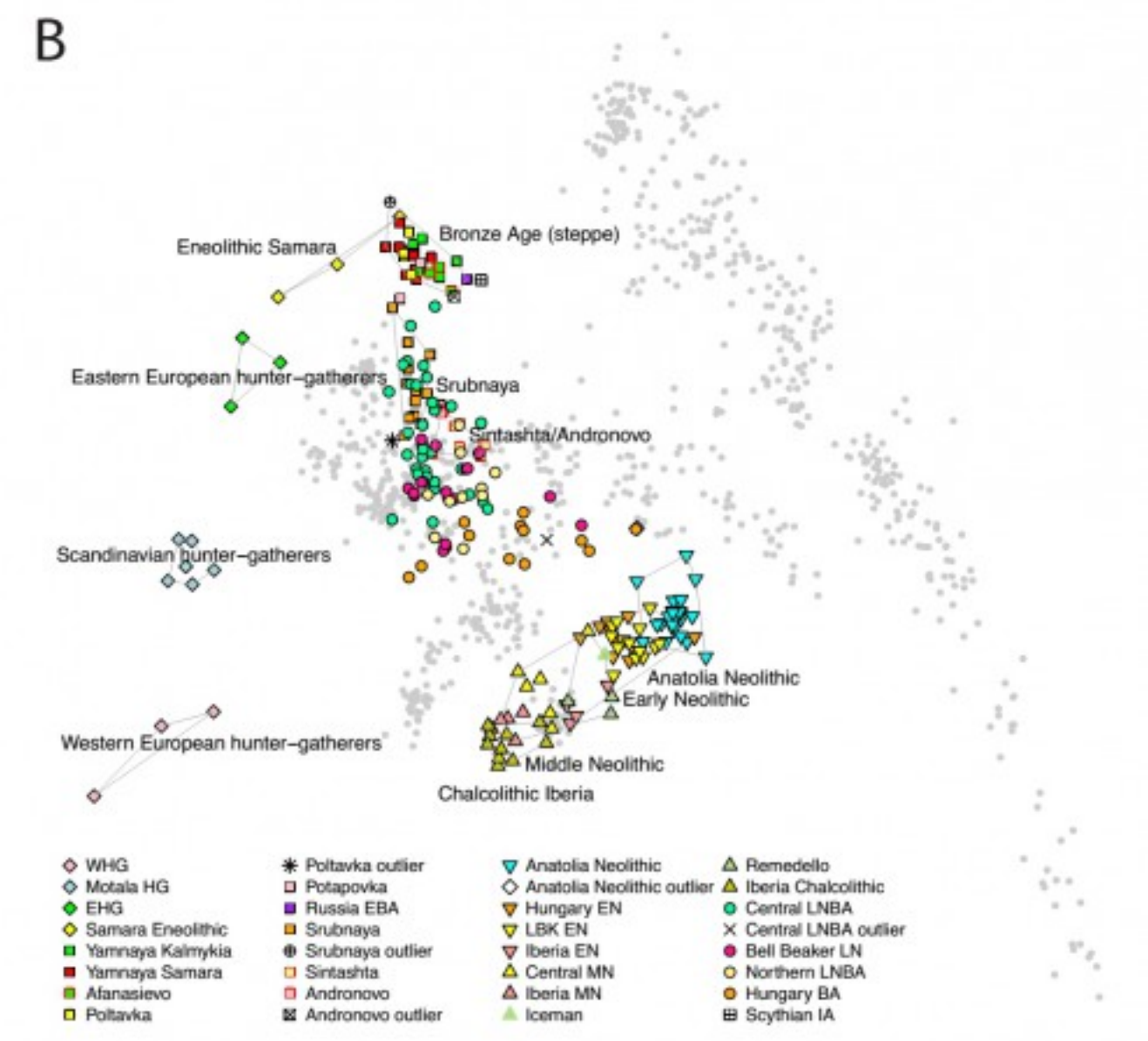
14 образцов срубной культуры были взяты из 7 курганов в Самарской области на Волге. Хозяйство этой культуры характеризовалось скотоводством оседлой формы, которое простиралось по степному поясу Евразии от Китая до Европы и до Ирана. Срубная культура возникла от 1900 лет до н.э. в самарском регионе до 1700 лет до н.э. по Днепру на Украине. В лесо-

степной зоне самарского региона поселения срубной культуры датируются 1900-1200 лет до н.э. Богатейшее захоронение – Спиридоновка II, вероятно, принадлежавшее местой властной элите.

Мозаика культур в пространстве и во времени

Хотя в название статьи вынесен естественный отбор, в данном варианте статье (с привлечением новых данных) большую часть публикации занимает анализ истории популяций, выяснение их родства и преемственности.

Анализ главных компонент показал, что неолитические образцы из Анатолии (на графике это голубые треугольники) не похожи на ни на одну из современных популяций с Ближнего Востока (вытянутая группа серых точек справа), но смещены в сторону Европы (группа серых точек в центре) и входят в один кластер с ранними европейскими земледельцами (EEF) по всей территории их распространения. К настоящему времени изучена ДНК ранних европейских земледельцев с территорий Германии, Венгрии и Испании, и все они генетически почти одинаковы; а эта статья показывает, что и ранние земледельцы в Анатолии (послужившей, по археологическим данным источником миграции земледельцев) обладали тем же генофондом еще до своей миграции в Европу.



Анализ главных компонент (PCA). В него входит 221 образец древней ДНК – цветные символы, обозначающие популяции. WHG – западноевропейские охотники-собиратели; Motala HG – охотники-собиратели из Швеции; EHG – восточноевропейские охотники-собиратели; Russia EBA – Россия, ранний бронзовый век; EN – ранний неолит; MN – средний неолит; Iceman – тирольский «ледяной человек»; LBK – культура линейно-ленточной керамики; Chalkolit – халколит, он же

медно-каменный век; IA – железный век. Серыми точками обозначены 777 образцов современной ДНК: справа – Ближний Восток, в центре – Европа.

Родство неолитических земледельцев Анатолии и первых европейских земледельцев авторы доказывают и другими методами. Среди анатолийцев они обнаружили высокую частоту (47%) Y-хромосомной гаплогруппы G2a, типичной для первых европейских земледельцев. Кроме того, о родстве говорят низкие величины генетического расстояния F_{st} (0.005-0.016) между этими популяциями. Генетические данные подтверждают гипотезу, которую уже давно выдвинули археологи, — о существовании общей предковой популяции ранних земледельцев, которая разделилась на два потока: центральноевропейский и средиземноморский. В то же время, они показали, что первые европейские земледельцы несут на 7-11% больший генетический вклад западных охотников-собирателей, чем неолитические земледельцы Анатолии.

Новые данные получены и при анализе геномов с Иберийского полуострова. Во-первых, показано, что иберийцы периода медно-каменного века (халколита) из пещеры Эль Мирадор генетически сходны со средненеолитическими иберийцами, но несколько отличаются от населения этого региона в эпоху раннего неолита. Таким образом, на Иберийском полуострове генетический сдвиг в сторону генофонда охотников-собирателей (доля этого компонента оценена авторами в 23-28%) произошел при переходе от раннего к среднему неолиту, и далее, при переходе к медно-каменному веку, генофонд уже существенно не менялся. Кроме того, у иберийцев халколита не найдено доказательств степных предков, и этим они разительно отличаются от центральных европейцев того же времени. Речь идет о той самой ветви «древних северных евразийцев» (ANE), которая, как было ранее показано внесла вклад в генофонд современных европейцев. Последующие работы (http://генофонд.рф/?page_id=984 и http://генофонд.рф/?page_id=3877) связали эту ветвь со степными культурами, в больше степени, ямной (или, как осторожно утверждают некоторые исследователи «похожей на ямную»). Полногеномные данные показали, что в Иберии этот генетический компонент появился намного позже, чем в Центральной Европе.

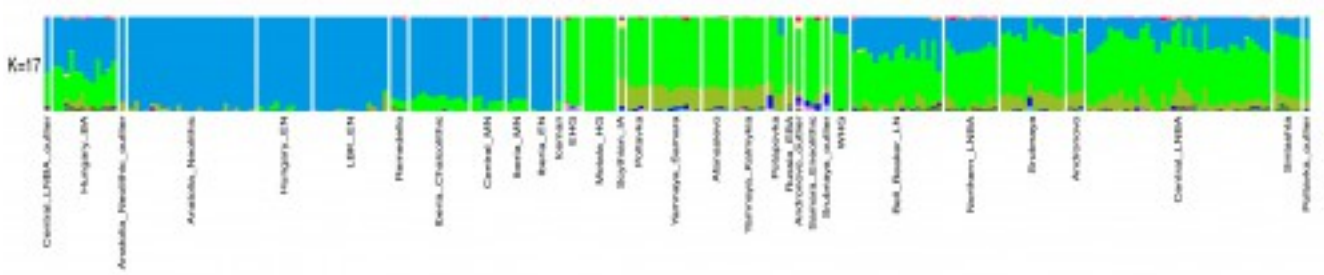
Временной срез степей

С популяциями в степях Евразии авторы исследования постарались разобраться более детально. Для полноты картины они проанализировали временной срез степных популяций, состоящий из 37 образцов из региона Самары (от 5600 до 300 лет до н.э.). В число этих популяций вошли восточноевропейские охотники-собиратели (EHG), культуры энеолита, ямная, полтавкинская, потаповская и срубная.

Авторы зафиксировали, что смешение между популяциями ближневосточного происхождения и восточно-европейских охотников-собирателей (EHG) началось еще в энеолите (5200-4000 до н.э.). Ямная культура из Самары и Калмыкии (5,3-4,7 тыс. лет назад), афанасьевская культура с Алтая (5,3-5,0 тыс. лет назад) и полтавкинская культура средней бронзы (4,9-4,7 тыс. лет назад) довольно близки генетически, на графике PCA они образуют кластер «степной бронзы» (см. рисунок). Во всех этих культурах доминирует Y-хромосомная гаплогруппа R1b. 48-58% их предкового генофонда составляет ближневосточный компонент, который отличается от генофонда ранних земледельцев Европы и Анатолии, зато похож на генофонд современных армян. А вот «анатолийско-европейского земледельческого» компонента в генофонде степных культур этого времени не обнаруживается.

Но затем в регионе Самары происходят изменения. И в популяции последующей срубной культуры поздней бронзы (3,9-3,6 тыс. лет назад), показали авторы, уже имелось около 17% предкового вклада от неолитических земледельцев Анатолии или первых европейских земледельцев.

В работе Аллентофта с коллегами было показано, что этот предковый компонент обнаруживается даже к востоку от Урала, начиная, по крайней мере со времени синташтинской культуры (4,3-4,1 тыс. лет назад), и высказывалось предположение, что он отражает миграцию на восток из культуры шнуровой керамики Центральной Европы. Однако, тот факт, что срубная культура также имеет этот предковый компонент (ранних земледельцев Европы) указывает, что он мог прийти в степь и из более восточных мест, чем Центральная Европа. Дополнительные свидетельства против миграций из Центральной Европы в степи дает Y-хромосома: изученные образцы срубной культуры (N=6) несут только гаплогруппу R1a, и четыре из них (плюс один мужчина из полтавкинской культуры) принадлежат к ее ветви R1a-Z93, которая обычна в Центральной/Южной Азии, очень редка у современных европейцев и отсутствует во всех изученных к настоящему времени древних образцах Центральной Европы.



Анализ ADMIXTURE предковых компонентов изученных древних популяций

Статистические доказательства

Авторы использовали методы f3 и f4 статистики (в статье таблица Ext Data table 3) и таким образом формальными методами статистической популяционной генетики обосновывают следующие утверждения:

— ранние европейские земледельцы имели больший вклад западноевропейских охотников-собирателей, чем неолитические земледельцы Анатолии;

— популяции из Иберии периода медно-каменного века имели больший вклад западноевропейских охотников-собирателей, чем ранненеолитические популяции из Иберии;

— популяции из Иберии периода медно-каменного века имели не больший вклад западноевропейских охотников-собирателей, чем средненеолитические популяции из Иберии;

— первое разбавление генофонда древних северных евразийцев произошло до ямной культуры бронзового века;

— имелся вклад ближневосточных предков в ямную культуру бронзового века;

— вклад древних северных евразийцев в ямную культуру ранней бронзы из Калмыкии и Самары и полтавкинскую культуры средней бронзы одинаков;

— второе разбавление генофонда древних северных евразийцев произошло до срубной культуры поздней бронзы;

— появление вклада ранних европейских земледельцев произошло до срубной культуры поздней бронзы;

— разбавление ветви древних северных евразийцев (ANE) до ямной культуры (Ближний восток) и до срубной культуры (ранние европейские земледельцы) происходило из разных источников;

— ранние европейские земледельцы сформировались при смешении неолитических земледельцев Анатолии и западноевропейских охотников-собирателей;

— степные скотоводы раннего и среднего бронзового века сформировались при смешении восточноевропейских охотников-собирателей и ближневосточных популяций;

— срубная культура сформировалась смешением популяций, родственных ямной культуре и ранних европейских земледельцев.

Новые мишени отбора

Для изучения, собственно, отбора авторы создали базу данных из 1,084,781 аутосомных SNP по 617 образцам, объединив 213 древних образцов с данными по широкогеномному секвенированию современных образцов из четырех популяций по проекту «1000 геномов». Они изучили частоту этих SNP в разных популяциях и среди потенциально функциональных SNP (то есть таких, где замена нуклеотида ведет к изменениям синтеза белка) нашли 12 локусов, в которых наблюдался сигнал отбора – на это указывала частота распределения разных аллелей. Помимо аллелей толерантности к лактозе, пигментации кожи, цвета

глаз, которые перечислены в предыдущем варианте статьи, теперь, на большем материале, авторы указывают на аллели, связанные с целиакией, устойчивостью к инфекционным заболеваниям (лептоспироз, туберкулез и др.), метаболизма витамина D, автофагии, работы легких и др.

Источник:

Eight thousand years of natural selection in Europe

Iain Mathieson, Iosif Lazaridis, Nadin Rohland, Swapan Mallick, Nick Patterson, Songül Alpaslan Roodenberg, Eadaoin Harney, Kristin Stewardson, Daniel Fernandes, Mario Novak, Kendra Sirak, Cristina Gamba, Eppie R. Jones, Bastien Llamas, Stanislav Dryomov, Joseph Pickrell , Juan Luís Arsuaga, José María Bermúdez de Castro, Eudald Carbonell, Fokke Gerritsen , Aleksandr Khokhlov , Pavel Kuznetsov , Marina Lozano , Harald Meller , Oleg Mochalov, Vayacheslav Moiseyev, Manuel A. Rojo Guerra, Jacob Roodenberg , Josep Maria Vergès, Johannes Krause, Alan Cooper, Kurt W. Alt , Dorcas Brown , David Anthony, Carles Lalueza-Fox, Wolfgang Haak , Ron Pinhasi , David Reich.

http://www.biorxiv.org/content/early/2015/10/10/016477.abstract?%3Fcollection