Древняя ДНК Европы. Неолит.

Олег Балановский

Фрагмент из книги "Генофонд Европы"

8.4. Неолитизация Европы

По данным археологии, палеоантропологии и генетики, первая волна заселения Европы связана с палеолитом. В качестве второй волны часто выделяют мезолитическую реколонизацию Европы после отступления ледника (один из наиболее северных памятников этой эпохи рассмотрен в предыдущем разделе). Но больше всего споров вызывает третья волна – неолитических земледельцев, поскольку именно с неолитом связан резкий демографический взрыв численности населения и поэтому именно неолит может быть претендентом на определение основных черт европейского генофонда.

ПЕРВЫЕ ЗЕМЛЕДЕЛЬЦЫ (МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНОФОНД)

ГИПОТЕЗЫ «ДЕМИЧЕСКОЙ» И «КУЛЬТУРНОЙ» ДИФФУЗИИ

В классическом труде археолога Аммермана и генетика Кавалли-Сфорца была сформулирована гипотеза «демической диффузии», постулирующая, что именно третья – неолитическая — волна сформировала основные черты европейского генофонда [Ammerman, Cavalli-Sforza, 1984]. Важным элементов теории «демической диффузии» является демографический эффект перехода от присваивающего хозяйства к производящему: экспоненциальный рост численности населения и постепенное расселение земледельческих популяций, замещающих или вбирающих в себя малочисленные аборигенные популяции охотников-собирателей — потомков палеолитического и мезолитического населения Европы.

Археологически земледельческие (неолитические) культуры прослеживаются с 7 тыс. лет до н.э. на Ближнем Востоке, откуда они затем проникают на Балканы, и оттуда распространяются на остальную территорию Европы в 5-3 тысячелетиях до н.э. (7000-5000 лет назад). При этом по мере удаления от Ближнего Востока и Балкан доля мигрировавшего населения убывала, и соответственно, должна была убывать доля мигрантных генов в генофонде, и возрастать доля генофонда автохтонного палеолитического населения Европы. И действительно, исследования классических генетических маркеров выявили географический градиент на карте первой главной компоненты изменчивости генофонда [Cavalli-Sforza et al., 1994], полностью соответствующий предполагаемой доле мигрантных генов неолитического населения и ее убывания по мере удаления от Ближнего Востока и Балкан.

Однако позднее, данные по митохондриальной ДНК показали значительно более древний – палеолитический (порядка 20-30 тыс. лет до н.э.) – возраст большинства гаплогрупп мтДНК, распространенных в населении Европы [Richards et al., 1996]. Из этого следовал вывод, что распространение неолита в Европе было «культурной» диффузией: культура неолита распространялась не ее непосредственными генетическими потомками – выходцами из популяций Ближнего Востока, а местным европейским населениям, перенявшим эту культуру, но сохранившим свой генофонд.

Последовала длительная и бурная дискуссия сторонников неолитического и палеолитического времени формирования европейского генофонда [Barbujani et al., 1998; Barbujani, Bertorelle, 2001; Chikhi et al., 2002]. Точку в ней поставила работа [Richards et al., 2000], обобщившая все имевшиеся к тому времени данные о полиморфизме мтДНК в населении Европы, и методологически корректно подошедшая к проблеме соотнесения возраста популяции и возраста распространенных в ней гаплогрупп. В этой работе было показано, что большинство субгаплогрупп мтДНК, свойственных населению Европы и отсутствующих на Ближнем Востоке, имеют палеолитический возраст. Это противоречит гипотезе демической диффузии; ведь если гипотеза справедлива, то современный генофонд Евррропы имеет преимущественно ближневосточное происхождение, и тогда «старые» гаплогруппы, принесенные земледельцами с Ближнего Востока, должны быть общими между Европой и Ближним Востоком, а гаплогруппы, возникшие уже в Европе и потому ограниченные Европой, должны быть «молодыми».

В то же время, обе конкурирующие гипотезы основываются на реконструкции генофонда былых эпох по генетической структуре их современных популяций-потомков. Поэтому очевидно, что данные по древней ДНК (полученные в надежных лабораториях и получившие мировое признание) имеют большое, если не решающее, значение для выбора между этими двумя гипотезами, поскольку дают прямую информацию о генофонде древних популяций.

мтДНК ПОПУЛЯЦИЙ НЕОЛИТИЧЕСКИХ ЗЕМЛЕДЕЛЬЦЕВ ЕВРОПЫ

Примерно в то же время, когда на севере Восточной Европы существовал мезолитический памятник Южного Оленьего острова, рассмотренный в предыдущем разделе, Центральная Европа уже была охвачена процессом неолитизации. На территории Центральной и отчасти Южной Европы (Балканы) возникла и распространилась первая обширная неолитическая культура Европы – археологическая культура линейно-ленточной керамики.

Данные по поздним неолитическим культурам Иберийского полуострова выявили сходство неолитического населения с современным митохондриальным генофондом [Sampietro et al., 2007]. Но данные по ранней неолитической культуре линейно-ленточной керамики [Haak at el, 2005], напротив, выявили ее резкие отличия от современного генофонда Европы. Эти отличия наиболее ярко проявились в высокой частоте гаплогруппы **N1a** мтДНК, почти отсутствующей у современных европейцев. Специально проведенное байесовское моделирование показало, что такая элиминация гаплогруппы в современном населении Европы не могла произойти за счет дрейфа генов [Haak at el., 2005].

Эта работа 2005 года ответила на вопрос “что произошло с генофондом первых земледельцев после их появления в Европе”. Она показала, что генофонд первых неолитических земледельцев Европы резко отличался и от предшествующего, и от современного населения Европы, но постепенно растворился в окружающем населении и почти не дошел до нашего времени.

Чтобы ответить на следующий вопрос “откуда появились первые земледельцы”, в нашем исследовании [Haak, Balanovsky et al., 2010] был проведен анализ дополнительных 17 образцов древней ДНК и сопоставление неолитической популяции с современными популяциями из нашей базы данных MURKA. Все новые проанализированные образцы принадлежали к популяциям культуры линейно-ленточной керамики. Более того, они происходили из одного археологического сайта (Деренбург), что снимает часто возникающие у археологов вопросы о «целостности» изучаемой генетиками древней выборки и принадлежности ее к одной популяции и одной археологической культуре. Вместе с ранее проанализированными образцами, общий объем выборки для Деренбурга составил N=22, а суммарный объем выборки по культуре линейно-ленточной керамики (включая Деренбург и другие популяции, относившиеся к той же культуре) составил N=42. Отметим, что по меркам анализа древней ДНК эти объемы выборок велики и позволяют проводить полноценный популяционный анализ.

АНАЛИЗ ОБЩИХ ГАПЛОТИПОВ

Анализ на уровне гаплотипов мтДНК (совпадения гаплотипов между неолитической популяцией и широким кругом современных популяций) проведен точно так же, как и аналогичный анализ для мезолитической популяции в предыдущем разделе. Среди 42 образцов неолитической популяции были выявлены 25 различных гаплотипов. Из них 11 оказались широко распространенными среди почти всех изученных современных популяций, 10 имели ограниченное географическое распространение в современном населении, а оставшиеся 4 были уникальны для древней популяции (отсутствовали среди включенных в анализ современных популяций). Одиннадцать «повсеместных» гаплотипов представляли собой преимущественно гаплотипы-основатели для частых западно-евразийских гаплогрупп **H**, **HV**, **V**, **K**, **T**, **W**. В силу своей повсеместности они малоинформативны для выявления того, какие из современных популяций в наибольшей степени сходны с неолитическим генофондом.

Поэтому более информативны те десять гаплотипов, которые обнаружены в древней популяции и приурочены лишь к некоторым из современных популяций. Из результатов анализа общих гаплотипов, представленных в табл. 8.2, следует, что семь современных популяций характеризуются наибольшим сходством с неолитической популяцией. Это следующие популяции (условно перечислим входящие в их состав отдельные народы, страны или регионы): Иран, Сирия, Ирак, Палестина, Кипр, чехи, словаки, хорваты, словенцы, турки, курды, армяне, Кавказ, Англия. Из этих популяций часть (чехи, словаки, хорваты, словенцы) расположены в предполагаемом географическом центре культуры линейно-ленточной керамики в Центральной Европе и, вероятно, именно они частично сохранили генофонд эпохи неолита. Однако все прочие популяции (за исключением Англии) происходят с Ближнего Востока (или зон его мощного влияния), то есть из региона, откуда, по археологическим данным, неолитическая волна заселения пришла в Европу.

КАРТА ГЕНЕТИЧЕСКИХ РАССТОЯНИЙ

Объективное представление о степени близости современных популяций к неолитическому генофонду дают геногеографические карты. При анализе на уровне гаплогрупп мтДНК были рассчитаны и картографированы генетические расстояния (рис. 8.16) от популяции европейского неолита (ее географическое положение показано звездочкой) до современных популяций (их географическое положение показано черными точками). Шкала приведена в верхней части

карты. Наименьшие генетические расстояния (т.е. наибольшее генетическое сходство) окрашены в зеленые тона низменностей. По мере роста величин генетических различий между генофондами современных популяций и неолитической, по аналогии с картой физической географии, тона становятся сначала песочных оттенков, а затем красноватых тонов возвышенностей. Карта (рис. 8.16) четко показывает, что наименьшие расстояния (со значениями от 0,22 до 0,38) локализуются в северной части Ближнего Востока (северная Месопотамия, Закавказье, восточная Анатолия). Хотя генофонд Ближнего Востока, конечно же, мог с неолита несколько измениться, все же все имеющиеся данные указывают, что именно эта зона была наиболее вероятным источником миграции для неолитического населения культуры линейно-ленточной керамики Европы.

Таблица 8.2**.**

Доля общих гаплотипов между популяциями неолита и современности

[Haak, Balanovsky et al., 2010].

Современные популяции	**Объем выборки**	**N гаплотипов**	**N информативных гаплотипов**	**N образцов**	**N информативных образцов**	**Доля информативных образцов**
Ближний Восток 3 (Иран)	500	15	4	83	6	7%
Ближний Восток 2 (Сирия, Ирак, Палестина, Кипр)	500	13	3	88	4	5%
Центральная Европа 5 (чехи, словаки)	500	13	3	144	5	3%
Балканы 1 (хорваты, словенцы)	500	13	2	148	5	3%
Ближний Восток 1 (турки, курды, армяне)	500	12	3	97	3	3%
Кавказ	500	13	2	97	3	3%
Британские острова 1 (центр и север Англии)	500	16	5	164	5	3%
Восточная Европа 3 (южные русские)	500	14	3	130	3	2%
Балканы 2 (венгры, румыны)	500	14	3	138	3	2%
Британские острова 4 (шотландцы)	500	12	1	162	3	2%
Балканы 4 (греки)	500	11	2	109	2	2%
Центральная Европа 1 (австрийцы, швейцарцы, южные немцы)	500	14	3	164	3	2%
Северная Европа 1 (шведы, норвежцы)	500	13	2	180	3	2%
Восточная Европа 4 (северные русские)	500	13	2	121	2	2%
Центральная	500	11	1	137	2	1%

Европа 2 (немцы Нижней Саксонии)						
Прибалтика (литовцы, латыши, эстонцы)	500	11	2	149	2	1%
Центральная Европа 6 (поляки)	500	13	2	158	2	1%
Волго-Уральский регион 2 (башкиры, татары, чуваши)	500	11	1	114	1	1%
Балканы 3 (сербы, албанцы, болгары, боснийцы, македонцы)	500	9	1	128	1	1%
Британские острова 6 (Оркнейские, северные)	500	10	1	132	1	1%
Британские острова 2 (запад и восток Англии)	500	12	1	145	1	1%
Восточная Европа 2 (белорусы)	499	12	1	148	1	1%
Южная Европа 4 (итальянцы)	500	12	1	154	1	1%
Южная Европа 1 (португальцы)	500	11	1	163	1	1%
Южная Европа 5 (сицилийцы, сардинцы, корсиканцы)	500	12	1	166	1	1%
Британские острова 3 (валлийцы, ирландцы)	500	11	0	199	0	0%
Центральная Европа 3 (немцы прочие)	500	11	0	166	0	0%
Восточная Европа 1 (украинцы)	500	11	0	136	0	0%
Центральная Европа 4 (северные французы)	500	11	0	159	0	0%
Южная Европа 2 (баски, северные испанцы)	500	10	0	169	0	0%
Южная Европа 3 (прочие испанцы)	500	10	0	153	0	0%
Британские острова 5 (Шетландские о-ва)	499	9	0	142	0	0%
Северная Африка	498	9	0	103	0	0%
Волго-Уральский регион 1 (коми,	500	9	0	169	0	0%

мари, мордва, удмурты)						
Восточная Европа 5 (финны, карелы)	500	9	0	136	0	0%
Северная Европа 2 (исландцы)	500	9	0	146	0	0%

ПРИМЕЧАНИЕ: Современные популяции расположены по степени убывания генетической близости с неолитическим населением Европы.

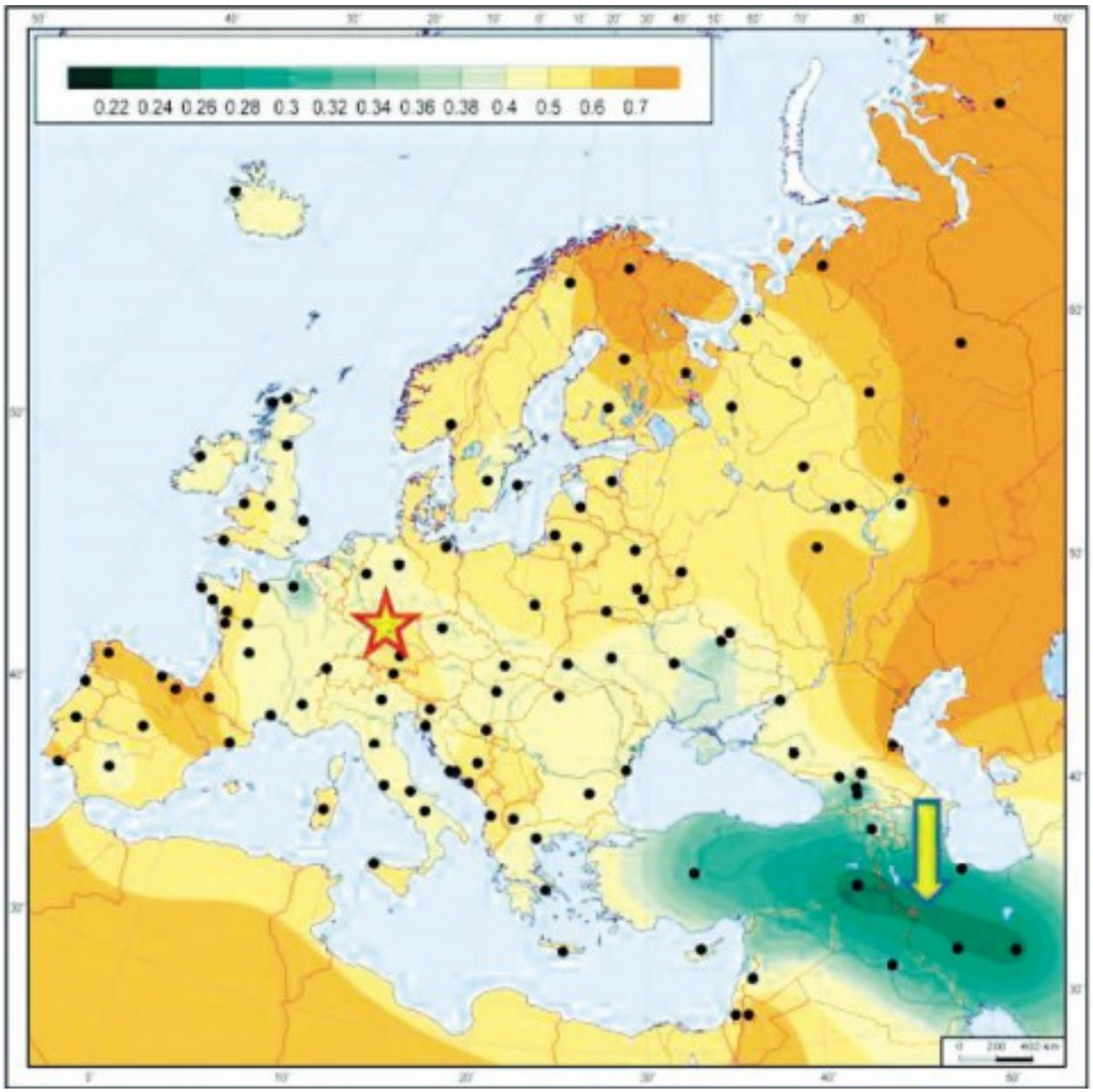


Рис. 8.16. Карта генетических расстояний от неолитической популяции Центральной Европы до генофондов 118 современных популяций Европы и Азии [Haak, Balanovsky et al., 2010]. Звездочкой отмечено положение изученной древней популяции, черными точками – положение генетически изученных современных популяций, стрелкой – зона наибольшего сходства древней популяции с современным генофондом.

АНАЛИЗ ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ

Еще одним независимым методом анализа на уровне частот гаплогрупп является анализ главных компонент. На графике (рис. 8.17) показаны генетические взаимоотношения неолитической популяции (представленной в виде четырех точек, несколько различающихся способами расчета частот гаплогрупп), 55 современных популяций Европы и Ближнего Востока, а также мезолитической популяции охотников-собирателей. На графике первая главная компонента (горизонтальная ось), объясняющая 25% общей изменчивости, разделяет ближневосточные и европейские популяции, при этом неолитическая популяция присоединяется к популяциям Ближнего Востока и Закавказья.

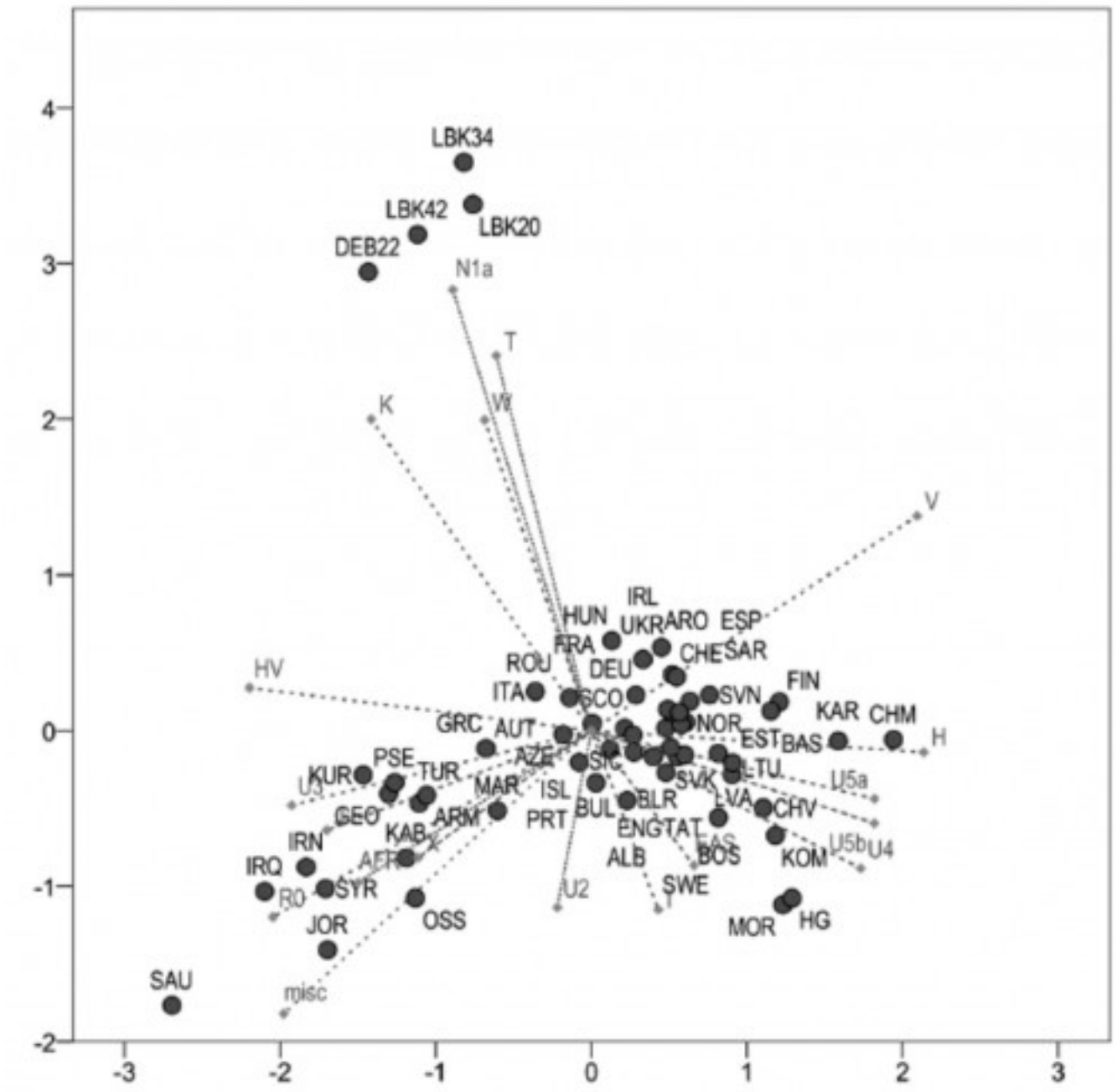


Рис. 8.17. Положение генофонда неолитических популяций относительно современного населения Европы и Ближнего Востока [Haak, Balanovsky et al., 2010]. ОБОЗНАЧЕНИЯ: Древние популяции: DEB22 – популяция «Деренбург» культуры линейно-ленточной керамики, LBK20 – популяции культуры линейно-ленточной керамики, кроме Деренбурга, LBK42 – все популяции культуры линейно-ленточной керамики, LBK34 – все популяции культуры линейно-ленточной керамики после исключения образцов возможных родственников, HG – мезолитические охотники-собиратели. Современные популяции: ALB – албанцы, ARM – армяне, ARO – аромуны, AUT — австрийцы, AZE – азербайджанцы, BAS – баски, BLR – белорусы, BOS – боснийцы, BUL – болгары, CHE – швейцарцы, CHM – марийцы, CHV – чуваши, CRO – хорваты, CZE – чехи, DEU – немцы, ENG – англичане, ESP- испанцы, EST – эстонцы, FIN – финны, FRA – французы, GEO – грузины, GRC – греки, HUN – венгры, IRL – ирландцы, IRN – иранцы, IRQ – иракцы, ISL – исландцы, ITA- итальянцы, JOR- иорданцы, KAB – кабардинцы, KAR – карелы, KOM – коми, KUR – курды, LTU – литовцы, LVA – латыши, MAR – марокканцы, MOR – мордва, NOG – ногайцы, NOR – норвежцы, OSS – осетины, POL – поляки, PRT – португальцы, PSE – палестинцы, ROU – румыны, RUS – русские, SAR – сардинцы, SAU – арабы Саудовской Аравии, SCO – шотландцы, SIC – сицилийцы, SVK – словаки, SVN – словенцы, SWE – шведы, SYR – сирийцы, TAT – татары, TUR – турки, UKR — украинцы.

Однако вторая главная компонента (вертикальная ось, 18% общей дисперсии) четко отделяет неолитическую популяцию от всех современных.

На графике обозначен и вклад каждой из гаплогрупп (пунктирные линии). Сходство неолитической популяции с Ближним Востоком по первой главной компоненте определяется повышенными частотами гаплогрупп мтДНК **HV**, **J**, **U3** в неолитической популяции, тогда как ее своеобразие (по второй компоненте) определяется, главным образом, гаплогруппами **T**, **N1a**, **K** и **W**.

ОБЩИЙ ВЫВОД

Таким образом, все три вида независимого анализа — и общих гаплотипов, и главных компонент, и в особенности карта генетических расстояний — указывают, что генофонд одной из первых в Европе неолитических популяций (культуры линейно-ленточной керамики) наиболее сходен с генофондом популяций Ближнего Востока.

Выше указывалось, что более раннее исследование палеоДНК [Haak et al., 2005] показало, что современный генофонд Европы значительно отличается от неолитического. Это означало, что первое земледельческое население Европы не оставило многочисленных потомков, что согласуется с теорией «культурной диффузии» земледелия. Новые данные, представленные в этом разделе, позволяют уточнить этот вывод: они показали, что эта неолитическая популяция генетически близка к популяциям Ближнего Востока.

В результате проведенного исследования древней ДНК теперь можно утверждать, что хотя *распространение* земледелия внутри Европы носило характер «культурной диффузии», но *появление* земледелия в Европе связано с далекой миграцией первых земледельцев. Этот вывод стал своеобразным синтезом «демической» и «культурной» гипотез распространения земледелия по Европе.

ТРИ ИСТОЧНИКА ГЕНОФОНДА ЕВРОПЕЙЦЕВ

ГЕНОФОНДЫ ОХОТНИКОВ-СОБИРАТЕЛЕЙ И ЗЕМЛЕДЕЛЬЦЕВ ПО ПОЛНОГЕНОМНЫМ ДАННЫМ

«Полногеномный» ответ на вечный вопрос: «Из каких предковых популяций сформировался генофонд Европы в неолите?» — был получен в исследовании большого международного коллектива под руководством Дэвида Райха (David Reich) и Иоханнеса Краузе (Johannes Krause) с участием многих соавторов, включая и меня самого. Результаты этой работы опубликованы в журнале Nature [Lazaridis et al., 2014]. Это исследование основано не на митохондриальном геноме неолитического населения (на изучении которого основано исследование, описанное в предыдущем подразделе) и который в современном населении Европы, как уже не раз описано в этой книге, крайне гомогенен. Новое исследование сделано уже на новом витке развития генетических технологий и использует много больший объем данных о геноме – результаты полногеномного секвенирования, включающего, кроме аутосомного генома, также анализ митохондриальной ДНК и Y-хромосомы.

Были секвенированы девять древних геномов из трех популяций (рис. 8.18). Названия образцов, как всегда, даются по названиям археологических сайтов, из которых извлечен изученный палеоантропологический материал.

1) «Образец Штуттгарт» — от скелета женщины из Центральной Европы с датировкой 7 тыс. лет назад, найденного близ Штуттгарта, Германия, который относят к популяции первых европейских земледельцев культуры линейно-ленточной керамики.

2) «Образец Лошбор» — от скелета мужчины из Центральной Европы с датировкой 8 тыс. лет назад, найденный в горах Лошбор в Люксембурге, принадлежащий к одной из археологических культур охотников-собирателей и относимый к мезолиту.

3) «Образцы Мотала12» — от семи скелетов из Северной Европы возрастом 8 тыс. лет из захоронения в северной части ареала охотников-собирателей, найденного в городе Мотала в Швеции и относимом к мезолиту.

В работе также использовали и результаты исследования некоторых других древних геномов, секвенированных и опубликованных ранее, например, верхнепалеолитический образец со стоянки Мальта близ озера Байкал (MA-1, с датировкой

около 24 тыс. лет) и мезолитический «Образец Ла Бранья» из Иберии (с датировкой около 8 тыс. лет).

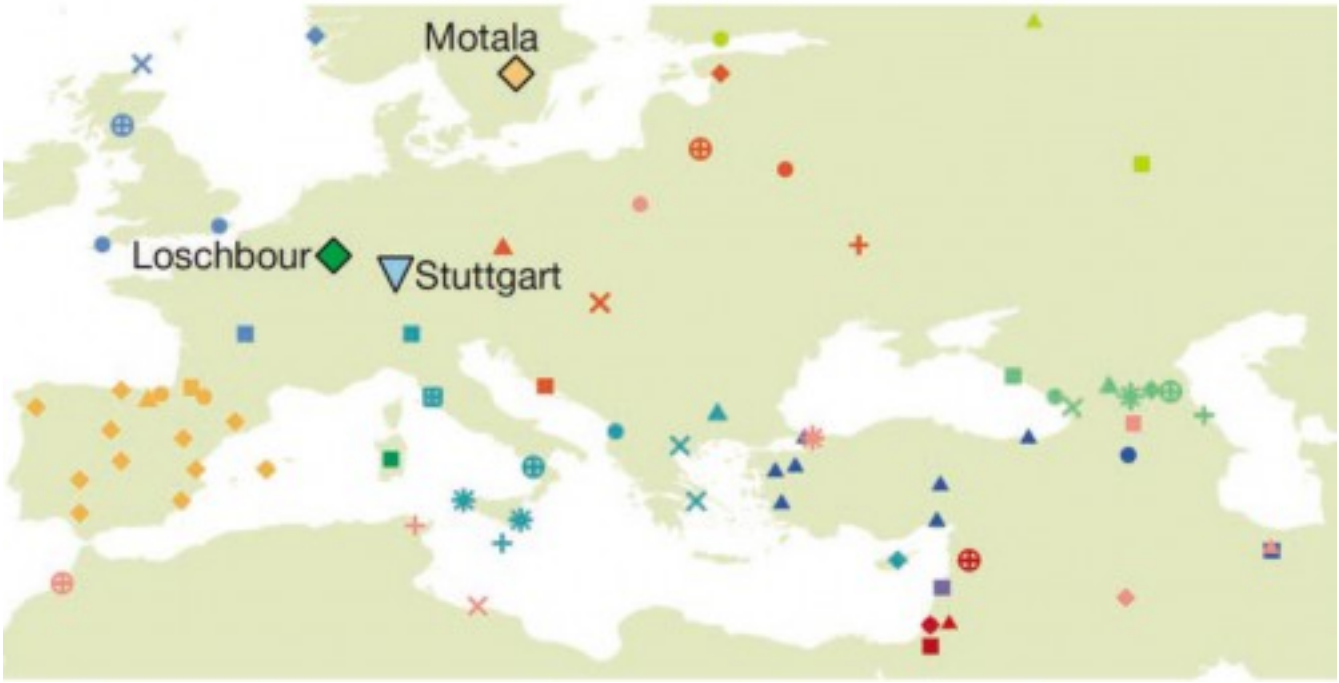


Рис. 8.18. Карта изученных западно-евразийских популяций [Lazaridis et al., 2014]. Географическое местоположение изученных современных образцов обозначено мелкими цветными значками. Местоположение древних образцов Loschbour, Stuttgart, Motala обозначено крупными значками и подписано.

Хотя главные выводы исследования основаны на изучении аутосомных маркеров, у всех образцов проанализированы также гаплогруппы митохондриальной ДНК, а у принадлежащих мужчинам – гаплогруппы Y-хромосомы. Выяснилось, что «земледелец» из Штуттгарта обладал гаплогруппой T2 мтДНК, типичной для неолитических европейцев, а «охотники-собиратели» из Лошбор и все семь образцов из Мотала принадлежат к гаплогруппам U5 или U2, типичным для митохондриального генофонда мезолитических охотников-собирателей Европы. Что касается Y-хромосомы, то все шесть образцов мужского пола из двух популяций (образец из Лошбор и пять образцов из Мотала) обладали гаплогруппой I, так что, по-видимому, эта гаплогруппа была характерна для Y-хромосомного генофонда мезолитических охотников-собирателей Европы.

При исследовании аутосомного генома показано, что уровень средней гетерозиготности «земледельца» из Штуттгарта располагается у верхнего предела гетерозиготности современных европейцев, а у «охотника-собирателя» из Лошбора гетерозиготность ниже, чем у всех существующих европейских популяций. Это позволило предположить, что предки «охотника-собирателя» из Лошбора прошли через узкое популяционное «бутылочное горлышко» (резкое снижение генетического разнообразия внутри популяции). Такие события могли быть нередкими в малочисленных популяциях охотников-собирателей. Геном «земледельца» из Штуттгарта отличался от геномов «охотников-собирателей» большим числом копий гена амилазы слюны (AMY1), что связывают с высоким содержанием крахмала в рационе – признак перехода к сельскому хозяйству.

Удалось реконструировать некоторые черты внешности древних европейцев по вариантам аутосомных генов. Жители Центральной Европы — и «земледелец» из Штуттгарта, и «охотник-собиратель» из Лошбора — с высокой вероятностью (>99%) были темноволосыми. При этом «охотники-собиратели» и Южной Европы (Ла Бранья), и Центральной (Лошбор) и Северной (Мотала12) с вероятностью >75% имели голубые или иные светлые глаза, а «земледелец» из Штуттгарта с вероятностью >99% — карие глаза. Представитель первых земледельцев, так же, как и современные европейцы, обладал аллелем светлой кожи в гене SLC24A5 в гомозиготном состоянии, в отличие от охотников-собирателей. В то же время, у «охотника-собирателя» Мотала12 присутствовала, по крайней мере, одна копия этого аллеля, а значит, он был в наличии у европейцев уже в мезолите, до появления земледелия.

ТРИ ПРЕДКОВЫХ ПОПУЛЯЦИИ

Древнюю ДНК исследователи сравнили с ДНК более чем двух тысяч ныне живущих людей из 203 популяций. Для анализа использовали генотипирование по панели 500 тысяч однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) с помощью панели Human Origins (охарактеризована в главе 4). Для выделения кластеров популяций использовали программу ADMIXTURE и метод анализа главных компонент.

Эти результаты анализа главных компонент мы уже рассматривали в главе 4 (рис. 4.3), но тогда сосредоточились лишь на генетических взаимоотношениях современных популяций, теперь же обратим внимание в первую очередь на положение древних образцов.

На графике главных компонент все геномы сгруппировались в четыре кластера (рис. 8.19):

— Западноевропейские охотники-собиратели (WHG — Western Hunter-Gatherers), к которым относятся европейские охотники-собиратели из Испании, Люксембурга и Швеции (в том числе Лошбор и Ла Бранья), а также скандинавские охотники-собиратели (в том числе Мотала).

— Охотники-собиратели верхнего палеолита из Сибири, в том числе индивидуум со стоянки Мальта (MA-1), предположительно входящие в метапопуляцию древних северных евразийцев (ANE – Ancient North Eurasians).

— Земледельцы Ближнего Востока (сюда вошли геномы современного населения и, предположительно, сюда же относились геномы древних жителей Ближнего Востока).

— Посередине между этими тремя находятся современные европейцы, составляющие четвертый кластер, в который также вошли ранние европейские земледельцы (EEF); к нему относятся земледелец из Штуттгарта, тирольский «ледяной человек» (датировка — около 5300 лет) и шведские земледельцы с датировкой около 5 тыс. лет.

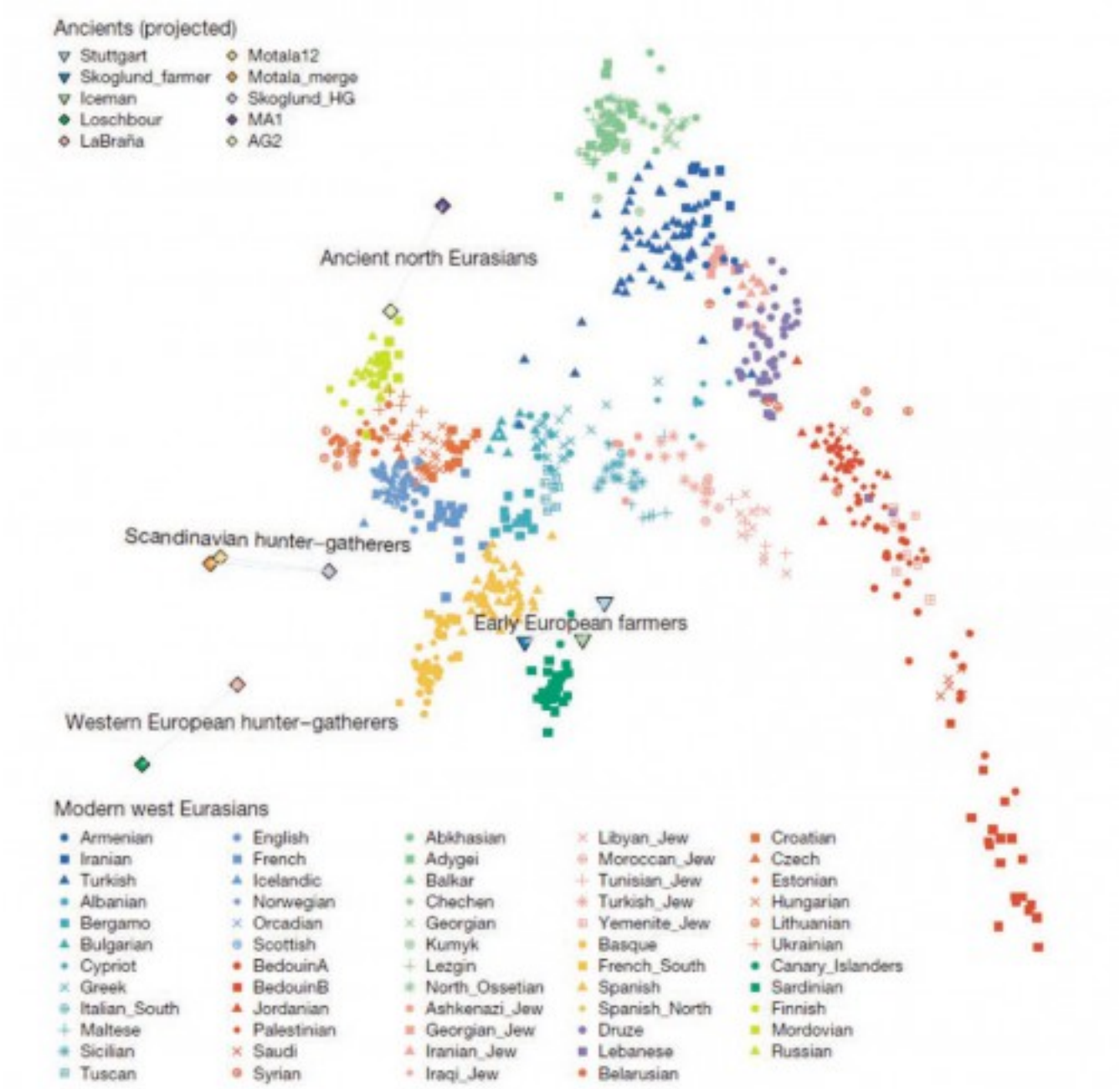


Рис. 8.19. Структура мезолитического, неолитического и современного генофонда Европы — анализ главных компонент по широкогеномной панели [Lazaridis et al., 2014]. Каждая точка соответствует одному образцу современной или древней ДНК. Тип и цвет значка каждой популяции указаны в легенде карты. Древние образцы: Stuttgart (Штуттгарт), Skoglund farmer (Скогланд, земледельцы), Iceman (тирольский «ледяной человек»), Loschbour (Лошбор), LaBrana (Ла Бранья), Motala (Мотала), Skoglund_HG (Скогланд, охотники-собиратели), MA1 (образец с верхнепалеолитической стоянки Мальта), AG2 (образец с верхнепалеолитической стоянки Афонтова гора).

Европейские охотники-собиратели не только находятся вне кластера современных европейцев, но и смещены относительно него в сторону большего удаления от Ближнего Востока. Земледелец из Штуттгарта попадает в кластер с другими неолитическими европейцами. Образец с сибирской палеолитической стоянки Мальта (MA-1, около 24 тыс. лет) отклоняется от современных западных евразийцев в третьем направлении, далеком и от ближневосточных, и от западноевропейских популяций.

Были рассмотрены две гипотезы-модели о популяциях, послуживших источниками формирования генофонда Европы. В соответствии с первой моделью, популяций было две: западноевропейские охотники-собиратели (WHG) и ранние европейские земледельцы (EEF). В соответствии со второй гипотезой – три популяции сформировали генофонд современных европейцев: к первым двум добавляются еще и древние северные евразийцы (ANE). Гены ранних европейских земледельцев у современных европейцев составляют от 30% в балтийском регионе до 90% в средиземноморском. Гены древних северных евразийцев предположительно присутствуют почти у всех современных европейцев (составляя максимум 20%).

Основной вывод этого исследования – трехкомпонентное происхождение генофонда Европы – был признан столь важным, что попал на обложку Nature. Впервые было показано, что генофонд современного населения Европы сформировался в результате смешения не двух, а трех групп населения:

1) первоначального населения Европы, сохранившегося еще с древнекаменного века (WHG);

2) мигрантов с Ближнего Востока, принесших в Европу технологии земледелия (EEF);

3) населения Северной Евразии, в том числе Европейской части России и Сибири (ANE).

ЗАГАДКА «БАЗАЛЬНЫХ» ЕВРАЗИЙЦЕВ

Для детализации вопроса о путях сложения генофонда, был применен и третий метод — построено особое древо родства древних популяций (рис. 8.20), для которого, в отличие от традиционных методов построения деревьев, ветвям разрешили не только разделяться, но и сливаться, что лучше соответствует причудливым реалиям популяционной истории человечества. Большая часть дерева отражала уже известные события древнейшей истории. Так, от вышедшего из Африки человечества отделилась ветвь восточных евразийцев, которые внесли свой генетический вклад в формирование коренного населения Америки (представленные индейцами каритиана). В формирование генофонда коренного населения Америки внесли большой вклад и древние северные евразийцы (ANE), популяция которых широко расселилась на восток ойкумены (как мы выше рассматривали в подразделе по Мальте). Древние западные евразийцы внесли вклад как в генофонд западноевропейских охотников-собирателей (Лошбор), так и ранних европейских земледельцев (Штуттгарт).

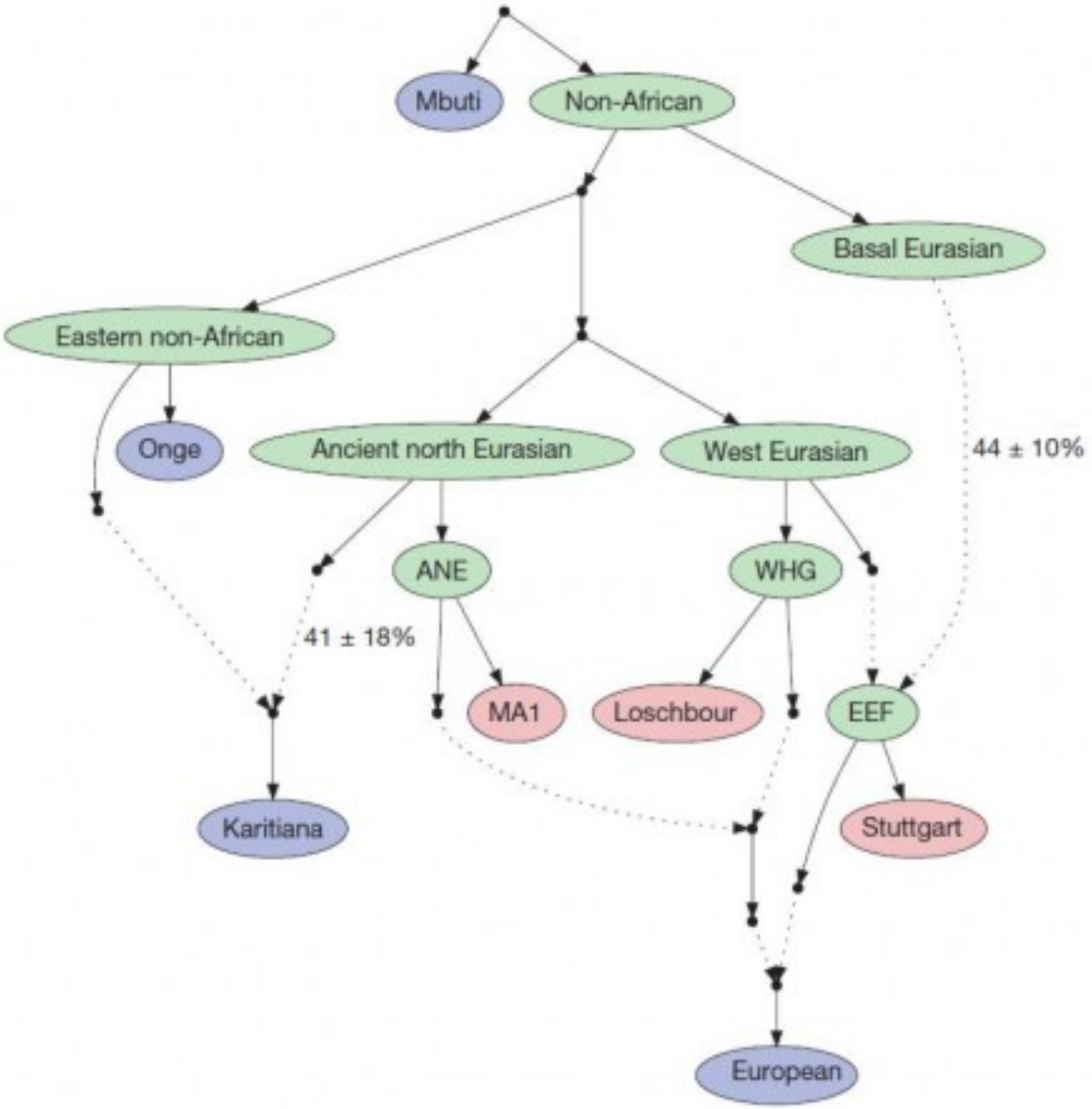


Рис. 8.20. Филогенетическое дерево популяций западной Евразии [Lazaridis et al., 2014]. ОБОЗНАЧЕНИЯ: Современные популяции обозначены фиолетовым цветом, изученные в данной работе древние популяции – розовым, статистически реконструированные древние популяции – зеленым. Сплошные линии обозначают переход от предковой популяции без генетического смешения, пунктирные линии обозначают смешение. Модель смешения популяций из трех источников удовлетворяет имеющимся данным для большинства популяций. ИЗУЧЕННЫЕ ОБРАЗЦЫ: Mbuti (пигмеи), Karitiana (индейцы каритиана), Onge (этническая группа в Индии), ANE (древние северные евразийцы), WHG (западно-евразийские охотники-собиратели), EEF (ранние европейские земледельцы), Basal Eurasian (базальная евразийская линия), MA1 (образец со стоянки Мальта), Louschbour (Лошбор), Stuttgart (Штуттгарт).

Но в этой уже известной картине было две новости. Первая – выявленная и всеми предыдущими методами – важный вклад населения Северной Евразии (ANE) в формирование не только генофонда населения самого севера Европы, но всего европейского генофонда. Вторая новость обнаружилась на смоделированном дереве – на нем возникла и совершенно новая, неизвестная до сих пор ветвь — это «базальная линия евразийцев» (basal Eurasian на рис. 8.20). Эта популяция выделилась уже после выхода из Африки, но до разделения на западных евразийцев (европеоидов) и восточных евразийцев (монголоидов) – возможно, в период раннего заселения Ближнего Востока. Что и говорить, популяция загадочная, и ей сложно найти соответствия в известной картине древних групп человечества, но ее существование в прошлом упрямо вылезало из статистического анализа. В соответствии с реконструированной историей потомки этой (пока что виртуальной) популяции составили почти половину (44 ± 10%) генофонда ранних европейских земледельцев.

В заключение отметим, что в окончательную модель происхождения европейского генофонда хорошо вписывается большинство современных европейских популяций за двумя исключениями. Первое исключение составляют сицилийцы, жители средиземноморского острова Мальта (не путать с верхнепалеолитическим образцом со стоянки Мальта из Сибири) и

евреи ашкенази, которые имеют большую долю ближневосточных предков, чем остальные. Второе исключение – финны, мордва и северо-западные русские, в генофонде которых велик вклад «восточноазиатских» генов.

НЕОЛИТИЗАЦИЯ В ПИРЕНЕЯХ

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИБЕРИЙСКОГО ЭНЕОЛИТА

Секвенирование полных геномов древних образцов с Пиренейского полуострова [Günthera et al., 2015] добавило важный элемент в мозаику формирования генофонда европейцев и, по-видимому, стало ключом к разгадке происхождения народа басков, которое уже давно интригует археологов и лингвистов.

Шведские и испанские исследователи секвенировали полные геномы восьми останков людей из пещеры Эль Порталон в Сьерра-де-Атапуэрка в Испании (рис. 8.21). Пиренейский полуостров известен как место длительного обитания человека с палеолита до исторических времен. Останки, из которых была извлечена ДНК (четыре мужских и четыре женских индивида) относятся к энеолиту (медно-каменному веку – конец эпохи неолита, с датировкой около 5500 лет назад) и бронзовому веку (с датировкой около 3500 лет назад). Датировки всех древних образцов, анализируемых в этой работе приведены на шкале рис. 8.22. Из восьми индивидов, изученных в Пиренеях, семь были представлены фрагментарными останками, но один был почти полным скелетом мальчика. Ядерную ДНК из этих образцов секвенировали с покрытием от 0,01х до 4,08х.

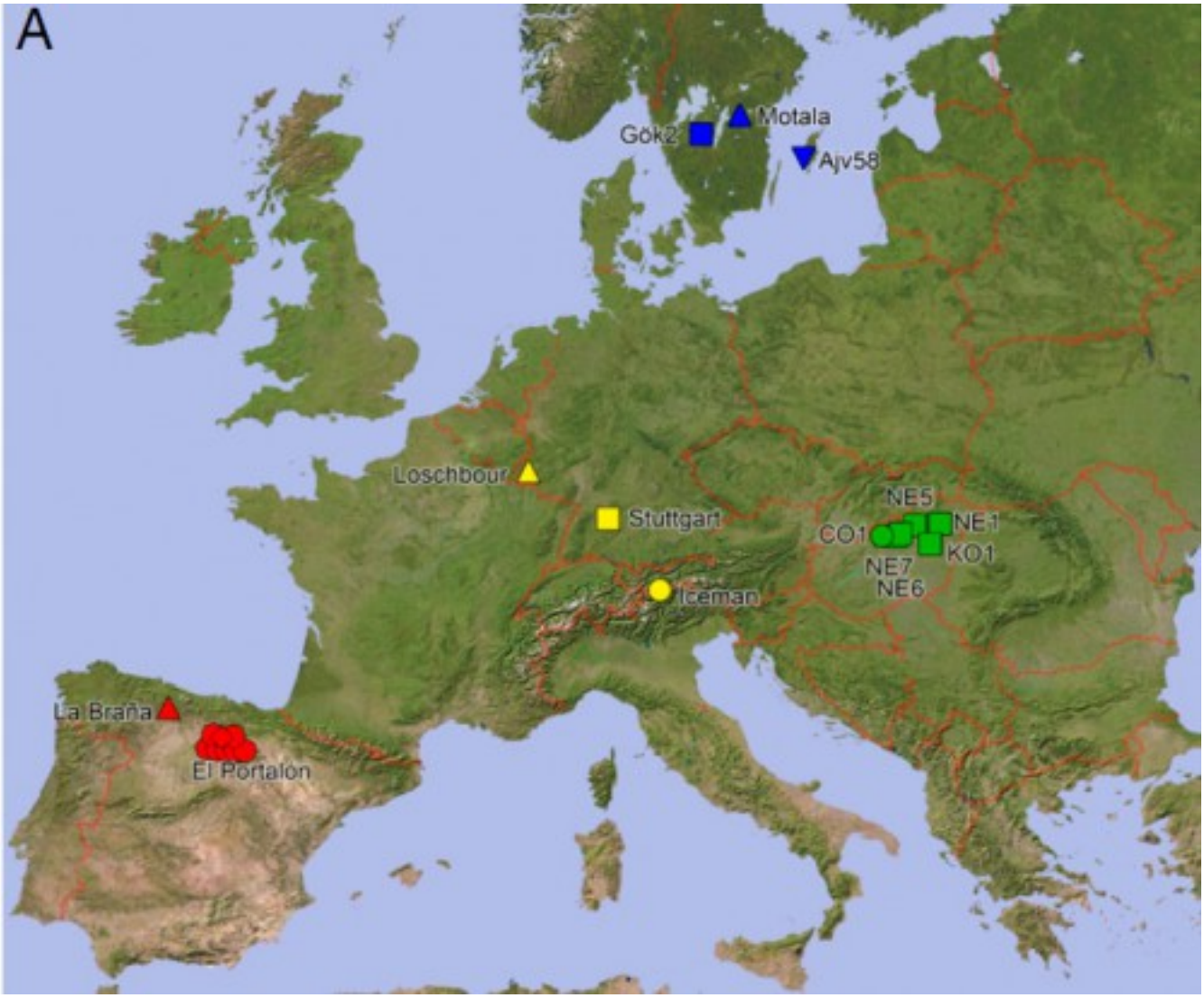


Рис. 8.21. Местоположение анализируемых образцов древней ДНК [Günthera et al., 2015]. Красным цветом обозначены образцы с Иберийского полуострова: треугольник — мезолит (Ла-Бранья), кружки – энеолит (медно-каменный век), ромбик – бронзовый век (Эль Порталон). Желтым цветом обозначены образцы из Центральной Европы: треугольник – мезолит

(Лошбор), кружок – энеолит (медно-каменный век, Тирольский ледяной человек), квадрат – неолит (Штуттгарт). Зеленым цветом обозначены образцы из Венгрии: кружок — энеолит (медно-каменный век), квадраты – неолит. Голубым цветом обозначены образцы из Скандинавии: треугольник вершиной вниз – поздние охотники-собиратели, треугольники вершиной вверх – мезолит, квадрат – неолит.

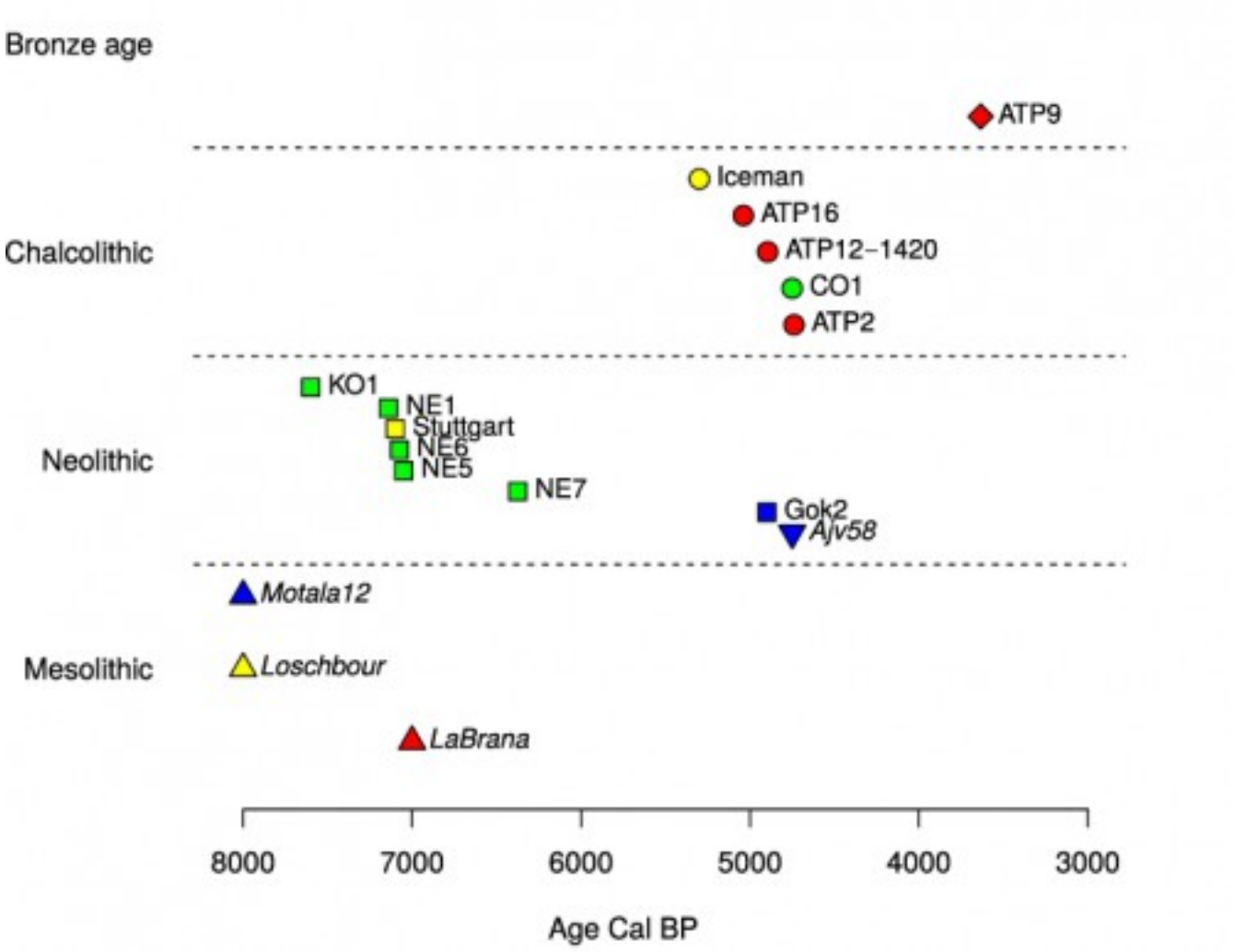


Рис. 8.22. Датировка анализируемых образцов древней ДНК [Günthera et al., 2015]. Красным цветом обозначены образцы с Иберийского полуострова: треугольник — мезолит (Ла-Бранья), кружки – энеолит (медно-каменный век), ромбик – бронзовый век (Эль Порталон). Желтым цветом обозначены образцы из Центральной Европы: треугольник – мезолит (Лошбор), кружок – энеолит (медно-каменный век, Тирольский ледяной человек), квадрат – неолит (Штуттгарт). Зеленым цветом обозначены образцы из Венгрии: кружок — энеолит (медно-каменный век), квадраты – неолит. Голубым цветом обозначены образцы из Скандинавии: треугольник вершиной вниз – поздние охотники-собиратели, треугольники вершиной вверх – мезолит, квадрат – неолит.

В ДНК восьми древних насельников Пиренеев определили гаплогруппы митохондриальной ДНК (мтДНК) и Y-хромосомы. Материнские линии митохондриальной ДНК оказались характерными для ранних европейских земледельцев (**K, J и X**), охотников-собирателей (**U5**) или и тех, и других (**H**). Отцовские линии Y-хромосомы принадлежали к гаплогруппам **H2** и **I2a 2a**. Таким образом, эти генетические маркеры демонстрируют смешение генофондов ранних европейских земледельцев, пришедших на Пиренейский полуостров, с местными охотниками-собирателями, причем с участием обоих полов.

По данным секвенирования полных геномов обитателей пещеры Эль Порталон в Атапуэрке, другим древним геномам из разных частей Европы и геномам современных европейцев провели анализ главных компонент (рис. 8.23).

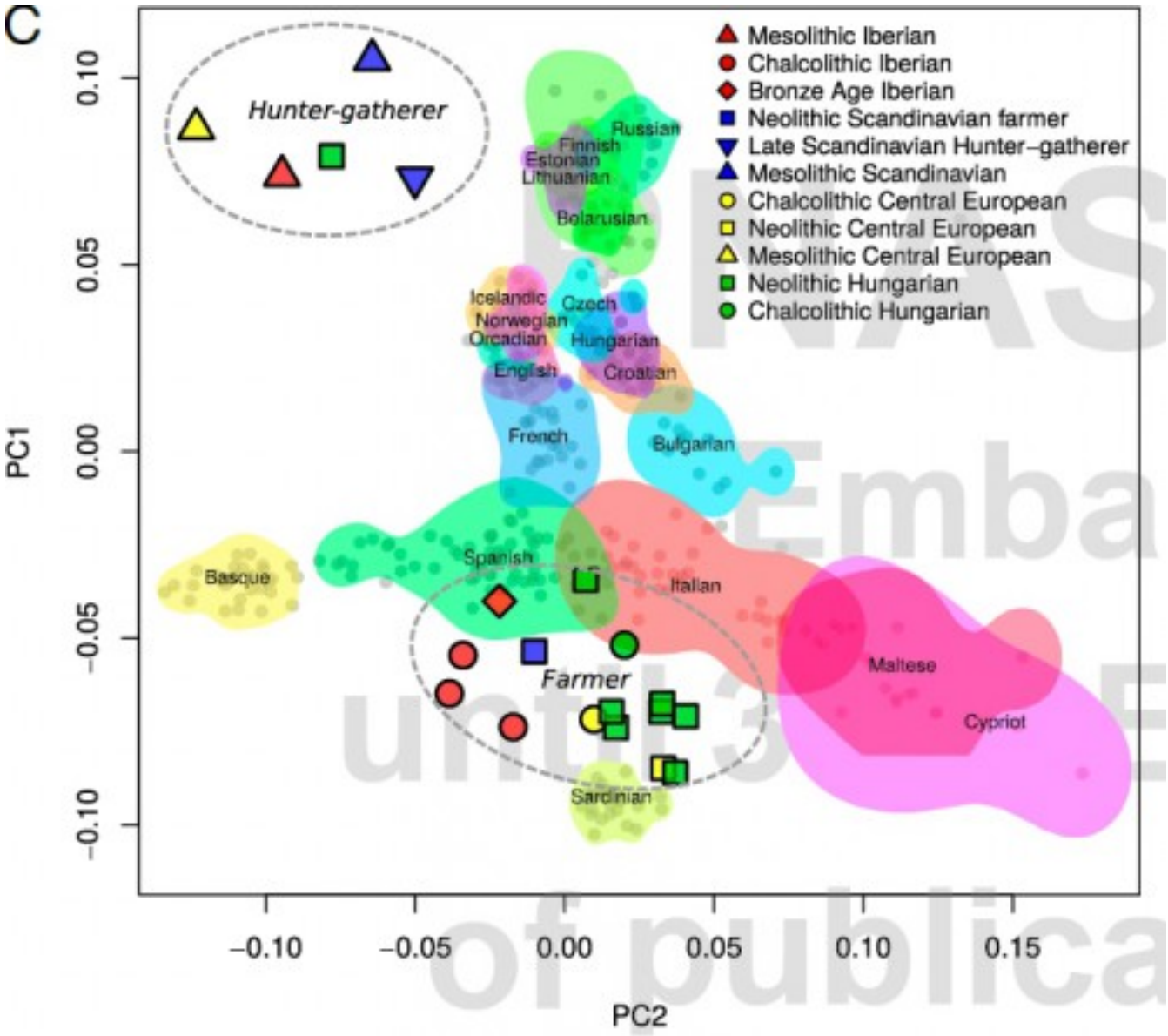


Рис. 8.23. Генетические взаимоотношение неолитической популяции Иберийского полуострова с другими древними и современными популяциями (анализ главных компонент по полногеномным данным) [Günthera et al., 2015]. Пунктирные линии обозначают группы охотников-собирателей и земледельцев. Обозначения образцов указаны в легенде. Цветным фоном залиты представители каждого изученного этноса современного населения Европы.

На графике видно, что в пространстве 1 и 2 главных компонент генофонды охотников-собирателей, так же, как и ранних земледельцев, четко группируются независимо от их географической локализации. Причем наиболее близко к охотникам-собирателям и Южной Европы (Пиренейского полуострова), и Центральной Европы, и Северной (Скандинавия) находятся современные народы Северной Европы. А к ранним земледельцам и Южной Европы, и Центральной, и Северной, напротив, более близки современные южные европейцы.

Образцы из Атапуэркы, несмотря на то, что они относятся к энеолиту (переходная эпоха от финала неолита к бронзе), по результатам разных видов анализа несут значительный генетический след охотников-собирателей. В этом они сходны со скандинавскими неолитическими земледельцами и отличаются от земледельцев Центральной Европы (образцы NE1 и Штуттгарт). Это показывает, что когда ранние земледельцы распространялись по Европе и ассимилировали местные популяции охотников-собирателей, то в разных регионах доля ассимилированного местного генетического компонента резко различалась.

АНАЛИЗ ПРЕДКОВЫХ КОМПОНЕНТОВ ПОДТВЕРДИЛ ИЗОЛЯЦИЮ

Этот вывод был подтвержден и анализом методов ADMIXTURE. В анализ включены 16 древних популяций и множество

современных – из Евразии и Северной Африки. У всех современных популяций Пиренейского полуострова выявились два основных предковых компонента – это европейские земледельцы (розовый цвет) и европейские охотники-собиратели (голубой).

Удивительным оказалось то, что баски (как предполагается, говорящие на древнем языке населения «до-индоевропейской» эпохи) в этом отношении не отличаются от остальных популяций полуострова. Отличаются они в другом. У всех популяций, кроме басков и популяций Сардинии, имеются еще два предковых компонента – один маркирует современные популяции Кавказа/Центральной Азии (черный), а другой — современные популяции Северной Африки (желтый). А у басков и у населения Сардинии их нет. Эти две южноевропейские популяции в наиболее полном виде сохранили генетическое наследие ранних европейских земледельцев и местных охотников-собирателей. Кроме того, именно баски оказались генетически ближе всего к людям из пещеры Эль Порталон в Атапуэрке. Эти новые данные значительно «омолодили» генофонд басков, показав, что немалая его часть получена от популяций ранних земледельцев. При этом изоляция басков подтверждается — отсутствием кавказско-азиатского и африканского предковых компонентов, присутствующих у большинства народов Европы. Видимо, к популяциям басков не докатились волны миграций, как времен Римской империи, так и вторжений мусульман из Северной Африки, начавшихся в 711 году.

Происхождение же языка басков пока так и остается неясным. Можно только предположить, что их язык сохранился либо от первых земледельцев (если они говорили не на индоевропейских языках), либо от еще более древних охотников-собирателей и избежал влияния распространившихся по Европе индоевропейских языков.

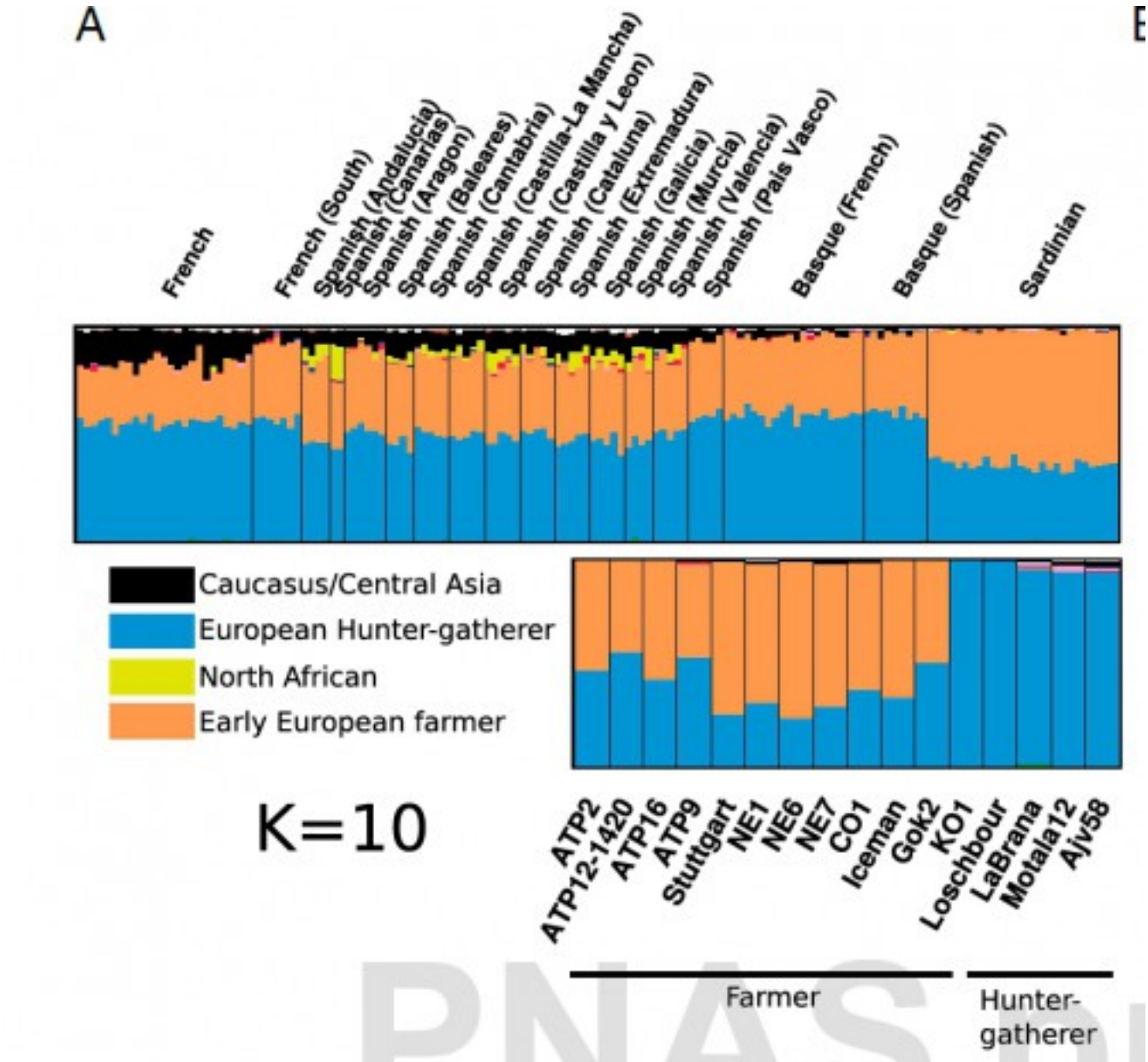


Рис. 8.24. Результаты анализа полных геномов методом ADMIXTURE (показаны только популяции Юго-западной Европы) [Günthera et al., 2015]. Предковые компоненты обозначены на цветной панели слева: Кавказ/Центральная Азия (черный), европейские охотники-собиратели (голубой), Северная Африка (желтый), ранние европейские земледельцы (розовый). Общее

число предковых компонентов, заложенных в данный вариант модели: k=10.

6.5. Эпоха металла

РАННИЙ МЕТАЛЛ НА СЕВЕРЕ ЕВРОПЫ

Археологический памятник Могильник Большого Оленьего острова — с названием, столь похожим на знаменитый мезолитический Южный Олений Остров, — расположен примерно в том же географическом регионе, но не так широко известен. Он датируется примерно 3,5 тыс. лет назад (табл. 1.7) и относится к эпохе раннего металла (следующей после неолита). Географически он расположен на севере Кольского полуострова, на небольшом острове рядом с берегом.

Анализ антропологических данных из этого могильника, рассматриваемых с учетом нового материала, полученного в раскопках последнего десятилетия, указывает промежуточный антропологический облик населения, оставившего могильник Большого Оленьего острова, между европеоидными и монголоидными популяциями [Моисеев, Хартанович, 2011].

СПЕКТР ГАПЛОГРУПП мтДНК

Благодаря хорошей сохранности материала, для Большого Оленьего острова удалось для 23 образцов провести анализ палеоДНК, то есть в нашем распоряжении оказалась выборка в два раза большая, чем для мезолитического памятника Южного Оленьего острова. Обнаруженные гаплогруппы, выстроенные по порядку убывания их частоты, рисуют своеобразный генетический профиль пост-неолитического населения Большого Оленьего острова: **C**, **U5**, **D**, **Z**, **U4**, **T**. Как и в населении мезолитического Южного Оленьего острова, в этом перечне мирно соседствуют типичные европейские и сибирские варианты. Но в генофонде населения эпохи раннего металла именно сибирским гаплогруппам (**C**, **D**, **Z**) принадлежат лидирующие места, причем появляются (не встреченные в мезолите) восточно-евразийские гаплогруппы **D** и **Z**. Все это заставляет сделать вывод, что в популяции, оставившей могильник на Большом Оленьем острове, сибирский генетический компонент преобладал над европейским. А это заставляет предполагать миграционную волну с востока – причем, вероятно, не из ближайших районов за Уралом, а из более отдаленных внутренних частей Сибири. Отметим, что ни в одной из современных популяций Европы (за исключением тундровых ненцев, являющихся совсем недавними пришельцами из Сибири) нет столь высоких частот сибирских гаплогрупп.

КАРТА ГЕНЕТИЧЕСКИХ РАССТОЯНИЙ

Картографированные генетические расстояния были рассчитаны по частотам 31 гаплогруппы мтДНК: **A, B, C, D, F, G, H, HV, I, J, K, L, N1a, N1b, R, T, U1, U2, U3, U4, U5a, U5b, U6, U7, U8, V, W, X, Y, Z, other** (сумма прочих редких гаплогрупп). Карта на рис. 8.25 демонстрирует, в какой степени сходным с древней популяцией является современное население разных территорий Евразии. Шкала генетических расстояний приведена внизу карты и читается как обычно: наименьшие обнаруженные расстояния (наибольшая близость генофондов) на этой карте отражены как светлые области песочных тонов, а генетически далекие генофонды – коричневыми тонами гор и возвышенностей.

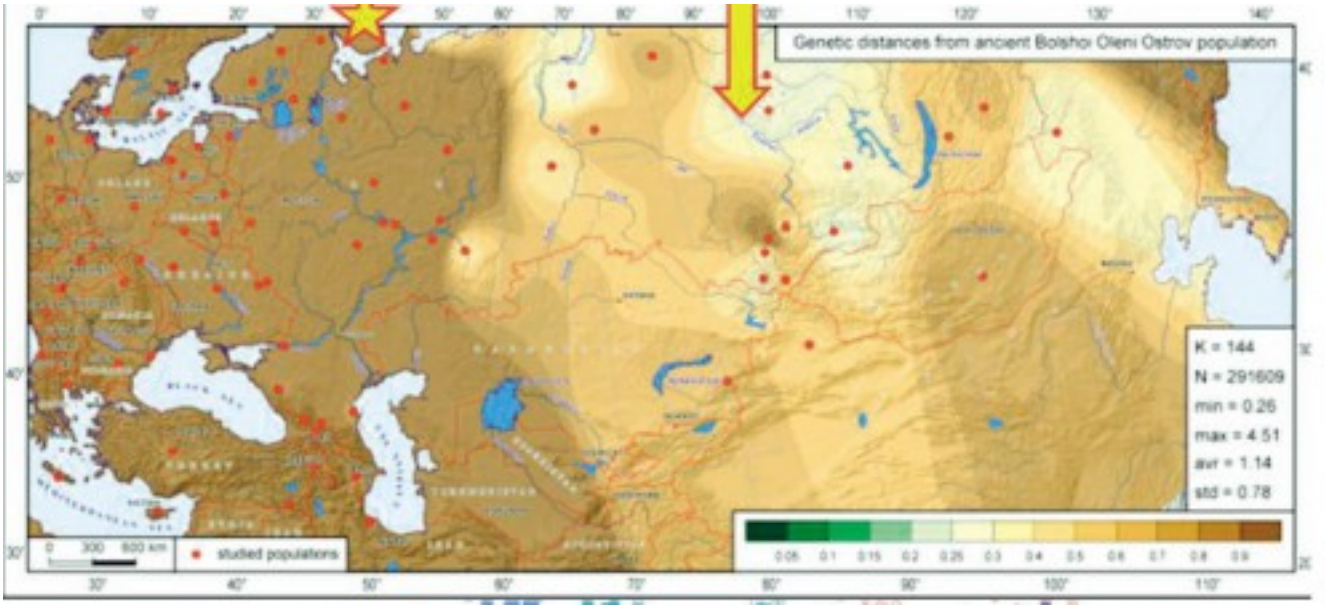


Рис. 8.25. Карта генетических расстояний от популяции эпохи раннего металла Большого Оленьего Острова (Кольский п-ов) до генофондов 144 современных популяций Евразии. Звездочкой — отмечено положение изученной древней популяции, красными точками – положение генетически изученных современных популяций, стрелкой – зона наибольшего сходства древней популяции с современным генофондом.

Популяции, генетически сходные с оленеостровцами Кольского полуострова (светлые тона карты) отсутствуют в Европе, но характерны для современного населения Сибири. Этот ареал популяций, близких к генофонду древнего населения Кольского полуострова, начинается от бассейна Оби, захватывает не только Среднюю, но и Восточную Сибирь, а на юге простирается до Казахстана, Монголии и северо-запада Китая. Наиболее генетически близкая к древним пост-неолитическим оленеостровцам географическая область, представленная не одной, а рядом современных популяций, находится в сердце этого ареала – в бассейне Енисея, в Южной Сибири и Прибайкалье.

В целом карта генетических расстояний показывает, что современное население отнюдь не Восточной Европы, а многих частей Сибири, и главным образом бассейна Енисея, проявляет наибольшее генетическое сходство с древним генофондом Большого Оленьего острова. Это позволяет выдвигать гипотезу о Средней Сибири как о возможной прародине населения Кольского полуострова 3500 лет назад. При более осторожной интерпретации карты можно утверждать, что соотношение западно-евразийского и восточно-евразийского генофондов в населении Кольского полуострова 3500 лет назад было примерно таким, как и в современном населении Средней и Южной Сибири. То есть (в сравнении с современным населением Восточной Европы, где доминируют западно-евразийские гаплогруппы) это соотношение еще более, чем для мезолитического населения (Южный Олений Остров), было сдвинуто в пользу восточного генетического ствола Северной Евразии.

АНАЛИЗ ОБЩИХ ГАПЛОТИПОВ

Похожие результаты дал и анализ общих гаплотипов. Этот анализ выполнен аналогично рассмотренному выше анализу для мезолитической и неолитической популяций, поэтому, не останавливаясь на технических подробностях, перечислим группы популяций, обладающих наибольшим сходством с оленеостровцами по спектру гаплотипов. Это популяции Северной, Западной, Южной Сибири, Центральной Азии, а также Северной Европы (норвежцы). Преобладание в этом списке сибирских популяций (при том, что в общем списке включенных в анализ популяций резко преобладают европейские) указывает, что и на уровне гаплотипов митохондриальный генофонд Большого Оленьего Острова тяготеет к Сибири.

СРАВНЕНИЕ С ГЕНОФОНДОМ ЭПОХИ НОВОГО ВРЕМЕНИ

Для более точного прослеживания динамики генофонда во времени была изучена еще одна древняя популяция, происходящая с той же территории — с Кольского полуострова. Но эта популяция (Чальмны-Варрэ) была уже далеко не столь древней и датируется Новым временем (около XVIII века, табл. 1.7. в 1 главе). По антропологическим данным можно полагать, что эта популяция представляет саамов. К тем же выводам привело и генетическое исследование. В этой популяции обнаружены только три гаплогруппы мтДНК, перечисляемые в порядке убывания частоты: **V**, **U5b**, **U5a**. Такой спектр

гаплогрупп (среди которых почти полностью преобладают **U5b** и **V**) среди всех современных популяций мира встречается только у саамов. К тому же в этой популяции Нового времени с высокой частотой обнаружены гаплотипы мтДНК с так называемым «саамским» мотивом. Хорошая сохранность образцов позволила проанализировать обширную выборку (N=42), что снимает вопросы о статистической достоверности этих результатов.

Из этого можно сделать два вывода. Первый вывод относится к саамам и указывает на стабильность их генофонда: по крайней мере, на протяжении трех-четырех столетий заметных изменений он не претерпел. Второй вывод относится уже к популяции Большого Оленьего Острова эпохи раннего металла, древнюю территорию которой сейчас занимают саамы: кардинальное различие их генофондов указывает, что популяция эпохи раннего металла не оставила следов в современном населении региона. Более подробный анализ на уровне отдельных гаплотипов показал, что даже в тех немногих случаях, когда одна и та же гаплогруппа встречена и в популяции Большого Оленьего Острова, и у современных популяций саамов, то конкретные гаплотипы не совпадают. Вырисовывается картина практически стопроцентного замещения генофонда (полной смены населения) на этой территории.

ОБЩИЙ ВЫВОД

Таким образом, популяция северной Европы эпохи раннего металла (Большой Олений Остров, 3500 лет назад), так же, как и мезолитический Южный Олений остров (7 500 лет назад), несет в своем генофонде четкие свидетельства сибирского влияния. Это выявляется и по спектру гаплогрупп мтДНК, и картой генетических расстояний, и при анализе совпадающих гаплотипов мтДНК. Однако, в отличие от мезолита (7500 лет назад), в этом более позднем населении восточно-евразийские гаплогруппы преобладают: вероятным источником миграции была уже не Западная, а Средняя Сибирь.

Можно заключить, что популяция эпохи раннего металла (Большого Оленьего острова) сформировалась в результате миграции из Сибири (вероятно, вдоль арктического побережья по тундровой зоне). Впоследствии эта миграция из Сибири, вероятно, угасла, не оставив значимого следа в современном генофонде.