

О генетической истории Европы Ледникового периода

[Надежда Маркина](#)

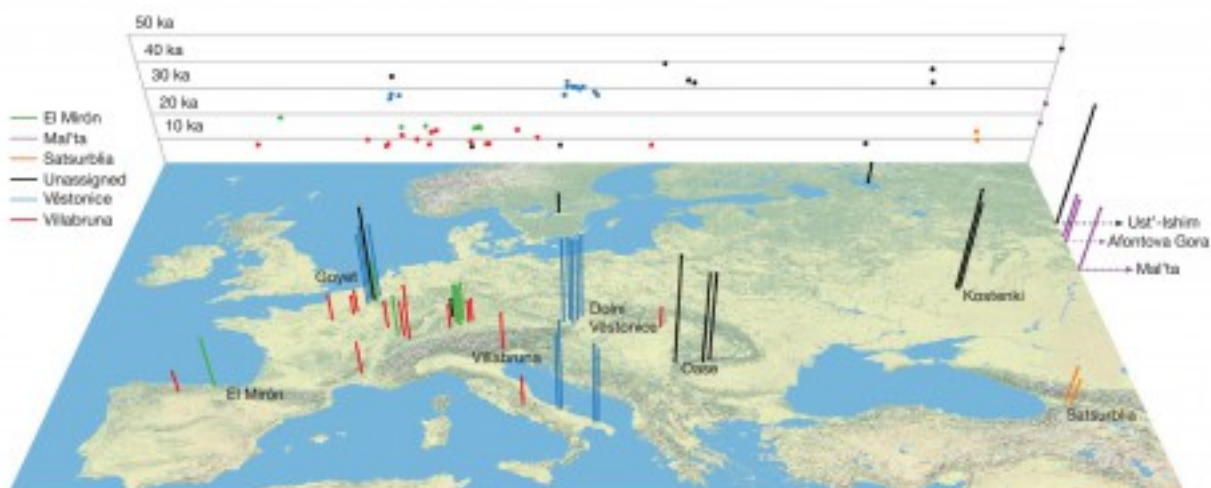
Анализ 51 образца древней ДНК позволил взглянуть на историю популяций верхнепалеолитической Европы

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.

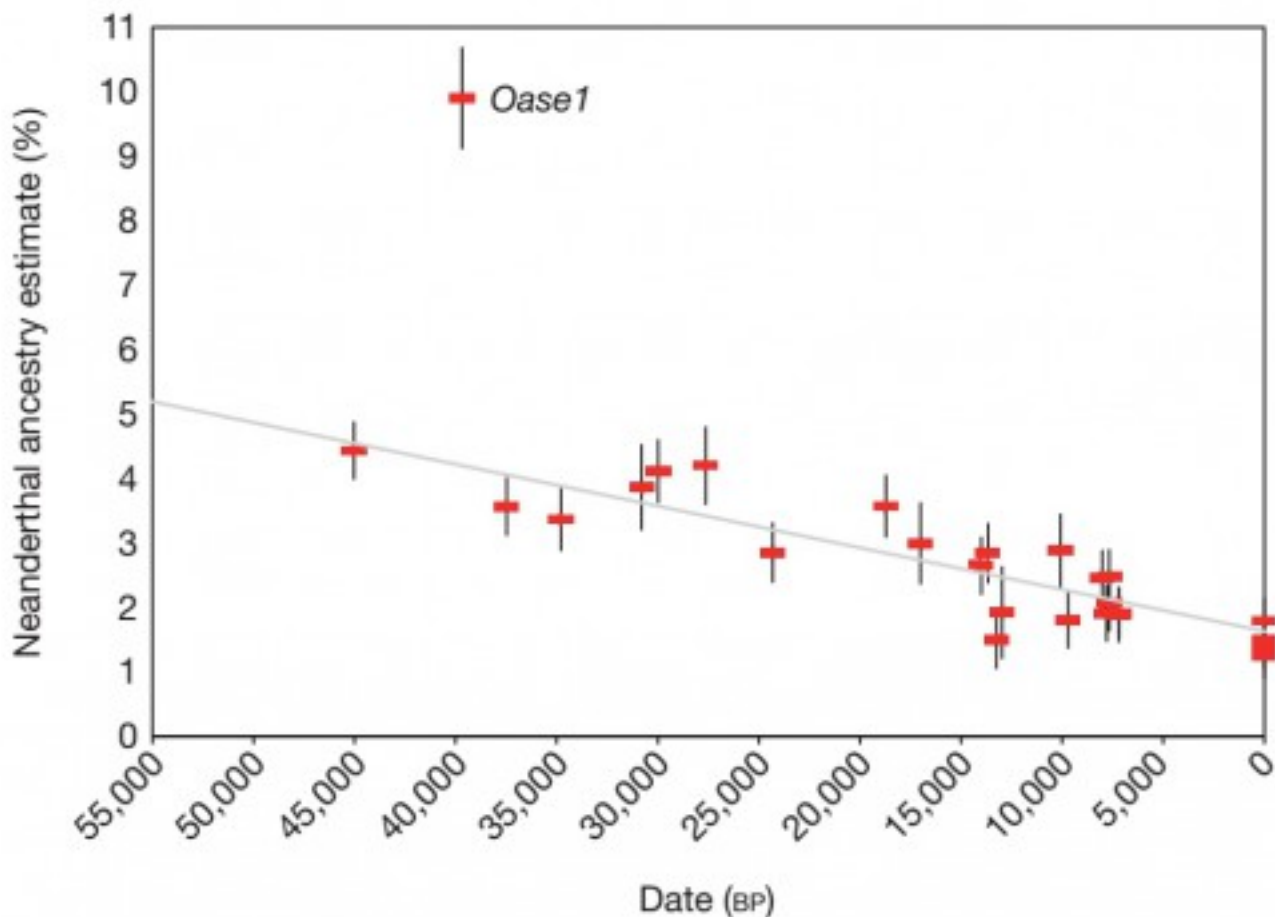
Extended Data Table 1 | The 51 ancient modern humans analysed in this study

Sample Code	Date source	Country	Lat.	Long.	Cal BP 95.4%	State type (ref)	Culture	Remains	SNP Panel	Sex	mtDNA haplogroup	Y chrom. haplogroup	Genetic Cluster	Damage restrict	Mean coverage+	SNPs covered
Uchidim	-	Romania	57.45	71.80	47,688-47,580	Direct-UF (*)	Unassigned	Femur	Stogean	M	R	K (cl.3)	Unassigned	No	42	2,171,625
Onel	-	Romania	45.12	21.90	40,648-37,580	Direct-UF (*)	Unassigned	Mandible	Stogean	M	N	F	Unassigned	Yes	8,156	285,876
Kovinko14	New	Romania	51.23	39.80	38,688-36,280	Direct-UF (*)	Unassigned	Tibia	3.7M	M	U2	C1b	Unassigned	No	66.1	1,774,176
GoyetQ10-1	New	Belgium	50.26	4.28	35,188-34,630	Direct-Neof.F (*)	Gravettian	Humerus	1240k	M	M	C1a	Unassigned	No	1,046	846,863
Mucir12	New	Romania	45.11	23.46	33,788-32,640	Direct-UF (*)	Unassigned	Temporal	3.7M	F	U8		Unassigned	Yes	0,049	88,618
Puglisi133	New	Italy	41.85	15.61	31,288-31,230	Layer (*)	Gravettian	Tooth	1240k	M	U6c	I	Vindija	No	0,041	87,700
Cockcroft1	New	Romania	45.35	23.84	30,088-31,780	Direct-UF (*)	Unassigned	Cranium	1240k	M	U1	CT	Unassigned	Yes	0,006	12,784
Kovinko12	New	Romania	51.23	39.30	32,598-31,640	Layer (*)	Unassigned	Cranium	3.7M	M	U2	CT	Unassigned	No	0.03	81,228
Kovinko11	New	Romania	48.41	15.99	30,238-30,690	Layer (*)	Gravettian	Cranium	1240k	M	U9		Vindija	No	0.11	283,886
Vestonice13	New	Czech Republic	48.53	16.39	30,078-30,670	Layer (*)	Gravettian	Femur	3.7M	M	U6c	C1aoclB1	Vindija	Yes	0,071	139,588
Vestonice15	New	Czech Republic	48.53	16.39	30,078-30,670	Layer (*)	Gravettian	Femur	3.7M	M	U5	BT	Vindija	Yes	0,025	38,280
Vestonice14	New	Czech Republic	48.53	16.39	30,078-30,670	Layer (*)	Gravettian	Femur	3.7M	M	U1		Vindija	Yes	0,003	8,677
Pavlov1	New	Czech Republic	48.53	16.39	26,118-26,610	Layer (*)	Gravettian	Femur	3.7M	M	U5	C1a2	Vindija	Yes	0,028	57,083
Vestonice10	New	Czech Republic	48.53	16.39	38,718-38,310	Layer (*)	Gravettian	Femur	3.7M	M	U1	F	Vindija	Yes	0,067	143,346
Vestonice18	New	Czech Republic	48.53	16.39	38,718-38,310	Layer (*)	Gravettian	Femur	3.7M	M	U9	HK	Vindija	No	1.31	847,282
Danot2	New	Italy	40.73	17.37	28,318-28,640	Direct-UF (New)	Gravettian	Femur	3.7M	F	U2		Vindija	Yes	0,008	17,017
GoyetQ10-3	New	Belgium	50.26	4.28	28,238-27,720	Direct-Neof.F (*)	Gravettian	Fibula	1240k	F	U2		Vindija	Yes	0,006	12,567
Puglisi106	New	Italy	41.85	15.61	28,438-27,070	Layer (*)	Gravettian	Palate	1240k	F	U274789		Vindija	Yes	0,002	4,576
Danot1	New	Italy	40.73	17.37	27,818-27,630	Direct-UF (New)	Gravettian	Tibia	3.7M	F	M		Vindija	Yes	0,249	889,315
GoyetQ10-19	New	Belgium	50.26	4.28	27,728-27,310	Direct-Neof.F (*)	Gravettian	Humerus	1240k	F	U2		Vindija	Yes	0,012	25,480
GoyetQ10-16	New	Belgium	50.26	4.28	28,008-28,040	Direct-Neof.F (*)	Gravettian	Fibula	1240k	F	U2		Vindija	Yes	0,005	8,988
Mafus1	-	Romania	52.9	103.8	24,828-24,080	Direct-UF (*)	Unassigned	Humerus	Stogean	M	U1	R	Maf us	No	1,174	14,993.1
ElMiran	New	Spain	43.26	-1.05	18,838-18,610	Direct-UF (*)	Magdalenian	Toe	3.7M	F	U5b		El Miran	Yes	0,012	787,714
AlmoneraGen3	New	Romania	56.85	92.87	18,938-18,680	Layer (*)	Unassigned	Tooth	3.7M	F	R1b		Maf us	Yes	0.17	286,335
AlmoneraGen2	-	Romania	56.85	92.87	18,938-18,680	Direct-UF (*)	Unassigned	Humerus	Stogean	M			Maf us	No	0,071	141,711
Rigley1	New	France	47.23	6.30	15,008-15,240	Direct-Neof.F (*)	Magdalenian	Mandible	1240k	F	U274789		El Miran	Yes	0.017	35,680
HohleFels49	New	Germany	48.22	9.45	14,008-14,280	Layer (*)	Magdalenian	Femur	90k	M	U6a	I	El Miran	Yes	0,033	83,151
GoyetQ1	New	Belgium	50.26	4.28	13,278-14,780	Direct-Neof.F (*)	Magdalenian	Humerus	1240k	M	U6a	HKb	El Miran	Yes	0,039	77,283
Brillenhelm	New	Germany	48.24	9.46	15,128-14,640	Direct-UF (*)	Magdalenian	Cranium	90k	M	U6a		El Miran	Yes	0,006	13,499
HohleFels79	New	Germany	48.22	9.45	15,078-14,270	Direct-UF (*)	Magdalenian	Cranium	90k	M	U6a		El Miran	Yes	0,005	11,211
Buhlentstuhle	New	Germany	48.37	9.31	15,008-14,180	Direct-Neof.F (*)	Magdalenian	Cranium	1240k	M	U6a	I	El Miran	Yes	0,018	38,376
Villabrona	New	Italy	46.19	12.21	14,108-13,780	Direct-UF (*)	Epigravettian	Femur	3.7M	M	U5b2b	R1a1	Villabrona	No	1,177	1,223,433
Elchert	-	Switzerland	47.81	6.79	13,778-13,580	Direct-UF (*)	Achlian	Pelvis	Stogean	M	U5b1c	II	Villabrona	No	8,118	2,116,782
Sarabiha	-	Georgia	42.34	42.82	13,388-13,130	Direct-UF (*)	Epigravettian	Pelvis	Stogean	M	K3	II	Sarabiha	No	1,199	1,488,588
Rochefort	New	France	47.21	6.43	13,008-12,600	Direct-Neof.F (*)	Epigravettian	Mandible	1240k	M	U5b2b	I	Villabrona	No	8,131	237,380
Elvaston29	New	France	44.29	4.46	12,048-11,610	Direct-Neof.F (*)	Epigravettian	Femur	90k	M	U5b2b		Villabrona	Yes	0,005	8,659
Costomero	New	Italy	41.96	13.54	11,208-10,930	Layer (New)	Mesolithic	Cranium	3.7M	F	U5b1		Villabrona	Yes	0,006	11,717
Rancholito	New	France	47.81	3.43	10,248-9,930	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Cranium	1240k	F	U5b1		Villabrona	Yes	0,322	434,863
LasChaux13	New	France	48.52	2.11	10,248-9,930	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Femur	1240k	F	U5a2		Villabrona	Yes	0,004	8,635
Kotlas	-	Georgia	42.15	43.12	9,808-9,830	Direct-UF (*)	Mesolithic	Tooth	Stogean	M	H13c	J	Sarabiha	No	12,157	2,133,988
Pulmonstein	New	Germany	48.06	9.84	9,418-8,990	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Fibula	90k	M	U5a2c	F	Villabrona	Yes	0,033	64,428
Kanisa	-	Romania	61.85	35.85	8,808-7,950	Layer (*)	Mesolithic	Tooth	Stogean	M	C1g	R1a1	Unassigned	No	1,952	1,754,408
Boxholm	New	Germany	48.33	10.89	8,578-8,190	Layer (*)	Mesolithic	Tooth	90k	F	U5b1d1		Villabrona	Yes	0.011	21,977
Olney	New	Germany	48.49	10.27	8,418-8,060	Layer (*)	Mesolithic	Tooth	90k	F	U5b1d1		Villabrona	Yes	0,003	8,283
Chaudard1	New	France	49.24	3.46	8,368-8,050	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Tibia	1240k	M	U5b1c	I	Villabrona	Yes	0,046	82,697
Lachfont	-	Luxembourg	49.70	6.24	8,168-7,940	Direct-UF (*)	Mesolithic	Tooth	Stogean	M	U5b1a	C2aP-	Villabrona	No	26	2,081,544
Lafrenay	-	Spain	42.93	-3.39	7,968-7,690	Direct-UF (*)	Mesolithic	Tooth	Stogean	M	U5b2c1	C1a2	Villabrona	No	3,338	1,884,745
Hungarian101	-	Hungarian	47.83	21.20	7,718-7,590	Direct-UF (*)	Mesolithic	Pelvis	Stogean	M	R3	Da	Villabrona	No	1.1	1,618,483
Mysla12	-	Sweden	58.54	18.85	7,678-7,540	Direct-UF (New)	Mesolithic	Tooth	Stogean	M	U2c1	I2a1b*	Unassigned	No	2,185	1,874,518
Berryhall1	New	France	49.24	3.54	7,528-7,178	Direct-Neof.F (*)	Mesolithic	Radius	1240k	M	U5b1a	I	Villabrona	No	0,027	34,988
Stogean	-	Romania	48.78	9.08	7,268-7,020	Direct-UF (New)	Early Neolithic	Tooth	Stogean	F	T2a1a1		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](#), эпипалеолитическими 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.

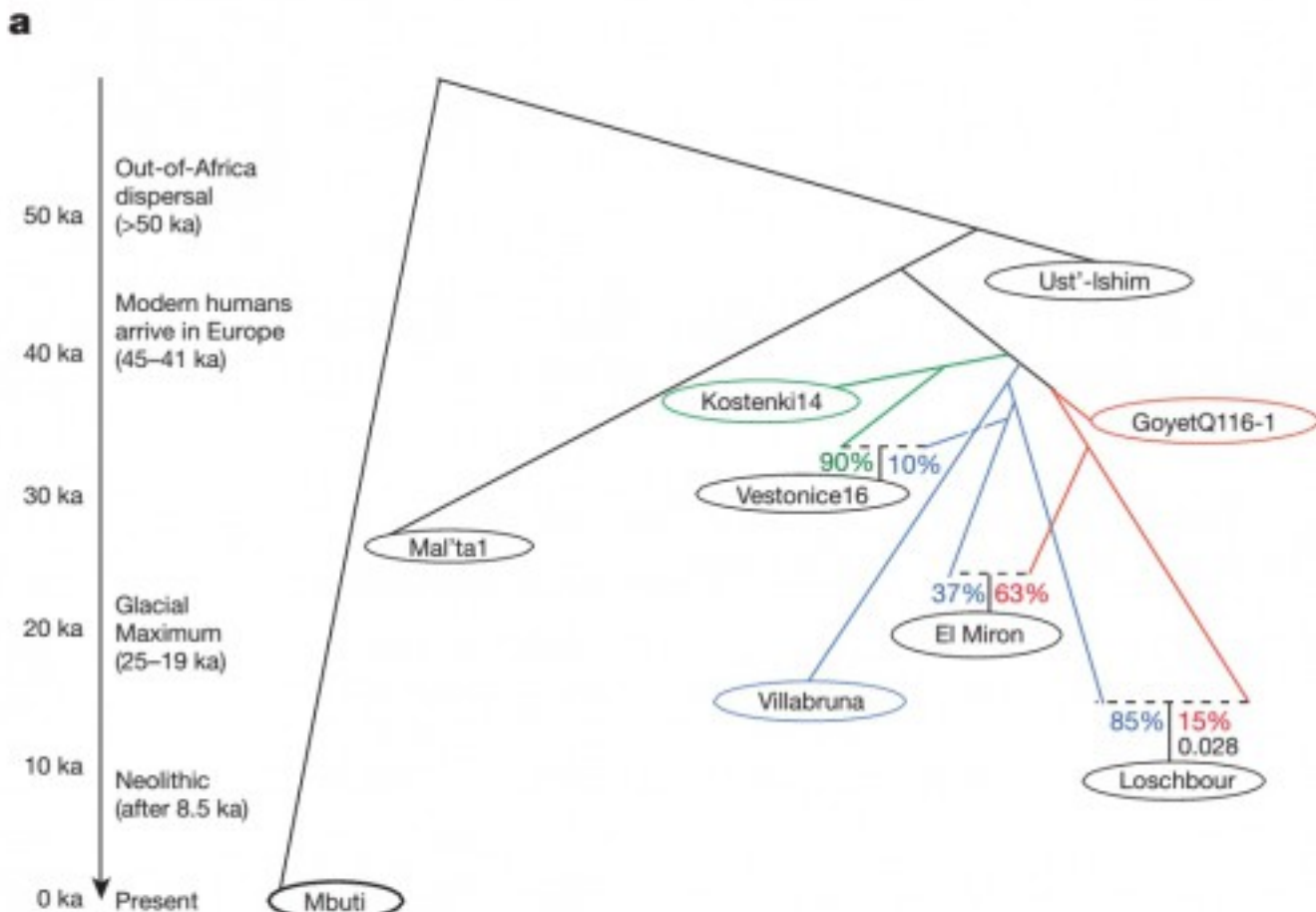


Схема родственных связей между популяциями для геномов, секвенированных с высоким покрытием. В качестве внешней

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>