

**Paläo- und Populationsgenetik von Jäger-Sammler-Fischern und
Ackerbauern in Nordzentraleuropa und angrenzenden Regionen**

Dissertation

Zur Erlangung des Grades

Doktor der Naturwissenschaften

Am Fachbereich Biologie

Der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Anna Schulz

geb. am 08.02.1984 in Schwientochlowitz

Mainz, 2015

Dekan:

1. Berichterstatter:
2. Berichterstatter:

Tag der mündlichen Prüfung: 22.01.2016

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurden paläo- und populationsgenetische Analysen an prä-neolithischen und neolithischen Individuen aus Nordzentraleuropa und angrenzenden Regionen durchgeführt. Basierend auf den Ergebnissen der nukleären und mitochondrialen Analysen können fünf demographische Impulse formuliert werden: I. Mesolithische Jäger-Sammler-Fischer aus Nordzentral- und Nordeuropa sind genetisch identisch zu Jäger-Sammler-Fischern aus Zentraleuropa. Die Ergebnisse deuten darauf, dass nach dem letzten glazialen Maximum zunächst Zentraleuropa wiederbesiedelt wurde und zentraleuropäische Wildbeuter nachfolgend in angrenzende Regionen im Norden (Norddeutschland und Schweden) und Osten (Litauen, Lettland) expandierten. II. Mesolithische Jäger-Sammler-Fischer aus dem heutigen Nordwesten Russlands stellen dagegen eine genetisch deutlich differenzierte Population dar. Es ist somit anzunehmen, dass die Wiederbesiedlung Nordosteuropas durch Gruppen erfolgte, welche während der letzten Eiszeit ein anderes Refugium besiedelten, als die Population, welche später nach Zentraleuropa und in angrenzende Regionen expandierte. III. Paläogenetische Hinweise auf eine Migration aus dem Nordwesten Russlands sind spätestens evident in der grubchenkeramischen Jäger-Sammler-Fischer-Population des 28. Jahrhunderts v. Chr. in Skandinavien. IV. Die ersten Ackerbauern in Nordzentral- und Nordeuropa zeigen eine hohe genetische Affinität zu ackerbäuerlichen Gruppen aus Zentraleuropa. Die Neolithisierung dieser Region kann somit auf eine demische Diffusion durch südlich beheimatete Farmer zurückgeführt werden. Die Ergebnisse aus dem Fundort Grube Rosenhof LA 58 in Norddeutschland deuten aber auch an, dass es bereits in der initialen Phase des lokalen Neolithikums zu einer Adaptation der ackerbäuerlichen Subsistenzwirtschaft durch lokale Wildbeuter kam. Hohe Jäger-Sammler-Fischer-Bevölkerungsdichten und suboptimale Konditionen für Ackerbau an der baltischen Küstenregion waren vermutlich die entscheidenden Gründe für die späte Neolithisierung dieser Region rund 1500 Jahre nach der Etablierung von Ackerbau und Viehwirtschaft in Zentraleuropa. V. Im Verlauf des Spätneolithikums in Nordzentral- und Nordeuropa scheint es spätestens um 2000 v. Chr. zu einer erneuten Einwanderung gekommen zu sein. Diese Immigranten besaßen neben zentraleuropäischer neolithischer und mesolithischer Herkunft auch eine Abstammung von Individuen aus dem Nordpontikum.

Weiterhin zeigen die Analysen Pigmentierungs-assoziiierter Loci das hohe Vorkommen de-pigmentierter Phänotypen während des Mesolithikums in Europa, das Vorkommen bereits kurz nach dem letzten glazialen Maximum, und das Vorkommen de-pigmentierter Phänotypen in einer frühen Phase des zentraleuropäischen Neolithikums. Die nahezu komplette Fixierung der de-Pigmentierungs-assoziierten Allele in modernen Europäern ist vermutlich nur multifaktoriell zu erklären mit variierender Selektion auf die prähistorischen Populationen, welche unterschiedliche glaziale Refugien besiedelten, mit Unterschieden in der Subsistenzweise und der Expansionen von Populationen nach Zentraleuropa und in angrenzende Regionen.

ABSTRACT

This study contains the results of the paleogenetic and population genetic analyses of pre-Neolithic and Neolithic individuals from Northern Central Europe and adjacent regions. Based on mitochondrial and nuclear analyses five migration events are visible: I. Mesolithic foragers from northern Central and northern Europe share a common ancestry with hunter-gatherers from Central Europe. This indicates that after the Last Glacial Maximum foragers spread into Central Europe and subsequently migrated into northern Europe and the eastern Baltic. II. Mesolithic foragers from Northwest Russia are genetically differentiated to hunter-gatherers from Central/North Europe and the Baltic region. This division fits to a scenario, in which Europe was re-colonized from two distinct populations/refugia after the Last Glacial Maximum. III. Evidence for a migration from the East is first seen in the Pitted Ware culture hunter-gatherers from Sweden, dating to the 3rd millennium BC. IV. Early Neolithic farmers from northern Central and northern Europe show a high genetic affinity to farming populations from Central Europe. This result supports the demic diffusion model for the Neolithization in this region. Cultural adaptation by local foragers is seen in an initial Neolithic period as indicated by the analysis of the site Grube Rosenhof LA 58 in Northern Germany. The delayed onset of the Neolithic period in northern Central and northern Europe may be explained by ecological conditions or by demography, such as a high population density and a high number of Late Mesolithic foragers in the Baltic. V. A further immigration into northern Central Europe is evident in the Late Neolithic period *c.* 2000 cal BC. This immigrants show a mixed ancestry of Central European Mesolithic and Neolithic, as well as North Pontic origin.

Analyses of pigmentation associated markers revealed high frequencies of de-pigmented phenotypes in Mesolithic Europe, the occurrence of de-pigmented phenotypes shortly after the Last Glacial Maximum, and also in the early European Neolithic period. The almost complete fixation of the derived alleles in modern Europeans are most likely explained by varying levels of selection on populations inhabiting different refugia during the Last Glacial Maximum and relying on different subsistence patterns, as well as by the expansion of prehistoric populations into Central Europe and adjacent regions.

1. Einleitung	1-2
2. Fragestellung, Forschungsstand und Ziele der Arbeit	3-8
3. Archäologischer Hintergrund	9-16
4. Material und Methoden	
1. Material	17-18
2. Paläogenetische Methoden	
2.1 Untersuchte Marker	19
2.2 Probenvorbereitung, Datengenerierung und Sequenzierung	19-22
3. Populationsgenetische Methoden	
3.1 Verwendete Datensätze und Gruppierungen für die populationsgenetischen Analysen	23-26
3.2 mtDNA basierte populationsgenetische Analysen	27
5. Ergebnisse	
1. Paläogenetische Methoden	
1.1 Amplifikationserfolg für die mitochondriale DNA	28-30
1.2 Amplifikationserfolg für die nukleäre DNA	30-31
1.3 Authentifikation der Amplifikationsprodukte	31-37
1.4 Kontamination	38
2. Allelfrequenzen	38-40
3. mtDNA basierte populationsgenetische Analysen	41-49
6. Diskussion	
1. Die Populationsgenetik von Jäger-Sammler-Fischern aus Nord-, Zentral- und Osteuropa und die Besiedlung des Baltikums nach der letzten Eiszeit	50-58
2. Die Genese des Neolithikums in Norddeutschland und die genetische Beziehung nordzentraleuropäischer Ackerbauern zu anderen prähistorischen Populationen	58-67

3.	Laktosetoleranz und Pigmentierung in mesolithischen und neolithischen Kulturen Zentral- und Nordzentraleuropas	67-73
7.	Literaturverzeichnis	74-92
8.	Anhang	A1-A44

Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

3.1	Kulturgeographische Verbreitung in Zentraleuropa und angrenzenden Regionen 5500-2800 v. Chr.	15
4.1	Fundortverteilung	18
4.2	Verwendete Gruppierungen für die populationsgenetischen Analysen	26
5.1	Relativer Amplifikationserfolg für die mtDNA gruppiert nach geographischer Herkunft des Probenmaterials	28
5.2	Amplifikations- und 454-Sequenziererfolg für die mtDNA-Multiplex-PCR-Amplifikation	29
5.3	Relativer Sequenziererfolg für Proben- <i>libraries</i>	30
5.4	Relativer Amplifikationserfolg für nukleäre Loci im Einzel-PCR-Reaktionsansatz	31
5.5	Sequenziererfolg für die 454-Sequenzierung von LCT, SLC24A5, SLC45A2, HERC2 und TYR	31
5.6	Zusammenfassung der paläogenetischen Analysen	33-37
5.7	Verteilung von kontaminierten Leerkontrollen in Einzel-PCR-Amplifikationen.	38
5.8	Frequenzen der abgeleiteten Allele von SLC24A5, SLC45A2, HERC2 und LCTa	40
5.9	Ergebnisse der AMOVA-Berechnungen	41
5.10- 5.12	Genetische Distanzen und <i>summary statistics</i> für die Wildbeuter- Populationen.	43
5.13-	Genetische Distanzen und <i>summary statistics</i> für das nordzentral-	45

5.15	und nordeuropäische Neolithikum im Vergleich zu anderen prähistorischen Gruppen	
5.16	<i>Haplotype sharing</i> zwischen nordost- und nordzentraleuropäischen Jäger-Sammler-Fischern und nordzentraleuropäischen Ackerbauern mit anderen prähistorischen Populationen	47
5.17	MDS Plots der prähistorischen Populationen	47
5.18	2-Komponenten-Analyse basierend auf Haplotypenfrequenzen	48
5.19	Mantel-Korrelogramme	49

Abbildungs- und Tabellenverzeichnis Anhang

A1	Archäologische Informationen, C14-Datierung, Isotopenwerte und Labor-Identifikation der untersuchten Individuen	A1-7
A2a	Verwendeten Oligonukleotid-Sequenzen für die mtDNA-Amplifikation	A8-10
A2b	Verwendeten Oligonukleotid-Sequenzen für die Amplifikation nukleärer Loci	A11-12
A3	454-Basenabdeckung für nukleäre Loci	A13
A4a	454-Basenabdeckung für mitochondriale SNPs	A14
A4b	NGS-Ergebnisse für die HiSeq- und MiSeq-Plattformen	A14
A5	Liste detektierter mitochondrialer SNPs	A15-18
A6	Liste nukleärer SNPs	A19-22
A7	SNPs in kontaminierten Leerkontrollen	A23
A8	Gruppierung generierter Daten für die populationsgenetischen Analysen	A24-25
A9	Tabelle publizierter Daten für die populationsgenetischen Analysen	A26-34
A10	Liste moderner Referenzpopulationen für die Allelfrequenzberechnungen	A35-36
A11a	F_{ST} -Distanzen zwischen südwest- und ostbaltischen Wildbeutern	A37

A11b	F_{ST} -Distanzen zwischen südost- und westbaltischen Wildbeutern	A37
A11c	F_{ST} -Distanzen zwischen südbaltischen und zentraleuropäischen, westbaltischen und ostbaltischen Wildbeutern	A37
A12	F_{ST} -Distanzen zwischen prähistorischen Populationen	A38
A13	F_{ST} -Distanzen zwischen Gruppen des nordeuropäischen und nordzentraleuropäischen Frühneolithikums	A39
A14	<i>Summary statistics</i> , Tajima's D und Fu's F_s für Jäger-Sammler-Fischer-Populationen	A40
A15	<i>Summary statistics</i> , Tajima's D und Fu's F_s für ackerbäuerliche Gruppen	A41
A16	<i>Haplotype sharing</i> zwischen Jäger-Sammler-Fischern aus Nordzentral- und Nordeuropa mit unterschiedlicher regionaler Gruppierung	A42
A17a	<i>Haplotype sharing</i> zwischen frühneolithischen Ackerbauern aus Nordzentral- und Nordeuropa mit unterschiedlicher regionaler Gruppierung	A43
A17b	<i>Haplotype sharing</i> zentraleuropäischer Ackerbauer-Kulturen	A43
A18	MDS-Plots für die alternativen Gruppierungen der Jäger-Sammler-Fischer-Populationen aus Nordzentral- und Nordeuropa	A44-45
A19	2-Komponenten-Analysen basierend auf Haplotypenfrequenzen mit alternativen geographischen Einteilungen	A46-48
A20	Herstellerangaben verwendeter Chemikalien und Geräte	A49-44

1. Einleitung

Der Übergang zur ackerbauwirtschaftenden Subsistenzweise begann im nördlichen Mitteleuropa in der Wende vom 5. zum 4. Jahrtausend (Jt.) v. Chr. und ist archäologisch mit der Trichterbecherkultur assoziiert (u.a. Hartz et al., 2007, Müller, 2011). Das Kerngebiet ihrer Entstehung wird im südwestlichen Baltikum¹, im heutigen Nordostdeutschland und südlichen Dänemark, vermutet, von wo aus nachfolgend die Trichterbecherkultur nach Skandinavien expandierte und schließlich bis zum 3. Jt. v. Chr. in weiten Teilen Zentraleuropas Verbreitung fand. Eine Besonderheit des nordzentraleuropäischen Neolithikums liegt in seinem relativ späten Beginn. So waren seit etwa der Mitte des 6. Jahrtausends v. Chr. Ackerbauern der linearbandkeramischen Kultur in den südlich angrenzenden und für den Ackerbau optimalen Löss-Böden angesiedelt, ohne dass es zu einer Expansion in den Norden gekommen wäre. Im Norden und insbesondere an den Küstenregionen koexistierten dagegen bis zum Beginn des Neolithikums Jäger-Sammler-Fischer der spätmesolithischen Ertebölle-Kultur. Handels- und Tauschbeziehungen zwischen den südlich angrenzenden Ackerbauern und spätmesolithischen Wildbeutern sind dokumentiert (u.a. Klassen, 2004, Zvelebil, 2006, Hartz et al., 2007, Gronenborn, 2010). Ob neben dem Handel von materiellen Gütern auch ein technologischer Wissenstransfer erfolgte, welcher letztlich in der Adaptation der neolithischen Subsistenzwirtschaft durch lokale Wildbeuter resultierte, wird seit Jahrzehnten kontrovers diskutiert (u.a. Bogucki et al., 1987, Price, 1991, Zvelebil und Dolukhanov, 1991, Fischer, 2002, Ackland et al., 2007). Der Fokus auf den baltischen Jäger-Sammler-Fischern und ihre Rolle an der neolithischen Transition ergibt sich zudem auch aus einem gut dokumentierten Fundmaterial, welches einerseits ein großes Maß an Innovation und Adaptation belegt, andererseits aber auch auf eine hohe Besiedlungsdichte und eine große mesolithische Bevölkerungsgröße schließen lassen. Viele Forscher argumentieren daher, dass die

¹ Im Nachfolgenden wird die baltische Küstenregion in Hinblick auf die Fundverteilung in drei geographische Abschnitte unterteilt: Das westliche Baltikum, welches das heutige Dänemark und Schweden umfasst, das südliche Baltikum, welches die nordostdeutsche und nordpolnische Küstenregion umfasst, sowie das östliche Baltikum mit den baltischen Ländern Lettland und Litauen. Nordzentral- und Nordeuropa wird in der vorliegenden Arbeit synonym mit den Ostsee-Anrainerstaaten verwendet (exklusive Russland), wobei sich Nordeuropa allein auf Schweden und Dänemark bezieht und Nordzentraleuropa auf die Funde aus Nordostdeutschland, Lettland und Litauen. Nordosteuropa dagegen bezieht sich auf die Funde aus dem Nordwesten Russlands (vgl. Abb.4.1).

Stagnation der neolithischen Expansion in Zentraleuropa in Verbindung mit der hohen lokalen Bevölkerungsdichte stehe und dass Jäger-Sammler-Fischer-Gruppen maßgeblich neolithische Technologien übernahmen und die ackerbäuerliche Subsistenzwirtschaft in Nordzentral- und Nordeuropa etablierten (u.a. Fischer, 1982, Rowley-Conwy, 1984, Bogucki et al., 1987, Zvelebil & Dolukhanov, 1991, Midgley, 2004, Hartz et al., 2007, Grohmann, 2010, Czekaj-Zastawny et al., 2011).

2. Fragestellung, Forschungsstand und Ziele der Arbeit

Diese Situation verdeutlicht, dass die Analyse der autochthonen mesolithischen Bevölkerung essentiell für das Verständnis der demographischen und kulturellen Entwicklungen ab dem 5. Jt. v. Chr. in Nordzentral- und Nordeuropa ist. Der Fokus der vorliegenden Arbeit liegt auf der paläogenetischen Analyse und der populationsgenetischen Auswertung von Individuen, welche unmittelbar in die Zeit der neolithischen Transition im südlichen Kerngebiet der Trichterbecherkultur fallen. Daraus ergeben sich folgende Forschungsschwerpunkte:

1. Die Populationsgenetik von Jäger-Sammler-Fischern aus Nord-, Zentral- und Osteuropa und die Besiedlung des Baltikums nach der letzten Eiszeit. Zwei Erscheinungen im Übergang vom 5. zum 4. Jt. v. Chr. und im 3. Jt. v. Chr. werden mit mesolithischen Gruppen in Verbindung gebracht: Zum einen die neolithische Transition in Nordzentral- und Nordeuropa, deren demographischer Ursprung in der lokalen spätmesolithischen Ertebölle-Kultur vermutet wird (s. Kapitel 2.2 und 3); zum anderen die Entstehung der grubchenkeramischen Jäger-Sammler-Kultur im 28. Jahrhundert v. Chr., welche in etwa kontemporär zu der Trichterbecherkultur in Skandinavien existierte. Archäologische (u.a. Linderholm, 2011, Iversen, 2013) und paläogenetische (Lazaridis et al., 2014) Analysen deuten auf eine osteuropäische Herkunft der Grubchenkeramik hin, wobei vereinzelt auch diskutiert wurde, ob es sich bei den Wildbeutern der Grubchenkeramik um Bauern handelte, welche aufgrund suboptimaler Bedingungen für Ackerbau und Viehwirtschaft erneut auf eine aneignende Subsistenzweise zurückgriffen (Malmström et al., und Referenzen darin). Über die Herkunft der Ertebölle-Wildbeuter, wie auch anderer spätmesolithischer Kulturen an der baltischen Küste ist dagegen wenig bekannt. Archäologische Indizien deuten darauf hin, dass zentral-europäische Jäger-Sammler-Fischer auf Populationen zurückgehen, welche während des letzten glazialen Maximums (LGM) Refugien im Südwesten Europas besiedelten (Terberger & Street, 2002, Terberger, 2003), während die nordosteuropäischen mesolithischen Jäger-Sammler-Fischer von Populationen abstammen, welche vermutlich Refugien im Südosten Europas besiedelten, etwa nördlich des Schwarzen Meeres oder auf dem Balkan (Dolukhanov et al., 2002, Banks et al., Kuzmin, 2008). Paläogenetische Analysen lassen ebenso darauf schließen, dass West- und

Zentraleuropa einerseits und (Nord-)Osteuropa andererseits von zwei unterschiedlichen Populationen während des Mesolithikums besiedelt waren (Der Sarkissian et al., 2013, Lazaridis et al., 2014), wobei vermutlich diese Teilung bereits vor dem Rückzug in einige wenige LGM-Refugien existierte (Lazaridis et al., 2014) und durch die geographische Isolierung während des letzten glazialen Maximums verstärkt wurde. Die west- und zentraleuropäischen Mesolithiker zeigen dabei eine zumindest geringe mitochondriale Variabilität und setzten sich hauptsächlich aus den beiden Haplogruppen U4 und U5 zusammen (Bramanti et al., 2009, Sanchez-Quinto et al., 2012, Bollongino et al., 2013, Fu et al., 2013), während nordosteuropäische Wildbeuter mit zusätzlichen Haplogruppen, wie etwa U2e und C1, eine höhere maternale Haplotypenvariabilität aufweisen (Der Sarkissian et al., 2013). Populationsfluktuationen, insbesondere eine Bevölkerungsreduktion infolge des Rückzugs in einige wenige LGM-Refugien und anschließend kleiner Bevölkerungsgrößen könnten die geringe genetische Variabilität insbesondere mesolithischer Populationen in Zentraleuropa erklären (Barburjani et al., 1998, Torroni et al., 1998, Torroni et al., 2001).

Während die postglaziale Expansion nach Zentraleuropa und Nordosteuropa somit auf mindestens zwei unterschiedliche Refugien bzw. auf zwei genetisch differenzierte Bevölkerungen zurückzuführen ist, ist über die Kolonialisierung des Baltikums, welches vor etwa 11000 Jahren dauerhaft besiedelt wurde, wenig bekannt. Aufgrund der geographischen Lage, südlich an Zentraleuropa und östlich an das heutige Russland angrenzend, ist eine Migration sowohl aus dem Süden bzw. Westen (d.h. von Wildbeutern welche auf Populationen zurückgehen, die südwestliche LGM-Refugien besiedelten und anschließend nach Zentraleuropa expandierten) als auch aus dem Osten (d.h. von Wildbeutern, welche während des letzten glazialen Maximums südöstliche Refugien besiedelten und dann in den Nordosten migrierten) denkbar. Während Daten mesolithischer Jäger-Sammler-Fischer aus verschiedenen Fundplätzen in Zentraleuropa publiziert sind (Bramanti et al., 2009, Bollongino et al., 2013, Fu et al., 2009), stammt die Mehrzahl von Daten osteuropäischer Jäger-Sammler-Fischer überwiegend aus nur einem Fundplatz im Nordosten Europas (Der Sarkissian et al., 2013). Die Analyse nordosteuropäischer Wildbeuter dient somit der zusätzlichen Datengenerierung in dieser Region, während die Analyse von baltischen Jäger-Sammler-Fischern Aufschluss liefern soll über die Besiedlungsgeschichte im Nordzentraleuropa nach der letzten Eiszeit, über den demographischen Ursprung

der spätmesolithischen Ertebölle-Kultur, und indirekt womöglich auch über die Herkunft der ersten Ackerbauer im nördlichen Mitteleuropa.

2. Die Genese des Neolithikums in Norddeutschland und die genetische Beziehung nordzentraleuropäischer Ackerbauern zu anderen prähistorischen Populationen. Der Übergang von Jagen, Sammeln und Fischen zu Ackerbau und Viehwirtschaft in Europa wird mit zwei gegensätzlichen Verbreitungsmodellen zu erklären versucht: entweder durch die demische Diffusion oder durch die kulturelle Adaptation. Übertragen auf Nordzentraleuropa hieße die demische Diffusion, dass die Nachfahren der ersten zentraleuropäischen agrarwirtschaftenden Kultur, der Linearbandkeramik (LBK), welche seit der Mitte des 6. Jahrtausends v. Chr. in weiten Teilen Europas Verbreitung fand, in den Norden migrierten und dort das Neolithikum etablierten. Die erste neolithische Kultur des Nordens, die Trichterbecherkultur (TBK), wäre somit ein Nachfolger der LBK (vgl. Solberg, 1989, Sørensen & Karg, 2012). Das Modell einer kulturellen Adaptation hingegen postuliert, dass Ackerbau und Viehzucht aktiv von lokalen Jäger-Sammler-Fischern übernommen wurden und die ersten Bauern im Norden somit lokalen (d.h. mesolithischen) Ursprungs wären (u.a. Zvelebil, 2008, Müller, 2010 & 2011). Ein alternatives, intermediäres Modell indes beschreibt die neolithische Transition an der baltischen Küste als das Resultat sowohl eines demographischen Zustroms aus dem Süden, als auch einer aktiven Übernahme durch lokale Gruppen (vgl. Zvelebil, 2008). Die TBK wäre somit das Ergebnis einer demographischen (und kulturellen) Vermischung zweier unterschiedlicher Populationen und die ersten Farmer an der baltischen Küste besäßen sowohl mitochondriale Haplogruppen zentraleuropäischer Ackerbauern, als auch lokaler Jäger-Sammler-Fischer. Archäologische Studien belegen Kontinuität in den frühesten Phasen des nordzentraleuropäischen Neolithikums und deuten auf einen graduellen Anstieg neolithischer Artefakte, verweisen aber auch auf neue Siedlungsmuster welche hier im Übergang vom 5. zum 4. Jt. v. Chr. entstanden (u.a. Fischer, 2002, Richards et al., 2003, Price et al., 2005, Zvelebil, 2006, Hartz et al., 2007, Larsson, 2007a). Paläogenetische Studien in diesem Raum fehlen bislang. Malmström et al. (2009 & 2015) und Skoglund et al. (2012 & 2014) konnten zumindest für eine spätere Phase der TBK in Skandinavien eine Diskontinuität zu den kontemporären grubchenkeramischen Jäger-Sammlern aufzeigen. Allerdings wird für die grubchenkeramische Kultur, wie bereits erwähnt,

ein demographischer Ursprung in Nordosteuropa vermutet (Linderholm, 2011, Iversen, 2013, Lazaridis et al., 2014), weshalb diese Studien wenig über den Einfluss bereits vor der neolithischen Transition in dieser Region ansässigen Jäger-Sammler-Fischer aussagen. Eine weitere paläogenetische Studie konnte eine nahe genetische Affinität von Trichterbecher-Gesellschaften zu früh- und mittelnolithischen Gruppen im Halle/Saale-Raum in Zentraldeutschland belegen (Brandt et al., 2013). Allerdings beschränkt sich diese Studie auf einen Raum, in welchem seit etwa 5500 v. Chr. die Linearbandkeramik und nachfolgende bäuerliche Kulturen angesiedelt waren (vgl. Abbildung 3.1), womit die hohe genetische Affinität auch durch eine Bevölkerungskontinuität in der Halle/Saale-Region bzw. durch eine Vermischung mit bereits ansässigen Ackerbauern erklärt werden könnte. Es bleibt somit zu prüfen, ob die ersten Farmer im Entstehungsgebiet der TBK, d.h. im südwestlichen Baltikum und somit in der Verbreitungszone der Ertebölle-Kultur, ebenfalls ihren demographischen Ursprung in zentraleuropäischen agrarwirtschaftenden Populationen besitzen oder ob die genetische Kontinuität in der Halle/Saale-Region auf die bereits etablierte neolithische Tradition in dieser Region zurückzuführen ist.

3. Laktosetoleranz und Pigmentierung in mesolithischen und neolithischen Kulturen Zentral- und Nordzentraleuropas. Zu den historisch informativen Markern zählen neben der mitochondrialen DNA auch solche, welche mit einer bestimmten Subsistenzweise in Zusammenhang stehen oder mit der Adaptation an bestimmte Lebensräume. Ein Marker, für den eine solche Assoziation nachgewiesen wurde, ist das Laktose-Gen bzw. die Mutation (C-13910*T), die in Europäern dazu führt, dass im adulten Alter noch Milchzucker gespalten werden kann. Paläogenetische Studien haben gezeigt, dass die C-13910*T-Mutation in Wildbeutern und frühneolithischen Individuen kaum präsent war (Burger et al., 2007, Malmström et al. 2010), aber im Verlauf der Viehwirtschaft und Milchnutzung vermutlich stark selektiert wurde (Itan et al., 2009, Lacan et al., 2011, Plantinga et al., 2012). Neuere Studien bringen die Verbreitung der Laktosetoleranz-assoziierten Mutation allerdings mit der Expansion von Pastoralisten aus der nordpontischen Steppe in Verbindung (Allentoft et al., 2015, aber vgl. Wilde, 2014).

Mutationen, welche mit der De-Pigmentierung von Haut, Haar und Augenfarbe assoziiert werden, sind in modernen Europäern nahezu komplett fixiert und wurden vermutlich ebenfalls stark selektiert (Lamason et al., 2005, Soejima et al., 2006,

Norton et al., 2007, Pickrell et al., 2009, Wilde et al., 2014). Dabei sind sowohl die zeitliche Ausbreitung de-Pigmentierungs-assoziiertes Allele (*selective sweeps*²), als auch die Ursachen für die De-Pigmentierung unbekannt. Diskutiert werden die Adaptation an sonnenarme Regionen und Vitamin-D-Metabolismus (Relethford, 1997, Jablonski & Chaplin, 2000, Parra, 2007, Jablonski & Chaplin, 2010, Yuen & Jablonski, 2010, aber s. Frost, 1994), sexuelle Selektion (Aoki, 2002, aber s. Madrigal & Kelly, 2007), ein gelockerter Selektionsdruck (Harding, 2000) oder eine Gen-Kultur-Ko-Evolution (Khan & Khan, 2010, vgl. aber Wilde et al., 2014). Der *selective sweep* zweier Mutationen, welche mit der kutanen De-Pigmentierung assoziiert sind (SLC45A2 [rs16891982] und SLC24A5 [rs1426654]), erfolgte vermutlich vor ca. 19000 bis 11000 Jahren (Soejima et al., 2006, Beleza et al., 2012) und fällt somit in die postglaziale Wiederbesiedlungsphase Zentraleuropas und Nordeuropas. Andere Berechnungen für die Mutation auf dem SLC24A5-Gen datieren jedoch deutlich jünger (Norton & Harding, 2007) und in die Zeit der neolithischen Transition in Zentraleuropa, während andere De-Pigmentierungs-assoziierte Allele älter datieren (Beleza et al., 2012) und womöglich nach der Migration anatomisch moderner Menschen nach Europa vor etwa 48000 Jahren (Hoffecker, 2009) selektiert wurden.

Die Pigmentierung von Haut, Haar und Augen ist ein polygenes Merkmal, in welches mindestens 16 Gene involviert sind (McEvoy et al., 2006, Parra, 2007). Drei der im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Loci (SLC24A5 [rs1426654], SLC45A2 [rs16891982] und HERC2 [rs12913832]) sind mehreren Studien zufolge jedoch reliable Indikatoren (Eiberg, 2008, Cook et al., 2009, Branicki et al., 2009, Spichenok et al., 2011, Pneuman et al., 2012, Hart et al., 2013, Walsh et al., 2014, s. auch Sturm, 2006). So steht HERC2 (rs12913832) in Zusammenhang mit der okularen Pigmentierung. Das ancestrale A-Allel ist dabei mit brauner Augenfarbe assoziiert, während für das abgeleitete G-Allel homozygote Individuen eine nicht-braune (d.h. blau, grau oder grün) Augenfarbe besitzen (Eiberg et al., 2008, Branicki et al., 2009). Die abgeleiteten Allele der Loci SLC24A5 (rs1426654, G zu A-Transition) und SLC45A2 (rs16891982, C zu G-Transversion) sind Indikatoren für die kutane Pigmentierung (Sturm, 2006, Cook et al., 2009, Spichenok et al., 2011, Pneuman et al., 2012, Hart et al., 2013, Walsh et al., 2014) und wurden zusammen mit dem TYR-

² Durch positive Selektion auf ein Allel kommt es sowohl zu einem starken Anstieg in der Frequenz dieses Allels in einer Population, als auch zu dem Anstieg benachbarter (d.h. gekoppelter) Varianten. In Folge davon kommt zu einem *selective sweep*, der Reduktion bzw. Eliminierung von Varianten in dieser Genomregion.

Locus (rs1042602), welcher ebenfalls mit kutaner Pigmentierung assoziiert ist (Sulem et al., 2007), untersucht. Die Analyse soll Hinweise auf mögliche Ursachen für die kutane De-Pigmentierung liefern, sowie ihre zeitliche Verbreitung bzw. Ausbreitung in den untersuchten prähistorischen Populationen. Eine positive Korrelation zwischen Pigmentierung und Subsistenzweise kann als Gen-Kultur-Ko-Evolution interpretiert werden (Khan & Khan, 2010), eine positive Korrelation zwischen Geographie und Pigmentation dagegen kann Hinweis sein auf unterschiedlich starken Selektionsdruck und Adaptation an UVB-Lichtintensität (u.a. Jablonski & Chaplin, 2010).

3. Archäologischer Hintergrund

Paläoklimatische Fluktuationen und damit einhergehend die variierenden ökologischen Bedingungen beeinflussten entscheidend die geographische Verbreitung von Jäger-Sammler-Fischer-Kulturen und ihre Populationsgröße (s. u.a. Dolukhanov, 1997, Bocquet-Appel et al., 2005, Gamble et al., 2005, Terberger, 2006, Miller, 2012, Taller et al., 2014, Talavaara et al., 2015). Mit dem Beginn des letzten glazialen Maximums (LGM; GRIP-Phase 2) vor ca. 25000 Jahren erfolgte der Rückzug in südlichere Refugien in Ost- und Westeuropa (Straus, 1991, Jochim et al., 1999, Dolukhanov et al., 2001, Terberger, 2003, Verpoorte, 2004, Gamble et al., 2005, Banks et al., 2008, Terberger, 2010, Miller, 2012, Pala et al., 2012). Erst mit dem Einsetzen des Meiendorf Interstadials vor ca. 16000-14000 Jahren (GRIP-Phase 1e) begann die Wiederbesiedlung zunächst Zentraleuropas und spätestens mit dem Ende der Jüngerer Dryas (GRIP-Phase 1) um etwa 9590 v. Chr.³ die erneute und dauerhafte Kolonialisierung Nordzentral- und Nordeuropas (vgl. Bocquet-Appel et al., 2005, Gamble et al., 2005, Terberger, 2006, Jankauskas, 2010, Taller et al., 2014, Wygal & Heidenreich, 2014). Auf zwei in dieser Arbeit untersuchte Fundorte soll in diesem Zusammenhang verwiesen werden: Die Maszycka Höhle in Südpolen und die Höhle Hohler Fels in Süddeutschland. Beide Fundorte datieren in das frühe Magdalénien (Kozłowski et al., 2012, Taller et al., 2014). Aufgrund der frühen Datierungen u.a. dieser beiden Fundorte⁴ wird diskutiert, ob Zentraleuropa bereits vor dem Beginn des Meiendorf Interstadials zumindest episodisch besiedelt war, bzw. ob es während des letzten glazialen Maximums tatsächlich zu einem kompletten Rückzug aus Zentraleuropa kam (Street & Terberger, 1999, Terberger & Street, 2002, Verpoorte, 2004, Leesch et al., 2012, Taller et al., 2014). Aufgrund stilistischer Parallelen zu Magdalénien-Funden aus Frankreich halten Forscher die Besiedlung Zentraleuropas aus dem Südwesten für wahrscheinlich (u.a. Kozłowski et al., 2012, Taller et al., 2014), wobei die Migration aus dem Osten nach Nordeuropa ebenfalls diskutiert wird (Malyarchuk et al., 2008, Jankauskas, 2010).

Studien über die paläolithischen Populationsgrößen und die Bevölkerungsentwicklungen bis zu der Immigration von Ackerbauern sind rar und kommen zu

³ Alle Datierungen sind im Folgenden kalibriert angegeben.

⁴ Das Individuum aus der Maszycka Höhle datiert um ca. 16400 v. Chr., der Fund aus der Höhle Hohler Fels um ca. 13700 v. Chr. (s. Tabelle A1 im Anhang).

widersprüchlichen Ergebnissen. Gamble et al. (2005) argumentieren basierend auf der zeitlichen Verteilung von Radiokarbon-Daten und ihren geographischen Verbreitungen, dass nach der postglazialen Wiederbesiedlung die Populationsgrößen stark fluktuierten, mit einer Populationsexpansion im Zuge der Wiederbesiedlung Zentraleuropas, gefolgt von Phasen der Wachstumsstagnation, der Populationsreduktion und der erneuten Expansion. Eine vergleichbare Studie, welche die Radiokarbon-Daten im nördlichen Zentraleuropa näher analysierte argumentiert für eine niedrigere mesolithische Populationsgröße vor dem Beginn der neolithischen Transition in Zentraleuropa, insbesondere jedoch in Nordeuropa (Shennan & Edinborough, 2007) und steht somit in Widerspruch zu Koaleszenz-basierten Analysen (Gignoux et al., 2011), als auch zu archäologischen Studien (u.a. Price, 1991, Zvelebil & Dolukhanov, 1991). Die hohe lokale Bevölkerungsgröße an der baltischen Küste wird im Besonderen als Argument für die Stagnation der neolithischen Expansion in Zentraleuropa und die verzögerte Neolithisierung Nordzentral- und Nordeuropas verwendet (s. Zusammenfassung bei Bogucki et al., 1987, Rowley-Conwy, 1985, Zvelebil & Rowley-Conwy, 1984, Isern & Fort, 2012).

Mit dem Beginn des Präborals vor rund 11000 Jahren und der permanenten Wiederbesiedlung nördlicher Regionen entstanden hier zahlreiche, teils großflächige und ganzjährig besiedelte Siedlungen mit Fundinventar, welches auf hochspezialisierte Kulturen hindeutet (Bogucki et al., 1987, Price, 1991, Zvelebil & Dolukhanov, 1991, Dolukhanov, 1997, Zvelebil, 2004a, Terberger, 2006, Hartz et al., 2007, Piezonka et al., 2013, vgl. auch Czesla, 2008). Als Beispiele sind hier Zvejnieki an der ostbaltischen Küste und Skateholm im westlichen Baltikum zu nennen, aber auch Minino und Uznyi Olenii Ostrov im Nordosten Europas, welche spätestens ab dem frühen Mesolithikum kontinuierlich besiedelt waren und zu den größten bekannten prä-neolithischen Siedlungs- bzw. Fundplätzen gehören (O'Shea & Zvelebil, 1984, Larsson, 1990, Rimantienė, 1992, Zagorska & Larsson, 1994, Eriksson et al., 2003, Zagorska, 2006). Das mesolithische Fundinventar an der baltischen Küste deutet auf einen europaweiten Handel mit anderen wildbeuterischen Kulturen hin (Price, 1991, Gronenborn, 2003, Zvelebil, 2006, Czerniak & Pyzel, 2008, Piezonka, 2008, Czekał-Zastawny et al., 2011, Povlsen, 2013), belegt aber auch Handelsbeziehungen mit den südlich angesiedelten zentraleuropäischen ackerbäuerlichen Kulturen (Fischer, 1982, Zvelebil & Rowley-Conwy, 1984, Bogucki et al., 1987, Price, 1991, Hartz et al., 2000,

Zvelebil, 2001, Klassen, 2004, Müller, 2006, Zvelebil, 2006, Hartz et al., 2007, Gronenborn, 2010, Hartz et al., 2011).

Bereits um 4800/4600 v. Chr. finden sich die ersten frühen Nachweise für neolithische Einflüsse auf die autochthonen spätmesolithischen Ertebölle- und Zedmar-Kulturen des Süd- und Ostbaltikums (vgl. Zvelebil, 2001, Czerniak & Pyzel, 2008)⁵. Doch erst um 4100/3950 v. Chr. vermehren sich an der südwestbaltischen Küste die Hinweise auf die Durchsetzung der ackerbäuerlichen Subsistenzwirtschaft (Hartz et al., 2000, Hartz & Lübke, 2006, Hartz et al., 2007). Archäologisch ist das frühe Neolithikum im Norden mit der Trichterbecherkultur (TBK) assoziiert. Das Kerngebiet ihrer Entstehung ist strittig. Da sich die ältesten zuverlässigen TBK-Funde an der heutigen Ostseeküste Deutschlands (Hartz et al., 2000, Hartz & Lübke, 2006, Hartz et al., 2007, Müller, 2011), als auch weiter nördlich auf der kimbrischen Halbinsel im heutigen Dänemark (Fischer, 2002) finden, wird diese Küstenregion als ihr Ursprungsgebiet favorisiert und somit in der Besiedlungszone der spätmesolithischen Ertebölle-Kultur. Andererseits wurde ihre Herkunft auch weiter südlich vermutet, im Überschneidungsraum zwischen der Ertebölle-Kultur und den westlichen post-linearbandkeramischen Kulturen Michelsberg, Rössen und der stichbandkeramischen Kultur (Solberg, 1989, Cziesla, 2008, vgl. Abbildung 3.1). Erschwert werden solche Analysen und die Interpretationen der mesolithisch-neolithischen Transitionsphase u.a. auch durch die besondere Fundsituation an der baltischen Küste. Zum einen sind aufgrund tektonischer, eustatischer und isostatischer Prozesse, welche bis heute andauern, Fundkomplexe disloziert und teilweise submarin gelegen (u.a. Price, 1991, Hartz et al., 2007, Lampe et al., 2010, Lübke et al., 2011); zum anderen sind Radiokarbon-Datierungen von Materialien aus marinem Kontext mit Unsicherheiten behaftet. Durch Reservoir-Effekte, d.h. der Verunreinigung des Probenmaterials mit älterem Kohlenstoff, kann das Radiokarbon-Alter bis zu 400 Jahre über dem tatsächlichen Alter liegen (Stuiver & Braziunas, 1993, Eriksson et al., 2003, Fischer & Heinmeier, 2003, Philippsen, 2013). Paläodiätetische und archäozoologische Studien deuten auf einen graduellen Übergang zu Ackerbau und Viehwirtschaft im Norden hin (vgl. Rowley-Conwy & Zvelebil, 1984, Bogucki et al., 1987, Hartz et al., 2000, Hoika, 2000, Lidén et al.,

⁵ Dokumentiert u.a. in der Fundbeigabe eines durchbohrten Keulenkopfes aus dem spätmesolithischen Fund von Crieven, welcher mit der zentraleuropäischen Rössen Kultur assoziiert ist (Geisler & Wetzel, 1999).

2004, Milner et al., 2004, Steffens, 2005, Hartz et al., 2007, Lübke et al., 2007, Craig et al., 2011, Fornander, 2011, Müller, 2011, Isaksson & Hallgreen, 2012), wobei regional und lokal deutliche Unterschiede erkennbar sind (Hoika, 2000, Zvelebil, 2005, Fischer et al., 2007, Zvelebil, 2008, Bonsall et al., 2009, Furholt, 2014). Während im südlichen Baltikum die Neolithisierung mit der Entstehung der TBK im Übergang vom 5. zum 4. Jt. v. Chr. graduell (und womöglich von mittelneolithischen Gruppen aus Westzentraleuropa beeinflusst, s. Hartz & Lübke, 2006) einsetzte und relativ schnell nach Dänemark und Südschweden expandierte, erfolgte die Transition im östlichen Baltikum wesentlich zeitversetzter und langsamer. Auch hier wird die These der graduellen kulturellen Adaptation durch spätmesolithische Kulturen favorisiert, wobei- so die Hypothese- Handelsbeziehungen zu den post-linearbandkeramischen Kulturen Ostzentraleuropas erst im 2. Jt. v. Chr. in der permanenten Etablierung von Ackerbau und Viehwirtschaft resultierten (Bogucki et al., 1987, Zvelebil & Dolukhanov, 1991, Zvelebil, 2001, Eriksson et al., 2003, Zvelebil, 2005, Włodarczak, 2006, Zvelebil, 2008, Nowak, 2013).

Das frühneolithische Material an der baltischen Küste zeigt ein gemischtes Fundspektrum aus technologischer Kontinuität und Innovation (s. Richards et al., 2003, Hartz et al., 2000, Fischer, 2002, Price et al., 2005, Hartz & Lübke, 2006, Zvelebil, 2006, Hartz et al., 2007, Larsson, 2007a, Lübke & Schmolcke, 2010, Jennbert, 2011, s. auch Zusammenfassung bei Cziesla, 2008). Besondere Beachtung kommt dabei der Trichterbecherkeramik zu, die zwar keine direkten Vorgängertypen kennt, aber zum Teil stilistische Parallelen zu mittelneolithischen Keramiken aus dem westlichen Zentraleuropa aufzuzeigen scheint (Sherratt, 1990, Hartz et al., 2000 Klassen, 2004, Grohmann, 2010, Gronenborn, 2010, Krause-Kyora & Rinne, 2014). Der Gebrauch von Keramik beschränkte sich allerdings nicht allein auf neolithische Gemeinschaften, sondern war mesolithischen Kulturen ebenfalls nicht unbekannt (u.a. Hartz & Lübke, 2006, Piezonka, 2008 und Referenzen darin, Vybornov, 2008, Amkreutz et al., 2010, Jennbert, 2011, Povlsen, 2013).

Im Hinblick auf die Siedlungsmuster zu Beginn des 4. Jahrtausends v. Chr. besteht die Novität im Besonderen in der Tatsache, dass die TBK als erste ackerbäuerliche Gesellschaft außerhalb der Löss-Böden des Südens angesiedelt war (u.a. Hartz et al., 2000, Włodarczak, 2006, Hartz et al., 2007), welche optimal für Landwirtschaft sind und womöglich die Verbreitung und die Ansiedlung frühneolithischer Kulturen vorgaben. Im Norden erfolgte mit der neolithischen Transition sowohl die

Errichtung neuer Siedlungen und neuer Siedlungsstrukturen (Müller, 2011), als auch eine Weiternutzung mesolithischer Siedlungen. Bedeutung kommt hier u.a. den Fundplätzen Grube Rosenhof (LA 58) und Wangels (LA 505) zu, deren Kulturstrata eine Kontinuität von der Ertebölle-Kultur zur TBK dokumentieren (Schwabedissen, 1979, Hartz & Hoffmann-Wieck, 2003, Hartz & Lübke, 2006, Grohmann, 2010, vgl. aber auch den Fundort Ostorf: Lübke et al., 2007 oder den skandinavischen Fundplatz Löddesborg: Jennbert, 2011). Der Fundrekord deutet darauf hin, dass mit dem Beginn des nordzentraleuropäischen Neolithikums im 4. Jt. v. Chr. die Ertebölle-Kultur verschwand (u.a. Jennbert, 2011, Hartz & Lübke, 2006).

In Zentraleuropa scheint nach bisherigem Forschungsstand der Beitrag autochthoner Jäger-Sammler-Fischer an der Etablierung und Verbreitung des Neolithikums gering gewesen zu sein. Paläogenetische Studien unterstützen das demische Diffusionsmodell nach Ammerman und Cavalli-Sforza (1971), wonach die Verbreitung der ackerbäuerlichen Subsistenzwirtschaft hauptsächlich durch die Migration von linearbandkeramischen Gruppen aus Südost-Europa erfolgte (Bramanti et al., 2009, Brandt et al., 2013, Szécsényi-Nagy et al., 2014). Bislang fehlen jedoch Funde größerer spätmesolithischer Siedlungen, welche in die Zeit der zentraleuropäischen neolithischen Transition ab der Mitte des 6. Jahrtausends v. Chr. datieren. Diese Fundsituation unterscheidet sich erheblich von Nordzentral- und Nordeuropa und insbesondere von Funden an der zirkumbaltischen Küstenregion. Aufgrund geologischer und klimatischer Konditionen, welche Jagen, Sammeln und Fischen begünstigten, aber suboptimal für Ackerbau waren (Zvelebil, 2004a, Hartz et al., 2007, Schier, 2009, aber s. Zvelebil & Dolukhanov, 1991), dem archäologischen Fundinventar und den hohen Schätzungen der lokalen mesolithischen Populationsgröße (s.o.) argumentieren Wissenschaftler seit Jahren für die aktive Übernahme neolithischer Technologien durch wildbeuterische Gruppen am Baltikum (Fischer, 1982, Rowley-Conwy, 1984, Rowley-Conwy, 1985, Bogucki et al., 1987, Price, 1991, Zvelebil & Dolukhanov, 1991, Hartz et al., 2000, Price, 2000, Zvelebil, 2001, Fischer, 2002, Midgley, 2004, Hartz & Lübke, 2006, Hartz et al., 2007, Cziesla, 2008, Zvelebil, 2008, Schier, 2009, Grohmann, 2010, Czekaj-Zastawny et al., 2011, Nowak, 2013, vgl. auch Ackland et al., 2007). Das Modell einer demischen Diffusion als Modus Operandi für die Neolithisierung Nordzentral- und Nordeuropas wird dagegen selten angeführt (u.a. Solberg, 1989, Lemmen et al., 2011, Skoglund et al., 2012, Sørensen

und Karg, 2012). So werden u.a. die lokale Heterogenität mit der scheinbar abrupten Errichtung neuer Siedlungen und dem Auftreten eines kompletten neolithischen Fundinventars zumindest in einigen Regionen als Hinweise gegen die kulturelle Adaptation verwendet (Solberg, 1989, Sørensen & Karg, 2012). Weshalb die Ansiedlung ackerbäuerlicher Gruppen im Norden jedoch erst nach langjähriger Koexistenz mit Wildbeutern erfolgte (Rowley-Conwy, 1985, Malmer, 2002, Zvelebil, 2005, Zvelebil, 2006), ist ungeklärt. Früh wurde bereits auf die heterogene Expansionsgeschwindigkeit des Neolithikums in den verschiedenen Regionen Europas verwiesen (Ammerman & Cavalli-Sforza, 1971, Gkiasta et al., 2003, Dolukhanov & Shukurov, 2004, Pinhasi et al., 2005, Davison et al., 2006, Lemmen et al., 2011). Eine schnelle Ausweitung wird dabei indikativ für eine demische Diffusion gesehen (Ammerman & Cavalli-Sforza, 1971, Renfrew, 1987, Pinhasi et al., 2005, vgl. aber Gronenborn, 1999, Price et al., 2001, Zvelebil, 2001, Richards, 2005, Zvelebil, 2006, Ackland et al., 2007, Lemmen et al., 2011, Fort, 2012).

Die megalithische Phase der TBK begann etwa in der Mitte des 4. Jahrtausends v. Chr. (Müller, 2011), beschränkte sich allerdings größtenteils auf die Regionen im heutigen Skandinavien und in Nordostdeutschland (Jażdżewski, 1932, Müller, 2011, Iversen, 2013). Als Beispiel ist hier das Megalithgrab Panker (LA33) zu nennen, welches mit über 1000 Skelettfragmenten eines der größten Megalithanlagen in Norddeutschland repräsentiert (Hirsch, 2001). Megalithgräber stellten eine häufige Bestattungsform während der TBK dar, wurden jedoch auch in nachfolgenden Phasen errichtet (Jażdżewski, 1932) oder weiter-/wiederbenutzt (Hollnagel, 1970, Müller, 2011, Iversen, 2013, Woidich, 2014). Einige Autoren sehen in den Megalithkulturen einen allochthonen Einfluss (Sherratt, 1990, Müller 2010 & 2011).

Die TBK in ihrer späteren Erscheinung ist ein vager Überbegriff für geographisch, chronologisch und kulturell diverse Gruppen (vgl. Jażdżewski, 1932, Müller, 2011, Furholt, 2014). Bis zum Ende der TBK um ca. 2800 v. Chr. erstreckt sich ihr Verbreitungsgebiet bis zum Rhein im Westen, wo sie die post-linearbandkeramischen Rössener und bandkeramischen Kulturen ablöst, zum Bug im Osten, bis nach Norwegen im Norden und im Süden bis in die Slowakei. Aufgrund der weiten geographischen Ausdehnung werden regional unterschiedliche kulturelle Beeinflussungen durch bereits ansässige neolithische Lokalgruppen vermutet (vgl. Solberg, 1989, Hartz et al., 2000, Zvelebil, 2005, Włodarczak, 2006, Müller, 2011).

Studien über die regionale demographische Diversifizierungen fehlen bislang. Die Ergebnisse von paläogenetischen Analysen zeigen jedoch auf eine homogene Population in Zentraleuropa hin und auf die demographische Kontinuität von der LBK zur späten TBK in Zentraldeutschland (Brandt et al., 2013), als auch in Skandinavien (Malmström et al., 2009 & 2015). Daneben existierten weiterhin und vermutlich lokal isoliert Jäger-Sammler-Fischer-Gruppen (vgl. Bramanti et al., 2009, Malmström et al., 2009, Bollongino et al., 2013).

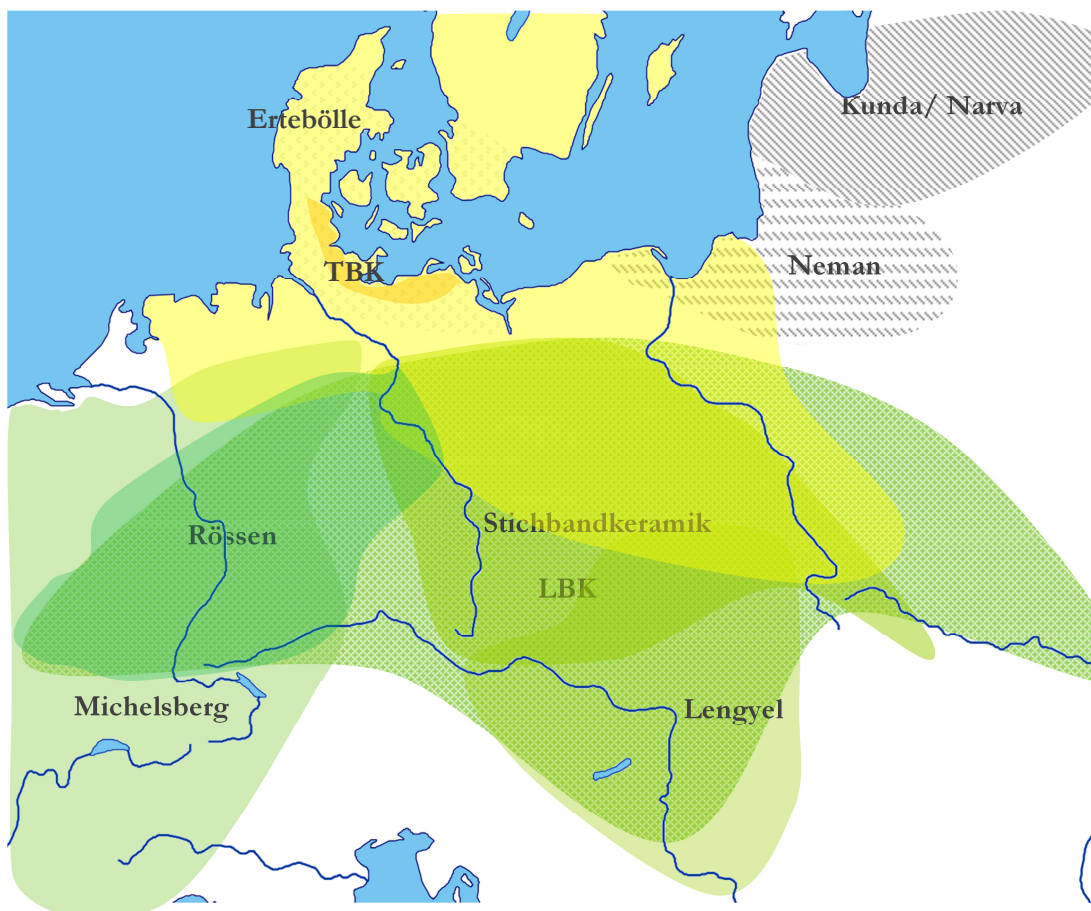


Abb. 3.1: Kulturgeographische Verbreitung in Zentraleuropa und angrenzenden Regionen 5500-2800 v. Chr. Das Kerngebiet der TBK ist orange, ihre Ausbreitungszone in späteren Phasen gelb dargestellt. Schraffiert sind Verbreitungsregionen (spät-)mesolithischer baltischer Kulturen dargestellt. Grün stellen LBK und post-linearbandkeramische Kulturen in Zentraleuropa und angrenzenden Gebieten dar. Mappe nach Jazdzewski, 1932, Zvelebil und Dolukhanov, 1991, Rimantienė, 1992, Szmyt, 1999, Gronenborn, 2003, Hartz et al., 2007, Czerniak & Pyzel, 2008, Piezonka, 2008, Müller, 2010.

In späteren Phasen finden sich neue kulturelle Impulse im Verbreitungsgebiet der TBK. Die Kugelamphorenkultur, welche neben ackerbäuerlichen auch nomadische Elemente besitzt (Milisauskas, 2004), entstand im Übergang vom 4. zum 3. Jt. v. Chr. vermutlich im östlichen Zentraleuropa, von wo aus sie in Regionen expandierte, welche von Trichterbecherkulturen besiedelt war (Szmyt, 1999) und schließlich die

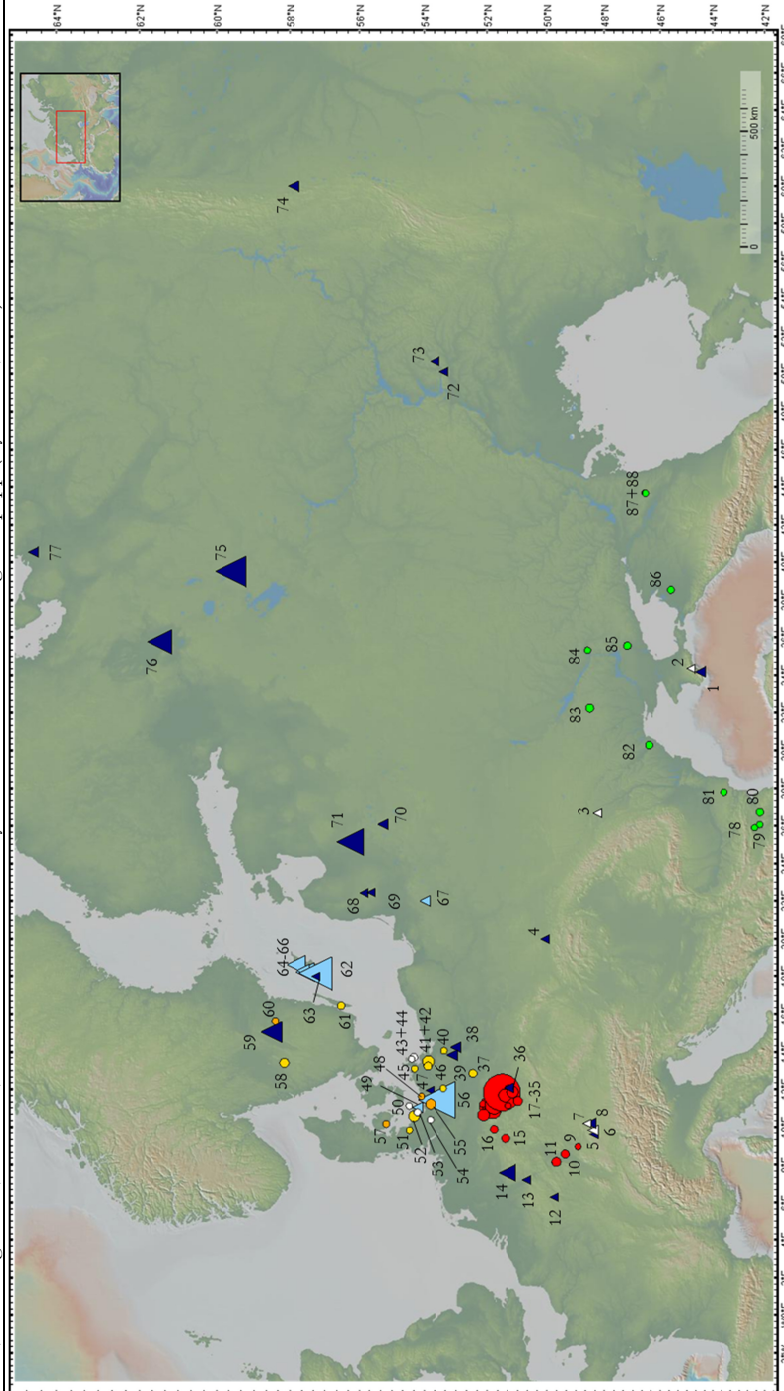
TBK im Osten ablöste (Włodarczak, 2006). Als demographischer Ursprung wird jedoch auch eine Vermischung zwischen (östlichen) trichterbecherkeramischen Bauern und Jäger-Sammler-Fischern diskutiert (Kozłowski, 1999, Kozłowski et al., 2014). Es wurde spekuliert, dass die Kugelamphorenkultur maßgeblich an der Genese der darauffolgenden Schnurkeramik (Streitaxt-/ Einzelgrabkultur) beteiligt war. Die schnurkeramische Kultur ist spätestens ab 2900 v. Chr. ebenfalls im östlichen Verbreitungsgebiet der TBK ansässig und wird dort mit der neolithischen Transition in Verbindung gebracht (u.a. Zagorska, 2006, Zvelebil, 2008). Ab dem 28. Jahrhundert v. Chr. finden sich Nachweise der schnurkeramischen Kultur auch in Zentral- und Nordeuropa (Furholt, 2003). Für die Entstehung der schnurkeramischen Kultur wird sowohl eine autochthone Entwicklung diskutiert, als auch ein multikultureller Ursprung (vgl. Mallory & Adams, 1997, Czebreszuk, 2004, Midgley, 2004, Zvelebil, 2004b, Lõugas, 2007, Müller 2009). Die Glockenbecherkultur tritt um 2500 v. Chr. in Zentraleuropa auf. Ihre Herkunft ist ungeklärt. Einige Forscher sehen ihren Ursprung auf der Iberischen Halbinsel, wo Radiokarbon-Datierungen die Glockenbecherkultur rund 400 Jahre früher ansetzen (Müller, 2001), andere Forscher dagegen verorten ihre Genese in der östlichen Verbreitungszone der Schnurkeramik und womöglich beeinflusst von nordpontischen Steppen-Kulturen (Mallory & Adams, 1997, Jeunesse, 2014, Turek, 2014 und Referenzen darin). Neue paläogenomische Studien haben die hohe genetische Affinität von Individuen der Schnurkeramik und der Glockenbecher-Kultur zu Jamnaja-Pastoralisten aus dem Nordpontikum aufgezeigt (Allentoft et al., 2015, Haak et al., 2015). Der demographische Ursprung beider Kulturen- als das Resultat einer Vermischung ostzentraleuropäischer Ackerbauern und nordpontischer Steppen-Kulturen- ist daher vermutlich in der Überschneidungszone zu den Kulturen des Nordpontikums anzusiedeln. In Skandinavien findet sich etwa um 2800 v. Chr. die grubchenkeramische Kultur, welche (erneut) wildbeuterische Elemente besitzt (Iversen, 2013). Es wurde vereinzelt diskutiert, dass Grubchenkeramiker ursprünglich den westbaltischen trichterbecherkeramischen Bauern entsprangen (Mallory, 1997, Larsson, 2007b), welche aufgrund suboptimaler Bedingungen für die Agrarwirtschaft erneut die aneignende Subsistenzstrategie aufnahmen. Archäologische (Rimantienė, 1992, Zvelebil, 2004b, Iversen, 2010, Iversen, 2013) und paläogenetische (Der Sarkissian et al., 2013) Studien deuten jedoch darauf, dass es sich um Immigranten aus dem (nord-) osteuropäischen Raum handelt.

4. Material und Methoden

1. Material

Knochen- und Zahnmaterial von insgesamt 95 Individuen lagen zur paläogenetischen Analyse vor, wobei 5 Individuen bereits auf den mitochondrialen Haplotypen untersucht und publiziert wurden (Bramanti et al. 2009) und im Rahmen der vorliegenden Arbeit auf die nukleären Loci untersucht wurden. Zeitlich sowie geographisch umspannt das Probenmaterial einen weiten Raum und lässt sich grob unterteilen in die spätpaläolithische und mesolithische Phase im Nordpontikum (n=4), das Mesolithikum in Zentral-, Nordzentral- und Nordosteuropa (bis ca. 4000 v. Chr., n=34), das zentraleuropäische Mittelneolithikum (5000-4000 v. Chr., n=7), die mesolithisch-neolithische Transitionsphase an der baltischen Küste (~4100-3900 v. Chr., n=2), sowie das Früh- bis Spätneolithikum im nördlichen Mitteleuropa (ca. 4000-1800 v. Chr., n=45). Zeitlich isoliert stehen die Individuen aus der Maszycka Höhle (n=1) und der Höhle Hohler Fels (n=2), welche zu den ältesten bekannten spätpaläolithischen Menschenfunden aus Zentraleuropa zählen. Eine Liste aller hier untersuchten Individuen mit Angaben zu Geographie, archäologischem Hintergrund und anderen Studienergebnissen (Radiokarbon-Datierungen und Isotopenanalysen) ist in Tabelle A1 dem Anhang beigelegt. Eine Mappe mit den Fundorten der untersuchten Individuen, sowie publizierter Daten, welche in die populationsgenetischen Analysen einbezogen wurden, ist in Abbildung 4.1 dargestellt.

Abb. 4.1: Fundortverteilung. Symbolgröße entspricht der Probenanzahl. Dreiecke= Jäger-Sammler-Fischer-Fundorte: dunkelblau: prä-neolithisch, hellblau: neolithisch. Kreise= neolithische bzw. bronzezeitliche Fundorte: rot: mittteleuropäisches Früh- bis Endneolithikum, gelb: nordzentral- & nordeuropäisches Frühneolithikum, orange: nordzentral- & nordeuropäisches Spätneolithikum, grün: nordpontische Bronzezeit. Weiß: analysierte Fundorte ohne mtDNA-Ergebnisse. 1 Lesnika Höhle, 2 Kizil Koba, 3 Zoologična Höhle, 4 Maszycka Höhle, 5 Hohler Fels, 6 Blaubeuren, 7 Hohlenstein Stadel, 8 Rammingen, 9 Vaihingen, 10 Schwetzingen, 11 Flomborn, 12 Loschbour, 13 Bonn Oberkassel, 14 Blätterhöhle, 15 Calden, 16 Odagsen, 17-35 Seehausen, Kromsdorf, Ober- & Unterwiederstedt, Salzmünde-Schiepzig, Esperstedt, Karsdorf, Naumburg, Halle-Queis, Eulau, Rothenschirmbach, Alberstedt, Rössen, Halberstadt, Unseburg, Eilsleben, Derenburg, Quedlingburg, Benzingeroede, Wittmar, 36 Bad Dürrenberg, 37 Ketzin, 38 Criewen, 39 Groß Fredenwalde, 40 Carmzow, 41+42 Liepen & Kruckow, 43+44 Alt Reddevitz & Garftitz, 45 Stralsund, 46 Passow, 47 Steinhagen, 48 Blengow, 49 Grube Rosenhof, 50 Landkirchen, 51 Eckernförde, 52 Panker, 53 Wangels, 54 Wolkenwehe, 55 Groß Upahl, 56 Ostorf, 57 Damsbo, 58 Gökhem, 59 Morala, 60 Linköping, 61 Resmo, 62 Ajvide, 63 Stora Förvar, 64-66 Ire, Fridtorp, Visby, 67 Dudka, 68 Duonkalnis, 69 Spiginas, 70 Kretuonas, 71 Zvejnieki, 72 Chekalino, 73 Lebyazhinka, 74 Beregovaya-2, 75 Mimino, 76 Uznyi Olenii Ostrov, 77 Popovo (Russland), 78 Benkovski, 79 Ovchartsi, 80 Popopvo (Bulgarien), 81 Riltsi, 82 Mayaki, 83 Sugoklelya, 84 Pestchanka, 85 Vinogradnoe, 86 Olenii, 87+88 Temra & Peschanyi. Karte wurde erstellt mit geomapapp (Ryan et al., 2009).



2. Paläogenetische Methoden

2.1 Untersuchte Marker

Die hypervariable Region 1 (HVR1) der mitochondrialen DNA war bis zu der Entwicklung von NGS-Methoden die Zielsequenz für paläogenetische Arbeiten. Aufgrund der hohen mitochondrialen Kopienanzahl und der schnellen Mutationsrate der HVR1 lassen sich- wenn auch auf die maternale Linie beschränkt und dadurch die Gesamtvariabilität unterschätzend- populationsgenetisch relevante Analysen auch von stark fragmentiertem und degradiertem Material durchführen. Dies trifft insbesondere für das Probenmaterial aus Norddeutschland zu, da die kalkarmen Böden suboptimale Erhaltungsvoraussetzungen für biologisches Material darstellen, sodass nur selten Knochenmaterial erhalten bleibt und, falls vorhanden, die endogenen DNA-Moleküle stark degradiert vorliegen. In der vorliegenden Arbeit wurden 90 Individuen mittels Einzel-PCR-Amplifikation und Sanger-Sequenzierung auf 396 Basenpaar (bp) der HVR1 (Nukleotidpositionen (np) 16013-16409 nach der Referenz NC_012920) analysiert. 16 Individuen wurden zusätzlich in einem Multiplex-Reaktionsansatz auf mitochondriale SNPs der kodierenden und nicht-kodierenden Regionen amplifiziert (Unterländer, 2014) und mittels 454-Sequenzierung sequenziert. Für 12 Individuen wurde eine *library* erstellt und mittels *capture enrichment* auf das mitochondriale Genom (insgesamt 16519bp) angereichert. Für sechs Individuen (MIN1, ZV122, ZV317, GR2, LIE4 und KRU3) erfolgten die Erstellung einer *library*, die *capture enrichment*-Anreicherung und die Sequenzierung doppelt.

Des Weiteren wurden fünf nukleäre Loci analysiert: Die C-13910*T-Mutation auf dem Laktose-Gen (rs4988235), welche in Europäern mit Laktase-Persistenz assoziiert ist, sowie vier Marker, deren abgeleitete Allele mit der kutanen Depigmentierung in Zusammenhang stehen: SLC24A5 (rs1426654), SLC45A2 (rs16891982), HERC2 (rs12913832) und TYR (rs1042602). Die Analyse erfolgte überwiegend mittels Einzel-PCR-Amplifikation und Sanger Sequenzierung und nur vereinzelt in einer Multiplex-PCR, bestehend aus 23 nukleären Loci (Wilde, 2014).

2.2 Probenvorbereitung, Datengenerierung und Sequenzierung

Strategien zur Kontaminationsvermeidung, sowie Methoden der Probenvor- und Probenbearbeitung erfolgten wie bereits mehrfach beschrieben (Haak et al., 2005, Bramanti et al., 2009, Bollongino et al., 2013). Ein Teil der Proben wurde zusätzlich

mit 2,8%igem Natriumhypochlorid (NaOCl) vor der mechanischen Oberflächenentfernung chemisch dekontaminiert (Kemp & Smith, 2005, Malmström et al., 2005, Dissing et al., 2008). Um falsch-positive Sequenzergebnisse zu vermeiden bzw. als solche identifizieren zu können- d.h. exogene DNA-Moleküle, die nur artifiziell ein Degradationsmuster aufweisen welches typisch für aDNA-Moleküle ist- erfolgte die NaOCl-Dekontamination nicht prophylaktisch und nur bei Probenmaterial, welches in mindestens zwei unabhängigen Durchgängen bearbeitet wurde. Die Isolierung von DNA-Molekülen aus Knochen- bzw. Zahnmaterial erfolgte mittels Phenol-Chloroform-Extraktion nach beschriebenem Protokoll (Bollongino et al., 2013). 0,25-0,6g Knochenpulver wurden in einer Lösung aus 250-350ml EDTA, 30µl Proteinase K und 250µl N-Laurylsarcosyl für 24h bis 48h bei 37°C dekalzifiziert. Die Konzentration erfolgte überwiegend mit 50kDa Amikons, teilweise auch mit 100kDa bzw. 30kDa-Amikons. Der Reaktionsansatz für die Amplifikation eines einzelnen mitochondrialen DNA-Abschnitts (sog. Einzel-PCR) bestand aus 1-1,2x PCR Gold Puffer, 2,5-3mM MgCl₂, 2,5U AmpliTaq Gold, 0,2mM dNTP Mix, je 0,2µM Primer, 0,4µg/µL BSA und 3-6µL DNA-Extrakt aufgefüllt auf 50µl UV-bestrahltem HPLC-H₂O (Across Organics). Die thermischen Konditionen betragen 6 Min. für die initiale Denaturierung gefolgt von 37 bis 42 Zyklen für je 40 Sek. bei 94°C, 58°C und 72°C. Für die Amplifikation nukleärer Loci in einer Einzel-PCR wurden 5-8µl DNA-Extrakt und 5U Ampli-Taq-Gold eingesetzt mit insgesamt 50 PCR-Zyklen. Der Reaktionsansatz für die parallele Amplifikation mehrerer nukleärer Loci bzw. mitochondrialer Anschnitte (sog. Multiplex-PCR) erfolgte nach dem Protokoll von Wilde et al. (2014). Eingesetzt wurden 4-8µl Target-DNA für die mitochondriale und 8-12µl für die nukleäre PCR-Amplifikation. Eine Liste aller verwendeten Primer-Sequenzen findet sich im Anhang (Tabellen A2a und A2b). Für die Erstellung von Barcode-indexierten DNA-Molekülen für die 454-Sequenzierung und die Erstellung von DNA-*libraries* wurden modifizierte Protokolle nach Meyer et al. (2008) bzw. Meyer & Kircher (2010) verwendet. Die jeweiligen Abänderungen für die Vorbereitung von Proben für die 454-Sequenzierung sind in Wilde et al. (2014) beschrieben. Die modifizierten *library*-Protokolle unterschieden sich im Wesentlichen durch die Indexierung der Proben entweder direkt nach der *library* oder nach dem *capture enrichment*. Nach der Überführung von DNA-Molekülen in *libraries* erfolgte die gezielte Anreicherung mitochondrialer DNA-Moleküle mittels *capture target enrichment* nach dem Agilent-Protokoll (*SureSelect^{XT} target enrichment system for Illumina paired-end*

sequencing library, v.1.1.1, Januar 2011). Für das *capture-enrichment* wurde Probenmaterial von 200ng/µl eingesetzt. Auf die Äquimolarität von Proben für die 454-Sequenzierung wurde verzichtet (vgl. Wilde et al., 2014).

Die Überprüfung des Reaktionserfolges bzw. Quantifikation der Amplifikationsprodukte erfolgte je nach target-/ DNA-Molekül-Komplexität mit unterschiedlichen Methoden. Für Einzel- und Multiplex-PCR-Amplifikationsprodukte wurde der Amplifikationserfolg mittels Agarosegelelektrophorese ermittelt. Die Konzentration von Multiplex-PCR-Amplifikationsprodukten wurde vor der Barcode-Indexierung fluorometrisch auf dem Qubit®1.0-Gerät mit dem Qubit™ dsDNA HS Assay Kit nach Herstellerprotokoll (Stand 2010) bestimmt. Quantifizierung von DNA-libraries und *capture*-Produkten erfolgte auf dem 2100 Bioanalyzer mit dem *high-sensitivity*-Kit nach Herstellerprotokoll (Stand 2009).

Die Aufreinigung erfolgte nach einem modifizierten Protokoll gemäß Herstellerangaben mit dem Stratec MSB®-Spin PCRapace-Kit (Stand 2012; Einzel-PCR-Produkte, *library*- und *capture*-PCR-Produkte) oder dem MinElute PCR-Aufreinigungskit (Stand 2011; Multiplex-PCR-Produkte und während der *library*-Erstellung). Der Unterschied zu Herstellerprotokollen war die verlängerte Inkubation (10 Minuten für beide Aufreinigungskits) und Verwendung von vorgewärmtem Elutionspuffer (65°C für die Aufreinigung mittels MinElute).

Direkte Sequenzierung

Für die Kapillarelektrophorese auf dem ABI PRISM™ *Genetic Analyzer* wurde zunächst eine Sequenzierungs-PCR mit 1-3µl aufgereinigtem Amplifikationsprodukt und *Big Dye Terminator* Reagenzien (v.3.1, Applied Biosystems) durchgeführt. Die Reaktion erfolgte in einem Ansatz mit je 0,75x *Big Dye* Puffer und 1µM Primer aufgefüllt auf 10µl mit Nuklease-freiem Wasser (Across Organics) in insgesamt 20 PCR-Zyklen gemäß Bollongino et al. (2013). Für die Sequenzierung wurde das Polymer POP6™ (Applied Biosystems) verwendet.

Next Generation Sequencing (NGS)

Die Sequenzierung von 454-präparierten Proben erfolgte auf dem Gerät der Firma GATC Biotech AG, Konstanz. Die *capture*-Proben wurden entweder einzeln auf dem

MiSeq (Genterprise, JGU Mainz) oder in einem Probenpool auf dem Illumina HiSeq (JGU Mainz) sequenziert, jeweils in einem 50bp *single-end-run*.

Sequenzauswertung und Validierung der Daten

Die Rohdaten-Prozessierung aus der Sanger Sequenzierung und den Sequenzierungen auf den MiSeq- und HiSeq-Geräten erfolgte wie in Bollongino et al. (2014) beschrieben. Die Auswertung des 454-Datensatzes basierte auf dem Perl-Skript „*sort 3*“ (Wilde et al. 2014). Für die Erstellung von Alignments wurde das implementierte Programm SeqManTM der DNASTAR Lasergene® *software* (v. 11.2.1) verwendet.

Mitochondriale SNPs und nukleäre Loci wurden durch 3fache Replikation in unabhängigen PCR-Amplifikationen und aus mindestens zwei Extraktionen verifiziert. Das Authentizitätskriterium für mitochondriale SNPs war ein Vorkommen der entsprechenden Mutation in 75% aller Sequenzen. Für NGS-generierte mitochondriale Daten galt das gleiche Verifikationsschema (≥ 4 Sequenzen und das Vorhandensein eines SNPs in 75% der Sequenzen), wobei nur ein Teil der Proben mehrmals NGS-sequenziert wurde (s. Tabelle A4b im Anhang). Für nukleäre Daten galt die konsistente Genotypisierung des gleichen Allels als Kriterium für Homozygotie; für die Bestimmung von Heterozygotie galt das Auftreten des alternativen Allels bzw. das Auftreten heterozygoter Signale (d.h. Mischsignale) in mindestens zwei unabhängigen PCR-Reaktionen und aus unterschiedlichen Extraktionen. Für die 454-generierten nukleären Daten galt das Verifikationsschema nach Wilde et al. (2014), d.h. eine Basenabdeckung von ≥ 10 Sequenzen. Heterozygotie galt als Auftreten des alternativen Allels in mindestens 1/3 aller Sequenzen.

3. Populationsgenetische Methoden

3.1 Verwendete Datensätze und Gruppierungen für die populationsgenetischen Analysen

Für den Vergleich der nukleären Allelfrequenzen zwischen prähistorischen und modernen Populationen wurden moderne Referenzpopulationen aus Ost-, Mittel- und Nordeuropa aus der Datenbank ALFRED (<http://alfred.med.yale.edu/>; Cheung et al., 2000) entnommen. Nähere Informationen zu den verwendeten modernen Populationen finden sich in Tabelle A10 im Anhang. Als prähistorische Vergleichspopulationen wurden frühneolithische Ackerbauern aus Zentraleuropa (Burger et al., 2007), spätneolithische Bauern aus Westeuropa (Lacan et al., 2011, Plantinga et al., 2012) und spätneolithische Individuen aus der nördlichen Schwarzmeerregion (Wilde et al., 2014) verwendet. Für die Loci SLC24A5, SLC45A2 und HERC2 wurden die im Rahmen dieser Arbeit generierten Daten zusammen mit zwei Individuen aus einer vorangegangenen Publikation (Loschbour (Jäger-Sammler-Fischer) und Stuttgart (Ackerbauer), Lazaridis et al., 2014) gruppiert. Für den Marker LCTa wurden die Daten der mesolithischen Wildbeuter zusammen mit Daten ‚neolithischer‘ Wildbeuter aus Malmström et al. (2010, n=14) gruppiert.

Für die populationsgenetischen Analysen basierend auf den mtDNA-Sequenzen wurden Daten von Haak et al. (2005, 2006, 2008, 2010), Bramanti et al. (2009), Malmström et al. (2009, 2015), Melchior et al. (2010), Lee et al. (2012, 2014a, 2014b), Bollongino et al. (2013), Brandt et al. (2013), Brotherton et al. (2013), DerSarkissian et al. (2013), Fu et al. (2013), Lazaridis et al. (2013), Skoglund (2013), Wilde et al. (2014) sowie Schulz et al. (in Vorbereitung a/b) verwendet (Tabelle A9 im Anhang). Das Auswahlkriterium für die publizierten Daten stellten Geographie, Zeit und ein gesicherter Fundzusammenhang bzw. archäologischer Hintergrund dar. Da maternale Verwandtschaft zwischen Individuen aus dem gleichen Fundort und mit dem gleichen mitochondrialen Haplotypen nicht ausgeschlossen werden kann, gleicher mitochondrialer Haplotyp umgekehrt nicht Verwandtschaft bedeuten muss, wurden identische Haplotypen innerhalb eines Fundkomplexes nur in Fällen nachgewiesener Verwandtschaft bzw. bei Verdacht auf Verwandtschaft reduziert (vgl. Haak et al., 2008, Brandt et al., 2013). Der Ausschluss identischer Haplotypen innerhalb eines Fundplatzes erhöht u.a. die Haplotypendiversität und die genetische Unterschiedlichkeit zu anderen Populationen, was in einer generellen Überschätzung

der Diversität innerhalb einer Gruppe als auch in einer Überschätzung der genetischen Distanzen zwischen Gruppen resultiert. Aufgrund der Inklusion identischer Haplotypen innerhalb eines Fundortes, wie sie in der vorliegenden Arbeit erfolgte, geben die populationsgenetischen Ergebnisse somit untere Schätzungen für die Diversität innerhalb einer Gruppe und die Distanzen zwischen Gruppen wider.

Für die Analysen wurde der gesamte Datensatz auf 317bp geschnitten (np 16064-16380 basierend auf der rCRS, GenBank NC_012920). Individuen wurden nach Geographie, Chronologie und Subsistenzweise gruppiert, wobei die Gruppierung einen Kompromiss darstellt zwischen Datenverteilung und Demographie. Geographisch und zeitlich isolierte Funde (Lesnika Höhle) wurden in den Analysen nicht berücksichtigt, ebenso Funde aus ungewissem Kontext (undatierte Funde aus Minino). Die Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) erfolgte unterteilt nach Subsistenzweise und Chronologie (prä-neolithische Jäger-Sammler-Fischer und Bauern), sowie nach Region (Nordosteuropa, Zentraleuropa und das Baltikum für Mesolithiker, Zentraleuropa und Nordzentral- und Nordeuropa für Ackerbauern). Die Gruppierungen für die Analyse der paarweisen genetischen Distanzen erfolgten wie folgt (vgl. auch Tabellen 4.2 und Tabellen A8 und A9 im Anhang):

a)

Gruppe	n	Datierung	Beschreibung
JS Ost	23	bis zum 6.Jt. v. Chr.	(Phase I) Mesolithiker aus Nordosteuropa
JS ME	12	bis zum 7. Jt. v. Chr.	(Phase I): Mesolithiker aus Zentraleuropa
JS NE I	25	bis zum 4. Jt. v. Chr.	Phase I: Mesolithiker aus Nordzentral- und Nordeuropa
JS Baltikum SO II	18	ca. 4./3. Jt. v. Chr.	Phase II: ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen Baltikum (Norddeutschland, Polen)
JS Baltikum W II	28	ca. 3. Jt. v. Chr.	Phase II: ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem westlichen Baltikum (Schweden, Grübchenkeramische Kultur)

wobei Individuen aus Phase I vor dem Beginn des lokalen Neolithikums datieren (mesolithische Jäger-Sammler-Fischer), während Individuen aus Phase II unmittelbar von ackerbauwirtschaftenden Gruppen umgeben waren und eine Vermischung mit Bauern nicht ausgeschlossen werden kann (‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer). In der osteuropäischen Archäologie wird das Neolithikum durch den Gebrauch bzw. die Produktion von Keramik definiert (u.a. Rimantienė, 1992, Kuzmin & Orlova, 2000, Dolukhanov & Shukurov, 2004, Piezonka, 2008, Vybornov, 2008; vgl. Tabelle A1 im Anhang). Auf diese Einteilung wurde in der vorliegenden Arbeit verzichtet;

Gruppen wurden stattdessen basierend auf Subsistenzweise und Chronologie gebildet.

Für den Jäger-Sammler-Fischer-Datensatz aus Nordzentral- und Nordeuropa (Gruppe JS ME/ NE I) wurden drei geographische Alternativgruppen erstellt:

b)

Gruppe	n	Datierung	Beschreibung
JS Baltikum SW I	13	bis zum 5. Jt. v. Chr.	Phase I: Mesolithiker aus dem südwestlichen Baltikum (Norddeutschland und Schweden)
JS Baltikum O I	12	bis zum 4. Jt. v. Chr.	Phase I: Mesolithiker aus dem östlichen Baltikum (Litauen und Lettland)
bzw.			
JS Baltikum SO I	17	bis zum 5. Jt. v. Chr.	Phase I: Mesolithiker aus dem südöstlichen Baltikum (Norddeutschland, Litauen und Lettland)
JS Baltikum W I	8	bis zum 6. Jt. v. Chr.	Phase I: Mesolithiker aus dem westlichen Baltikum (Schweden)
bzw.			
JS Baltikum W I	8	bis zum 6. Jt. v. Chr.	Phase I: Mesolithiker aus dem westlichen Baltikum (Schweden)
JS Baltikum O I	12	bis zum 4. Jt. v. Chr.	Phase I: Mesolithiker aus dem östlichen Baltikum (Litauen und Lettland)
JS NME I	17	bis zum 7./4. Jt. v. Chr.	Phase I: Mesolithiker aus Zentraleuropa und dem südlichen Baltikum (Norddeutschland)

Für die Analyse der neolithischen Transition in Norddeutschland erfolgte die Einteilung für die Jäger-Sammler-Fischer-Populationen wie in a) beschrieben und zusätzlich mit folgenden Gruppen:

Gruppe	n	Datierung	Beschreibung
Neo I ME	88	5500-5000 v. Chr.	Zentraleuropäisches Frühneolithikum
Neo II ME	55	5000-4000 v. Chr.	Zentraleuropäisches Mittelneolithikum
Neo III ME	71	4000-2800 v. Chr.	Zentraleuropäisches Spätneolithikum
Neo IV ME	63	2800-2000 v. Chr.	Zentraleuropäisches Endneolithikum
Jamnaja	21	ca. 2750 v. Chr.	Nordpontische Bronzezeit
Neo I NE	30	4000-2800 v. Chr.	Nordzentral- & nordeuropäisches Frühneolithikum
Neo II NE	12	2800-1800 v. Chr.	Nordzentral- & nordeuropäisches Spätneolithikum

Alternativ wurde die Gruppe Neo I NE geographisch unterteilt:

Gruppe	n	Datierung	Beschreibung
Neo I NME	21	3600-2800 v. Chr.	Nordzentraleuropäisches Frühneolithikum (Norddeutschland)
Neo I NE	9	3250-2900 v. Chr.	Nordeuropäisches Frühneolithikum (Schweden)

Für neolithische Gesellschaften wurden lokale Kulturgruppen nicht berücksichtigt. Die Einordnung erfolgte ausschließlich basierend auf chronologischen Stufen; d.h. Gruppen stellen hier Populationen innerhalb eines zeitlich definierten Raumes unabhängig ihres Fundinventars dar.

Region	Nordzentral- & Nordeuropa		Zentraleuropa		Osteuropa		
Jahre v. Chr.							
16000-5500	JS NE I (25)		JS ME (12)		JS Ost (23)		
5500-5000	<i>JS Baltikum SW I (13)</i>		Neo I ME (88)				
	<i>JS Baltikum O I (12)</i>						
	<i>JS Baltikum SO I (17)</i>						
5000-4000	<i>JS Baltikum W I (8)</i>		Neo II ME (55)				
	<i>JS NME I (17)</i>						
4000-2800	JS Baltikum SO II (18)	Neo I NE (30)	Neo III ME (71)				
	JS Baltikum W II (28)	<i>Neo I NME (21)</i>					
		<i>Neo I NE (9)</i>					
2800-1800		Neo II NE (12)	Neo IV ME (63)		Jamnaja (21)		
Jäger-Sammler-Fischer	mesolithische Jäger-Sammler-Fischer		„neolithische“ Jäger-Sammler-Fischer		Mesolithische Jäger-Sammler-Fischer aus Zentral- und Nordzentraleuropa		
Ackerbauern	Zentraleuropa				Nordeuropa		nordpontische Bronzezeit
	Frühneolithikum	Mittelnolithikum	Spätneolithikum	Endneolithikum	Frühneolithikum	Spätneolithikum	

Tab.4.2: Verwendete Gruppierungen für die populationsgenetischen Analysen. n= Anzahl an Individuen. Kursiv alternative Gruppierungen basierend auf Geographie

3.2 mtDNA basierte populationsgenetische Analysen

Für die populationsgenetischen Analysen basierend auf 317bp der mitochondrialen HVR1-Region wurden paarweise genetische Distanzen zwischen Populationen (F_{ST}) berechnet, sowie Analysen der molekularen Varianz (AMOVA; Excoffier et al., 1992) und Neutralitätstests (Tajima's D und Fu's F_s , Tajima, 1989, Fu 1997) mit jeweils 10000 Permutationen durchgeführt. Zusätzlich wurden die Haplotypendiversität, die Nukleotiddiversität und die *mean number of pairwise differences* innerhalb der Gruppen berechnet. Alle Kalkulationen erfolgten mit dem Programm Arlequin, Ver. 3.11 (Excoffier et al., 2005).

Weiterhin wurde für die drei Jäger-Sammler-Fischer-Populationen aus Nordost- und Nordzentraleuropa (Gruppen JS Ost, JS NE I, JS Baltikum SO II bzw. die jeweiligen alternativen regionalen Gruppen) und die beiden nordzentraleuropäischen Farmer-Populationen (Neo I NE, Neo II NE bzw. die alternativen regionalen Gruppen) der Anteil an paarweisen gemeinsamen Haplotypen (*haplotype sharing*) errechnet. Für jeden Haplotypen, welcher in der jeweiligen Population präsent ist, wurde dabei die Häufigkeit in einer anderen prähistorischen Population errechnet und dann durch die Gesamtanzahl an Individuen dividiert.

Die Visualisierung genetischer Distanzen zwischen Populationen erfolgte mittels nicht-metrischer multidimensionaler Skalierung (MDS; Young et al., 1978), bei welcher Populationen entsprechend räumlich angeordnet werden. MDS-Plots basierend auf den Reynolds-umgewandelten genetischen Distanzen (Reynolds et al., 1983) wurden mit dem Programm IBM SPSS (ver. 22, SPSS, Inc.) durchgeführt.

Eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) wurde basierend auf den Haplotypenfrequenzen innerhalb einer Population durchgeführt. Die Hauptkomponentenanalyse erfolgte ebenfalls mit dem Programm IBM SPSS (ver. 22, SPSS, Inc.).

Um zu testen, ob genetische Distanzen positiv mit geographischen bzw. zeitlichen Distanzen korreliert sind, wurden mit der Funktion *mantel.rtest* des CRAN-R-Pakets *ade4* Mantel-Tests durchgeführt (Mantel, 1967). Die genetisch-geographische Korrelationsanalyse wurde für die drei prä-neolithischen Jäger-Sammler-Fischer-Gruppen durchgeführt, die genetisch-temporale Korrelationsanalyse zwischen nordzentral- und nordeuropäischen mesolithischen Jäger-Sammler-Fischern und den und neolithischen Ackerbauern. Alle Tests liefen mit 10000 Permutationen.

5. Ergebnisse

1. Paläogenetische Methoden

1.1 Amplifikationserfolg für die mitochondriale DNA

Der Erfolg für die mtDNA-Amplifikation mittels Einzel-PCR lag bei 68% mit deutlichen Unterschieden zwischen einzelnen Regionen (Abb. 5.1), sowie zwischen als auch innerhalb von Fundorten. Das Probenmaterial aus Deutschland, welches in seinen Lagerungskonditionen am heterogensten war- mit Individuen aus Erdbestattungen in Löss- und kalkarmen Böden, aus Unterwasserbergungen, sowie aus Megalithgräbern (vgl. Tabelle A1 im anhang), zeigt diese Variabilität: Proben aus megalithischem Fundkontext (Panker, Liepen, Kruckow, Alt Reddevitz) zeigen eine durchgehend schlechte molekulare Erhaltung im Vergleich zu bodengelagerten Funden aus südlicheren Löss-Regionen (Wittmar, Rössen). Eine positive Korrelation zwischen molekularem Erhaltungszustand und Alter ist nicht erkennbar (Burger et al., 1999), was der höhere Amplifikationserfolg für mesolithische Individuen demonstriert. Drei Proben wiesen extraktunabhängig gemischte Haplotypen-Signale auf. Bei einer weiteren Probe (KIZ1) kann eine Kontamination während der Probenbergung nicht ausgeschlossen werden, da Probengeber und untersuchtes Individuum die gleichen polymorphen Positionen besitzen. 25 Proben lieferten keine oder nicht-reproduzierbare Amplifikationsprodukte (s. Tabellen 5.6 und A5 im Anhang).

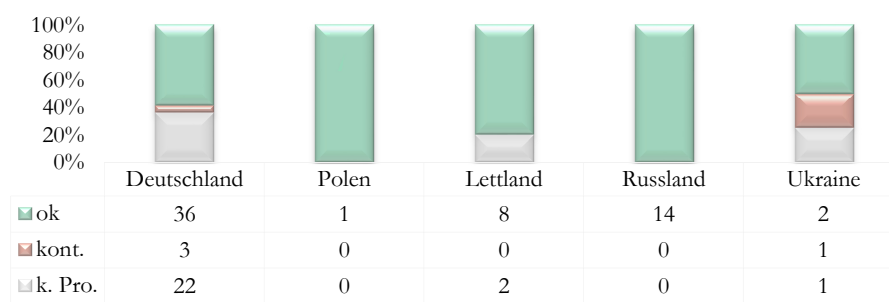


Abb. 5.1: Relativer Amplifikationserfolg für die mtDNA gruppiert nach geographischer Herkunft des Probenmaterials. ok= Anzahl an Individuen mit amplifizierbaren und reproduzierbaren Ergebnissen, k. Pro.= Anzahl an Individuen, welche keine (reproduzierbaren) Amplifikationsprodukte lieferten, kont.= Anzahl an Individuen, deren Probenmaterial kontaminiert war.

16 Individuen wurden mittels mitochondrialer Multiplex-PCR amplifiziert. Bei knapp 44% war die Reaktion erfolglos, für 77% der Proben, welche sequenziert wurden, war die Basenabdeckung (≥ 4) ausreichend für eine sichere Bestimmung von Polymorphismen. Abbildung 5.2 zeigt den relativen Amplifikationserfolg je nach verwendetem Multiplex-Set.

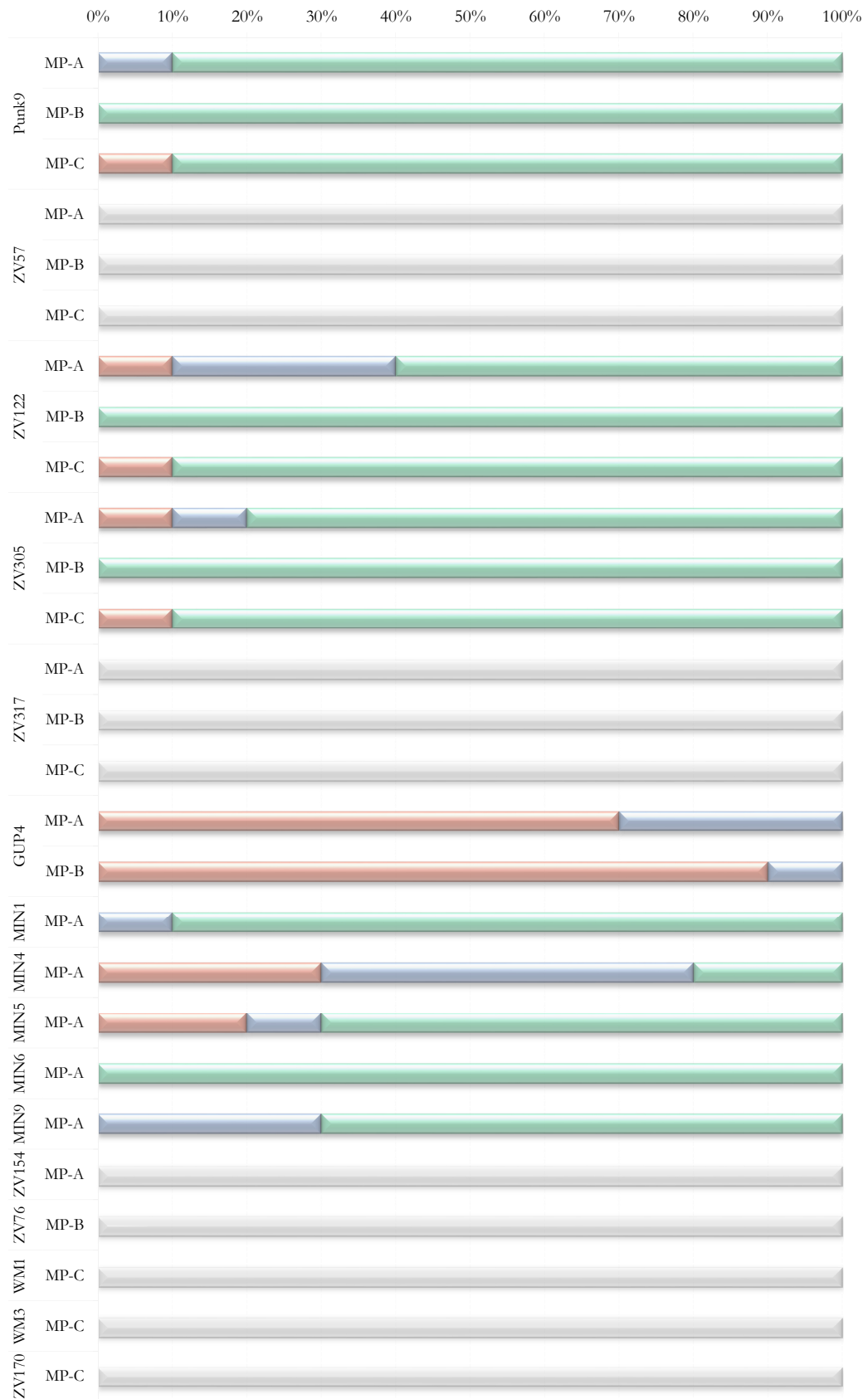


Abb. 5.2 Amplifikations- und 454-Sequenziererfolg für die mtDNA-Multiplex-PCR-Amplifikation. Grau= kein Amplifikationsprodukt, rot= keine Sequenzierdaten, blau= Basenabdeckung <4, grün= Basenabdeckung ≥ 4. Die Basenabdeckung ist berechnet ausschließlich für SNPs innerhalb der kodierenden Region. MP-A/B/B beziehen sich das jeweilige Multiplex-Set für die Amplifikation.

DNA-Extrakte von zwölf Individuen wurden in *libraries* überführt. Für sechs Individuen erfolgte die Erstellung doppelt (vgl. Tabelle A4b im Anhang). Knapp 90% aller *library*-Erstellungen waren erfolgreich und wurden gezielt auf mitochondriale DNA-Moleküle angereichert. Das *capture enrichment* war in 74% aller Reaktionen erfolgreich. 13 Proben wurden auf dem HiSeq- und fünf Proben auf dem MiSeq-Gerät sequenziert. Für vier Individuen (Min4, Min1, ZV122, GR2) wurden nahezu vollständige mitochondriale Genome (Mitogenome) generiert, deren durchschnittliche Basenabdeckung ausreichend für eine zuverlässige Haplotypen-Bestimmung war (s. Tabelle A4b und A5 im Anhang). Abbildung 5.3 zeigt den prozentualen Anteil an sequenziertem Mitogenom je sequenzierter Probe.

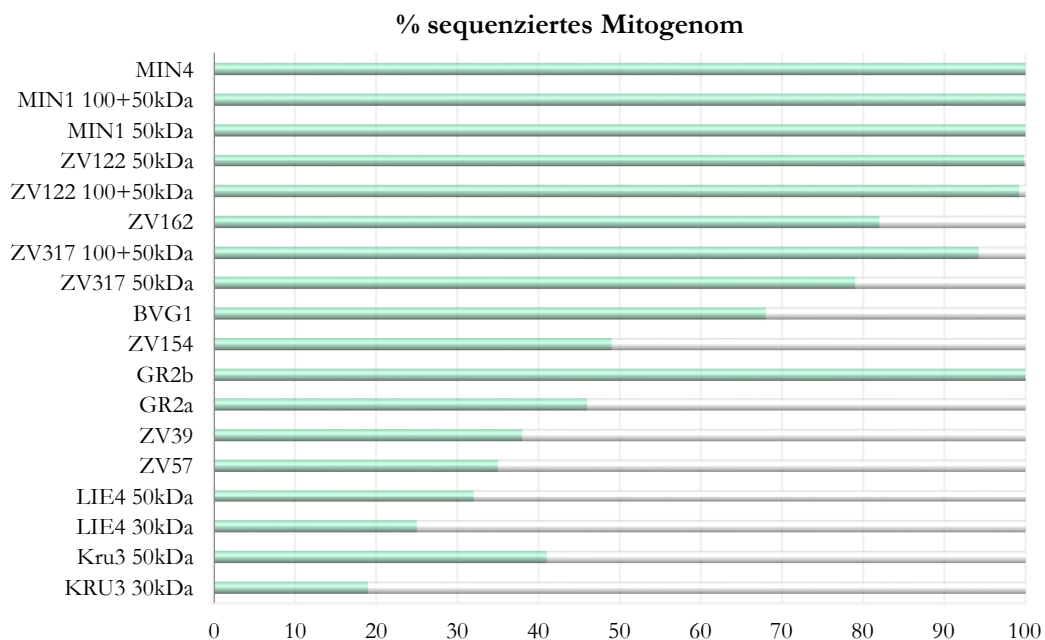


Abb. 5.3: Relativer Sequenziererfolg für Proben-*libraries*. Grün= Anteil an sequenziertem Mitogenom, grau= Anteil an nicht abgedecktem Mitogenom. 30/50/100kDa geben jeweils von der Standardextraktion abweichende Amikon-Filter an.

1.2 Amplifikationserfolg für die nukleäre DNA

Der Analyseerfolg für die fünf untersuchten nukleären Loci mittels Einzel-PCR-Amplifikation und direkter Sequenzierung lag bei 61% (n= 20) für den LCTa-Locus, 64% (n=23) für den SLC24A5-Locus, 79% (n=23) für das SLC45A2-Allel und 15% (n=2) für die Mutation auf dem HERC2-Gen. Die Amplifikation des Allels auf dem Tyrosinase-Gen war erfolglos mit der Einzel-PCR-Amplifikation (s. Abbildung 5.4 und Tabelle 5.6, sowie Tabelle A6 im Anhang).

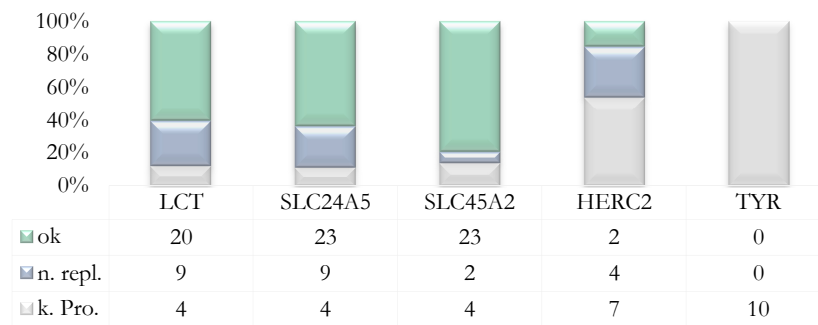


Abb. 5.4: Relativer Amplifikationserfolg für nukleäre Loci im Einzel-PCR-Reaktionsansatz. ok= Anzahl an Individuen, für welche reproduzierbare Ergebnisse erzielt wurden, n. repl.= Anzahl an Individuen, deren Sequenzierergebnisse nicht reproduziert werden konnten, k. Pro.= Anzahl an Individuen ohne (reproduzierbare) Amplifikationsprodukte.

15 Individuen wurden mit dem nukleären Multiplex-PCR-Ansatz amplifiziert. Für vier Individuen (ZV57, ZV76, ZV154, ZV317) war die Amplifikation erfolglos. Im Hinblick auf die fünf im Rahmen dieser Arbeit fokussierten Loci lag der Analyseerfolg (d.h. eine Basenabdeckung ≥ 10) bei 36% für den TYR-Locus (n=4), 27% (n=3) für den LCTa-Locus und HERC2 und 9% (n=1) für SLC24A5 und SLC45A2 (s. Abbildung 5.5 und Tabelle 5.6, sowie Tabelle A3 im Anhang).

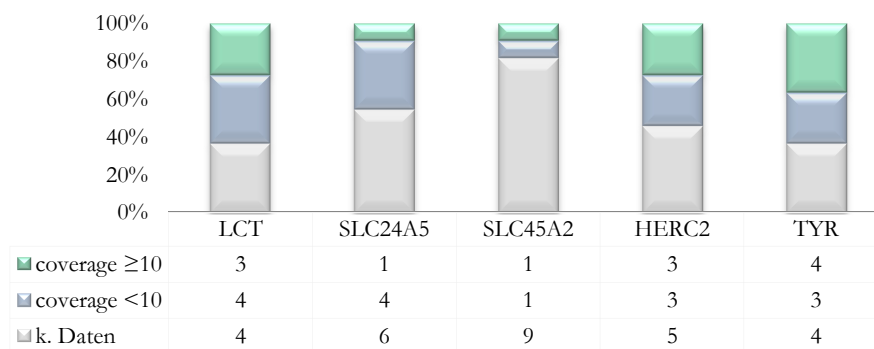


Abb. 5.5: Sequenziererfolg für die 454-Sequenzierung von LCT, SLC24A5, SLC45A2, HERC2 und TYR. Grau= keine Sequenzdaten, blau= Basenabdeckung < 10, grün= Basenabdeckung ≥ 10 .

1.3 Authentifikation der Analyse-Ergebnisse

Für die Authentifikation der Ergebnisse mittels Einzel-PCR-Amplifikation und direkter Sequenzierung wurden die Amplifikation aus vier (mtDNA) bzw. drei (nukleäre Marker) unabhängigen Reaktionen und aus zwei unabhängigen Extraktionen vorausgesetzt. Für die Authentifizierung der NGS-Ergebnisse wurde eine Abdeckung von mindestens vier (mtDNA) bzw. zehn (nukleäre Marker) vorausgesetzt. Soweit möglich wurden die unabhängige Analyse von Individuen und die Reproduktion aus zwei unterschiedlichen Knochenelementen angestrebt.

Neun Individuen erfüllten nicht das Authentifizierungsschema für die mitochondriale DNA, wurden allerdings in den populationsgenetischen Analysen berücksichtigt. Dies betrifft folgende Individuen: MIN6 und MIN9 wurden aufgrund des geringen vorhandenen Knochenmaterials jeweils nur einmal extrahiert. Für diese Proben wurden mehrere PCR-Amplifikationen durchgeführt. Teilsequenzen der HVR1 und einige SNPs wurden zusätzlich mittels Multiplex-PCR-Amplifikation und 454-Sequenzierung repliziert. Die Sequenzergebnisse beider Individuen waren durchgehend konsistent, weshalb die Ergebnisse als erfolgreich authentifiziert betrachtet wurden. Die mtDNA-Sequenzergebnisse der Individuen LIE4, PUNK1, PUNK2, PUNK8 und WM6 wurden zum Teil nur zwei Mal repliziert. Polymorphe Positionen wurden akzeptiert, wenn sie in zwei von drei Sequenzen auftraten. Material des Individuums ZV39 wurde unabhängig voneinander vier Mal und aus zwei verschiedenen Skelettelementen (Femur und Zahn) extrahiert und insgesamt 12 Mal auf die mitochondriale HVR1-Region analysiert. Die Nukleotidpositionen 16189 und 16192 zeigten durchgehend ambivalente (C, T bzw. Y) Signale und wurden daher mit einem ‚Y‘ markiert (Cornish-Bowden, 1985). Gleiches galt für die Individuen PUNK7 (16188Y) und LEC2 (16294Y).

Für die nukleären Daten galten Allele durch die dreifache Replikation mittels Einzel-PCR-Amplifikation oder durch die 10fache Abdeckung von 454-Sequenzdaten als authentifiziert. Einige SNPs, welche nicht das Replikationsschema erfüllten, wurden in die Berechnungen der Allelfrequenzen einbezogen (vgl. Tabelle A6 im Anhang), wenn auf Basis der mtDNA-Analysen eine Kontamination der Proben ausgeschlossen werden konnte. Unterteilt nach Loci betrifft das folgende Individuen:

SLC24A5: MIN4 und MIN12 lieferten insgesamt drei Sequenzen aus zwei Extraktionen und jeweils nur eine bzw. zwei Sequenzen aus 454-Runs.

SLC45A2: MIN9 lieferte insgesamt nur drei Sequenzen aus der Sanger Sequenzierung.

LCTa: MIN9 lieferte nur insgesamt sieben Sequenzen aus zwei unabhängigen 454-Sequenzierungen.

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse der mitochondrialen und nukleären Analysen unterteilt nach Geographie und Kultur findet sich in Tabelle 5.6.

Tab.5.6. Zusammenfassung der paläogenetischen Analysen. Proben sind chronologisch absteigend aufgelistet und unterteilt nach Gruppe und Fundort. JS Ost= Jäger-Sammler-Fischer aus Nordsteuropa; JS ME= prä-neolithische Individuen aus Zentraleuropa; JS NE I= prä-neolithische Individuen aus Nordzentraleuropa; JS Baltikum SO II= ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen Baltikum; Neo II ME= mittelnolithische Bauern aus Zentraleuropa; Neo I/II NE= früh-/ spätnolithische Bauern aus Nordzentraleuropa. P= paläolithisch. M= Mesolithisch. *gemitteltes Alter. ** Individuen wurden bereits in Bramanti et al. (2009) auf den mtDNA Haplotypen untersucht. 1= Daten generiert durch Sanger Sequenzierung, 2= Daten generiert durch NGS (454 Sequenzierung oder Sequenzierung auf den HiSeq/MiSeq-Geräten). Fett formatiert= reproduzierte Ergebnisse. n.a. = nicht analysiert. k.E.= kein Ergebnis oder unzureichende Daten.

Gruppe	Fundort	Archäologische Benennung	Lab-ID	Alter (kalibriert v. Chr.)	mtDNA Haplogruppe	LCTa (anzestrales Allel: C)	SLC24A5 (anzestrales Allel: G)	SLC45A2 (anzestrales Allel: C)	HERC2 (anzestrales Allel: A)
-	Lesnika Höhle		LEC1	11215	J ¹	n.a.	A/A ¹	G/G ¹	n.a.
-	Lesnika Höhle	Lsa 031	LEC2	-(MF)	U5a ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Kizil-Koba	H. sapiens cranium 2013	KIZ1	-(P?)	T1a (k ²) ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Zoologichna Höhle	H. sapiens 2009 Karst-Höhle	Zoo1	-(P?)	HP ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
JS Ost	Minino	I, 19/3	MIN1	8723	U4a ^{1,2}	C/C ¹	A/A ¹	C/G ¹	G/G ¹
JS Ost	Minino	I, 19/2	MIN4	8573	U5a ¹	C/C ¹	A/A ¹	G/G ¹	A/A ¹
JS Ost	Minino	II, V	MIN11	8512*	U4a ¹	C/C ¹	A/A ¹	C/G ¹	n.a.
JS Ost	Minino	I, 20	MIN10	8381*	U4 ¹	C/C ¹	A/A ¹	C/G ¹	n.a.
JS Ost	Minino	II, III	MIN3	7472	U4a ¹	n.a.	A/A ¹	C/C ¹	n.a.
JS Ost	Minino	I, 3	MIN5	6129	U4a ^{1,2}	C/C ^{1,2}	A/A ¹	C/C ¹	A/A ¹
JS Ost	Minino	I, 4	MIN6	5601	K1a ^{1,2}	C/T ²	A/A ^{1,2}	G/G ^{1,2}	A/G ^{1,2}
JS Ost	Minino	I, 5	MIN8	5155	U4a ¹	C/C ¹	A/A ¹	C/C ¹	n.a.
-	Minino	I, 11	MIN2	-(MF)	U4 ¹	n.a.	A/A ¹	C/C ¹	n.a.
-	Minino	II, V	MIN7	-(MF)	U5a ¹	C/C ¹	A/A ¹	C/G ¹	n.a.
-	Minino	I, 22/2	MIN9	-(MF)	U5a ^{1,2}	C/C ²	A/A ^{1,2}	G/G ¹	A/A ²
-	Minino	II, I/1	MIN12	-(MF)	U4 ¹	C/C ²	G/G ^{1,2}	C/G ¹	A/G ²
JS Ost	Beregovaya-2	2008 Schicht III Abschnitt 10	BVG2	ca. 7038*	U4 ¹	k.E. ²	k.E. ²	k.E. ²	k.E. ²
JS Ost	Beregovaya-2	2008 Schicht II Abschnitt 10	BVG1	ca. 6162*	U4 ¹	C/C ²	k.E. ²	C/C ^{1,2}	k.E. ²

Gruppe	Fundort	Archäologische Benennung	Lab-ID	Alter (kalibriert v. Chr.)	mtDNA Haplogruppe	LCTa (anzentrales Allel: C)	SLC24A5 (anzentrales Allel: G)	SLC45A2 (anzentrales Allel: C)	HERC2 (anzentrales Allel: A)
Paläolithische und mesolithische Individuen, ff.									
JS ME	Masycka Höhle	514	MAS1	16364	U1	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
JS ME	Hohler Fels	HF49 Ib1 66	49I**	13649*	n.a.	n.a.	A/G¹	k.E.	n.a.
JS ME	Hohler Fels	HF101c 405	101**	13649*	n.a.	n.a.	A/A ¹	k.E.	n.a.
-	Blaubeuren-Altental	M2 Schädel	U1	8929	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
JS ME	Falkensteiner Höhle		FH**	7215	n.a.	n.a.	A/A ¹	k.E.	n.a.
JS ME	Hohlenstein Stadel	HS5830a	30a**	ca. 6743	n.a.	n.a.	A/A ¹	n.a.	n.a.
JS ME	Hohlenstein Stadel	HS5830b	30b**	ca. 6743	n.a.	n.a.	A/A ¹	n.a.	n.a.
-	Blaubeuren-Altental	Molar 1.8	U2	- (M)	H1a ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Rammingen		U3	6279*	k.E. ¹	n.a.	n.a.	C/G ¹	n.a.
JS NE I	Zvejnieki	Grab 305	ZV305	7279	U5^{1,2}	C/C^{1,2}	A/A¹	C/G^{1,2}	A/G^{1,2}
-	Zvejnieki	Grab 170	ZV170	7182	k.E. ¹	k.E. ¹	A/G ¹	k.E. ¹	k.E. ¹
-	Zvejnieki	Grab 154	Zv154	6565	U5a ²	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
JS NE I	Zvejnieki	Grab 35	ZV35	6350	H1a¹	k.E. ¹	k.E. ¹	C/C¹	k.E. ¹
JS NE I	Zvejnieki	Grab 76	ZV76	5802	U5a¹	C/C¹	G/G¹	C/C¹	k.E. ¹
JS NE I	Zvejnieki	Grab 57	ZV57	5722	U5^{1,2}	C/C ¹	A/G¹	C/G¹	k.E. ¹
JS NE I	Zvejnieki	Grab 39	ZV39	5681	HV12^{1,2}	C/C¹	A/G¹	C/G¹	k.E. ¹
JS NE I	Zvejnieki	Grab 122	ZV122	5383	U5a^{1,2}	C/C^{1,2}	G/G¹	C/G¹	G/G^{1,2}
JS NE I	Zvejnieki	Grab 162	ZV162	4470	U4a^{1,2}	C/C ¹	A/A ¹	C/C¹	k.E. ¹
JS NE I	Zvejnieki	Grab 317	ZV317	3890	U4a^{1,2}	C/C¹	A/A¹	C/C¹	n.a.
JS NE I	Groß Fredenwalde	Individuum 3	FRE4	6048	U5b¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
JS NE I	Groß Fredenwalde	Individuum 1	FRE3	5825	U5b¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
JS NE I	Criewen	1961: 82/7	GR2	4768	U4b^{1,2}	C/C¹	G/G¹	C/C¹	n.a.
JS NE I	Criewen	1961/82	GR1	4602	U5b¹	C/C¹	G/G¹	C/C¹	n.a.

Gruppe	Fundort	Archäologische Benennung	Lab-ID	Alter (kalibriert v. Chr.)	mtDNA Haplogruppe	LCTa (anzentrales Allel: C)	SLC24A5 (anzentrales Allel: G)	SLC45A2 (anzentrales Allel: C)	HERC2 (anzentrale Allel: A)
Paläolithische und mesolithische Individuen, ff.									
JS Baltikum SO II	Grube Rosenhof	LA 58 SH2011-2 (Ros.78/86) SH0511-2	ROS14	3900	U5a ¹	C/C ¹	G/G ¹	C/C ¹	G/G ¹
-	Grube Rosenhof	LA 58; SH2011-1 SH0511-1	ROS13	3889	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neolithische Individuen aus Mittel- und dem nördlichen Mitteleuropa									
Neo II ME	Wittmar	Grab 1	WM1	4519	T2b ¹	C/C ¹	k.E. ¹	n.a.	n.a.
Neo II ME	Wittmar	Grab 32	WM5	4415	N1a ¹	C/T ¹	A/A ¹	n.a.	n.a.
Neo II ME	Wittmar	Grab 2	WM3	ca. 4500	U5a ¹	C/C ¹	G/G ¹	n.a.	n.a.
Neo II ME	Wittmar	Grab 40	WM6	ca. 4500	H ¹	C/C ¹	A/A ¹	n.a.	n.a.
-	Wittmar	Grab 2	WM2	ca. 4500	H1a ¹	C/C ¹	A/G ¹	n.a.	n.a.
Neo II ME	Rössen	Ig 3574a	RS2	ca. 4100	T2b ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo II ME	Rössen	Ig BC 1058	RS1	4075	T2b ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Eckernförde	LA 29; SH2011-5	ECK1	3628	J ¹	C/C ¹	k.E. ¹	n.a.	n.a.
-	Ketzin	1960:1/21	KE2	3437	k.E. ¹	T ¹ /T ¹	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Ketzin	1995:331/316	KE1	3172	T ¹	C/C ¹	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Ketzin	1960:1/10	KE4	3008	J1c ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Ketzin	1960:1/24	KE3	2974	K ¹	C/C ¹	n.a.	n.a.	n.a.
-	Wolkenwehe	LA 154; SH2011-6	WOL1	3668	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Passow	19898/855	PAS1	ca. 3200	K ¹	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.
-	Landkirchen	LA 117; SH2011-7	LA1	3162	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Wangels	LA 505; SH2011-4 SH0511-4	WAN11	2831	KP ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Wangels	LA 505; SH2011-3 SH0511-3	WAN12	2743	H14P ¹	C/C ¹	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Panker	2021 (1264)	PUNK1	ca. 2800	K2a ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Panker	183	PUNK2	ca. 2800	H ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.

Gruppe	Fundort	Archäologische Benennung	Lab-ID	Alter (kalibriert v. Chr.)	mtDNA Haplogruppe	LCTa (anzestrales Allel: C)	SLC24A5 (anzestrales Allel: G)	SLC45A2 (anzestrales Allel: C)	HERC2 (anzestrales Allel: A)
Neolithische Individuen aus Mittel- und dem nördlichen Mitteleuropa, ff.									
-	Panker	467	PUNK3	ca. 2800	k.E.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Panker	288	PUNK4	ca. 2800	k.E.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Panker	1259	PUNK5	ca. 2800	J ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Panker	2006 (1271)	PUNK6	ca. 2800	k.E.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Panker	863	PUNK7	ca. 2800	J ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Panker	692	PUNK8	ca. 2800	H1b ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Panker	766	PUNK9	ca. 2800	H1c ^{1,2}	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Carmzow	SVA 1987/60	HGW5	ca. 2750	H3v+16093 ¹	k.E. ²	A/A ²	k.E. ²	k.E. ²
-	Alt Reddevitz	SVA 1986/55/157a	HGW1	ca. 2750	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Alt Reddevitz	SVA 1986/55/158	HGW2	ca. 2750	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Alt Reddevitz	SVA 1986/55/167	HGW3	ca. 2750	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Graftitz	SVA 1960/109	HGW4	ca. 2750	k.E.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Kruckow	91 69/3778	KRU2	ca. 2750	W ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Kruckow	35 69/3731	KRU3	ca. 2750	H7 ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Kruckow	382 69/3759	KRU4	ca. 2750	HP ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Kruckow	65 69/3736	KRU5/6	ca. 2750	H ¹	C/C ¹	n.a.	n.a.	n.a.
-	Liepen	Knochen 116 65/28 63	LIE1	ca. 2750	(k)	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Liepen	Schicht I 65/28 64 Knochen 484	LIE2	ca. 2750	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Liepen	Gang 65/28 63 Knochen 556	LIE3	ca. 2750	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Liepen	65/30, Knochen 628	LIE4	ca. 2750	H ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.

Gruppe	Fundort	Archäologische Benennung	Lab-ID	Alter (kalibriert v. Chr.)	mtDNA Haplogruppe	LCTa (anzestrales Allel: C)	SLC24A5 (anzestrales Allel: G)	SLC45A2 (anzestrales Allel: C)	HERC2 (anzestrales Allel: A)
Neolithische Individuen aus Mittel- und dem nördlichen Mitteleuropa, ff.									
Neo I NE	Liepen	65/30, Knochen 622	LIE5	ca. 2750	H24 ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Liepen	65/28 59	LIE6	ca. 2750	k.E. ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Liepen	65/28 59	LIE7	ca. 2750	(k)	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Liepen	65/28 59	LIE8	ca. 2750	K ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo I NE	Liepen	Knochen 539 65/28 59	LIE9	ca. 2750	H ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Liepen	Knochen 313 65/28 59	LIE10	ca. 2750	k.E.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
-	Liepen	Knochen 313 65/28 59	LIE11	ca. 2750	k.E.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo II NE	Groß Upahl	59/66 Schädel A	GUP8	2181	T2b ¹	k.E. ²	k.E. ²	k.E. ²	k.E. ²
Neo II NE	Groß Upahl	59/66, Schädel unter dem Schädel bei Gefäß (2 Schädel?)	GUP1	1848	K ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo II NE	Groß Upahl	59/66 Schädel A	GUP2	ca. 2000	N1a ¹	C/C ¹	n.a.	n.a.	n.a.
Neo II NE	Groß Upahl	FP 16 59/66 Schädel C	GUP4	ca. 2000	U5a ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo II NE	Groß Upahl	59/66	GUP5	ca. 2000	H5 ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
Neo II NE	Groß Upahl	FP 16 59/66 Schädel B	GUP6	ca. 2000	H2a ¹	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.

1.4 Kontamination in Einzel-PCR-Amplifikationen

Bei der Amplifikation der HVR1-Region zeigten 2,8% aller Leerkontrollen ein Amplifikationsprodukt. Davon lieferten 23 Leerkontrollen mit amplifizierten Produkten auswertbare Sequenzen. Eine Liste mit den SNPs der kontaminierten Leerkontrollen findet sich im Anhang in Tabelle A7. Die mitgeführten Leerkontrollen bei der Amplifikation nukleärer Loci zeigten keine Verunreinigungen. Abbildung 5.7 zeigt die Kontaminationsrate verteilt auf einzelne Primer-Systeme.

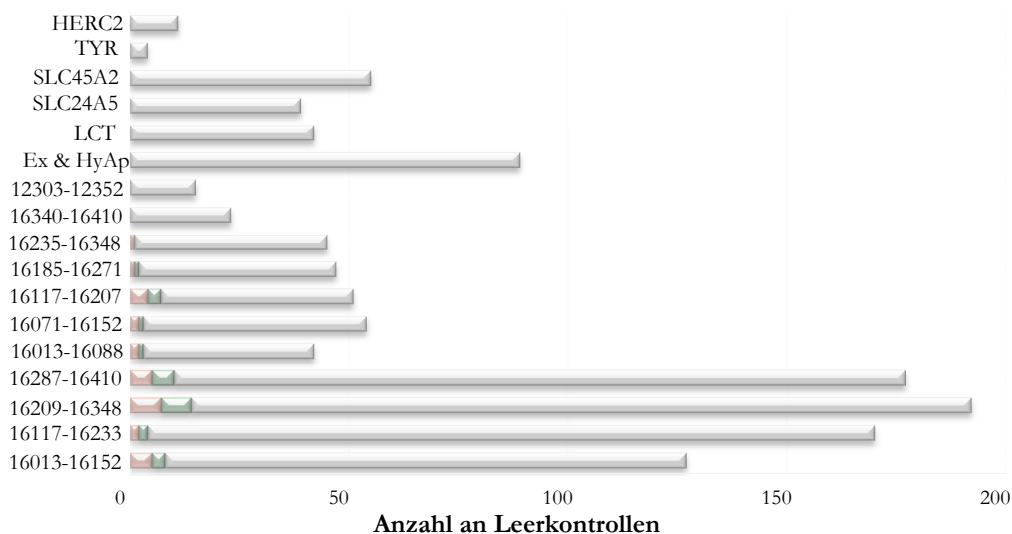


Abb. 5.7: Verteilung von kontaminierten Leerkontrollen in Einzel-PCR-Amplifikationen. Angegeben sind die jeweiligen nukleären Loci bzw. mitochondrialen Abschnitte. Ex= Extraktionsleerkontrollen, HyAp= Hydroxylapatitkontrollen. Rot= Leerkontrollen mit Amplifikationsprodukt, grün= auswertbare Leerkontrollen, grau= mitgelaufene Leerkontrollen ohne messbare Kontaminationen.

2. Allelfrequenzen

Abbildung 5.8 listet die Allelfrequenzen für die vier erfolgreich analysierten nukleären Loci auf, sowie Allelfrequenzen aus publizierten Studien an prähistorischen Populationen (Burger et al., 2007, Malmström et al., 2010, Lacan et al., 2011, Plantinga et al., 2012, Lazaridis et al., 2014, Wilde et al., 2014) und modernen Europäern aus Nord-, Mittel- und Osteuropa. Die Genotypen der untersuchten prähistorischen Individuen sind in Tabelle A6 im Anhang aufgelistet.

Das abgeleitete A-Allel für den Pigmentierungs-Locus SLC24A5 (rs1426654) ist in heutigen Europäern nahezu fixiert. Die Allelfrequenz in der mesolithischen Metapopulation lag bei 0,67 (n=23), wobei deutlich geographische Unterschiede zwischen Osteuropa und Zentral-/Nordzentraleuropa existieren: Die Frequenz des A-Allels liegt bei Individuen aus dem Osten Europas (bzw. aus den Fundorten

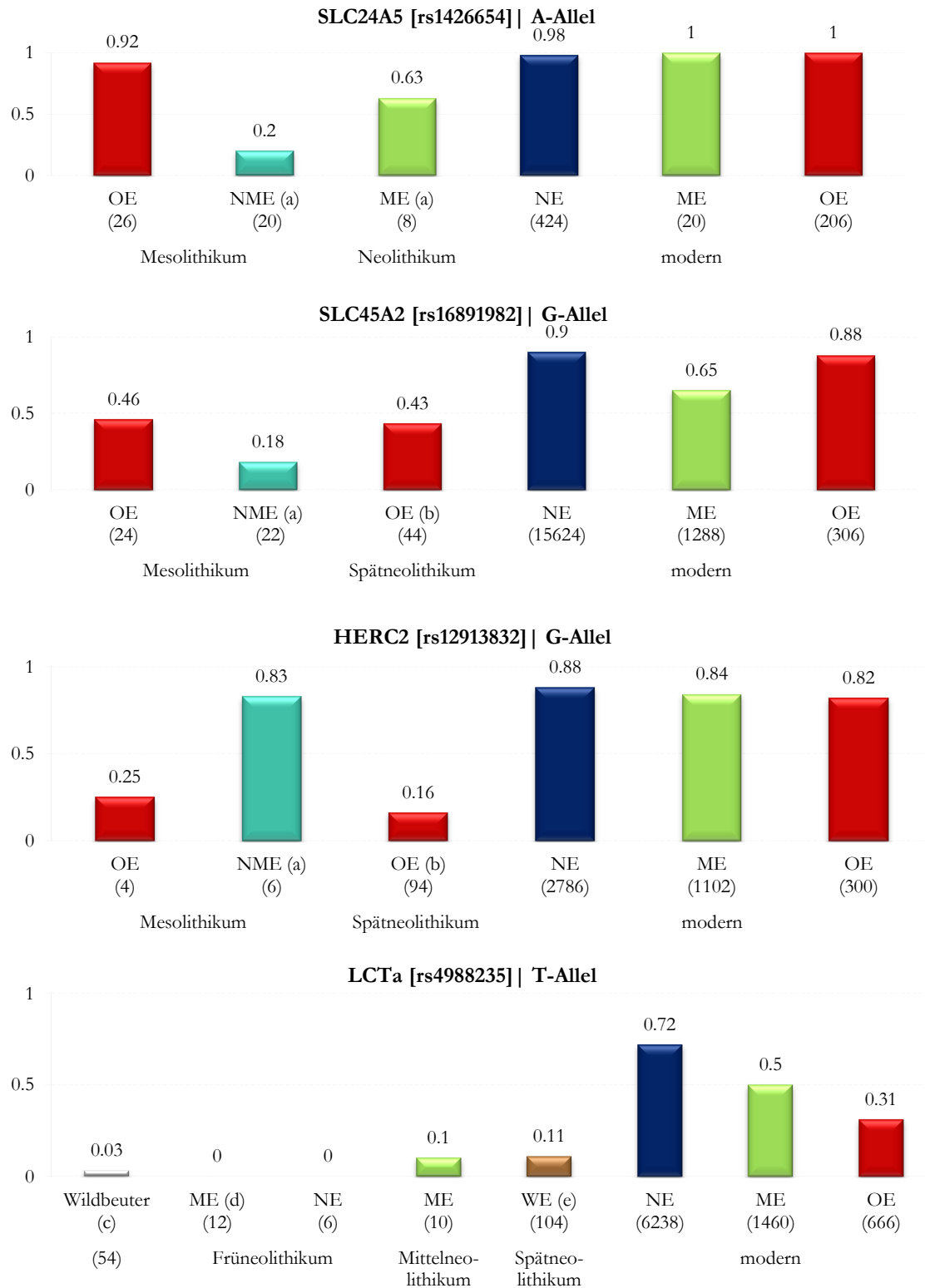
Minino im Nordosten und der Lesnika Höhle im Südosten) bei 0,92 (n=13) gegenüber 0,2 (n=10) bei Individuen aus dem Baltikum und Süddeutschland. Ein spätpaläolithisches Individuum (49I, ca. 13650 v. Chr.) aus der Höhle Hohler Fels, das erfolgreich für diese Mutation charakterisiert wurde, war heterozygot. Das spätpaläolithische Individuum LEC1(11215 v. Chr.) aus der Lesnika Höhle auf der Krim-Halbinsel dagegen war homozygot für das abgeleitete Allel. Für die neolithische Gruppe bestehend aus einem frühneolithischen Individuum aus Stuttgart (Lazaridis et al., 2014) und drei mittelneolithischen Individuen aus Wittmar betrug die Frequenz für das abgeleitete A-Allel 0,63.

Die Frequenz des abgeleiteten G-Allels des SLC45A2-Locus (rs16891982) variiert in modernen Europäern mit einer geringeren Frequenz in Zentraleuropa (0,65) und einer nahezu kompletten Fixierung in Ost- (0,88) und Nordeuropa (0,9). In der untersuchten mesolithischen Metapopulation lag die Frequenz bei 0,33 (n=23), wobei das abgeleitete Allel mit 0,46 erneut eine höhere Frequenz in osteuropäischen Jäger-Sammler-Fischern zeigt (n=12; im Vergleich zu 0,18 in Nordzentral- und Zentraleuropa). Das spätpaläolithische Individuum LEC1 aus der Krim-Halbinsel war ebenfalls homozygot für dieses abgeleitete Allel.

Für das abgeleitete G-Allel des HERC2-Locus (rs12913832) lag die Frequenz in der mesolithischen Metapopulation bei 0,6 (n=5), mit einer höheren Frequenz (0,83, n=3) bei Individuen aus Nordzentral- und Zentraleuropa (aus dem Fundort Zvejnieki in Lettland und dem zentraleuropäischen Individuum Loschbour (Luxemburg), Lazaridis et al., 2014) als bei Individuen aus Nordosteuropa (0,25, n=2 aus dem Fundort Minino).

Für die C-13,910*T-Mutation auf dem LCT-Gen (rs4988235) lag die Frequenz des T-Allels in der untersuchten mesolithischen Metapopulation bei 0,03 (n=27): ein Individuum aus Minino (MIN6), welches um 5600 v. Chr. datiert, war heterozygot, ebenso ein Individuum der grubchenkeramischen Wildbeuter-Kultur in Schweden (Malmström et al., 2010). In frühneolithischen Ackerbauern aus Nordzentraleuropa wurde das T-Allel nicht detektiert (n=3), während in der mittelneolithischen Gruppe aus Zentraleuropa die Frequenz bei 0,1 lag (n=5): Ein Individuum aus Wittmar (WM5; ca. 4400 v. Chr.) war heterozygot und ist bisher der älteste Nachweis für das T-Allel in einer frühen Phase des zentraleuropäischen Neolithikums.

Abb. 5.8: Frequenzen der abgeleiteten Allele und SLC24A5, SLC45A2, HERC2 und LCTa. Die Probenanzahl (2n) ist in Klammern unterhalb der jeweiligen Population angegeben. NE= Nordeuropa (blau); ME= Zentraleuropa (grün); OE= Osteuropa (rot); WE=Westeuropa (braun); NME= Zentral- und Nordzentraleuropa (türkis). Daten aus Europa ohne geographische Differenzierung sind grau. a) zusammen mit Daten von Lazaridis et al., 2014; b) Wilde et al., 2014; c) zusammen mit Daten von Malmström et al., 2010, d) Burger et al., 2007; e) Lacan et al., 2011 und Plantinga et al., 2012.



3. mtDNA basierte populationsgenetische Analysen

Die AMOVA-Analyse zwischen Gruppen unterschieden nach Subsistenzweise ergab, dass 14,87% der Variabilität zwischen Mesolithikern und Ackerbauern existiert (bzw. 7,22% bei zusätzlicher Unterscheidung nach Geographie, s. Tabelle 5.9). Allein für mesolithische Populationen berechnet- unterteilt nach Nordosteuropa, Zentraleuropa und dem Baltikum- liegen ca. 92,1% der Variabilität innerhalb von Gruppen bzw. 100%, wenn nur Mesolithiker aus Zentral-, Nordzentral- und Nordeuropa berücksichtigt werden. Ebenso existieren ca. 99,3% der Variabilität innerhalb von neolithischen Gruppen unabhängig der Geographie. Die Diversität (F_{CT}) zwischen Bauern und mesolithischen Jäger-Sammler-Fischern liegt bei 0,149 bzw. bei 0,072 bei geographischer Untergliederung. Die Diversität zwischen Jäger-Sammler-Fischer-Populationen aus Nordosteuropa, Zentral-, Nordzentral- und Nordeuropa liegt bei 0,069 bzw. bei -0,041, wenn nur mesolithische Populationen aus Zentral-, Nordzentral- und Nordeuropa berücksichtigt werden. Vergleichbar gering ist die Diversität zwischen ackerbäuerlichen Populationen (-0,0089).

Tab. 5.9: Ergebnisse der AMOVA-Berechnungen. F_{CT} : Diversität zwischen Populationen; F_{SC} : Diversität zwischen Gruppen innerhalb einer Population; F_{ST} : Diversität zwischen Gruppen unabhängig von Populationen.

Mesolithiker vs. Ackerbauern	Zwischen Populationen	14,87%	F_{CT}	0,1487
	Zwischen Gruppen innerhalb einer Population	1,03%	F_{SC}	0,0121
	Innerhalb Gruppen	84,1%	F_{ST}	0,159
Mesolithiker vs. Ackerbauern geographisch unterschieden (Zentraleuropa Nordzentral- & Nordeuropa)	Zwischen Populationen	7,22%	F_{CT}	0,0722
	Zwischen Gruppen innerhalb einer Population	1,57%	F_{SC}	0,017
	Innerhalb Gruppen	91,21%	F_{ST}	0,0879
Mesolithiker unterschieden nach Geographie (Nordosteuropa Zentraleuropa Nordzentral- & Nordeuropa)	Zwischen Populationen	6,9%	F_{CT}	0,0691
	Zwischen Gruppen innerhalb einer Population	1,01%	F_{SC}	0,0108
	Innerhalb Gruppen	92,09%	F_{ST}	0,0791
Mesolithiker unterschieden nach Geographie (Zentraleuropa Nord- & Nordzentraleuropa)	Zwischen Populationen	-4,11%	F_{CT}	-0,0411
	Zwischen Gruppen innerhalb einer Population	3,50%	F_{SC}	0,0377
	Innerhalb Gruppen	100,61%	F_{ST}	-0,006
Ackerbauern unterschieden nach Geographie (Zentraleuropa Nord- & Nordzentraleuropa)	Zwischen Populationen	-0,89%	F_{CT}	-0,0089
	Zwischen Gruppen innerhalb einer Population	1,61%	F_{SC}	0,016
	Innerhalb Gruppen	99,28%	F_{ST}	0,0072

Neutralitätstest wurden durchgeführt als Hinweis für die Bevölkerungsentwicklungen (Populationswachstum oder rezente Bevölkerungsreduktion, Tajima, 1989). Negative Werte für Tajima's D und Fu's F_s und somit Hinweise auf Bevölkerungswachstum zeigen alle mesolithischen und ‚neolithischen‘ Wildbeuter-Gruppen, mit Ausnahme der Gruppe bestehend aus ausschließlich westbaltischen Mesolithikern (Tabelle A14 im Anhang). Ebenso zeigen alle neolithischen Gruppen negative Werte für Tajima's D und Fu's F_s (vgl. Tabelle A15 im Anhang), wobei eine statistische Signifikanz für beide Tests nur bei den frühneolithischen Bauern aus Nordzentral- und Nordeuropa erreicht wurde (Tajima's D: -1,583, $p=0,04$, Fu's F_s : -12,347, $p=-0,001$).

Abbildungen 5.10-5.12 zeigen die genetische Diversität zwischen und die Nukleotiddiversität (π) und Haplotypendiversität (HD) innerhalb der Jäger-Sammler-Fischer-Populationen (vgl. auch Tabellen A12 und A14 im Anhang). In der mesolithischen Phase finden sich die höchste Nukleotid- und Haplotypendiversität in Populationen aus Nordost- und Zentraleuropa ($\pi=0,013$ und $0,011$ im Vergleich zu $0,008$ in baltischen Mesolithikern bzw. $HD=0,925$ und $0,97$ im Vergleich zu $0,87$). Jäger-Sammler-Fischer aus Nordosteuropa zeigen eine hohe genetische Distanz zu mesolithischen Gruppen aus Nordzentral- und Nordeuropa ($F_{ST}=0,112$, $p<0,05$), sowie zu Zentraleuropa ($F_{ST}=0,076$, $p<0,05$) und eine geringe genetische Distanz zu den ‚neolithischen‘ Wildbeutern aus dem westlichen Baltikum ($F_{ST}=0,018$, $p=0,19$).

Alternativ wurden mesolithische Wildbeuter aus Nordzentral- und Nordeuropa geographisch untergliedert (vgl. Tabellen A11a, A11b und A14 im Anhang). Die paarweisen genetischen Distanzen betragen $0,021$ ($p=0,26$) zwischen Ost- und Südwestbaltikum bzw. $0,045$ ($p=0,18$) zwischen Südost- und Westbaltikum. Die alternative Gruppierung südbaltischer Individuen zu zentraleuropäischen Jäger-Sammler-Fischern (Gruppe NME I, s. Tabelle A11c im Anhang) zeigt ähnlich niedrige genetische Distanzen zu Mesolithikern aus dem Ostbaltikum ($0,022$, $p=0,24$) und dem Westbaltikum ($0,02$, $p=0,23$).

‚Neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen Baltikum zeigen eine höhere Nukleotid- und Haplotypendiversität als ‚neolithische‘ Wildbeuter aus dem westlichen Baltikum ($\pi=0,014$ im Vergleich zu $0,01$ bzw. $HD=0,974$ im Vergleich zu $0,915$). Beide Gruppen zeigen zudem eine hohe genetische Distanz zueinander ($F_{ST}=0,098$, $p<0,05$).

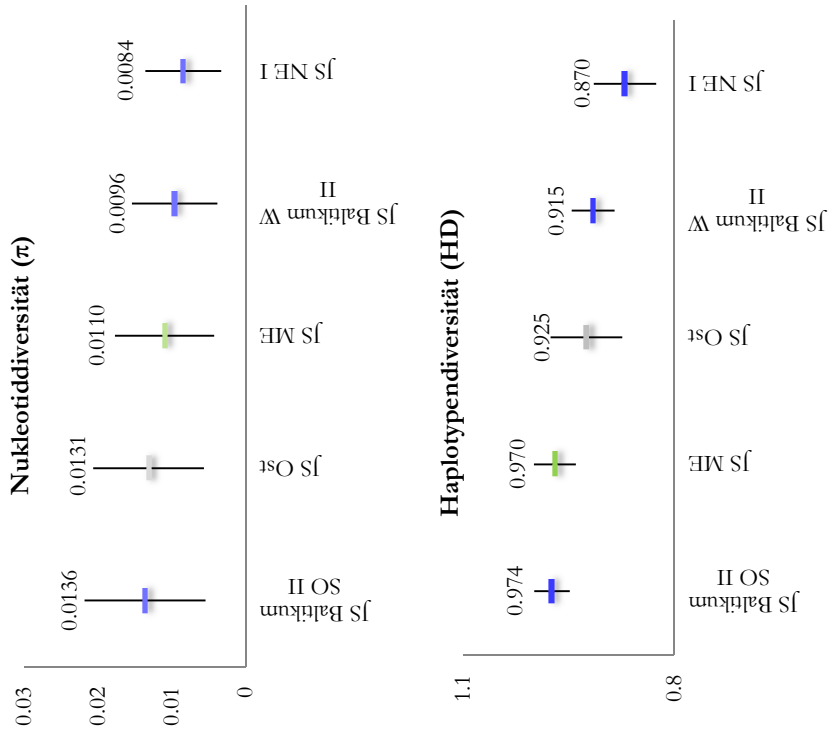
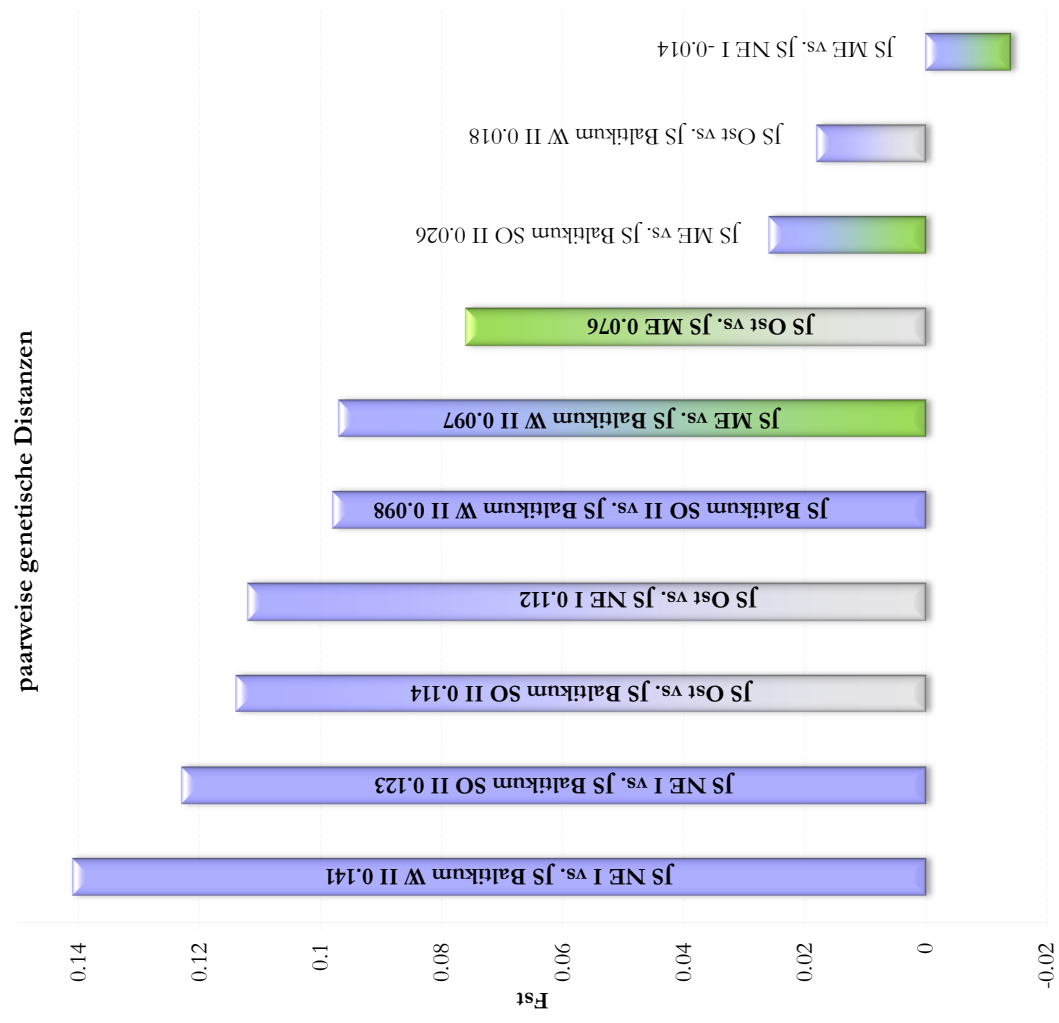


Abb. 5.10-5.12: Genetische Distanzen und *summary statistics* für die Wildbeuter-Populationen. Werte sind nach absteigender Diversität/ Distanz gruppiert. Populationen aus dem Baltikum sind blau, aus dem Osten grau und aus Zentraleuropa grün markiert. F_{ST} -Werte mit $p \leq 0,05$ sind fett markiert.



Abbildungen 5.13-5.15 zeigen die Nukleotid- und Haplotypendiversität innerhalb von neolithischen Gruppen und die genetischen Distanzen zwischen früh- und spätneolithischen Ackerbauern aus Nordzentral- und Nordeuropa zu anderen prähistorischen Gruppen (vgl. auch Tabellen A12 und A15 im Anhang). Frühneolithische Farmer aus Nordzentraleuropa besitzen im Vergleich zu anderen neolithischen Gruppen eine geringe Nukleotiddiversität ($\pi=0,009$) und eine geringe Haplotypendiversität ($HD=0,938$). Dagegen zeigen spätneolithische Ackerbauern aus dieser Region deutlich höhere Werte ($\pi=0,02$, $HD=0,985$).

Die genetische Distanz der ersten nordzentraleuropäischen Bauern ist bereits gering zu frühneolithischen Individuen aus Zentraleuropa ($F_{ST}=0,025$, $p<0,05$), sinkt jedoch im Verlauf des zentraleuropäischen Neolithikums ($F_{ST}=0,002$, $p=0,34$ zu mittelnolithischen Bauern aus Zentraleuropa und $F_{ST}=0,018$, $p<0,05$ zu endneolithischen Bauern). Die genetische Distanz zwischen den ersten nordzentral- und nordeuropäischen Ackerbauern und lokalen Jäger-Sammler-Fischer-Gruppen dagegen ist signifikant groß ($F_{ST}=0,281$, $p=0$ zu prä-neolithischen Wildbeutern bzw. $F_{ST}=0,112$, $p<0,05$ zu kontemporären ‚neolithischen‘ Jäger-Sammler-Fischern aus dem südöstlichen Baltikum und $F_{ST}=0,111$, $p<0,05$ zu ‚neolithischen‘ Wildbeutern aus dem westlichen Baltikum). Die genetische Distanz zwischen Individuen des nordzentraleuropäischen Früh- und Spätneolithikum beträgt $0,039$ ($p<0,05$).

Alternativ wurden die Ackerbauern aus Nordzentral- und Nordeuropa geographisch unterteilt nach ihrer Herkunft aus Nordzentraleuropa (Norddeutschland) und Nordeuropa (Schweden; vgl. Tabellen A13 und A15 im Anhang). Die genetische Distanz zwischen diesen beiden Gruppen lag bei $-0,015$ ($p=0,48$). Beide Gruppen zeigen außerdem das gleiche Muster aus hoher genetischer Distanz zu Jäger-Sammler-Fischer-Gruppen und geringer genetischer Distanz zu zentraleuropäischen Farmer-Kulturen. Allerdings ist die genetische Distanz zwischen frühen Bauern aus Norddeutschland zu spätneolithischen Bauern aus der gleichen Region signifikant hoch ($F_{ST}=0,072$, $p<0,05$).

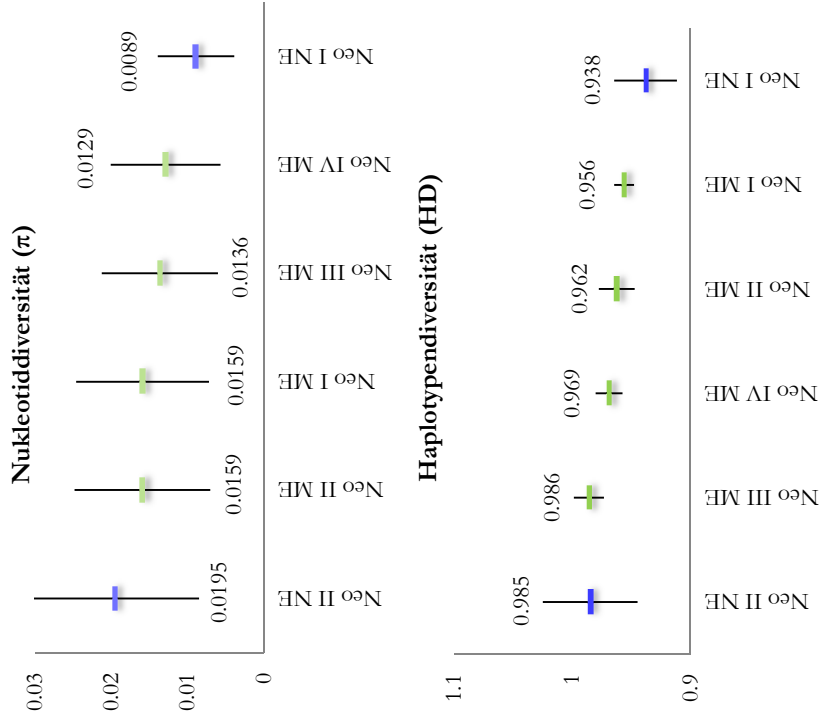
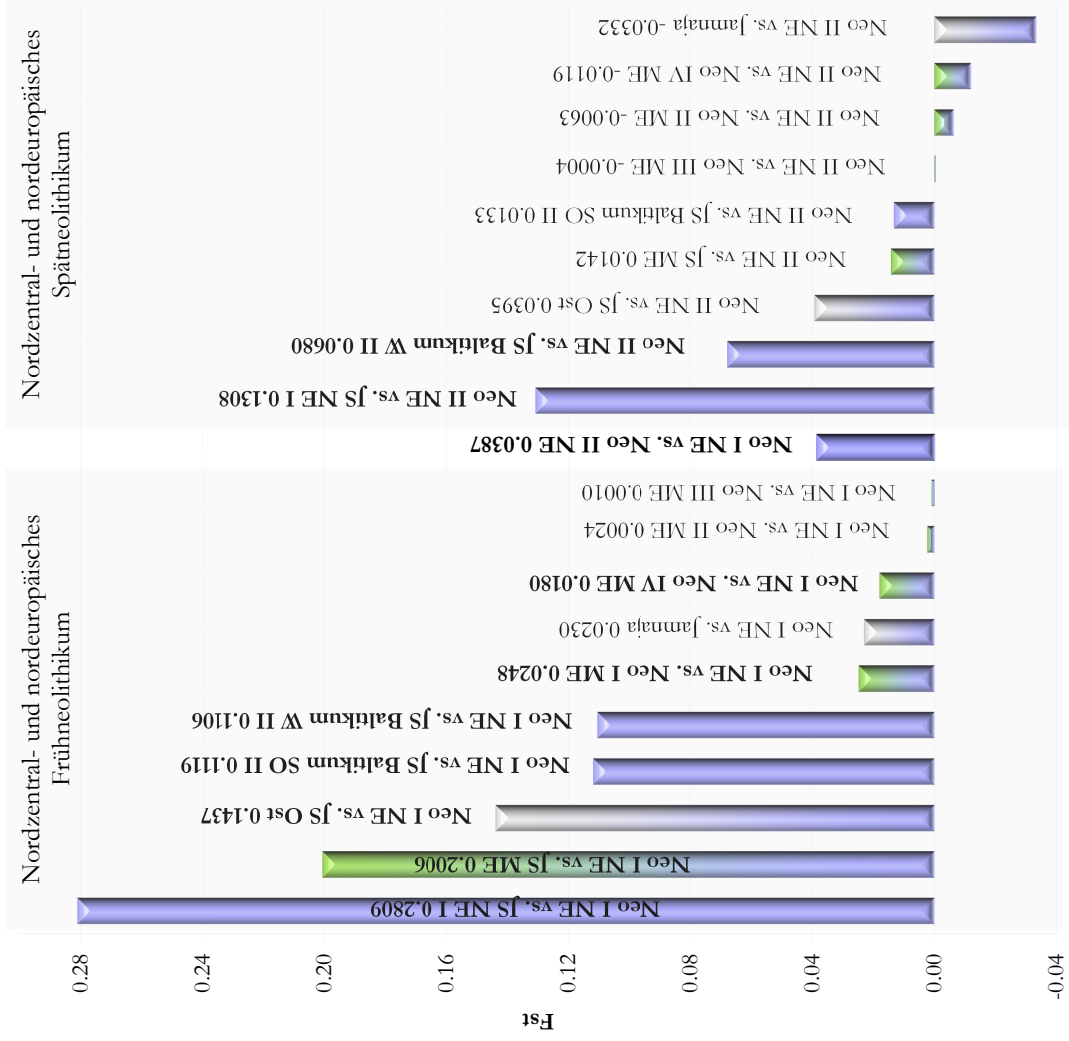


Abb. 5.13-5.15: Genetische Distanzen und *summary statistics* für das nordzentral- und nordeuropäische Neolithikum im Vergleich zu anderen prähistorischen Gruppen. Werte sind geordnet nach absteigender Diversität. Populationen aus Nordzentral- und Nordeuropa sind blau, aus dem Osten grau, aus Zentraleuropa grün markiert. F_{ST} -Werte mit $p \leq 0,05$ sind fett markiert

Tabelle 5.16 zeigt das *haplotype sharing* zwischen den drei Jäger-Sammler-Fischer-Populationen aus Nordost- und Nordzentral- und Nordeuropa und den beiden früh- und spätneolithischen Populationen aus Nordzentral- und Nordeuropa basierend auf 317bp der HVR1-Region. Mesolithiker aus Nordzentral- und Nordeuropa teilen knapp 70,3% ihrer Haplotypen mit zentraleuropäischen Jäger-Sammler-Fischern und ca. 51% mit Jäger-Sammler-Fischern aus dem Nordosten. Mesolithiker aus Zentraleuropa teilen etwa 34,3% ihrer Haplotypen mit Jäger-Sammler-Fischern aus dem Nordosten. Die ‚neolithischen‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen Baltikum teilen die meisten Haplotypen mit mesolithischen Individuen und Bauern aus der gleichen Region (39,5% bzw. 35,4%), während die ‚neolithischen‘ Wildbeuter aus dem westlichen Baltikum die meisten Haplotypen mit Jäger-Sammler-Fischern aus Nordosteuropa teilen (47%). Die geographische Unterscheidung des Baltikums zeigt nur geringe Unterschiede im *haplogroup sharing* zu nordöstlichen und zentraleuropäischen Individuen. Ost- und westbaltische Jäger-Sammler-Fischer teilen stets mehr Haplogruppen mit zentraleuropäischen Wildbeutern (50% bzw. 55%) als mit Wildbeutern aus dem Nordosten (37,14 bzw. 48,4%, vgl. Tabelle A16 im Anhang).

Frühneolithische Farmer aus Nordzentral- und Nordeuropa teilen mehr Haplotypen mit Farmern aus Zentraleuropa (38,98-32,26%), als mit Jäger-Sammler-Fischern aus der gleichen Region (5,45%). Eine geographische Unterscheidung frühneolithischer Farmer nach Geographie zeigt, dass Ackerbauern aus Zentraleuropa mehr Haplotypen mit frühneolithischen Individuen aus Norddeutschland teilen (38,16-27,17%) als mit Frühneolithikern aus Schweden (26,25-19,44%), während beide Gruppen knapp 26% ihrer Haplotypen miteinander teilen (vgl. Tabelle A17a im Anhang). Frühneolithische Ackerbauern aus Norddeutschland teilen beinahe doppelt so viele Haplotypen mit zentraleuropäischen Mesolithikern als frühneolithische Bauern aus Schweden mit zentraleuropäischen Wildbeutern (24,24% bzw. 14,29%). ‚Neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen Baltikum teilen ebenso mehr Haplotypen mit norddeutschen Frühneolithikern (38,46%) als mit frühneolithischen Farmern aus Schweden (11,11%).

Spätneolithische Farmer aus Nordzentral- und Nordeuropa teilen generell wenig Haplotypen mit allen anderen prähistorischen Populationen, die meisten jedoch mit mittelnolithischen Ackerbauern aus Zentraleuropa (25,37%) und 7,14% mit frühneolithischen Bauern aus der gleichen Region.

Tab. 5.16: *Haplotype sharing* zwischen nordost- und nordzentraleuropäischen Jäger-Sammler-Fischern und nordzentraleuropäischen Ackerbauern mit anderen prähistorischen Populationen (vgl. auch Tabellen A16 und A17a/b im Anhang).

	n	JS Ost	JS NE I	JS Baltikum SO II	Neo I NE	Neo II NE
JS Ost	23		50,99%	17,07%	0,00%	14,29%
JS ME	12	34,29%	70,27%	33,33%	23,81%	8,3%
JS NE I	25	50,99%		39,53%	5,45%	10,81%
JS Baltikum SO II	18	17,07%	39,53%		35,42%	20,00%
JS Baltikum W II	28	47,06%	39,62%	26,09%	10,34%	20,00%
Neo I ME	88	9,01%	7,96%	28,3%	38,98%	19,00%
Neo II ME	55	7,69%	15,00%	32,88%	38,82%	25,37%
Neo III ME	71	7,22%	14,14%	26,97%	33,66%	14,46%
Neo IV ME	63	3,49%	20,45%	29,63%	32,26%	16,00%
Jamnaja	21	13,64%	23,91%	20,51%	15,68%	9,09%
Neo I NE	30	0,00%	5,45%	35,42%		7,14%
Neo II NE	12	14,29%	10,81%	20,00	12,82%	

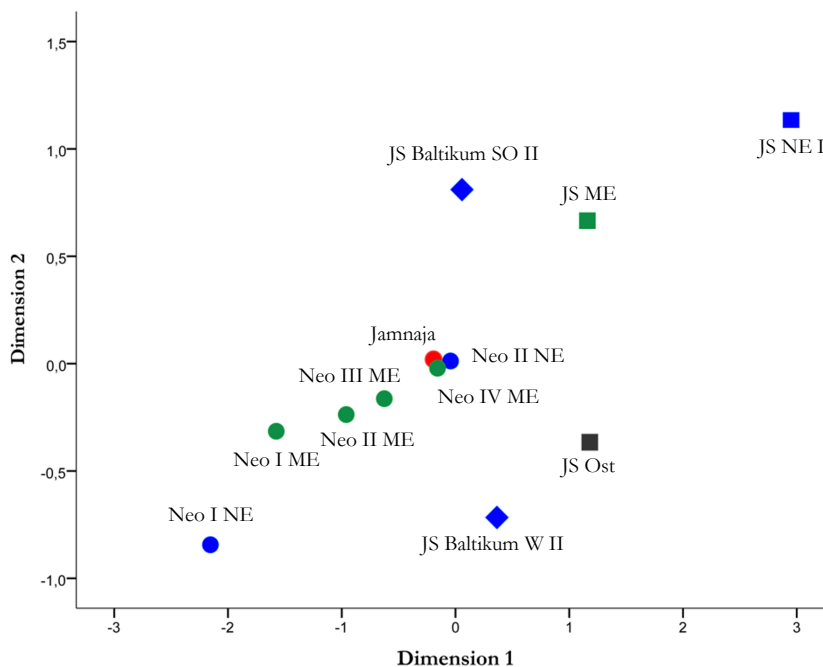


Abb. 5.17: MDS Plots der prähistorischen Populationen. Quadrate repräsentieren Mesolithiker aus Nordzentral- und Nordeuropa (blau), Nordosteuropa (schwarz) und Zentraleuropa (grün). Rauten repräsentieren ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus Nordzentral- und Nordeuropa (blau). Kreise repräsentieren ackerbäuerliche Gruppen aus Nordzentral- und Nordeuropa (blau), Zentraleuropa (grün) und dem Nordpontikum (rot). JS Ost= Mesolithiker aus Nordosteuropa; JS ME= Mesolithiker aus Zentraleuropa; JS NE I= Mesolithiker aus Nordzentral- und Nordeuropa; JS Baltikum SO II/JS Baltikum W II= ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen (SO) bzw. westlichen (W) Baltikum; Neo I-IV ME= früh- bis endneolithische Bauern aus Zentraleuropa; Neo I/II NE= früh- bzw. spätneolithische Bauern aus Nordzentral- und Nordeuropa. Stress-Wert liegt bei 0,09.

Die graphische Darstellung der Reynolds-umgewandelten genetischen Distanzen zwischen den zwölf prähistorischen Populationen mittels MDS ergab einen Stress-Wert von 0,09, d.h. die geometrischen Distanzen geben die genetischen Distanzen nicht optimal, aber ausreichend wieder. Frühneolithische Ackerbauern aus

Nordzentral- und Nordeuropa sind dabei näher an frühneolithischen Farmern aus Zentraleuropa, während spätneolithische Farmer aus dem Baltikum eng an die Jamnaja und die endneolithischen Ackerbauern aus Zentraleuropa plotten (s. Abbildung 5.17 und Abbildungen A18a-c im Anhang).

Die Hauptkomponenten-Analyse basierend auf den Haplotypen-Frequenzen in den prähistorischen Populationen zeigt grob eine Unterscheidung dreier Gruppen (Abbildung 5.18). Die nordzentral- und nordeuropäischen Frühneolithiker (Neo I NE) clustern zu früh- bis endneolithischen Kulturen aus Zentraleuropa. Dagegen gruppieren die spätneolithischen Individuen aus Nordzentraleuropa (Neo II NE) zu Individuen der Jamnaja-Kultur aus dem Nordpontikum. Mesolithische Jäger-Sammler-Fischer und die ‚neolithischen‘ Wildbeuter aus dem Westbaltikum (JS Baltikum W II) bilden abgesetzt davon die dritte Gruppe, während die ‚neolithischen‘ Wildbeuter aus dem südöstlichen Baltikum (JS Baltikum SO II) dazwischen liegen. Die ersten zwei Hauptkomponenten fangen 48,56% der Gesamtvariabilität ein (s. auch Abbildungen A19a-d im Anhang).

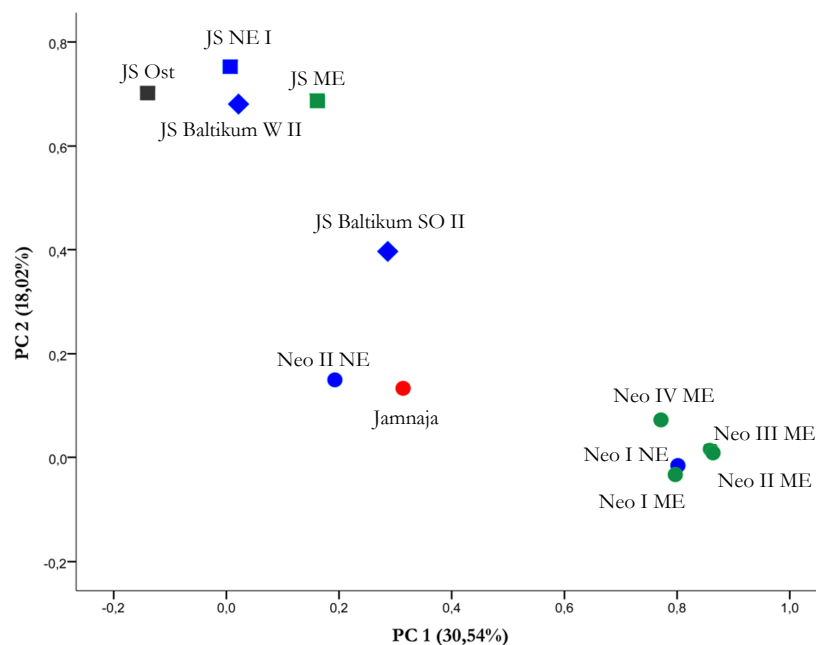


Abb. 5.18: 2-Komponenten-Analyse basierend auf Haplotypenfrequenzen. Quadrate repräsentieren Mesolithiker aus dem Baltikum (blau), Nordosteuropa (schwarz) und Zentraleuropa (grün). Rauten repräsentieren ‚neolithische‘ Wildbeuter aus Nordzentral- & Nordeuropa (blau). Kreise repräsentieren ackerbäuerliche Gruppen aus Nordzentral- und Nordeuropa (blau), Zentraleuropa (grün) und dem Nordpontikum (rot). JS Ost= Mesolithiker aus Nordosteuropa; JS ME= Mesolithiker aus Zentraleuropa; JS NE I= Mesolithiker aus Nordzentral- und Nordeuropa; JS Baltikum SO II/JS Baltikum W II= ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen (SO) bzw. westlichen (W) Baltikum; Neo I-IV ME= früh- bis endneolithische Bauern aus Zentraleuropa; Neo I/II NE= früh- bzw. spätneolithische Bauern aus Nordzentral- & Nordeuropa. Die ersten beiden Komponenten erklären 48,56% der Gesamtvariabilität.

Die Mantel-Analyse zeigt eine positive Korrelation zwischen genetischer und geographischer Distanz ($R= 0,626$, p -Wert= $0,116$) zwischen den mesolithischen Jäger-Sammler-Fischer-Populationen, jedoch nur eine schwache Assoziation zwischen temporaler und genetischer Distanz ($R= 0,207$, p -Wert= $0,188$) zwischen den prä-neolithischen Jäger-Sammler-Fischern und Ackerbauern aus Nordzentral- und Nordeuropa (s. Abb. 5.19).

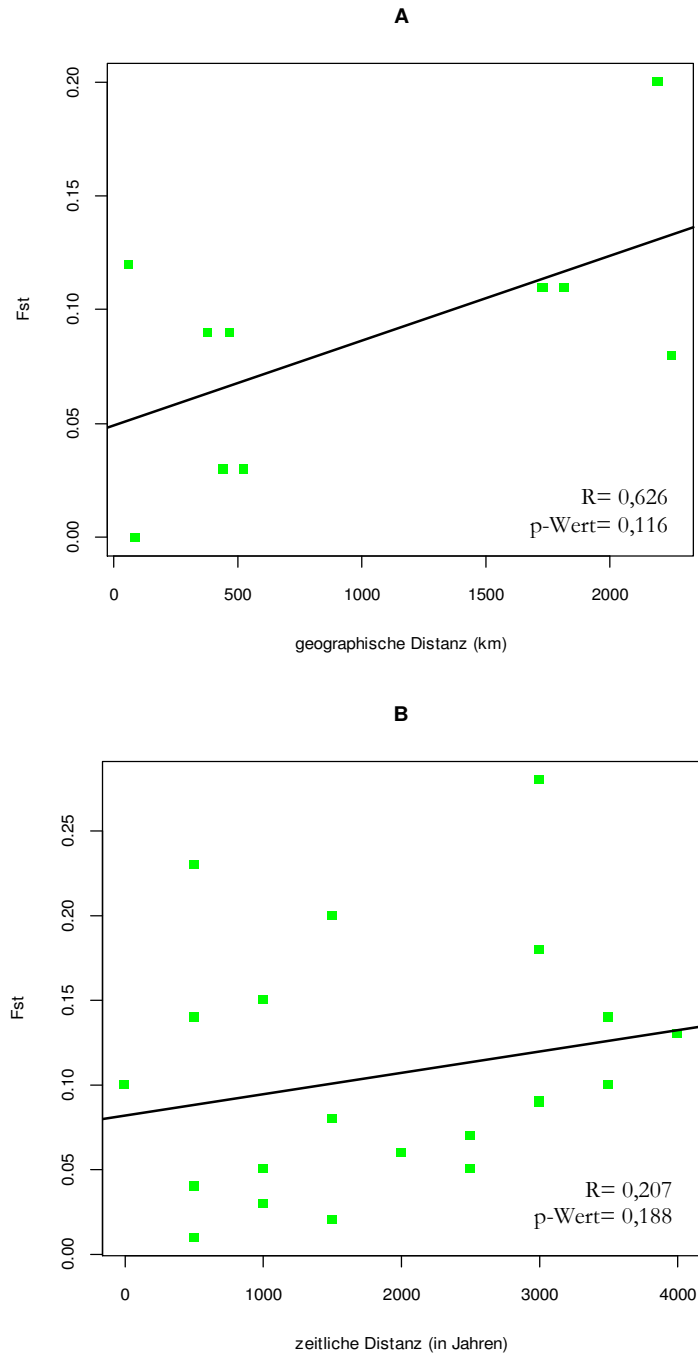


Abb. 5.19: Mantel-Korrelogramme. A) Korrelation zwischen genetischer und geographischer Distanz für Jäger-Sammler-Fischer. B) Korrelation zwischen genetischer und zeitlicher Distanz zwischen Jäger-Sammler-Fischern und neolithischen Gruppen aus Nordzentral- und Zentraleuropa.

6. Diskussion

1. Die Populationsgenetik von Jäger-Sammler-Fischern aus Nord-, Zentral- und Osteuropa und die Besiedlung des Baltikums nach der letzten Eiszeit

Archäologische Studien deuten darauf hin, dass mit dem Einsetzen des letzten glazialen Maximums Siedlungen in Nord- und Zentraleuropa verlassen wurden und sich die Besiedlung auf einige wenige Refugien im Süden beschränkte (u.a. Straus, 1991, Jochim et al., 1999, Dolukhanov et al., 2002, Terberger & Street, 2002, Terberger, 2003). Im Osten sind solche Besiedlungszonen nördlich des Schwarzen Meeres und auf dem Balkan dokumentiert, wo Fundorte der Epi-Gravettien-Kultur um 18000 und 16000 v. Chr. in die Zeit des letzten glazialen Maximums datieren (Dolukhanov et al., 2002, Banks et al., Kuzmin, 2008, Wygal & Heidenreich, 2014 und Referenzen darin). Weitere Refugien befanden sich in Italien und auf der Iberischen Halbinsel und erstreckten sich bis in den Südwesten Frankreichs, welches die nördlichste LGM-Besiedlungszone in Westeuropa darstellte (Straus, 1991, Jochim, 1999, Terberger und Street, 2002, Terberger, 2003, Terberger, 2006, Banks et al., 2008). Auf der Iberischen Halbinsel ist ein im Vergleich zu früheren Phasen starker regionaler Anstieg an Fundplätzen der Solutrén-Kultur und der nachfolgenden Magdalénien-Kultur dokumentiert (Straus, 1991, Jochim, 1999, vgl. auch Talvaara et al., 2015). Aufgrund stilistischer Parallelen zu (süd-) westeuropäischen Magdalénien-Funden wird die postglaziale Wiederbesiedlung weiter Teile Zentraleuropas auf die Migration aus diesem Refugium zurückgeführt (u.a. Jochim, 1999, Terberger, 2003, Verpoorte, 2004, Miller, 2012). Mit dem Ende der Jüngeren Dryas vor etwa 9500 v. Chr. wurde auch Nordzentral- und Nordeuropa dauerhaft besiedelt. Aufgrund der geographischen Lage ist eine Besiedlung des Baltikums sowohl aus dem Südwesten Europas bzw. aus Zentraleuropa denkbar, als auch aus dem Osten (vgl. Banks et al., 2008, Malyarchuk et al., 2008, Jankauskas, 2010).

Die Ergebnisse der paläogenetischen mtDNA-Analysen deuten darauf hin, dass das Baltikum durch zentraleuropäische Jäger-Sammler-Fischer wiederbesiedelt wurde. Baltische und zentraleuropäische Mesolithiker zeigen eine negative genetische Distanz zueinander ($F_{ST} = -0,014$, $p = 0,56$), wobei der negative F_{ST} -Wert interpretiert

werden kann als eine höhere maternale Diversität innerhalb einer Bevölkerung als zwischen den beiden Populationen. AMOVA-Analysen zeigen außerdem, dass eine demographische Substrukturierung- etwa durch geographische oder kulturelle Barrieren, welche zu einem geringen Genfluss zwischen Gruppen führt- in der zentraleuropäischen und baltischen Metapopulation kaum existent war (die Diversität zwischen Gruppen innerhalb einer Population (F_{SC}) betrug 0,038, während 100% der Variabilität innerhalb von Gruppen unabhängig von der Population existierten).

Bei einer geographischen Unterteilung des Baltikums scheinen jedoch Mesolithiker aus dem Südbaltikum (Norddeutschland) die engste maternale Verwandtschaft zu zentraleuropäischen Jäger-Sammler-Fischern zu besitzen. Obwohl die Probenanzahl ($n=5$) zu gering für eine eigenständige (südbaltische) Gruppierung ist, finden sich indirekt Hinweise für diese enge Verwandtschaft. So sinken die paarweisen genetischen Distanzen einer Population zu Zentraleuropa stets wenn südbaltische Individuen in die respektive Population gruppiert wurden ($F_{ST}=-0,005$, $p=0,43$, zwischen Zentraleuropa und Südostbaltikum im Vergleich zu $F_{ST}=0,019$, $p=0,26$, zwischen Zentraleuropa und Ostbaltikum und $F_{ST}=-0,039$, $p=0,81$, zwischen Zentraleuropa und Südwestbaltikum im Vergleich zu $F_{ST}=-0,014$, $p=0,47$, zwischen Zentraleuropa und Westbaltikum). In den PCA-Plots gruppieren die alternativen baltischen Gruppen inklusive südbaltischer Jäger-Sammler-Fischer ebenso stets näher an zentraleuropäische Mesolithiker (s. Abbildungen A18 a-c und A19a-c im Anhang). *Haplotype sharing*-Analysen zeigen zudem einen höheren Anteil an gemeinsam geteilten Haplotypen zwischen zentraleuropäischen Mesolithikern und südostbaltischen bzw. südwestbaltischen Jäger-Sammler-Fischern (58,62% zwischen Südostbaltikum und Zentraleuropa im Vergleich zu 50% zwischen Ostbaltikum und Zentraleuropa und 64% zwischen Südwestbaltikum und Zentraleuropa im Vergleich zu 55% zwischen Westbaltikum und Zentraleuropa), wobei umgekehrt der Anteil an gemeinsam geteilten Haplotypen zum Ost- bzw. Westbaltikum sinkt, wenn das Südbaltikum und Zentraleuropa zusammen gruppiert werden (44,83% zwischen Ostbaltikum bzw. 48% zwischen Westbaltikum und der Gruppe bestehend aus zentraleuropäischen und südbaltischen Individuen).

Mesolithiker aus dem Ostbaltikum (Litauen und Lettland) dagegen sind näher mit Mesolithikern aus Zentraleuropa verwandt als mit südbaltischen Jäger-Sammler-

Fischern. Die genetische Distanz zwischen Ostbaltikum und Zentraleuropa ist höher als die genetische Distanz zwischen dem Ostbaltikum und Zentraleuropa/Südbaltikum ($F_{ST}=0,019$, $p=0,26$ im Vergleich zu $F_{ST}=0,022$, $p=0,24$; 50% geteilte Haplotypen zwischen Ostbaltikum und Zentraleuropa im Vergleich zu 44,83% zwischen Ostbaltikum und Zentraleuropa/Südbaltikum). Ostbaltische Jäger-Sammler-Fischer zeigen ebenso eine höhere genetische Verwandtschaft zu zentraleuropäischen als zu westbaltischen Mesolithikern ($F_{ST}=0,028$, $p=0,23$ zwischen Ostbaltikum und Westbaltikum bzw. $F_{ST}=0,019$, $p=0,26$ zwischen Ostbaltikum und Zentraleuropa). Eine mögliche Ursache für diese (wenn auch minimalen und statistisch nicht signifikanten) Unterschiede kann in einem steten Genfluss zwischen Südbaltikum und Zentraleuropa liegen, während die ostbaltischen Jäger-Sammler-Fischer aufgrund des gleichen demographischen Ursprungs zwar immer noch eng mit zentraleuropäischen (und südbaltischen) Mesolithikern verwandt sind, aber aufgrund geringen Genflusses nach der postglazialen Wiederbesiedlung des Baltikums einen leichten Grad an genetischer Differenzierung aufweisen (*isolation by distance*). Für die westbaltischen Mesolithiker kann die Demographie als Ursache für die genetische Differenzierung dagegen nicht ausgeschlossen werden (s.u.). Die Migration aus dem Nordosten Europas in das Ostbaltikum bzw. ein geringer Genfluss nordosteuropäischer Jäger-Sammler-Fischer in die ostbaltische Population, welche ebenfalls zu einer genetischen Differenzierung zu der zentraleuropäischen Population führen könnte, kann basierend auf den mitochondrialen Daten zwar nicht ausgeschlossen werden, wird jedoch auch von nukleären Analysen eines Individuums aus dem ostbaltischen Fundort Zvejnieki (Schulz et al., in Vorbereitung a) nicht unterstützt.

Jäger-Sammler-Fischer aus dem westlichen Baltikum (Schweden) zeigen eine höhere genetische Affinität zu zentraleuropäischen und ostbaltischen Mesolithikern als zu südbaltischen Wildbeutern. Westbaltische Mesolithiker zeigen stets höhere genetische Distanzen zu Gruppen inklusive südbaltischer Individuen ($F_{ST}=0,045$, $p=0,18$ zwischen dem Westbaltikum und dem Südostbaltikum im Vergleich zu $F_{ST}=0,028$, $p=0,27$ zwischen dem Westbaltikum und dem Ostbaltikum und $F_{ST}=0,019$, $p=0,23$ zwischen dem Westbaltikum und der Gruppe bestehend aus zentraleuropäischen und südbaltischen Individuen im Vergleich zu $F_{ST}=-0,014$, $p=0,47$ zwischen dem Westbaltikum und Zentraleuropa). Das gleiche Muster zeigt

sich in dem *haplotype sharing*, mit einem höheren Anteil an gemeinsamen Haplotypen zu Gruppen ohne südbaltische Mesolithiker (55% zwischen Westbaltikum und Ostbaltikum im Vergleich zu 44% zwischen Westbaltikum und Südostbaltikum und 55% zwischen Westbaltikum und Zentraleuropa im Vergleich zu 48% zwischen Westbaltikum und der Gruppe bestehend aus zentraleuropäischen und südbaltischen Mesolithikern). Genomische Analysen an den mesolithischen Jäger-Sammler-Fischern aus dem westlichen Baltikum zeigen ebenfalls eine genetische Differenzierung dieser Individuen zu anderen (westeuropäischen und zentraleuropäischen) Jäger-Sammler-Fischern (Lazaridis et al., 2014, Haak et al., 2015). Für die westbaltischen Mesolithiker kann die Fundverteilung bzw. die Demographie eine mögliche Ursache für dieses Muster darstellen: Die Daten aus dem westlichen Baltikum stammen überwiegend aus einem Fundort (7 von 8 Individuen kommen aus dem Fundort Motala in Südschweden), womit die genetischen Distanzen das Resultat stochastischer Fehler aufgrund von Demographie (geringe maternale Variabilität innerhalb dieses Fundortes, s. Kapitel 4.3.1) bzw. Verwandtschaft sein können. Die geringe Haplotypendiversität der westbaltischen Population ($HD=0,607$) und die positiven (wenn auch statistisch nicht signifikanten) Werte für Tajima's D und Fu's F_s (0,781, $p=0,79$ bzw. 2,661, $p=0,09$) können Hinweise sein auf eine geringe Bevölkerungsgröße bzw. auf eine rezente Bevölkerungsreduktion dieser Population (etwa infolge von Verwandtschaft/ einer kleinen maternalen Population), womit der Datensatz für eine mesolithische Population im Westbaltikum nicht repräsentativ wäre.

Die Ergebnisse der mtDNA-Analysen, aber auch die Analyse der Pigmentierungsassozierten Loci (s. Kapitel 6.3), deuten ferner darauf hin, dass nach dem LGM der Nordosten Europas (Nordwesten Russlands) von Jäger-Sammler-Fischern wiederbesiedelt wurde, welche sich stark von der zentraleuropäischen und baltischen Bevölkerung unterschieden und wahrscheinlich auf eine Population zurückgehen, welche ein anderes glaziales Refugium besiedelte als die Population, welche später nach Zentraleuropa und in die angrenzenden Regionen expandierte. Während die AMOVA-Analysen keinen Hinweis auf eine Strukturierung zwischen den mesolithischen Gruppen aus Zentraleuropa und dem Baltikum geben, steigt die maternale genetische Diversität zwischen den Gruppen stark an, wenn Jäger-Sammler-Fischer aus dem Nordosten in die Kalkulationen einbezogen werden

($F_{CT}=0,069$ bzw. $F_{ST}=0,079$ im Vergleich zu $F_{CT}=-0,04$ und $F_{ST}=-0,006$ ausschließlich zentraleuropäischer und baltischer Individuen). Die genetischen Distanzen zu zentraleuropäischen und baltischen Gruppen sind signifikant hoch ($F_{ST}=0,076$, $p<0,05$ zu Zentraleuropa und $F_{ST}=0,112$, $p<0,05$ zu Nordzentral- und Nordeuropa). Vergleichbare paläogenetische Analysen argumentieren, dass die Populationen, welche später den Nordosten und Zentraleuropa besiedelten, bereits vor dem LGM getrennte Populationen darstellten (Lazaridis et al., 2014). Die hohen maternalen genetischen Distanzen zwischen den beiden Populationen wären somit nicht allein mit der geographischen Isolierung während des letzten Glazials bzw. der Besiedlung unterschiedlicher glazialer Refugien und anschließend geringfügigen Genflusses zu erklären. Aufgrund der positiven Korrelation von geographischer und genetischer Distanz ist jedoch zu vermuten, dass die geographische Isolierung die genetische Diversifizierung zwischen dem Osten und dem Westen weiter prononcierte.

Archäologische (Bocquet-Appel et al., 2005, Gamble et al., 2005, Shennan & Edinborough, 2006, Terberger, 2010, Taller et al., 2014, Wygal & Heidenreich, 2014), ethnographische (Talvaara et al., 2015), sowie genetische (Barburjani et al., 1998, Torroni et al., 1998, Torroni et al., 2001, Gignoux et al., 2011) Studien deuten darauf hin, dass es in den Phasen des Rückzugs in einige wenige Refugien bis zu der erneuten Kolonialisierung nördlicher Regionen zu starken Populationsfluktuationen kam. Der Rückzug in einige wenige LGM-Refugien resultierte vermutlich in einer starken Bevölkerungsreduktion und gleichbleibenden Bevölkerungsgrößen während der Besiedlung von Refugien, während die postglaziale Wiederbesiedlung mit Populationsexpansionen einherging (vgl. auch Galetta et al., 2011, Rasteiro & Chikhi, 2013). Hinweise auf ein Bevölkerungswachstum geben die leicht negativen Werte für Tajima's D und Fu's F_s der drei mesolithischen Gruppen aus Nordost-, Zentral- und Nordzentral- und Nordeuropa (Tajima's D je -0,684, -0,777, -0,024, Fu's F_s je -2,511, -5,101, -2,99), wobei die Individuen vermutlich chronologisch zu jung datieren, um die Bevölkerungsexpansion nach dem letzten Glazial zu messen. Die hohe Haplotypendiversität zentraleuropäischer und nordosteuropäischer Wildbeuter ($HD= 0,97$ bzw. $0,925$) und die *mean number of pairwise differences* (3,682 bzw. 4,111) deuten zumindest auf eine hohe mesolithische Bevölkerungsgröße hin (bzw. auf eine Bevölkerungsexpansion), während die Migration zentraleuropäischer Wildbeuter in das Baltikum und damit einhergehend eine Verringerung des Genpools die geringere

Haplotypendiversität in baltischen Jäger-Sammler-Fischern ($HD=0,87$) erklären kann. Koaleszenz-gestützte demographische Simulationen, welche hauptsächlich auf den im Rahmen dieser Arbeit generierten mitochondrialen Daten mesolithischer Individuen basieren, deuten auf ein kontinuierliches Bevölkerungswachstum ab dem Ende der letzten Eiszeit hin und auf den Anstieg der effektiven maternalen Populationsgröße auf über 30000 Individuen in Zentraleuropa und Nordzentraleuropa vor dem Beginn der lokalen neolithischen Transition (Schulz et al., in Vorbereitung a, s. auch Isern & Fort, 2011, Bogucki, 1987, Rowley-Conwy, 1985, Price, 1991, Zvelebil & Dolukhanov, 1991, Lübke et al., 2011).

Während die paläogenetischen Analysen auf die Existenz einer Metapopulation in Zentraleuropa und dem Baltikum hindeuten, welche nur geringe geographische Strukturierungen aufweisen, erfolgte spätestens im 4. und 3. Jt. v. Chr. eine genetische Differenzierung zwischen den Populationen des Baltikums.

Im westlichen Baltikum ist im frühen 3. Jt. v. Chr. ein genetischer Influx aus dem Nordosten Europas evident. So zeigen die Jäger-Sammler-Fischer der grubchenkeramischen Kultur im Westbaltikum (Gruppe JS Baltikum W II), welche mit 2800 v. Chr. nach der Etablierung des Neolithikums datieren und etwa kontemporär mit TBK-Ackerbauern ko-existierten, eine hohe maternale Distanz zu vorangegangenen Mesolithikern ($F_{ST}=0,141$, $p<0,05$ zu nordzentral- und nordeuropäischen Wildbeutern bzw. $F_{ST}=0,215$, $p<0,05$ zu Jäger-Sammler-Fischern allein aus dem Westbaltikum). Vereinzelt wurde spekuliert, ob die ‚neolithischen‘ Jäger-Sammler-Fischer aus Skandinavien auf Farmer zurückgehen, welche aufgrund suboptimaler Bedingungen für den Ackerbau zu einer aneignenden Subsistenzwirtschaft zurückkehrten (s. Malmström et al., 2009 und Referenzen darin). Somit wären die ‚neolithischen‘ Wildbeuter des Westbaltikums entweder auf die ursprüngliche lokale mesolithische Population zurückzuführen, welche temporär die neolithische Subsistenzweise übernahm, oder aber auf zentraleuropäische Ackerbauern, welche in den Norden immigrierten. Mitochondriale und genomische Analysen widersprechen dem Szenario einer Rückkehr von Bauern zur aneignenden Subsistenzweise (Malmström et al., 2009 & 2015, Skoglund et al., 2012 & 2014, Lazaridis et al., 2014). Die genetischen Distanzen zu früh- und mittloneolithischen zentraleuropäischen Ackerbauern ist signifikant hoch ($F_{ST}= 0,103$, $p<0,05$ bzw. $0,072$, $p<0,05$), ebenso die genetische Distanz zu frühneolithischen Ackerbauern aus

dem Westbaltikum ($F_{ST}=0,118$, $p<0,05$). Die grübchenkeramischen Wildbeuter teilen außerdem nur knapp 8,11% ihrer Haplotypen mit den kontemporären Ackerbauern aus der gleichen Region, weshalb eine demographische Kontinuität zwischen Ackerbauern und den ‚neolithischen‘ Jäger-Sammler-Fischern unwahrscheinlich erscheint.

Obwohl, wie bereits erläutert, die skandinavischen Mesolithiker womöglich nicht für eine Population im westlichen Baltikum repräsentativ sind, deuten auch die hohen genetischen Distanzen zu anderen mesolithischen Populationen aus dem Baltikum und Zentraleuropa darauf hin, dass es spätestens im 28. Jahrhundert v. Chr. zu einem neuen demographischen Influx in das Westbaltikum gekommen ist. Die niedrigen Distanzen zu Jäger-Sammler-Fischern aus dem Nordosten ($F_{ST}=0,018$, $p=0,18$) und der hohe Anteil an gemeinsamen maternalen Haplotypen (47,06%) sprechen dafür, dass der Ursprung der westbaltischen grübchenkeramischen Kultur auf eine Migration aus dem Nordosten Europas zurückzuführen ist, in Übereinstimmung mit einigen archäologischen Studien (Rimantienė, 1992, Zvelebil, 2004b, Iversen, 2010, Iversen, 2013).

Basierend auf mtDNA-Analysen an dem Fundort Ostorf in Norddeutschland (Gruppe JS Baltikum SO II), argumentierten Bramanti et al. (2009), dass es sich bei dieser Siedlung um eine mesolithische Enklave handelte, welche mit ca. 3000 v. Chr. (Lübke et al., 2007, Olsen et al., 2010, Olsen & Heinemeier, 2007) nach dem Beginn des lokalen Neolithikums datiert. So besitzen die Individuen aus Ostorf Haplotypen, welche zwar nicht typisch für zentraleuropäische (und baltische) Jäger-Sammler-Fischer sind, allerdings auch nicht für neolithische Bauern aus Zentraleuropa. Isotopenanalysen, welche auf eine aneignende Subsistenzweise verweisen, unterstützen diese These (Olsen & Heinemeier, 2007). Andere Studien dagegen interpretieren Ostorf als einen Fundort, in welchem neolithische Ackerbauern erneut auf die aneignende Subsistenzweise zurückgriffen (Fernandes et al., 2015).

Im Hinblick auf neue paläogenetische Analysen an zentraleuropäischen Farmern und Analysen an zusätzlichen Individuen aus dem Fundort Ostorf kann der These einer mesolithischen Enklave nicht widersprochen werden. Paläogenomische Studien haben eine Vermischung zwischen Ackerbauern und Wildbeutern in Zentraleuropa spätestens um 3800 v. Chr. nachgewiesen (Haak et al., 2015). Die ‚neolithischen‘ Wildbeuter aus dem südöstlichen Baltikum teilen vergleichsweise wenig Haplotypen

mit anderen prähistorischen Populationen (max. 39,53% mit nordzentral- und nordeuropäischen Mesolithikern bzw. 35,42% mit Ackerbauern aus Nordzentral- und Nordeuropa). Der Anteil an mitochondrialen U4/U5-Haplotypen, welche mit zentraleuropäischen (und baltischen) Wildbeutern assoziiert sind, beträgt 50% in der ‚neolithischen‘ Jäger-Sammler-Fischer-Population des südöstlichen Baltikums bzw. 40% allein in dem Fundort Ostorf und ist somit deutlich höher als der Anteil an U4/U5-Linien in kontemporären Populationen aus Zentraleuropa (12,5%, Brandt et al., 2013). Eine Immigration von ackerbäuerlichen Gruppen in das südöstliche Baltikum, welche bereits teilweise von zentraleuropäischen Jäger-Sammler-Fischern abstammen erscheint aufgrund der hohen Frequenz mesolithischer Linien unwahrscheinlich. Die restlichen Haplotypen aus dem Fundort Ostorf finden sich allerdings auch nicht in den seit 2009 publizierten Daten neolithischer Individuen (Brandt et al., 2013, Brotherton et al., 2013, Lee et al., 2014a, diese Studie). Die geringste genetische Distanz ‚neolithischer‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem Südostbaltikum findet sich zu endneolithischen Individuen aus Zentraleuropa ($F_{ST}=0,047$, $p>0,05$), welche bereits zu einem Teil auch von Individuen aus dem Nordpontikum abstammt (vgl. Kapitel 6.2). Zu kontemporären oder vorangegangenen ackerbäuerlichen Gruppen ist die genetische Distanz allerdings hoch ($F_{ST}=0,104$ zu frühneolithischen, zentraleuropäischen Ackerbauern und $F_{ST}=0,112$, $p<0,05$ zu nordzentral- und nordeuropäischen Frühneolithikern bzw. $F_{ST}=0,106$, $p<0,05$ zu Bauern nur aus Norddeutschland), ebenso zu Jäger-Sammler-Fischern aus Nordzentral- und Nordeuropa ($F_{ST}=0,123$, $p<0,05$ bzw. $F_{ST}=0,118$, $p<0,05$ zu Mesolithikern aus dem südöstlichen Baltikum). Da hohe genetische Distanzen auch durch starke genetische Drift zustande kommen und somit einer demographischen Kontinuität nicht widersprechen müssen (vgl. Bollongino et al., 2013, vgl. auch Kapitel 6.2), kann nicht ausgeschlossen werden, dass die ‚neolithischen‘ Wildbeuter aus dem südöstlichen Baltikum auf lokale mesolithische Gruppen zurückgehen, während aufgrund der Abwesenheit neolithischer Haplotypen die Vermischung bzw. Immigration von Bauern unwahrscheinlich erscheint. Die Standarddiversitätswerte der südostbaltischen ‚neolithischen‘ Wildbeuter sind im Vergleich zu früheren Phasen hoch ($\pi=0,014$, $HD=0,974$ im Vergleich zu $\pi=0,001$ und $HD=0,919$ von Mesolithikern aus dem südöstlichen Baltikum; Tajima’s D: -0,989, $p=0,164$, Fu’s F_s : -5,376, $p=0,007$), und könnten die hohe Distanz zu mesolithischen Gruppen aus der gleichen Region erklären.

Paläogenetische Studien an Jäger-Sammler-Fischern welche nach dem Beginn des lokalen Neolithikums datieren sind bislang rar, zeigen jedoch, dass Jäger-Sammler-Fischer und Ackerbauern trotz einer Ko-Existenz ihre tradierte Subsistenzwirtschaft beibehielten (Malmström et al., 2009, Bollongino et al., 2013). Basierend auf der paläogenetischen Analyse des Fundortes Blätterhöhle in Zentraldeutschland argumentieren Bollongino et al. (2013) für die Aufnahme von Wildbeutern in ackerbäuerliche Gruppen (aber s. Haak et al., 2015), während die Analyse kontemporärer Jäger-Sammler-Fischer-Gruppen und ackerbäuerlicher Gemeinschaften in Skandinavien keine Hinweise auf einen Genfluss zwischen den beiden Populationen fand (Malmström et al., 2009 & 2015).

Ein im Rahmen dieser Arbeit untersuchtes Individuum aus dem norddeutschen Fundort Grube Rosenhof (ROS14), welches mit einem Alter von c. 3900 v. Chr. um den Beginn des nordzentraleuropäischen Neolithikums datiert, weist die für baltische und zentraleuropäische Jäger-Sammler-Fischer typische mitochondriale Haplogruppe U5a1 auf. $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ -Istotopenwerte deuten darauf hin, dass dieses Individuum auf eine gemischte Wildbeuter/Farmer-Subsistenzweise zurückgriff (Terberger und Piezonka, in Vorbereitung). Basierend auf diesen Ergebnissen kann somit nicht ausgeschlossen werden, dass Jäger-Sammler-Fischer anders auf die neolithische Expansion reagierten als in Zentraldeutschland und in den frühen Phasen des nordzentral- und nordeuropäischen Neolithikums Wildbeuter teilweise die neue Subsistenzweise adaptierten (Grube Rosenhof).

2. Die Genese des Neolithikums in Norddeutschland und die genetische Beziehung nordzentraleuropäischer Ackerbauern zu anderen prähistorischen Populationen

Das Frühneolithikum in Nordzentral- und Nordeuropa

Für Zentraleuropa gilt die demische Diffusion neolithischer Kulturen aus dem Südosten Europas als Ursache für die schnelle Verbreitung und Etablierung von Ackerbau und Viehwirtschaft (Ammerman & Cavalli-Sforza, 1971, Renfrew, 1987, Pinhasi et al., 2005). Paläogenetische Studien verweisen dabei auf die hohe maternale genetische Distanz zwischen den lokalen mesolithischen Jäger-Sammler-Fischern und den ersten Ackerbauern in Zentraleuropa (u.a. Bramanti et al., 2009, Brandt et al., 2013), welche als Argument gegen eine Bevölkerungskontinuität verwendet wird

und auch von paläogenomischen Studien gestützt wird (Lazaridis et al., 2014, Haak et al., 2015). Ein Genfluss von Wildbeutern in ackerbäuerliche Gemeinschaften während der neolithischen Expansion nach Zentraleuropa wird allerdings nicht ausgeschlossen (Galetta et al., 2011, Lemmen et al., 2011, Rasteiro & Chikhi, 2013, Lazaridis et al., 2014, Gamba et al., 2014). Zudem mehrten sich Hinweise auf eine Vermischung zwischen Jäger-Sammler-Fischern und Ackerbauern spätestens um 3800 v. Chr. in Zentraleuropa (Bollongino et al., 2013, Haak et al., 2015) und somit womöglich noch vor dem Beginn des Neolithikums in den nördlicheren Regionen. Für Nordzentral- und Nordeuropa dagegen argumentieren archäologische Studien für die kulturelle Diffusion bzw. die Adaptation neolithischer Technologien durch die lokalen baltischen Spätmesolithiker (Fischer, 1982, Rowley-Conwy, 1984, Rowley-Conwy, 1985, Bogucki et al., 1987, Price, 1991, Zvelebil & Dolukhanov, 1991, Hartz et al., 2000, Price, 2000, Zvelebil, 2001, Fischer, 2002, Midgley, 2004, Hartz et al., 2007, Zvelebil, 2008, Grohmann, 2010, Gronenborn, 2010, Czekaj-Zastawny et al., 2011, Nowak, 2013).

Die Ergebnisse der mtDNA-Analysen an frühneolithischen Ackerbauern aus Nordzentral- und Nordeuropa geben starke Hinweise auf die demische Diffusion südlich angesiedelter, zentraleuropäischer Ackerbauern als Ursache für die Neolithisierung dieser Region. Die maternale genetische Distanz frühneolithischer Bauern aus Nordzentral- und Nordeuropa zu allen neolithischen Populationen aus Zentraleuropa ist gering ($F_{ST} \text{ max.} = 0,025$, $p < 0,05$ zu frühneolithischen Ackerbauern aus Zentraleuropa und $F_{ST} \text{ min.} = 0,001$, $p = 0,5$ zu spätneolithischen Ackerbauern aus Zentraleuropa), während die genetische Distanz zu lokalen mesolithischen Jäger-Sammler-Fischern signifikant hoch ist ($F_{ST} = 0,281$, $p = 0$). Diese Trennung wird von Hauptkomponenten-Analysen basierend auf Haplotypen-Frequenzen unterstützt, welche eine starke Abgrenzung der frühneolithischen Population aus Nordzentral- und Nordeuropa zu den lokalen Mesolithikern zeigen und eine Nähe zu den neolithischen Gruppen aus Zentraleuropa. Die analysierten frühneolithischen Individuen datieren hauptsächlich um 2900-2800 v. Chr. und nur zwei Individuen fallen mit ca. 3600 v. Chr. in eine relativ frühe Phase des Neolithikums in Norddeutschland (Eck1 mit 3628 kal. v. Chr. und STS1 mit ca. 3601 kal. v. Chr. (Schulz et al., in Vorbereitung b)). Diese Individuen, aber auch die chronologisch jüngeren frühneolithischen Ackerbauern aus Norddeutschland und Schweden

besitzen Haplogruppen, welche bislang nicht für prä-neolithische Populationen aus Zentraleuropa und dem Baltikum nachgewiesen wurden, allerdings in den ackerbauwirtschaftenden Populationen Zentraleuropas verbreitet waren (u.a. Brandt et al., 2013). Das exklusive Vorhandensein dieser Haplogruppen in der frühneolithischen Bevölkerung verweist somit ebenso auf die Einwanderung zentraleuropäischer Ackerbauern. Eine kürzlich veröffentlichte mtDNA-basierte Studie an frühneolithischen TBK-Farmern aus Schweden argumentiert ebenfalls für die demische Diffusion zentraleuropäischer Ackerbauern (ca. 3250-2900 v. Chr., Gruppe Neo I NE in der vorliegenden Arbeit; Malmström et al., 2015)

Archäologisch ist der Übergang vom 5. zum 4. Jt. v. Chr., in welchen der Beginn des nordzentral- und nordeuropäischen Neolithikums fällt, durch die Regionalisierung post-linearbandkeramischer Kulturen in Zentraleuropa charakterisiert. Der Einfluss der west- und ostzentraleuropäischen Kulturen (Rössen und Michelsberg bzw. Spät-Lengyel und Stichbandkeramik) auf die Genese regionaler TBK-Gruppen wurde bereits diskutiert (Bogucki et al., 1987, Solberg, 1989, Sherratt, 1990, Klassen, 2004, Włodarczak, 2006, Grohmann, 2010, Gronenborn, 2010, Nowak, 2013, Krause-Kyora & Rinne, 2014). AMOVA-Analysen zeigen allerdings einen geringen Hinweis für eine demographische Strukturierung innerhalb der neolithischen Populationen (99,3% der Variabilität existiert innerhalb neolithischer Gruppen unabhängig der geographischen Herkunft, die Diversität zwischen Gruppen unabhängig der Population (F_{ST}) liegt bei 0,007 und zwischen Gruppen innerhalb von Populationen (F_{SC}) bei 0,016). Die maternale genetische Distanz zwischen frühneolithischen Ackerbauern aus Norddeutschland und Schweden ist negativ ($F_{ST}=-0,015$, $p=0,48$), was ebenso darauf hindeutet, dass zwischen diesen beiden Populationen keine demographische Strukturierung existierte. Die Hauptkomponenten-Analysen zeigen allerdings, dass die frühneolithischen Farmer aus Schweden- anders als die frühen Ackerbauern aus Norddeutschland- nicht zusammen mit zentraleuropäischen ackerbäuerlichen Populationen gruppieren (vgl. Abb. A19d im Anhang). Vergleichende paläogenomische Analysen haben demonstriert, dass frühneolithische Ackerbauern aus Schweden einen geringen Grad an Jäger-Sammler-Fischer-Abstammung besaßen (Skoglund et al., 2014), wobei ungeklärt ist, ob die Vermischung lokal erfolgte oder aber auf die Immigration von Ackerbauern zurückzuführen ist, welche bereits zu einem Teil von Wildbeutern abstammten (vgl.

Haak et al., 2015). Die frühesten Hinweise auf eine solche Vermischung in Zentraleuropa finden sich in einem Individuum aus dem Fundort Esperstedt in der Haale/Saale-Region (Haak et al., 2015), welches zwischen ca. 3900 bis 3800 v. Chr. datiert (Brandt et al., 2013). Die grobe zeitliche Überlappung mit der initialen Phase des Neolithikums in Nordzentraleuropa macht somit eine Einwanderung gemischter Populationen in den Norden möglich. Interessanterweise wird das Individuum aus dem Fundort Esperstedt mit der Baalberger Kultur assoziiert, welche als eine frühe regionale TBK-Gruppe in Zentraldeutschland beschrieben wird. Unter der Prämisse, dass ein Genfluss erst nach dem Beginn des nordzentral- und –nordeuropäischen Neolithikums stattfand, wäre durchaus denkbar, dass zentraleuropäische Bauern in den Norden immigrierten, sich dort mit der lokalen Bevölkerung vermischten und erst im Rahmen einer demischen Expansion der TBK in den Süden (d.h. in die Halle/Saale-Region) Jäger-Sammler-Fischer-Abstammung nach Zentraleuropa gelangte. Gegen eine lokale Vermischung am Baltikum spricht allerdings der geringe Anteil an gemeinsam geteilten Haplotypen mit den lokalen Wildbeutern (0% zu Ackerbauern aus Schweden, 6,52% zu Ackerbauern aus Norddeutschland), während der Anteil an gemeinsam geteilten Haplotypen zu zentraleuropäischen Wildbeutern dagegen höher ist (23,8% für nordzentral- und nordeuropäische Ackerbauern, bzw. 24,2% für frühneolithische Farmer aus Norddeutschland und 14,29% für frühneolithische Bauern aus Schweden). Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, dass die *haplotype sharing*-Analysen auf einer 317bp langen Sequenz erfolgten und nur das maximale Limit, nicht den wirklichen Anteil, an gemeinsam geteilten Haplotypen zwischen Individuen aus unterschiedlichen Populationen widerspiegeln. Der relativ hohe Anteil an geteilten Haplotypen mit zentraleuropäischen Wildbeutern ist so eher auf einen methodischen Fehler zurückzuführen, da einige diagnostische Polymorphismen für die U-Haplogruppe, welche die bislang einzige nachgewiesene Haplogruppe mesolithischer, zentraleuropäischer Jäger-Sammler-Fischer ist (u.a. Bramanti et al., 2009, Bollongino et al., 2013, Fu et al., 2013), außerhalb des untersuchten Sequenzabschnitts liegen.

Während die demische Diffusion aufgrund der geringen genetischen Distanzen zu zentraleuropäischen Ackerbauern somit wahrscheinlich ist, zeigen die *haplotype sharing*-Berechnungen, dass nordzentral- und nordeuropäische Ackerbauern weniger Haplotypen mit den neolithischen Populationen aus Zentraleuropa teilen (max. 39%

mit frühneolithischen Individuen, min. 32,3% mit endneolithischen Individuen) als zentraleuropäische Farmer-Gruppen untereinander (max. 70,63% zwischen dem Früh- und Mittelneolithikum und min. 35,76% zwischen dem Früh- und Endneolithikum). Dabei teilen insbesondere frühneolithische Ackerbauern aus Schweden weniger Haplotypen mit ackerbäuerlichen Populationen aus Zentraleuropa (max. 26,3% mit spätneolithischen Individuen) als frühe Ackerbauern aus Norddeutschland (max. 38,2% mit mittelneolithischen Individuen). Ackerbauern aus Norddeutschland und Schweden teilen sich mit ca. 27% auch weniger Haplotypen als zentraleuropäische Gruppen untereinander. Eine mögliche Ursache kann in Bevölkerungsfluktuationen im Zuge der Expansion nach Nordzentraleuropa und Nordeuropa liegen. Durch Flaschenhals-Effekte (*bottleneck*) infolge der Immigration zentraleuropäischer Ackerbauern und genetische Drift können in der Ursprungspopulation häufige Haplotypen in ihrer Häufigkeit abnehmen und seltene Haplotypen aus einer Population verschwinden (vgl. Helgasson et al., 2003). Da die mitochondriale DNA ausschließlich maternal vererbt wird, ist auch die effektive Populationsgröße für diesen Locus geringer und ist als Konsequenz damit auch anfälliger für die Effekte von genetischer Drift. Eine Bevölkerungsreduktion könnte die vergleichsweise niedrigere Haplotypen- und Nukleotiddiversität in nordzentral- und nordeuropäischen frühen Bauern ($HD=0,938$ und $\pi=0,0089$) erklären. Dabei ist die Haplotypendiversität allein für norddeutsche frühneolithische Bauern deutlich geringer ($HD=0,928$, $n=21$) im Vergleich zu frühneolithischen Farmern ($HD=0,956$) und insbesondere auch im Vergleich zu den mittel- und spätneolithischen Gruppen Zentraleuropas ($HD=0,962$ bzw. $0,986$), welche um 4100/4000 v. Chr. nach Nordzentraleuropa einwanderten. Die höhere Haplotypendiversität frühneolithischer Ackerbauern aus Schweden ($HD=0,978$, $n=9$) und die negativen Werte für Tajima's D und Fu's F_s der frühneolithischen Populationen aus Norddeutschland und Schweden (Tajima's D: $-1,195$, $p=0,105$ bzw. $-1,192$, $p=0,125$ und Fu's F_s : $-5,753$, $p=5^{-4}$ bzw. $-4,199$, $p=0,01$) können Hinweise darauf sein, dass die Migration nach Nordzentraleuropa und die schnell darauffolgende Expansion nach Nordeuropa⁶ von Phasen des Bevölkerungszuwachses begleitet wurden. Populationsfluktuationen im Zuge der Expansion in den Norden könnten erklären,

⁶ Der Beginn des Neolithikums in Nordzentraleuropa datiert in etwa um 4100/4000 v. Chr. und somit nur geringfügig früher als der Beginn des Neolithikums in Nordeuropa um 3950 v. Chr., vgl. Hartz et al., 2000, Fischer, 2002, Hartz et al., 2007.

weshalb Ackerbauern aus Norddeutschland und insbesondere aus Schweden vergleichsweise weniger Haplotypen mit zentraleuropäischen Populationen teilen.

Aufgrund der deutlichen Hinweise für eine demische Diffusion muss der verzögerte Beginn des Neolithikums in Nordzentral- und Nordeuropa rund 1500 Jahre nach der Neolithisierung Zentraleuropas somit mit anderen Faktoren in Zusammenhang gebracht werden. Die ökologischen Konditionen an der Küstenregion, welche für Ackerbau suboptimal, aber für die aneignende Subsistenzwirtschaft günstig waren (Zvelebil, 2004a, Davison et al., 2006, Hartz et al., 2007, Schier et al., 2009, aber vgl. Zvelebil & Dolukhanov, 1991), könnten erklären, weshalb Handelsbeziehungen zwischen ackerbäuerlichen Kulturen und den baltischen Mesolithikern (u.a. Klassen, 2004, Zvelebil, 2006, Hartz et al., 2007, Gronenborn, 2010) nicht in einer Etablierung neolithischer Technologien resultierten. Handelsbeziehungen könnten allerdings die Basis für eine lokale kulturelle Adaptation in den initialen Phasen des Neolithikums im Norden gelegt haben. Vielleicht ermöglichten erst klimatisch günstigere Konditionen um 4100/4000 v. Chr. die Durchsetzung von Ackerbau und Viehwirtschaft im Norden (Bonsall et al., 2001), wobei das heterogene frühneolithische Fundinventar (s.u.) ein Hinweis dafür sein kann, dass die neue Subsistenzwirtschaft zumindest in der initialen Phase nicht ertragreich war. Demographische Faktoren, insbesondere die hohe Jäger-Sammler-Fischer-Populationsdichte an der baltischen Küste (s. Kapitel 6.1, Rowley-Conwy, 1985, Bogucki, 1987, Price, 1991, Zvelebil & Dolukhanov, 1991, Gamble et al., 2005, Shennan & Edinborough, 2006, Isern & Fort, 2011), könnten dagegen die Ansiedlung neolithischer Gruppen im Norden verzögert bzw. verhindert haben. Möglich sind dabei sowohl die Verzögerung der neolithischen Expansion aufgrund des Widerstand von (Isern & Fort, 2011, Rigaud et al., 2015) oder aufgrund der Ressourcen-Konkurrenz mit (Isern & Fort, 2012, Isern et al. 2012) lokalen spätmesolithischen Gruppen.

Das frühneolithische Fundinventar in Nordzentral- und Nordeuropa deutet auf Innovation und Kontinuität hin und auf einen graduellen Verlauf der neolithischen Transition (u.a. Hartz et al., 2000, Lidén et al., 2004, Milner et al., 2004, Steffens, 2005, Hartz et al., 2007, Lübke et al., 2007, Müller, 2011). So zeigen etwa Lipid-Analysen an frühneolithischen TBK-Scherben aus Dänemark Spuren sowohl von terrestrischen, als auch von marinen Ressourcen (Craig et al., 2011, Isaksson &

Hallgreen, 2012). Der Fund ließe sich somit interpretieren als eine teilweise Adaptation neolithischer Technologien durch die lokale spätesolithische Bevölkerung oder aber als Migration südlich beheimateter neolithischer Gruppen in den Norden, welche dann zu einem Teil und womöglich aufgrund ökologisch ungünstiger Konditionen mesolithische Technologien adaptierten. Das Szenario einer teilweisen kulturellen Adaptation mesolithischer Subsistenzstrategien durch neolithische Immigranten wird dabei sowohl von den vorliegenden mtDNA-Analysen als auch von $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ -Isotopenanalysen⁷ gestützt (Terberger & Piezonka, in Vorbereitung). Andererseits zeigen die gemischten Isotopensignale eines Individuums aus dem Fundort Grube Rosenhof in Norddeutschland (Terberger & Piezonka, in Vorbereitung), welches in die mesolithisch-neolithische Transitionsphase datiert und einen mit Jäger-Sammler-Fischern-assoziierten mitochondrialen Haplotypen besaß, auch, dass lokal Wildbeuter die ackerbäuerliche Subsistenzweise zumindest teilweise übernahmen (vgl. Kapitel 6.1).

Die genetischen Signale für eine kulturelle Adaptation durch Jäger-Sammler-Fischer in der initialen Phase des nordzentral- und nordeuropäischen Frühneolithikums, aber auch Hinweise für eine lokale Vermischung mit ackerbäuerlichen Gemeinschaften könnten im Falle eines subsequenteren oder starken Zustroms aus Zentraleuropa im mtDNA-Datensatz nicht mehr detektierbar sein. Das Vorhandensein von mesolithischen Haplogruppen in einem kulturell frühneolithischen Kontext im Norden ließe sich zwar als Zeichen kultureller Adaptation interpretieren oder könnte Hinweis sein auf eine Vermischung mit neolithischen Gruppen- kann aber auch begründet werden mit der Immigration von Populationen, welche bereits zu einem Teil auf eine Jäger-Sammler-Fischer-Abstammung zurückgehen (s.o., Haak et al., 2015, vgl. auch Galetta et al., 2011, Rasteiro & Chikhi, 2013, Gamba et al., 2014). Da baltische und zentraleuropäische Jäger-Sammler-Fischer zumindest basierend auf mtDNA-Daten nicht zu differenzieren sind, ist die genetische Interpretation von lokalen kulturellen Adaptationsprozessen bzw. die Abgrenzung zu einer demischen Expansion gemischter Populationen in den Norden problematisch.

Matrimoniale Residenzregelungen stellen einen entscheidenden Faktor für Genfluss dar (vgl. u.a. Destro-Bisol et al., 2004, Bolnick et al., 2006) und stehen womöglich in

⁷ Die Isotopenanalysen wurden an den gleichen Individuen aus Norddeutschland durchgeführt welche auch zur paläogenetischen Analyse vorlagen.

Zusammenhang mit der Subsistenzwirtschaft (Destro-Bisol et al., 2004). Strontium-Analysen deuten auf eine höhere maternale Mobilität in linearbandkeramischen Populationen hin und zeigen die zunehmende Bedeutung von Patrilokalität mit dem Beginn der neolithischen Subsistenzwirtschaft (Bentley et al., 2002, Bentley et al., 2009, Bentley et al., 2012, vgl. auch Rasteiro & Chikhi, 2013, Szécsényi-Nagy et al., 2014). Ebenso verweisen einige Studien darauf, dass Statusbarrieren zwischen Gruppen mit aneignender und produzierender Subsistenzstrategie den Genfluss beeinflussen und in einem asymmetrischen Genfluss resultieren (Bentley et al., 2002, Destro-Bisol et al., 2004, Bolnick et al., 2006, Bentley et al., 2009, Bentley et al., 2012, vgl. auch Rasteiro & Chikhi, 2013), wobei Frauen ökonomische/ kulturelle Statusbarrieren eher überschreiten können als Männer. Somit läge die höchste Wahrscheinlichkeit für Wildbeuterinnen in neolithische Gemeinschaften einzuheiraten. Destro-Bisol et al. (2004) argumentieren jedoch, dass die Statusbarrieren zwischen Ackerbauern und Jäger-Sammlern ein rezentes Phänomen darstellen und der maternale Genfluss in der Initialphase des Neolithikums eher reziprok erfolgte.

Das nordzentral- und nordeuropäische Spätneolithikum

Moderne Balten zeigen im Vergleich zu anderen rezenten europäischen Populationen einen höheren Anteil an mesolithischer Abstammung (Malmström et al., 2009, Lazaridis et al., 2014). Für moderne Populationen aus Zentraleuropa wird die demographische Kontinuität zu frühneolithischen Populationen zwar ebenfalls ausgeschlossen (Bramanti et al., 2009), allerdings nicht die demographische Kontinuität zu spätneolithischen Populationen (Bollongino et al., 2013). Paläogenetische Analysen haben gezeigt, dass die genetische Differenzierung zu der frühneolithischen LBK-Population Zentraleuropas, sowohl durch die Vermischung mit Jäger-Sammler-Fischern um ca. 3900-3800 v. Chr. zustande kam, als auch durch die Vermischung mit Populationen aus dem Nordpontikum (Wilde, 2014, Allentoft et al., 2015, Haak et al., 2015). Vermutlich kam es im Zuge einer Migration von Jamnaja-Pastoralisten in die östliche Besiedlungszone der Stichbandkeramik (s. Abbildung 3.1) zu einer Vermischung der beiden Gruppen, während die demographische Expansion der nachfolgenden schnurkeramischen Kultur um ca. 2900/2800 v. Chr. nach Zentraleuropa (u.a. Mallory & Adams, 1997, Czebreszuk, 2004, Midgley, 2004, Zvelebil, 2004b, Jeunesse, 2014) zu der Verbreitung der nordpontischen Abstammung führte.

Für das Spätneolithikum in Nordzentral- und Nordeuropa, welches mit dem 28. Jahrhundert v. Chr. einsetzte, passen die mtDNA-Analysen zu den Ergebnisse dieser Studien. Spätneolithische Ackerbauern zeigen nur einen geringen Grad an Differenzierung zu vorangegangenen Ackerbauern aus Zentraleuropa ($F_{ST} \text{ max.}=0,027$, $p=0,13$ zu frühneolithischen Farmern) und Nordzentral- und Nordeuropa ($F_{ST}= 0,039$, $p<0,05$), sowie zu zentraleuropäischen Mesolithikern ($F_{ST}=0,014$, $p=0,23$). Späte Ackerbauern zeigen allerdings keine Differenzierung zu nordpontischen Jamnaja-Pastoralisten ($F_{ST}=-0,033$, $p=0,79$) und zu kontemporären endneolithischen Populationen aus Zentraleuropa ($F_{ST} \text{ min.}=-0,012$, $p=0,7$), deren demographischer Ursprung auf Farmer und Mesolithiker aus Zentraleuropa, sowie auf nordpontische Individuen zurückgeführt wird (Haak et al., 2015; vgl. auch Abbildungen 5.17 und 5.18).

Die Mehrzahl der Individuen ($n=8$) aus der spätneolithischen Gruppe in Nordzentral- und Nordeuropa stammt aus dem Fundort Groß Upahl in Norddeutschland. Diese Gruppe zeigt eine signifikant hohe genetische Distanz zu frühneolithischen Farmern nur aus Norddeutschland ($F_{ST}=0,072$, $p<0,05$), welche womöglich das Resultat von genetischer Drift infolge eines starken Bevölkerungsanstiegs darstellt (Tajima's $D=-1,205$, $p=0,13$, Fu's $F_s=-6,338$, $p=0,001$) bzw. durch einen starken Bevölkerungszuwachs ($HD=0,985$, $\pi=0,02$ im Vergleich zu $HD=0,927$, $\pi=0,007$ der frühneolithischen Gruppe in Norddeutschland) erklärt werden kann. In der spätneolithischen Gruppe aus Nordzentral- und Nordeuropa finden sich allerdings Haplogruppen, welche in der frühneolithischen Phase in dieser Region nicht präsent waren. So besaß die spätneolithische Population sowohl Haplogruppen (U4a und U5a), welche bereits in mesolithischen Jäger-Sammler-Fischern aus Zentraleuropa und dem Baltikum verbreitet waren, Haplogruppen, welche mit frühneolithischen zentraleuropäischen Populationen assoziiert sind (N1a) und Haplogruppen (H5), welche in der Jamnaja-Population aus dem Nordpontikum detektiert wurden.

Die Haplogruppen U4a, U5a und N1a wurden dabei sowohl in Norddeutschland als auch weiter nördlich in spätneolithischen Individuen aus Dänemark und Schweden detektiert (u.a. Melchior et al., 2010, Malmström et al., 2015). Es ist somit durchaus möglich, dass nach dem Beginn des Neolithikums in Nordzentral- und Nordeuropa auch zu späteren Phasen ackerbäuerliche Gruppen aus Zentraleuropa einwanderten, welche bereits zu einem Teil von Jäger-Sammler-Fischern abstammten (s.o.). Die

Haplogruppe H5 wurde in einem Individuum aus dem Fundort Groß Upahl gefunden (GUP5, ca. 2000 v. Chr.) und zeigt, dass es unabhängig davon zumindest in Nordzentraleuropa zu einer Immigration von Gruppen kam, welche mit Jamnaja-Pastoralisten verwandt waren.

3. Laktosetoleranz und Pigmentierung in mesolithischen und neolithischen Kulturen Zentral- und Nordzentraleuropas

Die Verbreitung der Laktosetoleranz

In modernen Europäern ist die Fähigkeit, im Erwachsenenalter noch Milchzucker zu spalten mit einer Mutation auf dem LCT-Gen assoziiert (C-13910*T [rs4988235], Enattah et al., 2002, Enattah et al., 2007, Tishkoff et al., 2007). Studien, wann der *selective sweep* für das Laktase-Persistenz-assoziierte T-Allel erfolgte, existieren bislang nicht. Allerdings wurde das Alter der Mutation auf etwa 21000 bis 2188 Jahre (Bersaglieri et al., 2004) bzw. 12300 bis 7400 Jahre (Coelho et al., 2005) geschätzt und in Übereinstimmung mit Analysen, welche die Selektion der C-13910*T-Mutation mit der Transition zur Milchviehwirtschaft vor rund 7500 Jahren in Verbindung brachten (Bersaglieri et al., 2004, Gerbault et al., 2009, Itan et al., 2009, Sverrisdóttir et al., 2014).

Die geringe Frequenz des T-Allels in den erfolgreich untersuchten Ackerbauern aus Nordzentral- und Zentraleuropa (0,1 in fünf mitteneolithischen Individuen aus Zentraleuropa bzw. 0 in drei frühneolithischen Individuen aus Nordzentraleuropa, vgl. Abbildung 5.8) ist konsistent mit vorangegangenen paläogenetischen Studien, welche den direkten Beweis für eine erhöhte Frequenz erst ab dem Spätneolithikum erbrachten (Lazaridis et al., 2014, Burger et al., 2007, Lacan et al., 2011, Plantinga et al., 2012, Krüttli et al., 2014, Allentoft et al., 2015). Das Individuum WM5 (ca. 4400 v. Chr.), welches für die Mutation heterozygot war, ist bislang der früheste Nachweis für das T-Allel im zentraleuropäischen Neolithikum, wobei auch ein mesolithisches Individuum aus dem nordosteuropäischen Fundort Minino heterozygot an dieser Position war.⁸ Ein ähnlich niedriges Vorkommen wurde bereits bei den

⁸ Das Individuum wurde direkt C14-Radiokarbon datiert und fällt in die mesolithische Phase (5600 v. Chr.) zeigt aber einen mitochondrialen Haplotypen (K1a), welcher –zumindest bislang– als untypisch für mesolithische Populationen gilt. Das Probenmaterial von diesem Individuum war nur für eine Extraktion ausreichend, weshalb die Ergebnisse *per se* nicht repliziert sind (vgl. Kapitel 4.2.2. und

grübchenkeramischen Jäger-Sammler-Fischern aus Nordeuropa gefunden (Malmström et al., 2010). Somit war diese Mutation vereinzelt in Wildbeutern und Ackerbauern präsent, wurde aber zumindest in Populationen mit aneignender Subsistenzwirtschaft aufgrund fehlender Funktionalität nicht selektiert, während in frühen ackerbäuerlichen Gruppen womöglich eine sporadische Konsumierung von Milch oder die Verwendung von vergorenen Milchprodukten eine geringe Notwendigkeit zur Laktase-Persistenz und die niedrige Frequenz der C-13910*T-Mutation erklären.

In modernen europäischen Populationen variiert die Frequenz des T-Allels, mit dem häufigsten Auftreten in rezenten Nordeuropäern (0,72, vgl. Abbildung 5.8). Die geographische Verteilung der Laktoseintoleranz in heutigen Bevölkerungen und der bislang fehlende bzw. geringe Nachweis für das C-13910*T-Allel in ackerbauwirtschaftenden Populationen widersprechen der Hypothese, dass die Selektion nur in sonnenarmen Regionen aufgrund einer Optimierung des Vitamin-D₃-Haushaltes erfolgte (Flatz & Rotthauwe, 1973, vgl. auch Gerbault et al., 2009). Basierend auf Simulations-gestützten Analysen, welche den Ursprung des C-13910*T-Allels geographisch im Südosten Europas verorten, argumentieren Autoren sowie Gerbault et al. (2009) und Itan et al. (2009) für die Verbreitung des Laktase-Persistenz-assoziierten Allels auf der *wave front* der neolithischen Expansion (s. auch Klopstein et al., 2006). Obwohl neue paläogenomische Analysen (Allentoft et al., 2015) die Expansion von Pastoralisten aus der nordpontischen Steppe nach Zentraleuropa mit der Verbreitung von Laktosetoleranz bzw. dem Anstieg der C-13910*T-Mutation in Verbindung bringen, widerlegt eine andere Studie an Pastoralisten aus dieser Region einem solchen Szenario und zeigt, dass die Laktase-Persistenz in bronzezeitlichen Individuen ebenfalls nicht präsent war (Wilde, 2014). Vielmehr könnten eine starke genetische Drift oder starke positive Selektion den Anstieg seit der neolithischen Transition erklären (vgl. Bersaglieri et al., 2004, Gerbault et al., 2009).

5.1.3). Eine komplette Verunreinigung des Knochenmaterials während der Bergung kann somit nicht explizit ausgeschlossen werden.

Ursachen für die De-Pigmentierung in prähistorischen Populationen

Die Analyse der drei erfolgreich replizierten Pigmentierungs-assoziierten Loci SLC24A5 (*solute carrier family 24, member 5* bzw. *NCKX5*, $Na^+/Ca^{2+}+K^+$ exchanger 5, rs1426654), SLC45A2 (*solute carrier family 45, member 2*, rs16891982) und HERC2 (*hect domain and RCC1-like domain 2*, rs12913832) an mesolithischen Individuen aus Zentral-, Nordzentral- und Nordosteuropa zeigt, dass de-pigmentierte Phänotypen bereits in prä-neolithischen Populationen präsent und frequent waren. Auch die untersuchten spätpaläolithischen Individuen aus der Lesnika Höhle auf der Krim-Halbinsel (LEC2, 11215 v. Chr.) und aus der Höhle Hohler Fels in Süddeutschland (49I, ca. 13649 v. Chr.) besaßen die abgeleiteten Allele für die SLC24A5- und SLC45A2-Loci (vgl. auch Lazaridis et al., 2014).

Vier Hypothesen für die De-Pigmentierung anatomisch moderner Menschen wurden formuliert: Sexuelle Selektion (Aoki, 2002, Frost, 1994 & 2006), Gen-Kultur-Ko-Evolution (Khan & Khan, 2010), Optimierung des Vitamin D-Metabolismus in sonnenarmen Regionen bzw. die Adaptation an nördliche Breiten (Jablonski & Chaplin, 2000, Jablonski & Chaplin, 2010, Yuen & Jablonski, 2010, Relethford, 1997, Parra, 2007), sowie ein gelockerter Selektionsdruck infolge der Migration aus UVB-lichtintensiven Regionen (Harding, 2000).

Das abgeleitete G-Allel auf dem HERC2-OCA2-Gen (rs12913832), welches mit nicht-brauner Augenfarbe assoziiert ist (Eiberg et al., 2008, Branicki et al., 2009), wurde in einer Frequenz von 0,6 in insgesamt fünf mesolithischen Jäger-Sammler-Fischern gefunden. Die Frequenz des G-Allels ist in Individuen aus Nordzentral- und Zentraleuropa dabei deutlich höher (0,83 in drei Individuen aus dem Ostbaltikum und Luxemburg (vgl. Lazaridis et al., 2014)) als die Frequenz in Individuen aus dem Nordosten Europas (0,25 in zwei Individuen aus dem Fundort Minino) und vergleichbar mit der Frequenz in heutigen Nord- und Zentraleuropäern (0,88 bzw. 0,84, vgl. Abb. 5.8). Da die okuläre Pigmentation keine (bislang bekannten) Selektionsvorteile besitzt, könnte sexuelle Selektion bzw. assortative Partnerwahl die Ursache für das vermehrte Auftreten von Phänotypen mit blauen, grauen oder grünen Augen bereits in prähistorischen Populationen darstellen (Aoki, 2002, Frost, 1994 und 2006, Donnelly et al., 2012). Der Hypothese folgend wären de-pigmentierte Phänotypen bei der Partnerwahl bevorzugt, was zusammen mit einem

gelockerten Selektionsdruck auf starke Pigmentierung in sonnenarmen Regionen (Harding, 2000), in einer allgemeinen De-Pigmentation resultiere (Aoki, 2002, Frost, 1994 und 2006, aber s. Madrigal & Kelly, 2007). Das Alter dieser Mutation wurde auf etwa 11000 bis 6000 Jahre geschätzt (Eiberg et al., 2008), wobei die gleiche Studie ebenfalls dafür argumentiert, dass die hohe Frequenz in heutigen nordeuropäischen Populationen auf eine positive Selektion zurückzuführen sei. Eine paläogenetische Studie an Individuen aus der nördlichen Schwarzmeer-Region fand ebenfalls Hinweise für eine positive Selektion des abgeleiteten Allels (Wilde et al., 2014).

Für die kutane Pigmentierung, welche in Verbindung gebracht wird mit Schutz gegen UV-Licht induzierte Schäden und Vitamin D₃-Metabolismus ist die gezielte Selektion dagegen wahrscheinlich. Die hohe Frequenz de-pigmentierter Phänotypen bereits während des Mesolithikums (und Spätpaläolithikums) in Europa (SLC24A5: 0,67, n=23, SLC45A2: 0,33, n=23) stimmt überein mit Studien, welche die *selective sweeps* für SLC24A5 und SLC45A2 mit etwa 19000 bis 11000 v. Chr. in die Phase der postglazialen Wiederbesiedlung Europas datieren (Soejima et al., 2006, Beleza et al., 2012) und widerlegt die Hypothese einer Gen-Kultur-Ko-Evolution, welche etwa für die Ausbreitung der Laktosetoleranz formuliert wurde (s.o.). Das Modell der Gen-Kultur-Ko-Evolution für die abgeleiteten, Pigmentierungs-assoziierten Allele postuliert, dass Ackerbauern aufgrund einer geringen Vitamin D₃-Supplementation kutan Vitamin D produzieren mussten und deshalb der de-pigmentierte Phänotyp positiv selektiert wurde, während Jäger-Sammler-Fischer durch die Aufnahme mariner Ressourcen genügend Vitamin D₃ zuführten. Durch die Immigration neolithischer Populationen wären de-pigmentierte Phänotypen dann nach Zentraleuropa gelangt (Khan & Khan, 2010). Untere Altersschätzungen für den *selective sweep* des SLC24A5-Locus datieren in die Phase der frühneolithischen (aber auch der spätneolithischen/frühbronzezeitlichen) Expansion (Norton & Hammer, 2007), weshalb nicht auszuschließen ist, dass durch die demische Diffusion ackerbäuerlicher Gruppen die Häufigkeit an de-pigmentierten Phänotypen in Zentraleuropa (erneut) anstieg (s.u.).

Der geographische Unterschied in der Pigmentierung zwischen mesolithischen Jäger-Sammler-Fischern aus Nordosteuropa und Nordzentral-/Zentraleuropa ist signifikant und stützt weiter die Ergebnisse der mtDNA-Analysen, wonach nordosteuropäische Wildbeuter auf Populationen zurückgehen, welche während des

letzten glazialen Maximums ein anderes Refugium besiedelten als die Populationen, welche später nach Zentraleuropa und in das Baltikum expandierten. Mesolithische Jäger-Sammler-Fischer aus dem Nordosten Europas zeigen höhere Frequenzen des abgeleiteten SLC45A2-Allels als Wildbeuter aus Nordzentral- und Zentraleuropa (0,46 (n=12) im Vergleich zu 0,18 (n=11)) bzw. eine nahezu komplette Fixierung der SLC24A5-Allels (0,92 (n=13) im Vergleich zu 0,2 (n=10)). Archäologische Indizien (u.a. Straus, 1991, Terberger & Street, 2002) und Modell-basierte Analysen (Banks et al., 2008) verweisen auf Refugien im Südwesten Frankreichs und auf der Iberischen Halbinsel als die nördlichsten Besiedlungszonen in Europa während des letzten glazialen Maximums, wobei die Besiedlung Zentral- und Nordzentraleuropas vermutlich aus diesen Refugien erfolgte (Jochim, 1999, Terberger, 2003). Im Osten sind LGM-Refugien auf dem Balkan und dem Nordpontikum bekannt (Dolukhanov et al., 2002, Banks et al., 2008), wobei die Besiedlungsgeschichte des Nordosten Europas nach der letzten Eiszeit bislang kaum erforscht wurde. Im Falle eines Zusammenhangs zwischen kutaner Pigmentierung und UVB-Lichtintensität (Jablonski & Chaplin, 2000 & 2010, Relethford, 1997, Parra, 2007, s.u.), könnte die hohe Frequenz pigmentierter Phänotypen in Nordzentral- und Zentraleuropa auf eine Expansion aus einem eher südlicheren Refugium im Westen (etwa der Iberischen Halbinsel) hindeuten. Aufgrund suffizienter UVB-Lichtintensität wäre die Notwendigkeit zur kutanen de-Pigmentierung nicht gegeben, wobei im Falle einer Notwendigkeit zur Photoprotektion (Schutz gegen UV-Licht-induzierte Schäden) auch negative Selektion auf de-pigmentierte Phänotypen die hohe Frequenz an ancestralen Allelen in der nordzentral- und zentraleuropäischen Bevölkerung erklären könnte. Ein gelockerter Selektionsdruck nach der Expansion anatomisch moderner Menschen nach Europa könnte die Variabilität in der kutanen Pigmentierung erklären (Harding, 2000). Nach der postglazialen Expansion in nördlichere Regionen Zentraleuropas und insbesondere an die baltische Küstenregion war die diätetische Supplementation von Vitamin D₃ womöglich ausreichend (s.u.), weshalb de-Pigmentierungs-assoziierte Allele in der mesolithischen Population nicht in ihrer Frequenz anstiegen.

Im Gegensatz dazu kann die hohe Frequenz de-pigmentierter Phänotypen im Nordosten Europas mit der geographischen Herkunft aus eher lichtärmeren LGM-Refugien im Osten in Zusammenhang stehen. Die positive Selektion auf de-pigmentierte Phänotypen, welche in der Lage waren in Regionen mit geringer UVB-

Lichtintensität kutan Vitamin D₃ zu synthetisieren, könnte so die abgeleiteten Allele in dem spätpaläolithischen Individuum auf der Krim Halbinsel (LEC1, 11215 v. Chr.) erklären. Zusätzlich könnte diätetischer Stress (eine geringe Zufuhr von Vitamin D₃ aus marinen Ressourcen) zusätzlich zu einer negativen Selektion auf pigmentierte Phänotypen geführt haben.

Die Assoziation eines optimal geregelten Vitamin D-Haushaltes und gezielter positiver Selektion scheint aufgrund der epidemiologischen Implikationen von Vitamin D (Nnoaham & Clarke, 2008, Kottler, 2013, Prietl et al., 2013, Turner et al., 2013, Atkinson et al., 2014) begründet. So wird Vitamin D₃-Mangel u.a. mit Osteomalazie in Erwachsenen bzw. mit Rachitis bei Kindern in Verbindung gebracht. Vitamin D wird sowohl kutan durch die Exposition von UVB-Licht gebildet, als auch durch Nahrung aufgenommen (Vanchinathan & Lim, 2012, Prietl et al., 2013). Neben Fisch ist auch Milch reich an Vitamin D (Vanchinathan & Lim, 2012), wobei die Fähigkeit, Milchzucker zu verdauen in frühen ackerbäuerlichen Populationen nicht ausgebildet war (s.o., vgl. auch Burger et al., 2009, Lacan et al., 2011) und womöglich mit einer sporadischen Konsumierung von Milchprodukten in Zusammenhang steht. Jablonski und Chaplin (2010) verweisen in ihrer Studien darauf, dass in Regionen mit ungenügender UVB-Strahlung stark oder mittel stark pigmentierte Phänotypen nicht in der Lage sind kutan ausreichend Vitamin D₃ zu synthetisieren, während eine schwache kutane Pigmentierung in sonnenarmen Regionen essentiell für eine ausreichende Vitamin D₃-Synthese ist (vgl. auch Jablonski & Chaplin, 2000, Yuen & Jablonski, 2010, Relethford, 1997, Parra, 2007). Der Ursprung von Ackerbau und Viehwirtschaft wird im Südwesten Europas bzw. dem Nahen Osten und im Südwesten Anatoliens verortet (Bramanti et al., 2009, Brandt et al., 2013, Szécsényi-Nagy et al., 2014) und somit in Regionen mit genügend Sonnenstrahlung für eine ausreichende kutane Synthese von Vitamin D₃. Für proto-neolithische und frühneolithische Kulturen im Nahen Osten bzw. im südwestlichen Anatolien wäre die kutane Synthese von Vitamin D₃ aufgrund suffizienter UVB-Strahlung somit auch in pigmentierten Phänotypen ausreichend. Womöglich konnte im Zuge der demischen Expansion in lichtärmere nördliche Regionen in Kombination mit einer sporadischen Konsumierung von Milchprodukten, weder kutan noch diätetisch ausreichend Vitamin D₃ produziert bzw. zugeführt werden. Depigmentierte Phänotypen wären somit positiv selektiert worden, wodurch sich die

hohe Frequenz des abgeleiteten Allels für den SLC24A5-Locus in früh- und mittelnolithischen Individuen in Zentraleuropa (0,63, n=4, darunter drei Individuen aus dem rössenzeitlichen Fundplatz Wittmar, ca. 4500 v. Chr.) erklären ließe.

Paläogenetische Studien zeigen, dass einige de-Pigmentierungs-assoziierte Allele bereits in prähistorischen Populationen fixiert waren (Bouakaze et al., 2009, Wilde 2014). Die vorliegende Analyse der prähistorischen Individuen zeigt, dass die Selektion zum de-pigmentierten Phänotypen bereits auf existierende phänotypische Variabilität (*standing variation*) in Europa erfolgte (Barett & Schluter, 2008, vgl. auch Wilde et al., 2014, Lazaridis et al., 2014, Olalde et al., 2014), wobei die Mutation auf dem SLC24A5-Gen in der nordosteuropäischen mesolithischen Population bereits nahezu fixiert war. Es ist anzunehmen, dass Geographie und Ernährung in unterschiedlichen Ausmaßen die Ausbildung de-pigmentierter Phänotypen beeinflussten: Für ackerbauwirtschaftende Populationen erfolgte die kutane de-Pigmentierung vermutlich aufgrund der Notwendigkeit zur kutanen Vitamin D₃-Synthese infolge der Expansion in nördlichere, lichtärmere Regionen und aufgrund einer geringen diätetischen Zufuhr von Vitamin D₃. Für die mesolithischen Populationen in Zentral- und Nordzentraleuropa und Nordosteuropa, welche große geographische Unterschiede in der Frequenz der abgeleiteten Allele aufzeigen, kann die Besiedlung unterschiedlicher LGM-Refugien und insbesondere eine unterschiedlich starke UVB-Lichtintensität die Ausbildung de-pigmentierter Phänotypen erklären. Eine Vitamin D₃-reiche Ernährung insbesondere der baltischen Jäger-Sammler-Fischer schwächte die Notwendigkeit zur kutanen Vitamin D₃-Synthese in Regionen mit geringer UVB-Lichtintensität vermutlich ab, weshalb trotz der längeren Besiedlung in lichtärmeren Regionen de-Pigmentierungs-assoziierte Mutationen nicht fixiert wurden. Durch *allelic surfing* in expandierenden Populationen können Allele stark in ihrer Frequenz ansteigen (Klopfstein et al., 2006), weshalb vermutlich unabhängig voneinander die postglaziale Expansion, die Immigration frühneolithischer Populationen und die demische Expansion im Verlauf des zentraleuropäischen Spätneolithikums die nahezu komplette Fixation der abgeleiteten Allele in modernen Europäern erklären.

7. Literaturverzeichnis

- Ackland GJ, Signitzer M, Stratford K & Cohen MH. 2007. Cultural hitchhiking on the wave of advance of beneficial technologies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(21): 8714-8719.
- Allentoft ME, Sikora M, Sjogren K-G, Rasmussen S, Rasmussen M, Stenderup J, Damgaard PB, Schroeder H, Ahlstrom T, Vinner L et al. . 2015. Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature* 522(7555):167-172.
- Amkreutz L, Vanmontfort B, DeBie M & Verbeek C. 2010. Bowls of contention. Mesolithic sites with pottery on the Lower Rhine Area. In: Vanmontfort B, Kooijmans LL, Amkreutz L & Verhart L, (Hrsg.). *Pots, Farmers and Foragers. Pottery traditions and social interaction in the earliest Neolithic of the Lower Rhine Area*. Leiden University Press, Leiden.
- Ammerman AJ & Cavalli-Sforza LL. 1971. Measuring the Rate of Spread of Early Farming in Europe. *Man* 6(4): 674-688.
- Aoki K. 2002. Sexual selection as a cause of human skin colour variation: Darwin's hypothesis revisited. *Ann Hum Biol* 29(6): 589-608.
- Atkinson MA, Melamed ML, Kumar J, Roy CN, Miller ER, 3rd, Furth SL & Fadrowski JJ. 2014. Vitamin D, race and risk for anemia in children. *J Pediatr* 164(1): 153-158 e151.
- Bandelt HJ, Kong Q-P, Richards M & Macaulay V. 2006. Estimation of Mutation Rates and Coalescence Times: Some Caveats. In: Bandelt H-J, Macaulay V & Richards M (Hrsg.) . *Human Mitochondrial DNA and the Evolution of Homo sapiens*: Springer Berlin Heidelberg. S. 47-90.
- Banks WE, d'Errico F, Peterson AT, Vanhaeren M, Kageyama M, Sepulchre P, Ramstein G, Jost A & Lunt D. 2008. Human ecological niches and ranges during the LGM in Europe derived from an application of eco-cultural niche modelling. *Journal of Archaeological Science* 35: 481–491.
- Barbujani G, Bertorelle G, Chikhi L, 1998. Evidence for Paleolithic and Neolithic gene flow in Europe. *American Journal of Human Genetics* 62: 488–491.
- Barrett RDH & Schluter D. 2008. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology & Evolution* 23(1): 38-44.
- Beleza S, dos Santos AM, McEvoy B, Alves I, Martinho C, Cameron E, Shriver MD, Parra EJ & Rocha J. 2012. The timing of pigmentation lightening in Europeans. *Molecular Biology and Evolution* 30(1): 24-35.
- Beleza S, Johnson NA, Candille SI, Absher DM, Coram MA, Lopes J, Campos J, Araújo II, Anderson TM, Vilhjálmsson BJ et al. . 2013. Genetic Architecture of Skin and Eye Color in an African-European Admixed Population. *PLoS Genet* 9(3): e1003372.
- Bentley R, Price T, Lüning J, Gronenborn D, Wahl J & Fullagar P. 2002. Prehistoric Migration in Europe: Strontium Isotope Analysis of Early Neolithic Skeletons. *Current Anthropology* 43(5): 799-804.
- Bentley RA, Layton RH & Tehrani J. 2009. Kinship, marriage & the genetics of past human dispersals. *Hum Biol* 81(2-3): 159-179.

- Bentley RA, Bickle P, Fibiger L, Nowell GM, Dale CW, Hedges REM, Hamilton J, Wahl J, Francken M, Grupe G et al. . 2012. Community differentiation and kinship among Europe's first farmers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(24): 9326-9330.
- Bersaglieri T, Sabeti PC, Patterson N, Vanderploeg T, Schaffner SF, Drake JA, Rhodes M, Reich DE & Hirschhorn JN. 2004. Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene. *American Journal of Human Genetics* 74(6): 1111-1120.
- Bocquet-Appel J, Demars P, Noiret L & Dobrowsky D. 2005. Estimates of Upper Palaeolithic meta-population size in Europe from archaeological data. *Journal of Archaeological Science* 32(11): 1656-1668.
- Bogucki P, Barker G, Stanton WG, Madsen T, Neustupny E, Kooijmans LPL, Price TD, Rowley-Conwy P, Thompson BE & Velde Pvd. 1987. The Establishment of Agrarian Communities on the North European Plain. *Current Anthropology* 28(1): 1-24.
- Bollongino R, Nehlich O, Richards MP, Orschiedt J, Thomas MG, Sell C, Fajkošová Z, Powell A & Burger J. 2013. 2000 Years of Parallel Societies in Stone Age Central Europe. *Science* 342(6157): 479-481.
- Bolnick DA, Bolnick DI & Smith DG. 2006. Asymmetric Male and Female Genetic Histories among Native Americans from Eastern North America. *Molecular Biology and Evolution* 23(11): 2161-2174.
- Bonsall C, Macklin MG, Anderson DE & Payton W. 2001. Climate change and the adoption of agriculture in north-west Europe. *European Journal of Archeology* 5: 7-21
- Bonsall C, Cook GT, Pickard C, McSweeney K & Bartosiewicz L. 2009. Dietary trends at the Mesolithic–Neolithic transition in North-west Europe. In: Bats M (Hrsg.) *Chronology and Evolution within the Mesolithic of North-West Europe*. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars Publishing. S. 539-562.
- Bouakaze C, Keyser C, Crubézy E, Montagnon D & Ludes B. 2009. Pigment phenotype and biogeographical ancestry from ancient skeletal remains: inferences from multiplexed autosomal SNP analysis. *Int J Legal Med* 123(4): 315-325.
- Bramanti B, M.G. Thomas, W. Haak, M. Unterländer, P. Jores, K. Tambets, I. Antanaitis-Jacobs, M.N. Haidle, R. Jankauskas, C.-J. Kind et al. . 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and Central Europe's first farmers. *Science* 326(5949): 137-140.
- Brandt G, Haak W, Adler CJ, Roth C, Szécsényi-Nagy A, Karimnia S, Möller-Rieker S, Meller H, Ganslmeier R, Friederich S et al. . 2013. Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity. *Science* 342(6155): 257-261.
- Branicki W, Brudnik U & Wojas-Pelc A. 2009. Interactions between HERC2, OCA2 and MC1R may influence human pigmentation phenotype. *Ann Hum Genet* 73(2): 160-170.
- Burger J, Hummel S, Hermann B & Henke W. 1999. DNA preservation: a microsatellite-DNA study on ancient skeletal remains. *Electrophoresis* 20(8): 1722-1728.

- Burger J, Kirchner M, Bramanti B, Haak W & Thomas MG. 2007. Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(10): 3736-3741.
- Cheung K-H, Osier MV, Kidd JR, Pakstis AJ, Miller PL & Kidd KK. 2000. ALFRED: an allele frequency database for diverse populations and DNA polymorphisms. *Nucleic Acids Research* 28(1): 361-363.
- Coelho M, Luiselli D, Bertorelle G, Lopes A, Seixas S, Destro-Bisol G & Rocha J. 2005. Microsatellite variation and evolution of human lactase persistence. *Human Genetics* 117(4): 329-339.
- Cook AL, Chen W, Thurber AE, Smit DJ, Smith AG, Bladen TG, Brown DL, Duffy DL, Pastorino L, Bianchi-Scarra G et al. . 2009. Analysis of Cultured Human Melanocytes Based on Polymorphisms within the SLC45A2/MATP, SLC24A5/NCKX5 & OCA2/P Loci. *J Invest Dermatol* 129(2): 392-405.
- Cook GC. 1978. Did Persistence of Intestinal Lactase Into Adult Life Originate on the Arabian Peninsula? *Man* 13(3): 418-427.
- Cornish-Bowden A. 1985. Nomenclature for incompletely specified bases in nucleic acid sequences. Recommendations 1984. *Nucleic Acid Research* 13(9): 3021-3030.
- Craig OE, Steele VJ, Fischer A, Hartz S, Andersen SH, Donohoe P, Glykou A, Saul H, Jones DM, Koch E et al. . 2011. Ancient lipids reveal continuity in culinary practices across the transition to agriculture in Northern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(44): 17910-17915.
- Czebreszuk J. 2004. Corded Ware from East to West. In: Bogucki P & Crabtree PJ, (Hrsg.) . *Ancient Europe 8000 BC–AD 1000: Encyclopedia of the Barbarian World* New York: Thomson Gale. S. 467-475.
- Czekaj-Zastawny A, Kabacinski J & Terberger T. 2011. Long distance exchange in the Central European Neolithic: Hungary to the Baltic. *Antiquity* 85(327): 43-58.
- Czerniak L & Pyzel J. 2008. Linear Pottery farmers and the introduction of pottery in the southern Baltic. In: Hartz S, Lüth F & Terberger T, (Hrsg.) . *Early Pottery in the Baltic Dating, Origin and Social Context*. Schleswig: Bericht der Römisch-Germanischen Kommission. S. 347-360.
- Cziesla E. 2008. Zur bandkeramischen Kultur zwischen Elbe und Oder. *Germania* 86 (2): 405-464.
- Danzeglocke U, Jöris O. & Weninger B. 2007. CalPal-2007online.
- Davison K, Dolukhanov P, Sarson GR & Shukurov A. 2006. Environmental effects on the spread of the Neolithic. *Journal of Archaeological Science* 33: 641-652.
- Der Sarkissian C, Balanovsky O, Brandt G, Khartanovich V, Buzhilova A, Koshel S, Zaporozhchenko V, Gronenborn D, Moiseyev V, Kolpakov E et al. . 2013. Ancient DNA Reveals Prehistoric Gene-Flow from Siberia in the Complex Human Population History of North East Europe. *PLoS Genet* 9(2): e1003296.
- Destro-Bisol G, Donati F, Coia V, Boschi I, Verginelli F, Caglià A, Tofanelli S, Spedini G & Capelli C. 2004. Variation of Female and Male Lineages in Sub-Saharan Populations: the Importance of Sociocultural Factors. *Molecular Biology and Evolution* 21(9): 1673-1682.

- Dissing J, Kristinsdottir MA & Friis C. 2008. On the elimination of extraneous DNA in fossil human teeth with hypochlorite. *Journal of Archaeological Science* 35(6): 1445-1452.
- Dolukhanov PM. 1997. The Pleistocene-Holocene transition in northern Eurasia: Environmental changes and human adaptations. *Quaternary International* 41–42(0): 181-191.
- Dolukhanov P, Sokoloff D & Shukurov A. 2001. Radiocarbon Chronology of Upper Palaeolithic Sites in Eastern Europe at Improved Resolution. *Journal of Archaeological Science* 28(7): 699-712.
- Dolukhanov P, Shukorov A, Tarasov P, Zaitseva G. 2002. Colonization of Northern Eurasia by Modern Humans: Radiocarbon Chronology and Environment. *Journal of Archaeological Science* 29: 593-606.
- Dolukhanov P & Shukurov A. 2004. Modelling the Neolithic Dispersal in Northern Eurasia. *Documenta Praehistorica XXXI*: 35-47.
- Donnelly MP, Paschou P, Grigorenko E, Gurwitz D, Barta C, Lu RB, Zhukova OV, Kim JJ, Siniscalco M, New M et al. . 2012. A global view of the OCA2-HERC2 region and pigmentation. *Hum Genet* 131(5): 683-696.
- Eiberg H, Troelsen J, Nielsen M, Mikkelsen A, Mengel-From J, Kjaer KW & Hansen L. 2008. Blue eye color in humans may be caused by a perfectly associated founder mutation in a regulatory element located within the HERC2 gene inhibiting OCA2 expression. *Hum Genet* 123(2): 177-187.
- Enattah NS, Sahi T, Savilahti E, Terwilliger JD, Peltonen L & Jarvela I. 2002. Identification of a variant associated with adult-type hypolactasia. *NatGenet* 30(2): 233-237.
- Enattah NS, Trudeau A, Pimenoff V, Maiuri L, Auricchio S, Greco L, Rossi M, Lentze M, Seo JK & Rahgozar S. 2007. Evidence of still-ongoing convergence evolution of the lactase persistence T-13910 alleles in humans. *Am J Hum Genet* 81(3): 615-625.
- Endicott P & Ho SYW. 2008. A Bayesian Evaluation of Human Mitochondrial Substitution Rates. *The American Journal of Human Genetics* 82(4): 895-902.
- Eriksson G, Lõugas L & Zagorska I. 2003. Stone Age hunter–fisher–gatherers at Zvejnieki, northern Latvia : Radiocarbon, stable isotope and archaeozoology data. *Before farming* 1(2).
- Excoffier L, Smouse PE & Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131(2): 479-491.
- Excoffier L, Laval G & Schneider S. 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary bioinformatics online* 1: 47-50.
- Fernandes R, Grootes P, Nadeau M-J & Nehlich O. 2015. Quantitative diet reconstruction of a Neolithic population using a Bayesian mixing model (FRUITS): The case study of Ostorf (Germany). *American Journal of Physical Anthropology* 158(2): 325-340.
- Fischer A. 1982. Trade in Danubian Shaft-Hole Axes and the Introduction of Neolithic Economy in Denmark. *Journal of Danish Archaeology* 1(1): 7-12.

- Fischer A. 2002. Food for feasting? In: Fischer A & Kristiansen K, (Hrsg.) . The Neolithisation of Denmark 150 years of Debate. Sheffield: J.R. Collins Publications. S. 341-395.
- Fischer A. & Heinemeier J. 2003. Freshwater reservoir effect in 14C dates of food residue on pottery. *Radiocarbon* 45:449-466.
- Fischer A, Olsen J, Richards M, Heinemeier J, Sveinbjörnsdóttir Á & Bennike P. 2007. Coast-inland mobility and diet in the Danish Mesolithic and Neolithic: evidence from stable isotope values of humans and dogs. *Journal of Archaeological Science* 34(12): 2125-2150.
- Flatz G & Rotthauwe H. 1973. Lactose nutrition and natural selection. *The Lancet* 302(7820): 76-77.
- Fornander E. 2011. Consuming and communicating identities. Dietary diversity and interaction in Middle Neolithic Sweden. *Theses and Papers in Scientific Archaeology* 12.
- Fort J. 2012. Synthesis between demic and cultural diffusion in the Neolithic transition in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(46): 18669-18673.
- Frost P. 1994. Geographic distribution of human skin colour: A selective compromise between natural selection and sexual selection? *Hum Evol* 9(2): 141-153.
- Frost P. 2006. European hair and eye color: A case of frequency-dependent sexual selection? *Evolution and Human Behavior* 27(2): 85-103.
- Fu YX. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147(2): 915-925.
- Fu Q, Mittnik A, Johnson Philip LF, Bos K, Lari M, Bollongino R, Sun C, Giemsch L, Schmitz R, Burger J et al. . 2013. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. *Curr Biol* 23(7): 553-559.
- Furholt M. 2003. Absolutchronologie und die Entstehung der Schnurkeramik. http://www.jungsteinsite.uni-kiel.de/pdf/2003_furholt.pdf
- Furholt M. 2014. What is the Funnel Beaker complex? Persistent troubles with an inconsistent concept. In: Furholt M., Hinz M., Mischka D., Noble G. & Olausson D. (Hrsg.). *Landscapes, Histories and Societies in the Northern European Neolithic. Frühe Monumentalität und soziale Differenzierung* 4, S. 17-26.
- Gamba C, Jones ER, Teasdale MD, McLaughlin RL, Gonzalez-Fortes G, Mattiangeli V, Domboróczki L, Kővári I, Pap I, Anders A et al. 2014. Genome flux and stasis in a five millenium transect of European prehistory. *Nature Communications* 5(5257).
- Gamble C, Davies W, Pettitt P, Hazelwood L & Richards M. 2005. The Archaeological and Genetic Foundations of the European Population during the Late Glacial: Implications for. *Cambridge Archaeological Journal* 15(02): 193-223.
- Geisler H & Wetzel G. 1999. Mittelsteinzeitliche und mittelalterliche Bestattungen vom „Rollmannsberg“ bei Criewen, Lkr. Uckermark. In: Cziesla E, Kersting T & Pratsch S, (Hrsg.) . *Den Bogen spannen ... Festschrift für B Gramsch zum 65 Geburtstag* Weissbach: Beiträge zur Ur- und Frühgeschichte in Mitteleuropa. S. 259-280.
- Gerbault P, Moret C, Currat M & Sanchez-Mazas A. 2009. Impact of Selection and Demography on the Diffusion of Lactase Persistence. *PLoS ONE* 4(7): e6369.

- Gignoux CR, Henn BM & Mountain JL. 2011. Rapid, global demographic expansions after the origins of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(15): 6044-6049.
- Gkiasta M, Russell T, Shennan S & Steele J. 2003. Neolithic transition in Europe: the radiocarbon record revisited. *Antiquity* 77(295): 45-62.
- Gräfen A, Unterländer M, Parzinger H & Burger J. 2009. Multiplex-PCR as a tool for assessing ancient DNA preservation levels in human remains prior to next-generation sequencing. *Bulletin der Schweizerischen Gesellschaft für Anthropologie* 14(81): 1-2.
- Grohmann IM. 2010. Die Ertebølle- und frühtrichterbecherzeitliche Keramik aus Wangels, Kr. Ostholstein: Ein Beitrag zur Neolithisierung Schleswig-Holsteins. In: Gronenborn D & Petrasch J, (Hrsg.) . *Die Neolithisierung Mitteleuropas : internationale Tagung, Mainz 24 bis 26 Juni 2005 = The spread of the Neolithic to central Europe : international symposium, Mainz 24 June–26 June 2005*. Mainz: Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums. S. 407-422.
- Gronenborn D. 1999. A variation on a basic theme: the transition to farming in southern central Europe. *Journal of World Prehistory* 13: 123-210.
- Gronenborn D. 2003. Migration, acculturation and culture change in western temperate Eurasia, 6500-5000 cal BC. *Documenta Praehistorica* 30 "10th Neolithic Studies / Mihael Budja": 79-92.
- Gronenborn D. 2010. Fernkontakte aus dem nördlichen Europa während der Bandkeramischen Kultur. In: Šuteková J, Pavúk P, Kalábková P & Kovár B, (Hrsg.) . *PANTA RHEI Studies in the Chronology and Cultural Development of South-Eastern and Central Europe in Earlier Prehistory Presented to Juraj Pavúk on the Occasion of his 75 Birthday*. Bratislava: Comenius University in Bratislava. S. 561-574.
- Haak W. 2006. Populationsgenetik der ersten Bauern Mitteleuropas: Eine aDNA-Studie an neolithischem Skelettmaterial. Mainz: JGU Mainz.
- Haak W, Forster P, Bramanti B, Matsumura S, Brandt G, Tanzer M, Vilems R, Renfrew C, Gronenborn D, Alt KW et al. . 2005. Ancient DNA from the first European farmers in 7500-year-old Neolithic sites. *Science* 310(5750): 1016-1018.
- Haak W, Brandt G, de Jong HN, Meyer C, Ganslmeier R, Heyd V, Hawkesworth C, Pike AW, Meller H & Alt KW. 2008. Ancient DNA, Strontium isotopes & osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(47): 18226-18231.
- Haak W, Balanovsky O, Sanchez JJ, Koshel S, Zaporozhchenko V, Adler CJ, Der Sarkissian CS, Brandt G, Schwarz C, Nicklisch N et al. . 2010. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS Biology* 8(11): e1000536.
- Haak W, Lazaridis I, Patterson N, Rohland N, Mallick S, Llamas B, Brandt G, Nordenfelt S, Harney E, Stewardson K et al. . 2015. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 522(7555): 207-211.
- Handt O, Krings M, Ward RH & Pääbo S. 1996. The retrieval of ancient human DNA sequences. *American Journal of Human Genetics* 59(2): 368-376.

- Harding RM, Healy E, Ray AJ, Ellis NS, Flanagan N, Todd C, Dixon C, Sajantila A, Jackson IJ, Birch-Machin MA et al. . 2000. Evidence for variable selective pressures at MC1R. *Am J Hum Genet* 66(4): 1351-1361.
- Hart JP & Lovis WA. 2007. The freshwater reservoir and radiocarbon dates on cooking residues: old apparent ages or a single outlier? comments on Fischer and Heinemeier (2003). *Radiocarbon* 49(3): 1403-1410.
- Hartz S, Heinrich D & Lübke H. 2000. Frühe Bauern an der Küste. Neue ¹⁴C-Daten und aktuelle Aspekte zum Neolithisierungsprozeß im norddeutschen Ostseeküstengebiet. *Prähistorische Zeitschrift* 75. S. 129-152.
- Hartz S & Hoffmann-Wieck G. 2003. Submarine Forschung auf dem Festland-Geoarchäologie im Oldenburger Graben. *Schriften des Naturwiss Vereins Schleswig-Holstein* 68: 63-82.
- Hartz S & Lübke H. 2006. New Evidence for a Chronostratigraphic Division of the Ertebølle Culture and the Earliest Funnel Beaker Culture on the Southern Mecklenburgian Bay. In: Kind CJ (Hrsg.). *After the Ice Age Settlements, Subsistence and Social Development in the Mesolithic of Central Europe*. Stuttgart: Materialhefte zur Archäologie in Baden-Württemberg. S. 59-75.
- Hartz S, Lübke H & Terberger T. 2007. From fish and seal to sheep and cattle: new research into the process of neolithisation in northern Germany. *Proceedings of the British Academy* 144: 567-594.
- Hartz S, Kalis AJ, Klassen L & Meurers-Balke J. 2011. Neue Ausgrabungen zur Ertebøllekultur in Ostholstein und der Fund von vier stratifizierten durchlochten donauländischen Äxten. In: Meurers-Balke J & Schön W, (Hrsg.). *Vergangene Zeiten: Liber Amicorum : Gedenkschrift für Jürgen Hoika*. Bonn: Deutsche Gesellschaft für Ur- und Frühgeschichte e.V. S. 25-62.
- Helgason A, Nicholson G, Stefansson K & Donnelly P. 2003. A reassessment of genetic diversity in Icelanders: strong evidence from multiple loci for relative homogeneity caused by genetic drift. *Ann Hum Genet* 67(Pt 4): 281-297.
- Hirsch K. 2011. Das Megalithgrab von Matzwitz (Panker LA 33), Kreis Plön. *Archäologische Befunde und Funde. Offa : Berichte und Mitteilungen zur Urgeschichte, Frühgeschichte und Mittelalterarchäologie* 65/66: 7-80.
- Hoffecker JF. 2009. The spread of modern humans in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(38): 16040-16045.
- Hoika J. 2000. Grenzfragen oder: James Watt und die Neolithisierung. In: Kelm R (Hrsg.). *Vom Pfostenloch zum Steinzeithaus. Archäologische Forschung und Rekonstruktion jungsteinzeitlicher Haus- und Siedlungsbefunde im nordwestlichen Mitteleuropa. Erstes Albersdorfer Kolloquium vom 13. bis 15. Januar 1999 und zweites Albersdorfer Kolloquium vom 19. bis 21. Januar 2000. Albersdorfer Forschungen zur Archäologie und Umweltgeschichte*. Heide, S.53-69.
- Hollnagel A. 1970. Ein trapezförmiges Hünenbett mit Großdolmen bei Kruckow, Kreis Demmin. *Jahrbuch der Bodendenkmalpflege Mecklenburg* 1970: 175-191.
- Isaksson S & Hallgren F. 2012. Lipid residue analyses of Early Neolithic funnel-beaker pottery from Skogsmossen, eastern Central Sweden & the earliest evidence of dairying in Sweden. *Journal of Archaeological Science* 39(12): 3600-3609.

- Isern N & Fort J. 2011. Cohabitation effect on the slowdown of the Neolithic expansion. *Europhys Lett* 96: 58001-58005.
- Isern N & Fort J. 2012. Modelling the effect of Mesolithic populations on the slowdown of the Neolithic transition. *Journal of Archaeological Science* 39(12): 3671-3676.
- Isern N, Fort J & Vander Linden M. 2012. Space Competition and Time Delays in Human Range Expansions. Application to the Neolithic Transition. *PLoS ONE* 7(12): e51106.
- Itan Y, Powell A, Beaumont MA, Burger J & Thomas MG. 2009. The origins of lactase persistence in Europe. *PLoS Computational Biology* 5(8): e1000491.
- Iversen R. 2010. In a world of worlds. The Pitted Ware complex in a large scale perspective. *Acta Archaeologica* 81(1): 5-43.
- Iversen R. 2013. Beyond the Neolithic transition: the 'de-Neolithisation' of South Scandinavia. In: Larsson M & Debert J, (Hrsg.) . *NW Europe in transition: the Early Neolithic in Britain and South Sweden*. Oxford: Archaeopress. S. 21-27.
- Jablonski NG & Chaplin G. 2000. The evolution of human skin coloration. *Journal of Human Evolution* 39(1): 57-106.
- Jablonski NG & Chaplin G. 2010. Human skin pigmentation as an adaptation to UV radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 8962-8968.
- Jankauskas R. 2010. Ancient Mitochondrial DNA from Stone Age Lithuania and the Possible Origins of the First Inhabitants. In: BLIUJIENE, A. (Hrsg.) *At the Origins of the Culture of the Balts*. Kalipeda: Archaeological Baltica 13: 32-36.
- Jazdzewski K. 1932. Zusammenfassender Überblick über die Trichterbecherkultur. *Prähistorische Zeitschrift* 23(1-2):77-110.
- Jennbert K. 2011. Ertebølle pottery in southern Sweden-a question of handicraft, networks and creolisation in a period of neolithisation. *Bericht der Römisch-Germanischen Kommission* 2008(89): 89-110.
- Jeunesse C. 2014. The dogma of the Iberian origin of the Bell Beaker: attempting its deconstruction. *Journal of Neolithic Archaeology* 16: 158-166.
- Jochim M, Herhahn C & Starr H. 1999. The Magdalenian Colonization of Southern Germany. *American Anthropologist* 101(1): 129-142.
- Jungklaus B, Kotula A, Terberger T. (in Druck). New investigations on the Mesolithic burial of Groß Fredenwalde, Brandenburg – first results. *Mesolithic burials – Rites, symbols and social organisation of early postglacial communities*. Conference Halle (Saale) 18-21 Sept. 2013.
- Kemp BM & Smith DG. 2005. Use of bleach to eliminate contaminating DNA from the surface of bones and teeth. *Forensic SciInt* 154(1): 53-61.
- Khan R & Khan BS. 2010. Diet, disease and pigment variation in humans. *Med Hypotheses* 75(4): 363-367.
- Klassen L. 2004. *Jade und Kupfer : Untersuchungen zum Neolithisierungsprozess im westlichen Ostseeraum unter besonderer Berücksichtigung der Kulturentwicklung Europas 5500-3500 BC*. Århus: Jutland Archaeological Society : Moesgård Museum.

- Klopfstein S, Currat M & Excoffier L. 2006. The fate of mutations surfing on the wave of a range expansion. *MolBiolEvol* 23(3): 482-490.
- Kottler ML. 2013. Is Vitamin D a Key Factor in Muscle Health? *Endocrinology* 154: 3963-3964.
- Kozłowski JT. 1999. Epoka miedzi w Europie i na Bliskim Wschodzie. In: Kozłowski JT (Hrsg.). *Encyklopedia Historyczna Świata*. Krakau: Agencja Publicystyczno-Wydawnicza Opres. S. 173-201.
- Kozłowski SK, Poltowicz-Bobak M, Bobak D & Terberger T. 2012. New information from Maszycka Cave and the Late Glacial recolonisation of Central Europe. *Quaternary International* 272–273(0): 288-296.
- Kozłowski T, Stepańczak B, Reitsema LJ, Osipowicz G, Szostek K, Płoszaj T, Jedrychowska-Dańska K, Pawlyta J, Paluszkiewicz C & Witas HW. 2014. Osteological, chemical and genetic analyses of the human skeleton from a Neolithic site representing the Globular Amphora Culture (Kowal, Kuyavia region, Poland). *Anthropologie (Brno)* 52(1): 91-111.
- Krause-Kyora B & Rinne C. 2014. Genetische Analyse auf dem mehrperiodigen Gräberfeld von Wittmar, Ldkr. Wolfenbüttel. *Arch Inf Early View* 36: 1-9.
- Krüttli A, Bouwman A, Akgül G, Della Casa P, Rühli F & Warinner C. 2014. Ancient DNA Analysis Reveals High Frequency of European Lactase Persistence Allele (T-13910) in Medieval Central Europe. *PLoS ONE* 9(1): e86251.
- Kuzmin YV & Orlova LA. 2000. The neolithization of Siberia and the Russian Far East: Radiocarbon evidence. *Antiquity* 74(284): 356-364.
- Kuzmin YV. 2008. Siberia at the Last Glacial Maximum: Environment and Archaeology. *Journal of Archaeological Research* 16(2): 163-221.
- Lacan M, Keyser C, Ricaut FX, Brucato N, Duranthon F, Guilaine J, Crubezy E & Ludes B. 2011. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(24): 9788-9791.
- Lamason RL, Mohideen M-APK, Mest JR, Wong AC, Norton HL, Aros MC, Jurynec MJ, Mao X, Humphreville VR, Humbert JE et al. . 2005. SLC24A5, a Putative Cation Exchanger, Affects Pigmentation in Zebrafish and Humans. *Science* 310(5755): 1782-1786.
- Lampe R, Endtmann E, Janke W & Meyer H. 2010. Relative sea-level development and isostasy along the NE German Baltic Sea coast during the past 9 ka. *Quaternary Science Journal* 59(1-2): 3-20.
- Larsson L. 1990. The Mesolithic in Southern Scandinavia. *Journal of World Prehistory*: 4(3):257-309
- Larsson L. 2007a. Mistrust traditions, consider innovations? The Mesolithic-Neolithic transition in southern Scandinavia. In: Whittle A & Cummings V, (Hrsg.). *Going over: The Mesolithic-Neolithic transition in North-West Europe: Proceedings of the British Academy*. S. 595-616.
- Larsson L. 2007b. In the shadows of the stone monument? Aspects of non-megalithic mortuary practice in southern Scandinavia. In: Larsson L, Lüth F, & Terberger T (Hrsg.) *Innovation and continuity- non-megalithic mortuary practices in the Baltic*.

New methods and research into the development of stone age society. International workshop at Schwerin on 24-26 March 2006. *Berichte der Römisch-Germanischen Kommission*, Vol 88: S. 469-482.

- Lazaridis I, Patterson N, Mittnik A, Renaud G, Mallick S, Sudmant PH, Schraiber JG, Castellano S, Kirsanow K, Economou C et al. 2014. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 513: 409-415.
- Lee EJ, Makarewicz C, Renneberg R, Harder M, Krause-Kyora B, Muller S, Ostritz S, Fehren-Schmitz L, Schreiber S, Muller J et al. . 2012. Emerging genetic patterns of the European Neolithic: perspectives from a late Neolithic Bell Beaker burial site in Germany. *Am J Phys Anthropol* 148(4): 571-579.
- Lee EJ, Krause-Kyora B, Rinne C, Schütt R, Harder M, Müller J, Wurmb-Schwark N & Nebel A. 2014a. Ancient DNA insights from the Middle Neolithic in Germany. *Archaeological and Anthropological Sciences* 6(2): 199-204.
- Lee EJ, Renneberg R, Harder M, Krause-Kyora B, Rinne C, Müller J, Nebel A & von Wurmb-Schwark N. 2014b. Collective burials among agro-pastoral societies in later Neolithic Germany: perspectives from ancient DNA. *Journal of Archaeological Science* 51: 174-180.
- Leesch D, Müller W, Nielsen E & Bullinger J. 2012. The Magdalenian in Switzerland: Recolonization of a newly accessible landscape. *Quaternary International* 272–273: 191-208.
- Lemmen C, Gronenborn D & Wirtz KW. 2011. A simulation of the Neolithic transition in Western Eurasia. *Journal of Archaeological Science* 38(12): 3459-3470.
- Lidén K, Eriksson G, Nordqvist B, Götherström A & Bendixen E. 2004. The wet and the wild followed by the dry and the tame- or did they occur at the same time? Diet in Mesolithic–Neolithic southern Sweden. *Antiquity* 78: 23-33.
- Linderholm A. 2011. *The Genetics of the Neolithic Transition: New Light on Differences Between Hunter-Gatherers and Farmers in Southern Sweden*. Human Bioarchaeology of the Transition to Agriculture: John Wiley & Sons, Ltd. S. 385-402.
- Lõugas LKAML. 2007. New dates for the Late Neolithic Corded Ware Culture burials and early husbandry in the east Baltic region. *Archaeofauna* 16: 21-31.
- Lübke H, Lüth F & Terberger T. 2007. Fishers or farmers? The archaeology of the Ostorf cemetery and related Neolithic finds in the light of new data. In: Larsson L, Lüth F & Terberger T, (Hrsg.) . *Innovation and continuity- non-megalithic mortuary practices in the Baltic* New methods and research into the development of stone age society: International Workshop at Schwerin on 24-26 March 2006. *Berichte der Römisch-Germanischen Kommission*. S. 307-338.
- Lübke H & Schmölecke U. 2010. Timmendorf-Nordmole III und der Neolithisierungsprozess an der südwestlichen Ostseeküste. *NAU- Nachrichtenblatt Arbeitskreis Unterwasserarchäologie* 16: 13-24.
- Lübke H, Schmölecke U & Tauber F. 2011. Mesolithic Hunter-Fishers in a Changing World: a case study of submerged sites on the Jäckelberg, Wismar Bay, northeastern Germany. In: Benjamin J, Bonsall C, Pickard C & Fischer A, (Hrsg.) . *Submerged Prehistory*. Oxbow: Oxbow Books. S. 21-37.

- Madrigal L & Kelly W. 2007. Human skin-color sexual dimorphism: a test of the sexual selection hypothesis. *Am J Phys Anthropol* 132(3): 470-482.
- Mantel J. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27(2): 209-220.
- Mallory JP & Adams DQ. 1997. *Encyclopedia of Indo-European Culture*. Fitzroy Dearborn, London, Chicago.
- Malmer MP. 2002. *The Neolithic of South Sweden: TRB, GRK & STR: Kungl. Vitterhets Historie och Antikvitets Akademien, Sweden*.
- Malmström H, Stora J, Dalen L, Holmlund G & Götherstrom A. 2005. Extensive human DNA contamination in extracts from ancient dog bones and teeth. *Mol Biol Evol* 22(10): 2040-2047.
- Malmström H, Gilbert MT, Thomas MG, Brandström M, Stora J, Molnar P, Andersen PK, Bendixen C, Holmlund G, Götherström A et al. . 2009. Ancient DNA reveals lack of continuity between neolithic hunter-gatherers and contemporary Scandinavians. *Curr Biol* 19(20): 1758-1762.
- Malmström H, Linderholm A, Liden K, Stora J, Molnar P, Holmlund G, Jakobsson M & Götherstrom A. 2010. High frequency of lactose intolerance in a prehistoric hunter-gatherer population in northern Europe. *BMC Evolutionary Biology* 10: 89.
- Malmström H, Linderholm A, Skoglund P, Stora J, Sjödin P, Gilbert MT, Holmlund G, Willerslev E, Jakobsson M, Liden K et al. . 2015. Ancient mitochondrial DNA from the northern fringe of the Neolithic farming expansion in Europe sheds light on the dispersion process. *Phil Trans R Soc B* 370: 1471-2970.
- Malyarchuk B, Grzybowski T, Derenko M, Perkova M, Vanecek T, Lazur J, Gornolcak P & Tsybovsky I. 2008. Mitochondrial DNA Phylogeny in Eastern and Western Slavs. *Molecular Biology and Evolution* 25(8): 1651-1658.
- McEvoy B, Beleza S & Shriver MD. 2006. The genetic architecture of normal variation in human pigmentation: an evolutionary perspective and model. *Hum Mol Genet* 15: R176-181.
- Melchior L, Lynnerup N, Siegmund HR, Kivisild T & Dissing J. 2010. Genetic Diversity among Ancient Nordic Populations. *PLoS ONE* 5(7): e11898.
- Meyer M, Stenzel U & Hofreiter M. 2008. Parallel tagged sequencing on the 454 platform. *Nature protocols* 3(2): 267-278.
- Meyer M & Kircher M. 2010. Illumina Sequencing Library Preparation for Highly Multiplexed Target Capture and Sequencing. *Cold Spring Harb Protoc* 2010(6): pdb.prot5448.
- Midgley MS. 2004. Consequences of farming in southern Scandinavia. In: Bogucki P & Crabtree PJ, (Hrsg.) . *Ancient Europe 8000 BC–AD 1000: Encyclopedia of the Barbarian World* New York: Thomson Gale. S. 420-430.
- Milisauskas S. 2004. Late Neolithic/Copper Age Central Europe. In: Bogucki P & Crabtree PJ, (Hrsg.) . *Ancient Europe 8000 BC–AD 1000: Encyclopedia of the Barbarian World* New York: Thomson Gale. S. 371-378.
- Miller R. 2012. Mapping the expansion of the Northwest Magdalenian. *Quaternary International* 272–273(0): 209-230.

- Milner N, Craig OE, Pedersen K, Bailey G & Andersen SH. 2004. Something fishy in the Neolithic? A re-evaluation of stable isotope analysis of Mesolithic and Neolithic coastal populations. *Antiquity* 78: 9-22.
- Müller J. 2006. Early Pottery in the North- a southern perspective. In: Hartz S, Lüth F & Terberger T, (Hrsg.) . *Early Pottery in the Baltic- Dating, Origin and Social Context*. Schleswig: Bericht der Römisch-Germanischen Kommission. S. 287-300.
- Müller J. 2009. Kupfer, Megalithen und neue Technologien. In: Jockenhövel A (Hrsg.), *WBG Weltgeschichte. Eine globale Geschichte von den Anfängen bis ins 21. Jahrhundert, Band I: Grundlagen der globalen Welt*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt. S. 297-328.
- Müller J. 2010. Die Jungsteinzeit. In: von Schnurbein S (Hrsg): *Atlas der Vorgeschichte. Europa von den ersten Menschen bis Christi Geburt*. Theiss, Stuttgart: S. 60-107.
- Müller J. 2011. *Megaliths and funnel beakers: societies in change 4100-2700 BC*. Amsterdam: Drieëndertigste Kroon-Vordacht.
- Müller J & vanWilligen S. 2001. New radiocarbon evidence for European Bell Beakers and the consequences for the diffusion of the Bell Beaker Phenomenon, In: Nicolis F. (Hrsg.): *Bell Beakers today Pottery people, culture, symbols in prehistoric Europe*. Proceedings of the International Colloquium Riva del Garda (Trento, Italy) 11-16 May 1998. Provincia Autonoma di Trento Servizio Beni Culturali Ufficio Beni Archeologici 1: 59-80.
- Nnoaham KE & Clarke A. 2008. Low serum vitamin D levels and tuberculosis: a systematic review and meta-analysis. *Int J Epidemiol* 37(1): 113-119.
- Norton HL & Harding MF. 2007. Sequence variation in the pigmentation candidate gene SLC24A5 and evidence for independent evolution of light skin in European and East Asian populations. Program of the 77th Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists, 179.

- Nowak M. 2013. Neolithisation in Polish Territories: Different Patterns, Different Perspectives & Marek Zvelebil's Ideas. *Interdisciplinaria Archaeologica Natural Science in Archaeology* IV(1): 85-96.
- Olalde I, Allentoft ME, Sanchez-Quinto F, Santpere G, Chiang CW, DeGiorgio M, Prado-Martinez J, Rodriguez JA, Rasmussen S, Quilez J et al. . 2014. Derived immune and ancestral pigmentation alleles in a 7,000-year-old Mesolithic European. *Nature* 507(7491): 225-228.
- Olsen J & Heinemeier J. 2007. AMS dating of human bone from the Ostorf cemetery in the light of new information on dietary habits and freshwater reservoir effects. Innovation and continuity- non-megalithic mortuary practices in the Baltic. New methods and research into the development of stone age society, eds Larsson L, Lüth F, & Terberger T (International workshop at Schwerin on 24-26 March 2006. *Berichte der Römisch-Germanischen Kommission*), Vol 88: 339-352.
- Olsen J, Heinemeier J, Lübke H, Lüth F & Terberger T. 2010. Dietary habits and freshwater reservoir effects in bones from a Neolithic Northern German cemetery. *Radiocarbon* 52(2-3): 635-644.
- O'Shea J & Zvelebil M. 1984. Oleneostrovski Mogilnik: reconstructing the social and economic organisation of prehistoric foragers in northern Russia. *Journal of Anthropological Archaeology* 3(1):1-40.
- Pala M, Olivieri A, Achilli A, Accetturo M, Metspalu E, Reidla M, Tamm E, Karmin M, Reisberg T, Kashani Baharak H et al. . 2012. Mitochondrial DNA Signals of Late Glacial Recolonization of Europe from Near Eastern Refugia. *American Journal of Human Genetics* 90(5):915-924.
- Parra EJ. 2007. Human pigmentation variation: evolution, genetic basis & implications for public health. *Am J Phys Anthropol* 45: 85-105.
- Philippson B & Heinemeier J. 2013. Freshwater reservoir effect variability in Northern Germany. *Radiocarbon* 55(3-4): 1085-1101.
- Pickrell JK, Coop G, Novembre J, Kudaravalli S, Li JZ, Absher D, Srinivasan BS, Barsh GS, Myers RM, Feldman MW et al. . 2009. Signals of recent positive selection in a worldwide sample of human populations. *Genome Research* 19(5): 826-837.
- Piezonka H. 2008: Neue AMS-Daten zur frühneolithischen Keramikentwicklung in der nordosteuropäischen Waldzone. *Estonian Journal of Archaeology* 12(2): 67-113.
- Piezonka H, Kostyleva E, Zhilin MG, Dobrovolskaya M & Terberger T. 2013. Flesh or fish? First results of archaeometric research of prehistoric burials from Sakhtysh IIa, Upper Volga region, Russia. *Documenta Praehistorica* 40: 57-73.
- Pinhasi R, Fort J & Ammerman AJ. 2005. Tracing the Origin and Spread of Agriculture in Europe. *PLoS Biol* 3(12): e410.
- Plantinga TS, Alonso S, Izagirre N, Hervella M, Fregel R, van der Meer JWM, Netea MG & de la Rúa C. 2012. Low prevalence of lactase persistence in Neolithic South-West Europe. *Eur J Hum Genet* 20(7): 778-782.
- Pneuman A, Budimlija ZM, Caragine T, Prinz M & Wurmbach E. 2012. Verification of eye and skin color predictors in various populations. *Legal Medicine* 14(2): 78-83.

- Povlsen K. 2013. The introduction of ceramics in the Ertebølle Culture. *Danish Journal of Archaeology* 2(2): 146-163.
- Price TD. 1991. The Mesolithic of Northern Europe. *Annual Review of Anthropology* 20(1): 211-233.
- Price TD. 2000. The introduction of farming in northern Europe. In: Price TD (Hrsg.). *Europe's First Farmers*. Cambridge University Press. S. 260-300.
- Price TD, Bentley RA, Lüning J, Gronenborn D & Wahl J. 2001. Prehistoric human migration in the Linearbandkeramik of Central Europe. *Antiquity* 75: 593-603.
- Price TD, Gebauer AB, Hede SU, Larsen CS, Perderson L, Nielsen J, Noe-Nygaard N & Perry D. 2005. A late Mesolithic coastal site at Smakkerup Huse, Northwest Zealand, Denmark. Aarhus: Aarhus University Press.
- R Core Team. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing (R Foundation for Statistical Computing, Vienna).
- Priehl B, Treiber G, Pieber TR & Amrein K. 2013. Vitamin D and immune function. *Nutrients* 5(7): 2502-2521.
- Rasteiro R & Chikhi L. 2013. Female and Male Perspectives on the Neolithic Transition in Europe: Clues from Ancient and Modern Genetic Data. *PLoS ONE* 8(4): e60944.
- Relethford JH. 1997. Hemispheric difference in human skin color. *Am J Phys Anthropol* 104(4): 449-457.
- Renfrew C. 1987. *Archaeology and language: the puzzle of Indo-European origins*. Cambridge University Press: London.
- Reynolds J, Weir BS & Cockerham CC. 1983. Estimation of the Coancestry Coefficient: Basis for a Short-Term Genetic Distance. *Genetics* 105: 767-779.
- Richards M. 2005. The Neolithic transition in Europe: archaeological models and genetic evidence. *Documenta Praehistorica XXX*: 159-167.
- Richards MP, Price TD & Koch E. 2003. Mesolithic and Neolithic subsistence in Denmark: New stable isotope data. *Current Anthropology* 44(2): 288-295.
- Rigaud S, d'Errico F, & Vanhaeren M. 2015. Ornaments reveal resistance of North European cultures to the spread of farming. *PLoS ONE* 10(4): e0121166.
- Rimantienė R. 1992. The Neolithic of the Eastern Baltic. *J World Prehist* 6(1): 97-143.
- Rowley-Conwy P. 1984. The laziness of the short-distance hunter: The origins of agriculture in western Denmark. *Journal of Anthropological Archaeology* 3(4): 300-324.
- Rowley-Conwy P. 1985. The Origin of Agriculture in Denmark: A Review of some Theories. *Journal of Danish Archaeology* 4(1): 188-195.
- Ryan WBF, Carbotte SM, Coplan JO, O'Hara S, Melkonian A, Arko R, Weissel RA, Ferrini V, Goodwillie A, Nitsche F et al. . 2009. Global Multi-Resolution Topography synthesis. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 10(3): 1525-2027. [Http://www.geomapapp.org](http://www.geomapapp.org)

- Sanchez-Quinto, F, Schroeder H, Ramirez O, Avila-Arcos MC, Pybus M, Olalde I, Velazquez AM, Marcos ME, Encinas JM., Bertranpetit J et al. 2012. Genomic affinities of two 7,000-year-old Iberian hunter-gatherers. *Current biology*: 22(16): 1494-1499.
- Schier W. 2009. Extensiver Brandfeldbau und die Ausbreitung der neolithischen Wirtschaftsweise in Mitteleuropa und Südsandinavien am Ende des 5. Jahrtausends v. Chr. *Praehistorische Zeitschrift* 84: 15-43.
- Schulz A, Burger J, Terberger T, Lazaridis I, Zagorska I, Buzhilova A, Gerhards G, Kozłowski SK, Lüth F, Zhilin M, et al. . Genetic structure and population size of late glacial and early Holocene European hunter-gatherers (in Vorbereitung a).
- Schulz A, Powell A, Terberger T, Burger J & Bollongino R. Paleogenetic analyses indicate limited contribution of local foragers in the emergence of the Neolithic in northern Central Europe. (in Vorbereitung b).
- Schwabedissen H. 1979. Die "Rosenhof-Gruppe". Ein neuer Fundkomplex des Frühneolithikums in Schleswig-Holstein. *Archäologisches Korrespondenzblatt* 9: S. 167-172.
- Shennan S & Edinborough K. 2007. Prehistoric population history: from the Late Glacial to the Late Neolithic in Central and Northern Europe. *Journal of Archaeological Science* 34(8): 1339-1345.
- Sherratt A. 1990. The Genesis of Megaliths: Monumentality, Ethnicity and Social Complexity in Neolithic North-West Europe. *World Archaeology* 22(2): 147-167.
- Skoglund P. 2013. *Reconstructing the Human Past using Ancient and Modern Genomes*. Uppsala: Uppsala Universitet.
- Skoglund P, Malmström H, Raghavan M, Storå J, Hall P, Willerslev E, Gilbert MTP, Götherström A & Jakobsson M. 2012. Origins and Genetic Legacy of Neolithic Farmers and Hunter-Gatherers in Europe. *Science* 336(6080): 466-469.
- Skoglund P, Malmström H, Omrak A, Raghavan M, Valdiosera C, Günther T, Hall P, Tambets K, Parik J, Sjögren KG et al. 2014. Genomic Diversity and Admixture Differs for Stone-Age Scandinavian Foragers and Farmers. *Science* 34 (6185): 747-750.
- Soejima M, Tachida H, Ishida T, Sano A & Koda Y. 2006. Evidence for recent positive selection at the human AIM1 locus in a European population. *Mol Biol Evol* 23(1): 179-188.
- Solberg B. 1989. The Neolithic transition in Southern Scandinavia: Internal development or migration? *Oxford Journal of Archaeology* 8(3): 261-296.
- Sørensen L & Karg S. 2012. The expansion of agrarian societies towards the north – new evidence for agriculture during the Mesolithic/Neolithic transition in Southern Scandinavia. *Journal of Archaeological Science*(0).
- Spichenok O, Budimlija ZM, Mitchell AA, Jenny A, Kovacevic L, Marjanovic D, Caragine T, Prinz M & Wurmbach E. 2011. Prediction of eye and skin color in diverse populations using seven SNPs. *Forensic Sci Int Genet* 5(5): 472-478.
- Steffens J. 2005. Die Bedeutung der Jagd in der Trichterbecherkultur. *Journal of Neolithic Archaeology* 37(4).

- Straus LG. 1991. Southwestern Europe at the Last Glacial Maximum. *Current Anthropology* 32(2): 189-199.
- Street M & Terberger T. 1999. The last Pleniglacial and the human settlement of Central Europe: New information from the Rhineland site of Wiesbaden-Igstadt. *Antiquity* 73(280): 259-272.
- Stuiver M & Braziunas T. 1993. Modeling atmospheric ^{14}C influences and ^{14}C ages of marine samples to 10,000 BC. *Radiocarbon* 35(1): 137-189.
- Sturm RA. 2006. A golden age of human pigmentation genetics. *Trends Genet* 22(9): 464-468.
- Sulem P, Gudbjartsson DF, Stacey SN, Helgason A, Rafnar T, Magnusson KP, Manolescu A, Karason A, Palsson A, Thorleifsson G et al. . 2007. Genetic determinants of hair, eye and skin pigmentation in Europeans. *Nat Genet* 39(12): 1443-1452.
- Sverrisdóttir OÓ, Timpson A, Toombs J, Lecoecur C, Froguel P, Carretero JM, Arsuaga Ferreras JL, Götherström A & Thomas MG. 2014. Direct estimates of natural selection in Iberia indicate calcium absorption was not the only driver of lactase persistence in Europe. *Mol Biol Evol* 31(4): 975-983.
- Szécsényi-Nagy A, Brandt G, Haak W, Keerl V, Jakucs J, Möller-Rieker S, Köhler K, Mende BG, Oross K, Marton T et al. . 2015. Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282(1805): pii: 20150339. Doi: 10.1098/rspb.2015.0339.
- Szmyt M. 1999. Between West and East: People of the Globular Amphora Culture in Eastern Europe; 2950 - 2350 BC: Adam Mickiewicz University, Eastern Inst., Inst. of Prehistory.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123(3): 585-595.
- Talavaara M, Luoto M, Korhonen N, Järvinen H, Seppä H. 2015. Human population dynamics in Europe over the Last Glacial Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(27): 8232-8237.
- Taller A, Bolus M & Conrad NJ. 2014. The Magdalenian of Hohle Fels Cave and the Resettlement of the Swabian Jura after the LGM. In: Otte M & Le Brun-Ricalens F, (Hrsg.) . *Modes de contacts et de déplacements. Au Paléolithique Eurasiatique*. Liège: ArchéoLogiques. S. 383-399.
- Terberger T. 2003. Between Gravettian and the Magdalenian in Central Europe - Aspects of human settlement history in the period of the second Glacial Maximum of the last Ice Age. *Archäologisches Nachrichtenblatt* 8(1): 55-62.
- Terberger T. 2006. From the First Humans to the Mesolithic Hunters in the Northern German Lowlands – Current Results and Trends. In: Möller Hansen K & Buck Pedersen K, (Hrsg.) . *Across the Western Baltic Proceedings of the archaeological conference “The Prehistory and Early Medieval Period in the Western Baltic” in Vordingborg, South Zealand, Denmark, March 27th – 29th 2003*. Vordingborg: Sydsjællands Museums Publikationer: 23-56.

- Terberger T. 2010. Die Alt- und Mittelsteinzeit. In: von Schnurbein S (Hrsg): Atlas der Vorgeschichte. Europa von den ersten Menschen bis Christi Geburt. Theiss, Stuttgart: S. 12-59.
- Terberger T & Street M. 2002. Hiatus or continuity? New results for the question of pleniglacial settlement in Central Europe. *Antiquity* 76(293): 691-698.
- Terberger T & Piezonka H. (in Vorbereitung). Late hunter-gatherers and early farmers in Northern Central Europe: Isotopic analyses of human remains from Stone Age burials.
- Tishkoff SA, Reed FA, Ranciaro A, Voight BF, Babbitt CC, Silverman JS, Powell K, Mortensen HM, Hirbo JB, Osman M et al. . 2007. Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe. *Nature genetics* 39(1): 31-40.
- Torroni A, Bandelt HJ, d'Urbano L, Lahermo P, Moral P, Sellitto D, Rengo, C, Forster P, Savontaus ML, Bonne-Tamir B, Scozzari R. 1998. mtDNA analysis reveals a major late Paleolithic population expansion from southwestern to northeastern Europe. *American Journal of Human Genetics* 62: 1137–1152.
- Torroni A., Bandelt HJ, Macaulay V, Richards M, Cruciani F, Rengo C, Martinez-Cabrera V, Villems R, Kivisild T, Metspalu E et al. 2001. A signal from human mtDNA of postglacial recolonization in Europe. *American Journal of Human Genetics* 69: 844–852.
- Turek J. 2012. Origin of the Bell Beaker phenomenon. The Moroccan connection. In: Fokkens, H. & F. Nicolis (Hrsg.). *Background to Beakers. Inquiries into regional cultural backgrounds of the Bell Beaker complex*. Leiden: Sidestone Press: S. 191-203
- Turner AG, Hanrath MA, Morris HA, Atkins GJ & Anderson PH. 2014. The local production of 1,25(OH)2D3 promotes osteoblast and osteocyte maturation. *J Steroid Biochem Mol Biol* 144 Pt A: 114-118.
- Unterländer M. 2014. Populationsgenetik eisenzeitlicher Reiternomaden der Eurasischen Steppe: *next generation sequencing* alter DNA aus archäologischen humanen Skeletten des 1. Jahrtausends vor Christus. Dissertation am Institut für Anthropologie der Universität Mainz.
- Vanchinathan V & Lim HW. 2012. A dermatologist's perspective on vitamin D. *Mayo Clin Proc* 87(4): 372-380.
- Verpoorte A. 2004. Upper Paleolithic of Eastern Central Europe. *Antiquity* 78: 257-266.
- Vybornov AA. 2008. New data on radiocarbon chronology of neolithic ceramics from the Volga-Kama region. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia* 36(4): 15-24.
- Walsh S, Chaitanya L, Clarisse L, Wirken L, Draus-Barini J, Kovatsi L, Maeda H, Ishikawa T, Sijen T, de Knijff P et al. . 2014. Developmental validation of the HIrisPlex system: DNA-based eye and hair colour prediction for forensic and anthropological usage. *Forensic Science International: Genetics* 9: 150-161.
- Wilde S. 2014. Populationsgenetik kupfer- und bronzezeitlicher Bevölkerungen der osteuropäischen Steppe. Disse Dissertation am Institut für Anthropologie der Universität Mainz.

- Wilde S, Timpson A, Kirsanow K, Kaiser E, Kayser M, Unterländer M, Hollfelder N, Potekhina ID, Schier W, Thomas MG et al. . 2014. Direct evidence for positive selection of skin, hair and eye pigmentation in Europeans during the last 5,000 y. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(13): 4832-4837.
- Włodarczak P. 2006. Chronologia grupy południowo-wschodniej kultury pucharów lejkowatych w świetle dat radiowęglowych. In: Libera, J. & Tunika, K. (Hrsg.) *Idea megalityczna w obrządku pogrzebowym kultury pucharów lejkowatych*. Lublin, Kraków: Instytut Archeologii PAN, Oddział w Krakowie & Instytut Archeologii UMCS w Lublinie.
- Wood RE, Higham TFG, Buzilova A, Suvorov A, Heinemeier J & Olsen J. 2013. Freshwater Radiocarbon Reservoir Effects at the Burial Ground of Minino, Northwest Russia. *Radiocarbon* 55(1): 163-177.
- Wygall BT & Heidenreich SM. 2014. Deglaciation and Human Colonization of Northern Europe. *Journal of World Prehistory* 27(2): 111-144.
- Young F, Takane Y & Lewyckyj R. 1978. ALSCAL: A nonmetric multidimensional scaling program with several individual-differences options. *Behavior Research Methods & Instrumentation* 10(3): 451-453.
- Yuen AWC & Jablonski NG. 2010. Vitamin D: In the evolution of human skin colour. *Medical Hypotheses* 74(1): 39-44.
- Zagorska I. 2006. Radiocarbon chronology of the Zvejnieki burials. In: Larsson L & Zagorska I, (Hrsg.) . *Back to the Origin New Research in the Mesolithic-Neolithic Zvejnieki Cemetery and Environment, northern Latvia: Acta Archaeologica Lundensia Series*. S. 91-113.
- Zagorska I & Larsson L. 1994. New data on the chronology of the Zvejnieki Stone Age cemetery. *Mesolithic Miscellany* 15(2): 3-10.
- Zaretskaya NE, Hartz S, Terberger T, Savchenko SN & Zhilin MG. 2012. Radiocarbon Chronology of the Shigir and Gorbunovo Archaeological Bog Sites, Middle Urals, Russia. *Radiocarbon* 54(3-4): 783-794.
- Zvelebil M. 2001. The agricultural transition and the origins of Neolithic society in Europe. *Documenta Praehistorica XXVIII*: 1-26.
- Zvelebil M. 2004a. The Mesolithic of Eastern Europe. In: Bogucki P & Crabtree PJ, (Hrsg.) . *Ancient Europe 8000 BC-AD 1000: Encyclopedia of the Barbarian World* New York: Thomson Gale. S. 183-191.
- Zvelebil M. 2004b. Pitted Ware and Related Cultures of Neolithic Northern Europe. In: Bogucki P & Crabtree PJ, (Hrsg.) . *Ancient Europe 8000 BC-AD 1000: Encyclopedia of the Barbarian World* New York: Thomson Gale. S. 431-434.
- Zvelebil M. 2005. Homo habitus: agency, structure and the transformation of tradition in the constitution of the TRB foraging-farming communities in the North European plain. *Documenta Praehistorica XXXII*: 87-101.
- Zvelebil M. 2006. Mobility, contact & exchange in the Baltic Sea basin 6000-2000 BC. *Journal of Anthropological Archaeology* 25(2): 178-192.
- Zvelebil M. 2008. Innovating hunter-gatherers: The Mesolithic in the Baltic. In: Bailey GN (Hrsg.). *Mesolithic Europe*. Cambridge: Cambridge University Press. S. 18-59.

Zvelebil M. & Rowley-Conwy P. 1984. Transition to farming in Northern Europe: A hunter-gatherer perspective. *Norwegian Archaeological Review* 17(2): 104-128.

Zvelebil M. & Dolukhanov P. 1991. The Transition to Farming in Eastern and Northern Europe. *J World Prehist* 5(3): 233-278.

Verwendete Herstellerprotokolle

http://www.chem.agilent.com/library/usermanuals/Public/G2938-90322_HighSensitivityDNA_QSG.pdf (Stand 2009, 2012, 2013)

<https://www.science.smith.edu/cmbs/documents/QubitdsDNAHSAssay.pdf> (Stand 2010)

http://www.stratec.com/share/molecular/Manuals/Single/Cleanup_pDNA/UniversalPCR.pdf (Stand 2013)

<http://www.qiagen.com/resources/download.aspx?id=fa2ed17d-a5e8-4843-80c1-3d0ea6c2287d&lang=en> (Stand 2011)

http://www.chem.agilent.com/library/usermanuals/Public/G7530-90000_SureSelect_illuminaXTMultiplexed_1.6.pdf (Stand 2011-2013)

8. Anhang

A1: Archäologische Informationen, C14-Datierung, Isotopenwerte und Labor-Identifikation der untersuchten Individuen, sortiert nach Geographie und absteigendem Alter innerhalb eines Fundortes. Abkürzungen für archäologische Datierung/Kultur: P= paläolithisch, M= mesolithisch, M-N= mesolithisch-neolithische Transitionsphase, N= neolithisch, TBK= Trichterbecherkultur, KAK= Kugelamphorenkultur. C14-Datierungen norddeutscher Individuen wurden von T. T. zur Verfügung gestellt. Bei Küstenfundplätzen sind konservative und- falls vorhanden- für den Reservoir-Effekt korrigierte Altersangaben aufgeführt (Stuiver und Braziunas, 1993, Hart und Lübke, 2006, Philippsen, 2013). Kalibrierung der Daten erfolgte mit dem Programm calpal online (Juli 2014; Danzeglocke et al., 2007).

Nr. in Abb. 4.1	Fundort	Koordinaten		Archäologische Benennung	Fund-/ Grabkontext	Archäologische Datierung/ Kultur	Skelettelement	Lab-ID	C14-Datierung	
		Breite	Länge						unkalibriertes Alter (Lab-ID)	kalibriert v. Chr.
1	Lesnika Höhle	44.50	34.17	Crimea Ai-Petri Lesnika Cave L _{sa} 031	P	Schädel-fragment	LEC1	11260±45 (OxA-19112)	k. Datierung	11215±91
2	Kizil-Koba	44.85	34.32	H. sapiens cranium Kizil Koba 2013	P?	Schädel-fragment	KIZ1	k. Datierung	k. Datierung	
				Zoologichna cave -16m H. sapiens 2009 Karst-Höhle						
3	Zoologichna Höhle	48.27	26.67		M	Zahn	MIN1	9435±55 (AAR-5793)	k. Datierung	8723±68
								9435±40 (OxA-16200)		8713±51
75	Mirino	59.63	39.51	II, V	I, 20	Zahn	MIN11	9090±110 (OxA-X-2178-36)	k. Datierung	8311±152
								9385±40 (OxA-16198)		8671±48
				I, 19/3	I, 20	Zahn	MIN10	8895±40 (OxA-16199)	k. Datierung	8092±94
								9320±55 (AAR-5791)		8573±80
				I, 19/2	II, III	Zahn	MIN3	8400±40 (OxA-X-2182-52)	k. Datierung	7472±52
								7240±160 (GIN-8837)		6129±161
				I, 3		Zahn	MIN5			

8. Anhang

Nr. in Abb. 4.1	Fundort	Koordinaten		Archäologische Benennung	Fund-/ Grabkontext	Archäologische Datierung/ Kultur	Skelettelement	Lab-ID	C14-Datierung	
		Breite	Länge						unkalibriertes Alter (Lab-ID)	kalibriert v. Chr.
75	Minino	59.63	39.51	I, 4	I, 4	M-N ¹	Zahn	MIN6	6680±50 (AAR-5787)	5601±39
				I, 5						
				I, 11						
				II, V						
				I, 22/2						
				II, 1/1						
74	Beregovaya-2	57.92	59.97	2008 Schicht III Abschnitt 10	Zerstörte Fundschicht	M	Zahn	BVG2	6210±21 (GIN-8838)	5155±60
				2008 Schicht II Abschnitt 10						
				ZV305						
				ZV170						
71	Zvejnieki	56.28	25.13	ZV154	Grab 154	M	Zahn & Femurfragment	ZV154	7730±70 (Ua-3644)	6565±64
				ZV35						
				ZV76						
				ZV57						
				ZV39						
				ZV35						
				ZV76						
				ZV57						
ZV39										
74	Beregovaya-2	57.92	59.97	2008 Schicht III Abschnitt 10	2008 Schicht II Abschnitt 10	M	Zahn & Knochen-diaphyse	ZV305	8240±70 (Ua-3634)	7270±116
				2008 Schicht II Abschnitt 10						
71	Zvejnieki	56.28	25.13	ZV154	Grab 170	M	Zahn & Femurfragment	ZV170	8150±80 (OxA-5969)	7182±107
				ZV35						
71	Zvejnieki	56.28	25.13	ZV35	Grab 35	M	Zahn & Femurfragment	ZV35	7489±39 (OxA-24633)	6350±62
				ZV76						
71	Zvejnieki	56.28	25.13	ZV76	Grab 76	M	Zahn & Femurfragment	ZV76	6900±75 (Ua-14688)	5802±73
				ZV57						
71	Zvejnieki	56.28	25.13	ZV57	Grab 57	M	Femurfragment	ZV57	6825±60 (Ua-3636)	5722±52
				ZV39						
71	Zvejnieki	56.28	25.13	ZV39	Grab 39	M	Zahn	ZV39	6775±55 (Ua-3635)	5681±36
				ZV39						

8. Anhang

Nr. in Abb. 4.1	Fundort	Koordinaten		Archäologische Benennung	Fund-/ Grabkontext	Archäologische Datierung/ Kultur	Skelettelement	Lab-ID	C14-Datierung	
		Breite	Länge						unkalibriertes Alter (Lab-ID)	kalibriert v. Chr.
71	Zvejnicki	56.28	25.13	ZV122	Grab 122	M-N ¹	Femur-fragment	ZV122	6395±75 (OxA-5967)	5383±68
				ZV162	Grab 162	N ¹	Zahn & Humerus-fragment	ZV162	5635±65 (Ua-19805)	4470±72
4	Maszycka Höhle	50.09	19.97	ZV317	Grab 317		Zahn & Knochen-diaphyse	ZV317	5105±50 (LuS-8216)	3890±67
				514		P	Unterkiefer	MAS1	15155±60 (KIA-39228)	16364±256
5	Hohler Fels	48.4	9.76	HF49 Ib1 66		P	Femur-fragment	49I ²	12770±110 (H5312-4907)	13649 ^{3,4}
				HF10Ic 405			Femur-fragment	10I ²	13 085±95 (H5119-4601)	
-	Falkensteiner Höhle	48.51	9.45			M	Postcraniales Fragment	FH ²	8185±80 (ETH-7615)	7215±109
7	Hohlenstein Stadel	48.55	10.17	HS5830a		M	Zahn	30a ²	7835±80 (ETH-5732)	6743±139 ⁴
				HS5830b			Zahn	30b ²		
6	Blaubeuren-Altental	48.41	9.79	M2 Schädel		M	Zahn	U1	9520±80 (ETH6668)	8929±164
				Molar 1.8 vrmtd. anderes Individuum als M2		M	Zahn	U2		k. Datierung
8	Rammingen	48.52	10.17			M	Schädel-fragment	U3	7460±60 (UTC-6796)	6333±64
									7350±70 (UTC-7887)	6225±102
39	Groß Fredenwalde	53.13	13.8	Individuum 3		M	Zahn	FRE4	7187±35 (AAR 18023)	6048±22
				Individuum 1			Zahn	FRE3	6944±37 (AAR 18021)	5825±48

8. Anhang

Nr. in Abb. 4.1	Fundort	Koordinaten		Archäologische Benennung	Fund-/ Grabkontext	Archäologische Datierung/ Kultur	Skelettelement	Lab-ID	C14-Datierung	
		Breite	Länge						unkalibriertes Alter (Lab-ID)	kalibriert v. Chr.
38	Crienew	53.02	14.22	1961: 82/7	Grab 2	M	Zahn	GR2	5890±40 (KIA-4347)	4768±40
				1961/82	Grab 1		Femurfragment	GR1	5740±40 (KIA-4346)	4602±59
17-35	Wittmar	52.13	10.64		Grab 1	N (Rössen)	Zahn	WM1	5690±22 (AAR-14937)	4519±23
					Grab 32		Zahn	WM5	5589±22 (AAR-14941)	4415±32
					Grab 2		Zahn	WM3	k. Untersuchungsergebnis	
					Grab 40		Zahn	WM6	k. Untersuchungsergebnis	
					Grab 2		Zahn	WM2	k. Datierung	
					Grab 11		Zahn	RS2	5237±40 (AAR-18020)	4075±75
	Rössen	51.33	12.02	Ig 3574a	Grab 8		Zahn	RS1	k. Datierung	
				Ig BC 1058						
49	Grube Rosenhof	54.23	11.03	LA 58; SH2011-1	74 Streufund Küstenfundplatz	M-N (Ertebölle-TBK)	Humerus	ROS13	5240±30 (AAR-15488) korrigiert: 5101±30	4068±66 3889±62
				LA 58 SH2011-2 (Ros.78/86)	Teilmolar Küstenfundplatz		ROS14	5165±24 (AAR-15489) korrigiert: 5122±24	3986±18 3900±64	
54	Wolkenwehe	53.81	10.37	LA 154; SH2011-6	Feuchtbodensiedlung	N	Zahn	WOL1	4968±29 (AAR-15493) korrigiert: 4866±29	3745±32 3668±20
51	Eckernförde	54.47	9.83	LA 29; SH2011-5	Baggerfund Grabung Qu. 744d-f	N	Femurfragment	ECK1	4850±75 (AAR-2344)	3628±83
37	Ketzin	52.47	12.85	1960:1/21	Grab4 Skelett1	N (KAK)	Zahn	KE2	4640±22 (AAR-15036)	3437±55
				1995:331/316	Grab 1995		Zahn	KE1	4453±24 (AAR-15035)	3172±118

8. Anhang

Nr. in Abb. 4.1	Fundort	Koordinaten		Archäologische Benennung	Fund-/ Grabkontext	Archäologische Datierung/ Kultur	Skelett- element	Lab-ID	C14-Datierung	
		Breite	Länge						unkalibriertes Alter (Lab-ID)	kalibriert v. Chr.
37	Ketzin	52.47	12.85	1960:1/10	Grab2 Skelett2	N (KALK)	Zahn	KE4	4392±23 (AAR-15038)	3008±59
				1960:1/24	Grab4 Skelett2					
50	Landkirchen	54.45	11.15	LA 117; SH2011-7	Sammelfund Unterswasserbergung	N	Humerus- fragment	LA1	4445±30 (AAR-15494)	3162±119
				LA 505; SH2011-4 SH0511-4 LA 505; SH2011-3 SH0511-	Küstenfundplatz					
46	Passow	53.14	14.11	19898/855	Hockerbestattung	N	Zahn	PAS1	k. Untersuchungsergebnis	
43+44	Alt Reddevitz	54.35	13.71	SVA 1986/55/157a	Herzogsgrab	N	Zahn	HGW1	k. Datierung	k. Datierung
				SVA 1986/55/158						
				SVA 1986/55/167						
41+42	Kruczkow	53.42	10.48	SVA 1960/109	Megalithgrab gleiches Individuum?	N	Zahn	HGW2	k. Datierung	k. Datierung
				91 69/3778						
				35 69/3731						
				382 69/3759						
	Grafitz	54.37	13.63	65 69/3736	Altgrabung	N	Zahn	HGW4	k. Datierung	
					Megalithgrab		Zahn	KRU2		
							Tibia	KRU3		
							Femur- diaphyse	KRU4		k. Datierung
							Zahn	KRU5/6		

8. Anhang

Nr. in Abb. 4.1	Fundort	Koordinaten		Archäologische Benennung	Fund-/ Grabkontext	Archäologische Datierung/ Kultur	Skelettelement	Lab-ID	C14-Datierung	
		Breite	Länge						unkalibriertes Alter (Lab-ID)	kalibriert v. Chr.
52	Panker	54.33	10.57	2021 (1264)	Megalithgrab	N	Zahn	PUNK1	k. Datierung	
				183			Zahn	PUNK2		
				467			Zahn	PUNK3		
				288			Zahn	PUNK4		
				1259			Zahn	PUNK5		
				2006 (1271)			Zahn	PUNK6		
				863			Zahn	PUNK7		
				692			Zahn	PUNK8		
				766			Zahn	PUNK9		
41+42	Liepen	53.88	13.47	Knochen 116 65/28 63	Megalithgrab Grab1 Megalithgrab Grab3 Megalithgrab Grab1 Megalithgrab Grab1 Megalithgrab Grab1	N	Femur-fragment	LIE1	k. Datierung	
				Schicht I 65/28 64 Knochen 484			Femur-fragment	LIE2		
				Gang 65/28 63, Knochen 556			Humerus-fragment	LIE3		
				65/30, Knochen 628			Langknochen-fragment	LIE4		
				65/30, Knochen 622			Diaphysen-fragment	LIE5		
				65/28 59			Zahn	LIE6		
				65/28 59			Zahn	LIE7		
				65/28 59			Zahn	LIE8		
				Knochen 539 65/28 59			Diaphysen-fragment	LIE9		
				Knochen 313 65/28 59			Zahn	LIE10		
				Knochen 313 65/28 59			Zahn	LIE11		

8. Anhang

Nr. in Abb. 4.1	Fundort	Koordinaten		Archäologische Benennung	Fund-/ Grabkontext	Archäologische Datierung/ Kultur	Skelettelement	Lab-ID	C14-Datierung	
		Breite	Länge						unkalibriertes Alter (Lab-ID)	kalibriert v. Chr.
55	Groß Upahl	53.72	12.05	59/66 Schädel A, NO-Becken unteres Knochendept	N		Zahn	GUP8	3759±33 (AAR-13243)	2181±58
				59/66 Schädel unter dem Schädel bei Gefäß (2 Schädel?) Gesicht nach oben NW-Wanne						
				59/66 Schädel A, SW-Becken						
				FP 16 59/66 Schädel C, NO-Becken unteres Knochendept						
				59/66, SW-Becken						
FP 16 59/66 Schädel B, NO-Becken unteres Knochendept										

¹ In der osteuropäischen Archäologie ist das Neolithikum definiert durch das Vorhandensein von Keramik (vgl. Rimantienė, 1992, Kuzmin und Orlova, 2000, Eriksson et al., 2003, Dolukhanov und Shukurov, 2004, Ptezonka, 2008, Vybornov, 2008). In der vorliegenden Arbeit erfolgte die Unterscheidung zwischen Mesolithikum und Neolithikum allein basierend auf Substanzweise und Datierung

² Diese Individuen wurden bereits von Bramanti et al. (2009) auf ihren mitochondrialen Haplotypen untersucht und publiziert und im Rahmen der vorliegenden Arbeit auf nukleare Marker analysiert

³ gemittelter Wert

⁴ indirekte Datierung (basierend auf Stratigraphie, Pollen oder assoziierten Funden)

⁵ Daten von Zaretskaya et al., 2012

k. Datierung

A2a: Verwendeten Oligonukleotid-Sequenzen für die mtDNA-Amplifikation.

Länge der Amplifikationsprodukte ist mit und ohne Primer angegeben (in Klammern). *Primer aus dem Multiplex-Set, welche auch in Einzel-Amplifikationsreaktionen verwendet wurden.

Multiplex (Amplikon)	Primer	Sequenz (5'→3')	bp	Quelle	
HVR1					
	16013U	AGCACCCAAAGCTAAGATTCTAATTTAA	196	Bollongino et al., 2013	
	16152L	TGATGTGGATTGGGTTTTTATGTACTAC	(140)		
	L16117	TACATTACTGCCAGCCACCAT	162	Haak et al., 2005	
	H16233	GCTTTGGAGTTGCAGTTGATGTGT	(115)		
	L16209	CCCCATGCTTACAAGCAAGT	179	Handt et al., 1996	
	H16348	ATGGGGACGAGAAGGGATTTG	(138)		
	L16287	CACTAGGATACCAACAAACC	162	Handt et al., 1996	
	H16410	GCGGGATATGATTTACGG	(122)		
MP-A* (HVR1-M31)	16011U	AGCACCCAAAGCTAAGATTCTAATTT	130	Wilde et al., 2014	
	16088L	GTGGCTGGCAGTAATGTACGAAATAC	(78)		
MP-B* (HVR1-M32)	16071U	GGGTACCACCCAAGTATTGACTCA	134		
	16153L	TGATGTGGATTGGGTTTTTATGTACTA	(83)		
MP-C* (HVR1-M33)	16119U	GTACATTACTGCCAGCCACCATG	138		
	16207L	TGATAGTTGAGGGTTGATTGCTGTAC	(89)		
MP-A* (HVR1-M34)	16185U	TACATAAAAACCCAATCCACATCAAAAAC	139		
	16271L	GGTGGGTAGGTTTGTGGTATCCT	(87)		
MP-B* (HVR1-M35)	16233U	AGTACAGCAATCAACCCTCAACTATC	127		
	16305L	TGTACGGTAAATGGCTTTATGTACTATG	(73)		
MP-C* (HVR1-M36)	16274U	AAAGCCACCCCTCACCCACTAG	116		
	16345L	TGGGGACGAGAAGGGATTTGAC	(72)		
MP-A* (HVR1-M37)	16340U	ACATAAAGCCATTTACCGTACATAGCAC	127		
	16413L	CACTCTGTGCGGGATATTGATTTC	(74)		
kodierende Regionen					
Multiplex (Amplikon)	SNP	Primer	Sequenz (5'→3')	bp	Quelle
MP-A (M01)	456	423U	AATTTTATCTTTTGGCGGTATGCACTT	110	Wilde et al., 2014
		485L	GATGGGCGGGGGTTGTATTG	(63)	
MP-B (M02)	663	654U	CTCACATCACCCATAAACAAATAGG	94	
		699L	AACTCACTGGAACGGGGATGCT	(46)	
MP-C (M03)	3010	2992U	CAACAATAGGGTTTACGACCTCGAT	116	
		3057L	CTCCGGTCTGAACTCAGATCACGTA	(66)	
MP-A (M04)	4216	4155U	TACCCCGATTCGGCTACGA	113	
		4221L	ATGCTGGAGATTGTAATGGGTATGGA	(67)	
MP-B (M05)	4529	4499U	CTGGCCCAACCCGTCATCTA	103	
		4554L	GCATGTTTATTTCTAGGCCTACTCAGG	(56)	

8. Anhang

kodierende Regionen, ff.					
Multiplex (Amplikon)	SNP	Primer	Sequenz (5'→3')	bp	Quelle
MP-C (M06)	4580	4549U	ACAGCGCTAAGCTCGCACTGAT	113	Wilde et al., 2014
		4617L	ATGGCAGCTTCTGTGGAACGAG	(69)	
MP-A (M07)	4833	4815U	GAATAGCCCCCTTTCACTTCTGAGTC	101	
		4864L	TGAGATGGGGGCTAGTTTTTGTGCAT	(50)	
MP-B (M08)	4917	4871U	GGCCTGCTTCTTCTCACATGACA	120	
		4940L	ACTGCCTGCTATGATGGATAAGATTGA	(70)	
MP-C (M09)	5178	5163U	CCAGCACACGACCTACTACTATCT	71	
		5179L	GGATGGAATTAAGGGTGTAGTCATGTT	(17)	
MP-A (M10)	5843	5836U	AAATCACCTCGGAGCTGGTAAAAAG	88	
		5875L	GGGGTGAGGTAAAAATGGCTGAGT	(40)	
MP-B (M11)	6371 6392	6336U	CACCTGGAGCCTCCGTAGAC	116	
		6403L	ATGGCAGGGGGTTTTATATTGATAATT	(68)	
MP-C (M12)	6776	6764U	CAATTGGCTTCTAGGGTTATCGT	101	
		6814L	GATGATTATGGTAGCGGAGGTGAAA	(51)	
MP-A (M13)	7028	6975U	GGTGGCCTGACTGGCATTGTA	120	
		7064L	TATGATGGCAAATACAGCTCCTATTGA	(72)	
MP-B (M14)	8272- 8280 (9bp-del)	8226U	CATGCCCATCGTCCTAGAAATTA	112	
		8287L	GCTAAGTTAGCTTACAGTGGGCTCTA	(62)	
MP-C (M15)	8392	8385U	TACAGTGAAATGCCCAACTAAATACTA	89	
		8417L	TTTAGTTGGGTGATGAGGAATAGTGTA	(33)	
MP-A (M16)	8994	8932U	ACTTCTACCACAAGGCACACCTACA	116	
		8996L	AGTAATGTTAGCGGTTAGGCGTACG	(65)	
MP-B (M17)	9090	9072U	GAAGCGCCACCCTAGCAATATC	101	
		9124L	TAAGGCGACAGCGATTTCTAGGATAG	(53)	
MP-C (M18)	10034	10000U	CATCTATTGATGAGGGTCTTACTCTTTTA	107	
		10048L	AAATTAAGGCGAAGTTTATTACTCTTTTT	(49)	
MP-A (M19)	10115 10118	10105U	TTAATAATCAACACCCTCCTAGCCTTAC	109	
		10166L	GGTCGAAGCCGCACCTCGTA	(62)	
MP-B (M20)	10398 10400	10387U	TCTGGCCTATGAGTGACTACAAAAAG	117	
		10451L	AGGGGCATTTGGTAAATATGATTATC	(65)	
MP-C (M21)	10873	10865U	CAACCACCCACAGCCTAATTATTAGC	83	
		10895L	TGGGGAACAGCTAAATAGGTTGTTGT	(31)	
MP-A (M22)	11719	11700U	AGCTTCACCGGCGCAGTCA	89	
		11743L	GTGCGTTCGTAGTTTGAGTTTGCTAG	(44)	
MP-B (M23)	11947	11935U	ACCACGTTCTCCTGATCAAATATCAC	101	
		11983L	CCCCATTGTGTGTGGTAAATATGTA	(49)	
MP-C* (M24)	12308	12303U	GATAACAGCTATCCATTGGTCTTAGGC	103	
		12352L	GGAAGTCAGGGTTAGGGTGGTTATAG	(50)	
MP-A (M25)	12705	12692U	CAGACCCAAACATTAATCAGTTCCTCA	110	
		12754L	GCCCTCTCAGCCGATGAACA	(63)	
MP-B (M26)	13263	13231U	GCGCCCTTACACAAAATGACATC	94	
		13275L	GGTTGGTTGATGCCGATTGTA ACTAT	(45)	
MP-C (M27)	13626	13620U	AAGCGCCTATAGCACTCGAATAATTCT	116	
		13683L	CCAGGCGTTTAATGGGGTTTAGTAG	(64)	
MP-A (M28)	13708	13701U	ACCCACCCCTACTAAACCCCATTA	88	
		13740L	GATGCGGGGAAATGTTGTTAGT	(40)	

8. Anhang

kodierende Regionen, ff.					
Multiplex (Amplikon)	SNP	Primer	Sequenz (5'→3')	bp	Quelle
MP-B (M29)	14766	14717U	CAACCACGACCAATGATATGAAAAAC	120 (68)	Wilde et al., 2014
		14784L	GGAGGTCGATGAATGAGTGGTTAATT		
MP-C (M30)	14798	14783U	ATACGCAAAACTAACCCCTAATAAAA	105 (57)	Bramanti et al., 2009
		143839L	GCCAAGGAGTGAGCCGAAGTT		

Oligonukleotide für die <i>library</i> -Erstellung		
Oligo-ID	Oligoneukleotid-Sequenz (5'→3') (Index-Sequenzen sind durch kleine Buchstaben gekennzeichnet)	Quelle
IS1_adapter P5	A*C*A*C*TC*TTTCCCTACACGACGCTCTTCCG*A*I*C*T	Meyer & Kircher, 2010
IS2_adapter P7	G*T*G*A*CTGGAGTTCAGACGTGTGCTCTTCCG*A*I*C*T	
IS3_adapter P5+P7	A*G*A*I*CGGAA*G*A*G*C	
IS4	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACTCTTCCCTACACGACGCTCTT	
IS5	AATGATACGGCGACCACCGA	
IS6	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGAT	
Index1	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATtgactgGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index3	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATagtatgGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index4	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATtatatgGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index7	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATacatcgGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index9	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATagacagGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index10	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATtagatcGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index11	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATactateGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index12	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATagacgcGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index13	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATtgatgcGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index16	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATtatcagGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	
Index18	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATtgcateGTGACTGGAGTTCAGACGTGT	

A2b: Verwendeten Oligonukleotid-Sequenzen für die Amplifikation nukleärer Loci. PCR-Produktlänge ist mit und ohne Primer angegeben (in Klammern). *Die Einzel-PCR-Amplifikation erfolgte mit Primern aus dem Multiplex-Set.

Multiplex-PCR-Amplifikation				
Primer	Locus	Sequenz (5'→3')	bp	Quelle
ABCB1a_U	rs1128503	TGTCTGTGAATTGCCTTGAAGTTTTT	92	Wilde et al., 2014
ABCB1a_L		GCCACCGTCTGCCACTCT	(47)	
ABCB1b_U	rs2032582	GGACAAGCACTGAAAGATAAGAAAGAAGT	74	
ABCB1b_L		ATTAATCAATCATATTTAGTTTGACTCACCT	(14)	
ABCB1c_U	rs1045642	AACAGCCGGGTGGTGTCACA	74	
ABCB1c_L		GACTCGATGAAGGCATGTATGTTGG	(29)	
ABCC11_U	rs17822931	AGCCTAGAGTCCCCCAAACCTCAC	84	
ABCC11_L		CACTTCTGGGCATCTGCTTCTGC	(37)	
ADH1Ba_U	rs3811801	AAATGAAATTCAGAACATCTCTGACC	104	
ADH1Ba_L		GTTTTAGGGCCATTCTCTTTTGT	(53)	
ADH1Bb_U	rs1229984	TCTAGTTACAATCTTTTCTGAATCTGAACA G	110	
ADH1Bb_L		GGGTCACCAGGTTGCCACTAA	(58)	
AGT_U	n/a	CTGAGGGGTGGGGATGG	84	
AGT_L		GCCTGTGGTCTGGCCAAGTGAT	(45)	
CASP12_U	n/a	AATCGAAATGGTCTGAACTTGACCT	107	
CASP12_L		GGAGCCATTACCTGAGCTGTGAGATT	(55)	
CYP3A4_U	rs2740574	GTAGGTGTGGCTTGTGGGATGAA	110	
CYP3A4_L		AAGTGGAGCCATTGGCATAAAATCTAT	(59)	
CYP3A5_U	rs776746	CCACCCAGCTTAACGAATGCTCTA	108	
CYP3A5_L		GATGAAGGGTAATGTGGTCCAAACAG	(58)	
EDAR_U	rs3827760	AATGCTCAGCTCCACGTACAACCTCTG	97	
EDAR_L		GCCCCAATCTCATCCCTCTTC	(49)	
HERC2_A*	rs12913832	GATCCAAGAGGCGAGGCCAGTT	76	
HERC2_B*		GCCTCGGCCCTGATGATGATA	(33)	
LCTa_U*	rs4988235	CTGCGCTGGCAATACAGATAAGA	72	
LCTa_L*		CAAATGCAACCTAAGGAGGAGAGTT	(24)	
LCTb_U	rs182549	AAGATGTCCTTAAAAACAGCATTCTCA	67	
LCTb_L		CCAAAGTACTGGGACAAAGGTGTG	(16)	
NAT2_U	rs1801280	CACTGGCATGGTTCACCTTCTCC	72	
NAT2_L		CCAGACCCAGCATCGACAATGTAA	(25)	
SLC12A3_U	rs1529927	CGTGGACCCATTAAACGACATC	107	
SLC12A3_L		ATGGCCTCTCACCTTGGACTC	(63)	
SLC24A5_U*	rs1426654	GTTTCAGCCCTTGGATTGTCTCAGG	104	
SLC24A5_L*		GGAGCAATATTTACCTAGGAAAGCAGT	(53)	
SLC45A2*	rs16891982	AGAATAAAGTGAGGAAAACA	66	
SLC45A2*		GAAAGAGGAGTTCGAGGTTGGA	(15)	
TRPV6a_U	rs4987657	AGCCACAGGCACTGCCTTCC	65	
TRPV6a_L		CAGCCCTGCTCTACCAAAGTAGAT	(20)	
TRPV6b_U	rs4987667	AGGCCTGAAAGCCCTGAGCAT	84	
TRPV6b_L		ACCAGCCGGATATCGTCCTTAGG	(40)	
TRPV6c_U	rs4987682	GGAAAACTAGAGCTGGGCTGTCC	88	
TRPV6c_L		GGCACTGCTGCGGGAGGTA	(45)	
TYR_U*	rs1042602	TTTGTCTGGATGCATTATTATGTGTCA	85	
TYR_L*		CTTCATGGGCAAAATCAATGTCTC	(34)	
AMEL-A	n/a	CCCTGGGCTCTGTAAAGAATAGTG	106/ 112	
AMEL-B		ATCAGAGCTTAAACTGGGAAGCTG	(58/ 64)	

8. Anhang

Alternative Primer für die Einzel-PCR-Amplifikation				
Primer	Locus	Sequenz (5'→3')	bp	Quelle
SLC-A	rs1426654	CATTTATGTTTCAGCCCTTGGATTGTCTC	90	Gräfen et al., 2009
SLC-B		AGCAGTAACTAATTCAGGAGCTGAACTG	(34)	
LCT-A	rs4988235	CTGCGCTGGCAATACAGATA	162	
LCT-B		GTACTACTCCCCTTTTACCTCGTT	(118)	

8. Anhang

A3: 454-Basenabdeckung für nukleäre Loci. Die Basenabdeckung ist für alle 23 Loci im Multiplex-Ansatz einzeln angegeben. Grau unterlegt sind Loci mit einer Abdeckung unterhalb der Authentifizierungsgrenze (≥ 10 Sequenzen; vgl. Kapitel 4.2).

Locus ID	ABCB1a	ABCB1b	ABCB1c	ABCC11	ADH1Ba	ADH1Bb	AGT	CASP12	CYP3A4	CYP3A5	EDAR	HERC2	LCTa	LCTb	NAT2	SIC12A3	SIC24A5	SIC45A2	TRPV6a	TRPV6b	TRPV6c	TYR	AME
BVG1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BVG2	3	0	0	0	0	0	1	5	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	4
GUP8	1	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	1
HGW5	8	0	4	5	2	6	0	1	2	0	3	0	0	0	4	2	1	0	2	4	3	2	3
MIN4	3	4	2	1	2	1	3	1	0	0	0	0	2	1	2	1	1	0	4	0	2	0	0
MIN5	4	6	10	14	5	2	5	1	11	5	9	1	5	2	11	8	0	0	4	9	2	12	3
MIN6	74	40	55	80	47	97	4	30	18	94	80	23	39	20	81	87	11	2	44	36	21	65	26
MIN9a	3	0	2	6	0	6	4	1	7	7	4	3	1	2	4	4	2	0	5	2	2	1	1
MIN9b	0	5	14	14	15	15	8	5	7	9	8	3	6	2	11	15	6	0	14	5	0	7	7
MIN12a	7	1	7	7	0	9	1	2	0	8	0	2	3	0	3	0	2	0	2	3	1	2	0
MIN12b	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZV122	162	255	2	313	141	286	0	0	0	891	0	34	277	110	646	0	0	0	0	0	94	403	0
ZV305	31	540	947	1397	1290	0	29	263	559	0	0	355	853	155	1521	11	0	13	441	64	596	1356	1527

8. Anhang

A4a: 454-Basenabdeckung für mitochondriale SNPs. Die minimale und maximale Basenabdeckung bezieht sich auf alle Target-Regionen im verwendeten Multiplex-Ansatz (kodierende Region und HVR1). Der prozentuale Anteil an authentifizierten SNP (≥ 4 Sequenzen) ist nur für SNPs in der kodierenden Region (bzw. im Multiplex-Ansatz) berechnet. Grau unterlegt Proben, deren Daten aufgrund einer schlechten Basenabdeckung nicht verwendet wurden.

ID	Multiplex-Set	Basenabdeckung min.	Basenabdeckung max.	% authentifizierter SNPs (≥ 4)
GUP4	MP-A, MP-B	1	1	0
MIN1	MP-A	1	40	90
MIN4	MP-A	1	4	20
MIN5	MP-A	3	11	80
MIN6	MP-A	2	62	100
MIN9	MP-A	0	10	90
Punk9	MP-A, MP-B, MP-C	0	18	93
ZV122	MP-A, MP-B, MP-C	0	677	93
ZV305	MP-A, MP-B, MP-C	0	1951	93

A4b: NGS-Ergebnisse für die HiSeq- und MiSeq-Plattformen. Dunkelgrau unterlegt Daten, die aufgrund einer schlechten Basenabdeckung verworfen wurden. In hellgrau Proben, deren Daten teilweise das Verifikationskriterium (vgl. Kapitel 4.2) erfüllten.

ID	n alignierte Sequenzen (ohne Duplikate)	Basenabdeckung min.	Basenabdeckung max.	$\bar{\emptyset}$ Basenabdeckung	% abgedecktes Mitogenom	Gerät/ Lauf
BVG1	318	0	6	1,1	68	MiSeq, 50bpSE
GR2a	264	0	8	0,9	46	MiSeq, 50bpSE
GR2b	3480	0	48	19,6	99,96	HiSeq, 50bpSE
Kru3 50kDa	180	0	5	0,5	41	HiSeq, 50bpSE
KRU3 30kDa	72	0	5	0,2	19	HiSeq, 50bpSE
LIE4 50kDa	132	0	4	0,4	32	HiSeq, 50bpSE
LIE4 30kDa	93	0	2	0,3	25	HiSeq, 50bpSE
MIN1 50kDa	4984	0	46	14,9	99,98	HiSeq, 50bpSE
MIN1 100+50kDa	11268	3	84	33,8	100	HiSeq, 50bpSE
MIN4	16055	1	85	47,9	100	HiSeq, 50bpSE
ZV39	191	0	6	0,7	38	MiSeq, 50bpSE
ZV57	174	0	4	0,5	35	HiSeq, 50bpSE
ZV122 50kDa	10153	0	69	30,4	99,8	HiSeq, 50bpSE
ZV122 100+50kDa	3055	0	18	6,7	99,2	HiSeq, 50bpSE
ZV154	280	0	7	0,9	49	MiSeq, 50bpSE
ZV162	713	0	13	2,5	82	MiSeq, 50bpSE
ZV317 50kDa	861	0	15	2,6	79	HiSeq, 50bpSE
ZV317 100+50kDa	1616	0	24	4,8	94,2	HiSeq, 50bpSE

8. Anhang

A5: Liste detektierter mitochondrialer SNPs unterteilt nach prä-neolithischen und neolithischen Individuen. Kursiv markiert sind ambivalente Nukleotidpositionen. Für die 454-Sequenzierung wurden nicht alle Individuen mit den drei Primeransätzen amplifiziert (vgl. Tabelle A4a); ^{ABC} markieren jeweils das verwendete Primer-Set. *NGS-Proben mit schlechtem *base call*: aufgelistet sind nur SNPs mit einer *coverage* von ≥ 4 . 1= direkte Sequenzierung, 2=454-Sequenzierung, 3=NGS-Sequenzierung

ID	SNPs	Methode
Liste detektierter SNPs in paläo- und mesolithischen Individuen		
MAS1	12308G 16183C 16189C 16261T	1
LEC1	14798C 16069T 16126C	1
LEC2	16192T 16256T 16270T 16294y	1
MIN1	73G 263G 310.1C 499A 750G 1438G 1811G 2706G 4646C 4769G 5999C 6047G 7028T 8818T 8860G 11332T 11467G 11719A 12308G 12372A 13708A 14620T 14766T 15326G 15693C 16356C 16519C	1, 2 ^A , 3
MIN11	16134T 16356C	1
MIN10	16093C 16356C	1
MIN4	73G 263G 310.1C 750G 1438G 2706G 3197C 4769G 7028T 8860G 9477A 11467G 11719A 12308G 12372A 13617C 14766T 14793G 15218G 15326G 16192T 16256T 16270T 16399G	1, 2 ^A , 3
MIN3	16134T 16356C	1
MIN5	7028T 11719A 16265G 16356C	1, 2 ^A
MIN6	7028T 11719A 16093C 16224C 16311C	1, 2 ^A
MIN8	16134T 16356C	1
MIN2	12308G 12346T 16189C 16356C	1
MIN7	16192T 16256T 16270T 16318G	1
MIN9	7028T 11719A 16192T 16256T 16270T	1, 2 ^A
MIN12	16093C 16356C	1
BVG1	16356C	1
BVG2	16356C	1
ZV305	11719A 12308G 14766T 14793A 16192T 16256T 16270T	1, 2 ^{ABC}
ZV35	16192T	1
ZV76	16192T 16256T 16270T	1
ZV57*	16192T 16270T	1, 3
ZV39*	263G 7028T 15326G 16080G 16189Y 16192Y 16356C	1, 3
ZV122	73G 146C 263G 310.1c 750G 1438G 2706G 3197C 4769G 7028T 7843G 8860G 9477A 11467G 11719A 12308G 12372A 13617C 14766T 14793G 15326G 16192T 16256T 16270T 16526A	1, 2 ^{ABC} , 3

8. Anhang

Liste detektierter SNPs in paläo- und mesolithischen Individuen, ff.		
ZV162*	263G 750G 464C 5999C 6047G 7169C 8860G 12937G 15693C 16134T 16193T 16356C 16519C	1, 3
ZV317*	73G 499A 750G 1438G 1811G 2706G 3576Y 4646C 5999C 6047G 8818T 8860G 11467R 11719A 12308G 13996R 14620T 14766T 14985R 15326G 15693C 16134T 16356C	1, 3
GR2	73G 152C 195C 263G 499A 750G 1438G 1811G 2706G 4646C 4769G 5999C 7028T 7705C 8860G 11332T 11339C 11467G 11719A 12308G 12372A 13528G 13565T 14620T 14766T 15124G 15326G 15373G 15693C 16356C 16519C	1, 3
GR1	16189C 16192T 16270T 16398A	1
FRE4	12308G 16270T	1
FRE3	12308G 16270T	1
Liste detektierter SNPs in neolithischen Individuen		
ROS14	16114A 16189C 16256T 16270T 16294T	1
WM1	16126C 16147T 16294T 16296T 16297C 16304C	1
WM5	16147A 16172C 16233T 16248T 16355T	1
WM3	16192T 16256T 16270T	1
WM6	CRS	1
RS2	16126C 16294T 16296T 16304C	1
RS1	16126C 16172C 16294T 16304C	1
ECK1	16069T 16126C	1
PAS1	16224C 16311C	1
KE1	16126C 16294T 16304C	1
KE4	16063C 16069T 16126C	1
KE3	16224C 16311C	1
HGW5	16093C	1
KRU2	16223T 16292T 16311C	1
KRU3	16342C	1
KRU5/6	CRS	1
PUNK1	16224C	1
PUNK2	CRS	1
PUNK5	16069T 16126C	1
PUNK7	16069T 16126C 16188y	1
PUNK8	16270T	1
PUNK9	477C 3010A 13726A 16263C	1, 2 ^{ABC}
LIE4	CRS	1
LIE5	16293G	1

8. Anhang

Liste detektierter SNPs in neolithischen Individuen, ff.			
ID	SNPs	Anmerkung	Methode
LIE8	16224C 16311C		1
LIE9	CRS		1
GUP8	16126C 16294T 16296T 16304C		1
GUP1	16224C 16311C		1
GUP2	16147A 16172C 16223T 16248T 16320T 16355T		1
GUP4	16114A 16189C 16192T 16256T 16270T 16294T		1, 2 ^{AB}
GUP5	16304C		1
GUP6	16189C		1
Liste unvollständig analysierter und kontaminierter Proben			
ID	SNPs	Anmerkung	Methode
KIZ1	16126C 16163G 16186T 16189C 16294T	evtl. kontaminiert (gleicher Haplotyp wie Archäologe)	1
Zoo1	CRS	nur ein Fragment (II) reproduziert, sonst keine Amplifikationsprodukte	1
ZVI70		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
ZVI54*	12372A 13617C 16029C 16048A 16049A	NGS-Daten mit schlechter Basendeckung, geringer PCR-Amplifikationserfolg	1, 3
U1		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
U2	16192T	SNP nicht reproduzierbar, sporadischer Amplifikationserfolg, stark deaminiert	1
U3		kein Amplifikationsprodukt	1
WM2	16192T	SNP nicht reproduzierbar, sporadischer Amplifikationserfolg, stark deaminiert	1
ROS13		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
WOL1		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
KE2		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
LAI		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
WAN11	16224C 16311C	SNPs nicht reproduzierbar, sporadischer Amplifikationserfolg, stark deaminiert	1
WAN12	16126C	SNP nicht reproduzierbar, sporadischer Amplifikationserfolg, stark deaminiert	1
HGW1		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
HGW2		kein Amplifikationsprodukt	1
HGW3		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
HGW4		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
KRU4		sporadische Amplifikationsprodukte	1
PUNK3		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
PUNK4		sporadische, ambivalente Amplifikationsprodukte	1
PUNK6		kein Amplifikationsprodukt	1
LIE1		kontaminiert	1

8. Anhang

Liste unvollständig analysierter und kontaminierter Proben, ff.	
LIE2	kein Amplifikationsprodukt 1
LIE3	sporadische Amplifikationsprodukte 1
LIE6	kontaminiert, geringer PCR-Amplifikationserfolg 1
LIE7	kontaminiert 1
LIE10	sporadischer PCR-Amplifikationserfolg 1
LIE11	kein Amplifikationsprodukt 1

8. Anhang

A6: Liste nukleärer SNPs. Proben sind geographisch sortiert mit absteigendem Alter innerhalb eines Fundortes. Bei den autosomalen loci steht das anzestrale Allel oben, das abgeleitete Allel. - = keine Amplifikationsprodukte oder Sequenzdaten. In grau nicht replizierte SNPs. #unvollständig replizierte SNPs welche in die Allelfrequenzberechnungen einbezogen wurden. 1 = Daten aus direkter Sequenzierung, 2 = Daten aus 454-Sequenzierung.

Locus	ABC1a		ABC1b		ABC1c	ABC11	ADH1Ba	ADH1Bb	AGT	CASP12	CYP3A4	CYP3A5	EDAR	HERC2	LCTa	LCTb	NAT2	SLC12A3	SLC24A5	SLC45A2	TRPV6a	TRPV6b	TRPV6c	TYR	AME	Methode
	C	A	G	T	C	C	C	A	C	T	A	A	T	A	C	G	T	G	G	C	C	G	C	C	C	
ID	T	G	T	T	T	T	T	A	G	T	G	G	C	G	T	A	C	C	A	A	G	T	A	V	A	Y
LEC1																			A/ A	G/ G						1
MIN1														G/ G	C/ C				A/ A	C/ G						1
MIN11															C/ C				A/ A	C/ G						1
MIN10															C/ C				A/ A	C/ G						1
MIN4	T/T	G/ T	T/ T	C/ C	C/ C	C/ C	C/ C	G/ G	G/ G	T/ T	-	-	-	A/ A	C/ C	G/ G	T/ T	G/ G	A/ A#	G/ G	C/ T	-	T/ T	C/ C	-	1,2
MIN3																			A/ A	C/ C						1
MIN5	C/ C	G/ G	C/ C	C/ C	C/ C	C/ C	C/ C	G/ G	G/ G	T/ T	A/ A	G/ G	T/ T	A/ A	C/ C	G/ G	C/ T	G/ T	A/ A	C/ C	C/ C	A/ A	T/ T	C/ C	X/Y	1,2
MIN6	T/T	T/T	T/ T	C/ C	C/ C	C/ C	C/ C	G/ G	G/ G	T/ T	A/ A	G/ G	T/ T	A/ A	T/ T	G/ G	C/ C	G/ G	A/ A	G/ G	C/ T	A/ A	T/ T	C/ C	X/ X	1,2
MIN8															C/ C				A/ A	C/ C						1
MIN2																			A/ A	C/ C						1

8. Anhang

Locus	ABC1a		ABC1b		ABC1c	ABC11	ADH1Ba	ADH1Bb	AGT	CASP12	CYP3A4	CYP3A5	EDAR	HERC2	LCTa	LCTb	NAT2	SLC12A3	SLC24A5	SLC45A2	TRPV6a	TRPV6b	TRPV6c	TYR	AME	Methode
	C	T	A	G																						
SNP			A	G																						
ID	T	T	T	T																						
MIN7															C/ C				A/ A	C/ G						1
MIN9	T/	G/	C/	G/	G/	G/	T/	A/	G/	C/	A/	G/	T/	A/	C/	A/	C/	G/	A/	G/	A/	C/	C/	C/	X/	1,2
	T	G	C	G	G	G	T	A [#]	G	T	A	G	T	A [#]	C [#]	G	G	G	A	G [#]	C	G	C	C	X	
MIN12	C/	G/	T/	G/	G/	C/	A/	A/	G/	T/	-	A/	-	A/	C/	-	C/	-	G/	C/	T/	A/	T/	C/	-	1,2
	C	G	T	G	G	C	A	G	G	T	-	G	-	G	C	-	C	-	G [#]	C	T	A	T	C	-	
BVG1	-	-	-	-	-	C/	-	-	-	-	A/	-	-	-	C/	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,2
BVG2	C/	-	-	-	-	-	-	-	A/	T/	-	G/	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X/	2
	C	-	-	-	-	-	-	-	A	T	-	G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
ZV305	C/	G/	T/	C/	C/	C/	C/	A/	G/	T/	A/	-	-	A/	C/	G/	C/	G/	A/	C/	T/	A/	T/	C/	X/	1,2
	C	G	T	C	C	C	C	A	G	T	A	-	-	G	C	G	C	G	A	G	T	A	T	C	X	
ZV170															-				A/ G	-						1
ZV35															-				-	-	C/ C					1
ZV76															C/				G/	C/	C/					1
ZV57															C/				A/	C/	C/					1
ZV39															C/				A/	C/	C/					1
ZV122	C/	G/	C/	G/	C/	C/	C/	G/	G/	-	-	G/	-	G/	C/	G/	T/	C/	G/	C/	T/	-	T/	C/	-	1,2
	C	G	C	G	C	C	G	G	G	-	-	G	-	G	C	G	T	C	G	C	T	-	T	C	-	

8. Anhang

Locus	ABC1a		ABC1b		ABC1c	ABC11	ADH1Ba	ADH1Bb	AGT	CASP12	CYP3A4	CYP3A5	EDAR	HERC2	LCTa	LCTb	NAT2	SLC12A3	SLC24A5	SLC45A2	TRPV6a	TRPV6b	TRPV6c	TYR	Methode	
	C	T	A	G																					C	T
ID																										
ZV162															C/C				A/A	C/C						1
49I																			A/G	-						1
10I																			A/A	-						1
FH																			A/A	-						1
30a																			A/A	-						1
30b																			A/A	-						1
U3																			A/A	-						1
GR2																			G/G	C/C						1
GR1																			G/G	C/C						1
ROS14														G/G					G/G	C/C						1
ZV317																			A/A	C/C						1
WM1																			-							1
WM5																			A/A							1
WM2																			A/G							1
WM3																			G/G							1
WM6																			A/A							1
ECK1																			-							1
KE2																										1
KE1																										1
KE3																										1
PAS1																										1
WAN12																										1

8. Anhang

Locus	ABC1a		ABC1b		ABC1c	ABC11	ADH1Ba	ADH1Bb	AGT	CASP12	CYP3A4	CYP3A5	EDAR	HERC2	LCTa	LCTb	NAT2	SLC12A3	SLC24A5	SLC45A2	TRPV6a	TRPV6b	TRPV6c	TYR	Methode	
	T	C	A	G																						T
ID	T	C	T	G	T	C	T	A	G	T	G	G	C	T	G	A	C	T	G	A	G	C	T	A	C	X/ Y
HGW5	T	-	T/ C	G/ C	T/ C	C/ C	C/ C	G/ G	-	T/T	A/ A	-	T/T	-	-	-	T/T	G/ G	A/ A	-	C/T	A/ A	T/T	C/ C	C/ C	2
KRU5/6	T	-	T/ C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C/ C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
GUP8	T	-	-	-	-	C/ C	-	-	-	-	G/ G	G/ G	-	-	-	-	C/ T	G/ G	-	-	-	A/ A	-	-	X/ X	2
GUP2	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C/ C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

8. Anhang

A7: SNPs in kontaminierten Leerkontrollen. n LK= Anzahl an Leerkontrollen im PCR-Ansatz

Primersystem	n LK	SNPs/ Haplotyp	Anmerkung
16013-16152	4	CRS	
16013-16152	5	CRS	
16013-16152	3	CRS	
16013-16088	3	CRS	
16071-16152	2	CRS	
16117-16207	3	16189C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16117-16207	3	16189C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
		16189C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16117-16233	4	CRS	
16117-16233	5	CRS	
16185-16271	2	16224C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16209-16348	3	16256T 16270T 16311C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16209-16348	3	16224C 16311C	Gleicher Haplotyp wie eine mitamplifizierte Probe
16209-16348	5	16311C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16209-16348	5	16224C 16311C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16209-16348	4	16223T 16278T 16311C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16209-16348	3	16223T 16278T 16311C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16209-16348	2	16343G	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16287-16410	3	16311C 16355T	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16287-16410	5	16311C 16355T	Gleicher Haplotyp wie eine mitamplifizierte Probe
16287-16410	6	16294T 16296T 16304C	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
		16311C 16355T	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen
16287-16410	5	16310S	Mitamplifizierte Proben haben einen anderen Haplotypen

8. Anhang

A8: Gruppierung generierter Daten für die populationsgenetischen Analysen.
 Individuen sind nach Gruppe und absteigend nach Alter innerhalb eines Fundortes sortiert.
 Ungefähre Altersangaben sind kursiv und gemittelte Alter mit einem * gekennzeichnet.

ID	Kalibriertes Alter (v. Chr.)	Gruppierung für populationsgenetische Analysen
Liste paläolithischer und mesolithischer Individuen		
MIN1	8723	JS Ost
MIN4	8573	JS Ost
MIN11	8512*	JS Ost
MIN10	8381*	JS Ost
MIN3	7472	JS Ost
MIN5	6129	JS Ost
MIN6	5601	JS Ost
MIN8	5155	JS Ost
BVG2	7038*	JS Ost
BVG1	6162*	JS Ost
MAS1	16364	JS ME JS NME I
ZV305	7279	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
ZV35	6350	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
ZV76	5802	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
ZV57	5722	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
ZV39	5681	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
ZV122	5383	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
ZV162	4470	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
ZV317	3890	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
FRE4	6048	JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum SO I JS NME I
FRE3	5825	JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum SO I JS NME I
GR2	4768	JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum SO I JS NME I
GR1	4602	JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum SO I JS NME I
ROS14	3900	JS Baltikum SO II
Liste neolithischer Individuen		
WM1	4519	Neo II ME
WM5	4415	Neo II ME
WM3	4500	Neo II ME
WM6		Neo II ME
RS1	4100	Neo II ME
RS2	4075	Neo II ME
Eck1	3628	Neo I NE Neo I NME
PAS1	3200	Neo I NE Neo I NME
KE1	3172	Neo I NE Neo I NME
KE4	3008	Neo I NE Neo I NME
KE3	2974	Neo I NE Neo I NME
PUNK1	2800	Neo I NE Neo I NME
PUNK2		Neo I NE Neo I NME
PUNK5		Neo I NE Neo I NME
PUNK7		Neo I NE Neo I NME
PUNK8		Neo I NE Neo I NME
PUNK9		Neo I NE Neo I NME
HGW5		Neo I NE Neo I NME
KRU2		Neo I NE Neo I NME
KRU3	2750	Neo I NE Neo I NME
KRU5		Neo I NE Neo I NME
LIE4		Neo I NE Neo I NME
LIE5		Neo I NE Neo I NME
LIE8		Neo I NE Neo I NME
LIE9		Neo I NE Neo I NME

8. Anhang

ID	Kalibriertes Alter (v. Chr.)	Gruppierung für populationsgenetische Analysen
Liste neolithischer Individuen, ff.		
GUP8	2176	Neo II NE
GUP1	1848	Neo II NE
GUP2	2000	Neo II NE
GUP4		Neo II NE
GUP5		Neo II NE
GUP6		Neo II NE

8. Anhang

A9: Tabelle publizierter Daten für die populationsgenetischen Analysen. Daten sind sortiert nach Gruppen und Alter v. Chr. In kursiv ungefähre Altersschätzungen. Ist keine NCBI-Nummer angegeben wurde die Sequenz basierend auf der Literatur manuell erstellt.

Nr. in Abb. 4.1	ID	NCBI-Accession-Nr.	Kalibriertes Alter (v. Chr.)	Literatur	Gruppierung für populationsgenetische Analysen
Liste paläolithischer und mesolithischer Individuen (bis 5000/ 4000 v. Chr.)					
72	Chekalino4a	GQ862352	7800	Bramanti et al., 2009	JS Ost
73	Lebyazhinka4a	GQ862361	7500		JS Ost
76	UZOO-16	KC414893	6360	DerSarkissian et al., 2013	JS Ost
	UZOO-40	KC414894			JS Ost
	UZOO-43	KC414891			JS Ost
	UZOO-46	KC414892			JS Ost
	UZOO-7	KC414897			JS Ost
	UZOO-70	KC414895			JS Ost
	UZOO-74	KC414899			JS Ost
	UZOO-77	KC414896			JS Ost
77	PO2	KC414901	5898		JS Ost
	PO4	KC414900			JS Ost
5	Hohler Fels	GQ862359	13649	Bramanti et al., 2009	JS ME JS NME I
13	BOB_998	KC521457	11507	Fu et al., 2013	JS ME JS NME I
14	BLA3	KF523386	9210	Bollongino et al., 2013	JS ME JS NME I
	BLA2	KF523385	8785		JS ME JS NME I
	BLA6	KF523388	8700		JS ME JS NME I
	BLA20	KF523407	8652		JS ME JS NME I
	BLA19	KF523395	8638		JS ME JS NME I
36	Bad Duerrenberg2	GQ862351	6850		JS ME JS NME I
7	Hohlenstein Stadel5830a	GQ862357	6743	Bramanti et al., 2009	JS ME JS NME I
	Hohlenstein Stadel5830b	GQ862358			JS ME JS NME I
12	Loschbour	KC521455	6097	Fu et al., 2013	JS ME JS NME I
68	Duonkalnis1	GQ862353	6500	Bramanti et al., 2009	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
69	Spiginas4	GQ862370	6338		JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
59	Motala 1		6000	Lazaridis et al., 2013	JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum W I
	Motala 2				JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum W I
	Motala 3				JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum W I
	Motala 4				JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum W I
	Motala6				JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum W I
	Motala9				JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum W I

8. Anhang

Liste paläolithischer und mesolithischer Individuen (bis 5000/ 4000 v. Chr.), ff.					
59	Motala12		6000	Lazaridis et al., 2013	JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum W I
63	StoraFörvar11		5500	Skoglund, 2013	JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum W I
47	STE1		5522	Schulz et al. (in Vorbereitung a)	JS NE I JS Baltikum SW I JS Baltikum SO I JS NME I
70	Kretuonas3	GQ862360	4450	Bramanti et al., 2009	JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
	Kretuonas1	GQ862362	4200		JS NE I JS Baltikum O I JS Baltikum SO I
Liste ‚neolithischer Wildbeuter‘ (ca. 4./3. Jt. v. Chr.)					
67	Dudka2	GQ862355	3650	Bramanti et al., 2009	JS Baltikum SO II
	Dudka3	GQ862356	3500		JS Baltikum SO II
55	Ostorf_SK8d	GQ862363	3000		JS Baltikum SO II
	Ostorf_SK18	GQ862365			JS Baltikum SO II
	Ostorf_SK19	GQ862366			JS Baltikum SO II
	Ostorf_SK28a	GQ862367			JS Baltikum SO II
	Ostorf_SK35a	GQ862368			JS Baltikum SO II
	Ostorf_SK45a	GQ862369			JS Baltikum SO II
	OST3				JS Baltikum SO II
	OST6				JS Baltikum SO II
	OST8				JS Baltikum SO II
	OST11				JS Baltikum SO II
	OST13				JS Baltikum SO II
	OST21				JS Baltikum SO II
	OST23			JS Baltikum SO II	
	OST26			JS Baltikum SO II	
OST28		JS Baltikum SO II			
62	Ajv13	KJ873273.1	2800	Malmström et al., 2015	JS Baltikum W II
	Ajv14			Malmström et al., 2009	JS Baltikum W II
	Ajv19				JS Baltikum W II
	Ajv36				JS Baltikum W II
	Ajv29A				JS Baltikum W II
	Ajv5				JS Baltikum W II
	Ajv52A				JS Baltikum W II
	Ajv52B				JS Baltikum W II
	Ajv54				JS Baltikum W II
	Ajv66				JS Baltikum W II
	Ajv70				JS Baltikum W II
	Ajv4	KJ873259.1		Malmström et al., 2015	JS Baltikum W II
Ajv29b	KJ873263.1	JS Baltikum W II			
64-66	Ire3	KJ873274.1	2650	Malmström et al., 2015	JS Baltikum W II
	Ire6B	KJ873271.1			JS Baltikum W II
	Ire8			Malmström et al., 2009	JS Baltikum W II
	Ire9				JS Baltikum W II
	Ire4	KJ873262.1		Malmström et al., 2015	JS Baltikum W II
	Ire5	KJ873261.1			JS Baltikum W II
	Vis7b	KJ873267.1			JS Baltikum W II
	Vis20b	KJ873264.1			JS Baltikum W II

8. Anhang

Liste ‚neolithischer Wildbeuter‘ (ca. 4./3. Jt. v. Chr.), ff.						
64-66	Vis32	KJ873266.1	2650	Malmström et al., 2015	JS Baltikum W II	
	Fri24	KJ873260.1	450		JS Baltikum W II	
	Fri28	KJ873265.1				JS Baltikum W II
	Fri15	KJ873272.1				JS Baltikum W II
	Fri22	KJ873275.1		Malmström et al., 2009	JS Baltikum W II	
	Fri27			JS Baltikum W II		
	Fri4			JS Baltikum W II		
Liste neolithischer Individuen aus Zentraleuropa (5500-2000 v. Chr.)						
17-35	HAL 37	KF600822	5262	Brandt et al., 2013	Neo I ME	
	DEB20	HM009343	5247	Haak et al., 2010	Neo I ME	
11	FLO1	DQ211977	5200	Haak et al., 2005	Neo I ME	
17-35	UWS5	DQ211978			Neo I ME	
	DEB10	HM009339		Neo I ME		
	DEB15	HM009341		Neo I ME		
	DEB2	HM009342		Neo I ME		
	DEB23	HM009346		Neo I ME		
	DEB26	HM009347		Neo I ME		
	DEB30	HM009348		Neo I ME		
	DEB33	HM009349		Neo I ME		
	DEB34II	HM009350		Neo I ME		
	DEB35II	HM009351		Neo I ME		
	DEB36	HM009352		Neo I ME		
	DEB37I	HM009353		Neo I ME		
	DEB38	HM009354		Neo I ME		
	EIL1	HM009360		Neo I ME		
11	FLO2	HM009361		Haak et al., 2010	Neo I ME	
	FLO3	HM009362			Neo I ME	
	FLO4	HM009363			Neo I ME	
	FLO5	HM009364			Neo I ME	
	FLO6	HM009365			Neo I ME	
10	SCHWE1	HM009368			Neo I ME	
	SCHWE2	HM009369			Neo I ME	
	SCHWE4	HM009370			Neo I ME	
	SCHWE5	HM009371			Neo I ME	
17-35	SEE1	HM009372			Neo I ME	
	UNS2	HM009373			Neo I ME	
	UWS2	HM009374			Neo I ME	
9	VAI3	HM009375	Neo I ME			
17-35	HAL 36	KC553980	Brotherton et al., 2013		Neo I ME	
	HAL 11	KC553981			Neo I ME	
	HAL 32	KC553982			Neo I ME	
	DEB09	KC553984			Neo I ME	
	KAR 16	KC553988			Neo I ME	
	HAL 5	KF600802	Brandt et al., 2013		Neo I ME	
	HAL 9	KF600804			Neo I ME	
	HAL 12	KF600805			Neo I ME	
	HAL 14	KF600806			Neo I ME	
	HAL 16	KF600808			Neo I ME	
HAL 17	KF600809	Neo I ME				
HAL 18	KF600810	Neo I ME				

8. Anhang

Liste neolithischer Individuen aus Mitteleuropa (5500-2000 v. Chr.), ff.					
17-35	HAL 19	KF600811	5200	Brandt et al., 2013	Neo I ME
	HAL 20	KF600812			Neo I ME
	HAL 21	KF600813			Neo I ME
	HAL 22	KF600814			Neo I ME
	HAL 25	KF600816			Neo I ME
	HAL 27	KF600817			Neo I ME
	HAL 30	KF600818			Neo I ME
	HAL 34	KF600820			Neo I ME
	HAL 35	KF600821			Neo I ME
	HAL 38	KF600823			Neo I ME
	HAL 40	KF600824			Neo I ME
	KAR 4	KF600827			Neo I ME
	KAR 29	KF600839			Neo I ME
	KAR 59	KF600844			Neo I ME
	NAU 1	KF600845			Neo I ME
	NAU 2	KF600846			Neo I ME
	NAU 3	KF600847			Neo I ME
	NAU 5	KF600848			Neo I ME
	UWS 3	KF600849			Neo I ME
	UWS 4	KF600850			Neo I ME
	UWS 6	KF600851	Neo I ME		
	UWS 7	KF600852	Neo I ME		
	UWS 8b	KF600853	Neo I ME		
	UWS 11	KF600854	Neo I ME		
	HAL3	HM009367	5160	Haak et al., 2010	Neo I ME
	HAL 31	KF600819	5160	Brandt et al., 2013	Neo I ME
	DEB5	HM009357	5149	Haak et al., 2010	Neo I ME
	KAR 3	KF600826	5129	Brandt et al., 2013	Neo I ME
	HAL1	HM009366	5126	Haak et al., 2010	Neo I ME
DEB21	KC553985	5122	Brotherton et al., 2013	Neo I ME	
DEB3	DQ211975	5117	Haak et al., 2005	Neo I ME	
DEB39	HM009355	5117	Haak et al., 2010	Neo I ME	
HAL 39	KC553983	5115	Brotherton et al., 2013	Neo I ME	
KAR18	KF600836	5114	Brandt et al., 2013	Neo I ME	
DEB4	HM009356	5112	Haak et al., 2010	Neo I ME	
HAL 7	KF600803	5108	Brandt et al., 2013	Neo I ME	
KAR 15	KF600834	5102		Neo I ME	
HAL2	DQ211976	5101	Haak et al., 2005	Neo I ME	
KAR 10	KF600831	5092	Brandt et al., 2013	Neo I ME	
DEB1	DQ211974	5077	Haak et al., 2005	Neo I ME	
KAR 14	KF600833	5033	Brandt et al., 2013	Neo I ME	
HAL 15	KF600807	4998		Neo I ME	
HAL 4	KF600801	4997		Neo I ME	
HAL 24	KF600815	4992		Neo I ME	
DEB22	HM009345	4973	Haak et al., 2010	Neo I ME	
DEB12I	HM009340	4910		Neo I ME	
ESP 13	KF600855	4632	Brandt et al., 2013	Neo II ME	
OSH 8	KF600859	4620		Neo II ME	
OSH 7	KC553992	4515	Brotherton et al., 2013	Neo II ME	
Grave 26		4500	Lee et al., 2014a	Neo II ME	

8. Anhang

Liste neolithischer Individuen aus Mitteleuropa (5500-2000 v. Chr.), ff.					
17-35	Grave 27		4500	Lee et al., 2014a	Neo II ME
	Grave 34				Neo II ME
	Grave 46				Neo II ME
	Grave 47				Neo II ME
	Grave 9				Neo II ME
	OSH 2	KC553989		Brotherton et al., 2013	Neo II ME
	OSH 3	KC553990			Neo II ME
	OSH 1	KC553991			Neo II ME
	HAL 13	KF600856			Neo II ME
	OSH 5	KF600857			Neo II ME
	OSH 6	KF600858		Brandt et al., 2013	Neo II ME
	OSH 10	KF600860			Neo II ME
	OA0 1	KF600861			Neo II ME
	SALZ 19	KF600870	4149		Neo II ME
	SALZ 18	KC553993	4138		Brotherton et al., 2013
	SALZ 30	KF600879	4129	Brandt et al., 2013	Neo II ME
	SALZ 24	KF600873	4078		Neo II ME
	SALZ 21	KC553994	4025	Brotherton et al., 2013	Neo II ME
	SALZ 8	KF600862		Neo II ME	
	SALZ 9	KF600863		Neo II ME	
	SALZ 10	KF600864		Neo II ME	
	SALZ 11	KF600865		Neo II ME	
	SALZ 12	KF600866		Neo II ME	
	SALZ 13	KF600867		Neo II ME	
	SALZ 14	KF600868		Neo II ME	
	SALZ 15	KF600869		Neo II ME	
	SALZ 20	KF600871		Neo II ME	
	SALZ 22	KF600872		Neo II ME	
	SALZ 25	KF600874		Neo II ME	
	SALZ 26	KF600875		Neo II ME	
	SALZ 28	KF600877		Neo II ME	
	SALZ 29	KF600878		Brandt et al., 2013	Neo II ME
	SALZ 32	KF600881		Neo II ME	
	SALZ 34	KF600882		Neo II ME	
	SALZ 35	KF600883		Neo II ME	
	SALZ 38	KF600884		Neo II ME	
	SALZ 39	KF600885		Neo II ME	
	SALZ 40	KF600886		Neo II ME	
	SALZ 41	KF600887		Neo II ME	
	SALZ 42	KF600888		Neo II ME	
	SALZ 43	KF600889		Neo II ME	
	SALZ 44	KF600890		Neo II ME	
	SALZ 107	KF600891		4013	Neo II ME
	SALZ 110	KF600892		4013	Neo II ME
	SALZ 27	KF600876		4006	Neo II ME
ESP 30	KC553995	3859		Brotherton et al., 2013	Neo III ME
HQU 4	KC553996	3650			Neo III ME
KAR 21	KF600893			Neo III ME	
QLB 14	KF600905			Brandt et al., 2013	Neo III ME

8. Anhang

Daten neolithischer Individuen aus Mitteleuropa (5500-2000 v. Chr.), ff.						
17-35			3650	Brandt et al., 2013	Neo III ME	
	QLB 15	KF600906			Neo III ME	
	QLB 1	KF600895			Neo III ME	
	QLB 2	KF600896			Neo III ME	
	QLB 4	KF600897			Neo III ME	
	QLB 5	KF600898			Neo III ME	
	QLB 6	KF600899			Neo III ME	
	QLB 7	KF600900			Neo III ME	
	QLB 9	KF600902			Neo III ME	
	SALZ 55	KF600909			Neo III ME	
	QLB 11	KF600903	3625	Brotherton et al., 2013	Neo III ME	
	QLB 8	KF600901	3614		Neo III ME	
	QLB 13	KF600904	3518		Neo III ME	
	QLB 18	KF600908	3516		Neo III ME	
	QLB 17	KF600907	3504		Neo III ME	
	BENZ 20	KF600945	3326		Neo III ME	
	SALZ 88	KF600932	3240		Neo III ME	
	SALZ 57	KC553997	3224		Neo III ME	
	SALZ 82	KF600930	3214		Brandt et al., 2013	Neo III ME
	SALZ 89	KF600933	3207			Neo III ME
	ESP 24	KF600910	3200	Neo III ME		
	SALZ 1	KF600911		Neo III ME		
	SALZ 2	KF600912		Neo III ME		
	SALZ 3	KF600913		Neo III ME		
	SALZ 4	KF600914		Neo III ME		
	SALZ 5	KF600915		Neo III ME		
	SALZ 6	KF600916		Neo III ME		
	SALZ 7	KF600917		Neo III ME		
	SALZ 48	KF600918		Neo III ME		
	SALZ 49	KF600919		Neo III ME		
	SALZ 52	KF600920		Neo III ME		
	SALZ 54	KF600921		Neo III ME		
	SALZ 61	KF600923		Neo III ME		
	SALZ 63	KF600924		Neo III ME		
	SALZ 66	KF600925		Neo III ME		
SALZ 67	KF600926	Neo III ME				
SALZ 70	KF600927	Neo III ME				
SALZ 74	KF600928	Neo III ME				
SALZ 78	KF600929	Neo III ME				
SALZ 84	KF600931	Neo III ME				
SALZ 90	KF600934	Neo III ME				
SALZ 116	KF600935	Neo III ME				
SALZ 118	KF600936	Neo III ME				
SALZ 77	KC553998		Brotherton et al., 2013	Neo III ME		
15	KI065		Lee et al., 2014b	Neo III ME		
	KI090			Neo III ME		
	KI116			Neo III ME		
	KI125			Neo III ME		
16	KI164			Neo III ME		
	KI168			Neo III ME		

8. Anhang

Daten neolithischer Individuen aus Mitteleuropa (5500-2000 v. Chr.), ff.							
16	KI186		3200	Lee et al., 2014b	Neo III ME		
	SALZ 60	KF600922	3175	Brandt et al., 2013	Neo III ME		
	BENZ 14	KF600940	3140		Neo III ME		
	BENZ 3	KF600938	3123		Neo III ME		
	BENZ 18	KF600943	3119		Neo III ME		
	BENZ 6	KF600939	3109		Neo III ME		
	BENZ 1	KF600937	2870		Neo III ME		
	BENZ 15	KF600941			Neo III ME		
	BENZ 17	KF600942			Neo III ME		
	BENZ 19	KF600944			Neo III ME		
	BENZ 27	KF600946			Neo III ME		
	BENZ 29	KF600947			Neo III ME		
	BENZ 33	KF600948			Neo III ME		
	BENZ 35	KF600949			Neo III ME		
	BENZ 36	KF600950			Neo III ME		
	BENZ 37	KF600951			Neo III ME		
	BENZ 39	KF600952			Neo III ME		
	BENZ 40	KF600953			Neo III ME		
	99-4 (EUL12)	FJ424623			2782	Haak et al., 2008	Neo IV ME
	98-10 (EUL7)	FJ424617			2779		Neo IV ME
KAR 2	KF600968	2742	Brandt et al., 2013		Neo IV ME		
93-13 (EUL3)	FJ424616	2718	Haak et al., 2008	Neo IV ME			
KAR 41	KF600976	2714	Brandt et al., 2013	Neo IV ME			
EUL 26	KF600966	2700		Neo IV ME			
99-3 (EUL9)	FJ424622	2633	Haak et al., 2008	Neo IV ME			
17-35	Grave 8	JQ004285	2612	Lee et al., 2012	Neo IV ME		
	98-7 (EUL6)	FJ424618	2563	Haak et al., 2008	Neo IV ME		
	Grave 3	JQ004282	2550	Lee et al., 2012	Neo IV ME		
	Grave 4a	JQ004283			Neo IV ME		
	Grave 5	JQ004284			Neo IV ME		
	Grave 9b	JQ004287			Neo IV ME		
	Grave 9a	JQ004286	2542		Neo IV ME		
	EUL 27	KF600967	2530	Brandt et al., 2013	Neo IV ME		
	KAR 46	KF600977	2528		Neo IV ME		
	90-5 (EUL1)	FJ424615	2513	Haak et al., 2008	Neo IV ME		
	ESP 25	KF600962	2469	Brandt et al., 2013	Neo IV ME		
	ROT 6	KC554002	2458	Brotherton et al., 2013	Neo IV ME		
	ALB 2	KF600986	2437	Brandt et al., 2013	Neo IV ME		
	ESP 5	KF600954	2420		Neo IV ME		
	ESP 11	KF600955			Neo IV ME		
	ESP 14	KF600956			Neo IV ME		
	ESP 16	KF600957			Neo IV ME		
	ESP 17	KF600958			Neo IV ME		
	ESP 19	KF600959			Neo IV ME		
	ESP 20	KF600960			Neo IV ME		
ESP 22	KF600961	Neo IV ME					
ESP 28	KF600964	Neo IV ME					
KAR 26	KF600970	Neo IV ME					
KAR 28	KF600972	Neo IV ME					
KAR 31	KF600974	Neo IV ME					

8. Anhang

Daten neolithischer Individuen aus Mitteleuropa (5500-2000 v. Chr.), ff.						
17-35	KAR 56	KF600979	2420	Brandt et al., 2013	Neo IV ME	
	KAR 58	KF600980			Neo IV ME	
	OBW 1	KF600981			Neo IV ME	
	OBW 2	KF600982			Neo IV ME	
	OBW 3	KF600983			Neo IV ME	
	OBW 4	KF600984			Neo IV ME	
	QLB 23	KF600985			Neo IV ME	
	ESP 15	KC553999	2387	Brotherton et al., 2013	Neo IV ME	
	ROT 4	KF601005	2364	Brandt et al., 2013	Neo IV ME	
	EUL 23	KF600993	2352		Neo IV ME	
	QLB 38	KF601002	2343		Neo IV ME	
	ALB 1	KC554003	2334	Brotherton et al., 2013	Neo IV ME	
	KAR 51	KF600996	2317	Brandt et al., 2013	Neo IV ME	
	QLB 26	KC554008	2317	Brotherton et al., 2013	Neo IV ME	
	QUEXII 3	KC554009	2288		Neo IV ME	
	KAR 53	KF600978	2282	Brandt et al., 2013	Neo IV ME	
	BZH 15	KF600991	2270		Neo IV ME	
	EUL 31	KF600994			Neo IV ME	
	KAR 5	KF600995			Neo IV ME	
	QLB 24	KF600999			Neo IV ME	
	QLB 25	KF601000			Neo IV ME	
	QLB 28	KC554010			Brotherton et al., 2013	Neo IV ME
	ROT 3	KF601004			Brandt et al., 2013	Neo IV ME
	ROT 1	KC554004			Brotherton et al., 2013	Neo IV ME
	ROT 2	KC554005				Neo IV ME
	QUEXII 1	KC554006		2237		Neo IV ME
	QLB 27	KF601001	2222	Brandt et al., 2013	Neo IV ME	
	BZH 12	KF600990	2175		Neo IV ME	
BZH 5	KF600988	2132	Neo IV ME			
EUL 22	KF600992	2130	Neo IV ME			
KAR 52	KF600997	2127	Neo IV ME			
					Neo IV ME	
Liste neolithischer Individuen aus Nordzentral- und Nordeuropa (ab ca. 4000 v. Chr.)						
45	STS1		3601	Schulz et al. (in Vorbereitung b)	Neo I NE Neo I NME	
58	Ste7		3250	Malmström et al., 2009	Neo I NE Neo I NE	
	Ste9				Neo I NE Neo I NE	
	Gok4		2950	Malmström et al., 2015	Neo I NE Neo I NE	
	Gok2				Neo I NE Neo I NE	
	Gok5	KJ873252			Neo I NE Neo I NE	
Gok7	KJ873253		Neo I NE Neo I NE			
61	Res20	KJ873250	2900	Malmström et al., 2015	Neo I NE Neo I NE	
	Res1	KJ873248			Neo I NE Neo I NE	
	Res15	KJ873249			Neo I NE Neo I NE	
52	KI056			Lee et al., 2014b	Neo I NE Neo I NE	
48	BLE1.1		2526	Schulz et al. (in Vorbereitung b)	Neo II NE	
60	Ber2	KJ873251	2400	Malmström et al., 2015	Neo II NE	
57	D1		2250	Melchior et al., 2010	Neo II NE	
	D2				Neo II NE	

8. Anhang

Liste neolithischer Individuen aus Nordzentral- und Nordeuropa (ab ca. 4000 v. Chr.), ff.					
55	GUP3		2000	Schulz et al., (in Vorbereitung b)	Neo II NE
	GUP7				Neo II NE
Liste bronzezeitliches Jamnaja-Pastoralisten (ca. 2750 v. Chr.)					
78	BEN3		2750	Wilde et al., 2014	Jamnaja
82	MAJ3				Jamnaja
	MAJ4				Jamnaja
	MAJ5				Jamnaja
86	OLE1				Jamnaja
	OLE7				Jamnaja
79	OVI2				Jamnaja
87+	PEJ1				Jamnaja
88	TET2				Jamnaja
84	PES7				Jamnaja
80	POP1				Jamnaja
	POP3				Jamnaja
	POP4				Jamnaja
81	RIL3				Jamnaja
83	SUG2				Jamnaja
	SUG6				Jamnaja
	SUG7				Jamnaja
	SUG8				Jamnaja
85	VIN2				Jamnaja
	VIN5				Jamnaja
	VIN12		Jamnaja		

8. Anhang

A10: Liste moderner Referenzpopulationen für die Allelfrequenzberechnungen.

Die Daten stammen aus der Datenbank ALFRED (<http://alfred.med.yale.edu/>; Cheung et al., 2000).

Referenzpopulation für SLC24A5 (rs1426654)					
Region	popName	popUId	sampleUId	2N	
Nordeuropa	Dänen	PO000007H	SA000007H	100	
	Finnen	PO000018J	SA000018J	66	
	Finnen	PO000018J	SA004049R	72	
	Finnen	PO000018J	SA004049R	186	
Mitteleuropa	Deutsche (Halle/ Saale)	PO000135J	SA004052L	20	
Osteuropa	Russen	PO000019K	SA000019K	92	
	Russen	PO000019K	SA001510H	50	
	Russen	PO000019K	SA001530J	64	
Referenzpopulation für SLC45A2 (rs16891982)					
Nordeuropa	Dänen	PO000007H	SA000007H	98	
	Dänen	PO000007H	SA004176S	38	
	Niederländer	PO000442K	SA004045N	12840	
	Esten	PO000742N	SA004039Q	1158	
	Finnen	PO000018J	SA000018J	66	
	Finnen	PO000018J	SA004049R	72	
	Finnen	PO000018J	SA004049R	186	
	Norweger	PO000441J	SA004038P	1094	
Mitteleuropa	Schweden	PO000413I	SA004174Q	72	
	Österreicher	PO000451K	SA004175R	98	
	Deutsche (Halle/ Saale)	PO000135J	SA001971S	186	
	Deutsche (Halle/ Saale)	PO000135J	SA004052L	20	
	Deutsche (Halle/ Saale)	PO000135J	SA004173P	182	
Osteuropa	Polen (Südost)	PO000459S	SA003516P	770	
	Schweizer	PO000334K	SA004177T	32	
	Russen	PO000019K	SA000019K	92	
	Russen	PO000019K	SA001510H	50	
	Russen	PO000019K	SA001510H	50	
Osteuropa	Russen	PO000019K	SA001510H	50	
	Russen	PO000019K	SA001530J	64	
	Referenzpopulation für HERC2 (rs12913832)				
	Nordeuropa	Dänen	PO000007H	SA000007H	100
		Dänen	PO000007H	SA004176S	38
Esten		PO000742N	SA004039Q	1158	
Finnen		PO000018J	SA000018J	66	
Finnen		PO000018J	SA004049R	72	
Finnen		PO000018J	SA004049R	186	
Norweger		PO000441J	SA004038P	1094	
Mitteleuropa	Schweden	PO000413I	SA004174Q	72	
	Österreicher	PO000451K	SA004175R	98	
	Deutsche (Halle/ Saale)	PO000135J	SA004052L	20	
	Deutsche (Halle/ Saale)	PO000135J	SA004173P	182	
	Polen (Südost)	PO000459S	SA003516P	770	
Osteuropa	Schweizer	PO000334K	SA004177T	32	
	Russen	PO000019K	SA000019K	86	
	Russen	PO000019K	SA001510H	50	
	Russen	PO000019K	SA001510H	50	
	Russen	PO000019K	SA001510H	50	
Osteuropa	Russen	PO000019K	SA001530J	64	

8. Anhang

Referenzpopulation für LCTa (rs4988235)				
Nordeuropa	Dänen	PO000007H	SA000007H	102
	Dänen	PO000007H	SA004122J	316
	Niederländer	PO000442K	SA004119P	90
	Esten	PO000742N	SA003842R	710
	Finnen	PO000018J	SA000018J	70
	Finnen	PO000018J	SA004129Q	946
	Schweden	PO000413I	SA004121I	464
	Schweden	PO000413I	SA004130I	3346
Mitteleuropa	Schweden	PO000413I	SA004146P	194
	Deutsche (Halle/ Saale)	PO000135J	SA004118O	868
	Polen (Südost)	PO000459S	SA004145O	592
Osteuropa	Russen	PO000019K	SA000019K	96
	Russen	PO000019K	SA001530J	66
	Russen	PO000019K	SA002628S	224
	Russen	PO000019K	SA002629T	228
	Russen	PO000019K	SA002630L	52

8. Anhang

A11a: F_{ST}-Distanzen zwischen südwest- und ostbaltischen Wildbeutern (JS NE I in Tab. A12). p ≤ 0,05 ist fett markiert; n= Individuenanzahl. In der zweiten Zeile sind jeweils die Zeitspannen v. Chr. angegeben

	JS Ost (n=23) ~8700-5800	JS ME (n=12) ~16600-6100	JS Baltikum SW I (n=13) ~6050-4600	JS Baltikum O I (n=12) ~7300-4200	JS Baltikum SO II (n=18) ~3900-3000	JS Baltikum W II (n=28) ~2800-2400	Beschreibung
JS Baltikum SW I p-Wert	0,106 0,0134±0,0011	-0,0389 0,8079±0,0039		0,0213 0,2559±0,0044	0,0944 0,0271±0,0015	0,148 0,0051±0,0007	Prä-neolithisch, südwestliches Baltikum (Schweden, Norddeutschland)
JS Baltikum O I p-Wert	0,1089 0,0154±0,0012	0,0187 0,2565±0,0041	0,0213 0,2559±0,0044		0,1554 0,0068±0,0009	0,1438 0,004±0,0006	Prä-neolithisch, Ostbaltikum (Lettland, Litauen)

A11b: F_{ST}-Distanzen zwischen südost- und westbaltischen Wildbeutern (JS NE I in Tab. A12). p ≤ 0,05 ist fett markiert; n= Individuenanzahl.

	JS Ost (n=23) ~8700-5800	JS ME (n=12) ~16600-6100	JS Baltikum SO I (n=17) ~7300-4200	JS Baltikum W I (n=8) ~6000-5500	JS Baltikum SO II (n=18) ~3900-3000	JS Baltikum W II (n=28) ~2800-2400	Beschreibung
JS Baltikum SO I p-Wert	0,1014 0,0081±0,0008	-0,0045 0,4304±0,0055		0,0449 0,1844±0,0035	0,1184 0,0092±0,0009	0,136 0,0038±0,0006	Prä-neolithisch, südöstliches Baltikum (Lettland, Litauen, Norddeutschland)
JS Baltikum W I p-Wert	0,1303 0,0201±0,0016	-0,0144 0,4742±0,0053	0,0449 0,1844±0,0035		0,1443 0,0315±0,0017	0,2147 0,0029±0,0006	Prä-neolithisch, Westbaltikum (Schweden)

A11c: F_{ST}-Distanzen zwischen südbaltischen und zentraluropäischen und westbaltischen Wildbeutern (JS ME/NE I in Tab. A12). p ≤ 0,05 ist fett markiert; n= Individuenanzahl.

	JS Ost (n=23) ~8700-5800	JS NME I (n=17) ~16600-4600	JS Baltikum O I (n=12) ~7300-4200	JS Baltikum W I (n=8) ~6000-5500	JS Baltikum SO II (n=18) ~3900-3000	JS Baltikum W II (n=28) ~2800-2400	Beschreibung
JS NME I p-Wert	0,09 0,0062±0,0009		0,0217 0,2442±0,0043	0,0189 0,2299±0,0039	0,0361 0,0882±0,0031	0,1065 0,0025±0,0005	Prä-neolithisch, südliches Baltikum (Norddeutschland) und Zentraleuropa
JS Baltikum O I p-Wert	0,1089 0,0154±0,0012	0,0217 0,2442±0,0043		0,0277 0,2728±0,0041	0,1554 0,0068±0,0009	0,1438 0,004±0,0006	Prä-neolithisch, östliches Baltikum (Lettland und Litauen)
JS Baltikum W I p-Wert	0,1303 0,0201±0,0016	0,0189 0,2299±0,0039	0,0277 0,2728±0,0041		0,1443 0,0315±0,0017	0,2147 0,0029±0,0006	Prä-neolithisch, Westbaltikum (Skandinavien)

8. Anhang

A12: Fst-Distanzen zwischen prähistorischen Populationen. JS Ost/ME/NE I= prä-neolithische Wildbeuter aus Osteuropa/ Zentraleuropa/ Nordzentral- & Nordeuropa. JS Baltikum SO II/ Baltikum W II= ‚neolithische‘ Wildbeuter aus dem südöstlichen bzw. westlichen Baltikum, Neo I-IV ME= früh- bis endneolithische Bauern aus Zentraleuropa, Jamnaja= nordpontische Steppen-Kultur, Neo I/ II NE= früh-/spätneolithische Bauern aus Nordzentral- und Nordeuropa. In der zweiten Zeile sind die Zeitspannen v. Chr. angegeben. Fst-Werte sind unterhalb, p-Werte oberhalb der Diagonale eingetragen, p≤ 0,05 ist fett markiert; n= Individuenanzahl.

	JS Ost (n=23) ~8700- 5800	JS ME (n=12) ~16600- 6100	JS NE I (n=25) ~7300- 4200	JS Baltikum SO II (n=18) ~3900- 3000	JS Baltikum W II (n=28) ~2800-2400	Neo I ME (n=88) ~5500- 5000	Neo II ME (n=55) ~5000- 4000	Neo III ME (n=71) ~4000- 2800	Neo IV ME (n=63) ~2800- 2000	Jamnaja (n=21) ca. 2750	Neo I NE (n=30) ~4000- 2800	Neo II NE (n=12) ~2800- 1800
JS Ost		0,0337± 0,0029	0,0056± 0,0009	0,0013± 0,0003	0,1871± 0,0037	0,0000± 0,0000	0,0000± 0,0000	0,0000± 0,0000	0,0008± 0,0003	0,0036± 0,0006	0,0000± 0,0000	0,1006± 0,003
JS ME	0,0762		0,5606± 0,0045	0,1938± 0,0036	0,0128± 0,0011	0,0012± 0,0004	0,0004± 0,0002	0,0017± 0,0004	0,0116± 0,0010	0,0309± 0,0021	0,0000± 0,0000	0,2324± 0,0038
JS NE I	0,1118	-0,014		0,0033± 0,0006	0,004± 0,0007	0,0000± 0,0000	0,0000± 0,0000	0,0000± 0,0000	0,0000± 0,0000	0,0002± 0,0001	0,0000± 0,0000	0,0051± 0,0007
JS Baltikum SO II	0,1142	0,0264	0,1226		0,0062± 0,0008	0,0015± 0,0004	0,0013± 0,0003	0,0002± 0,0001	0,0009± 0,0010	0,1108± 0,0033	0,001± 0,0001	0,2744± 0,0040
JS Baltikum W II	0,0181	0,097	0,1408	0,0976		0,0023± 0,0005	0,0015± 0,0004	0,0021± 0,0004	0,007± 0,0009	0,02± 0,0015	0,0000± 0,0000	0,0255± 0,0016
Neo I ME	0,139	0,1518	0,2297	0,1037	0,1026		0,3506± 0,0048	0,0209± 0,0014	0,0001± 0,0001	0,0233± 0,0015	0,0434± 0,0019	0,1316± 0,0035
Neo II ME	0,1043	0,114	0,1999	0,0764	0,0722	0,0005		0,881± 0,0028	0,0592± 0,0025	0,3052± 0,005	0,3414± 0,0048	0,2629± 0,0051
Neo III ME	0,0922	0,0989	0,1763	0,0752	0,0626	0,0151	-0,0071		0,265± 0,0044	0,3506± 0,005	0,3967± 0,0043	0,2126± 0,0050
Neo IV ME	0,0629	0,0607	0,1399	0,0474	0,0453	0,0466	0,0119	0,0027		0,969± 0,0018	0,0438± 0,0019	0,6956± 0,0044
Jamnaja	0,0693	0,0557	0,1461	0,0264	0,0519	0,0352	0,004	0,0077	-0,0169		0,0711± 0,0027	0,7892± 0,0043
Neo I NE	0,1437	0,2006	0,2809	0,1119	0,1106	0,0248	0,0024	0,0007	0,0175	0,0225		0,0150± 0,0012
Neo II NE	0,0395	0,0142	0,1309	0,0133	0,0681	0,027	-0,0063	-0,0004	-0,0119	-0,0332	0,0387	

8. Anhang

A13: F_{ST}-Distanzen zwischen Gruppen des nordzentraleuropäischen und nordeuropäischen Frühneolithikums (Gruppe Neo I NE in Tab. A12). Neo I NME= frühneolithische Bauern aus Norddeutschland. Neo I NE= frühneolithischer Bauern aus Schweden. In der zweiten Zeile sind die Zeitspannen v. Chr. angegeben. p ≤ 0,05 ist fett markiert; n= Individuenanzahl.

	JS Ost (n=23) ~8700- 5800	JS ME (n=12) ~16600 -6100	JS NE I (n=25) ~7300- 4200	JS Baltikum SO II (n=18) ~3900- 3000	JS Baltikum W II (n=28) ~2800- 2400	Neo I ME (n=88) ~5500- 5000	Neo II ME (n=55) ~5000- 4000	Neo III ME (n=71) ~4000- 2800	Neo IV ME (n=63) ~2800- 2000	Jamnaja (n=21) ca. 2750	Neo I NME (n=21) ~3600- 2800	Neo I NE (n=9) ~3250- 2900	Neo II NE (n=12) ~2800- 1800
Neo I NME	0,1123	0,1730	0,2479	0,1063	0,1003	0,0252	0,0036	-0,0011	0,0070	0,0235		-0,0152	0,0717
p-Wert	0,0002± 0,0001	0,0000± 0,0000	0,0000± 0,0000	0,0009± 0,0003	0,0007± 0,0003	0,0585± 0,0024	0,3263± 0,0044	0,4545± 0,0046	0,24± 0,0038	0,0996± 0,0030		0,4784± 0,0051	0,008± 0,0008
Neo I NE	0,1097	0,1450	0,2431	0,0823	0,1181	-0,0071	-0,0156	-0,0173	0,0124	0,0058		-0,0152	0,0093
p-Wert	0,0044± 0,0006	0,0002± 0,0001	0,0001± 0,0001	0,0189± 0,0013	0,0019± 0,0004	0,5108± 0,0052	0,6974± 0,0043	0,7449± 0,0048	0,2283± 0,0047	0,337± 0,0047		0,4784± 0,0051	0,4015± 0,0051

A14: Summary statistics, Tajima's D und Fu's F_s für Jäger-Sammler-Fischer-Populationen. n= Probenanzahl; h= Anzahl an unterschiedlichen Haplotypen (Sequenzen); s= Anzahl an polymorphen Positionen; HD= Haplotypendiversität; mpd= durchschnittliche Anzahl von *pairwise differences*; π = Nukleotiddiversität; SE= Standardabweichung der jeweiligen Statistik. Am Ende der Tabelle finden sich die Ergebnisse der nordzentral- und nordeuropäischen Jäger-Sammler-Fischer unterteilt in alternative Gruppierungen. Fett markiert signifikante Werte für Tajima's D (5% Signifikanzniveau) und Fu's F_s (2% Signifikanzniveau).

Gruppe	n	h	s	HD (SE)	Mpd (SE)	π (SE)	Tajima's D (p-Wert)	Fu's F_s (p- Wert)
JS Ost	23	12	20	0,9249 (0,03)	4,4111 (2,259)	0,0131 (0,007)	-0,6844 (0,2726)	-2,5108 (0,1205)
JS ME	12	10	13	0,9697 (0,044)	3,6818 (2,002)	0,0109 (0,007)	-0,777 (0,2375)	-5,1012 (0,003)
JS NE I	25	11	12	0,87 (0,049)	2,84 (1,547)	0,0084 (0,005)	-0,2402 (0,4496)	-2,9896 (0,0628)
JS Baltikum SO II	18	14	20	0,9739 (0,025)	4,3399 (2,251)	0,0136 (0,008)	-0,9891 (0,1644)	-5,3762 (0,0066)
JS Baltikum W II	28	13	16	0,9153 (0,03)	2,8889 (1,587)	0,0096 (0,006)	-0,8869 (0,1935)	-4,4791 (0,0192)
Alternative Gruppierung JS NE I								
JS Baltikum SW I	13	6	9	0,8333 (0,082)	3,1538 (1,745)	0,0099 (0,006)	0,3445 (0,661)	0,0415 (0,516)
JS Baltikum O I	12	7	8	0,8636 (0,079)	2,7121 (1,548)	0,0086 (0,006)	0,095 (0,5721)	-1,6454 (0,1271)
Alternative Gruppierung JS NE I								
JS Baltikum SO I	17	10	11	0,9191 (0,044)	2,7941 (1,553)	0,0088 (0,006)	-0,5242 (0,3317)	-3,7758 (0,0143)
JS Baltikum W I	8	3	7	0,6071 (0,164)	3,1428 (1,818)	0,0099 (0,007)	0,7811 (0,792)	2,6609 (0,9104)
Alternative Gruppierung JS ME/ NE I								
JS NMEI	17	12	15	0,9412 (0,043)	3,2647 (1,768)	0,0103 (0,006)	-1,0174 (0,1621)	-5,9239 (0,0015)

8. Anhang

A15: Summary statistics, Tajima's D und Fu's F_S für ackerbäuerliche Gruppen. n= Probenanzahl; h= Anzahl an unterschiedlichen Haplotypen (Sequenzen); s= Anzahl an polymorphen Positionen; HD= Haplotypendiversität; mpd= durchschnittliche Anzahl von *pairwise differences*; π = Nukleotiddiversität; SE= Standardabweichungen der jeweiligen Statistik. Am Ende der Tabelle finden sich die Ergebnisse für die alternative Gruppierung der Gruppe Neo I NE (unterteilt nach Daten aus Schweden (Neo I NE) und aus Norddeutschland (Neo I NME)). Fett markiert signifikante Werte für Tajima's D (5% Signifikanzniveau) und Fu's F_S (2% Signifikanzniveau).

Gruppe	n	h	s	HD (SE)	Mpd (SE)	π (S)	Tajima's D (p-Wert)	Fu's F_S (p-Wert)
Neo I ME	88	32	31	0,9561 (0,008)	5,0489 (2,475)	0,0159 (0,009)	-0,5506 (0,3334)	-13,4466 (0,0008)
Neo II ME	55	31	37	0,9623 (0,015)	4,2512 (2,141)	0,0159 (0,009)	-1,4212 (0,0589)	-20,1814 (0)
Neo III ME	71	36	42	0,98574 (0,013)	4,3251 (2,164)	0,0136 (0,008)	-1,617 (0,0253)	-25,7482 (0)
Neo IV ME	63	36	37	0,9688 (0,011)	4,085 (2,064)	0,0129 (0,007)	-1,5738 (0,0308)	-25,8709 (0)
Neo I NE	30	17	16	0,9379 (0,03)	2,7471 (1,61)	0,0089 (0,005)	-1,5831 (0,0392)	-12,3466 (0)
Neo II Ne	12	11	23	0,9848 (0,04)	5,7818 (2,997)	0,0195 (0,011)	-1,2052 (0,1246)	-6,3384 (0,0013)
Alternative Gruppierung Neo I NE								
Neo I NME	21	11	14	0,9281 (0,04)	2,3595 (1,348)	0,0074 (0,005)	-1,1954 (0,1047)	-5,7534 (0,0005)
Neo I NE	9	8	16	0,9778 (0,054)	4,2 (2,277)	0,0136 (0,008)	-1,1915 (0,1245)	-4,1991 (0,0095)

8. Anhang

A16: Haplotype sharing zwischen Jäger-Sammler-Fischern aus Nordzentral- und Nordeuropa mit unterschiedlicher regionaler Gruppierung. A) Unterscheidung zwischen dem Ostbaltikum und dem südwestlichen Baltikum. B) Unterscheidung zwischen westlichem und südöstlichem Baltikum. C) Unterscheidung zwischen Südbaltikum und Zentraleuropa, Westbaltikum und Südostbaltikum. n= Anzahl an Individuen.

A)

	n	JS Baltikum SO I	JS Baltikum W I
JS Ost	23	35,00%	48,39%
JS ME	12	58,62%	55,00%
JS Baltikum SO I	17		44,00%
JS Baltikum W I	8	44,00%	
JS Baltikum SO II	18	31,43%	30,77%
JS Baltikum W II	19	33,33%	33,33%

B)

	n	JS Baltikum SW I	JS Baltikum O I
JS Ost	23	44,44%	37,14%
JS ME	12	64,00%	50,00%
JS Baltikum SW I	13		44,00%
JS Baltikum O I	12	44,00%	
JS Baltikum SO II	18	41,94%	20,00%
JS Baltikum W II	28	41,46%	25,00%

C)

	n	JS NME I	JS Baltikum W I	JS Baltikum O I
JS Ost	23	32,5%	48,39%	37,14%
JS NME I	17		48,00%	44,83%
JS Baltikum W I	8	48,00%		55,00%
JS Baltikum O I	12	44,83%	55,00%	
JS Baltikum SO II	18	37,14%	30,77%	20,00%
JS Baltikum W II	28	33,33%	33,33%	25,00%

0,00%  64,00%

8. Anhang

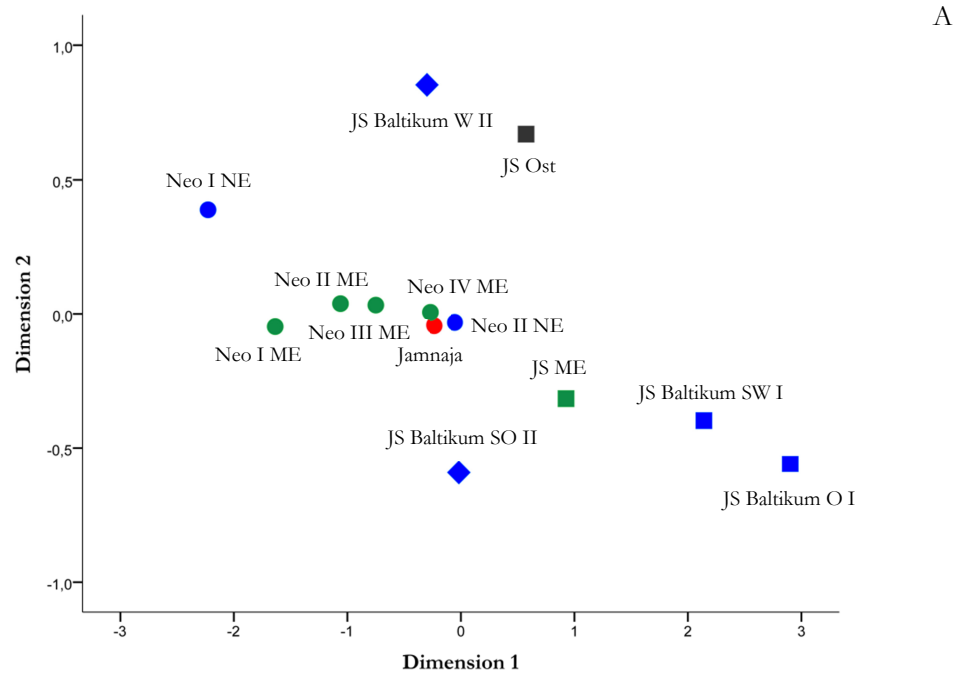
A17a: Haplotype sharing zwischen frühneolithischen Ackerbauern aus Nordzentral- und Nordeuropa mit unterschiedlicher regionaler Gruppierung. Neo I NME= Daten aus Norddeutschland, Neo I NE= Daten aus Schweden. n= Anzahl an Individuen.

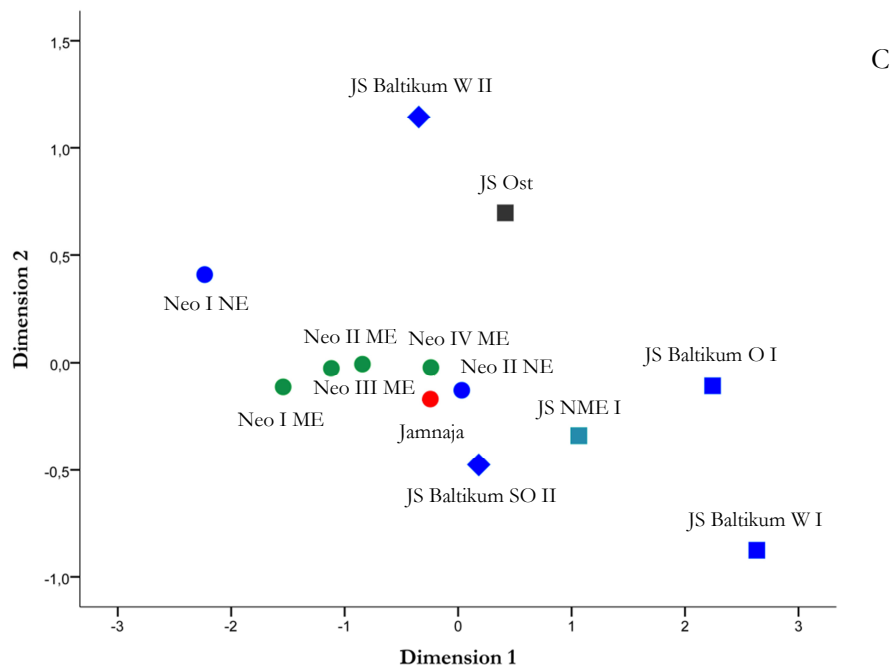
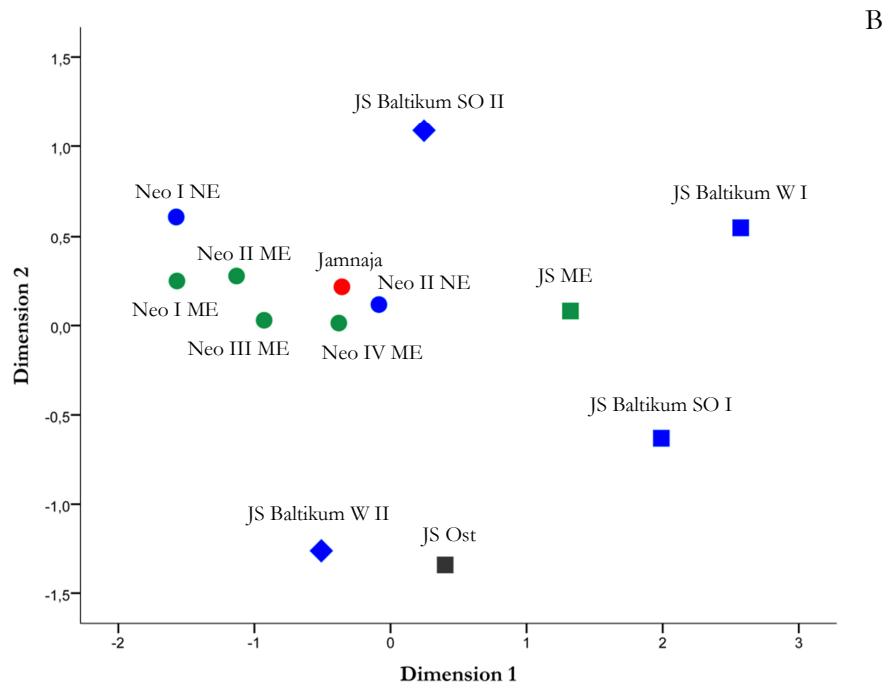
	n	Neo I NME	Neo I NE
JS ME	12	24,24%	14,29%
JS NE I	25	6,52%	0,00%
JS Baltikum SO II	18	38,46%	11,11%
JS Baltikum W II	28	6,12%	8,11%
Neo I ME	88	33,94%	22,68%
Neo II ME	55	38,16%	20,31%
Neo III ME	71	27,17%	26,25%
Neo IV ME	63	29,76%	19,44%
Jamnaja	21	14,29%	13,33%
Neo I NME	21		26,67%
Neo I NE	9	26,67%	
Neo II NE	12	9,09%	0,00%

A17b: Haplotype sharing zentraleuropäischer Bauer-Kulturen.

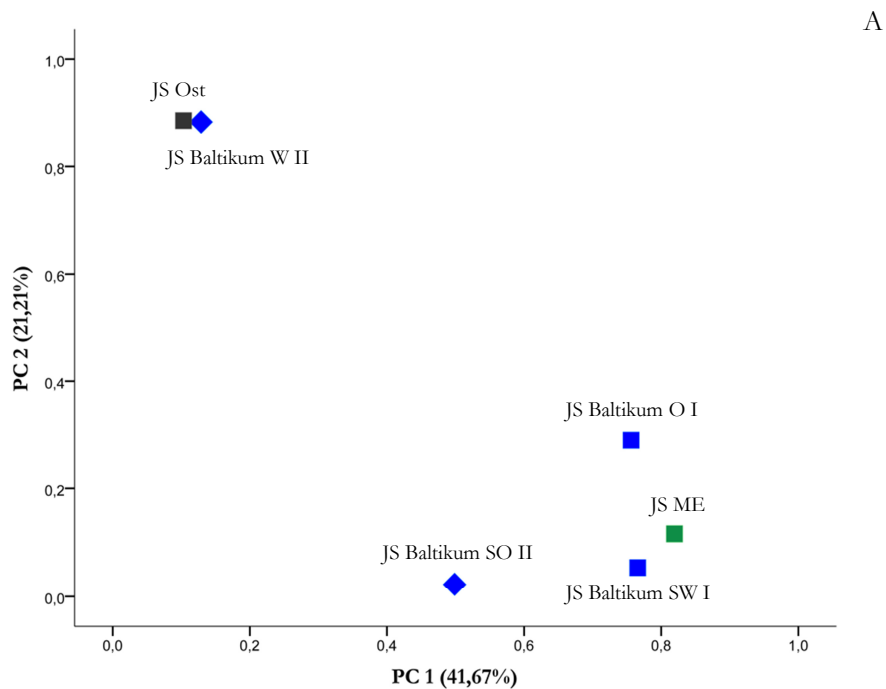
	n	Neo I ME	Neo II ME	Neo III ME	Neo IV ME
JS ME	12	12,00%	19,40%	18,60%	22,67%
JS NE I	25	7,96%	15,00%	14,14%	20,45%
Neo I ME	88		70,63%	59,88%	35,76%
Neo II ME	55	70,63%		65,89%	44,07%
Neo III ME	71	59,88%	65,89%		45,99%
Neo IV ME	63	35,76%	44,07%	45,99%	
		0,00%			70,63%

A18: MDS-Plots für die alternativen Gruppierungen der Jäger-Sammler-Fischer-Populationen aus Nordzentral- und Nordeuropa. Quadrate repräsentieren Mesolithiker aus dem Baltikum (blau), Nordosteuropa (schwarz) und Zentraleuropa (grün). Rauten repräsentieren ‚neolithische‘ Wildbeuter aus Nordzentral- und Nordeuropa (blau). Kreise repräsentieren Bauerkulturen aus Nordzentral- und Nordeuropa (blau), Zentraleuropa (grün), dem Nordpontikum (rot). JS Ost= Mesolithiker aus Nordosteuropa; JS ME= Mesolithiker aus Zentraleuropa; JS Baltikum SO II/JS Baltikum W II= ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen (SO) bzw. westlichen (W) Baltikum; Neo I-IV ME= früh- bis endneolithische Bauern aus Zentraleuropa; Neo I/II NE= früh- bzw. spätneolithische Bauern aus Nordzentral- und Nordeuropa. **A:** alternative Gruppierung: JS Baltikum O I/SW I= Mesolithiker aus dem Ostbaltikum (O) bzw. Südwestbaltikum (SW). Der Stresswert beträgt 0,12 **B:** alternative Gruppierung: JS Baltikum SO I/W I= Mesolithiker aus dem südöstlichen (SO) bzw. westlichen (W) Baltikum. Der Stresswert liegt bei 0,11. **C:** alternative Gruppierung: JS Baltikum O I/W I= Mesolithiker aus dem östlichen bzw. westlichen Baltikum; JS NME I= Mesolithiker aus Zentraleuropa und dem südlichen Baltikum (türkis). Der Stresswert beträgt 0,08.

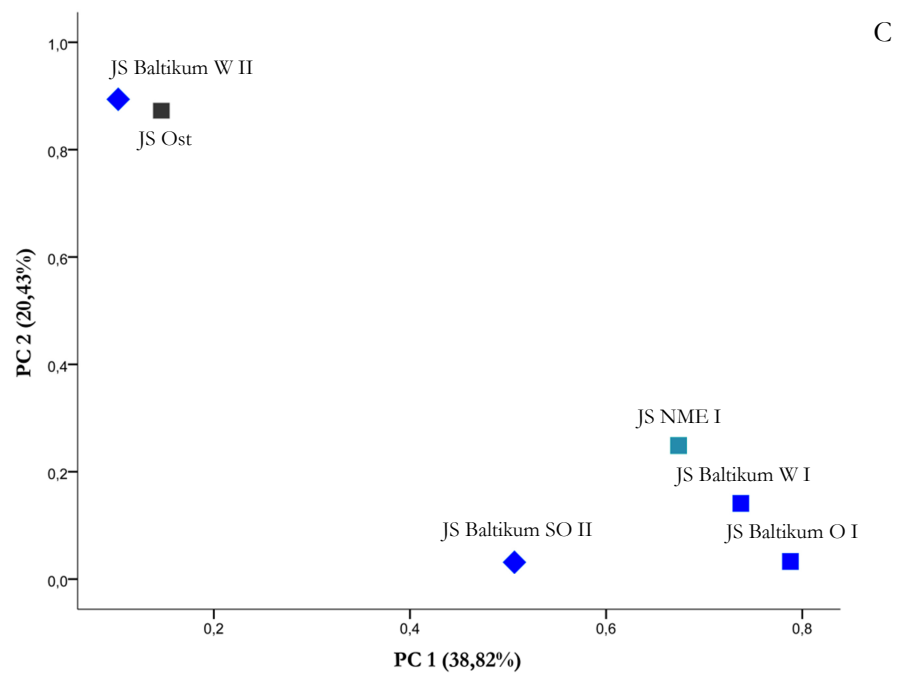
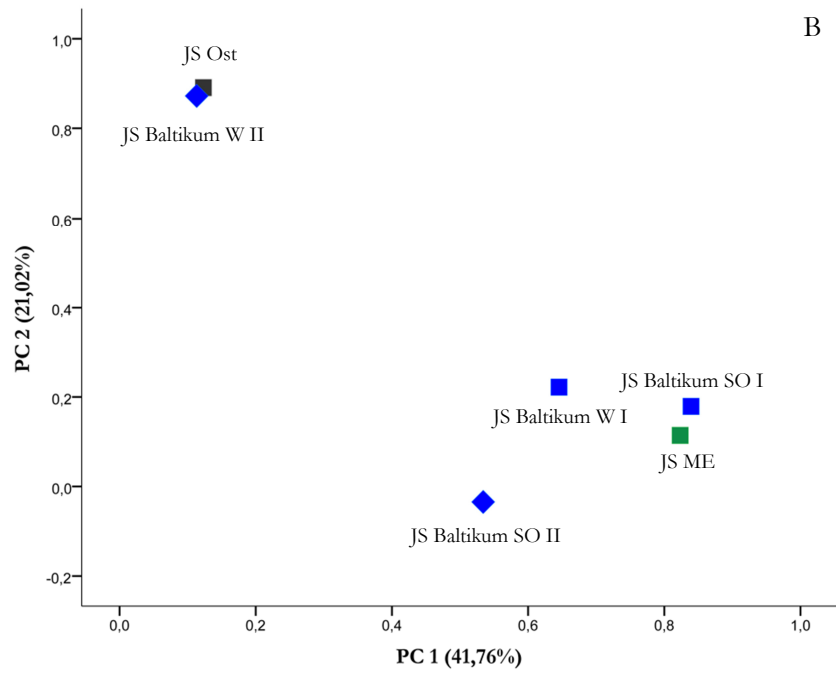




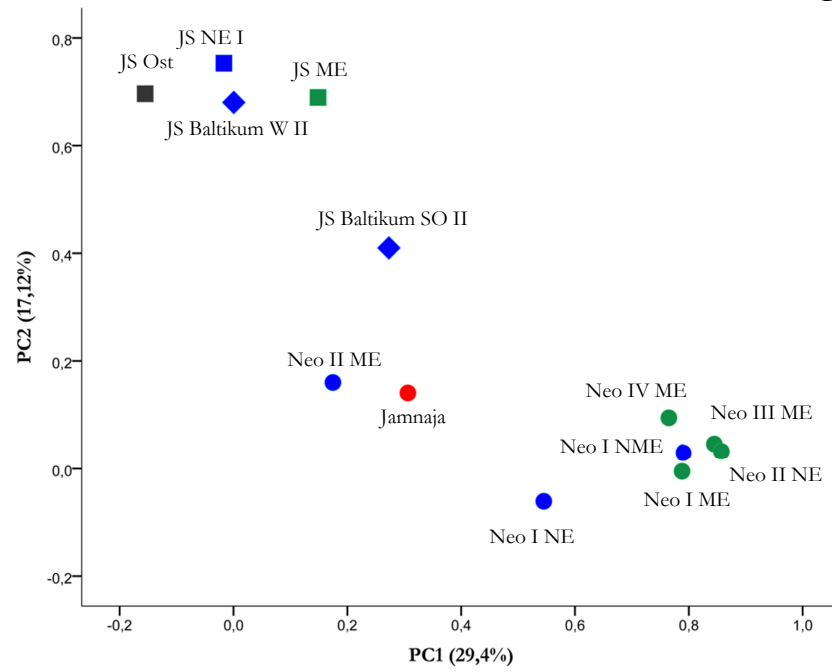
A19: 2-Komponenten-Analysen basierend auf Haplotypenfrequenzen mit alternativen geographischen Einteilungen. Quadrate repräsentieren Mesolithiker aus dem Baltikum (blau), Nordosteuropa (schwarz) und Zentraleuropa (grün). Rauten repräsentieren ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus Nordzentral- und Nordeuropa (blau). Kreise repräsentieren Bauer-Kulturen aus Nordzentral- und Nordeuropa (blau), Zentraleuropa (grün) und dem Nordpontikum (rot). Roter Stern repräsentiert die Jamnaja-Steppen-Kultur aus dem Nordpontikum. JS Ost= Mesolithiker aus Nordosteuropa; JS ME= Mesolithiker aus Zentraleuropa; JS Baltikum SO II/JS Baltikum W II= ‚neolithische‘ Jäger-Sammler-Fischer aus dem südöstlichen (SO) bzw. westlichen (W) Baltikum; Neo I-IV ME= früh- bis endneolithische Bauern aus Zentraleuropa; Neo I/II NE= früh- bzw. spätneolithische Bauern aus Nordzentral- und Nordeuropa. **A:** alternative Gruppierung: JS Baltikum O I/SW I= Mesolithiker aus dem Ostbaltikum (O) bzw. Südwestbaltikum (SW). Die ersten beiden Komponenten erklären 62,88% der Gesamtvariabilität. **B:** alternative Gruppierung: JS Baltikum SO I/W I= Mesolithiker aus dem südöstlichen (SO) bzw. westlichen (W) Baltikum. Die ersten beiden Komponenten erklären 62,78% der Gesamtvariabilität **C:** alternative Gruppierung: JS Baltikum O I/W I= Mesolithiker aus dem östlichen bzw. westlichen Baltikum, JS NME I= Mesolithiker aus Nordzentral-, Nord- und Zentraleuropa (türkis). Die ersten beiden Komponenten erklären 59,25% der Gesamtvariabilität. **D:** Alternative Gruppierung: Neo I NE= Frühneolithische Bauern aus Schweden; Neo I NME= Frühneolithische Bauern aus Norddeutschland. Die ersten beiden Komponenten erklären 46,52% der Gesamtvariabilität.



8. Anhang



D



8. Anhang

A20: Herstellerangaben verwendeter Chemikalien und Geräte

Gerät/ Chemikalie/ Reagenz	Hersteller
0,5 ml sample tubes	ABI PRISM Applied Biosystems, Darmstadt, DE
2ml Eppis	Sarstedt, Nümbrecht, DE
8er Strips	Merck Milipore, Darmstadt, DE
2100 Bioanalyzer	Agilent; Santa Clara, USA
ABI PRISM 3130 Genetic Analyzer	Applied Biosystems, Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
Agarose	Roth, Karlsruhe, DE
Amikons, 30, 50 & 100kDa	Merck Milipore, Darmstadt, DE
Ampli Taq Gold®, 5U/µl	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
ATP, 100mM	Fermentas, St. Leon-Rot, DE
Big Dye™ Terminator ver.1.1 Cycle Sequencing Kit	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
Bioanalyzer High Sensitivity Kit	Agilent; Santa Clara, USA
Brutschrank, Typ B 5042 Heraeus	Fisher Scientific, Schwerte, DE
BSA	Roche
Bst Polymerase, Large Fragment, 8u/µl	NEB, Ipswich, UK
Chloroform, 99%	Roth, Karlsruhe, DE
Diamanttrennscheibe	Dremel & Mafra, Schutterwald, DE
dNTP Mix , je 10mM und 25mM	Qiagen, Hilden, DE & Agilent; Santa Clara, USA
Ethanol Rotipuran®, 99,8% p.a.	Roth, Karlsruhe, DE
Ethidiumbromid- Stammlösung, 10mg/ml	Roth, Karlsruhe, DE
EDTA, 0,5M	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
Falkons, 15ml & 50 ml	Sarstedt, Nümbrecht, DE
Filterplatten	Merck Milipore, Darmstadt, DE
Gelkammern	Roth, Karlsruhe, DE
Gene Ruler™ 50bp DNA Ladder, 01,mg/ml	Fermentas, St. Leon-Rot, DE
Heizblock	Eppendorf

8. Anhang

Gerät/ Chemikalie/ Reagenz, ff.	Hersteller
Herculase II Fusion Polymerase	Agilent; Santa Clara, USA
Herculase II Reaction Buffer, 5x	Agilent; Santa Clara, USA
Hi-Di™ Formamid	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
HPLC- H ₂ O	Across Organics
Jouan GR.412 Zentrifuge	Jouan St. Herbain, F
Kugelschwingmühle MM200	Retsch, Düsseldorf, DE
Loading Dye Solution, 6x	Fermentas, St. Leon-Rot, DE
Lo Bind PCR Tubes, 0,5 & 1,5 ml	Fisher Scientific, Schwerte, DE
Mastercycler Gradient, 5331	Eppendorf
MgCl ₂ , 25mM	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
MinElute PCR Aufreinigungs-Kit	Qiagen, Hilden, DE
Multiplex Master Mix, 2x	Qiagen, Hilden, DE
NaOCl, 2,8%	DanKlorix, Palmoliv-Colgate GmbH; NYC, USA
NEB-Buffer (10x T4 DNA Ligase Buffer + 10mM ATP)	Fermentas, St. Leon-Rot, DE
N-Laurylsarcosin, 0,5%	Fluka
PCR Gold Buffer, 10x	Applied Biosystems, Roche
PEG-4000, 50%	Fermentas, St. Leon-Rot, DE
Pipetten	Eppendorf & AbiMed, Langenfeld, DE
POP-6 Polymer	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
Primer, 10pmo/µl	Biosprings, Frankfurt a.M., DE
Proteinase K, 10mM	Roche
Qubit®1.0 Fluorometer	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
Qubit Tubes	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
Roti Phenol-Chloroform® 500, 25:24:1	Roth, Karlsruhe, DE
Sandstrahlanlage P-G 400	Harnisch & Rieth, Winterbach, DE
Safe- Lock PCR Tubes, 0,5 ml	Eppendorf & Fisher Scientific
Seesand	Roth, Karlsruhe, DE

8. Anhang

Sephadex™ G-50 Fine	GE Healthcare, Life Science
Sequenzierplatte, 96-wells	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
Gerät/ Chemikalie/ Reagenz, ff.	Hersteller
Spannungsgesät, Consort	Roth, Karlsruhe, DE
Stratec MSB®-Spin PCRapace	Stratec; Birkenfeld, DE
T4 PNK, 10U/ μ l	Fermentas, St. Leon-Rot, DE
T4 DNA-Polymerase, 5U/ μ l	Fermentas, St. Leon-Rot, DE
T4 Ligase, 5U/ μ l	Fermentas, St. Leon-Rot, DE
Tango Buffer, 10x	Life Technologies, Thermo Fischer; Carlsberg, USA
TBE-Puffer	Roth, Karlsruhe, DE
ThermoPol Puffer, 10x	NEB, Ipswich, UK
UV- Illuminator, Typ N-90M	Benda
Zentrifuge, 5415R	Eppendorf

