Геномный ландшафт Северной Евразии, где Запад встречается с Востоком

Опубликованы результаты работы большого международного коллектива, исследовавшего популяции Северной Евразии (в статье используется термин «внутренняя Евразия») по широкогеномной панели маркеров. В генетическом пространстве популяции Северной Евразии образуют три клины (от термина «клинальная изменчивость»), соответствующие их эколого-географическому положению: «лес-тундра», «степь-лес» и «южная степь». Популяции, относящиеся к этим клинам, различаются по источникам западноевразийских и восточноевразийских компонентов в своих генофондах. Найдены основные зоны интенсивного смешения и генетические барьеры в Северной Евразии. Секвенированы два генома представителей энеолитической ботайской культуры, добавившие важный штрих к генофонду степных популяций последующего бронзового века. Подробно рассмотрены генетические профили регионов Алтая-Саян и Кавказа как важных перекрестков миграционных путей.

Северная Евразия — это обширный регион, охватывающий Центральную Азию, Сибирь, Дальний Восток, Восточную Европу, Кавказ, в большой степени этот регион совпадает с постсоветским пространством. Его населяют многочисленные коренные народы, разнообразные по языку и культуре. Масштабное геномное исследование популяций Северной Евразии проведено многочисленным международным коллективом генетиков, его результаты опубликованы в журнале Nature Ecology & Evolution. Для обозначения этого региона в статье используется англоязычный термин «inner Eurasia» — внутренняя Евразия. В соавторах статьи — специалисты Германии, России, Казахстана, Чехии, Китая, Монголии, Армении, Украины, Эстонии, США, первые авторы — Чунвон Чон (Институт наук об истории человека Общества Макса Планка, Германия) и Олег Балановский (Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова, Россия), руководители исследования — Дэвид Райх (Гарвардский университет, США) и Йоханнес Краузе (Институт наук об истории человека Общества Макса Планка, Германия).

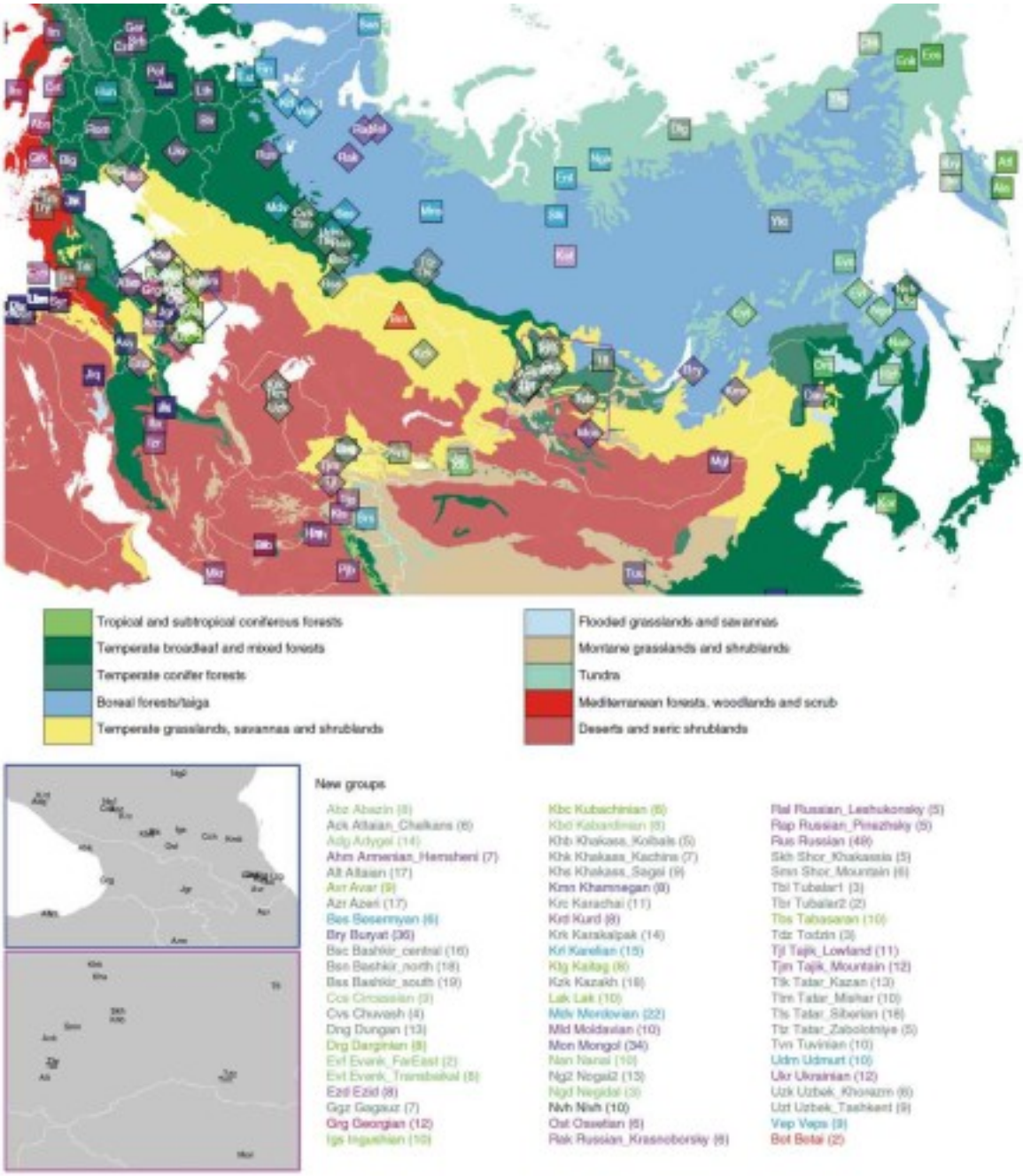
Огромное пространство Северной Евразии включает разные экогеографические регионы, такие как центральноевразийские степи, лесной пояс, тундра. Экогеографические различия отражаются в разнообразии культур: так, коренное население евразийских степей традиционно занимается скотоводством, население тайги – охотой, население тундры – разведением северных оленей. Коренные народы региона очень разнообразны по языку. И при таком масштабе территории и разнообразии населения генетически Северная Евразия вплоть до последнего времени была изучена явно недостаточно.

«Хотя ранее по широкогеномным маркерам и был исследован ряд проживающих здесь этнических групп, в том числе в работах [Yunusbayev et al., 2015; Triska et al., 2018] — говорит Олег Балановский, — но мы организовали более сотни экспедиций для систематического изучения этого огромного региона и охватили почти каждый коренной народ Северной Евразии».

Кого изучали

Авторы настоящей работы исследовали широкогеномные данные (панель Human Origin) 763 человек из 60 популяций. На этом материале они постарались представить генетическую картину народонаселения Северной Евразии и выявить основные генетические потоки и эпизоды смешения популяций, которые эту современную генетическую картину сформировали.

Значительная часть образцов ДНК была собрана в ходе международного проекта The Genographic Project. Исходно исследователи генотипировали образцы ДНК 763 человек из 9 стран (Армения, Грузия, Казахстан, Молдова, Монголия, Россия, Таджикистан, Украина и Узбекистан), после отбраковки нескольких образцов для анализа оставили геномы 745 индивидов, которые относились к 60 этногеографическим группам. В анализ были включены и опубликованные данные по современным и древним геномам. Что касается древней ДНК, то особое внимание в работе уделено энеолитической ботайской культуре 4-го тысячелетия до н.э. в Северном Казахстане. Ботайцы одними из первых одомашнили лошадь, а кроме того, население этой культуры находилось на перекрестке генетических потоков с запада на восток и обратно.



Экогеографические зоны Северной Евразии и географическое расположение популяций, данные по которым использованы в работе. Ромбиками обозначены образцы, изученные в данной работе, квадратиками – ранее опубликованные. В красном треугольнике — образцы ботайской культуры. Внизу с большим увеличением показаны регионы Кавказа (в синей рамке) и Алтая-Саян (в красной рамке). В легенде – расшифровка аббревиатур для обозначения популяций.

Образцы ДНК исследовали по панели Human Origin на 582 230 SNP маркеров. Два генома представителей ботайской культуры полностью секвенировали (другая группа исследователей [Damgaard et al., 2018] проанализировала геномы тех же индивидуумов на несколько месяцев раньше; такой независимый анализ одних и тех же образцов позволил убедиться в надежности данных секвенирования). Для анализа данных использовали несколько методов, основанных на оценке частот аллелей и на сравнении гаплотипов.

Три клины на карте Северной Евразии

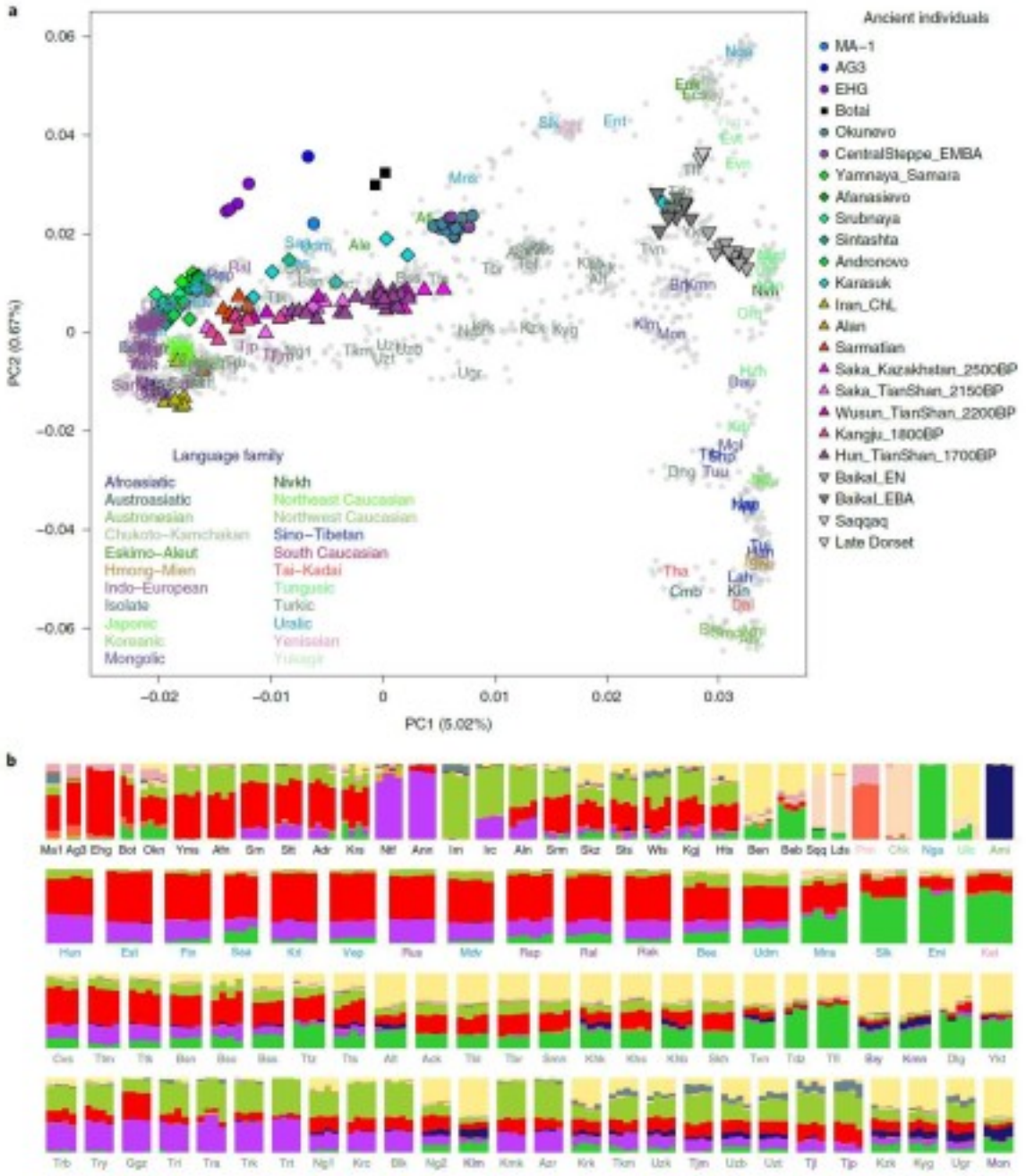
Авторы провели анализ главных компонент (PCA) геномных данных современных и древних популяций Северной Евразии. Исследователи отмечают, что первая компонента (PC1) по оси X разделяет восточные и западные евразийские популяции и в целом довольно точно отражает географическое положение популяций по оси запад — восток. Вторая компонента (PC2) разделяет восточные популяции по оси север-юг. Третья компонента, аналогично, разделяет западные популяции по оси север-

юг.

В генетической структуре Северной Евразии авторы выделяют три клины, тянущиеся слева направо (с запада на восток) относительно узкими полосами. Верхняя («лес-тундра») проходит от Северо-Восточной Европы до Северной Сибири. Две нижних («степь-лес» и «южная степь») охватывают популяции евразийской степи. Они тянутся от популяций Южной Сибири и Монголии к Манчжурии и Дальнему Востоку. Если же проследить истоки этих клин на западе, то «южная степь» начинается на Кавказе, а «степь-лес» – в Волго-Уральском регионе.

Анализ предковых компонентов по методу ADMIXTURE показал, что большинство популяций Северной Евразии несут как западноевразийские, так и восточноевразийские компоненты. Доли тех и других коррелируют с географической долготой местности. Из этого тренда, как и следовало ожидать, выпадают популяции, для которых известны дальние исторические миграции, такие как калмыки, ногайцы, дунгане.

Авторы отмечают разницу в предковых компонентах для популяций разных клин. В популяциях «лес-тундра» восточноевразийский вклад состоит в основном из «северосибирского» компонента (особенно характерного для нганасан), а популяции «степь-лес» и «южная степь» наряду с ним имеют «приамурский» компонент, характерный для ульчей и нивхов. Группы «южная степь» отличаются от остальных по профилю их западноевразийского генетического вклада– у них высока доля компонента мезолитических кавказских охотников-собирателей (CHG) и неолитических иранских земледельцев (Iran_N).



А. График анализа двух главных компонент по геномным данным 2077 индивидов из популяций Евразии. Геномы современных популяций обозначены серыми точками, названия популяций указаны цветными буквами, цвет букв соответствует языковым семьям на легенде слева внизу. Древние популяции обозначены цветными значками и перечислены на легенде слева. В. График анализа ADMIXTURE при числе заданных предковых популяций k=14. Древние популяции обозначены черным шрифтом, современные – цветным шрифтов в соответствии с языковым и группами.

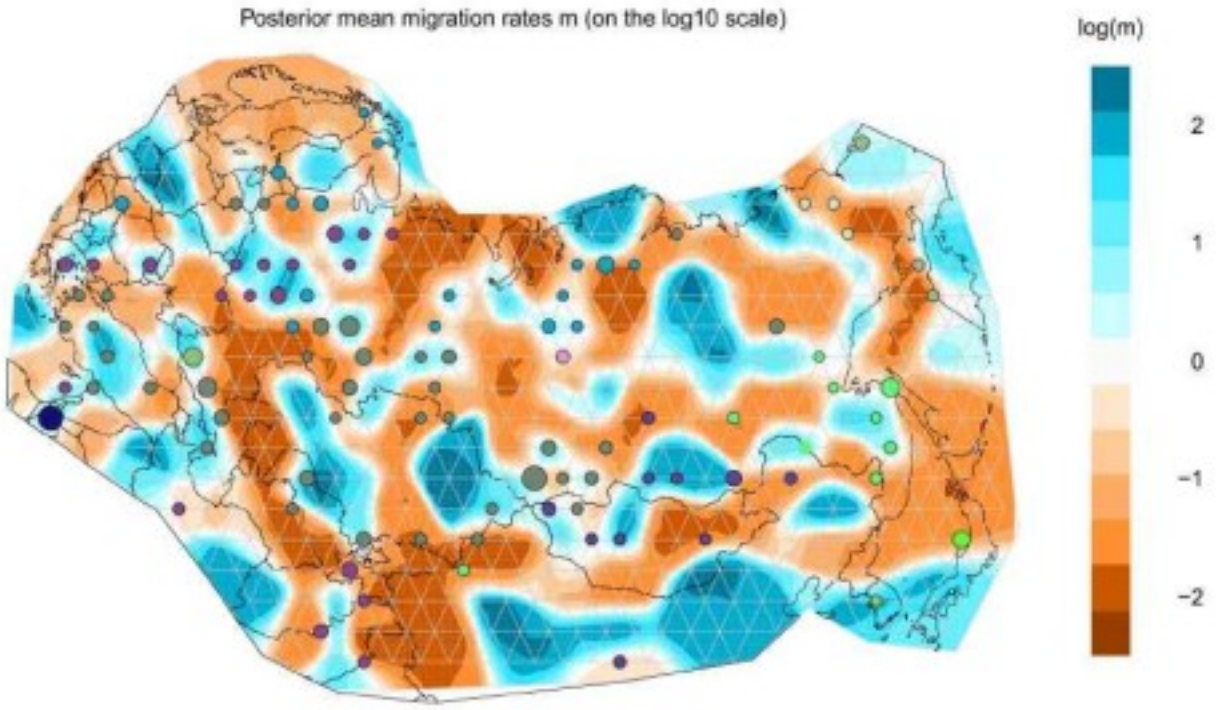
По результатам обоих анализов исследователи указывают на некоторую связь описанных ими генетических клин с языковой принадлежностью популяций. Клина «лес-тундра» включает северных русских и народы, говорящие на уральских и енисейских языках; «степь-лес» включает популяции тюркских и монгольских языков от Волги и Алтая-Саян до Южной Сибири; клина «южная степь» — прочие популяции, многие из которых говорят на тюркских и монгольских языках.

Генетические барьеры

В структуре популяций современного населения отчетливо выявляется корреляция между географическими и генетическими расстояниями, пишут авторы статьи. Причины ее очевидны: географически близкие популяции гораздо чаще обмениваются потоками генов, чем географически далекие. Возникает феномен, в популяционной генетике называемый «изоляцией расстоянием». Эта закономерность нарушается генетическими барьерами, которыми чаще всего служат высокие горы или водные преграды.

«Мы нашли не только зоны генетических смешений, но также и барьеры для миграций, — объясняет Олег Балановский. – Одни из них отделяют друг от друга исторические группы популяций, в то время как другие, такие как Большой Кавказский хребет, определенно сформированы географическим ландшафтом».

Для выявления генетических барьеров между географически близкими популяциями авторы использовали метод EEMS (“estimated effective migration surface”). Самый большой барьер — между регионами Кавказа и причерноморско-каспийских степей, другой барьер, к югу от первого, образован Большим Кавказским хребтом. Исследователи отмечают также уральский и южно-сибирский генетические барьеры.



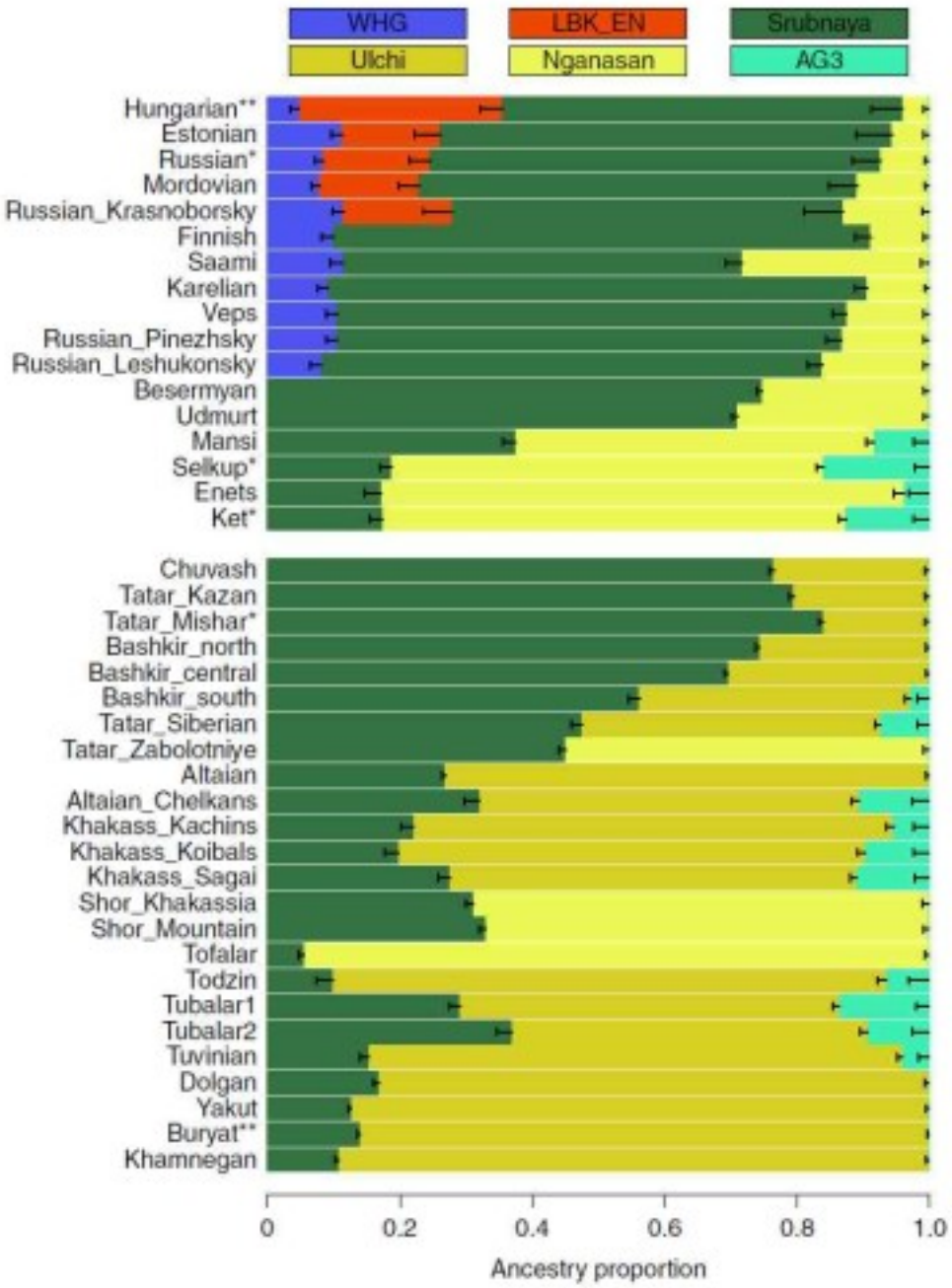
Зоны генетических барьеров во внутренней Евразии обозначены коричневым цветом (величина барьера соответствует интенсивности цвета по шкале). Зоны генетического смешения показаны голубым цветом (степень соответствует интенсивности цвета по шкале). Популяции обозначены цветными кружками.

Источники генетических смешений

Далее, авторы использовали f3 статистику (основанную на частотах аллелей) и GLOBETROTTER (анализ общих гаплотипов) для определения того, какие популяции-источники смешались в генофонде тех или иных групп. Они выбрали 260 групп (167 современных и 93 древних) как «источники» для смешения друг с другом и 73 современные группы как таргетные (образовавшиеся в результате смешения популяций-источников). Во всех 73 таргетных группах найден сильный сигнал смешения. Оказалось, что европейские популяции-источники обеспечивают большой западноевразийский вклад для таргетных популяций клин «лес-тундра» и «степь-лес»; кавказско-иранские источники – для популяций клины «южная степь». Сибирские популяции-источники вносят самый большой вклад в популяции клины «лес-тундра», затем идут популяции клин «степь-лес» и «южная степь».

GLOBETROTTER анализ дает возможность датировки генетического смешения. Авторы оценили время основных событий смешения периодом от 7 до 55 поколений, а приняв длину поколения за 29 лет — от 200 до 1600 лет назад.

На рисунке ниже авторы представили модель смешения предковых компонентов в генофондах популяций, относящихся к клинам «лес-тундра» и «степь-лес». В качестве источников предковых компонентов они рассматривают западноевропейских охотников-собирателей, энеолитическую культуру линейно-ленточной керамики, срубную культуру, ульчей, нганасанов, верхнепалеолитический геном со стоянки Афонтова гора (AG3), который представляет генетический компонент «древних северных евразийцев» (ANE).



Модель смешения предковых компонентов в генофондах популяций клин «лес-тундра» и «степь-лес». Западноевропейские охотники-собиратели (WHG, синий цвет), энеолитическая культура линейно-ленточной керамики (LBK_EN, красный цвет), срубная культура (темно-зеленый цвет), ульчи (гороховый цвет), нганасаны (светло-желтый цвет), верхнепалеолитический геном со стоянки Афонтова гора (AG3, светло-зеленый цвет).

Генофонд ботайской культуры

Анализ Y-хромосом представителей ботайской культуры (Северный Казахстан) показал, что они принадлежат к гаплогруппе R1b, но при этом не попадают ни в доминирующую субветвь R1b-L51, ни в субветвь R1b-GG400, найденную у носителей ямной культуры. У ботайцев найдена субветвь R1b-M73, которая обычна в евразийской степи.

По полногеномным данным выяснилось, что в генофонде ботайской культуры смешались генетические компоненты мезолитических охотников-собирателей из Европы, верхнепалеолитических охотников-собирателей из Южной Сибири. Отмечена генетическая близость между ботайской культурой и окуневской культурой средней бронзы в регионе Алтай-Саяны.

Геномы ботайской культуры, как пишут авторы, добавляют важный штрих к генетическому профилю степных популяций до бронзового века. Моделирование смешения поместило ботайцев на древний клин западноевразийских охотников-собирателей; этот клин тянется от постледниковых западноевропейских охотников-собирателей (WHG) до

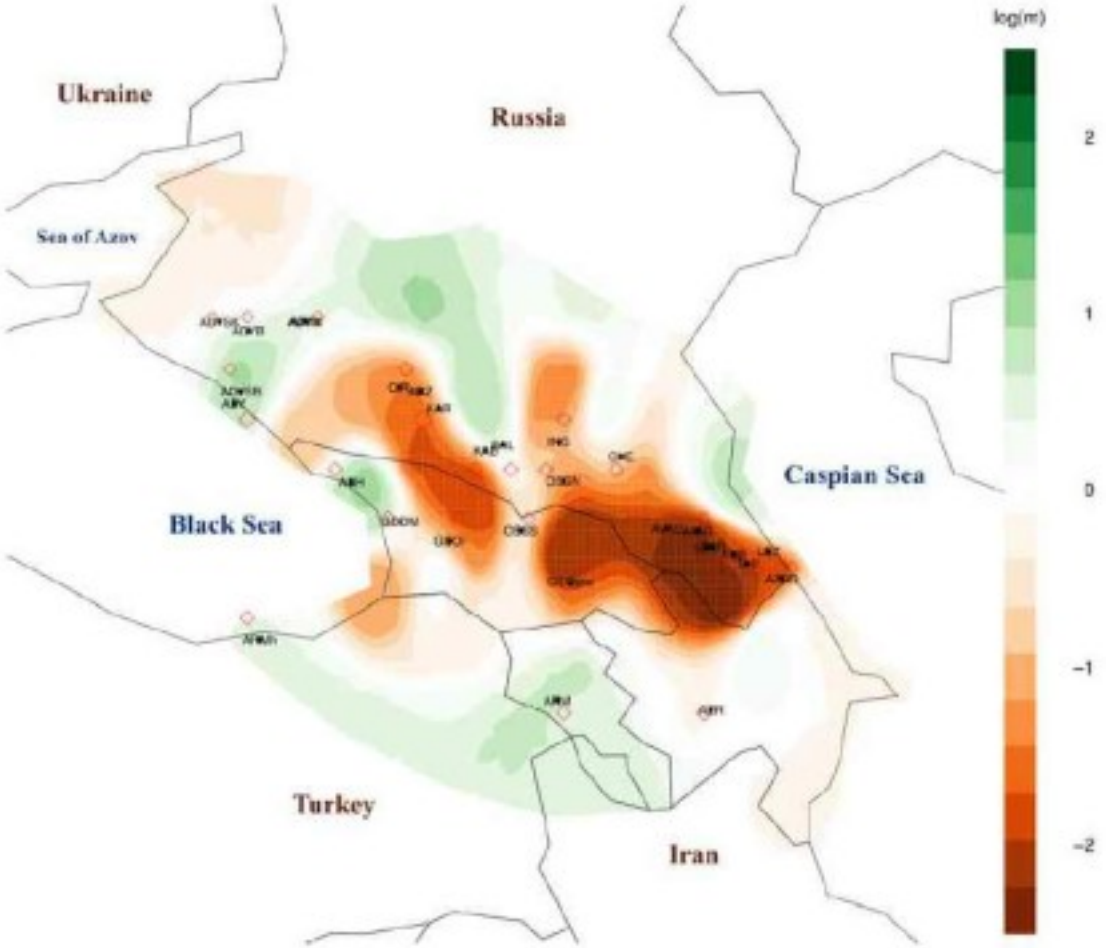
восточноевропейских охотников-собирателей (EHG) в Карелии и Самаре и верхнепалеолитических охотников-собирателей в Южной Сибири (например, образец AG3, Афонтова гора). Ботайцы на нем занимают позицию между EHG и AG3, что хорошо соответствует их географическому положению.

Алтай-Саяны и Кавказ – перекрестки миграций

Два региона привлекли особое внимание исследователей благодаря своей роли перекрестка путей множества миграций групп населения. В восточной части Евразии таким перекрестком служит регион Алтай-Саяны. Как показало моделирование смешения, генетическая структура Алтая-Саян 8000-6000 лет назад была близка генофонду ботайской культуры. Впоследствии на него наложились многочисленные миграционные волны, в частности из причерноморско-каспийских степей на восток – этот генетический поток обозначают как «западные степные скотоводы» (WSH) — что значительно изменило генофонд Алтая-Саян уже в бронзовом веке.

В западной части Евразии аналогичным перекрестком миграций служит Кавказ. Чтобы изучить генетическую структуру популяций Кавказа, авторы провели анализ главных компонент в пределах Западной Евразии. Оказалось, что популяции Кавказа группируются скорее с Западной Азией, чем с Восточной Европой. Внутри Кавказа генетическая структура задается Большим Кавказским хребтом: популяции Северного и Южного Кавказа, географически им разделенные, разделяются и генетически. Таким образом, Большой Кавказский хребет образует основной генетический барьер. В свою очередь, популяции Северного Кавказа делятся на северо-западные и северо-восточные группы – их разделяет более слабый генетический барьер, тянущийся в северо-южной направлении.

С помощью метода EEMS в регионе Кавказа были определены зоны генетических барьеров (показаны на рисунке ниже). Они очень точно совпали с Большим Кавказским хребтом. Примечательно, что даже снижение интенсивности генетического барьера в середине Кавказа соответствует снижению и географического барьера (горной цепи).



Генетические барьеры (обозначены коричневым цветом) и зоны генетических проводников (обозначены зеленым цветом) в регионе Кавказа. Их величина соответствует интенсивности цвета по шкале.

Анализ f4-статистик показал, что в формировании популяционной структуры Кавказа принимали участие внешние генетические потоки. Популяции Южного Кавказа в большей мере, чем Северного, демонстрируют близость к Ближнему Востоку, в том числе к неолитическим Леванту и Анатолии. Напротив, северокавказские популяции в большей мере, чем закавказские близки к степным группам и даже несут некоторые следы родства с популяциями Восточной Евразии, что может быть связано с историческими миграциями тюркских групп на Кавказ. Эти результаты хорошо перекликаются с выводами недавнего детального исследования древних образцов с Кавказа [Wang et al., 2019], о котором можно прочитать на нашем сайте.

Итак, в работе показано, что популяции Северной Евразии генетически структурированы в три клины, соответствующие трем экогеографическим регионам. Эта структура отражает корреляцию между генами, географией и отчасти языками. Потокам генов между клинами препятствуют генетические барьеры.

Полученная с высоким разрешением картина генетического ландшафта Северной Евразии обеспечивает новый взгляд на генетическую историю региона. Генофонд Северной Евразии демонстрирует взаимодействие и взаимное перетекание западноевразийских и восточноевразийских генетических компонентов на огромной территории, занимающей почти весь регион, причем это взаимодействие прослеживается в нескольких временных слоях. Так, компонент древних северных евразийцев (ANE) отмечается как у мезолитических восточноевропейских охотников-собирателей (EHG), так и у современных американских индейцев; степной компонент бронзового века прослеживается от Европы до Монголии; генетический компонент, выраженный у нганасан, тянется от Западной Сибири в Восточную Европу; авторы выдвинули гипотезу, что нганасаны могут быть относительно изолированными потомками древнего сибирского генофонда. Популяции степной клины получили свой восточноевразийский компонент от генофонда, сходного с современными группами бассейна Амура и сохранившегося без больших изменений в этом регионе на протяжении по меньшей мере последних 7 тысяч лет.

На ранние эпизоды смешения накладываются более поздние миграции, такие как продвижение тюркских и монгольских групп на запад.

«Внутренняя Евразия представляла собой проводник для миграций и культурного обмена с первого появления современного человека в этом регионе, — комментирует Чунвон Чон из Института наук об истории человека Общества Макса Планка, первый автор статьи. – Как результат, мы наблюдаем обмен генами между популяциями Западной и Восточной Евразии, уходящий в глубину времен. Возможность найти прямые доказательства генетического смешения в древних слоях, которые трудно увидеть в современных популяциях, очень вдохновляет».

С увеличением числа древних геномов из внутренней Евразии картина будет уточняться, и будут получены ответы на многие вопросы, сейчас еще не выясненные. «В ходе будущих исследований важно охватить и территории между клинами, такие как Центральный Казахстан или Восточная Сибирь» — подчеркнул Йоханнес Краузе, ведущий автор статьи.

текст Надежды Маркиной

редакция Олега Балановского

Источник:

Choongwon Jeong, Oleg Balanovsky, Elena Lukianova, Nurzhibek Kahbatkyzy, Pavel Flegontov, Valery Zaporozhchenko, Alexander Immel, Chuan-Chao Wang, Olzhas Ixan, Elmira Khussainova, Bakhytzhan Bekmanov, Victor Zaibert, Maria Lavryashina, Elvira Pocheshkhova, Yuldash Yusupov, Anastasiya Agdzhoyan, Koshel Sergey, Andrei Bukin, Pagbajabyn Nymadawa, Michail Churnosov, Roza Skhalyakho, Denis Daragan, Yuri Bogunov, Anna Bogunova, Alexandr Shtrunov, Nadezda Dubova, Maxat Zhabagin, Levon Yepiskoposyan, Vladimir Churakov, Nikolay Pislegin, Larissa Damba, Ludmila Saroyants, Khadizhat Dibirova, Lubov Artamentova, Olga Utevska, Eldar Idrisov, Evgeniya Kamenshchikova, Irina Evseeva, Mait Metspalu, Martine Robbeets, Leyla Djansugurova, Elena Balanovska, Stephan Schiffels, Wolfgang Haak, David Reich & Johannes Krause. The genetic history of admixture across inner Eurasia // Nature Ecology & Evolution. 2019. DOI: 10.1038/s41559-019-0878-2

https://www.nature.com/articles/s41559-019-0878-2