

ГЕНОФОНД НОВГОРОДЦЕВ: МЕЖДУ СЕВЕРОМ И ЮГОМ

© 2017 г. Е. В. Балановская^{1, *}, А. Т. Агджоян^{2,1}, Р. А. Схалыхо^{1,2},
О. А. Балаганская², Г. С. Фрейдин³, К. Г. Черневский¹, Д. К. Черневский¹, Г. Д. Степанов^{1,4},
Ж. А. Кагазежева⁵, В. В. Запорожченко^{1,2}, Н. В. Маркина², Д. Палипана³, С. М. Кошель⁶,
С. А. Козлов¹, О. П. Балановский^{2,1, **}

¹Медико-генетический научный центр, Москва 115478

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра генетики, Москва 119991

⁴Московский физико-технический институт, Московская область, Долгопрудный 141701

⁵Кубанский государственный медицинский университет, кафедра биологии
с курсом медицинской генетики, Краснодар 350063

⁶Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра картографии
и геоинформатики, Москва 119991

*e-mail: balanovska@mail.ru

**e-mail: balanovsky@inbox.ru

Поступила в редакцию 10.04.2017 г.

Изучен генофонд русского населения Новгородской области по широкой панели маркеров Y-хромосомы: 49 SNP и 17 STR. Охарактеризованы четыре популяции Новгородчины (суммарная выборка $N = 191$), представляющие как ее юго-западную часть (Шелонскую пятину), так и восточную (Бежецкую пятину), как ареал археологической культуры сопок (связываемой с летописными новгородскими словенами), так и ареал археологической культуры длинных курганов (связываемой с летописными кривичами или же с балтами). Хорошо известны кардинальные генетические различия между северными и южными русскими популяциями. Но генофонд новгородцев оказался и не северным, и не южным, а представителем выявленной в работе буферной зоны, охватившей популяции от Псковщины на западе до костромских краев на востоке. Все четыре популяции новгородцев в целом сходны. Различия между ними могут отражать особенности расселения древних славян (вдоль рек), сохранившиеся в генофонде вопреки бурным демографическим событиям более поздних времен. Пятую часть генофонда новгородцев составляют варианты гаплогруппы N3, причем оба основных европейских варианта – условно “финский” N3a4 и условно “прибалтийский” N3a3 – представлены примерно равными частотами. Анализ филогенетической сети N3a3 впервые выявил особый “балто-славянский” кластер STR-гаплотипов (характерный для балтоязычных литовцев, но нехарактерный для финноязычных эстонцев), в который новгородцы не вошли. Это указывает на то, что N3a3, как и N3a4, унаследована новгородцами от финноязычного населения, которое, в свою очередь, впитало мезолитический генофонд Северо-Восточной Европы.

Ключевые слова: русский генофонд, геногеография, новгородцы, Y-хромосома, SNP, STR, гаплогруппа N, филогенетика.

DOI: 10.7868/S0016675817110029

Картографический итог изучения генетики и антропологии русского народа, подведенный нами более 10 лет назад [1–3], показал, что обе науки согласованно выделяют в “исконном” русском ареале две различающиеся области: на одном полюсе находится Русский Север, на другом – центральные и южные русские популяции. Последующие генетические исследования лишь подтверждали этот вывод [4–7], который стал теперь общепризнанным. Однако по-прежнему остаются не выясненными ни процессы, сформировавшие эти два полюса русского генофонда (кроме

общего предположения об ассимиляции дославянских групп на севере), ни переходы между двумя полюсами. Ключом к решению обоих вопросов может оказаться генофонд Новгородчины.

Население Русского Севера было во многом сформировано “верховой” (новгородской) колонизацией и входило в Новгородскую республику, поэтому на Новгород обычно экстраполируются имеющиеся данные о генофонде Русского Севера. Однако сам генофонд Русского Севера очень гетерогенен, а Новгородская земля является его крайним западным сегментом. Поэтому вопрос о

том, каков генетический облик населения Новгородчины, как он соотносится с северным и южным “полюсами” современного русского генофонда и какие исторические и демографические процессы сформировали его, — является насущным.

Земля Новгородская, с которой началась русская государственность в IX в., была одним из крупнейших территориальных образований Восточной Европы. Во время упадка Киевской Руси Новгородская земля продолжала функционировать как самостоятельное государство. Ее наибольший ареал охватывал почти весь северо-запад современной России, доходя на севере до Белого моря, а на востоке переваливая через Урал. Административное деление Новгородчины было заложено в X в. княгиней Ольгой, установившей места погостов и уроков. В XV в. Новгородчина делилась на пять пятин, в каждой из которых было несколько уездов (присудов), включавших множество погостов и волостей. Некоторые волости (Заволочье, Пермь, Печора, Югра, Терский берег) и города (Волок-Ламский, Бежичи, Торжок, Ржев, Великие Луки) в пятинны не входили.

Новгородчина с точки зрения антропологии и археологии гетерогенна. В ее ареале в период славянской колонизации фиксируются две археологические культуры. Во-первых, культуры длинных курганов, созданных кривичами (появившимися здесь в V–VI вв.) или же иными племенами балто-славянского круга (вопрос, балтские или славянские племена оставили эту культуру, остается дискуссионным). Во-вторых, летописными словенскими ильменскими (культура сопков), пришедшими не позднее VIII в. и основавшими Великий Новгород.

Но еще до этого древнее (уходящее корнями в мезолит) население региона восприняло значительную миграцию с востока финноязычного населения. Поэтому славянская колонизация VI–VIII вв. уже застала огромный массив культур городищ с тысячелетним существованием (I тыс. до н.э. — первая половина I тыс. н.э.): дьяковскую, городецкую, ильменскую археологические культуры. Из этого финноязычного населения известны такие народы, как меря, корела, весь, емь, воль, ижора, мурома, мещера, эрзя [8, 9]. У этих племен сходная судьба: с X–XI вв. они исчезают из летописей, что отражает процесс ассимиляции славянами местного населения и присоединения их земель к древнерусским княжествам. Южными соседями этих финно-угорских групп во время начала славянской колонизации были балтские культуры — днепро-двинская, мощинская. Топонимика (а, возможно, и генофонд) и ныне хранит следы дославянского населения, как финноязычного, так и несводимого к финно-уграм.

Население Новгородчины испытывало существенные популяционно-демографические возмущения и в последующие века. В XV в. государственная политика была направлена на массовое переселение новгородцев в Москву, Владимир, Муром, Переславль, Ростов, Нижний Новгород и окрестности (Богородск, Ворсма, Павлово и др.); в Новгород же переселяли новых помещиков из Московского княжества [10]; в XVI в. население Новгородчины потрясла Ливонская война; в XVII — Смутное время; в XVIII — строительство Петербурга; про массовые миграции XX и XXI вв. и говорить не стоит.

Вопрос о том, какое влияние на генофонд Новгородчины было преобладающим — балтских, славянских или же западно-финских племен (каждое из которых впитало и генофонд дофинского населения) — остается открытым. Поэтому важно использовать возможности популяционной генетики для попытки верифицировать некоторые гипотезы гуманитарных наук.

По классическим и отдельным ДНК-маркерам население Новгородской области изучалось в общем ряду русских популяций начиная уже с 1920-х годов [11–14], но не становилось предметом отдельного исследования.

Данные о митохондриальном генофонде Новгородчины основаны на 79 образцах из Великого Новгорода, 78 из поселка Волот [15, 16] и 34 образцах без указания места сбора [6]. Глубина генотипирования ограничена секвенированием областей ГВС1, ГВС2 и минимальным набором ПДРФ маркеров из кодирующей части мтДНК. Показано сходство северо-западного региона России и территориально ближайшей к нему части Польши — Сувалок [16]: они вместе образовали характерный кластер (во многом благодаря высоким частотам U5). Однако выборка из Волота Новгородской области оказалась внутри основного кластера, объединившего разные популяции русских и поляков. У новгородцев отмечаются невысокие частоты гаплогрупп D5 и Z1a, характерные для большинства финноязычных групп. Отметим, что близость новгородской [16], псковской [17] и сувалокской [16] популяций сохранилась и при включении в анализ большого объема восточноевропейских данных [7], подтверждающая гипотезу славянской колонизации северо-западной части Руси с территории Польши (бассейна Вислы) в противоположность иным возможным источникам миграции славян.

Данные по полногеномным панелям аутосомных маркеров имеются лишь для четырех образцов: двух уроженцев Новгородчины (коммерческое тестирование, результаты проанализированы в [18]) и двух образцов из Устюжны [18, 19]. Один из коммерческих образцов происходит из ареала Шелонской пятинны (как и изученная нами

популяция Порхова). Второй образец — из Деревской пятины, расположенной между Шелонской и Бежецкой пятнами (в ареале Бежецкой пятины расположены три другие изученные нами популяции). Следовательно, можно считать, что эти полногеномные образцы отражают ареал, близкий к ареалу популяций, изученных нами по Y-хромосоме. Сравнение этих полногеномных данных с соседними популяциями, в том числе русскими (Псковской и Тверской областей), выявляет в генофонде новгородцев сдвиг в сторону прибалтийских финнов (эстонцев и южных финнов), вклад которых в генофонд новгородцев можно оценить в 20%. Устюженский район Вологодской области, примыкающий к Новгородской, может дать оценку генома “восточных новгородцев”. Вклад дославянского населения у них выше, составляя не менее трети генофонда. Однако “дославянский” пласт генофонда нельзя однозначно связывать только с финноязычным населением, которое вполне могло унаследовать значительную часть аутосомного генофонда от мезолитического населения региона. Кроме того, и балтоязычные племена могли внести немалый вклад в генофонды использованных для сравнения псковских и тверских русских. Поэтому реальный пласт дославянского населения в аутосомном генофонде Новгородчины может быть еще значительней.

Имеющиеся в литературе данные о полиморфизме SNP маркеров Y-хромосомы в населении Новгородчины включают две выборки из города Новгорода, изученные по узкой панели маркеров: 37 образцов из работы [20] и 40 образцов из работы [4] (те же 40 образцов изучены в [21] по STR маркерам). В работе [4] отмечается сходство Новгорода с северными русскими: в обеих популяциях снижена частота R1a (новгородская $p = 0.38$, архангельская $p = 0.31$) и повышена частота N3 (новгородская $p = 0.28$, архангельская $p = 0.29$). В работе [20] частоты этих мажорных гаплогрупп отличаются в 2 раза: частота R1a равна 0.62, частота N3 — 0.13, что делает Новгород генетически сходным с южными и центральными русскими. Такое кардинальное расхождение между двумя предыдущими исследованиями Y-хромосомного генофонда новгородцев и выводы о его близости то ли к северным, то ли к южным русским требуют проведения нового детального обследования.

Нами использованы маркеры Y-хромосомы как эффективный инструмент при реконструкции исторических миграций. В данной работе впервые анализируется генофонд населения бывшей Бежецкой пятины (междуречье Мсты и Мологи, в ареале современных Тверской, Новгородской и Вологодской областей). Поскольку генетическая история разных уездов и волостей могла быть различной, мы рассматриваем три популяции в ее пределах. Дополнительно в анализ включена ра-

нее изученная нами популяция города-крепости Порхова [22], основанного в XIII в. Александром Невским на реке Шелонь и входившего до XVIII в. в юго-западную Шелонскую пятину Новгородчины (от Ловати до Луги). Население Бежецкой пятины располагалось в ареале пересечения археологических культур длинных курганов и сопок, а Порхов — в ареале культуры захоронения в виде сопок. Таким образом, анализ генофонда в нашей работе включает популяции восточного и юго-западного секторов Новгородчины, охватывая обе балто-славянские археологические культуры.

Цель данной работы — по широкой панели маркеров Y-хромосомы создать генетический портрет современного населения Новгородчины, определить его положение среди генофондов других русских популяций и окружающих народов, а также попытаться выявить основные источники его формирования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе впервые изучены генофонды трех популяций (Любытино, Анциферово, Кабожа) северо-востока Новгородской области, граничащего с Ленинградской, Вологодской и Тверской областями. Важно учесть особенность ландшафта этой части Новгородчины: холмистая оконечность Валдайской возвышенности, переходящая в Тихвинскую гряду, дает начало течению рек и Балтийского, и Каспийского бассейнов, причем расстояние между этими реками дает возможность совершать водные походы от Балтики до Каспия. Здесь намного чаще встречается пересечение культур сопок и длинных курганов, чем на юге и западе региона, однако типологически эти культуры четко различимы и занимали разные микроландшафты.

Популяция 1 “Любытино” (объем выборки $N = 46$) расположена на слиянии рек Белой и Мсты — судоходной реки, связывающей с Балтикой, которая служила важным военным и торговым путем. Здесь находится большая группа погребальных сопок, некоторые из которых достигают высоты 10 м, а также встречаются и длинные курганы. Любытино было главным конкурентом Великого Новгорода и в своих отношениях тяготело к нему.

Популяция 2 “Кабожа” ($N = 45$) расположена на притоке Мологи и через Волгу связана с Каспийским бассейном. Хотя от Любытино до Кабожи менее 100 км, это и сейчас малопроезжая местность с низкой плотностью населения. Здесь также расположены большие группы сопок, но распространены и длинные курганы. Исторически Кабожа тяготеет к Вологодской области, с которой связана водным путем.

Популяция 3 “Анциферово” ($N = 44$) географически находится между популяциями 1 и 2, но разительно от них отличается. Отличается и по

ландшафту: вместо крупных рек множество озер, соединенных реками и протоками в единую водную систему. И по археологической культуре: слабо выраженные длинные курганы и редкие сопки небольшого размера. Вместо крупных поселений небольшие селения около холмов и озер, причем многие названия нынешних селений восходят к XVI в. Для этой популяции характерна самая низкая плотность населения и очень слабые миграционные потоки.

Популяция 4 “Порхов” ($N = 56$) – сведения о ней опубликованы нами ранее [22]. Но поскольку этот регион до XVIII в. входил в Шелонскую пятину Новгородчины, он включен в анализ как представитель юго-западной новгородской популяции.

Суммарно выборка охватывает 191 представителя Новгородчины. Сбор образцов в популяциях 1–3 проводился в 2013–2016 гг. К.Г. Черневским и Д.К. Черневским у коренных жителей тех сел и деревень, которые были минимально вовлечены в миграционные потоки и торговую деятельность в эпоху крепостничества. Сбор образцов в популяции 4 проводился в 2004 г. проф. Е.В. Балановской и проф. РАН О.П. Балановским. Несмотря на 10 лет разницы, оба обследования проведены по единой стратегии [23]. А именно: для каждого обследуемого индивида составлялась родословная на глубину трех поколений, в выборку включались только те индивиды, все предки которых на протяжении трех поколений считали себя русскими и родились в данной популяции. Принадлежность образцов к популяции определялась не по месту обследования, а по месту рождения деда по отцовской линии. Административно образцы относятся преимущественно к Хвойнинскому и Любытинскому районам Новгородской области, Порховскому и Дедовичскому районам Псковской области. Обследование проводилось на основе письменного информированного согласия и под контролем Этической комиссии Медико-генетического научного центра.

ДНК для генотипирования популяций 1–3 (генотипирование популяции 4 описано в [22]) была выделена из слюны фенол-хлороформным методом. Все образцы были исследованы по двум системам – SNP и STR маркерам Y-хромосомы. Генотипирование SNP маркеров проводилось методом ПЦР в реальном времени на приборах Step One Plus и 7900HT (Applied Biosystems) с использованием технологии Taqman (Applied Biosystems). Анализировался полиморфизм 49 SNP маркеров: C(M130), C2(M217), C2b1b(M48), D(M174), E(M96), E2a'd* (M35), E2a(M78), E2b2(M123), F(M89), G(M201), G1(M285), G2a(P15), G2a1a(P16), G2a2b1(M406), G2a2b2a(P303), H1(M69), I(M170), I1(M253), I2d(M223), I2a'c(P37), J(M304), J1(M267), J2(M172), J2a1a(M47), J2a1'5(M67), J2a1b1(M92), J2b(M12), K(M9), L(M20), N(M231), N1(LLY22g), N2(P43), N3(M178), N3a1(B211), N3a2(M2118),

N3a3(VL29), N3a4(Z236), O2(M122), Q(M242), Q1a1a1(M120), Q1b1(M378), R(M207), R1a1'4*(M198), R1a1d(M458), R1b (M343), R1b1a2(M73), R1b1'12(M269), R2a(M124), T1a(M70). Подчеркнем, что генотипированы недавно открытые маркеры, подразделяющие гаплогруппу N1c(N3) на субветви [24]. Фрагментный анализ 17 локусов STR маркеров Y-хромосомы проведен с использованием набора Y-filer PCR Amplification Kit на генетическом анализаторе ABI 3130xl с обработкой данных в программе Gene Mapper.

Сравнение генофонда популяций Новгородской области с другими популяциями Евразии проведено на основе материалов базы данных “Y-base” (www.genofond.ru), разработанной под руководством О.П. Балановского, и данных статьи [24].

Картографический анализ проводился по частотам 24 гаплогрупп Y-хромосомы, т.е. включая шесть новых субветвей гаплогруппы N3a. Для анализа использованы данные по 255 популяциям Северной и Восточной Европы, Кавказа, Волго-Уральского региона и Западной Сибири. Карты распространения отдельных гаплогрупп Y-хромосомы и карты генетических расстояний Нея от каждой из четырех популяций были рассчитаны и визуализированы с помощью картографического пакета “GeneGeo” [25, 26] методом средневзвешенной интерполяции с радиусом 2000 км и степенью весовой функции, равной 3.

Статистический анализ проведен по частотам 19 гаплогрупп. Генетические расстояния Нея [27] рассчитаны в программе DJgenetic [22], созданной Ю.А. Серегиным и Е.В. Балановской. Полученная матрица расстояний использована для построения графика многомерного шкалирования в программе Statistica 6.0 [28].

Филогенетическая сеть STR гаплотипов построена методом reduced median в программе Network (Fluxus Technology Ltd.) и визуализирована в Network Publisher. Возраст кластеров гаплотипов оценен по числу мутационных шагов (ρ -статистика, [29]) с использованием длины поколения 31 год [30] и “генеалогической” скорости мутирования 0.027 мутаций на локус на поколение [31, 32]. Полное секвенирование Y-хромосомы [33–35] подтверждает, что (по крайней мере, для гаплогрупп моложе 7 тыс. лет) “генеалогическая” скорость дает более корректные датировки, чем “эволюционная”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Генетический портрет современного населения Новгородчины

В генофонде современного населения Новгородчины выявлены 19 гаплогрупп Y-хромосомы (рис. 1). Из них в суммарной выборке порог полиморфизма (5%) преодолели лишь шесть гаплогрупп.

групп: R1a* (38%), R1a1d-M458 (11%), N3a4 (9%), N3a3 (8%), I1 (7%), R1b-M269 (6%). Как и следовало ожидать, основу генетического портрета Новгородчины обрисовывают варианты гаплогрупп R1a и N.

Частоты вариантов гаплогруппы N3 наиболее информативны для изучения генетической истории Новгородчины, поскольку именно эта гаплогруппа в наибольшей мере дифференцирует два “полюса” русского генофонда. Гаплогруппа N3 (N1c по номенклатуре 2011г.), распространенная по всему северу Евразии от Скандинавии до Дальнего Востока, в работе по полному секвенированию Y-хромосомы с участием нашего коллектива [24] была подразделена на ряд ветвей со своими ареалами. Распространение двух ветвей — гаплогрупп N3a4 и N3a3, составляющих пятую часть генофонда новгородцев, — представлено на картах (рис. 2), которые основаны не только на популяциях из [24], но и на наших новых неопубликованных данных.

Гаплогруппа N3a4 (рис. 2,а) может быть названа “финской” по ареалу ее наиболее высоких частот (>0.25, желтые и красноватые тона) у финноязычных народов Финляндии и Карелии. Она также часта в популяциях тюрков Южного Урала и у северных русских Архангельской и Вологодской областей. Рукав высоких частот N3a4 опускается от Русского Севера до одной из популяций Ярославской области (Мологи, что мы считаем свидетельством сохранения пласта дославянского населения в генофонде [36]) и далее к тверским карелам (переселившимся из Карелии исторически недавно). Популяции Новгородчины, с их частотами N3a4 ниже 10%, напротив, представляют собой продолжение бастиона низких частот N3a4 (окрашенных в зеленые тона), характерного для народов Прибалтики и южных русских. Все имеющиеся данные позволяют рассматривать N3a4 как маркер, характерный для части (не всех) финно-угорских популяций и не характерный для балтских и славянских групп (например, у поляков, белорусов и украинцев этот вариант N3 отсутствует). Тогда этот бастион Новгородчины разрывает цепь популяций с повышенным генетическим вкладом финно-угорского населения. Филогенетическая сеть гаплотипов N3a4 (не приводится из-за ограничений объема статьи) показывает, что гаплотипы тюркоязычных народов Урала и Сибири (башкир, сибирских и поволжских татар) характеризуются значением ≤ 23 локуса DYS390, тогда как гаплотипы финноязычных народов Европы и русских (в т.ч. новгородцев) чаще встречаются в остальной части сети (значения ≥ 24).

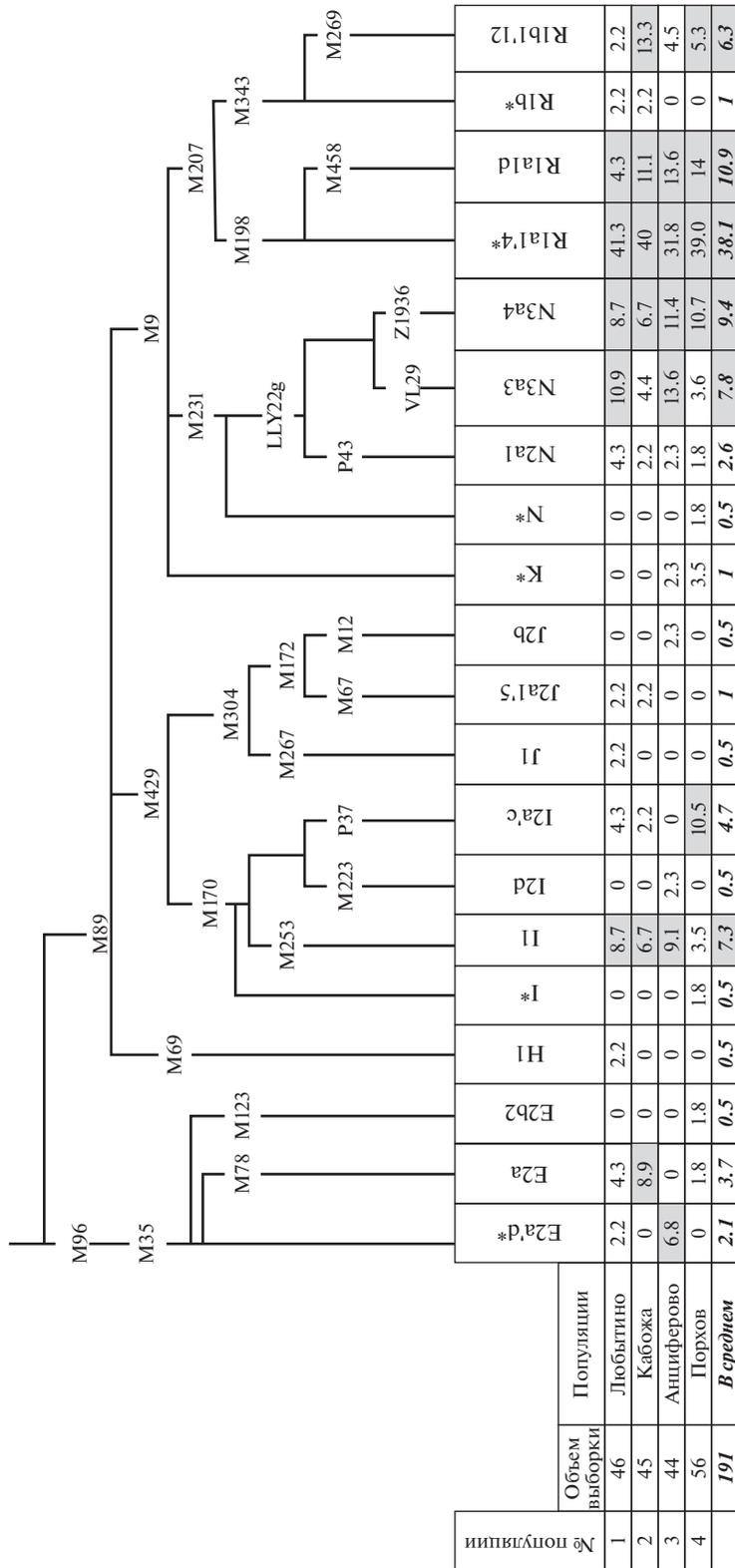
Ее братская гаплогруппа N3a3 (рис. 2,б) может быть названа “прибалтийской” по ареалу ее наиболее высоких частот (>0.25, желтые и краснова-

тые тона), включающего ареалы всех трех народов Прибалтики и отчасти захватывающего Псковщину и тверских карел. В отличие от N3a4, гаплогруппа N3a3 встречается в Белоруссии и на Украине. Частоты N3a3 в новгородских популяциях ниже, чем в этой зоне максимума, и такие же, как на обширном ареале умеренных частот этой гаплогруппы — от южных русских до финнов.

Филогенетическая сеть этой гаплогруппы позволяет подразделить ее на кластеры (рис. 3). Особое внимание привлекает “балто-славянский” кластер α , в который вошли практически все имеющиеся гаплотипы балтоязычных литовцев (STR-данных по латышам этой гаплогруппы в научной литературе пока нет) и славяноязычных белорусов и украинцев. За пределами кластера α эти популяции практически отсутствуют. Поразительно, что литовцы (балтоязычные) и эстонцы (финноязычные), географически столь близкие и образующие на карте (рис. 2,б) единую географическую зону максимальных частот N3a3, на самом деле четко расходятся по разным кластерам гаплотипов. “Балто-славянский” кластер определяется значениями сразу двух локусов: $DYS456 \leq 13$ и $DYS19 \geq 15$. Датировка кластера по STR маркерам составила 1300 ± 400 лет. Но надо отметить, что возраст всей сети по STR маркерам (2500 ± 700 лет) значительно ниже датировки этой гаплогруппы по данным полного секвенирования Y-хромосомы (4000–5000 лет [34, 37]), поэтому и “балто-славянский” кластер α может в действительности оказаться древнее. Этот “балто-славянский” кластер N3a3 (так же, как “тюркский” кластер N3a4) выявлен впервые, и маркеры этих кластеров (особенно после выявления филогенетически эквивалентных им SNP маркеров, одним из которых может оказаться L550) могут стать важным инструментом в прослеживании миграций в населении Восточной Европы.

Важно, что новгородские и остальные гаплотипы из русских популяций находятся не в “балто-славянском” кластере, а в другой части сети, зачастую вместе с финноязычными популяциями. Это показывает, что гаплогруппа N3a3 в русских популяциях обычно фиксирует не только дославянский, но и добалтский пласт генофонда, не связанный с балто-славянским кругом популяций.

Это подтверждает и небольшой “новгородско-финский” кластер β , который несколько моложе кластера α (1200 ± 400 лет). В его гаплотипе-основателе находятся два новгородских образца (из наиболее северной популяции 3) и гаплотип мари, а от них происходят гаплотипы, встреченные у эстонцев, марийцев и русских.



Отмечены частоты, отвечающие 5%-ному критерию полиморфизма. Классификация гаплогрупп согласно Karmin et al. [33]. Образцы Порхова относятся к гаплогруппе K-M9 (xM70, M92R7, xM231), что может означать гаплогруппы L или другие гаплогруппы внутри K, а образцы популяции 3 относятся к гаплогруппе L.

Новгородцы	*Ярославль	*Юр Россия	Белорусы	Эрзя	*Псков	Вепсы	Карелы	Украинцы	*Архангельск (Пинга)	*Ярославль (Могора)	Эстонцы	Тверские Карелы	Литовцы	Латыши	*Архангельск (Красноборск)
1. Любытино	0.03	0.05	0.05	0.06	0.05	0.06	0.08	0.09	0.12	0.12	0.09	0.16	0.17	0.19	0.25
2. Кабожа	0.02	0.06	0.06	0.05	0.12	0.12	0.12	0.10	0.11	0.17	0.19	0.27	0.27	0.27	0.37
3. Анциферово	0.05	0.08	0.09	0.09	0.05	0.07	0.07	0.15	0.13	0.10	0.08	0.12	0.15	0.16	0.24
4. Порхов	0.03	0.02	0.03	0.07	0.10	0.09	0.07	0.07	0.11	0.12	0.20	0.20	0.28	0.30	0.31
Новгородчина	0.03	0.05	0.06	0.07	0.08	0.09	0.09	0.10	0.12	0.13	0.14	0.19	0.22	0.23	0.29

В таблице ячейки с максимальными генетическими расстояниями (наиболее различающиеся генофонды) показаны темно-серым, с минимальными – белым или светло-серым (наиболее сходные генофонды).
* Отмечены популяции русских.

Рис. 1. Частоты гаплогрупп Y-хромосомы (%) в обследованных популяциях Новгородской области (вверху) и генетические расстояния от каждой популяции до соседних групп населения (внизу).

Генофонд Новгородчины среди окружающих популяций: буферная зона между югом и севером

Ответ на основной вопрос — как соотносится генофонд Новгородчины с северным и южным “полюсами” всего русского генофонда — требует анализа по всей совокупности гаплогрупп Y-хромосомы. Представление о его положении среди генофондов Восточной Европы дает график многомерного шкалирования (рис. 4), выявивший четыре основных кластера (часть матрицы генетических расстояний представлена на рис. 1).

Все четыре популяции Новгородчины образовали единый кластер, причем они расположились в генетическом пространстве вне зависимости от их положения в географическом пространстве. Западная популяция 4 (Порхов, ныне относящийся к Псковской области) генетически ближе всего к самой восточной новгородской популяции 2 (Кабожа, $d = 0.04$), а генетическое расстояние от Порхова до соседнего Островского района Псковской области в 2 раза больше ($d = 0.10$). Причем эта ныне псковская популяция (Порхов) вошла в “Прибалтийский” кластер вместе с латышами, литовцами и эстонцами (рис. 4) и сходна с ними, в том числе по частотам гаплогруппы N3a3 (рис. 2, б). Это подтверждает правильность включения ее в число анализируемых популяций Новгородчины.

“Новгородский” кластер расположился между “северным” и “южным” кластерами. В “южный” кластер вошли популяции белорусов, украинцев, русских центральной и южной России, т.е. он представляет “южный полюс” русского (и в целом восточнославянского) генофонда. В “северный” кластер, кроме чрезвычайно отличных друг от друга русских популяций Архангельской области, вошли карелы Карелии, тверские карелы, вепсы, а также “мологжане”, т.е. неславянские популяции и популяции с предполагаемым преобладанием дославянского компонента [1, 22, 36].

В целом на основании этих данных можно сделать вывод, что генофонд Новгородчины занимает промежуточное положение между северным и южным “полюсами” русского генофонда. В абсолютных значениях он ближе к “южному” полюсу, но, учитывая большое разнообразие северных популяций, его правильнее считать промежуточным. Напомним, что в предшествующих работах (по небольшим выборкам) по Y-хромосоме новгородский генофонд присоединяли либо к северным русским [4, 21], либо к южным [20, 38]. Наши результаты позволяют разрешить это противоречие, поскольку по большой выборке, изученной по широкой панели маркеров, и по согласующимся данным о четырех новгородских популяциях показано, что новгородский генофонд относится не к северной и не к южной, а к промежуточной буферной зоне (обозначена пунктиром на

рис. 4). Она простирается широкой географической полосой от Псковской области на западе до Костромской на востоке, включая в себя и Новгородчину, и ряд ярославских и, возможно, другие русские популяции.

Можно полагать, что дославянский пласт генофонда буферной зоны сформирован различными племенами — от балтов и прибалтийских финнов на западе до волжских и пермских финноязычных популяций на востоке, многие из которых, в свою очередь, впитали в себя генофонд мезолитического населения Восточной Европы. Поэтому встает насущная задача планомерного и детального изучения генофондов русских популяций Центральной России для того, чтобы выявить реальную историю формирования русского генофонда. При изучении по маркерам Y-хромосомы решающую роль в этом может сыграть продолжение подразделения гаплогруппы N3 и в еще в большей мере — мажорной гаплогруппы R1a.

Отметим, что генофонд Русского Севера оказывается генетически отличен от обоих источников своей славянской колонизации — и от Новгорода (верховая колонизация), и от Центральной России (низовая колонизация, вначале ростово-суздальская, затем московская). Это является прямым доказательством неоднократно высказывавшегося предположения, что население Русского Севера включило в себя значительный дославянский компонент: независимо от того, какую величину этот компонент составил в самих популяциях Новгородчины и Центральной России, на Русском Севере его доля значительно выше.

Генофонд Новгородчины на геногеографической карте: четыре облика общего силуэта

Более полную картину положения населения Новгородчины в генетическом пространстве дает картографический анализ генетических расстояний от каждой изученной популяции Новгородчины до каждой популяции Восточной Европы. На этих четыре картах (рис. 5, а–г) зеленые тона указывают на зону наибольшего генетического сходства с данной новгородской популяцией, желтые — на относительно генетически к ней близкие популяции, а красные тона — на генетически от нее далекие популяции. Генетические ландшафты всех четырех карт сходны в общих чертах, но отражают и своеобразие каждой популяции Новгородчины.

К популяции 1. Любытино (рис. 5, а) наиболее генетически близки центральные и южные русские популяции, а также белорусские и популяции Поволжья (эрзя, отчасти татары и башкиры). Генетическое влияние Русского Севера проявляется лишь в невысоком генетическом сходстве с соседними популяциями Архангельской и Воло-

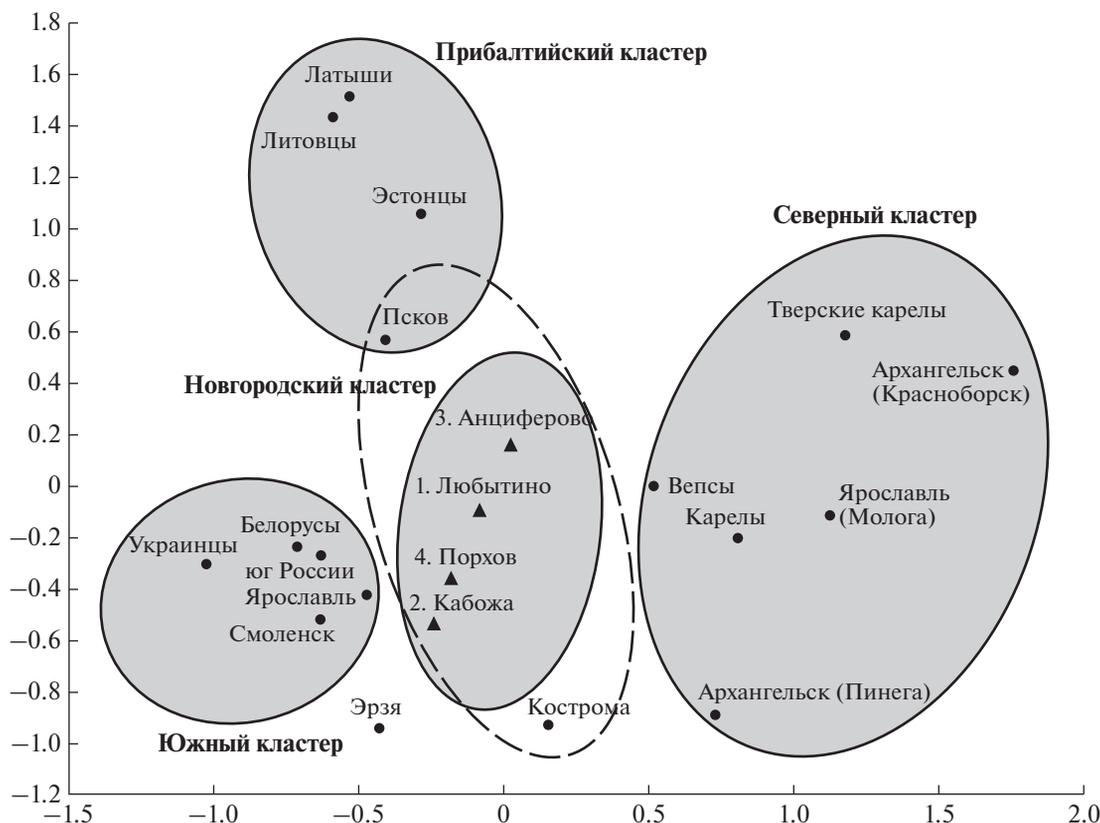


Рис. 4. Генофонд Новгородчины в контексте окружающих популяций. График многомерного шкалирования построен по частотам 19 гаплогрупп Y-хромосомы (E2a'd-M35, G-M201, I*-M170, I1-M253, I2a'c-P37, I2d-M223, J-M304, L-M20, N*-M231, N2a1-P43, Q-M242, R1a1'4-M198, R1b-M343, R2a-M124, T-M70, N3a1-B211; N3a2-M2118; N3a3-VL29; N3a4-Z1936). Величина стресса 0.12, алиенации 0.14.

годской областей. Однако оказывается, что микрорельеф местности до сих пор имеет значение для распределения “северных” и “южных” граней генофонда: носители гаплогруппы R1a оказались сконцентрированы в историческом центре Любытино, а гаплогруппы N3 – в деревнях, расположенных на периферии популяции.

Популяция 2. Кабожи (рис. 5,б) более других выражает свое генетическое сходство именно с центральными русскими популяциями: зеленая область генетического сходства компактна (разбита лишь популяцией тверских карел) и практически не заходит ни на юг, ни на север, ни на запад Восточной Европы.

Для популяции 3. Анциферово (рис. 5,в), расположенной вдали от рек, хотя и намечается “восточноевропейский” круг генетических родственных (желтые тона), но наиболее близкими оказываются генофонды центральных (Ивановская, Владимирская и Тульская области) и северных (Архангельская и Вологодская) русских, а также популяции карел (северных, южных и тверских) и вепсов. Иными словами, в генофонде Ан-

циферово значительно сильнее выражено влияние “севера” – северных русских и западных финноязычных популяций.

Карта генетических расстояний от популяции 4. Порхов (рис. 5,г) отличается ярко выраженным континуумом очень сходных с ним генофондов (ярко-зеленые тона), протянувшимся с северо-запада на юго-восток – от Белоруссии вдоль границы с Украиной до низовьев Дона. Такой плавный континуум переключается с гипотезой происхождения ряда северных славянских групп в результате миграции с территории Поднепровья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализом полиморфизма Y-хромосомы охвачены четыре популяции Новгородчины, представляющие как ее юго-западную часть (Шелонскую пятину), так и восточную (Бежецкую пятину), как ареал археологической культуры сопок (связываемой с летописными новгородскими словенами), так и ареал археологической культуры длинных курга-

нов (связываемых с летописными кривичами или же с балтами).

Ответ на основной вопрос — принадлежит генофонд Новгородчины к северному или же к южному “полюсу” русского генофонда — оказался непростым. Население Новгородчины, очевидно, отличается от генофонда типичных представителей Русского Севера (Архангельской области), что неожиданно, учитывая, что Русский Север был связан именно с Новгородской республикой. Но и к южному “полюсу” генофонд Новгородчины отнести нельзя. Вместо этого явно проявляется некая буферная зона, охватывающая популяции от Псковщины на западе до костромских краев на востоке и органично включившая в себя генофонд Новгородчины. Необходимо проведение детальных исследований генофонда Русского Севера и центральных русских популяций для того, чтобы выявить очертания и границы этой буферной зоны, особенностью которой является то, что в генофонд современных русских популяций включались генетические пласты дославянского населения, которые в разных секторах этой зоны могли быть генетически различны.

Второй важный вывод работы связан с тем, что все четыре популяции Новгородчины обладают большим генетическим сходством, формируя единый “новгородский” кластер в генетическом пространстве. Причем даже порховская популяция, входящая в состав современной Псковской области, генетически решительно отделилась от нее, присоединившись к географически отдаленным популяциям на востоке Новгородчины. На первый взгляд, это противоречит ранее сделанному наблюдению, что “новгородские популяции ... несмотря на их географическую близость к псковской популяции, удалены от последней в большей степени ..., чем от остальных русских популяций” [20]. В действительности же наши новые данные не противоречат, а уточняют выводы работы [20]: генофонд Псковщины оказывается гетерогенным, и население его восточного Порховского района генетически присоединяется к новгородцам, а основной массив псковских популяций демонстрирует умеренные отличия от них (но отнюдь не максимальные, как предполагалось в [20]).

Сходство разных новгородских групп друг с другом показало преувеличенность наших опасений, что поздние миграции и административные преобразования последних пятиста лет изменили генофонды русских земель. Более того, отличие генофонда популяции Анциферово от массива трех остальных новгородских популяций (и западной, и восточных) можно объяснить лишь рельефом местности. Три сходных популяции Новгородчины располагаются на реках, с которыми связывают расселение славян. И лишь ландшафт

Анциферово (описанный в разделе Материалы и методы) не отвечает требованиям славянских поселений и соответствует, скорее, местам, типичным для дославянского населения. Конечно же, это лишь гипотеза, требующая тщательной проверки. Но, тем не менее, очевидно, что необходимы дальнейшие исследования других популяций Новгородчины (как и других областей русского ареала) с обязательным учетом истории сложения локальных и региональных популяций. Как мы видели, нарушение этого подхода и изучение “Новгородской области в целом” привело авторов работ [4, 20] к диаметрально противоположным результатам.

Третий вывод работы связан с поиском истоков пласта дославянского населения в генофонде Новгородчины. Пятую часть генофонда составляют варианты гаплогруппы N3, причем оба основных европейских варианта — условно “финский” N3a4 и условно “прибалтийский” N3a3 — представлены с примерно равными частотами. Анализ филогенетической сети гаплотипов впервые выявил в пределах этой гаплогруппы особый “балто-славянский” кластер (характерный в том числе для балтоязычных литовцев, но нехарактерный для финноязычных эстонцев). Новгородские популяции не относятся к “балто-славянскому” кластеру. Это позволяет предполагать, что и гаплогруппа N3a3 (а не только N3a4) унаследована ими не от славянского и не от балтского компонентов в их генофонде. Поэтому заметную (как минимум, пятую) часть Y-хромосомного генофонда Новгородчины можно связывать с финноязычным населением, которое, вероятно, унаследовало многие черты предшествующего мезолитического населения Северо-Восточной Европы.

Выражаем благодарность за консультации профессору С.-Петербургского университета д. и. н. Л.С. Клейну и к. б. н. Д.В. Пежемскому (Музей антропологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 16-06-00303_а и программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Молекулярная и клеточная биология”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Балановская Е.В., Балановский О.П.* Русский генофонд на Русской равнине. М.: Луч, 2007. 416 с.
2. *Балановская Е.В., Балановский О.П., Спицын В.А. и др.* Русский генофонд. Геногеография сывороточных генных маркеров (*HP, GC, PI, TF*) // Генетика. 2001. Т. 37. № 8. С. 1125–1137.
3. *Балановская Е.В., Балановский О.П., Спицын В.А. и др.* Русский генофонд. Геногеография эритроцитарных генных маркеров (*ACPI, PGMI, ESD, GLO1, 6-PGD*) // Генетика. 2001. Т. 37. № 8. С. 1138–1151.

4. *Fechner A., Quinque D., Rychkov S. et al.* Boundaries and clines in the west Eurasian Y-chromosome landscape: Insights from the European part of Russia // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2008. V. 137. P. 41–47. doi 10.1002/ajpa.20838
5. *Балановская Е.В., Пежемский Д.В., Романов А.Г. и др.* Генофонд Русского Севера: славяне? Финны? Палеоевропейцы? // *Вест. Московского ун-та. Сер. XXIII “Антропология”.* 2011. № 3. С. 27–58.
6. *Morozova I., Evsyukov A., Kon'kov A. et al.* Russian ethnic history inferred from mitochondrial DNA diversity // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2012. V. 147. P. 341–351. doi 10.1002/ajpa.21649
7. *Kushniarevich A., Utevska O., Chuhryaeva M. et al.* Genetic heritage of the Balto-Slavic speaking populations: a synthesis of autosomal, mitochondrial and Y-chromosomal data // *PLoS One.* 2015. V. 10. e0135820. doi 10.1371/journal.pone.0135820
8. *Гончарова Н.Н.* Антропология славян новгородских и их генетические связи: Автореф. канд. дис. ... антропол. наук. М., 1995. 24 с.
9. *Санкина С.Л.* Этническая история средневекового населения Новгородской земли. СПб.: Дмитрий Буланин, 2000. 110 с.
10. *Платонов С.Ф.* Смутное время. Очерк истории внутреннего кризиса и общественной борьбы в Московском государстве XVI и XVII веков // *Собр. соч. по рус. истории.* СПб.: Стройлеспечать, 1994. Т. 2. 640 с.
11. *Беседин Г.И.* К вопросу о групповом (по крови) распределению русских // *Русская антропология.* 1927. Т. 16. С. 28.
12. *Бунак В.В.* Геногеографические зоны Восточной Европы, выделяемые по факторам крови АВО // *Вопр. антропологии.* 1969. Т. 32. С. 6–28.
13. *Спицын В.А., Куххойзер В., Макаров С.В. и др.* Генофонд русского народа. Частоты генетических маркеров // *Генетика.* 2001. Т. 37. № 3. С. 386–401.
14. *Лимборская С.Л., Хуснутдинова Э.К., Балановская Е.В.* Этногеномика и геногеография народов Восточной Европы. М.: Наука, 2002. 261 с.
15. *Лункина А.В., Денисова Г.А., Деренко М.В., Мальярчук Б.А.* Изменчивость митохондриальной ДНК в двух популяциях русского населения Новгородской области // *Генетика.* 2004. Т. 40. № 7. С. 975–980.
16. *Grzybowski T., Malyarchuk B.A., Derenko M. V. et al.* Complex interactions of the Eastern and Western Slavic populations with other European groups as revealed by mitochondrial DNA analysis // *Forensic Sci. Int. Genet.* 2007. № 1. P. 141–147. doi 10.1016/j.fsigen.2007.01.010
17. *Malyarchuk B., Derenko M., Grzybowski T. et al.* Differentiation of mitochondrial DNA and Y-chromosomes in Russian populations // *Hum Biol.* 2004. V. 76. P. 877–900. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15974299>.
18. *Козлов С.А.* Структура генофонда населения Русского Севера по аутосомным данным. 2017. In: *Генофонд.рф* http://xn--c1accbaafa1c.xn--p1ai/?page_id=21325.
19. *Wong E.H.M., Khrunin A., Nichols L. et al.* Reconstructing Genetic History of Siberian and Northeastern European Populations. <http://biorxiv.org>. 2015. doi 10.1101/029421
20. *Мальярчук Б.А., Деренко М.В.* Структура генофонда русского населения европейской части России по данным о распределении гаплогрупп Y-хромосомы // *Генетика.* 2008. Т. 44. № 2. С. 226–231.
21. *Roewer L., Willuweit S., Krüger C. et al.* Analysis of Y chromosome STR haplotypes in the European part of Russia reveals high diversities but non-significant genetic distances between populations // *Int. J. Legal. Med.* 2008. V. 122. P. 219–223. doi 10.1007/s00414-007-0222-2
22. *Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A. et al.* Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context // *Am. J. Hum. Genet.* 2008. № 1. P. 236–250.
23. *Балановская Е.В., Жабагин М.К., Агджоян А.Т. и др.* Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы применения в геногеографии и персонализированной медицине // *Генетика.* 2016. Т. 52. № 12. С. 1371–1387.
24. *Plumae A., Reidla M., Chukhryaeva M. et al.* Human Y chromosome haplogroup N: a non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across Language Families // *Am. J. Hum. Genet.* 2016. V. 99. P. 163–173. doi 10.1016/j.ajhg.2016.05.025
25. *Кошель С.М.* Геоинформационные технологии в геногеографии // *Современная географическая картография.* М.: Дата+, 2012. С. 158–166.
26. *Balanovsky O., Dibirova K., Dybo A. et al.* Parallel Evolution of Genes and Languages in the Caucasus Region // *Mol. Biol. Evol.* 2011. V. 28. P. 2905–2920. doi 10.1093/molbev/msr126
27. *Nei M.* Molecular population genetics and evolution // *Front. Biol.* 1975. V. 40. P. 1–288. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1228006>.
28. *StatSoft Russia,* 2016.
29. *Forster P., Harding R., Torroni A., Bandelt H.* Origin and evolution of native american mtDNA variation: A Reappraisal // *Am. J. Hum. Genet.* 1996. V. 59. P. 935–945.
30. *Fenner J.N.* Cross-Cultural Estimation of the Human Generation Interval for Use in Genetics-Based Population Divergence Studies // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2005. V. 423. P. 415–423.
31. *Burgarella C., Navascue M.* Mutation rate estimates for 110 Y-chromosome STRs combining population and father – son pair data // *Eur. J. Hum. Genet.* 2011. V. 19. P. 70–75. doi 10.1038/ejhg.2010.154
32. База данных STR гаплотипов Y-хромосомы, www.yhrd.org.
33. *Karmin M., Saag L., Vicente M. et al.* A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture // *Genome Res.* 2015. V. 25. P. 459–466. doi 10.1101/gr.186684.114

34. *Balanovsky O., Zhabagin M., Agdzhoyan A. et al.* Deep phylogenetic analysis of haplogroup G1 provides estimates of SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome and reveals migrations of Iranic speakers // *PLoS One*. 2015. V. 10. № 4. doi 10.1371/journal.pone.0122968
35. *Hallast P., Batini C., Zadik D. et al.* The Y-Chromosome Tree Bursts into Leaf: 13.000 High-Confidence SNPs Covering the Majority of Known Clades // *Mol. Biol. Evol.* 2014. V. 32. P. 661–673.
36. *Чухряева М.И., Павлова Е.С., Непольских В.В. и др.* Сохранились ли следы финно-угорского влияния в генофонде русского населения Ярославской области? Свидетельства Y-хромосомы // *Генетика*. 2017. Т. 53. № 3. С. 378–389.
37. YFull Y-chromosomal tree v5.02. <https://www.yfull.com/tree/> Проверено 04.04.2017.
38. *Хрунин А.В., Бебякова Н.А., Иванов В.П. и др.* Полиморфизм микросателлитов Y-хромосомы в русских популяциях севера и юга России на примере Курской и Архангельской областей // *Генетика*. 2005. Т. 8. № 8. С. 1125–1131.

Gene Pool of the Novgorod Population: Between the North and the South

E. V. Balanovska^{a,*}, A. T. Agdzhoyan^{b,a}, R. A. Skhalyakho^{a,b}, O. A. Balaganskaya^b, G. S. Freydin^c, K. G. Chernevskii^a, D. K. Chernevskii^a, G. D. Stepanov^{a,d}, Z. A. Kagazezheva^e, V. V. Zaporozhchenko^{a,b}, N. V. Markina^b, D. Palipana^c, S. M. Koshel^f, S. A. Kozlov^a, and O. P. Balanovsky^{b,a,}**

^aResearch Centre for Medical Genetics, Moscow, 115478 Russia

^bVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^cDepartment of Genetics, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

^dMoscow Institute of Physics and Technology, Dolgoprudny, Moscow oblast, 141701 Russia

^eKuban State Medical University, Krasnodar, 350063 Russia

^fDepartment of Cartography and Geoinformatics, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: balanovska@mail.ru

**e-mail: balanovsky@inbox.ru

We studied the Y-chromosome pool of the ethnic Russian population of Novgorod oblast (Russia) by 49 SNP and 17 STR markers. The total sample ($N = 191$) consists of four populations of the Novgorod region, including its southwestern (Shelon Pyatina) and eastern (Bezhet'sk Pyatina) parts. Altogether, these four populations represent both the area of the Sopki archaeological culture (supposedly linked with the Novgorod Slovians tribe known from the chronicles) and the area of the Long Barrows culture (supposedly linked with the Krivichi Slavic tribe or with Balts). The pronounced genetic differences between southern and northern Russian populations are well known from previous studies; however, the Novgorod gene pool turned out to be neither northern nor southern, but a representative of the intermediate buffer zone. This zone was identified in this study and included a set of regional Russian populations from Pskov in the west to Kostroma in the east. All four studied populations of Novgorod region are genetically similar. The minor differences among them might represent the medieval Slavic migrations along the rivers, which survived despite the massive demographic shifts during the following history. Haplogroup N3 comprises one-fifth of the Novgorod pool of paternal lineages, with conditionally "Finnic" N3a4 and conditionally "East Baltic Sea Coast" N3a3 clades being almost equally frequent. The N3a3 phylogenetic network revealed the specific "Balto-Slavic" cluster of STR haplotypes, which is frequent in Baltic-speaking Lithuanians but infrequent in Finno-Ugric speaking Estonians. The Novgorod haplotypes lie outside this cluster, indicating that the Novgorod population received both N3a3 and N3a4 from Finno-Ugric speaking populations of the region, which, in turn, acquired the Mesolithic gene pool of the Northeastern Europe.

Keywords: Russian gene pool, gene geography, Novgorod population, Y chromosome, SNP, STR, haplogroup N, phylogenetics.