Картина заселения мира от генетиков

Обзор истории заселения всего мира по данным последних исследований современной и древней ДНК от одного из самых известных коллективов палеогенетиков под руководством Эске Виллерслева. Представлена картина миграций в глобальном масштабе, пути освоения континентов и схемы генетических потоков между человеком современного типа и древними видами человека.

Читайте также ниже, в разделе «Мнения экспертов» комментарий проф. Л.С.Клейна «Насколько реально нашествие степняков на Центральную и Северную Европу?»

В Nature опубликована большая обзорная статья коллектива под руководством проф. Эске Виллерслева (Eske Willerslev) из Центра географической генетики (Centre for GeoGenetics) Университета Копенгагена, Дания, в которой представлена итоговая картина наших сегодняшних знаний об истории расселения человека по планете, полученных с использованием геномных исследований.

Кто остался в Африке

Авторы статьи упоминают, что самые ранние находки ископаемых останков анатомически современного человека были сделаны в Эфиопии и датируются 190-150 тыс. лет назад. Именно в Африке обнаружились корни филогенетического дерева митохондриальной ДНК человека, а исследования в пределах всего генома выявили наибольшее разнообразие в африканских популяциях по микросателлитам (STR – коротким тандемным повторам) и SNP (однонуклеотидному полиморфизму). Это полностью подтверждает теорию африканской прародины человечества.

Вопрос о месте появления анатомически современного человека в Африке, как пишут авторы, остается дискуссионным, рассматривается гипотеза и о появлении его одновременно с в нескольких центрах, связанных между собой. Получены также доказательства того, что в Африке люди анатомически современного типа в какие-то моменты метисировались с древними видами *Homo* (в современных геномах найдены следы включений древней ДНК, которые могли появиться 1,3-1,2 млн лет назад, то есть только в Африке).

Африканские ископаемые останки плохо подходят для генетического анализа, так как ДНК в жарком климате сильно деградирует, поэтому в настоящее время имеется только один прочитанный древний геном из Эфиопии (обзор статьи на сайте). Так что историю формирования геномного ландшафта Африки пока возможно исследовать только путем анализа современных геномов.

Наиболее древняя ветвь бушменов (San), по геномным данным отделилась от остальных популяций 160-110 тыс. лет назад; по всей видимости бушмены (говорящие на «щелчковых» языках) были широко расселены по Африке, но постепенно замещались другими племенами и мигрировали на юг Африки около 50 тыс. лет назад.

Современный геномный ландшафт Африки был сформирован в ходе множественных миграций и эпизодов смешения популяций. Наиболее важными были миграции популяций, говорящих на языке банту, из их прародины в высокогорье Нигерии и Камеруна на большую часть территории субсахарной Африки в течение последних 4 тыс. лет. При этом они смешивались с популяциями охотников-собирателей и частично замещали их. Другая важная миграция – скотоводов из Южного Судана в Восточную и Центральную Африку, что произошла около 7 тыс лет назад, и миграции племен скотоводов и земледельцев из Эфиопии в Кению и Танзанию около 5 тыс. лет назад.

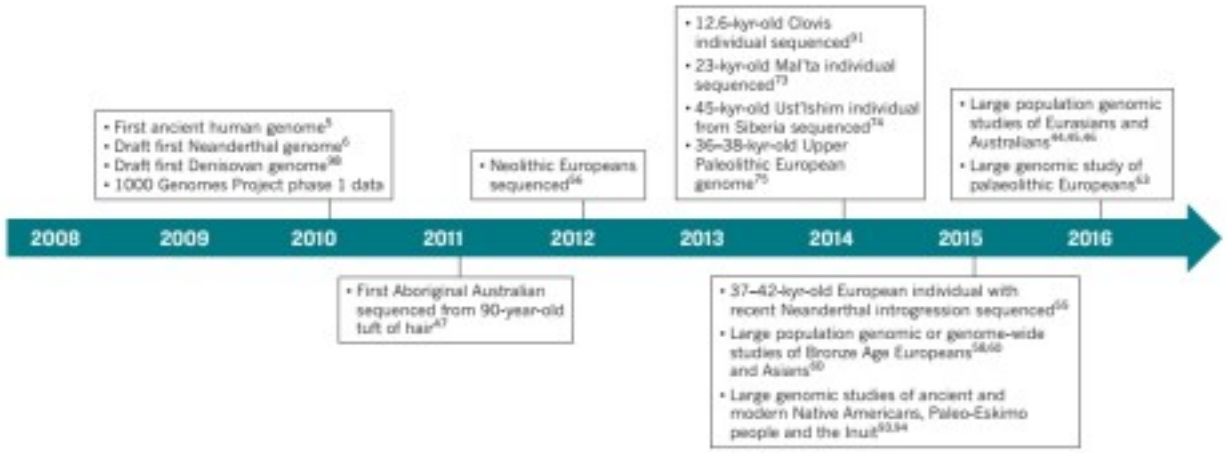
Исход из Африки в Евразию

Миграция популяции *Homo sapiens* из Африки – главное событие эволюционной истории человека. Многие события на этом пути еще оставляют простор для дискуссий, в том числе оценка точного времени выхода из Африки (от 100 до 50 тыс. лет назад), точный путь миграции – северный, через Египет, или южный, через Аравийский полуостров и др. Ну и самое главное — один ли раз популяция сапиенсов вышла из Африки или перед основным выходом была «репетиция».

Три последних исследования, основанных на полногеномных данных (статьи Mallick et al., 2016 ; Pagani et al., 2016 ; Malaspinas et al., 2016) не дают однозначного ответа на этот вопрос, но не отрицают немногочисленного раннего выхода из Африки. Этот ранний выход не оставил генетического следа в современном населении Евразии, но след его был найден у папуасов Новой Гвинеи (2% от генома).

Убедительно показано, что в процессе расселения по Евразии сапиенсы метисировались с неандертальцами. Наиболее вероятно, основная метисация произошла вскоре после выхода из Африки, примерно 65-50 тыс. лет назад. Поскольку выяснилось, что популяции в Восточной Азии содержат на 20% больше неандертальских последовательностей, чем в Европе, предполагают, что они получили дополнительный поток генов от неандертальцев.

Возможно, картина межвидового взаимодействия была еще более сложной. Так, секвенирование древнего генома Oase 1, возрастом 40 тыс. лет, из Румынии (обзор статьи на сайте) показало, что он несет следы совсем недавней метисации с неандертальцами , которая, очевидно, происходила уже в Европе. Хотя этот индивид не оставил генетического наследства в современных популяциях, так что этот след затух.



Хроника важнейших открытий на пути изучения эволюционной геномики человека.

Заселение Европы

Генофонд европейских популяций сформировался из , по меньшей мере, трех источников, которые внесли свой вклад в разное время (обзор статьи на сайте). Первые анатомически современные люди появились в Европе около 43 тыс. лет назад – эти верхнепалеолитические охотники-собиратели практически не оставили следа в генофонде современных европейцев. В период Последнего ледникового максимума, около 26 тыс. лет назад, в связи с резкими колебаниями климата их генофонд был почти полностью замещен.

Около 11 тыс. лет назад, после отступления ледника немногочисленные популяции, пережившие ледниковый период в климатических рефугиумах, стали активно расселяться. Произошло важнейшее культурное событие – переход к производящему хозяйству, начавшийся с одомашнивания растений и животных. Первые очаги неолитической революции возникли в нескольких регионах Плодородного полумесяца. Анализ древней ДНК дал возможность проследить, что эти популяции земледельцев распространялись в основном из Центральной Анатолии в Европу, а другие регионы Плодородного полумесяца внесли лишь очень ограниченный генетический вклад в европейских земледельцев (обзор статьи на сайте). Земледельцы достигли Иберийского п-ва около 7 тыс. лет назад и появились в Британии и Скандинавии около 6 тыс. лет назад. Геномные данные показали, что процесс распространения сельского хозяйства сопровождался массовой миграцией групп земледельцев и ассимиляцией локальных охотников-собирателей. Иными словами, неолитический образ жизни

прокладывал путь по Европе, скорее, с миграциями людей, нежели только с передачей идей и культуры. Неолитическая революция привела к увеличению эффективного размера популяций.

Вторую масштабную волну миграций в Европу в эпоху позднего неолита и раннего бронзового века (около 4,5 тыс. лет назад) связывают с миграцией скотоводов из понто-каспийских степей, принадлежащих к ямной культуре (обзор статьи на сайте). Они, в свою очередь, были потомками охотников-собирателей с территории современной России, и, вероятнее всего, с Кавказа (обзор статьи на сайте). Степная миграция, как считают, принесла новые технологии и инновации, например, навыки верховой езды; есть мнение, правда, весьма спорное, что она была связана с распространением в Европу индоевропейских языков. Так или иначе, поздний неолит и бронзовый век были очень динамичными периодами, в эту эпоху сложилось множество археологических культур.

Итак, три компонента, по современным представлениям объединившихся в генофонде европейцев, это постледниковые охотники-собиратели, неолитические земледельцы из Анатолии и кочевники из понто-каспийских степей. Эти компоненты могут объяснить большую часть генетического разнообразия в современных европейских популяциях. Так, неолитический компонент земледельцев хорошо сохранился в южноевропейских популяциях, например, на Сардинии. Окончательно генетический ландшафт Европы сформировался под влиянием поздних миграций и смешений. Генетические вариации в современных популяциях в большой степени коррелируют с географией, разнообразие снижается с юга на север.

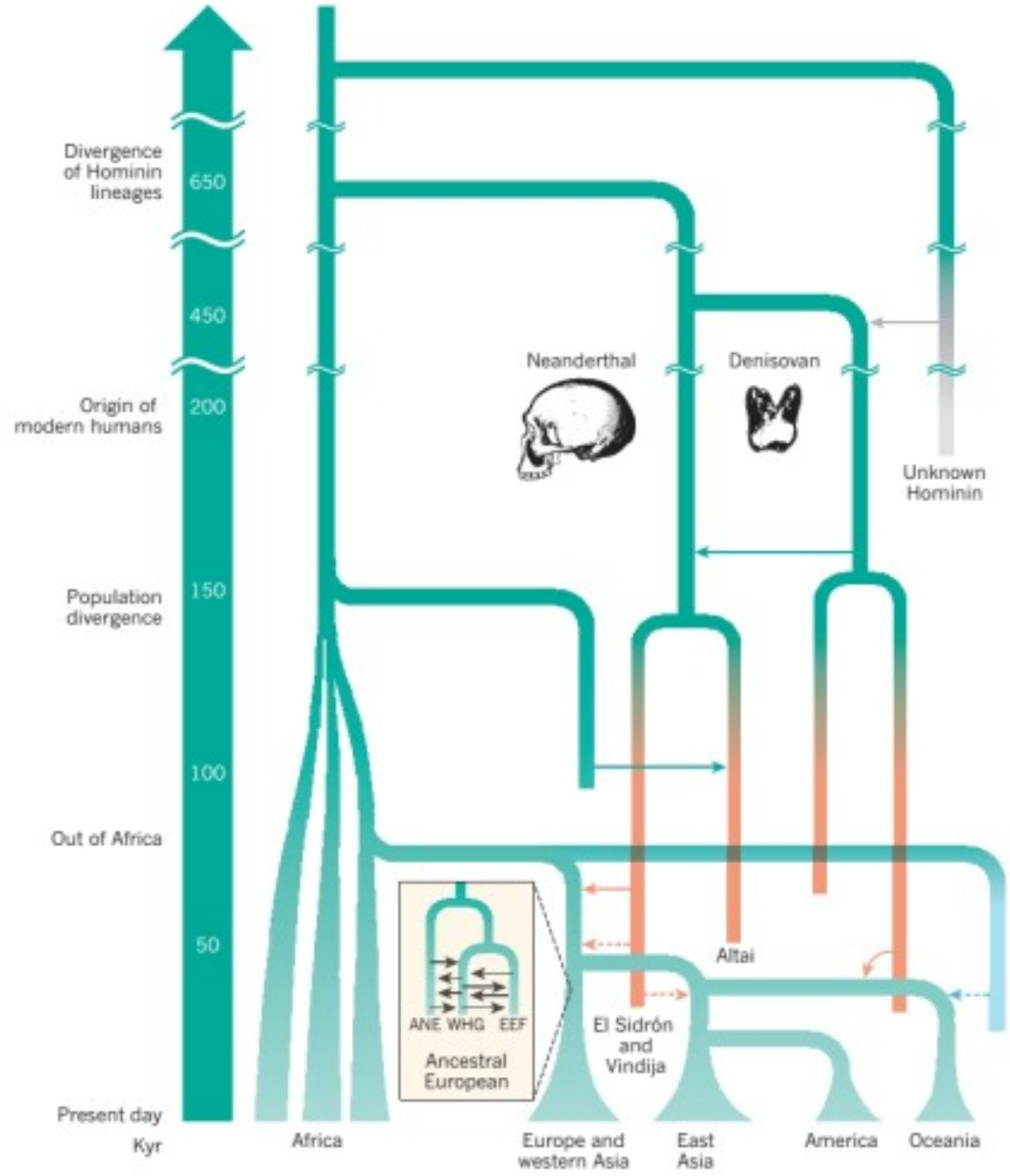
Заселение Азии, Австралии и Океании

Много доказательств за то, что Азия была заселена в ходе двух волн миграций. Одна волна включала предков австралийцев и папуасов Новой Гвинеи, а другая — предков восточно-азиатских популяций. Хотя есть доказательства и в пользу одной волны. Детали же остаются неизвестными. Исследования древних геномов: со стоянки Мальта в Сибири (24 тыс. лет назад, обзор статьи на сайте), из Усть-Ишима, также в Сибири (45 тыс. лет назад), со стоянки Костенки в Центральной России (36 тыс. лет назад) и их сравнение с современными геномами показало, что разделение двух больших ветвей человечества – западно-евразийской и восточно-азиатской, произошло от 45 до 36 тыс. лет назад.

Работа, в который был секвенирован (с низким покрытием) 101 древний геном бронзового века (см. обзор статьи на сайте), показала, что почти одновременно с миграцией степняков ямной культуры на запад, в Европу произошла и миграция их на восток, в Азию (около 5 тыс. лет назад), где они смешались с восточно-азиатскими популяциями с формированием афанасьевской культуры, которая затем сменилась культурой Синташта, пришедшей из Европы.

Что касается Австралии и Океании, то по археологическим свидетельствам люди достигли древнего материка Сахула (объединявшего Австралию и Новую Гвинею) 55-47,5 тыс. лет назад. Морфологический анализ скелетов и некоторые данные археологии указывают на две волны миграции, но геномное исследование говорит в пользу одной волны, которая разделилась на предков австралийских аборигенов и папуасов Новой Гвинеи; популяция австралийских аборигенов несет признаки изоляции до недавнего времени (обзор статьи на сайте).

Исследование широкогеномных SNP-данных современных жителей Океании подтверждает предположение археологов, что полинезийцы, населяющие треугольник островов в Тихом океане, это потомки от смешения меланезийских и восточно-азиатских популяций. Вопрос, достигали ли полинезийцы Америки и внесли ли вклад в генофонд местного населения, остается дискуссионным. Довод в пользу этого сценария получен при исследовании древних кур из Южной Америки. Геномное исследование древнего индивида из Бразилии показало его близость к полинезийцам. Хотя не исключено и влияние поздних контактов.



Упрощенная модель эволюционной истории человека. Показаны генетические потоки между популяциями и примерная датировка разделения ветвей. Хорошо обоснованные связи между популяциями анатомически современного человека и древними видами человека показаны сплошными линиями, гипотептические – пунктирными.

Заселение Америки

Самое древнее свидетельство присутствия человека в Америке – около 15-14 тыс. лет назад, широкое расселение по двум континентам связано с культурой кловис (13-12,6 тыс. лет назад). Но Но до времени 13 тыс. лет назад большая часть Северной Америки была покрыта льдом , и продвижение из Берингии на юг было невозможно. После частичного таяния ледовых щитов образовался коридор примерно 1 500 км шириной, около 12,6 тыс. лет назад этот коридор был населен животными и приспособлен для обитания человека, по нему люди пошли вглубь континента. Второй путь на юг, возникший раньше, около 14 тыс. лет назад, проходит вдоль свободного ото льда западного побережья Северной Америки.

На основании морфологии черепа и анализа орудий, было выдвинуто предположение, что ранние американцы не были прямыми предками современных индейцев, а были родственны австрало-меланезийцам, полинезийцам, айнам или европейцам, а позднее оказались замещены или ассимилированы предками индейцев из Сибири. Однако ряд геномных исследований опровергли это предположение. Появилось несколько доказательств генетической связи палеоамериканцев с современными индейцами: это человек культуры кловис (12,6 тыс. лет назад) и Кенневикский человек (9,5 тыс. лет назад), см. обзор статьи на сайте.

Время расхождения между населением Сибири и американскими индейцами на основе полногеномного анализа указывает на формирование генофонда коренных американцев около 23 тыс. лет назад. По-видимому, около 8 тыс. лет мигранты из Сибири находились в изоляции в Берингии, а затем стали продвигаться на восток и на юг Америки. Секвенирование генома со стоянки Мальта (24 тыс. лет назад) показало, что в генофонде мигрантов в Америку смешались как линии, родственные образцу из Мальты, так и какая-то еще неизвестная восточно-азиатская популяция (обзор статьи на сайте)

В этом же русле оказалось и обнаружение австрало-меланезийского следа в популяциях американских индейцев из Бразилии (обзор двух статей на сайте). Остается нерешенным вопрос, был ли это поздний поток генов или он влился в самом начале в мигрирующую популяцию. Как показали полученные в этих работах геномные данные, 14-13 тыс. лет назад разделились две мигрирующие ветви: южная ветвь америндов, и северная — атабасков. Было показано, что эти ветви были потомками одной волны миграции из Сибири; вопрос, на какой территории произошло разделение, окончательно не решен.

Инуиты – население американской Арктики, как было показано, произошли от другой миграции, чем остальные коренные американцы. Секвенирование генома индивида возрастом 4 тыс. лет назад из Гренландии показало, что палеоэскимосы появились в результате независимой от остальных палеоамериканцев миграции, а около 700 лет назад были генетически заменены популяцией инуитов.



Основные миграции человечества, полученные по анализу геномных данных. Некоторые миграционные пути остаются под вопросом, они показаны пунктирными линиями. CA – Центральная Анатолия; FC – Плодородный полумесяц; IP – Иберийский полуостров; PCS – понто-каспийские степи.

Подарок от денисовцев

Другой вид древнего человека – денисовцы – также жили в Евразии до появления там анатомически современного человека. Денисовцы нам известны только по геному, извлеченному из фаланги пальца и трех зубов, найденных в Денисовой пещере на Алтае. Они наиболее генетически близки к неандертальцам, а отличия говорят о расхождении между этими линиями от 400 до 200 тыс. лет назад. Особенность денисовцев в том, что они несут генетический вклад ранних видов человека, возможно, *Homo erectus*.

Денисовцы также метисировались с современными людьми. Некоторые популяции, например меланезийцы, жители Океании, несут 3-6% денисовской ДНК в своем геноме, континентальные популяции Юго-Восточной Азии — 0,1-0,3%. В подавляющем большинстве случаев отбор действует против включений в геном из древних видов, но некоторые неандертальские и денисовские аллели оказываются полезными – помогают адаптироваться к окружающей среде, в которой неандертальцы и денисовцы жили гораздо дольше, чем современные люди. Так, было показано, что жители Тибета получили от денисовцев аллель адаптации к гипоксии в условиях высокогорья. Но конкретные детали метисации с денисовцами еще

неясны, потому что неизвестен ареал обитания денисовцев, и нет определенных предположений о том, где они могли встречаться с сапиенсами.

Отбор и адаптация

С приходом в Евразию современный человек столкнулся с разными новыми факторами окружающей среды. Помимо более холодного климата, к которому надо было приспосабливаться, в Евразии человек получает гораздо меньше ультрафиолетового издучения, чем в Африке. Популяции, живущие близ экватора, имеют темную кожу для защиты от ультрафиолета. Но какое-то количество УФ- лучей необходимо для выработки в организме витамина D, поэтому в умеренном и северном поясе идет отбор на светлую кожу, пропускающую ультрафиолет. В этот отбор включены несколько генов, включая *MC1R, SLC24A5* и *SLC45A*.

Изменения в рационе, связанные с неолитическим переходом к сельскому хозяйству, запустили отбор по гену *LCT*: повышалась частота аллеля, который обеспечивал толерантность к лактозе, позволяющую пить молоко во взрослом возрасте; этот аллель широко распространился в популяциях Европы и Африки. Авторы приводят это как пример биологической и культурной эволюции, идущих бок-о-бок.

Адаптация к местным патогенам происходила путем отбора по генам иммунитета, в том числе по генам главного комплекса гистосовместимости, и в этом отборе оказались поддержаны аллели, заимствованные от неандертальцев.

Что касается генетического вклада неандертальцев в геном современного человека, авторы приводят данные, полученные при моделировании, что изначальная величина этого вклада достигала 10%. Эта доля соответствовала соотношению эффективных размеров популяций сапиенсов и неандертальцев. Есть точка зрения, что неандертальцы исчезли не из-за суровых условий среды и не из-за того, что не выдержали конкуренции с сапиенсами, а просто генетически растворились в них (модель абсорбции).

В заключение авторы говорят, что, хотя исследования древней ДНК в последние годы бурно развиваются (несколько лет назад речь шла о единичных древних геномах, сейчас они исчисляются сотнями), сегодня палеогеномика переживает стадию своего детства. Продолжающиеся работы по секвенированию и анализу как древних, так и современных геномов, особенно из регионов, которые пока плохо изучены, поможет получить более полную картину событий, сформировавших культурное и генетическое разнообразие современного человечества.

текст Надежды Маркиной

Источник:

Tracing the peopling of the world through genomics

Rasmus Nielsen, Joshua M. Akey, Mattias Jakobsson, Jonathan K. Pritchard, Sarah Tishkoff & Eske Willerslev

Nature, 2017, V. 541, P. 302-310. doi:10.1038/nature21347

http://www.nature.com/nature/journal/v541/n7637/full/nature21347.html