

Древняя ДНК Европы. Верхний палеолит и мезолит.

Олег Балановский

Фрагмент из книги "Генофонд Европы"

8.3. Верхний палеолит и мезолит

ГЕНОМ ИЗ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ (КОСТЕНКИ)

РОДСТВЕННИК ОЧЕНЬ МНОГИМ

Яркий штрих к картине формирования генофонда Европы добавил секвенированный геном верхнепалеолитического человека со стоянки Костенки-14 под Воронежем, на берегу Дона. Это всемирно известная археологическая стоянка, одна из наиболее изученных в Восточной Европе (рис. 8.4). Скелет найденного здесь мужчины датируется временем 36-39 тыс. лет назад – он один из самых древних неантропов в Европе. А его геном – один из самых древних секвенированных геномов *Homo sapiens*: древнее его только геном образца из Усть-Ишима (45 тыс. лет) и практически синхронен рассмотренный выше геном Oase 1 из Румынии (37-42 тыс. лет).

Митохондриальный геном образца Костенки-14 (K 14) был секвенирован еще в 2010 году — он относится к гаплогруппе U2. А в 2014 году коллективом под руководством Эске Виллерслева (Eske Willerslev), Дания, удалось секвенировать и его ядерный геном [Seguin-Orlando et al., 2014]. Y-хромосома образца из Костенок принадлежит к гаплогруппе C-M130, так же как и у мезолитического охотника-собирателя Ла Бранья из Испании. Аутосомный геном Костенок-14 сравнили (рис. 8.5) с другими древними секвенированными геномами (их локализация и датировки даны на рис. 8.4) и геномами современного населения Евразии (2091 человек из 167 популяций).

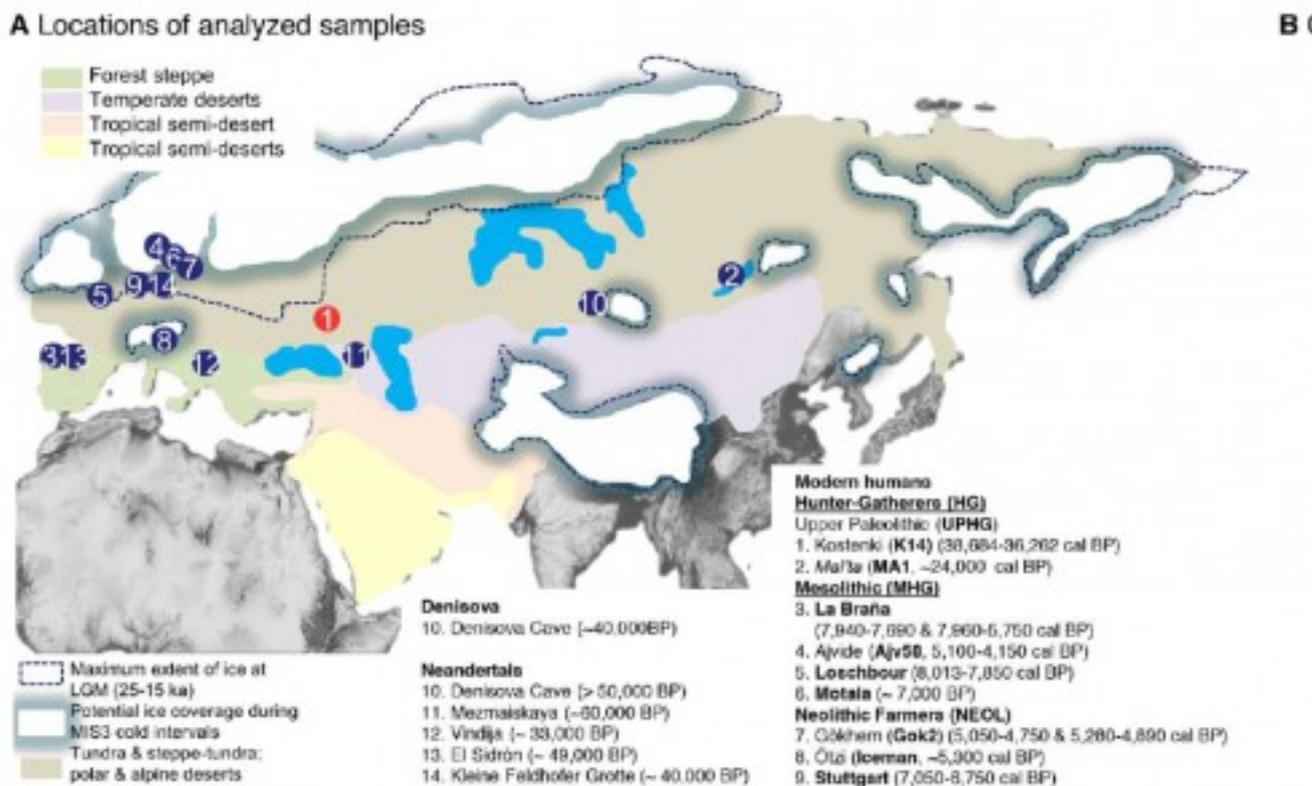


Рис. 8.4. Местоположение стоянки Костенки-14 и мест нахождения образцов других изученных древних геномов [Seguin-Orlando et al., 2014]. ВЕРХНИЙ ПАЛЕОЛИТ: 1. Костенки (K14, 38.7-36.3 тыс. лет), 2. Мальта (MA1, 24 тыс. лет). МЕЗОЛИТ: 3. Ла Бранья (7.9-7.7 тыс. лет и 8-5.8 тыс. лет), 4. Альвиде (5.1-4.1 тыс. лет), 5. Лошбор (8-7.9 тыс. лет), 6. Мотала (7 тыс. лет). НЕОЛИТ: 7. Гёкхейм (Gok2), (5-4.8 тыс.лет и 5.3-4.9 тыс. лет), 8. Отзи (тирольский ледяной человек, 5.3 тыс. лет), 9.Штуттгарт (7-6.8 тыс. лет) ДЕНИСОВЕЦ: 10.Денисова пещера (ок. 40 тыс. лет). НЕАНДЕРТАЛЬЦЫ 10. Денисова пещера

(>50 тыс. лет), 11. Мезмайская (ок. 60 тыс. лет), 12. Пещера Виндия (ок. 33 тыс. лет), 13. Эль Синдрон (ок. 49 тыс. лет), 14. Малый Фельдхофер грот (ок. 40 тыс. лет).

B Clustering analysis

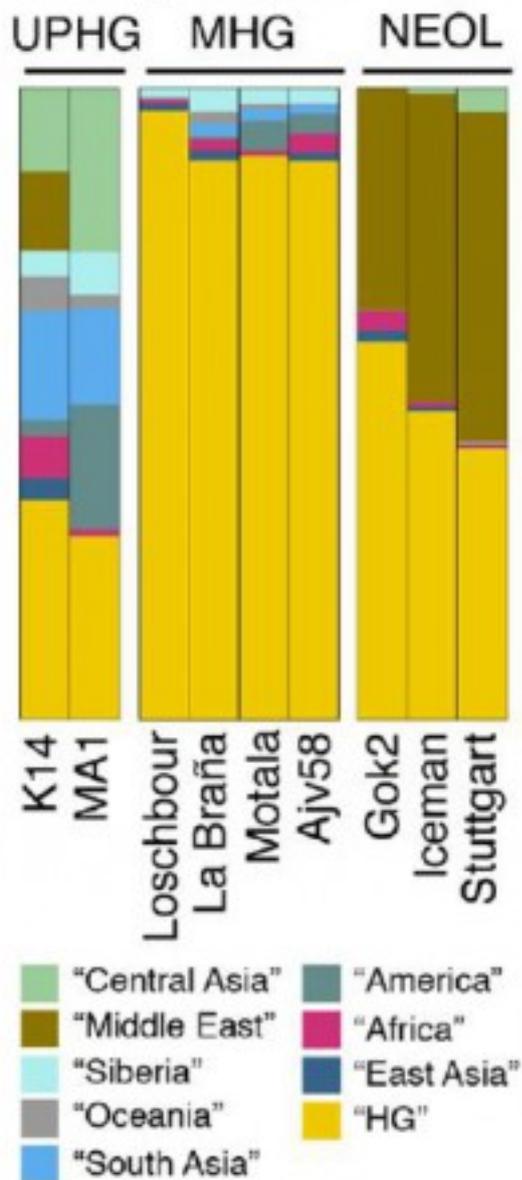


Рис. 8.5. Оценка доли в древних геномах генома охотников-собирателей и восьми компонентов современного населения разных географических регионов (метод кластерного анализа) [Seguin-Orlando et al., 2014]. UP – верхний палеолит, М – мезолит. HG – охотники-собиратели, NEOL – неолитические земледельцы. K14 – Костенки-14, MA1 – Мальта, Loschbour – Лошбор, La Braña – Ла Бранья, Motala – Мотала, Aiv58 – Альвиде, Gok2 – Гёкхем, Iceman – тирольский «ледяной человек», Stuttgart – Штуттгарт.

При этом обнаружена удивительная картина: геном из Воронежских Костенок так же, как и геном из Байкальской Мальты, содержит все восемь генетических компонентов из восьми крупных регионов современной ойкумены. Похоже, что в его геноме содержатся аллели, которые впоследствии разошлись по всем основным группам современного населения.

Из всех древних геномов образец из Костенок наиболее близок к геномам мезолитических охотников-собирателей (Лошбор, Ла Бранья), а также к геному верхнепалеолитического мальчика со стоянки Мальта в Восточной Сибири (MA1, 24 тыс. лет). На основании этого сходства в работе сделан вывод об интенсивных потоках генов, связывающих верхнепалеолитические популяции Сибири с предками мезолитических жителей Европы.

Эта работа несколько проясняет и загадочный «четвертый элемент» — тот «базальный» компонент генофонда Европы, который проявился при моделировании истории сложения генофонда Европы в работе [Lazaridis et al., 2014] (см. раздел 8.4, рис 8.20) — предковой евразийской группой, которая внесла свой большой вклад и в геном неолитических земледельцев. Из аналогичной по методам модели, созданной в рассматриваемой работе [Seguin-Orlando et al., 2014], следует (рис. 8.6), что в геном человека из Костенок эти таинственные «базальные евразийцы» внесли не менее важный вклад, чем и верхнепалеолитические западные евразийцы. Также из модели следует, что он имел и общих, хотя и более отдаленных предков с древними северными евразийцами восточного ствола.

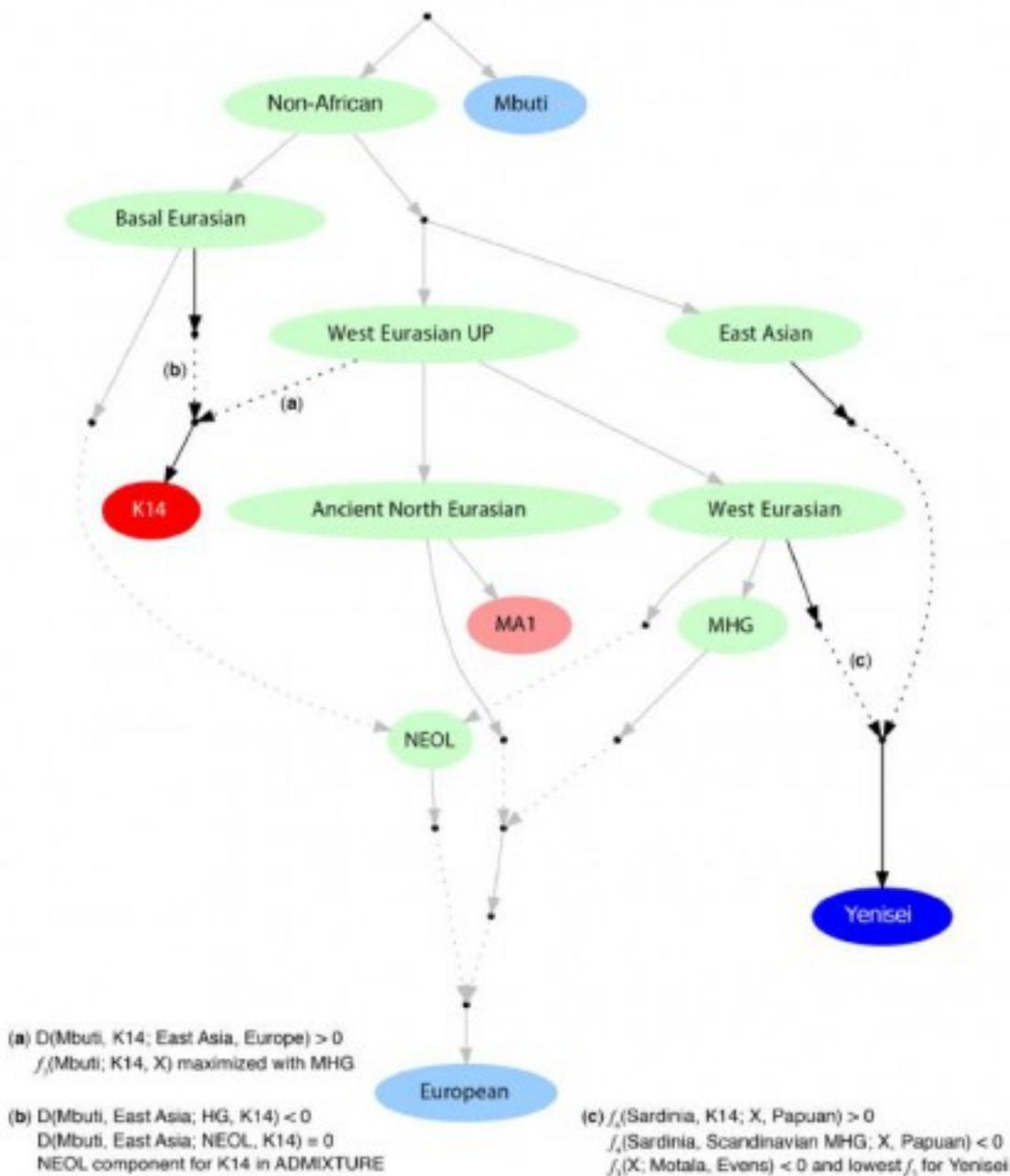


Рис. 8.6. Предполагаемые генетические связи между восточноевропейским образцом из Костенок (K14), сибирским образцом из Мальты (MA1) и генофондами древнего и современного населения [Seguin-Orlando et al., 2014]. ОБОЗНАЧЕНИЯ: Basal Eurasia – базальная евразийская группа популяций, West Eurasian UP – верхнепалеолитические западные евразийцы, Ancient

North Eurasian – древние популяции Северной Евразии, MNG – мезолитические охотники-собиратели, NEOL – неолитические земледельцы, Yenisei – современные популяции на Енисее (хакасы), European – современные европейцы, Mbuti – пигмеи мбути.

Из рассмотренных геномов 167 современных популяций геном из Костенок (K14) наиболее сходен с населением Европы, а в ее пределах – с геномами северных европейцев. Некоторое сходство отмечалось с современными популяциями Сибири (из изученных — особенно с хакасами), с популяциями Ближнего Востока и Кавказа, при этом практически отсутствует генетическое сходство с населением Восточной Азии (рис. 8.7).

Исходя из сравнительно анализа человека из Костенок и накопленных данных о геномах древнего и современного населения Евразии, сделан вывод [Seguin-Orlando et al., 2014] о раннем разделении популяций Восточной и Западной Евразии: верхнепалеолитический человек из Костенок принадлежал к западной евразийской линии микроэволюции (по антропологической классификации их, видимо, можно отнести к европеоидам), которая уже отделилась от населения Восточной Евразии (по антропологической классификации их, видимо, можно отнести к монголоидам). Исходя из датировки человека из Костенок (K14), это разделение этих двух стволов генофонда Евразии (западноевразийского и восточноевразийского) произошло не позже, чем 36 тыс. лет назад. Поскольку у костенковского образца не обнаружена генетическая связь с современным населением Меланезии (напомним, что такая связь была выявлена с денисовцем) и Австралии, сделан вывод, что предки австралийцев и меланезийцев отделились от общего ствола еще раньше развилки западноевразийских и восточноевразийских генофондов.

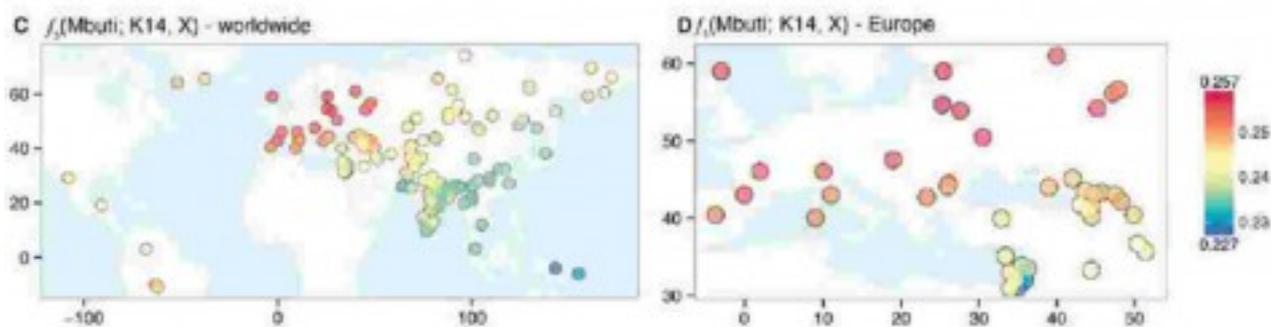


Рис. 8.7. Генетическое сходство между верхнепалеолитическим человеком из Костенок (K14) и современными популяциями мира (слева) и Европы (справа) [Seguin-Orlando et al., 2014]. ОБОЗНАЧЕНИЯ. Более теплые цвета, в соответствии со шкалой (справа) указывают на большее генетическое сходство, холодные тона – на меньшее сходство.

ОСКОЛКИ МЕТА-ПОПУЛЯЦИИ ЕВРАЗИИ

В целом, обобщая накопленные данные по изучению древних геномов, можно сделать важный вывод, что в Европе, начиная с верхнего палеолита, существовала метапопуляция, неразрывно связанная с другими генофондами Евразии, и генетический след этой метапопуляции прослеживается и сегодня. Причем этот верхнепалеолитический генетический вклад у современных северных европейцев относительно выше, чем у южных. В целом генетическая картина колонизации Европы от верхнего палеолита до наших дней оказалась гораздо сложнее, чем представлялось ранее – до подробного изучения древней ДНК.

ЕВРОПЕОИДНЫЙ КОМПОНЕНТ В СИБИРИ (МАЛЬТА)

ДРЕВНИЙ ОБРАЗЕЦ ИЗ ЭРМИТАЖА

Еще один важный, уже не раз упоминавшийся выше и один из древнейших изученных на сегодняшний день геномов происходит с позднепалеолитической стоянки Мальта, близ озера Байкал (рис. 8.8), возрастом около 24 тысяч лет. Он был изучен под руководством Эске Виллерслева международной командой, включившей и меня в числе многочисленных других

коллег [Ragvalan et al., 2013].

Части скелета, принадлежавшего мальчику со стоянки Мальта (МА-1), находились в коллекции Эрмитажа. Ведь Мальта (ударение на последний слог) — это одна из самых известных стоянок человека позднего палеолита, место множества археологических находок. Например, что именно там были найдены 30 знаменитых сибирских «палеолитических Венер» — скульптурных женских изображений верхнего палеолита (другие «палеолитические Венеры» обнаружены лишь в Европе, рис. 8.8). Благодаря полногеномному исследованию мальчика из Мальты и его неожиданным результатам мировая известность этой сибирской стоянки еще больше возросла.



Рис. 8.8. Географическое положение верхнепалеолитических стоянок Мальта (красный треугольник) и Афонтова гора (красный кружок) в Сибири [Ragvalan et al., 2013]. Также указаны: местоположения палеолитических образцов с гаплогруппой U мтДНК (черные треугольники): 1. Оберкассель (Германия), 2. Холе Фельс (Германия), 3. Дольни Вестонице (Чехия), 4. Костёнки-14 (Россия); местоположения палеолитических образцов с гаплогруппой V мтДНК (черный квадрат): 5. Пещера Тяньюань (Китай); другие палеолитические стоянки с фигурками «палеолитических Венер» (коричневые кружки): 6. Лоссель (Франция), 7. Леспюг (Франция), 8. Гримальди (Италия), 9. Виллендорф (Австрия), 10. Гагарино (Россия); другие известные палеолитические стоянки (серые кружки): 11. Сунгирь (Россия), 12. Яна RHS (Россия).

ЗАПАДНОЕВРАЗИЙСКИЙ КОМПОНЕНТ В ДРЕВНЕЙ СИБИРИ И АМЕРИКЕ

Как и в других исследованиях, геном из Мальты (МА-1) сравнивался с современным населением всего мира методом главных компонент (рис. 8.9). Результат оказался неожиданным: геном из верхнепалеолитической Сибири обнаружил сходство и с современным населением Западной Евразии, и с современными индейцами Америки, но оказался далек от своих географических соседей — от современных популяций Восточной Азии. И многие современные популяции Сибири удаляются от Мальты на значительное расстояние. А те современные сибирские геномы, которые более близки к Мальте, все же находятся от нее примерно на том же расстоянии в генетическом пространстве 1 и 2 главных компонент, что и народы Европы, Америки и Центральной Азии (рис. 8.9). Эту картину уточняет рис 8.10 — древо родства популяций, построенное методом TreeMix, допускающим не только разветвления, но некоторое число слияний ветвей древа.

Подчеркнем, что не отдельные геномы, а представители всех 48 столь разных популяций современного коренного населения Америки оказались генетически сходны с верхнепалеолитической Сибирью (МА-1). Можно предполагать, что именно мета-популяция северной части Евразии верхнего палеолита, охватывающая ареал от Европы до Восточной Сибири, дала вклад 14-38% в генофонд современных индейцев Америки. Причем «западный» компонент должен был появиться в Сибири до того, как мигрировавшие через берингийский перешеек переселенцы из Сибири стали расселяться по Американскому континенту. Предполагается, что именно таким образом коренное население обеих Америк вобрало в себя два потока генов — из Восточной и из Западной Евразии. Такая модель объясняет, например, как у индейцев Америки появилась митохондриальная гаплогруппа X, которая распространена в Европе, но отсутствует в Восточной Азии.

Этот западноевразийский компонент, свойственный верхнепалеолитическому населению Сибири и пришедший через Берингию из Сибири в Америку, может объяснить и «парадокс черепов», который долгое время является предметом дискуссий палеоантропологов. Парадокс заключается в том, что некоторые ископаемые черепа палеоамериканцев не обладают восточноевразийскими (монголоидными) чертами и не очень похожи на черепа современных индейцев.

Кроме того, и у современных индейцев есть некоторые европеоидные черты. Предполагалось, что эти антропологические черты у индейцев – результат позднего смешения в ходе послеколумбовой европейской колонизации. Но, в соответствии с генетическими данными, они могли прийти и из Берингии с самым древним населением Америки.

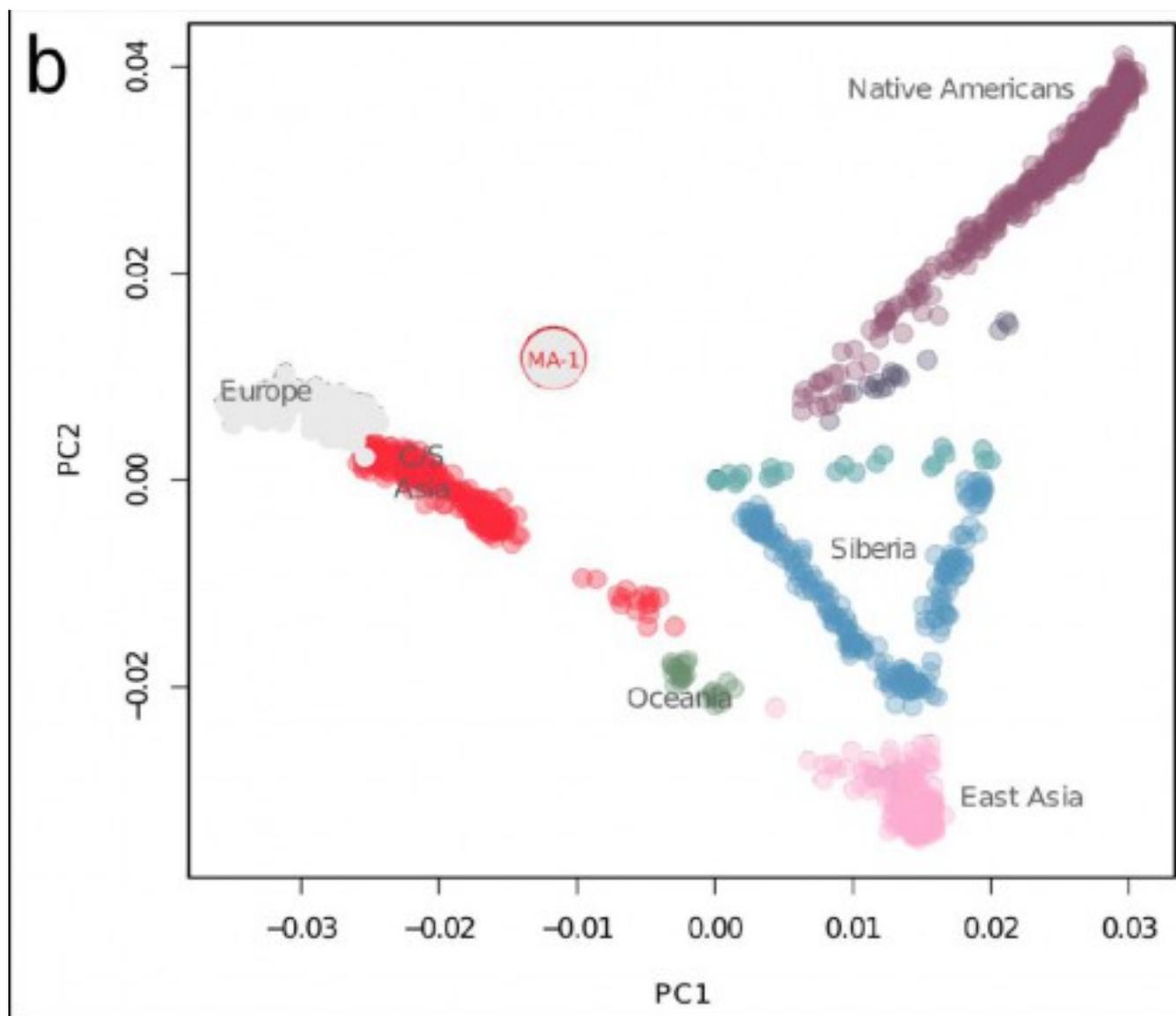


Рис. 8.9. Положение верхнепалеолитического генома Мальты (MA-1) из Восточной Сибири в генофондах современного коренного населения Евразии и Америки (график главных компонент) [Ragvalan et al., 2013].

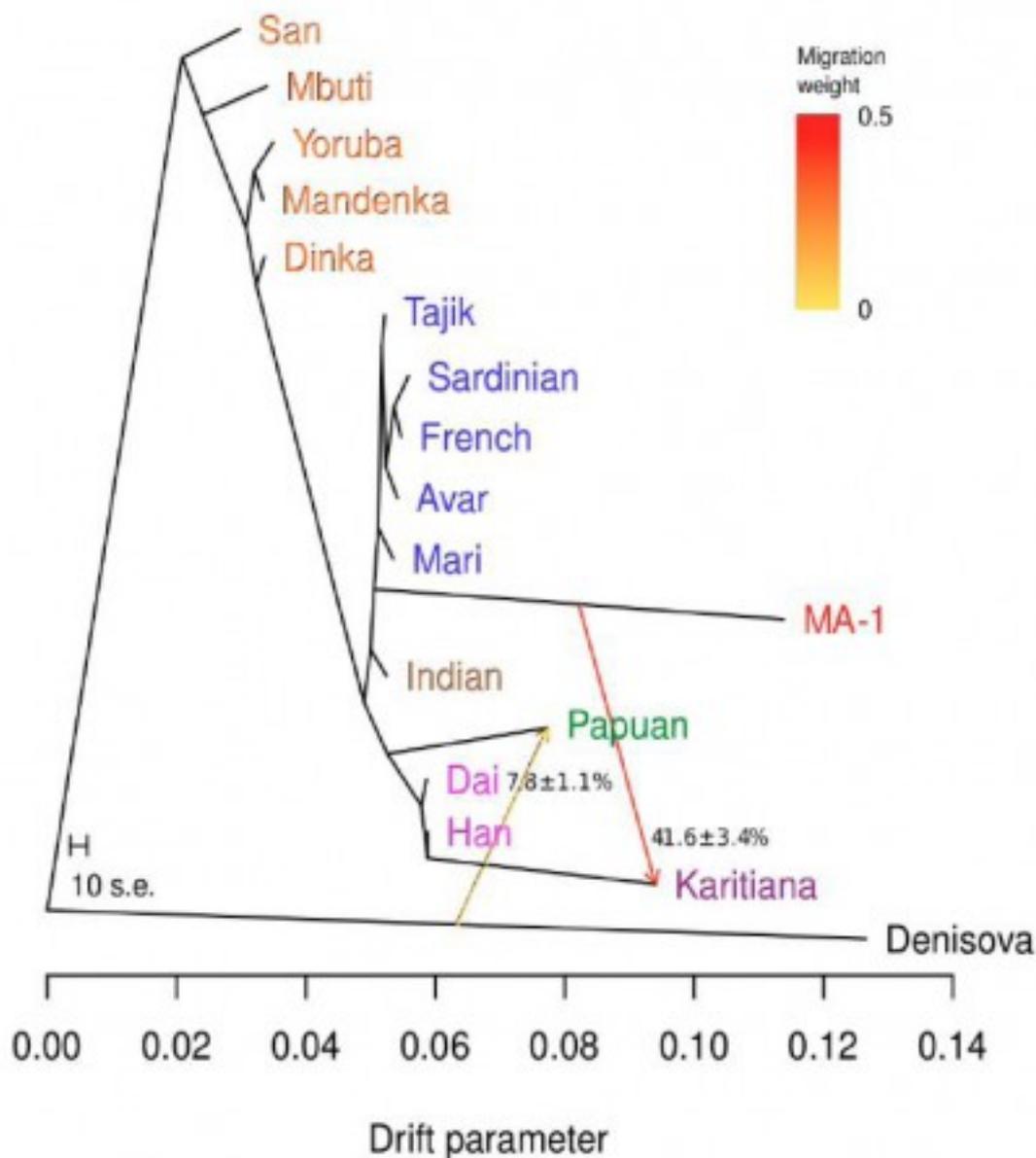


Рис. 8.10. Реконструкция вероятного родства 15 современных и 2 древних сибирских геномов (денисовец взят в качестве генетического масштаба) [Ragvalan et al., 2013]. ОБОЗНАЧЕНИЯ: MA-1 – Мальта, Karitiana – одна из популяций американских индейцев, Han и Dai – представители генофонда Восточной Азии. Полные геномы современного населения Сибири не были доступны авторам этого исследования и отсутствуют на графике, поэтому генофонд американских индейцев выводится из единственных присутствующих на дереве монголоидов (Han и Dai), но реконструируется и генетический вклад Мальты (красная стрелка). Сам геном Мальты по этим результатам выводится хотя и из западноевразийских генофондов, но почти так же близко к месту их развилки с популяциями Восточной Азии, как и геном из Индии.

ЛЮДИ ЖИЛИ В СИБИРИ И НА МАКСИМУМЕ ОЛЕДЕНЕНИЯ

Геном мальчика из Мальты (MA-1, 24 тыс. лет назад) сравнили с другим древним сибирским геномом – из скелета с датировкой 17 тысяч лет назад, найденного на стоянке позднего палеолита близ Афонтовой горы (AG-2), на берегу Енисея (рис. 8.8). Оказалось [Ragvalan et al., 2013], что генетический профиль AG-2 сходен с MA-1, то есть за это время в населении Сибири не произошло больших генетических изменений. Но этих двух сибиряков разделяют не только семь тысяч лет – их разделяет сама природа. Дело в том, что время жизни мальчика из Мальты (MA-1) приходится на время последнего ледникового максимума (26-20 тыс. лет назад) — самого серьезного максимума оледенения за всю историю человечества. А сибиряк с Афонтовой горы (AG-2) жил уже после прохождения пика оледенения, когда климат стал значительно теплее. Из этого следует важный для реконструкции истории населения Евразии вывод, что часть Сибири в течение последнего ледникового периода была заселена людьми постоянно, даже на пике оледенения. И что их генетический след не исчез в этот самый суровый период жизни человечества, а они оставили потомство, которое продолжило цепь передачи генофонда и уже в

приближении к эпохе мезолита.

МЕЗОЛИТ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ (ЮЖНЫЙ ОЛЕНЬИЙ ОСТРОВ)

Генетическое исследование могильника Южного Оленьего Острова проведено нами в сотрудничестве с Центром древней ДНК университета Аделаиды (Австралия), музеем этнографии и антропологии имени Петра Великого (Кунсткамера) и Институтом археологии РАН и опубликовано в статье [Sarkissian et al., 2013].

Как известно, этот Оленеостровский могильник (см. табл. 1.7 в 1 главе), который оставило древнее население южной Карелии около 7,5 тысячелетий назад, является не только опорным памятником мезолита лесной зоны Восточной Европы, но и самым знаменитым. Он очень долго вызывал бурную дискуссию о степени и истоках монголоидности оставившего этот памятник населения, и соответственно о силе, направлении и географическом размахе миграций в Северной Евразии в ту эпоху. Недавнее антропологическое исследование, представляющее обобщающий анализ многочисленных древних и современных серий [Моисеев, Хартанович, 2012], склоняет чашу весов в пользу интерпретации этой популяции как раннего представителя недифференцированной уральской расы, которая является «третьей» расой Евразии, а не результатом метисации монголоидов и европеоидов (как предполагает альтернативная гипотеза). В этом контексте результаты независимого генетического исследования становятся особенно интересны и востребованы.

СПЕКТР ГАПЛОГРУПП

Проведен анализ митохондриальной ДНК нескольких десятков образцов от индивидуумов, захороненных на Южном Оленьем острове. Из них для 11 образцов удалось получить воспроизводимые и полные результаты по гаплогруппе и гаплотипу мтДНК (для увеличения выборки сюда включены и образцы из могильника Попово, антропологически и археологически близкого к Южному Оленьему острову). Обнаружены следующие гаплогруппы мтДНК (в порядке убывания частоты): **U4, C, U2, U5, J, H**.

Первая из этих гаплогрупп — **U4**, происходя изначально из южных регионов Евразии, в настоящее время распространена по всей Западной Евразии, достигая максимальных частот в Уральском регионе (причем по обе стороны хребта — как в Приуралье, так и в Западной Сибири). Поэтому обнаружение гаплогруппы **U4** в древних образцах свидетельствует, во-первых, о том, что примерно та же география была свойственна этой гаплогруппе и семь тысяч лет назад. Во-вторых, эти результаты можно рассматривать как косвенное указание на генетическую связь мезолитического населения Северной Европы с современным населением Уральского региона.

Следующая по частоте обнаруженная на Южном Оленьем острове гаплогруппа **C** сейчас является типичной сибирской гаплогруппой. В случае, если гаплогруппу **C** обнаруживают с небольшими частотами в современных популяциях северо-востока Европы, исследователи рассматривают это как свидетельство потока генов в эти популяции из-за Уральского хребта. Естественно сохранить ту же интерпретацию и для наличия гаплогруппы **C** в древней мезолитической популяции. Но только если в современных популяциях Восточной Европы гаплогруппа **C** встречается у одного-двух людей на сто проанализированных (или обычно не встречается вовсе), то в популяции Южного Оленьего острова гаплогруппа **C** встречена у трех из двенадцати проанализированных образцов. Правда, пока нельзя исключить, что эти образцы происходят от родственных индивидуумов, и в таком случае они фактически являются копиями одной и той же митохондриальной ДНК. Но и в этом случае наличие гаплогруппы **C** является значимым индикатором генетических связей популяции Южного Оленьего острова с мезолитической или палеолитической Сибирью.

Остальные четыре гаплогруппы, встреченные в образцах из Южного Оленеостровского могильника (**U2, U5, J, H**), являются типичными западно-евразийскими гаплогруппами, преобладающими в современном населении как Восточной, так и Западной Европы.

В целом, обнаруженный спектр гаплогрупп мтДНК (самые частые **U4** и **C**, присутствуют также **U2c, U5a, J, H**) позволяет сделать два вывода. Во-первых, найдено сходство с другими мезолитическими популяциями Европы (изученными в работе [Bramanti et al., 2009]), в особенности по преобладанию субвариантов гаплогруппы **U**. Во-вторых, выявленный баланс западно-евразийских и восточно-евразийских гаплогрупп характерен для современных популяций Западной Сибири и отчасти Урала. Впрочем, более информативным является не описание генетических связей между древним и современным населением Евразии, а их картографирование.

КАРТА ГЕНЕТИЧЕСКИХ РАССТОЯНИЙ

Карта генетических расстояний (рис. 8.11) обобщает данные по всем гаплогруппам и визуализирует степень близости реконструируемого древнего генофонда к современным популяциям Евразии. В основе такой карты лежит не только анализ палеоДНК, но и обширная информация базы данных MURKA по изменчивости мтДНК в современном населении. Картографированные генетические расстояния были рассчитаны по частотам 31 гаплогруппы мтДНК: **A, B, C, D, F, G, H, HV, I, J, K, L, N1a, N1b, R, T, U1, U2, U3, U4, U5a, U5b, U6, U7, U8, V, W, X, Y, Z, other** (сумма прочих редких гаплогрупп). При построении такой карты важно использовать не только те гаплогруппы, что обнаружены в мезолитической популяции, но и всю возможную панель гаплогрупп, поскольку отсутствие какой-либо гаплогруппы – это не менее важная характеристика популяции, чем ее наличие. Конечно, всегда остается вопрос, что выборка древних образцов слишком мала и образцы с иной гаплогруппой просто не попали в выборку. Но такие вопросы снимаются только в результате дальнейшего разворачивания исследований древней ДНК, а по меркам древней ДНК выборка 11 образцов для эпохи мезолита считается весьма представительной.

Карта для каждой области географического пространства показывает генетическое расстояние от современной популяции, населяющей эту область, до изучаемой древней популяции. При визуализации карты наиболее генетически непохожие популяции (большие генетические расстояния) окрашиваются в коричневые цвета гор. Чем более генофонд современной популяции схож с изучаемым древним генофондом (чем меньше генетические расстояния), тем в более светлые тона окрашиваются ареалы таких популяций. При максимальном сходстве ареалы окрашиваются в зеленые цвета равнин (шкала расстояний от 0 до 1 приведена в легенде внизу карты, рис. 8.11). В результате мы собственными глазами можем видеть степень генетического сходства древней популяции с разными современными популяциями.

При интерпретации такой карты необходимо учитывать два момента.

Во-первых, ограниченность данных о древнем и современном генофондах. Поэтому для учета изученности современного населения на карте красными кружками обозначены генетически изученные современные популяции. Это позволяет осторожно относиться к тем ареалам генетического сходства, которые обеспечены информацией лишь о единственной современной популяции (как, например, популяция уйгуров в ареале северо-запада Китая на рис. 8.11). Более надежны оценки в тех случаях, когда генетическое сходство подтверждено несколькими современными популяциями (как например, бассейн Оби на рис. 8.11).

Второе ограничение связано с тем, что генофонды «не стоят на месте» — они меняются не только в пространстве (что показывает карта), но и во времени, поэтому экстраполяция современного генофонда на генофонд той же территории в древности является хотя и допустимой, но все же условностью. Снять это ограничение помогут лишь будущие обширные исследования древней ДНК, которые позволят постепенно проследить динамику генофондов Евразии во времени и в пространстве. Помня об этих ограничениях, попробуем с осторожностью приступить к интерпретации карты генетических расстояний.

Карта на рис. 8.11 демонстрирует, в какой степени современное население разных территорий Евразии является сходным с оленеостровской мезолитической популяцией. Легко заметить, что популяции, генетически сходные с оленеостровцами (светлые тона карты со значениями генетических расстояний от 0,20 до 0,40) наиболее распространены на Урале, в Западной Сибири и на северо-западе Средней Сибири, причем ядром этой области является Западная Сибирь. Это позволяет — весьма гипотетично — говорить о Западной Сибири как о возможной прародине мезолитического населения Восточной Европы.

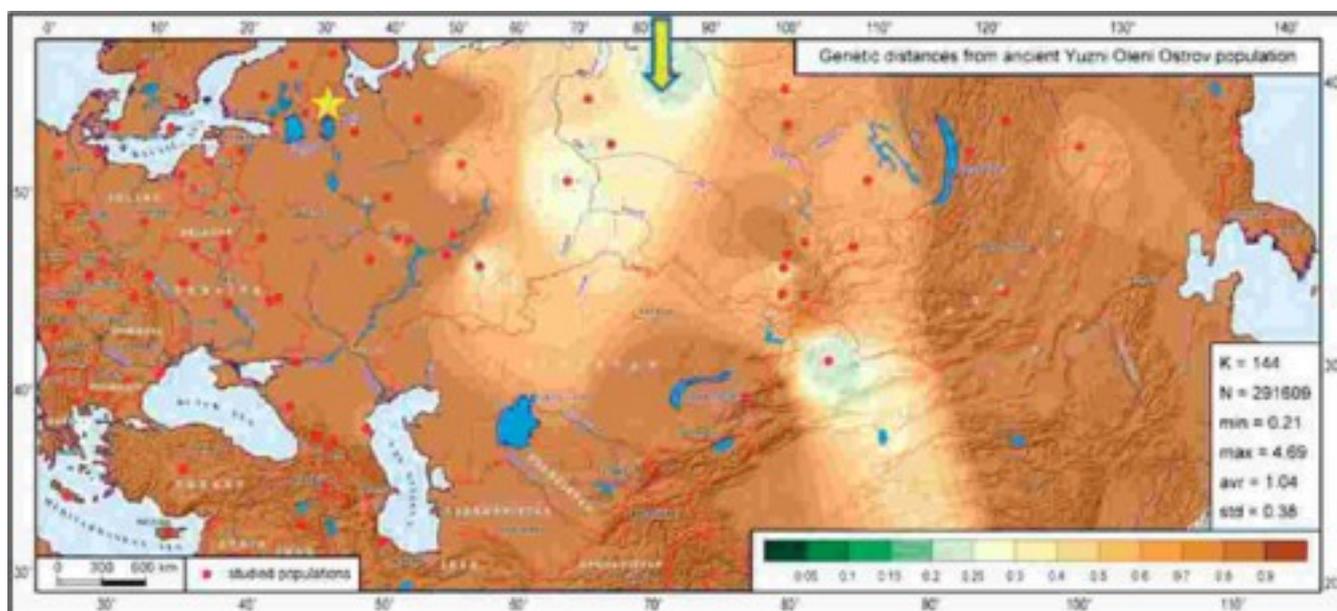


Рис. 8.11. Карта генетических расстояний от мезолитической популяции Южного Оленьего Острова до генофондов 144 современных популяций Евразии. **ОБОЗНАЧЕНИЯ:** звездочкой отмечено положение изученной древней популяции, красными точками – положение генетически изученных современных популяций, стрелкой указана зона наибольшего сходства древней популяции с современным генофондом.

Более осторожная интерпретация карты такова: соотношение западно-евразийского и восточно-евразийского генофондов на Южном Оленьем острове было примерно таким, как в современном населении Западной Сибири. То есть (в сравнении с современным населением Восточной Европы, где доминируют западно-евразийские гаплогруппы) это соотношение было значительно сдвинуто в пользу восточного генетического ствола.

АНАЛИЗ ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ И АНАЛИЗ ОБЩИХ ГАПЛОТИПОВ

К сходным выводам приводит и анализ двумя другими независимыми методами.

При анализе методом главных компонент (первые две главные компоненты вбирают 41,5% общей генетической изменчивости) четко выделились европейский, ближневосточный, уральский и сибирский кластеры (рис. 8.12). На этом графике оленеостровцы расположены между уральским и сибирским кластерами, что подтверждает вывод об их принадлежности к «пограничному» генофонду.

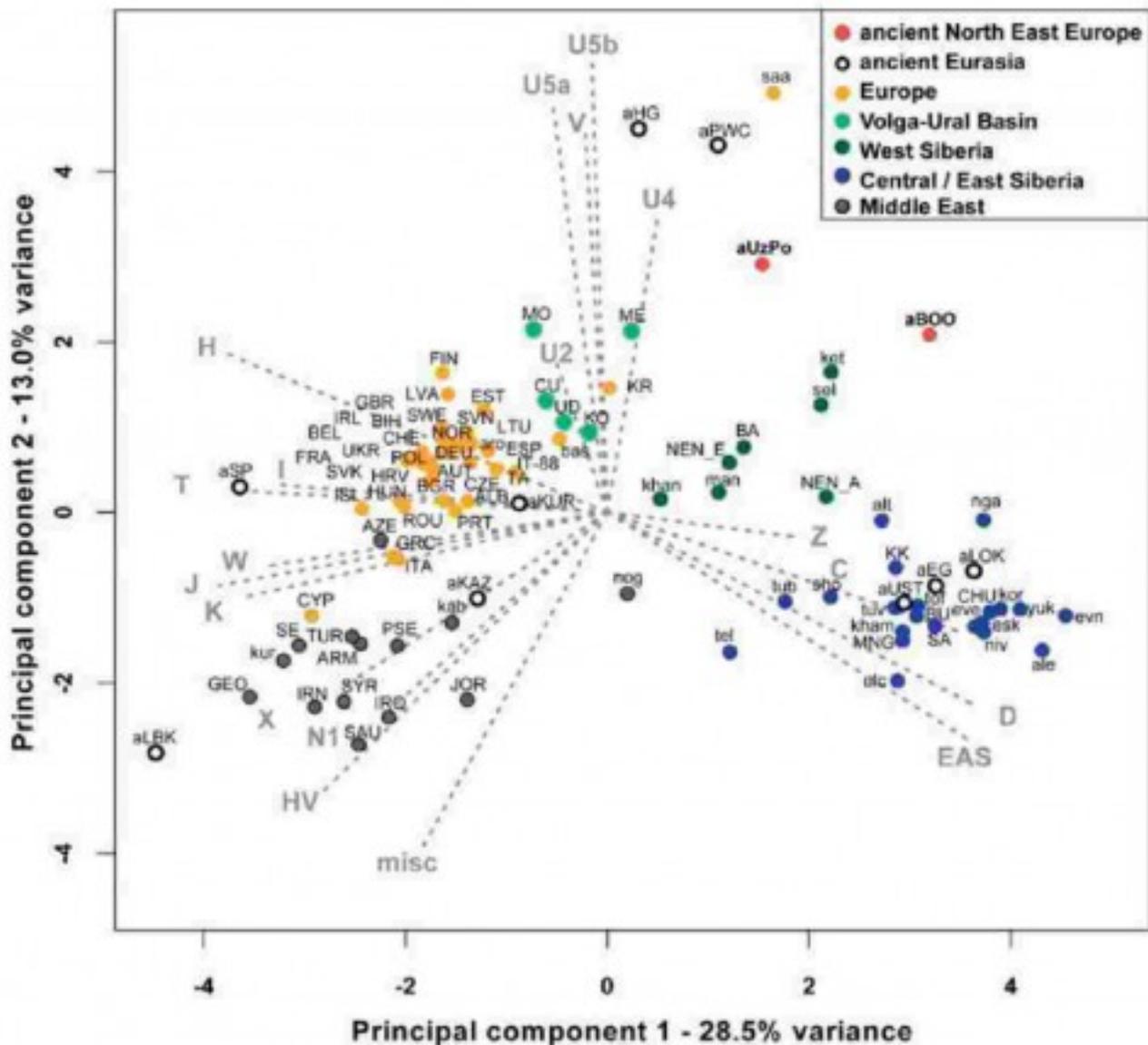


Рис. 8.12. Положение генофонда древних популяций северо-востока Европы относительно современного населения Европы и Ближнего Востока в пространстве 1 и 2 главных компонент [Sarkissian et al., 2013]. ОБОЗНАЧЕНИЯ: Серым пунктиром показаны векторы гаплогрупп, показывающие вклад каждой гаплогруппы. Красные кружки – древние популяции, анализируемые в данной статье. Черно-белые кружки – другие древние популяции, использованные для сравнения. Желтые кружки – современные популяции Европы. Светло-зеленые кружки – современные популяции Волго-Уральского региона. Темно-зеленые – современные популяции Западной Сибири. Желтые кружки – современные популяции Центральной и Восточной Европы. Серые кружки – современные популяции Передней Азии.

При анализе методом общих гаплотипов мы переходим с уровня гаплогрупп мтДНК на уровень отдельных гаплотипов мтДНК (митотипов). В связи с их большим числом одним из наиболее информативных методов анализа оказывается подсчет доли гаплотипов, совпадающих между двумя популяциями. По смыслу, это аналог генетического расстояния между популяциями, но рассчитанный не на уровне гаплогрупп, а на уровне гаплотипов.

Как было показано нами ранее [Балановская, Балановский, 2007], при таком подсчете исследователя подстерегает опасность значительного завышения показателей сходства при использовании выборок малого объема. Причина в существовании гаплотипов, распространенных практически повсеместно (как правило, это гаплотипы-основатели для частых гаплогрупп мтДНК, например, rCRS для гаплогруппы **H** или 16069-16126 для гаплогруппы **J**). Эти и подобные им гаплотипы являются как бы фоновым уровнем сходства почти для любой пары западно-евразийских популяций. И чем меньше объем выборки, тем больше будет относительная доля таких гаплотипов. Чтобы избежать этого нежелательного влияния объема выборки на получаемые результаты, мы предложили [Балановская, Балановский, 2007] использовать выборки большого и одинакового объема для всех сравниваемых популяций. Этот подход был применен и к анализу общих гаплотипов в данном исследовании (табл. 8.1). На практике это делалось так. Сначала составлялись обширные сборные выборки путем объединения имеющихся выборок из географически и лингвистически близких популяций. Затем из этих выборок методом случайных чисел извлекалось одно и то же число образцов (по 500 образцов), а все прочие образцы не включались в анализ общих гаплотипов.

В таблице 8.1 представлены результаты проведенного таким образом сравнения митохондриального генофонда древней оленеостровской популяции и 34 крупных выборок из современных популяций Европы и Азии. Таблица показывает, что только семь современных популяций имеют по два общих гаплотипа с оленеостровской мезолитической популяцией, при этом число образцов с этими гаплотипами колеблется от 2 до 17. Особенно важно, что эти семь популяций примерно поровну распределены между Сибирью и Европой. То есть и этот вид анализа указывает на генетические связи оленеостровцев и с западноевразийскими, и с восточноевразийскими популяциями Северной Евразии.

Таким образом, все методы анализа полученных данных по древней ДНК показывают промежуточное положение населения, оставившего Южный Оленеостровский могильник: в целом принадлежа к западно-евразийскому генетическому стволу, оно несло в своем генофонде и следы генетической связи с Уралом и Западной Сибирью.

Таблица 8.1.

Доля общих гаплотипов между древними популяциями (мезолитической ЮОО и эпохи раннего металла БОО) и современными популяциями Европы и Азии [Sarkissian et al., 2013].

Современные популяции	N	ЮОО		БОО	
		N _{HT}	N _S	N _{HT}	N _S
Балканы 1 (боснийцы, словенцы)	500	1	14	2	9
Балканы 2 (хорваты)	500	1	14	3	18
Ближний Восток 1 (Аравийский п-ов, Марокко)	500	1	8	1	1
Ближний Восток 2 (Турция)	489	1	2	2	4
Британские острова 1 (англичане и валлийцы, группа 1)	500	1	19	3	7
Британские острова 2 (англичане и валлийцы, группа 2)	500	1	19	2	2
Британские острова 3 (шотландцы)	500	1	27	2	8
Волго-Уральский регион (коми, мари, мордва, удмурты, татары)	500	1	19	4	25
Восточная Европа 1 (русские)	500	1	22	3	4
Восточная Европа 2 (украинцы)	500	2	12	3	9
Восточная Европа 3 (карелы, ингры, вепсы)	500	1	15	1	2
Восточная Европа 4 (башкиры, ногайцы, казахи, чувашаи)	499	1	4	4	28
Западная Сибирь (ханты, манси, ненцы, селькупы)	500	0	0	5	29
Прибалтика 1 (латыши, литовцы)	500	1	11	3	4
Прибалтика 2 (эстонцы)	497	2	13	1	3
Северная Европа 1 (норвежцы)	500	1	25	5	13
Северная Европа 2	500	1	14	4	7

(шведы восточные)					
Северная Европа 3	500	1	14	3	4
(шведы прочие)					
Северная Европа 4	500	0	0	2	8
(саамы)					
Северная Европа 5	500	1	8	1	8
(финны)					
Северная Сибирь	500	2	5	5	48
(нганасаны, кеты, эвенки, якуты)					
Северо-Восточная Сибирь 1 (чукчи, эвены, коряки, юкагиры)	500	0	0	2	48
Северо-Восточная Сибирь 2 (эскимосы)	500	0	0	0	0
Средний Восток (Иран, Ирак, Сирия)	500	1	3	0	0

Таблица 8.1. (окончание)

Современные популяции		ЮОО		БОО	
Популяция	N	N _{HT}	N _S	N _{HT}	N _S
Центральная Азия	500	2	2	5	26
(монголы, хамнегане)					
Центральная Европа	500	1	9	2	4
1 (немцы, австрийцы, швейцарцы)					
Центральная Европа	500	1	16	3	6
2 (чехи, словаки)					
Центральная Европа	500	2	17	3	5
3 (поляки)					
Южная Европа 1	500	1	13	2	5
(португальцы)					
Южная Европа 2	500	2	7	1	3
(испанцы, французы)					
Южная Европа 3	500	1	9	1	2
(итальянцы)					
Южная Сибирь 1	500	1	4	4	43
(алтайцы, хакасы, шорцы, тофалары)					
Южная Сибирь 2	500	0	0	2	61
(тувинцы)					
Южная Сибирь 3	500	2	7	5	31
(буряты)					

ПРИМЕЧАНИЯ.

Приведены результаты анализа совпадающих гаплотипов мтДНК между современными митохондриальными генофондами и двумя древними популяциями: мезолитической популяцией Южного Оленьего острова и популяцией эпохи раннего металла Большого Оленьего Острова.

ОБОЗНАЧЕНИЯ:

ЮОО – Южный Олений Остров, Карелия, 7500 лет назад.

БОО – Большой Олений Остров, Кольский п-ов, 3500 лет назад.

N – объем выборки (все современные выборки приведены к единому объему 500 образцов).

N_{HT} — число общих гаплотипов (разных вариантов мтДНК) между современной и древней популяциями.

NS — число образцов, несущих эти общие гаплотипы.

Учитывая многолетнюю антропологическую дискуссию о частичной монголоидности оленеостровцев, можно заключить, что в мезолите (или раньше) взаимосвязи населения Восточной Европы, Урала и прилежащих районов Сибири были намного интенсивнее, чем в последующие эпохи. Вероятно, население востока Европы, Урала, Западной Сибири представляло единый континуум. Отметим, что это согласуется с зоной распространения уральских языков и теорией «уральской расы» [Бунак, 1980; Моисеев, 1999; Перевозчиков, 2003].

ПОЛНОЕСЕКВЕНИРОВАНИЕ мтДНК ВЫЯВИЛО НОВУЮ ГАПЛОГРУППУ В МЕЗОЛИТЕ

Продолжением нашего исследования древней ДНК из Оленеостровского могильника стало секвенирование полного митохондриального генома мезолитического охотника-собирателя с Южного Оленьего острова [Sarkissian, 2014]. МтДНК этого образца относилась к уже упомянутой выше гаплогруппе **C**. Эта гаплогруппа чаще всего встречается в аборигенных популяциях Азии и Америки (рис. 8.13). На сегодня известно четыре основных варианта этой гаплогруппы: **C1**, **C4**, **C5** и **C7**. Среди них гаплогруппа **C1**, широко распространенная на азиатском и американском континентах, чрезвычайно редко встречается в современных европейских популяциях: всего несколько ее носителей найдены среди современных жителей Германии, Канарских островов, Исландии и Башкирии. Генетики предполагают, что гаплогруппа **C1** стала редкой в Европе из-за демографических событий: «бутылочного горлышка» и других разновидностей дрейфа генов, а также многочисленных миграций. Место ее происхождения, вероятно, находится в Восточной Сибири, о чем свидетельствует ее высокая частота у местного населения.

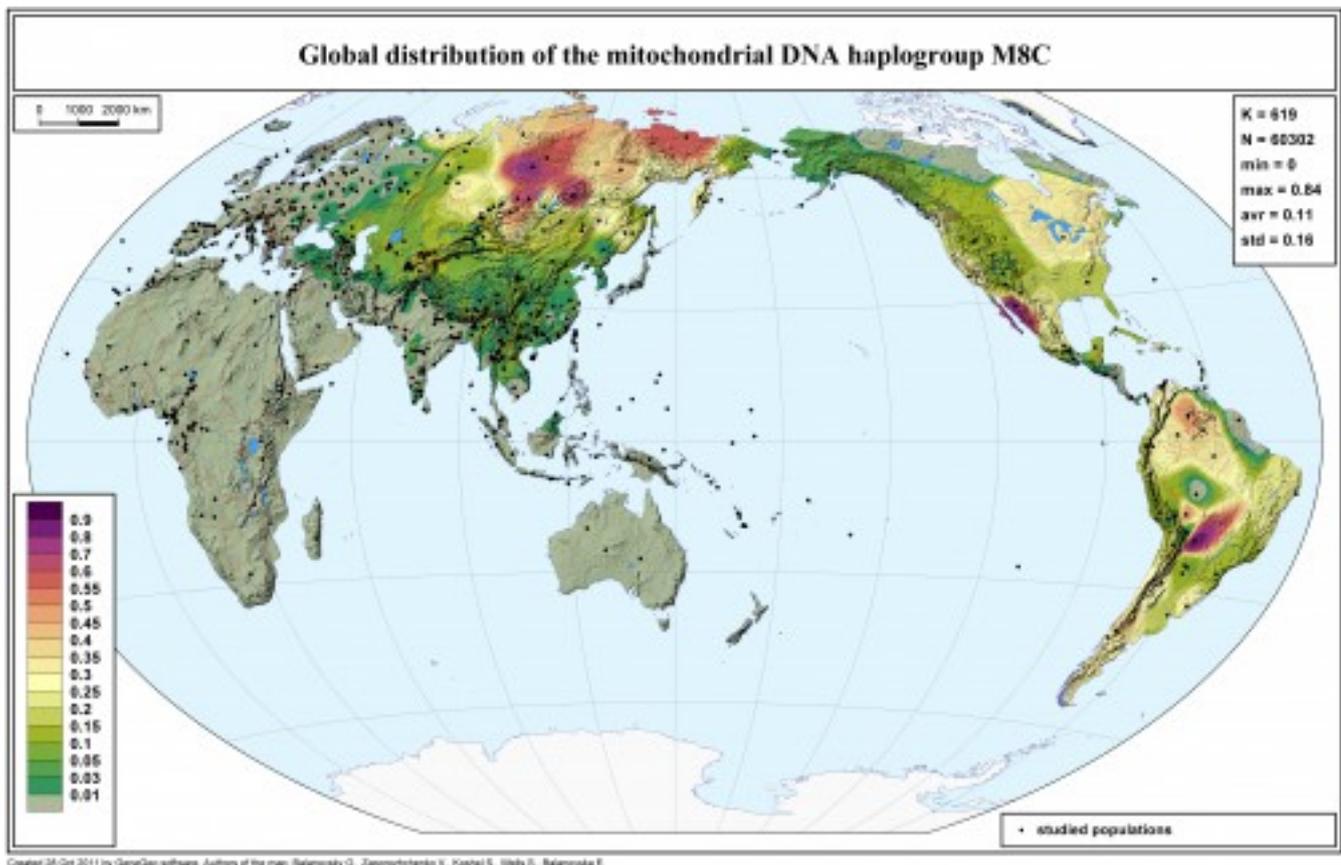


Рис. 8.13. Географическое распределение гаплогруппы **C** митохондриальной ДНК человека. Цветом обозначена частота встречаемости гаплогруппы (шкала слева внизу).

Гаплогруппу **C1** подразделяют на несколько субгаплогрупп: до сих пор были известны **C1a**, **C1b**, **C1c**, **C1d** и **C1e**, отличающиеся разным географическим распределением (рис. 8.14). Три из них (**C1b**, **C1c** и **C1d**) характерны для коренного

населения Америки и широко распространены по всему американскому континенту. Поскольку первое заселение Америки происходило в ходе миграции людей из Восточной Сибири через перешеек на месте нынешнего Берингова пролива, вероятно, эти субгаплогруппы были принесены в Америку из Азии. Субгаплогруппа **C1a** в небольшом количестве встречается у коренного населения Восточной Евразии. Последняя из известных до сих пор субгаплогрупп **C1e** недавно найдена в Исландии (рис. 8.14), причем всего у нескольких человек, и довольно сильно отличается от своих — американских и азиатских — сестринских вариантов.

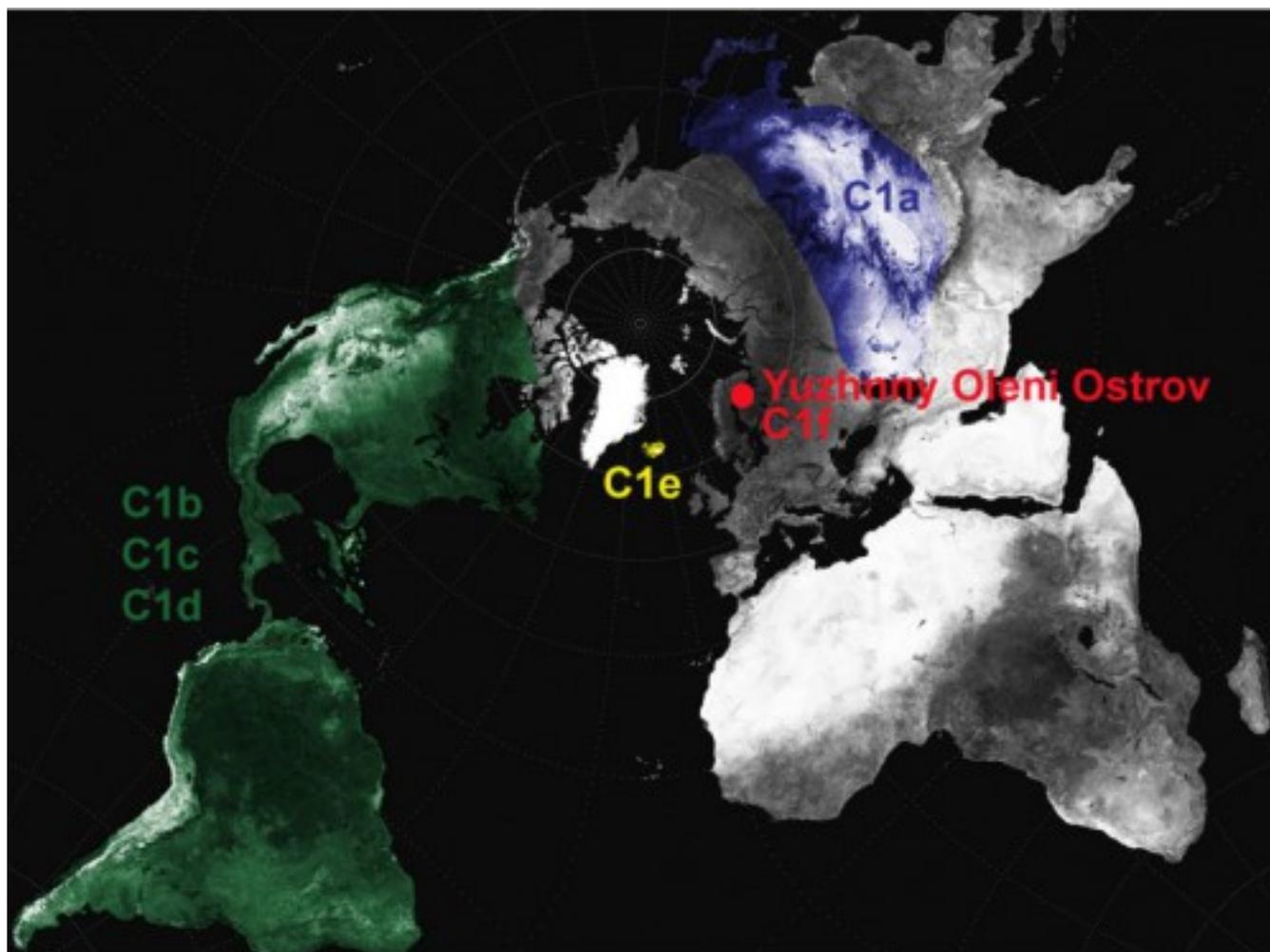


Рис. 8.14. Примерное географическое распределение субгаплогрупп C1a, C1b, C1c, C1e и C1f в современных популяциях и в мезолитической популяции Южного Оленьего острова [Sarkissian et al., 2014]. Локализация Южного Оленьего Острова (Yuzhny Oleni Ostrov) показана красной точкой.

Из трех образцов с Южного Оленьего острова мтДНК одного индивида (UZOO-74) была полностью секвенирована. Так же, как и в других работах по полному секвенированию древних митохондриальных геномов, использовали метод секвенирования нового поколения, в данном случае ионного полупроводникового секвенирования (Ion Torrent). В мтДНК обнаружили 58 нуклеотидных замен, отличающих ее от реконструированного исходного предкового варианта мтДНК человека («корня» митохондриального древа человечества). В том числе пять мутаций, отличающих ее от всех остальных вариантов **C1**, что и позволило отнести ее к новой субгаплогруппе **C1**. Следуя по алфавиту, ее назвали **C1f** (рис. 8.15).

После того, как генотипировали другие два образца, UZOO-7 и UZOO-8 из Оленеостровского могильника, выяснилось, что в их мтДНК имеются те же пять новых мутаций, поэтому их отнесли к той же субгаплогруппе **C1f**. Таким образом, мтДНК всех трех мезолитических охотников-собирателей оказалась очень сходной, что говорит об их родстве по материнской линии, все они были носителями субгаплогруппы **C1f**. Сравнение ее с базой данных подтвердило, что речь идет о действительно новой линии, которая не представлена в современных популяциях.

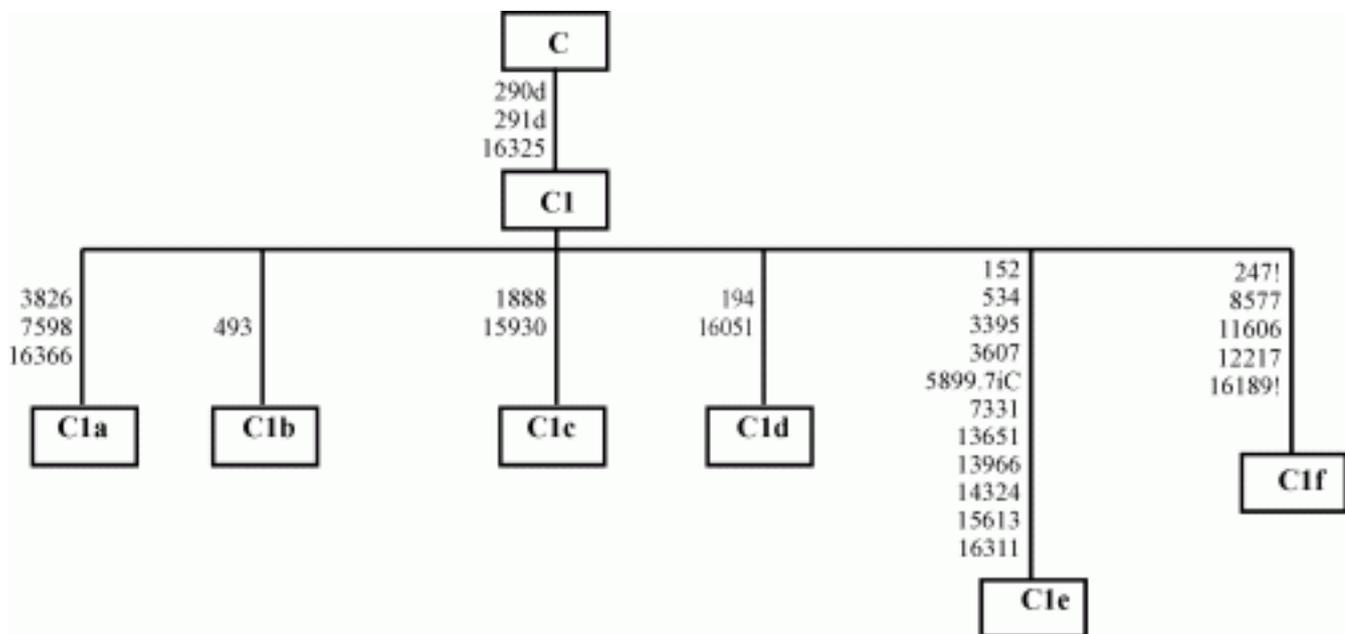


Рис. 8.15. Филогенетическое дерево гаплогруппы C1 [Sarkissian et al., 2014]. Показаны все известные к настоящему времени субгаплогруппы в пределах C1. Цифры вдоль ветвей дерева обозначают номера позиций в последовательности митохондриальной ДНК человека, в которых произошли мутации, специфичные для данной ветви (в качестве референтной последовательности использован RSRS (Behar et al., 2012)). “i” обозначает инсерцию, “d” – делецию, “!” – обратную мутацию.

Относительно появления гаплогруппы C1 в Европе имеется три гипотезы. Первая отводит ведущую роль позднему потоку генов из Азии в Европу в историческое время. Вторая предполагает, что C1 появилась в Европе через Америку, в результате того, что шло смешение генов между коренными американцами и европейцами в период европейской колонизации американского континента. Или же во время более ранней колонизации Америки, еще в доколумбовые времена она была принесена исландскими викингами, которые, как известно, создавали первые поселения на северо-западном побережье Америки в X веке. Ну, а третья гипотеза допускает, что гаплогруппа C1 была представлена в Европе с древнейших времен. В пользу именно этой гипотезы говорит ее обнаружение в мтДНК мезолитических охотников-собирателей с Южного Оленьего острова.

Где же возникла субгаплогруппа C1f? Пока на этот вопрос нет однозначного ответа. По нашим предположениям, скорее всего, она возникла в Сибири, но довольно рано отделилась от других евразийских линий C1, и в дальнейшем они оказались привязаны к разным региональным популяциям. Наибольшее родство C1f, по-видимому, имела с «исландской» субгаплогруппой C1e. Возможно, они разделились от общего предка где-то в Азии и позднее достигли Северной Европы разными путями независимых миграций. Субветвь C1f можно сравнить с мостом, соединяющим исландские (C1e) и восточноазиатские (C1a) линии гаплогруппы C1.