# Древняя ДНК Европы. Бронзовый век.

Олег Балановский

Фрагмент из книги "Генофонд Европы"

## БРОНЗОВЫЙ ВЕК В ЕВРОПЕ

Полногеномное исследование большого числа образцов древней ДНК, недавно проведенное командой Дэвида Райха (David Reich), привело к открытию миграции в центральную Европу из причерноморских степей около 4,5 тысяч лет назад [Haak et al., 2015], связанную со степными популяциями ямной культуры. В контексте двух гипотез о появлении в Европе индоевропейских языков – анатолийской и степной (курганной), эти новые генетические данные хорошо согласуются именно со степной гипотезой. Неудивительно, что после появления этих генетических данных споры о происхождении индоевропейцев разгорелись с новой силой. Рассмотрим эти важные результаты подробнее.

## БОЛЬШОЕ ЧИСЛО ДРЕВНИХ ОБРАЗЦОВ

В исследование вовлечены новые данные о геномах 69 древних европейцев, живших от 8000 до 3000 лет назад, изученных по полногеномной панели, включающей 400 тысяч однонуклеотидных полиморфизмов (SNP). А при добавлении к ним 25 секвенированных ранее образцов ДНК древних европейцев, изучаемая выборка достигла знаковой отметки — почти сто (94) древних геномов (рис. 8.26). Среди носителей изученной древней ДНК: 19 охотников-собирателей (>5500 лет до н.э.); 28 ранненеолитических земледельцев (6000-4000 лет до н.э.); 11 средненеолитических земледельцев (4000-3000 лет до н.э.), включая тирольского «ледяного человека»; 9 представителей позднего медного/раннего бронзового века (ямная культура 3300-2700 лет до н.э.); 15 представителей позднего неолита (2500-2200 до н.э.); 9 представителей раннего бронзового века (2200-1500 лет до н.э.), два – позднего бронзового века (1200-1100 лет до н.э.), и один – железного века (около 900 лет до н.э.). Образцы происходят из археологических сайтов (рис. 8.26) Германии (41), Испании (10), России (14), Швеции (12), Венгрии (15), Италии (1) и Люксембурга (1).

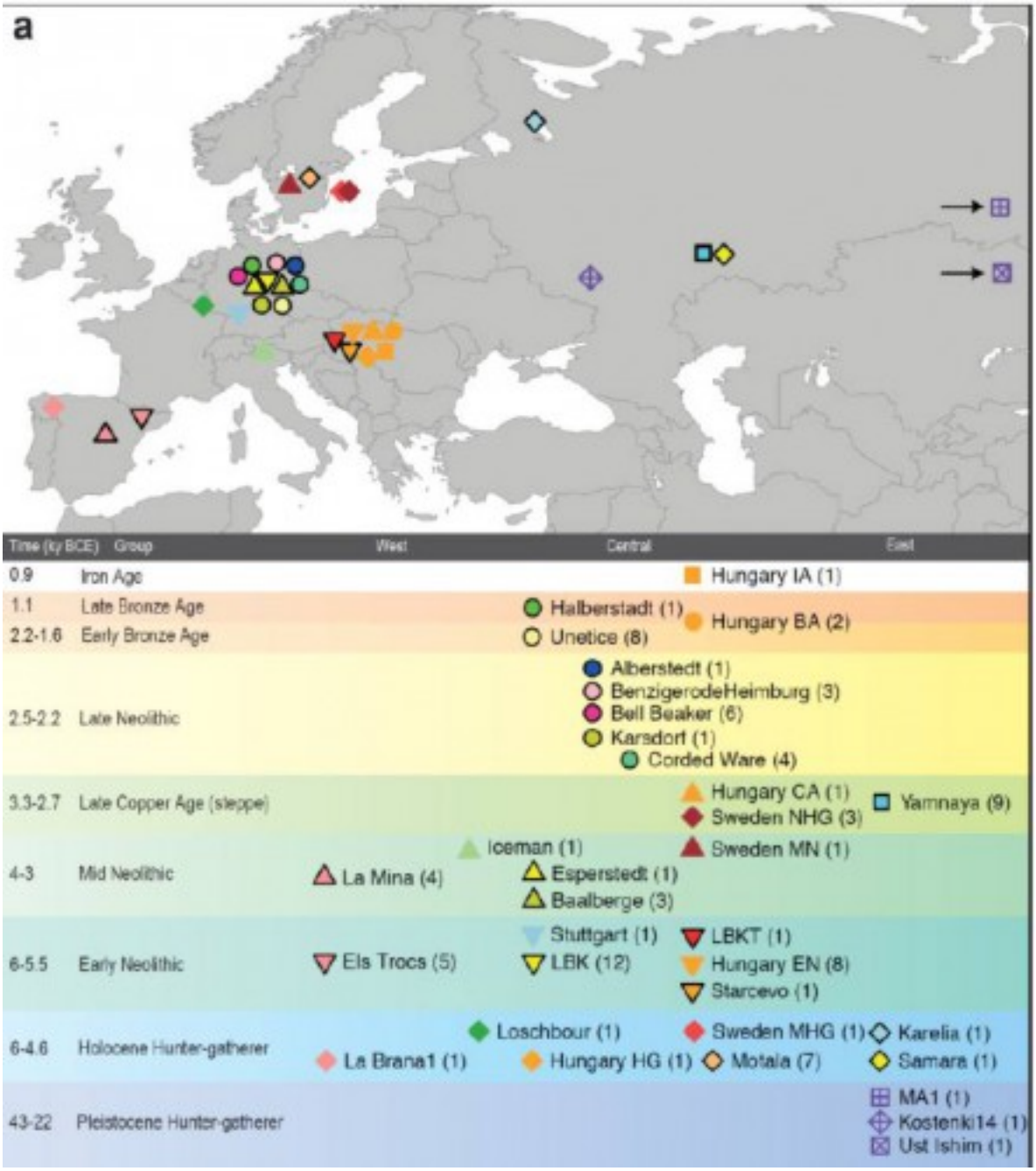



Рис. 8.26. Географическое местоположение находок образцов древней ДНК (69 новых и 25 из литературы) и их хронология от палеолита до железного века [Haak et al., 2015]. ОБОЗНАЧЕНИЯ: Стрелочками обозначено то, что местоположения образцов MA1 (Мальта) и Усть-Ишим находятся восточнее, за пределами карты. Iron Age – железный век, Late Bronze Age – поздний бронзовый век, Early Bronze Age — — ранний бронзовый век, Late Neolithic – поздний неолит, Late Copper Age – поздний медный век, Mid Neolithic – средний неолит, Early Neolithic – ранний неолит, Holocene Hunter-gatherer – охотники-собиратели голоцена, Pleistocene Hunter-gatherer — охотники собиратели плейстоцена.

**ПОТОК ГЕНОВ В ПОЗДНЕМ НЕОЛИТЕ**

Сравнение всех образцов древней ДНК и 777 образцов из современных популяций Западной Евразии традиционно проведено с помощью анализа главных компонент (PCA). Важно подчеркнуть, что основные черты этого итогового графика (рис. 8.27) во многом вторят аналогичному графику из работы по трем источникам генофонда Европы (рис. 8.19), что подчеркивает устойчивость обнаруживаемых закономерностей. Генофонд современных европейцев (множество серых точек в центре графика) оказался расположен между генофондами Ближнего Востока (множество серых точек в правой части графика) и европейских охотников-собирателей. Первые европейские земледельцы смещены от большинства современных европейцев и

совпадают лишь с современными жителями Сардинии. Это не удивительно, поскольку население Сардинии традиционно считается сохранившим свой генофонд со времени первого появления земледельцев в Европе.

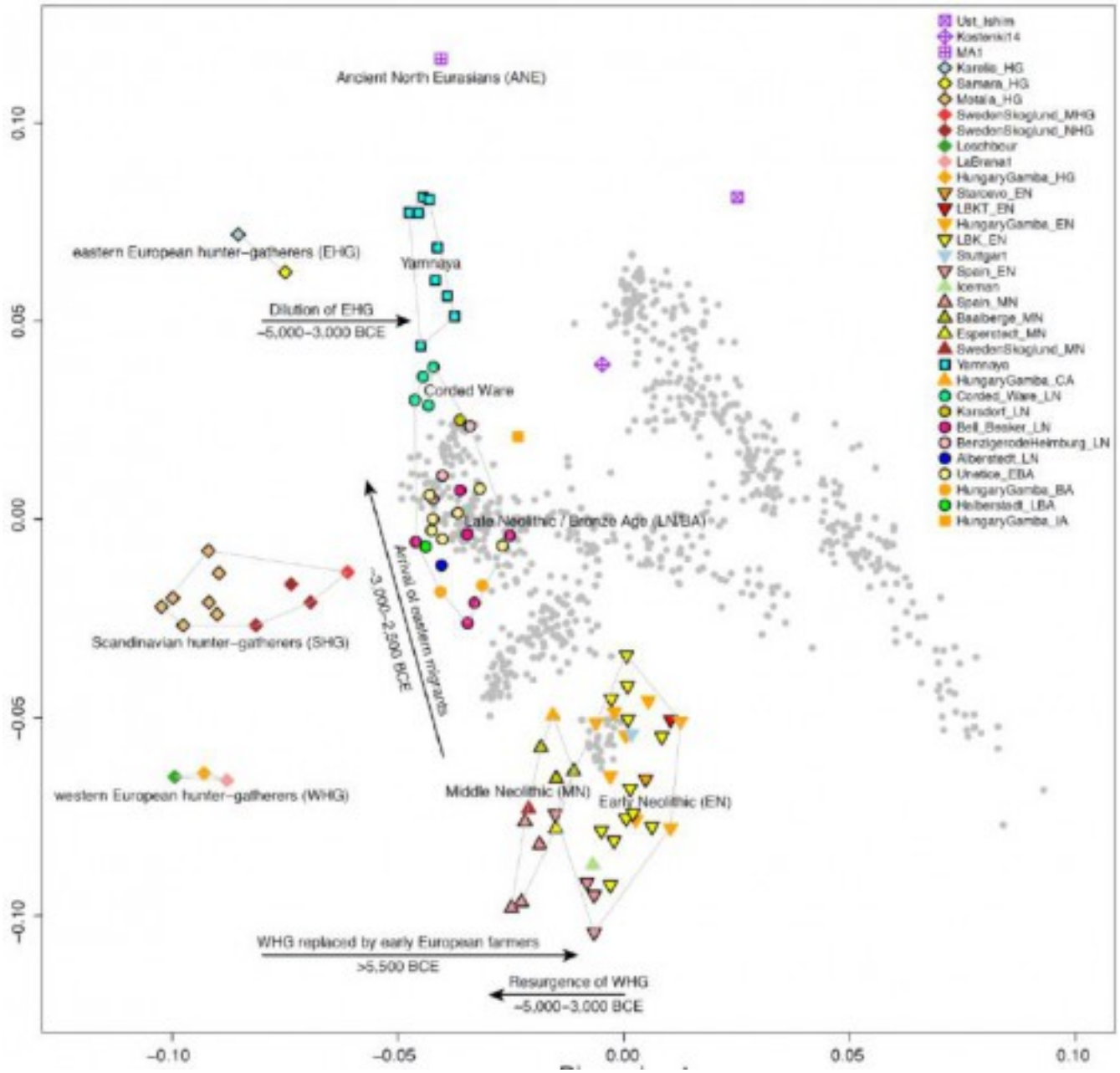



Рис. 8.27. Анализ главных компонент 94 древних и 777 современных представителей населения Европы [Haak et al., 2015]. ОБОЗНАЧЕНИЯ Ancient North Eurasians (ANE) – древние северные евразийцы; Eastern European hunter-gatherers (EHG) – восточноевропейские охотники-собиратели; «Dilution of EHG» – «разбавление» генофонда восточноевропейских охотников-собирателей генофондом, родственным ближневосточному, и формирование генофонда ямной культуры; Corded Ware – культура шнуровой керамики; Late Neolithic/Bronze Age (LN/BA) – поздний неолит/бронзовый век; Scandinavian hunter-gatherers (SHG) – скандинавские охотники-собиратели; Western European hunter-gatherers (WHG)- западноевропейские охотники-собиратели; «Arrival of eastern migrants» – миграция из восточноевропейских степей; Middle Neolithic (MN) – средний неолит; Early Neolithic (EN) – ранний неолит; «WHG replaced by early European farmers» – западноевропейские охотники-собиратели сменились ранними европейскими земледельцами; Resurgence of WHG – возвратное усиление доли генетического компонента западноевропейских охотников-собирателей.

Но благодаря большому массиву новых образцов древней ДНК на графике появились новые черты, которые обнаруживают доселе неизвестные детали генетической истории европейцев.

Во-первых, если до сих пор охотники-собиратели были представлены по их популяциям в Западной Европе, Северной Европе (Скандинавия) и в Сибири (стоянка Мальта), то теперь добавились охотники-собиратели из Восточной Европы (из Карелии и

Самарской области). В полном согласии с их географическим расположением они и на графике расположились между североевропейскими и сибирскими охотниками-собирателями.

Во-вторых, новые изученные образцы ДНК среднего неолита несколько отличаются от ранее изученных популяций раннего неолита. Если сравнить на графике образwы раннего неолита (треугольники вершиной вниз) и среднего неолита (треугольники вершиной вверх), то видно, что с ходом времени неолитическая популяция Европы генетически вполне ощутимо сдвинулась в сторону генофонда европейских охотников-собирателей (ромбики слева), что указывает на продолжение ассимиляции автохтонного населения Европы и перехода его на неолитические технологии и отношения.

В-третьих, новые изученные образцы европейцев позднего неолита и бронзового века (кружки на графике) попали в тот же кластер, что и современные европейцы (серые точки) – довольно далеко отойдя от популяций раннего и среднего неолита. А значит, именно на этом отрезке времени — при переходе от среднего неолита к финальному — в генофонде Европы последний раз произошли существенные изменения (последний – потому что после этого он практически совпал с современным генофондом, а значит, более уже кардинально не менялся).

В-четвертых – что стало ключом к пониманию происходивших процессов – появились данные по степному населению Восточной Европы (ямная культура, голубые квадраты на графике). Их геномы расположились между охотниками-собирателями Восточной Европы и некоторыми популяциями из круга Юго-Западной Азии и смежных регионов (в частности, Предкавказья). Напомню, что ареал археологической ямной культуры – «степняков-кочевников» — занимал всю южную часть Восточно-Европейской равнины от Приуралья до Подунавья с востока на запад и от Предкавказья до среднего Поволжья с юга на север, а датируется эпохой позднего неолита-ранней бронзы (период около 3000-2200 гг. до н.э., то есть 5000–4200 лет назад). На основании новых генетических данных выдвинута гипотеза, что именно эта популяция ямной культуры могла стать той решающей «добавкой» к неолитическому генофонду Европы, которая изменила генофонд раннего и среднего неолита Европы на этапе его перехода к позднему неолиту/бронзе.

**РЕКОНСТРУКЦИЯ СТЕПНОЙ МИГРАЦИИ**

Реконструкция миграций групп населения и генетических потоков между ними показывает, что популяции Германии и Испании в среднем неолите имели на 18-34% больше генетического вклада западноевропейских охотников-собирателей (WHG), чем в раннем неолите. Это говорит о постепенном увеличении доли генетического компонента охотников-собирателей в популяциях, перешедших на неолитическое ведение хозяйства (рис. 8.27). Но в позднем неолите и начале бронзового века население этой же территории уже обнаруживает довольно резкий генетический сдвиг: на 22-39% больше сходства с генофондом популяций Восточной Европы (EHG-компонент), чем их предки в среднем неолите. Именно этот генетический сдвиг позволяет выдвинуть гипотезу о важном влиянии миграции с востока популяций «степняков», носителей ямной культуры (или генетически сходных с ней популяций).

Древнеямная культурно-историческая общность занимала все степные территории Восточной Европы, ограничиваясь Причерноморьем и Прикаспием на юге, Южным Приуральем на востоке, а на западе доходила до Подунавья и Балкан, заканчиваясь в Венгерских степях. Это кочевая и полукочевая культура скотоводов с элементами мотыжного земледелия. Они хоронили своих умерших в ямах под курганами (от чего культура и получила название), и что важно – у них были колесные повозки, запряженные волами (были и кони, но их использовали на мясо).

По представленным в статье результатам генетический вклад популяций ямной культуры в генофонд Центральной Европы оказался гораздо значительнее, чем предполагалось ранее. Изучение ДНК представителей более поздней культуры шнуровой керамики показало, что их генофонд на три четверти (73%) родственен генофонду ямной культуры. Поэтому была выдвинута логичная с точки зрения генетики гипотеза генетической преемственности от популяций ямной культуры к популяциям культуры шнуровой керамики.

Однако следует учесть, что не все так однозначно. Во-первых, культура шнуровой керамики (в настоящее время период ее существования оценивается как 3000-2300 гг. до н.э., то есть 5000–4300 лет назад) практически синхронна ямной культуре (период около 5000–4200 лет назад, а по более строгим оценкам — 4600-4200 лет назад). А во-вторых, ее ареал расположен к северу и северо-западу от ямной. Скорее, речь может идти о двух синхронных смежных культурах, что позволяет думать не об их «вертикальной» по времени генетической преемственности, а об их «горизонтальном» генетическом родстве, то есть о том, что они восходят к некоему общему генетическому субстрату, поиск которого еще предстоит провести. Или же необходимо доказывать, что ямная культура существовала уже в IV тыс. до н.э., и выяснять генофонд и ареал этой ранней «протоямной» культуры.

В целом, благодаря этому исследованию добавлены три новых фрагмента в паззл общей картины формирования генофонда

Европы. Основа этой картины уже была очерчена в работе [Lazaridis et al., 2014], выявившей три основных источника генофонда Европы (раздел 8.4): западноевропейские охотники-собиратели, древние северные евразийцы и ранние европейские земледельцы. Три новых фрагмента в этой картине: во-первых, равноправное включение генофонда охотников-собирателей Восточной Европы (EHG) в общую картину генофонда Европы; во-вторых – значительная роль генофонда популяции ямной культуры в формировании современного облика генофонда Европы; в-третьих – гипотеза о формировании генофонда популяций культуры шнуровой керамики в результате смешения популяций ямной культуры и потомков европейцев эпохи среднего неолита.

Полученная в результате картина сложения европейского генофонда основана на двух больших миграционных волнах, сыгравших ведущую роль в предыстории Европы. Первая – в раннем неолите – принесла на территорию Европы культуру и генофонд первых земледельцев с Ближнего Востока. Вторая – в позднем неолите – привела к появлению кочевников-скотоводов ямной культуры, пришедших из степей Восточной Европы (рис. 8.28). Причем, как показали генетические данные, за обеими миграциями последовало частичное возвращение генофонда к предыдущему облику вследствие ассимиляции пришельцами предшествующего населения Европы.

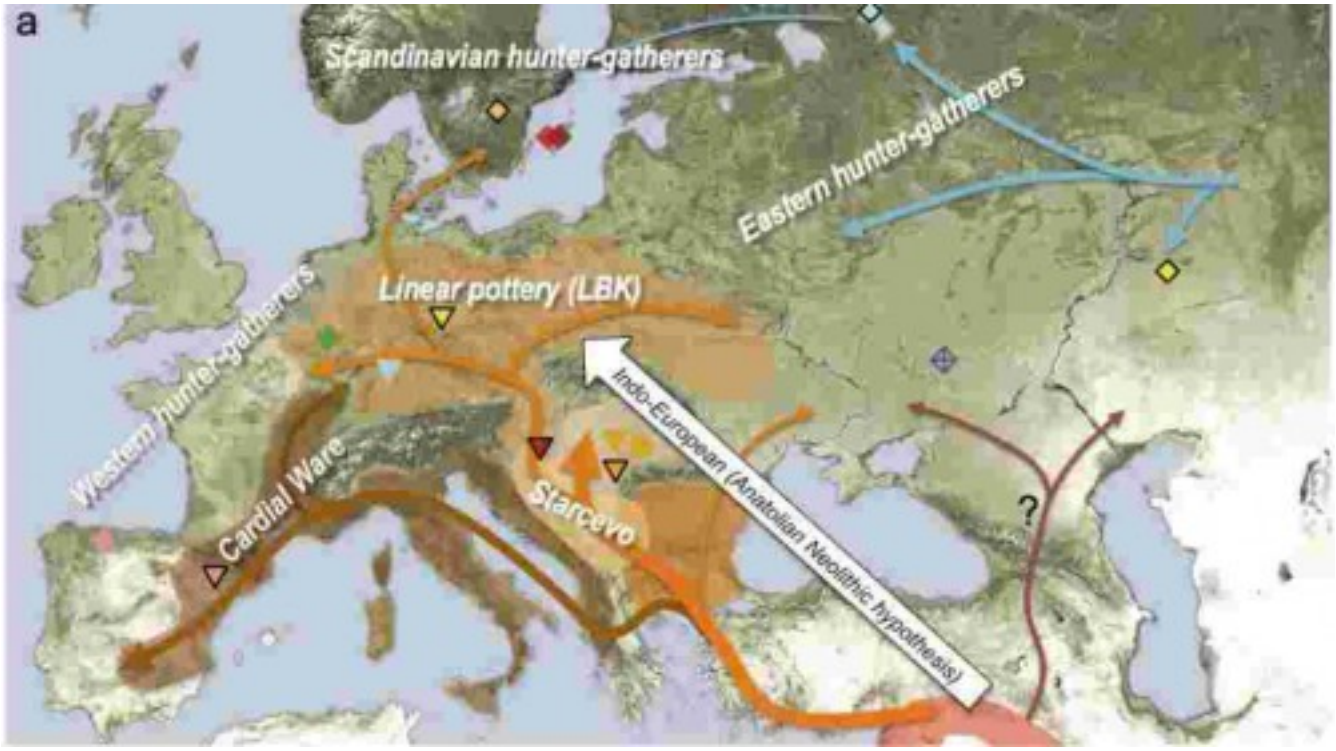



Рис. 8.28 a. Географическое местоположение археологических культур и иллюстрация предположительных миграций [Haak et al., 2015]. Вероятный путь миграции ранних земледельцев в Европу 9000-7000 лет назад; Белыми стрелками обозначены две альтернативные гипотезы появления в Европе индоевропейских языков: a) анатолийская неолитическая гипотеза, b) степная гипотеза.

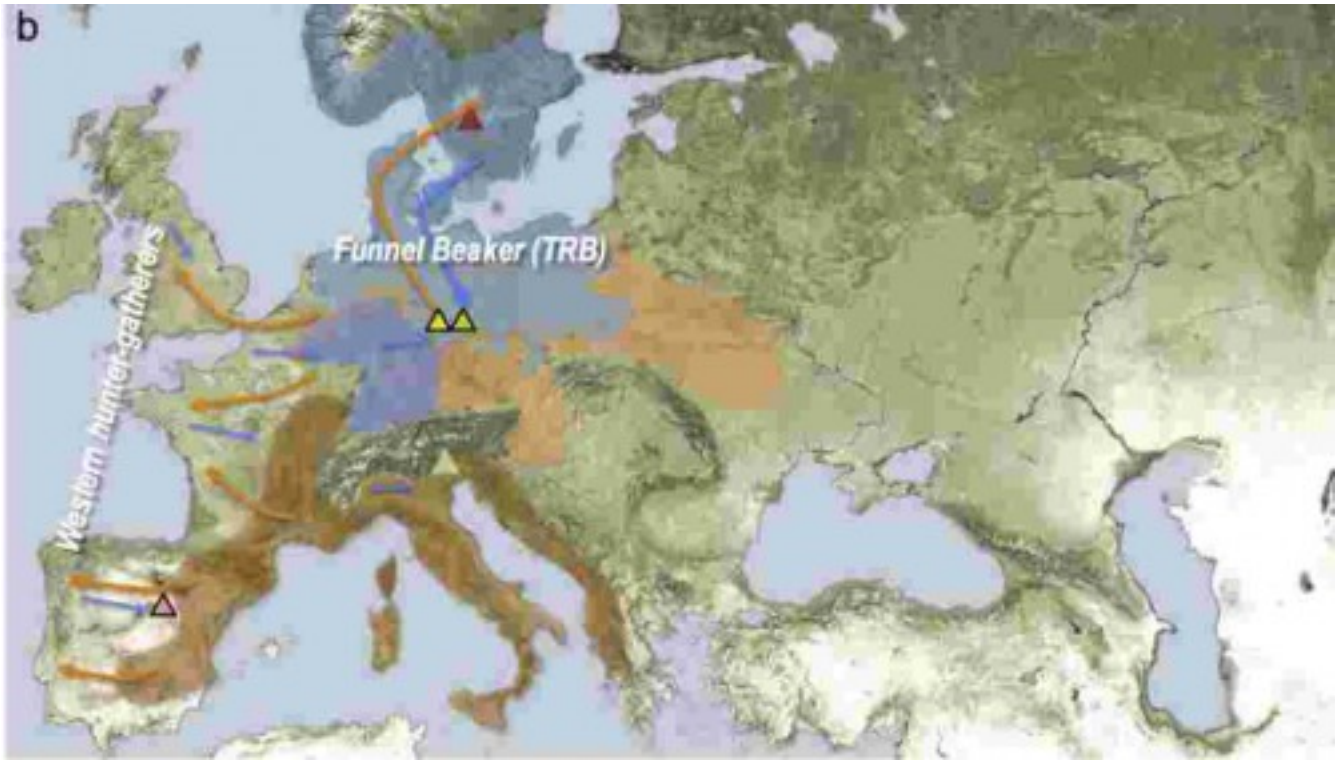



Рис. 8.28 b. Географическое местоположение археологических культур и иллюстрация предположительных миграций [Haak et al., 2015]. Возвращение охотников-собирателей в течение среднего неолита 7000-5000 лет назад;




Рис. 8.28 c. Географическое местоположение археологических культур и иллюстрация предположительных миграций [Haak et al., 2015]. Появление степных мигрантов в центральной Европе в позднем неолите, около 4500 лет назад. Рис. 8.28 a. Географическое местоположение археологических культур и иллюстрация предположительных миграций [Haak et al., 2015]. Вероятный путь миграции ранних земледельцев в Европу 9000-7000 лет назад; Белыми стрелками обозначены две альтернативные гипотезы появления в Европе индоевропейских языков: a) анатолийская неолитическая гипотеза, b) степная гипотеза.

**ОДНОРОДИТЕЛЬСКИЕ МАРКЕРЫ У ЯМНИКОВ**

Описанные выше результаты основаны на анализе аутосомных маркеров из полногеномных панелей. Но получены и данные по однородительским маркерам – мтДНК и Y-хромосомы. Гаплогруппы Y-хромосомы определены для 34 древних образцов. Самыми распространенными, как и в наши дни, оказались гаплогруппы **R1a** и **R1b** — они встречены у 60% европейцев от позднего неолита до бронзового века. Причем среди образцов, найденных на территории России, все 100% принадлежали к носителям этих гаплогрупп, причем на всем временном интервале — от 9700-4700 лет назад. Самые ранние изученные носители этих гаплогрупп — два охотника-собирателя с территории России из Карелии (**R1a**) и Самары (**R1b**). Характерно, что их Y-хромосомные варианты не принадлежали к линиям **R1a-M417** и **R1b-M269**, которые сегодня доминируют у европейцев. В то же время, более поздние образцы – все семь мужчин ямной культуры, были носителями линии гаплогруппы **R1b-M269**.

В целом, данные по однородительским генетическим маркерам – Y-хромосоме и митохондриальной ДНК – не противоречат предложенной модели миграций. Считается, что Y-хромосомная гаплогруппа **G2a** и митохондриальная гаплогруппа **N1a**, обычные у ранних земледельцев центральной Европы, почти исчезают в течение позднего неолита и бронзового века, когда они по большей части замещаются Y-хромосомными гаплогруппами **R1a** и **R1b** и мтДНК гаплогруппами **I, T1, U2, U4, U5a, W** и **H**. Это не только подтверждает вклад степных популяций в генофонд неолитической Европы, но также говорит о том, что в миграциях принимали участие оба пола. А по пути в центральную Европу степные мигранты-кочевники, вероятно, смешивались с земледельцами Восточной Европы. В то же время, среди изученных мужчин ямной культуры все обладали только гаплогруппой **R1b** Y-хромосомы, а у мужчин культуры шнуровой керамики преобладала гаплогруппа **R1a**: это плохо согласуется с результатами по аутосомному геному о наследовании «шнуровиками» трех четвертей генофонда «ямников». Но и не дает повода отвергнуть такую гипотезу – поскольку пока изучено слишком мало образцов в каждой из выборок.

## О СВЯЗИ «ЯМНИКОВ» И «ШНУРОВИКОВ»

В статье [Haak et al., 2015] упоминается некоторое сходство между обеими рассматриваемыми археологическими культурами – ямной и шнуровой керамики. Такие параллели действительно упоминаются некоторыми археологами, но большинство из них все же подчеркивают, напротив, кардинальные и многочисленные различия между этими культурами, а не их немногочисленные сходные элементы. Поэтому гипотеза, в которой миграция из степей приравнивается к миграции ямной культуры, не нашла поддержки у многих археологов, в том числе Л.С. Клейна. Он подчеркивает, что представления об археологическом сходстве ямной культуры с культурами шнуровой керамики и боевого топора не выдерживают критики. Тем более, что генетики прослеживают лишь миграции населения, а культура далеко не всегда двигалась вместе с населением — у нее свои пути. Это дает генетикам право говорить о преемственности (или родстве) населения, но не о преемственности этих двух археологических культур.

На рис. 8.29 представлена модель вклада в генофонды древних и современных популяций Европы трех предковых компонентов — ранних неолитических популяций (Early Neolithic), западноевропейских охотников-собирателей (Western European Hunter-Gatherers) и представителей ямной культуры (Yamnaya). Она показывает, что в северной Европе, как ни парадоксально, генетический вклад представителей ямной культуры гораздо выше, чем в южной. А в южной Европе, в свою, очередь, гораздо больше генетический вклад ранних неолитических популяций. Итак, за счет древних внутриевропейских миграций (которые пока еще практически не изучены) картина получается более сложной, чем простая модель двух миграций — «земледельческой» и «степной».

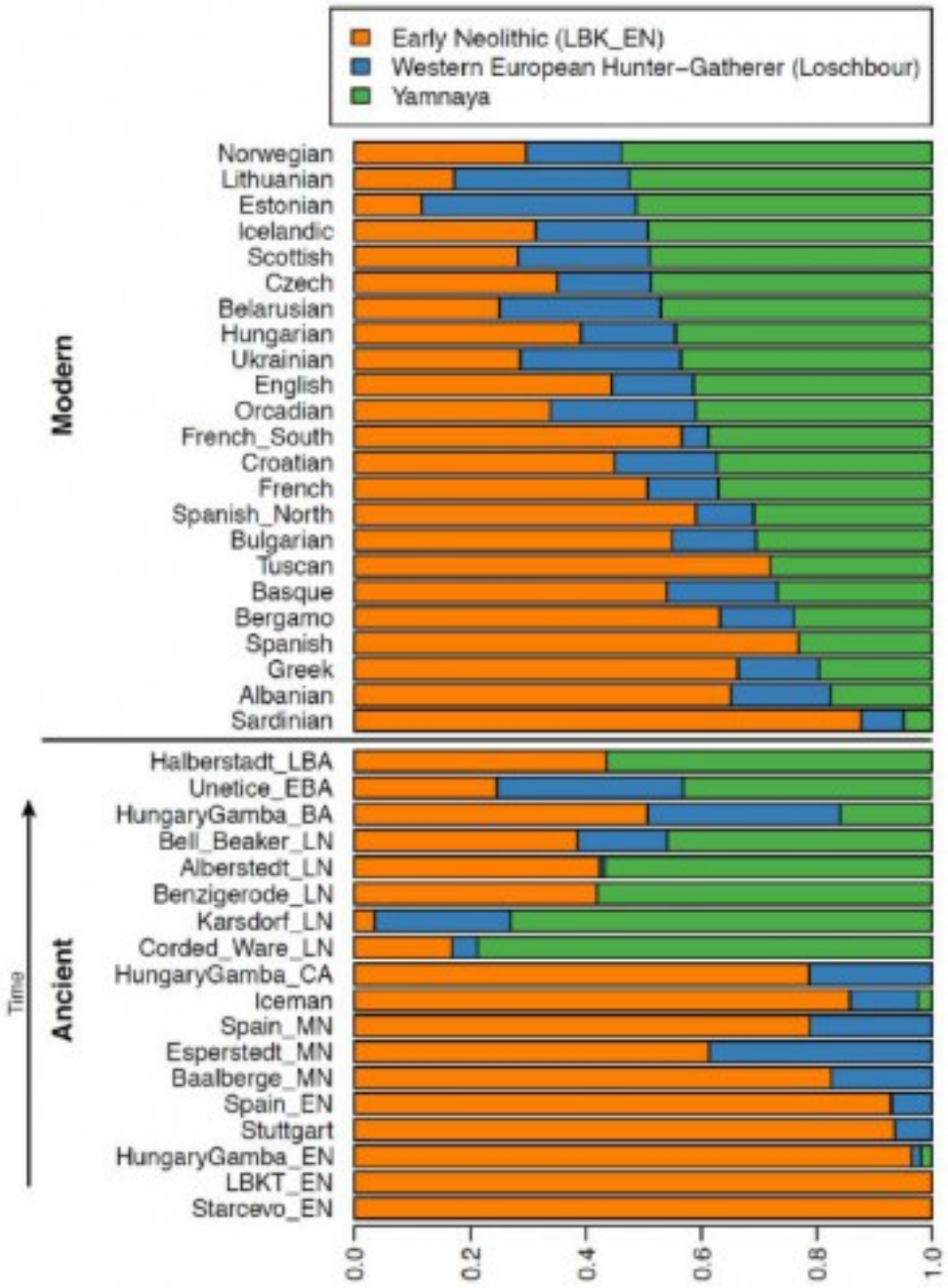



Рис. 8.29. Пропорция генетического вклада ранних неолитических популяций (Early Neolithic), западноевропейских охотников-собирателей (Western European hunter-gatherers) и представителей ямной культуры (Yamnaya) в различных современных и древних популяциях [Haak et al., 2015].

**ИНДОЕВРОПЕЙЦЫ ЛИ?**

Как известно, существует множество гипотез прародины и путей распространения индоевропейцев, в том числе две основные: анатолийская утверждает, что индоевропейцы расселились из Анатолии (Малой Азии) около 8500 лет назад, а курганная постулирует миграцию индоевропейцев из причерноморских степей. И та, и другая гипотеза отражены в статье [Haak et al., 2015] белыми стрелками на карте миграций (рис. 8.28), хотя изображены, на мой взгляд, чрезмерно схематично с точки зрения географии и археологии.

Дэвид Райх и его соавторы [Haak et al., 2015] считают, что полученные ими результаты вносят решающий вклад в дебаты о путях экспансии индоевропейских языков в Европу. В связи с этим мне вспомнилась одна из работ Майта Метспалу, посвященная сравнению митохондриальных генофондов Крита и Кипра. (Интересная, кстати, ситуация – два острова в Восточном Средиземноморье изначально имели сходное население, но потом их генофонды разошлись). И один из выводов статьи был шутливым: «Ни один из результатов генетического исследования не противоречит широко известному утверждению, что Афродита родилась на Кипре». Вот и здесь – ни один из результатов генетического исследования не противоречит утверждению, что индоевропейцы расселились из степей.

Говоря серьезно, результаты статьи [Haak et al., 2015], конечно, к вопросам миграций индоевропейцев отношение имеют. Ведь хотя древняя ДНК не может ответить на вопрос, на каком языке говорили люди, она выявляет миграции самих этих людей. А разные теории распространения индоевропейских языков предполагают определенные миграции, а генетика может их подтвердить, опровергнуть, или же обнаружить новые миграции, не предполагавшиеся ранее. И обнаруженная миграция, действительно, очень похожа на ту, которая должна была иметь место согласно степной гипотезе распространения индоевропейцев. Но похожесть, корреляция – не доказательство, а лишь дополнительный аргумент в пользу правдоподобности. Основной аргумент, который приводят сами авторы, — не «за степную гипотезу», а «против анатолийской». Аргумент состоит в том, что обнаружены массовые миграции *после* распространения земледелия в Европе (около 4500 лет назад популяция, генетически родственная носителям ямной культуры, переместилась в Центральную Европу). А анатолийская гипотеза во многом опиралась на то, что после неолитизации очень больших подвижек населения уже не было, а неолитизация-то явно шла через Анатолию.

Кроме того, авторы статьи [Haak et al., 2015] осторожны в своих лингвистических выводах. Они не утверждают, что все индоевропейские языки в Европе могли появиться в результате первых земледельческих миграций. И подчеркивают, что их данные ничего не говорят о *прародине* индоевропейских языков, а лишь о том, каким путем часть этих языков могла достигнуть Центральной Европы. А если прародину индоевропейцев допустить в восточной Анатолии, то с тем, что одна ветвь этих языков достигла северного Причерноморья и оттуда со степными кочевниками разошлась по большой части Евразии, не спорит, насколько я знаю, почти никто из сторонников анатолийской гипотезы. Так что большого спора теорий — если ограничивать его событиями внутри Европы — возможно, и нет.

**МИГРАНТЫ, ПОХОЖИЕ НА «ЯМНИКОВ»**

Хоть похоже на Россию,

Только все же не Россия…

*Александр Городницкий*

Размышляя о результатах этой ключевой работы [Haak et al., 2015], я выделил в ее внутренней логике два главных силлогизма:

1а) генофонд раннего неолита и среднего неолита Европы отличается от генофонда позднего неолита Европы;

1б) генофонд позднего неолита Европы практически совпадает с генофондом современной Европы.

Вывод 1: при переходе от среднего к позднему неолиту Европа (имеется в виду Западная и Центральная Европа) приняла какую-то массовую миграцию.

С этим выводом трудно поспорить: из четырех факторов микроэволюции ни дрейф, ни отбор, ни тем более мутации так подействовать не могли – остается миграция! Но далее следует второй силлогизм:

2а) была массовая миграция при переходе к позднему неолиту;

2б) генофонд носителей ямной культуры хорошо подходит на роль мигрантов (если добавить к генофонду среднего неолита Европы генофонд «ямников», то получится как раз генофонд позднего неолита Европы).

Вывод 2: «ямники» и мигрировали.

А вот этот вывод, строго говоря, логически не обоснован, потому что вместо «ямников» могли мигрировать и носители других археологических культур – генетически похожие на них. Правда, точное следование аристотелевской логике — в биологии большая редкость. И было бы несправедливо предъявлять к этой статье требования на порядок более строгие, чем

ко всем прочим статьям. Но все же надо задуматься о том, что если была миграция из Восточной Европы (больше, похоже, неоткуда), то по Восточной Европе в распоряжении пока данные только по трем популяциям:

— мезолитическим охотникам-собирателям (всего два генома!);

— носителям ямной культуры;

— современному населению.

И больше ничего!

То, что охотники-собиратели хуже подходят на роль добавки в средненеолитический генофонд, чем «ямники», авторы статьи [Haak et al., 2015] проверили. Но от охотников-собирателей до современного населения простирается десяток тысячелетий. И хотя то, что миграция должна была произойти не позднее финала неолита, сокращает временной интервал в два раза, но и на этом временном интервале и в пространстве Восточной Европы кто только не жил!

Лично я считаю, что авторы статьи выбрали вполне вероятного кандидата. Например, правдоподобнее предполагать миграцию не из лесной, а действительно из степной полосы Восточной Европы (в лесах и плотность населения меньше, и доля генофонда охотников-собирателей должна быть больше, а вклад, как упоминалось, был не «охотничий»). Но все же «вероятно» и «правдоподобнее» — это предположения, а не доказательства. И учитывая, что большинство археологов отрицают возможность прямого мощного влияния «ямников» на «шнуровиков», стоит предполагать, что реальный поток генов был более сложным, хотя и действительно вел во 2-4 тысячелетии до н.э. из Восточной Европы в Европу Центральную.

## КАРТЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РАССТОЯНИЙ ОТ ДРЕВНИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Одним из дополнительных аргументов сходства «шнуровиков» и «ямников» в работе [Haak et al., 2015] является то, что «шнуровики» генетически более всего похожи именно на «ямников» (минимальное Fst расстояние). Ну, судя по таблице в статье (Extended Data Table 3 [Haak et al., 2015]), популяция унетицкой культуры (Unetice) еще более похожа на шнуровиков. А среди современного населения на шнуровиков похожи самые разные популяции – и венгры, и англичане, и скандинавы, и русские с мордвой.

Поэтому по данным этой таблицы из статьи я построил карты генетических расстояний (рис. 8.30-8.33) от основных древних популяций до современных популяций. Как обычно на картах расстояний, области, которые генетически далеки от генофонда реперной популяции окрашиваются в красно-коричневые тона возвышенностей, а те области, до которых генетическое расстояние мало – в интенсивно зеленые тона низменностей. Для всех четырех карт использована одна и та же шкала (приведенная в верхней части каждой карты), что позволяет сравнивать их напрямую.

Вот карта генетических расстояний от «шнуровиков» (рис. 8.30): темно-зеленые пятна генетического сходства с современными популяциями разбросаны по всей Европе.

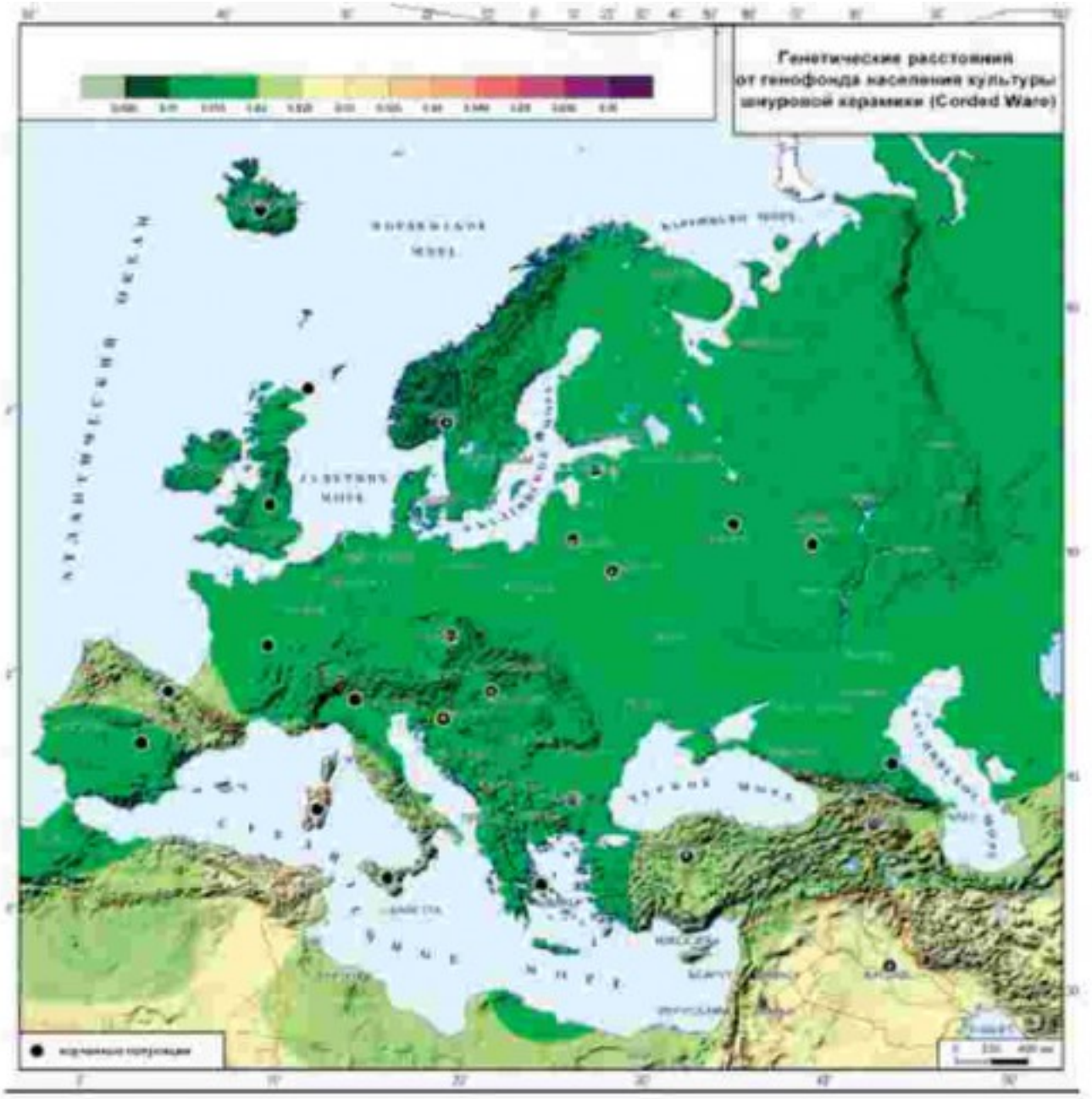



Рис. 8.30. Карта генетических расстояний от генофонда населения культуры шнуровой керамики (Corded Ware).

А вот карта генетических расстояний от популяции ямной культуры (рис. 8.31): очень большого сходства (темно-зеленые тона) нет нигде. Умеренное генетическое сходство (ярко-зеленые тона) – охватывает всю Восточную Европу (изучены русские, мордва, лезгины). А прочая Европа генетически еще меньше похожа на «ямников». Это не очень-то согласуется с идеей, что именно ямники во многом сформировали генофонд Европы (хотя если говорить о сравнительно небольшом влиянии, то это карте не противоречит). Особенно непохож на «ямников» генофонд современной южной Европы – что мы видели и в результатах ADMIXTURE (рис. 8.29).

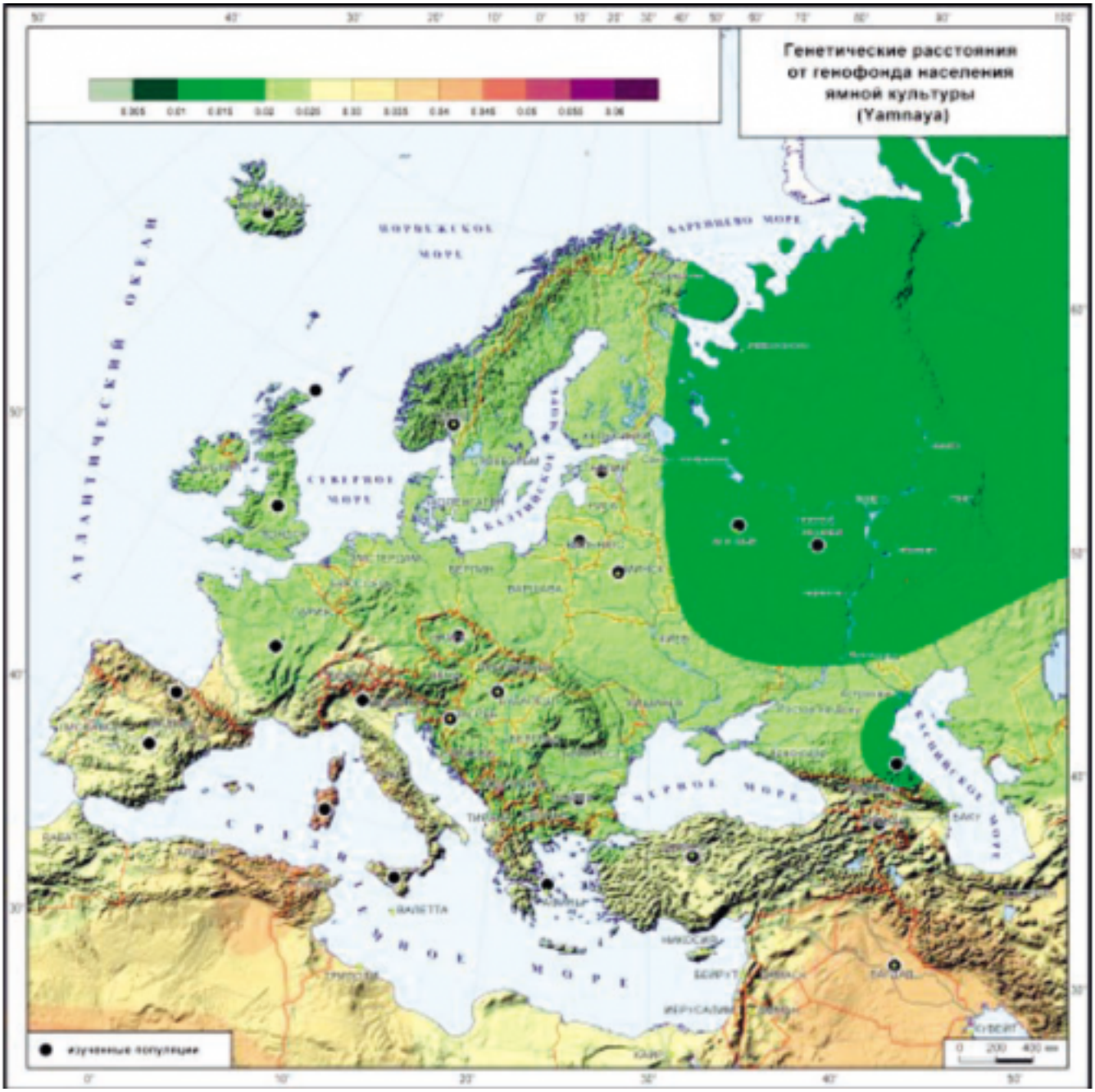


Рис. 8.31. Карта генетических расстояний от генофонда населения ямной культуры (Yamnaya).

Взглянем еще на карту расстояний от восточно-европейских охотников-собирателей (рис. 8.32). Тональность карты – красноватые тона очень больших расстояний (генофонд Европы сейчас совсем иной, чем в мезолите), но все же вклад этого компонента прослеживается на «своей» территории – Восточной Европе — явственнее, чем в Западной Европе. Ну, это ожидаемый результат. Показательна, конечно, близость генофонда восточно-европейских охотников-собирателей к Северной Европе и северу Центральной Европы, хотя она и меньше, чем к Восточной.

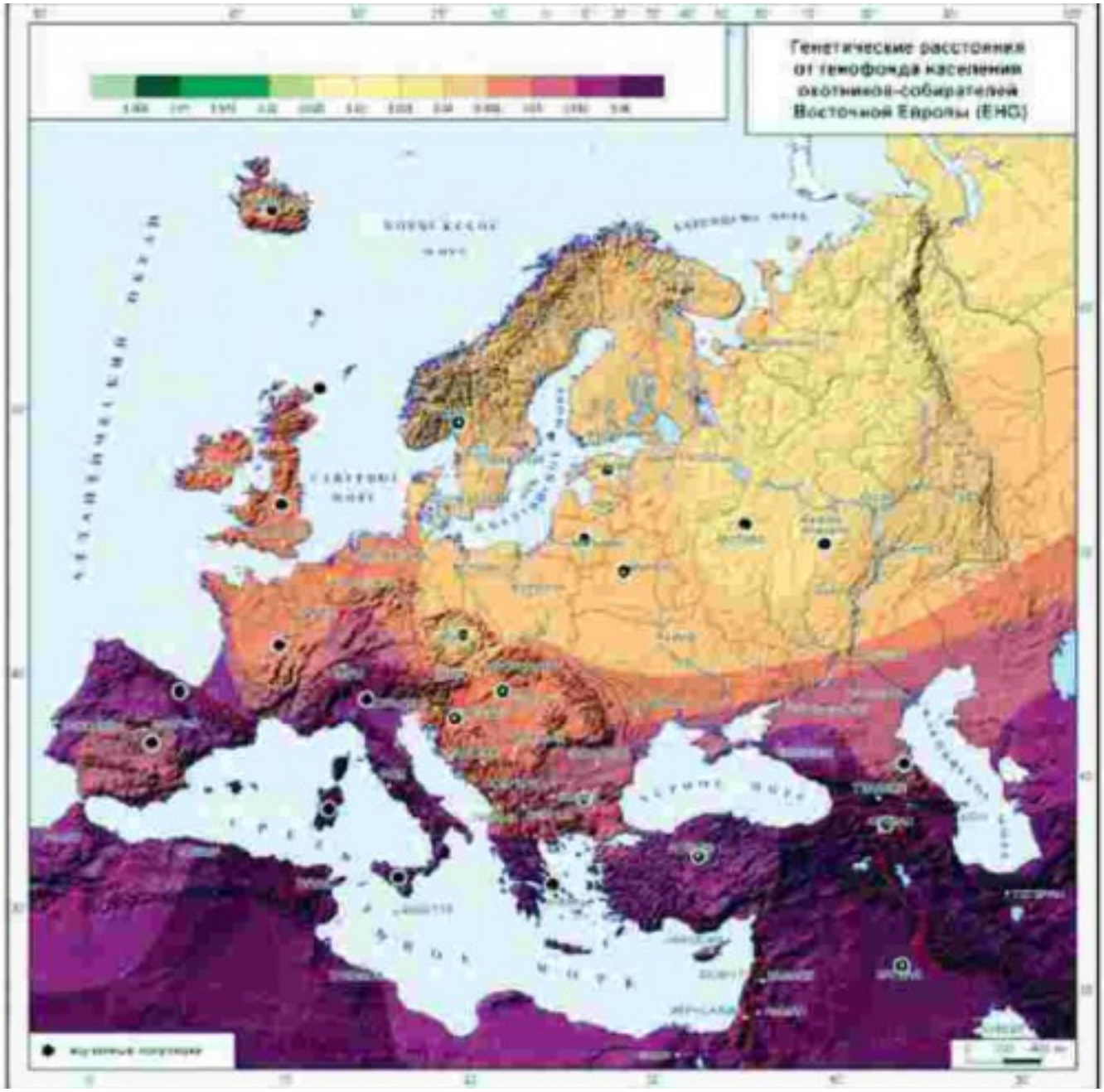


Рис. 8.32. Карта генетических расстояний от генофонда охотников-собирателей Восточной Европы (EHG).

А вот культуры позднего неолита/бронзы Центральной Европы (приведена карта от культуры колоколовидных кубков, рис. 8.32) кажутся родными почти всей современной Европе, окрасившейся в темно-зеленые тона минимальных расстояний. Что это? Результат того, что они — «общие дети» обеих половинок Европы, соединившихся на излете неолита, как предполагают авторы статьи [Haak et al., 2015]? Или напротив, результат распространения потомков этих культур по всей Европе уже в более поздние времена?

Правда, на картах бросается в глаз очень небольшое число опорных точек – современных популяций, изученных к моменту выхода статьи [Haak et al., 2015] по панели Human Origin. Поэтому выявляемые как картах географические закономерности наверняка еще уточнятся и скорректируются по мере более подробного изучения современного генофонда.

Будем надеяться, что Давид Райх и его команда, ежегодно выпускающие статьи в Nature, не заставят нас долго ждать следующей серии их увлекательного «бостонского сериала», потому что, похоже, только полногеномный анализ других – и древних, и современных — популяций может лучше всего распутать пути миграций. Похоже, они окажутся сложнее, чем цепочка «ямники» — «шнуровики» — «европейцы».

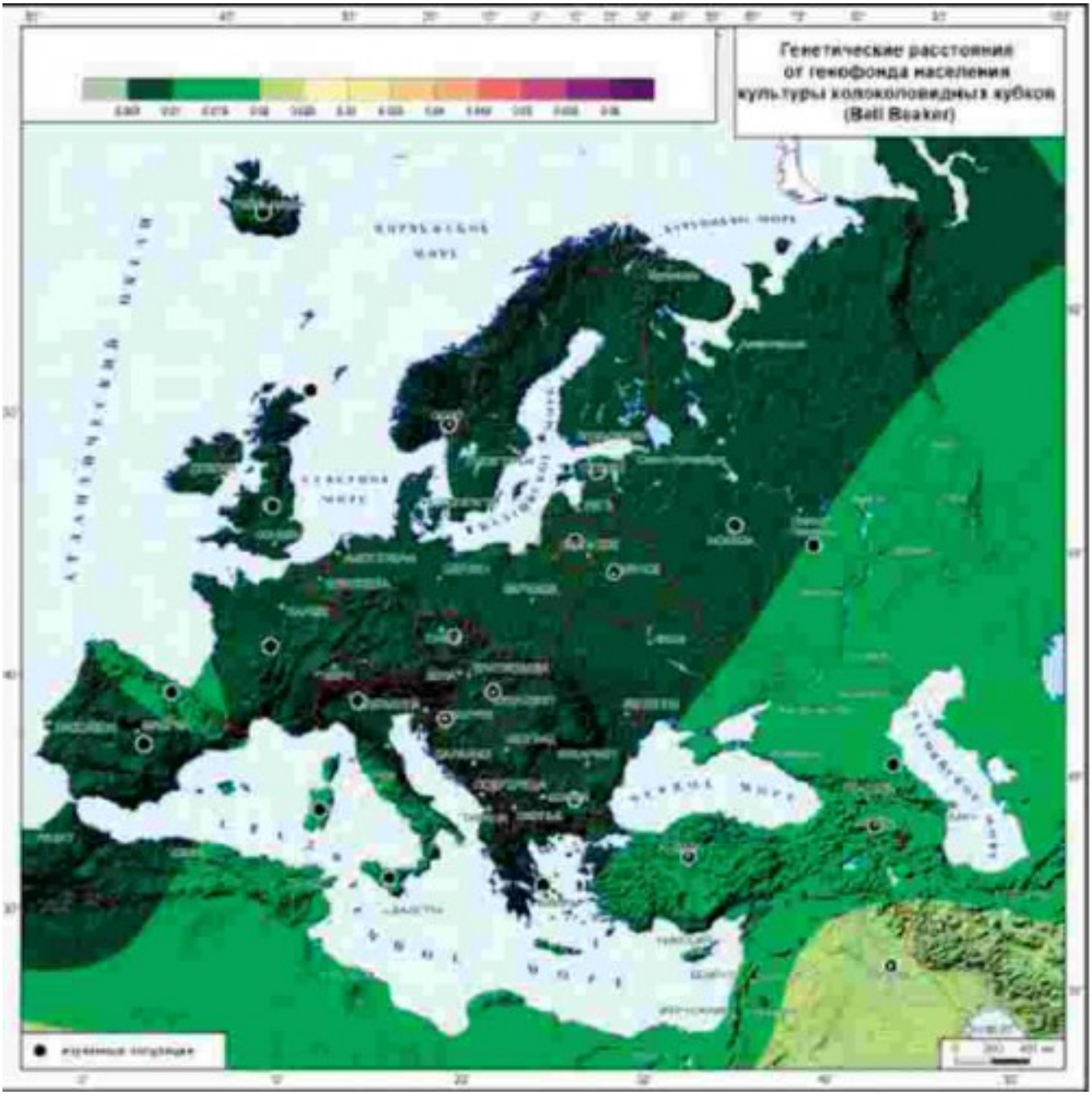


Рис. 8.33. Карта генетических расстояний от генофонда населения культуры колоколовидных кубков (Bell Beaker).

## БРОНЗОВЫЙ ВЕК В ЕВРАЗИИ

### КУЛЬТУРЫ ЕВРОПЫ И АЗИИ ВОЗНИКЛИ ИЗ МИГРАЦИЙ БРОНЗОВОГО ВЕКА

Бронзовый век, как становится ясно, был периодом важных миграционных событий, во многом сформировавших современный генофонд Евразии. Наиболее полно генетическая мозаика бронзового века выявлена в исследовании команды Эске Виллерслева [Allentoft et al., 2015]. Эта статья по своим выводам близка к только что описанному исследованию [Haak et al., 2015], но рассматривает популяции бронзового века не только Европы, но и значительной части Азии. Также эта работа [Allentoft et al., 2015] важна тем, что в ней представлен анализ самого большого до сих пор числа древних геномов представителей разных археологических культур (рис. 8.34). Как видно из этого рисунка, в исследование были отобраны образцы в основном бронзового века, а также несколько образцов до и после — эпох позднего неолита и железного века.

Географически они охватывают Скандинавию, Центральную, Южную и Восточную Европу, Южный Урал и Центральную Сибирь (рис. 8.35).

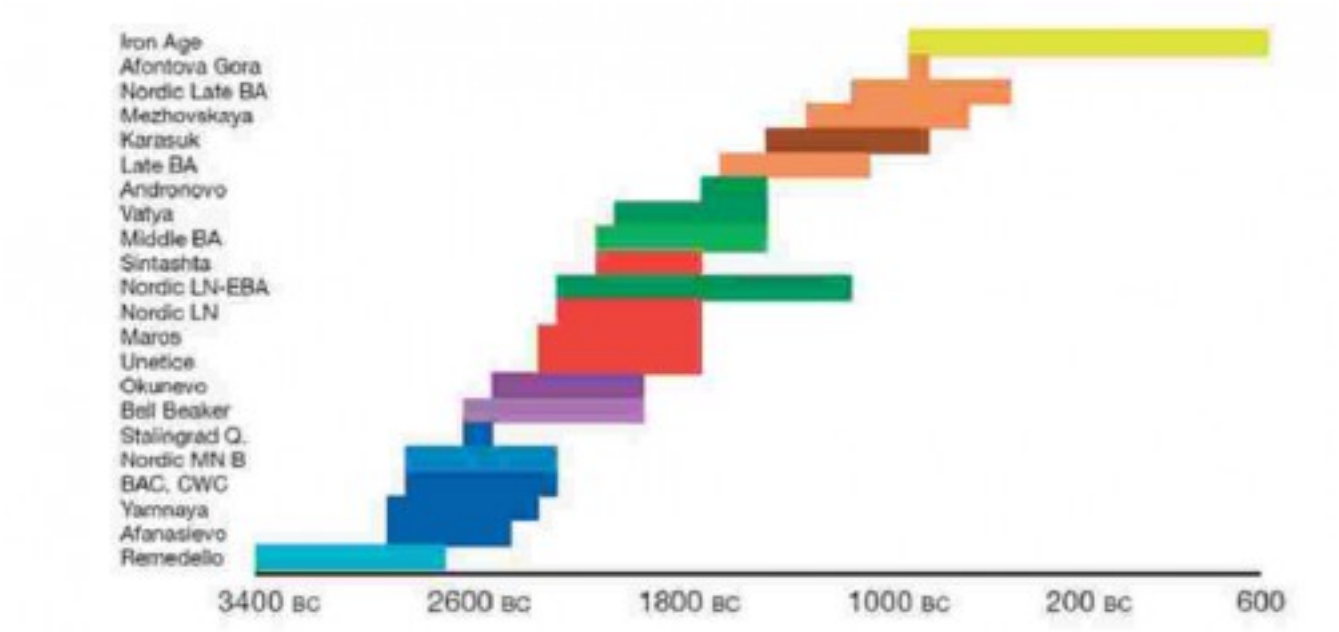



Рис. 8.34. Название (или местоположение) и датировка изучаемых культур [Allentoft et al., 2015]. ОБОЗНАЧЕНИЯ. По горизонтальной оси: датировки в годах относительно н.э. (BC – до н.э.) По вертикальной оси (сверху вниз): железный век, Афонтова гора, северный поздний бронзовый век, межовская, карасукская, поздний бронзовый век, андроновская, Ватя, средний бронзовый век, синташтинская, северный поздний неолит – ранний бронзовый век, северный поздний неолит, Марос, унетицкая, окуневская, колоковидных кубков, сталинградский карьер, северный средний неолит, культура шнуровой керамики или боевых топоров (BAC, CWC), ямная, афанасьевская, Ремеделло.

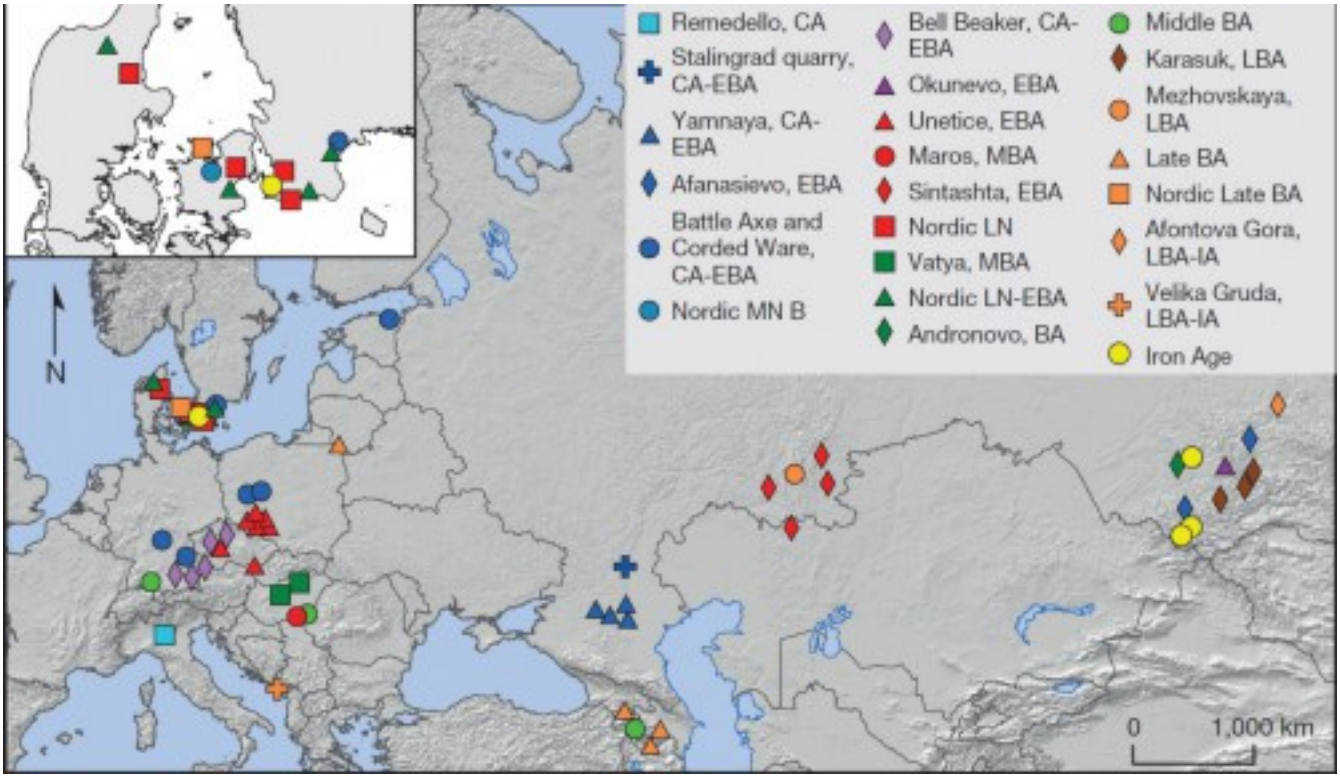



Рис. 8.35. Местоположение изученных образцов древней ДНК, слева вверху перечислены названия культур и их обозначения [Allentoft et al., 2015].

Полногеномное секвенирование проведено для 101 образца, но покрытие варьировало очень сильно — от 0,01x до 7,4x (цифра показывает, сколько раз был прочитан каждый нуклеотид). С относительно высоким (по меркам древней ДНК) покрытием от 1,1x до 7,4x секвенированы 19 геномов, а также использовали ранее опубликованные данные.

На втором этапе из каждой древней популяции выбрали образцы, в которых успешно генотипировано не менее 300 тысяч SNP-маркеров. В результате выборка составила 17 индивидуумов, представляющих 16 популяций. Анализ главных компонент выявил в этих данных 11 генетических кластеров, соответствующих географической и археологической принадлежности образцов. Вслед за авторами статьи, отдельно рассмотрим их результаты по Европе и по Азии.

## ЕВРОПА ЭПОХИ БРОНЗЫ

Основной результат состоит в том, что популяции в Северной и Южной Европе были сформированы смешением ранних охотников-собирателей и неолитических земледельцев, а в начале бронзового века получили поток генов из степей Предкавказья, представленной ямной культурой (рис. 8.36). По сути, этот вывод [Allentoft et al., 2015] идентичен подробно разобранному выше выводу [Haak et al., 2015]. Похожи – с небольшими уточнениями – и выводы о том, что европейские культуры позднего неолита и бронзового века – шнуровой керамики, колоколовидных кубков, унетицкая и скандинавская – оказались генетически близки друг другу и проявляют сходство также с ямной культурой. Наиболее близка к ней культура шнуровой керамики, наименее – культуры Венгрии, промежуточное положение занимает культура колоколовидных кубков Центральной Европы. Доля этого «ямного» компонента, по данным [Allentoft et al., 2015], как и по даным [Haak et al., 2015], различается в разных регионах Европы. Так, генофонд популяции культуры медного века Ремеделло в Италии не имеет его вовсе, но он широко представлен в культурах поздней бронзы в Черногории.

Есть, правда, и одно – кажущееся – расхождение. В статье [Allentoft et al., 2015] часто упоминается «кавказский компонент», но это лишь расхождение в географических терминах: под «Caucasus» в работе [Allentoft et al., 2015] понимается никак не Южный Кавказ и даже не Северный, а те же самые степные области Предкавказья и Причерноморья, которые в статье [Haak et al., 2015] называются “steppe”.

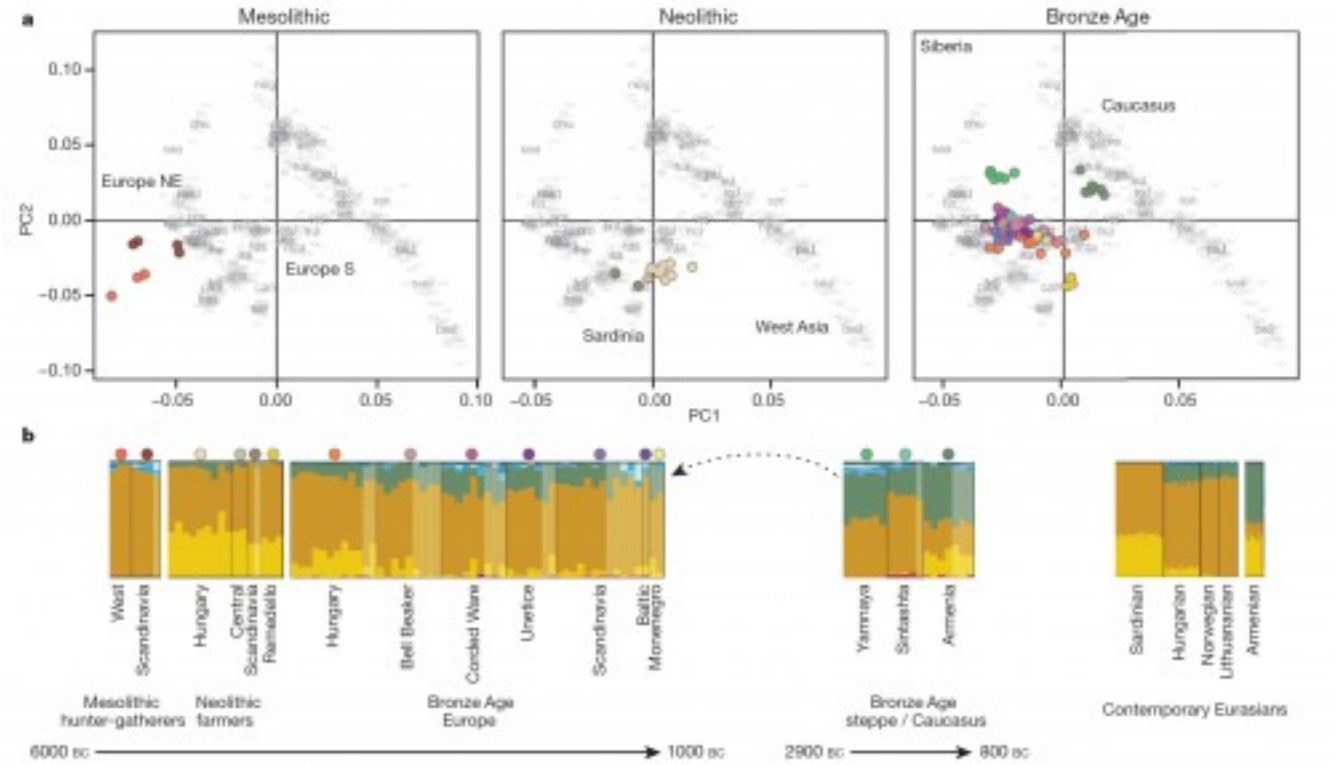



Рис. 8.36. Генетическая структура древней Европы и причерноморских степей [Allentoft et al., 2015].. a) Анализ главных компонент (PCA) древних образцов (n=93) из разных археологических эпох, спроецированный на современный генофонд Европы, Западной Азии и Кавказа. ОБОЗНАЧЕНИЯ. Серым представлены положение в генетическом пространстве 1 и 2 главных компонент отдельных индивидуумов (мелкий шрифт) и популяций (крупный шрифт). Цветные кружки обозначают древние образцы. b) Анализ ADMIXTURE предковых компонентов (K=16) для геномов древних (n=93) и современных индивидуумов. ОБОЗНАЧЕНИЯ. Цветные кружки обозначают те же древние образцы, что и на рис 8.36a (на графике PCA).

Пунктирной линией обозначен предполагаемый генетический поток от ямной культуры.

## АЗИЯ В ЭПОХУ БРОНЗЫ

Бронзовый век в Азии был столь же динамичен — он характеризуется обширными миграциями и замещением популяций (рис. 8.37). Популяция раннего бронзового века — афанасьевская культура в Алтае-Саянском регионе — генетически неотличима от ямной. Это свидетельствует о том, что популяция ямной культуры из степей распространялась сразу в двух направлениях – как на запад в Центральную Европу, так и на восток в азиатские степи (рис. 8.38). Таким образом, потоки генов на большие расстояния в раннем бронзовом веке соединили такие отдаленные регионы, как Алтай и Скандинавию.

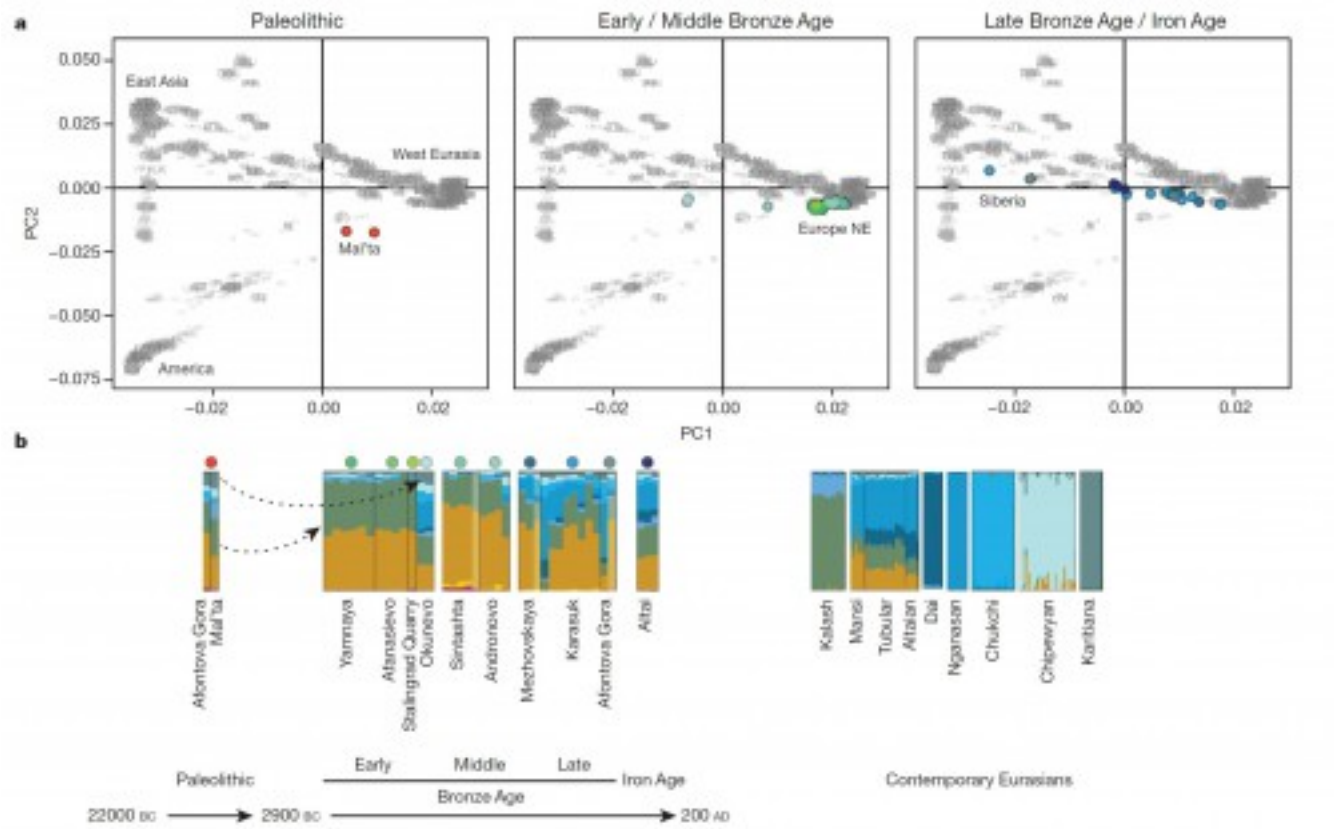


Рис. 8.37. Генетическая структура Азии бронзового века [Allentoft et al., 2015]. ОБОЗНАЧЕНИЯ те же, что и на предыдущем рисунке (8.36). Пунктирная линия обозначает предполагаемую генетическую связь ямной и окуневской культуры с палеолитическим образцом со стоянки Мальта.

При этом синташтинская культура – географически промежуточная между ямной и афанасьевской – имеет несколько меньшую долю «ямного» генетического компонента и приближается к культуре шнуровой керамики из географически далекой от нее Центральной Европе. Пока можно только гадать, означает ли это далекую восточную миграцию шнуровиков или в синташкинскую культуры влился какой-то местный субстрат, имеющий древние общие корни с центральноевропейским субстратом «шнуровиков».

Следующая, культура, андроновская, возникшая в Центральной Азии в эпоху поздней бронзы, генетически близка к синташтинской, но четко отличается и от ямной, и от афанасьевской. Из чего вытекает гипотеза, что андроновская культура представляет собой продолжение генофонда синташтинской культуры во времени и пространстве (рис. 8.39).

К концу бронзового века в Алтае-Саянском регионе андроновская культура замещается карасукской и межовской культурами

и культурами железного века. Эти культуры, вероятно, появились в результате миграции в Южную Сибирь (Алтае-Саяны) популяций из Восточной Азии или других регионов Сибири, принесшими более «азиатский» генофонд. Действительно, в результатах ADMIXTURE в генофондах этих популяций резко возрастает доля «синих» компонентов, свойственных современному населению Сибири (рис. 8.37).

Наиболее интригующие результаты получены для популяции окуневской культуры бронзового века из Саяно-Алтайского региона, которая демонстрирует генетическое сходство с современными коренными американцами. Этот факт означает, что окуневская культура может представлять часть популяции, генетически родственной верхнепалеолитическому охотнику-собирателю со стоянки Мальта, который, в свою очередь, был родственен популяции, отправившейся заселять Америку.

Реконструированные миграции третьего и второго тысячелетий до нашей эры схематически показаны, соответственно, на рис. 8.38 и 8.39. Например, мигрирующие на восток «ямники», предположительно говорившие на индоевропейских языке, дали начало афанасьевской культуре близ Алтая около 3000 лет до н.э. А представители афанасьевской культуры, в свою очередь, могли продвинуться немного южнее, и этим можно объяснить загадочное присутствие одного из старейших индоевропейских языков, тохарского, в бассейне реки Тарим.

В целом, совокупность описанных результатов, и в особенности своеобразное положение окуневской культуры, хорошо согласуется с предыдущими исследования палеоантропологов. Это не только мое мнение: на конференции в Йене (Linguistics, archaeology, and genetics, 2015) Мортен Аллентофт в докладе привел цитату из рецензента своей статьи в Nature. Смысл цитаты сводился к тому, что многие из обнаруженных в его статье генетических взаимоотношений популяций были описаны в русскоязычной научной литературе по физической антропологии, и кто бы мог подумать, что русские антропологи были так близки к истине. Пожалуй, это явное указание, что такие исследования генетикам стоит проводить в содружестве с представителями более старых и опытных наук.

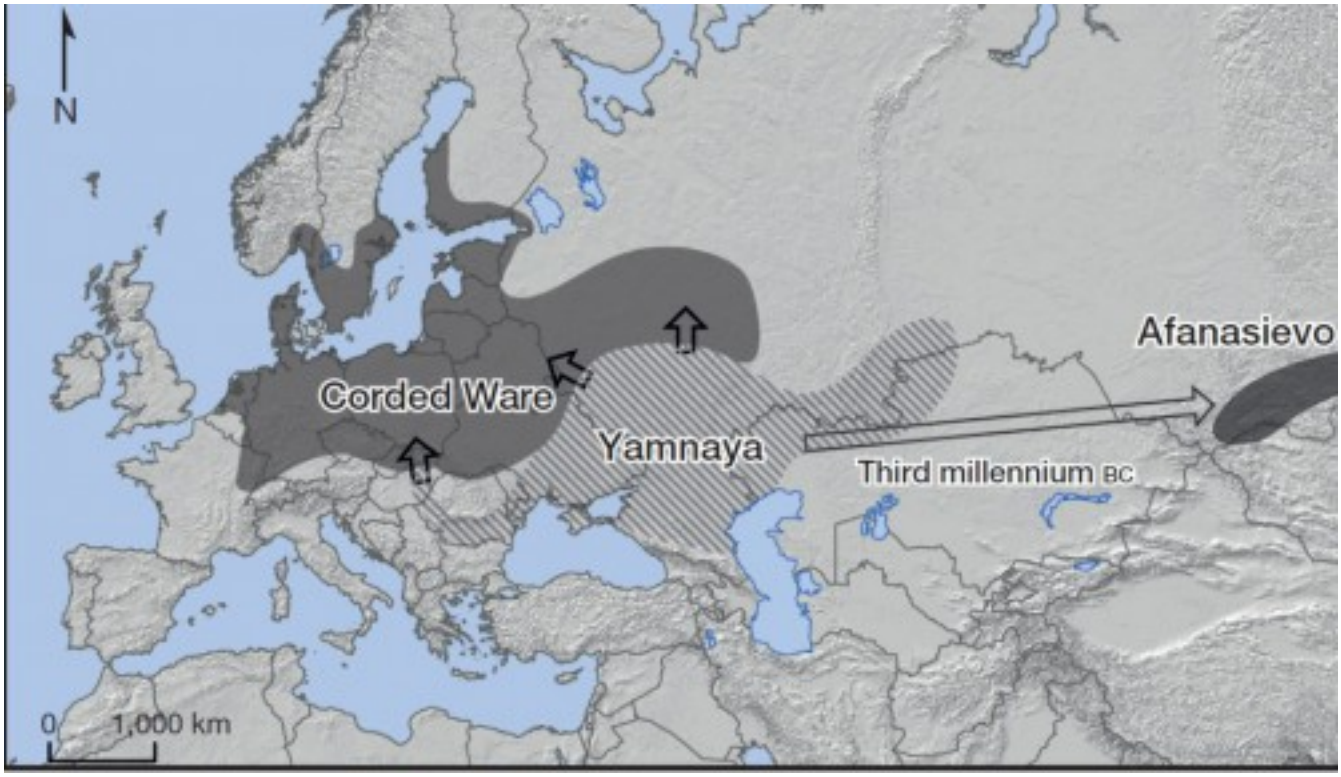


Рис. 8.38. Местоположение культур раннего бронзового века – ямной, шнуровой керамики и афанасьевской [Allentoft et al., 2015]. ОБОЗНАЧЕНИЯ. Стрелками показана экспансия ямной культуры.



Рис. 8.39. Культуры среднего и позднего бронзового века: синташтинская, андроновская, окуневская и карасукская, возникшие из миграции на восток [Allentoft et al., 2015]. ОБОЗНАЧЕНИЯ. Черные ромбы обозначают места находок колесных повозок и лошадей как доказательство распространения кочевых культур. Пунктиром обозначено место распространения тохарского языка, второго по древности среди индоевропейских языков.

**КОГДА ВЗРОСЛЫЕ НАУЧИЛИСЬ ПИТЬ МОЛОКО**

В работе [Allentoft et al., 2015] проанализирована также динамика в европейском генофонде отдельных генетических вариантов (всего 104), которые связаны с важными фенотипическими признаками, что позволяет предположить, что некоторые из этих генетических вариантов поддерживались естественным отбором.

Например, выяснилось, что два аллеля, ассоциированных со светлой пигментацией кожи, у европейцев с ходом времени стремительно увеличиваются в частоте. Аллель, обеспечивающий голубые глаза, хотя возникает еще у мезолитических охотников-собирателей, но отсутствует в черноморско-каспийских степных популяциях. Однако у европейцев бронзового века достигает заметной частоты.

Генетический вариант, связанный с толерантностью к лактозе (rs4988235), дает возможность взрослым людям употреблять в пищу молоко. Распространение этого аллеля традиционно связывали с появлением животноводства – он обеспечивал дополнительный источник питания. Полученные результаты оказались неожиданными: в бронзовом веке частота данного аллеля была довольно низкой — в среднем 10%. Особенно он был характерен для популяции ямной культуры, поэтому авторы полагают, что именно от «ямников» он распространился по Европе. Однако своих высоких частот (среди современных европейцев его частота в среднем 70%) этот вариант достиг в более позднее время. Видимо, молоко вошло в обычный рацион далеко не сразу после того, как люди одомашнили скот.

**СКИФЫ ДОНА**

Античное время Европы (около 2500 лет назад, VI-III вв. до н.э.) пока представлено в исследованиях древней ДНК не так подробно, как более ранняя эпоха бронзового века. Но и изучая этот период времени, большое внимание вновь уделялось популяциям евразийской степи. В том числе нами совместно с Австралийским центром древней ДНК был изучен

митохондриальный генофонд европейских скифов (низовья Дона, табл. 1.7. в 1 главе).

## СПЕКТР ГАПЛОГРУПП

Была исследована митохондриальная ДНК 16 образцов из скифских могильников на территории Ростовской области и обнаружены следующие гаплогруппы, перечисленные в порядке убывания: **T, U5a, H, I, D, A, C, F, U2e, U7.** Столь обширный перечень гаплогрупп при сравнительно небольшом числе проанализированных образцов указывает на большое генетическое разнообразие популяции скифов. Также можно отметить преобладание в генофонде скифов Причерноморья западно-евразийских гаплогрупп.

Другие авторы [Lalueza-Fox et al., 2003] обнаружили сходный генофонд у родственных скифам культур на территории Казахстана. Это указывает, что не только в эпоху бронзы, но и в скифскую эпоху «западно-евразийский» митохондриальный генофонд распространялся много дальше на восток, чем сейчас.

## КАРТА ГЕНЕТИЧЕСКИХ РАССТОЯНИЙ

Этот вывод подтверждает и карта генетических расстояний (рис. 8.40). 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). Карта демонстрирует, в какой мере сходным с древним генофондом донских скифов является современное население разных территорий Евразии (144 современных популяции).

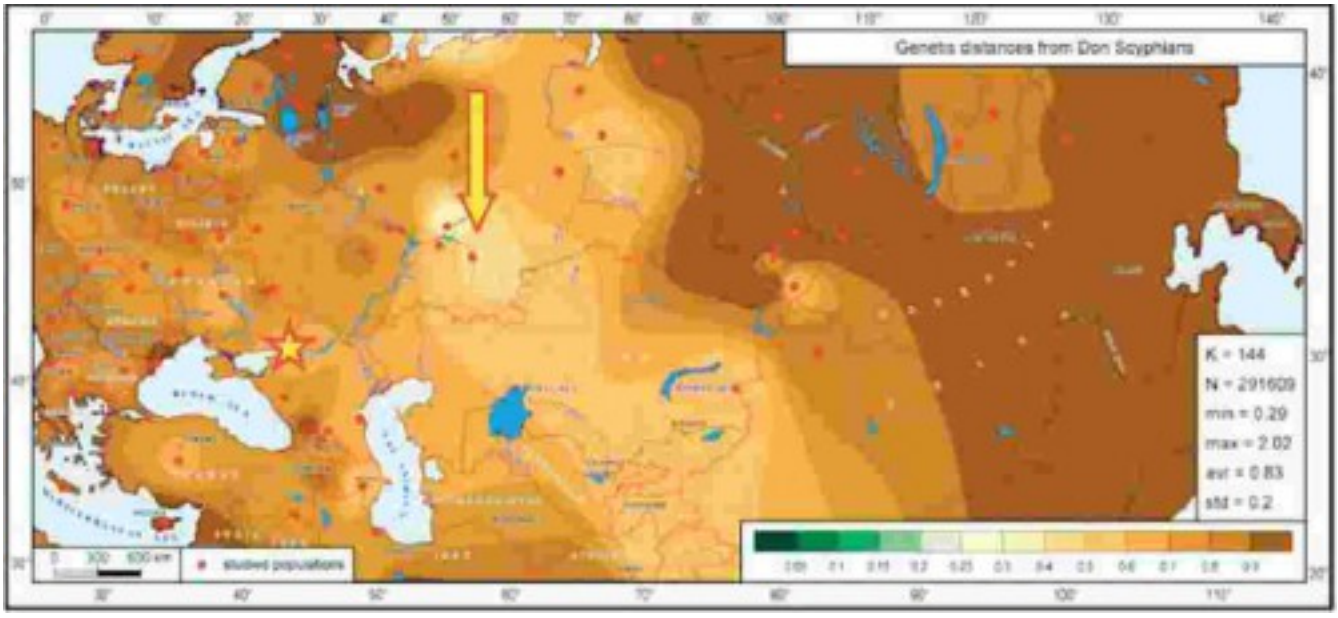



Рис. 8.40. Карта генетических расстояний от популяций скифов Причерноморья до генофондов 144 современных популяций Евразии. ОБОЗНАЧЕНИЯ: звездочкой отмечено положение изученной древней популяции, красными точками – положение генетически изученных современных популяций, стрелкой – зона наибольшего сходства древней популяции с современным генофондом.

Популяции, генетически сходные со скифами Причерноморья (более светлые тона карты) обнаруживаются как в Европе, так и в Азии. Однако в Европе лишь три области обнаруживают значения генетических расстояний в интервале от 0,6 до 0,7 (т.е. генетически довольно «далекие» популяции) – это низовья Днепра, Дона и Волги. Вся остальная территория Европы еще более генетически далека от генофонда скифов (расстояния в интервале от 0,7 до 0,9). А ареал популяций, близких к генофонду скифов (расстояния в интервале от 0,3 до 0,6) охватывает Южный Урал, юг Западной Сибири, Казахстан и отчасти Южную Сибирь. И наиболее генетически близкие к скифам современные популяции обнаруживаются в низовьях Камы и Вятки.

В целом карта генетических расстояний показывает, что к генофонду донских скифов наиболее близко современное население не западного, а центрального сегмента степного пояса Евразии (включающего юг Урала, Западной Сибири, Алтай и Казахстан). Это позволяет говорить, что западно-евразийский генофонд доминировал в генетическом портрете скифов Дона, но что сейчас область сходных генофондов находится не в Европе, а несколько восточнее — в центральном сегменте евразийской степи.

**ОБЩИЙ ВЫВОД**

Таким образом, рассмотрение и спектра гаплогрупп, и в особенности карты генетических расстояний указывает, во-первых, на то, что популяция скифов Дона, в отличие от других изученных нами древних популяций, относилась почти полностью к «европейскому», а не к «азиатскому» генофонду. Во-вторых, результаты указывают, что в то время этот «европейский» генофонд географически далеко выходил за пределы Европы на восток.

В этом плане большой интерес представляют результаты, полученные другими авторами [Keyser et al., 2009], по древней популяции носителей родственной скифам курганной культуры в Южной Сибири. Эти результаты приводят, по сути, к тем же выводам о «европеоидности» генофонда скифов и об их широком распространении на восток, что не является удивительным, поскольку хорошо согласуется и с антропологическими, и с археологическими данными.

Скорее вызывает удивление сравнение с нашими собственными данными по Большому Оленьему Острову (см. рис. 8.25): две популяции, обе представляющие Восточную Европу и не так уж сильно различающиеся по датировкам (3500 лет назад на севере Восточной Европы и 2500 лет назад на юге Восточной Европы), выявляют противоположно направленные миграции: северная популяция Большого Оленьего Остова выявляет миграции из Сибири в Европу, а южная популяция скифов Дона – распространение «европейского» генофонда в Сибирь. Это является указанием на то, что результаты, полученные по отдельным древним популяциям, следует с большой осторожностью экстраполировать на крупные регионы, но вместе с тем и вселяет надежду, что по мере генетического изучения все новых древних популяций сложная картина разнонаправленных миграций в населении Евразии будет все больше проясняться.