

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА**

Кафедра антропологии биологического ф-та МГУ

На правах рукописи
УДК 572

МОВСЕСЯН

Алла Арменовна

**ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ В ПАЛЕОАНТРОПОЛОГИИ
В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ РАСО- И ЭТНОГЕНЕЗА**

03.00.14 – Антропология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

МОСКВА – 2005

Работа выполнена на кафедре антропологии биологического факультета Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова

Официальные оппоненты:

- академик РАН,
доктор исторических наук, профессор
Т.И.АЛЕКСЕЕВА**
- доктор биологических наук
Н.Х.СПИЦЫНА**
- доктор биологических наук
И.И.САЛИВОН**

Ведущая организация: Институт общей генетики РАН

Защита состоится « » ноября 2005 г. в 14 часов на заседании Диссертационного совета Д 501.001.94 Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва, ул. Моховая д. 11, НИИ и Музей антропологии МГУ)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке НИИ и Музея антропологии МГУ.

Автореферат разослан « » октября 2005 г.

**Ученый секретарь
Диссертационного совета
кандидат биологических наук**

А.В.Сухова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Изучение генетического полиморфизма популяций является одной из важнейших задач не только популяционной генетики, но и антропологии, поскольку все многообразие современных популяций человека связано с микроэволюционными изменениями, происходившими в ходе расовой дифференциации и этногенеза, и, следовательно, несет в себе информацию об этих процессах. Популяционно-генетические методы и подходы уже давно завоевали прочное место в антропологических исследованиях, связанных с проблемами расо- и этногенеза (Алексеев, 1989; Зубов, Халдеева, 1993; Перевозчиков, 1994, Рычков, 1969, 1984, 1986; Рычков, Ящук (Балановская), 1980, 1985, 1988, 1990; Спицын, 1977, 1985; Cavalli-Sforza L.L., Menozzi P., Piazza A., 1994). И все же мы еще весьма далеки от понимания общей генетической истории *Homo sapiens sapiens*. Многие древние народности исчезли задолго до появления популяционной генетики, навсегда растворившись в иноэтничной среде, многие еще не изученные современные этносы начинают терять свою генетическую целостность вследствие интенсивной глобализации метисационных процессов. Уже сейчас зачастую реконструкция генетической истории современных народностей, так же как и генетических взаимоотношений древних этнических групп и культурных общностей, возможна лишь на базе скелетного материала. И здесь принципиальное значение приобретает выбор морфологических признаков, наиболее адекватно отражающих генетическую историю популяций.

Морфология черепа описывается с помощью измерительных, метрических признаков — *краниометрии*, и описательных признаков — *краниоскопии*. Среди краниоскопических признаков в отдельную систему выделяются дискретно-варьирующие признаки, так называемые «*аномалии черепа*».

Дискретно-варьирующие краниоскопические признаки, как это было неоднократно показано как отечественными, так и зарубежными исследователями, не только дополняют краниометрический анализ, но и служат самостоятельным источником информации о древних популяциях. Одним из достоинств дискретно-варьирующих признаков на черепе является то обстоятельство, что они, так же как и альтернативные вариации других морфологических признаков, являются типичными *фенами*, что позволяет использовать в палеоантропологии методы и подходы *фенетического направления* исследования популяций (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973), несомненный вклад в развитие которого внесли работы отечественных антропологов (Зубов, 1973, 1977; Зубов, Халдеева, 1993; Козинцев, 1988; Хить, Долинова, 1990, и др.).

К настоящему времени в мировой антропологической литературе накоплено огромное количество данных о распределении частот дискретно-варьирующих признаков на черепе в различных популяциях, однако отсутствие унифицированной методики определения и фиксации признаков практически обесценивает эту информацию. В то же время создание единой базы палеофенетических данных совершенно необходимо для целостного подхода к решению проблем микроэволюции и дивергенции популяций человека на ранних этапах расо- и этногенеза. Актуальность данной работы, основанной на обширных собственных данных, определяется в первую очередь ее направленностью на разработку единой методики палеофенетического анализа и общих подходов к изучению пространственной и временной изменчивости фенофондов ископаемых популяций.

Объект исследования: оригинальные данные о распределении частот 36 дискретно-варьирующих признаков на черепе в 106 современных и древних ископаемых популяциях из различных регионов мира.

Цель исследования:

Основной целью исследования является изучение межпопуляционной изменчивости и географического распределения дискретных признаков на черепе в масштабе мировой популяции, равно как и разработка общих подходов к анализу фенетической дифференциации ископаемых популяций в аспектах расо- и этногенеза.

Предмет исследования:

Выявление основных закономерностей в пространственной и временной изменчивости фенофонов популяций и определение разрешающей способности системы дискретно-варьирующих признаков для решения задач расо- и этногенеза.

Задачи исследования:

1. Разработать единую методику определения и учета признаков.
2. Провести анализ межпопуляционного фенетического разнообразия популяций в различных регионах мира в сравнении с генетическим разнообразием.
3. Выявить степень подверженности отдельных признаков влиянию социальных и климатогеографических факторов.
4. Определить таксономическую ценность признаков на различных уровнях организации популяций – от этнического до расового.
5. Провести классификационный анализ расовых общностей в связи с проблемами расогенеза.
6. Выявить характер и истоки этногенетических процессов в отдельных регионах Евразии.

Методологическая основа исследования заключается в привлечении популяционно-генетических подходов к анализу фенофонов ископаемых популяций для изучения процессов пространственно-временной изменчивости с помощью современных методов многомерной статистики.

Научная новизна и практическая значимость. Впервые поставлена проблема использования популяционно-генетических методов и подходов в изучении фенетической структуры ископаемых популяций человека.

Впервые, на основе широкого и представительного краниологического материала с применением современных методов многомерной статистики, продемонстрированы возможности палеофенетического анализа в изучении пространственной и временной изменчивости фенофондов.

Впервые выявлена связь фенетического разнообразия популяций по системе дискретно-варьирующих признаков на черепе с генетическим разнообразием и проведен комплексный классификационный и филогенетический анализ ископаемых популяций в пределах ойкумены по палеофенетическим данным.

Продемонстрирована результативность сравнительного диахронного анализа обобщенных характеристик популяционных систем для выявления генетической преемственности и реконструкции предковых фенофондов.

Разработанные подходы и методика палеофенетического анализа имеют важное теоретическое, методическое и практическое значение для широкого спектра естественных и гуманитарных наук, включая теоретическую биологию, генетику, антропологию, этнографию и археологию. Практическая ценность работы состоит в том, что разработанные и предложенные в ней методы фенетического анализа могут быть использованы в исследованиях, связанных с изучением фенетического полиморфизма современных и древних популяций человека и других видов.

Теоретическое значение работы связано с выявлением таксономической ценности дискретно-варьирующих признаков на черепе. Аргументированное в работе отражение генетической специфики популяций в их фенетических характеристиках позволяет реконструировать процессы дивергенции и генетической преемственности на различных этапах расо- и этногенеза.

Методика, разработанная автором, используется в учебном процессе на кафедре антропологии биологического факультета МГУ.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Дискретно-варьирующие признаки на черепе являются ценным источником информации о фенотипе (а опосредованно – и о генофонде) ископаемых популяций человека.

2. Пространственная и временная изменчивость изучаемых признаков является отражением микроэволюционных процессов, происходящих в популяциях.

3. Анализ характера межпопуляционной изменчивости по дискретным признакам позволяет выявить генетические связи между популяциями.

4. Системный подход к анализу фенотипов дает возможность реконструировать генофонд предковых популяций.

5. Классификационные деревья, построенные на основе изучаемых признаков, отражают характер и специфику расовой и этнической дифференциации.

Апробация работы. Основные результаты диссертации были доложены и обсуждены на следующих национальных и международных конференциях, симпозиумах и совещаниях:

14-й Международный генетический конгресс, Москва, 1978; Международный антропологический конгресс, Будапешт, Венгрия, 1981; 16-й Конгресс Словацкой антропологии, Банска-Быстрица, Чехословакия, 1982; Научная сессия Института этнографии Академии наук СССР, посвященная 95-летию со дня рождения В.В.Бунака, Москва, 1986; 3-й конгресс этнографов и антропологов России, Москва, 1999; 4-й Международный Конгресс памяти А.Хрдлички, Прага, Чехословакия, 1999; Вторые антропологические чтения памяти академика В.П. Алексеева, Москва, 1999; 12-й Конгресс Европейской Антропологической Ассоциации, Кембридж, Великобритания; 2000. 5-й Конгресс этнографов и антропологов

России, Нальчик-Москва, 2001; Третьи антропологические чтения памяти академика В.П.Алексеева, М., 2004.

Методические подходы и результаты данной работы доложены и обсуждены на совместном заседании кафедры антропологии и научно-методического совета НИИ и Музея антропологии МГУ 13 мая 2005 г.

Публикации: По теме диссертации опубликовано 38 работ, в том числе одна монография.

Структура и объем работы: Диссертация построена в монографическом плане и состоит из Введения и трех частей, включающих 16 глав, Заключение, Выводы, Список литературы и Приложение. Материалы диссертации изложены на 285 страницах текста и содержат 81 таблицу, 36 рисунков и 35 фотографий. Список использованной литературы включает 336 названий, из них 147 на русском и 189 на иностранных языках.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

ЧАСТЬ 1. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

К ИЗУЧЕНИЮ ФЕНОФОНДОВ ИСКОПАЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Глава 1. Популяционно-фенетические исследования в антропологии

В главе излагаются основные принципы фенетики популяций и обсуждается возможность использования дискретно-варьирующих признаков на черепе в качестве фенов, маркирующих фенофонды ископаемых популяций. Вторая часть главы содержит обзор отечественной и зарубежной литературы, посвященной применению аномалий черепа в популяционных исследованиях.

Глава 2. Морфогенетическая природа и филогенетическое значение анатомических вариаций в строении человеческого черепа

В главе приводятся анатомические данные о характере формирования различных вариаций в строении черепа в процессе эмбрионального развития. Дается классификация аномалий черепа в зависимости от их

морфогенетической природы и обсуждается связь отдельных признаков с филогенезом черепа. Во второй части главы особое внимание уделено проблеме генетической природы аномалий черепа. К сожалению, определение степени генетического контроля над возникновением аномалий черепа затруднено в связи с отсутствием возможностей прямого генетического анализа этих признаков на ископаемом материале. Однако исследования генетической природы дискретно-варьирующих признаков на черепе, выполненные на лабораторных мышах (Richtsmeier and McGrath, 1986; Berry, 1968; Berry and Searle, 1963; Grewal, 1962; Howe and Parsons, 1967; Gruneberg, 1963; Self and Leamy, 1978) и скелетных коллекциях приматов (Cheverud and Buikstra, 1981, 1982), указывают на полигенный тип наследования и пороговый характер проявления большинства из признаков. Морфологическое сходство многих вариаций в строении черепа у человека и других млекопитающих позволяет предполагать сходство и в генетической основе. Действительно, генетический анализ скелетного материала подтвердил предположения о наследственной природе вариаций в строении черепа у человека. Так, Т.Сьёвалд (Sjøvold, 1984), изучив серии черепов с известной степенью родства, обнаружил высокую степень генетической обусловленности ряда признаков. Аналогичные результаты были получены при анализе уникального скелетного посемейного материала, представляющего ряд поколений от 1776 до 1948 года (Lane, 1977). На наследственную природу отдельных признаков указывает также увеличение их частот в семейных склепах (Rösing, 1986).

Глава 3. Характерные особенности системы аномалий черепа

В главе обсуждаются литературные данные о половом диморфизме в проявлении аномалий черепа в связи с возможностью объединенного анализа мужских и женских серий, а также проблема ассиметрии. Эта проблема заслуживает особого внимания, поскольку с ней связан вопрос о методе подсчета частот двусторонне-симметричных признаков и здесь существуют значительные разногласия, не позволяющие пользоваться

литературными данными даже по тем признакам, субъективный фактор в определении которых представляется наименьшим. Во многих работах приводятся частоты признаков, вычисленные из расчета на одну сторону, причем количество черепов либо удваивается, и тогда искусственно увеличивается объем выборки и уменьшается дисперсия, либо в анализе используется лишь одна сторона черепа, что существенно уменьшает количество фенетической информации.

Результаты многих исследований свидетельствуют в пользу целесообразности избранного в данной работе принципа *объединения мужских и женских выборок в фенетическом анализе и определения частот из расчета на череп* (Зубов, Халдеева, 1993; Яблоков, 1980; Berry, 1975; Cesnys, 1982; Kato, et al. 1995; Buikstra, 1980; Ishida, 1995; Ossenber, 1977; Cosseddu et al, 1979; Hauser and De Stefano, 1989; Ossenber, 1976, 1977).

Глава 4. Материалы и методы

Дискретно-варьирующие признаки изучались на следующих материалах:

1. Краниологические серии, относящиеся к современной (или близкой к современной) эпохе. Изучены 62 этнотерриториальные группы (3478 черепов), представляющие регионы *Северной, Центральной и Юго-Восточной Азии, Восточной и Западной Европы, Америки, Восточной и Юго-Восточной Африки, Австралии и Меланезии.*

2. Краниологические серии эпохи неолита, бронзы, железа и средневековья. Изучено 3415 черепов, относящихся к *неолиту Прибайкалья, эпохе бронзы с территорией Армении и Украины, эпохе железа с территорией Армении и Украины, эпохе средневековья с территории Восточной Европы.* Подробная характеристика материала и частоты признаков в исследованных группах даны в Приложении.

Автор выражает глубокую признательность за предоставленную возможность работы с уникальными краниологическими материалами

Н.Н.Мамоновой, И.И.Гохману, Т.И.Алексеевой, С.И.Круц, Н.Р.Кочар, Т.С.Кондукторовой, С.Г.Ефимовой, а также сотрудникам кафедры антропологии Кембриджского университета.

Статистический анализ данных проводился с помощью F-статистики Райта; канонического анализа в программе «Каноклас» (автор - В.Е. Дерябин); множественного регрессионного и корреляционного анализа в пакете Статистика 6; классификационного и филогенетического анализа в рамках пакета PHYLIP -*Phylogeny Inference Package* (Felsenstein J., 1993).

Во второй части главы рассматривается вопрос о принципе организации палеоантропологических данных и обосновывается необходимость этнотерриториальной группировки исследованного материала.

Глава 5. Программа и методика определения аномалий черепа

Глава посвящена подробному описанию отдельных признаков, методике их определения и частоте встречаемости в различных историко-географических регионах мира. Для каждого признака приводятся оценки средних частот, стандартных отклонений, минимальных и максимальных значений, а также фотографии, сделанные автором на изученных сериях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ЧАСТЬ 2. ФЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НАРОДОВ МИРА В ИСТОРИЧЕСКОМ АСПЕКТЕ

Во второй части работы анализируется расо-диагностическая ценность дискретно-варьирующих признаков на черепе и возможность построения на их основе генетически информативной расовой классификации.

Глава 6. Межпопуляционная изменчивость мирового фенотипа

В главе рассматривается вопрос о правомочности использования аномалий черепа в качестве маркеров, отражающих генетическую структуру ископаемых популяций. Согласно результатам популяционно-генетических исследований, средние оценки генетического разнообразия

популяций \bar{F}_{ST} близки к селективно-нейтральному уровню дифференциации F_E и отражают селективно-нейтральный процесс формирования генофонда; более того, показано, что равенство $\bar{F}_{ST} \approx F_E$ справедливо не только для генетических характеристик популяций, но и для квазигенетических маркеров, таких, как фамилия или род (Рычков, Балановская, 1990; Балановская, 1999). В связи с этим представляется вполне оправданной попытка выявить аналогичные закономерности на основе популяционно-фенетических данных.

С помощью *F*-статистики Райта была оценена степень фенетического разнообразия изученных популяций. При этом мы исходили из допущения того, что фенофонд популяции является опосредованным отражением ее генофонда, и, следовательно, микроэволюционных процессов, формирующих генетическую структуру популяции. В соответствии с требованиями, применяемыми к уровню полиморфизма при анализе *F*-статистик (Bowcock et al., 1991), было отобрано 29 дискретно-варьирующих признаков, для которых внутри регионов $0.05 \leq \bar{q} \leq 0.95$. (Следует отметить, что на уровне ойкумены этому условию удовлетворяют все 36 признаков).

Результаты анализа показали, что соотношения средних оценок фенетической дифференциации этносов в регионах (\bar{F}_{ST}) относительно близки к соотношению средних оценок генетической дифференциации (Балановская, 1990) (рис.1). Вполне понятное исключение составил африканский регион (где фенетическая дифференциация вдвое ниже генетической), представленный лишь восточной группой популяций. Таким образом, обнаружен некоторый параллелизм в фенетической и генетической дифференциации. Сравнение оценок степени удаленности регионов от мировых средних с помощью обобщенных расстояний M.Nei (1975) с аналогичными генетическими данными (Рычков, Балановская, 1990) также выявило определенное соответствие в соотношении этих показателей (рис. 2).

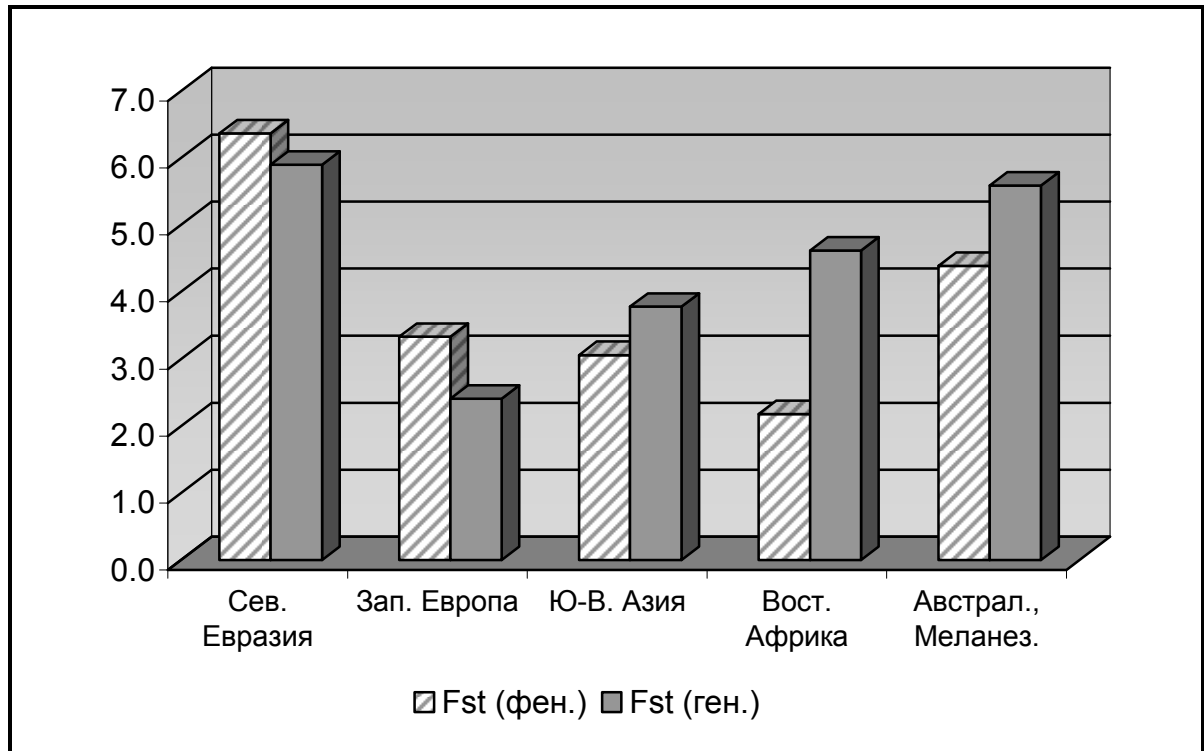


Рис. 1. Сравнительная гистограмма фенетического и генетического разнообразия этносов в пределах регионов

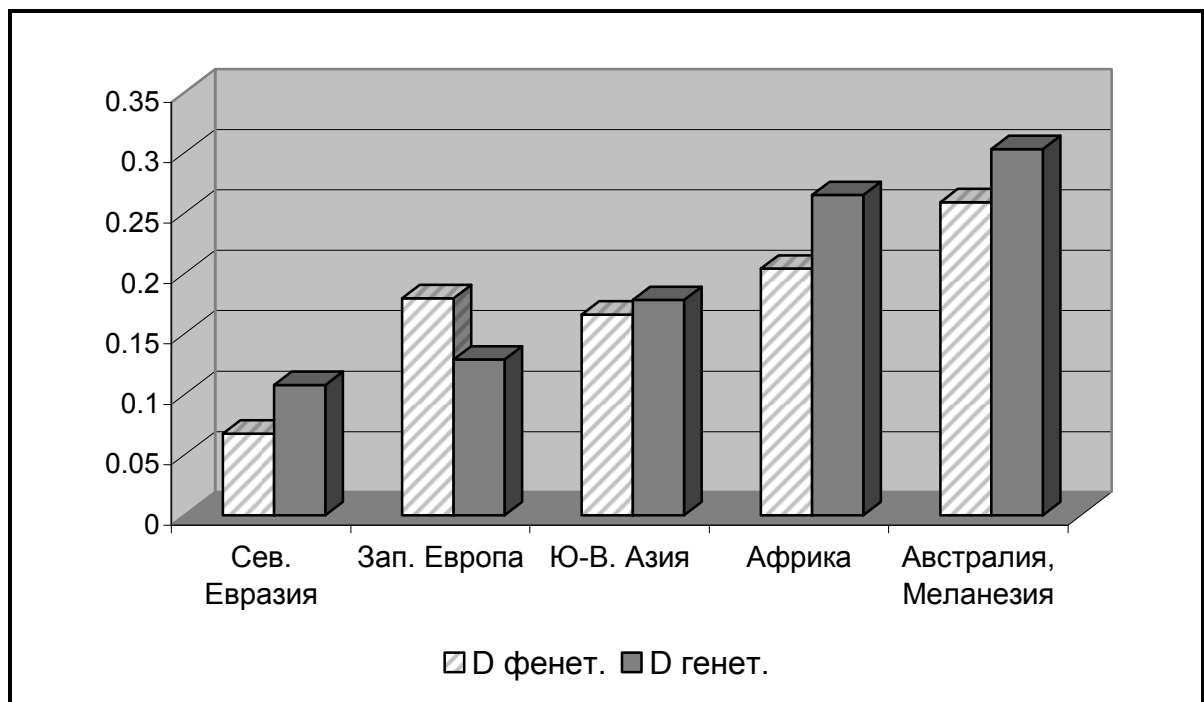


Рис. 2. Удаленность регионов от средней характеристики мирового фенофонда в сравнении с генетическими показателями

Мы можем, по-видимому, заключить, что *дифференциация популяций по рассматриваемой нами системе признаков в достаточной степени отражает микроэволюционный процесс формирования мирового*

генофонда. Кроме того, можно предположить, что равенство $\bar{F}_{ST} \approx F_E$ доказанное для генетических и квазигенетических маркеров (Рычков, Балановская, 1990) справедливо также и для фенетических маркеров, поскольку если

$$\bar{F}_{ST}(\text{фен.}) \approx \bar{F}_{ST}(\text{ген.}), \text{ то } \bar{F}_{ST}(\text{фен.}) \approx F_E$$

Этот результат представляется особенно важным, так как из него следует, что при суммарном рассмотрении широкого набора дискретно-варьирующих признаков нивелируется возможное действие отбора по каждому отдельному признаку, и отражается селективно-нейтральный уровень дифференциации фенофондов.

Глава 7. Таксономическая ценность аномалий черепа

В главе обсуждается проблема выбора таксономически ценных признаков, используемых для сравнения популяций, с позиций «кладистического» и «адансоновского» подходов. С помощью программы «Каноклас» проведен анализ таксономической ценности дискретно-варьирующих признаков на черепе. Обнаружено, что таксономическая ценность отдельных признаков широко варьирует при переходе от уровня мировой популяции к расовым подразделениям. При этом некоторые признаки обладают «абсолютной» таксономической ценностью, «работая» на всех уровнях, другие – относительной, разграничивая группы внутри монголоидов или европеоидов. И в тоже время средние по регионам таксономические «веса» признаков являются отражением степени межпопуляционной дифференциации в различных регионах. Наиболее высока эта величина в Северной Азии, примерно в полтора раза ниже среди населения Африки, Австралии и Меланезии, и в два раза ниже среди населения Европы. Эти оценки хорошо коррелируют с результатами анализа F_{st} , приведенными в главе 6 и соответствуют данным популяционной генетики (L.Cavalli-Sforza et al., 1994).

Таким образом, подтверждается тезис об относительной таксономической ценности отдельных признаков. Однако для решения

задач этногенетического плана проблема дифференциации популяций неразрывно связана с проблемой их сходства, обусловленного общностью генетических корней. Как будет показано в следующих главах, это две стороны одного и того же процесса, характерного для популяционных систем. Именно поэтому ***наиболее оправданным в этом случае представляется использование широкого комплекса признаков, который в совокупности отражает селективно-нейтральную дифференциацию популяций.***

Глава 8. Связь аномалий черепа с экологическими факторами

Одним из важнейших методических вопросов, связанных с применением аномалий черепа в этно-расовом анализе, является вопрос о степени воздействия внешних факторов на проявление этих признаков. Очевидно, что вариации в строении черепа не являются патологиями, уменьшающими приспособленность организма и подверженными действию естественного отбора, поскольку не найдено корреляций между частотой этих признаков и возрастом. Что касается влияния внешней среды на проявление аномалий черепа, то здесь вполне возможно опосредованное воздействие, связанное с изменением темпов и характера процессов окостенения в различных климатических и социальных условиях.

Изучение связи аномалий черепа с географической средой и социальными факторами было впервые выполнено Т.И. Алексеевой и Э.А. Шауро (1970). Однако четких закономерностей в распределении признаков на территории Евразии в связи с определенными типами хозяйства, диеты и широтой круга брачных связей выявлено не было. Для изучения влияния климатогеографических и социальных факторов на проявление признаков нами были применены ***корреляционный, канонический и множественный регрессионный анализ.*** Изучалась зависимость между географической широтой, долготой, температурными характеристиками, влажностью, типом диеты (независимые переменные) и частотами признаков (зависимые переменные).

ТИПЫ ДИЕТЫ

В анализ было включено 58 близких к современности этнотерриториальных групп из различных регионов мира, для которых удалось установить тип диеты согласно данным Т.И.Алексеевой (Алексеева, Шауро, 1970; Алексеева, 1977, 1986). Вычислялись точечные бисериальные коэффициенты корреляций между частотами признаков в группах и типами диеты. Подавляющее большинство признаков не обнаружило связи с типом диеты, однако некоторые закономерности, найденные в работе Т.И. Алексеева, Э.А. Шауро, выявились и на нашем материале. Следует отметить, что корреляции все же немногочисленны, и не объединяют признаки со сходной морфогенетической природой. Таким образом, результаты корреляционного анализа не дают прямых указаний на связь различных вариаций, возникающих в процессе оксификации черепа, с типами диеты.

КЛИМАТО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Для определения степени влияния климатогеографических факторов на межпопуляционную изменчивость аномалий черепа был проведен канонический анализ всех современных серий с последующим множественным регрессионным анализом связи первых двух канонических переменных с географическими координатами. Результаты анализа показали, что 8.3% изменчивости первой канонической переменной обусловлено связью с географической долготой, и почти 66% изменчивости второй канонической переменной коррелирует с географической широтой.

Для выявления причин, лежащих в основе широтной ориентации второй канонической переменной, была рассмотрена климатогеографическая обусловленность каждого признака в отдельности. В результате множественного регрессионного анализа связи аномалий черепа с географическими координатами и с основными климатическими факторами 12 из 36 признаков обнаружили связь с географической широтой, 4 – с географической долготой (при доле изменчивости, обусловленной связью с

независимыми переменными, более 10%). Однако лишь 8 из этих признаков проявили одновременную зависимость от климатических факторов: относительной влажности и средней годовой температуры.

В целом по итогам анализа можно сделать заключение об отсутствии выраженной зависимости отклонений в процессе оссификации черепа от типов диеты и основных климатических факторов. *Ориентация изменчивости ряда признаков по географической широте связана, скорее всего, не с воздействием на проявление признаков «природной зональности», а с расовыми и этническими различиями.*

Глава 9. Фенетическая дифференциация народов мира по данным канонического анализа

Для канонического анализа было использовано 39 близких к современности этнотерриториальных групп, входящих в основные расовые подразделения человечества. Основным результатом канонического анализа представлен на рисунке 3.

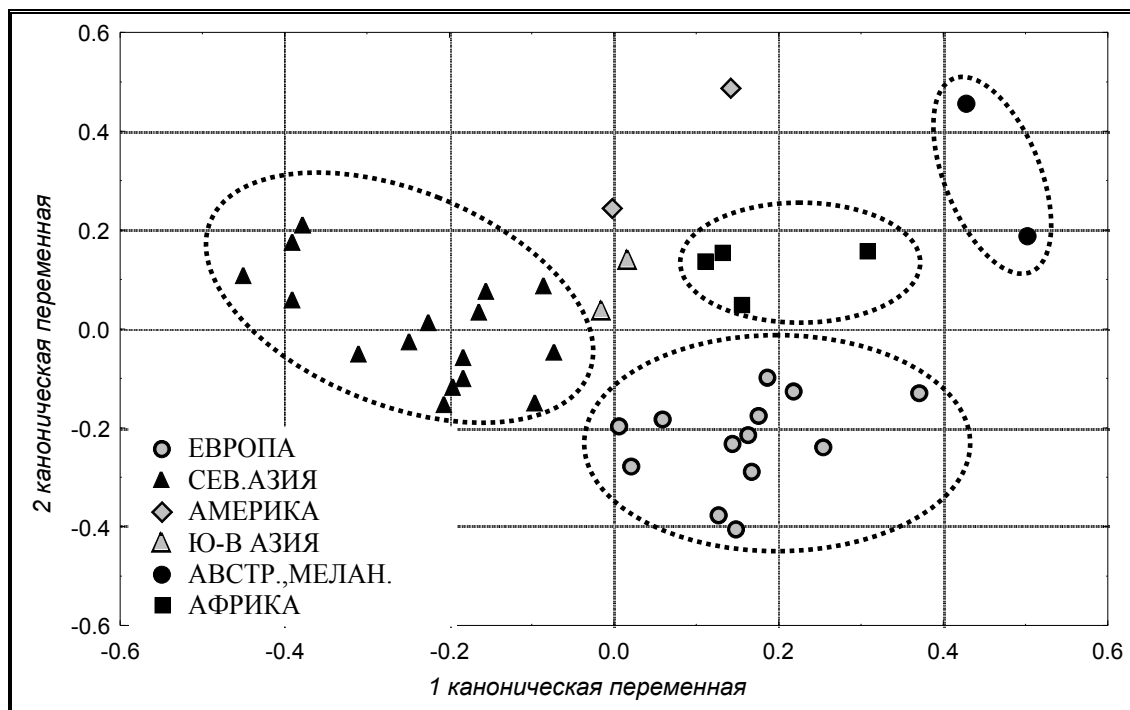


Рис. 3. Расположение популяций в пространстве 1 и 2 канонических переменных

На карте канонических переменных монголоиды, европеоиды и негроиды образовали изолированные «облака»; обособленное положение

заняли австралийцы и меланезийцы; близки к североазиатским монголоидам популяции Юго-Восточной Азии, а также индейцы Северной Америки.

Первые две канонические переменные описывают в сумме 35.17% всей изменчивости. *Первая каноническая переменная* разграничивает группы в основном по вектору «запад-восток», выделяя западный и восточный расовые стволы. В то же время в области положительных значений первой канонической переменной вместе с негроидами расположились и австралоиды, обнаружив гораздо большую близость к африканским популяциям, нежели к юго-восточным монголоидам.

Следует отметить, что представления антропологов о месте австралоидов в расовой классификации также довольно противоречивы: по данным одонтологии и дерматоглифики, австралоиды более сходны с монголоидами, чем с неграми Африки (Зубов, 1977; Хить, Долинова, 1990), в то время как В.П.Алексеев (1985) включает австралоидов в западный расовый ствол.

Вторая каноническая переменная, в свою очередь, отделяет европеоидов от негроидов и австралоидов, разбивая, тем самым, западный расовый ствол на две части: европеоидов и австрало-негроидов, в соответствии со схемой тройного деления человечества. Таким образом, **данные канонического анализа подтвердили вывод о расо-диагностической ценности аномалий черепа.**

Глава 10. Расовая классификация (филогенетический анализ)

Классификационный анализ, заключающийся в построении дендрограмм на основании генетических расстояний между сравниваемыми популяциями, применяется, как правило, для выявления степени структурированности популяционной системы и характера генетических взаимоотношений между ее элементами. Основой для классификаций являются матрицы генетических расстояний между сравниваемыми популяциями. Сравнительный анализ показал, что расстояния, рассчитанные

с помощью различных методов, достаточно высоко скоррелированы друг с другом (Karlin et al., 1979). Тем не менее, деревья, построенные на одних и тех же данных, очень чувствительны к изменениям матрицы расстояний. Одним из наиболее надежных способов уменьшить степень статистической ошибки является метод **бутстрепинга** данных, позволяющий производить ресемплинг исходных данных и генерировать множественные наборы производных данных для построения множественных матриц расстояний и дендрограмм, из которых, на основании наиболее часто встречающихся вариантов, составляется единое результирующее дерево (*consensus tree*). В каждом узле дерева определяется уровень статистического доверия с помощью расчета бутстрепных значений.

Построение фенетических деревьев производилось с помощью статистического пакета *PHYLIP* (version 3.5), обладающего широкими классификационными возможностями, включая бутстрепинг данных, создание результирующих деревьев и графическое построение дендрограмм. Для производных наборов данных, полученных с помощью бутстрепинга, строились дендрограммы с помощью расстояний Нея (Nei, 1972) и, для сравнения, расстояний Кавалли-Сфорца и Эдвардса (Cavalli-Sforza and Edwards, 1967). В качестве аггломеративной процедуры использовался невзвешенный парно-групповой метод средней связи (UPGMA) – (Unweighted Pair-Group Method using arithmetic Average), позволяющий анализировать морфологические данные. Для более четкого отражения генетических связей между популяциями в анализ не были включены заведомо метисные группы, такие, как народы Поволжья и Средней Азии. На рисунке 4 представлено фенетическое древо, построенное по описанной выше технологии с помощью расстояний М.Нея; на рисунке 5, для сравнения, – генетическое древо, основанное на данных о 120 независимых аллелях (Cavalli-Sforza et al., 1994).

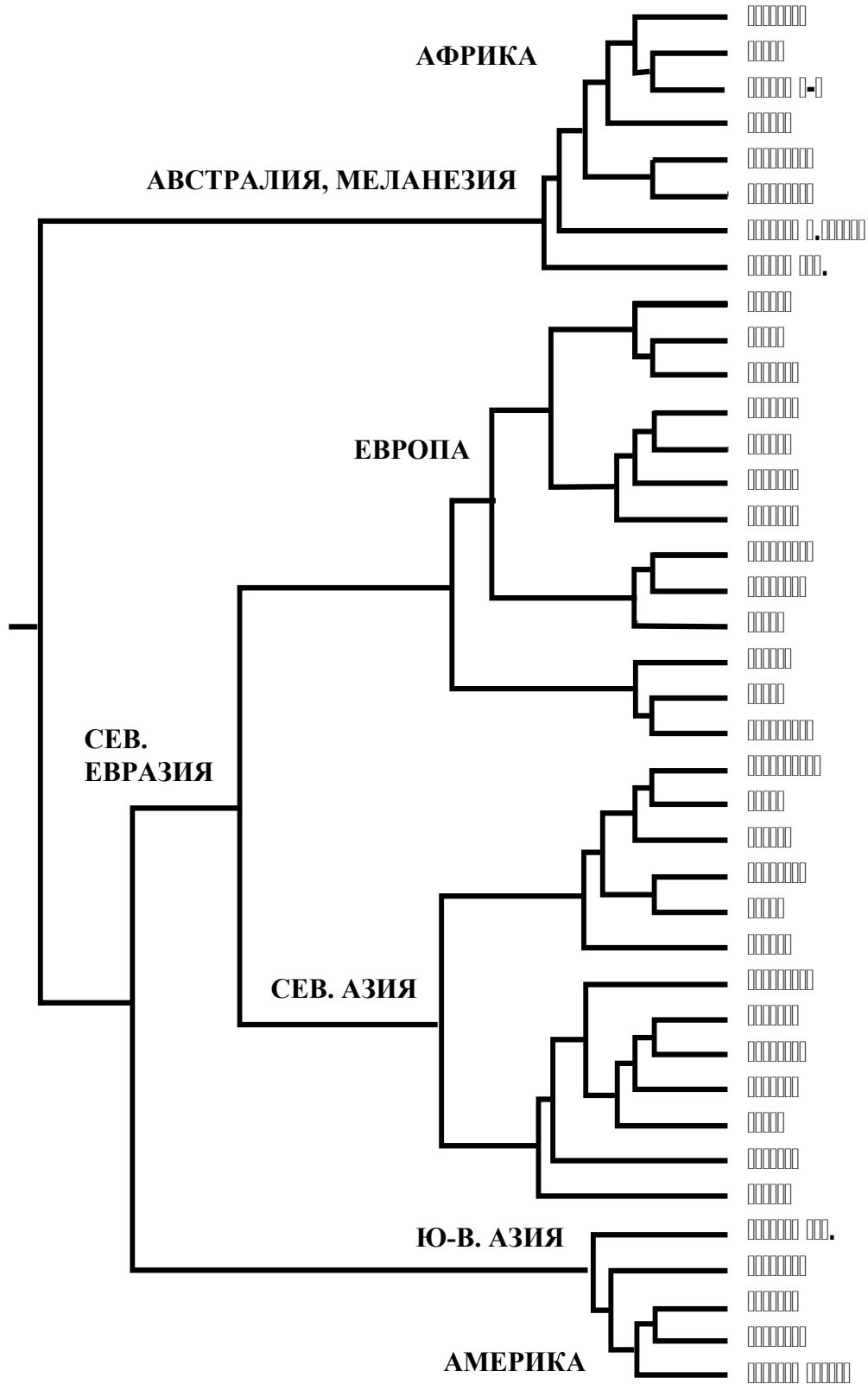


Рис. 4. *Фенетическое древо народов мира*

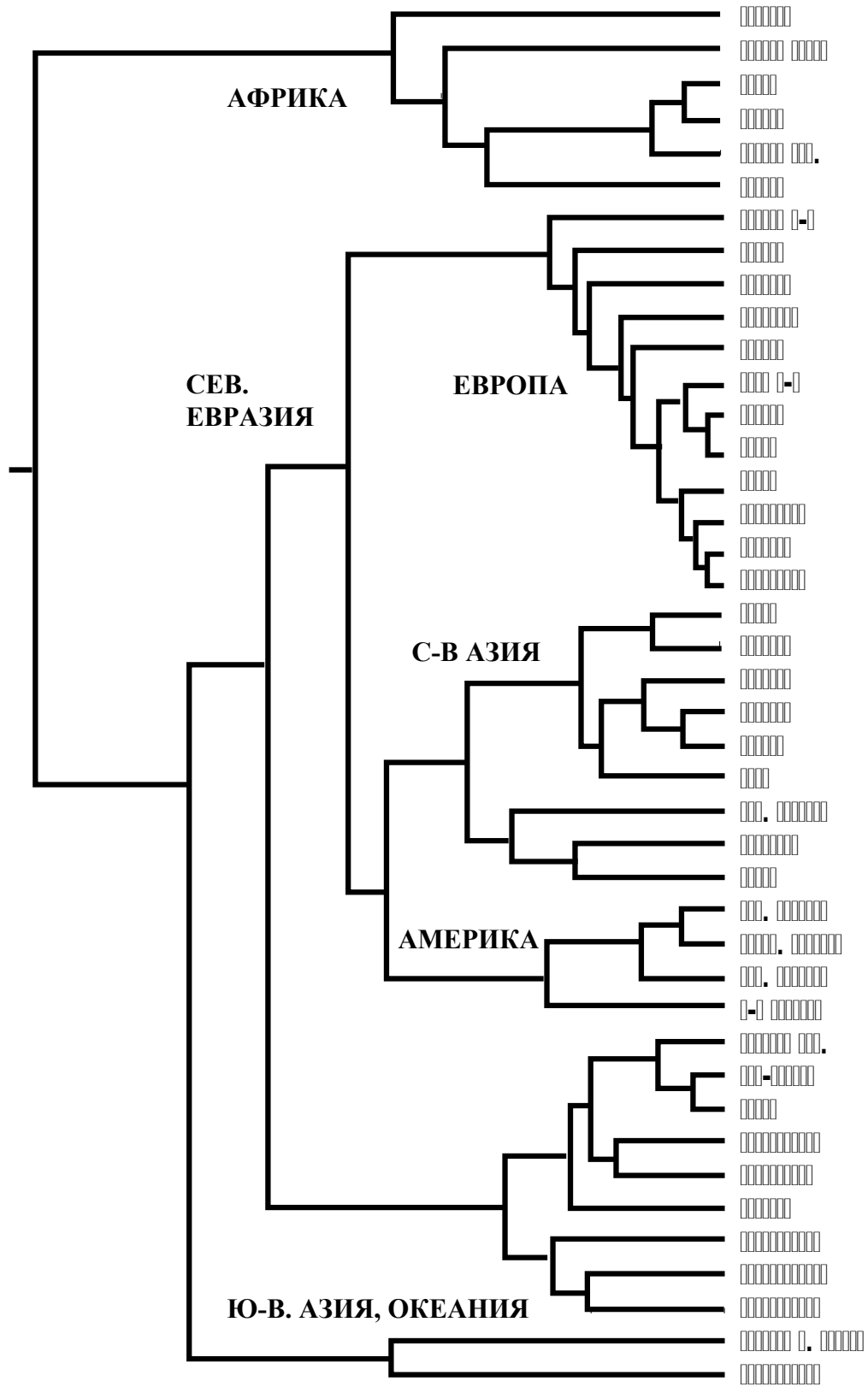


Рис. 5. Генетическое древо (по Cavalli-Sforza et al., 1994)

На фенетическом древе выделилось 4 крупных кластера: *австрало-негроиды, европеоиды, монголоиды Сибири, монголоиды Юго-Восточной Азии*, к которым примыкают две группы американских индейцев. Обратим внимание на то, что в целом эта классификация согласуется с представлениями В.П.Алексеева (1985) о древнейших путях расселения человечества и с общепринятым в отечественном расоведении подразделением человечества на три основные группировки: *евразийскую, азиатско-американскую и экваториальную (австрало-негроидную)*.

Примечательно, что фенетическое древо, как по содержанию крупных кластеров, так и по очередности их разделения, довольно близко к генетическому древу. Так же, как и генетическое, фенетическое древо обнаруживает определенное соответствие лингвистической классификации, объединяя европеоидные и североазиатские группы, входящие в *евразийскую макросемью языков* (Greenberg, 1987). Наиболее принципиальное отличие генетического древа от фенетического заключается в том, что оно отчетливо разделяет африканские и неафриканские популяции. Австралийцы и папуасы Новой Гвинеи на генетическом древе выделяются в отдельную ветвь, а меланезийцы примыкают к популяциям Юго-Восточной Азии. На фенетическом же древе австралоиды и негроиды устойчиво объединяются в общем кластере.

Фенетическое сходство австралоидов и негроидов могло бы указывать на проявление адаптации к тропическому климату, однако, как было показано в главе 8, множественный регрессионный анализ не выявил достоверной систематической связи большинства признаков с климатическими факторами. По-видимому, для корректного сопоставления двух классификаций должны быть использованы данные об одних и тех же этнотерриториальных группах, поскольку различия между деревьями могут быть вызваны различиями в наборе сравниваемых групп. Так, если для построения генетического древа были выбраны наиболее

дифференцированные африканские популяции – *бушмены* и *пигмеи*, то на фенетическом древе представлены лишь популяции Восточной Африки.

Следует, однако, признать, что подобная классификация, выявляя генетические связи между этносами, все же представляет статичную картину фенетического разнообразия современных популяций, и может не отражать историю формирования этого разнообразия. Для реконструкции исторической динамики расовой дифференциации и попытки построения **расогенетического древа** необходимо, по-видимому, перейти с этнического на более высокий уровень организации популяций, отражающий более ранние этапы расовой дифференциации. Методология такого подхода, подробно изложенного в следующей главе, базируется на представлении о **генетической стабильности популяционных систем**, состоящих из субпопуляций, связанных общностью происхождения (Серебровский, 1935; Рычков, 1969, 1973; Алтухов, 1970, 1973; Алтухов, Рычков, 1970).

В рамках этого подхода надэтнические, или этнорасовые объединения групп, имеющих общие генетические истоки, могут быть представлены как совокупности взаимодействующих между собой популяционных систем, или **популяционные макросистемы**, средние характеристики которых должны в какой-то степени отражать исходный, предковый генофонд. Следовательно, классификационное древо, построенное по средним характеристикам крупных подразделений человечества, можно условно рассматривать как филогенетическое, отражающее последовательность этапов расовой дифференциации (рис. 6).

Как видно на рисунке, обобщенное фенетическое древо принципиально отличается от предыдущих взаиморасположением популяций Африки и Австралии с Меланезией. Здесь они не объединяются в общий кластер, а по очереди противопоставляются остальным регионам. Европеоиды и монголоиды образуют отдельные и компактные субкластеры.

Отметим, что, как было показано в главе 6, и по генетическим данным наиболее удалена от мировых средних именно Австралия; Африка же

находится на втором месте. Следовательно, особое положение австралоидов, проявившееся на фенетическом древе, не случайно и должно быть обусловлено особенностями формирования австралоидного типа.

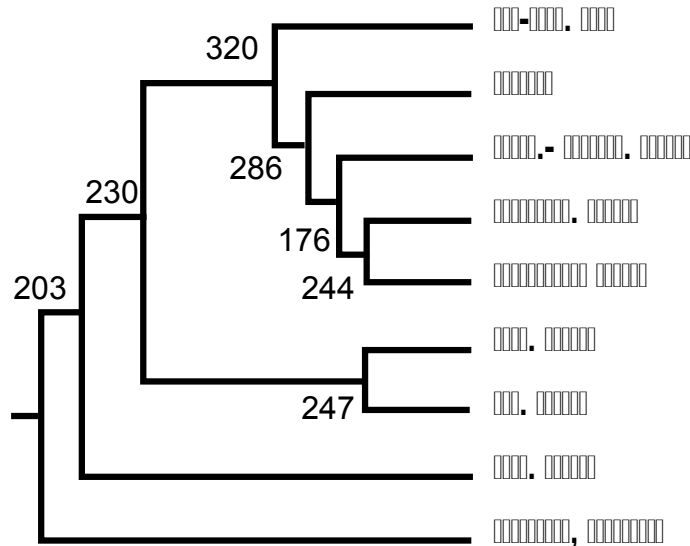


Рис. 6. *Обобщенное фенетическое древо, построенное по средним характеристикам регионов* (числа над ветвями отражают количество совпадений из 500 итераций бутстрепинга)

Так, например, по мнению В.Р.Кабо, австралоидный антропологический тип является в известной мере неспециализированным, *протоморфным* типом, более, чем какая-либо другая современная раса, сохранившим черты исходных, архаических форм неантропа (Кабо, 1969, 1975). Близка к изложенной концепции и точка зрения В.П.Алексеева, который также считает негроидный и европеидный антропологические типы более *специализированными* по сравнению с протоморфным австралоидным типом, а потому и сравнительно более поздними (Алексеев, 1969, 1973).

По последним данным археологии, заселение человеком Австралии началось не позднее 60 тыс. лет тому назад (Mulvaney, Kamminga, 1999). Об этом же свидетельствуют и новые датировки скелета «гоминид Вилланда 50», найденного в окрестностях озера Мунго (Thorne et al., 1999). Раннее формирование австралоидов подтверждается и анализом мтДНК древних австралийцев (Adcock et al., 2001).

В связи с этим в генетической литературе все чаще высказываются предположения о том, что *заселение Австралии происходило вследствие продвижения ранних мигрантов из Африки вдоль юго-восточной береговой линии*. Так, по данным молекулярной генетики, первая волна мигрантов из Африки в начале позднего плейстоцена продвигалась не в северном направлении, а вдоль побережья Юго-Восточной Азии (Kivisild, 2003). По мнению К.Стрингера, ранний *Homo sapiens* еще в среднем плейстоцене использовал береговые линии Восточной Африки и Юго-Восточной Азии для миграций из африканской прародины (Stringer, 2000). Таким образом, *результаты фенетического анализа согласуются с молекулярно-генетическими данными и свидетельствуют в пользу предположения о раннем заселении Австралии, и более позднем расселении предков современных европеоидов и североазиатских монголоидов*.

ЧАСТЬ 3. НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭТНОГЕНЕЗА НАРОДОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ В СВЕТЕ ПАЛЕОФЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ

В третьей части работы анализируются проблемы этногенеза в отдельных регионах Северной Евразии и обосновывается возможность применения дискретно-варьирующих признаков на черепе для выявления эпохальной генетической преемственности между популяциями.

Методология этногенетического анализа и принципы организации исследования, использованные в данном разделе, базируются на подходе к этническим группам как системам, обладающих «генетической памятью» благодаря *устойчивости во времени средних генетических популяционных характеристик*. Это важное свойство популяционных систем было впервые обнаружено А.С.Серебровским в 1935 году (Серебровский, 1935), и позднее аргументировано и экспериментально доказано работами Ю.Г.Рычкова и Ю.П.Алтухова (Рычков, 1969, 1973; Алтухов, Рычков, 1970; Рычков,

Мовсисян, 1972; Алтухов, Калабушкин, 1974; Алтухов, Победоносцева, 1978).

Популяционная система представляется как подразделенная популяция, имеющая собственную микроэволюционную историю и состоящая из субпопуляций, связанных общностью происхождения. Такая система как целое обладает качествами, отличными от свойств ее структурных компонентов – *генетической стабильностью во времени и пространстве.* И в этом нет противоречия, поскольку любая современная популяция является лишь изменчивой частью исходного целого, и поэтому не может воспроизвести полностью его генетическую структуру. Однако в силу перекрестного баланса микроэволюционных факторов в иерархически подразделенной популяционной системе, несмотря на изменения в ее структурных компонентах, поддерживается тот уровень и характер генетического разнообразия, который был унаследован от прапопуляции. Отсюда логически вытекает, что *путем усреднения частот генов по популяциям, являющимся частью популяционной системы, можно реконструировать гипотетический генофонд предковой популяции.* Такой подход дает возможность проводить сопоставления современных и древних популяций не в диахронном, а в условно синхронном разрезе.

Глава 11. Фенетическая дифференциация народов Северной Евразии

Результаты канонического анализа 29 этносов Северной Евразии показаны на рисунке 7. В сумме первые две канонические переменные описывают 38.8% общей изменчивости. *I каноническая переменная* достаточно четко дифференцирует европеоидные и монголоидные группы, разделяя популяции по вектору «запад-восток». Положительные значения выделяют монголоидные группы, в области отрицательных значений находятся европеоидные популяции. На крайнем монголоидном полюсе располагаются *эскимосы и чукчи*; на

крайнем европеоидном – *армяне, русские и латыши*. Промежуточный интервал занимают смешанные группы.

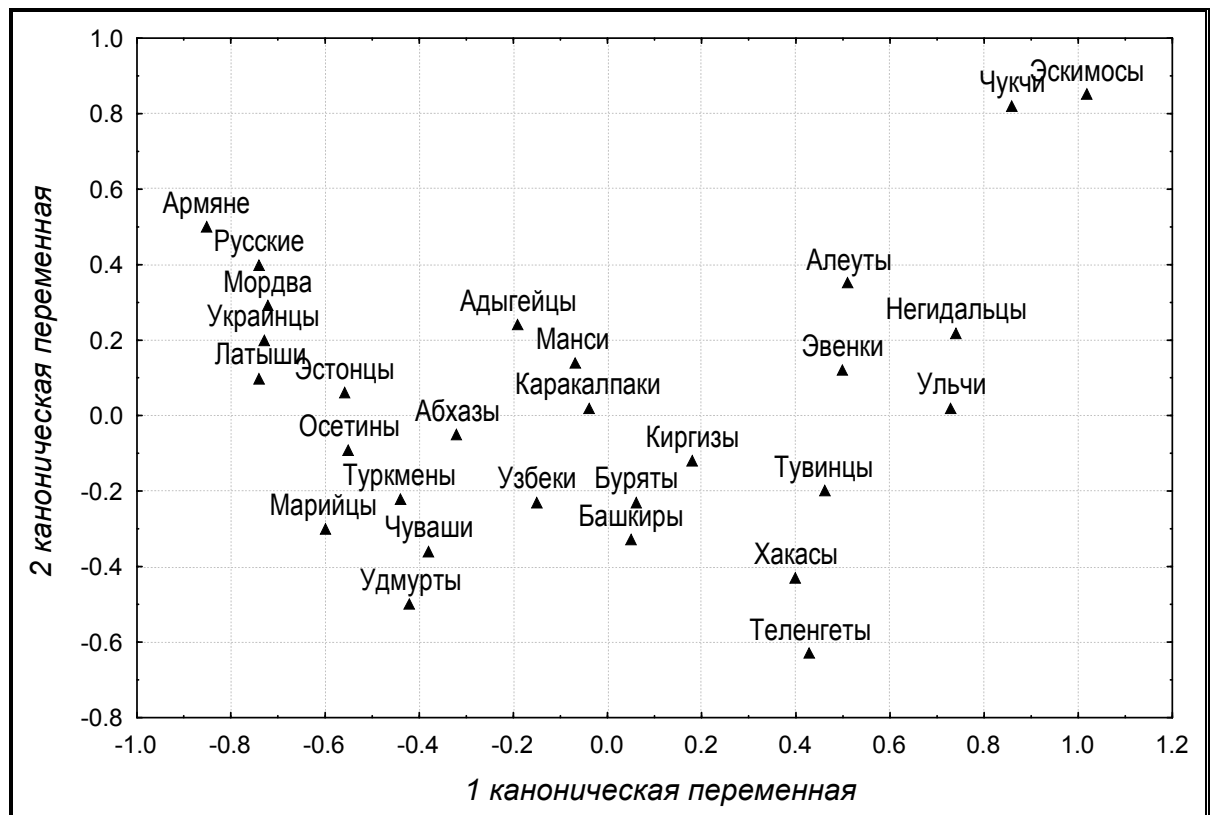


Рис. 7. Расположение популяций Евразии в пространстве первых двух канонических переменных

В целом результаты канонического анализа населения Северной Евразии выявили как расо-диагностическую ценность, так и этнодифференцирующую способность системы аномалий черепа, позволяющей не только разграничить основные расовые типы, но и выделить контактные зоны, области распространения смешанных вариантов.

Глава 12. Классификация коренных народов Северной Азии по частотам дискретно-варьирующих признаков на черепе

Первый опыт обобщенного таксономического анализа сибирских монголоидов по краниометрическим данным был осуществлен В.П. Алексеевым и О.Б. Трубниковой (1984). В результате анализа в населении Северной Азии было выделено две расовые общности – *арктическая* и

североазиатская. В состав североазиатской общности вошли *центральноазиатский* и *байкальский* типы. Хакасы, теленгеты, казахи и киргизы были отнесены к *южно-сибирскому*, смешанному типу. Позднее аналогичный анализ, с применением современных методов нумерической таксономии, был проведен И.В. Перевозчиковым (1998). С помощью кластерного анализа было выделено 4 морфотипа: *арктический*, *байкальский*, *центральноазиатский* и *уральский*.

Результаты канонического анализа сибирских этносов обнаружили хорошее соответствие краниометрическим данным (рис. 8).

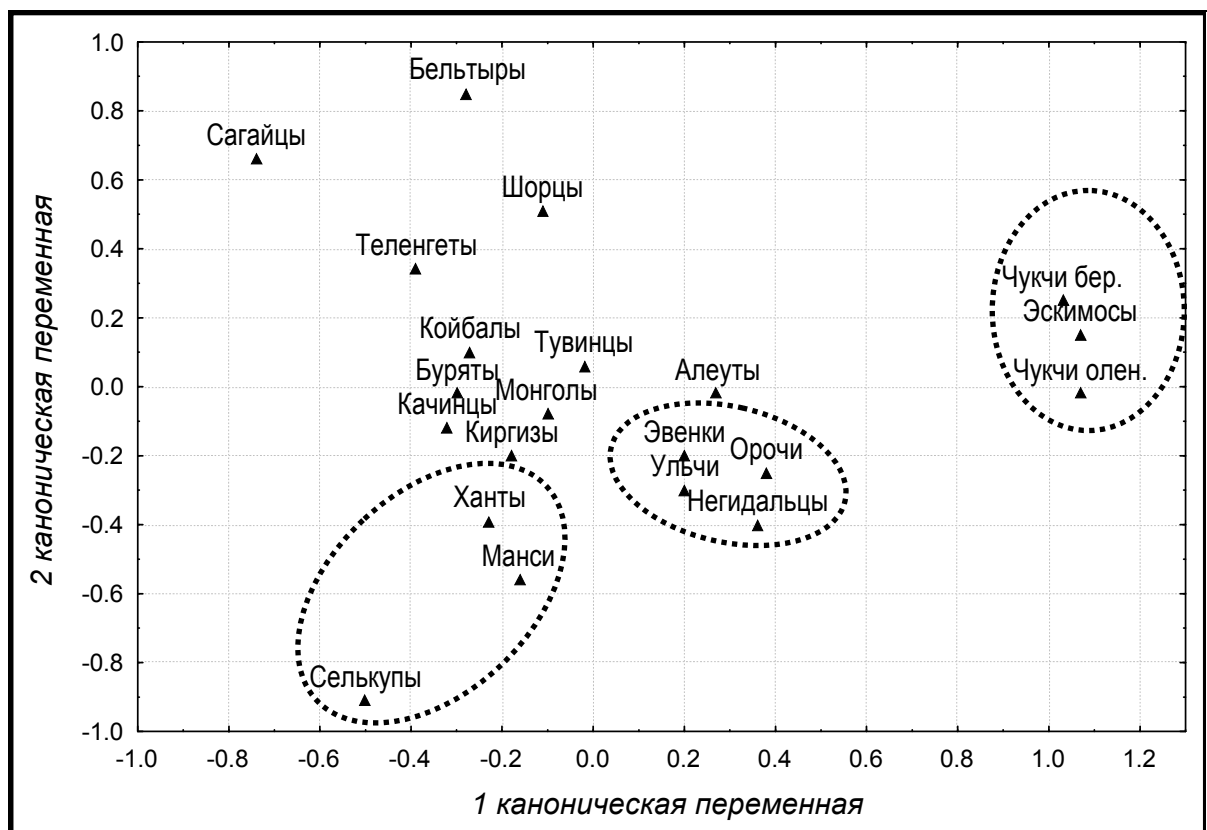


Рис. 8. *Расположение популяций Северной Азии на карте канонических переменных*

В сумме первые две канонические переменные описывают 46.31% изменчивости. Первая каноническая переменная резко выделила популяции *арктической расы*, как наиболее удаленные от остальных групп. В область положительных значений первой канонической переменной, наряду с арктическими популяциями, попали и представители *байкальской расы*,

образовавшие достаточно компактную группу, однако их уже можно отнести к североазиатской общности.

Стоит обратить внимание на отделение *алеутов* от остальных арктических групп и близость их к североазиатской общности. Как известно, алеуты занимают особое место в системе арктических популяций, и их морфологическое своеобразие отмечено во многих работах (Токарева, 1937; Hrdlicka, 1944; Дебец, 1951; Алексеев, 1981; Рычков, Шереметьева, 1972; Шереметьева, Рычков, 1978; Алексеева, Алексеев, Спицын и др., 1978). Если Г.Ф.Дебец рассматривал алеутов как локальную форму арктической расы, то в классификации Н.Н.Чебоксарова (1947) они отделены от арктических групп и входят в одну группу с бурятами, тувинцами и монголами. Примечательно, что аналогичная картина наблюдается и по фонетическим данным. И, наконец, следует подчеркнуть, что дискретно-варьирующие признаки разграничивают группы не только по этно-расовому принципу; в пространстве I и II канонических переменных группы расположились в определенном соответствии с этнолингвистической классификацией. Так, на рисунке 8 можно выделить *угорскую* группу – (селькупы); *самодийскую* группу – (ханты, манси); *тюрко-монгольскую* – (хакасы, тувинцы, киргизы, монголы); *коряко-чукотскую* – чукчи оленные и береговые и *тунгусо-маньчжурскую* – (эвенки, ульчи, негидальцы, орочи). Этот результат представляется особенно важным, поскольку работами Е.В.Ящук и Ю.Г.Рычкова было показано, что в регионе Сибири ***этнолингвистическая классификация генетически наиболее информативна***, т.е. в наибольшей степени отражает генетическую историю этносов (Рычков, Ящук, 1980; Ящук, Рычков, 1981).

Классификация, независимая от канонического анализа, дала почти тождественные ему результаты, разделив *арктическую* и *североазиатскую* общности. Алеуты здесь заняли место рядом с представителями арктической расы, хотя в 13% итераций они все же объединились с тувинцами.

Результаты канонического и классификационного анализа частот аномалий черепа в популяциях сибирских монголоидов показали, что *фенетическая дифференциация коренных сибирских этносов, так же, как и краниометрическая, отражает разделение арктической и североазиатской общностей.* Расположение популяций на карте канонических переменных в соответствии с этнолингвистической классификацией североазиатских народностей в очередной раз подтверждает генетическую информативность системы дискретно-варьирующих признаков на черепе.

Глава 13. Фенетическая дифференциация древнего населения Прибайкалья и Чукотки

НЕОЛИТИЧЕСКОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПРИБАЙКАЛЬЯ

Фенетическое изучение неолитического населения Прибайкалья представляет не только самостоятельный интерес, но и чрезвычайно важно для выявления истоков этногенетических процессов в Сибири. Нами (Мовсесян, Мамонова, 1998) были исследованы краниологические серии с территории Прибайкалья, относящиеся к китойскому, исаковскому, серовскому и глазковскому этапам.

Для определения степени и характера межпопуляционной изменчивости были вычислены оценки обобщенных фенетических расстояний между группами по методу M.Nei. Наибольшую близость друг к другу обнаружили популяции серовского этапа Ангары и Лены ($d = 0.01$). В глазковское время территориальные различия увеличиваются вдвое ($d = 0.025$). Несколько больше расстояния между хронологическими этапами в пределах территорий. Однако в районе Ангары расстояния между хронологическими группами оказались меньше, чем в районе Лены. Этот результат согласуется с данными археологии, свидетельствующими об отличиях глазковских погребений Верхоленского могильника от серовских, в частности, о существенном изменении погребального ритуала в глазковское время на Лене (Окладников, 1978).

При сравнении китойской серии с обобщенными характеристиками серовских и глазковских популяций обнаружилась последовательная связь между китойским и серовским этапом (0.024) с одной стороны, и серовским и глазковским – с другой (0.019). Таким образом, результаты палеофенетического анализа подтвердили предположения М.М.Герасимова о локальном, «ангарском» генезисе китойской культуры и ее носителей (Герасимов, 1955).

Велики или малы фенетические различия между популяциями Прибайкальского неолита? Среднее фенетическое расстояние между всеми неолитическими популяциями составляет 0.026. Как это ни поразительно, но различия между древними Прибайкальскими популяциями, отделенными друг от друга столетиями, оказались сопоставимы по величине с расстояниями между двумя современными чукотскими популяциями – чукчами береговыми и оленными (0.030). Это убеждает нас в том, что культурно-историческая преемственность между хронологическими этапами на Ангаре сопровождалась непрерывной генетической преемственностью. Мы можем, по-видимому, заключить, что *племена, заселявшие долины рек Ангары и Лены в течение тысячелетий, представляли собой единую генетическую общность, отличную от других древних племенных или этнических образований и на протяжении тысячелетий сохраняющую свою генетическую специфику.*

НАСЕЛЕНИЕ ДРЕВНЕЭСКИМОССКОЙ КУЛЬТУРЫ ЧУКОТКИ

Берингоморское побережье Чукотки является одним из очагов формирования современных представителей арктической группы антропологических типов – эскимосов, чукчей, алеутов. Нами были изучены краниологические серии из Уэленского и Эквенского могильников. Оба памятника относятся к *древнеберингоморской стадии древнеэскимосской культуры* и датируются первыми веками нашей эры

(Арутюнов, Сергеев, 1969, 1975, Диков, 1967). По большинству дискретно-варьирующих признаков обнаружено значительное сходство между группами, что согласуется с данными краниологии и одонтологии (Дебец, 1975; Зубов, 1969).

По оценкам обобщенных расстояний наиболее близки к древнеберингоморским популяциям отдельные представители арктической группы, и в гораздо большей степени – *средняя характеристика арктической расы*, отражающая, согласно изложенному выше подходу, генетическую структуру гипотетической предковой протоэскоалеутской общности. Таким образом, ***фенетические данные свидетельствуют о генетическом единстве арктических групп, и о сохранении в их генофонде особенностей протоэскоалеутского типа.***

Каковы же генетические истоки этого типа? Гипотеза о тихоокеанском пути заселения Чукотки, предлагаемая рядом авторов (Окладников, 1953; Руденко, 1947), не нашла подтверждения в генетических исследованиях, результаты которых указывают на преобладающую роль сибирских монголоидов в этногенезе арктических популяций (Шереметьева, Рычков, 1978).

Сравнение древнеберингоморских популяций с неолитом Прибайкалья показало, что ***по частотам дискретно-варьирующих признаков «палеоэскимосы» отличаются от Прибайкальского неолитического населения не более, чем от современных арктических групп, обнаруживая наибольшее сходство с китайским этапом.***

Полученные результаты находят подтверждение и в данных археологии. Установлено наличие культурных связей Прибайкалья в неолитическое время с далекими районами Западной Сибири и с областями к западу от Урала. Более того, отмечаются признаки широких контактов именно *китайской культуры* с довольно отдаленными территориями как на западе, так и на востоке (Окладников, 1948, 1974). Таким образом, можно предположить, что ***образование протоэскоалеутской этнокультурной***

общности происходило на территории Чукотки в процессе культурной и биологической адаптации к экстремальным условиям Берингии переместившейся сюда группы внутриконтинентального неолитического населения.

Глава 14. Генетические корни современных монголоидов Сибири

В силу исторически сложившихся закономерностей развития генетической структуры коренных народов Северной Азии, этот регион может быть представлен как идеальная модель подразделенной популяционной системы, состоящей из полуизолированных субпопуляций, связанных общностью происхождения (Рычков, 1973). С позиции теории «широкого моноцентризма», выдвинутой Я.Я.Рогинским, весьма вероятно предположение о существовании в древности единого генетического протомонголоидного ядра и последующей дифференциации на его основе антропологических типов населения Сибири. Ю.Г.Рычковым была впервые аргументирована следующая гипотеза:

Если разнообразие современных физических типов Сибири является результатом многообразных микроэволюционных преобразований единого предкового генофонда, то дифференциация, обусловленная стохастическими процессами изменения частот генов, могла порознь далеко увести популяции Сибири от исходного типа. Но, согласно подходу к подразделенным популяциям, связанным общностью происхождения, как к системам с генетической памятью, *вероятность сохранения родоначального генофонда в суммарной группе сибирских монголоидов достаточно велика.* Это предположение подтвердилось при анализе краниометрических данных (Ю.Г.Рычков, 1969). Позднее, с помощью аномалий черепа, более непосредственно отражающих генетическое сходство сравниваемых групп, была произведена реконструкция *предковой протомонголоидной сибирской общности.* Сравнение этого гипотетического генофонда с неолитическим населением Прибайкалья убедительно продемонстрировало наличие генетической преемственности

между современным и неолитическим населением Сибири (Рычков, Мовсеян, 1972, Мовсеян, 1973).

Поскольку за прошедшее время значительно расширились краниологические материалы как по современной Сибири, так и по Прибайкальскому неолиту, представляется уместным вновь обратиться к вопросу об отношении современных монголоидов Сибири к неолиту Прибайкалья. С помощью *обобщенных расстояний* было произведено сравнение отдельных популяций, рас и средней характеристики монголоидов Сибири с неолитическим населением Байкальского района, равно как и с другими древними популяциями Сибири. Как и следовало ожидать, *в среднем монголоиды Сибири обнаружили гораздо большее сходство с неолитом, чем каждая из современных популяций Сибири в отдельности.* Канонический анализ суммарных характеристик древних популяций и современных сибирских этносов дал результаты, полностью согласующиеся с предыдущими и дополняющие их (рис.9).

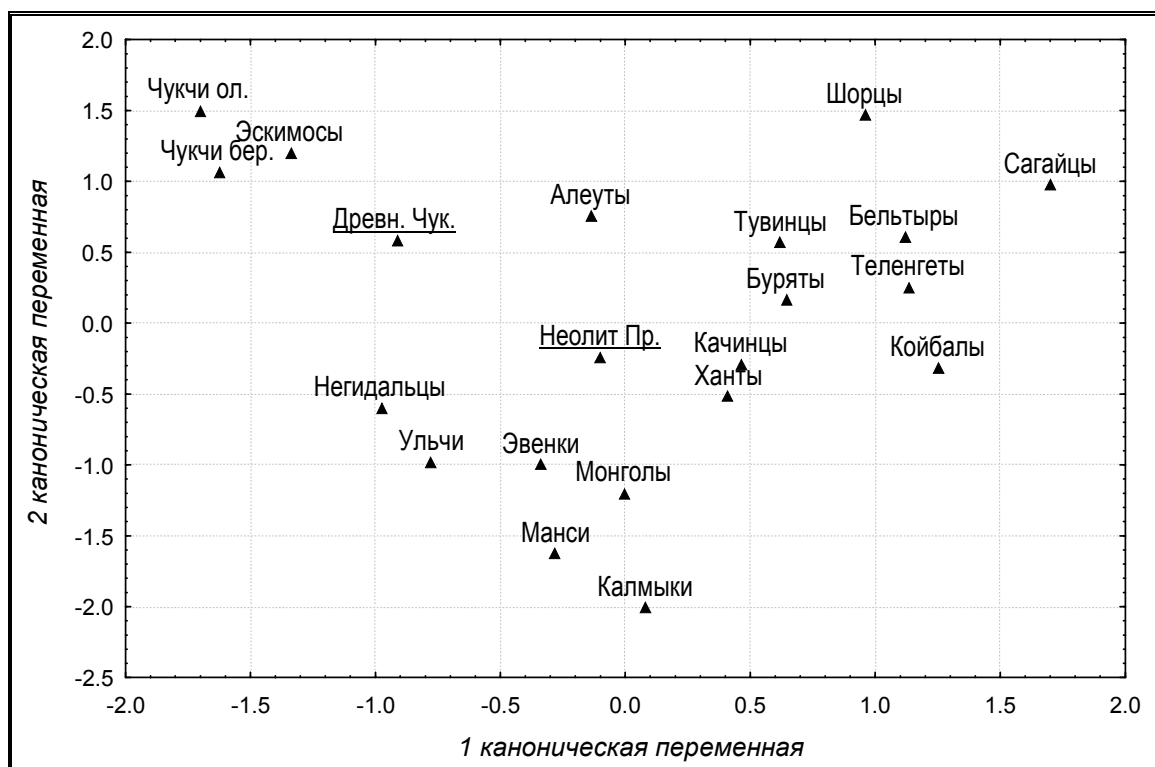


Рис. 10. *Расположение неолитических групп и современных монголоидов Сибири на карте канонических переменных*

Древнеберингоморские популяции расположились в непосредственной близости с популяциями арктической группы; неолит Прибайкалья оказался в центре ареала континентальных монголоидов.

Полученные результаты подтверждаются генетическими данными. Изучение структуры митохондриального генофонда Прибайкальского неолитического населения в сравнении с современными сибирскими этносам показало, что начало дифференциации современных народов Сибири лежит в эпохе неолита, и наблюдается генетическая преемственность между Прибайкальским неолитом и континентальным населением Северной Азии (Наумова и др., 1997, Рычков, Наумова, 1999).

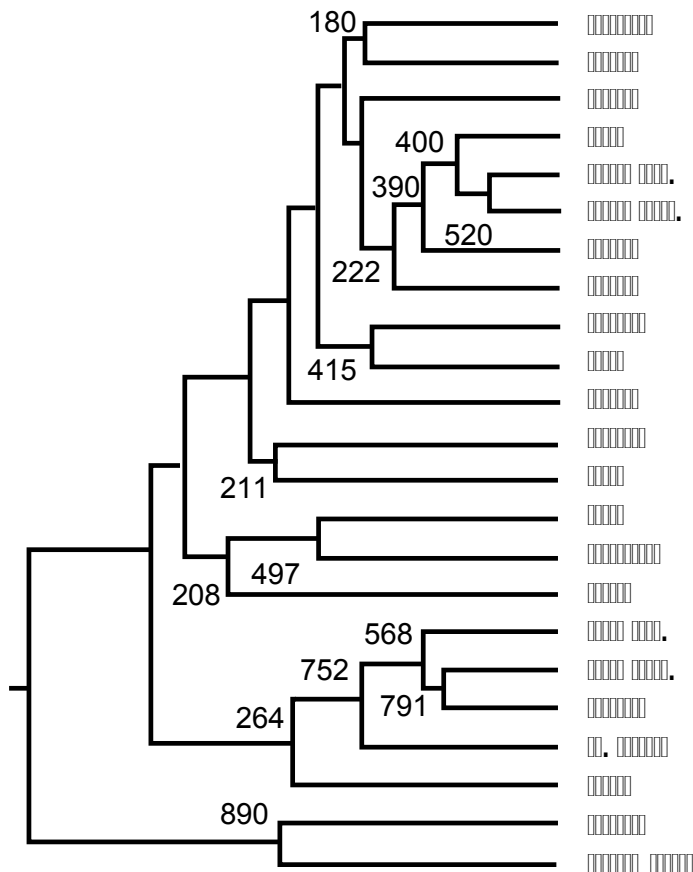


Рис. 11. *Классификационное древо современных и древних монголоидов Сибири и Америки* (1000 итераций бутстрепинга)

На фенетическом древе, полученном с помощью расстояний Нея с применением бутстрепинга (рис. 11), отдельной ветвью отделились американские монголоиды. Затем произошло разделение арктических и

континентальных групп. Примечательно, что на этом древе к кластеру, образованному популяциями арктической группы, благодаря присутствию предковой общности – древней Чукотки, примкнули и алеуты. Неолит Прибайкалья объединился со средней характеристикой сибирских монголоидов. ***Таким образом, полученное древо можно, по-видимому, рассматривать как филогенетическое, отражающее порядок отделения монголоидных группировок от общего ствола.***

Глава 15. Фенетическая дифференциация и этногенез восточнославянских племен эпохи средневековья

Глава посвящена одному из аспектов довольно сложной и многоплановой проблемы происхождения и этногенеза восточных славян. В частности, до сих пор остается открытым вопрос о предпосылках формирования средневековых восточнославянских племен, предшествовавших возникновению Киевского государства. Если одни исследователи, основываясь на соответствии археологических данных летописному делению восточнославянских племен, рассматривают их в качестве этнических групп, либо крупных племенных союзов (Рыбаков, 1952), то другие склонны видеть в них лишь территориальные образования, возникшие незадолго до сложения древнерусской государственности (Ключевский, 1956, Седов, 1982). В то же время данные, полученные с помощью различных систем признаков и обобщенные в коллективной монографии «Восточные славяне: антропология и этническая история» (1999), говорят об антропологической близости восточных славян, что указывает, по-видимому, на существование исходного антропологического типа славян и его «прародины» (Алексеева, 1999).

В связи с этим представляется важным дополнить результаты антропологического исследования фенетическим анализом средневековых восточнославянских племен. Нами было исследовано 1350 черепов, датирующихся IX-XIV вв. Основываясь на результатах, полученных в главе 6, где было показано, что дифференциация популяций по системе аномалий

череп подчиняется тем же закономерностям, что и дифференциация по генетическим маркерам, была рассмотрена предположительная картина генетического разнообразия средневековых славян (табл. 5).

Средняя дифференциация групп в пределах племен ($\bar{F}_{ST} = 2.72$) оказалась меньше средней межплеменной дифференциации ($\bar{F}_{ST} = 3.46$) и дифференциации групп в пределах восточнославянского ареала ($\bar{F}_{ST} = 3.93$). Итак, **иерархический анализ изменчивости указывает на существование определенной внутриплеменной генетической общности.**

Таблица 5. *Генетическая дифференциация восточнославянских племен*

Племена	Fst*
Северяне	2.90
Поляне	3.97
Кривичи	2.36
Вятичи	3.22
Словене	1.04
Внутри племен (ср.)	2.72
Между племенами (ср.)	3.46
Между группами	3.93

Однако каков характер этой общности? *Связана ли она с предысторией племен или является вторичной, обусловленной лишь внутриплеменными контактами и влиянием субстратных компонентов?* Если верно последнее, то верно и представление о летописных племенах как о территориальных образованиях, что не может не отразиться на соотношениях внутриплеменной, межплеменной и межгрупповой изменчивости в пределах восточнославянского региона.

Следует уточнить, что в проведенном анализе оценка межплеменной изменчивости была получена путем *попарного сравнения* племенных группировок, и последующего усреднения полученных величин, и включала в себя, таким образом, и межгрупповую изменчивость. Попробуем подойти к проблеме с другой стороны. Если бы племена

представляли собой случайным образом возникшие территориальные объединения, не связанные генетической общностью, то, согласно свойствам дисперсий, средняя изменчивость групп внутри племен $\bar{F}_{ST}(1)$ была бы равна общей изменчивости групп внутри восточнославянского региона $\bar{F}_{ST}(3)$. А $\bar{F}_{ST}(2)$ – межплеменное разнообразие, вычисленное по *средним характеристикам* племен, было бы равно нулю (Балановская, 2002). Однако из таблицы 6 видно, что $\bar{F}_{ST}(1)$ гораздо меньше $\bar{F}_{ST}(3)$, а межплеменная изменчивость $\bar{F}_{ST}(2)$ составляет 37% от межгрупповой изменчивости.

Таблица 6. *Сравнительные оценки $\bar{F}_{ST}(1)$, $\bar{F}_{ST}(2)$ и $\bar{F}_{ST}(3)$*

Изменчивость	\bar{F}_{ST}
(1) Внутриплеменная	2.72
(2) Межплеменная	1.44
(3) Межгрупповая	3.93

В отличие от предыдущих оценок \bar{F}_{ST} (табл. 5), при таком подходе межплеменная изменчивость $\bar{F}_{ST}(2)$ оказывается почти вдвое меньше внутриплеменной $\bar{F}_{ST}(1)$. Подобное соотношение оценок \bar{F}_{ST} может говорить о *системной организации* восточнославянских популяций.

Рассмотрим полученную оценку межплеменной изменчивости $\bar{F}_{ST}(2)$ с позиций обобщенного системного подхода, изложенного выше. В свете этого подхода *средние характеристики племен могут быть представлены как реконструированные прапопуляции для каждого племени*, в том, конечно, случае, если генетическая общность этих племен первична, а не вторична. Тогда мы можем условно рассматривать $\bar{F}_{ST}(2)$, вычисленное по усредненным данным, как *генетическое разнообразие исходных групп, давших начало восточнославянским племенам*.

Если допустить, что $\bar{F}_{ST}(2)$ является отражением межпопуляционной изменчивости в эпоху начала территориального деления восточных славян,

то величина ее, составляющая лишь 42% от средней межплеменной изменчивости в эпоху широкого расселения славянских группировок, может являться косвенным свидетельством в пользу предположения о существовании в древности генетически однородной общности внутри праславянского ареала.

Таким образом, фенетические данные, по всей вероятности, указывают на то, что *средневековые восточнославянские племена представляли собой не случайным образом возникшие территориальные новообразования, а являлись частью структурированной популяционной системы.*

Исходя из полученных результатов, истоки формирования популяционной системы, являвшейся основой этногенеза восточных славян, следует, по-видимому, искать во времени, предшествовавшем периоду их широкого расселения, допуская, тем самым, существование единой праславянской общности, а следовательно — и «прародины» славян. Отметим, что Б. А. Рыбаков (1987) считает вполне реальным существование на протяжении полутора тысяч лет, вплоть до образования Киевской Руси, «исторического ядра» восточного славянства, располагавшегося в Среднем Поднепровье.

В связи с этим был проведен канонический анализ восточнославянских племен совместно с древними популяциями Поднепровья: от эпохи бронзы до Черняховской культуры (рис. 12). На карте канонических переменных отчетливо выделились три группировки: первая объединила все славянские племена, за исключением радимичей, вторая — ямную, срубную и катакомбную культуры Поднепровья, в третью вошли скифы, все черняховцы и радимичи.

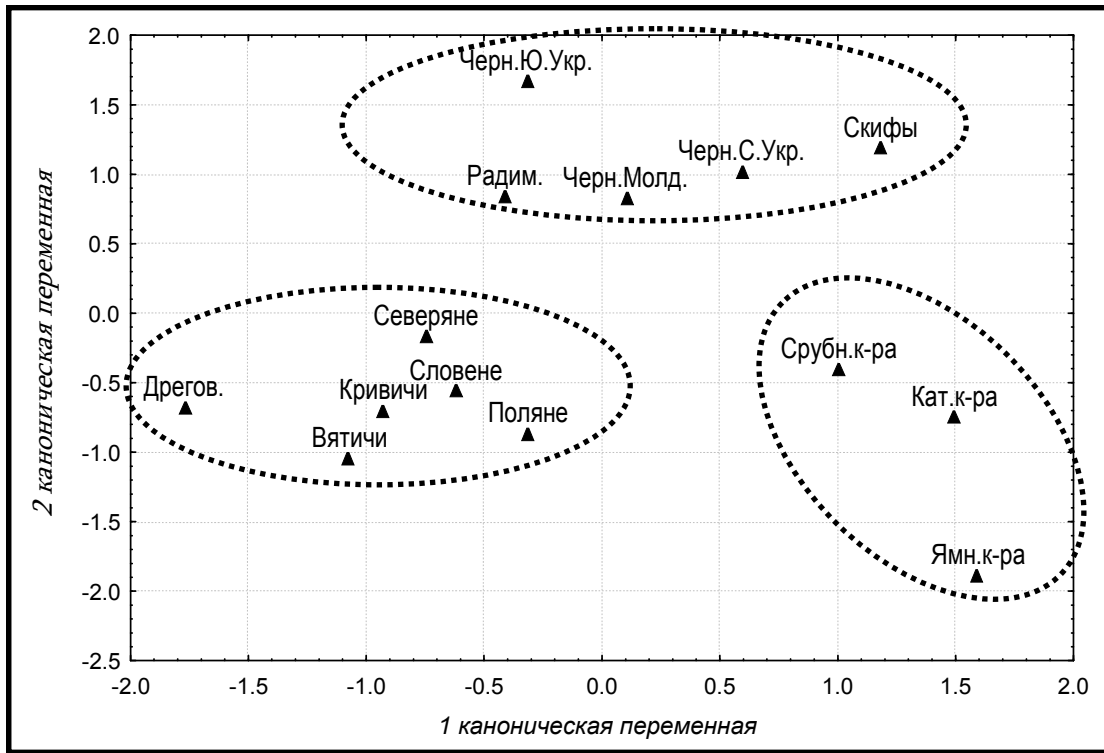


Рис. 12. *Расположение восточнославянских племен и древних популяций Поднепровья на карте канонических переменных*

На рисунке 13 славяне представлены усредненной характеристикой - гипотетической «прапопуляцией». Здесь «праславяне» образовали единый кластер с латгалами и древними эстами, что указывает на несомненное участие этих групп в этногенезе славян.

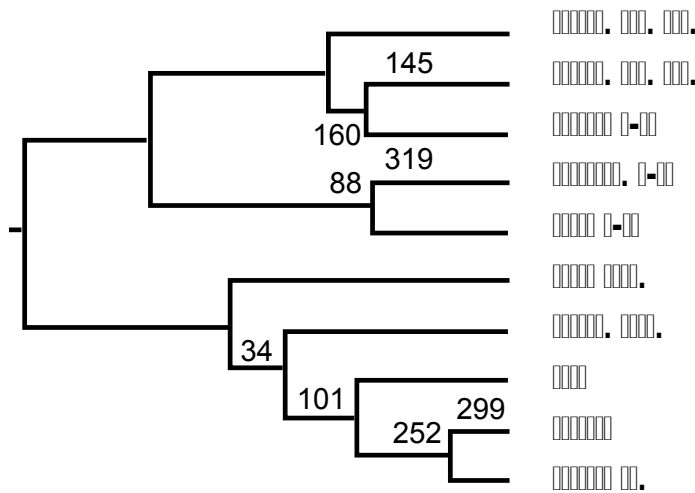


Рис. 13. *Классификационное древо «праславян», балтов и древних популяций Поднепровья (500 итераций бутстрепинга).*

Кроме того, именно на этом древе выявляется цепочка *скифы – черняховцы – славяне* (Кондукторова, 1972; Алексеева, 1973; Великанова, 1975), скрытая за межплеменной изменчивостью.

Эти данные могут служить еще одним косвенным доказательством того, что восточнославянские племена являлись структурными компонентами высокоорганизованной популяционной системы, связанными общностью происхождения, поскольку лишь в этом случае прием усреднения оказывается результативным (Рычков, 1973).

Таким образом, итоги комплексного анализа фенетических данных свидетельствуют в пользу «генерализирующей» гипотезы славянского этногенеза, согласно которой *восточнославянские племена представляли собой не разрозненные территориальные группировки, а имели собственную генетическую предысторию, связанную с существованием праславянской общности, предшествовавшей периоду широкого расселения славян по территории Восточной Европы.*

Глава 16. Древнее население Армении и его участие в формировании армянского этноса

По данным антропологии, процесс формирования физического типа армян уходит своими корнями в глубокую древность и тесно связан с образованием на территории Передней Азии переднеазиатской расы, или *арменоидного типа*, к которому относятся многие популяции Передней Азии и Кавказа и подавляющее большинство армянского народа. Проблема происхождения арменоидного типа представляет особый интерес в связи с чрезвычайной сложностью этногенетических процессов на территории Передней Азии и Кавказа, а также с исторической древностью народов этих регионов и их близостью к очагам мировой цивилизации.

Нами были изучены краниологические материалы с территории Армении (482 черепа), представляющие различные эпохи: от средней бронзы до современности. В качестве сравнительного материала были использованы современные краниологические серии: осетины, адыги,

абхазы, турки, болгары, итальянцы. Учитывая предположения В.В. Бунака о возможном формировании антропологических особенностей населения Лчашена под влиянием северной примеси, к сравнительному анализу были привлечены также древние популяции Поднепровья.

На карте канонических переменных все древние армянские группы сосредоточились в верхней правой части поля, соответственно положительным значениям I и II канонических переменных (рис.14).

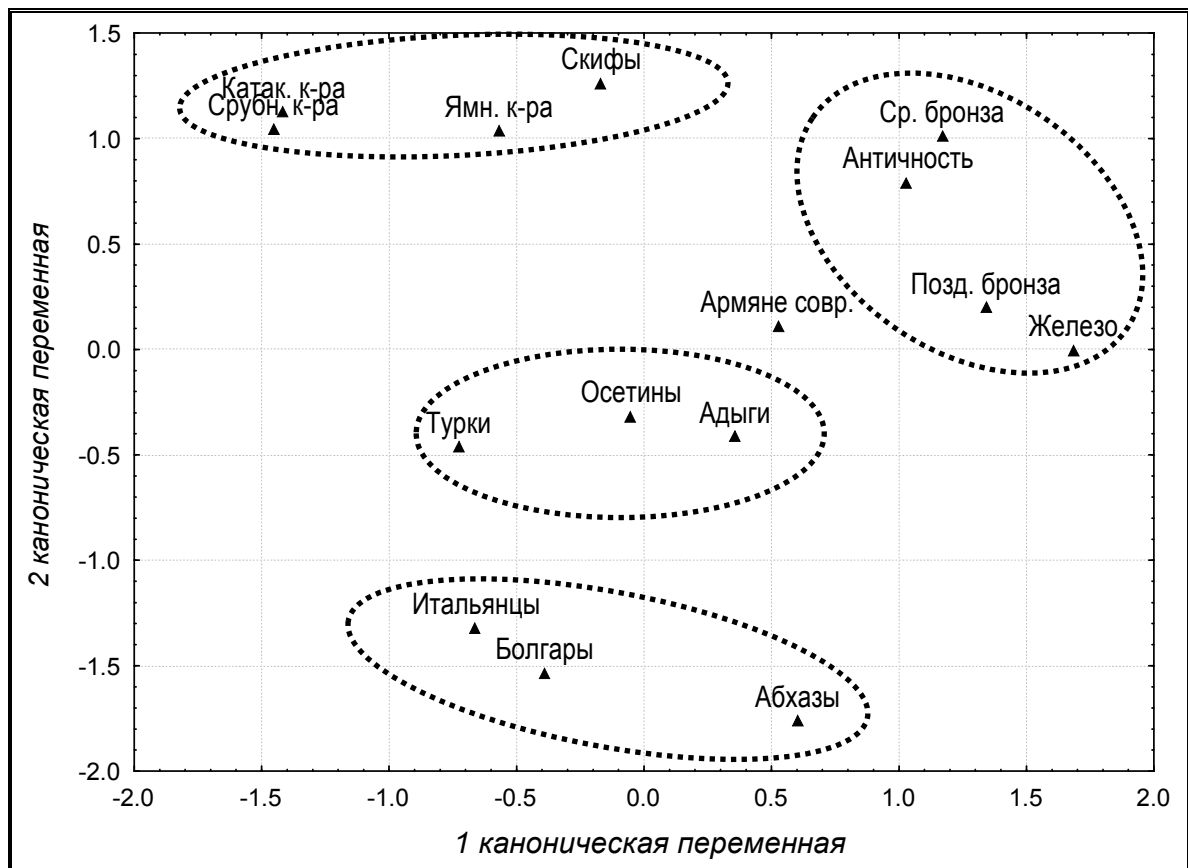


Рис. 14. *Расположение современных этносов и древних популяций Армении и Поднепровья на карте канонических переменных*

В сумме первые две канонические переменные описывают 45.4% общей изменчивости. II каноническая переменная четко разделила современные и древние группы. За исключением армян, проявивших определенное сходство с древними группами с территории Армении, все остальные современные популяции оказались в области отрицательных

значений второй канонической переменной. Довольно компактную группу образовали популяции ямной, катакомбной и срубной культур.

На классификационном древе выделились 4 кластера (рис.15). Обособились кавказские группы, балкано-средиземноморские и древние популяции Поднепровья. Древние армянские популяции объединились с современными армянами. Обращает на себя внимание несколько обособленное положение античной группы. Во второй части главы специально анализируется вопрос о возможном участии инородного компонента в формировании античного населения изученного региона и делается заключение о смешанном составе двух античных популяций.

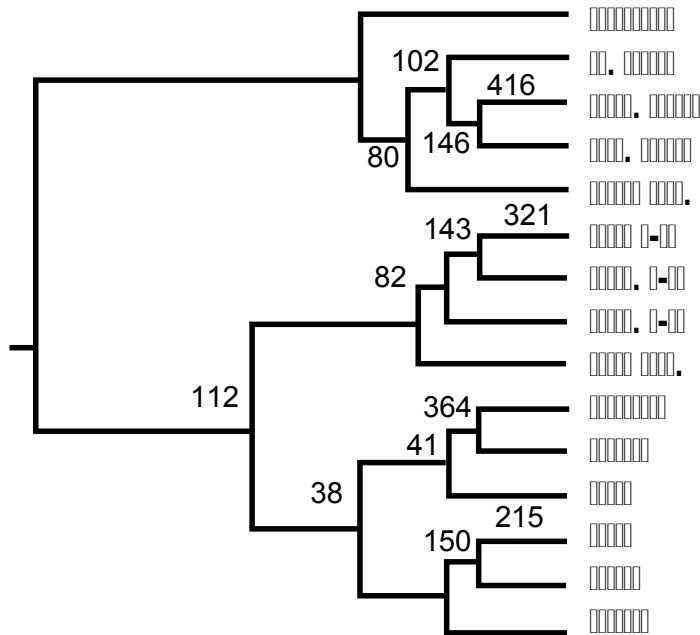


Рис. 15. *Классификационное древо популяций* (расстояния Кавалли-Сфорца). Числа над ветвями указывают количество совпадений из 500 итераций бутстрепинга.

Сходство фенотипов современного и древнего населения Армении особенно наглядно проявляется на графических полигонах, представляющих распределение частот 14 дискретно-варьирующих признаков в исследованных популяциях (рис. 16).

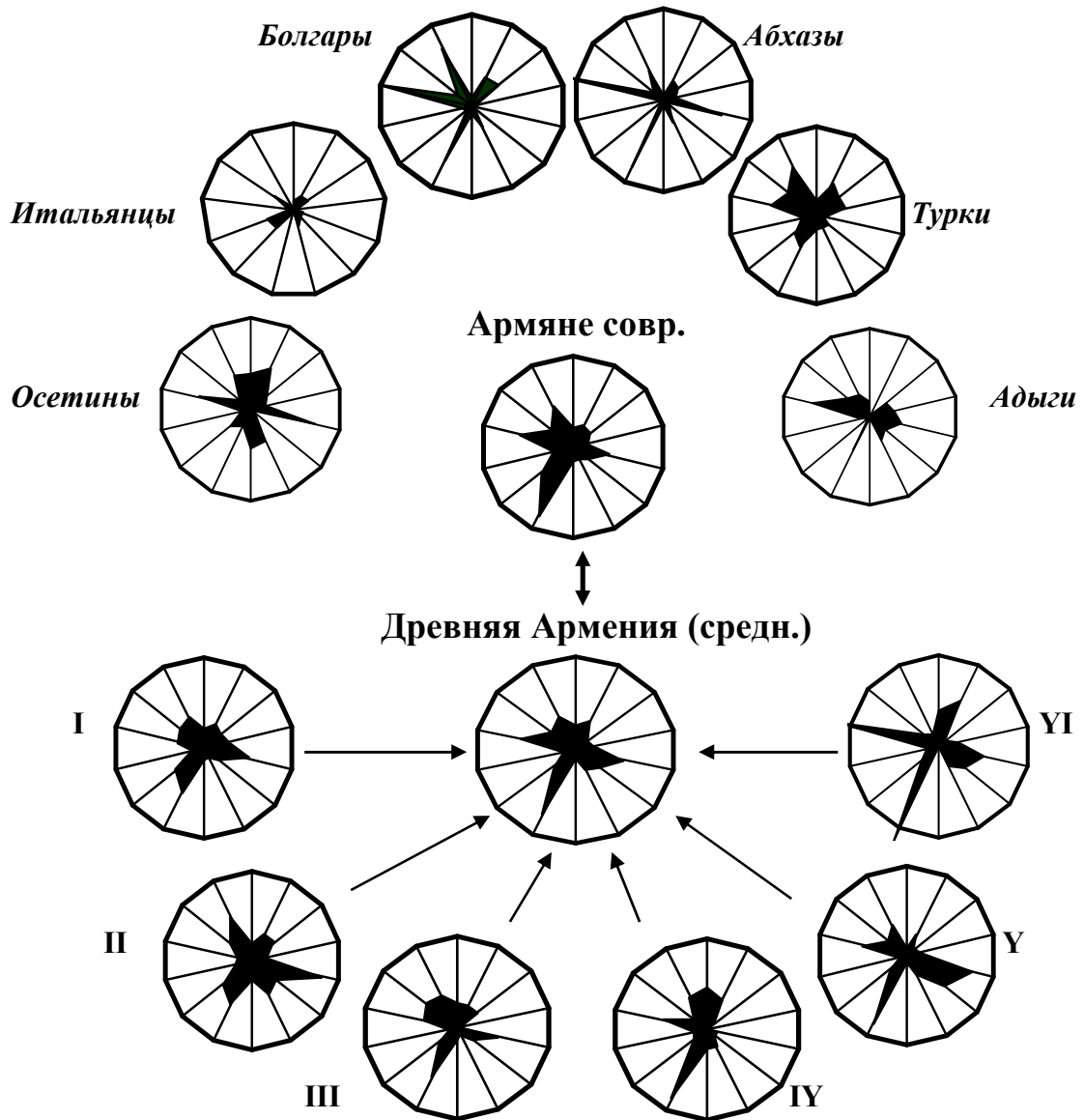


Рис. 16. Сравнение фенетической структуры древнего населения Армении и современных популяций. На радиусах по часовой стрелке отложены частоты следующих признаков: *for. frontale*, *spina trochlearis*, *for. infraorbitale acc.*, *stenocrotaphia*, *os epiptericum*, *os postsquamosum*, *os apicis lambdae*, *os Wormii sut. oc.-mast.*, *canalis hypoglossalis bip.*, *facies condylaris bipart.*, *tuberculum praecondylare*, *for. spinosum apertum*, *sut. palatina (вогнутый)*, *torus palatinus* (частота 0.01 – в центре круга; 0.4 – по периметру). I, II- средняя бронза; III, IV- поздняя бронза; Y – раннее железо; YI – античное время.

Сравнивая краниологические серии эпохи бронзы и раннего железа с территории Армении с отдельными современными этносами мы видим, что фенофонд лишь одного из них – армян – практически идентичен средней фенетической характеристике древних армянских популяций. Следовательно, дискретно-варьирующие краниоскопические признаки выявляют

генетическую преемственность, скрытую за эпохальной изменчивостью краниометрических признаков.

Таким образом, результаты канонического и классификационного анализа позволяют сделать вывод о *генетическом единстве современного и древнего населения Армении, начиная, по меньшей мере, с эпохи бронзы.*

ВЫВОДЫ

1. Впервые на обширных собственных данных исследована проблема использования популяционно-генетических методов и подходов в изучении фенетической дифференциации ископаемых популяций человека. Продемонстрированы возможности палеофенетического анализа в выявлении основных закономерностей пространственной и временной изменчивости фенофондов и разработан комплексный подход к анализу проблем расо- и этногенеза на палеоантропологическом материале.

2. В результате исследования фенетического разнообразия основных историко-географических регионов мира установлено, что фенетические оценки общего разнообразия регионов и среднего разнообразия этносов, а также характеристики фенетической дифференциации этносов в отдельных регионах сопоставимы по уровню и по соотношению с аналогичными генетическими оценками, что указывает на генетическую значимость системы дискретно-варьирующих признаков на черепе.

3. С помощью корреляционного, канонического и множественного регрессионного анализа изучено влияние климатогеографических и социальных факторов на проявление признаков. Не найдено четких связей различных вариаций, возникающих в процессе оссификации черепа, с типами диеты. Множественный регрессионный анализ связи отдельных признаков с климатическими факторами показал, что изменчивость лишь 8

из 36 изученных признаков обусловлена влиянием «природной зональности».

4. Анализ таксономической ценности дискретно-варьирующих признаков на черепе для классификации популяций показал таксономическую значимость всех признаков в пределах ойкумены. В то же время в пределах расовых подразделений меняются таксономические «веса» отдельных признаков, частоты встречаемости которых связаны с расовыми и этническими особенностями.

5. Проведено комплексное изучение фенетической дифференциации народов мира с помощью канонического, классификационного и филогенетического анализа с применением метода бутстрепинга данных.

Показано, что фенетическая классификация отражает генетические связи между популяциями. С помощью обобщенного фенетического древа реконструированы ранние направления древних миграций из Африки, согласующиеся с данными молекулярной генетики.

6. Канонический анализ популяций Северной Евразии подтвердил этнодифференцирующую способность системы дискретно-варьирующих признаков. В результате анализа были не только разграничены основные расовые типы, но и выделены контактные зоны, области распространения смешанных вариантов.

7. Проведен палеофенетический анализ отдельных регионов Северной Евразии в связи с проблемами этногенеза. Показана результативность системного подхода к характеристике популяционных систем для реконструкции предковых фенотипов. Показано наличие генетической преемственности в регионе Северной Азии начиная, по крайней мере, с эпохи неолита. Выявлена возможная генетическая связь древних популяций Чукотки – «*протоэскоалеутов*» – с внутриконтинентальным неолитическим населением Сибири.

8. Сравнительное исследование внутри- и межпопуляционного разнообразия подтвердило предположение о генетической общности

средневековых восточнославянских племен. С помощью канонического и классификационного анализа установлено наличие генетической преемственности населения в регионе Поднепровья, начиная с эпохи бронзы. Показана связь реконструированной «праславянской» общности с балтскими племенами, а также с населением Черняховской культуры и скифами Поднепровья.

9. Фенетический анализ краниологического материала эпохи бронзы и раннего железа с территории Армении в сравнении с современными группами подтвердил глубокую древность «арменоидного типа» и выявил участие древнего населения Армении в формировании современного армянского этноса.

10. Результаты исследования убедительно доказали, что данные о дискретно-варьирующих признаках на черепе являются ценным источником информации о генофонде ископаемых популяций.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монография:

1. Фенетический анализ в палеоантропологии. // М.: Изд-во «Университетская книга». 2005. С. 272.

Статьи и публикации:

2. Рычков Ю.Г., Мовсесян А.А. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения // Человек: эволюция и внутривидовая дифференциация. Труды МОИП, т.ХIII. М, Наука, 1972. С. 114-134.
3. Мовсесян А.А. Некоторые аспекты популяционной генетики современного и древнего населения Сибири. // Вопросы антропологии. 1973. вып.45. С. 77-84.
4. Мовсесян А.А., Мамонова Н.Н., Рычков Ю.Г. Программа и методика определения аномалий черепа. // Вопросы антропологии. 1975. вып.51. С. 15-45.
5. Мовсесян А.А. К вопросу о происхождении коренных народов Сибири. // Народы Сибири: антропология и этнография. Омск. 1976. С. 35-44.

6. Рычков Б.Г., Жукова О.В., Мовсесян А.А., Таусик Н.Е., Таусик Т., Ящук Е.В., Шереметьева В.А. Генетическая дифференциация аборигенных популяций Северо-Азиатского континента // XIV Международный генетический конгресс. М. Наука, 1978. С. 414
7. Мовсесян А.А., Резникова Т.А. О возрастной изменчивости аномалий черепа // Биологические науки. 1981. Вып. 7. С. 59-63.
8. Movsesyan A. The use of population genetics methods in paleoanthropology // Abstracts of the International Centennial. Anthropological Congress. Budapest, 1981. P.36.
9. Movsesyan A. An analysis of genetical-anthropological processes in fossil populations of Northern Asia by non-metric cranial traits data // Proceed. of Humanbiologia. Budapest. 1982. P.49-55.
10. Movsesyan A. On ethnogenesis of ancient populations of Chukotka peninsula // Materials of XVI Congress of Slovak anthropology, 1982. P. 39
11. Мурашко О.А., Мовсесян А.А. О самодийском компоненте в материалах могильника Халас-Погор // Труды конф. "Проблемы этногенеза и этнической истории самодийских народов". Омск, 1982. P. 36-39.
12. Мовсесян А.А. Палеодемография Чукотки // Вопросы антропологии. 1984. Вып. 73. С. 87-95.
13. Мовсесян А.А. К проблеме происхождения палеоэскимосов. // Биологические науки. 1986. Вып.7. С.61-66.
14. Мовсесян А.А. Проблема происхождения древнерусской народности в свете данных палеоантропологии. // Биологические науки. М. 1988. Деп. в ВИНТИ. 4086-В88. 12 стр.
15. Кочар Н.Н., Мовсесян А.А., Паликян А.К. Географическая локализация и межпопуляционные связи древнего населения Армении // Биологический журнал Армении. 1989. Вып.5. С. 445-451.
16. Мовсесян А.А. К вопросу о генетической дифференциации древних популяций Армении // Биологические науки», М. 1989. деп. в ВИНТИ. 2010-В89. 10 стр.
17. Мовсесян А.А. Генетические предпосылки формирования древнерусской народности // Вопросы антропологии. 1990. Вып. 84. С.31-46.
18. Мовсесян А.А. К палеоантропологии бронзового века Армении // Биологический журнал Армении. 1990. Вып. 4. С. 277-283.
19. Хрисанфова Е.Н., Бахолдина В.Ю., Дерягина М.А., Мовсесян А.А., Шереметьева В.А., Юровская В.З. Актуальные аспекты изучения изменчивости в антропологии // Человек, природа, общество. М. Наука, 1992. С. 81-95.

20. Movsesyan A. Paleoanthropological aspects of population genetics // 10-th Congress of European Anthropological Association. Program abstracts. Brussels, 1996. P. 42.
21. Movsesyan A. Paleoanthropology of Bronze age of Armenia // XIII Congress of Prehistoric and Protohistoric sciences. Forli. 1996. P. 54.
22. Мовсесян А.А., Мамонова Н.Н. Неолитическое населения Прибайкалья (палеофенетический анализ) // Вестник антропологии. М. «Старый сад». Вып. 5. 1998. С. 221-240.
23. Мовсесян А.А., Мамонова Н.Н. Территориальная и эпохальная изменчивость населения Прибайкальского неолита (по данным о дискретно-варьирующим признакам на черепе) // Труды института археологии и этнологии. Новосибирск. 1998. С. 95-112.
24. Мовсесян А.А. Дискретно-варьирующие признаки на черепе как маркеры расогенетических и этногенетических процессов // III конгресс этнографов и антропологов России. Тезисы докладов. М. 1999. С. 54-55.
25. Movsesyan A. A. Paleoanthropological study of Bronze age populations of Armenia according to discrete cranial traits data // IY International Anthropological Congress of Ales Hrdlichka. Prague. 1999. P. 55.
26. Мовсесян А.А., Кочар Н.Н. Древнее население Армении и его участие в формировании армянского этноса // Вестник антропологии. М. «Старый сад». 2000. Вып. 7. С.95-116.
27. Movsesyan A. Crania Armenica: a study of genetic variability from Bronze age until present based on non—metric data // 12th Congress of the European anthropological association. Program abstracts, University of Cambridge. 2000. P.11.
28. Мовсесян А.А. К вопросу о расодиагностической ценности дискретно-варьирующих признаков на черепе // Актуальные вопросы интегративной антропологии. Т. 1. Красноярск. 2001. С. 48-51.
29. Мовсесян А.А. Расовая классификация человечества по данным о неметрических признаках на черепе // V Конгресс этнографов и антропологов России. Нальчик-Москва. 2001. С. 36.
30. Мовсесян А.А. Расовая дифференциация человечества по системе дискретно-варьирующих признаков на черепе // Научный альманах кафедры антропологии. Вып. 1. 2001. С. 14-32.
31. Movsesyan A. Analysis of Differentiation of World Population based on Non-Metric Traits of Human Skull // 13 Congress of the European Anthropological Association. Collegicum Anthropologicum. Zagreb. 2002. Vol. 26. Num. Curr. 58. P.145.

32. Кочар Н.Р., Мовсесян А.А. К вопросу о формировании армянского этноса // Проблемы древней истории армянского народа. Ереван. 2003. С. 26-28. (на арм. языке).
33. Мовсесян А.А. Краниоскопия и фенетика популяций // Научный альманах кафедры антропологии. Вып.2. 2004. С.41-61.
34. Мамонова Н.Н., Мовсесян А.А. Древнее население Западной Монголии по палеофенетическим данным // Научный альманах кафедры антропологии. Вып.2. 2004. С.175-186.
35. Мовсесян А.А. Фенетическое разнообразие мировой популяции в историческом аспекте // Экология и демография человека в прошлом и настоящем. Третьи антропологические чтения памяти академика В.П.Алексеева. М., 2004. С. 267-269.
36. Movsesyan A. Kotchar N.N. On the Origin of the Armenians (in the Light of Non-metric Cranial Traits Data) // Iran and the Caucasus. Leiden-Boston. Vol. 8.2. 2004. P. 183-199.
37. Мовсесян А.А. Популяционно-генетический анализ редких патологий в строении черепа человека // 5 съезд Российского общества медицинских генетиков. Тезисы докладов. Уфа, 2005.
38. Мовсесян А.А. Филогенетический анализ в палеоантропологии (феногеография народов мира) // Генетика. Т. 41. № 9. 2005. С.1272-1282.