

ДРЕВНЕЙШЕЕ НАСЕЛЕНИЕ АЛТАЯ ПО ДАННЫМ АНТРОПОЛОГИИ И ПАЛЕОГЕНЕТИКИ

© 2024 г. М.В. Шуньков*, М.Б. Козлиkin**

Институт археологии и этнографии СО РАН, Новосибирск, Россия

*E-mail: shunkov77@gmail.com

**E-mail: kmb777@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.05.2024 г.

После доработки 20.05.2024 г.

Принята к публикации 18.06.2024 г.

В статье рассматриваются антропологические находки и палеогенетические данные из пещер Денисовой, Чагырской и Окладникова на Алтае, полученные в ходе междисциплинарных исследований этих объектов. Приводятся результаты морфологического анализа и геномных исследований зубов и фрагментов посткраниального скелета денисовцев – представителей ранее неизвестной популяции гомининов, которые впервые были идентифицированы на основании секвенирования древней ДНК костных образцов из Денисовой пещеры, а также обнаруженных в алтайских пещерах неандертальцев. Показано, что генный обмен между древними популяциями был гораздо более распространенным, чем считалось ранее, и территория Алтая являлась частью зоны гибридизации в относительно стабильных природных условиях на протяжении нескольких теплых и холодных эпох плейстоцена.

Ключевые слова: Алтай, плейстоцен, палеолит, палеоантропология, палеогенетика, род *Homo*, денисовцы, неандертальцы.

DOI: 10.31857/S0869606324040011, **EDN:** KJMYZG

Предполагается, что первой популяцией, достигшей территории юга Сибири, были поздние *Homo erectus/ergaster*, которые ок. 1.8 млн л.н. вышли за пределы Африки, расселились в Евразии и ок. 800 тыс. л.н. появились на Алтае (Деревянко, 2017). Подтверждением этому является древнейший известный в настоящее время на территории Северной Азии археологический объект – раннепалеолитическая стоянка Карама на северо-западе Алтая (Деревянко, Шуньков, 2005). Многослойная толща культуросодержащих отложений этой стоянки свидетельствует, что ранние гоминины обитали на Алтае в первой половине среднего плейстоцена на протяжении почти 200 тыс. лет. Ок. 600 тыс. л.н. в связи с существенным похолоданием МИС 16 представители древнейшей популяции, видимо, покинули эту территорию, мигрировав в регионы с более благоприятным климатом, или вымерли, не сумев приспособиться к изменившимся природным условиям. Следующий этап заселения человеком юга Сибири начался после длительного перерыва. Около 300 тыс. л.н. на Алтае появились носители ранних среднепалеолитических

культурных традиций. О населении этого периода известно по антропологическим находкам и палеогенетическим данным из отложений пещерных палеолитических стоянок.

Денисовцы. Древнейшие останки человека в Северной Азии обнаружены в нижних культуроодержащих слоях Денисовой пещеры. Они принадлежат денисовцам – гомининам, которые имеют общего предка с неандертальцами, но различную популяционную историю, т.е. являются сестринскими группами. Ядерный геном денисовца из образца *Денисова 3* отличается от эталонного генома современного человека на 11.7%, от генома неандертальца из пещеры Виндия – на 12.2 % (Reich et al., 2010). Предполагая, что время эволюционного расхождения человека и шимпанзе составляет 6.5 млн лет, дивергенция неандертальцев и денисовцев была оценена в среднем в 640 тыс. л.н., а ранних сапиенсов и денисовцев – ок. 800 тыс. л.н. (Reich et al., 2010; Meyer et al., 2012). Согласно другим моделям, разделение между ископаемыми сапиенсами с одной стороны и неандертальцами

и денисовцами с другой произошло в интервале 553–589 тыс. или 550–765 тыс. л.н., а между неандертальцами и денисовцами – 381 тыс. или 445–473 тыс. л.н. (Prüfer et al., 2014). Исследования Y-хромосом денисовцев из образцов *Денисова 4* и *Денисова 8* показали, что они отделились ок. 700 тыс. л.н. от линии, общей для Y-хромосом неандертальцев и современных людей, которые, в свою очередь, разошлись ок. 370 тыс. л.н. (Petr et al., 2020).

В настоящее время на Алтае в Денисовой пещере обнаружено восемь палеоантропологических образцов денисовцев, представленных зубами и фрагментами костей посткраниального скелета. Наиболее древние образцы залегали в четком стратиграфическом контексте в отложениях слоя 15 восточной галереи пещеры, возраст которых согласно оптическим и молекулярно-генетическим оценкам соответствует МИС 7. Морфологически неопределимые костные фрагменты *Денисова 19–21* были идентифицированы как денисовские с помощью дактилоскопии коллагена методом ZooMS (Brown et al., 2022). Геномные исследования показали, что митохондриальные последовательности *Денисова 19* и *Денисова 21* идентичны, что указывает на принадлежность этих костных останков одному человеку или близким родственникам по материнской линии. Они отличаются от mtДНК *Денисова 20* четырьмя заменами. Этим образцам близок по возрасту молочный моляр *Денисова 2* из верхней части слоя 22 в центральном зале пещеры (Slon et al., 2017). Моляр взрослого мужчины *Денисова 8*, обнаруженный на границе слоев 12 и 11.4 в восточной галерее, имеет более молодой возраст, который приходится на интервал между 136.4 и 105.6 тыс. л.н. На филогенетическом дереве mtДНК последовательности образцов *Денисова 19–21* образуют кладу с *Денисова 2* и *Денисова 8*, от которых они отличаются 20 и 30 заменами соответственно. Значительно моложе датированы проксимальный фрагмент фаланги девочки-подростка *Денисова 3* из слоя 11.2 в восточной галерее и моляр взрослого мужчины *Денисова 4* из слоя 11 в южной галерее пещеры, смоделированный возраст которых охватывает интервал от МИС 4 до начала МИС 3 (Douka et al., 2019).

Помимо костных останков фрагменты mtДНК денисовцев были извлечены из 79 образов плейстоценовых отложений в восточной галерее и в центральном зале Денисовой пещеры (Zavala et al., 2021). Древнейший денисовский геном выделен из образца отложений слоя 21 в центральном зале, ОСЛ-возраст которого

составляет 250 ± 44 тыс. л.н. Филогенетический анализ показал, что нижние культуроодержащие слои с находками ранней стадии среднего палеолита содержат фрагменты геномов, сходные с mtДНК образцов *Денисова 2* и *Денисова 8*, отличающихся от денисовских геномов, схожих с *Денисова 3* и *Денисова 4* из вышележащих осадков, что указывает на существование двух разных популяций денисовцев (Douka et al., 2019).

Фрагментарность костных останков денисовцев и отсутствие фенотипической информации не позволяет реконструировать облик представителей этой группы. О внешности денисовцев можно судить приблизительно, по обнаруженным в их геноме аллелям, которые у современного человека связаны со смуглой кожей, каштановыми волосами и карими глазами (Meyer et al., 2012). Оценка таксономического положения денисовцев по морфологическим характеристикам предпринималась на основе анализа зубов *Денисова 2, 4, 8* и фрагмента фаланги *Денисова 3*. Сравнительное исследование ряда одонтологических параметров молочного моляра *Денисова 2* с образцами широкого “евразийского фона” показало его биологическую близость ближневосточным *Номо* (*Кафзех 4*) и некоторым неандертальцам Европы (*Рок де Марсаль, Ла Шэз 13*) (Бужилова, 2012). Моляр *Денисова 2* занимает промежуточное положение в ряду значений у палеолитических представителей Европы и Азии и тем самым демонстрирует свою архаичность и биологическую принадлежность общим предковым формам европейских неандертальцев и ближневосточных *Номо* (Бужилова, 2012), которыми, скорее всего, были *Номо erectus*.

Расширенный морфологический анализ постоянных моляров *Денисова 4* и *Денисова 8* позволил определить основные направления биологических связей денисовцев и в первом приближении сравнить особенности их зубной системы с характеристиками таксонов *H. erectus sensu lato*, *H. heidelbergensis s.l.*, *H. neanderthalensis* и *H. sapiens s.l.* (Зубова и др., 2017). Оба моляра характеризуются рядом общих признаков, что подтверждает их единый таксономический статус, не соответствующий европейским образцам, в том числе неандертальским, привлеченным для сравнения. В целом их морфологические особенности представляют модель, эволюционно соответствующую стадии архантропа. Они показывают наибольшее сходство с одонтологическими комплексами *H. erectus* Юго-Восточной Азии – сангиранской группы, у которых зафиксирован почти полный набор архаичных

признаков, характерных для денисовцев. Второй ареал сходных комплексов связан с находками в Северном Китае на местонахождении Сюйцзайяо, датированном концом среднего – началом верхнего плейстоцена (Xing et al., 2015). Значительное сходство в строении моляров из Сюйцзайяо и Денисовой пещеры позволяет предположить, что их обладатели относятся к одному таксону, для которого характерно длительное сохранение эректоидных признаков. Эти данные свидетельствуют, что часть генома денисовцев, принадлежавшая гомининам неустановленного вида (Krause et al., 2010), может быть связана с таксоном *H. erectus*. Анализ одонтологических признаков подтверждает существование на Алтае особой популяции – денисовцев, которая отличается от *H. sapiens* и *H. neanderthalensis* не только генетически, но и морфологически.

Морфометрический и сравнительный анализ единственного определимого фрагмента посткраниального скелета денисовцев – дистальной фаланги *Денисова 3*, показал ее значительное сходство с аналогичным элементом скелета у людей современного анатомического типа (Bennett et al., 2019), в то время как зубы денисовцев морфологически ближе к архаичным формам нижнего и среднего плейстоцена. Хотя индивид *Денисова 3* эволюционно является представителем сестринской по отношению к неандертальцам группы, он не имеет никаких особенностей, характерных для неандертальского таксона при сопоставлении дистальных фаланг пятого пальца. Эти показатели свидетельствуют, что типичные для неандертальцев признаки посткраниального скелета сформировались у них обособленно после расхождения с денисовцами. Рентгеновская микроскопия образца *Денисова 3* выявила гистологические особенности, которые также хорошо согласуются с последовательностью и хронологией процессов развития костной ткани, описанных для современного человека (Медникова и др., 2013).

Палеогенетические исследования показали, что переход мтДНК к линии денисовцев типа *Денисова 2* и *Денисова 8* произошел ранее 150 тыс. л.н., а к линии типа *Денисова 3* и *Денисова 4* – после 80 тыс. л.н. Фрагменты мтДНК, тесно связанные с геномом “поздних” денисовцев, которые также совпадают с ним по возрасту (70–45 тыс. л.н.), обнаружены в отложениях пещеры Байшия (Zhang et al., 2020). Согласно этим данным, можно предположить, что эта линия являлась наиболее распространённым типом мтДНК, носителем которой были денисовцы, жившие после 80 тыс. л.н.

Распределение генетического наследия денисовцев у современного населения также свидетельствует, что в плейстоцене они расселились на обширной территории континентальной и островной Азии и имели сложную пространственную и временную структуру (Skoglund, Jakobsson, 2011; Reich et al., 2011; Meyer et al., 2012; Prüfer et al., 2014). Генетическое разнобразие внутри клады денисовцев согласуется с их глубоким расхождением и разделением по крайней мере на три географически несопоставимые ветви, одна из которых отвечает интгрессивному сигналу в Океании и, в меньшей степени, в Азии, другая, видимо, ограничена Новой Гвинеей и соседними островами и третья включает Восточную Азию и Южную Сибирь (Jacobs et al., 2019). Эти данные свидетельствуют о высоких адаптационных способностях денисовцев, благодаря которым они охватили разнообразные природно-климатические ландшафты – от умеренных континентальных горных районов до тропических экваториальных островов.

Неандертальцы. Согласно антропологическим и палеогенетическим данным, на Алтае в эпоху среднего и в начале верхнего палеолита денисовцы сосуществовали с неандертальцами. Наиболее ранние свидетельства появления на этой территории неандертальцев обнаружены в Денисовой пещере. Молекулярный возраст генома из образца *Денисова 17* – морфологически неопределимого фрагмента кости, оценен около 134 тыс. л.н. (Brown et al., 2022), что согласуется с хронологией вмещающих отложений слоя 12 в восточной галерее пещеры. Филогенетический анализ показал, что геном этого образца отдаленно связан с мтДНК двух других неандертальских индивидов *Денисова 5* (проксимальная фаланга стопы) и *Денисова 15* (неопределенный фрагмент кости) из слоя 11.4 в восточной галерее. Смоделированный для образца *Денисова 5* возраст составил 90.9–130 тыс. л.н. Образец *Денисова 15* отличается от *Денисова 5* только одной мутацией мтДНК (Douka et al., 2019). Образец *Денисова 9* – концевая фаланга кисти из слоя 12.3 в восточной галерее не содержал генетической информации; его смоделированный возраст 119.1–147.3 тыс. л.н. основан на стратиграфическом положении и оптических датах вмещающих отложений (Douka et al., 2019).

Из образца *Денисова 5* была выделена полная геномная последовательность, которая получила условное наименование алтайский неандертальец (Prüfer et al., 2014). Среднее генетическое расхождение между *Денисова 5* и неандертальцами из пещер Мезмайская на Кавказе и Виндия в Хорватии

составило треть от расхождения между геномами неандертальцев и денисовцев. Митохондриальная последовательность алтайского неандертальца наиболее тесно связана с mtДНК ребенка из Мезмайской пещеры.

На филогенетическом дереве удалось разместить также фрагменты mtДНК неандертальцев, выделенной из пещерных отложений — два образца из слоя 11.4 в восточной галерее и проба из слоя 19 в центральном зале заняли позицию в кладе с геномами *Денисова 5* и *Денисова 15*, а также *Мезмайская 1* и *Складина I-4A* (Zavala et al., 2021). Ядерные геномы в образцах из слоя 11.4 в восточной галерее и слоя 14 в центральном зале отнесены к линии алтайских неандертальцев, что согласуется с их стратиграфическим положением (Vernot et al., 2021).

Морфологический анализ проксимальной фаланги алтайского неандертальца *Денисова 5* показал, что эта кость более массивная и широкая, чем в среднем у неандертальцев и людей современного анатомического типа. Она находит ближайшие аналогии в строении соответствующих элементов скелета у переднеазиатского неандертальца *Шанидар 4* и представителя ранних анатомически современных людей с местонахождения Тяньянь в Китае (Медникова, 2011а). Концевая фаланга кисти *Денисова 9* по совокупности морфологических признаков близка дистальным фалангам переднеазиатских и европейских неандертальцев. Вместе с тем, этот образец выделяется на их фоне относительной и абсолютной массивностью диафиза, что может быть отражением генетического своеобразия алтайской популяции неандертальцев (Медникова, 2013а).

Наиболее представительные антропологические материалы, связанные с неандертальским населением Алтая, получены из плейстоценовых отложений в пещерах Окладникова и Чагырская. В пещере Окладникова в слоях 7, 3–1 обнаружено 5 зубов и 12 фрагментов посткраниального скелета ювенильных и взрослых особей. Останки представлены плечевыми и бедренными костями, а также элементами кистей и стоп, принадлежащими как минимум двум детям, подростку и одному взрослому индивиду (Krause et al., 2007; Бужилова, 2013).

Детальный морфологический анализ останков позволил реконструировать обобщенный скелетный портрет неандертальцев из пещеры Окладникова (Медникова, 2011б). Рост мужчин составлял ок. 160–163 см, рост женщин не превышал 158 см. Элементы скелета, несмотря на

принадлежность индивидам разного пола и возраста, имеют общие специфические черты, отражающие архаические и уникальные особенности морфологии. Ряд архаичных черт сближает их с эректоидными формами. Уникальные особенности связаны с адаптацией этой популяции к природным условиям низкогорно-среднегорной зоны Северо-Западного Алтая — на фоне общей миниатюрности кости представителей этой группы демонстрируют системную морфологическую тенденцию, проявляющуюся в специфическом расширении суставных поверхностей, широтной гипертрофии подколенника, укороченности и массивности шейки бедра.

На основании сравнительно-морфологического анализа антропологических материалов из пещеры Окладникова с широким кругом костных останков ископаемых людей Азии, Европы и Африки было предложено два сценария происхождения этой группы (Медникова, 2011б). Согласно первому сценарию, они могли быть потомками ближневосточной популяции типа *Табун C1*, которые мигрировали на Алтай ок. 40 тыс. л.н. по пути, проложенному из Леванта задолго до этого. Второй сценарий предполагает существование в Азии гипотетической палеопопуляции неандертальцев, которые приобрели ряд архаических черт за счет контактов с поздними эректусами. По комплексу одонтологических показателей постоянные зубы индивидов из пещеры Окладникова демонстрируют явную неспецифичность признаков: метрические показатели в разной степени сближают их с неандертальцами и массивными формами верхнего палеолита, а одонтоскопические данные относятся в основном к неспецифическим архаическим признакам (Бужилова, 2013).

В Чагырской пещере многочисленные антропологические останки обнаружены в стратиграфических подразделениях слоя 6 возрастом 59–49 тыс. л.н. В настоящее время в научный оборот представлены 74 образца — фрагмент нижней челюсти, отдельные зубы и элементы посткраниального скелета (Медникова и др., 2017; Деревянко и др., 2018; Kolobova et al., 2020). На основе состава одонтологической коллекции подсчитано минимальное количество особей, чьи останки обнаружены в пещере. Они принадлежали четырем или пяти взрослым индивидам, а также одному подростку или четырем разным детским особям. Наиболее выразительные неандертальские морфологические признаки зафиксированы на левой локтевой кости *Чагырская 9* (Медникова, 2013б). Одонтологические

материалы также несут неандертальский комплекс фенов (Бужилова, 2013).

Суммированные морфологические данные всех посткраниальных находок с Алтая демонстрируют высокую индивидуальную изменчивость у местных неандертальцев, в которой прослеживаются определенные закономерности (Mednikova, 2011, 2014, 2015, 2020; Медникова, 2011а, б, 2013а, б; Медникова и др., 2017). Проксимальная фаланга стопы *Денисова 5* и дистальная фаланга кисти *Денисова 9*, трубчатые кости разных индивидов из пещеры Окладникова выделяются на общем неандертальском фоне очень толстыми стенками. Посткраниальные кости из Чагырской пещеры принадлежали представителям более типичной неандертальской анатомии, без экстраординарной внутренней массивности. Предполагается, что эти варианты связаны с разными волнами миграций *H. neanderthalensis* на Алтай, а также с интровергессией от представителей других таксонов, например, денисовцев (Mednikova, 2015).

Секвенирование генома широкого покрытия из фаланги *Чагырская 8* подтвердило, что неандертальцы из Чагырской пещеры теснее связаны с так называемыми типичными неандертальцами Западной Евразии, чем с представителями алтайской популяции типа *Денисова 5* (Mafessoni et al., 2020). Согласно молекулярно-генетической оценке возраста индивида *Чагырская 8*, он на 30 тыс. лет моложе *Денисова 5* и на 30 тыс. древнее *Виндия 33.19*, т.е. обитал около 80 тыс. л.н. Однако, такая оценка не согласуется с оптическим возрастом слоя 66 – ок. 60 тыс. л.н., что, возможно, связано с низкой частотой мутаций у неандертальцев. По отношению к другим неандертальцам образец *Чагырская 8* имеет больше общих производных аллелей с геномом *Виндия 33.19* и другими более поздними неандертальцами Кавказа и Европы, т.е. с популяциями, которые двинулись на восток в интервале 120–80 тыс. л.н. На основе коалесцентного моделирования сделан вывод, что индивиды *Чагырская 8* и *Денисова 5* могли жить в рамках небольших субпопуляций из 60 или менее особей, в то время как ранние анатомически современные люди и денисовцы типа *Денисова 3* существовали в условиях групп, состоящих из более 100 особей (Mafessoni et al., 2020).

Дальнейшие палеогенетические исследования расширенной выборки неандертальских останков из Чагырской пещеры подтвердили заключения, сделанные на основе анализа образца

Чагырская 8. Было установлено, что 17 костей и зубов принадлежат 11 разным индивидам, которые представляли одно сообщество (Skov et al., 2022). Сопоставление ядерных и митохондриальных последовательностей геномов этих индивидов позволило выявить между ними родственные связи, в том числе пару отец-дочь и пару родственников второй степени, что является доказательством одновременного проживания, по крайней мере, нескольких человек из этой группы. Около трети изученных геномов имели длинные сегменты гомозиготности, что свидетельствует о небольшой численности сообщества неандертальцев из Чагырской пещеры. Значительное митохондриальное разнообразие геномов может быть связано с миграцией женских особей между разными неандертальскими группами.

Было проведено также секвенирование двух геномов из останков в пещере Окладникова (Skov et al., 2022). Радиоуглеродный возраст образцов, установленный по аминокислотам, составил ок. 44 тыс. л.н. Особи из пещеры Окладникова генетически не были связаны ни друг с другом, ни с одним из чагырских неандертальцев. Вместе с тем мтДНК *Окладникова Б* близка мтДНК *Чагырская Г*, что указывает на связь между этими геномами в пределах нескольких тысяч лет. Среди 38 фрагментов мтДНК, выделенной из осадков в Чагырской пещере, два генома были более схожи с последовательностью *Окладникова А*, чем с какой-либо из неандертальцев Чагырской пещеры (Vernot et al., 2021). Эти данные свидетельствуют, что между сообществами, населявшими обе пещеры, периодически существовали генетические контакты.

Геномы 13 индивидов из пещер Чагырской и Окладникова включают большинство участков генома широкого покрытия из образца *Чагырская 8* и больше похожи на геном неандертальца *Виндия 33.19* возрастом ок. 50 тыс. л.н. из Хорватии, чем на геном алтайского неандертальца *Денисова 5* возрастом 90.9–130 тыс. л.н. (Skov et al., 2022). Таким образом, хотя сообщества из пещер Чагырской и Окладникова были генетически различны, они оказались в равной степени родственными европейским неандертальцам и были частью одной популяции.

Свидетельства метисации. О контактах пришедших на Алтай из Европы неандертальцев с местным населением денисовцев свидетельствует геном индивида *Денисова 11*. Ядерная ДНК из этого образца – неопределенного фрагмента

трубчатой кости – содержит 38.6% аллелей, сопадающих с геномом неандертальца, и 42.3% – аллелей, соответствующих геному денисовца, что является прямым доказательством гибридизации в первом поколении (Slon et al., 2018). Индивид *Денисова 11* получил денисовские гены от отца, а неандертальские – от матери. Отец особи *Денисова 11* также имел неандертальские корни. В его генеалогии было более одного предка-неандертальца, возможно, от 300 до 600 поколений назад. Гетерозиготность в неандертальской части генома *Денисова 11* выше, чем на тех же участках ДНК индивида *Виндия 33.19* или алтайского неандертальца *Денисова 5*. Эти данные свидетельствуют, что неандертальцы, которые оставили свой след в генетической последовательности отца индивида *Денисова 11*, были из группы, не связанной с его матерью, которая, в свою очередь, была теснее связана с неандертальцами типа *Виндия* и *Чагырская 8*. При этом у матери *Денисова 11* больше общих производных аллелей с *Чагырская 8*, чем с *Виндия 33.19* (Mafessoni et al., 2020).

Подсчитано, что вклад предков-денисовцев в геном неандертальца *Чагырская 8* составляет ок. 0.09%, а инбридинг произошел за 24.3 ± 14.1 тыс. лет до того, как жила особь *Чагырская 8* (Petr et al., 2020). В геномах пяти других особей из Чагырской пещеры определено 11 сегментов денисовского наследия, длина которых позволяет оценить время инбридинга – 30 ± 18 тыс. лет до жизни этих индивидов (Skov et al., 2022). Таким образом, несмотря на относительную близость двух пещер – Денисовой и Чагырской, а также факт существования потомства от матери-неандертальца и отца-денисовца за десятки тысячелетий до заселения Чагырской пещеры, пока не обнаружено свидетельств генного обмена между денисовцами и чагырскими неандертальцами (Skov et al., 2022).

С помощью нового популяционно-генетического метода, в рамках которого можно улавливать признаки инбридинга из сильно поврежденных и отрывочных генетических последовательностей, удалось установить, что генный обмен между древними популяциями был гораздо более распространенным, чем считалось ранее (Petr et al., 2020). В одном из древнейших известных геномов денисовцев – особи женского пола *Денисова 2* – обнаружен неандертальский вклад от интрогрессии, имевшей место 50 ± 10 поколений до рождения этого индивида, т.е. ок. 250–200 тыс. л.н. Более поздние геномы *Денисова 8* и *Денисова 3* также несут следы

интрогрессии от двух разных неандертальских популяций. В геноме алтайского неандертальца *Денисова 5* зафиксирован вклад денисовцев в результате интрогрессии за 4.5 ± 2.1 тыс. лет до его жизни. Эти примеры свидетельствуют, что поток генов между популяциями неандертальцев и денисовцев происходил периодически и нет никаких подтверждений негативных последствий такого взаимодействия на генетическом уровне. Эти данные могут служить доказательством, что генетическая и морфологическая дифференциация неандертальцев и денисовцев в значительной степени была обусловлена нейтральными факторами, такими как природная среда (Petr et al., 2020). Территория Алтая являлась частью зоны гибридизации в относительно стабильных палеогеографических условиях на протяжении нескольких теплых и холодных эпох плейстоцена. В то же время, когда генный обмен, видимо, был обычным явлением в региональном масштабе, миграции с Алтая в Европу не происходили, о чем свидетельствует почти полное отсутствие денисовского вклада в геномы европейских неандертальцев.

Наиболее обоснованной в настоящее время является модель двух волн миграции на Алтай неандертальцев с разной популяционной историей (Kolobova et al., 2020). Представители первой волны, достигшей юга Сибири не позднее рубежа МИС 6 и МИС 5, были носителями генома, отличного от линий ранних и классических неандертальцев Европы. Возможно, они были выходцами с территории Ближнего Востока и следовали путем, проложенным ранее поздними гейдельбергцами – будущими ранними денисовцами. Этим предположением объясняется отсутствие в Денисовой пещере с приходом неандертальцев заметных изменений в каменной индустрии (Деревянко и др., 2020), хотя они внесли свой вклад в развитие сложившихся здесь палеолитических традиций. На рубеже МИС 4 и 3 на территории Алтая появляются поздние неандертальцы из Европы и Кавказа – типа *Виндия* и *Мезмайская*, которые были носителями так называемых микокских культурных традиций. Наиболее яркие археологические и антропологические свидетельства их обитания на юге Сибири обнаружены в пещерах Чагырской и Окладникова.

Самые ранние косвенные свидетельства появления на Алтае людей современного анатомического типа зафиксированы в осадках верхней части плейстоценовой толщи Денисовой

пещеры. На трех участках пещеры из отложений, накапливавшихся в первой половине МИС 3, выделены фрагменты геномов представителей *H. s. sapiens* (Zavala et al., 2021). При этом в ряде случаев в пределах одного стратиграфического подразделения были обнаружены mtДНК-последовательности денисовцев, неандертальцев и ранних анатомически современных людей, что может указывать на присутствие в пещере в конце верхнего плейстоцена трех разных групп гомининов. Генетические следы современного человека обнаружены также на подвеске из клыка марала из верхней части слоя 11 в южной галерее, возраст которой оценивается в 19–25 тыс. лет (Essel et al., 2023). О появлении в Западной Сибири человека современного физического облика около 45 тыс. л.н. пока свидетельствует только одна находка бедренной кости в долине Иртыша, обнаруженная без стратиграфического контекста (Fu et al., 2014). Других останков ископаемого современного человека, надежно связанных с эпохой плейстоцена, на юге Западной Сибири в настоящее время не обнаружено.

Авторы выражают глубокую признательность за плодотворное сотрудничество в междисциплинарном изучении древнейшего населения Алтая А.П. Бужиловой, М.Б. Медниковой, А.В. Зубовой, С. Паабо, М. Майеру, В. Слон, Е. Завала, Р. Робертсу, З. Якобс, Т. Хайему, К. Доуке, С. Браун, Б. Виоле, а также всей команде палеогенетиков Института эволюционной антропологии Макса Планка и многочисленным участникам комплексных исследований палеолита Алтая.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-18-00069, <https://rscf.ru/project/24-18-00069/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бужилова А.П. Плейстоценовые находки молочных зубов человека из Денисовой пещеры (Горный Алтай) // Краткие сообщения Института археологии. 2012. Вып. 227. С. 200–207.
- Бужилова А.П. Одонтологические материалы из среднепалеолитических слоев Алтайских пещер // Археология, этнография и антропология Евразии. 2013. № 1. С. 55–65.
- Деревянко А.П. Три глобальные миграции человека в Евразии. Т. II. Первоначальное заселение человеком Северной, Центральной и Средней Азии. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии Сибирского отд. РАН, 2017. 884 с.
- Деревянко А.П., Маркин С.В., Колобова К.А. и др. Междисциплинарные исследования Чагырской пещеры – стоянки среднего палеолита Алтая. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии Сибирского отд. РАН, 2018. 468 с.
- Деревянко А.П., Шуньков М.В. Раннепалеолитическая стоянка Карама на Алтае: первые результаты исследований // Археология, этнография и антропология Евразии. 2005. № 3. С. 52–69.
- Деревянко А.П., Шуньков М.В., Козликин М.Б. Кто такие денисовцы? // Археология, этнография и антропология Евразии. 2020. № 3. С. 3–32.
- Зубова А.В., Чикишева Т.А., Шуньков М.В. Морфологическая характеристика постоянных моляров из палеолитических слоев Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2017. № 1. С. 121–134.
- Медникова М.Б. К антропологии древнейшего населения Алтая: проксимальная фаланга стопы из раскопок Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2011а. № 1. С. 129–138.
- Медникова М.Б. Посткраниальная морфология и таксономия представителей рода *Homo* из пещеры Окладникова на Алтае. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии Сибирского отд. РАН, 2011б. 128 с.
- Медникова М.Б. Концевая фаланга кисти *Homo* из слоя 12 Денисовой пещеры: опыт идентификации // Археология, этнография и антропология Евразии. 2013а. № 2. С. 146–155.
- Медникова М.Б. Локтевая кость представителя рода *Homo* из Чагырской пещеры на Алтае (морфология и таксономия) // Археология, этнография и антропология Евразии. 2013б. № 1. С. 66–77.
- Медникова М.Б., Добровольская М.В., Виола Б. и др. Радиологическая микроскопия фаланги руки девочки из Денисовой пещеры Деревянко // Археология, этнография и антропология Евразии. 2013. № 3. С. 120–125.
- Медникова М.Б., Шуньков М.В., Маркин С.В. Массивность фаланг кисти в контексте происхождения неандертальцев Алтая // Археология, этнография и антропология Евразии. 2017. № 3. С. 126–135.
- Bennett E.A., Crevecoeur I., Viola B. et al. Morphology of the Denisovan phalanx closer to modern humans than to Neanderthals // Science Advances. 2019. Vol. 5. P. 1–9.
- Brown S., Massilani D., Kozlikin M.B. et al. The earliest Denisovans and their cultural adaptation // Nature Ecology & Evolution. 2022. Vol. 6. P. 28–35.
- Douka K., Slon V., Jacobs Z. et al. Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave // Nature. 2019. Vol. 565. P. 640–644.
- Essel E., Zavala E.I., Schulz-Kornas E. et al. Ancient human DNA recovered from a Paleolithic pendant // Nature. 2023. Vol. 618. P. 328–332.
- Fu Q., Li H., Moorjani P. et al. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from Western Siberia // Nature. 2014. Vol. 514. P. 445–450.

- Jacobs G.S., Hudjashov G., Saag L. et al.* Multiple deep-ly divergent Denisovan ancestries in Papuans // *Cell*. 2019. Vol. 177. P. 1010–1021.
- Kolobova K., Roberts R., Chabai V. et al.* Archaeological Evidence for Two Separate Dispersals of Neanderthals into Southern Siberia // *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. 2020. Vol. 117. P. 2879–2885.
- Krause J., Fu Q., Good J.M. et al.* The Complete Mi-tochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia // *Nature*. 2010. Vol. 464. P. 894–897.
- Krause J., Orlando L., Serre D. et al.* Neanderthals in Central Asia and Siberia // *Nature*. 2007. Vol. 449. P. 902–904.
- Mafessoni F., Grote S., De Filippo C. et al.* A high-coverage Neanderthal genome from Chagyrskaya Cave // *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. 2020. Vol. 117. P. 15132–15136.
- Mednikova M.* Postcranial human fossils from the Altai Mountains: Denisova and Okladnikov Caves people and their taxonomical position // Characteristic features of the Middle to Upper Paleolithic Transition in Eurasia. Novosibirsk: Institute of Archaeology and Ethnography of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2011. P. 150–159.
- Mednikova M.* Neanderthal Presence in Southern Siberia on Data of Postcranial Morphology // Cultural developments in Eurasian Paleolithic and the origin of anatomically modern humans. Novosibirsk: Institute of Archaeology and Ethnography of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2014. P. 158–164.
- Mednikova M.* Altai Neanderthals and their morpholog-ical diversity // Proceeding of the European Society of Human Evolution. London, 2015. P. 159.
- Mednikova M.B.* Distal manual phalanges of Upper Pleis-tocene Homo from Altai caves // *Moscow University Anthropology Bulletin*. 2020. № 2. P. 5–25.
- Meyer M., Kircher M., Gansauge M.-T. et al.* A High-Co-verage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual // *Science*. 2012. Vol. 338. P. 222–226.
- Petr M., Hajdinjak M., Fu Q. et al.* The evolutionary his-tory of Neanderthal and Denisovan Y chromosomes // *Science*. 2020. Vol. 369. P. 1653–1656.
- Prüfer K., Racimo F., Patterson N. et al.* The complete ge-nome sequence of a Neanderthal from the Altai Moun-tains // *Nature*. 2014. Vol. 505. P. 43–49.
- Reich D., Green R.E., Kircher M. et al.* Genetic history of an archaic hominin group from Denisova cave in Sibe-ria // *Nature*. 2010. Vol. 468. P. 1053–1060.
- Reich D., Patterson N., Kircher M. et al.* Denisova admix-ture and the first modern human dispersals into South-east Asia and Oceania // *American Journal of Human Genetics*. 2011. Vol. 89. P. 516–528.
- Skoglund P., Jakobsson M.* Archaic Human Ancestry in East Asia // *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. 2011. Vol. 108. P. 18301–19306.
- Skov L., Peyrégne S., Popli D. et al.* Genetic insights into the social organization of Neanderthals // *Nature*. 2022. Vol. 610. P. 519–526.
- Slon V., Mafessoni F., Vernot B. et al.* The Genome of the Offspring of a Neanderthal Mother and a Denisovan Father // *Nature*. 2018. Vol. 561. P. 113–116.
- Slon V., Viola B., Renaud G. et al.* A fourth Denisovan individual // *Science Advances*. 2017. Vol. 3, № 7. Article e1700186.
- Vernot B., Zavala E.I., Gómez-Olivencia A. et al.* Unearthing Neanderthal population history using nuclear and mitochondrial DNA from cave sediments // *Science*. 2021. Vol. 372. Article eabf1667.
- Xing S., Martinón Torres M., Bermúdez de Castro J. et al.* Hominin teeth from the early late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China // *American Journal of Physical Anthropology*. 2015. Vol. 156. P. 224–240.
- Zavala E.I., Jacobs Z., Vernot B. et al.* Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave // *Nature*. 2021. Vol. 595. P. 399–403.
- Zhang D., Xia H., Cheng T., Chen F.* New portraits of the Denisovans // *Science Bulletin*. 2020. Vol. 65, iss. 1. P. 1–3.

THE EARLIEST POPULATION OF ALTAI BASED ON ANTHROPOLOGY AND PALAEOGENETICS EVIDENCE

Mikhail V. Shunkov* and Maksim B. Kozlikin**

Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS, Novosibirsk, Russia

*E-mail: shunkov77@gmail.com

**E-mail: kmb777@yandex.ru

The article discusses anthropological finds and palaeogenetic data from the Denisova, Chagyrskaya, and Okladnikov caves in Altai obtained during interdisciplinary studies of these sites. The paper presents the results of morphological analysis and genomic studies of teeth and postcranial skeletal fragments of Deni-sovans, representatives of a previously unknown hominin population, who were first identified based on the sequencing of ancient DNA from bone samples from the Denisova Cave, as well as Neanderthals

found in Altai caves. It is shown that gene exchange between ancient populations was much more widespread than previously was thought, and the Altai territory was part of a hybridization zone in relatively stable natural conditions throughout several warm and cold periods of the Pleistocene.

Keywords: Altai, Pleistocene, Palaeolithic, palaeoanthropology, palaeogenetics, genus *Homo*, Denisovans, Neanderthals.

REFERENCES

- Bennett E.A., Crevecoeur I., Viola B. et al., 2019. Morphology of the Denisovan phalanx closer to modern humans than to Neanderthals. *Science Advances*, 5, pp. 1–9.
- Brown S., Massilani D., Kozlikin M.B. et al., 2022. The earliest Denisovans and their cultural adaptation. *Nature Ecology & Evolution*, 6, pp. 28–35.
- Buzhilova A.P., 2012. Pleistocene finds of human milk-teeth from the Denisova Cave in the High Altai. *Kratkie soobshcheniya Instituta arkeologii [Brief Communications of the Institute of Archaeology]*, 227, pp. 200–207. (In Russ.)
- Buzhilova A.P., 2013. Dental remains from Middle Palaeolithic layers of Altai cave sites. *Arkeologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 1, pp. 55–65. (In Russ.)
- Derevyanko A.P., 2017. Tri global'nye migratsii cheloveka v Evrazii [Three global migrations of humans in Eurasia], II. Pervonachal'noe zaselenie chelovekom Severnoy, Tsentral'noy i Sredney Azii [Initial settling of Northern, Central and Middle Asia by humans]. Novosibirsk: Izdatel'stvo Instituta arkeologii i etnografii Sibirsogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk. 884 p.
- Derevyanko A.P., Markin S.V., Kolobova K.A. et al., 2018. Mezhdisciplinarnye issledovaniya Chagyrskoy peshchery – stoyanki srednego paleolita Altaya [Interdisciplinary studies of the Chagyrskaya cave, a Middle Palaeolithic site of Altai]. Novosibirsk: Izdatel'stvo Instituta arkeologii i etnografii Sibirsogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk. 468 p.
- Derevyanko A.P., Shun'kov M.V., 2005. The Early Palaeolithic site of Karama in Altai: first findings. *Arkeologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 3, pp. 52–69. (In Russ.)
- Derevyanko A.P., Shun'kov M.V., Kozlikin M.B., 2020. Who were the Denisovans? *Arkeologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 3, pp. 3–32. (In Russ.)
- Douka K., Slon V., Jacobs Z. et al., 2019. Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave. *Nature*, 565, pp. 640–644.
- Essel E., Zavala E.I., Schulz-Kornas E. et al., 2023. Ancient human DNA recovered from a Paleolithic pendant. *Nature*, 618, pp. 328–332.
- Fu Q., Li H., Moorjani P., 2014. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from Western Siberia. *Nature*, 514, pp. 445–450.
- Jacobs G.S., Hudjashov G., Saag L. et al., 2019. Multiple deeply divergent Denisovan ancestries in Papuans. *Cell*, 177, pp. 1010–1021.
- Kolobova K., Roberts R., Chabai V. et al., 2020. Archaeological Evidence for Two Separate Dispersals of Neanderthals into Southern Siberia. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 117, pp. 2879–2885.
- Krause J., Fu Q., Good J.M. et al., 2010. The Complete Mitochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia. *Nature*, 464, pp. 894–897.
- Krause J., Orlando L., Serre D. et al., 2007. Neanderthals in Central Asia and Siberia. *Nature*, 449, pp. 902–904.
- Mafessoni F., Grote S., De Filippo C. et al., 2020. A high-coverage Neanderthal genome from Chagyrskaya Cave. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 117, pp. 15132–15136.
- Mednikova M., 2011. Postcranial human fossils from the Altai Mountains: Denisova and Okladnikov Caves people and their taxonomical position. *Characteristic features of the Middle to Upper Paleolithic Transition in Eurasia*. Novosibirsk: Institute of Archaeology and Ethnography of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, pp. 150–159.
- Mednikova M., 2014. Neanderthal Presence in Southern Siberia on Data of Postcranial Morphology. *Cultural developments in Eurasian Paleolithic and the origin of anatomically modern humans*. Novosibirsk: Institute of Archaeology and Ethnography of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, pp. 158–164.
- Mednikova M., 2015. Altai Neanderthals and their morphological diversity. *Proceeding of the European Society of Human Evolution*. London, p. 159.
- Mednikova M.B., 2011a. A proximal pedal phalanx of a Paleolithic Hominin from the Denisova Cave. *Arkeologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 1, pp. 129–138. (In Russ.)
- Mednikova M.B., 2011b. Postkranal'naya morfologiya i taksonomiya predstaviteley roda *Homo* iz peshchery Okladnikova na Altai [Postcranial morphology and taxonomy of representatives of genus *Homo* from the Okladnikov Cave in Altai]. Novosibirsk: Izdatel'stvo Instituta arkeologii i etnografii Sibirsogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk. 128 p.
- Mednikova M.B., 2013a. Distal phalanx of the hand of *Homo* from Denisova Cave stratum 12: a tentative description. *Arkeologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 2, pp. 146–155. (In Russ.)

- Mednikova M.B., 2013b. An archaic human Ulna from Chagyrskaya Cave, Altai. Morphology and taxonomy. *Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 1, pp. 66–77. (In Russ.)
- Mednikova M.B., 2020. Distal manual phalanges of Upper Pleistocene Homo from Altai caves. *Moscow University Anthropology Bulletin*, 2, pp. 5–25.
- Mednikova M.B., Dobrovol'skaya M.V., Viola B. et al., 2013. A micro computerized tomography (X-ray microscopy) of the hand phalanx of the Denisova Girl. *Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 3, pp. 120–125. (In Russ.)
- Mednikova M.B., Shun'kov M.V., Markin S.V., 2017. Robusticity of hand phalanges. Relevance to the origin of the Altai Neanderthals. *Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 3, pp. 126–135. (In Russ.)
- Meyer M., Kircher M., Gansauge M.-T. et al., 2012. A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*, 338, pp. 222–226.
- Petr M., Hajdinjak M., Fu Q. et al., 2020. The evolutionary history of Neanderthal and Denisovan Y chromosomes. *Science*, 369, pp. 1653–1656.
- Prüfer K., Racimo F., Patterson N. et al., 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505, pp. 43–49.
- Reich D., Green R.E., Kircher M. et al., 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova cave in Siberia. *Nature*, 468, pp. 1053–1060.
- Reich D., Patterson N., Kircher M. et al., 2011. Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania. *American Journal of Human Genetics*, 89, pp. 516–528.
- Skoglund P., Jakobsson M., 2011. Archaic Human Ancestry in East Asia. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 108, pp. 18301–19306.
- Skov L., Peyrégne S., Popli D. et al., 2022. Genetic insights into the social organization of Neanderthals. *Nature*, 610, pp. 519–526.
- Slon V., Mafessoni F., Vernot B. et al., 2018. The Genome of the Offspring of a Neanderthal Mother and a Denisovan Father. *Nature*, 561, pp. 113–116.
- Slon V., Viola B., Renaud G. et al., 2017. A fourth Denisovan individual. *Science Advances*, 3, 7, e1700186.
- Vernot B., Zavala E.I., Gómez-Olivencia A. et al., 2021. Unearthing Neanderthal population history using nuclear and mitochondrial DNA from cave sediments. *Science*, 372, eabf1667.
- Xing S., Martinón Torres M., Bermúdez de Castro J. et al., 2015. Hominin teeth from the early late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China. *American Journal of Physical Anthropology*, 156, pp. 224–240.
- Zavala E.I., Jacobs Z., Vernot B. et al., 2021. Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave. *Nature*, 595, pp. 399–403.
- Zhang D., Xia H., Cheng T., Chen F., 2020. New portraits of the Denisovans. *Science Bulletin*, 65, 1, pp. 1–3.
- Zubova A.V., Chikisheva T.A., Shun'kov M.V., 2017. The morphology of permanent molars from the Paleolithic layers of the Denisova Cave. *Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii [Archaeology, Ethnology, and Anthropology of Eurasia]*, 1, pp. 121–134. (In Russ.)