

ОБЗОР ДАННЫХ ИСКОПАЕМОЙ ДНК: ГАПЛОКАРТА R1a

И.Л. Рожанский

Академия ДНК-генеалогии

Россия, 127591, г. Москва, ул. Дубнинская, дом 26, корпус 1

e-mail: info@dna-academy.ru

Scopus Author ID: 6602811767

Researcher ID: M-8875-2018

http://orcid.org/0000-0002-7571-7626

SPIN-код: 9823-3659

АВТОРСКОЕ РЕЗЮМЕ

Был собран и систематизирован материал по ископаемым образцам из Y-гаплогруппы R1a, опубликованный в научных работах с 2015 по август 2022 года. Данные по более чем 500 образцам размещены на интерактивной карте на платформе Google Maps. Согласно полученным результатам, ископаемые образцы ДНК из гаплогруппы R1a могут рассматриваться как важный источник по истории Европы и Центральной Азии периода бронзы и железа. В частности, с их помощью удалось установить, что возникновение и распространение иранских и индоарийских языков коррелирует с миграциями степных народов эпохи бронзы, среди которых доминировал субклад R1a-Z93. Данный результат подтверждает косвенные выводы, основанные на лингвистическом материале. Вопрос о независимой проверке «курганной гипотезы» возникновения индоевропейских языков по-прежнему остается открытым.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: ископаемая ДНК; Y-гаплогруппа R1a; интерактивная карта; история Европы; миграции ариев.

A REVIEW OF ANCIENT DNA DATA: HAPLOMAP OF R1a

Igor Rozhanskii

Academy of DNA Genealogy

Russia, 127591, Moscow, st Dubninskaya, house 26, building 1

e-mail: info@dna-academy.ru

ABSTRACT

Data on ancient DNA samples from Y-chromosomal haplogroup R1a have been collected and arranged. They are taken from scientific sources published from 2015 to August 2022. More than 500 samples have been placed onto the interactive map on the Google Maps platform. The current results on ancient DNA samples from R1a haplogroup can be considered as an important source on the Bronze and Iron Age history of Europe and Central Asia. In particular, they helped in establishing clear correlations between origins and spread of Iranian and Indo-Aryan languages and migrations of Steppe peoples during the Bronze Age. Subclade R1a-Z93 is a common feature of both. This result confirms earlier indirect conclusions made from linguistic considerations. An independent verification of the Kurgan hypothesis of the Indo-European language family homeland still remains an open issue.

KEYWORDS: ancient DNA; Y-chromosomal haplogroup R1a; interactive map; history of Europe; Aryan migrations.

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая статья продолжает серию обзоров по ископаемой Y-ДНК, начатой в 2017 году и продолженной спустя 4 года (Рожанский 2017; 2021a; 2021b). Предыдущие части были посвящены гаплогруппам R1b, G и I, по которым на сегодняшний день в научных публикациях и базах данных имеется более 2000 образцов, охарактеризованных с помощью современных методов палеогенетики. При их анализе удалось получить сведения по истории Европы, Передней и Центральной Азии, которые были ранее недоступны для исследователей. В частности, при анализе образцов из гаплогрупп G и I удалось независимым методом подтвердить гипотезу о возникновении первых неолитических культур Европы за счет миграции народов из Малой Азии, а также выяснить степень их взаимодействия с коренными жителями Европы. Анализ данных из гаплогруппы R1b дал прямое подтверждение, что смена археологических культур Европы эпохи ранней бронзы (4500-4200 лет назад) сопровождалась резкими изменениями в демографии и быстрым ростом популяций, в которых доминировали носители гаплогруппы R1b.

За рамками предыдущих обзоров осталась гаплогруппа R1a-M420, современные носители которой составляют значительную долю среди народов Восточной Европы, Центральной и Южной Азии. Исторически, R1a

тезу о возникновении первых неолитических культур Европы за счет миграции народов из Малой Азии, а также выяснить степень их взаимодействия с коренными жителями Европы. Анализ данных из гаплогруппы R1b дал прямое подтверждение, что смена археологических культур Европы эпохи ранней бронзы (4500-4200 лет назад) сопровождалась резкими изменениями в демографии и быстрым ростом популяций, в которых доминировали носители гаплогруппы R1b.

За рамками предыдущих обзоров осталась гаплогруппа R1a-M420, современные носители которой составляют значительную долю среди народов Восточной Европы, Центральной и Южной Азии. Исторически, R1a

I0061

Skeletal code	Uz0074
Y haplogroup	R-YP1306
mtDNA haplogroup	C1
Coverage	5.272
Date	7050-5950 BCE
Archeological context	Russia_HG_Karelia
Country	Russia
Locality	Karelia, Yuzhnyy Oleni Ostrov
Latitude	61.65
Longitude	35.65
Publication	MathiesonNature2015

Рис. 1. Пример информационной сводки по образцу ископаемой ДНК с карты

была первой Y-гаплогруппой, идентифицированной (тогда еще косвенным методом) у древних европейцев (Haak et al. 2008). С работы, посвященной захоронению из культуры шнуrowой керамики, начинается возникновение палеогенетики как самостоятельной научной дисциплины. В последующие 14 лет число опубликованных образцов из гаплогруппы R1a достигло нескольких сот, а их анализ дал важную информацию по демографии и миграциям эпох бронзы и раннего железа. Настоящий обзор целиком посвящен ископаемой ДНК из гаплогруппы R1a-M420, но в ходе обсуждения будут постоянно привлекаться данные по родственной гаплогруппе R1b-M343, в истории которой есть много общего.

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ И РЕЗУЛЬТАТЫ

Также как в предыдущих обзорах, собранные автором сведения из оригинальных работ размещены на интерактивных картах, где каждый образец помещен в место его находки, а информация по нему открывается в виде всплывающего окна при нажатии на символ. Постоянно обновляющуюся гаплогруппу на платформе Google Maps можно найти по следующей ссылке: <https://www.google.com/maps/d/edit?mid=1cKY45vmVxT3pWycBjHm2U8bS4BGb36f6&usp=sharing>

Пример информационного окна приведен на рис. 1.

Каждый образец подписан его обозначением в оригинальной публикации, а также снабжен (если доступно) кодом в музейных каталогах, статьях археологов и т.п. Нотация Y-гаплогрупп, во избежание двусмысленности, приедена в соответствие с нотацией YFull

v10.05.00 (<https://www.yfull.com/tree/R1a/>). Это дает возможности, при необходимости, быстро найти положение образца на древе, пользуясь опцией поиска на портале YFull. Нотация митохондриальных гаплогрупп оставлена такой же, как в оригинальных работах. Если доступно, во всплывающем окне также дается т.н. покрытие (coverage) – среднее число прочтений полного генома образца. Его величина дает представление о степени сохранности ДНК и надежности определения снипов. При тестировании современных образцов ДНК стандартом считается покрытие от 10 до 30, что позволяет, как правило, получить исчерпывающую информацию о позиции на древе гаплогрупп Y-ДНК. Если оно меньше, то появляется неопределенность, нарастающая по мере убывания величины. По этой причине данные, полученные на покрытии менее 1, как правило, неоднозначны, а выводы, полученные из анализа, могут различаться у разных исследователей. Для большинства образцов с низким покрытием удастся углубиться только на уровень самых поверхностных субкладов, что следует учитывать при работе с картой. В обозначениях датировок аббревиатура «cal» означает, что дата была получена при радиоуглеродном анализе материала из того же образца и откалибрована по общепринятой методике. Доверительный интервал дается для 95% вероятности. Если пометка «cal» отсутствует, то датировка было получена по косвенным данным: археологическому контексту, близкому родству с образцами, датировки которых известны, и т.д. При заполнении графы «археологический контекст» приоритет отда-

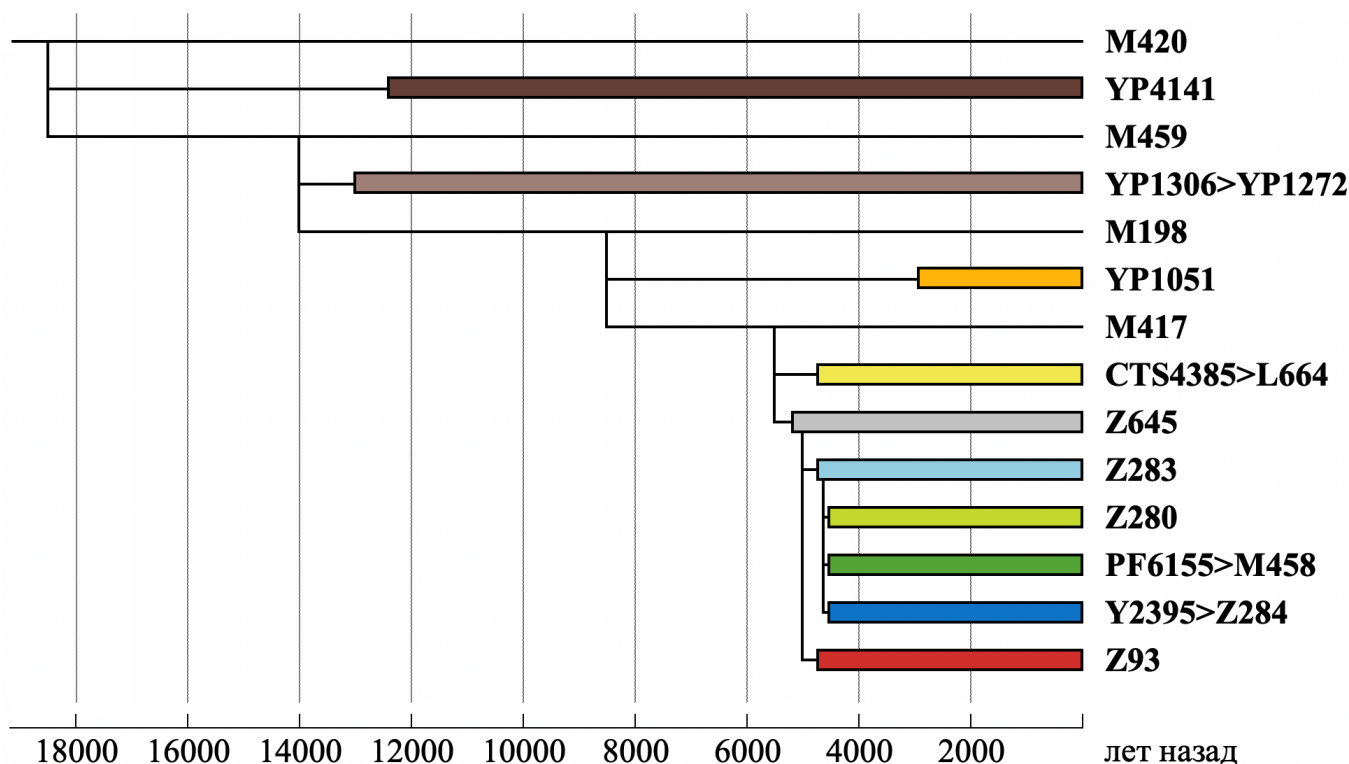


Рис. 2. Упрощенное древо гаплогруппы R1a, с указанием основных субкладов, датировок ветвления и времен жизни предков современных представителей ветвей (длина цветных прямоугольников)

вался данным из оригинальных работ. Если они отсутствовали или были неоднозначными, привлекались материалы из работ археологов по соответствующей тематике. Названия мест находок и их координаты взяты из оригинальных статей. Если данных по координатам не было или они были заведомо неточными, их поиск автор проводил самостоятельно, используя все доступные материалы. Каждый образец снабжен ссылкой на публикацию, где он описан. Их список можно найти в конце статьи. В оригинальных работах можно, при необходимости, найти другие характеристики образцов, что были опущены в таблицах во избежание излишней перегруженности.

При пользовании картой следует иметь в виду, что образцы, взятые из одного и того же места, накладываются один на другой, а потому виден только последний из списка. Чтобы получить информацию по каждому, следует воспользоваться легендой к карте, где они выписаны по отдельности. Автор сознательно не стал их искусственно разносить, чтобы не исказить фактическое географическое положение того или иного археологического сайта. Для удобства работы с картой, образцы разных эпох обозначены разными символами: каменный век и энеолит – кружками, бронзовый век – ромбами, железный век – квадратами. Помимо них, звездочками отмечены образцы из захоронений культурной общности шнуровой керамики (Corded Ware Culture), которой посвящен отдельный раздел данного обзора. Цвет символа соответствует принадлежности к субкладу гаплогруппы R1a, согласно приведенной ниже схеме ветвления (рис. 2). Двойные обозначения нескольких субкладов введены для того, чтобы совместить текущую нотацию YFull с более ранними версия-

ми. Широко используемые в публикациях снипы YP1272, L664, M458 и Z284 маркируют не самые ранние развилки в своих линиях. За прошедшее время в соответствующих субкладах были найдены ветви, отошедшие ранее, а потому для корректного отображения данных ископаемой ДНК были взяты родительские ветви, датируемые более ранними временами. Если ни один из обозначенных на схеме субкладов не удается определить, символ не закрашен.

Также как в предыдущих обзорах, в список источников вошли работы, в которых анализ ДНК проводили по технологии NGS (Next Generation Sequencing), а сырые данные по секвенированию образцов были размещены в открытом генетическом банке данных (<https://www.ebi.ac.uk/ena/browser/home>). Эти публикации датируются 2015 годом и позднее. Данные из более ранних работ на карту не нанесены как недостаточно информативные. В силу научной значимости, были также взяты данные из нескольких работ, где секвенирование методом NGS не проводили, но осуществили детальное исследование снипов. Для дальнейшего уточнения привлекались материалы с порталов YFull (<https://www.yfull.com/tree/>) и Indo-European (<https://indo-european.eu/ancient-dna/>), на которых размещены результаты независимого анализа генетических данных для части опубликованных образцов.

По состоянию на конец августа 2022 года на интерактивной карте размещено 557 образцов. Чтобы их упорядочить, они распределены по 5 слоям по хронологическому принципу. По тому же принципу построен обзор данных, который ориентирован на ключевые моменты по каждой из рассматриваемых эпох.

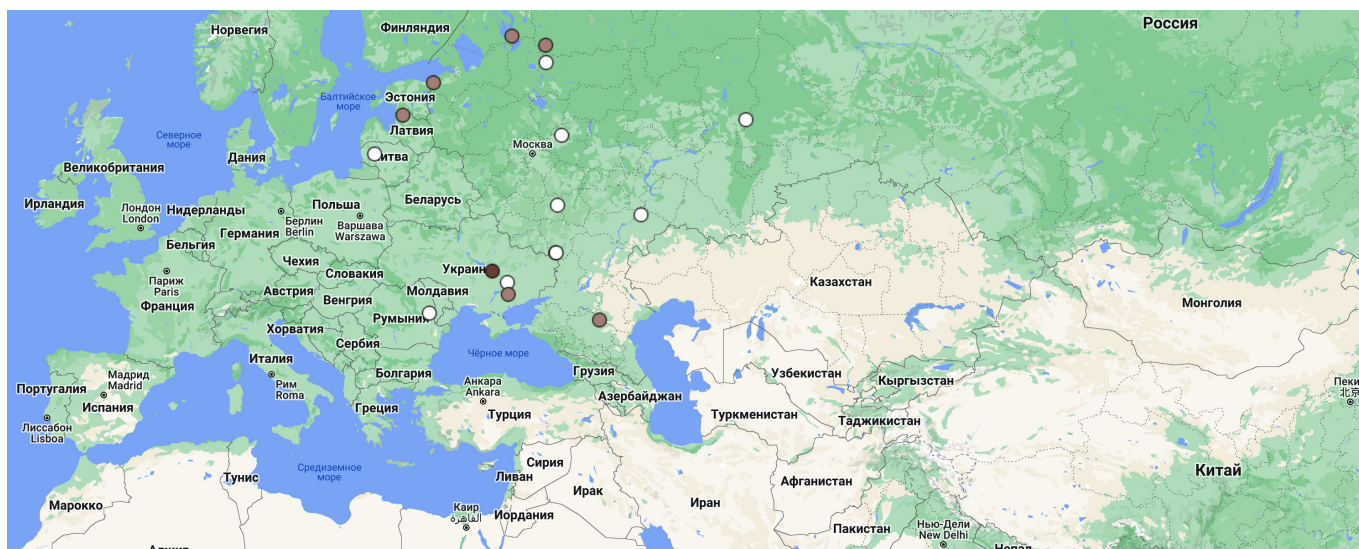


Рис. 3. Снимок экрана для слоя с образцами каменного века и энеолита от 01.09.2022

СЛОЙ № 1. КАМЕННЫЙ ВЕК И ЭНЕОЛИТ

В слой включено 17 образцов с датировками от 11000 до 5200 лет назад. Они находятся на территории Русской равнины, покрывая все ее пространство. Только для 7 из них есть данные по субкладам, что относят их в рано отошедшие ветви R1a-YP4141 (I5876 с Украины, 8990-8650 лет назад) и R1a-YP1306 (4 образца с севера Русской равнины и один из прикаспийских степей). Образец I1819 с самой ранней датировкой (11067-10505 лет назад) из могильника Васильевка в низовьях Днепра имеет терминальный снип M459, что помещает его в отдельную ветвь, разошедшуюся с остальными 17600-12800 лет назад. Древние субклады YP4141 и YP1306 дожили до наших дней, но доля их носителей среди наших современников исключительно мала.

Очень похожая ситуация наблюдается для образцов из гаплогруппы R1b того же временного промежутка. Они также встречаются на Русской равнине, и также представлены рано отошедшими, ныне почти угасшими субкладами. Нередко образцы из реликтовых ветвей R1a и R1b встречаются в одних и тех же захоронениях, как, например, в Хвалынске Саратовской области, давшем имя хвалынской археологической культуре энеолита (Mathieson et al. 2015), и могильнике Шарачалсун Ставропольского края времен Майкопской культуры (Wang et al. 2019). В отличие от R1a, ареал гаплогруппы R1b времен каменного века и энеолита захватывает не только Русскую равнину, но всю континентальную Европу. Как правило, ее носители являются минорной группой в популяциях, где доминировала гаплогруппа I2 – основная линия европейцев со времен мезолита. Для древних R1a пока сложно выявить подобные закономерности из-за недостатка данных и большой разбросанности во времени и пространстве. В частности, пока неизвестно, населяли люди из (ныне) реликтовых субкладов R1a и R1b восток Европы совместно с эпохи мезолита, или зафиксированное палеогенетиками смешение произошло позже.

СЛОЙ № 2. КУЛЬТУРА ШНУРОВОЙ КЕРАМИКИ И СИНХРОННЫЕ ЕЙ СООБЩЕСТВА

Как уже упоминалось во вступительной части, культурная общность шнуровой керамики, или боевых топоров, как ее также называют, стала первым объектом исследования методами палеогенетики. За 14 лет был собран большой материал по Y-ДНК из культур, входящих в общность, ареал которой растянулся от побережья Северного моря до Среднего Поволжья. Основной Y-хромосомной линией ее носителей является гаплогруппа R1a, к которой принадлежит около $\frac{3}{4}$ от протестированных образцов. В слое размещено 56 образцов с датировками от 4800 до 4200 лет назад, отнесенных археологами к культурам из группы шнуровой керамики. Находки покрывают весь ее ареал, за исключением еще не исследованных Финляндии, севера Германии и Польши, Белоруссии и западных областей России.

Все образцы с приемлемой степенью сохранности ДНК входят в субклад M417, до сих пор не обнаруженный в более ранних находках. Согласно оценкам YFull, его наиболее глубокая развилка, из которой расходятся субклады CTS4385 и Z645, датируется интервалом между 6000 и 4700 лет назад. Самые ранние образцы из западной (RISE434, Бавария, Германия) и восточной (NAU001, Ярославская область, Россия) частей ареала имеют калиброванные радиоуглеродные датировки 4830-4579 и 4786-4523 лет назад, соответственно. Они помещают тех людей на границу интервала, рассчитанного по большому массиву современных данных, а это подразумевает необычайно быстрый, почти взрывной рост рода, занявшего за короткий промежуток времени огромные пространства в лесной зоне Европы.

Те же самые характерные черты были отмечены для линий гаплогруппы R1b из более ранней ямной культуры евразийских степей и культуры колоколовидных кубков Западной и Центральной Европы, рост которой начался около 4600 лет назад (Рожанский 2021a). С особенностями распространения последней культуру шнуровой керамики роднит также раннее географическое разделение дочерних ветвей: в западной части

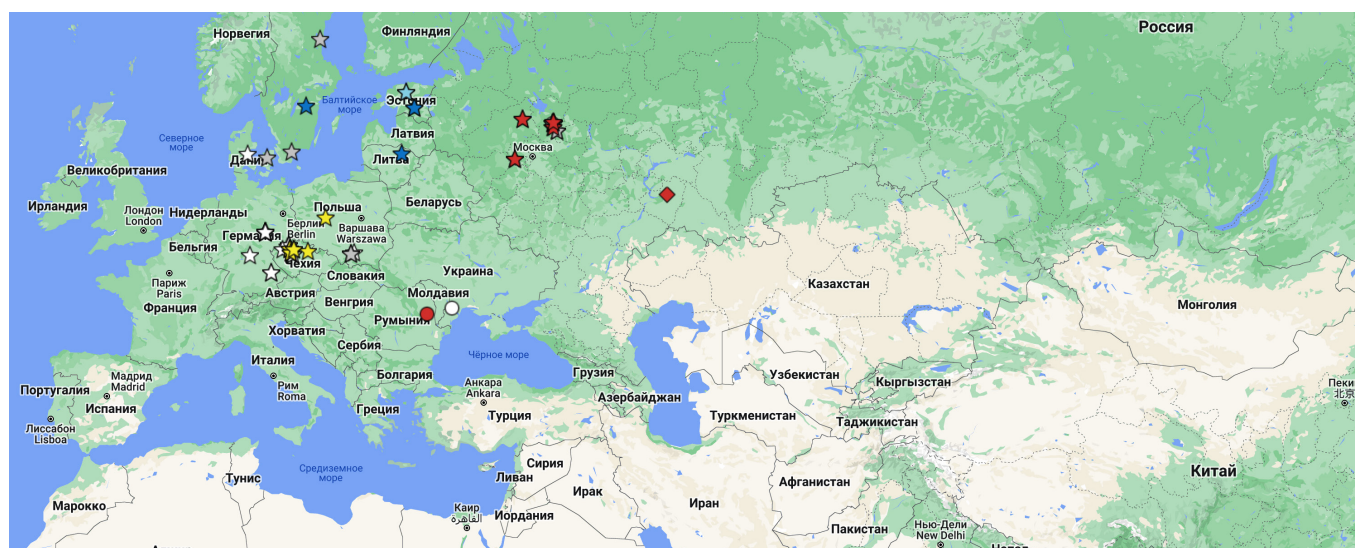


Рис. 4. Снимок экрана для слоя с образцами из культуры шнуровой керамики и синхронных ей сообществ от 01.09.2022

ареала (Чехия, Польша) отмечены носители субклада CTS4385, в северной (Швеция, Эстония, Литва) – субклад Y2395, в восточной (фатьяновская культура, Россия) – субклад Z93. Потомки древних носителей субклада CTS4385 по-прежнему занимают западную часть современного европейского ареала гаплогруппы R1a, где образуют малочисленную ветвь R1a-L664. Потомки людей из субклада Y2395 сейчас составляют значительную часть уроженцев Скандинавского полуострова, формируя «скандинавский» субклад Z284. Потомки древних носителей субклада Z93 ушли дальше на восток и на юг, о чем подробнее будет рассказано в следующей главе.

Помимо 56 образцов из культуры шнуровой керамики, в слой помещено 3 образца, не связанные с ней по археологическому контексту, но попадающие в тот же временной промежуток. По образцам I11955_I11954 из Румынии (Sirak et al. 2020) и I20086 из Молдавии (Lazaridis et al. 2022) отсутствуют радиоуглеродные датировки и археологическое описание, что затрудняет их использование при анализе. У первого из них определен «восточный» субклад Z93, но из-за отсутствия археологического контекста он мало информативен. Более подробная информация есть для образца I0432 из Самарской области, у которого определили ветвь R1a-Z93>Z94>Z2124 (Mathieson et al. 2015). Его обнаружили при раскопках кургана полтавкинской культуры ранней бронзы в могиле, частично разрушенной при последующем погребении. Радиоуглеродная датировка 4875-4441 лет назад приходится на время существования полтавкинской культуры, но его Y-ДНК характерна для более поздней синаштинской культуры. Поскольку детали погребального обряда не сохранились, археологическое отнесение самого раннего на сегодняшний день образца из ветви R1a-Z93>Z94>Z2124 остается неизвестным.

СЛОЙ № 3. БРОНЗОВЫЙ ВЕК

В слой включено 167 образцов с датировками от 4200 до 2600 лет назад, то есть временами, последовавшими за культурами шнуровой керамики и колоколовидных

кубков в Европе, а также синхронными им культурами евразийских степей. Их ареал в лесной зоне Европы совпадает с тем, что был во времена культуры шнуровой керамики. На территории Прибалтики R1a по-прежнему остается единственной Y-гаплогруппой, в западной части, как и ранее, встречается вместе с R1b. В частности, на севере Чехии в захоронениях из культуры шнуровой керамики гаплогруппу R1a определили для 8 образцов, гаплогруппу R1b – для 5. В образцах унетичской культуры XXIII-XVIII веков до н.э. с той же территории соотношение составляет 8 к 9, соответственно (Paras et al. 2021). Очевидно, некоторый перевес R1b в более позднее время вызван смешением с людьми из культуры колоколовидных кубков, занимавшей территорию Чехии до появления унетичской культуры.

Среди 47 образцов из лесной зоны Европы было определено 14 представителей субклада Z280, ныне занимающего первое место по численности среди европейских носителей гаплогруппы R1a. Самый ранний образец с радиоуглеродной датировкой 4082-3699 лет назад найден в Литве (Spiginas2; Mittnik et al. 2018). Почти тем же временам датируются образцы из Польши и Чехии, а также из Башкирии, из захоронения срубной культуры (kzb008 и kzb005; Krzewinska et al. 2018b). В находках времен культуры шнуровой керамики субклад Z280 пока не обнаружен, видимо, из-за недостаточного числа пригодных для адекватного анализа образцов. Той же самой причиной можно объяснить отсутствие в находках бронзового века субкладов CTS4385 и Y2395, что отмечены в культуре шнуровой керамики.

Основное внимание исследователи уделили степным культурам бронзового века, начиная с синаштинской, которая сменила существовавшую ранее в приуральских степях полтавкинскую культуру (Anthony 2007: 386). Смена материальной культуры сопровождалась сменой населения – среди людей из синаштинской культуры доминирует субклад R1a-Z93, тогда как характерная для предыдущего населения гаплогруппа R1b-Z2103 встречается лишь в единичных случаях. В общей сложности в слой включено 90 образцов из субклада Z93

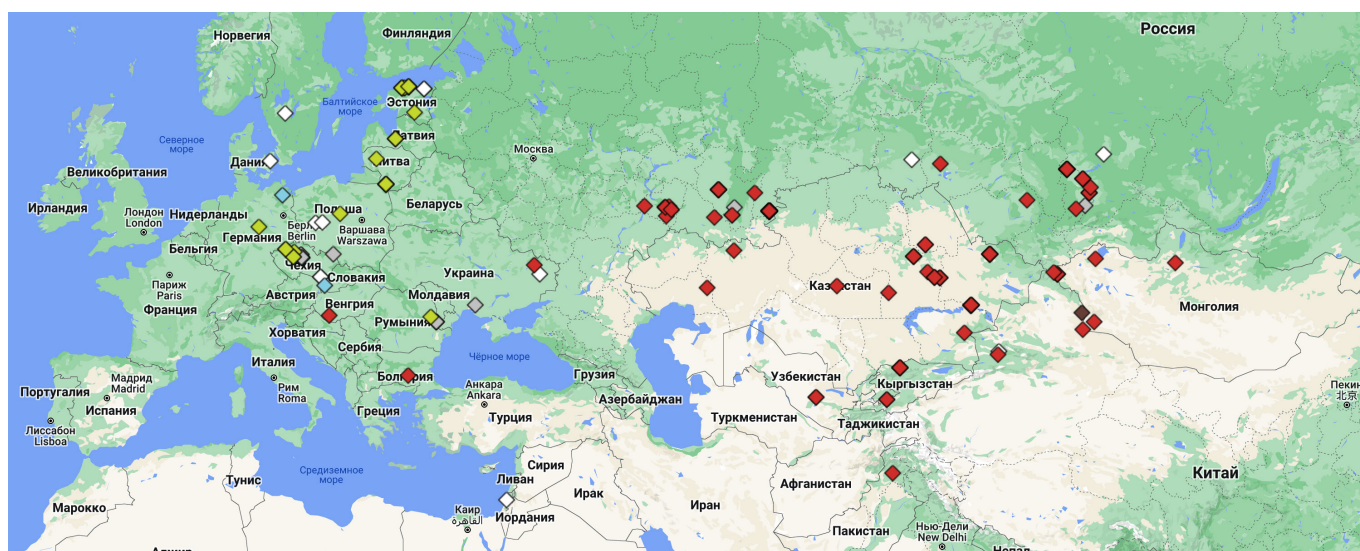


Рис. 5. Снимок экрана для слоя с образцами бронзового века от 01.09.2022

с датировками от 4200 до 2900 лет назад. Они занимают ту же территорию, что ямная и афанасьевская культуры тысячелетием ранее, но захватывают также и более южные регионы, вплоть до верховьев Инда. Для подавляющей части образцов с приемлемым покрытием установлен нисходящий от Z93 субклад Z2124, широко распространенный у современных народов степной зоны Евразии и их потомков. По оценкам YFull, субклад Z2124 образовался в промежуток времени между 4900 и 4200 годами назад, что практически совпадает с временем жизни человека из Самарской области, о котором шла речь в предыдущей главе (I0432, 4875-4441 лет назад). Это подразумевает столь же бурный рост численности, что имел место в сообществах культуры шнуровой керамики, а ранее ямной и афанасьевской культур. Хотя первые носители субклада R1a-Z2124 были найдены «на взлете», его происхождение пока остается загадкой в контексте археологии. С какими археологическими культурами связана его история до синаштинской, можно только строить предположения.

В концепциях археологов и лингвистов, степные культуры среднего бронзового века (синаштинскую, андроновскую, срубную) связывают с носителями индо-иранских или только иранских языков. Распространенность субклада Z2124 среди народов Передней и Южной Азии согласуется с гипотезой, но для ее дальнейшей проработки необходимо привлечь ископаемую ДНК из Южной Азии, данные по которой пока очень фрагментарны. Единственным исследованным археологическим объектом остается группа могильников времен поздней бронзы на севере Пакистана, в предгорьях Гиндукуша (Narasimhan et al. 2019). Гаплогруппа R1a была определена всего у двух образцов из 55, а их качество не позволило углубиться далее уровня R1a-Z93>Z94.

Помимо субклада Z93, в азиатской части слоя есть несколько образцов из других ветвей гаплогруппы R1a. Это упомянутые выше образцы из срубной культуры, отнесенные к европейскому субкладу Z280 и датированные 3832-3639 годами назад, а также образцы из реликтового субклада YP4141. Это C2047 из Синьцзян-Уйгурского

Автономного Округа Китая, датируемый 4284-4090 годами назад (Kumar et al. 2022), и более поздний (3563-3458 лет назад) образец I4773 из Восточно-Казахстанской области Казахстана (Narasimhan et al. 2019). Поскольку они обнаружены в единичных экземплярах как «микроримесь» к R1a-Z93, об их происхождении можно выдвигать различные версии, ни доказать, ни опровергнуть которые нет возможности.

СЛОЙ № 4. ЖЕЛЕЗНЫЙ ВЕК

В слой занесено 183 образца с датировками от 2600 до 1400 лет назад, большая часть которых приходится на Азию. Активность исследователей в Европе идет на убыль в сравнении с эпохой бронзы, как можно заключить из разрывов в европейском ареале. Систематические данные есть только по Прибалтике, Чехии и Венгрии. Как и в эпоху бронзы, в лесной зоне Европы чаще встречается субклад Z280 (7 образцов), представленный разными нисходящими ветвями. К ним добавляется 3 образца из ранее не встречавшегося субклада M458, что в настоящее время является основной линией западных славян. Самый ранний из них (MX265, 2707-2371 лет назад) не имеет археологического описания, но по датировке и месту находки (близ Боденского озера на юге Германии) должен быть связан с галльштаттской культурой раннего железного века. Более поздние образцы IV-I веков до н.э. из Венгрии и Чехии найдены в захоронениях латенской культуры, наряду с образцами из субклада R1b-U152 (Patterson et al. 2021). Обе культуры связывают с кельтскими племенами, широко расселившимися в Европе во времена античности. По-видимому, на этом этапе своей истории часть носителей субклада M458 входила в состав этих племен в качестве минорной группы. Аналогичный вывод был ранее сделан для носителей субклада G2a-L497 того же периода (Рожанский 2021b).

Основное внимание по-прежнему привлекает Азия и европейская часть евразийских степей. Подавляющее большинство образцов, рассеянных от Молдавии до Монголии, принадлежат к тем же ветвям субклада

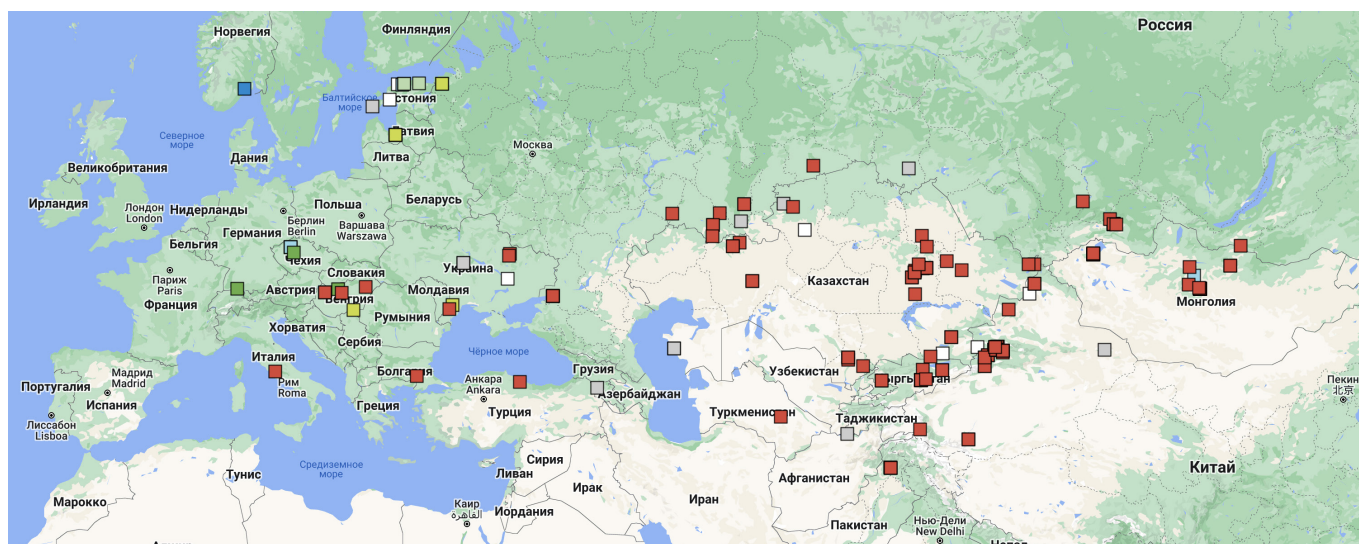


Рис. 6. Снимок экрана для слоя с образцами эпохи железа от 01.09.2022

Z93, что известны по находкам эпохи бронзы, подтверждая тем самым преемственность населения. На территории Казахстана, Киргизии и Южной Сибири доля носителей гаплогруппы R1a понижается в сравнении с бронзовым веком за счет азиатских гаплогрупп C, N и Q. Это следует считать одним из проявлений постепенного смешения потомков людей, пришедших со стороны приволжских степей, с коренным населением региона. На одном из этапов процесса произошел переход носителей субклада Z93 на тюркские языки. Принадлежали утраченные ими языки иранской группе, как постулируется для всего скифо-сарматского мира, или они были более разнообразными, неизвестно из-за неоднозначности дошедших до нас сведений. В частности, до сих пор неизвестно происхождение тохарских языков, первые носители которых также могли быть из субклада Z93. Возможно, новые находки из Синьцзяна дадут со временем ключ к разгадке.

Субклад Z93 найден также за пределами степной зоны – в Венгрии, Турции и Италии начала нашей эры. Территория Венгрии в то время переживала нашествие степных народов, известных под собирательным именем «гунны», а потому появление характерной для тех народов линии выглядит вполне закономерным. Степное или ближневосточное происхождение, вероятно, имел человек из Рима времен Империи (R1548; Antonio et al. 2019). Как выяснилось из анализа захоронений I-III веков н.э., население Вечного Города тогда в значительной мере составляли выходцы из Восточного Средиземноморья и их потомки, с характерными для них Y-гаплогруппами. Образец R1548 из ветви, что до сих пор встречается в Турции, вписывается в этот поток мигрантов.

Наконец, коллекцию реликтовых линий Центральной Азии пополнила семейная группа из Тувы, из курганов, датируемых 2530-2440 годами назад (Mary et al. 2019). Эта семья представляет собой ранее неизвестную линию гаплогруппы R1a, поскольку у образцов не подтвержден ни один из сипов, нисходящих от M420, а ее базовый 27-маркерный гаплотип чрезвычайно далек от гаплотипов всех известных ветвей R1a, включая

YР4141. Восходит эта ныне угасшая ветвь к коренным жителям юга Сибири, или ее предки пришли с запада вместе с племенами из афанасьевской или андроновской культур, пока неизвестно.

СЛОЙ № 5. СРЕДНИЕ ВЕКА И НОВОЕ ВРЕМЯ

Слой насчитывает 131 образец с датировками от раннего Средневековья (VI век н.э.) до XIX века. Также, как со средневековыми образцами из гаплогруппы R1b, основной вклад в статистику внесли исследования по захоронениям эпохи викингов (Margaryan et al. 2020). По этой причине на первом месте находится субклад Z284, характерный для уроженцев Скандинавского полуострова. Образцы обнаружены повсюду, где в раннем Средневековье селились скандинавы, в том числе в Исландии и Гренландии, находящихся за пределами снимка экрана на рис. 7. Среди скандинавских поселенцев также найдено 3 образца из «северо-западного» субклада L664, история которого уходит во времена культуры шнуровой керамики.

В континентальной Европе, как и ранее, первое место остается за субкладом Z280, среди носителей которого можно отметить самый ранний на сегодняшний день образец из восточных славян. Он принадлежит воину из племени кривичей, жившему в догосударственные времена – в IX, начале X века (Меркулов и др. 2020). Образцы из центрально-европейского субклада M458 обнаружены в регионах, где сейчас они встречаются чаще всего – в Польше и Восточной Германии. Их число выросло с 3 в предыдущий период до 16, приближаясь к своей доле в настоящее время.

Из мест средневековых находок внимания заслуживает о. Готланд, расположенный в центральной части Балтийского моря. В городской черте его административного центра Висбю было раскопано кладбище X, начала XI века. При генетическом и изотопном анализе похороненных там людей выяснилось, что около половины из них не были скандинавами по происхождению. Тот же вывод подтвердили данные Y-ДНК – у «чужаков» оказались ветви, характерные для славян и народов

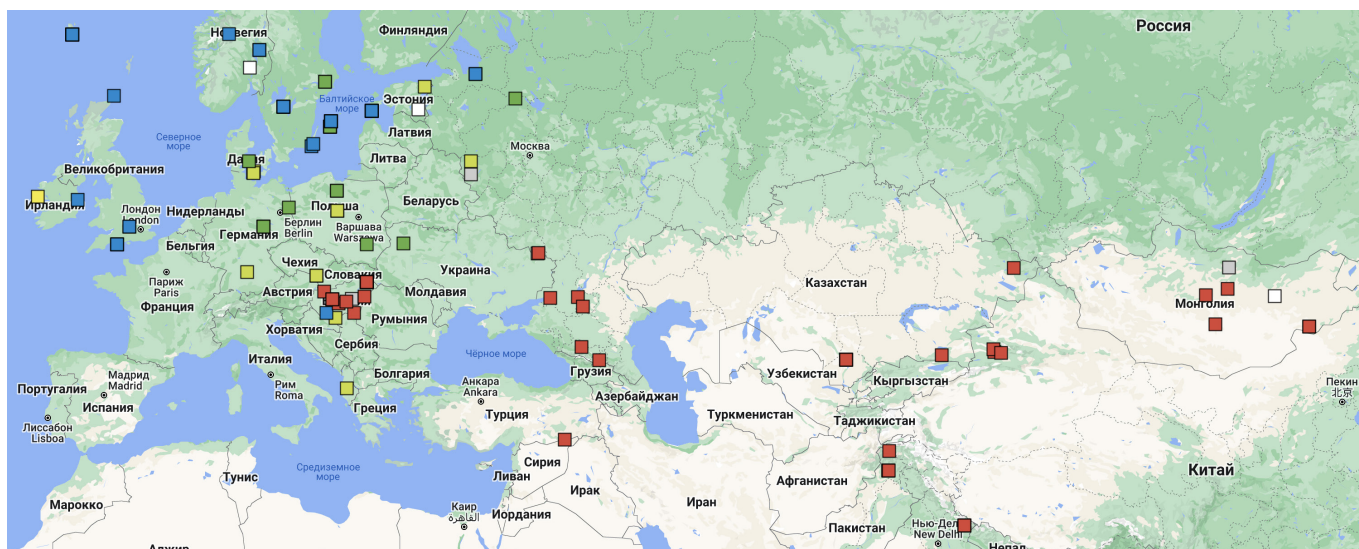


Рис. 7. Снимок экрана для слоя с образцами эпохи Средневековья и Нового Времени от 01.09.2022

Прибалтики, в том числе из гаплогруппы R1a. На 4 образца из субклада Z280 и 3 из M458 приходится всего один из скандинавской ветви Z284. Кем были те люди, торговцами, поселенцами или умершими в неволе пленниками, неизвестно. В любом варианте, данная находка предоставляет новые факты в пользу того, что история освоения Балтики в эпоху викингов была более сложной, чем следует из сохранившихся источников, преимущественно скандинавских.

Число образцов из «восточного» субклада Z93 уменьшилось со 129 в предыдущем слое до 34, причем основная их часть приходится не на Азию, а на Восточную Европу. На территории Монголии и Казахстана в средние века начинает преобладать гаплогруппа C, а R1a уходит на второй план, также как в настоящее время. В западной части степного ареала образцы из субклада Z93 были найдены на территории существовавшего в то время Хазарского каганата. Поскольку их число невелико, а сохранность ДНК не всегда позволяла провести глубокий анализ, нет возможности установить, кем были те люди – потомками местного населения эпохи бронзы или недавними мигрантами из Центральной Азии.

Более определенные выводы можно сделать из данных по Венгрии времен Аварского каганата и завоевания венгерскими племенами. По археологическим и антропологическим данным люди из субклада Z93 имели степное происхождение, в согласии с письменными источниками. В настоящее время доля Z93 у венгров очень мала, а это означает, что те средневековые линии впоследствии угасли, либо их носители покинули территорию страны. Сказанное выше относится к королевской династии Арпадов, правившей Венгрией до 1301 года. Была проведена большая работа по идентификации останков нескольких представителей династии, в которой использовались современные методы палеогенетики. У представителей мужской линии рода была определена ветвь R1a-ARF5, которая входит в «синаштинский» субклад Z2124 и находится в родстве с группой современных башкир (Varga et al. 2022). В на-

стоящее время это единственное в мире исследование, где не только секвенировали ДНК исторических личностей, но провели всесторонний анализ их происхождения не на спекулятивном, как ранее, а на полноценном научном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как в предыдущих обзорах, обсуждение касается лакун, которые не позволяют в должной мере проводить анализ имеющихся данных. В основном они охватывают те же регионы и эпохи, что уже рассматривались в отношении гаплогруппы R1b. Это Русская равнина, Северная Европа и Балканы. По этой причине пока нет возможности проследить судьбу людей из фатьяновской культуры. Они могли (1) угаснуть, не оставив потомков, (2) мигрировать в другие места, или (3) остаться, войдя в состав последующего населения. С решением этой проблемы тесно связан вопрос языковой принадлежности «фатьяновцев». На основании археологических данных и гидронимии их принято считать носителями языков, родственных современному балтским, но прямые указания на преемственность по данным палеогенетики пока отсутствуют. Следует также отметить, что уточненные датировки и отнесение образцов из фатьяновской культуры делает крайне маловероятным ее корни в бассейне Вислы, где за 2-3 столетия до того существовала культура шаровидных амфор. Носители последней принадлежали к одному из субкладов гаплогруппы I2, исчезнувшему после появления людей из культуры шнуровой керамики (Рожанский 2021b).

В отношении Балканского полуострова ситуация несколько улучшилась после недавних публикаций (Patterson et al. 2021; Lazaridis et al. 2022), но по-прежнему ключевая для истории региона эпоха между 6000 и 4500 годами назад остается почти не охваченной. Единичные образцы R1a из Румынии и Молдавии не имеют археологического контекста, а потому не дают возможности выяснить их происхождение. Все то же самое ранее было сказано про единичные находки R1b.

Ситуация с т.н. «степным наследством», которое, наряду с носителями ямной культуры, постулируют у людей из культуры шнуrowой керамики, уже обсуждалась ранее (Рожанский 2021a), и за прошедшее время почти не изменилась. По регионам, где, по предположению археологов, могли сформироваться современные субклады гаплогрупп R1a и R1b, по-прежнему нет прямых данных. Есть только модельные расчеты методами популяционной генетики, которые крайне сложно проверить. Ключевой для «курганной» гипотезы вопрос ждет своего решения. Участие людей из гаплогруппы R1a в распространении индоевропейских языков можно считать доказанным, но их ранняя история пока с трудом поддается реконструкции.

По более поздней эпохе бронзы наиболее чувствительной лакуной следует считать отсутствие данных по древней ДНК из Ирана и бассейна Инда времен, запечатленных в гимнах Ригведы и Авесты. Хотя данные современной ДНК не вызывают сомнений, что нынешние носители гаплогруппы R1a-Z93 в странах Передней и Южной Азии являются потомками жителей евразийских степей эпохи бронзы, пути и датировки их появления в регионе требуют уточнения и подтверждения. Академический, казалось бы, вопрос имеет политическое значение, потому что среди индийских историков распространена точка зрения, что пришедших с севера ариев придумали колонизаторы, а реальные создатели древнеиндийской цивилизации никогда не покидали Индийский субконтинент.

По эпохе железа недостаток данных из Восточной Европы пока не дает возможности проследить раннюю историю славян, основные линии которых из гаплогруппы R1a уже должны были существовать. Их обнаружение у носителей тех или иных археологических культур Европы могло бы дать важный материал по возникновению и миграциям ранних славянских племен, что в на-

стоящее время реконструируется только на археологическом материале. Очевидно, это дело будущего.

ВЫВОДЫ

В гаплогруппе R1a собран и систематизирован материал из десятков научных публикаций, в которых есть данные по более, чем 500 образцам от мезолита до Нового Времени. По результатам их анализа можно сформулировать некоторые предварительные выводы по истории гаплогруппы R1a. Согласно имеющимся данным, ее ранний этап связан в Восточной Европе эпохи мезолита. После отступления ледника ее носители заселили территорию Русской равнины, но детали пока неизвестны из-за фрагментарности находок. В эпоху ранней бронзы носители субклада R1a-M417, место происхождения которого пока неизвестно, за короткое время заселили лесную полосу Европы от Северного моря до Среднего Поволжья. Они преобладали среди племен из культурной общности шнуrowой керамики, вытеснившей существовавшие до нее сообщества позднего неолита. В эпоху средней бронзы носители субклада R1a-Z93 заселили зону евразийских степей от Дуная до Енисея, где вытеснили или ассимилировали прежнее население, восходящее к носителям ямной культуры. Обе миграции коррелируют с данными по распространению индоевропейских языков, в том числе иранских и индоарийских, среди носителей которых велика доля субклада R1a-Z93. В эпоху железа представители европейского субклада R1a-Z283 составили основу народов, в среде которых возникли балтские и славянские языки, а также внесли вклад в формирование германских народов. Носители субклада R1a-Z93, в свою очередь, частично влились в состав тюркоязычных народов, как следует из средневековых образцов ДНК и современных данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев и др. 2015 - Афанасьев Г.Е., Ван Л., Вень Ш., Вэй Л., Добровольская М.В., Коробов Д.С., Решетова И.К., Ли Х., Тун С. Хазарские конфедераты в бассейне Дона // *Естественнонаучные методы исследования и парадигма современной археологии*. М., 2015. С. 146-153.
- Клэсов, Фалеева 2016 - Клэсов А.А., Фалеева Т.Г. Ископаемые гаплогруппы и гаплотипы двух хазарских захоронений // *Исторический формат*. 2018. № 3-4. С. 165-175.
- Меркулов и др. 2020 - Меркулов В.И., Пайор Е.В., Рожанский И.Л., Хохряков В.Р. Кривичи: первое ДНК-генеалогическое исследование // *Исторический формат*. 2020. № 2. С. 8-16.
- Рожанский 2017 - Рожанский И.Л. Исторические гаплогруппы: обзор данных по ископаемой ДНК // *Исторический формат*. 2017. № 1-2. С. 92-114.
- Рожанский 2021a - Рожанский И.Л. Обзор данных по ископаемой ДНК: гаплогруппа R1b // *Исторический формат*. 2021. № 2. С. 21-35.
- Рожанский 2021b - Рожанский И.Л. Обзор данных по ископаемой ДНК: гаплогруппы G и I // *Исторический формат*. 2021. № 2. С. 125-140.
- Agranat-Tamir et al. 2020 - Agranat-Tamir L. et al. The genomic history of the Bronze Age southern Levant // *Cell*. 2020. Vol. 181. № 5. S. 1146-1157.
- Allentoft et al. 2015 - Allentoft M. et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia // *Nature*. 2015. Vol. 522. S. 167-172.
- Allentoft et al. 2022 - Allentoft M. et al. Population Genomics of Stone Age Eurasia // *BioRxiv*. Posted May 06, 2022.
- Amorim et al. 2018 - Amorim C.E.G. et al. Understanding 6th-century barbarian social organization and migration through paleogenomics // *Nature Communications*. 2018. Vol. 9. Article № 3547.
- Anthony 2007 - Anthony D. *The Horse, the Wheel and Language: How Bronze-age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World*. Princeton, 2007. 553 s.
- Antonio et al. 2019 - Antonio M.L. et al. Ancient Rome: A genetic crossroads of Europe and the Mediterranean // *Science*. 2019. Vol. 366. № 6466. S. 708-714.

- Burger et al. 2020 - Burger J. et al. Low Prevalence of Lactase Persistence in Bronze Age Europe Indicates Ongoing Strong Selection over the Last 3,000 Year // *Current Biology*. 2020. Vol. 30. № 21. S. 4307-4315.
- Damgaard et al. 2018a - Damgaard P.d.B. et al. 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes // *Nature*. 2018. Vol. 557. S. 369-374.
- Damgaard et al. 2018b - Damgaard P.d.B. et al. The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia // *Science*. 2018. Vol. 360. № 6396. Article № eaar7711.
- Doan et al. 2019 - Doan K. et al. Analiza genetyczna szczątków ludzkich // *Ciepłe. Elitarna nekropola wczesnośredniowieczna na Pomorzu Wschodnim*, red. Sławomira Wadyła. Gdańsk, 2019. S. 447-462.
- Ebenesersdóttir et al. 2018 - Ebenesersdóttir S.S. et al. Ancient genomes from Iceland reveal the making of a human population // *Science*. 2018. Vol. 360. № 6392. S. 1028-1032.
- Fernandes et al. 2018 - Fernandes D.M. et al. A genomic Neolithic time transect of hunter-farmer admixture in central Poland // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8. Article № 14879.
- Fóthi et al. 2020 - Fóthi E. et al. Genetic analysis of male Hungarian Conquerors: European and Asian paternal lineages of the conquering Hungarian tribes // *Archaeological and Anthropological Sciences*. 2020. Vol. 12. Article № 31.
- Furtwängler et al. 2020 - Furtwängler A. et al. Ancient genomes reveal social and genetic structure of Late Neolithic Switzerland // *Nature Communications*. 2020. Vol. 11. Article № 1915.
- Gneccchi-Ruscione et al. 2021 - Gneccchi-Ruscione G.A. et al. Ancient genomic time transect from the Central Asian Steppe unravels the history of the Scythians // *Science Advances*. 2021. Vol. 7. № 13. Article № eabe4414.
- Gneccchi-Ruscione et al. 2022 - Gneccchi-Ruscione G.A. et al. Ancient genomes reveal origin and rapid trans-Eurasian migration of 7th century Avar elites // *Cell*. 2022. Vol. 185. № 8. S. 1402-1413.
- Haak et al. 2008 - Haak W. et al. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008. Vol. 105. № 47. S. 18226-18231.
- Harney et al. 2019 - Harney É. et al. Ancient DNA from the skeletons of Roopkund Lake reveals Mediterranean migrants in India // *Nature Communications*. 2019. Vol. 10. Article № 3670.
- Hollard et al. 2018 - Hollard C. et al. New genetic evidence of affinities and discontinuities between bronze age Siberian populations // *American Journal of Physical Anthropology*. 2018. Vol. 167. № 1. S. 97-107.
- Immel et al. 2021 - Immel A. et al. Analysis of Genomic DNA from Medieval Plague Victims Suggests Long-Term Effect of *Yersinia pestis* on Human Immunity Genes // *Molecular Biology and Evolution*. 2021. Vol. 38. № 10. S. 4059-4076.
- Järve et al. 2019 - Järve M. et al. Shifts in the Genetic Landscape of the Western Eurasian Steppe Associated with the Beginning and End of the Scythian Dominance // *Current Biology*. 2019. Vol. 29. № 14. S. 2430-2441.
- Jeong et al. 2018 - Jeong C. et al. Bronze Age population dynamics and the rise of dairy pastoralism on the eastern Eurasian steppe // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018. Vol. 115. № 48. S. E11248-E11255.
- Jeong et al. 2020 - Jeong C. et al. A Dynamic 6,000-Year Genetic History of Eurasia's Eastern Steppe // *Cell*. 2020. Vol. 183. № 4. S. 890-904.
- Keyser et al. 2021 - Keyser C. et al. Genetic evidence suggests a sense of family, parity and conquest in the Xiongnu Iron Age nomads of Mongolia // *Human Genetics*. 2021. Vol. 140. S. 349-359.
- Krzewińska et al. 2018a - Krzewińska M. et al. Genomic and strontium isotope variation reveal immigration patterns in a Viking Age town // *Current Biology*. 2018. Vol. 28. № 17. S. 2730-2738.
- Krzewińska et al. 2018b - Krzewińska M. et al. Ancient genomes suggest the eastern Pontic-Caspian steppe as the source of western Iron Age nomads // *Science Advances*. 2018. Vol. 4. № 10. Article № eaat4457.
- Kumar et al. 2022 - Kumar V. et al. Bronze and Iron Age population movements underlie Xinjiang population history // *Science*. 2022. Vol. 376. № 6588. S. 62-69.
- Lazaridis et al. 2022 - Lazaridis I. et al. The genetic history of the Southern Arc: A bridge between West Asia and Europe // *Science*. 2022. Vol. 377. № 6609. Article № eabm4247.
- Linderholm et al. 2020 - Linderholm A. et al. Corded Ware cultural complexity uncovered using genomic and isotopic analysis from south-eastern Poland // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10. Article № 6885.
- Malmström et al. 2019 - Malmström H. et al. The genomic ancestry of the Scandinavian Battle Axe Culture people and their relation to the broader Corded Ware horizon // *Proceedings of the Royal Society B*. 2019. Vol. 286. Article № 20191528.
- Margaryan et al. 2020 - Margaryan A. et al. Population genomics of the Viking world // *Nature*. 2020. Vol. 585. S. 390-396.
- Mary et al. 2019 - Mary L. et al. Genetic kinship and admixture in Iron Age Scytho-Siberians // *Human Genetics*. 2019. Vol. 138. S. 411-423.
- Mathieson et al. 2015 - Mathieson I. et al. Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians // *Nature*. 2015. Vol. 528. S. 499-503.
- Mathieson et al. 2018 - Mathieson I. et al. The genomic history of southeastern Europe // *Nature*. 2018. Vol. 555. S. 197-203.
- Mittnik et al. 2018 - Mittnik A. et al. The genetic prehistory of the Baltic Sea region // *Nature Communications*. 2018. Vol. 9. Article № 442.
- Nagy et al. 2020 - Nagy P.L. et al. Determination of the phylogenetic origins of the Árpád Dynasty based on Y chromosome sequencing of Béla the Third // *European Journal of Human Genetics*. 2020. Vol. 29. S. 164-172.
- Narasimhan et al. 2019 - Narasimhan V.M. et al. The formation of human populations in South and Central Asia // *Science*. 2019. Vol. 365. № 6457. Article № eaat7487.
- Neparáczi et al. 2019 - Neparáczi E. et al. Y-chromosome haplogroups from Hun, Avar and conquering Hungarian period nomadic people of the Carpathian Basin // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9. Article № 16569.
- Ning et al. 2019 - Ning C. et al. Ancient genomes reveal Yamnaya-related ancestry and a potential source of Indo-European speakers in iron age Tianshan // *Current Biology*. 2019. Vol. 29. № 15. S. 2526-2532.
- Olalde et al. 2018 - Olalde I. et al. The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe // *Nature*. 2018. Vol. 555. S. 190-196.

- Papac et al. 2021 - Papac L. et al. Dynamic changes in genomic and social structures in third millennium BCE central Europe // *Science Advances*. 2021. Vol. 7. № 35. Article № eabi6941.
- Parker et al. 2020 - Parker C. et al. A systematic investigation of human DNA preservation in medieval skeletons // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10. Article №: 18225.
- Patterson et al. 2021 - Patterson N. et al. Large-scale migration into Britain during the Middle to Late Bronze Age // *Nature*. 2021. Vol. 601. S. 588-594.
- Saag et al. 2017 - Saag L. et al. Extensive Farming in Estonia Started through a Sex-Biased Migration from the Steppe // *Current Biology*. 2017. Vol. 27. № 14. S. 2185-2193.
- Saag et al. 2019 - Saag L. et al. The Arrival of Siberian Ancestry Connecting the Eastern Baltic to Uralic Speakers further East // *Current Biology*. 2019. Vol. 29. № 10. S. 1701-1711.
- Saag et al. 2021 - Saag L. et al. Genetic ancestry changes in Stone to Bronze Age transition in the East European plain // *Science Advances*. 2021. Vol. 7. № 4. Article № eabd6535.
- Sirak et al. 2020 - Sirak K. et al. Human auditory ossicles as an alternative optimal source of ancient DNA // *Genome Research*. 2020. Vol. 30. № 3. S. 427-436.
- Spyrou et al. 2018 - Spyrou M.A. et al. Analysis of 3800-year-old *Yersinia pestis* genomes suggests Bronze Age origin for bubonic plague // *Nature Communications*. 2018. Vol. 9. Article № 2234.
- Susat et al. 2021 - Susat J. et al. A 5,000-year-old hunter-gatherer already plagued by *Yersinia pestis* // *Cell Reports*. 2021. Vol. 35. № 13. Article № 109278.
- Unterländer et al. 2017 - Unterländer M. et al. Ancestry and demography and descendants of Iron Age nomads of the Eurasian Steppe // *Nature Communications*. 2017. Vol. 8. Article № 14615.
- Varga et al. 2022 - Varga G.I.B. et al. The archaeogenomic validation of Saint Ladislaus' relic provides insights into the Árpád dynasty's genealogy // *Journal of Genetics and Genomics*. 2022. In press, available online 6 July 2022.
- Veeramah et al. 2018 - Veeramah K.R. et al. Population genomic analysis of elongated skulls reveals extensive female-biased immigration in Early Medieval Bavaria // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018. Vol. 115. № 13. S. 3494-3499.
- Wang et al. 2019 - Wang C.-C. et al. Ancient human genome-wide data from a 3000-year interval in the Caucasus corresponds with eco-geographic regions // *Nature Communications*. 2019. Vol. 10. Article № 590.
- Wang et al. 2021 - Wang C.-C. et al. Genomic Insights into the Formation of Human Populations in East Asia // *Nature*. 2021. Vol. 591. S. 413-419.

REFERENCES

- Afanas'ev et al. 2015 - Afanas'ev G.E. et al. Khazarskiye konfederaty v basseine Dona [Khazar confederates in the Don basin], in: *Estestvennonauchnye metody issledobaniya i paradigma sovremennoi arkhologii* [Natural science methods and the paradigm of modern archeology], Moscow, 2015, pp. 146-153 [in Russian].
- Agranat-Tamir et al. 2020 - Agranat-Tamir L. et al. The genomic history of the Bronze Age southern Levant, in: *Cell*, 2020, Vol. 181, № 5, pp. 1146-1157 [in English].
- Allentoft et al. 2015 - Allentoft M. et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia, in: *Nature*, 2015, № 522, pp. 167-172 [in English].
- Allentoft et al. 2022 - Allentoft M. et al. Population Genomics of Stone Age Eurasia, in: *BioRxiv*, 2022, posted May 06, 2022 [in English].
- Amorim et al. 2018 - Amorim C.E.G. et al. Understanding 6th-century barbarian social organization and migration through paleogenomics, in: *Nature Communications*, 2018, Vol. 9, article № 3547 [in English].
- Anthony 2007 - Anthony D. *The Horse, the Wheel and Language: How Bronze-age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World*, Princeton, 2007, 553 p. [in English].
- Antonio et al. 2019 - Antonio M.L. et al. Ancient Rome: A genetic crossroads of Europe and the Mediterranean, in: *Science*, 2019, Vol. 366, № 6466, pp. 708-714 [in English].
- Burger et al. 2020 - Burger J. et al. Low Prevalence of Lactase Persistence in Bronze Age Europe Indicates Ongoing Strong Selection over the Last 3,000 Year, in: *Current Biology*, 2020, Vol. 30, № 21, pp. 4307-4315 [in English].
- Damgaard et al. 2018a - Damgaard P.d.B. et al. 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes, in: *Nature*, 2018, Vol. 557, pp. 369-374 [in English].
- Damgaard et al. 2018b - Damgaard P.d.B. et al. The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia, in: *Science*, 2018, Vol. 360, № 6396, article № eaar7711 [in English].
- Doan et al. 2019 - Doan K. et al. Analiza genetyczna szczątków ludzkich [Genetical analysis of human remains], in: *Ciepłe. Elitarna nekropola wczesnośredniowieczna na Pomorzu Wschodnim*, red. Sławomira Wadyła [Ciepłe. Elite early medieval necropolis in Eastern Pomerania, ed. Sławomir Wadył], Muzeum Archeologiczne w Gdańsku, 2019, pp. 447-462 [in Polish].
- Ebenesersdóttir et al. 2018 - Ebenesersdóttir S.S. et al. Ancient genomes from Iceland reveal the making of a human population, in: *Science*, 2018, Vol. 360, № 6392, pp. 1028-1032 [in English].
- Fernandes et al. 2018 - Fernandes D.M. et al. A genomic Neolithic time transect of hunter-farmer admixture in central Poland, in: *Scientific Reports*, 2018, Vol. 8, article № 14879 [in English].
- Fóthi et al. 2020 - Fóthi E. et al. Genetic analysis of male Hungarian Conquerors: European and Asian paternal lineages of the conquering Hungarian tribes, in: *Archaeological and Anthropological Sciences*, 2020, Vol. 12, Article № 31 [in English].
- Furtwängler et al. 2020 - Furtwängler A. et al. Ancient genomes reveal social and genetic structure of Late Neolithic Switzerland, in: *Nature Communications*, 2020, Vol. 11, article № 1915 [in English].
- Gnechchi-Ruscione et al. 2021 - Gnechchi-Ruscione G.A. et al. Ancient genomic time transect from the Central Asian Steppe unravels the history of the Scythians. *Science Advances*, 2021, Vol. 7, № 13, article № eabe4414 [in English].

- Gnecchi-Ruscone et al. 2022 - Gnecchi-Ruscone G.A. et al. Ancient genomes reveal origin and rapid trans-Eurasian migration of 7th century Avar elites, in: *Cell*, Vol. 185, № 8, pp. 1402-1413 [in English].
- Haak et al. 2008 - Haak W. et al. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, Vol. 105, № 47, pp. 18226-18231 [in English].
- Harney et al. 2019 - Harney É. et al. Ancient DNA from the skeletons of Roopkund Lake reveals Mediterranean migrants in India, in: *Nature Communications*, 2019, Vol. 10, article № 3670 [in English].
- Hollard et al. 2018 - Hollard C. et al. New genetic evidence of affinities and discontinuities between bronze age Siberian populations, in: *American Journal of Physical Anthropology*, 2018, Vol. 167, № 1, pp. 97-107 [in English].
- Immel et al. 2021 - Immel A. et al. Analysis of Genomic DNA from Medieval Plague Victims Suggests Long-Term Effect of *Yersinia pestis* on Human Immunity Genes, in: *Molecular Biology and Evolution*, 2021, Vol. 38, № 10, pp. 4059-4076 [in English].
- Järve et al. 2019 - Järve M. et al. Shifts in the Genetic Landscape of the Western Eurasian Steppe Associated with the Beginning and End of the Scythian Dominance, in: *Current Biology*, 2019, Vol. 29, № 14, pp. 2430-2441 [in English].
- Jeong et al. 2018 - Jeong C. et al. Bronze Age population dynamics and the rise of dairy pastoralism on the eastern Eurasian steppe, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, Vol. 115, № 48, pp. E11248-E11255 [in English].
- Jeong et al. 2020 - Jeong C. et al. A Dynamic 6,000-Year Genetic History of Eurasia's Eastern Steppe, in: *Cell*, 2020, Vol. 183, № 4, pp. 890-904 [in English].
- Keyser et al. 2021 - Keyser C. et al. Genetic evidence suggests a sense of family, parity and conquest in the Xiongnu Iron Age nomads of Mongolia, in: *Human Genetics*, 2021, Vol. 140, pp. 349-359 [in English].
- Klyosov, Faleeva 2016 - Klyosov A.A., Faleeva T.G. Iskopayemye gaplogruppy i gaplotipy dvukh khazrskikh zakhoronenii [Fossil haplogroups and haplotypes of two Khazar burials], in: *Vestnik Akademii DNK-genealogii* [Proceedings of the Academy of DNA Genealogy], 2016, Vol. 9, № 6, pp. 913-922 [in Russian].
- Krzewińska et al. 2018a - Krzewińska M. et al. Genomic and strontium isotope variation reveal immigration patterns in a Viking Age town, in: *Current Biology*, 2018, Vol. 28, № 17, pp. 2730-2738 [in English].
- Krzewińska et al. 2018b - Krzewińska M. et al. Ancient genomes suggest the eastern Pontic-Caspian steppe as the source of western Iron Age nomads, in: *Science Advances*, 2018, Vol. 4, № 10, article № eaat4457 [in English].
- Kumar et al. 2022 - Kumar V. et al. Bronze and Iron Age population movements underlie Xinjiang population history, in: *Science*, 2022, Vol. 376, № 6588, pp. 62-69 [in English].
- Lazaridis et al. 2022 - Lazaridis I. et al. The genetic history of the Southern Arc: A bridge between West Asia and Europe, in: *Science*, 2022, Vol. 377, № 6609, article № eabm4247 [in English].
- Linderholm et al. 2020 - Linderholm A. et al. Corded Ware cultural complexity uncovered using genomic and isotopic analysis from south-eastern Poland, in: *Scientific Reports*, 2020, Vol. 10, article № 6885 [in English].
- Malmström et al. 2019 - Malmström H. et al. The genomic ancestry of the Scandinavian Battle Axe Culture people and their relation to the broader Corded Ware horizon, in: *Proceedings of the Royal Society B*, 2019, Vol. 286, article №: 20191528 [in English].
- Margaryan et al. 2020 - Margaryan A. et al. Population genomics of the Viking world, in: *Nature*, 2020, Vol. 585, pp. 390-396 [in English].
- Mary et al. 2019 - Mary L. et al. Genetic kinship and admixture in Iron Age Scytho-Siberians, in: *Human Genetics*, 2019, Vol. 138, pp. 411-423 [in English].
- Mathieson et al. 2015 - Mathieson I. et al. Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians, in: *Nature*, 2015, Vol. 528, pp. 499-503 [in English].
- Mathieson et al. 2018 - Mathieson I. et al. The genomic history of southeastern Europe, in: *Nature*, 2018, Vol. 555, pp. 197-203 [in English].
- Merkulov et al. 2020 - Merkulov V.I. et al. Krivichi: Pervoe DNK-genealogicheskoye issledovanie [The Krivichs: The first DNA-genealogical study], in: *Istoricheskij format* [Historical format], 2022, № 2, pp. 8-16 [in Russian].
- Mittnik et al. 2018 - Mittnik A. et al. The genetic prehistory of the Baltic Sea region, in: *Nature Communications*, 2018, Vol. 9, article № 442 [in English].
- Nagy et al. 2020 - Nagy P.L. et al. Determination of the phylogenetic origins of the Árpád Dynasty based on Y chromosome sequencing of Béla the Third, in: *European Journal of Human Genetics*, 2020, Vol. 29, pp. 164-172 [in English].
- Narasimhan et al. 2019 - Narasimhan V.M. et al. The formation of human populations in South and Central Asia, in: *Science*, 2019, Vol. 365, № 6457, article № eaat7487 [in English].
- Neparáczki et al. 2019 - Neparáczki E. et al. Y-chromosome haplogroups from Hun, Avar and conquering Hungarian period nomadic people of the Carpathian Basin, in: *Scientific Reports*, 2019, Vol. 9, article № 16569 [in English].
- Ning et al. 2019 - Ning C. et al. Ancient genomes reveal Yamnaya-related ancestry and a potential source of Indo-European speakers in iron age Tianshan, in: *Current Biology*, 2019, Vol. 29, № 15, pp. 2526-2532 [in English].
- Olalde et al. 2018 - Olalde I. et al. The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe, in: *Nature*, 2018, Vol. 555, pp. 190-196 [in English].
- Papac et al. 2021 - Papac L. et al. Dynamic changes in genomic and social structures in third millennium BCE central Europe, in: *Science Advances*, 2021, Vol. 7, № 35, article № eabi6941 [in English].
- Parker et al. 2020 - Parker C. et al. A systematic investigation of human DNA preservation in medieval skeletons, in: *Scientific Reports*, 2020, Vol. 10, article №: 18225 [in English].
- Patterson et al. 2021 - Patterson N. et al. Large-scale migration into Britain during the Middle to Late Bronze Age, in: *Nature*, 2021, Vol. 601, pp. 588-594 [in English].
- Rozhanskii 2017 - Rozhanskij I.L. Istoricheskie gaplokarty: obzor dannyh po iskopaemoj DNK [Historical haplomap: review of ancient Y-DNA data], in: *Istoricheskij format* [Historical format], 2017, № 1-2, pp. 92-114 [in Russian].

- Rozhanskii 2021a - Rozhanskij I.L.** Obzor dannyh po iskopaemoj DNK: gaplokarta R1b [A review of ancient DNA data: haplomap of R1b], in: Istoricheskij format [Historical format], 2021, № 2, pp. 21-35 [in Russian].
- Rozhanskii 2021b - Rozhanskij I.L.** Obzor dannyh po iskopaemoj DNK: gaplokarty G i I [A review of ancient DNA data: haplomap of G and I], in: Istoricheskij format [Historical format], 2021, № 4, pp. 125-140 [in Russian].
- Saag et al. 2017 - Saag L. et al.** Extensive Farming in Estonia Started through a Sex-Biased Migration from the Steppe, in: *Current Biology*, 2017, Vol. 27, № 14, pp. 2185-2193 [in English].
- Saag et al. 2019 - Saag L. et al.** The Arrival of Siberian Ancestry Connecting the Eastern Baltic to Uralic Speakers further East, in: *Current Biology*, 2019, Vol. 29, № 10, pp. 1701-1711 [in English].
- Saag et al. 2021 - Saag L. et al.** Genetic ancestry changes in Stone to Bronze Age transition in the East European plain, in: *Science Advances*, 2021, Vol. 7, № 4, Article № eabd6535 [in English].
- Sirak et al. 2020 - Sirak K. et al.** Human auditory ossicles as an alternative optimal source of ancient DNA, in: *Genome Research*, 2020, Vol. 30, № 3, pp. 427-436 [in English].
- Spyrou et al. 2018 - Spyrou M.A. et al.** Analysis of 3800-year-old *Yersinia pestis* genomes suggests Bronze Age origin for bubonic plague, in: *Nature Communications*, 2018, Vol. 9, article №: 2234 [in English].
- Susat et al. 2021 - Susat J. et al.** A 5,000-year-old hunter-gatherer already plagued by *Yersinia pestis*, in: *Cell Reports*, 2021, Vol. 35, № 13, article № 109278 [in English].
- Unterlander et al. 2017 - Unterländer M. et al.** Ancestry and demography and descendants of Iron Age nomads of the Eurasian Steppe, in: *Nature Communications*, 2017, Vol. 8, article № 14615 [in English].
- Varga et al. 2022 - Varga G.I.B. et al.** The archaeogenomic validation of Saint Ladislaus' relic provides insights into the Árpád dynasty's genealogy, in: *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, in press, available online 6 July 2022 [in English].
- Veeramah et al. 2018 - Veeramah K.R. et al.** Population genomic analysis of elongated skulls reveals extensive female-biased immigration in Early Medieval Bavaria, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, Vol. 115, № 13, pp. 3494-3499 [in English].
- Wang et al. 2019 - Wang C.-C. et al.** Ancient human genome-wide data from a 3000-year interval in the Caucasus corresponds with eco-geographic regions, in: *Nature Communications*, 2019, Vol. 10, article № 590 [in English].
- Wang et al. 2021 - Wang C.-C. et al.** Genomic Insights into the Formation of Human Populations in East Asia, in: *Nature*, 2021, Vol. 591, pp. 413-419 [in English].

Рожанский Игорь Львович

– Кандидат химических наук, Академия ДНК-генеалогии (Цукуба, Япония).

Igor Rozhansky

– PhD in Chemistry, Academy of DNA Genealogy (Tsukuba, Japan).

info@dna-academy.ru