

ОБЗОР ДАННЫХ ИСКОПАЕМОЙ ДНК: ГАПЛОКАРТА R1b

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 R1b, опубликованный в научных работах с 2015 по ноябрь 2021 года. Данные по более чем 700 образцам размещены на интерактивной карте на платформе Google Maps. Согласно полученным результатам, ископаемые образцы ДНК из гаплогруппы R1b могут рассматриваться как важный источник по истории Европы и Центральной Азии периода бронзы и раннего железа, сопоставимый по значимости с объектами материальной культуры и письменными свидетельствами. В частности, с их помощью удалось установить, что распространение культуры колоколovidных кубков в Европе 4600-4200 лет назад происходило в основном за счет демической миграции, а не культурной диффузии, как это считалось ранее. Собранный материал дает возможность приступить к независимой проверке курганной гипотезы возникновения индоевропейских языков, но для ее дальнейшей проработки пока недостаточно образцов из Восточной Европы с датировками ранее 5100 лет назад.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: ископаемая ДНК, Y-гаплогруппа R1b, интерактивная карта, история Европы, курганная гипотеза.

A REVIEW OF ANCIENT DNA DATA: HAPLOMAP OF R1b

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 R1b have been collected and arranged. They are taken from scientific sources published from 2015 to November 2021. More than 700 samples have been placed onto the interactive map on the Google Maps platform. Current results on ancient DNA samples from R1b haplogroup can be considered as an important source on the Bronze and early Iron Age history of Europe and Central Asia, to be as valuable as material culture objects and written texts. In particular, they provided a proof of hypothesis that the spread of the Bell Beaker Culture in Europe 4600-4200 ybp has been driven mostly by demic migrations, rather than cultural diffusion, as it was believed before. The present data also offer a possibility to undertake an independent verification of the Kurgan hypothesis of the Indo-European language family homeland. However, its further elaboration is hampered by scarcity of samples from Eastern Europe, which are dated earlier than 5100 ybp.

KEYWORDS: ancient DNA, Y-chromosomal haplogroup R1b, interactive map, history of Europe, Kurgan hypothesis.

ВВЕДЕНИЕ

В течение тысячелетий знание человечества о своей истории ограничивалось устными преданиями и письменными свидетельствами, объективность которых всегда была, и остается поныне, предметом горячих дебатов. В начале Нового Времени на помощь историкам пришла археология, но она долгое время оставалась чисто описательной дисциплиной, подверженной субъективным трактовкам. Только к середине XX века археологи начали брать на вооружение физические методы, что позволили получить независимые от чьего-либо

мнения данные по датировкам, климатическим условиям, образу жизни людей прошлого, а также многим другим ранее недоступным сведениям. В начале XXI века к этим методам добавился анализ древней ДНК. Помимо стандартных для генетики задач по определению генотипа и фенотипа людей прошлого, он позволил найти ключ к решению центральной проблемы археологии, известной как «горшки – не люди». А именно, связать предметы материальной культуры с людьми, которые их создавали, установить преимущество групп насе-

PNL001

Skeletal code	PNL001.merged
Y haplogroup	R1b-U106
mtDNA haplogroup	U5a2a1
Coverage	0.5086
Date	2914-2879 calBCE
Archeological context	early Corded Ware
Country	Czech Republic
Locality	Plotiště nad Labem
Lat.	50.250195
Long.	15.811275
Publication	PapacSciAdv2021

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

ления на той или иной территории, реконструировать маршруты миграций.

Важнейшую роль в решении такого круга задач играет информация по мутациям в Y-хромосоме, что передается от отца к сыну как записи в родословных. Если одни и те же гаплогруппы и субклады определены в статистически значимой выборке людей, живших на определенной территории в интересующий промежуток времени, то у специалистов есть все основания говорить о преемственности населения, даже если его материальная культура и язык претерпевали изменения. Если же, напротив, происходит значимая замена линий, то это следует трактовать как результат демографических кризисов и/или прихода новых групп населения со стороны. При сопоставлении данных по Y-ДНК разных эпох нередко удается реконструировать датировки и направления миграций, что ранее было невозможно ни доказать, ни опровергнуть какими-либо независимыми методами. В настоящее время данные палеогенетики прочно вошли в арсенал археологии, и отмахиваться от них, как это нередко было еще десятилетие назад, становится дурным тоном.

Автор этих строк ранее опубликовал на страницах «Исторического формата» обзор по находкам ископаемой ДНК по состоянию на середину 2017 года (Рожанский 2017). Обзор охватил около 700 образцов Y-хро-

мосомной ДНК разной степени сохранности и качества секвенирования. За прошедшие 4 года число опубликованных образцов древней ДНК выросло на порядок, а это накладывает ограничения на попытки повторить аналогичный обзор по вновь поступившим данным. Он либо намного превысит по объему формат журнальной статьи, причем устареет еще до публикации, либо ради краткости придется пожертвовать многими важными для понимания деталями. Чтобы этого избежать, можно пойти другим путем, подготовив серию тематических обзоров по ключевым данным, ориентированным на конкретные генеалогические линии и эпохи. В качестве первой статьи из запланированной серии был выбран обзор по находкам ископаемых образцов из гаплогруппы R1b. Выбор обусловлен ключевой ролью носителей этой гаплогруппы в истории Евразии, большим числом имеющихся образцов (более 700) и изученностью ее структуры.

ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ И РЕЗУЛЬТАТЫ

В настоящей работе была поставлена задача дать максимально наглядное представление об истории и географии гаплогруппы R1b на материале находок палеогенетиков, не жертвуя при этом принципиальной информацией по каждому из образцов. По мнению автора, оптимальным способом для ее решения стало бы разме-

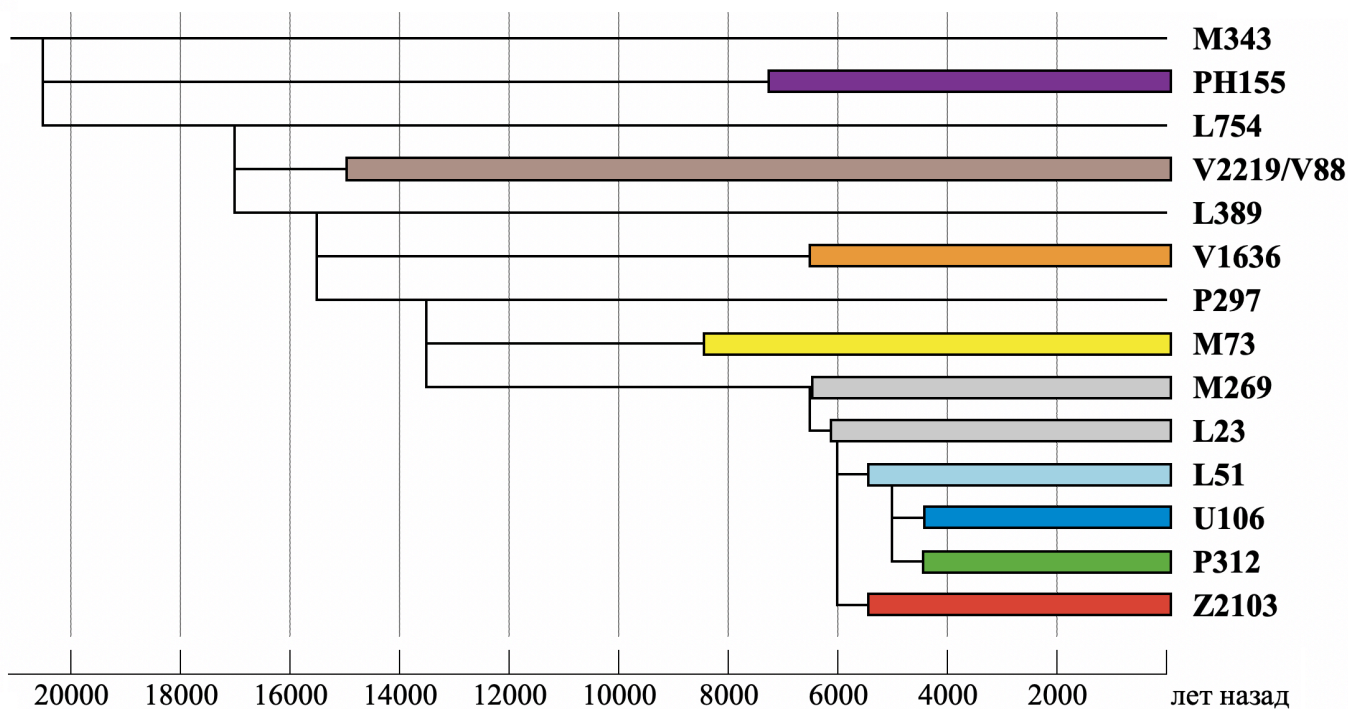


Рис. 2. Упрощенное древо гаплогруппы R1b, с указанием основных субкладов, датировок ветвления и времен жизни предков современных представителей ветвей (длина цветных прямоугольников)

щение данных в виде интерактивной карты, где каждый образец помещен в место его находки, а информация по нему открывается в виде всплывающего окна при нажатии на символ. Такая карта была составлена на платформе Google Maps, и находится по следующей ссылке: <https://www.google.com/maps/d/edit?mid=1Nj2G76Mzg-N2Znm27wQmiGntV6UNu0qC&usp=sharing>

Пример информационного окна приведен ниже (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 YTree v9.05.00 (<https://www.yfull.com/tree/R1b/>). Это дает возможности, при необходимости, быстро найти положение образца на YTree, пользуясь опцией поиска на портале YFull. Единственное исключение – субклад R-Y13200, для которого оставлено менее точное, но более привычное эквивалентное обозначение M73. 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 отдавался 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

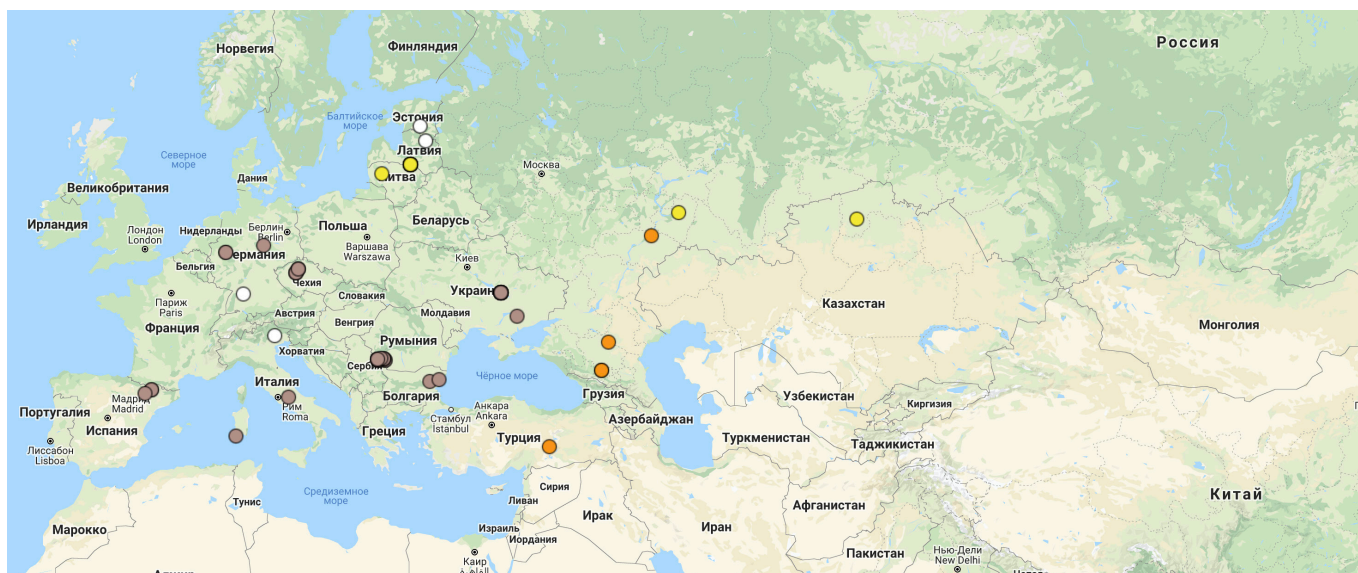


Рис. 3. Снимок экрана для слоя с образцами каменного века и энеолита от 27.11.2021

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 культуры колоколовидных кубков (Bell Beaker Culture), которой посвящен отдельный раздел данного обзора. Цвет символа соответствует принадлежности к субкладу гаплогруппы R1b, согласно приведенной ниже схеме ветвления (рис. 2). Если ни один из обозначенных на схеме субкладов не удастся определить, символ не закрашен.

За полтора десятилетия, прошедших с публикации первых данных о древней ДНК из гаплогруппы R1b, экспериментальный уровень значительно вырос, а потому для получения сопоставимых по качеству данных необходимо было провести предварительный отбор источников информации. В результате критической проверки 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. 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 ноября 2021 года на интерактивной карте размещено 786 образцов. Они распределены по 6 слоям по хронологическому принципу. По тому же принципу построен обзор данных, который не ставит целью дать исчерпывающую информацию по всему массиву (что нереально технически), а ориен-

тирован на ключевые моменты по каждой из рассматриваемых эпох.

Слой № 1. Каменный век и энеолит (рис. 3)

В слой включен 61 образец с датировками от 14000 до 5100 лет назад, плюс один более поздний (около 4300 лет назад) образец с севера Норвегии, что находится за пределами снимка экрана на рис. 3. Формально, его следовало бы рассматривать вместе с более поздними образцами, но фактически тот человек представляет древнеевропейские популяции, исчезнувшие к тому времени на континенте, но сохранившиеся на периферии. Его логичнее поместить в данный слой.

Из имеющихся данных следует, что люди из гаплогруппы R1b жили в Европе со времен палеолита (образец из Виллабруны, область Венето, Италия). Среди европейцев эпох мезолита и неолита обнаружены субклады V2219 и M73, что у наших современников встречается исключительно редко. Субклад V88, нисходящий от первого из них, найден у ряда современных народов Центральной Африки и, с очень низкой частотой, среди уроженцев Средиземноморья. Субклад M73, также ныне редкий, характерен для Центральной Азии. Европейские линии этих рано отошедших субкладов угасли, почти не оставив следов. Тем не менее, прямые потомки людей из ныне угасших линий, что присутствовали в мезолитический нарвской культуре Прибалтики (желтые кружки на рис. 3), по сей день живут в Латвии, как выяснилось при анализе данных этнического латыша, зарегистрировавшегося на портале YFull под номером YF74287 (<https://www.yfull.com/tree/R-BY15590/>). На проекте R1b Basal Subclades к той же крайне редкой ветви BY15590/ принадлежат также единичные участники из Великобритании, Германии, Чехии, Италии и Испании. Из имеющихся данных можно заключить, что носители субкладов V2219 и M73 входили в состав древнего населения Европы до прихода земледельческих племён из Малой Азии. Основной Y-гаплогруппой древних евро-

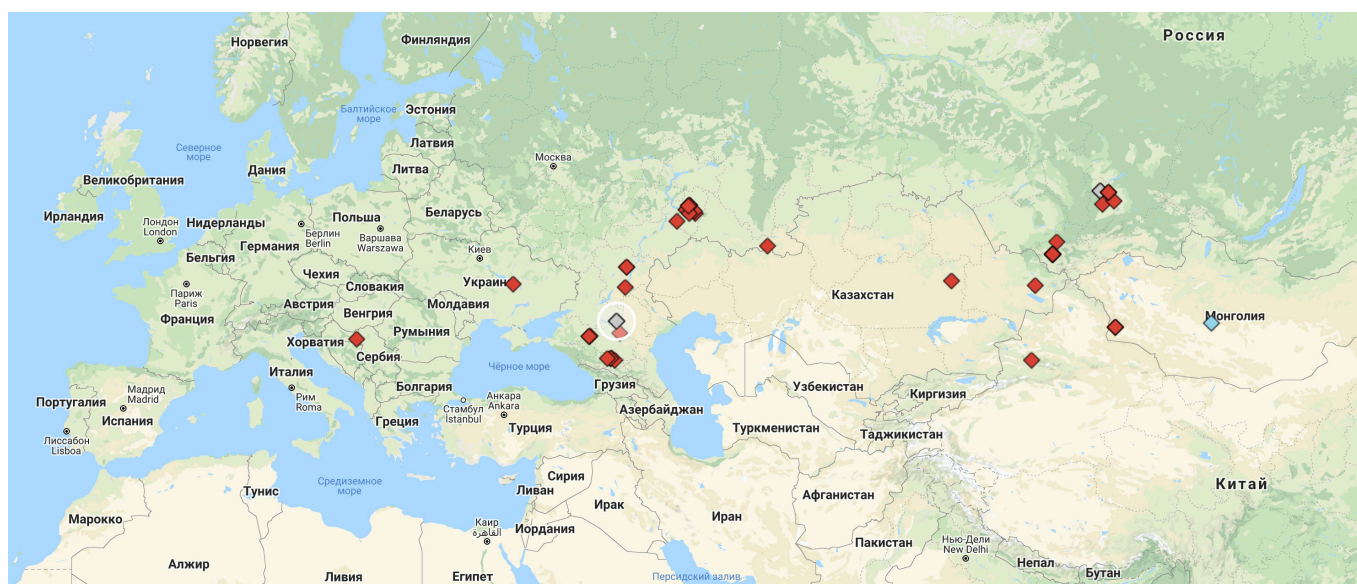


Рис. 4. Снимок экрана для слоя с образцами из Ямной и родственной ей культуры от 27.11.2021

пейцев была I2. Ветви гаплогруппы R1b были у них, очевидно, минорными линиями.

За пределами Европы в данной выборке имеется всего 2 образца. Первый – человек из Ботайской культуры на севере Казахстана, живший около 5300 лет назад. У него определили ветвь L1432 – самую демографически успешную линию «желтого» субклада M73, что по сей день встречается у казахов и других степных народов. Второй – человек из городища Арслантепе на востоке Турции, датируемый 5200 годами назад. Он представляет очень редкий «оранжевый» субклад V1636, до сих пор встречающийся в Анатолии у единичных участников региональных ДНК-проектов. Как можно заключить из карты, во времена энеолита география этой редкой ветви была шире, и захватывала Северный Кавказ (майкопская культура) и Поволжье (хвалынская культура).

Слой № 2. Ямная и родственные ей археологические культуры (рис. 4)

По степным культурам ранней бронзы (ямная, афанасьевская, полтавкинская, катакомбная) проводились систематические исследования, а потому для них в настоящее время доступны данные по 52 образцам гаплогруппы R1b с датировками от 5100 до 4200 лет назад. Все образцы из выборки с приемлемым для надежной расшифровки покрытием принадлежат к «красному» субкладу Z2103. Обращает на себя внимание необычайно большой географический размах находок. Уже 5100-4900 лет назад люди из этой ветви жили на территории Самарской и Томской областей, а также в Монголии. Немногим уступают им по датировкам образцы из Казахстана и с Северного Кавказа. Согласно расчетам специалистов из YFull, общий предок всех этих людей жил в интервале между 6000 и 4900 годами назад, то есть всего за несколько сот лет до времен, когда люди из ямной культуры прикаспийских степей и афанасьевской культуры верховьев Оби и Енисея уже осели в тех местах. Налицо демографический взрыв, о природе ко-

торого пока нет ясности. В известных на сегодняшний день более ранних образцах R1b пока не нашли носителей субклада Z2103, равно как родительского для него M269. Образно говоря, эти люди выскочили, как чертик из табакерки.

За пределами зоны степей и лесостепей на карте находится образец I3499 из Хорватии, датируемый 4780-4655 годами назад. Археологи отнесли его к вучедольской культуре позднего энеолита. Балканские культуры того периода М. Гимбутас и ее последователи связывали с одной из ранних волн миграций «индо-европейцев» из степей Восточной Европы (Anthony 2007: 340-370). Принадлежность образца к субкладу Z2103 не противоречит такой трактовке. К сожалению, по Балканам того времени крайне мало данных ископаемой ДНК, а потому неизвестно, насколько массовой была та миграция и какие регионы она захватила.

Слой № 3. Культура колоколовидных кубков и синхронные ей культуры Европы (рис. 5)

Захоронения культуры колоколовидных кубков (ККК) целенаправленно исследовались палеогенетиками, а это позволяет считать данные достаточно репрезентативными. В слое размещено 135 образцов, которые в оригинальных работах записаны как принадлежащие людям из ККК. На карте они обозначены звездочками. К ним добавлено 27 образцов, отнесенных археологами к другим культурам, либо не снабженных комментариями по археологическому контексту. Все они охватывают промежуток времени между 4850 и 3950 годами назад, то есть со сдвигом в 250-400 лет по отношению к образцам из предыдущего слоя. Практически все они, за редкими исключениями, принадлежат к субкладу L51, что является ровесником «степного» Z2103.

Образцы, что не входят в субклад L51, весьма показательны. Во-первых, это два образца из большого некрополя на территории Барселоны, датируемые 4600-4400 годами назад (Olalde et al. 2018). Погребения

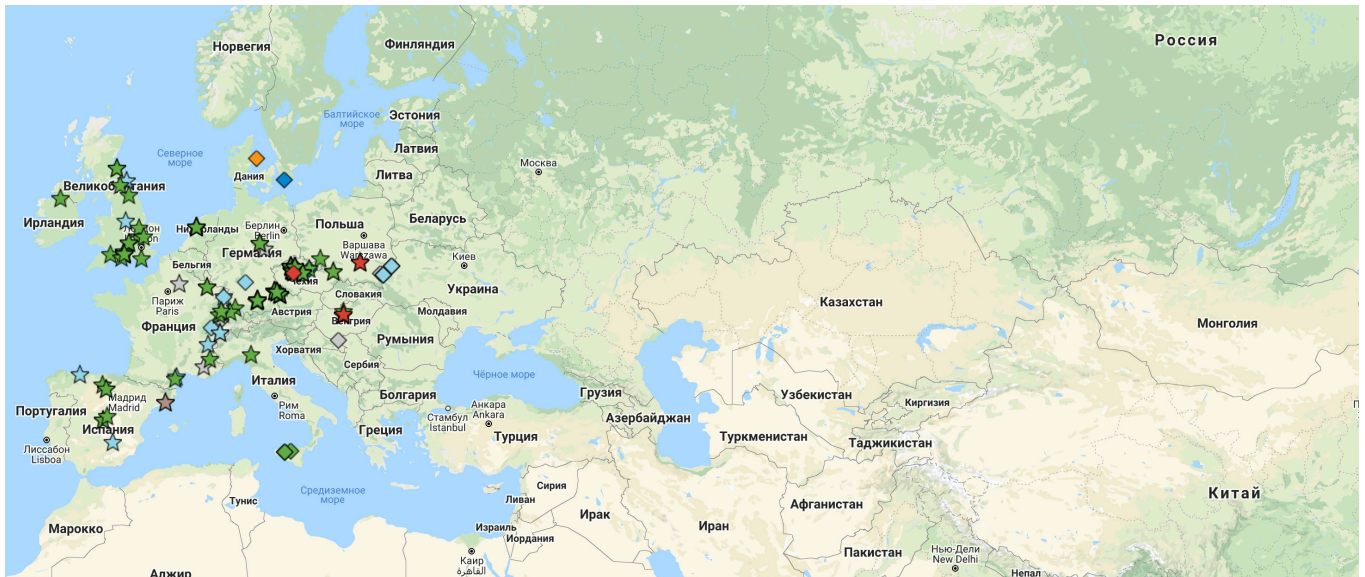


Рис. 5. Снимок экрана для слоя с образцами из Европы ранней бронзы от 27.11.2021

в некрополе (всего их около 9000) сделаны по характерному для ККК обряду, но эти два человека представляют древний европейский субклад V2219, о котором уже говорилось ранее. Кажущийся выброс, тем не менее, вписывается в результаты по Испании и Португалии, где около половины исследованных образцов из захоронений ККК оказались носителями гаплогрупп Старой Европы: I2, G2a и, в данном примере, R1b-V2219. Второе исключение – это 3 более поздних (4300–4200 лет назад) образца из Венгрии и Польши, также из захоронений ККК. У них подтвержден субклад Z2103, характерный для носителей ямной и родственных ей культур степной зоны. Насколько закономерно появление носителей этого субклада на восточной периферии ККК, пока неизвестно из-за отсутствия данных с теми же датировками с примыкающих территорий Украины и Румынии. В-третьих, это единственный образец RISE1281 из Дании с датировкой 4234–1985 лет назад, у которого определили редкий «оранжевый» субклад V1636 (Egffjord et al. 2021). Генетические связи культуры одиночных погребений, из которой поступил образец, являются предметом дебатов.

Что касается остальных образцов «западного» субклада L51, то самые ранние из них поступили из Чехии, с датировками от 4850 до 4700 лет назад (Paras et al. 2021). Это 4 находки из трех разных могильников (что исключает близкое родство), отнесенные к раннему этапу культуры шнуровой керамики (КШК). Образец PNL001, предположительно, принадлежит к субкладу R1b-U106 (см. рис. 1), для остальных удастся продвинуться только до уровня R1b-L51>L151. Это не единственные носители КШК в данном слое. К той же культуре отнесено 13 образцов из Чехии, Германии и Польши с датировками от 4850 до 4300 лет назад. Количественно они заметно уступают носителям гаплогруппы R1a, что доминирует в данной культурной общности, но численность и географический разброс образцов из R1b не позволяют отнести их в категорию «визитеров». Очевидно, генеалогические линии людей из КШК не были столь одно-

родны, как это представлялось до находок последних двух лет из Польши и Чехии.

В отличие от людей из культуры шнуровой керамики, для носителей культуры колоколовидных кубков пока выявляется более однородный состав Y-хромосомных линий, за исключением Пиренейского полуострова, о чем уже говорилось выше. Практически все образцы с приемлемым для углубленного анализа покрытием принадлежат к субкладу R1b-P312, причем нисходящие от него ветви уже в ту эпоху оказываются разделены территориально, совпадая во многом с современной географией: на Британских Островах и на северо-западе континентальной Европы это ветвь L21, а в Центральной Европе – U152. В последней особо выделяется находящаяся на ступеньку ниже ветвь L2, что подтверждена для 44 образцов из Чехии, Германии, Франции, Швейцарии, Польши и Венгрии с датировками между 4350 и 4000 годами назад. Согласно расчетам специалистов компании YFull, ветвь R1b-P312>U152>L2 разделилась с параллельными ей ветвями субклада U152 в интервале 5300–3700 лет назад, то есть практически в то же самое время. Это подразумевает очень быстрый численный рост и высокую мобильность рода, за несколько столетий заселившего обширные территории в Центральной Европе. Этот демографический сценарий совпадает с тем, что имел место за 7 столетий до того в евразийских степях с субкладом R1b-Z2103, и его движущие силы также пока остаются неясными.

Слой № 4. Бронзовый век (рис. 6)

В слой включено 234 образца с датировками от 4200 до 2500 лет назад, то есть временами, последовавшими за ККК в Европе и синхронными ей культурами евразийских степей. К ним добавлен более ранний (4520–4430 лет назад) образец I1635 из Армении, поскольку тот не попадает ни в одну из ранее составленных категорий. По данному промежутку времени систематические исследования проводили на Пиренейском полуострове, в Британии, Швейцарии, Чехии, на юге Германии,

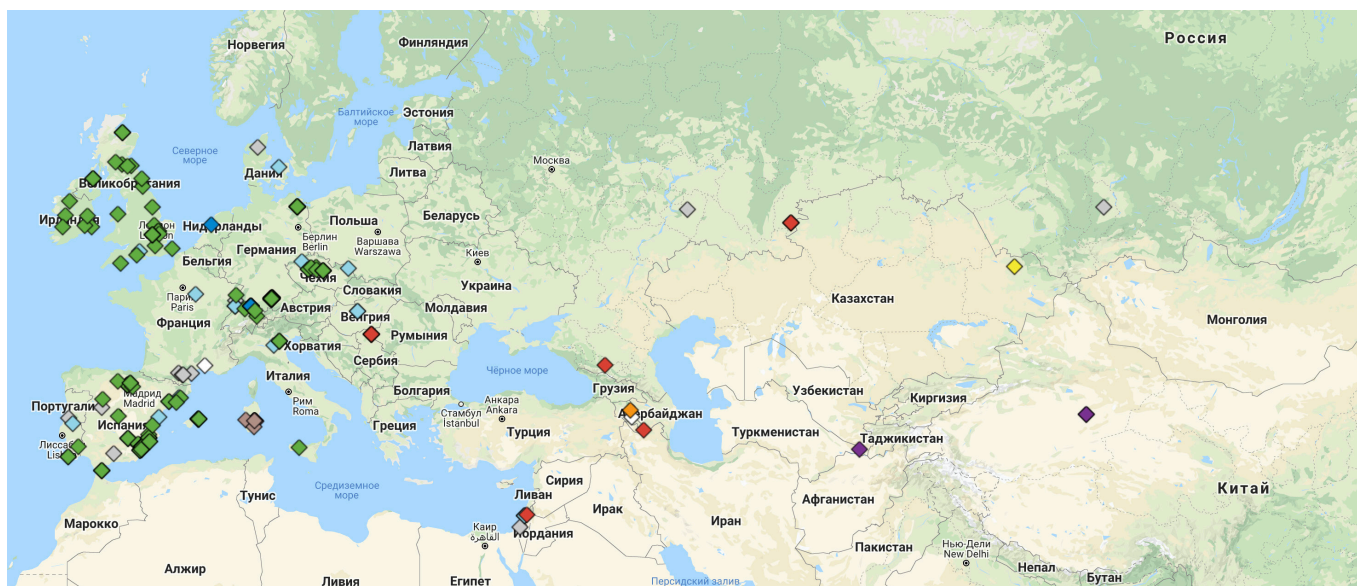


Рис. 6. Снимок экрана для слоя с образцами бронзового века от 27.11.2021

на о. Сардиния, в Леванте, зоне евразийских степей и Сибири.

Обращает на себя внимание резкое снижение числа находок R1b в восточной части ареала при том, что общее число образцов там исчисляется многими десятками. Линии, восходящие к ямной, афанасьевской и бо-тайской культурам, уступают место ветвям из субклада R1a-Z93, а также местным линиям из гаплогрупп C, N и Q. Носители субклада R1b-Z2103 по сей день живут в этом регионе, но их доля невелика, на уровне единиц процентов. На территории Узбекистана и Синьцзян-Уйгурского Автономного района КНР найдены образцы из очень рано отошедшей «темно-фиолетовой» ветви RН155, носители которой, по-видимому, не покидали Азию за более, чем 20 тысяч лет своего отдельного существования. Результаты из Синьцзяна, полученные от мумий из бассейна реки Тарим (Zhang et al. 2021), оказались в противоречии с популярной среди лингвистов гипотезой, что те люди эпохи бронзы были ранними мигрантами из Европы, носителями языков тохарской группы индоевропейской семьи (Mallory and Mair 2000). Очевидно, первых носителей тохарских языков следует искать среди других древних народов.

В Западной Европе люди из субклада R312 продолжают занимать тот же ареал что ранее, с тем же географическим распределением ветвей L21 и U152. К ним добавляется ветвь R1b-R312>DF27, определенная у 34 образцов из Испании и одного из Франции. Современная география этой ветви также во многом совпадает с той, что зафиксирована в эпоху бронзы. Несколько неожиданно, в захоронениях эпохи бронзы обнаружено крайне мало носителей субклада U106, ныне одной из самых больших по численности линий гаплогруппы R1b. Их на данный момент всего два – из Чехии, с неустановленной датировкой, и из Нидерландов, 3770-3630 лет назад. Причина «неуловимости», вероятно, вызвана отсутствием данных по Ютландии, северу Германии и югу Скандинавского полуострова в этот промежуток времени. Все, что пока имеется – это данные по погиб-

шим в битве на реке Толлензе в Мекленбурге. Носителей R1b-U106 среди них не нашли. Либо они тогда (около 3200 лет назад) жили где-то в другом месте, либо находились среди победивших в битве, местонахождение останков которых неизвестно. Из других результатов по бронзовому веку можно отметить открытие «заповедника Старой Европы» на Сардинии. Гаплогруппа R1b в эпоху бронзы там представлена древним субкладом V88, исчезнувшим из находок в континентальной Европе. Его носители по-прежнему живут на Сардинии, но их доля за прошедшие 3000 лет сильно уменьшилась.

Наконец, отдельно следует сказать об образцах с Ближнего Востока и из Закавказья. Их очень мало на фоне находок из доминирующей в регионе гаплогруппы J, но они весьма показательны. Упомянутый выше ранний образец из Армении принадлежит к «оранжевому» субкладу V1636, уже известному по образцу из Турции эпохи энеолита. Более поздним временем, 3200-2900 лет назад, датируются образцы из субклада Z2103, что в настоящее время является основной линией у восточных армян и ассирийцев. Путь миграции их предков в Закавказье пока неизвестен. Они дошли даже до Палестины, как выяснилось при исследовании захоронений времен поздней бронзы. По библейской хронологии, это период Судей, последовавший за вторжением древнееврейских племен. Ветхий Завет неоднократно упоминает поселившихся в Палестине выходцев из Малой Азии. Например, Урию Хеттеянина, первого мужа Вирсавии, матери царя Соломона. Хеттами (хеттеями в Синодальном переводе) в Ветхом Завете, по-видимому, называли переселенцев с территории многонационального Хеттского царства, вне зависимости от их этничности. Данные ископаемой ДНК по империи хеттов пока отсутствуют, но 5 образцов R1b-M269 из Израиля периода Судей дают косвенное указание, что этот субклад был одной из важных линий Анатолии той эпохи.

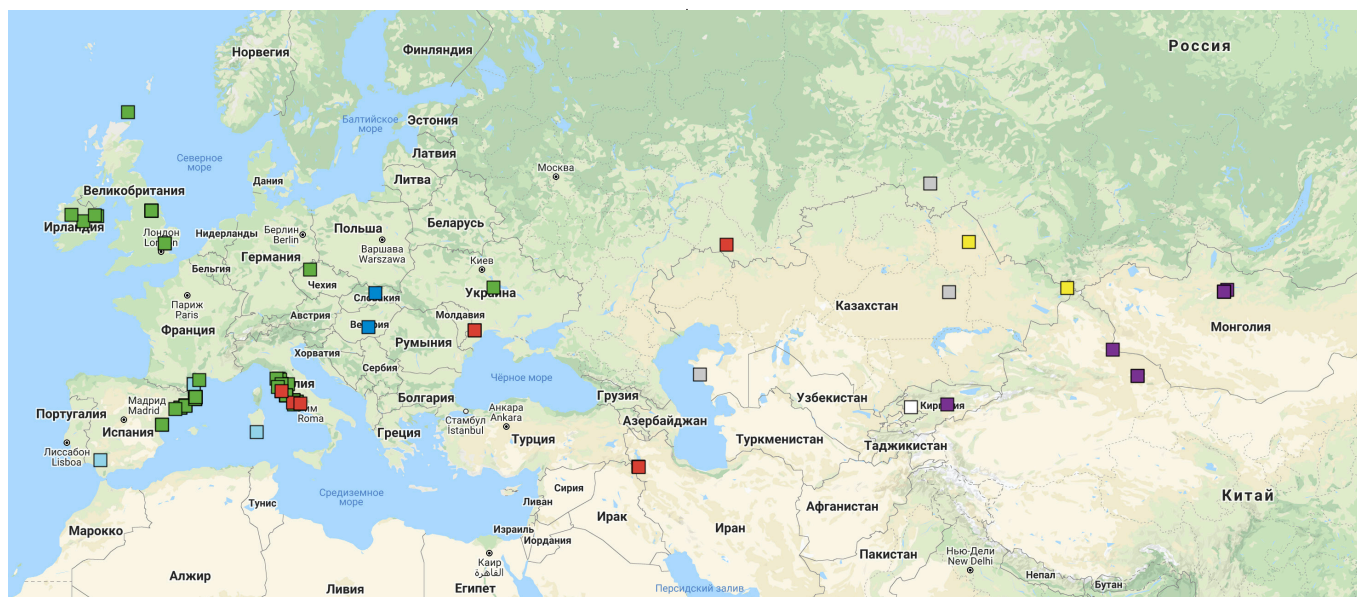


Рис. 7. Снимок экрана для слоя с образцами эпохи железа от 27.11.2021

Слой № 5. Железный век (рис. 7)

В этот слой занесено 90 образцов с датировками от 2850 до 1400 лет назад. Активность исследователей в Европе идет на убыль в сравнении с эпохой бронзы, а потому систематические данные имеются только по Испании, Британии и Италии. Центр внимания вновь перешел к зоне евразийских степей и Центральной Азии.

Результат налицо – в степных образцах продолжают находки носителей субкладов Z2103 и M73, присутствующих в регионе со времен энеолита. Древний центрально-азиатский субклад RН155 на этот раз определен для 8 образцов, в основном из Монголии периода сюнну, а именно 2300-2000 лет назад. Обращает на себя внимание также человек, похороненный 2650-2470 лет назад в скифском кургане на территории Черкасской области Украины. Это образец scy009, у которого надежно определен субклад R1b-P312>U152>L2 (Krzewinska_2018). Эта ветвь была основной генеалогической линией у людей из ККК в Центральной Европе и остается таковой для итальянцев, швейцарцев и южных немцев. Насколько линия этого «кельтоскифа» была распространена среди степных народов той эпохи, пока неизвестно из-за отсутствия какой-либо статистики.

Ценную информацию в этом слое несут данные по Италии, с датировками от 2800 до 1600 лет назад. Вполне ожидаемо, в области Лацио времен Республики и Империи чаще других встречается наиболее распространенная в современной Италии ветвь U152, но есть также образцы из «степного» субклада Z2103. На рис. 7 они перекрывают образцы из других ветвей, что несколько дезориентирует. Их появление вряд ли можно назвать сюрпризом, если принять во внимание заметную долю Z2103 на соседнем Балканском полуострове. Появившиеся в сентябре 2021 года данные по захоронениям этрусков из Центральной Италии впервые позволили получить независимую от мнений историков

информацию о происхождении этого народа (Posth et al. 2021). Преобладающий у них субклад R1b-U152 дает основание говорить об их местных корнях, вопреки популярной еще с античности гипотезе о миграции этрусков из Восточного Средиземноморья. По Испании и Великобритании времен Римской Империи наблюдается перевес ветвей P312>DF27 и P312>L21, соответственно, также, как в эпоху бронзы и в наше время. Если проследить ветви U152, DF27 и L21 до времен ККК, то можно сделать вывод, что их нынешнее географическое распределение сложилось еще в ту давнюю эпоху. Наконец, субклад U106 понемногу начинает выходить из тени, где он пребывал предыдущие 2500 лет. Его носителей обнаруживают в Англии, Норвегии и Словакии первых веков нашей эры.

Слой № 6. Средние Века и Новое Время (рис. 8)

Слой охватывает 185 образцов от раннего Средневековья (VI век н.э.) до XIX века. Основной вклад в статистику внесли исследования по захоронениям викингов, германских племен алеманов и лангобардов, а также по средневековой Ирландии, Италии и Испании.

Значительную часть образцов составляют представители германских народов, а потому субклад U106 на этот раз закономерно оказывается одним из самых больших по численности. Несколько неожиданно, его носителей не обнаружили в скандинавских захоронениях в Старой Ладогге и Эстонии. Гаплогруппа R1b как таковая оказалась минорной у «варягов» к востоку от Балтики, в отличие от тех, кто осел в Северной Атлантике. Возникает вопрос, насколько однородными в этническом отношении были викинги одноименной эпохи. Ответа на него пока нет.

Азия также внесла вклад в статистику. Данные по гаплогруппе R1b в Монголии пополнились после недавнего масштабного исследования (Wang 2021). В средневековых образцах, как и в более ранних, определе-

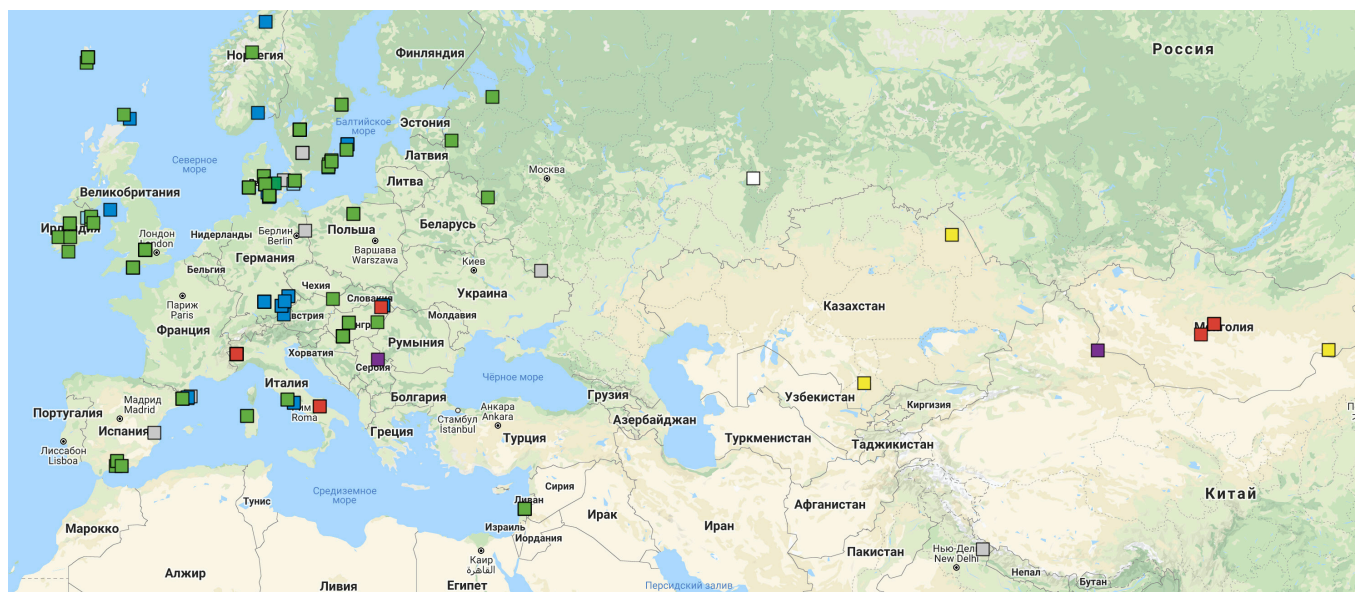


Рис. 8. Снимок экрана для слоя с образцами эпохи Средневековья и Нового Времени от 27.11.2021

ны субклады RН155, M73 и Z2103. Образец из субклада M73 поступил из погребального комплекса на востоке Монголии, о котором сообщалось ранее как о первой найденной усыпальнице высшей знати Монгольской Империи (Lkhagvasuren et al. 2016). Либо это один из похороненных там принцев, либо их не очень дальний родственник. Определенный у средневекового монгола снип Y20747 совпадает с выводом, что был сделан автором этих строк для опубликованного несколько лет назад гаплотипа («И снова Чингисхан» <http://pereformat.ru/wp-content/uploads/2018/12/Rozhanskii-Tatars.pdf>).

ОБСУЖДЕНИЕ

Главной задачей настоящего обзора было предоставить данные по ископаемой ДНК из гаплогруппы R1b в качестве источника для дальнейшей работы, а потому детальное их обсуждение не входило в планы. Более важной представляется задача указать пробелы, что на данном этапе затрудняют дальнейшую работу по историческим реконструкциям. Как можно видеть из онлайн-карты и снимков с ее слоев (рис. 3-8), информация по ископаемой ДНК распределена очень неравномерно по регионам и эпохам, изобилуя пробелами. В первую очередь, это касается Русской равнины и Балканского полуострова, по которым практически нет данных не только по гаплогруппе R1b, но и по ископаемой ДНК как таковой в период от 7000 лет назад до Средневековья.

В лагуну попадает эпоха, когда, по оценкам археологов, в степной зоне Восточной Европы зародились общности, из которых выводятся две важнейшие культуры последующего периода – ямную и культуру шнуровой керамики. В работах палеогенетиков их объединяют несколько жаргонным термином «степное наследство» (steppe ancestry). Самые ранние образцы соответствующих культур из Самарской области и Чехии принадлежат к разным субкладам гаплогруппы R1b, причем

уже в ту эпоху они значительно разошлись. По данным YFull, «восточный» субклад Z2103 и «западный» L51 разделились 6100±600 лет назад, то есть за тысячелетие до появления обеих культур. Если популяция, к которой принадлежал общий предок обоих субкладов, действительно обитала в степях Восточной Европы, то для подтверждения необходимо иметь данные по той эпохе, причем не из одной точки, а из разных, чтобы считать их репрезентативными. Пока таких данных нет, а потому вопрос остается открытым, также как вопрос о взаимодействии тех ранних популяций с группами населения, у которых преобладала гаплогруппа R1a. Входили они в состав одних и тех же археологических культур, либо имели совершенно разные корни, пока неизвестно.

Недостаточные данные по Балканскому полуострову не позволяют проследить пути прихода в регион людей из субклада R1b-Z2103 (возможно, также R1b-L51), что можно предположить, исходя из современной статистики по балканским странам. То же самое можно сказать про Малую Азию и Закавказье эпохи бронзы. Единичные образцы R1b не дают сколько-нибудь связной картины о путях миграций и связи с теми или иными народами из письменных источников Ближнего Востока.

Несмотря на обилие данных, по-прежнему остается неясным происхождение ныне доминирующего в Западной Европе субклада R1b-P312. Самые ранние образцы с подтвержденным снипом P312 имеют датировки в интервале 4600-4400 лет назад. Они появляются синхронно (с учетом погрешности радиоуглеродного метода) на территории Нидерландов, Германии, Франции и Испании. В тот же или несколько более поздний период попадают остальные образцы из культуры колоковидных кубков, по которым нет прямых радиоуглеродных датировок. К какой культурной общности принадлежал предок субклада P312, живший 4800±500 лет назад (YTree v9.05.00), и где проходила начальная стадия

роста, до вхождения в ККК, данных пока нет. Раннее географическое расхождение его дочерних ветвей согласуется с демографическим сценарием «разворачивания на марше». А именно, нисходящие линии зарождались в ходе быстрого расселения рода, оседая на новых территориях. Исходный пункт миграции все еще неизвестен, и для его поиска необходимы новые данные, в том числе из регионов, пока не исследованных палеогенетиками.

По второму по численности европейскому субкладу R1b-U106 ранних образцов крайне мало, но его обнаружение в культуре шнуровой керамики и в захоронении ранней бронзы в Швеции (образец RISE98) позволяют связать его зарождение (также 4800 ± 500 лет назад) с данной культурной общностью. В отличие от субклада R312, структура его дочерних ветвей дает основание считать, что носители U106 длительное время жили на ограниченной территории, а потому нисходящие линии полностью перемешались в ее пределах. Когда география субклада стала расширяться, численные соотношения дочерних линий остались почти неизменными во всем ареале, как это следует из современной статистики. Такой демографический сценарий согласуется с тем, что известно по истории германских народов, но для его обоснования необходимы данные из все еще не исследованных частей Северной Европы. Когда недостающие данные по ранней истории субклада R1b-M269 станут доступны, это позволит выяснить, насколько обоснована наиболее популярная сейчас курганная гипотеза возникновения индоевропейской языковой семьи, а также узнать новые, ранее недоступные детали формирования современных народов Европы.

Наконец, недавние исследования этрусков и людей из бассейна Тарима дают наглядный пример, как данные древней ДНК выявляют несостоятельность, казалось бы, вполне убедительных исторических гипотез о происхождении тех народов. Прямые данные перевесили большой массив косвенных доводов, подверженных субъективным мнениям.

ВЫВОДЫ

В гаплогруппе R1b собран и систематизирован материал из десятков научных публикаций. Данные по ископаемым образцам представлены в едином формате, что должно облегчить работу как для общего знаком-

ства с материалом, так и для исследований по более узкой тематике. Статистика по более, чем 700 образцам дает возможность выявить факты, что ранее были неизвестны. В частности, удается проследить историю европейских ветвей гаплогруппы R1b, начиная с позднего палеолита. Их носители из субкладов V2219, V1636 и M73 входили в качестве минорных линий в европейские популяции мезолита и неолита, но почти полностью исчезли к началу эпохи бронзы. Происхождение доминирующего ныне субклада R1b-M269 пока неизвестно из-за отсутствия образцов с подтвержденным снippetом M269 ранее 5100 лет назад. Нисходящие от него субклады Z2103 и P312 в эпоху ранней бронзы представлены на карте большим числом образцов из евразийских степей и Западной Европы, соответственно. Субклад Z2103 оказался доминирующей линией в культурах ранней бронзы из евразийских степей, включая ямную культуру, но его отсутствие в образцах той же эпохи из Центральной и Западной Европы, а также малое значение лошади в хозяйственном укладе тех групп людей ставят под сомнение основные пункты курганной гипотезы о вторжении конных орд «индоевропейцев». Научная судьба гипотезы сейчас во многом зависит от анализа до сих пор не исследованных образцов более раннего периода. Данные по субкладу R1b-P312 позволили решить спор школ «диффузионистов» и «миграционистов» относительно распространения культуры колоколовидных кубков в пользу последних, что следует считать важным достижением палеогенетики. Сведения по материальной культуре и антропологии не давали перевеса ни одной из точек зрения. Данные по Италии эпохи железа позволили приблизиться к решению многовековой загадки о происхождении этрусков, оказавших большое влияние на древнеримскую цивилизацию. Вопреки мнению Геродота и многих современных специалистов, у них оказались местные корни. Данные по Средним Векам выявили непропорционально низкую долю гаплогруппы R1b в захоронениях по скандинавскому обряду в Эстонии и на северо-западе России, в сравнении с Северной Атлантикой той же эпохи викингов. Столь заметное расхождение не вытекало из имевшихся до того сведений по истории Северной Европы, а потому новые результаты должны дать материал для ее уточнения, в том числе по ранней истории Руси.

ЛИТЕРАТУРА

- Рожанский 2017 - Рожанский И.Л. Исторические гаплогруппы: обзор данных по ископаемой ДНК // Исторический формат. 2017. № 1-2. С. 92-114.
- 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.
- 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.
- Broushaki et al. 2016 - Broushaki F. et al. Early Neolithic genomes from the eastern Fertile Crescent // Science. 2016. Vol. 353. № 6298. S. 499-503.

- Brunel et al. 2020** - Brunel S. et al. Ancient genomes from present-day France unveil 7,000 years of its demographic history // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2020. Vol. 117. № 23. S. 12791-12798.
- 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.
- Cassidy 2017** - Cassidy L. A Genomic Compendium of an Island: Documenting Continuity and Change across Irish Human Prehistory. PhD Thesis: Trinity College Dublin. School of Genetics & Microbiology. GENETICS, 2018.
- Cassidy et al. 2016** - Cassidy L.M. et al. Neolithic and Bronze Age migration to Ireland and establishment of the insular Atlantic genome // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2016. Vol. 113. № 2. S. 368-373.
- Csáky et al. 2020** - Csáky V. et al. Early medieval genetic data from Ural region evaluated in the light of archaeological evidence of ancient Hungarians // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10. article № 19137.
- 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. Muzeum Archeologiczne w Gdańsku, 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.
- Egffjord et al. 2021** - Egffjord A.F.-H. et al. Genomic Steppe ancestry in skeletons from the Neolithic Single Grave Culture in Denmark // *PLoS ONE*. 2021. Vol. 16. № 1. article № e0244872.
- Feldman et al. 2019** - Feldman M. et al. Ancient DNA sheds light on the genetic origins of early Iron Age Philistines // *Science Advances*. 2019. Vol. 5. № 7.
- Fernandes et al. 2020** - Fernandes D.M. et al. The spread of steppe and Iranian-related ancestry in the islands of the western Mediterranean // *Nature Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 4. S. 334-345.
- Freilich et al. 2021** - Freilich S. et al. Reconstructing genetic histories and social organisation in Neolithic and Bronze Age Croatia // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. article № 16729.
- Fu et al. 2016** - Fu Q. et al. The genetic history of Ice Age Europe // *Nature*. 2016. Vol. 534. S. 200-205.
- 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.
- Gonzales-Fortes et al. 2017** - González-Fortes G. et al. Paleogenomic evidence for multi-generational mixing between Neolithic farmers and Mesolithic hunter-gatherers in the Lower Danube Basin // *Current Biology*. 2017. Vol. 27. № 12. S. 1801-1810.
- Haber et al. 2018** - Haber M. et al. A transient pulse of genetic admixture from the crusaders in the near east identified from ancient genome sequences // *American Journal of Human Genetics*. 2019. Vol. 104. № 5. S. 977-984.
- 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.
- Hofmanová 2017** - Hofmanová Z. Palaeogenomic and biostatistical analysis of ancient DNA data from Mesolithic and Neolithic skeletal remains. PhD Thesis. Johannes Gutenberg-Universität Mainz, 2017.
- 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.
- 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.
- Jones et al. 2017** - Jones E.R. et al. The Neolithic transition in the Baltic was not driven by admixture with early European farmers // *Current Biology*. 2017. Vol. 27. № 4. S. 576-582.
- Krause-Kyora et al. 2018** - Krause-Kyora B. et al. Neolithic and medieval virus genomes reveal complex evolution of hepatitis B // *eLife*. 2018. Vol. 7. article № e36666.
- 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.
- Krzewińska et al. 2021** - Krzewińska M. et al. Related in death? A curious case of a foetus hidden in bishop Peder Winstrup's coffin in Lund, Sweden // *Journal of Archaeological Science: Reports*. 2021. Vol. 37. article № 102939.
- Lazaridis et al. 2016** - Lazaridis I. et al. Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East // *Nature*. 2016. Vol. 536. S. 419-424.
- 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.
- Lipson et al. 2017** - Lipson M. et al. Parallel palaeogenomic transects reveal complex genetic history of early European farmers // *Nature*. 2017. Vol. 551. S. 368-372.
- Lkhagvasuren et al. 2016** - Lkhagvasuren et al. Molecular genealogy of a Mongol Queen's family and her possible kinship with Genghis Khan // *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11. № 9. article № e0161622.
- Mallory and Mair 2000** - Mallory J.P. and Victor H. Mair. *The Tarim Mummies: Ancient China and the Mystery of the Earliest Peoples from the West*. London: Thames and Hudson Publ., 2000. 352 s.
- Marchi et al. 2020** - Marchi N. et al. The mixed genetic origin of the first farmers of Europe // *BioRxiv*. 2020. doi: <https://doi.org/10.1101/2020.11.23.394502>

- Marcus et al. 2020 - Marcus J.H. et al. Genetic history from the Middle Neolithic to present on the Mediterranean island of Sardinia // *Nature Communications*. 2020. Vol. 11. article № 939.
- Margaryan et al. 2020 - Margaryan A. et al. Population genomics of the Viking world // *Nature*. 2020. Vol. 585. S. 390-396.
- Martiniano et al. 2016 - Martiniano R. et al. Genomic signals of migration and continuity in Britain before the Anglo-Saxons // *Nature Communications*. 2016. Vol. 7. article № 10326.
- Martiniano et al. 2017 - Martiniano R. et al. The population genomics of archaeological transition in west Iberia: Investigation of ancient substructure using imputation and haplotype-based methods // *PLoS Genetics*. 2017. Vol. 13. № 7. article № e1006852.
- 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.
- Mittnik et al. 2019 - Mittnik A. et al. Kinship-based social inequality in Bronze Age Europe // *Science*. 2019. Vol. 366. № 6466. S. 731-734.
- 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.
- Neparáczki et al. 2019 - Neparáczki 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.
- Olalde et al. 2019 - Olalde I. et al. The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years // *Science*. 2019. Vol. 363. № 6432. S. 1230-1234.
- O'Sullivan et al. 2018 - O'Sullivan N. et al. Ancient genome-wide analyses infer kinship structure in an Early Medieval Alemannic graveyard // *Science Advances*. 2018. Vol. 4. № 9 (2018). article № eaao1262.
- 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.
- Posth et al. 2021 - Posth C. et al. The origin and legacy of the Etruscans through a 2000-year archeogenomic time transect // *Science Advances*. 2021. Vol. 7. № 39. article № eabi7673.
- Rivollat et al. 2020 - Rivollat M. et al. Ancient genome-wide DNA from France highlights the complexity of interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers // *Science Advances*. 2021. Vol. 6. № 22. article № eaaz5344.
- Saupe et al. 2021 - Saupe T. et al. Ancient genomes reveal structural shifts after the arrival of Steppe-related ancestry in the Italian Peninsula // *Current Biology*. 2021. Vol. 31. № 12. S. 2576-2591.
- Schiffels et al. 2016 - Schiffels S. et al. Iron Age and Anglo-Saxon genomes from East England reveal British migration history // *Nature Communications*. 2016. Vol. 7. article № 10408.
- Seguin-Orlando et al. 2021 - Seguin-Orlando A. et al. Heterogeneous Hunter-Gatherer and Steppe-Related Ancestries in Late Neolithic and Bell Beaker Genomes from Present-Day France // *Current Biology*. 2021. Vol. 31. № 5. S. 1072-1083.
- 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.
- Skourtanioti et al. 2020 - Skourtanioti E. et al. Genomic History of Neolithic to Bronze Age Anatolia, Northern Levant, and Southern Caucasus // *Cell*. 2020. Vol. 181. № 5. S. 1158-1175.
- Unterlander 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.
- Valdiosera et al. 2018 - Valdiosera C. et al. Four millennia of Iberian biomolecular prehistory illustrate the impact of prehistoric migrations at the far end of Eurasia // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018. Vol. 115. № 13. S. 3428-3433.
- Van den Brink et al. 2017 - Van den Brink, E.C.M. et al. A Late Bronze Age II clay coffin from Tel Shaddud in the Central Jezreel Valley, Israel: context and historical implications // *Levant*. 2017. Vol. 49. № 2. S. 105-135.
- 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.
- Villalba-Mouco et al. 2019 - Villalba-Mouco V. et al. Survival of Late Pleistocene hunter-gatherer ancestry in the Iberian Peninsula // *Current Biology*. 2019. Vol. 29. № 7. S. 1169-1177.
- Villalba-Mouco et al. 2021 - Villalba-Mouco V. et al. Genomic transformation and social organization during the Copper Age-Bronze Age transition in southern Iberia // *Science Advances*. 2021. Vol. 7. № 47.
- 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. 2020a - Wang C.-C. et al. Genomic Insights into the Formation of Human Populations in East Asia // *BioRxiv*. 2020. doi: <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03336-2>
- Wang et al. 2020b - Wang K. et al. Ancient genomes reveal complex patterns of population movement, interaction, and replacement in sub-Saharan Africa // *Science Advances*. 2020. Vol. 6. № 24. article № eaaz0183.
- 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.

Žegarac et al. 2021 - Žegarac A. et al. Ancient genomes provide insights into family structure and the heredity of social status in the early Bronze Age of southeastern Europe // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. article № 10072.
Zhang et al. 2021 - Zhang F. et al. The genomic origins of the Bronze Age Tarim Basin mummies // *Nature*. 2021. Vol. 599. S. 256-261.

REFERENCES

- 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].
- 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].
- Broushaki et al. 2016 - Broushaki F. et al. Early Neolithic genomes from the eastern Fertile Crescent, in: *Science*, 2016, Vol. 353, № 6298, pp. 499-503 [in English].
- Brunel et al. 2020 - Brunel S. et al. Ancient genomes from present-day France unveil 7,000 years of its demographic history, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2020, Vol. 117, № 23, pp. 12791-12798 [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].
- Cassidy 2017 - Cassidy L. *A Genomic Compendium of an Island: Documenting Continuity and Change across Irish Human Prehistory*. PhD Thesis: Trinity College Dublin. School of Genetics & Microbiology. GENETICS, 2018 [in English].
- Cassidy et al. 2016 - Cassidy L.M. et al. Neolithic and Bronze Age migration to Ireland and establishment of the insular Atlantic genome, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, Vol. 113, № 2, pp. 368-373 [in English].
- Csáky et al. 2020 - Csáky V. et al. Early medieval genetic data from Ural region evaluated in the light of archaeological evidence of ancient Hungarians, in: *Scientific Reports*, 2020, Vol. 10, article № 19137 [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 [Genetic analysis of human remains], in: *Ciepłe. Elitarna nekropola wczesnośredniowieczna na Pomorzu Wschodnim*, red. Sławomira Wadyła, Muzeum Archeologiczne w Gdańsku [Warm. Elite early medieval necropolis in Eastern Pomerania, edited by Sławomir Wadył, Archaeological Museum in Gdańsk], 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].
- Egffjord et al. 2021 - Egffjord A.F.-H. et al. Genomic Steppe ancestry in skeletons from the Neolithic Single Grave Culture in Denmark, in: *PLoS ONE*, 2021, Vol. 16, № 1, article № e0244872 [in English].
- Feldman et al. 2019 - Feldman M. et al. Ancient DNA sheds light on the genetic origins of early Iron Age Philistines, in: *Science Advances*, 2019, Vol. 5, № 7 [in English].
- Fernandes et al. 2020 - Fernandes D.M. et al. The spread of steppe and Iranian-related ancestry in the islands of the western Mediterranean, in: *Nature Ecology & Evolution*, 2020, Vol. 4, pp. 334-345 [in English].
- Freilich et al. 2021 - Freilich S. et al. Reconstructing genetic histories and social organisation in Neolithic and Bronze Age Croatia, in: *Scientific Reports*, 2021, Vol. 11, article № 16729 [in English].
- Fu et al. 2016 - Fu Q. et al. The genetic history of Ice Age Europe, in: *Nature*, 2016, Vol. 534, pp. 200-205 [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].
- 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 [in English].
- Gonzales-Fortes et al. 2017 - González-Fortes G. et al. Paleogenomic evidence for multi-generational mixing between Neolithic farmers and Mesolithic hunter-gatherers in the Lower Danube Basin, in: *Current Biology*, 2017, Vol. 27, № 12, pp. 1801-1810 [in English].
- Haber et al. 2018 - Haber M. et al. A transient pulse of genetic admixture from the crusaders in the near east identified from ancient genome sequences, in: *American Journal of Human Genetics*, 2019, Vol. 104, № 5, pp. 977-984 [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].
- Hofmanová 2017 - Hofmanová Z. *Palaeogenomic and biostatistical analysis of ancient DNA data from Mesolithic and Neolithic skeletal remains*. PhD Thesis. Johannes Gutenberg-Universität Mainz, 2017 [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].
- 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].

- Jones et al. 2017 - Jones E.R. et al. The Neolithic transition in the Baltic was not driven by admixture with early European farmers, in: *Current Biology*, 2017, Vol. 27, № 4, pp. 576-582 [in English].
- Krause-Kyora et al. 2018 - Krause-Kyora B. et al. Neolithic and medieval virus genomes reveal complex evolution of hepatitis B, in: *eLife*, 2018, Vol., 7, article № e36666 [in English].
- 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].
- Krzewińska et al. 2021 - Krzewińska M. et al. Related in death? A curious case of a foetus hidden in bishop Peder Winstrup's coffin in Lund, Sweden, in: *Journal of Archaeological Science: Reports*, 2021, Vol. 37, article № 102939 [in English].
- Lazaridis et al. 2016 - Lazaridis I. et al. Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East, in: *Nature*, 2016, Vol. 536, pp. 419-424 [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].
- Lipson et al. 2017 - Lipson M. et al. Parallel palaeogenomic transects reveal complex genetic history of early European farmers, in: *Nature*, 2017, Vol. 551, pp. 368-372 [in English].
- Lkhagvasuren et al. 2016 - Lkhagvasuren et al. Molecular genealogy of a Mongol Queen's family and her possible kinship with Genghis Khan, in: *PLoS ONE*, 2016, Vol. 11, № 9, article № e0161622 [in English].
- Mallory and Mair 2000 - Mallory J.P. and Victor H. Mair. *The Tarim Mummies: Ancient China and the Mystery of the Earliest Peoples from the West*, London: Thames and Hudson, 2000, 352 p. [in English].
- Marchi et al. 2020 - Marchi N. et al. The mixed genetic origin of the first farmers of Europe, in: *BioRxiv*, 2020, doi: <https://doi.org/10.1101/2020.11.23.394502> [in English].
- Marcus et al. 2020 - Marcus J.H. et al. Genetic history from the Middle Neolithic to present on the Mediterranean island of Sardinia, in: *Nature Communications*, 2020, Vol. 11, article № 939 [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].
- Martiniano et al. 2016 - Martiniano R. et al. Genomic signals of migration and continuity in Britain before the Anglo-Saxons, in: *Nature Communications*, 2016, Vol. 7, article № 10326 [in English].
- Martiniano et al. 2017 - Martiniano R. et al. The population genomics of archaeological transition in west Iberia: Investigation of ancient substructure using imputation and haplotype-based methods, in: *PLoS Genetics*, 2017, Vol. 13, № 7, article № e1006852 [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].
- 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].
- Mittnik et al. 2019 - Mittnik A. et al. Kinship-based social inequality in Bronze Age Europe, in: *Science*, 2019, Vol. 366, № 6466, pp. 731-734 [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].
- O'Sullivan et al. 2018 - O'Sullivan N. et al. Ancient genome-wide analyses infer kinship structure in an Early Medieval Alemannic graveyard, in: *Science Advances*, 2018, Vol. 4, № 9 (2018), article № eaao1262 [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].
- Olalde et al. 2019 - Olalde I. et al. The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years, in: *Science*, 2019, Vol. 363, № 6432, pp. 1230-1234 [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].
- Posth et al. 2021 - Posth C. et al. The origin and legacy of the Etruscans through a 2000-year archeogenomic time transect, in: *Science Advances*, 2021, Vol. 7, № 39, article № eabi7673 [in English].
- Rivollat et al. 2020 - Rivollat M. et al. Ancient genome-wide DNA from France highlights the complexity of interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers, in: *Science Advances*, 2021, Vol. 6, № 22, article № eaaz5344 [in English].
- Rozhanskij 2017 - Rozhanskij I.L. Istoricheskie gaplokarty: obzor dannyh po iskopajemoj DNK [Historical Haplomaps: Review of ancient Y-DNA Data], in: *Istoricheskiy format [Historical format]*, 2017, № 1-2, pp. 92-114 [in Russian].
- Saupe et al. 2021 - Saupe T. et al. Ancient genomes reveal structural shifts after the arrival of Steppe-related ancestry in the Italian Peninsula, in: *Current Biology*, 2021, Vol. 31, № 12, pp. 2576-2591 [in English].
- Schiffels et al. 2016 - Schiffels S. et al. Iron Age and Anglo-Saxon genomes from East England reveal British migration history, in: *Nature Communications*, 2016, Vol. 7, article № 10408 [in English].

- Seguin-Orlando et al. 2021 - Seguin-Orlando A. et al. Heterogeneous Hunter-Gatherer and Steppe-Related Ancestries in Late Neolithic and Bell Beaker Genomes from Present-Day France, in: *Current Biology*, 2021, Vol. 31, № 5, pp. 1072-1083 [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].
- Skourtanioti et al. 2020 - Skourtanioti E. et al. Genomic History of Neolithic to Bronze Age Anatolia, Northern Levant, and Southern Caucasus., in: *Cell*, 2020, Vol. 181, № 5, pp. 1158-1175 [in English].
- Unterlander et al. 2017 - Unterländer M. et al. Ancestry and demography of Iron Age nomads of the Eurasian Steppe, in: *Nature Communications*, 2017, Vol. 8, article № 14615 [in English].
- Valdiosera et al. 2018 - Valdiosera C. et al. Four millennia of Iberian biomolecular prehistory illustrate the impact of prehistoric migrations at the far end of Eurasia, in: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, Vol. 115, № 13, pp. 3428-3433 [in English].
- Van den Brink et al. 2017 - Van den Brink, E.C.M. et al. A Late Bronze Age II clay coffin from Tel Shaddud in the Central Jezreel Valley, Israel: context and historical implications, in: *Levant*, 2017, Vol. 49, № 2, pp. 105-135 [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].
- Villalba-Mouco et al. 2019 - Villalba-Mouco V. et al. Survival of Late Pleistocene hunter-gatherer ancestry in the Iberian Peninsula, in: *Current Biology*, 2019, Vol. 29, № 7, pp. 1169-1177 [in English].
- Villalba-Mouco et al. 2021 - Villalba-Mouco V. et al. Genomic transformation and social organization during the Copper Age–Bronze Age transition in southern Iberia, in: *Science Advances*, 2021, Vol. 7, № 47 [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. 2020a - Wang C.-C. et al. Genomic Insights into the Formation of Human Populations in East Asia, in: *BioRxiv*, 2020 doi: <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03336-2> [in English].
- Wang et al. 2020b - Wang K. et al. Ancient genomes reveal complex patterns of population movement, interaction, and replacement in sub-Saharan Africa, in: *Science Advances*, 2020, Vol. 6, № 24, article № eaaz0183 [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].
- Žegarac et al. 2021 - Žegarac A. et al. Ancient genomes provide insights into family structure and the heredity of social status in the early Bronze Age of southeastern Europe, in: *Scientific Reports*, 2021, Vol. 11, article № 10072 [in English].
- Zhang et al. 2021 - Zhang F. et al. The genomic origins of the Bronze Age Tarim Basin mummies, in: *Nature*, 2021, Vol. 599, pp. 256-261 [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