УДК 912.4

ИСТОРИЧЕСКИЕ ГАПЛОКАРТЫ: ОБЗОР ДАННЫХ ПО ИСКОПАЕМОЙ Y-ДНК

И.Л. Рожанский

Академия ДНК-генеалогии (Цукуба, Япония)
e-mail: igorrozhanskii@gmail.com
SPIN-код: 9823-3659

Авторское резюме

Проведен обзор публикаций по ископаемой Y-ДНК человека в западной Евразии за период с верхнего палеолита по начало нашей эры. Большой массив данных (более 550 образцов по состоянию на август 2017 года) дал возможность систематизировать их в виде серии карт, составленных по хронологическому принципу и отображающих координаты находок древней ДНК, а также принадлежность к основным генеалогическим линиям Евразии. Помимо использования в качестве справочного материала, гаплокарты дают возможность выявить и сформулировать ряд новых задач в исследовании древней ДНК, которые стали очевидны после систематизации исходных данных.

Ключевые слова: археология, ДНК, гаплогруппа, гаплотип.

HISTORICAL HAPLOMAPS: REVIEW OF ANCIENT Y-DNA DATA

Igor Rozhanskii

Academy of DNA-Genealogy (Tsukuba, Japan)
e-mail: igorrozhanskii@gmail.com

Abstract

Publications on ancient Y-DNA in Western Eurasia dated from Upper Paleolithic to beginning of the Common Era have been reviewed. A large dataset of over 550 samples (as on August 2017) has been arranged in a series of maps (nicknamed as haplomaps), according to the dates of human remains. Locations of ancient samples and their relatedness to the major Eurasian haplogroups have been shown of each map. Apart from being used as convenient reference data, haplomaps themselves let to determine and to formulate novel problems related to the future study of ancient DNA.

Keywords: archaeology, DNA, haplogroup, haplotype.

* * *

Палеогенетика, как по аналогии с палеонтологией можно назвать исследование ископаемой ДНК, вошла в арсенал научных методов сравнительно недавно ввиду больших экспериментальных трудностей в работе с органическим материалом, сильно пострадавшим от времени. Первые же исследования, проведенные на адекватном научном уровне, показали колоссальный потенциал новой дисциплины в изучении происхождения человека. Кульминацией первого этапа палеогенетики стало открытие нового вида (подвида?) гоминид по ДНК, извлеченной из фаланги пальца ребенка, жившего на Алтае более 40 тысяч лет назад (Krause 2010).

Археологи также оценили возможности палеогенетики в качестве независимого источника информации, и анализ ДНК из древних захоронений стал частью многих исследований в начале 2000-х. Как правило, анализировали митохондриальную ДНК в силу ее лучшей сохранности и более простой экспериментальной процедуры выделения и типирования в сравнении с Y-ДНК. Последняя намного более информативна, но вплоть до 2015 года в силу уже перечисленных причин публикации, посвященные ее анализу, были редким событием, пока на помощь не пришли новые высокопроизводительные технологии, известные как Next Generation Sequencing. С их помощью производительность выросла на несколько порядков, и стало возможным получиаь информацию о «полных геномах» нескольких десятков образцов ископаемой ДНК в одном эксперименте. Выражение «полный геном» взято здесь в кавычки, поскольку речь идет не о расшифровке всех нуклеотидов в древней ДНК, а об уцелевших фрагментах из всех хромосом, общим объемом от нескольких десятков тысяч до нескольких десятков миллионов пар нуклеотидов. Это составляет доли процента от полного генома, но такого количества достаточно, чтобы применить к ископаемым данным математические модели, отработанные в популяционной генетике животных. Как следствие, предметом обсуждения последних работ, сделанных на самом высоком экспериментальном уровне, стали результаты математической обработки геномных данных, тогда как сведения по Y-ДНК не попадали в основной текст и, как правило, включались в многостраничную сопроводительную информацию к статьям вместе со второстепенными техническими деталями.

Однако математические модели, на основании которых делаются обобщения, страдают свойством, присущим всему классу обратных плохо обусловленных задач – неустойчивостью решений и их критической зависимостью от вводных параметров модели. Это резко снижает ценность проведенной экспериментальной работы. Аналогичные проблемы часто возникают в инженерных расчетах, и в качестве критерия для поиска оптимального решения необходим набор независимых экспериментальных данных, не привязанных к модели. В палеогенетике такой необходимый набор предоставляет Y-ДНК. В общей сложности в доступных источниках насчитывается более 550 образцов ископаемой Y-ДНК, а это означает, что их пора перестать рассматривать в качестве маргинальных данных, как это сейчас происходит.

Более того, назрела необходимость систематизировать имеющиеся сведения по ископаемой Y-ДНК, чтобы выявить статистику по эпохам и регионам, а также понять, где эти данные можно считать статистически достоверными, а где еще предстоит большая работа по сбору материала. Автор поставил своей задачей провести сортировку опубликованных данных, результатом которой стала серия из исторических гаплокарт, ниже следует их краткий обзор. Насколько известно автору, это первая обобщающая работа по ископаемой Y-ДНК такого масштаба.

В качестве исходного материала использовались оригинальные работы по ископаемой ДНК, опубликованные с 2005 по август 2017 гг., а также комментарии и уточнения специалистов в расшифровке Y-хромосомы, любезно размещенные Дж. Манко на ее портале Ancestral Journeys.[1] Формально авторы комментариев (C. Rottensteiner, В. Таганкин. С. Малышев) считаются любителями, но фактически они проделывают работу по расшифровке сырых данных по Y-ДНК, за которую авторы оригинальных статей не берутся по тем или иным причинам.

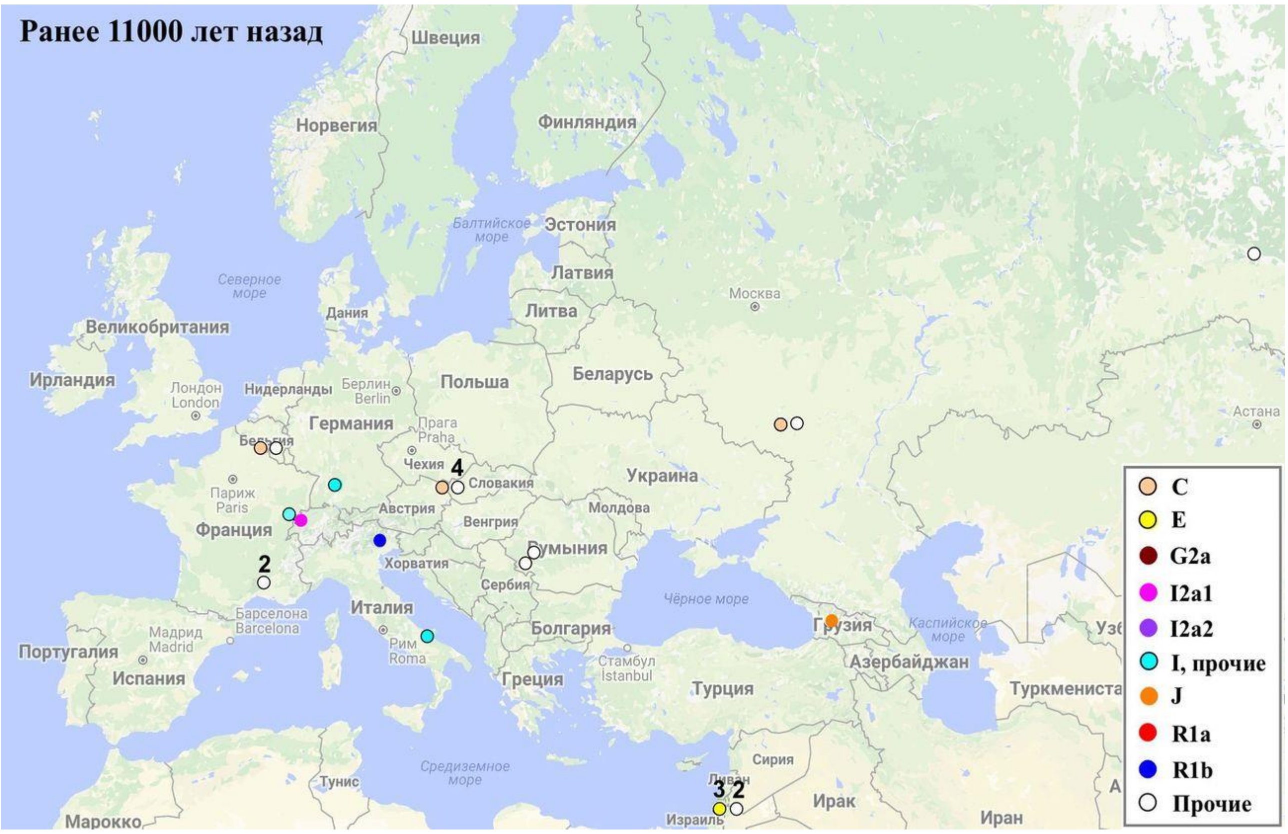
Чтобы не распыляться по удаленным местам находок, гаплокарты были составлены только для Европы и Ближнего Востока. Намного уступающие в количестве и качестве образцов Сибирь, Китай, Монголия и Северная Америка пока вынесены за скобки. Сведения о гаплогруппах рассортированы по следующим категориям: C-M130, E-M96, G2a-P15, I2a1-P37.2, I2a2-P214, I-M170 (прочие), J-M304, R1a-M420 и R1b-M343. Все остальные гаплогруппы сведены в категорию «Прочие». Среди последних около половины составляют гаплотипы, которые не удается отнести к какой-либо из современных гаплогрупп, и они записаны в сводные гаплогруппы BT, CT, IJK и т.п. Причиной этого может быть как низкое качество древней ДНК, что не позволяет прочесть снипы многих гаплогрупп, так и их принадлежность к линиям и даже гаплогруппам, не дожившим до наших дней. Это особенно актуально для самых древних находок, как будет видно ниже. То же самое касается категории I-M170 (прочие), куда, помимо единичных находок из гаплогрупп I1 и I2c, занесено большое количество гаплотипов с низким покрытием и неясным отнесением.

Выбор указанных 9 категорий обусловлен тем, что соответствующие гаплогруппы чаще всего встречаются в находках древней ДНК из Европы и с Ближнего Востока, а потому их динамика во времени представляется наиболее информативной. Точки на карте нанесены в соответствии с опубликованными координатами находок. Если в одном и том же археологическом сайте было несколько гаплотипов из одной и той же категории, то их количество отмечено цифрой рядом с точкой. Если там присутствуют гаплотипы их 2-3 разных категорий, то они отображены в виде точки рядом с основной. Если выборка по тому или иному региону оказывается масштабной и разнообразной, то статистика по ней отображена в виде круговых диаграмм. Сортировка по времени следует формальному критерию – среднему арифметическому от опубликованных верхнего и нижнего пределов датировок. В силу нередких больших разбросов в оценках при отсутствии прямых радиоуглеродных датировок (а это около половины всех образцов) подобное деление во многом условно, но если применять его

[1] http://www.ancestraljourneys.org/ancientdna.shtml

последовательно, оно должно дать более объективную динамику, чем классификация по принципу хозяйственного уклада, как это делалось в последние годы.

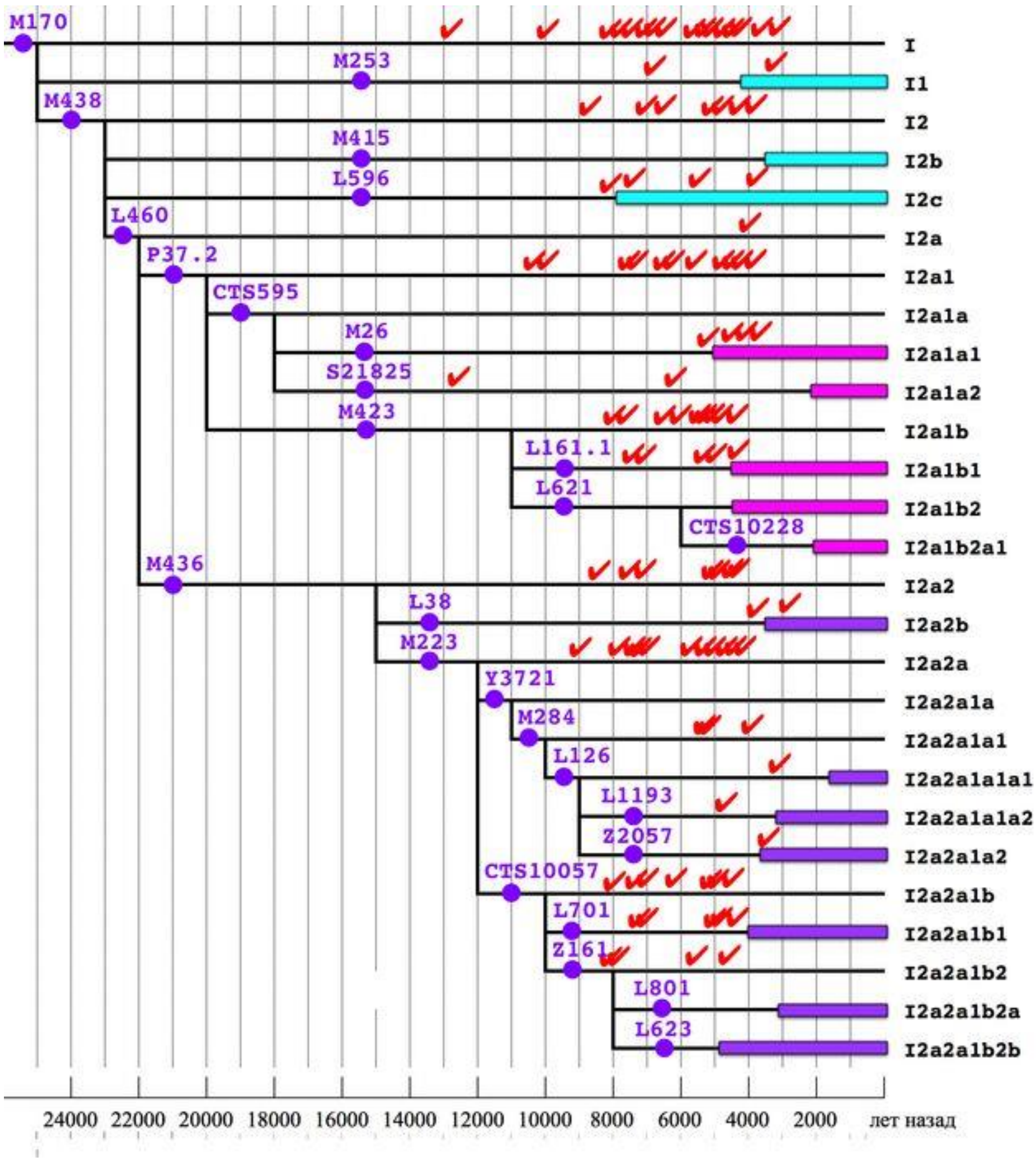
Палеолит и эпипалеолит



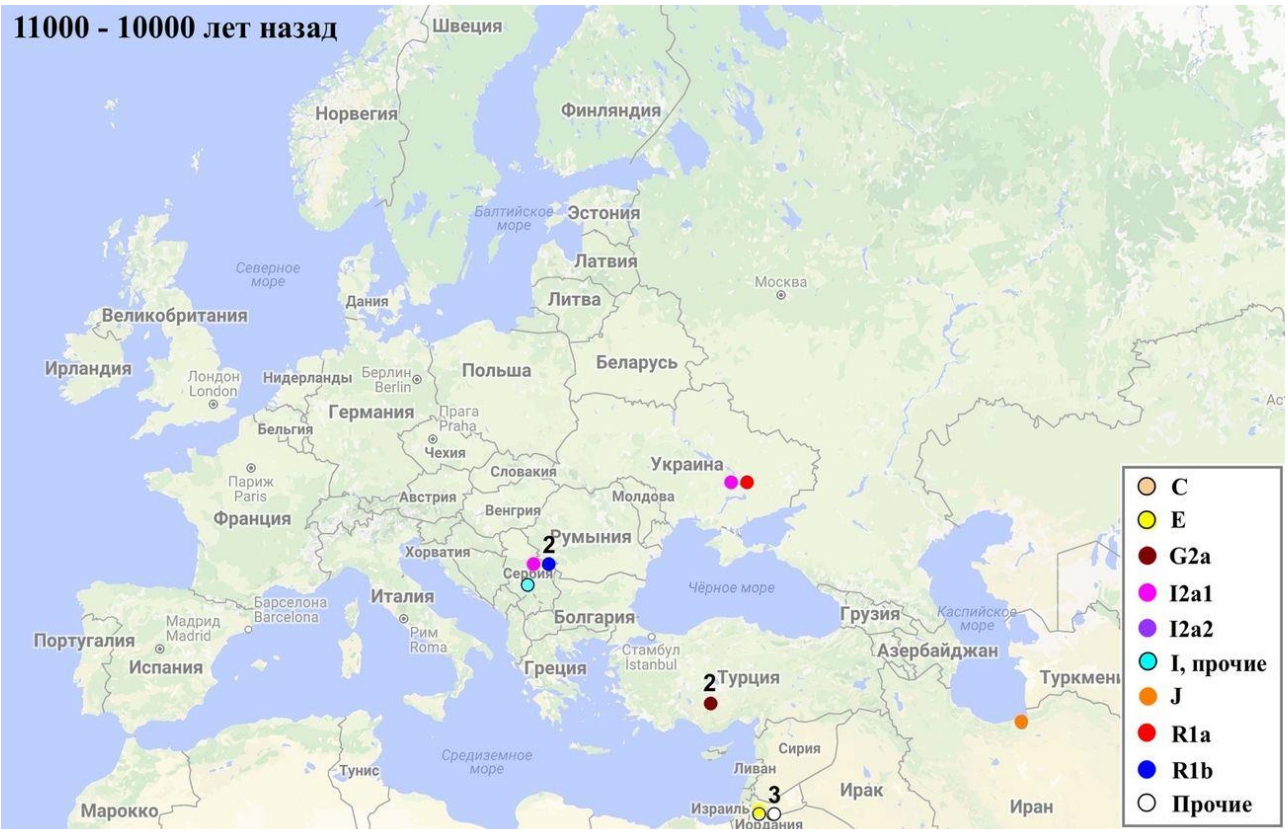
На карте собраны все пока немногочисленные находки, от самых ранних до конца X тысячелетия до н.э. Обращают на себя внимание гаплотипы из Бельгии, Чехии, Румынии (пещера Чокловина). России (стоянка Костёнки-12) и Палестины, отнесенные к сводным гаплогруппам BT, CT и IJK. Из-за невысокого покрытия пока нет возможности различить, принадлежат они к вымершим гаплогруппам или у них не читаются снипы каких-либо ныне существующих гаплогрупп. Можно надеяться, что по мере совершенствования техники от этих образцов удастся получить более полные результаты.

Близко к правому краю карты нанесена точка в Усть-Ишиме, где найдены самые древние на сегодняшний день останки анатомически современного человека, подтвержденные генетическим анализом. Недавно положение человека из Усть-Ишима на дереве гаплогрупп было уточнено (Posnik 2016). Из сводной гаплогруппы K2-M526 он переместился в K2a, предковую для азиатской NO. Та же самая гаплогруппва K2a сообщается для человека из пещеры Оасе в Румынии (41640-37580 лет назад), ранее определенного как F*. Сюрпризом для исследователей в стали находки гаплогруппы C у европейцев эпохи палеолита. Ныне в Европе эта гаплогруппа, точнее, определенная у людей палеолита европейская ветвь C1a-V20, встречается исключительно редко. Например, в выборке из 3249 русских, украинцев, белорусов и поляков есть всего 2 ее представителя.

В целом, данные по Y-ДНК времен палеолита пока слишком фрагментарны, чтобы делать из них далеко идущие выводы. Можно отметить, что в столь древнюю эпоху в Европе уже жили люди из гаплогрупп I и R1b, в Грузии – из J1, а в Палестине – из E. Все они до сей день являются одними из основных для этих регионов. О древних корнях гаплогруппы I в Европе можно судить по приведенной ниже схеме, на которой помечены датировки и положение на ее древе находок ископаемой ДНК. Цветные прямоугольники обозначают ныне существующие ветви, а их длина соответствует временам жизни их самых недавних предков (Fu 2016; Lazaridis 2016; Mathieson 2017).



11000 – 10000 лет назад

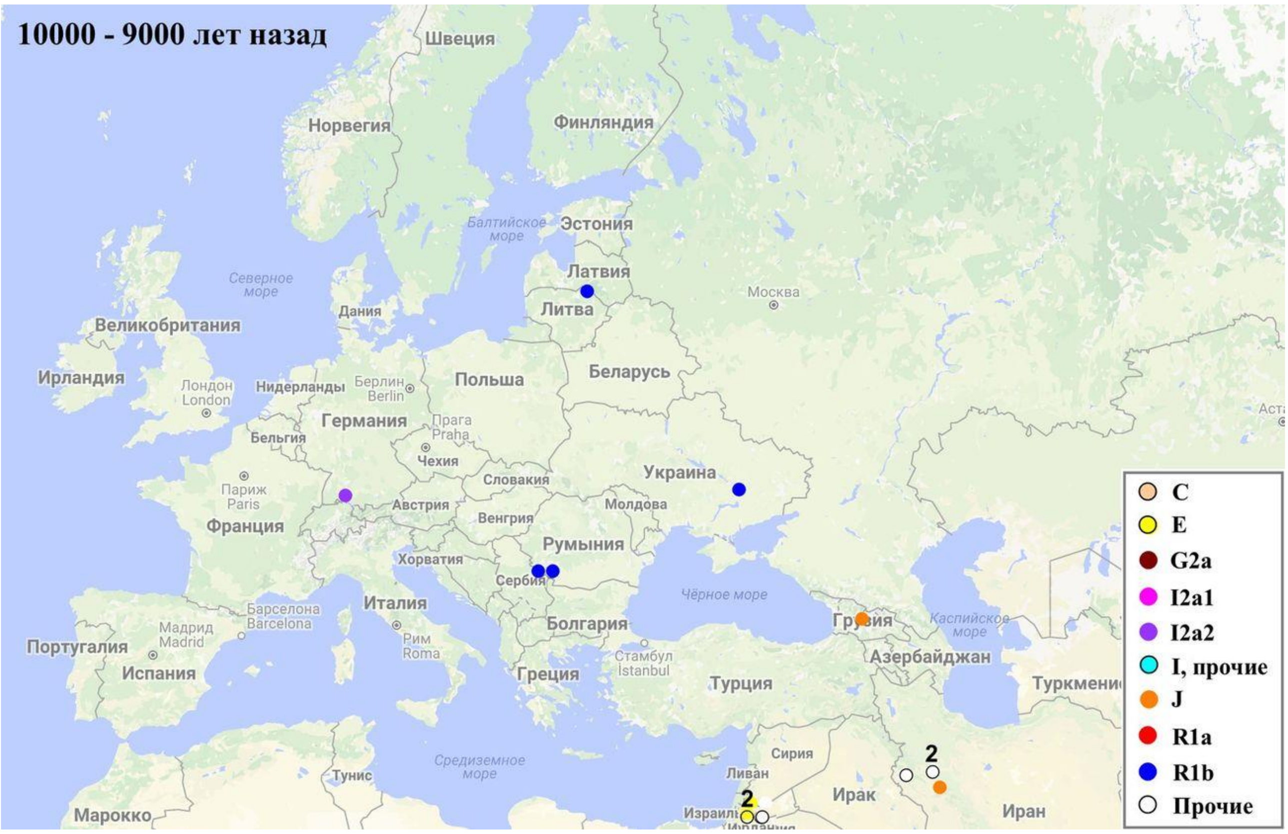


На это тысячелетие, в ходе которого на Ближнем Востоке начался переход к производящему типу хозяйства, приходится 13 образцов древней Y-ДНК. Внимание исследователей было закономерно привлечено к Ближнему Востоку и юго-востоку Европы. Находки, при всей их фрагментарности, следуют той же тенденции, что и в эпоху палеолита – в Европе отмечена европейская гаплогруппа I, в Передней Азии – поныне доминирующие там E, G2a и J.

Помимо того, в могильнике Васильевка на Днепре найден самый ранний на сегодняшний день образец из гаплогруппы R1a, датируемый 8825-8561 гг. до н.э. прямым радиоуглеродным методом. Продолжаются находки R1b в Европе. На этот раз в Сербии, в селении Падина у Железных Ворот на Дунае. Подтверждения о миграции людей из Малой Азии на Балканы пока отсутствуют, хотя при столь малой статистике нельзя утверждать это однозначно.

По Европе за пределами Сербии и Поднепровья данные пока отсутствуют, и о составе европейских генеалогических линий в то время можно судить только косвенно, по находкам последующих тысячелетий (Kılınç 2016; Lazaridis 2016; Mathieson 2017).

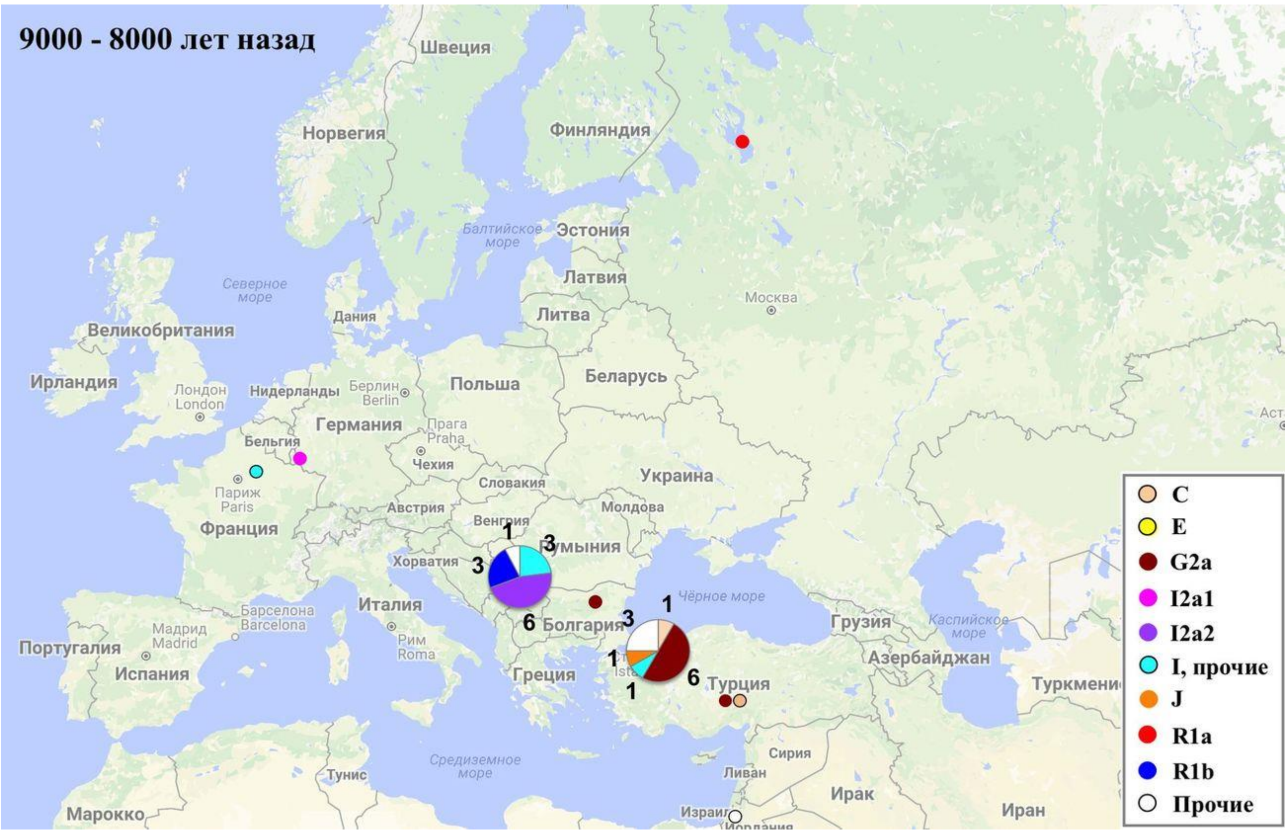
10000 – 9000 лет назад



Как и на предыдущей карте, имеются данные о 13 находках, в основном из тех же самых регионов. В Палестине по-прежнему отмечена гаплогруппа E, в Грузии и Иране – J2. Для человека из пещеры Котиас-Клде на западе Грузии удалось установить довольно глубокий по иерархии снип SK1321, который характеризует ветвь, встречающуюся у 6-8 % современных грузин и осетин. Эта находка дает представление о том, в какую глубокую древность могут уходить корни местного населения. В категории «Прочие» на Ближнем Востоке появляются гаплогруппы T (Палестина), G2b и R (Иран). Гаплотипы гаплогруппы R из Ирана с датировкой 8000-7700 до н.э. (их 2) пока не рашифрованы в деталях, и по ним можно в будущем ожидать уточненной информации, принадлежат они к R1a, R1b, R2 или к ныне пресекшейся ветви, параллельной им.

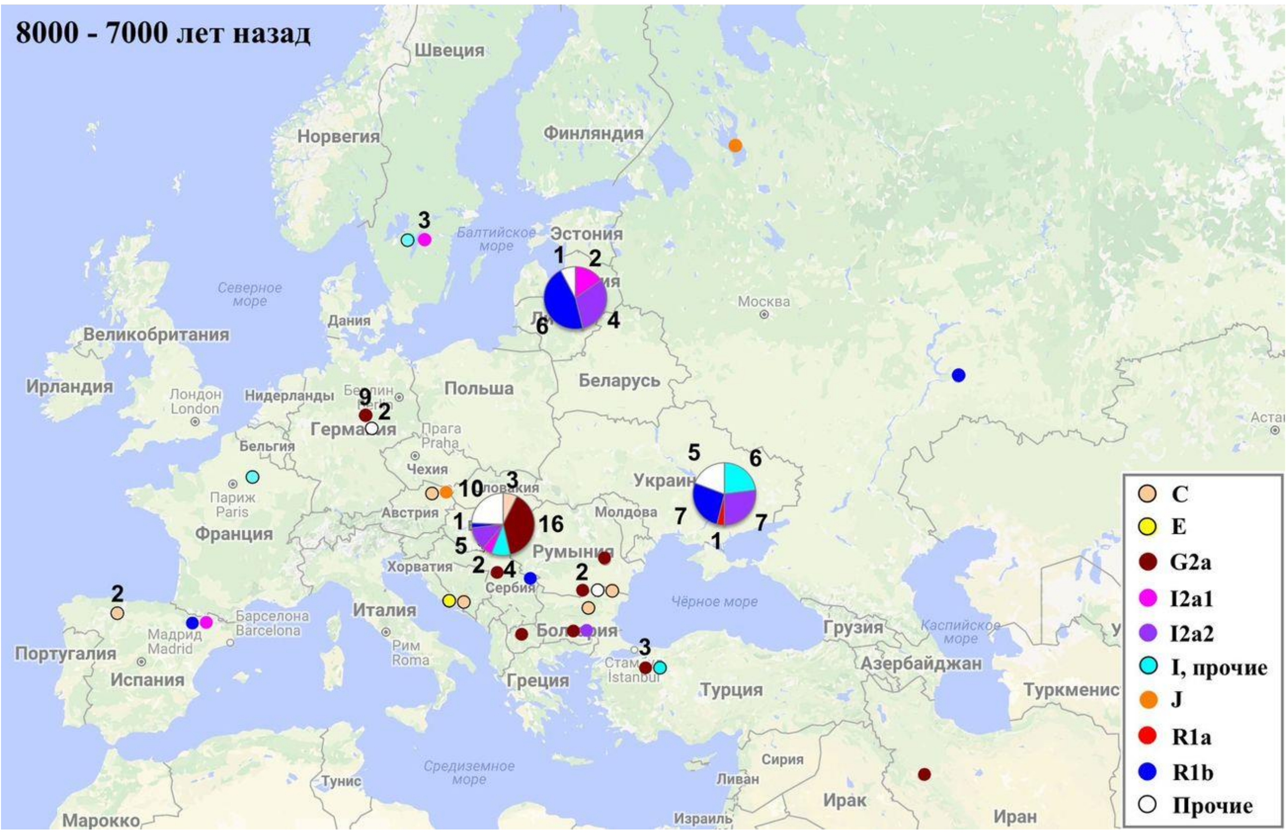
По Европе данных по-прежнему очень мало. Продолжаются находки гаплогруппы R1b в Восточной Европе. У образца из Латвии (могильник Звейниеки) был определен терминальный снип M73, у образца с Украины (Васильевка) – V88. Оба субклада ныне практически отсутствуют в Европе. Первый встречается у народов Средней Азии и евразийских степей, второй – в Средиземноморье и Центральной Африке. Точное отнесение образцов из Сербии пока неизвестно, за исключением того, что они не принадлежат к субкладу M269 (Jones 2015; Broushaki 2016; Lazaridis 2016; Mathieson 2017).

9000 – 8000 лет назад



На карте появляются 2 масштабные по меркам палеогенетики выборки из Сербии и с запада Турции. Статистика по ним отображена на круговых диаграммах. Обращает на себя внимание резкое различие в составе генеалогических линий не столь уж далеко отстоящих территориально групп населения. Западная часть Балканского полуострова по-прежнему остается местом обитания европейских гаплогрупп, в том числе R1b. Эта гаплогруппа была определена у человека из археологической культуры Лепенский Вир, хотя большинство исследователей из Сербии предполагали на основании косвенных соображений, что он из гаплогруппы R1a. На востоке Болгарии можно увидеть первую ласточку гаплогруппы G2a в Европе. Возможно, палеогенетикам удалось застать самое начало перехода людей из Малой Азии на противоположный берег Босфора. В категории «Прочие» на западе Турции оказались 3 гаплотипа из гаплогруппы H2-P96, ранее известной как F3. Сейчас она встречается чрезвычайно редко, в основном на Ближнем Востоке, но в ископаемой ДНК она будет появляться и далее. Европа за пределами Балкан все еще остается белым пятном для палеогенетиков. В это тысячелетие она отметилась всего тремя находками, одна из которых – широко обсуждавшийся ранее человек с Южного Оленьего Острова в Карелии из ветви R1a-YP1272 (Lazaridis 2014; Mathieson 2015; Fu 2016; Hofmanova 2016; Kılınç 2016; Lazaridis 2016; Mathieson 2017).

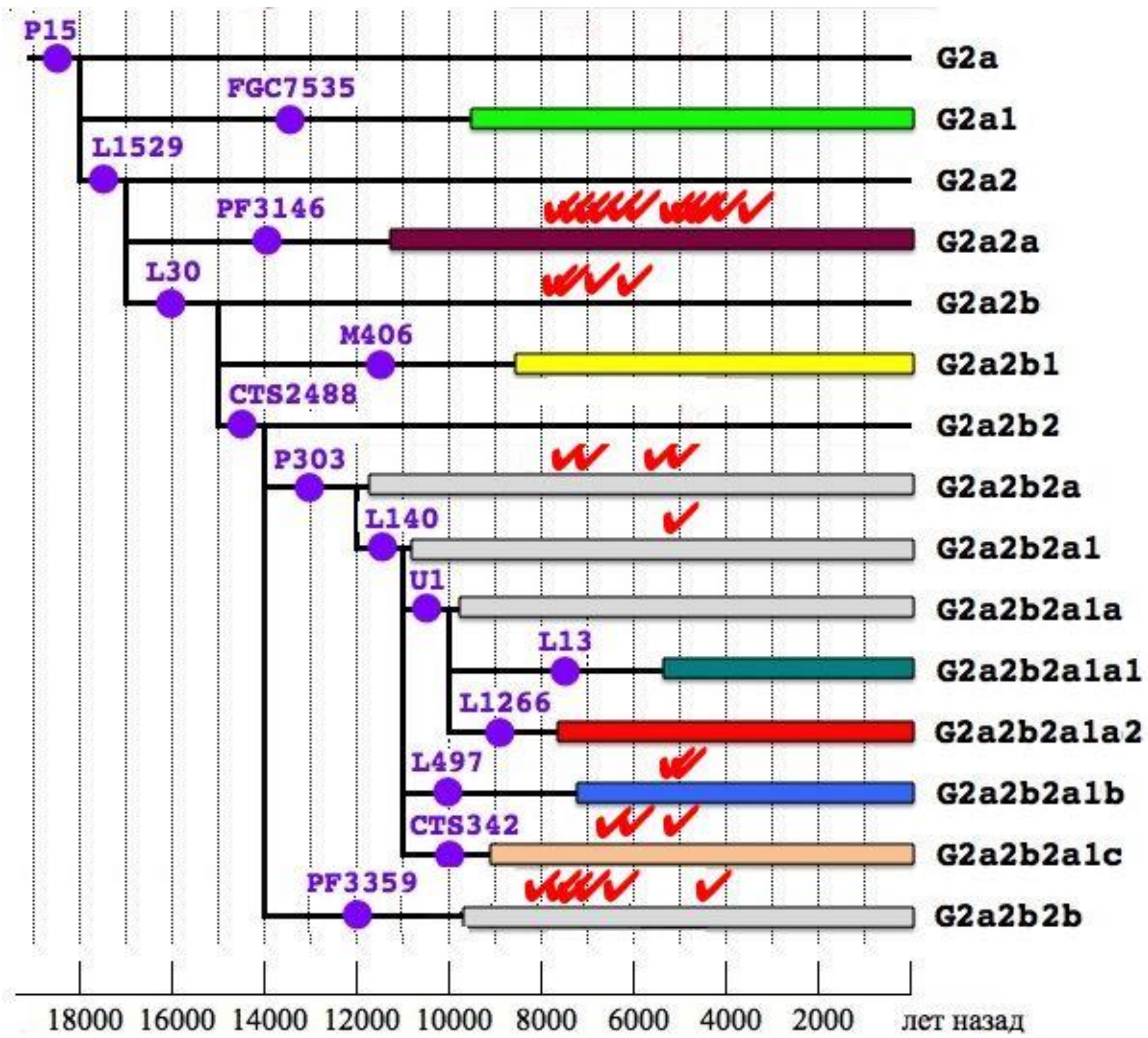
8000 – 7000 лет назад



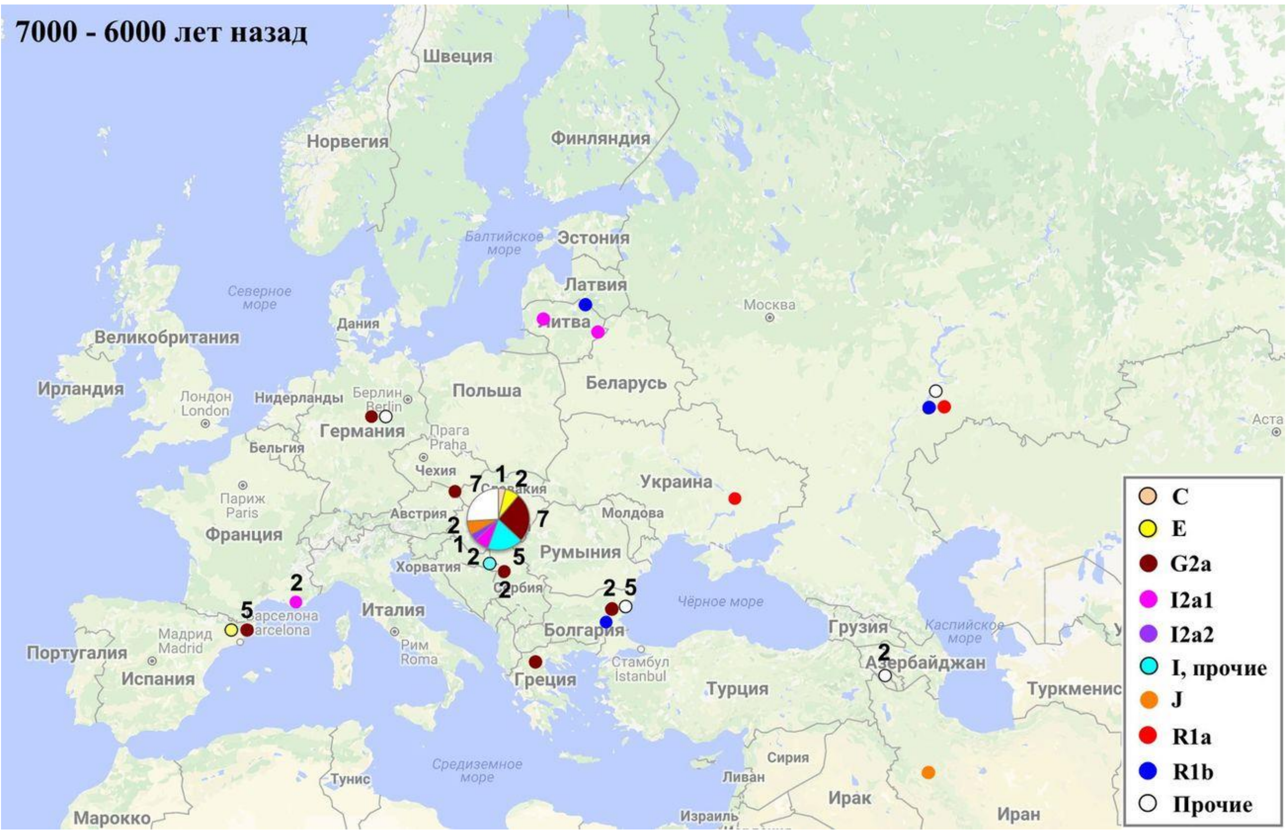
Этим тысячелетием датируется 82 ископаемых гаплтипа, из которых ровно половина приходится на Венгрию, что немало даже по меркам популяционной генетики современных народов. Люди из гаплогруппы G2a, в предыдущее тысячелетие начинавшие осваивать Европу, продвинулись до Балтики. Они доминируют в захоронениях из неолитических культур Старчево и линейно-ленточной керамики, а о массовом характере их миграции можно судить по разнообразию ветвей гаплогруппы G2a, идентифицированных в ископаемых образцах в Европе. Положение находок на упрощенном дереве отмечено галочками на схеме на следующей странице.

В качестве минорных линий к G2a в Венгрии и на Балканах оказываются найденные до того в ближневосточных выборках гаплогруппы E, H2, J2 и T. Вновь появляются находки из древнеевропейского субклада C-V20, что не попали в скромные по объему выборки за предшествующие тысячелетия. Люди из гаплогрупп I и R1b по-прежнему живут на Балканах и в Венгрии, но находятся там в меньшинстве.

Наконец, впервые появляются данные по Испании и Швеции, а результаты по Латвии и украинскому Поднепровью дают возможность оценить гаплогруппный состав регионов Европы, сохраняющих присваивающий уклад хозяйства. В отличие от Венгрии и Германии, там все еще не найдено образцов из ближневосточных гаплогрупп, за единственным исключением человека из Карелии, у которого идентифицировали гаплогруппу J-M304 (Mathieson 2015; Szécsényi-Nagy 2015a; Lazaridis 2016; Lipson 2017; Mathieson 2017).



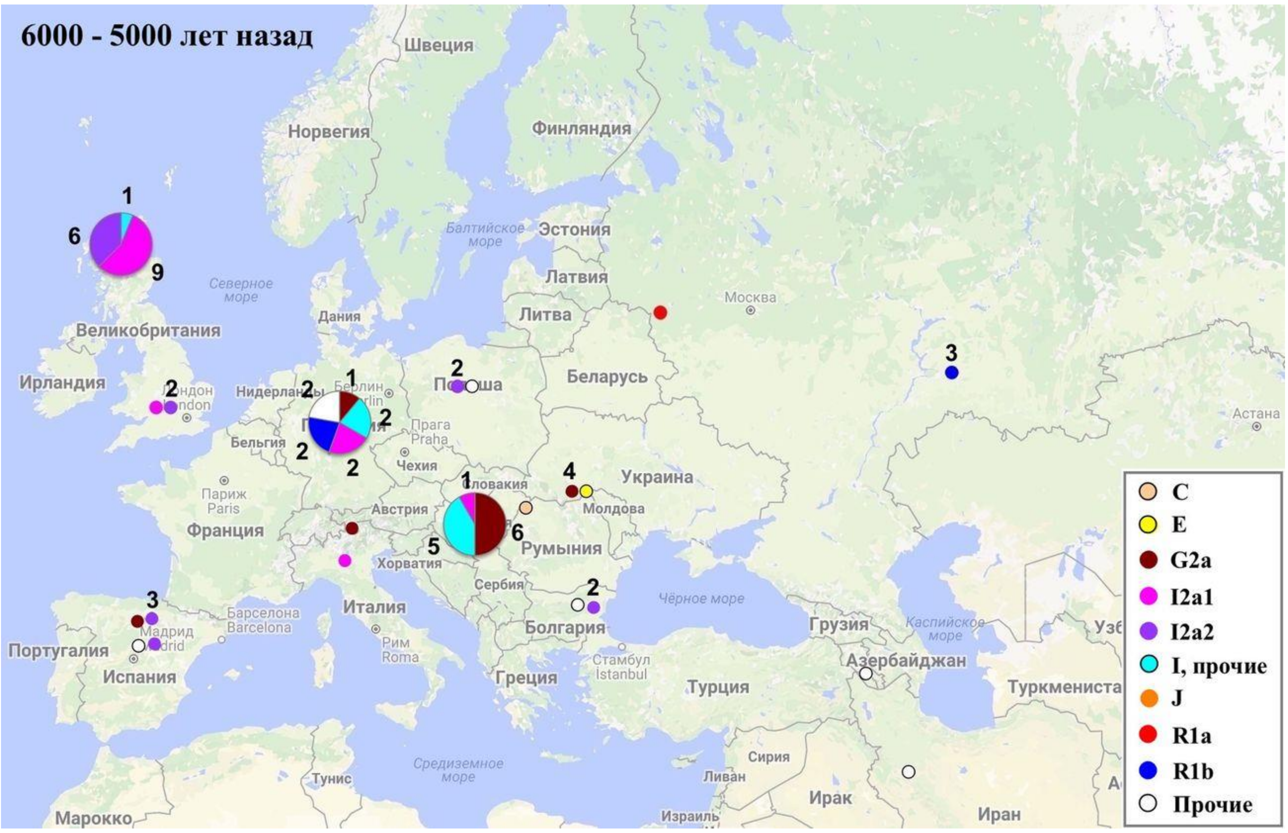
7000 – 6000 лет назад



Число образцов уступает предшествующей карте, но статистику по Венгрии по-прежнему можно считать достаточно репрезентативной. Эти образцы относятся к неолитической культуре Лендьель (с локальными вариантами), которую принято считать преемницей культуры линейно-ленточной керамики в этом регионе. Преемственность населения с предшествующим тысячелетием очевидна, о чем можно судить по почти идентичным (с учетом статистической погрешности) распределениям гаплогрупп. В венгерской выборке находится самый ранний подтвержденный образец из гаплогруппы I1, ныне одной из основных у германоязычных народов. Этот человек жил почти на 3 тысячелетия раньше предка нынешних носителей этой гаплогруппы.

За пределами Венгрии и Балкан данных немного, но они весьма показательны. В Поволжье в захоронениях Хвалынской культуры идентифицированы образцы из гаплогрупп Q1a, R1a и R1b. Компанию им составляют R1a и R1b с Украины (могильник Вовниги) и из Латвии (могильник Звейниеки), соответственно. На территории Каталонии появляются люди из ближневосточных гаплогрупп G2a и E (E-V13), отнесенные к культуре кардиальной керамики (она же культура «импрессо»), которая охватывала побережье Средиземного моря от Хорватии до Гибралтара. Довольно неожиданной оказалась находка людей их субклада L-M27 в Армении. В настоящее время его ареал ограничен югом Индии, причем предок «дравидской» ветви жил существенно позже - 4500±700 лет назад (Lacan 2011b; Brandt 2013; Mathieson 2015; Szécsényi-Nagy 2015a; Szécsényi-Nagy 2015b; Hofmanova 2016; Lazaridis 2016; Jones 2017; Lipson 2017; Mathieson 2017; Mittnik 2017).

6000 – 5000 лет назад



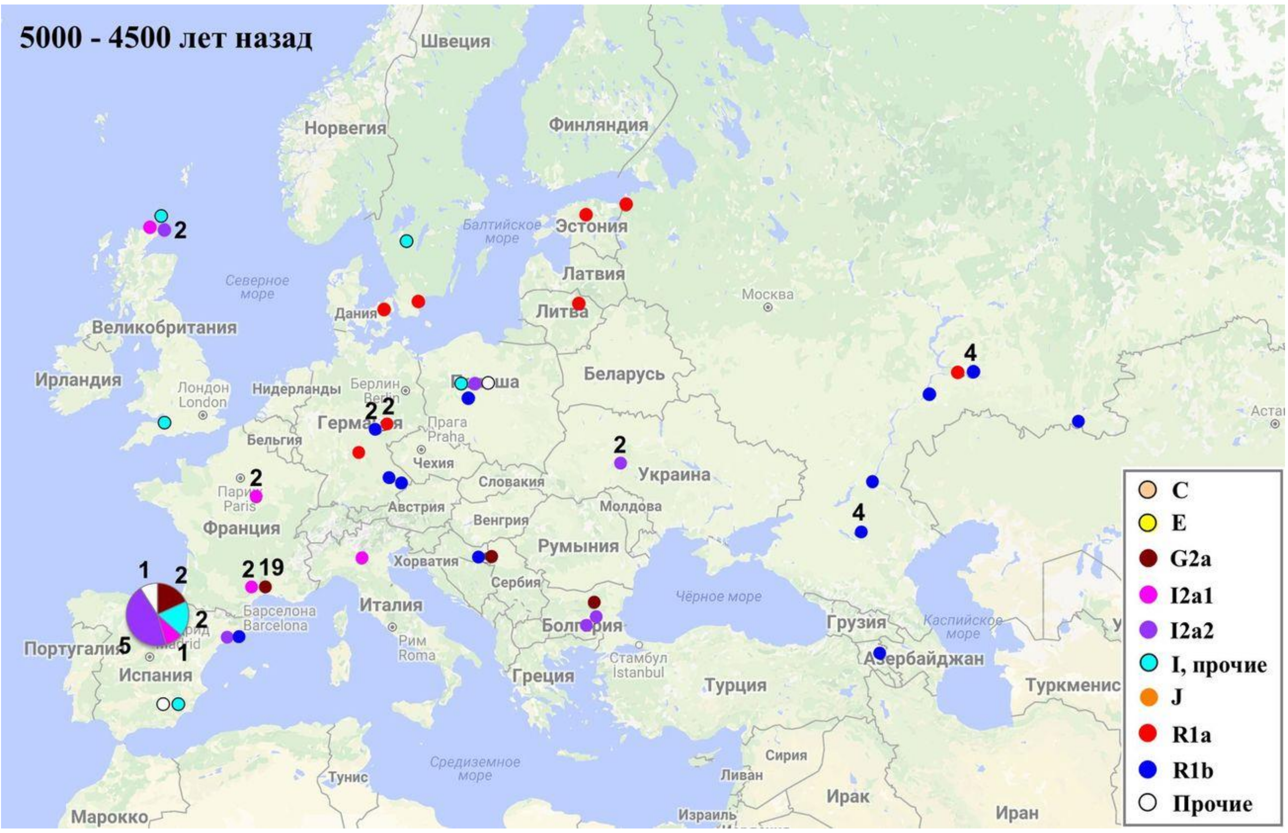
Это тысячелетие должно было бы привлечь особое внимание сторонников курганной гипотезы, поскольку, согласно ее доводам, именно в это время начался распад протоиндоевропейской диалектной общности в прикаспийских степях. Однако данные по этому региону практически отсутствуют, за исключением трех образцов из Самарской области, все из R1b-Z2103. Они найдены у людей из ямной культуры, а их принадлежность к очень редкому для Западной Европы субкладу гаплогруппы R1b вызвала бурную дискуссию по поводу того, мигрировали они на запад, как гласит курганная гипотеза, или нет.

Продолжаются находки R1a на Русской равнине, на этот раз в селище Сертея с Валдайской возвышенности, обитателей которого относят к культуре ямочно-гребенчатой керамики. Впервые появляются ископаемые гаплотипы с территории Польши. Люди из неолитической культуры шаровых амфор оказались «палеоевропейцами» по происхождению. На западе Украины (пещера Вертеба) проанализировали останки из Трипольской культуры, и определили гаплогруппы G2a-P303 и E-M96. Внимание исследователей из Испании переключилось на Страну

Басков, которую, судя по все еще фрагментарным данным, тогда населяли преимущественно носители гаплогруппы I. Такая же ситуация в Шотландии и, видимо, в Англии, по которым это самые ранние из опубликованных данных.

Наконец, на севере Германии появляются первые находки R1b за пределами Восточной Европы и Балкан. Оба образца пока не проанализированы в полной мере, и их субклады установить не удается. Один отнесён к группе Баальберге (локальному варианту культуры воронковидных кубков), для второго археологический контекст не сообщается. Их соседи по захоронениям представляют гаплогруппы I, G2a и R1. Более глубокое типирование у них пока не проводили (Keller 2012; Чекунова 2014; Allenloft 2015; Günther 2015; Mathieson 2015; Lazaridis 2016; Lipson 2017; Mathieson 2017).

5000 – 4500 лет назад



По III тысячелетию до н.э. находок оказалось так много, а их динамика столь показательна, что для наглядности массив был поделен на 2 части по хронологическому принципу. Первой половиной тысячелетия датируется появление культур ранней бронзы в Европе, а потому внимание исследователей они привлекали в первую очередь. В прикаспийских степях это ямная и полтавкинская культуры, в которых доминирует субклад R1b-Z2103. По северу Европы есть не столь масштабная, но показательная выборка из культуры шнуровой керамики, которую характеризует гаплогруппа R1a. У образцов из Эстонии идентифицировали европейский субклад Z283. Популярный среди любителей постулат «одна культура – одна гаплогруппа» нарушают образцы R1a-Z94 из Самарской области (полтавкинская культура) и R1b из Польши и Германии (субклады не определены, культура шнуровой керамики).

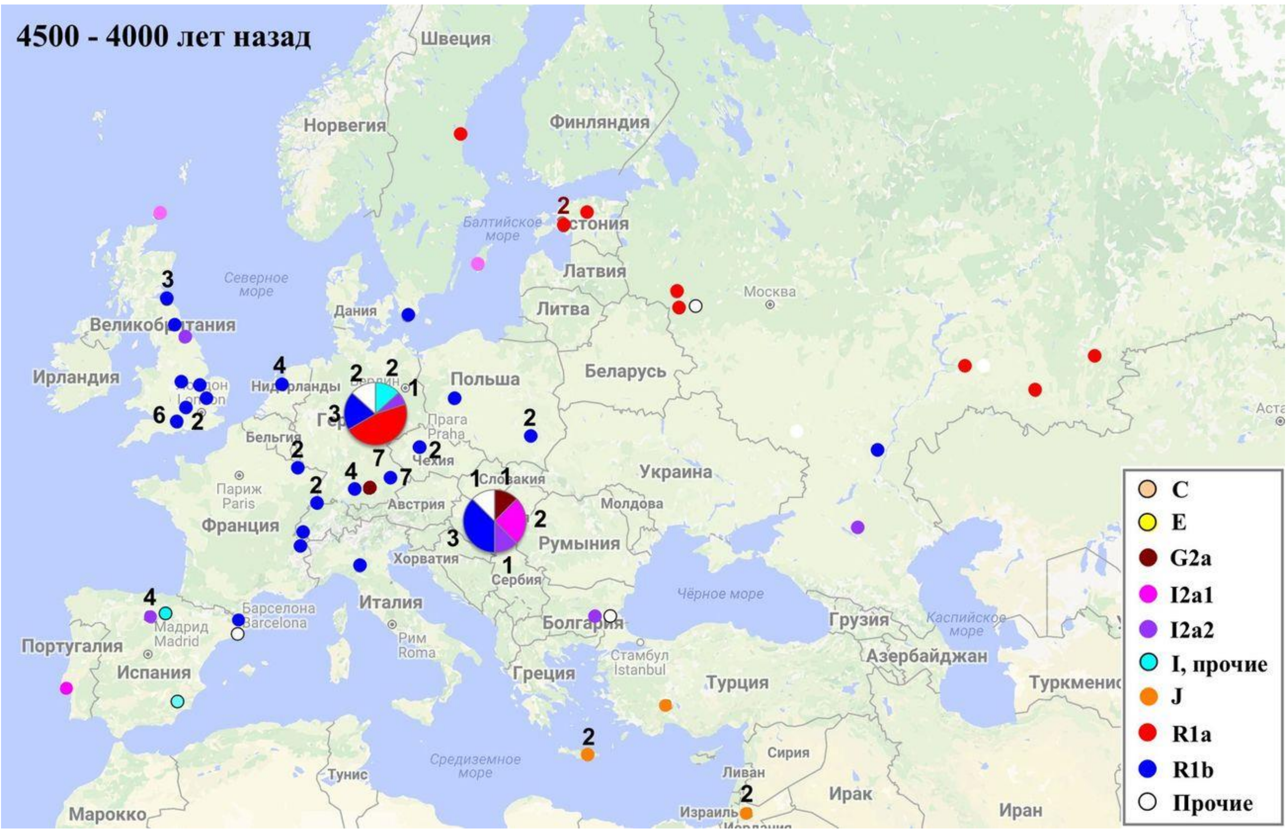
Пик находок из культуры колоколовидных кубков приходится на вторую половину тысячелетия, а более ранним временем датируется 3 образца, все из Германии. У одного из них, с калиброванной радиоуглеродной датировкой 2572–2512 до н.э., определен снип P312. Очевидно, это самая ранняя подтвержденная находка из западноевропейского субклада R1b-L51. Образцы из гаплогруппы I с территории Польши и Украины отнесены к культуре шаровидных амфор, о которой уже шла речь в обсуждении предыдущей карты. Впервые за долгое время на карте отсутствуют данные по Венгрии. Балканы представлены пятью образцами, один из которых оказался из субклада R1b-Z2103. Он датируется 2884-2666 гг. до н.э., и отнесен к вучедольской культуре.

На территории Испании, Франции и Великобритании находок из гаплогруппы R1b пока нет, за исключением единственно образца из Барселоны с датировкой 2850-2250 до н.э. Однако его нельзя назвать «классическим эрбином», потому что общий для всех европейских ветвей R1b снип M269 у него отрицателен. К списку ископаемых R1b присоединяется Закавказье, но, как и древний «каталонец», образец из Армении дал негативный результат на снип M269. Его терминальный снип L389 находится близко к основанию древа гаплогруппы (Haak 2008; Lacan 2011a; Lee 2012; Skoglund 2014; Allenloft 2015; Günther 2015; Mathieson 2015; Lazaridis 2016; Lipson 2017; Mathieson 2017; Mittnik 2017; Saag 2017).

4500 – 4000 лет назад

На карту нанесен большой массив находок R1b, в том числе из европейских субкладов U106, P312, U152 и L21. Последние были найдены на Британских Островах, где до сих пор ветвь R1b-L21 является основной генеалогической линией. Впечатляющий перевес R1b над всеми остальными создается за счет целенаправленного тестирования образцов из культуры колоколовидных кубков.

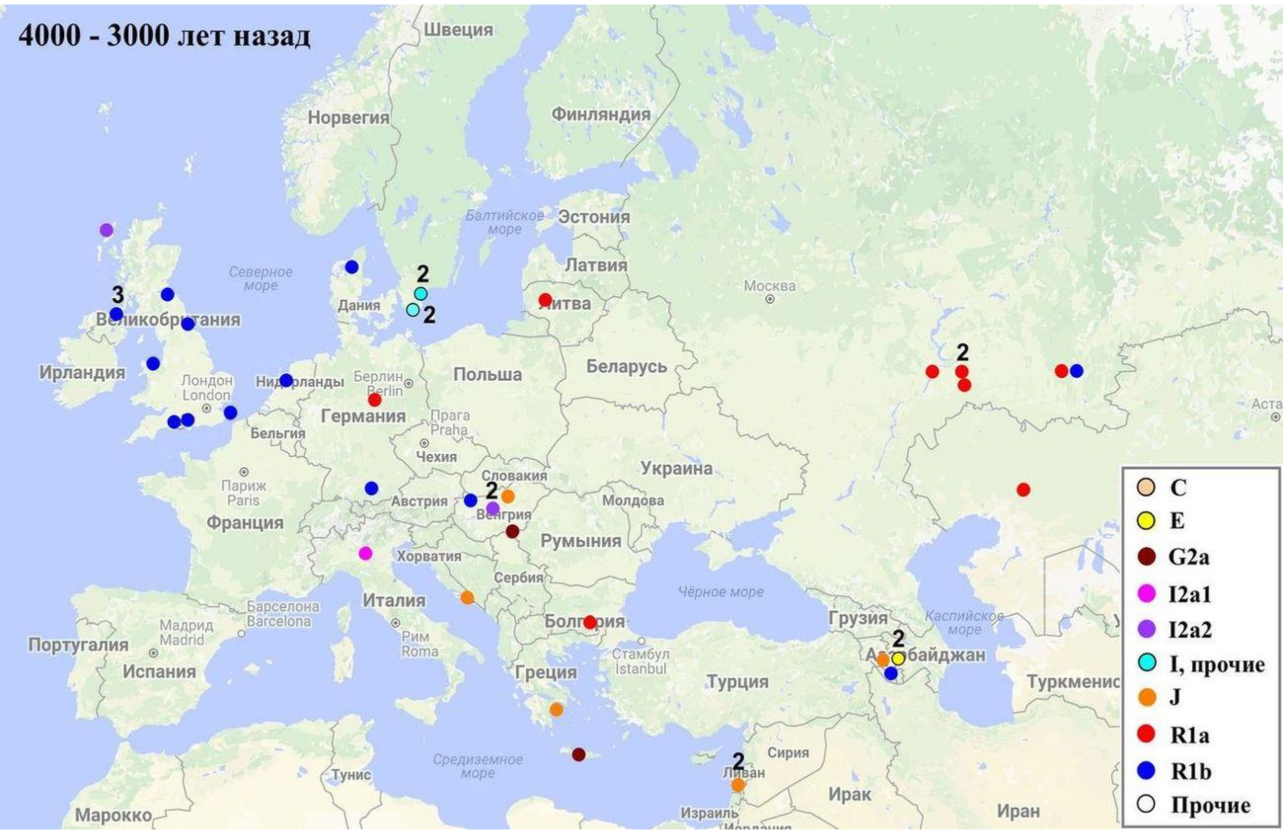
Неожиданные результаты принесли данные с Пиренейского полуострова, где, согласно доводам археологов, зародилась эта культура. Из 9 образцов, в том числе 5 из Страны Басков, оказался только один носитель гаплогруппы R1b, также из Каталонии и также без подтвержденного снипа M269. Впрочем, его данные еще не прошли проверку у экспертов, а потому следует дождаться результатов их анализа. Остальные образцы, как и на предыдущей карте, представляют гаплогруппы «Старой Европы», хотя по археологическому контексту они из культуры колоколовидных кубков.



На севере Германии, помимо образцов из культуры колоколовидных кубков, тестировали останки людей из культур шнуровой керамики и более поздней унетицкой (Эсперштедт и Ойлау), которые дали перевес гаплогрупп R1a и I над R1b. На карте вновь появляется Венгрия, на этот раз с 7 образцами из культуры колоколовидных кубков и одним из наследовавшей ей культуры Ватя. Из них 3 приходится на R1b. К востоку от Балтийского моря продолжаются находки R1a, а также сообщается о, видимо, самом раннем образце из гаплогруппы N-M178 в Европе. Авторы исследования датировали его серединой III тысячелетия до н.э. по археологическому контексту (жижицкая культура, локальный вариант культуры шнуровой керамики), но в отсутствие прямой датировки оценка остается сугубо предварительной. В археологии нередки случаи, когда костные останки оказываются в слоях более ранних эпох, и подобный вариант требует проверки, особенно в спорных ситуациях.

В заволжских степях этим временем датируются находки из Синаштинской культуры, у которых идентифицировали ветви R1a-Z2124>Z2123 и R1a-Z2124>S23592. Обе они до сих пор распространены у народов Великой Степи или их потомков, от литовских татар на западе до алтайцев на востоке. Наконец, на Крите, в Турции и Палестине найдены очередные образцы из гаплогрупп J1 и J2, что вряд ли можно назвать неожиданностью (Чекунова 2014; Allenloft 2015; Mathieson 2015; Lazaridis 2016; Lazaridis 2017; Lipson 2017; Mathieson 2017; Mittnik 2017; Saag 2017).

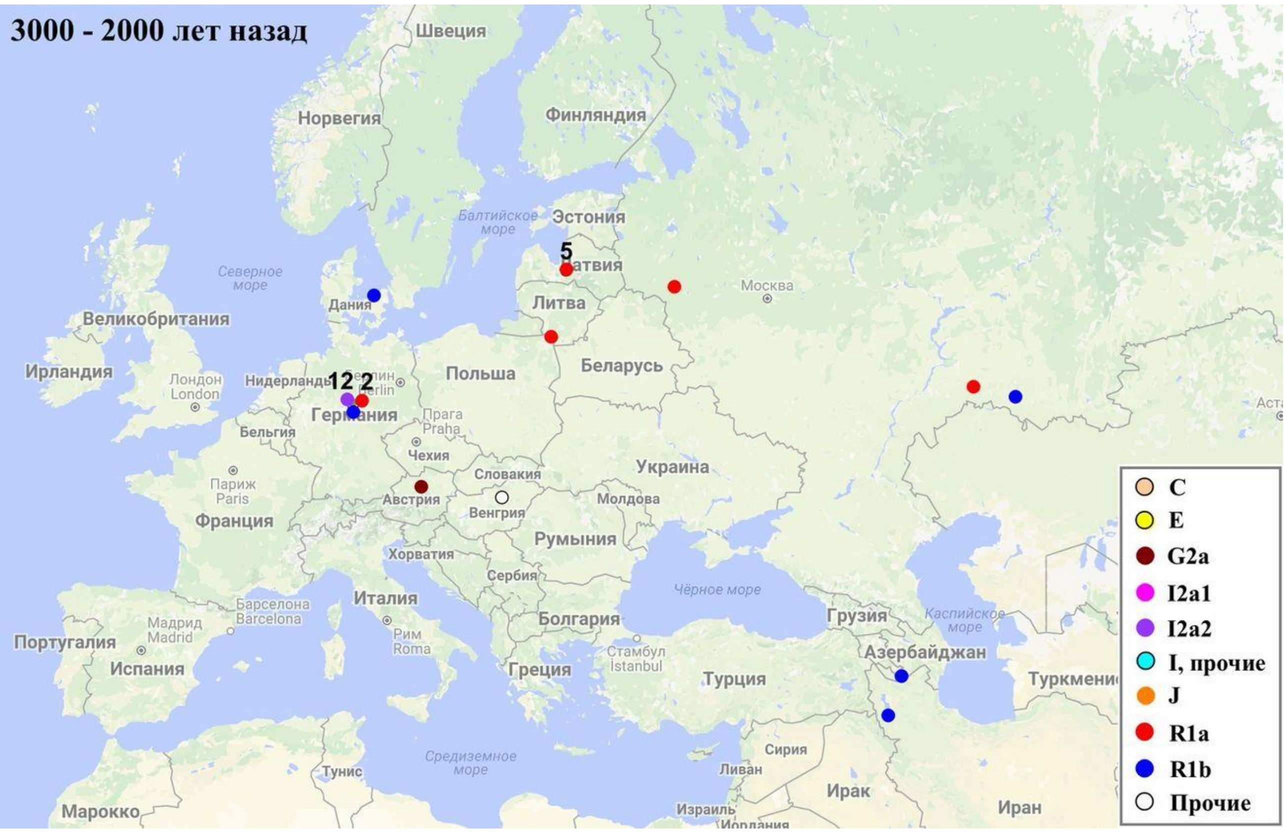
4000 – 3000 лет назад



Число образцов вновь резко снижается. По многим регионам, в том числе Испании, данные отсутствуют, а по другим они количественно уступают предыдущим. На Британских Островах продолжаются находки R1b, среди которых по-прежнему преобладает ветвь L21. На Германию приходится всего 2 образца, один из которых принадлежит к субкладу R1a-Z280, ныне основной генеалогической линии Восточной Европы. Его археологический контекст неясен, потому что образец был извлечен из слоя, относящегося к неолитической культуре линейно-ленточной керамики, и только радиоуглеродный метод показал, что он не имеет к ней отношения. Находки из Венгрии немногочисленны, но, как и в предыдущем тысячелетии, там налицо довольно пестрый набор гаплогрупп. Примечателен образец из ветви J2b-L283 из Хорватии с датировкой 1700-1500 гг. до н.э. На Балканы приходится самая высокая доля этой ветви среди современного населения, а начало ее роста датируется примерно тем же временем - 3800±400 лет назад. Второй, более поздний (1209-1009 до н.э.) образец из той же самой ветви найден в Армении, где она практически отсутствует среди современного населена. Далее на восток от Венгрии следуют находки R1a, из которых в срубной культуре из заволжских степей идентифицировали субклад Z93, как и в предшествовавшей синаштинской культуре. Он же был определен в образце из Болгарии с датировкой 1750-1625 до н.э. В Армении, помимо уже упомянутого образца J2b-L283, найдены 2 носителя ветви

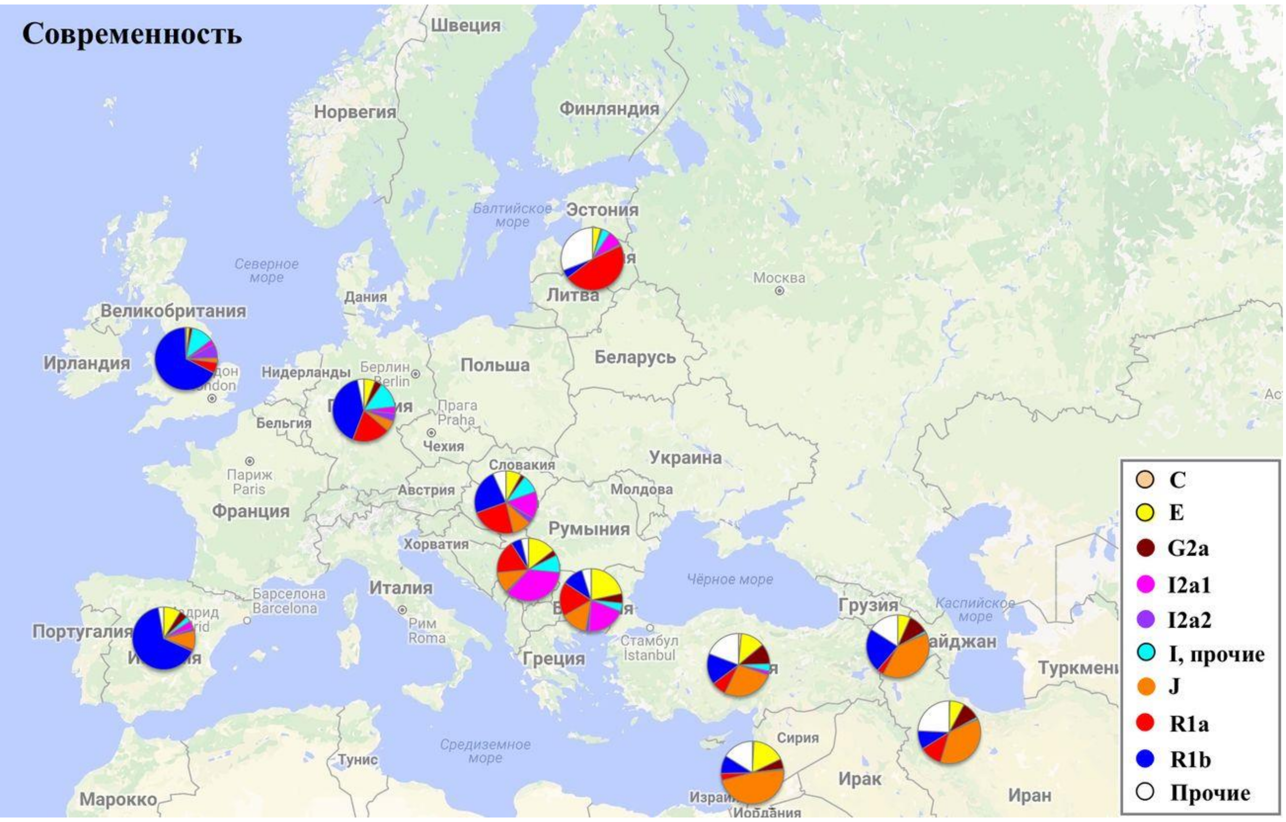
E1b-L795 и один R1b-P297. Греция минойского и микенского периодов представлена находками из ветвей G2a-P303 и J2a-L26, соответственно. Наконец, сообщается о двух образцах из древнего финикийского города Сидона (современная Сайда в Ливане) 3700-летней давности. Они представляют гаплогруппы J1-P58 и J2b-M12, которые до сих пор широко распространены в Ливане (Allenloft 2015; Mathieson 2015; Szécsényi-Nagy 2015b; Cassidy 2016; Lazaridis 2016; Haber 2017; Lazaridis 2017; Lipson 2017; Mathieson 2017; Mittnik 2017).

3000 – 2000 лет назад



Количество находок ископаемой Y-ДНК в Европе железного века падает до уровня палеолита. Лидерство переходит к Алтаю, остающемуся за пределами карт. Если бы не исследованный еще 11 лет назад могильник в Лихтенштейнской пещере на севере Германии (Schilz 2006), то вся Западная и Центральная Европа была бы сплошным белым пятном для палеогенетики, и это при том, что этнический ландшафт современной Европы начинает складываться именно в эту эпоху. В Восточной Европе ситуация несколько лучше за счет недавнего масштабного исследования ископаемой ДНК из Прибалтики. Там по-прежнему находят гаплогруппу R1a, а широко распространенная ныне гаплогруппа N пока ускользает от исследователей. Ее нашли далеко от Прибалтики – в Венгрии, в захоронении короткоживущей культуры Мезёчат, которая описана в основном в публикациях на венгерском языке, а потому мало знакома международному сообществу. Самые поздние по датировкам образцы с карты приходятся на хорошо уже знакомые заволжские степи. Они взяты из скифских и сарматских захоронений III-IV веков до н.э. Вполне предсказуемо у них идентифицировали гаплогруппы R1b (субклад не определяли) и R1a-Z2123. Наконец, началом I тысячелетия до н.э. датируются образцы из Армении и Ирана, надежно отнесенные к субкладу R1b-Z2103, который в настоящее время доминирует среди генеалогических линий Армянского Нагорья (Kiesslich 2005; Schilz 2006; Gamba 2014; Чекунова 2014; Allenloft 2015; Mathieson 2015; Broushaki 2016; Mittnik 2017; Unterländer 2017).

Современность



Европа последних двух тысячелетий пока не привлекла внимания специалистов из ведущих лабораторий. Находки делаются от случая к случаю, а экспериментальный уровень их изучения зачастую оставляет желать лучшего. По этой причине пока нет возможности составить гаплокарты для античности и Средних Веков. Чтобы читатель мог получить представление о преемственности генеалогических линий в регионах, охваченных исследованиями палеогенетиков, предлагается карта со статистикой по тем же самым категориям для Испании, Англии, Германии, Латвии, Венгрии, Сербии, Болгарии, Турции, Армении, Ирана и Ливана. При сравнении следует иметь в виду, что линии из категорий E, I (прочие) и I2a1 в современной Европе не перетекают плавно из линий, найденных в ископаемой

ДНК. Они представлены в основном сравнительно молодыми ветвями E-V13 (3800±400 лет до предка), I1-M253 (4200±400 лет) и I2a1-CTS10228 (2200±230 лет). Другие ветви этих гаплогрупп встречаются у европейцев крайне редко, и восходят либо к единичным дожившим до наших дней реликтам древних эпох, либо к потомкам недавних переселенцев из Передней Азии и Северной Африки.

Обсуждение и выводы

Автор сознательно не стал касаться митохондриальной ДНК и аутосомных снипов во избежание того, чтобы обзор не превратился в нечто аморфное и неконкретное, как это нередко случается со статьями даже в самых престижных журналах. Желающие сами могут проделать совместный анализ, для которого, как автор надеется, систематизированные данные из исторических гаплокарт окажутся хорошей стартовой точкой. Информация о сотнях образцов, спрятанная глубоко в толще сопроводительных материалов к статьям палеогенетиков и выборочно обсуждаемая в разнородных специализированных блогах, собрана воедино и, образно говоря, извлечена на поверхность. Автор не ставит своей целью заменить известный ресурс *Ancestral Journeys*, который по-прежнему остается самой полной и авторитетной компиляцией данных по древней ДНК. Однако структура таблиц и характер представления там таковы, что в них невозможно разобраться без путеводителя. Одна из версий такого путеводителя представлена в данном обзоре.

В заключение, хотелось бы обратить внимание на несколько проблем, которые не были столь очевидны ранее, но выявились в ходе систематизации материала по ископаемой Y-ДНК.

Первая – это время появления в Европе людей из доминирующей там ныне гаплогруппы R1 и их возможные пути. Как следует из данных, нанесенных на карты, первые находки как R1a, так и R1b в Восточной Европе датируются очень ранними временами (10000 лет назад и ранее), и они следуют далее без выраженных разрывов. По Западной и Центральной Европе репрезентативные данные начинают поступать только с VI тысячелетия до н.э., а потому сейчас нет возможности как-либо очертить западную границу ареала гаплогруппы R1 в эпоху мезолита. Ключевые для решения проблемы находки с территории Польши, Белоруссии, Чехии, Словакии и Украины пока отсутствуют. Формально, по Украине находок много, но они почти все ограничены одним местом (днепровскими порогами) и временем (мезолит и ранний неолит).

Вторая проблема касается происхождения и связей первых культур бронзового века в Европе – шнуровой керамики и колоколовидных кубков. Авторы работ по геномному анализу, вслед за археологами – сторонниками курганной гипотезы, приводят доводы об их происхождении в причерноморских степах, но данные с гаплокарт противоречат такой трактовке. Не согласуются они и с гипотезой, что культура колоколовидных кубков зародилась на Пиренейском полуострове в среде носителей ветви R1b-L51, которые затем разнесли ее артефакты вплоть до Польши и Венгрии. В Испании III тысячелетия до н.э. на сегодняшний день обнаружили всего 2 образца R1b из выборки в 24, причем оба – на крайнем северо-востоке региона, а, как минимум, один из них не принадлежит к субкладу L51. Либо археологи ошиблись с датировками и путями распространения этой культуры, либо изначально она зародилась не в среде «эрбинов», и они только «подхватили» ее у древнего населения Западной Европы. Ключевые данные к решению проблемы можно было бы получить из находок с территории Франции, Бельгии и Нидерландов, но их также пока нет.

Третья проблема, что пока ждет своего решения – это время появления людей из гаплогруппы N на севере Европы, пути их миграции и роль в этногенезе народов Поволжья и Прибалтики. Она напрямую связана с проблемой т.н. финно-угорского субстрата на Русской равнине. Какой вклад в решение этой проблемы вносят, например, находки образцов из гаплогруппы R1a в культуре ямочно-гребенчатой керамики, которую *a priori* связывали с носителями финно-угорских языков? Урал и большая часть европейской территории России эпохи бронзы пока остаются белым пятном для палеогенетики, а без ее данных любая гипотеза сейчас вряд ли может считаться убедительной.

Список проблем, которые выявляются при анализе карт, можно продолжать дальше, но лучше, чтобы это сделали специалисты в соответствующих областях. Автор признателен редакции журнала «Исторический формат», ориентированного на профессиональных историков, за предложение разместить на его страницах обзор, составленный для широкой аудитории, и заранее извиняется за возможные отступления от строгого научного стиля.

ЛИТЕРАТУРА

Чекунова 2014 - *Чекунова Е.М. и др.* Первые результаты генотипирования коренных жителей и человеческих костных останков из археологических памятников Верхнего Подвинья // Археология озёрных поселений IV-II тыс. до н.э.: хронология культур и природно-климатические ритмы. СПб.: Периферия, 2014. С. 287-294.

Allenloft 2015 - *Allenloft M.E. et al.* Population genomics of Bronze Age Eurasia // Nature. 2015. V. 522. P. 167-172.

Brandt 2013 - *Brandt G. et al.* Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity // Science. 2013. V. 342. P. 257-261.

Broushaki 2016 - *Broushaki F. et al.* Early Neolithic genomes from the eastern Fertile Crescent // Science. Release 17 Jul 2016, DOI: 10.1126/science.aaf7943.

Cassidy 2016 - *Cassidy L.M. et al.* Neolithic and Bronze Age migration to Ireland and establishment of the insular Atlantic genome // PNAS. 2016. V. 113. P. 368-373.

Fu 2016 - *Fu Q. et al.* The genetic history of Ice Age Europe // Nature. 2016. V. 534. P. 200-205.

Gamba 2014 - *Gamba C. et al.* Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory // Nature Communications. 2014. V. 5. article 5257.

Günther 2015 - *Günther T. et al.* Ancient genomes link early farmers from Atapuerca in Spain to modern-day Basques // PNAS. 2016. V. 112. P. 11917-11922.

Haak 2008 - *Haak W. et al.* Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age // PNAS. 2008. V. 105. P. 18226-18231.

Haber 2017 - *Haber M. et al.* Continuity and admixture in the last five millennia of Levantine history from ancient Canaanite and present-day Lebanese genome sequences // Am. J. Hum. Genet. 2017. V. 101. P. 274-282.

Hofmanova 2016 - *Hofmanova Z. et al.* Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans // PNAS. 2016. V. 113. P. 6886-6891.

Jones 2015 - *Jones E.R. et al.* Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians // Nature Communications. 2015. V. 6. article 8912.

Jones 2017 - *Jones E.R. et al.* The Neolithic Transition in the Baltic was not driven by admixture with early European farmers // Current Biology. 2017. V. 27. P. 1-7.

Keller 2012 - *Keller A. et al.* New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing // Nature Communications. 2012. V. 3. article 698.

Kiesslich 2005 - *Kiesslich J. et al.* DNA Analysis on Biological Remains from Archaeological Findings - Sex Identification and Kinship Analysis on Skeletons from Mitterkirchen, Upper Austria // Interpretierte Eisenzeiten. Fallstudien, Methoden, Theorie. Tagungsbeiträge der 1. Linzer Gespräche zur interpretativen Eisenzeitarchäologie, eds. Raimund Karl - Jutta Leskovar (Studien zur Kulturgeschichte von Oberösterreich 18).

Kılınç 2016 - *Kılınç G.M. et al.* The Demographic Development of the First Farmers in Anatolia // Current Biology. 2016. V. 26. P. 1-8.

Krause 2010 - *Krause J. et al*. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia // Nature. 2010. V. 464. P. 894-897.

Lacan 2011a - *Lacan M. et al.* Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route // PNAS. 2011. V. 108. P. 9788-9791.

Lacan 2011b - *Lacan M. et al.* Ancient DNA suggests the leading role played by men in the Neolithic dissemination // PNAS. 2011. V. 108. P. 8255-18259.

Lazaridis 2014 - *Lazaridis I. et al.* Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans // Nature. 2014. V. 513. P. 409-413.

Lazaridis 2016 - *Lazaridis I. et al.* Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East // Nature. 2016. V. 536. P. 419-424.

Lazaridis 2017 - *Lazaridis I. et al.* Genetic origins of the Minoans and Mycenaeans // Nature. 2017. V. 548. P. 214-218.

Lee 2012 - *Lee E. et al.* Emerging genetic patterns of the European neolithic: Perspectives from a late neolithic bell beaker burial site in Germany // Am. J. Phys. Anthropol. V. 148. P. 571-579.

Lipson 2017 - *Lipson M. et al.* Parallel ancient genomic transects reveal complex population history of early European farmers // bioRxiv. Preprint posted March 6. 2017.

Mathieson 2015 - *Mathieson I. et al.* Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians // Nature. 2015. V. 528. P. 499-503.

Mathieson 2017 - *Mathieson I. et al.* The Genomic History of Southeastern Europe // bioRxiv. Preprint posted May 21. 2017.

Mittnik 2017 - *Mittnik A. et al.* The Genetic History of Northern Europe // bioRxiv. Preprint posted March 3. 2017.

Posnik 2016 - *Posnik G.D. et al.* Punctuated bursts in human male demography inferred from 1,244 worldwide Y-chromosome sequences // Nature Genetics. 2016. V. 48. P. 593-599.

Saag 2017 - *Saag L. et al.* Extensive farming in Estonia started through a sex-biased migration from the Steppe // bioRxiv. Preprint posted March 2. 2017.

Schilz 2006 - *Schilz F.* Molekulargenetische Verwandtschaftsanalysen am prähistorischen Skelettkollektiv der Lichtensteinhöhle // Dissertation. Göttingen, 2006. 252 p.

Skoglund 2014 - *Skoglund P. et al.* Genomic diversity and admixture differs for Stone-Age Scandinavian foragers and farmers // Science. 2014. V. 344. P. 747-750.

Szécsényi-Nagy 2015a - *Szécsényi-Nagy A. et al.* Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization // Proceedings of the Royal Society B. 2015. V. 282. no. 1805. DOI: 10.1098/rspb.2015.0339.

Szécsényi-Nagy 2015b - *Szécsényi-Nagy A.* Molecular genetic investigation of the Neolithic population history in the western Carpathian Basin // PhD thesis Johannes Gutenberg-Universität in Mainz, 2015.

Unterländer 2017 - *Unterländer M. et al.* Ancestry and demography and descendants of Iron Age nomads of the Eurasian Steppe // Nature Communications. 2017. V. 8. article 14615.

REFERENCES

Allenloft 2015 - *Allenloft M.E. et al.* Population genomics of Bronze Age Eurasia, in: Nature, 2015, V. 522, pp. 167-172 [in English].

Brandt 2013 - *Brandt G. et al.* Ancient DNA Reveals Key Stages in the Formation of Central European Mitochondrial Genetic Diversity, in: Science, 2013, V. 342, pp. 257-261 [in English].

Broushaki 2016 - *Broushaki F. et al.* Early Neolithic genomes from the eastern Fertile Crescent, in: Science, release 17 Jul 2016, DOI: 10.1126/science.aaf7943 [in English].

Cassidy 2016 - *Cassidy L.M. et al.* Neolithic and Bronze Age migration to Ireland and establishment of the insular Atlantic genome, in: PNAS, 2016, V. 113, pp. 368-373 [in English].

Chekunova 2014 - *Chekunova E.M. i dr.* Pervye rezul'taty genotipirovanija korennyh zhitelej i chelovecheskih kostnyh ostankov iz arheologicheskih pamjatnikov Verhnego Podvin'ja [The first results of genotyping of aboriginals and human bone remains from archaeological monuments of Top Dvina], in: Arheologija ozjornyh poselenij IV-II tys. do n.je.: hronologija kul'tur i prirodno-klimaticheskie ritmy [Archeology of lake settlements IV-II thousand BC: chronology of cultures and climatic rhythms], St. Petersburg, Periferija Publ, 2014, pp. 287-294 [in Russian].

Fu 2016 - *Fu Q. et al.* The genetic history of Ice Age Europe, in: Nature, 2016, V. 534, pp. 200-205 [in English].

Gamba 2014 - *Gamba C. et al.* Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory, in: Nature Communications, 2014, V. 5, article 5257 [in English].

Günther 2015 - *Günther T. et al.* Ancient genomes link early farmers from Atapuerca in Spain to modern-day Basques, in: PNAS, 2016, V. 112, pp. 11917-11922 [in English].

Haak 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: PNAS, 2008, V. 105, pp. 18226-18231 [in English].

Haber 2017 - *Haber M. et al.* Continuity and admixture in the last five millennia of Levantine history from ancient Canaanite and present-day Lebanese genome sequences, in: Am. J. Hum. Genet. 2017, V. 101, pp. 274-282 [in English].

Hofmanova 2016 - *Hofmanova Z. et al.* Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans, in: PNAS, 2016, V. 113, pp. 6886-6891 [in English].

Jones 2015 - *Jones E.R. et al.* Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians, in: Nature Communications, 2015, V. 6, article 8912 [in English].

Jones 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, V. 27, pp. 1-7 [in English].

Keller 2012 - *Keller A. et al.* New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing, in: Nature Communications, 2012, V. 3, article 698 [in English].

Kiesslich 2005 - *Kiesslich J. et al.* DNA Analysis on Biological Remains from Archaeological Findings - Sex Identification and Kinship Analysis on Skeletons from Mitterkirchen, Upper Austria, in: Interpretierte Eisenzeiten. Fallstudien, Methoden, Theorie. Tagungsbeiträge der 1. Linzer Gespräche zur interpretativen Eisenzeitarchäologie, eds. Raimund Karl - Jutta Leskovar (Studien zur Kulturgeschichte von Oberösterreich 18) [in English].

Kılınç 2016 - *Kılınç G.M. et al.* The Demographic Development of the First Farmers in Anatolia, in: Current Biology, 2016, V. 26, pp. 1-8 [in English].

Krause 2010 - *Krause J. et al*. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia, in: Nature, 2010, V. 464, pp. 894-897 [in English].

Lacan 2011a - *Lacan M. et al.* Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route, in: PNAS, 2011, V. 108, pp. 9788-9791 [in English].

Lacan 2011b - *Lacan M. et al.* Ancient DNA suggests the leading role played by men in the Neolithic dissemination, in: PNAS, 2011, V. 108, pp. 8255-18259 [in English].

Lazaridis 2014 - *Lazaridis I. et al.* Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans, in: Nature, 2014, V. 513, pp. 409-413 [in English].

Lazaridis 2016 - *Lazaridis I. et al.* Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East, in: Nature, 2016, V. 536, pp. 419-424 [in English].

Lazaridis 2017 - *Lazaridis I. et al.* Genetic origins of the Minoans and Mycenaeans, in: Nature, 2017, V. 548, pp. 214-218 [in English].

Lee 2012 - *Lee E. et al.* Emerging genetic patterns of the European neolithic: Perspectives from a late neolithic bell beaker burial site in Germany, in: Am. J. Phys. Anthropol., V. 148, pp. 571-579 [in English].

Lipson 2017 - *Lipson M. et al.* Parallel ancient genomic transects reveal complex population history of early European farmers, in: bioRxiv, preprint posted March 6, 2017 [in English].

Mathieson 2015 - *Mathieson I. et al.* Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians, in: Nature, 2015, V. 528, pp. 499-503 [in English].

Mathieson 2017 - *Mathieson I. et al.* The Genomic History of Southeastern Europe, in: bioRxiv, preprint posted May 21, 2017 [in English].

Mittnik 2017 - *Mittnik A. et al.* The Genetic History of Northern Europe, in: bioRxiv, preprint posted March 3, 2017 [in English].

Posnik 2016 - *Posnik G.D. et al.* Punctuated bursts in human male demography inferred from 1,244 worldwide Y-chromosome sequences, in: Nature Genetics, 2016, V. 48, pp. 593-599 [in English].

Saag 2017 - *Saag L. et al.* Extensive farming in Estonia started through a sex-biased migration from the Steppe, in: bioRxiv, preprint posted March 2, 2017 [in English].

Schilz 2006 - *Schilz F.* Molekulargenetische Verwandtschaftsanalysen am prähistorischen Skelettkollektiv der Lichtensteinhöhle, in: Dissertation, Göttingen, 2006, 252 p. [in English].

Skoglund 2014 - *Skoglund P. et al.* Genomic diversity and admixture differs for Stone-Age Scandinavian foragers and farmers, in: Science, 2014, V. 344, pp. 747-750 [in English].

Szécsényi-Nagy 2015a - *Szécsényi-Nagy A. et al.* Tracing the genetic origin of Europe's first farmers reveals insights into their social organization, in: Proceedings of the Royal Society B, 2015, V. 282, no. 1805, DOI: 10.1098/rspb.2015.0339 [in English].

Szécsényi-Nagy 2015b - *Szécsényi-Nagy A.* Molecular genetic investigation of the Neolithic population history in the western Carpathian Basin, in: PhD thesis Johannes Gutenberg-Universität in Mainz, 2015 [in English].

Unterländer 2017 - *Unterländer M. et al.* Ancestry and demography and descendants of Iron Age nomads of the Eurasian Steppe, in: Nature Communications, 2017, V. 8, article 14615 [in English].

Рожанский Игорь Львович – Кандидат химических наук,
член Научного совета Академии ДНК-генеалогии (Цукуба, Япония).
Igor Rozhanskii – Candidate of chemical sciences, Member of
Scientific Council of the Academy of DNA-Genealogy (Tsukuba, Japan).
E-mail: igorrozhanskii@gmail.com