Автономная некоммерческая образовательная организация высшего образования
«НАУЧНО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ «СИРИУС»

На правах рукописи



Рождественских Елизавета Вадимовна

ИСТОРИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА ЧЕРНЯХОВСКОЙ КУЛЬТУРЫ В КОНТЕКСТЕ ЭТНОКУЛЬТУРНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ПОНТО-КАСПИЙСКОЙ СТЕПИ

1.5.7. Генетика

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор,
академик РАН
Рогаев Евгений Иванович

Федеральная территория «Сириус» – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ....4
Актуальность и степень разработанности проблемы. 4
Цель исследования и задачи.....5
Научная новизна.....6
Теоретическая и практическая значимость исследования. 6
Методология и методы исследования. 7
Основные положения, выносимые на защиту: 7
Личный вклад автора. 8
Степень достоверности и апробация результатов. 8
Объем и структура диссертации. 9
Финансовая поддержка диссертации. 10
Благодарности....11
Глава 1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР, ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ....12
1.1 Историко-археологическое и антропологическое описание черняховской культуры....12
1.1.1. Черняховская культура: особенности погребального обряда, его региональная вариативность и связь с другими этнокультурными группами....12
1.1.2. Гипотезы формирования черняховской культуры....16
1.1.3. Связи представителей черняховской культуры с Боспорским царством и формирование группы готов-тетракситов 18
1.1.4. Обзор ранее полученных результатов геномного анализа представителей черняховской культуры 21
1.2 Материалы и методы 26
1.2.1 Материалы 26
1.2.2 Методы 27
Глава 2. ПЕРВИЧНЫЙ БИОИНФОРМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И АНАЛИЗ ОДНОРОДИТЕЛЬСКИХ МАРКЕРОВ: РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ....50
2.1 Результаты первичного биоинформатического анализа 50
2.1.1 Черняховская культура....50
2.1.2 Боспорское царство....51
2.1.3 Готы-тетракситы 51
2.2 Результаты реконструкции последовательностей мтДНК, определения гаплогрупп и филогеографического анализа 52
2.2.1 Черняховская культура....52
2.2.2 Боспорское царство....59
2.2.3 Готы-тетракситы 73
2.3 Результаты анализа Y-хромосомной последовательности 77
2.3.1 Черняховская культура....77
2.3.2 Боспорское царство....83
2.3.3 Готы-тетракситы 88

Глава 3 РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА АУТОСОМНЫХ МАРКЕРОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ 90
3.1 Результаты анализа родства 90
3.1.1 Черняховская культура 90
3.1.2 Боспорское царство 94
3.1.3 Готы-тетракситы 98
3.2 Результаты внутригруппового популяционно-генетического анализа 103
3.2.1 Черняховская культура 103
3.2.2 Боспорское царство 114
3.2.3 Готы-тетракситы 119
3.3 Результаты популяционно-генетического анализа генетических групп черняховской культуры и популяций Понто-Каспийской степи и их обсуждение 122
3.3.1 Популяционно-генетический анализ групп, сформированных в ходе диссертационного исследования 122
3.3.2 Генетический кластер Chern_N 129
3.3.3 Генетический кластер Chern_B 139
3.3.4 Генетический кластер Chern_C 147
3.3.5 Генетические кластеры, показывающие связь со степными группами (Chern_S, BK_S, Chern_MixA, BK_Mix) 158
3.3.6 Генетический кластер Chern_J 167
3.3.7 Генетический кластер Dur_C 176
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 182
ВЫВОДЫ 185
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 186
ПРИЛОЖЕНИЕ А. Описание антропологических коллекций, использованных в рамках выполнения диссертационного исследования 209
ПРИЛОЖЕНИЕ Б. Краткие описания могильников и памятников 231
ПРИЛОЖЕНИЕ В. Сводная статистика первичного биоинформатического анализа геномных данных, полученных в ходе диссертационного исследования 246
ПРИЛОЖЕНИЕ Г. Визуализация результатов филогеографического анализа 271
ПРИЛОЖЕНИЕ Д. Карты распределения частот встречаемости линий Y-хромосомных гаплогрупп 309
ПРИЛОЖЕНИЕ Е. Визуализация результатов анализа F4-статистики 316

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности проблемы.

Причерноморско-Каспийская степь (Понто-Каспийская степь), занимая ключевое положение между Европой и Азией, представляет собой крупную контактную зону, связывающую лесную полосу, лесостепь и степь с горными системами Кавказа и Урала. Именно такое географическое расположение обусловило её роль главного коридора Евразии, где с неолита, в процессе встречи переселенческих волн земледельцев из Анатолии и местных охотников-собирателей, начали формироваться исторические группы, впоследствии оказавшие сильное влияние как на культурно-социальные явления, так и на генофонд народонаселения обширных территорий [1–4].

Проблема взаимодействия «варварских» и античных обществ с середины I тыс. до н. э. по середину I тыс. н. э. остаётся одной из центральных в европейской историографии. На территории Понто-Каспийской степи (включающей современные территории Западного Казахстана, Северного Кавказа и Нижнего Поволжья России, южной и восточной Украины, Молдовы, юго-востока Румынии) и в прилегающих регионах в течение данного периода последовательно и частично одновременно существовали два принципиально различных культурно-политических комплекса: Боспорское царство (V в. до н. э. – VI в. н. э.) [5] и черняховская культура (середина III – ранний V в. н. э.) [6]. Последняя представляет собой наиболее дискуссионный элемент системы: демографические истоки и степень участия пришлых (готских) и местных восточноевропейских (сарматских, позднескифских, славянских) компонент остаются предметом ожесточённых споров. Механизмы взаимодействия черняховского населения с соседними культурными образованиями как в периоды относительной стабильности, так и в фазы военно-политических кризисов (готские войны III в., гуннское вторжение 370-х гг.) трактуются противоречиво.

На данный момент существует ряд исследований, рассматривающих черняховскую проблематику с точки зрения генетики [7–9]. Однако выборка, сформированная в ходе данных исследований, составляет всего 14 индивидов, что является крайне малым количеством образцов для формулирования достоверных выводов о структуре популяции черняховской культуры. Следует отметить территориальную ограниченность выборки: из примерно 3 500 известных памятников черняховской культуры археологически исследованы сотни объектов, включая около 7 000 погребений [10], однако в генетических работах рассматриваются материалы только из 4 памятников лесостепной зоны (Золочев, Комаров-1, Легедзино, Шишаки), при этом, причерноморские и степные памятники не рассматриваются.

Боспорское царство – крупное государственное образование Понто-Каспийского региона, функционировавшее как до возникновения, так и в период существования черняховской культуры. В погребальных комплексах на его территории наряду с основным массивом погребений эллинской культурной атрибуции отмечаются элементы, характерные для черняховской материальной культуры [11, 12], однако отсутствие полногеномных данных о населении Боспорского царства не позволяет провести прямую верификацию гипотезы о генетических связях представителей черняховской культуры и древнего населения Керченского и Таманского полуостровов. Аналогично, из-за отсутствия геномных данных о представителях локального варианта готских древностей – готов-тетракситов – остаётся дискуссионным вопрос об их генетической связи с черняховцами и населением Боспора римского времени [13, 14].

Введение в научный оборот неизученных антропологических коллекций из Понто-Каспийского региона, относящихся к рассматриваемым культурам, и их комплексный анализ с привлечением опубликованных полногеномных данных позволят верифицировать существующие историко-археологические реконструкции, оценить вклад черняховского компонента в генофонд региона и уточнить его роль в популяционных процессах эпохи Великого переселения народов.

Цель исследования и задачи.

Цель работы – установление генетической структуры населения черняховской культуры и исторически связанных с ней культурных групп, ранее молекулярно-генетическими методами не исследованных и/или исследованных фрагментарно

В задачи исследования входило:

1. Формирование серий антропологических образцов и коллекции ДНК-препаратов представителей черняховской культуры, Боспорского царства и готов-тетракситов, проживавших на территории Причерноморско-Каспийской степи в позднеантичный период и средневековье.

2. Массовый первичный скрининг (геномное секвенирование с низким покрытием) полученной древней ДНК (дДНК) для оценки качества биологического материала и его пригодности для генетического анализа. Полногеномное секвенирование отобранных образцов с наилучшим качеством

3. Анализ генетической структуры изучаемых популяций по данным однородительских маркеров (мтДНК и Y-хромосомы) и аутосомного набора данных.

4. Проведение популяционно-генетического анализа исследуемых популяций и установление их генетических связей с древними популяциями Причерноморско-Каспийской степи и других регионов Евразии.

Научная новизна.

Научная новизна диссертации заключается в комплексном междисциплинарном изучении черняховского социума в контексте его этнокультурных контактов с населением Понто-Каспийского региона, включающем представителей эллинской и греко-варварских традиций территории Боспорского царства и культуры готов-тетракситов. Впервые проведено молекулярно-генетическое исследование индивидов, происходящих из 18 памятников черняховской культуры, а также из памятников Фанагория, Елизаветовское городище и могильника Дюрсо. Материалы последнего относятся к культурной группе готов-тетракситов, геномные данные по которой до настоящего времени отсутствовали. Это делает проведённое исследование пионерным в реконструкции генетической истории и популяционной структуры одной из наименее изученных восточногерманских групп Северного Причерноморья.

Теоретическая и практическая значимость исследования.

Теоретическая значимость исследования определяется его вкладом в решение фундаментальных проблем историографии финала римского времени и начала эпохи Великого переселения народов (III–V вв. н. э.) Восточной Европы. Полученные результаты позволяют эмпирически обосновать одну из теорий этногенеза черняховской культуры, оценить участие восточногерманских, степных и балто-славянских популяций в её формировании и уточнить механизмы взаимодействия мигрантов и автохтонного населения.

Практическая значимость состоит в получении геномных данных для индивидов, принадлежащих культурным группам, ранее не рассматривавшимся в мировой литературе (эллинская и греко-варварская культуры Северного Причерноморья, готы-тетракситы), и в создании первой репрезентативной базы генетических данных для представителей черняховской культурной общности.

Методология и методы исследования.

Для достижения поставленной цели был разработан метод малодеструктивного отбора костного материала из черепов, позволяющий провести молекулярно-генетические исследования музейных коллекций антропологического материала.

Молекулярно-генетические исследования проводили с применением методов, разработанных специально для анализа древних геномных последовательностей и успешно зарекомендовавших себя в палеогенетике, в специально оборудованных помещениях на базе АНОО ВО Университет «Сириус». Геномные последовательности получены с использованием современных платформ высокопроизводительного секвенирования.

Биоинформатическая обработка и анализ полученных геномных данных были проведены с использованием программ и параметров, адаптированных для работы с высокодеградированными последовательностями ДНК. Анализ однородительских маркеров был проведён с привлечением данных из баз NCBI, AADR v66.0, AmtDB, Yfull и FamilyTree на основе консенсусных филогенетических деревьев PhyloTree и ISOGG. Популяционный анализ проведён с применением стандартных методов, используемых в палеогенетике: PCA, ADMIXTURE, hapROH, F-статистик Паттерсона, ancIBD, mobest.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Население ареала черняховской культуры реконструировано как генетически гетерогенная общность. Население включало индивидов, генетически близких к группам северо-центральноевропейского, балкано-дунайского, средиземноморского и степного происхождения. При этом, выраженная географическая стратификация внутри культурного ареала отсутствует, в то время как процессы метисации носят устойчивый характер.
2. Выявлена генетически однородная группа с северо-центральноевропейским профилем, которая демонстрирует геномную связь с представителями вельбаркской культурной традиции.
3. В составе черняховской общности выявлены индивиды, имеющие генетическую связь с сарматской метапопуляцией и скифами Подонья.

Личный вклад автора.

Результаты молекулярно-генетической и биоинформатической работы, представленные в тексте диссертации, получены автором лично, либо при его непосредственном участии. Образцы костного материала получены из фондов НИИ и Музея антропологии им. Д. Н. Анучина, ИА РАН, Государственного музея-заповедника «Фанагория», ЮФУ, ГБУК КК «НИМЗ». Радиоуглеродное датирование антропологического материала было проведено на базе лаборатории изотопных исследований ЦКП «Геохронология кайнозоя» ИАЭТ СО РАН и ЦКП «Ускорительная масс-спектрометрия» НГУ.

Степень достоверности и апробация результатов.

Полученные в ходе диссертационного исследования результаты согласуются как с генетическими, так и с историческими данными, представленными в современной научной литературе, что служит подтверждением их достоверности. Материалы работы были представлены в виде доклада на научной конференции и отражены в пяти публикациях в рецензируемых научных журналах, индексируемых международными базами данных и рекомендованных ВАК при Минобрнауки России.

Основные публикации по теме диссертации:

1. **Рождественских Е. В.,** Андреева Т. В., Малярчук, А. Б., Адрианова И. Ю., Ходырева Д. С., Евтеев А. А., Бужилова А. П., Рогаев Е. И. Митогеномный анализ представителя черняховской культуры в Среднем Поднестровье и его генетическая связь со славянами в контексте палеоантропологических данных // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2025. – Т. 29, № 5. – С. 722-731. – DOI: 10.18699/vjgb-25-79
2. **Рождественских Е. В.**, Манахов А. Д., Ворошилов А. Н., Свиркина, Н. Г., Айтуганова Э. Д., Кунижева С. С., Андреева Т. В., Остапенко С. Н., Кузнецов В. Д., Рогаев Е. И. Междисциплинарное исследование антропологических материалов из некрополя Фанагории эпохи поздней классики // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. – 2026. – № 3. – С. 71–85. – DOI: 10.55959/MSU2074-8132-26-3-05
3. **Рождественских Е. В.,** Андреева Т. В., Кунижева С. С., Манахов А. Д., Гашева М. С., Радюш О. А., Решетова И. К., Добровольская М. В., Рогаев Е. И. Генетический анализ представителя воинской знати из могильника черняховской культуры Дальний (Выдрин) в Курской области // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2026. – Т. 30, № 6. – С. 955–963. – DOI: 10.18699/vjgb-26-96

Дополнительные публикации по теме исследования:

1. **Рождественских Е. В.,** Манахов А. Д., Андреева Т. В., Кунижева С. С., Малярчук А. Б., Быданов А. С., Савинецкий А. Б., Крылович О. А., Добровольская М. В., Бужилова А. П., Макаров Н. А., Рогаев Е. И. Юноша с хорьком из средневекового могильника Минино на Кубенском озере: археогенетическая идентификация // Краткие сообщения Института археологии. – 2024. – № 274. – С. 348–368. – DOI: 10.25681/IARAS.0130-2620.274.348-368
2. **Рождественских Е. В.,** Манахов А. Д., Ворошилов А. Н., Свиркина Н. Г., Айтуганова Э. Д., Кунижева С. С., Андреева Т. В., Остапенко С. Н., Кузнецов В. Д., Рогаев Е. И. Историческая генетика Фанагории: геномный анализ людей из эллинистического склепа // Краткие сообщения Института археологии. - 2026. - № 282. - С. 309-324. - DOI: 10.25681/IARAS.0130-2620.282.309-324

Материалы диссертационной работы были представлены на следующей конференции:
Рождественских Е. В. Геномика представителей черняховской культуры с территории Курской области / VII Всероссийский Археологический Съезд / Красноярск. 06-10.10.2025.

Объем и структура диссертации.

Текст диссертации изложен на 208 страницах машинописного текста и включает 11 таблиц и 90 рисунков. В составе работы представлены 6 приложений, содержащих 12 таблиц и 91 рисунок. Результаты диссертационного исследования изложены в трёх главах. Первая содержит обзор литературы по исследуемой проблематике, а также описание материалов и методов исследования. Вторая посвящена первичному анализу геномных данных и результатам исследования однородительских маркеров. Третья глава включает результаты анализа аутосомного набора данных, сформированного в ходе диссертационного исследования для каждой группы отдельно и для совокупности групп, а также их сопоставлению с открытыми геномными данными. Главы два и три содержат изложение полученных результатов и их обсуждение. Список цитируемой литературы включает 270 источников.

Финансовая поддержка диссертации

Результаты получены при финансовой поддержке исследования, реализуемого в рамках государственной программы федеральной территории «Сириус» «Научно-технологическое развитие федеральной территории «Сириус», Соглашение No 18–03 от 10.09.2024, код проекта GEN-BFT-2407

Благодарности

Автор выражает большую благодарность своему научному руководителю д.б.н., профессору, академику РАН Рогаеву Евгению Ивановичу за доверие и предоставленную возможность участия в научных проектах мирового уровня в области исторической генетики. Советы, наставления и конструктивная критика Евгения Ивановича на всех этапах научной работы позволили успешно завершить диссертационное исследование, а передаваемые знания и умения - заложили прочную основу для самостоятельной научной работы и дальнейших исследований в этой области.

Особая благодарность адресована к.б.н Андреевой Татьяне Владимировне и к.б.н. Манахову Андрею Дмитриевичу за их постоянное содействие и подробные консультации по молекулярно-генетическим и биоинформатическим аспектам проводимого историко-генетического исследования.

Глубокую признательность автор приносит д.и.н., профессору, академику РАН Александре Петровне Бужиловой - за оказанное доверие и уникальную возможность работы с музейными антропологическими коллекциями представителей черняховской культуры, которые легли в основу данного исследования.

Автор выражает глубокую благодарность директору Государственного историко-археологического музея-заповедника «Фанагория», д.и.н. Кузнецову Владимиру Дмитриевичу, член-корреспонденту РАН, д.и.н. Марии Всеволодовне Добровольской, к.и.н. Свиркиной Наталие Геннадиевне и к.и.н Остапенко Сергею Николаевичу за предоставленные антропологические материалы из древнего города Фанагория. Искреннюю признательность автор приносит к.и.н. Александру Николаевичу Коваленко за возможность изучения антропологических материалов из Елизаветовского городища, а также заведующему отделом археологии Новороссийского исторического музея-заповедника Александру Владимировичу Шишлову за предоставление доступа к уникальным коллекциям антропологического материала, относящимся к группе готов-тетракситов. Отдельную признательность автор выражает старшему научному сотруднику отдела археологии эпохи Великого переселения народов и раннего Средневековья ИА РАН Гавритухину Игорю Олеговичу за ценную помощь в редактуре исторической части диссертации.

Также слова благодарности автор адресует своим коллегам, семье и друзьям, оказывавшим поддержку на протяжении всего периода проведения научно-исследовательских работ и написания диссертации.

.

Глава 1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР, ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ

1.1 Историко-археологическое и антропологическое описание черняховской культуры

1.1.1. Черняховская культура: особенности погребального обряда, его региональная вариативность и связь с другими этнокультурными группами

В позднеримский археологический период (ступень С; вторая половина II – конец IV вв. н. э.) на обширных пространствах Барбарикума (территории за пределами границ Римской империи), частично охватывавших территории Центральной и Восточной Европы, происходили масштабные миграции, военно-политические кризисы и формирование новых культурных сообществ. Одним из наиболее значительных среди них является черняховская археологическая культура – один из ярчайших и сложнейших археологических феноменов эпохи железа, занимавшая пространства лесостепной и степной зоны от Нижнего Дуная до Северского Донца и Курского Посеймья [15, 16] (рис. 1.1). Несмотря на наличие на территории Крыма памятников со следами черняховского влияния, он оставался вне культурного ареала [17].

К настоящему времени зафиксированное количество памятников черняховской культуры превышает значение в 3 500 [10]. Характерными археологическими чертами для них являются неукреплённые поселения, биритуализм погребального обряда (присутствуют и ингумации, и кремации) [20], выразительный и своеобразный керамический комплекс и убор (особенно связанный с двучленными прогнутыми подвязными и двупластинчатыми фибулами), высокоразвитые (на фоне остального Барбарикума) сельское хозяйство и ремесла, обилие свидетельств связей с Римской империей. [20,16, 17, 23, 24].

Первооткрыватель В. В. Хвойка (раскопки 1899–1901 гг. у сёл Ромашки и Черняхов) предложил широкую хронологическую датировку существования культуры – II–V вв. н. э. [25]. В современной же историографии преобладает узкая хронология (середина III–начало V в. н. э.), причём формирование культуры связывается с эпохой Скифских (Готских) войн, расцвет приходится на IV в., а упадок культуры традиционно связывают с гуннским нашествием, хотя высказываются мнения о том, что трансформация началась ещё до появления гуннов в регионе [17, 26, 27].

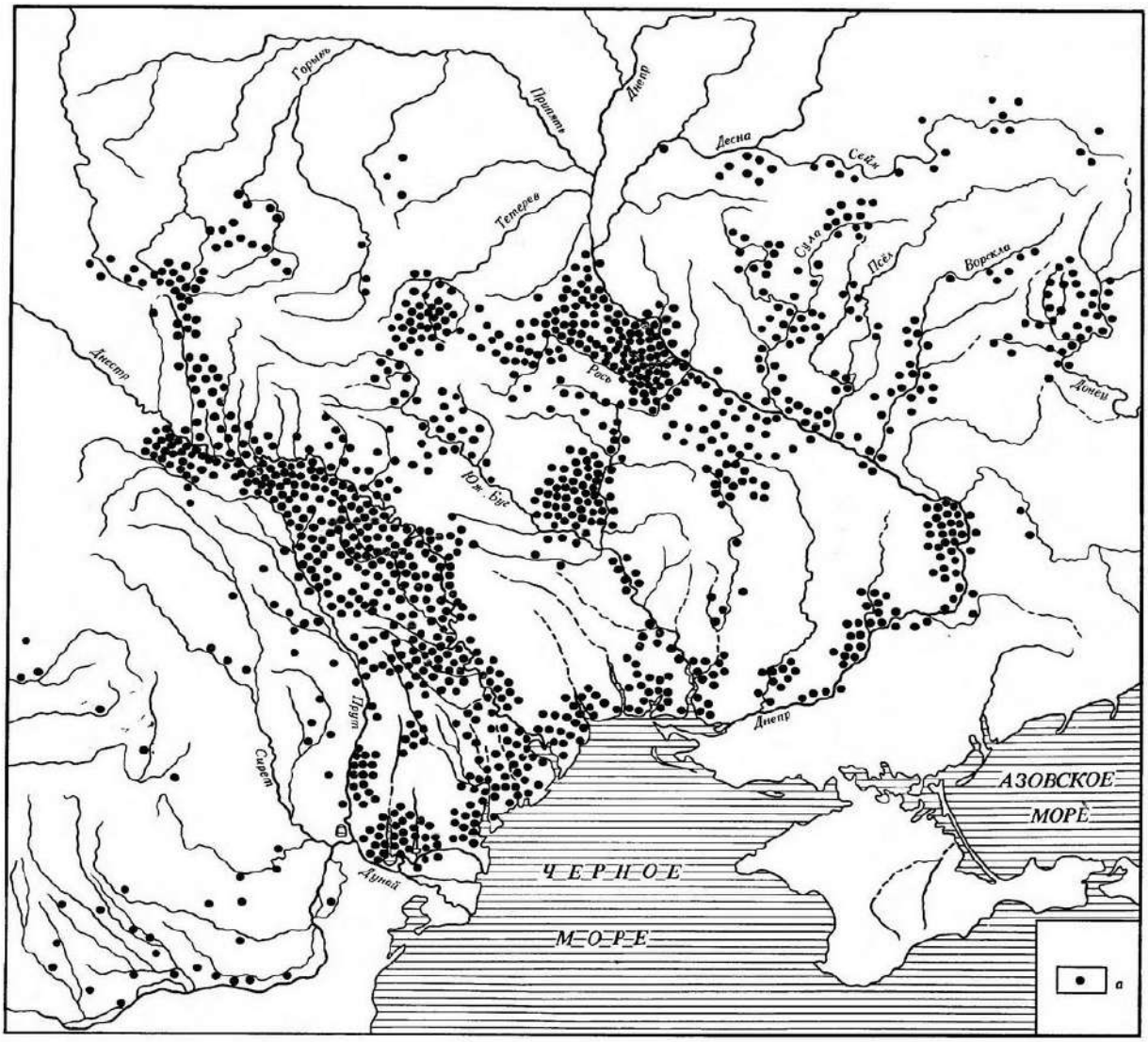


Рисунок 1.1 – Карта расположения памятников черняховской культуры (по Г. Ф. Никитиной, 1985 г. [20])

М.В. Любичев на основе археологических материалов днепро-донецкой лесостепи выделяет горизонт «классической» черняховской культуры (втор. четв. IV – сер. V вв. н. э.) [28]. Для него на основе закрытых комплексов могильников Войтенки, Компанийцы, Боромля, Успенка и др. разработана относительная хронология из пяти фаз (абсолютные даты привязаны к центральноевропейским системам [29–32]):

Фаза A – начало – перв. четв. IV в. (ступени C2/C3).

Фаза B – втор. четв. – сер. IV в. (ступень C3).

Фаза C – третья четв. IV в. (ступень C3/D1).

Фаза D – посл. четв. IV в. (ступень D1).

Фаза E – посл. четв./кон. IV – перв. четв. V в. (ступень D1, отдельные элементы D2).

Черняховские материалы северо-восточной части ареала черняховской культуры, также свидетельствуют о том, что население достоверно существовало во второй половине IV в. и в начале гунского периода [15].

Погребальный обряд, являющийся одним из основных культурных маркеров, рассмотрен в фундаментальных работах Э.А. Сымоновича, Н.М. Кравченко, Г.Ф. Никитиной, а также у ряда авторов [6, 10, 20, 24, 33]. Его главная отличительная черта – биритуализм, то есть сосуществование двух основных обрядов: ингумации (трупоположения) и кремации (трупосожжения). Среди исследованных на данный момент захоронений кремация составляет до 30 %. При этом, фиксируется присутствие нескольких культурно различающихся групп в пределах всего черняховского ареала.

Так, большинство захоронений совершённых по обряду кремации связывают с германским элементом культуры, пришедшим в черняховский социум, предположительно, через вельбаркскую и пшеворскую культуры: ямные и урновые сожжения, нередко с фрагментами пережжённой керамики и сосудами-приношениями связывают с первой группой, трупосожжения с оружием (ритуально согнутые мечи, копья, детали щитов) - со второй [10]. Согласно исследованию О. А. Радюша комплексы содержащие оружие, особенно с его ритуальным повреждением, предположительно принадлежали воинской элите черняховского общества [34]. Отмечается более высокая концентрация таких комплексов в западной и северо-западной частях черняховского ареала, в зоне контактов с пшеворской культурой [24].

Группа Тыргшор–Герэсень – локальный вариант черняховских кремаций, выделяемый в юго-западных областях ареала (Мунтения, Молдова) [35]. Её отличительная черта – инвентарь часто не несёт следов огня (его помещали в могилу после сожжения), а урны или ямы накрывали сосудом либо крупным черепком. Группу связывают с гето-дакийским населением, вошедшим в состав черняховской общности [10]. Культурный компонент киевской культуры в черняховских кремациях предполагается, но уверенно не выделяется; он возможен в среднеднепровском Левобережье, хотя позднеримские киевские могильники в зоне контакта практически неизвестны [10].

Символические захоронения без останков (кенотафы) известны на многих могильниках (Ружичанка, Будешты, Волошское, Сумы–Сад, Родной Край 1, Войтенки). Предполагается, что данная традиция уходит корнями в погребальные обычаи зарубинецкой культуры [36].

Ингумационные захоронения, выявленные на черняховских памятниках совершались в ямах различных типов: простая яма, яма с заплечиками, яма с подбоем, катакомба [10, 28]. Простые ямы представляют собой прямоугольные или овальные с вертикальными стенками углубления и являются самой распространённой конструкцией погребения на всей территории

черняховской культуры [10, 24, 28]. Простые ямы с южной ориентировкой покойника (подгруппа С3в), которые сопровождались мечами, копьями, «клинками с вырезами» и топорами связывают с кочевыми или позднескифскими группами. Однако преобладающими являются северная (с сезонными отклонениями; 80% от общего числа захоронений) и западная ориентировка покойников, последняя некоторыми исследователями интерпретируется как проявление североевропейских традиций [28, 37, 38]. Погребения с северной ориентировкой, как правило, с инвентарём и носят следы преднамеренного разрушения, обычно верхней части скелета; погребения с западной ориентировкой, как правило, безынвентарные и редко бывают потревожены [17].

Ямы с заплечиками и подбоями в совокупности с северной ориентировкой погребенного, скорченными и перекрещенными ногами, наличием углей и золы, а также наличие жертвенной пищи интерпретируются как черты, связанные со скифо-сарматскими компонентами [10, 15, 28, 38]. Такие черты фиксируются на могильниках Войтенки, Компанийцы, Боромля, Успенка, Переяслав-Хмельницкий, Зачепиловка, Родной Край 1 и др. [28], а также в Барбара 1, Дмитровка 3, Гочево 3, 4, Снагость 2, Хохлово 2, Кантемировка [15]. Однако Любичев М.В. ямы сложных форм и курганы, при наличии инвентаря характерного как для черняховской культуры (круговые сосуды, фибулы, пряжки, гребни, бусы), предметов римского импорта (например, стеклянные жетоны, шкатулки) и кочевнических элементов (серебряные накладки, золотые перстни, детали снаряжения всадника), выделяет в отдельную группу подкурганных погребений с черняховскими вещами и проводит параллели с группой алан-танаитов [28, 39]. Такие погребения фиксируются в Кантемировке, Сторожевом, Воронцовке, Мечебелове, Дмухайловке, Моспинской [28].

В связи с широкой вариабельностью традиций погребального обряда и большими площадями ареала культуры производились попытки разделения огромного массива памятников на локальные культурные подгруппы. Однако выделить яркоотличающиеся варианты не удалось из-за гомогенного распределения основных черняховских артефактов (фибул, пряжек, лепной керамики вельбаркских типов, обряда кремации и т.д.) по всей территории [40]. При этом, на региональном уровне всё же прослеживаются особенности преобладания того или иного обряда, ориентировке погребённых и наборе инвентаря, которые можно соотнести с преобладанием определённого археологического компонента [28, 40].

Однако общепринятой схемы разделения памятников на подгруппы нет, а практически каждый специалист в области исследования черняховской культуры имеет свою схему локальных вариантов, часто сильно отличных одна от другой. Так, один из самых крупных специалистов в рассматриваемой тематике – М.Б. Щукин выделял следующие локальные варианты [40]:

Группа памятников Левобережья Днепра – преобладают трупоположения с северной ориентировкой. Конструкции ям разнообразны: простые, с заплечиками, подбои, что указывает на наличие германской, протославянской и скифо-сарматской археологических компонент.

1. Группа Черепин-Рипнёв – междуречье верховьев Днестра и Западного Буга (Черепин, Бовшев, Рипнив, Ракобути, Демьянов, Чижиков, Неслухов, Верхний Иванов, Березец), практически без могильников, предполагается принадлежность к протославянской группе.
2. Волынская группа – представляет собой вельбаркско-черняховский комплекс, в зоне памятников Раковец-Чеснивский, Деревянное, Горка-Полонка, Рудка (примыкающий памятник Ружичанка), на данной территории предполагается первичное формирование черняховской культуры.
3. Причерноморский тип памятников - отличается наличием атрибуции античного и скифо-сарматского комплексов, на могильниках отмечено до 20 % катакомбных погребений против 1 % в общем массиве (Ранжевое, Коблево, Каменка-Анчекрак; по Щукину). Отметим широкое применение камня в обрядах [17].

Ещё один крупный специалист Б.В. Магомедов выделяет группу памятников типа Косаново, занимавшую большую часть ареала черняховской культуры – от левобережья Днепра до Трансильвании, и относит их к “классической” части черняховских древностей, проводя связи с археологическими особенностями Северной Европы и Скандинавии [41].

Таким образом, одной из ключевых проблем в изучении черняховской культуры остаётся региональная вариативность, которая непосредственно связана с дискуссией об этнической принадлежности её носителей.

1.1.2. Гипотезы формирования черняховской культуры

С момента обнаружения памятников черняховского типа центральной проблемой их изучения стала популяционная принадлежность населения [40]. За более чем век исследований сформировались три основных направления: 1) принадлежность населения черняховской культуры к одной из групп германских племенных образований – “готская теория”, её основоположниками считаются П. Райнеке и Е. Блюме; 2) принадлежность культуры к славянскому кругу памятников рассматривали В.В. Хвойка, Б. А. Рыбаков, Э.А. Сымонович, М.Ю. Брайчевский, И.С. Винокур, М. И. Артамонов (в ранних работах) и ряд других

исследователей; 3) изначальный полиэтничный состав населения рассматривал В.В. Седов, Л. Нидерле и др. [6, 10, 40, 42, 43].

Большинство современных исследователей придерживается полиэтничной модели, однако оценки соотношения компонентов разнятся. В. Д. Баран, придерживаясь полиэтничной модели, подчёркивал, что памятники черняховского времени не составляют единого целого, однако считал одной из ведущих компонент германские племена [44]. Такой же точки зрения придерживаются М.А. Тиханова, Б.В. Магомедов и М.Б. Щукин. В.В. Седов, напротив, подчёркивал преимущественное наследие пшеворской культуры [42]. В современной научной среде полиэтничная модель получила сильное развитие в работах Б.В. Магомедова, который рассматривал черняховскую культуру как результат интеграции германских племён (в первую очередь готов) с местным сарматизированным населением Восточной Европы, дакийцами и поздними скифами при сильном культурно-социальном влиянии римской провинции [10, 36]. При этом, ядро социума Магомедов связывает с «державой Эрманариха» в Поднепровье, политическую консолидацию - с готским военно-аристократическим слоем [10, 43]. Одна из реконструированных моделей происхождения черняховской культуры в качестве основы социума рассматривает именно готские племена и выделяет шесть этапов распространения: колонизация устья Вислы и формирование вельбаркской культуры (II-I вв. до н. э.); продвижение вдоль Балтийского побережья на запад (I в. до н. э. – I в. н. э.); экспансия на юг с вытеснением пшеворской культуры из северо-западных районов Польши (I-II вв. н. э.); расселение по Висле и Бугу; формирование черняховской культуры при взаимодействии с населением Понто-Каспийской степи (ок. III в. н. э.) [45].

В пользу теории о полиэтничности черняховского социума выступают результаты анализа антропологических коллекций. По данным Т.А. Рудич, в мужских краниологических сериях Среднего Поднепровья выделяются четыре морфологических типа, присутствующих в переменных пропорциях на всей территории: мезоморфный мезо-долихокранный (сходство с позднескифскими группами Северного Причерноморья); субгиперморфный долихокранный (связывается с миграциями населения Прибалтики в центр Европы); гиперморфный резко долихокранный (связи с Центральной Европой, культурами линейно-ленточной и шнуровой керамики); мезоморфный мезобрахикранный (сходство с восточноевропейским населением X–XIII вв.) [37, 38, 46, 47]. Статистический анализ выявляет направленные связи серий с прибалтийскими, вельбаркскими и позднескифскими материалами [46]. В Пруто-Днестровском регионе преобладают лишь фракийский и степной компоненты, что отличает его от более вариативного Дунайско-Днестровского ареала [48].

Таким образом, может быть сформулирован ряд научных гипотез, верификация которых возможна при использовании молекулярно-генетических методов:

H0 – генетический профиль всех индивидов, связанных с черняховской культурой, значимо не отличается от генетического профиля синхронного и предшествующего населения Восточной Европы.

H1 – черняховская культура представляет собой генетически гетерогенное образование. Ожидается наличие индивидов в выборке, показывающих генетическую близость со степными группами (скифами / сарматами); фрако-дакийскими группами (сближение с группами Средиземноморья и Балкан); североевропейскими группами; балтскими и восточноевропейскими (как возможная связь с протославянскими группами).

H2 – население черняховской культуры преимущественно представлено индивидами с североевропейским и/или центральноевропейским генетическим происхождением, что может интерпретироваться как присутствие готского этнокультурного компонента. Ожидается: генетическая близость к более ранним группам Скандинавии и синхронным группам Центральной Европы в бассейне Вислы; близость к носителям вельбаркской культуры; преобладание однородительских маркеров - гаплогрупп Y-хромосомы и мтДНК, характерных для популяций Северной Европы.

H3 – черняховская культура относится к славянскому кругу древностей и ожидается генетическая преемственность с более поздними группами славян.

1.1.3. Связи представителей черняховской культуры с Боспорским царством и формирование группы готов-тетракситов

Эпоху Константина и его династии (с конца III по третью четверть IV вв. н. э.) принято считать временем расцвета черняховской культуры [43, 49]. Рассматриваемый хронологический отрезок характеризуется ростом населения и захватом новых территорий, включая часть ареала киевской культуры [50], а также распространением в Верхнем Подонье групп населения, связанных с северо-восточными частями ареала черняховской культуры [33]. Ряд исследователей сходится во мнении, что широкая экспансия, унификация культурного стиля, развитие сетей поселений и торговли, позволяют заменять термин «черняховская культура» на «черняховскую цивилизацию» или «протоцивилизацию» [30]. Несмотря на сложность реконструкции политической организации черняховского социума, обусловленную редкой фиксацией маркеров социальной стратификации (элитные погребения, дворцовые комплексы, укреплённые центры)

[43], ряд авторов рассматривает восточногерманскую часть населения, как представителей военной аристократии [10, 43]. При этом, существует мнение, что часть ареала черняховской культуры соотносится с державой вождя грейтунгов (остроготов) Германариха (Эрманариха) [30, 34, 43].

Помимо ареала черняховской культуры присутствие восточных германцев, в частности восточных готов, фиксируют и на территориях Боспорского царства. Так, готско-черняховское присутствие в районе Таманского полуострова и Крыма относят к III в. н. э. и традиционно связывают с «готскими войнами», в ходе которых готами был установлен контроль над северными и северо-восточными территориями Причерноморья [51, 52]. На Боспоре и в его округе в этот период появляются погребения с характерным набором украшений и гребнями; их трактуют как следы физического присутствия готов в боспорской элите и пограничных гарнизонах [53]. По реконструкции А. И. Айбабина, после расселения на берегах Меотиды (Азовского моря) и вывода римских войск из Крыма германцы совместно с аланами проникли сначала в Азиатский Боспор (Таманский полуостров и прилегающие территории), а затем, переправившись через пролив и разрушив позднескифские города, заняли территорию Крыма [54, 55]. Иное мнение высказывали И. Н. Храпунов и В. М. Зубарь. По мнению первого варвары проникли на Боспор с востока и продвигались на запад раздельно: аланы – по предгорьям, германцы – по побережью Азовского и Чёрного морей [56], а второй полагает мнение, что могильники с остатками кремаций, характерных для германцев, на территории Боспора возникли уже после «готских» походов, и что население входило в разноэтничный готский союз [57].

Исследования последних лет выделяют четыре волны германского присутствия на Боспоре [12]: «прибалтийско-скандинавская» – вторая половина II – начало III в. н. э., обнаруживаются связи с западнобалтской культурной общностью; «вельбаркско-пшеворской» - 230–270-е гг. н. э., период “готских войн”, фиксируется атрибуция характерная для вельбаркско-пшеворского культурного слоя; «центральноевропейско-скандинавская» - 260/270 – 280/290 гг. н. э., фиксируются находки горизонта княжеских погребений Германии; и «черняховская» - 290/300 – 350/360 гг. н. э.

На данный момент выделяются две конкурирующие концепции взаимоотношений между восточногерманской частью населения Центрально-Восточной Европы и Боспорского царства. Первая – концепция готского господства (протектората) над Боспором, восходящая к А. А. Васильеву и в современном виде разработанная М. М. Казанским: Берега Керченского Пролива с конца III или с середины IV в. контролировались готами, боспорские правители с иранскими именами (Фофорс, Радамсад) рассматриваются как ставленники или даже носители готской власти. В пользу данной концепции выступает ряд фактов:

1. Наличие погребений с богатым готским женским костюмом, как на Керченском, так и Таманском полуостровах, которые датируются не только V в., но и концом III – IV в., что означает присутствие на Боспоре готской элиты задолго до появления гуннов в Европе [58].
2. Прекращение чеканки собственной монеты после 342-343 гг [11].

Однако, если рассматривать жёсткую модель «Боспор – государство под управлением готской династии», то для таких выводов нет никаких задокументированных источников, которые сообщают о переходе Боспора к готам и ни один известный по имени готский rex IV в. н. э. не локализуется на Боспоре. Поэтому корректно говорить лишь о готском военном присутствии и протекторате на восточной окраине черняховской ойкумены [58].

Вторая модель предложена Е.А. Рябцевой – модель «квазифедератов», готы здесь не завоеватели, а “пограничные военные контингенты”, присутствовавшие на данных территориях на особом правовом статусе, сопоставимом с римским foedus [59, 60]. Решающее наблюдение Рябцевой в пользу данного видения – пространственная отделённость большинства памятников с выявленной готской материальной культурой конца IV – V в. н. э. (Узунларский вал и его могильник, Дюрсо, Танаис и его округ) от основной территории Боспорского царства (рубеж оборонительной линии от степных агрессоров). Однако стоит отметить наличие восточногерманской археологической атрибутики и на территориях некрополей столиц Европейского и Азиатского Боспора (Пантикапей, Фанагория) [53, 59]. Однако против данной теории выступает отсутствие текстов, прямо упоминающих боспорско-готский договор.

Существует точка зрения, что результатом взаимодействия восточногерманской части населения черняховской культуры и Боспорского царства, предположительно можно считать формирование группы готов-тетракситов [59]. Ряд авторов указывает как место формирования данной группы территории Восточного Крыма у Керченского пролива [40, 59, 61]. Однако хронологический отрезок дискуссионен: одни предполагают формирование готов-тетракситов на основе групп пришедших в Крым во время морских походов в III в. н. э., другие связывают с приходом готов-федератов в IV в н.э [59].

Готы-тетракситы известны по двум историческим источникам: “Война с готами” Прокопия Кесарийского и по анонимному периплу Понта Эвксинского. Первый говорит о данной группе как о христианах, ранее входивших в военный союз с гуннами-утигурами, которые проживают на Боспоре (Bello Goth. VIII, 4). Второй уточняет их локализацию в данный период и указывает на таманское побережье (Anon. PPE. 63). Известные памятники на данной и близлежащих территориях, для которых выявлены археологические атрибуты непосредственно германского происхождения – это могильник Дюрсо и отдельные погребения в могильниках

Бжид-1, Мысхако. Опорным памятником тетракситской проблематики остаётся могильник типа Дюрсо близ Новороссийска [62]. В могильнике присутствуют как погребения совершённые по обряду кремации (с конца VII в н. э.), так и по обряду ингумации (вторая половина V – VII в. н. э., по некоторым оценкам начало VIII в. н. э.) [62]. На данный момент исследовано 480 ингумационных погребений [59]. Для данного памятника характерно наличие как германских черт в материальной культуре, так и боспорских [63], что может указывать на синкретический характер культуры готов-тетракситов. При антропологическом анализе как выборок из могильника Дюрсо, так и из могильников с территории Крыма обнаруживается искусственная деформация черепа, в том числе в захоронениях, содержащих германскую атрибутику – обычай, заимствованный у сарматов и алан и практиковавшийся восточногерманскими племенами (гепиды, остготы, герулы, ругии, бургундцы) в позднеантичное время [64, 65].

В контексте рассмотренной темы взаимодействия черняховской общества и Боспорского царства можно сформулировать гипотезы, верификация которых возможна молекулярно-генетическими методами:

H0 – взаимодействие представителей черняховской культуры и Боспорского царства не отразилось на генетической структуре населения Боспора, а только отразилось в аккультурации части населения.

H1 – взаимодействие представителей восточногерманских групп и Боспорского царства сопровождалось миграцией восточногерманского, в частности черняховского, населения на Боспор, что оставило значимый генетический вклад в популяциях римского времени Таманского полуострова.

1.1.4. Обзор ранее полученных результатов геномного анализа представителей черняховской культуры

Геномные исследования населения черняховской культуры, проведённые на данный момент, включали в себя в общей сложности 14 индивидов: три генома были опубликованы в 2019 году и 11 в 2025 году [7, 8]. Индивиды, попавшие в исследование, относятся к четырём памятникам лесостепной зоны черняховского ареала: Золочив, Комаров-1, Легедзине и Шишаки, и датируются III-V вв. н. э.

По результатам анализа однородительских маркеров все индивиды несут варианты линий митохондриальных гаплогрупп H, K, T2, HV, U4, характерные для населения Западной Евразии

(табл.1.1) [3, 4]. Y-гаплогруппы представлены вариантами R1a-Z93 и E1b-V13, ранее выявленными у представителей степных групп бронзового века, населения позднего бронзового века Молдовы, кочевых сообществ от Монголии до Паннонии, в том числе у скифских групп Северного Причерноморья, а также у фракийских и, вероятно, отдельных античных греческих групп [7, 66].

Таблица 1.1 – Результаты определения гаплогрупп однородительских маркеров для ранее опубликованных образцов черняховской культуры

ID индивида	Памятник	Гаплогруппа митохондриальной последовательности (данные из статьи)	Гаплогруппа митохондриальной последовательности (данные из базы Yfull)*	Гаплогруппа Y-хромосомной последовательности
MJ-19	Легедзине	H1n6	–	–
MJ-36	Комаров-1	H1c	–	–
MJ-37	Шишаки	T2g1	–	–
UKR045	Легедзине	U4c1	U4c1-a	–
UKR047	Легедзине	H2a2a	H2a8	–
UKR049	Комаров-1	HV0a	HV0a	–
UKR102	Золочив	H26	–	E1b1b1a1b1a17 / E1b-V13
UKR121	Шишаки	H1	H1di	–
UKR122	Шишаки	K1b2b	K1b2b-a	–
UKR123	Шишаки	H7	–	R1a1a1b2a2a1d6 / R1a-Z93
UKR125	Шишаки	K1a4a1b	K1a4a1b5	–
UKR126	Шишаки	H1a3	–	R1a1a1b1a2b / R1a-Z645
UKR128	Шишаки	K1a+150	K1a-a2	–
UKR129	Шишаки	K1c2	K1c3	–

* – для части образцов в базе данных YFull MTree [67] указана более глубокая митохондриальная гаплогруппа чем в статье.

Результаты анализа аутосомных маркеров обобщённой выборки черняховской культуры, несмотря на её количественную ограниченность, свидетельствуют о генетической гетерогенности населения в рамках четырёх рассматриваемых памятников и позволяют выделить как минимум три генетические группы. Так, при визуализации результатов анализа главных компонент (PCA) все образцы попадают в кластер европейских популяций и располагаются

преимущественно вблизи современных центральноевропейских и балканских популяций, а один черняховский индивид – в кластере позднескифских и сарматских образцов (рис. 1.2).

Одна из выделенных генетических групп (UkrIA_Chernyakhiv_1) по результатам неконтролируемого ADMIXTURE характеризуется преобладанием восточно- и центральноевропейских компонент в геноме; вторая (UkrIA_Chernyakhiv_2) включает индивидов с генетическим профилем, схожим с континентальными южноевропейскими популяциями (близкими к фракийцам). Один представитель черняховской культуры (UKR049, UkrIA_Chernyakhiv_3) имеет выраженный южный компонент и группируется на PCA с современными киприотами [7, 8] (рис. 1.2).

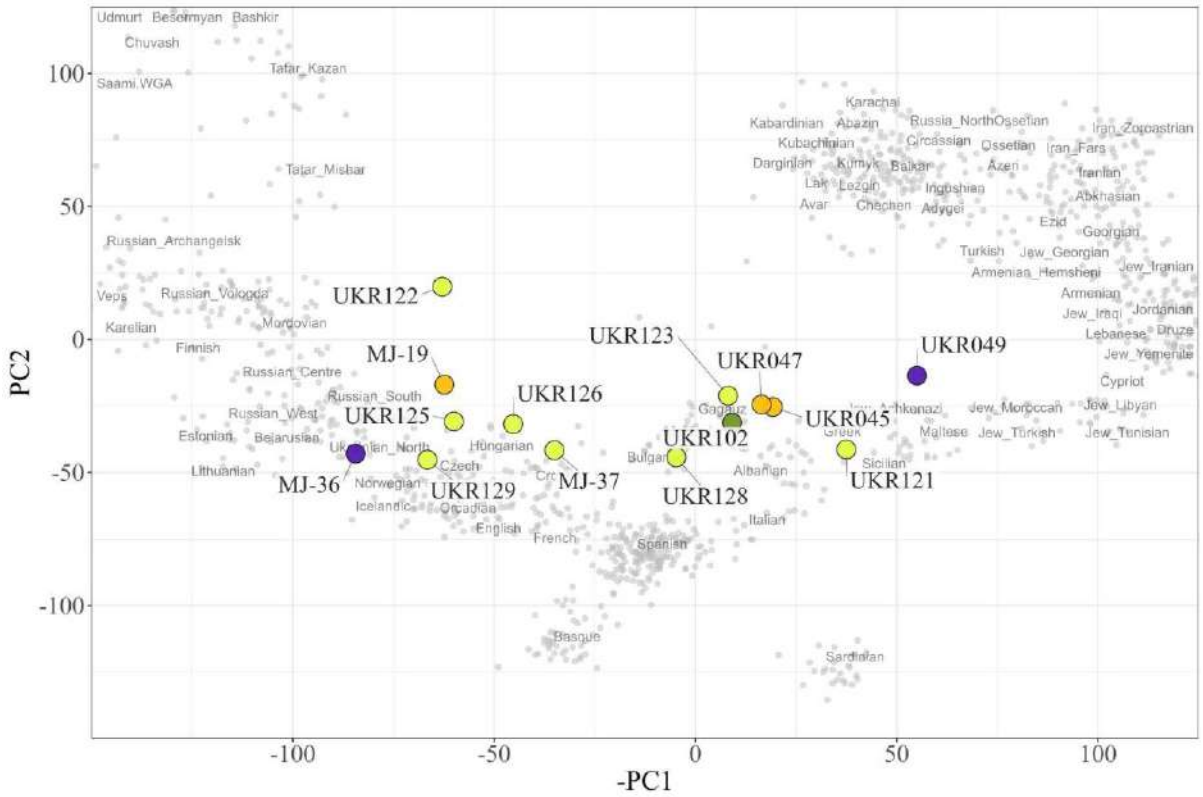


Рисунок 1.2 – Визуализация результатов анализа PCA для образцов черняховской культуры, опубликованных в статьях Järve M. [8] и Saag L [7]

Тесты *f4* показывают, что группа UkrIA_Chernyakhiv_1 образует кладу с предшествующей группой скифского времени UkrEIA_Scythian_RightDnipro_IllThr правобережья Днепра. Результаты *qpAdm* показывают, что данная группа черняховцев может быть смоделирована на основе предковых групп ямной и трипольской культур, а также незначительной примеси восточноазиатских популяций. Проксимальное qpAdm-моделирование показывает возможность моделирования «восточно-центральной» группы на 100 % из поднепровской группы индивидов

скифского времени (UkrEIA_Scythian_RightDnipro_IllThr) [7]. Стоит отметить, что для последней группы авторы допускают возможность моделирования на основе групп ямной и трипольской культур с территории Украины с небольшой примесью группы культуры плиточных могил с территории Монголии. Две другие группы черняховцев демонстрируют большую долю трипольского генетического наследия (до 70 %) [7].

Если соотнести полученные результаты с ранее сформулированными в разделе 1.1.2 гипотезами, то на данный момент гипотеза H0 о генетической однородности всего населения черняховской культуры с синхронным и предшествующим населением Восточной Европы, опровергается. Несмотря на выявленную связь с населением Восточной Европы, образцы черняховской культуры из группы UkrIA_Chernyakhiv_1 несут значительно более высокую долю ближневосточного происхождения, чем образцы синхронного периода с рассматриваемой территории [7, 8]. Наиболее правдоподобной оказывается гипотеза H1 (генетическая гетерогенность населения), которая подтверждается. В выборке фиксируются индивиды, имеющие генетический профиль, сходный с группами, связанными с балканскими популяциями, что указывает на состоятельность предположения о наличии в составе населения черняховского социума выходцев из фрако-дакийского региона Европы (Молдова, Трансильвания и Добруджа в Румынии, часть Украины). Также наличие в генетическом профиле группы UkrIA_Chernyakhiv_1 компонента, связанного с центральноевропейскими популяциями, может указывать на её связь с готским населением региона.

Отметим, что данные, полученные в ходе анализа 14 индивидов черняховской культуры, также указывают на вероятные связи с раннеславянскими группами населения Украины. Согласно результатам моделирования qpAdm, представленные в статье 2025 года образцы периода Золотой Орды, ассоциируемые с предполагаемыми ранними славянами и кочевниками с территории бассейна Северского Донца, могут быть смоделированы на 100 % из группы UkrIA_Chernyakhiv_1. Данный результат может указывать на состоятельность теории генетической преемственности между черняховской культурой и ранними славянскими племенами [7].

Однако, несмотря на полученный результат, значимый для понимания генезиса черняховского социума, следует отметить, что полученные геномные данные ограничены и на их основе невозможно достоверно реконструировать популяционные события, происходившие в процессе формирования культуры. Также необходимо отметить, что статья Saag L. с соавторами 2025 года освещает только взаимосвязи черняховской культуры с группами с территории Украины. В анализ не включены синхронные группы с территорий Северной, Центральной, Южной Европы и России, в контексте рассмотрения которых результаты могут быть уточнены.

Необходимо подчеркнуть, что в дополнительных материалах авторы при описании черняховского социума утверждают, что доминирующей этнической группой населения являлись носители вельбаркской традиции – готы, но, при этом, в основном тексте статьи не проводят общего генетического анализа представителей двух культур, а размер выборки черняховской культуры не позволяет достоверно оценить соотношение различных по происхождению генетических групп [7].

Таким образом, на современном этапе актуальным представляется формирование репрезентативной выборки индивидов черняховской культуры за счёт расширения территориального охвата памятников, что позволит выявить локальные генетические группы в пределах черняховского ареала (при их наличии) и установить корреляцию между культурными вариациями и генетическим профилем носителей данной культуры (при наличии).

Необходимо провести сравнительный анализ с выборками из различных географических точек, относящимися к предшествующему, синхронному и последующему хронологическим периодам и исторически связанными с черняховским социумом, для корректной реконструкции популяционных событий, происходивших как на этапе формирования черняховской культуры, так и после её стабилизации.

Остаётся нерешённым вопрос о присутствии в составе черняховской культуры генетического компонента, ассоциированного с восточными германцами, в частности с представителями вельбаркской культуры, а также о его соотношении с другими компонентами. Недостаточно освещён также характер взаимодействия с популяциями скифо-сарматского круга. Не сформулировано консенсусное заключение о наличии в составе черняховской культуры компонента, связанного со славянскими группами.

Для проверки гипотезы наличия генетических потоков между населением ареала черняховской культуры и Боспорского царства необходима репрезентативная геномная база данных населения последнего. Формирование сопоставимых выборок черняховской культуры, как группы включающей восточногерманский культурный компонент, и населения Боспорского царства позволит количественно оценить вклад каждой из них в генезис средневековой группы готов-тетракситов.

1.2 Материалы и методы

1.2.1 Материалы

В качестве материала для исследования выступили образцы с территории Понто-Каспийской степи, рассматриваемые в контексте изучения черняховской культурной общности. Они были получены из антропологических коллекций Научно-исследовательского института и Музея антропологии имени Д. Н. Анучина МГУ им. М. В. Ломоносова, Института археологии РАН, Новороссийского исторического музея-заповедника, музея-заповедника «Фанагория» и Южного федерального университета.

Были сформированы выборки на основе археолого-исторической интерпретации, принадлежащие к следующим историческим группам:

1. Черняховская культура (Приложение А, табл. А.1).

2. Группа готов-тетракситов (Приложение А, табл. А.2).

3. Население Азово-Причерноморской степи периода существования Боспорского царства (Фанагория, Елизаветовское городище; Приложение А, табл. А.3 – А.4).

В выборку образцов черняховской культуры вошли материалы из 18 могильников степной и лесостепной зоны Восточной Европы. Общее число образцов черняховской культуры, вошедшее в антропологическую выборку – 101. Сформированная выборка индивидов с территории Боспорского царства составила 40 образцов: 19 индивидов из Фанагории и 21 индивид из Елизаветовского городища. Антропологический материал, который по археологическим описаниям мог принадлежать представителям группы готов-тетракситов, был отобран из могильника Дюрсо (описан в главе 1.1.3). В работу были отобраны костные фрагменты височной кости, слуховые косточки и зубы от 22 индивидов.

Таким образом, в рамках диссертационного исследования была сформирована антропологическая коллекция общим объёмом 163 индивида. Краткие описания могильников черняховской культуры, а также памятников Фанагория и Елизаветовское городище приведены в приложении Б.

1.2.2 Методы

Разработка малодеструктивного метода получения костной ткани из каменистой части височной кости человека

Антропологическая коллекция, участвующая в данном исследовании, частично была представлена музейными экспонатами, находящимися на хранении в фонде НИИ и Музея антропологии МГУ. Многие предметы коллекции представлены целыми черепами, изъятие из которых целых височных костей представляется недопустимым. В связи с чем важной задачей являлась разработка методологии, позволяющая получать достаточное для генетического анализа количество костного материала без разрушения целостности антропологического объекта (черепа).

Ранее в мировой научной среде был представлен метод, позволяющий работать с полностью сохранившими свою целостность черепами [68]. Посредством снятия верхних тканей основания черепа, располагающихся непосредственно над костным лабиринтом, открывается доступ к улитке, из которой высверливается необходимое количество костного порошка. Однако основными проблемами данного варианта отбора материала являются повышение экзогенного загрязнения образца и фиксируемое нарушение целостности тканей черепа (рис. 1.3).

В рамках проведения работы для решения всех вышеперечисленных проблем был разработан, апробирован и введён в использование метод малодеструктивного отбора костного материала с использованием медицинских трепанов и механической очисткой полученных костных фрагментов.

Для первичной апробации и оптимизации метода изначально использовались височные кости, отделенные от черепов (рис. 1.4, А).

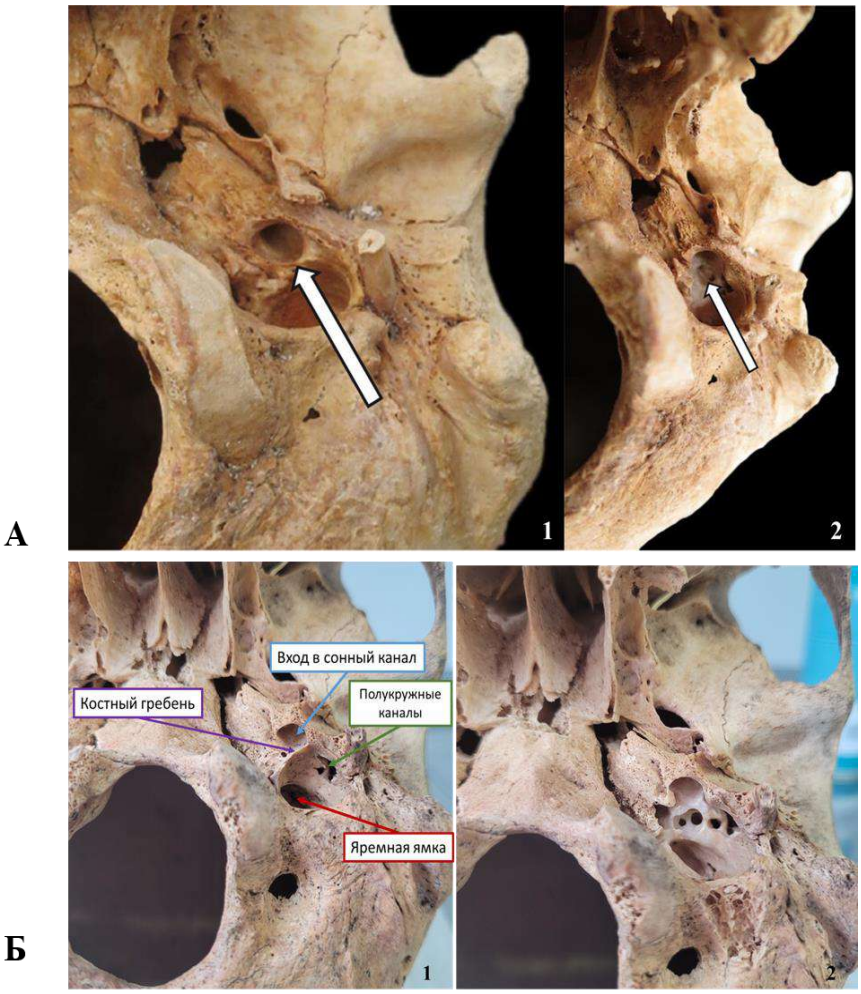


Рисунок 1.3 – Апробация метода получения костного порошка из каменистой части височной кости без нарушения целостности черепа

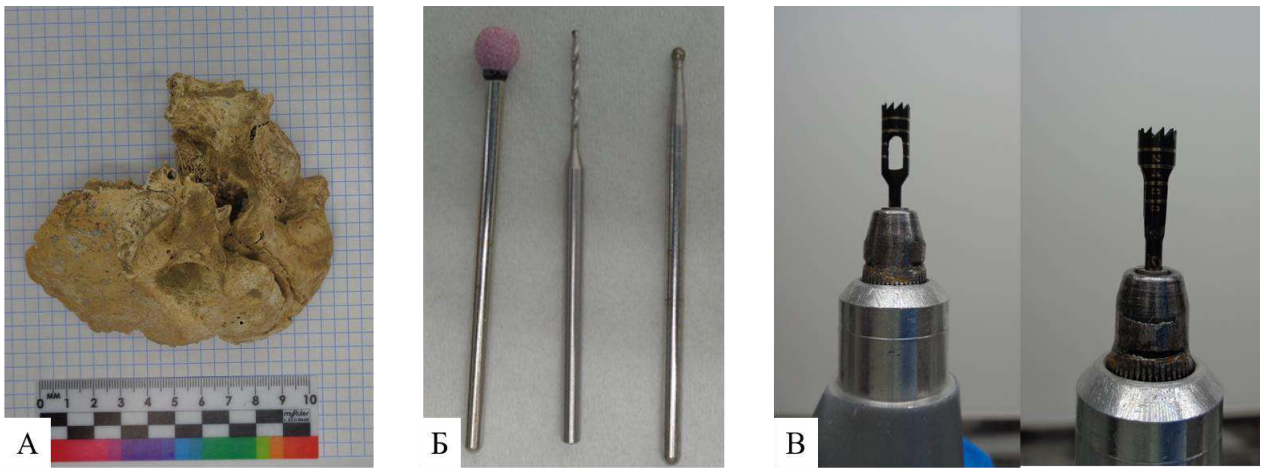


Рисунок 1.4 – Материалы, использованные для апробации метода: А – височная кость, использовавшаяся для апробации метода; Б – фрезы для механической очистки поверхности кости; В – полая фреза (трепан), используемая для отделения части кости из области улитки

Метод включает в себя следующие этапы:

1. Очистка поверхности височной кости от загрязнений в месте последующего распила (рис. 1.5).

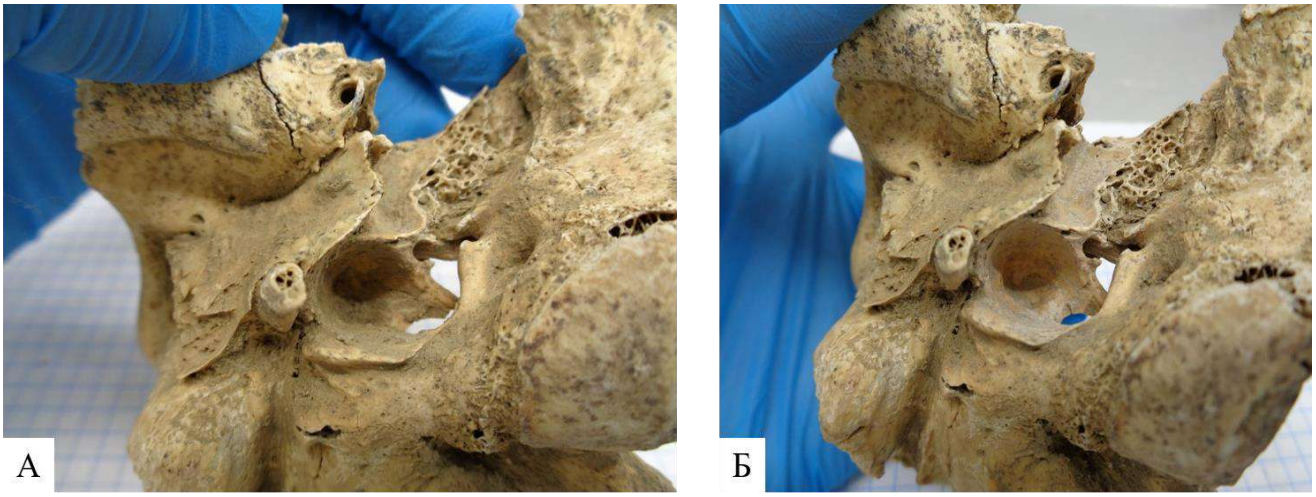


Рисунок 1.5 – Этап механической очистки поверхности кости от внешних загрязнителей: А – неочищенная кость; Б – очищенная кость

2. Очистка от губчатой кости, нахождение расположения улитки (рис. 1.6).

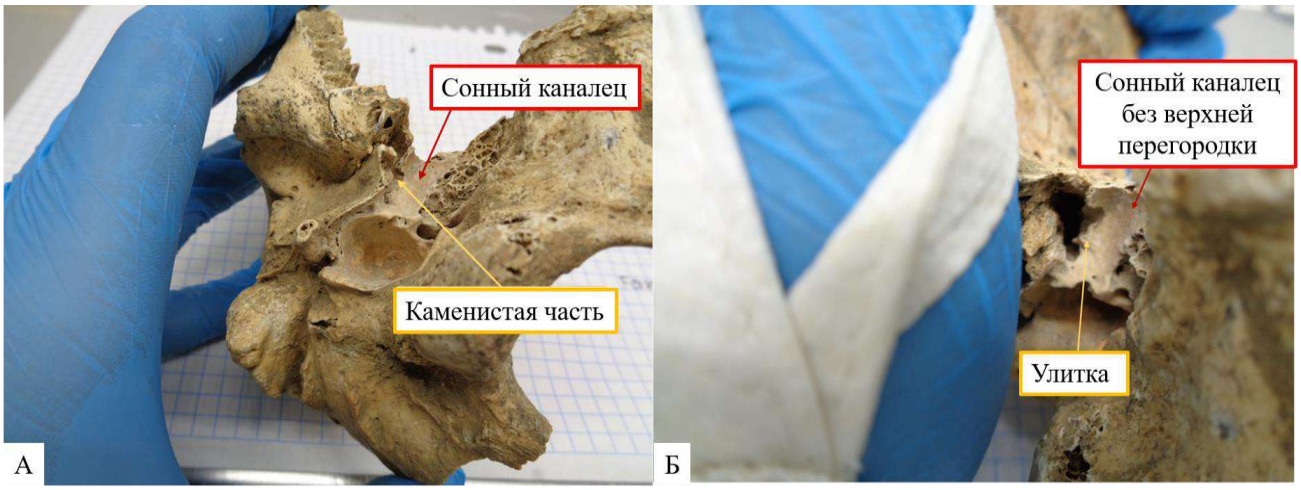


Рисунок 1.6 – Этап очистки от губчатой ткани и детекция расположения улитки в височной пирамиде: А – область, в которой необходимо удалить губчатую ткань для обнаружения улитки; Б – расположение улитки в полости слухового прохода со стороны убранной перегородки сонного канальца

3. Выпиливание кусочка кости (рис. 1.7).

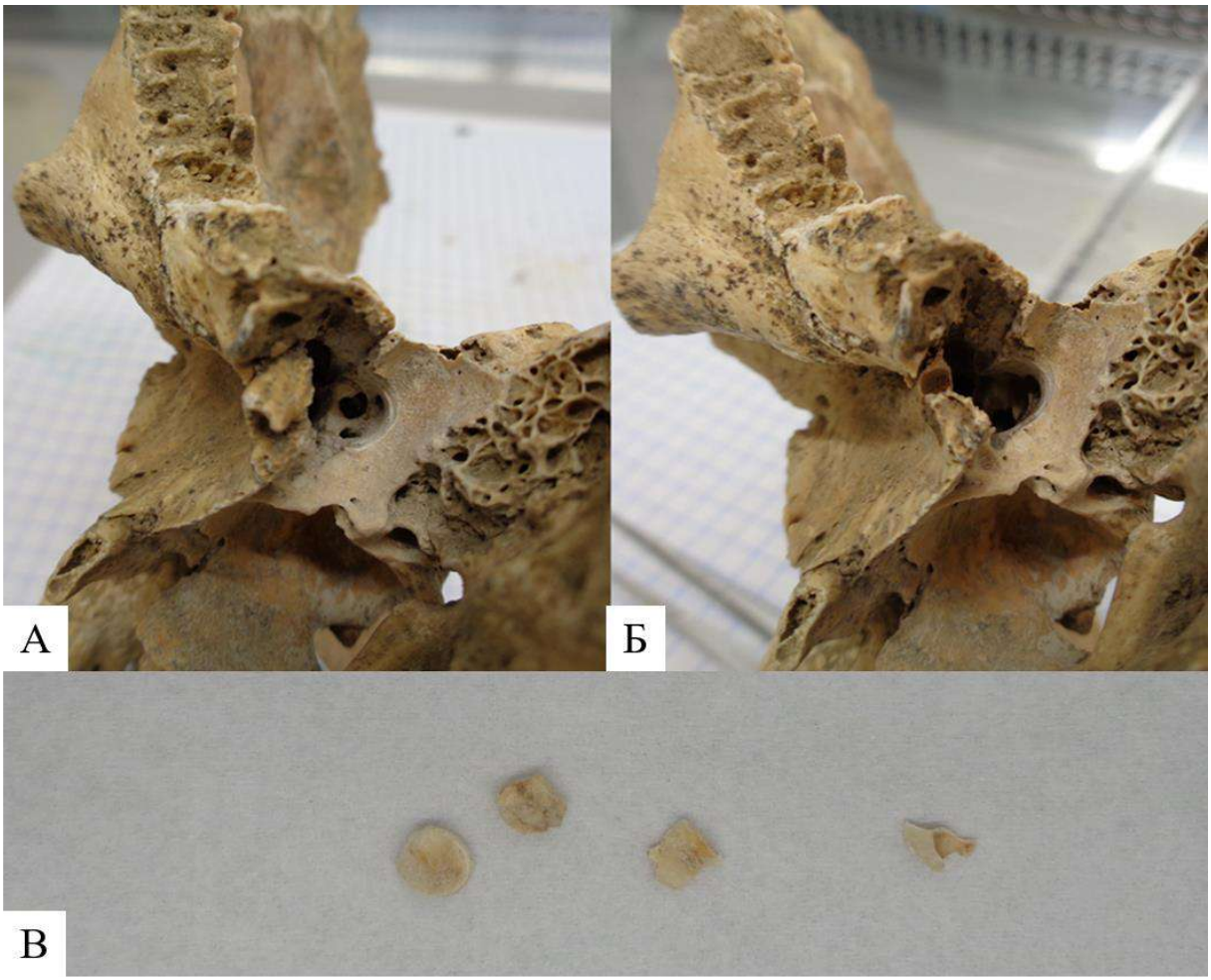


Рисунок 1.7 – Этап отпиливания фрагмента улитки из височной пирамиды: А – распил до середины улитки; Б – распил до конца улитки; В – фрагменты улитки, полученные при апробировании метода

Разработанный метод позволяет включать в работу ценные археологические и музейные объекты, для которых невозможно проведение экстракции плотной ткани из области улитки классическим методом с отделением целой височной кости. По результатам апробации метода были сформулированы следующие рекомендации по работе:

1. Перед началом работы все поверхности должны быть обработаны 10% раствором белизны с последующим удалением его водой и облучение УФ-лампами.
2. Все инструменты должны быть также промыты 10% раствором белизны с последующим удалением его водой и стерилизованы в кросслинкере в течение 20-30 мин.
3. Диаметр трепанов, используемых в распиле не должен превышать 5 мм.

4. Для успешного отделения костного материала из височной кости необходимо заменять фрезы на новые после каждых 10-15 использований.
5. Распил производится на низких скоростях вращения фрезы для предотвращения перегревания костного материала, которое может привести к деградации фрагментов ДНК.
6. Для удаления костного порошка, который появляется при распиле необходимо пользоваться сжатым воздухом, который также выполняет функцию охлаждения, что предотвращает критический нагрев кости.
7. Скорости выше 5 тыс. оборотов в минуту применяются только в том случае, если высокая сохранность костной ткани не позволяет отделить необходимый фрагмент от височной пирамиды. Однако в данном случае необходима частая остановка процесса пиления и охлаждение места распила для предотвращения перегрева.
8. После окончания работы место среза необходимо очистить от остатков костного порошка и грязи, которая могла попасть с неочищенных поверхностей слухового прохода и закрывать стерильным парафильмом для предотвращения загрязнения.

Для успешного применения данного метода при работе с целыми черепами необходимо производить распил через вход в сонный каналец в направлении ярёмной ямки (рис. 1.8). В качестве вспомогательного ориентира можно использовать костный гребень, непосредственно под которым располагается костная улитка.

Таким образом, была разработана методология получения костных фрагментов каменистой части височной кости без разрушения целостности черепа, что позволило использовать для проведения генетического анализа ранее недоступные уникальные археологические объекты. Также данный метод позволяет избавиться от поверхностных загрязнений как механическим, так и химическим методами, что уменьшает вероятность загрязнения ДНК-препарата последовательностями другого организма.

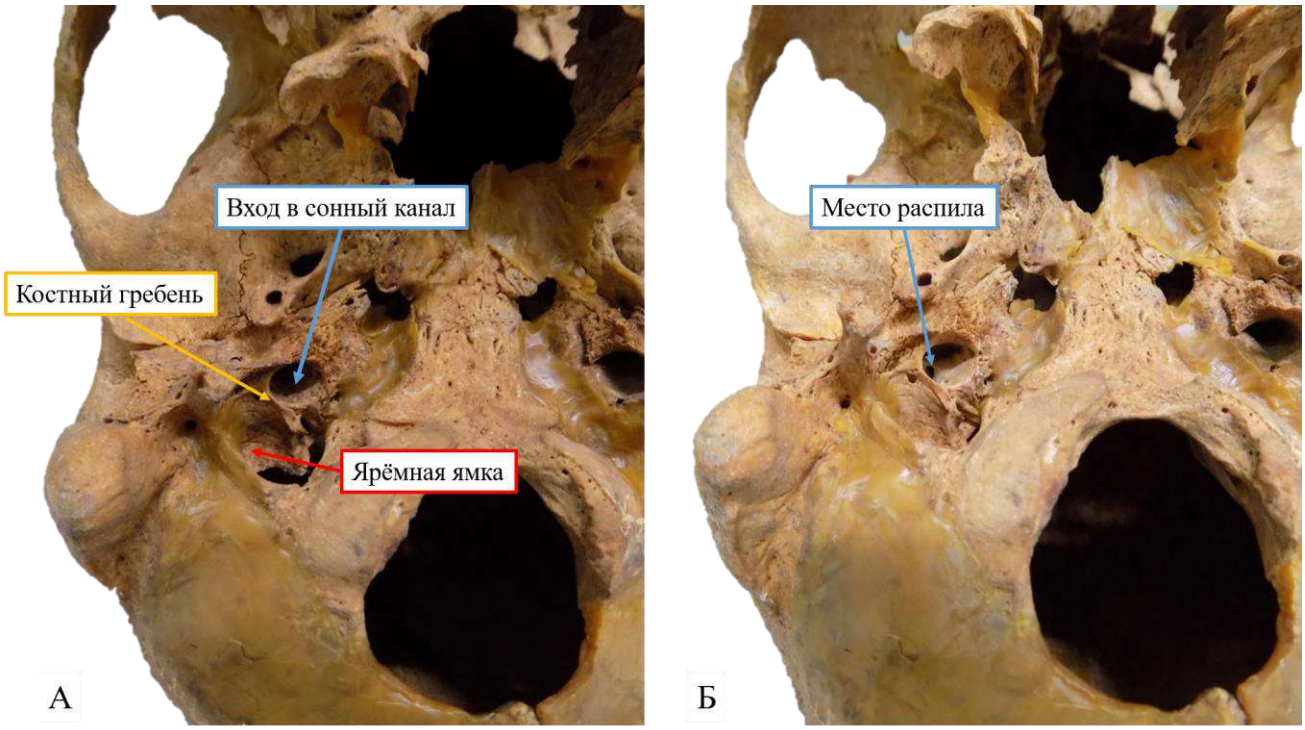


Рисунок 1.8 – Применение метода малодеструктивного получения костного материала на целых черепах: А – место распила с указанием главных ориентиров; Б – фото черепа после отделения фрагмента улитки из него.

Радиоуглеродное датирование

Для корректной интерпретации результатов историко-генетических исследований в мировой научной практике принято подтверждать археологические датировки радиоуглеродным методом.

Радиоуглеродное датирование 20 образцов из выборки, созданной в рамках диссертационного исследования, проводилось методом ускорительной масс-спектрометрии, позволяющим анализировать небольшие по объёму образцы, на базе лаборатории изотопных исследований ЦКП «Геохронология кайнозоя» ИАЭТ СО РАН и ЦКП «Ускорительная масс-спектрометрия» НГУ. Из костных образцов массой до 1 г выделяли коллаген и измеряли изотопные вариации $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$. Для всех образцов были определены значения радиоуглеродного возраста (р.в.); с помощью программы OxCal 4.4 и калибровочной кривой IntCal20 их перевели в календарные даты (к.д.), при этом, учли изотопный сдвиг и фоновое значение ^{14}C (табл. 1.2).

Таблица 1.2 – Результаты радиоуглеродного датирования для некоторых образцов из выборки, сформированной в рамках диссертационного исследования

№	ID	Культура	Памятник	Погребение	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглеродная)
1	AB81	Черняховская	Журавка	№55	III в. – начало V в. н. э.	121 – 345 гг. н. э. (1820 ± 42 BP)
2	AB82	Черняховская	Журавка	№65	III в. – начало V в. н. э.	41 г. до н. э. – 114 г. н. э. (1983 ± 20 BP)
3	AB93	Черняховская	Кринички	Раскоп II, №4	III – нач. V вв. н. э.	239 – 346 гг. н. э. (1765 ± 19 BP)
4	Bch21	Черняховская	Черняхов	№264	III–IV вв. н. э.	246 – 379 гг. н. э. (1743 ± 19 BP)
5	Bch23	Черняховская	Черняхов	№269	III–IV вв. н. э.	244 – 375 гг. н. э. (1748 ± 20 BP)
6	DGT01	Готы-тетракситы	Дюрсо	№100	VI-VII вв. н. э.	599 - 651 гг. н. э. (1434 ± 19 BP)
7	Fan22	Эллинская	Фанагория	№244	II-I в до н. э.	379 – 171 гг. до н. э. (2202 ± 35 BP)
8	Fan23	Эллинская	Фанагория	№247	II в до н. э.	395 – 201 гг. до н. э. (2248 ± 36 BP)
9	Fan24	Эллинская	Фанагория	№247	II в до н. э.	395 – 201 гг. до н. э. (2248 ± 36 BP)
10	Fan46	Эллинская	Фанагория	№188	IV в до н. э.	784 – 483 гг. до н. э. (2500 ± 36 BP)
11	Fan50	Эллинская	Фанагория	№268	Эллинизм	359 – 57 гг. до н. э. (2163 ± 35 BP)
12	Fan56	Греко-варварская	Фанагория	№63 (индивид 1)	I-II в н. э.	149 г. до н. э. – 107 г. н. э. (2027 ± 35 BP)
13	Fan59	Греко-варварская	Фанагория	№263	конец I – начало II в н. э.	37 г. до н. э. – 119 г. н. э. (1972 ± 23 BP)
14	Fan63	Греко-варварская	Фанагория	№265	конец I – начало II в н. э.	364 – 177 гг. до н. э. (2202 ± 24 BP)
15	Fan64	Греко-варварская	Фанагория	№226	первые вв н. э.	176 г. до н. э. – 24 г. н. э. (2069 ± 36 BP)
16	Fan65	Греко-варварская	Фанагория	№165	Римский период	350 – 54 гг. до н. э. (2143 ± 24 BP)

Продолжение таблицы 1.2

№	ID	Культура	Памятник	Погребение	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглеродная)
17	Fan66	Греко-варварская	Фанагория	№282	Римский период	255 – 412 гг. н. э. (1710 ± 23 BP)
18	REG03	Скифская / Эллинская	Елизаветовское городище	Ров 47, костяк №3	третья четверть IV в. до н. э.	774 – 423 гг. до н. э. (2482 ± 35 BP)
19	REG08	Скифская / Эллинская	Елизаветовское некрополь	№39	IV-III вв. до н. э.	398 – 205 гг. до н. э. (2265 ± 36 BP)
20	REG11	Скифская / Эллинская	Елизаветовское некрополь	№15	IV-III вв. до н. э.	725 – 232 гг. до н. э. (2345 ± 42 BP)

Для 16 из 20 образцов из выборки полученные радиоуглеродные датировки согласуются с датами, определёнными по археологическому контексту. Однако для части образцов выявлены значительные несоответствия, в связи с чем проведён дополнительный анализ археологического сопровождения и погребальных традиций.

Так, результаты радиоуглеродного датирования образцов Fan46, REG03, REG11 относят захоронения к VIII - нач. V вв. до н. э., что значительно древнее датировок, установленных по археологическому контексту. Удревнение датировок обычно связано с недооценкой резервуарного эффекта, обусловленного поступлением тяжелого (древнего) углерода в организм. Влияние пресноводных и морского резервуаров на радиоуглеродные даты в Северном Причерноморье практически не изучены. В пользу выраженности именно резервуарного эффекта свидетельствует факт поражения паразитами пресноводной рыбы индивидов из погребений Южного некрополя Фанагории [69] и наличие остатков рыб на территории памятника Елизаветовское городище [70–72]. В связи с этим, для данных образцов будет рассматриваться датировка, основанная на археологической атрибуции, которая указывает на невозможность отнесения образцов к более ранним историческим периодам.

Для образца AB82 также выявлено удревнение дат существования индивида. Необходимо отметить, что на поселении Журавка помимо черняховского культурного слоя (III-IV вв н. э.) выявлен слой также относящийся к скифскому времени (VI-IV вв. до н. э.) [73]. Радиоуглеродные даты, полученные для индивида AB82, не входят ни в один из культурных диапазонов (41 г. до н. э. - 114 г. н. э. (1983 ± 20 BP)), при этом, погребальный обряд соответствует распространённому среди черняховского социума (безинвентарная, прямоугольная яма, захороненный располагался вытянуто на спине головой на запад [17]). В связи с чем данный индивид рассматривался в общем контексте черняховской культуры.

Все остальные образцы были отнесены к хронологическим периодам в соответствии с полученными радиоуглеродными датами.

Получение препаратов дДНК и приготовление геномных библиотек, геномное секвенирование.

Работы по получению коллекции ДНК проводились в специализированных помещениях на базе АНОО ВО Университет «Сириус», предназначенных для работы с древней ДНК. Подготовка костного материала, представленного зубами и отделенными от черепа височными костями, к выделению включала в себя механическое очищение поверхности кости от загрязнений, с использованием шлифовальной машины Proxxon, распил с использованием переносной бормашины РЭСТАР-03 СПУТНИК E-type и многоэтапную промывку полученного фрагмента в единожды в растворе 0,5% SDS (Invitrogen), единожды в растворе 20% этилового спирта и дважды в стерильной воде.

Очищенный и высушенный в течение минимум 6 часов костный материал массой 80-200 мг измельчался в шаровой вибрационной мельнице ММ 200 (Reitch) для получения костного порошка, из которого проводилось выделение ДНК с использованием силикатных колонок MinElute PCR (Purification Kit, QIAGEN) по ранее описанному протоколу, позволяющему получить ультракороткие фрагменты (менее 40-60 п.н.) [74].

Лизис проводили в течение 2,5 - 4 часов при температуре 56°C в растворе состоящем из ЭГТА (Sigma-Aldrich, 0,5M) , протеиназы К (Invitrogen, 20 мг/мл) , ДТТ (Sigma-Aldrich, 1M) и 10% SDS (Invitrogen). Каждый эксперимент по выделению ДНК сопровождали негативным контролем. Осаждение костного порошка производилось при 14 тыс. оборотах 2 минуты, полученный лизат переносили в новую пробирку типа Eppendorf и откручивали ещё раз для полного удаления костной взвеси. Очищенный лизат смешивали со связывающим буфером PI (перхлорат Na, изопропанол (Sigma-Aldrich)) и переносили на колонки MinElute (QIAGEN) с последующей множественной откруткой при 6000 об/мин. Колонки промывали буфером PE (QIAGEN) для удаления солей и белков. Элюцию буфером EB в объёме 15 мкл (QIAGEN) проводили в два этапа, полученные элюаты были объединены.

Качественную оценку полученных препаратов ДНК проводили методом капиллярного гель-электрофореза на приборе Agilent TapeStation 4150 (рис. 1.9).

Из 163 образцов костного антропологического материала успешно получены 155 препаратов дДНК (с фрагментами ДНК длиной до 100 п.н.), которые в дальнейшем были использованы для изготовления геномных библиотек.

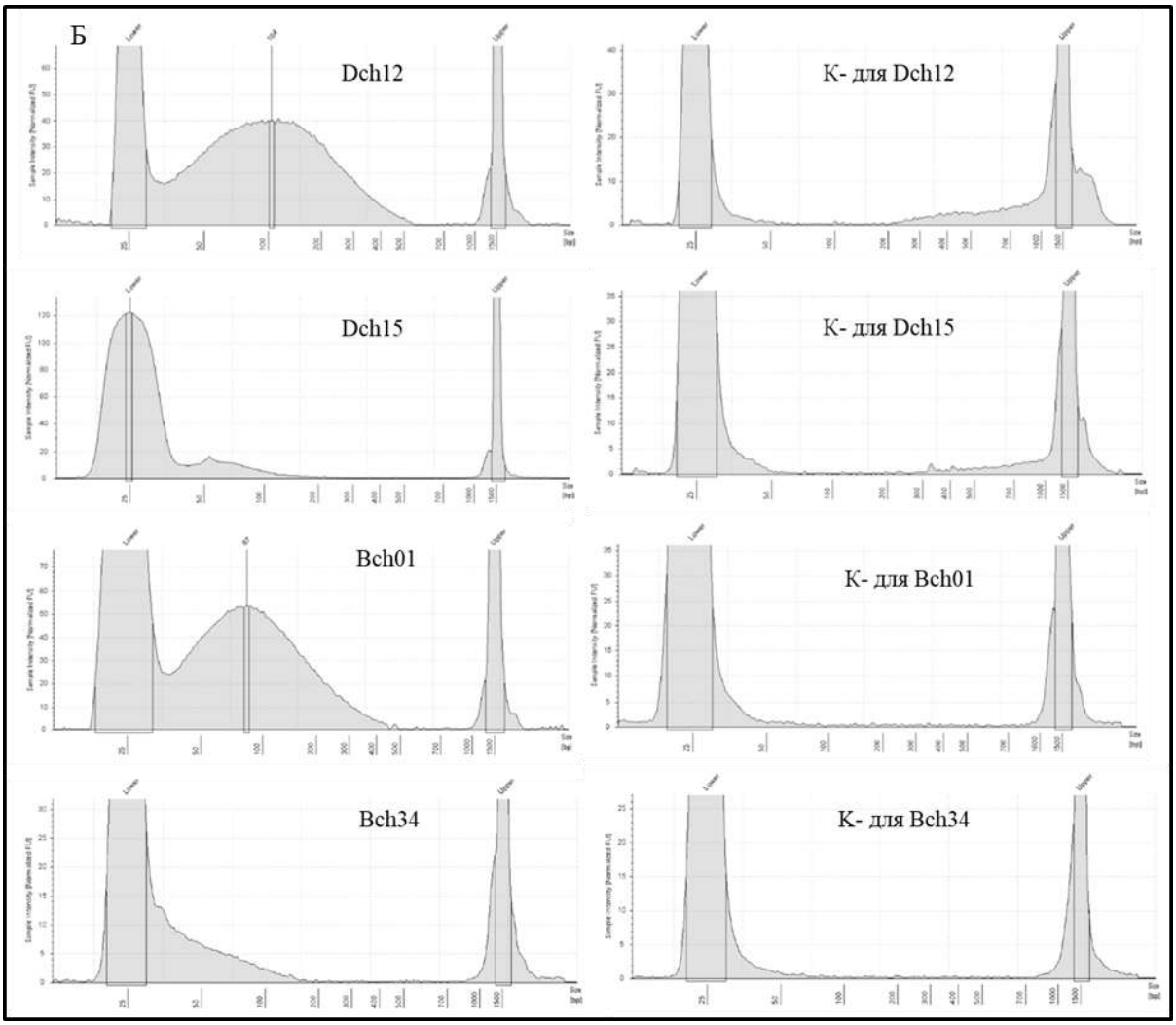


Рисунок 1.9 – Примеры результатов оценки качества некоторых полученных препаратов ДНК и отрицательного контроля (K-), проведённой на приборе Agilent TapeStation 4150 (маркеры длин 15 п.н. и 1500 п.н.)

Геномные библиотеки приготовлены в соответствии с ранее описанным протоколом, основанным на использовании одноцепочечных фрагментов ДНК из 8-10 мкл нативной ДНК [75]. Образец обрабатывали фосфатазой FastAP (Thermo Scientific) в присутствии Quick Ligation Buffer (NEB) (37 °C, 10 мин), денатурировали (95 °C, 2 мин), охлаждали на льду (1-2 мин). Лигирование адаптера CL78/TL38 проводили в присутствии ПЭГ-8000 (Promega), T4-лигазы (30 U/µl, ThermoFisher Scientific) в течение 40 мин при 37 °C, остановка реакции производилась ЭДТА (Roche, 0,5M, ph 8.0).

ДНК нагревали до 95°C в течение 1 мин., затем охлаждали на льду 1 мин. Одноцепочечную древнюю ДНК с пришитым биотинилированным адаптером (CL78) иммобилизовали на стрептавидиновых магнитных частицах MyOne C1 (ThermoFisher Scientific) 20 мин при температуре 25°C. Для построения второй цепи ДНК к образцу добавляли смесь 10X буфера Кленова (ThermoFisher Scientific), dNTP (25 мМ,ThermoFisher Scientific), 1 % Tween-20 (Sigma-Aldrich) и H_2O, свободной от нуклеаз (NF H2O, NEB), совместно с праймером CL130 (100 мкМ). Инкубировали 2 мин при 65 °C и 2 мин на льду, затем вносили фрагмент Кленова (10 ед/мкл) (Thermo Fisher Scientific) и инкубировали в термостате 40 мин при 25°C. После отмывки проводили лигирование адаптера: в ДНК добавляли 10X буфер T4-лигазы (ThermoFisher Scientific), 50 % ПЭГ-8000 (Promega), 1% Tween-20, (Sigma-Aldrich), NF H2O, CL53/73 (100 мкМ) и T4-лигазу (5 ед/мкл, ThermoFisher Scientific). Инкубировали 1 ч при 20°C с перемешиванием, затем проводили специальную промывку и при 95 °C (5 мин) денатурировали двуцепочечную библиотеку в 25 мкл TET (NF H2O (NEB); Tris буффер 1M, pH 8.0 (Roche); ЭДТА 0,5M, pH 8.0 (Roche); Tween-20 (Sigma-Aldrich)). К элюату, содержащему одноцепочечные фрагменты библиотеки добавляли индексные праймеры и полимеразу AccuPrime™ Pfx (Invitrogen). Амплификацию проводили в термоциклере Veriti (Applied Biosystems,USA) при следующих условиях: 1 цикл (2 мин. 95°C), далее: 10 циклов (15 сек. 95°C, 30 сек. 60°C, 40 сек. 68°C), 1 цикл (4 мин. 72°C).

Полученные ПЦР-продукты очищали с использованием колонок MinElute PCR (Purification Kit, QIAGEN) и коммерческих буферов PB и PE (QIAGEN). Элюированные в 25 мкл EB (QIAGEN) фрагменты библиотеки древней ДНК фракционировали в агарозном геле (2% E-Gel EX, Invitrogen). Фрагмент геля с целевыми последовательностями длиной выше 150 пн (для библиотек, приготовленных из ДНК, полученной из зубов - 150-250 пн) растворяли в QG, очищали на MinElute и элюировали в 25 мкл EB в два этапа. Оценку качества библиотек проводили на системах Agilent TapeStation 4150 (рис. 1.10). Количественное определение выполняли методом ПЦР в реальном времени с использованием набора KAPA SYBR Green.

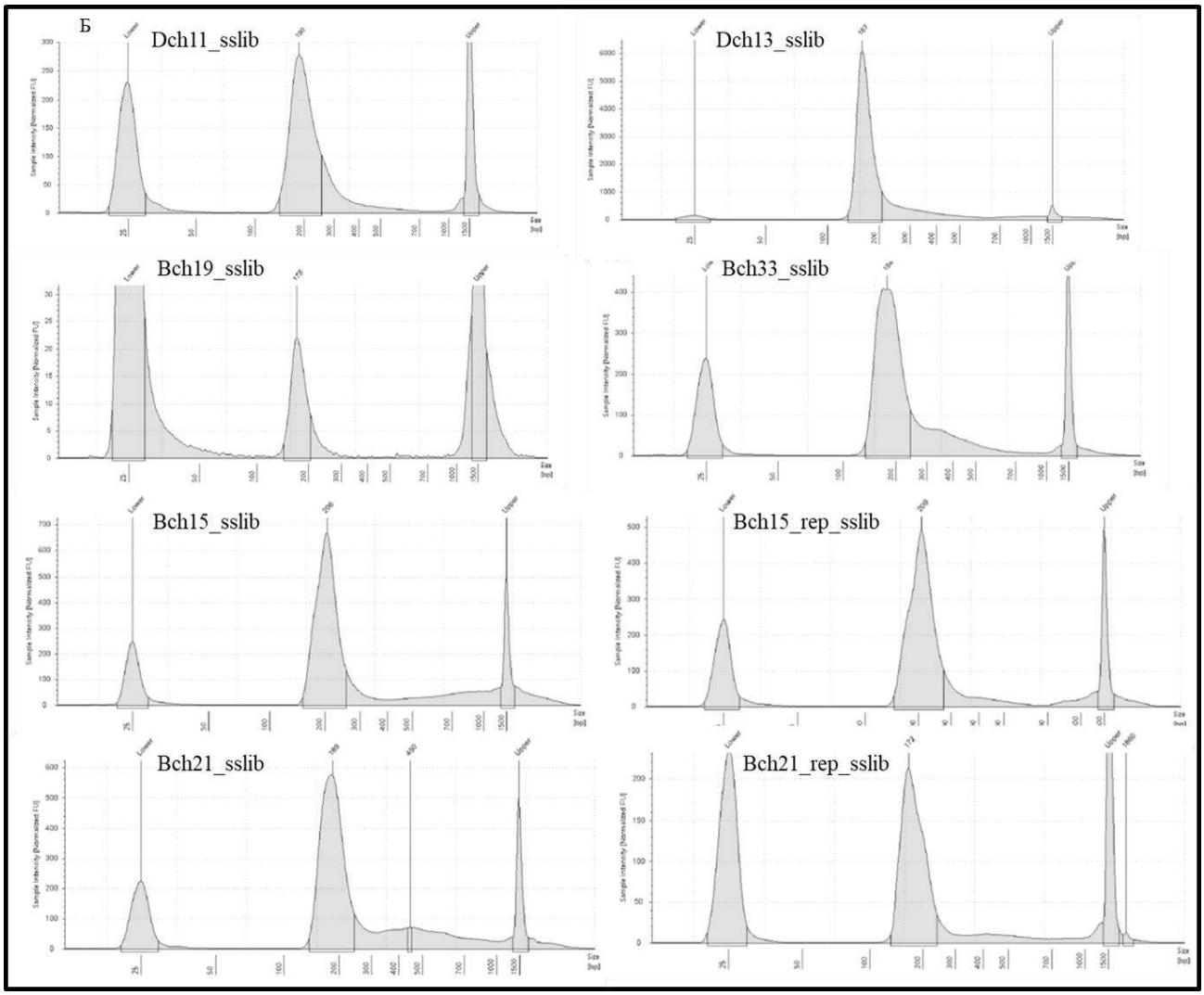


Рисунок 1.10 – Результаты оценки качества некоторых приготовленных геномных библиотек, проведённой на приборе Agilent TapeStation 4150 (маркеры длин 15 п.н. и 1500 п.н.)

Полученные библиотеки тестово секвенировали на платформе Illumina MiSeq в режиме парно-концевых прочтений длиной 76+76 или Illumina NovaSeq 6000 в режиме одноконцевых прочтений длиной 121 нуклеотид. При подтверждении аутентичности ДНК, содержании человеческой ДНК в полученных библиотеках >10%, а также отсутствия наличия последовательностей современных людей (при возможности) для части образцов проводили репарацию постмортальных модификаций с использованием набора PreCR Repair Mix (NEB). Из репарированной ДНК снова готовили библиотеку вышеуказанным методом и тестово секвенировали.

Тестовое секвенирование было проведено для 163 нативных и 121 “репарированных” фрагментных геномных библиотек. Глубокое секвенирование проведено для 152 геномных библиотек на платформе NovaSeq 6000, GeneMind SURFSeq 5000, Salus Evo и MGI DNBSEQ-G400.

Первичный анализ геномных данных

Первичный биоинформатический анализ включал в себя следующие этапы:

1. Анализ качества «сырых» прочтений (FastQC [76];
2. Удаление адаптерных последовательностей из полученных геномных прочтений (AdapterRemoval v2 [77];
3. Картирование полученных прочтений на референсным митохондриальным геномом rCRS/ NC_012920.1 [78] и референсным геномом человека hg19/GRCh37 (BWA [79]) и индексирование полученного BAM файла (Samtools index [80]);
4. Определение аутентичности (древности) выровненных последовательностей на основе оценки модификаций C → T и G → A на концах прочтений, характерных для древней ДНК (MapDamage v.2.2.1 [81];
5. Маркирование ПЦР-дубликатов проводили с использованием пакета программ Picard MarkDuplicates v2.6.0 [82].

Для вывода общей статистики по проведённому анализу использовались пакеты BamUtil v.1.0.14 [83], GATK v.4.2.5 [84], SAMtools v.1.12 [80], Picard v2.6.0 [82].

Определение генетического пола исследуемых индивидов и оценка контаминации

Определение генетического пола исследуемых образцов проводили двумя вариантами:

1. Путем оценки среднего покрытия X- и Y-хромосом относительно среднего покрытия аутосом с использованием пакета samtools idxstats [80].
2. Определение генетического пола исследуемых образцов проводили с помощью программы karyo_RxRy, разработанной для анализа дДНК с низким геномным покрытием основанный на анализе соотношения последовательностей, специфичных для каждой из хромосом и последовательностей картированных на X, Y и 21 хромосомы [85].

Для всех полученных образцов дДНК оценку уровня загрязнения последовательностями других индивидов проводили с использованием программ Schmutzi [86] и ContamMix [87], которые оценивают уровень гетерозиготности митохондриальной ДНК-последовательности.

Для индивидов мужского пола дополнительно определяли уровень гетерозиготности по X-хромосоме с помощью программы contamination из пакета ANGSD [88]. Достоверными

считались значения контаминации, полученные только для образцов, у которых число SNP-сайтов на Х-хромосоме составляло не менее 100. Статус контаминирования определялся по соотношению результатов, полученных вышеперечисленными методами (табл. 1.3)

Таблица 1.3 – Статус контаминирования образца в соответствии с полученными результатами при применении трёх методов

Пол	Результат Schmutzi	Результат ContamMix	Результат ANGSD	Статус
М	≤ 5%	≤ 5%	≤ 5%	Контаминации нет
Ж	≤ 5%	≤ 5%	–	
Ж	> 5%*	≤ 5%	–	
М	≤ 5%	≤ 5%	>5%	Потенциально загрязнён
М	> 5%*	> 5%	≤ 5%	
Ж	≤ 5%	> 5%	–	
М	> 5%	> 5%	> 5%	Загрязнён
Ж	> 5%	> 5%	–	

*При низком покрытии генома статистические расчёты могут быть некорректными, что приводит к завышению оценок уровня контаминации в образце. Кроме того, результаты, получаемые с помощью программы Schmutzi, зависят от паттернов дезаминирования, распределения длин фрагментов ДНК и гомогенности зафиксированных однонуклеотидных замен (SNV). Истинным полученное значение контаминации считалось при показателе среднего покрытия митохондриального генома в глубину >10х и 100% покрытием в длину.

Образцы со статусом “загрязнён” использовались при проведении анализов PCA и ADMIXTURE, а также для них делался анализ однородительских маркеров. Полученные результаты интерпретировались с осторожностью с опорой на контекст, полученный при анализе образцов со статусом “свободен от загрязнителей”. Образцы со статусом “потенциально загрязнён” использовались во всех типах анализа, но интерпретация проводилась с учётом возможности получения статистической ошибки.

Реконструкция митохондриальных последовательностей, определение гаплогруппы и филогеографический анализ

Для реконструкции митохондриальной последовательности использовались только прочтения с показателем качества картирования MQ > 20. Определение генетических вариантов, характерных для изучаемого образца, производилось с применением программного пакета BCFtools [80]. Дополнительно была проведена фильтрация по качеству определённых генотипов (QUAL > 30) и нормализация выявленных вставок и делеций. Выявленные варианты митохондриальной ДНК проверялись в исходном BAM файле при его визуализации в программе IGV [89].

Определение митохондриальной гаплогруппы образца производилось в программе Haplogrep3 [90], в основе которого лежит консенсусное дерево Phylotree build 17 [91]. Для определения более глубоких гаплогрупп использовались данные сайта YFull MTree v1.02 [67].

Филогеографический анализ проводился в программе mtPhyl, в основе которой лежит алгоритм максимальной парсимонии для поиска топологии дерева. Для данного анализа использовались полные митохондриальные геномы как современных, так и древних людей с указанием этнической, культурной или географической принадлежности. Последовательности мтДНК современных образцов отбирали из базы NCBI с помощью программы BLAST [92] с использованием следующих фильтров: покрытие целевой последовательности (Query Cover = 100%) и идентичность (Per. identity > 99,95-99,98). Для поиска древних митохондриальных геномов использовались: AmtDB [93], HaploTree [94], YFull MTree v1.02 [67], YFull Ytree [66], а также внутренняя база данных лаборатории эволюционной геномики ИОГен РАН и АНОО ВО Университет «Сириус» [95].

При построении филогеографического древа не учитывались hotspot в позиции 16519, а также поли-С участки 309-315, 16180-16193 и участки тандемных повторов 522–524 и 573–576.

Определение гаплогруппы Y-хромосомы

В рамках анализа полиморфизмов Y-хромосомы у исследуемых индивидов был проведён коллинг однонуклеотидных вариантов с применением программного обеспечения FreeBayes [96]. В анализ включались только образцы со средней глубиной покрытия Y-хромосомы ≥ 0, 06. На

основе полученных вариантов осуществлялось определение гаплогрупп Y-хромосом с использованием алгоритмов yHaplo (базируется на данных ISOGG (v.11, April 2016)) и yallHap (включает маркерную панель ISOGG и YFull YTree v14.03.00). Полученные результаты верифицированы ручной проверкой с использованием программы IGV [89] и базы данных YFull YTree v14.06.00 [66]

Создание набора псевдогаплоидных данных

Для проведения популяционно-генетических исследований древних индивидов из созданного набора BAM файлов были извлечены псевдогаплоидные генотипы с помощью программы pileupCaller 1.4.0.2 [97] в режиме случайного выбора гаплоидов (--randomHaploid) на основе таргетной панели 1240k в компиляции базы данных AADR v66.0 (1 240 000 позиций однонуклеотидных вариантов (SNV), Allen Ancient DNA Resource, версия 62.0) [98]. При проведении псевдогаплоидизации учитывались только последовательности с показателем качества картирования MQ>25 и длиной >30 нуклеотидов. Получение псевдогаплоидных данных проводилось с использованием параметра --singleStrandMode, учитывающего постмортальные повреждения последовательностей ДНК.

Определение родственных связей в исследуемой выборке, оценка инбридинга

Для определения родственных связей как внутри выборок так и между ними использовались программы READv2 [99] которая определяет 1–3 степень родства и программа ancIBD [100] для уточнения 1–3 степени и определения 4 степени родства.

Для проведения анализа с использованием READv2 использовались псевдогаплоидные данные, из которых были удалены транзиционные и варианты с низкой частотой (--maf 0.01). Истинными считались результаты со значением стандартной ошибки расстояния от нормированного среднего P0 до ближайших пороговых значений $|Z|>1$ и следующими минимальными значениями перекрывающихся SNV у двух образцов: первая степень родства - 500 SNV; вторая степень родства – 2 000 SNV; третья степень родства – 15 000 SNV из панели 1240K.

Для выявления с помощью программы ancIBD протяжённых геномных сегментов (>8 cM), идентичных по происхождению (Identity-by-descent, IBD), использовались BAM-файлы со средней глубиной полногеномного покрытия более 0,25×, содержащие прочтения с качеством картирования MQ>30 и длиной >30 нуклеотидов. Непосредственный расчёт IBDP (Identity-by-Descent Proportion) – доли генома, унаследованной родственниками от общего предка (в пределах 4 поколений), – был выполнен с использованием программы PED-sim [101]. Данная программа учитывает полоспецифические карты рекомбинации и модель интерференции кроссинговера, что повышает точность сравнения эмпирических данных с теоретическими ожиданиями для различных классов родства.

Анализ сетей связей IBD проводился с использованием алгоритма ForceAtlas2 реализованного в пакете iGraph [102]. Рёбра графа были взвешены по суммарной длине IBD между соответствующими парами индивидов.

Для предотвращения получения ложноположительных результатов рассматривались результаты только при наличии у индивида более 400 тыс. SNV из целевой панели 1240K. и детекции общих сегментов IBD > 16cM.

Для оценки инбридинга в исследуемых популяциях был использован программный пакет hapROH [103]. Данный пакет на основе фазированной референсной панели позволяет выявлять протяжённые участки гомозиготности (ROH) в каждом индивидуальном геноме независимо от других образцов. Полученные для исследуемых образцов показатели (суммарная длина ROH и их количество) сравнивались внутри группы. Анализ проводился для BAM с показателями качеством картирования MQ>30, длиной прочтений в нуклеотидах len >30 и средним покрытием ядерного генома >x0,30 и количеством детектируемых SNV >400 тыс.

На основе полученных сумм ROH (sROH) были также дополнительно рассчитаны эффективные размеры популяций (Ne) для каждого отдельного памятника в отдельный исторический период. Минимальный размер выборки для данного анализа составлял два индивида [104].

Популяционный анализ с использованием метода главных компонент (PCA)

Для определения генетической структуры популяции был применён метод анализа главных компонент PCA, [106]. С помощью функции smartpca из программного пакета EIGENSOFT v7.2.1 [106] была построена векторная плоскость на основе современных

референсных популяций Евразии (174 популяции) и отдельно популяций Западной Евразии (80 популяций) из панели Human Origin [107], включающей в себя 600 тыс. популяционнозначимых SNV. В анализ были внесены образцы для которых было выявлено более 10 тыс. SNV

Для проведения популяционного анализа сформированный набор был дополнен данными для популяций, относящихся к железному веку, римскому периоду и средневековью, представленные в базе данных древних геномов AADR v66.0 [98], а также образцами из работ Andreeva T. [110, 111], Golubiński M. [112], Gretzinger J. [108], Schütz O. [113].

Расчёты проводились с использованием опции lsqproject: YES. Геномные профили исследуемых древних индивидов были спроецированы на плоскость первых двух главных компонент (PC1 и PC2), что позволило визуализировать их положение относительно современных популяций. Анализ проводился с использованием двух наборов данных: 1) полный набор популяционно-значимых SNV с фильтрацией низкочастотных вариантов с использованием флага --maf 0.01 из пакета PLINK 2.0 [109], а также вариантов с высокой долей пропущенных генотипов (--geno 0.95); 2) набор данных с удалёнными транзициями, вариантами с низкой частотой (MAF < 1 %) и вариантами с высокой долей пропущенных генотипов.

Проведение анализа выявления генетических компонент с применением метода неконтролируемого ADMIXTURE

Для проведения первичного неконтролируемого анализа генетических компонент в программе ADMIXTURE был сформирован набор данных, содержащий псевдогаплоидные данные индивидов, созданных в ходе проведения научно-исследовательских работ, а также ранее опубликованные данные древних индивидов (табл. 1.4) и современных популяций (Han, Karitiana, Mbuti, Nganasan) с известно максимизированными анцестральными компонентами, для которых было выявлено более 10 тыс. SNV.

Далее созданный набор псевдогаплоидных данных, для проведения популяционного анализа, был дополнен данными для популяций, относящихся к железному веку и средневековью, представленные в базе данных древних геномов AADR v66.0 [98], а также образцами из работ Andreeva T. [110, 111], Golubiński M. [112], Gretzinger J. [108], Schütz O. [113].

Таблица 1.4 – Группы с максимизированными генетическими компонентами, используемые в анализе ADMIXTURE

Исторические группы	Наименование древних групп, входящих в состав исторических (Наименование древних групп представлено в соответствии с базой данных AADR v64.0)
Натуфийская культура (Natufian)	Israel_Natufian.AG
Кавказские охотники-собиратели (CHG)	Georgia_Kotias_Mesolithic.SG
Неолитические группы Ирана (Iran_N)	Iran_GanjDareh_N.AG
Западные охотники-собиратели (WHG)*	Luxembourg_Mesolithic.DG, Italy_Epigravettian.SG, Spain_Mesolithic.SG, Switzerland_Bichon_Epipaleolithic.SG
Восточные охотники-собиратели (EHG)*	Russia_Mesolithic_Veretye.SG, Russia_Minino_Mesolithic.SG, Russia_Sidelkino_HG.SG, Russia_YuzhniyOleniyOstrov_Mesolithic.SG, Russia_UpperVolga_Eneolithic_Volosovo.S,
Неолитические группы Центральной Европы	Austria_N_LBK.SG, Germany_LBK_EN.SG, Germany_Saxony_LBK_N.SG
Неолитические группы Анатолии (Turkey_N)	Turkey_Central_TepecikCiftlik_N.WGC.SG, Turkey_Marmara_Barcin_Hofmanova_N.SG, Turkey_Marmara_Barcin_N.SG, Turkey_Marmara_Kumtepe_N.SG
Неолитические группы Греции (Greece_N)	Greece_Peloponnese_N.AG
Средне-позднебронзовый век Анатолии (Turkey_MLBA)	Turkey_Hatay_Alalakh_MLBA.AG
Энеолитические/бронзовые группы Средней Азии	Uzbekistan_Bustan_Eneolithic.AG
Степные культуры бронзового века (ямная, катакомбная, срубная, андроновская, синташтинская, афанасьевская)	Russia_Afanasievo.SG, Russia_Andronovo.SG, Russia_BA_Steppe_NorthCaucasus.SG, Russia_Kalmykia_EBA_Yamnaya.SG, Russia_Don_MBA_Catacomb.SG, Russia_Krasnoyarsk_BA.SG, Russia_LBA_Srubnaya_Alakul.SG, Russia_MLBA_Sintashta.SG, Ukraine_EBA_Catacomb.SG, Ukraine_EBA_Yamnaya_o.SG, Kazakhstan_EBA_Yamnaya.SG, China_Xinjiang_Ayituohan_BA_Afanasievo.SG
Древние африканские группы	Ethiopia_4500BP.SG, South_Africa_1200BP.SG, South_Africa_1900BP.SG

* - данные генетические группы могут быть выделены в крупную генетическую группу “Охотники-собиратели” (HG).

Все образцы в полученном наборе данных были генотипированы по 600 тыс. генетических маркеров. На этапе предобработки с использованием пакета PLINK 2.0 были исключены транзиции, редкие варианты (MAF < 0.01), варианты с долей пропущенных генотипов ≥ 0.95, а также была выполнена фильтрация сцепленных SNP (удаление маркеров, находящихся в неравновесии по сцеплению, с параметрами --indep-pairwise 200 5 0.5).

Для определения оптимального числа предполагаемых предковых популяций (K) выполнялось по 10 независимых итераций ADMIXTURE для каждого значения K в диапазоне от 2 до 14. Критерием выбора служила минимальная ошибка перекрестной проверки (CV error), рассчитанная с помощью флага --cv.

Анализ кладальности пар образцов в выборке

Для проверки генетической однородности исследуемых индивидов (для которых выявлено более 100 тыс. SNV) и выявления клад относительно набора аутгрупп применялся попарный анализ qpWave с указанием флага allsnps: YES (ADMIXTOOLS v6.0 [114]). При проведении анализа в конфигурации «популяция = один индивид» метод имеет ограничение: используемые в анализе аутгруппы должны быть представлены достаточным числом диплоидных геномов (в данной работе - не менее трёх индивидов либо геномы высокого покрытия).

Набор «правых» групп формировался на основе результатов, полученных при проведении вышеописанных анализов, и содержал как современные, так и древние группы. В выборку вошли:

1. Неандертальцы (Neanderthal) – наиболее удалённая от человека современного типа группа; относительно неё все индивиды H. sapiens должны образовывать единую кладу. Эта группа использовалась для укоренения дерева. В данную группу вошли индивиды; AltaiNeanderthal.DG, Chagyrskaya8.DG, Vindija.DG.
2. Ust_Ishim.DG [115] и mota.DG [116] – древние индивиды, задающие разделение евразийской и африканских линий: Ust'-Ishim (≈45 тыс. л.н., Западная Сибирь) представляет базальную евразийскую линию, Mota (≈4,5 тыс. л.н., Эфиопия) – африканскую.
3. Serbia_IronGates, Latvia_HG – мезолитические группы охотников-собирателей, имеющих разное соотношение компонент, максимизированных в группах западных охотников-собирателей (WHG) и восточных охотников-собирателей (EHG) [117]. Т.к. на данный момент нет диплоидных данных для образцов восточных охотников-собирателей эти группы использовались источник примеси EHG.
4. Loschbour.DG – пример «чистого» западного охотника-собирателя (WHG) [118].

Предполагается, что образцы с разным соотношением SNV характерных для групп WHG и EHG будут выделяться в две разные клады.

5. Iran_TepeHissar_C (I2514.DG) – образец, содержащий примесь кавказских охотников-собирателей (CHG) [119]; образцы с наличием и отсутствием кавказской примеси должны разделяться на разные клады.
6. Scotland_N [120], Czechia_N [121], Spain_C [122], KO1.DG [119] - группы ранних европейских фермеров с разным соотношением генетических компонент охотников-собирателей и анатолийских фермеров (ANF). Предполагается, что образцы с различным соотношением компонент WHG, EHG и ANF по отношению к данным группам будут образовывать разные клады.
7. Armenia_BA – пример группы кавказской ранней бронзы, сильно отличающейся от иранского халколита за счёт наличия примеси ANF. Группа включает индивидов I1633.DG, I1631.DG, I1632.DG [118].
8. Afanasievo, Russia_Samara_EBA_Yamnaya – группы степного происхождения (Afanasievo синхронна ямной культуре, самарская ямная выборка представляет более поздний этап). Образцы будут образовывать клады в соответствии с наличием или отсутствием степного компонента [123–125].

Современные популяции (Biaka, Ju_hoan_North, Mbuti, Yoruba – Африка; Han, She – Восточная Азия; Karitiana – Америка; Nasioi, Papuan – Океания) – глубокие аутгруппы, задающие основные внеевропейские расщепления и повышающие разрешающую способность теста относительно неевропейских компонент.

Таким образом, в качестве «левых» (left) популяций последовательно выступали пары тестируемых групп, в качестве «правых» (right) – дистантные аутгруппы с диплоидным набором данных перечисленные выше.

Модели при rank=0 и $p>0,05$ интерпретировались как свидетельство того, что оба образца в паре генетически неотличимы по отношению к данному набору правых популяций.

Популяционный анализ с применением F-статистик Паттерсона

Для количественной оценки общего генетического дрейфа между изучаемыми выборками и другими древними популяциями, представленными в базе AADR v66.0, в статьях Andreeva T. [110, 111], Golubiński M. [112], Gretzinger J. [108], Schütz O. [113] применялся метод F3-outgroup статистики в форме *f3*(Test1, Test2; Mbuti), где Test1 – одна из тестируемых древних популяций, а Test2 – выделенные генетические группы среди изучаемых индивидов; представители африканской группы мбути (Mbuti) использованные в качестве внешней группы. Расчёты производились с использованием программы qp3Pop из пакета AdmixTools [106] через R-пакет admixr v0.9.1 [126]. Для уверенной интерпретации результатов рассматривались только популяции, для которых было выявлено более 100 тыс. перекрывающихся SNV с тестовыми группами.

В список Test1 для проведения анализа были включены группы, представленные не менее чем тремя неродственными индивидами и имеющие не менее 100 тыс. генетических маркеров из панели 1240K базы данных AADR v62.0. Было сформировано два набора данных: 1) совместно с популяциями бронзового века (~4050 BCE - ~800 BCE); 2) совместно с популяциями железного века до периода образования Римской империи (~1500 BCE - ~1 CE). В набор данных с популяциями бронзового века, в связи с ограниченностью релевантных популяций кавказских культур, были внесены следующие группы, представленные одним индивидом: Georgia_Doghlauri_EBA_KuraAraxes, Georgia_Nazarlebi_LBA, Russia_Adygea_Maikop, Russia_LateMaikop и Russia_MBA_Caucasus, названия приведены в соответствии с базой данных AADR v66.0. В набор данных популяций железного века были включены группы представленные двумя индивидами: Israel_IA2, Italy_Apulia_IA_b_Daunian, Kazakhstan_Pazyryk, Kazakhstan_Wusun, Netherlands_LIA_MIA, Ukraine_EIA1_ForestSteppe_Scythian-1, Ukraine_IA_Lusatian; и одним индивидом: Bulgaria_Diamandovo_EIA, Bulgaria_Dzhulyunitsa_IA, Greece_Argolid_Eleutherna_IA, Greece_Kastrouli_IA, Turkey_Ancient_Persian также в связи с либо ограниченностью генетических данных из определённого географического места, либо в связи с ограниченностью генетических данных определённой культуры.

Анализ проводился с использованием двух наборов данных: 1) набор с удалёнными транзициями, а также с фильтрацией по --maf 0.01 и --geno 0.95; 2) набор только с фильтрацией по --maf 0.01 и --geno 0.95.

Для оценки аллельного сходства тестовых групп с популяциями-кандидатами выполнялся расчет F4-статистики в реализации R-пакет admixr v0.9.1 [126] (функция f4). Расчёт производился

в форме *f4*(W, X; Y, Z), где: W – аутгруппа, в качестве которой использовалась современная африканская популяция Mbuti; X – тестовые группы из диссертационного исследования; Y, Z – древние популяции-кандидаты. Вычисление выполнялось с флагом inbreed = "YES", вносящим поправку на псевдогаплоидность при оценке статистики и её стандартной ошибки.

В анализ включали группы железного века и раннего средневековья из базы AADR v66.0, а также статей Andreeva T. [110, 111], Golubiński M. [112], Gretzinger J. [108], Schütz O. [113], представленные не менее чем тремя индивидами и однородные по генетическому профилю (предварительно проверено описанными выше методами); это снижает шум, связанный с внутригрупповой гетерогенностью, и обеспечивает достаточную эффективную численность данных. Статистическая значимость оценивали по Z-оценке (отношение оценки к стандартной ошибке, вычисленной методом Джекнайф (jacknife)); значимыми считали значения $|Z| \geq 3$.

Анализ пространственно-временной интерполяции генетических компонент

Для вероятностной оценки обнаружения индивидов со сходным геномным профилем в пространственно-временных срезах для рассматриваемых образцов проводился анализ с использованием программы mobest 1.0.0 реализованной в виде пакета для R [127]. Предварительно методом smartPCA (EIGENSOFT) с параметрами shrinkmode: YES и lsqproject: YES, проведён расчёт трёх главных компонент, внесённых в анализ “mobility estimation”.

Анализируемый набор данных включал данные для 74 современных референсных популяций и 4233 древних образца из базы AADR v66.0, дополненный данными из работ, не вошедших в данную базу [110, 111, 128]. Предварительная фильтрация выполнена в PLINK 2.0 с параметрами --maf 0.01 и --geno 0.05. Референсные образцы использованы для построения поля вероятностей.

Глава 2. ПЕРВИЧНЫЙ БИОИНФОРМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И АНАЛИЗ ОДНОРОДИТЕЛЬСКИХ МАРКЕРОВ: РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

2.1 Результаты первичного биоинформатического анализа

2.1.1 Черняховская культура

Успешно получены геномные данные для 99 образцов черняховской культуры, для которых было изготовлено в общем 183 геномные библиотеки. Сводная статистика, полученная для каждой библиотеки представлена в таблице В.1 в приложении В.

Показатели среднего покрытия ядерного генома (ЯГ) в выборке достигают x10,09, а митохондриального (МГ) - в диапазоне от x0,01 до x220,00 (Приложение В, табл. В.2). Для 90 индивидов был успешно установлен генетический пол (46 женщин, 44 мужчин) при применении двух программ.

При проведении анализа с использованием программы karyo_RxRy для образца Bch46 (покрытие ЯГ ≈ x0,05) была выявлена трисомия XXY. Данный результат был интерпретирован как артефакт низкого покрытия, а не как реальная анеуплоидия. При среднем покрытии ядерного генома ~x0,05 на X- и Y-хромосомы картируются единичные прочтения, вследствие чего оценки Rx и Ry определяются стохастически, а не реальным числом копий хромосом; кроме того, часть прочтений из псевдоаутосомных регионов (PAR1/PAR2) и гомологичных повторов картируется одновременно на X- и Y-хромосомы, что создаёт ложный Y-сигнал [85, 129]. Случайное завышение соотношения числа прочтений X-хромосомы к аутосомным в сочетании с единичными прочтениями на Y ложно показывает кариотип XXY.

При анализе контаминации было выявлено 3 образца с повышенными показателями загрязнения при проведении всех вариантов оценки и 14 образцов со статусом “потенциально контаминирован” (Приложение В, табл. В.3). Ещё для 23 образцов из выборки черняховской культуры в связи с низким средним покрытием ядерного и митохондриального геномов невозможно достоверно рассчитать процент содержания загрязняющих последовательностей в геномной библиотеке рассматриваемого индивида.

2.1.2 Боспорское царство

ДНК-препараты 38 индивидов с территории Боспорского царства были использованы для приготовления 68 геномных библиотек. Успешно получены геномные данные для 33 индивидов. Сводная статистика для каждой приготовленной библиотеки представлена в таблице В.8 в приложении В. Среднее покрытие митохондриального генома (МГ) достигает значения x300,78, а ядерного (ЯГ) - x7,82 (Приложение В, табл. В.9). Генетический пол установлен для 34 индивидов. Анализ содержания в препаратах ДНК контаминирующих агентов с применением трёх программ описанных в главе 1.1.4. показал, что только образец Fan63 потенциально контаминирован, остальные - свободны от загрязнителей (Приложение В, табл. В.10).

По совокупности всех показателей геномные данные, полученные от 33 представителей Боспорского царства вошли в полногеномный анализ.

2.1.3 Готы-тетракситы

Для 16 образцов готов-тетракситов были получены геномные данные. Показатели эндогенности варьируют от 1,14% до 81,07% (Приложение В, таблица В.4). Достаточное количество геномных данных для анализа однородительских маркеров и аутосом было получено для 14 образцов. Для всех них успешно определён генетический пол. Результаты анализа образца DGT16 показали отличный генетический пол (мужской) от ранее определённого антропологического (женский).

Анализ содержания контаминирующих агентов выявил только один потенциально загрязнённый образец – DGT16 (показатель анализа ANGSD = 9,87%). Данный образец не был исключён из анализов, но полученные результаты оценивались с осторожностью.

2.2 Результаты реконструкции последовательностей мтДНК, определения гаплогрупп и филогеографического анализа

2.2.1 Черняховская культура

В рамках диссертационного исследования проведена реконструкция 75 митохондриальных геномов со средним покрытием больше x5 для индивидов, ассоциированных с черняховской археологической культурой (Приложение В, табл. В.7). Для 15 образцов со средним покрытием митохондриального генома менее x5 также была выполнена реконструкция, однако, получение полноразмерной последовательности мтДНК невозможно в связи с низкими показателями покрытия. Тем не менее, эти данные позволяют установить базальные ветви митохондриальных гаплогрупп.

Филогеографический анализ был проведён для 70 образцов черняховской культуры со средним покрытием митохондриального генома более x10. Было обнаружено 5 пар индивидов с полным совпадением гаплотипов митохондриальных последовательностей, что указывает на наличие общих предков по материнской линии (рис. 2.1). Проверка близкого родства будет описана в параграфе 3.1.1.

Особый интерес представляет пара образцов Bch04 (Кантемировка) и Bch52 (Коблево), происходящих из географически удалённых друг от друга памятников черняховской культуры. Оба индивида относятся к гаплогруппе K1c1 и характеризуются идентичными последовательностями митохондриального генома, объединяясь в пределах ветви 494delC (рис. 2.1). Базальный узел данной ветви задан образцом бронзового века I2175 с территории Болгарии (3335–2932 гг. до н. э.), производное положение относительно того же узла занимает образец AB194 из Волжской Булгарии (X–XIII вв. н. э.). Идентичность митогеномов Bch04 и Bch52 свидетельствует об их принадлежности к общей материнской линии, существовавшей как минимум с бронзового века. Учитывая оценки скорости накопления мутаций в мтДНК [130], время до их последнего общего материнского предка может составлять от нескольких поколений до нескольких тысячелетий, вследствие чего идентичность последовательностей не исключает и близкого материнского родства, однако однозначно установить его степень по данным мтДНК невозможно. Тем не менее, совпадение гаплотипов у индивидов из удалённых памятников указывает на широкое распространение данной материнской линии в пределах черняховского ареала и согласуется с представлением о высокой мобильности его населения и связях между лесостепной и причерноморской зонами культуры.

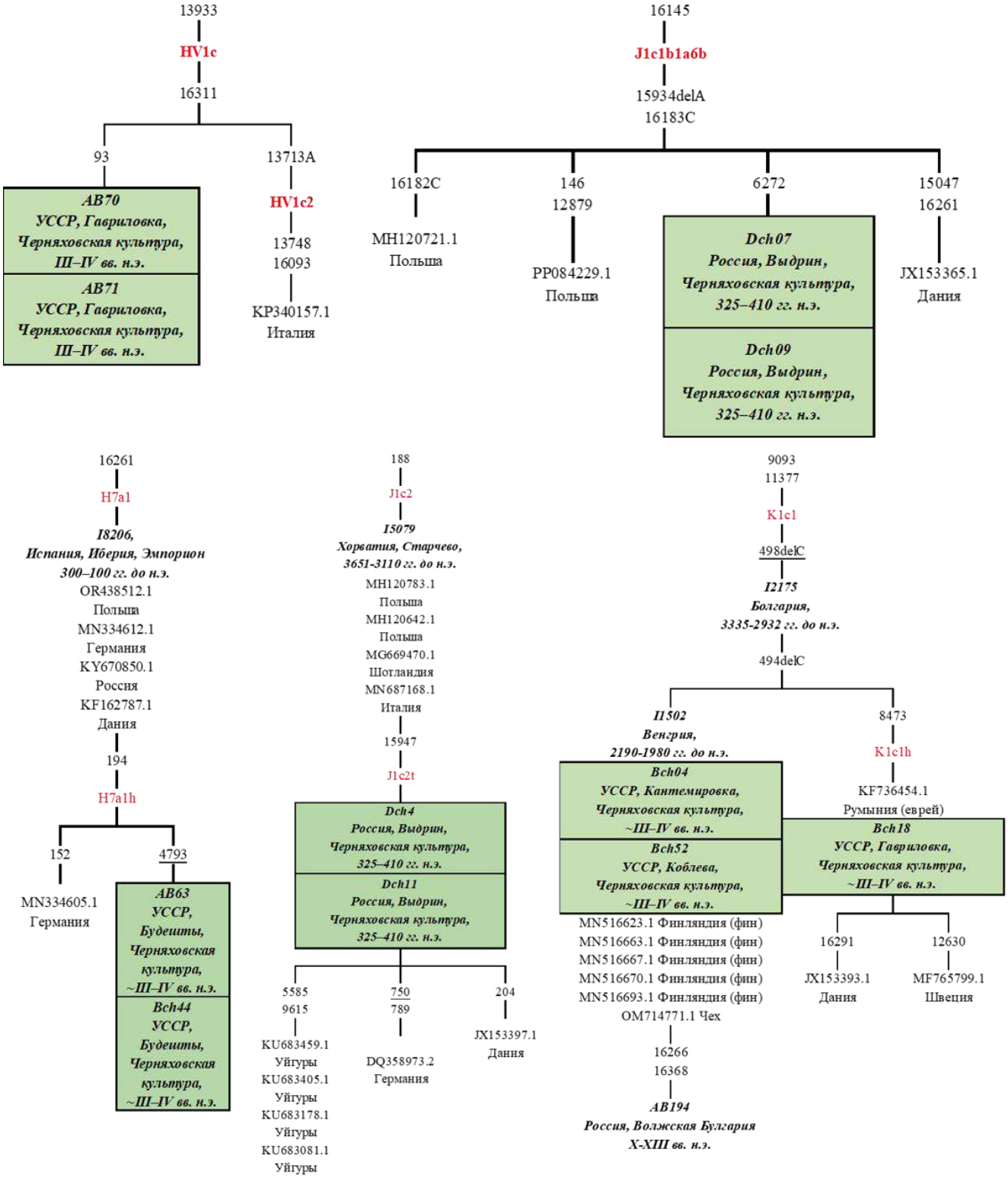


Рисунок 2.1 – Фрагменты филогенетических деревьев для образцов с идентичными митохондриальными последовательностями. Указаны позиции и нуклеотидные замены относительно референсной последовательности мтДНК. Нижним подчёркиванием отмечены обратные мутации. Митохондриальные гаплогруппы отмечены красным шрифтом. Для всех образцов показаны идентификационные номера, в соответствии с названием из баз данных и географическое происхождение. Древние образцы выделены курсивом, исследуемые образцы залиты зелёным цветом

По данным филогеографического анализа, в выборке черняховской культуры присутствуют митохондриальные линии как широкого (некоторые линии объединяют индивидов с территории Европы, Кавказа и Центральной Азии), так и локального распространения (Приложение Г, рис. Г1-Г46).

Некоторые филогенетические деревья объединяют в себе образцы с территорий Северной, Центральной и Восточной Европы. Так, например, образцы AB65 (Черняхов) и Bch41 (Данилова Балка) объединяются в одну кладу на филогенетическом дереве совместно с образцами бронзового века с территорий Украины и Германии (Приложение Г, рис. Г3). Индивид с территории Украины принадлежит к усатовской культуре и датируется 2863-2503 гг. до н. э., а образец с территории Германии (2024-1897 гг. до н. э.) - к унетицкой. Согласно археологическим данным, усатовская культура трансформировалась под влиянием ямной культуры в первой половине III тыс. до н. э. [131], а последняя, в свою очередь, получила распространение в Центральной и Северной Европе. Ранее на основе генетических данных были реконструированы генетические процессы в популяциях шнуровой керамики (считается предшественницей центральноевропейской унетицкой культуры) показано, что носители ямной культуры внесли заметный вклад в формирование популяций Польши, Чехии и Германии бронзового века [132]. В связи с этим, объединение образцов AB65 и Bch41 в единую кладу может быть объяснено распространением общей материнской линии в ходе степных миграций эпохи ранней бронзы, что не позволяет указать конкретный регион, откуда линия распространилась.

Принадлежность к митохондриальным линиям, показывающим широкое географическое распространение, вероятно, связанное с перемещениями бронзовековых степных групп населения Европы, показывают образцы с территории могильников Журавка (AB83, AB86, AB89, Bch59), Ранжевое (AB66, Bch17, Bch39), Малаешты (Bch05, Bch15, Bch26, Bch49), Будешты (Bch31), Дальний (Dch04, Dch10, Dch11, Dch12), Ружичанка (Bch01), Телешовка (Bch09), Кантемировки (Bch04), Коблево (Bch52), Кринички (Bch34) и Гавриловка (Bch54). Отдельно следует отметить образцы из могильника с территории археологического комплекса Журавка. Среди последовательностей митохондриальной ДНК, полученных для индивидов с этой территории, выявляются гаплотипы, близкие к гаплотипам представителей скифской культуры (AB81, AB82, AB84; Приложение Г, рис. Г6–Г8 соответственно). В приложении Б отмечено, что на территории Журавки выявлено два культурных слоя, один из которых связывают со скифским временем; в связи с этим, можно предположить непрерывное матрилинейное наследование, непосредственно связанное с кочевыми группами железного века, в пределах данного памятника, что может рассматриваться как доказательство в пользу теории о локальной генетической преемственности в рамках одного поселения, а также может указывать

на возможный вклад представителей скифской археологической культуры в формирование черняховской.

Необходимо выделить результаты филогеографического анализа для индивидов из могильника Коблево. Из семи отобранных образцов антропологического материала геномные данные были успешно получены для шести индивидов. Для всех них восстановлены митохондриальные последовательности и определены гаплогруппы. Проведение филогенетического анализа оказалось возможным для четырёх образцов Bch27, Bch32, Bch52 и Bch53 (результаты по Bch52 рассмотрены выше). При проведении филогенетического анализа для образца Bch53, несущего гаплогруппу H6a1b5c, его последовательность образует самостоятельную субкладу в пределах ветви H6a1b5 (Приложение Г, рис. Г37). При этом, ближайшие субклады выявляются у индивидов исключительно с территории Центральной Азии, что демонстрирует выраженную центральноазиатскую филогеографию ветви H6a1b5. При этом, предковая гаплогруппа H6a1b имеет древнюю степную историю. Самые ранние носители линии относятся к степным группам эпохи энеолита – бронзы, включая погребения ямной культурно-исторической общности Поволжья [125, 133, 134]. Образование коблевским образцом общей ветви с центральноазиатскими и памирскими последовательностями может отражать генетический след миграций степных кочевников. Такая интерпретация подкрепляется геномными данными для сарматских групп от Карпатского бассейна и Румынии до Южного Урала и Центральной Азии, для которых, по результатам масштабных палеогенетических исследований, показана высокая мобильность и интенсивный обмен в пределах всего евразийского степного пояса [113, 135]. Также, как и для образца из Коблево связь с центральноазиатскими группами по митохондриальным линиям выявлена для образцов с территории могильников Дальний (Выдрин) (Dch14; Приложение Г, рис. Г46) и Малаешты (Bch24; Приложение Г, рис. Г2).

У образцов Bch27 (гаплогруппа K1a19) и Bch32 (гаплогруппа I5c2b) митохондриальные линии демонстрируют связь с населением Кавказского региона. Отметим, что последовательность Bch27 (Приложение Г, рис. Г27) относится к ветви K1a19 (маркерная мутация 12338) и на узле, определяемом мутацией 16497, образует пару с древним образцом zrj003 с территории Азербайджана, датированным 206–347 гг. н. э., что является синхронным временем существования с образцом из Коблево. Гаплогруппы K1a и I5 в целом характерны для Передней Азии, Армянского нагорья и Кавказа [67, 136]. Показательно, что носителями «кавказских» материнских линий являются женщины, погребённые по катакомбному обряду с северной ориентировкой костяка. В черняховской среде Северо-Западного Причерноморья катакомбные сооружения связываются с проявлениями аланского культурного компонента [48,

137–139]. Некоторые специалисты напрямую связывают появление катакомбных погребений с интеграцией культуры «алан-танаитов» в черняховский социум во второй половине III-IV вв. н. э. [28, 39]. Полученные на данный момент геномные данные, указывают на связь большей части исследованных представителей аланской культуры с более ранними группами Кавказа, в том числе с населением железного века Армении, а также со степными группами, в частности сарматами [7, 110, 135, 140]. Совпадение в одних и тех же погребениях, несущих черты погребальных обрядов, связываемых с аланами, с материнскими линиями кавказско-армянского происхождения позволяет рассматривать население, оставившее эти могилы, как потомков аланских групп, мигрировавших в Северо-Западное Причерноморье и включённых в полиэтничное черняховское общество.

Образцы AB63 и Bch44 (рис. 2.1), Bch07, Bch25 и Bch33 (Приложение Г, рис. Г17, Г25) при проведении филогеографического анализа образуют ветви на филогенетических деревьях, включающие как древних индивидов, так и современных с территории Северной Европы (включая Прибалтику). Так, образцы Bch25 (Журавка) и Bch33 (Будешты) относятся к гаплогруппе V, которая, по данным базы YFull MTree [67], наиболее часто выявляется у индивидов с североевропейским географическим происхождением. Образец Bch07 (Будешты) относится к гаплогруппе H2a2b1 и образует общую ветвь с образцами эпохи викингов с территории Эстонии и Швеции (VK512, 700–800 гг.; VK346, 800–1100 гг.), а также с современным образцом из Псковской области (Приложение Г, рис. Г25). Присутствие в черняховской выборке материнских линий, родственных древним и современным популяциям Северной Европы, согласуется с археологическими данными об участии северного компонента (культурного и предположительно генетического) в формировании черняховской культуры, представленного мигрантами – носителями вельбарской культуры, традиционно соотносимой с восточногерманскими народами (готами и гепидами). Вместе с тем следует учитывать, что данные митохондриальные линии фиксируются на территории Европы как минимум с бронзового века, в связи с чем их наличие в черняховской популяции может отражать как вклад мигрантов северного происхождения, так и преемственность по отношению к предшествующему населению Восточной и Центральной Европы.

Показательными являются результаты филогеографического анализа для индивидов AB67 и Bch13. Так, образец Bch13 (Гавриловка) демонстрирует полное совпадение митохондриальной последовательности с последовательностями представителей вельбаркской культуры (римское время) и вестготов (эпоха Великого переселения народов) (Приложение Г, рис. Г21). Поскольку вельбаркские образцы хронологически предшествуют черняховским, данное совпадение может отражать преемственность материнских линий от ареала вельбаркской

культуры к черняховскому. Аналогичный результат получен для образца AB67 (Ранжевое), митохондриальная последовательность которого полностью совпадает с последовательностями двух индивидов вельбаркской культуры (Приложение Г, рис. Г5). Необходимо отметить, что погребение индивида Bch13, при этом, соответствует характерным для черняховской культуры традициям, что может указывать на культурную интеграцию мигрантов в черняховскую среду.

Стоит отметить результат, полученный при анализе митохондриальной последовательности образца AB93 (рис. 2.2). Для данного образца выявлена митохондриальная линия, выявляемая в славянских группах, как современных, так и древних, населявших территории, связанные с вероятным происхождением и расселением славян. Также зафиксировано полное совпадение митохондриальной последовательности со средневековым жителем Древней Руси. Данный результат указывает на возможную преемственность по материнской линии между черняховским населением и представителями средневековой славянской общности, которая, согласно ряду археолого-исторических исследований, могла включать в себя на ранних этапах развития черняховский культурный субстрат [141].

В свою очередь, образцы AB90, Bch36, Bch40 (Журавка), Bch03 (Деревянное) и Dch08 (Дальний (Выдрин)) объединяются в общие клады с митохондриальными последовательностями индивидов с территории Южной Европы (Средиземноморья) (Приложение Г, рис. Г12, Г14, Г32, Г40, Г43 соответственно). Генетический результат, таким образом, согласуется с наличием мощного римского влияния на черняховскую культуру, на что обращают внимание практически все специалисты, и может свидетельствовать в пользу наличия связи населения черняховской культуры с популяциями Средиземноморья, представленными населением римских провинций – Дакии, Фракии, Мёзии.

Особое положение занимает образец Dch08 (Дальний (Выдрин)), также несущий южноевропейскую митохондриальную линию, погребение которого сильно выделяется на фоне безинвентарных из могильника Журавка. Так, погребение Dch08, датируемое концом IV в., содержало большое количество керамических сосудов высокого качества, в том числе массивную чернолощеную вазу и кувшин, а также стеклянный кубок, пряжки и фибулу, клинок с «вырезами» из дамасской стали и янтарную грибовидную подвеску [90]. С учетом традиции черняховского погребального обряда индивид был отнесен к представителям воинской знати, что подтверждается данными антропологического анализа и наличием признаков «комплекса всадника» [16].

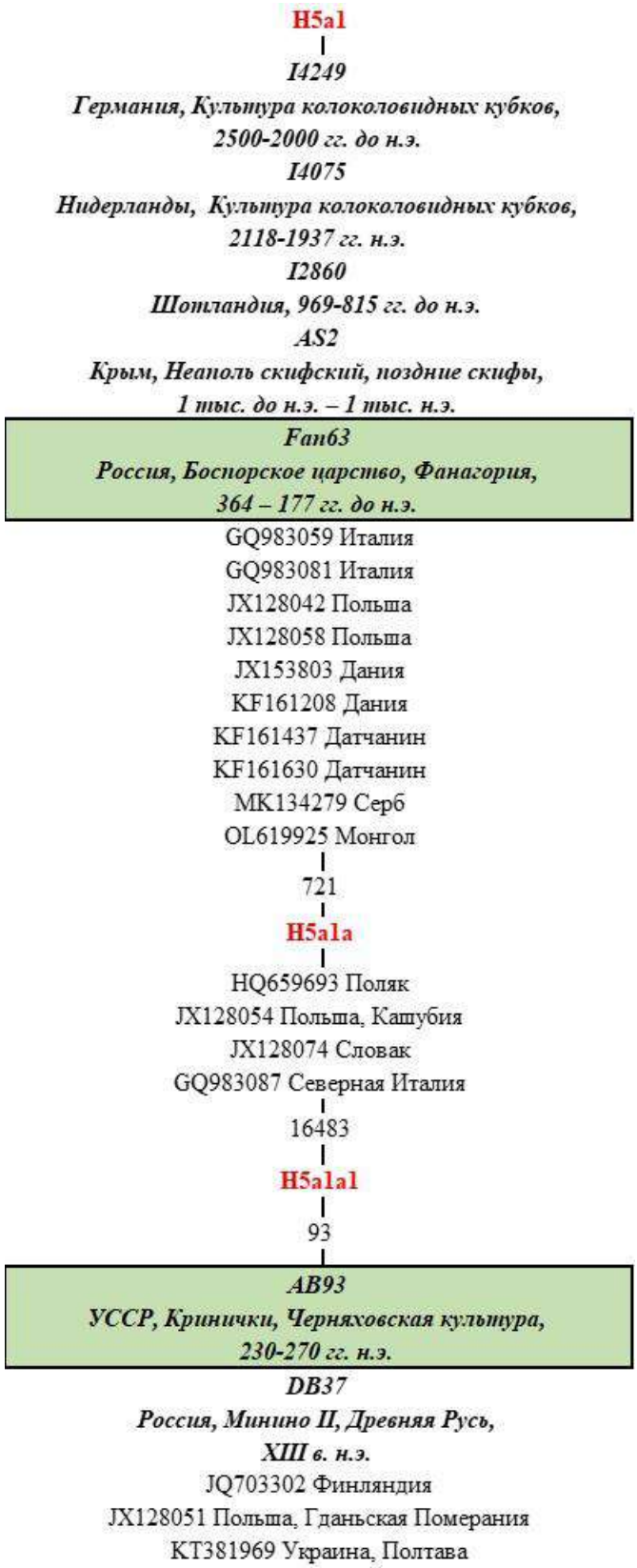


Рисунок 2.2 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H5a1, к которой относятся образцы AB93 и Fan63. Указаны позиции и нуклеотидные замены относительно референсной последовательности мтДНК. Митохондриальные гаплогруппы отмечены красным шрифтом. Для всех образцов показаны идентификационные номера, в соответствии с названием из баз данных и географическое происхождение. Древние образцы выделены курсивом, исследуемые образцы залиты зелёным цветом

Таким образом, уже на этапе анализа митохондриальных геномов мы видим неоднородность населения черняховского общества. Результаты показывают состоятельность теорий включения в черняховский социум выходцев из Северной и Центральной Европы, представителей кочевнических групп Понто-Каспийской степи (скифы, сарматы, аланы), индивидов южноевропейского происхождения и, предположительно, протославянских восточноевропейских групп.

2.2.2 Боспорское царство

Успешно реконструированы митохондриальные последовательности для 31 образца из выборки индивидов, проживавших в VI в. до н. э. – VI в. н. э. на территории двух крупных городов Боспорского царства: Фанагории и Елизаветовского городища (табл. 2.1). Для всех образцов с территории памятника Фанагория были определены типично западноевразийские митохондриальных линиям (H, HV, T, U, I, W), в то время как у индивидов с территории памятника Елизаветовское городище встречаются материнские линии, сформировавшиеся в Восточной Евразии (A, D).

Таблица 2.1 – Результаты определения митохондриальных гаплогрупп для образцов с территории Боспорского царства

№	Sample	rCRS покрытие	Гаплогруппа мтДНК (PhyloTree)	Гаплогруппа мтДНК (Yfull)	Проходит ли образец на филогеографи-ческий анализ
1	Fan11	14,13	U5b1a	U5b1a	Да
2	Fan22	57,80	T1a1	T1a1l	Да
3	Fan23	69,70	H6a1a4	H6a1a4d	Да
4	Fan24	50,03	H5	H5ac	Да
5	Fan46	135,3	H2a5	H2a5	Да
6	Fan47	19,8	H2a5	H2a5	Да
7	Fan54-56	111,59	I5a	I5a1	Да
8	Fan59	22,17	T2g1a	T2g1a	Да
9	Fan63	120,14	H5a1	H5a1	Да
10	Fan64	300,78	W3a1	W3a1k1	Да
11	Fan65	70,89	T2b4	T2b4-a	Да
12	Fan66	144,38	U3b1b	U3b1b1b	Да

Продолжение таблицы 2.1

№	Sample	rCRS покрытие	Гаплогруппа мтДНК (PhyloTree)	Гаплогруппа мтДНК (Yfull)	Проходит ли образец на филогеографический анализ
13	Fan73	145,39	I1b	I1b6b	Да
14	Fan76	23,52	H65	H65	Да
15	Fan78	120,75	T2b3+151	T2b3-a	Да
16	REG01	37,18	U5a1d	U5a1d	Да
17	REG03	57,74	H5b	H5b7	Да
18	REG04	47,13	H2a1a	H2a1a	Да
19	REG05	103,14	T1a1	T1a1aq	Да
20	REG06	80,76	H107	H107a	Да
21	REG07	73,14	H2b	H2b	Да
22	REG08	109,79	U4b1a1a	U4b1a1a	Да
23	REG09	48,01	U5a2a1	U5a2a1	Да
24	REG15	44,3	H	H117b	Да
25	REG16	15	H1+T152C!	H1+T152C!	Да
26	REG19	77,5	A8a	A8a2b	Да
27	REG30	4,8	U5a2a1	U5a2a1	Нет
28	REG31	32,7	D4j5a	D4j5a	Да
29	REG33	9,8	D4i	D4i	Да
30	REG34	25,9	U1a1a	U1a1a	Да
31	REG35	77,9	U5b2b	U5b2b	Да

Филогеографический анализ удалось провести для 26 образцов. Образец REG33, несмотря на более низкое покрытие митохондриального генома (x9,8), был включён в анализ, поскольку его последовательность удалось реконструировать с высоким качеством.

Результаты филогеографического анализа, проведённого для наиболее древних образцов из выборки с территории Фанагории: Fan46 и Fan47, датируемых IV в до н. э., показывают, что данные образцы имеют идентичные митохондриальные последовательности и формируют генетический кластер преимущественно с индивидами с территории современной Дании, как современными, так и древними (рис. 2.3). Анализ родства по данным полногеномного секвенирования (см. параграф 3.1.2) показал, что эти индивиды являются родственниками II степени, что в сочетании с идентичными мтДНК, позволяет предположить, что они являются

либо бабушкой (по материнской линии) и внучкой, либо тётей (по материнской линии) и племянницей, либо единоутробными сестрами от разных отцов.

Необходимо отметить, что рассматриваемые индивиды были захоронены в могильных конструкциях под курганными насыпями и располагались рядом, представляя собой практически идентичные цисты. Отличительной чертой захоронения является перекрытие из сырцового кирпича. Такого типа погребения появляются и широко распространяются на территории Северного Причерноморья в период активной греческой колонизации и связываются со строительными традициями греческих переселенцев [142]. Впоследствии данный тип погребального обряда был заимствован местным синдо-меотским населением, в первую очередь аристократией [143]. Наиболее вероятным объяснением выявления материнской линии характерной для современного населения Северной Европы в раннем населении Фанагории представляется её наследование из пула Северопонтийского региона, сформированного до прихода переселенцев из Малой Азии. Ветвь H2a зафиксирована среди митогеномов унетицкой культуры раннего бронзового века [144] и могла быть перенесена в Северное Причерноморье в рамках степных миграций бронзового века и остаться в генофонде местных групп. В такую реконструкцию событий логично ложится предположение о миграциях с территории Ионии небольшой группы людей, состоящей в основном из мужчин и заключении браков с местными женщинами, предположительно из меотской культурной среды [145]. Однако не исключено, что данная линия была привнесена и самими колонистами, однако проверка на данный момент невозможна в связи с отсутствием генетических данных непосредственно для населения Ионии.

В эллинистический период в выборке из Фанагории также зафиксированы митохондриальные линии, характерные для древнего населения Северной Европы, генезис которых в популяции Боспорского царства остаётся труднообъяснимым. Так, митохондриальная последовательность образца Fan11 (Фанагория, II в. до н. э.; Приложение Г, рис. Г57) относится к редкой субкладе U5b1a. Ветвь U5b1 рассматривается как маркер постледниковых расселений из западноевропейского (франко-кантабрийского) рефугиума и, возможно, Апеннинского полуострова [146], а на данный момент выявлена в современных популяциях итальянцев, греков, боснийцев, хорватов, словаков и венгров [147, 148]. На филогенетическом дереве Fan11 общую субкладу с современным англичанином, а сестринские субклады представлены образцами мезолита и неолита с территорий Люксенбурга и Эстонии соответственно; гаплотип U5b1a известен также в неолите Литвы (~5,6 тыс. лет назад) [147, 149].

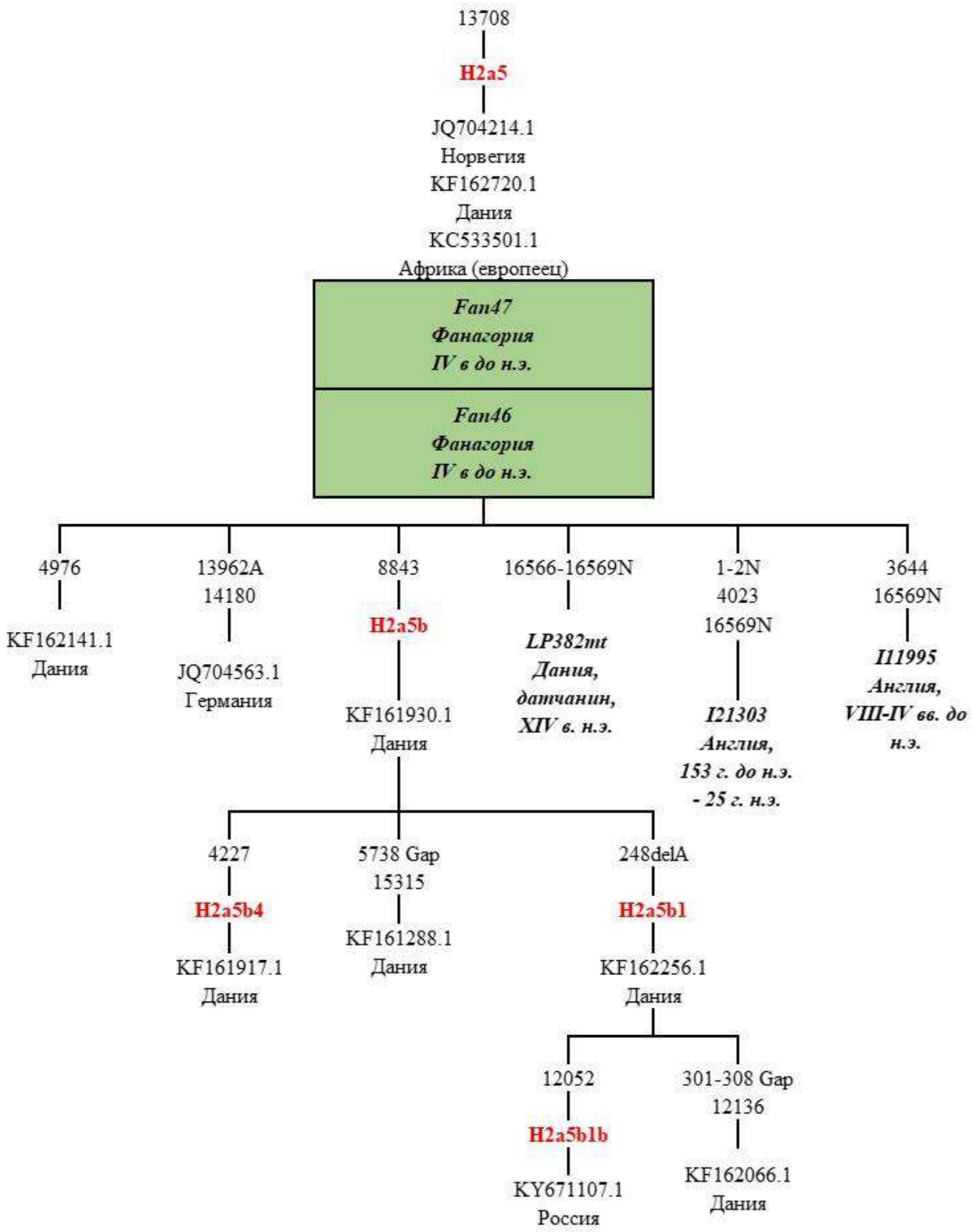


Рисунок 2.3 – Фрагмент филогенетического дерева гаплогруппы H2a5, построенный с использованием программы mtPhyl. Указаны позиции и нуклеотидные замены относительно референсной последовательности мтДНК. Митохондриальные гаплогруппы отмечены красным шрифтом. Для всех образцов показаны идентификационные номера, в соответствии с названием из баз данных и географическое происхождение. Древние образцы выделены курсивом, исследуемые образцы залиты зелёным цветом

Полученные результаты не позволяют определить точное происхождение линии в Фанагории по результатам филогенетического анализа, однако позволяют выдвинуть два предположения попадания линии в генофонд Боспорского Царства:

1. наследованием из местного субстрата Северного Причерноморья – в рамках постледникового распространения U5-линий из европейских рефугиальных зон. Этот сценарий подкрепляется данными о высокой доле U5-линий у мезолитических охотников-собирателей с территории Украины (Васильевка, Волошское и др.) [117], а также предположением, выдвинутым для индивидов Fan46 и Fan47;
2. появление в популяции Боспорского царства вместе с переселенцами, нёсшими данную субкладу, включая, гипотетически, эллинов с территории Малой Азии.

Стоит отметить наличие в выборке данного периода индивида, для которого показана связь по материнской линии с древним населением севера Русской равнины. Митохондриальный геном Fan23 отличается от образца AB124 (принадлежит мужчине из могильника Кушулево II в Республике Башкортостан, датированному III-II вв. до н. э. и ассоциируемому с пьяноборской культурой) единственным однонуклеотидным полиморфизмом – заменой T на C в позиции 11722 (рис. 2.4). По ранее полученным результатам изотопных исследований было предположено, что женщина Fan23 относится к небольшой группе жителей Фанагории, отличающейся от основной группы по типу питания [150]. Предположительно, она могла быть мигрантом или потомком переселенцев. Данный результат демонстрирует эволюционную близость рассматриваемых образцов [119, 151]. Присутствие в эллинистической Фанагории линии мтДНК, практически идентичной линии из пьяноборского могильника на Южном Урале, свидетельствует о миграционных контактах между населением Северного Причерноморья/Кавказа и более северных регионов Восточной Европы уже в III–II вв. до н. э.

Для образцов Fan24 и Fan65 определены гаплогруппы широкого распространения (Приложение Г, рис. Г50, Г61), а для Fan63 выявлена связь со степными кочевническими группами (рис. 2.2).

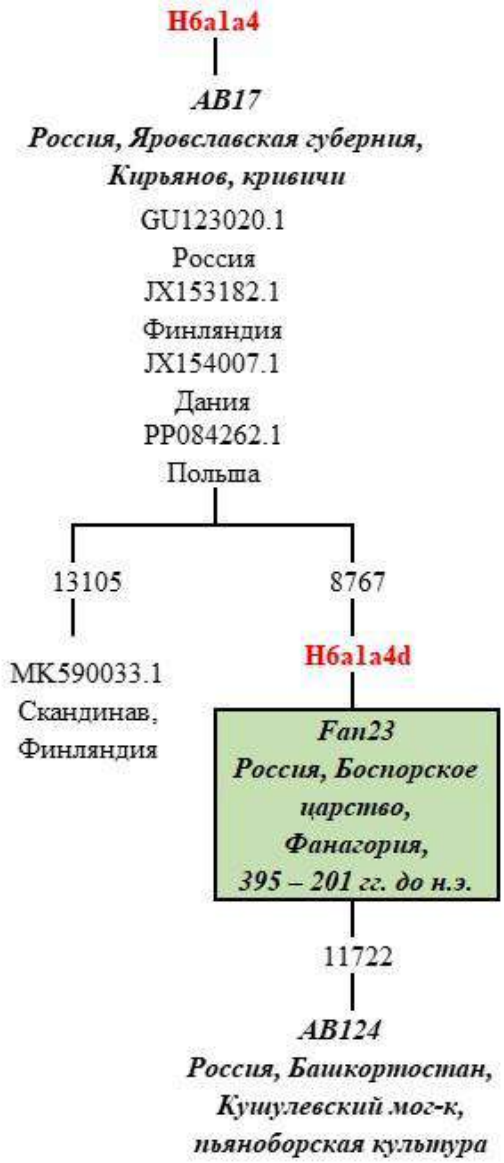


Рисунок 2.4 – Фрагмент филогенетического дерева гаплогруппы H6a1a4, построенный с использованием программы mtPhyl. Указаны позиции и нуклеотидные замены относительно референсной последовательности мтДНК. Митохондриальные гаплогруппы отмечены красным шрифтом. Для всех образцов показаны идентификационные номера, в соответствии с названием из баз данных и географическое происхождение. Древние образцы выделены курсивом, исследуемые образцы залиты зелёным цветом

Необходимо выделить образец Fan22, образующий общую кладу гаплогруппы T1a1l с индивидами балканского и западносредиземноморского географического происхождения (Приложение Г, рис. Г8). По современным данным рассматриваемая гаплогруппа сформировалась в бронзовом веке (~3100 г. до н.э) и получила максимальное распространение на территориях средиземноморских стран [67, 152]. Согласно Геродоту (I.146), эллинская культура Ионии связана с переселенцами из Аттики (юго-восток Центральной Греции); также Геродот пишет, что сами ионийцы были пеласгийского происхождения, т.е. восходили к

догреческому населению балканско-эгейского региона (I.56) [153]. В таком историческом контексте полученный результат филогеографического анализа согласуется с гипотезой о наличии потомков ионийских переселенцев в составе Боспорского царства. Однако та же геродотовская традиция содержит указание, существенно ограничивающее эту интерпретацию: «Те же ионяне, которые выступали прямо из афинского пританея и считали себя самыми благородными, не привели с собой на новую родину женщин, но женились на кариянках, родителей которых они умертвили» (Геродот, I.146). Иными словами, по античной модели материнский фонд ионийских общин формировался преимущественно из местного, доколонизационного населения, а самостоятельная передача «материнских» линий с материка была ограничена. Следовательно, митохондриальная линия, выявленная у образца Fan22, теоретически могла быть унаследована от ионийской переселенки, но также могла попасть в генофонд и другими путями с территории балкано-эгейского региона.

В совокупности результаты отражают формирование пула митохондриальных линий фанагорийского населения эллинистического периода за счёт как местной преемственности (предскифский субстрат Северного Причерноморья), так и многонаправленных миграционных потоков – из балкано-эгейского региона, Волго-Камья и евразийской степи.

При проведении филогеографического анализа для пяти из семи индивидов римского периода (Fan54–Fan56, Fan64, Fan73, Fan76, Fan78) была показана принадлежность к линиям широкого географического распространения (рис. 2.4; Приложение Г, рис. Г58, Г60, Г78). Несмотря на такой результат для гаплогруппы T2b3-a, выявленной у образца Fan78, основной массив образцов, вошедших в кладу, географически приурочен к Восточному Средиземноморью. Это позволяет рассматривать данную линию как возможно принесённую ионийскими колонистами и предполагать её матрилинейную преемственность в популяции Боспорского царства римского времени. Вместе с тем следует отметить, что данный вывод основан исключительно на географическом распределении ветвей внутри дерева: ближайшие к Fan78 митогеномы происходят из Поволжья (мордова, мокша) и Нового Света, а восточносредиземноморские древние образцы (V–IV тыс. до н. э.) занимают базальное положение в гаплогруппе и могут отражать лишь глубокий фон её распространения, а не прямой источник линии Fan78. В связи с чем вопрос о происхождении данной линии может быть окончательно решён только с привлечением аутосомных данных и расширения базы референсных митогеномов.

Одним из самых интересных результатов можно считать результаты анализа образца Fan73. Для него определена гаплогруппа I1b6b, которая впервые выявлена у древнего образца. Однако гаплогруппа I1b, ветвью которой она является, ранее была обнаружена у индивидов

римского и раннесредневекового периодов с территории Хорватии [154] и Италии [155–157] причем итальянские образцы ассоциированы с лангобардами. Субклады гаплогруппы I1b широко распространены в на всей территории Евразии, но наибольшие частоты фиксируются в Малой Азии, на Кавказе и юге Европы [67]. При проведении филогеографического анализа образец Fan73 (Фанагория) попадает в общую эволюционную ветвь митохондриальной гаплогруппы I1b6 совместно с практически синхронным индивидом черняховской культуры Bch21 (Черняхов, 246 – 379 гг. н. э.) (рис. 2.5).

По характеру погребального обряда и инвентаря рассматриваемые индивиды относятся к массиву черняховской культуры (Bch21) и греко-варварской среды поздней античности Фанагории (Fan73). Так, погребённая Bch21 располагалась вытянуто на спине головой на север (с отклонением к западу), лицо обращено к правому плечу, правая рука вытянута, левая кисть положена на таз [158]. Инвентарь типичен для черняховской среды и отражает гендерно маркированный набор: пять гончарных сосудов (миски, горшки, кувшин; в крупнейшей миске - кость животного), глиняное биконическое пряслице, обломки многочастного костяного гребня с бронзовыми скрепами, стеклянные округлые сдвоенные и строенные бусы на шее, две бронзовые арбалетные фибулы на груди, а также признаки погребальной тризны. Отличительной чертой является положение левой руки на тазу. Данный признак большинством авторов рассматривается как признак степных (сарматских) традиций [159, 160], также параллели выявляются и в обрядовости эллинов Азиатского Боспора в III–I вв. до н. э., которые левую руку клали на таз женщинам, правую – мужчинам [161].

Мужское же погребение образца Fan73 ориентировано по линии север-юг с небольшим отклонением; погребальное сооружение выполнено в виде узкой могилы, типичной для позднеантичной Фанагории; погребальный инвентарь соотносим с основным массивом фанагорийских древностей V в. н. э. Таким образом, на уровне обряда и «сопровождающего» инвентаря индивид не выделяется и культурно вписывается в фанагорийское население. Вместе с тем результаты изотопного анализа рациона индивида Fan73, ранее выполненного Н. Г. Свиркиной [150, 162, 163], свидетельствуют о значительной доле проса в его питании, что отличает его от большинства исследованных фанагорийцев. Повышенные значения $\delta^{13}C$ согласуются с регулярным потреблением растений с C_4-типом фотосинтеза, прежде всего проса. Сходные особенности рациона описаны для ряда вельбаркских и черняховских популяций позднеантичного времени, что допускает наличие у Fan73 пищевых традиций, характерных для некоторых групп Центральной и Северной Европы.

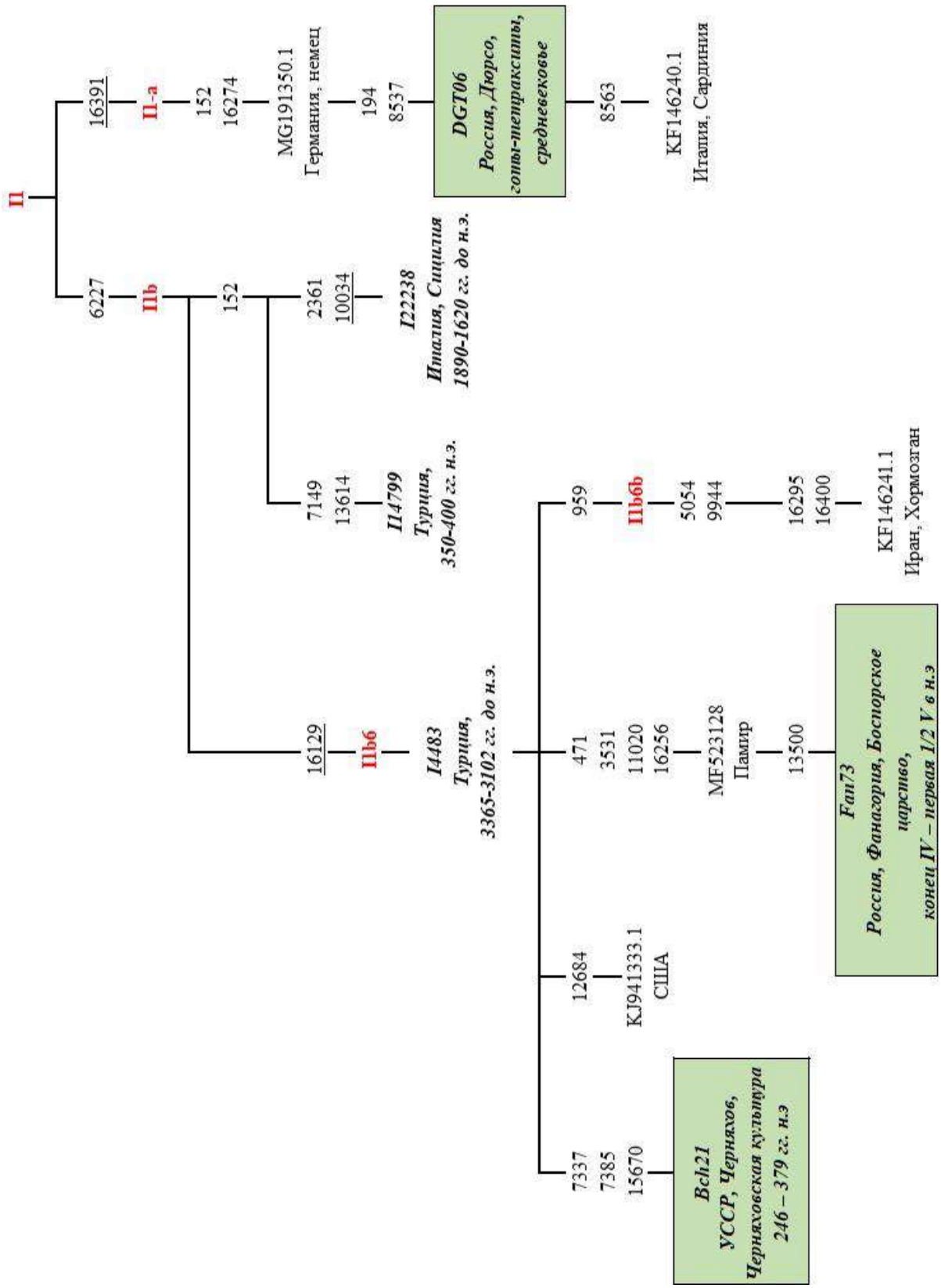


Рисунок 2.5 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы I1, к которой принадлежат образцы Bch21, DGT06, Fan73. Обозначения соответствую обозначениям на рисунке 2.4

Совокупность полученных данных указывает на связь материнских генофондов Боспора и черняховского ареала и согласуется с представлением о значительной подвижности населения Понтийско-Средиземноморского контактного пояса в гунскую эпоху, когда черняховский ареал, Боспор и Центральноевропейский Барбарикум были вовлечены в единые процессы перемещения людей. Вместе с тем принадлежность индивидов к сестринским ветвям субклады при общем предке бронзового века не позволяет устанавливать направление и время миграций: полученный результат свидетельствует о общем наследии материнских линий, нежели о недавнем родстве.

В пуле митохондриальных линий римского времени выявляется субклада T2g1a, к которой относится образец Fan59 и которая представлена в древних популяциях широкого евразийского пространства. Её древнейшим известным носителем является индивид I16120 из среднебронзового могильника Дзори-Гех в Армении (1500–1350 гг. до н. э.) [235], а в I тыс. до н. э. линия зафиксирована у скифских популяций Центральной Азии и Казахстана [123, 164]. Примечательно, что в более поздние периоды данная гаплогруппа также выявляется в кочевнических группах [165, 166]. Филогенетическое дерево показывает, что наиболее эволюционно близкие к Fan59 гаплотипы выявлены в современных популяциях Египта, Палестины и Внутренней Азии, а также у ашкенази (Приложение Г, рис. Г59). Полученные данные совместимы как со степным, так и с ближневосточным источником линии; при этом, степной сценарий независимо подтверждается историческими данными о присутствии сарматских групп в составе населения Боспора, в том числе I в. н. э.: именно к хронологическому диапазону Fan59 (37 г. до н. э. – 119 гг. н. э.) относится вмешательство сираков и аорсов (сарматские племена) в боспорские дела при императоре Клавдии (Тацит, Annales XII.15–21) [167].

При рассмотрении другого памятника Боспорского царства – Елизаветовское городище, можно сказать, что полученные из археологического участка «Ров 47» образцы, и предположительно связанные с милитаризированной частью населения, включают в основном носителей митохондриальных гаплогрупп, типичных для населения Центральной и Восточной Азии (рис. 2.6; Приложение Г, рис. Г64). При этом, у образцов REG01, REG03 и REG15 выявляются гаплогруппы широкого распространения (Приложение Г, рис. Г24, Г31, Г63), а для образца REG35 выявлено всего две дополнительные мутации по сравнению с индивидом срубной археологической культуры (рис. 2.7). Идентифицированные профили митохондриальной ДНК хорошо согласуются с данными палеогенетики, которые указывают на смешанный западно- и восточноевразийский состав гаплотипов у кочевых групп Северного Причерноморья [110, 168, 169]. Отмечается, что восточноазиатские гаплогруппы A, C, D, M отсутствуют в более ранних степных популяциях бронзового века (в частности в срубной культурно-исторической

общности), но появляются именно у кочевников железного века – киммерийцев, скифов и сарматов [169]. В таком случае носители восточноевразийских митохондриальных линий могли входить как в состав оборонявшегося предположительно скифского населения укреплённого поселения, так и в состав пришедших боспорских сил, в которые, подобно самому населению возникшей впоследствии колонии, включались эллинизированные и неэллинизированные представители степных групп. Однако данные предположения необходимо подкреплять анализом аутосомных маркеров.

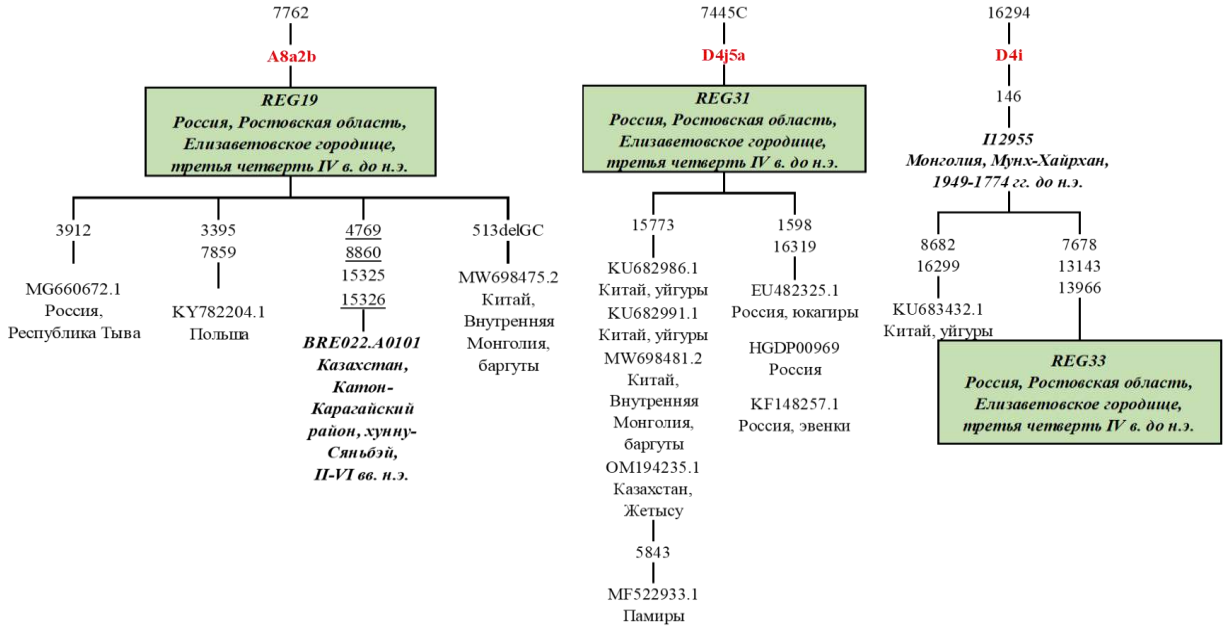


Рисунок 2.6 – Визуализация результатов филогеографического анализа для индивидов с территории памятника Елизаветовское городище, для которых показана связь с древними и современными популяциями Центральной и Восточной Азии. Обозначения соответствую таковым на рисунке 2.4

Филогеографический анализ образцов с территории некрополя Елизаветовского городища показал, что большинство выявленных линий, принадлежат гаплогруппам, которые выявляются у представителей срубной и ямной культур, а также у скифов (рис. 2.7; Приложение Г, рис. Г8). Особый интерес представляет образец REG09, у которого идентифицирована гаплогруппа U5a2a1. Данная ветвь диагностируется по двум редким и стабильным трансверсиям – 16114A и 13928C [170]. Гаплогруппа U5a2a1 встречается как в европейских, так и в сибирских группах скифского времени [171], что позволяет рассматривать индивида REG09 в контексте генетических связей со скифским миром и, соответственно, предполагать его связь по материнской линии с кочевыми группами региона.

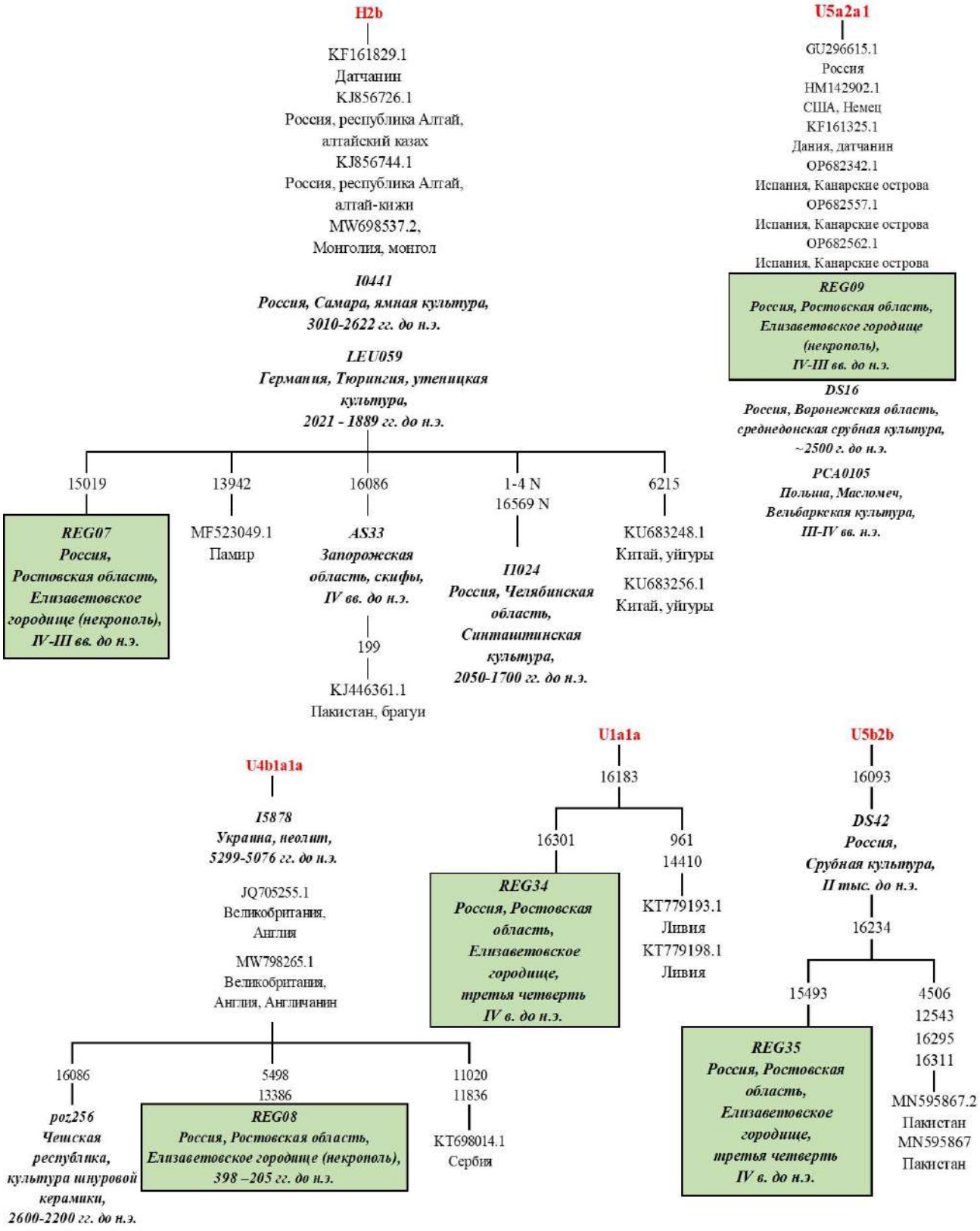


Рисунок 2.7 – Визуализация результатов филогеографического анализа для индивидов с территории памятника Елизаветовское городище, для которых показана связь с древними популяциями Восточной Европы и степными культурами. Обозначения соответствую обозначениям на рисунке 2.4

При этом, необходимо отметить, что митохондриальная последовательность данного образца оказалась идентичной последовательности образца, относящегося к вельбарской культуре (рис. 2.7). Полное совпадение митохондриальных последовательностей позволяет предполагать прямую преемственность материнской линии. Полученный результат согласуется с ранее опубликованными данными Golubiński M. и соавторами о генетической связи поздневельбарской популяции из Масломенча с понто-каспийскими степными группами, не выявленной на ранних стадиях формирования культуры [112]. Полученные данные позволяют предполагать сценарий, в рамках которого отдельные северопонтийские популяции, генетически связанные с населением Елизаветовского городища эллинистического периода, достигли территории современной Польши и ассимилировались с местным «готским» населением. В контексте такой реконструкции событий можно допустить и наличие генетического вклада в формирование населения черняховского ареала. Однако выдвинутые предположения могут быть проверены лишь при анализе полногеномных данных.

Выделим также результаты, полученные для образца REG16. Линия H1+T152C! имеет выраженное западносредиземноморское распространение (Франция, Португалия, Канары, Ливия) (рис. 2.8). Нахождение такой ветви у индивида с территории Елизаветовского городища может указывать на западносредиземноморский генетический компонент в популяции Нижнего Дона – возможно, отражая смешение местных групп с выходцами из Средиземноморья. В контексте исторических событий, происходивших на данной территории в IV–III вв. до н. э., полученный результат может стать свидетельством наличия в составе населения Елизаветовского городища выходцев из Боспорского царства. Это может быть проверено анализом аутосомных маркеров, а на данный момент – это предположение.



Рисунок 2.8 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H1+T152C!, к которой принадлежит образец REG16. Обозначения соответствую обозначениям на рисунке 2.4

Совокупность полученных данных позволяет реконструировать формирование материнского генофонда Боспора как процесс, в котором на протяжении всей истории царства устойчиво сочетались три компонента: предположительно местный генетический субстрат Северного Причерноморья, балкано-эгейский (возможно эллинский) и степной (скифо-сарматский). Полученные данные соответствуют историческим сведениям, которые связывают население Елизаветовского городища со степными кочевническими группами, поскольку данное поселение являлось крупным укреплённым поселением Царской Скифии, тогда как второй памятник традиционно ассоциируют с носителями эллинской культуры. Фиксация в выборке Елизаветовского городища средиземноморских материнских линий может свидетельствовать о наличии генетических контактов города в IV–III вв. до н. э с пришлыми средиземноморскими группами. Согласно историко-археологическим данным, в данный период на территории Елизаветовского городища появляются элементы греческой застройки, и полученные данные косвенно могут свидетельствовать в пользу гипотезы о притоке населения, связанного с эллинской культурой, на территорию этого населённого пункта.

2.2.3 Готы-тетракситы

Для 14 представителей группы готов-тетракситов также успешно выполнена реконструкция митохондриальных последовательностей и филогеографический анализ. Определённые гаплогруппы в выборке готов-тетракситов представляют собой набор, характерный для западноевразийского генетического пула. Стоит отметить результаты сравнения процентного соотношения выделенных линий в выборках готов-тетракситов и черняховцев (рис. 2.9).

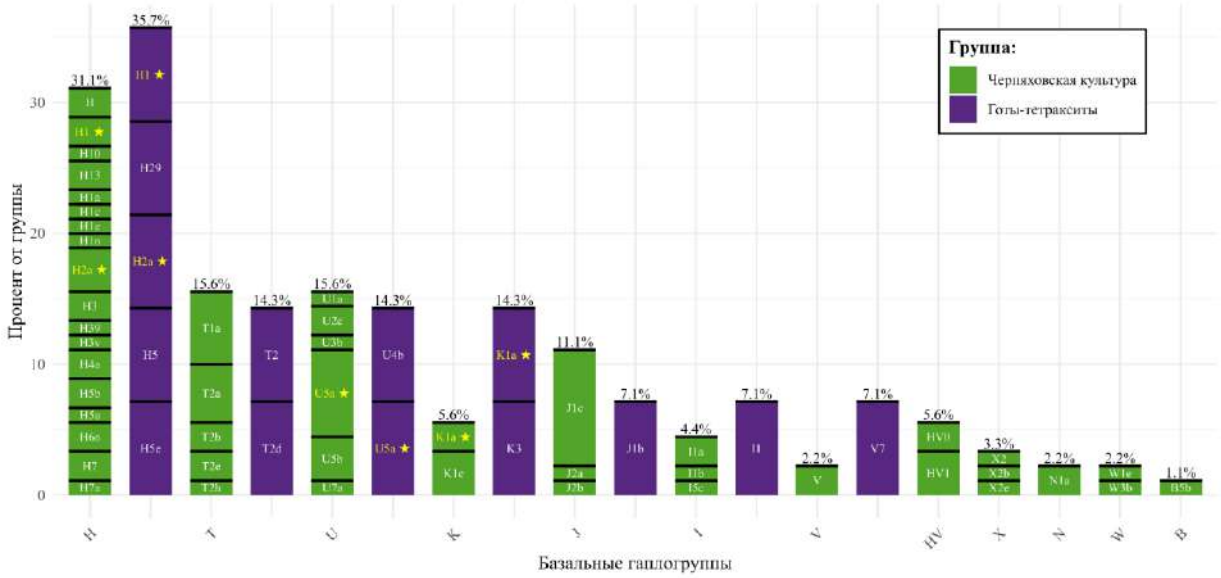


Рисунок 2.9 – Визуализация процентного соотношения выделенных линий митохондриальных гаплогрупп в рассматриваемых выборках. Жёлтым цветом выделены пересекающиеся в обеих выборках клады

Преобладающее число индивидов в обеих выборках, является носителями митохондриальной базальной гаплогруппы H. Частоты встречаемости её линий в обеих рассматриваемых выборках превышают 30%, что характерно для европейских популяций, где эти частоты могут достигать 45% [173]. Как в группе черняховской культуры, так и в группе готов-тетракситов выявлены линии, принадлежащие к субкладам H1, H2a, а также к гаплогруппам U5a и K1a, что может указывать на сходство их материнского генофонда.

Однако стоит отметить, что для трёх образцов из могильника Дюрсо определены линии, характерные для населения степного пояса (рис. 2.10). Так, материнская линия DGT18 относится к кладе T2d2a, объединяющей раннескифские образцы Тувы, меотский образец с Кубани и ряд

современных евразийских гаплотипов, что указывает на восточно-степной компонент в генофонде населения Дюрсо. Единственное отличие DGT18 от линии Аржан-2 – трансверсия 16184A, расположеная в гипервариабельном поли-C тракте 16180–16193 и потому имеющая низкий филогенетический вес. Это свидетельствует об общности клады, но не позволяет ни датировать расхождение линий, ни утверждать прямое происхождение от раннескифских групп. Наличие в сестринском кладе образца, предположительно связанного с меотской культурой, позволяет предполагать, что линия присутствовала в группах населения Северного Причерноморья и Предкавказья ещё до появления здесь восточных германцев. Необходимо отметить, что археологический контекст погребений DGT18 и DGT20 имеет аналогии в памятниках населения Крымских предгорий [174, 175]. Учитывая данные письменных исторических источников о длительном взаимодействии готов и местного населения Северо-Восточного Причерноморья, а также имеющиеся для последних генетические данные, показывающие наличие степных генетических компонент [7, 135, 140], можно предположить, что степные митохондриальные линии у населения Дюрсо, связанного с группой готов-тетракситов, обусловлены вкладом местного населения Северного Причерноморья.

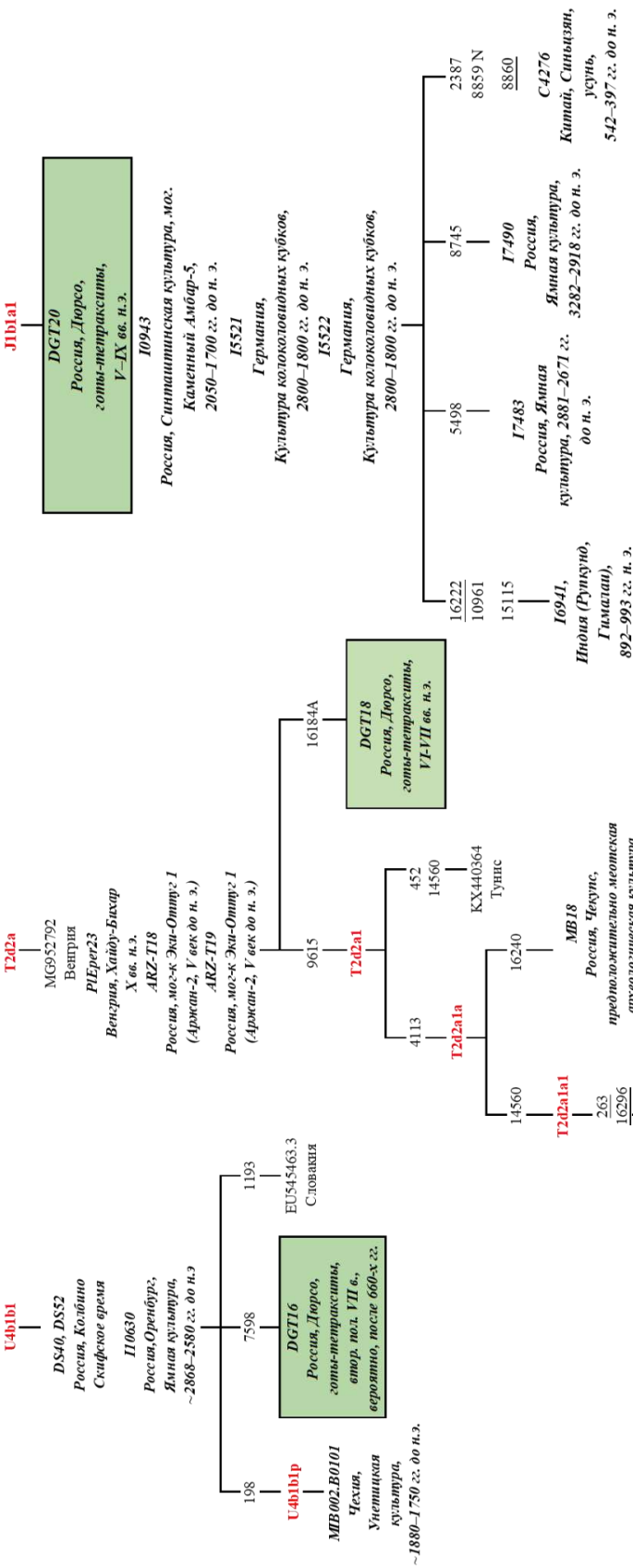


Рисунок 2.10 – Визуализация результатов филогеографического анализа для индивидов с территории памятника Дюрсо, для которых показана связь с древними степными популяциями. Обозначения соответствую таковым на рисунке 2.4

Результаты филогеографического анализа также показывают наличие митохондриальных линий, географически распространённых в Южной Европе (Приложение Г, рис. Г49), Северной Европе, Кавказе и Ближнем Востоке (рис. 2.11).

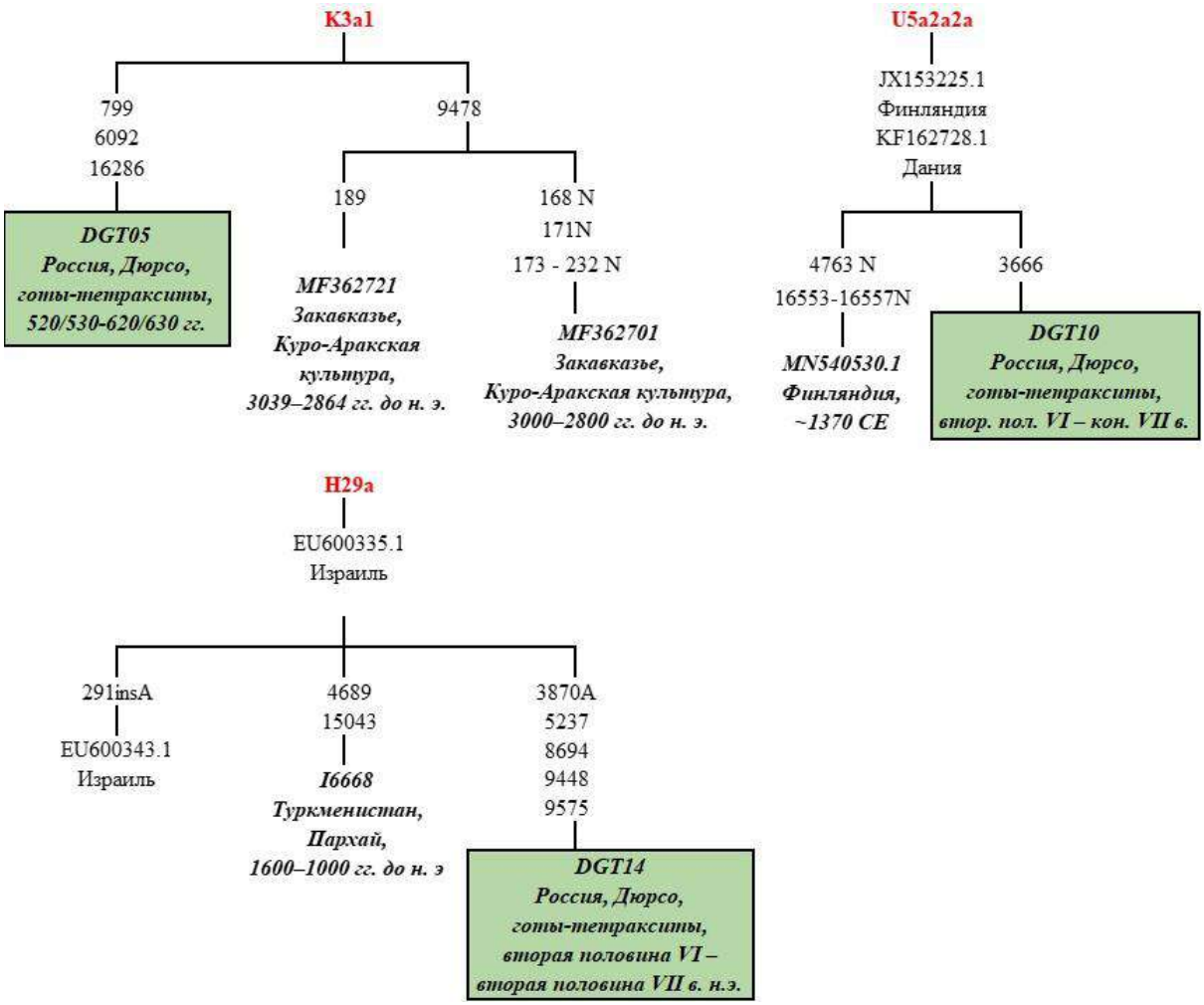


Рисунок 2.11 – Визуализация результатов филогеографического анализа для индивидов с территории памятника Дюрсо DGT05, DGT10, DGT14. Обозначения соответствую таковым на рисунке 2.4

Отметим результат филогеографического анализа для образца DGT05. Для данного образца определена митохондриальная линия, встречающаяся как у древнего, так и у современного населения Кавказского региона [67, 152]. Необходимо отметить, что в захоронении данного индивида были найдены фибулы с трубчатым приёмником – тип, распространённый на Северо-Западном Кавказе (треугольник Новороссийск-Краснодар-Туапсе) [176].

Таким образом, можно говорить о том, что материнский генофонд готов-тетракситов Дюрсо имел смешанный характер и вероятно сформировался за счёт трёх основных источников:

(а) североевропейского, вероятно восточногерманского компонента, общего с черняховским населением; (б) населения Северо-Восточного Причерноморья, включающего группы, генетически связанные со степными популяциями; (в) местного кавказского компонента. Формирование группы шло преимущественно не за счёт обособленной миграции, а через межэтническое взаимодействие и ассимиляцию готскими группами местного и степного населения в постгуннскую эпоху, что генетически проявляется в сочетании западно-евразийских, степных и кавказских митохондриальных линий при устойчивом воспроизводстве готского культурного стандарта. Однако для доказательства данного предположения необходимо проведение анализа аутосомных маркеров.

2.3 Результаты анализа Y-хромосомной последовательности

2.3.1 Черняховская культура

Для 18 из 44 индивидов мужского пола удалось определить Y-хромосомную гаплогруппу (табл. 2.2). Для образцов Bch02 и Bch17 определены идентичные гаплотипы, что указывает на наличие патрилинейного родства. Наиболее широкопредставленные базальные гаплогруппы в выборке: E1b1, I1a3 и R1a1a1.

Все выявленные гаплотипы, принадлежащие к базальной гаплогруппе E1b1, относятся к субкладе E1b1b1a1b (E-V13), которая сформировалась, предположительно, в 2500–2000 гг. до н. э. на территории Балканского полуострова [177].

Таблица 2.2– Выявленные Y-гаплогруппы в выборке черняховской культуры

№	ID образцов	У-гаплогруппа (ISOGG)	У-гаплогруппа (Yfull Ytree)	Визуализация распространения определённых Y-гаплогрупп в соответствии с базой данных Yfull Ytree v14.06.00
1	AB63	E1b1b1a1b1a2	E-Y35953	Приложение Д, рис. Д1
2	AB67	I1c1a1b1~	I-Y98766	Приложение Д, рис. Д2
3	AB84	E1b1b1a1b1a6a~	E-S7461	Приложение Д, рис. Д3
4	AB89	I1a3a1a1~	I-L1237	Приложение Д, рис. Д4
5	Bch02	E1b1b1a1b1	E-CTS1273	Приложение Д, рис. Д5
6	Bch03	R1b1a1b1a1a	R-L151	Приложение Д, рис. Д6

Продолжение таблицы 2.2

№	ID образцов	У-гаплогруппа (ISOGG)	У-гаплогруппа (Yfull Ytree)	Визуализация распространения определённых Y-гаплогрупп в соответствии с базой данных Yfull Ytree v14.06.00
7	Bch06	I1a3a1a1~	I-L1237	Приложение Д, рис. Д4
8	Bch08	I1a1	I-Z2336	Приложение Д, рис. Д7
9	Bch13	E1b1b1a1b1	E-FGC44169	Приложение Д, рис. Д8
10	Bch17	E1b1b1a1b1	E-CTS1273	Приложение Д, рис. Д5
11	Bch18	I1a3a1a1a	I-Y284658	Рис. 2.12
12	Bch23	R1a1a1b1~	R-Y310155	Приложение Д, рис. Д9
13	Bch25	I1a3a1~	I-S2077	Приложение Д, рис. Д10
14	Bch28	R1a1a1~	R-M417	Приложение Д, рис. Д11
15	Dch05	I2a1b1a2a1a1a~	I-Y4884	Приложение Д, рис. Д12
16	Dch07	I1a3a1a1a2~	I-BY3386	Приложение Д, рис. Д13
17	Dch08	R1a1a1b1	R-Z283	Приложение Д, рис. Д14
18	Dch09	R1a1a1b1a2b3a1a1~	R-YP234	Приложение Д, рис. Д15

У образца AB84 была выявлена линия E-S7461, которая ранее была идентифицирована у индивида с территории Сербии (Балканский полуостров) периода Римской Империи (129-230 гг. н. э.) [151]. Также для образцов Bch02 и Bch17 определена гаплогруппа E-CTS1273, самые ранние находки которой, на данный момент, также связаны с популяциями с территории современной Сербии 1-400 гг. н.э [151, 177]. Линия же E-FGC44169 регулярно выявляется у индивидов, связанных с кочевническими популяциями железного века и средневековья Карпато-Дунайского региона [165, 169, 178]. При этом, наиболее ранний атрибутированный образец связан со скифскими погребениями Молдавии (~400–150 гг. до н. э.), демонстрируя аутосомную близость к южноевропейским популяциям, что согласуется с локальным гето-фракийским генетическим субстратом в составе западных скифов [169]. Необходимо упомянуть, что в более ранних исследованиях индивидов черняховской культуры, для индивида из Золочив (UKR102), также была выявлена гаплогруппа Y-хромосомы, относящаяся в кладе E-V13 (E1b1b1a1b1a17). Присутствие данных линий в черняховской выборке свидетельствует о южно-восточноевропейском генетическом потоке в черняховскую популяцию.

Важно отметить результаты, полученные при анализе однородительских маркеров образцов Bch02 (Данилова Балка) и Bch17 (Ранжевое). Ранее упоминалось, что для них выявлены одинаковые гаплотипы последовательностей Y-хромосом, характерные для балканских популяций, однако митохондриальные последовательности несут гаплотипы выявленные как в популяциях Балкан (Bch17), так и Северной Европы (Bch02). Полученный результат может

указывать на процессы метисации предположительно генетически неоднородного населения территорий черняховской культуры.

Гаплогруппа I1a3 (I-Z63) представляет собой субклад гаплогруппы I1 (I-M253), характерной преимущественно для Северной Европы: её пиковые частоты (~35–40%) зафиксированы в Скандинавии и Финляндии, с регулярным снижением при удалении как в сторону Урала, так и в сторону Атлантики [255, 256]. Все линии I-Z63, выявленные в выборке, концентрируются в единой ветви филогенетического дерева (определённые в выборке клады выделены полужирным): Z63 > BY151 > FGC81364 > S2078 > **S2077** > Y489205 > Y508530 > Y2245 > **L1237** > Y6634 > (FT29341 > **Y284658)** и **(**FGC9549 > **BY3386**).

Так, для образца Bch25 (Журавка) определена гаплогруппа I-S2077, ранее отмеченная у индивида датируемого 394-230 гг. до н. э. с территории современной Дании (CGG_2_106735) [181]. При этом, гаплотип выявленный для митохондриальной последовательности образца Bch25 при филогеографическом анализе показывает наибольшую генетическую близость с гаплотипами североевропейских популяций.

Для образцов же AB89 (Журавка) и Bch06 (Кривчаны) при анализе Y-хромосомы выявлена общая замена T на C в позиции 2844473 (*FGC9509*) отвечающая за формирование гаплогруппы I-L1237 (I1a3a1a1), однако качество покрытия гаплообразующих участков не позволяет определить более точный уровень сходства/различия и оценить родство гаплотипов. Необходимо отметить, что данная гаплогруппа была выявлена у четырёх образцов римского времени с территории памятника Ковалевко (Польша) и что согласно данным полученным при анализе полногеномных данных выборки вельбаркской культуры, она может быть смоделирована из предшествующих популяций Польши только при миграционном вкладе североевропейских групп.

Для образца Bch18 (Гавриловка) была определена редкая Y-гаплогруппа I-Y284658 (I1a3a1a1a), не выявленная среди древнего населения Евразии, но обнаруженная у современных индивидов с территории Швеции (рис. 2.12).

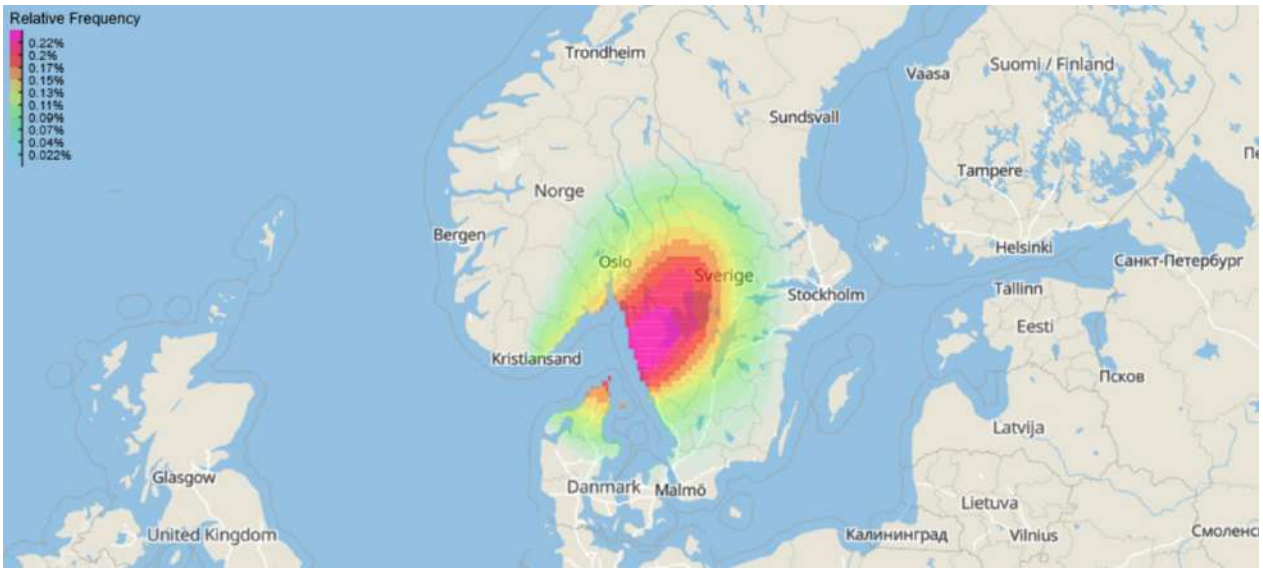


Рисунок 2.12 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы I-Y284658, к которой относится определённый гаплотип образца Bch18, по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

Несмотря на то, что носители редкой гаплогруппы I-BY3386, определённой у образца Dch07, имеют самые высокие показатели частот в Боснии и Герцеговине (0,5%) и Ливии (0,4%) [67, 152], в контексте всего вышеобозначенного данный гаплотип тоже может рассматриваться как связанный с группами североевропейского происхождения, что косвенно подтверждается результатами филогенетического анализа митохондриальной последовательности, показавшего образование общей клады с современными индивидами с территории Дании и Польши.

Таким образом, выявленные в выборке линии гаплогруппы I-Z63 указывают на наличие в составе черняховской культуры центрально-североевропейского (предположительно восточногерманского) анцестрального компонента и поддерживают гипотезу генетической связи черняховской и вельбаркской популяций.

Как было показано ранее, третьей по представленности Y-гаплогруппой выборки является R1a1a1 (R-M417); её линии выявлены также в черняховской выборке с территории памятника Шишаки (UKR123, UKR126) [7]. У образца Bch28 (Журавка) определена гаплогруппа R-M417 (терминальный уровень типирования; маркеры нижележащих ветвей не выявлены). В базе AADR v66.0 среди 200 носителей R-M417 наибольшее число индивидов отнесено к современным территориям России (38), Чехии (21), Польши (19), Австрии (15), Германии (14) и Эстонии (13) [98]. Образцы с территории России преимущественно связаны со степными и лесостепными культурами бронзового - раннего железного века (андроновская, синташинская, срубная, потаповская, скифская, сарматская, саргатская, межовская), а образцы с территории Австрии все принадлежат археологическим памятникам Аварского каганата. Наиболее ранний

опубликованный носитель данной гаплогруппы - индивид I1456 из Дуранкулака (Болгария, 3500–3000 гг. до н. э.), генетически моделируемый как смесь предковых ямных компонентов (45%) и носителей культуры шаровидных амфор (55%) [134].

В отношении Bch28, при учете археологического контекста памятника Журавка, возможны два источника наследования: от населения лесостепного Приднепровья, либо включение в составе мигрирующих групп из Центральной Европы - в пользу последнего косвенно свидетельствуют пшеворские культурные маркеры (распространённой в междуречье Вислы и Одера (Польша) со II в. до н. э. по V в. н.э [182]), обнаруженные в Журавке. Необходимо отметить, что линии R-M417 на территории Польши прослеживаются от носителей культуры шнуровой керамики [183], через популяции тшинецкой культуры [184], лужицкую и вельбаркскую [185] к раннесредневековым славянским группам и представителям культурных групп, связанных с викингами [185, 186].

Клада R-M417 даёт начало двум ветвям: R-CTS4385 и R-Z645 [67]. Линии относительно небольшой ветви R-CTS4385 выявляются преимущественно у современного населения Северо-Западной Европы [187]. Однако все выявленные в выборке гаплотипы принадлежат к кладе R-Z645, к которой относится подавляющая часть разнообразия R1a [187]. Внутри данной ветви в свою очередь выделяют две крупные субклады: R-Z283 - наибольшее распространение получившая в популяциях Северной, Центральной и Восточной Европы [187] и R-Z93 - для которой показана связь с распространением индо-иранской общности [188]. Среди выборки черняховской культуры, сформированной в рамках диссертационного исследования выявлены линии только клады R-Z283, однако у ранее исследованного образца из памятника Шишаки (UKR123) определена гаплогруппа R-Z93 с терминальным маркером Z93.

Для образца Dch08 определена линия, производная на уровне R-Z283 (терминальный уровень типирования). Клада R-Z283 сформировалась ~5–6 тыс. лет назад, а широкое распространение данной линии в Европе связывают с экспансией носителей культуры шнуровой керамики [189–191]. Древнейшие носители гаплогруппы R-Z283 выявлены непосредственно у представителей данной культуры в могильнике Эйлау (Восточная Германия, ~2600 г. до н. э. [98, 189]) и Эстонии (~2700 г. до н. э. [191]). В последующие эпохи, включая раннее Средневековье, R1a-Z283 зафиксирована преимущественно в Скандинавии [181]. По данным FamilyTreeDNA, субклад показывает наибольшие значения частот в современных популяциях Польши (14,4%), Швеции (11,6%) и России (10,7%) [152]. Полученный результат указывает на принадлежность отцовской линии индивида Dch08 к популяциям, которые сформировались на территории Европы в эпоху позднего неолита.

К числу примечательных результатов исследования относится идентификация у индивида Dch09 Y-хромосомной линии R-YP234 вложенной в филогенетическую последовательность R-M417 > Z645 > Z283 > Z282 > Z280 > CTS1211 > Y2205 > Y35 > CTS3402 > YP237 > YP235 > YP234. Линии клады R-Z282 демонстрируют максимальные значения частоты в славянских популяциях Центральной и Восточной Европы, достигая ~50% в современных восточнославянских группах [187].

Древние носители гаплотипа R-YP234 в настоящее время не зафиксированы; вместе с тем носители линии YP237 (вышестоящая клада) и её производных известны в хронологическом диапазоне от римского времени до Средневековья:

1) HVF-21 - территории современной Венгрии, 126-225 гг. н.э, происхождение может быть смоделировано из североевропейских/скандинавских групп и степных сарматских групп, несёт гаплотип R-YP335 [113];
2) SEI-5 - территории современной Венгрии, ~437 г. н. э., гунский период, происхождение индивида моделируется на 70% из автохтонных групп с сарматской примесью, несёт гаплотип R-YP235 [166];
3) VK486 - территории современной Эстонии, ранневикингский период, ~725 г. н. э., археологические данные указывают на происхождение из шведской долины озера Меларен, аутосомный анализ показывает близость с древним скандинавским населением материковой Швеции, несёт гаплотип R-YP235 [186];
4) MGS156 - территории современной Австрии, ~775 гг. н. э, представитель Аварского каганата с местным центрально- и южноевропейским происхождением, несёт гаплотип R-YP235 [165].
5) DR35 - территории современной России, 981–1014 гг. н. э., древнерусское государство, входит в генетический кластер Rus_core, который моделируется преимущественно из групп балтийского бронзового века перекрываясь с современными восточнославянскими группами ,R-YP237 > R-L366 [111];
6) Ya15 - территории современной России, XIII в.н. э., древнерусское государство, также входит в кластер Rus_core, R-YP237 > R-Y28673 [111].

Таким образом, носители линий R-YP237 известны на обширной территории Центральной, Восточной и Северной Европы, при этом, их генетическое происхождение связано с лесной и лесостепной зоной.

Проведённое типирование Y-хромосомных последовательностей 18 индивидов черняховской культуры выявило гетерогенный состав отцовского генофонда выборки. В нём выделяются три основных компонента: североевропейский, с прямыми параллелями в

вельбаркской выборке (Ковалевко) и прослеживающейся связью со скандинавскими группами; центрально-восточноевропейский лесной субстрат; балканско-карпатский, с параллелями в римской Мёзии, фракийском железном веке и у скифов с территории современной Молдавии. Помимо этого, фиксируются и гаплотипы характерные для степных кочевых групп.

Идентичность Y-гаплотипов Bch02 и Bch17 при различном материнском происхождении может указывать на то, что генетическая неоднородность черняховской общности формировалась как за счёт включения локальных и пришлых групп, так и за счёт брачных обменов между ними. Полученные результаты независимо согласуются с полиэтничной моделью черняховской культуры, в которой готские (северо-центральноевропейские) группы составляли лишь часть населения наряду с носителями центрально-восточноевропейского и юго-восточноевропейского генетического субстратов.

2.3.2 Боспорское царство

Для всех индивидов с территории Фанагории, у которых был определён генетический мужской пол, удалось установить Y-хромосомную гаплогруппу. Для 6 из 9 мужчин из выборки с территории некрополя Елизаветовского городища также были успешно определены гаплогруппы (табл. 2.3).

Таблица 2.3 – Выявленные Y-гаплогруппы в выборке Боспорского царства

№	ID образцов	У-гаплогруппа (ISSOG)	У-гаплогруппа (Yfull Ytree)	Исторический период
1	REG01	R1a1a1	R-M417*	Эллинизм (период боевых действий)
2	REG04	R1b2b1	R-PH1578	Эллинизм (период боевых действий)
3	REG05	R1a1a1b2~	R-Z93	Эллинизм
4	REG07	E1b1b1a1b1	E-V13	Эллинизм
5	REG08	R1a1a1b2a2a1	R-Z2123	Эллинизм
6	REG31	R1a1a1	R-M417*	Эллинизм (период боевых действий)
7	Fan22	R1a1a1a1a~	R-YP5527	Эллинизм
8	Fan24	G2a2b2a1a1a1b1b	G-FGC21495	Эллинизм
9	Fan54-Fan56	R1a1a1b2a2a1	R-Z2123	Римское время
10	Fan73	I1	I1	Римское время

* – на момент проведения исследования среднее покрытие Y-хромосомы не позволило установить более глубокую ветвь гаплогруппы.

Выявлены две пары образцов с идентичными гаплогруппами: REG01, REG31 и REG08, Fan54–Fan56 (объединены по результатам анализа родства; см. параграф 3.1.2). При этом, образцы REG01 и REG31 на момент исследования характеризовались недостаточным уровнем геномного покрытия, что не позволило провести уверенную филогенетическую классификацию. В обобщённой выборке, охватывающей хронологический период от эллинизма до римского времени, наибольшее распространение имеют линии гаплогруппы R-M417. В главе 2.3.1 обсуждалась данная филогенетическая ветвь. Однако отметим, что для образца REG05 (Елизаветовское городище) была определена гаплогруппа R1a1a1b2~ с финальными маркерами Z93, аналогичная Z93-линия выявлена у представителя черняховской культуры с территории памятника Шишаки (UKR123).

Подавляющая часть линий R1a Южной и Центральной Азии принадлежит именно ветви R-Z93 [66, 187]. Древнейшие носители связаны прежде всего со степными общностями - синташтинско-андроновской и абашевско-срубной [123, 125, 133, 192–194], а также с фатьяновскими группами Верхнего Поволжья, относящимся к культурам лесной зоны, сформированных в результате смешения степных скотоводов и европейских земледельцев [123]. Среди индивидов железного века носители R-Z93 выявлены в степной зоне от Монголии до Паннонии, и преобладающая их часть принадлежит степным кочевым группам [123, 123, 164, 177, 194–198]. Так, тянь-шаньские саки несли преимущественно R-Z93 и его субклады (R-Z2124, R-S23592, R-Z2123) [164], а для гуннов Карпатского бассейна и гунно-сарматских групп характерны линии ветви R-Z94 [199].

К линиям гаплогруппы R-Z94 относится субклада R-Z2123, выявленная у населения обоих рассматриваемых памятников Боспорского государства в различные хронологические периоды: REG08 – Елизаветовское городище, эллинистическое время; Fan54–Fan56 – Фанагория, римское время. Ветвь Z2123 относится к субкладам, характерным для сакских и восточноскифских групп Центральной Азии и Казахстана [110, 199, 200], а также выявляется в сарматских популяциях Урала [169].

Ещё одна редкая линии Y-гаплогруппы, характерная для Центральной и Восточной Азии определена для индивида REG04 (R-PH1578). Линии предковой клады R-PH200 (R1b2b) выявлены в населения железного века и античности Западного и Северо-западного Китая (Синдзян) [193, 201], у индивидов римского времени с территории современных Кыргыстана и Монголии [135, 198], а также двух индивидов средневековья с территорий современных Сербии и Венгрии, генетически и культурно связанных со степными группами [198, 202]. Необходимо отметить, что линия Y-гаплогруппы R-Y32792, нижестоящей на филогенетическом дереве,

обнаружена у представителей раннесредневековой культуры хунну (Монголия) и у индивида периода античности из Синьцзяна (Западный Китай) [135, 193, 195].

Выявление вышеперечисленных линий в составе населения черняховской культуры, Елизаветовского городища и Фанагории указывает на включение в генофонд степного (скифо-сарматского) компонента. Присутствие данных Y-гаплогрупп в популяциях Дона и Тамани, разделённых несколькими столетиями, свидетельствует об устойчивом воспроизведении степного мужского компонента в регионе и может указывать на генетическую преемственность между населением Елизаветовского городища и Фанагории.

Для образца Fan22, территориально относящегося к Фанагории и датируемого эллинистическим периодом, была определена Y–хромосомная гаплогруппа R-YP5527, относящаяся к линии R-CTS4385. Данная ветвь в настоящее время представлена преимущественно в Центральной и Северо-Западной Европе и потому считается характерной для населения этого региона (см. раздел 2.3.1). С исторической точки зрения прямое проникновение североевропейской линии в Фанагорию эллинистического времени представляется маловероятным. Вместе с тем гаплогруппа R-CTS4385 выявлена среди носителей культуры шнуровой керамики (POZ81, Польша [183]; I7209, Чехия [123]), генетически тяготеющих к степным группам раннего бронзового века. Это позволяет предположить, что, подобно митохондриальной гаплогруппе H2a5, зафиксированной у индивидов Fan46 и Fan47, появление данной Y-хромосомной линии в генофонде Фанагории обусловлено не непосредственными контактами с Северо-Западной Европой, а её сохранением в популяциях Восточной Европы со времён распространения культуры шнуровой керамики и последующим участием групп бронзового века в формировании генофонда региона (см. главу 2.3.2).

В то же время для индивида Fan73 (Фанагория, римский период) также была выявлена Y-гаплогруппа I1, характерная для популяций, показывающих североевропейское происхождение (см. главу 2.3.1). Однако и хронологический отрезок (конец IV – V в н.э) и археологический контекст для индивидов, которые являлись носителями гаплогруппы I1, указывают на связь с германскими группами римского времени и средневековья (вельбаркцы, вестготы, саксы) [108, 177, 185, 203].

Для образца же REG07 определена гаплогруппа E-V13, которая традиционно ассоциируется с балканским и средиземноморским ареалом и часто встречается у населения юго-восточной Европы (см. главу 2.3.1) и может указывать на возможные контакты с населением балкано-эгейского региона, либо непосредственно с фанагорийским населением – потомками выходцев из Средиземноморья.

Y-хромосома индивида Fan24 (Фанагория, эллинизм) отнесена к гаплогруппе G-FGC21495 (G2a2b2a1a1a1b1b). Филогеографическая зона распространения гаплогруппы G приходится на анатолийско-кавказский регион [66, 152, 204]. Пиковые частоты фиксируются на Кавказе (свыше 60–70 % у осетин и адыгов) и в Закавказье [204]. Генетические данные древних индивидов показывают, что G2a была одной из доминирующих отцовских линий неолитических земледельцев Анатолии (в выборке из Барчина она составляет 47 % [107]) и сопровождала продвижение раннеземледельческих общин из Анатолии через Эгейский регион и Балканы вглубь Европы [117, 194, 205–208]. Гаплогруппа G-FGC21495 является дочерней кладой G-Y12277, которая считается специфичным маркером популяций Северо-Западного Кавказа, чьё распространение связывают с расселением носителей дольменной культуры и последующих культур эпохи поздней бронзы [209–211].

Среди древних образцов, входящих в филогенетическую ветвь G-Y12277, ведущей к гаплогруппе G-FGC21495 и сестринской ей – G-Y513104, выделяются две крупные группы: кочевники Аварского каганата [166, 196] и индивиды, связанные с меотской археологической культурой [210] (рис. 2.13).

Меотская культура (VII / VII в. до н. э. – первая половина III в. н. э.) охватывала Нижнее Подонье, Восточное Приазовье, большую часть бассейна Кубани, в том числе примыкающие к землям Боспорского царства. Меоты, впервые упомянутые Геродотом при описании «области меотов», орошаемой реками, впадающими в Меотиду (Азовское море) (Геродот. IV. 123; IV. 57) [153], предположительно составляли основу «варварского» (местного) субстрата Боспорского царства (Страбон. География. XI. 2. 11). Наиболее вероятной представляется трактовка Fan24 как носителя местного кавказско-степного компонента, интегрированного в городскую популяцию. Тем самым находка дополняет картину формирования генофонда Боспорского государства за счёт включения меотского населения в эллинистические города (Страбон. География. XI. 2. 10). Также отметим, что производная клада G-FGC21495 объединяет фанагорийца Fan24 с сарматским индивидом RAK-211 из Венгрии [113] и скифским DS36 со Среднего Дона (G-S9409) [110], что свидетельствует о присутствии данной линии в степных популяциях начиная уже в скифском времени.

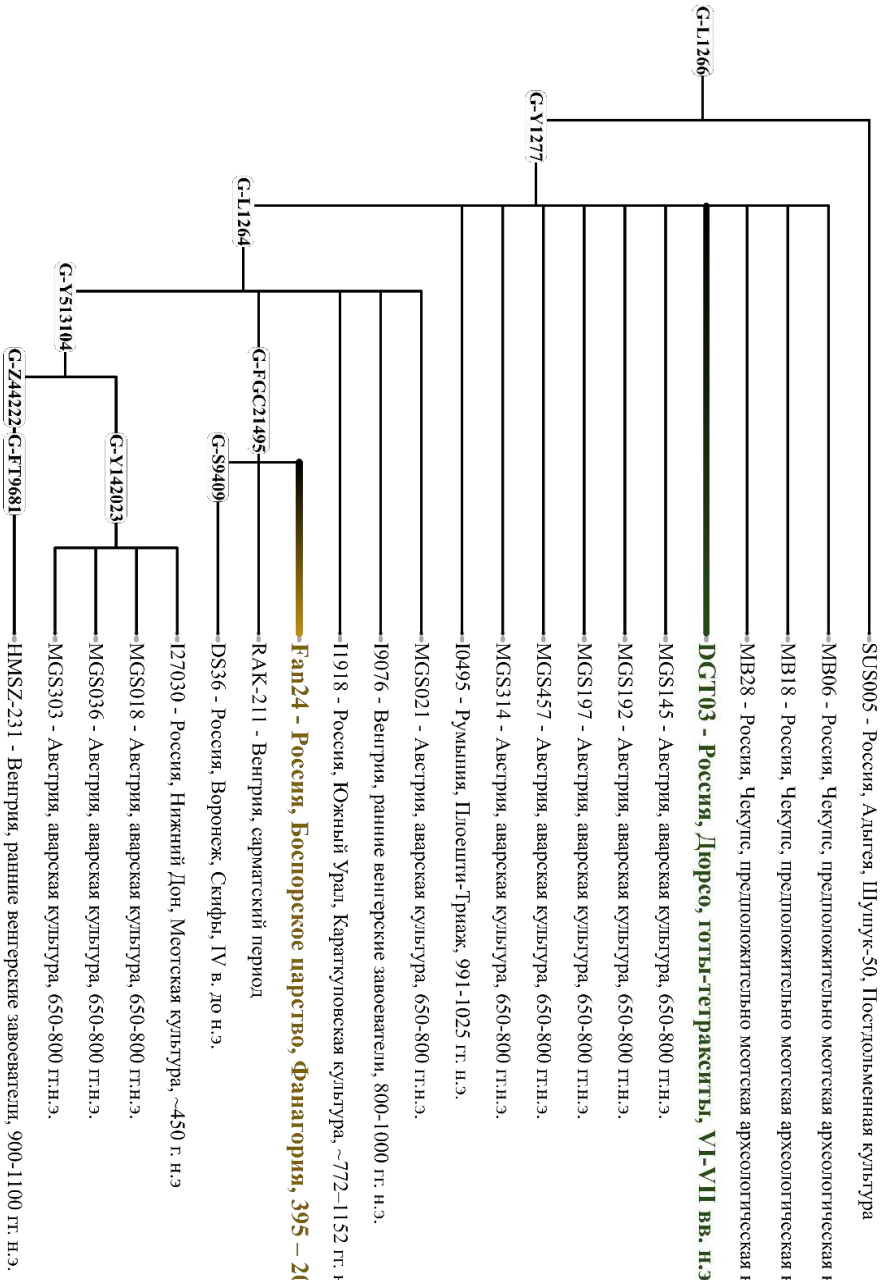


Рисунок 2.13 - Фрагмент филогенетического древа Y-хромосомной гаплогруппы G-L1266, реконструированного на основе данных полногеномного секвенирования древних образцов. Образцы, проанализированные в рамках настоящего исследования, обозначены посредством цветовой дифференциации.

Обобщение полученных результатов позволяет предположить, что патрилинейный компонент генофонда Боспорского царства формировался за счёт нескольких источников: доминирующего степного (скифо-сарматского), представленного прежде всего в выборке Елизаветовского городища (R-M417*, R-Z93, R-Z2123, R-PH1578); местного кавказско-меотского (индивид Fan24); балкано-средиземноморского (индивид REG07), местного северопричерноморского, унаследованного от групп бронзового века (индивид Fan22), а также в римское время предположительно связанного германскими группами (образец Fan73). Выявление у Fan73 Y-гаплогруппы I1 согласуется с историческими данными: по одной из гипотез, восточногерманские группы входили в состав населения черняховской культуры, что допускает включение их выходцев в состав населения Боспорского царства.

Наконец, степной компонент демонстрирует хронологическую преемственность от эллинизма до римского времени (линии R-Z93 и R-Z2123 зафиксированы в обоих памятниках), что согласуется с гипотезой о возможных генетических связях населения Фанагории и Елизаветовского городища. Отметим, что данный вывод основан на результатах анализа однородительного маркера и нуждается в подтверждении анализом полногеномных данных.

2.3.3 Готы-тетракситы

Для 4 из 5 индивидов, принадлежащих группе готов-тетракситов и для которых был определён генетический мужской пол, удалось установить Y-хромосомную гаплогруппу.

Для образцов DGT01 и DGT06 была выявлена принадлежность гаплотипов Y-хромосомы к гаплогруппе R-Z93. Однако терминальные маркеры относят последовательность DGT01 к линии R-Y56311, а DGT06 – к R-Z94. Полученный результат указывает на генетическую связь со степными группами (см. главу 2.3.2). Для образца DGT16 определена принадлежность к линии R-M417, однако качество покрытия не позволяет установить отсутствие или наличие нижестоящих маркеров, в связи с чем невозможна корректная интерпретация результатов.

Для образца DGT02 определена гаплогруппа E-Z1057, относящаяся к линии E-V13 (см. главу 2.3.1), что указывает на возможную связь с балкано-эгейским регионом.

Образец DGT03 несёт гаплогруппу G-Y12277, объединяющая его с образцами с территории памятника Чекупс (см. главу 2.3.2, рис. 2.13) и указывающая на связь с местными кавказскими группами Северного Причерноморья.

Выявленные линии характеризуются выраженной гетерогенностью, что указывает на разнородные источники отцовского компонента группы и согласуется с историческими и

археологическими данными о готах-тетракситах как о группе, сформировавшейся в Крыму к V в. н. э. в условиях многокомпонентного местного субстрата (см. главу 1.1.3). Наличие линии G-Y12277 может отражать связь как с кавказским субстратом, так и с населением Боспорского царства как в его европейской (Крым), так и в азиатской (Таманский полуостров) части. Выявление линий R-Z93 в выборке готов-тетракситов может отражать как прямую преемственность от групп, связанных с культурами Понто-Каспийской степи, так и опосредованное включение этих линий через население Боспорского царства (линия R-Z2123, относящаяся к R-Z93, выявлена у образцов REG08 и Fan54-Fan56). То же касается гаплогруппы E-Z1057, относящейся к кладе E-V13, чьи субклады выявлены как в выборке с территории Боспорского царства, так и в выборке черняховской культуры. В связи с этим, для корректной интерпретации результатов необходимо проведение анализа аутосомных маркеров.

Глава 3 РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА АУТОСОМНЫХ МАРКЕРОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Результаты анализа родства

3.1.1 Черняховская культура

В исследуемой выборке индивидов, на основе археологических маркеров, связанных с черняховской культурой, показатели определённых однонуклеотидных вариантов с использованием панели 1240K варьируют в диапазоне 18 – 1 204 722 SNV.

Анализ родства программой READv2 проводился для 95 образцов из выборки, созданной в ходе диссертационного исследования и у которых было детектировано более 1 000 SNV, включая индивидов с территории 18 памятников, а также для 14 образцов той же культуры, чьи геномные данные были получены в других лабораториях [7, 8]. В результате анализа были выявлены три пары индивидов со статусом IdenticalTwins/SameIndividual и одна пара, для которой показано наличие третьей степени родства, больше индивидов, показывающих наличие родственных связей не зафиксировано (рис. 3.1). Геномные данные пар образцов со статусом IdenticalTwins/SameIndividual были объединены и использовались для дальнейших популяционных анализов.

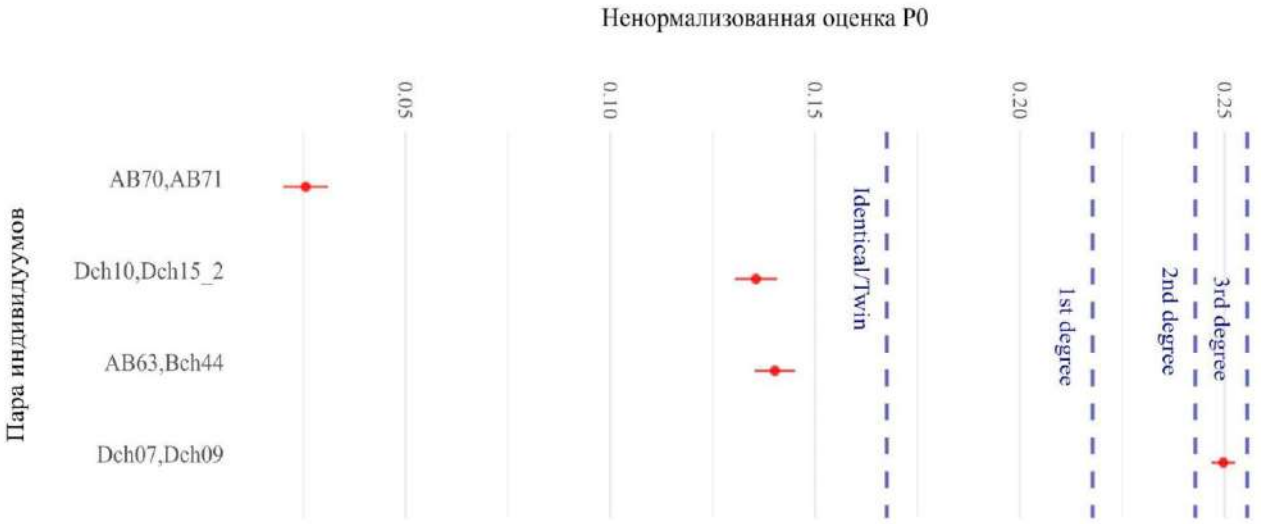


Рисунок 3.1 – Визуализация результатов анализа родства с использованием программы READv2 для образцов с выявленными родственными связями

Анализ родства на основе IBDP подтвердил статус родства для пары Dch07 и Dch09 и не выявил пар с четвертой степенью родства (рис. 3.2).

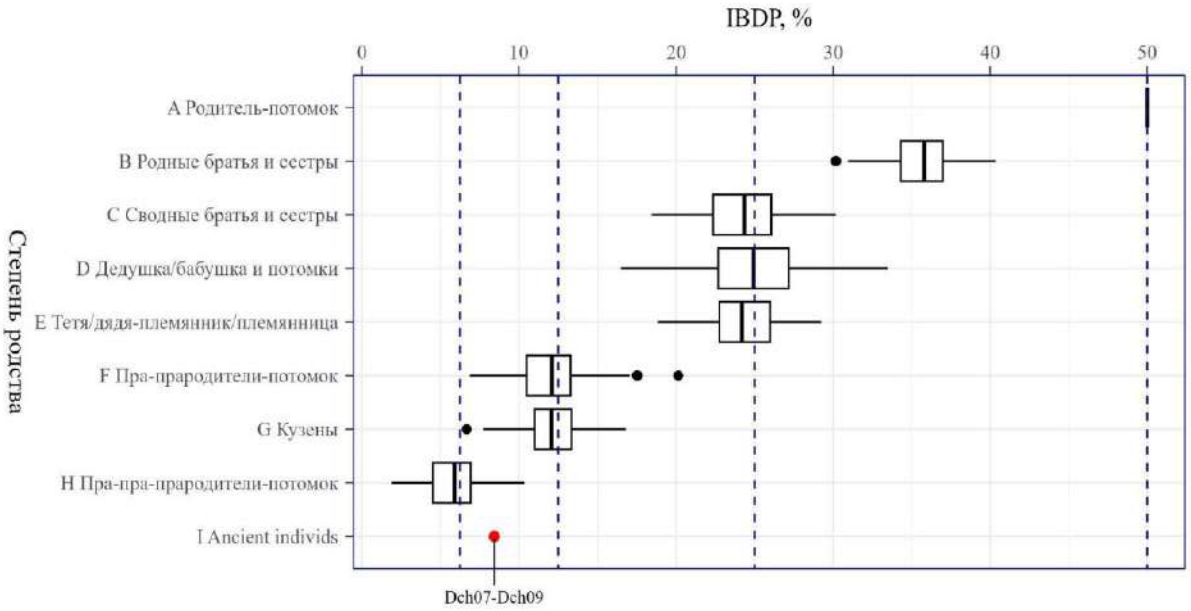


Рисунок 3.2 – Визуализация результатов анализа родства с использованием программы PED-sim

Также были выявлены образцы, имеющие общие IBD участки, но не показывающие при моделировании структуры родословных до 4 степени с использованием программы PED-sim. Так, для образца Dch09, помимо родства третьей степени с индивидом Dch07, выявлена генетическая связь с индивидом Bch15 (Малаешты) (рис. 3.3).

Данный результат указывает на общее происхождение этих индивидов от общих предков 7-8 порядка, либо от нескольких общих предков промежуточной глубины, каждый из которых передал по одному сегменту [212]. Таким образом, выявленная связь между индивидами из памятников Днестровского региона и Малаешты свидетельствует о наличие генеалогических связей населения черняховского ареала на пространственном уровне, превышающем локальные поселенческие группы.

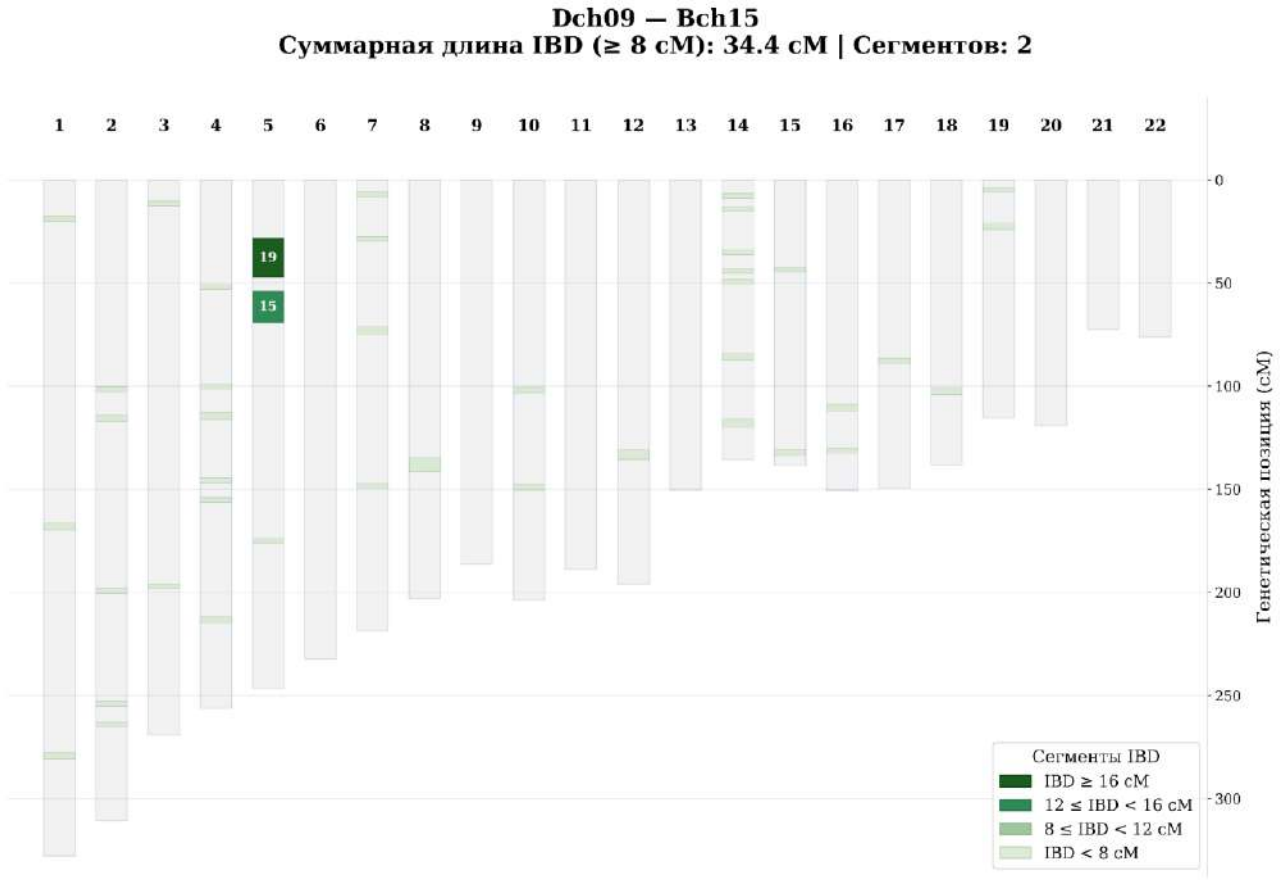


Рисунок 3.3 – Кариограмма локализации IBD-сегментов на 1–22-й хромосомах пары Dch09-Bch15

Для 36 образцов черняховской культуры был проведён анализ на наличие длинных участков гомозиготности (рис. 3.4).

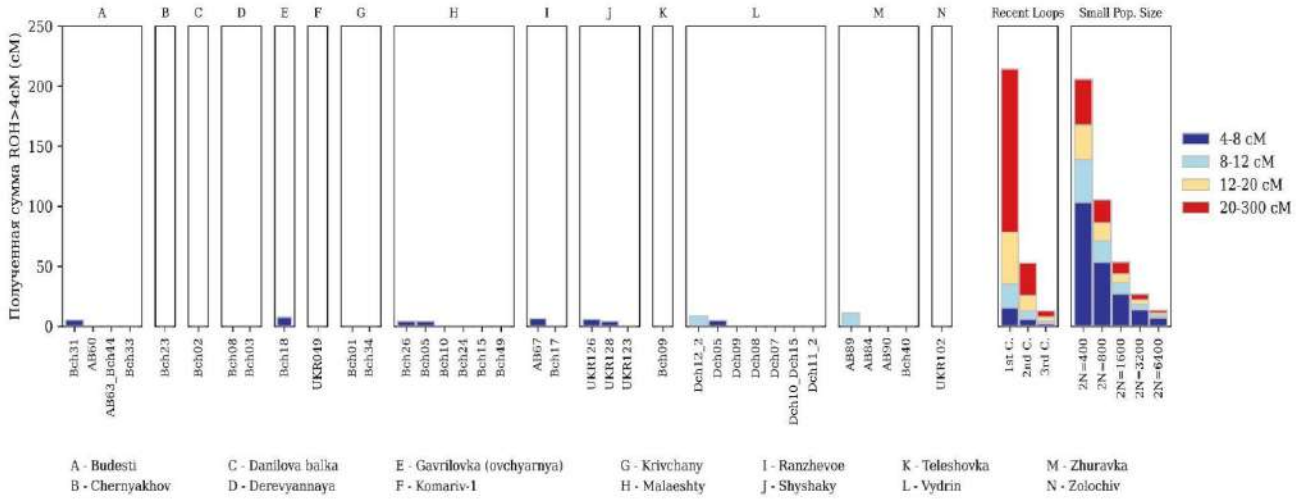


Рисунок 3.4– Визуализация результатов расчёта степени инбридинга для образцов черняховской культуры

Отсутствие длинных ROH >20 cM указывает на отсутствие практики близкородственных браков в черняховском социуме. Среди общей выборки размером в 36 индивидов выявлено крайне малое число сегментов длиной 4-20 cM (рис. 3.4). Наличие длинных ROH >12 cM у образцов AB89 и Dch12_2 могут указывать на наличие родственных связей у родителей индивидов, однако их общая сумма не позволяет точно определить степень родства (рис. 3.5).

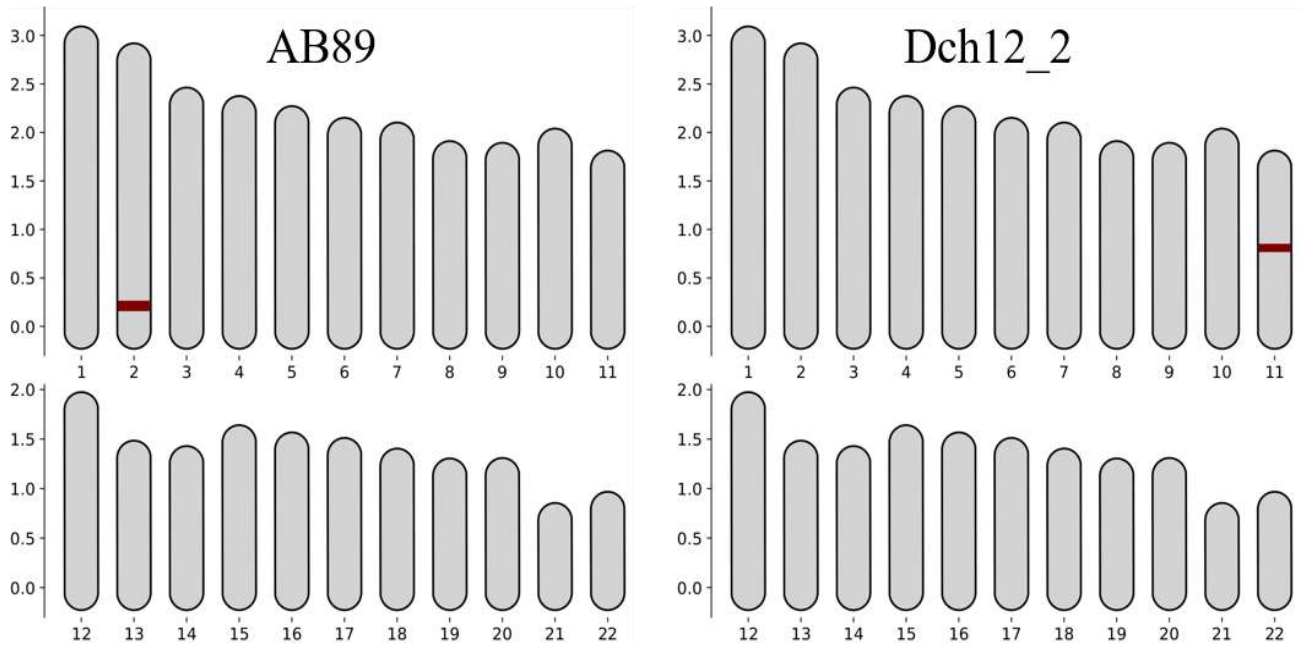


Рисунок 3.5 – Визуализация расположения ROH сегментов на 22 хромосомах с указанием их длины в Морганах

Оценка максимального правдоподобия дает точечную оценку эффективного размера популяции Ne ≈ 19 100, однако имеет крайне широкий 95% доверительный интервал (10 922,18 - 37 918,39) который может быть связан с неравномерным распределением сегментов гомозиготности среди индивидов изучаемой выборки (табл. 3.1).

Таблица 3.1 – Результаты расчёта эффективного размера популяции для индивидов черняховской культуры

Внесённые в анализ образцы	Предполагаемый размер Ne	95% доверительный интервал	Кол-во индивидов вошедших в анализ
Общая выборка	19 122,85	10922,18 – 37918,39	36
Будешты	21 212,78	4830,087 – 50000	4
Деревянное	50 000,00	4965,546 – 50000	2
Кривчаны	50 000,00	4965,546 – 50000	2

Продолжение таблицы 3.1

Внесённые в анализ образцы	Предполагаемый размер Ne	95% доверительный интервал	Кол-во индивидов вошедших в анализ
Малаешты	15 866,15	5175,89 – 50000	6
Ранжевое	10 624,23	2402,435 – 50000	2
Шишаки	7 946,41	2574,434 – 47637,5	3
Выдрин	18 601,18	6026,305 – 50000	7
Журавка	21 212,78	4830,087 – 50000	4

Ранее было показано, что изолированные популяции показывают значения Ne равные ~3 000–3 500 индивидов [213], Ne же небольших населённых пунктов, например, деревень, не превышает 5 000 [214]. Полученные в ходе анализа эффективные размеры популяции как для общей выборки, так групп с территорий отдельных памятников превышают число в 10 000 индивидов (исключение Шишаки), что позволяет нам говорить о принадлежности исследуемой группы к крупной демографической системе. Это согласуется с историческим контекстом, предполагающим перенаселённость региона, занимаемого черняховским обществом [40, 103, 215]. Вместе с тем полученные данные следует рассматривать с осторожностью в связи с малыми размерами выборок и тем, что верхняя граница 95%-го доверительного интервала Ne систематически упирается в значение 50 000 – крайнюю точку параметра оптимизации, что может являться артефактом расчёта.

3.1.2 Боспорское царство

Для 33 индивидов, вошедших в анализ, были генотипированы популяционнозначимые SNV в соответствии с панелью 1240K, значения находятся в интервале 47 671 – 1 213 717. По результатам анализа родства с использованием программы READv2 была выявлена только одна родственная пара индивидов (табл. 3.2). Для образцов, включенных в анализ блоков генома, общих по происхождению, в соответствии с требованиями, изложенными в разделе 1.2.2, не было выявлено статистически значимых общих сегментов между образцами в выборке.

Таблица 3.2 – Результаты анализа родства для выборки представителей Боспорского царства

Пара индивидов	Степень родства	Zup	Zdown	Количество перекрывающихся SNV
Fan46,Fan47	Вторая	6,06	0,87	23 342,00

При поиске родственных связей в выборке с помощью программы PED-sim родственники 1–6 степени не выявлены. Однако у образцов REG07 и REG09 из некрополя Елизаветовского городища обнаружен общий IBD-сегмент длиной 21 сМ (рис. 3.6), что указывает на наличие у этих индивидов общего предка, вероятно 7–8 степени родства.

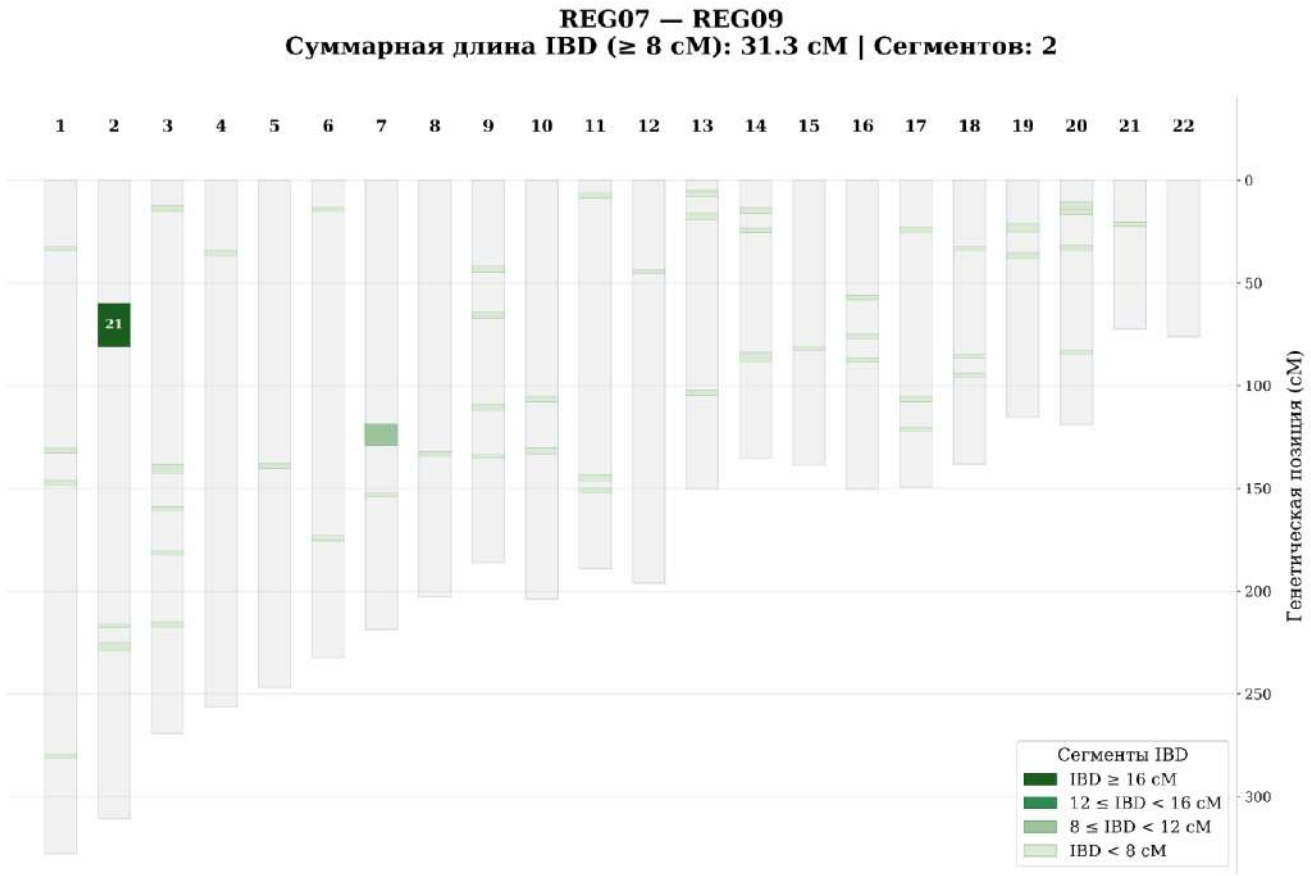


Рисунок 3.6 – Кариограмма локализации IBD-сегментов на 1–22-й хромосомах пары REG07-REG09

У индивида Fan64 идентифицирован длинный сегмент ROH равный 24.17 сМ, что указывает на повышенную гомозиготность, характерную для инбридинга. Общая сумма всех участков гомозиготности позволяет говорить, что родители данного индивида приходились друг-другу кузенами 2–3 степени (рис. 3.7).

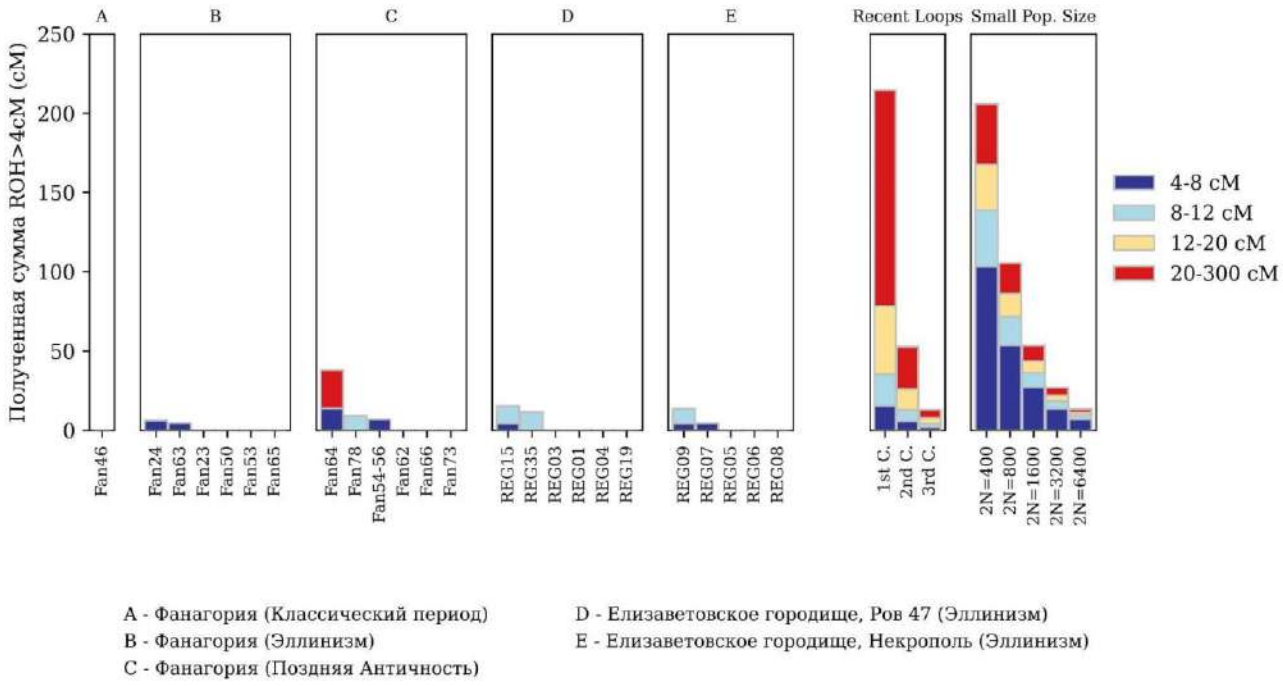


Рисунок 3.7 – Визуализация результатов расчёта степени инбридинга для индивидов с территории городов Боспорского царства: Фанагория и Елизаветовское городище

Расчёт эффективного размера популяции производился для выборок из разных хронологических периодов: эллинистического (Елизаветовское городище, Фанагория), классического и позднеантичного (Фанагория). Результаты анализа показывают, что в рассматриваемых городах во все исторические периоды эффективные размеры популяции соответствовали модели открытой популяции (табл. 3.3).

Таблица 3.3 – Результаты расчёта эффективного размера популяции для выборок различных хронологических периодов существования Боспорского царства

Внесённые в анализ образцы	Предполагаемый размер Ne	95% доверительный интервал		Кол-во индивидов вошедших в анализ
Елизаветовское городище, Ров 47 (Эллинизм)	10624,23	4091,50	42354,34	6
Елизаветовское городище, Некрополь (Эллинизм)	8814,88	3418,26	35385,05	5
Фанагория (эллинистический период)	15866,15	5175,89	50000	6
Фанагория (поздняя античность)	7946,41	3418,26	35385,05	6

Ряд авторов связывают Елизаветовское городище с “древним” Танаисом, который являлся основным торговым центром Северо-Восточного Приазовья, представляя собой крупное поселение, площадью более 50 га, что, вероятно, должно было отражаться в высокой численности населения [216, 217]. Полученные нами результаты могут указывать на корректность данного предположения.

Также в настоящее время точная численность населения столицы Азиатского Боспора неизвестна. Однако, согласно имеющимся данным, Фанагория, как и Елизаветовское городище, занимала обширную территорию, площадь которой оценивается в 50–60 га [218, 219]. Кроме того, историко-археологическая интерпретация доступных письменных и материальных источников свидетельствует о том, что в эллинистический период Фанагория переживала свой «золотой век», что, по всей вероятности, должно было способствовать значительному увеличению численности её населения [218]. Полученные нами данные могут служить доказательством данной гипотезы, однако ограниченность выборки, вошедшей в анализ, не позволяет нам уверено оценить предполагаемые размеры популяции.

В то же время для Фанагории позднеантичного периода получены пониженные оценки эффективного размера популяции по сравнению с выборкой эллинистического времени при сопоставимом объёме выборок. Поскольку оценки по sROH отражают размер локального брачного пула, усреднённый примерно за 10–30 поколений предков их нельзя напрямую связывать с отдельными событиями [103]. Тем не менее долговременное сокращение численности населения ведёт к увеличению суммарной доли ROH в рассматриваемой группе, что предполагаемо мы видим в результатах анализа выборки римского периода и что согласуется с ухудшением военно-политической обстановки на Боспоре в III–IV вв. н. э. [220].

Совместный анализ выборок, сформированных в ходе диссертационного исследования, позволил впервые получить прямые молекулярно-генетические свидетельства биологического родства между носителями черняховской и греко-варварской культур.

Так, индивид Fan73 (Фанагория, около V в. н. э.) демонстрирует генетическое родство с индивидом Bch07 (Будешты, II-IV вв. н.э): выявлены два общих сегмента IBD длиной 18,8 cM (хромосома 16) и ~9 cM (хромосома 1) с суммарной длиной ≈28.0 cM (рис. 3.8). Оба сегмента расположены вне областей с низкой плотностью SNV, а доля генотипов, импутированных с высокой вероятностью (GP > 0,99), превышает 97 %, что снижает вероятность артефактного происхождения выявленных сегментов IBD [221].

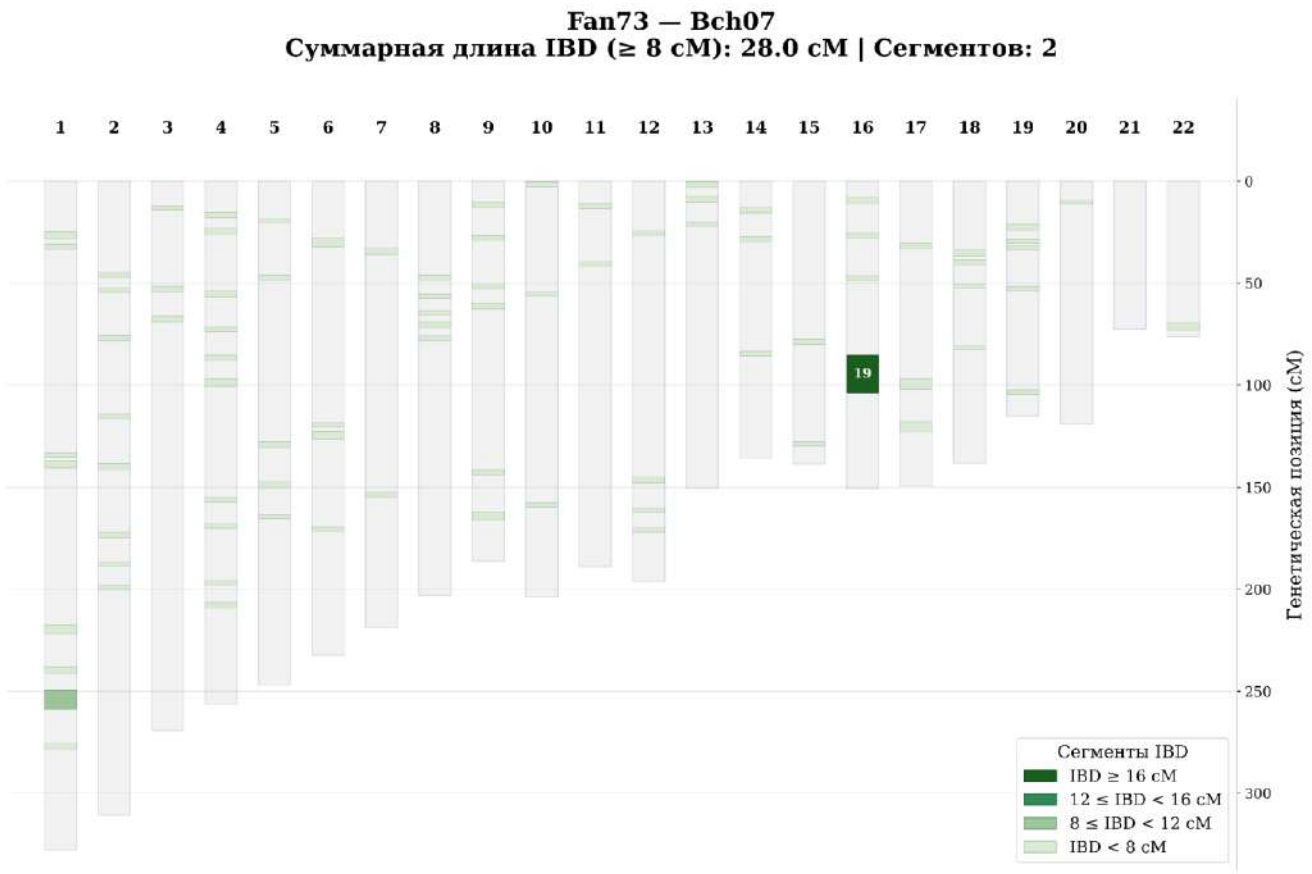


Рисунок 3.8 – Кариограмма локализации IBD-сегментов на 1–22-й хромосомах пары Fan73-Bch07

При этом, симуляции родственных связей с использованием программы PED-sim, учитывающей половые (полоспецифические) карты рекомбинации и интерференцию кроссинговера, показывают, что родство более отдалённое, чем родство четвёртой степени, при принятом пороге детекции (длина наиболее протяжённого сегмента >16 cM) не фиксируется.

Полученные данные свидетельствуют в пользу гипотезы о включении выходцев из населения черняховской культуры, в генофонд боспорского городского населения, а также хорошо согласуется с археологически зафиксированным внедрением готских дружин и семей в боспорскую аристократию [11, 12, 58].

3.1.3 Готы-тетракситы

Показатели определённых SNV из панели 1240K в выборке готов-тетракситов находятся в диапазоне 69 - 829 636,00 (Приложение В, табл. В4). Для 14 образцов был проведён анализ родства с использованием программы READv2, основанный на анализе перекрывающихся

однонуклеотидных вариантов, результаты которого показали наличие двух пар родственных индивидов: DGT20/DGT22 и DGT03/DGT10 (рис. 3.9).



Рисунок 3.9 – Визуализация результатов анализа родства с использованием программы READv2 для образцов с выявленными родственными связями

Оценка родственных связей по общим IBD сегментам также выявил две пары родственных индивидов. Подтверждена связь пары DGT20/DGT22 как сводные братья/сёстры | бабушка/дедушка и потомок | тётя/дядя и племянник/племянница и пары DGT03/DGT10 как кузенов или пра-прародитель и потомок (рис. 3.10).

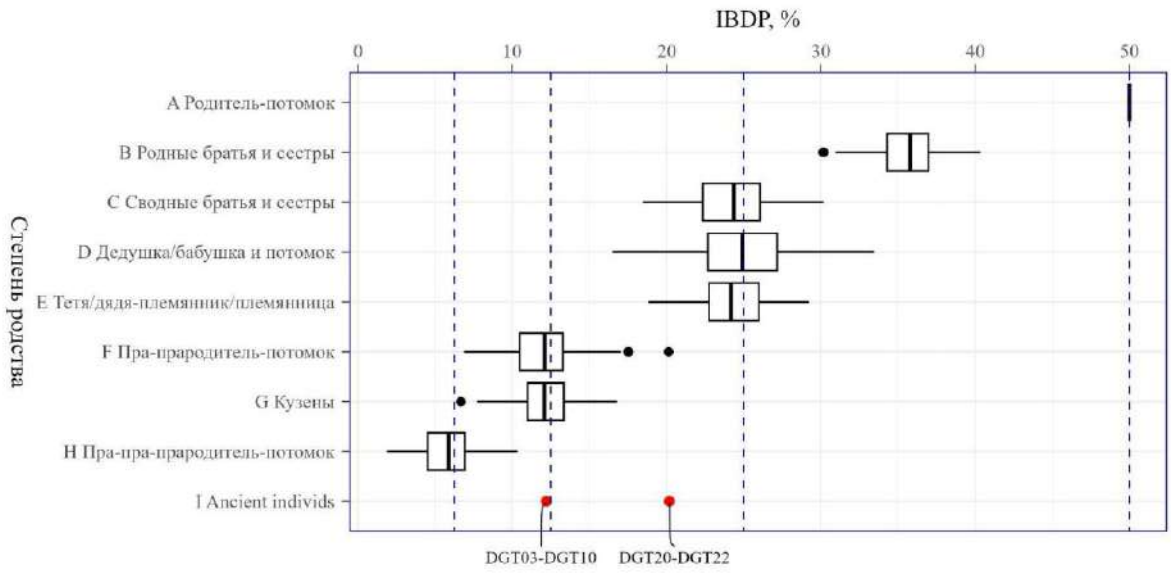


Рисунок 3.10 – Визуализация результатов анализа родства с использованием программы PED-sim для выборки готов-тетракситов

Проведённый анализ runs of homozygosity (ROH) в выборке из 7 индивидов выявил наличие как недавнего, так и фонового инбридинга в исследуемой группе. У трёх образцов (DGT06, DGT14, DGT20) идентифицированы длинные сегменты ROH (>12 cM, максимальная длина 19,14 cM) (рис. 3.11).

Суммарная длина ROH у образцов DGT06, DGT14, DGT20 указывает на наличие близкородственных союзов в исследуемой группе. Для индивида DGT20 установлено родство третьей степени между родителями, а для образцов DGT06 и DGT14 - родство четвёртой степени, что указывает на практику близкородственных союзов в рассматриваемой популяции. (рис 3.12). Образец DGT22 характеризуется короткими сегментами ROH (6,65 cM), наличие которых, вероятно, обусловлено ограниченным размером популяции.

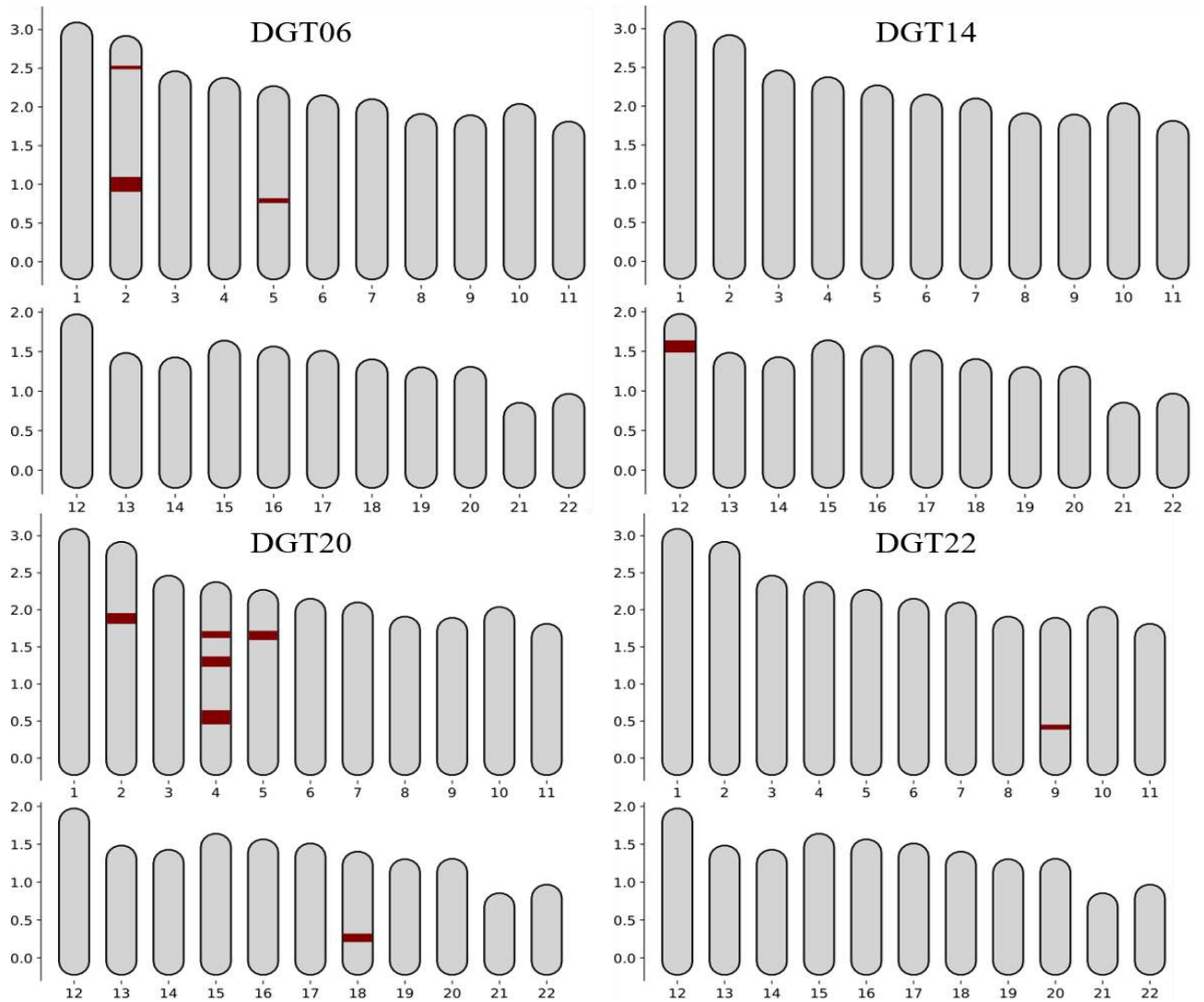


Рисунок 3.11 – Визуализация расположения ROH сегментов на 22 хромосомах с указанием их длины в Морганах у образцов, принадлежащих культуре готов-тетракситов

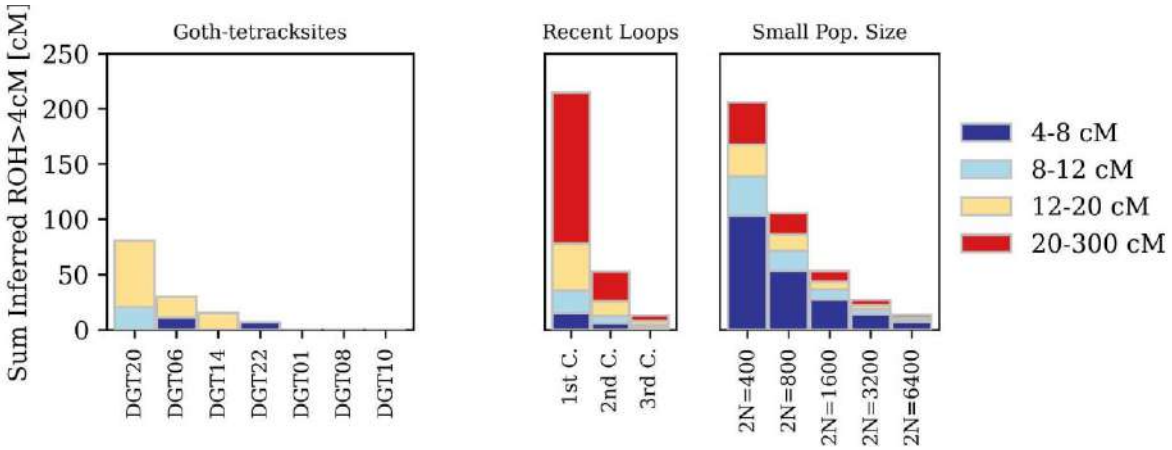


Рисунок 3.12 – Визуализация результатов расчёта степени инбридинга для образцов культуры готов-тетракситов

Расчёт эффективного размера популяции продемонстрировал значение Ne=3348 (95% доверительный интервал: 1965–6457), что соответствует показателям, характерным для генетически изолированных или эндогамных групп [213]. Следует отметить, что полученная оценка Ne обладает широким доверительным интервалом, обусловленным малым размером выборки (n = 7), что требует осторожности при интерпретации и подчёркивает необходимость расширения выборки для повышения точности оценки.

Однако доказательством в пользу утверждения об изолированности изучаемой популяции и, возможно, наличии эффекта бутылочного горлышка может выступать анализ сетей на основе длинных IBD показывающий наличие общих сегментов, превышающих 16 cM, между всеми индивидами из группы готов-тетракситов, вошедших в анализ (рис. 3.13).

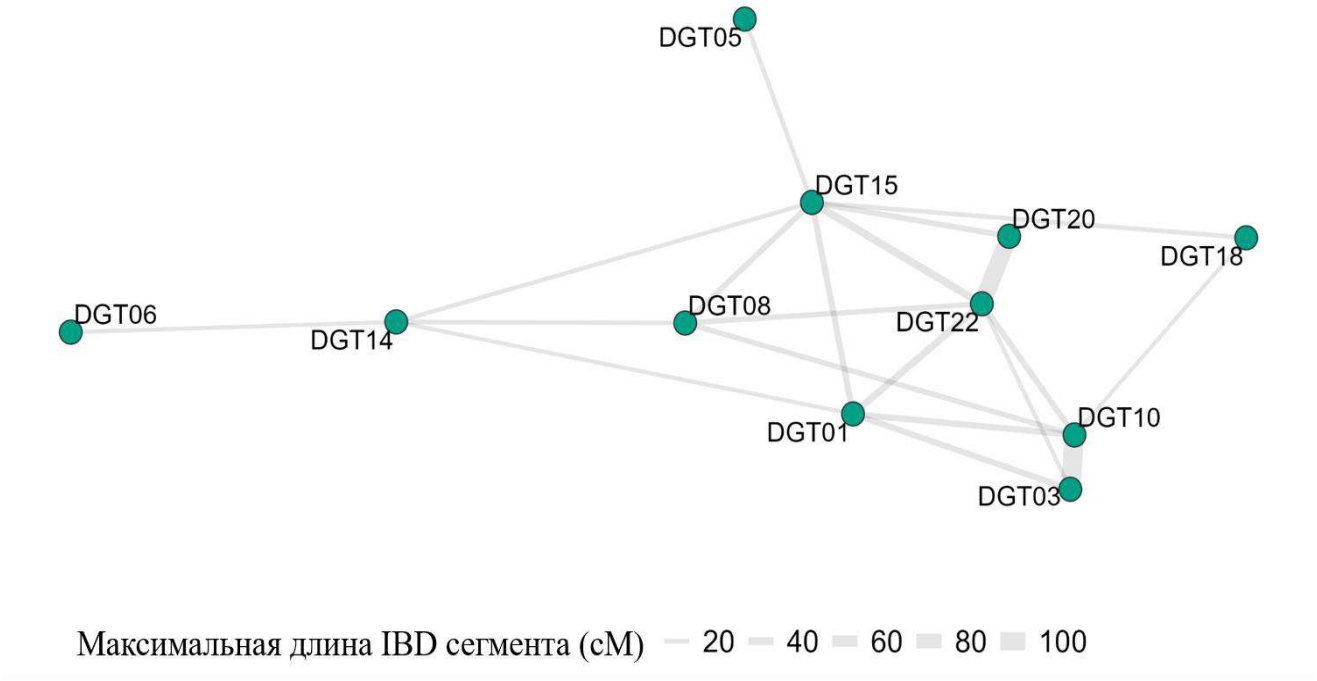


Рисунок 3.13 – Визуализация сетей связей длинных сегментов IBD для выборки готов-тетракситов

Таким образом, комплекс полученных данных (наличие длинных ROH и IBD, подтверждение близкородственных союзов и низкий эффективный размер популяции) свидетельствует о выраженной генетической изоляции и эндогамии в исследуемой группе, что может нести риск повышенной частоты аутосомно-рецессивных заболеваний и снижения генетического разнообразия в популяции.

3.2 Результаты внутригруппового популяционно-генетического анализа

3.2.1 Черняховская культура

Анализ главных компонент проводился на двух наборах данных: 1 – с удалением транзиций из списка популяционно-значимых SNV для предотвращения появления статистических ошибок, обусловленных наличием постмортальных модификаций генетического материала; 2 – на полном наборе популяционно-значимых вариантов.

Первичный анализ PCA проводился с использованием стандартной панели Human Origin, включающей в себя 203 современные референсные популяции [125]. Полученные результаты показали наличие общих генетических компонент большинства изучаемых образцов черняховской культуры с западноевразийскими популяциями (рис. 3.14, А). Образец AB60 единственный был спроецирован в пространство главных компонент центральноазиатских групп и располагался в пространстве PC совместно с современной группой киргизов (рис. 3.14, Б).

В совокупности с ранее полученными результатами филогеографического анализа, показавшего связь с современными индивидами из Японии (Приложение Г, рис. Г1), а также с учётом неоднозначности его археологической атрибуции (Приложение Б), образец AB60 (Будешты, погребение 235) в настоящей работе далее не включается в обобщённую выборку черняховской культуры. Сравнение результатов двух подходов не выявило значимых различий ни в конфигурации главных компонент, ни в положении исследуемых образцов в пространстве PC1-PC2, что свидетельствует об отсутствии существенного влияния постмортальных модификаций на итоговые результаты (рис. 3.15). Ввиду этого для включения в анализ максимально возможного числа образцов, проходящих порог наличия не менее 10 000 генотипированных SNP из панели 600K, в дальнейшем использовались данные без исключения транзиций.

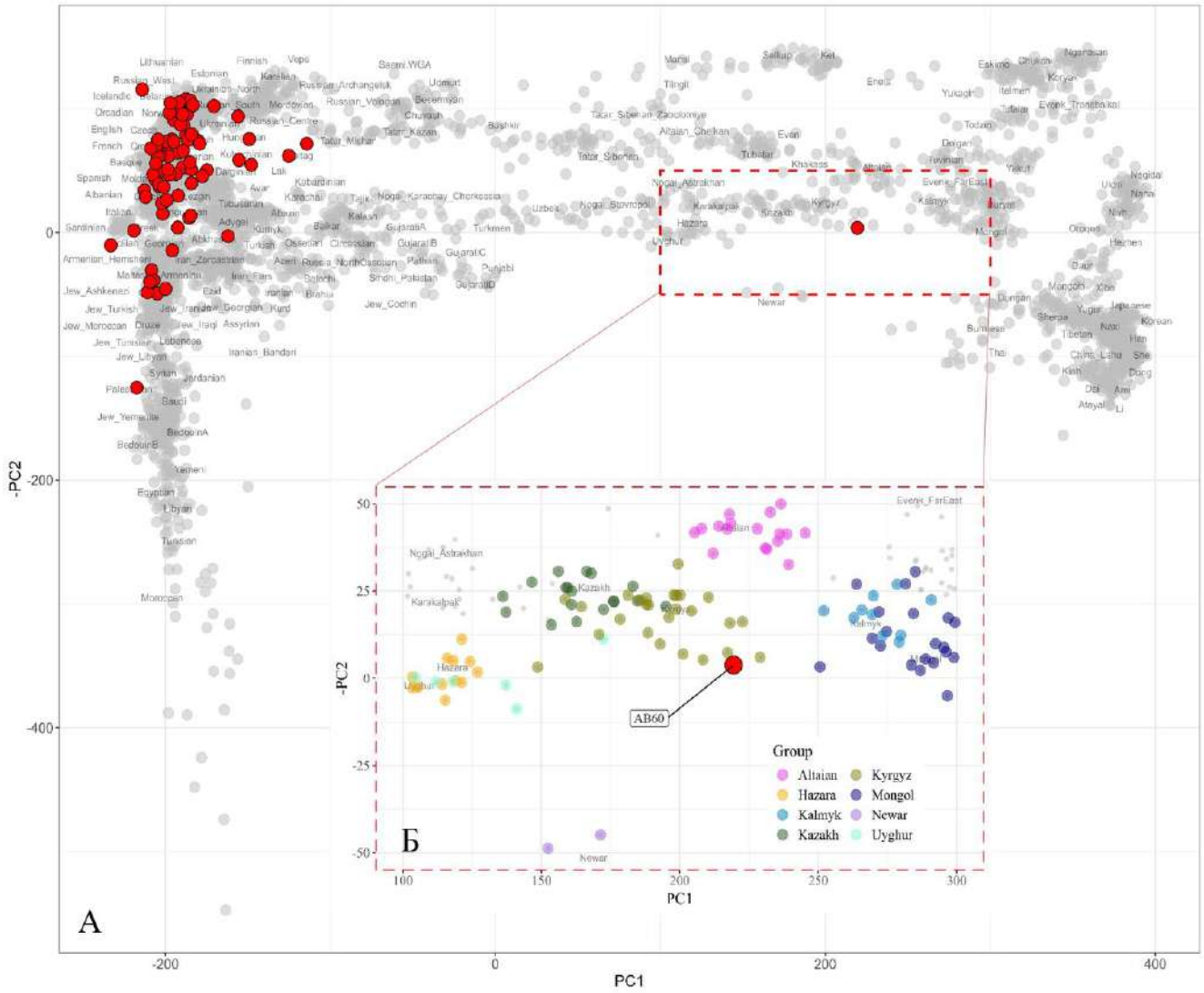


Рисунок 3.14 – Визуализация анализа главных компонент: А - проекция индивидов черняховской культуры (обозначены красными точками) в пространство главных компонент, рассчитанных для современных референсных популяций; Б - приближенное пространство PCA в области кластеризации образца AB60

Для детального рассмотрения образцов, попавших в пространство главных компонент современных европейских и кавказких групп был проведён расчёт главных компонент с использованием только 79 западноевразийских референсных групп (рис. 3.15). Из 75 визуализируемых образцов 60 проецируются на современные европейские популяции, образуя при этом генетический клин от Южной Европы до Прибалтики.

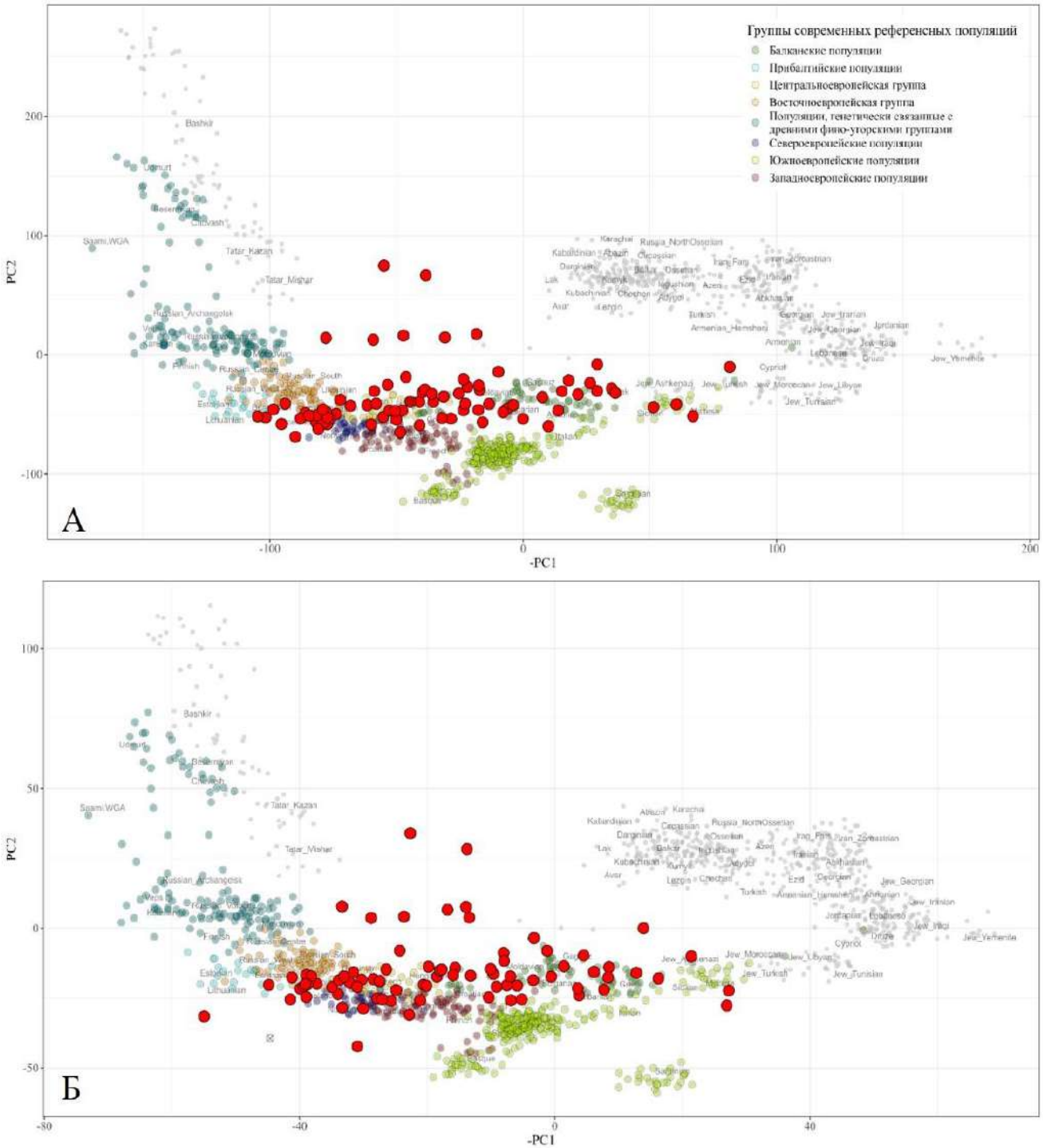


Рисунок 3.15 – Визуализация анализа главных компонент: А - проекция индивидов черняховской культуры (обозначены красными точками) в пространство главных компонент, рассчитанных для современных референсных популяций: А – результаты расчётов для полного набора однонуклеотидных вариантов; Б – результаты расчётов для набора данных с удалёнными транзиционными вариантами

Образцы, происходящие из одного памятника, не образуют единого генетического кластера, а различаются между собой. Генетическая гетерогенность характерна не только для отдельных памятников, но и для всего ареала черняховской культуры. (рис. 3.16).

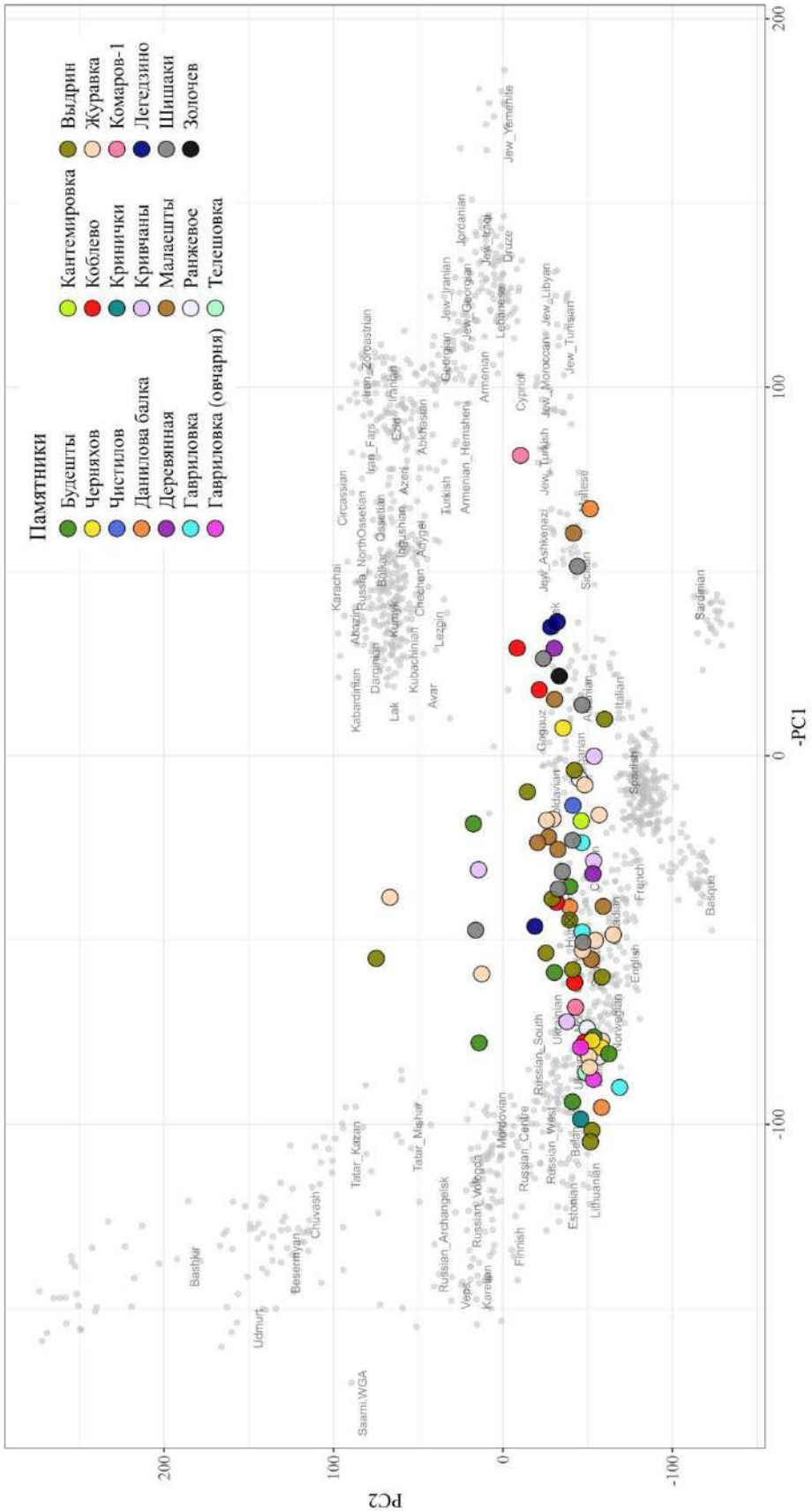


Рисунок 3.16 – Визуализация результатов PCA для выборки черняховской культуры в соответствии с принадлежностью к определённому памятнику. Образец Dch09 для которого выявлено повышение содержание контаминирующих агентов в препарате ДНК отмечен чёрным крестиком

По результатам анализа неконтролируемого (unsupervised) ADMIXTURE, рассчитанного в соответствии с методикой, описанной в разделе 1.2.2, оптимальное количество компонент моделирующих выборку черняховской культуры составило 6: компонент, максимизированный в группах охотников-собирателей (HG); компонент, максимизированный в выборке неолитических фермеров (NF); компонент “Мбути” (Mbuti); компонент “Каритиана” (Karitiana); “восточноазиатский” компонент, максимизированный в современной группе хань (Han) и “сибирский” компонент, максимизированный в современной популяционной группе нганасан (Nganasan) (рис. 3.17).

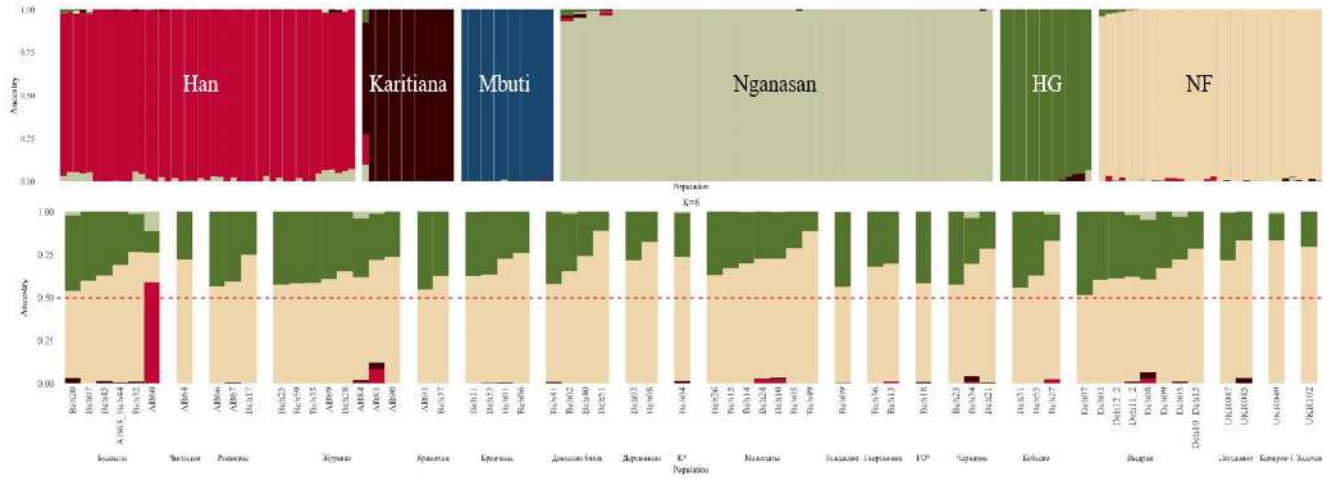


Рисунок 3.17 – Результаты анализа неконтролируемого ADMIXTURE для выборки черняховской культуры и популяций с максимизированными генетическими компонентами

Генетический профиль черняховских индивидов в основном моделируется из компонент, характерных для популяций охотников-собирателей и неолитических фермеров. Однако процентное распределение генетических примесей у индивидов из различных памятников культуры неравномерно, что согласуется с результатами PCA.

Для выявления внутренней структурной организации исследуемой выборки и оценки степени её генетической дифференцировки был проведён попарный кластерный анализ с использованием статистики qpWave (рис. 3.18). Данный метод позволяет проверить гипотезу об однородности сравниваемых групп индивидов относительно набора внешних референсных популяций (outgroups): при значениях $p > 0{,}05$ для сравниваемых групп не отвергается возможность формирования из одного генетического источника и в следствии чего могут быть объединены в общий генетический кластер.

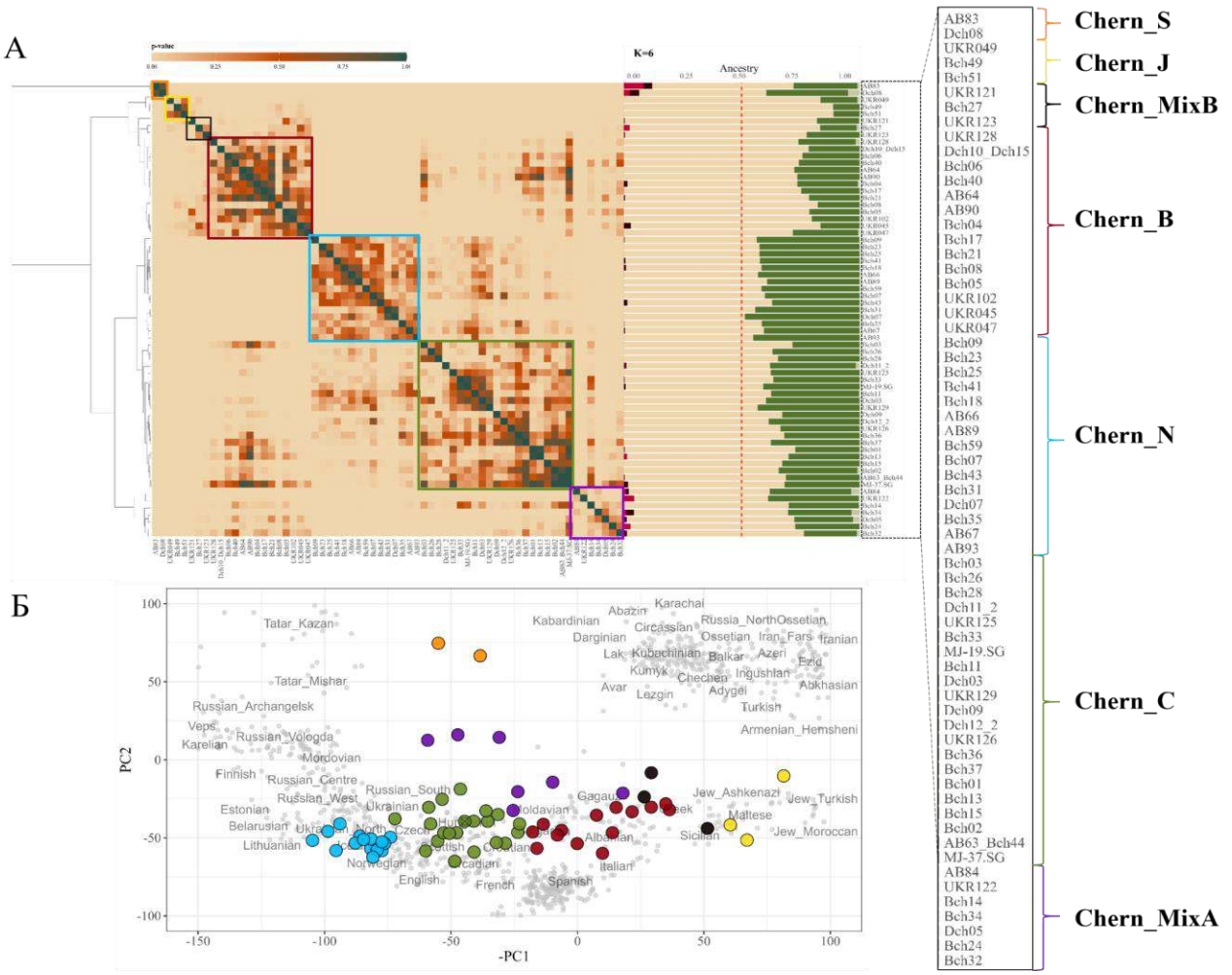


Рисунок 3.18 – Кластерный анализ представителей черняховского социума с соотнесением результатов ранее проведённых анализов: А – совмещённая проекция дендрограммы и тепловой карты, визуализирующих результаты qpWave, и проекция результатов ADMIXTURE; Б – визуализация выделенных генетических кластеров в пространстве PCA. Генетические компоненты соответствуют данным на рисунке 3.17

По результатам проведённого анализа было выделено три крупных относительно гомогенных генетических кластера и два малых. Соотношению анцестральных компонент, выделенных при проведении анализа ADMIXTURE в группах явно отличается:

1. Кластер тяготеющий к современным балканским популяциям и демонстрирующий повышенное содержание компонента неолитических земледельцев, превышающее у отдельных индивидов 80 % в данной конфигурации моделирования (рисунок 3.18, выделен красным цветом, далее кластер Chern_B).
2. Кластер визуализирующийся совместно с современными североевропейскими группами и характеризующийся наиболее высоким содержанием компонента охотников-собирателей, достигающим у отдельных индивидов 25–49 % (рисунок 3.18, выделен голубым цветом, далее кластер Chern_N).

3. Кластер, в который входит наибольшее число индивидов из анализируемой выборки и показывающий при проведении анализа qpWave генетические связи как с кластером Chern_B, так и с кластером Chern_N (рисунок 3.18, выделен зелёным цветом, далее кластер Chern_C).
4. Генетическая группа индивидов, отличающаяся повышенным процентным содержанием восточноазиатского компонента (Han), достигающим значения в 8% (рисунок 3.18, выделен оранжевым цветом, далее - Chern_S).
5. Кластер объединяет трёх индивидов, характеризующихся самыми высокими значениями компонента неолитических земледельцев в рассматриваемой выборке черняховской культуры (83-88%) (рисунок 3.18, выделен жёлтым цветом, далее - Chern_J).

Генетические группы, выделенные на рисунке 3.18 фиолетовым (Chern_MixA) и чёрным (Chern_MixB) цветами показывающие невыраженные связи между собой и с другими генетическими кластерами, в связи с чем выделены отдельно. Информация по образцам, вошедшим в тот или иной кластер, вынесена в таблицу 3.4.

Таблица 3.4 – Разделение образцов черняховской культуры по генетическим кластерам в соответствии с результатами анализов qpWave и ADMIXTURE

№	Образец	Памятник	Количество детектированных SNV из панели 1240K	Кластеры, выделенные на основе анализов qpWave, ADMIXTURE
1	AB63_Bch44	Будешты	808 165,00	Chern_C
2	Bch07	Будешты	358 437,00	Chern_N
3	Bch31	Будешты	724 723,00	Chern_N
4	Bch33	Будешты	408 821,00	Chern_C
5	Bch43	Будешты	135 717,00	Chern_N
6	Dch03	Выдрин	189 232,00	Chern_C
7	Dch05	Выдрин	407 228,00	Chern_MixA
8	Dch07	Выдрин	492 083,00	Chern_N
9	Dch08	Выдрин	508 106,00	Chern_S
10	Dch09	Выдрин	937 507,00	Chern_C
11	Dch10_Dch15	Выдрин	847 584,00	Chern_B
12	Dch11_2	Выдрин	1 105 554,00	Chern_C
13	Dch12_2	Выдрин	1 088 544,00	Chern_C
14	Bch13	Гавриловка	340 901,00	Chern_C

Продолжение таблицы 3.4

№	Образец	Памятник	Количество детектированных SNV из панели 1240K	Кластеры, выделенные на основе анализов qpWave, ADMIXTURE
15	Bch18	Гавриловка	1 108 730,00	Chern_N
16	Bch37	Гавриловка	170 239,00	Chern_C
17	Bch02	Данилова Балка	715 912,00	Chern_C
18	Bch41	Данилова Балка	212 638,00	Chern_N
19	Bch51	Данилова Балка	103 404,00	Chern_J
20	Bch03	Деревянное	485 096,00	Chern_C
21	Bch08	Деревянное	503 015,00	Chern_B
22	AB83	Журавка	354 821,00	Chern_S
23	AB84	Журавка	655 839,00	Chern_MixA
24	AB89	Журавка	754 725,00	Chern_N
25	AB90	Журавка	565 630,00	Chern_B
26	Bch25	Журавка	313 006,00	Chern_N
27	Bch28	Журавка	310 795,00	Chern_C
28	Bch36	Журавка	284 958,00	Chern_C
29	Bch40	Журавка	499 756,00	Chern_B
30	Bch59	Журавка	118 013,00	Chern_N
31	UKR102	Золочив	682 449,00	Chern_B
32	Bch04	Кантемировка	369 491,00	Chern_B
33	Bch27	Коблево	321 538,00	Chern_MixB
34	Bch32	Коблево	132 197,00	Chern_MixA
35	UKR049	Комаров-1	452 528,00	Chern_J
36	Bch01	Кривчаны	1 176 931,00	Chern_C
37	Bch06	Кривчаны	352 603,00	Chern_B
38	Bch11	Кривчаны	332 121,00	Chern_C
39	Bch34	Кривчаны	598 054,00	Chern_MixA
40	AB93	Кринички	331 147,00	Chern_N
41	MJ-19	Легедзин	227 837,00	Chern_C
42	UKR045	Легедзин	399 885,00	Chern_B
43	UKR047	Легедзин	173 936,00	Chern_B
44	Bch05	Малаешты	421 517,00	Chern_B
45	Bch14	Малаешты	299 170,00	Chern_MixA

Продолжение таблицы 3.4

№	Образец	Памятник	Количество детектированных SNV из панели 1240K	Кластеры, выделенные на основе анализов qpWave, ADMIXTURE
46	Bch15	Малаешты	752 582,00	Chern_C
47	Bch24	Малаешты	895 724,00	Chern_MixA
48	Bch26	Малаешты	498 195,00	Chern_C
49	Bch49	Малаешты	432 600,00	Chern_J
50	AB66	Ранжевое	292 952,00	Chern_N
51	AB67	Ранжевое	564 013,00	Chern_N
52	Bch17	Ранжевое	769 634,00	Chern_B
53	Bch09	Телешовка	700 728,00	Chern_N
54	Bch21	Черняхов	346 962,00	Chern_B
55	Bch23	Черняхов	527 890,00	Chern_N
56	Bch35	Черняхов	266 765,00	Chern_N
57	AB64	Чистилов	301 085,00	Chern_B
58	MJ-37	Шишаки	158 097,00	Chern_C
59	UKR121	Шишаки	382 012,00	Chern_MixB
60	UKR122	Шишаки	375 309,00	Chern_MixA
61	UKR123	Шишаки	639 034,00	Chern_MixB
62	UKR125	Шишаки	350 786,00	Chern_C
63	UKR126	Шишаки	422 938,00	Chern_C
64	UKR128	Шишаки	419 349,00	Chern_B
65	UKR129	Шишаки	318 892,00	Chern_C

В контексте реконструкции демографической истории древних западноевразийских популяций наличие в геноме восточноевразийского компонента (повышен в кластере Chern_S) обыкновенно интерпретируется как отражение генетических связей с кочевническими группами Евразийской степи [169]. Значительные содержания компонента неолитических фермеров указывает на близость группы Chern_B к популяциям Средиземноморья и Балканского полуострова [7]. Повышенный в кластере Chern_N компонент охотников-собирателей может указывать на наличие генетического дрейфа с балтийскими и североевропейскими популяциями, для которых характерна наибольшая среди европейцев доля HG-происхождения [222].

Стоит отметить, что наиболее крупный генетический кластер Chern_C, выделяемый в выборке черняховской культуры, демонстрирует незначимые различия ($p > 0,05$) с индивидами

из соседних генетических групп Chern_N и Chern_B при попарном тестировании qpWave (рис. 3.18). Это указывает на высокую вероятность наличия общей предковой популяции у данной группы с индивидами из других генетических кластеров. Полученные результаты могут свидетельствовать о протекавших в черняховском социуме процессах метисации, в ходе которых представители различных этнокультурных групп вступали в брачные контакты, формируя генетически промежуточные индивидуальные профили. Подобная картина ожидаема для полиэтничного контактного пространства и согласуется с результатами анализа внутрипопуляционного инбридинга. В качестве дополнительного аргумента можно привести попадание родственных индивидов Dch07 (кластер Chern_N) и Dch09 (кластер Chern_C) в различные генетические кластеры. Однако на данный результат необходимо ссылаться осторожно в связи с повышенным уровнем контаминации в ДНК образца Dch09.

Вместе с тем необходимо обратить внимание на сам факт выделения группы индивидов в ограниченный генетический кластер Chern_C с выраженными внутригрупповыми генетическими связями. Теоретически метисные индивиды должны занимать промежуточное положение между двумя различными по происхождению генетическими группами, формируя единое генетическое поле. Однако наблюдаемая картина не вполне соответствует данному ожиданию: вместо диффузного распределения промежуточных генотипов мы фиксируем компактную группу со стабильным генетическим профилем. Это может свидетельствовать либо о наличии ещё одной, пока не идентифицированной генетической анцестральной компоненты, либо о формировании устойчивого популяционного изолята в рамках полиэтничной среды, где эндогамные браки внутри метисной группы поддерживали её генетическую обособленность на протяжении нескольких поколений. Однако последний сценарий маловероятен: он опровергается низкими показателями ROH в выборке черняховской культуры и отсутствием географической привязки наблюдаемых геномных профилей в выборке. Таким образом, наиболее правдоподобным представляется наличие дополнительного, пока не выявленного анцестрального компонента, который обусловил формирование генетически компактной, но при этом не инбредной группы в составе черняховской культуры.

Необходимо соотнести результаты анализа аутосомного набора данных и однородительских маркеров. Так, преобладающее число индивидов, попавших на анализе qpWave в генетический кластер Chern_N, несёт гаплотипы митохондриальных последовательностей, принадлежащие гаплогруппам с широким географическим распространением (8 индивидов из 15), а также принадлежащие североевропейским линиям (Bch07, Bch18, Bch25, Dch07). Отдельно необходимо отметить образец AB67, которые обсуждался ранее в главе 2.3.1, показывающий связь по материнской линии с представителями

вельбаркской культуры и несущий североевропейскую гаплогруппу Y-хромосомы. В кластере Chern_N в единственном фиксируются индивиды, одновременно несущие линии гаплогрупп мтДНК и Y-хромосомы, которые показывают генетическую связь с североевропейскими группами современными и древними (Bch18, Bch25, Dch07).

При рассмотрении результатов анализа однородительских маркеров для индивидов из выделенного генетического кластера Chern_B среди митохондриальных линий фиксируются также широкораспространённые в Европе и характерные для древних и современных южноевропейских популяций (AB90, Bch21, Bch40, UKR102). В данной группе выделим образец UKR102, несущий и митохондриальную, и Y-хромосомную гаплогруппы, характерные для южноевропейских популяций и в частности Балкан. Однако, в данной группе встречаются также линии гаплогрупп Y-хромосом, характерные для североевропейских популяций. При этом результаты попарного qpWave-анализа свидетельствуют о невозможности сведения генетических связей индивидов кластеров Chern_N и Chern_B к единому родительскому источнику, что согласуется с присутствием в кластере Chern_B Y–хромосомных линий различного происхождения - балканской E1b1b1a1b1 (Bch17, UKR102) и североевропейских I1 (Bch06, Bch08). Поскольку выявленные субклады относятся к производным ветвям I1, в современной научной литературе считающиеся маркером германских групп, их выявление у отдельных индивидов в группе, вероятно, объясняется вкладом пришлых групп вельбарского круга.

В группе Chern_C выявляются линии митохондриальной и Y-хромосомной ДНК различного географического происхождения: широко распространённые на европейском пространстве, а также присущие Северной, Южной Европе (в частности Балканский полуостров), Центральной и Восточной Европе, а также степным группам. Особого внимания заслуживают восточноевропейские и степные линии, которые могут служить косвенным свидетельством наличия дополнительного генетического субстрата, связанного с местным населением территорий, занятых носителями черняховской культуры. Предположительно этот субстрат мог быть представлен восточноевропейскими популяциями, связанными как с группами скифо-сарматского круга, так и, возможно, протославянскими. В целом рассматриваемое сочетание однородительских линий, ассоциированных с различными географическими регионами, в полной мере согласуется с промежуточным положением кластера Chern_C, установленным в результате аутосомного анализа, и подтверждает его метисный характер.

Таким образом, по результатам анализа отдельной выборки черняховской культуры мы можем вывести промежуточные выводы:

1. Выявлено пять генетически отличных кластеров и две генетические группы, показывающие невыраженные генетические связи между собой и с другими генетическими кластерами.
2. Подтверждена генетическая неоднородность населения на всей территории ареала черняховской культуры.
3. Показано, что исследуемая выборка населения черняховской культуры представляла собой крупную открытую генетическую систему с фиксируемыми процессами метисации населения на её территории на протяжении всего периода существования культуры.

В контексте взаимоотношений с другими древними популяциями данная группа будет рассмотрена в главе 3.3.

3.2.2 Боспорское царство

PCA проведён для двух наборов данных: с исключением транзиционных SNV (для устранения ошибок, связанных с постмортальными модификациями) и без исключения. При визуализации результатов анализа все образцы из выборки проецируются в пространство главных компонент европейских, кавказских и ближневосточных популяций (рис. 3.19).

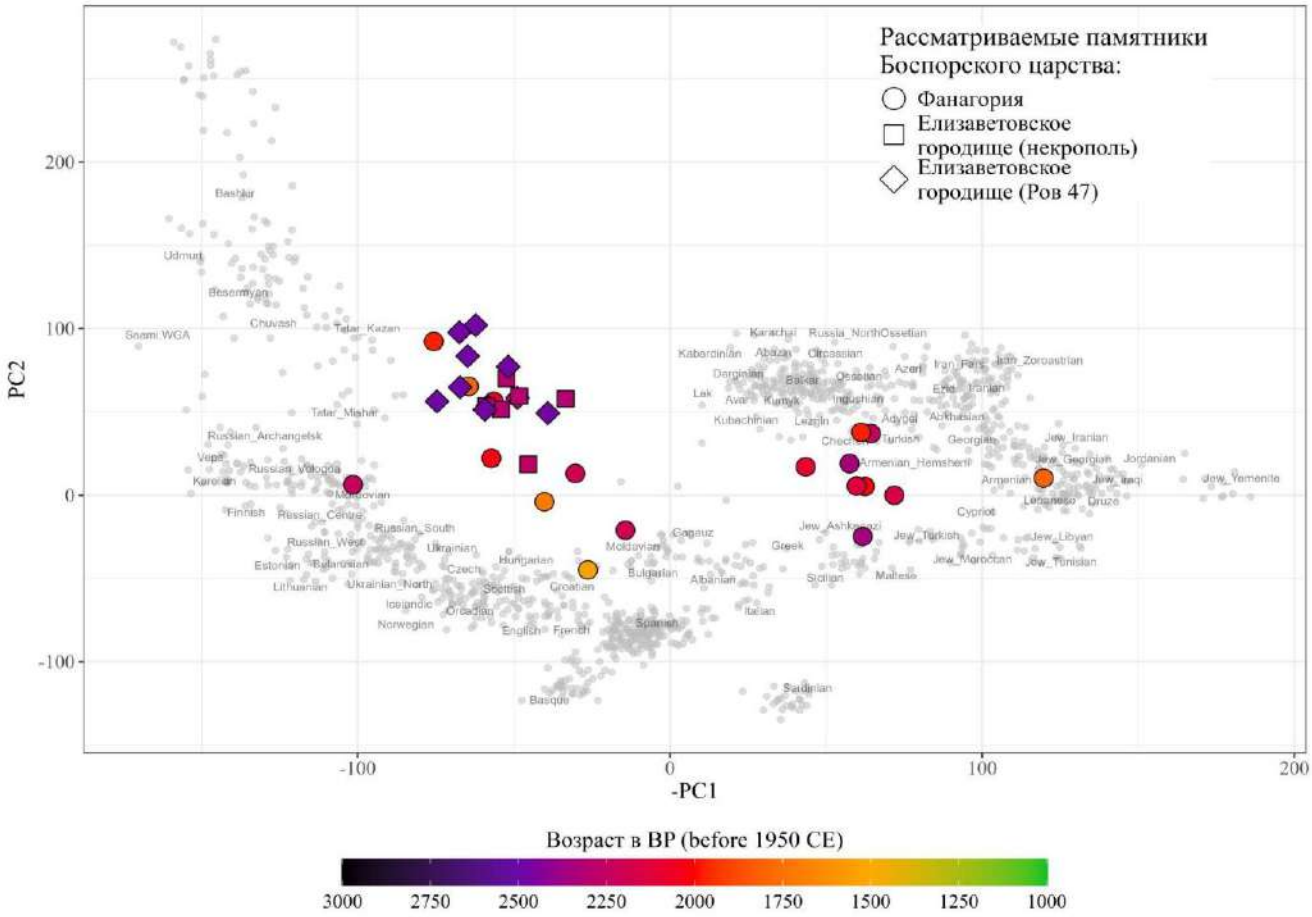


Рисунок 3.19 – Визуализация исследуемой группы индивидов с территории Боспорского царства с хронологической маркировкой в пространстве главных компонент, расчитанном для референсных западноевразийских популяций

Полученные результаты анализа PC показывают, что на протяжении всего рассматриваемого периода население Фанагории было генетически неоднородным. В то же время данные, полученные для населения IV-III вв. до. н.э (рис. 3.19; 2265-2500 BP) Елизаветовского городища, показывают относительную гомогенность генетических профилей населения города как в период милитаризации (Ров 47; 2300-2500 BP), так и во время включения города в состав Боспорского царства (некрополь; 2265-2300 BP).

Результаты анализа неконтролируемого ADMIXTURE, рассчитанные на ограниченной выборке, подтверждают гетерогенность генетического профиля населения Фанагории в периоды эллинизма и поздней античности (рис. 3.20). При этом для индивидов из обобщённой выборки Елизаветовского городища смоделирован сходный генетический профиль.

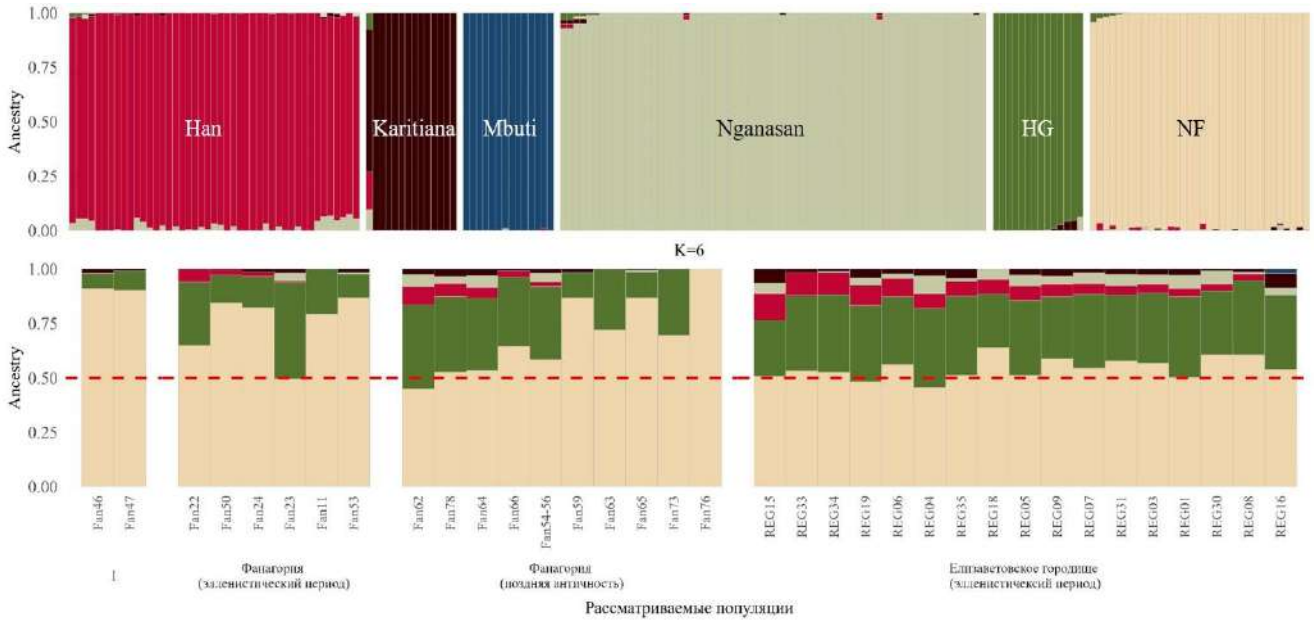


Рисунок 3.20 – Результаты анализа неконтролируемого ADMIXTURE для выборки индивидов с территории Боспорского царства и популяций с максимизированными генетическими компонентами

Отличный от общей выборки Елизаветовского городища генетический профиль имеет образец REG16, у которого фиксируется примесь, характерная для популяции мбути, при одновременном отсутствии восточноазиатского компонента, что свидетельствует об отличном происхождении данного индивида по сравнению с остальной частью выборки.

Следует отметить, что как в позднеантичной группе из Фанагории, так и в выборке из Елизаветовского городища эллинистического периода присутствуют индивиды со сходным генетическим профилем (рис. 3.21; индивиды REG и Fan54-56, Fan62, Fan64, Fan66 Fan78); однако в синхронный хронологический период такие профили не фиксируются среди индивидов из Фанагории.

Кластерный анализ выявил в исследуемой выборке из Боспорского царства группу индивидов, для которых qpWave не отвергает общее происхождение, а при моделировании генетического профиля методом ADMIXTURE у них фиксируются наибольшие значения восточноазиатской примеси (~4-10%) (рис. 3.21), что указывает на связь со степными популяциями бронзового и железного веков (далее кластер BK_S).

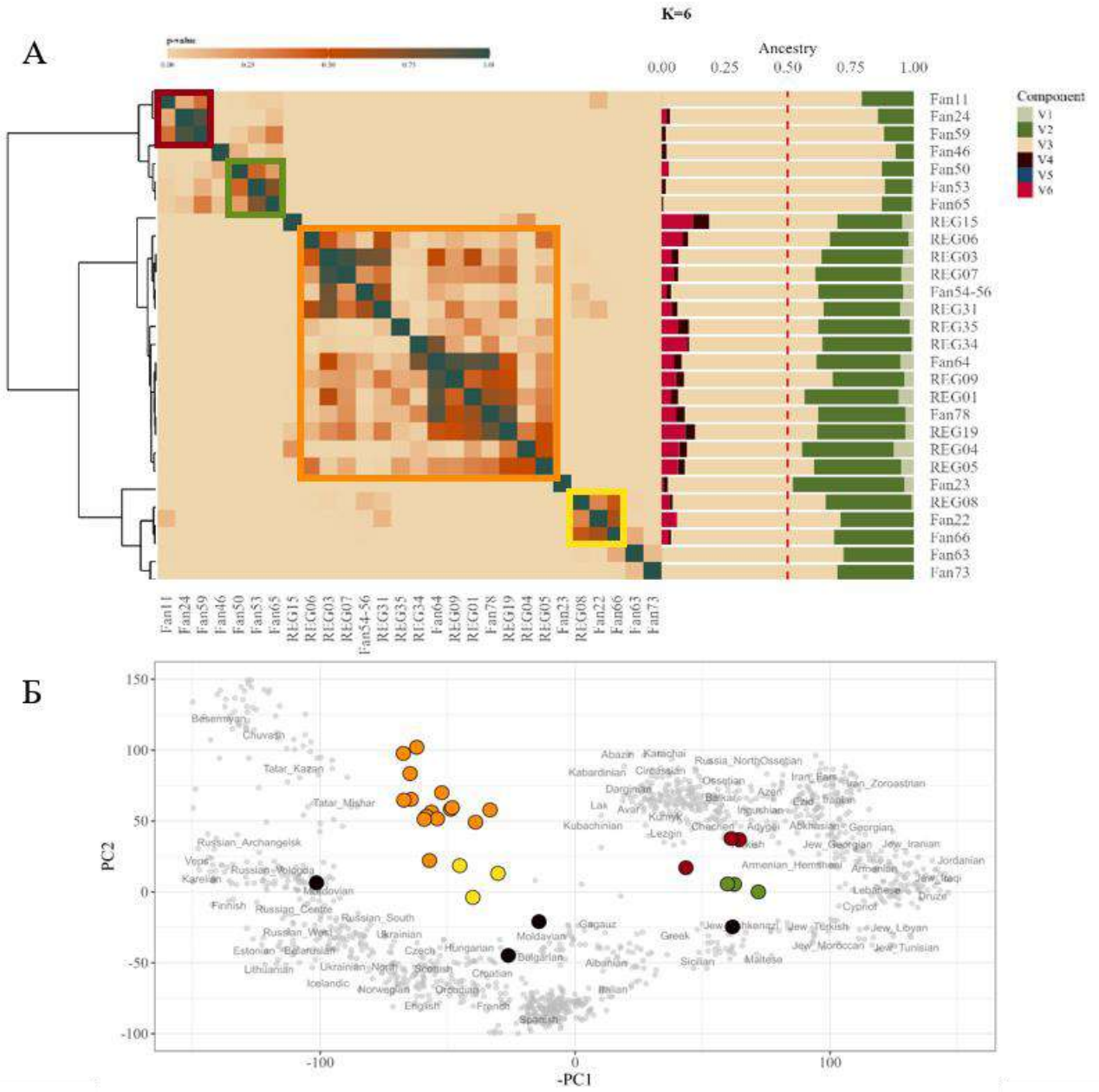


Рисунок 3.21 – Кластерный анализ индивидов с территории Боспорского царства с соотнесением результатов ранее проведённых анализов: А - совмещённая проекция дендрограммы и тепловой карты, визуализирующих результаты qpWave, и проекция результатов ADMIXTURE; Б - визуализация выделенных генетических кластеров в пространстве PCA, рассчитанном для западноевразийских популяций. Генетические компоненты соответствуют данным на рисунке 3.20

Помимо этого, в выборке с территории Боспорского царства, включающей индивидов из Фанагории и Елизаветовского городища, выделяются ещё три группы по три индивида, для которых модель с rank =0 при анализе qpWave нельзя отвергнуть, и четыре индивида с явно отличным генетическим происхождением. Группы, обозначенные на рисунке 3.22 бордовым (далее кластер BK_A) и зелёным цветами (далее кластер BK_B), проецируются в пространстве

PCA ближе всего к современным кавказским популяциям, при этом зелёная группа дополнительно сближается со средиземноморскими популяциями. Отметим, что образец Fan46, попадающий в кластер современных средиземноморских популяций демонстрирует генетические связи с “зелёным” кластером, но не имеет их с “бордовым”. Полученные результаты позволяют предположить смешанное (метисное) происхождение группы индивидов эллинистического периода (Fan50, Fan53, Fan65), обозначенных на рисунке 3.23 зелёным цветом. Кластер образцов Fan11, Fan24 и Fan59 (BK_A, эллинистическое и римское время, на рисунке 3.23 выделен бордовым цветом), демонстрирующий выраженную генетическую связь с современными кавказскими популяциями, что может с осторожностью интерпретироваться как принадлежность к автохтонному населению Северо-Западного Кавказа.

Генетическая группа, выделенная на рисунке 3.23 жёлтым цветом, занимает промежуточное положение в пространстве PCA между основным (BK_S, наиболее многочисленным) кластером выборки и двумя генетическими выбросами, кластеризующимися с референсными популяциями Центральной Европы и Балкан (далее кластер BK_Mix). Для данного кластера фиксируются незначительные общие генетические сигналы, что может свидетельствовать о его двунаправленных связях - как со степным, так и с европейским генофондами.

На основании полученных данных можно сформулировать промежуточные выводы о генетической структуре выборки индивидов из двух крупных городов Боспорского царства:

1. Как в эллинистический, так и в римский периоды генетический профиль населения Фанагории отличался высокой гетерогенностью, тогда как у населения Елизаветовского городища он был гомогенным (за исключением образца REG16). При этом генетический поток между этими двумя поселениями в данный период не фиксируется, что может свидетельствовать об их взаимной изоляции. Однако, поскольку эллинистическая выборка из Фанагории крайне ограничена, уверенно высказывать данное предположение мы не можем.
2. Выделен единый генетический кластер, объединяющий индивидов из Фанагории и Елизаветовского городища. При этом генетическое сходство населения Елизаветовского городища фиксируется только с населением Фанагории, жившим после разрушения Елизаветовского городища. Это может свидетельствовать о переселении части населения из Елизаветовского городища в Фанагорию после его разрушения.
3. Выявлена группа образцов, потенциально связанных с древним автохтонным населением Северного Кавказа.

3.2.3 Готы-тетракситы

Для расчёта PCA был использован набор данных с транзициями, поскольку доля последовательностей из библиотек нерепарированного типа составляет менее 6% и не вносит значимого статистического шума в результаты (Приложение В, табл. В6). По результатам проведённого анализа совместно с набором референсных групп всей Евразии 13 из 14 исследуемых образцов проецируются в пространство современных западноевразийских популяций (рис. 3.22, А). При визуализации результатов PCA, полученных на наборе данных содержащих только западноевразийские популяции, мы наблюдаем кластеризацию большей части образцов в пространстве, приближенном к современным кавказским популяциям (рис. 3.22, Б).

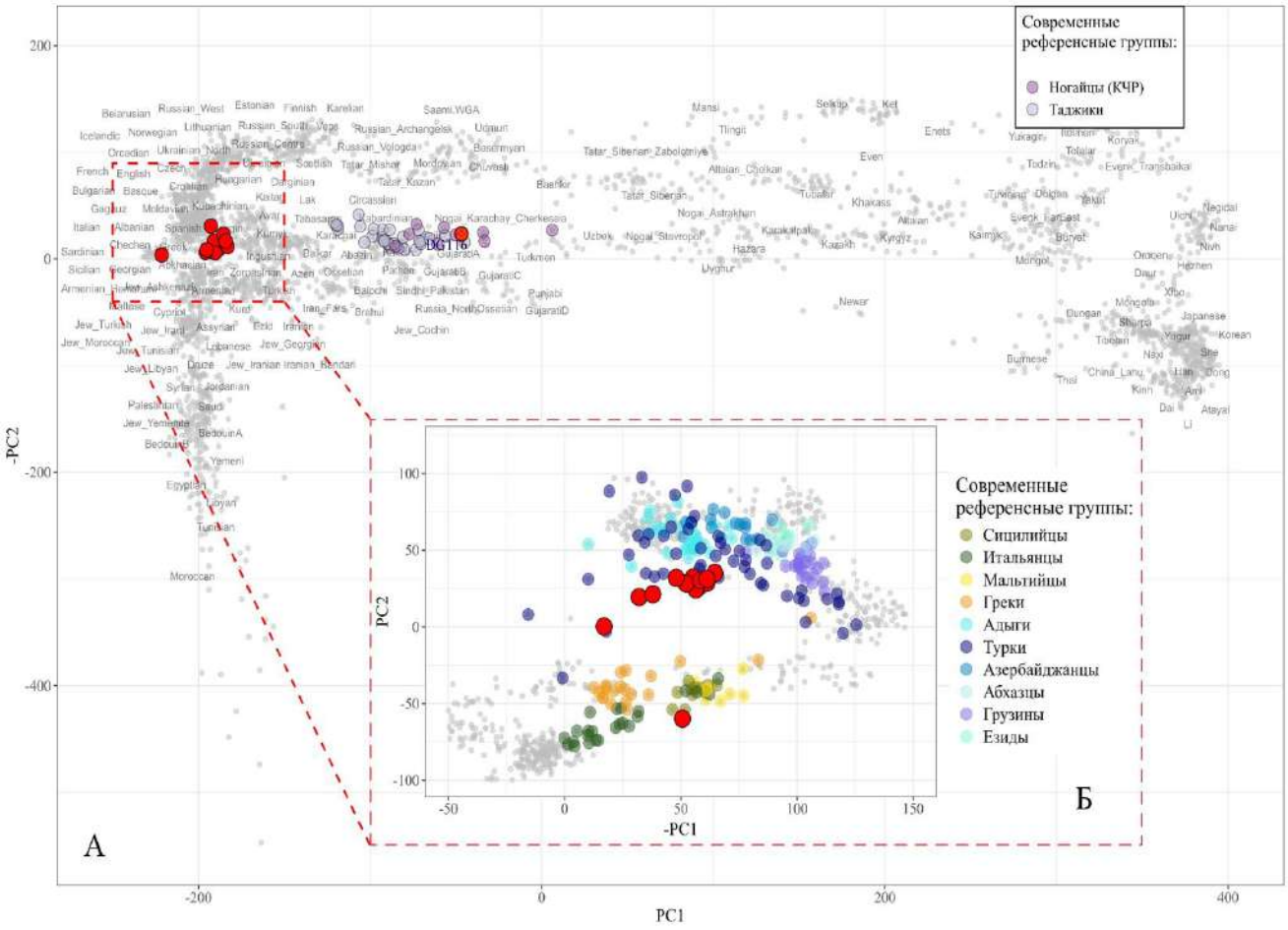


Рисунок 3.22 –Визуализация анализа главных компонент: А – проекция индивидов из группы готов-тетракситов (обозначены красными точками) в пространство главных компонент, рассчитанных для современных референсных популяций Евразии; Б – проекция индивидов из группы готов-тетракситов (обозначены красными точками) в пространство главных компонент, рассчитанных для современных референсных популяций Западной Евразии

При совместном рассмотрении результатов PCA, попарного qpWave и ADMIXTURE можно выделить основной генетический кластер (далее кластер Dur_C) из 11 индивидов, для которых можно предположить общее происхождение (рис 3.23). Для данной выборки характерно преобладание в генетическом профиле компонента NF (76-86%), а также значения компонента HG в диапазоне 11-19%. Индивид DGT03 не был включён в данный генетический кластер, поскольку имеет повышенное процентное содержание компонента охотников-собирателей и показывает слишком слабые генетические связи с преобладающим числом образцов из выделенного генетического кластера. (8 из 11). Полученный результат, в совокупности с ранее установленными данными анализа родственных связей, свидетельствующими о родстве третьей степени между образцами DGT03 и DGT10 (Dur_C), может указывать на метисное происхождение индивида, положение которого в пространстве главных компонент (PCA) сближается с популяциями Балканского полуострова.

При проведении кластерного анализа образцы DGT02 и DGT16 образуют отдельные клады, не показывая наличия генетического сигнала с основным генетическим кластером популяции. Образец DGT02 показывает генетическую близость к современным популяциям Южной Европы и имеет наибольшее значение компонента неолитических фермеров в полученной модели для рассматриваемой выборки (88%), что сближает его с средиземноморскими популяциями. Разрушенность погребения индивида DGT02 не позволяет соотнести полученный результат с культурной принадлежностью [62].

Образец DGT16 в пространстве PCA визуализируется наиболее близко к современной популяции ногайцев – степным тюркоязычным народом [223]. Наличие генетической примеси компонента, характерного для восточноазиатских популяций (14%) указывает на возможную связь со степными группами. По археологическим материалам данное захоронение датируется VII – нач. VIII в. н. э. Наличие воинского всаднического снаряжения (стремена, удила, колчан, наконечник стрелы, наконечник копья, нож) [62], указывают на влияние культуры Хазарского каганата, распространившего своё влияние на территории Северо-Западного Кавказа в период, которым датируется захоронение [224].

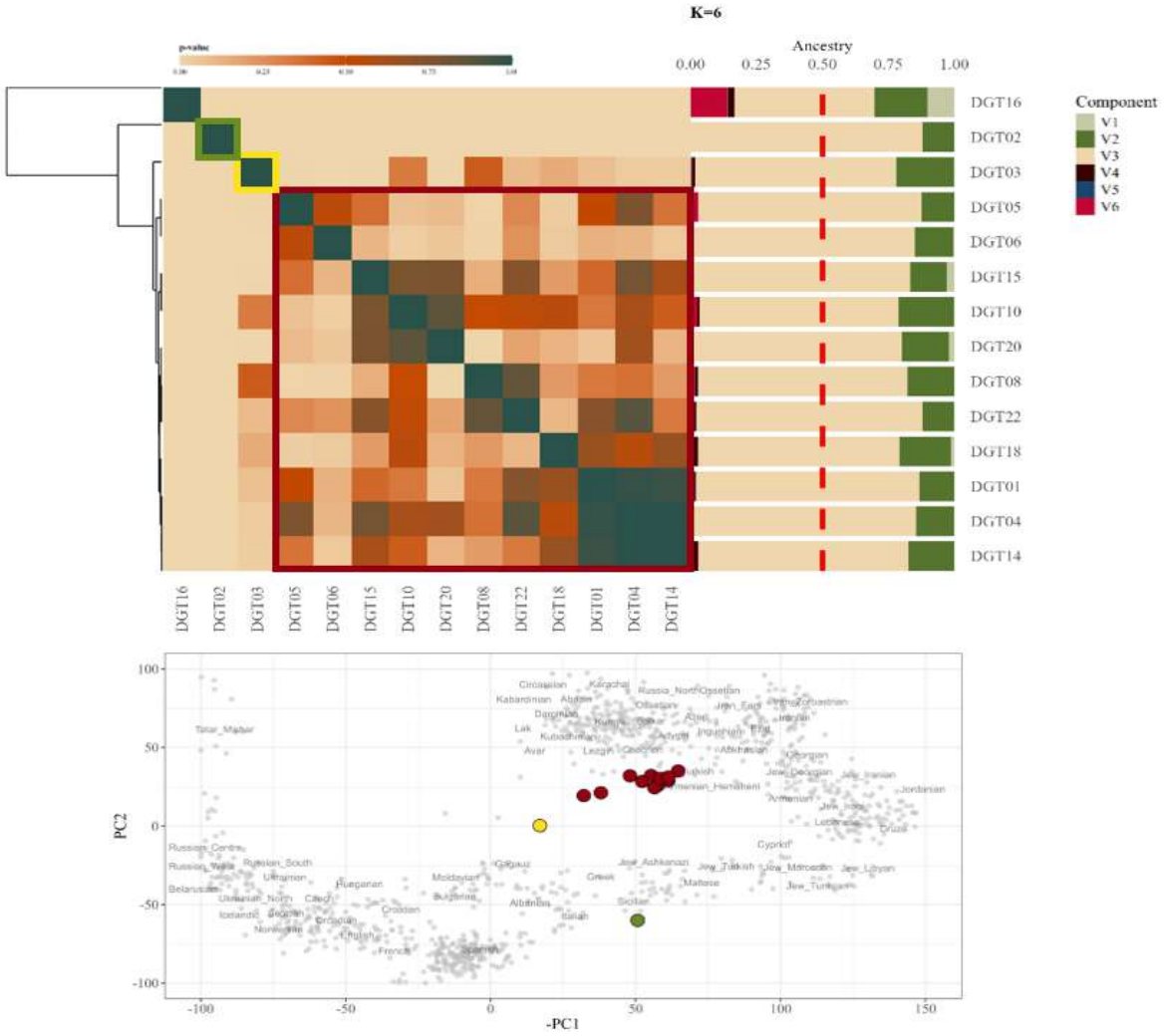


Рисунок 3.23 – Кластерный анализ представителей группы готов-тетракситов с соотнесением результатов ранее проведённых анализов: А – совмещённая проекция дендрограммы и тепловой карты, визуализирующих результаты qpWave, и проекция результатов ADMIXTURE; Б визуализация выделенных генетических кластеров в пространстве PCA, рассчитанном для западноевразийских популяций. Генетические компоненты соответствуют данным на рисунке 3.17

Таким образом, по результатам анализа отдельной выборки готов с территории памятника Дюрсо мы можем вывести промежуточные выводы:

1. Изучаемая выборка представляет собой группу индивидов, показывающуя связь с популяциями Кавказа.
2. В выборке присутствуют индивиды, генетически отличные от основной группы (DGT02, DGT03, DGT16).

Генетические связи с древними популяциями Понто-Каспийской степи будут рассмотрены в главе 3.3.

3.3 Результаты популяционно-генетического анализа генетических групп черняховской культуры и популяций Понто-Каспийской степи и их обсуждение

3.3.1 Популяционно-генетический анализ групп, сформированных в ходе диссертационного исследования

Визуализация результатов PCA, рассчитанного для объединённой выборки, сформированной в ходе диссертационного исследования, демонстрирует совместную кластеризацию части образцов из разных генетических групп, выделенных внутри каждой из указанных исторических общностей (рис. 3.24).

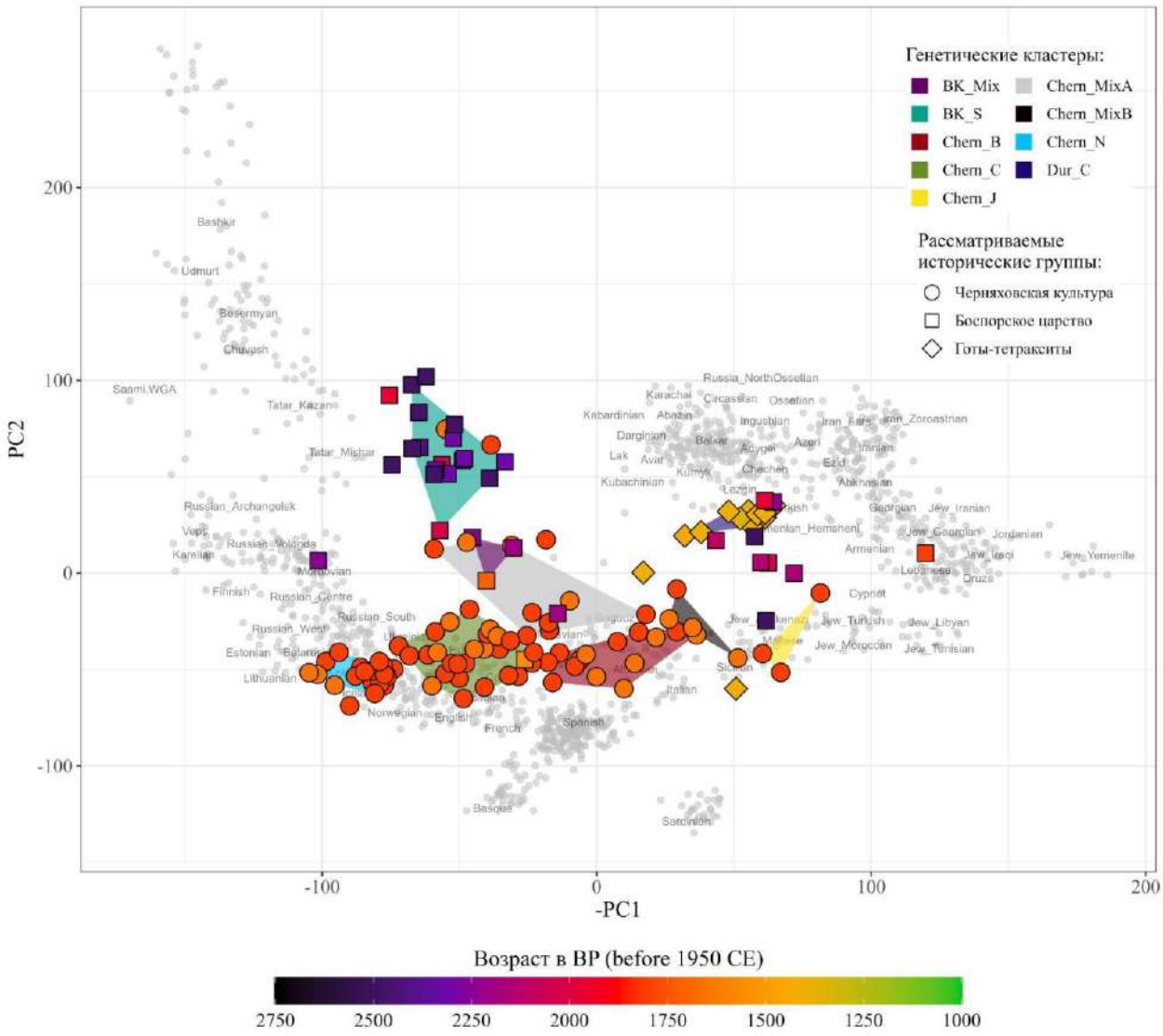


Рисунок 3.24 - Совместная визуализация результатов PCA для индивидов из выборки, сформированной в ходе диссертационного исследования, с хронологической маркировкой и обозначением полигонами ранее выделенных генетических кластеров

При проведении неконтролируемого анализа ADMIXTURE на выборке, дополненной индивидами железного века и средневековья (см. параграф 1.2.2), наименьшие значения кросс-валидационной ошибки были выявлены при значениях K от 6 до 12 (рис. 3.25). Минимальное значение cv-error выявлено для K=8, при этом в диапазоне K от 6 до 11 различия между минимальным и максимальным значением cv-error составили менее 0.001, что является пренебрежимо малой величиной.

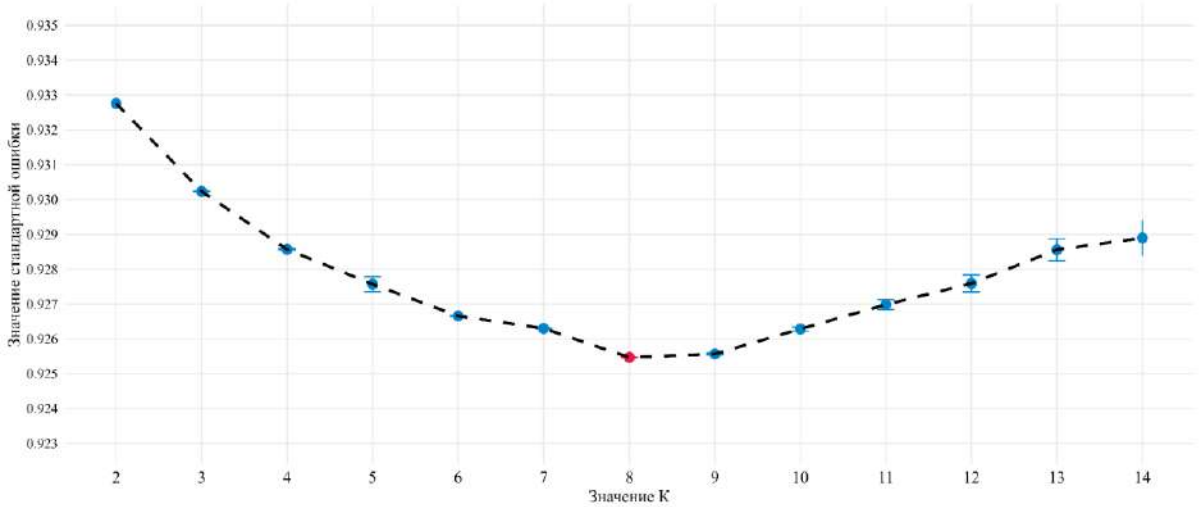


Рисунок 3.25 – Кривая распределения значений кросс-валидационной ошибки (с указанием медианы распределения) для каждого K при проведении неконтролируемого ADMIXTURE

При значениях K=7-12 результаты анализа показывают разделение генетического компонента, характерного для групп неолитических фермеров, преимущественно ассоциированных с выборками Greece_Peloponnese_N.AG и Turkey_Marmara_Barcin_N.SG, на два отдельных генетических компонента. Данное расщепление, согласно общепринятым стандартам популяционно-генетического анализа древних популяций, считается неинтерпретируемым в свете реальных популяционных событий и рассматривается нами как артефакт модели [107, 225, 226]. В связи с этим, нами были выбраны результаты моделирования при значении K=6 (рис. 3.26), демонстрирующие стандартное выделение компонента неолитических фермеров. Выделенный компонент Iran_N максимизирован в иранской неолитической группе с территории памятника Гандж-Даре, показывающих генетическую близость к кавказским охотникам-собирателям [227].

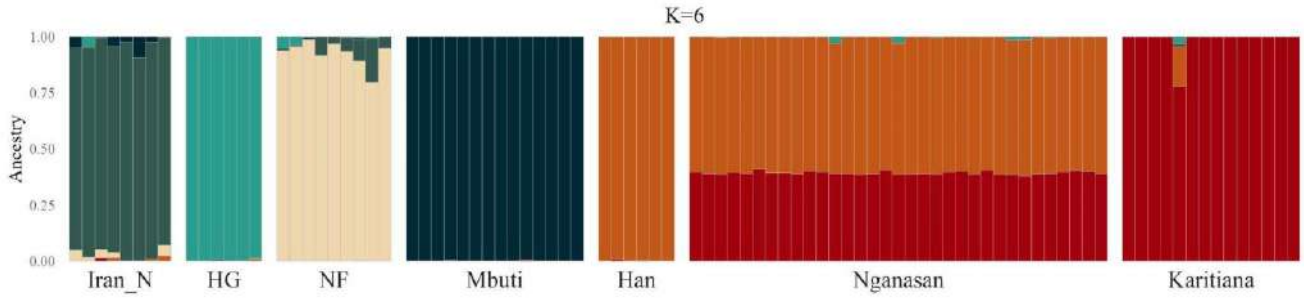


Рисунок 3.26 – Визуализация генетической структуры групп с выявленным максимизированным генетическим компонентом при K=6. Каждый цвет соответствует одному предполагаемому порядковому компоненту, высота столбца – доля компонента у индивида

HG (Hunter-gatherer, охотники-собиратели) – этот компонент достигает максимальных значений в группах европейских охотников-собирателей, например, Luxembourg_Mesolithic.DG и Russia_UpperVolga_Eneolithic_Volosovo.SG. Компонент обозначенный как NF (Neolithic farmers, неолитические фермеры) максимизируется к группе неолитических земледельцев с территории Турции и Греции (Turkey_Marmara_Barcin_N.SG и Greece_Peloponnese_N.AG). Компоненты Karitiana, Mbuti и Han – компоненты, которые максимизированы соответственно в современных популяциях Америки (каритиана), Африки (мбути) и Восточной Азии (ханьцы).

Современная популяция нганасан регулярно рассматривается в археогенетической литературе как референсная группа носителей «сибирской» (North Siberian) компоненты [228–230]. Вместе с тем в проведённых в настоящей работе расчётах генетический профиль данных индивидов моделируется из компонент, пиковые частоты которых характерны для групп хань и каритиана (рис. 3.26). Полученный результат отражает не непосредственную генетическую связь нганасан с амазонскими популяциями, а их промежуточное положение между восточноазиатскими и древними североевразийскими (ANE) группами восточноевразийской вариативности. Каритиана сами представляют собой продукт смешения ANE-подобной и восточноазиатской предковых компонент [231], а генный фонд нганасан успешно моделируется как смесь неолитического якутского (Yakutia_MN) и восточноазиатского (EastBaikal_N) источников [232]. Поскольку при K=6 отдельный кластер для нганасан не выделяется, их вариативность «распределяется» алгоритмом между двумя указанными полюсами, что согласуется с их дрейф-смещённым промежуточным положением на лесотундровом клине [230]. В связи с этим, повышенные значения компоненты Karitiana, которые показывают отдельные генетические кластеры (рис. 3.27), вероятнее всего отражают наследие древних сибирских популяций с высокой долей генетической компоненты ANE, переданной в степную зону через восточноевропейских охотников-собирателей (EHG) – основного источника ANE примеси в генофонде степных групп [123, 233].

Полученные результаты анализа ADMIXTURE для рассматриваемых групп согласуются с результатами анализа PC и показывают следующее (рис. 3.27):

1. В составе населения древнего города Фанагория в римский период фиксируются индивиды с генетическим профилем схожим с генетическими группами черняховской культуры Chern_C (Fan73) и Chern_MixA (Fan63).
2. В составе населения черняховской культуры (кластер Chern_S) и Боспорского царства (кластер BK_S) в период эллинизма и римского времени присутствовали индивиды со сходными генетическими профилями, отличающимися повышенным содержанием компонент Iran_N (20–36%), Han (3–7%) и Karitiana (4–9%), а также сниженными, по сравнению с другими генетическими кластерами, значениями NF в рассматриваемом результате моделирования неконтролируемого ADMIXTURE.
3. Среди населения как черняховского культурного образования, так и Боспорского царства фиксируются индивиды с предполагаемо метисным происхождением (Chern_MixA и BK_Mix).
4. При проведении популяционного анализа с использованием методов PCA и ADMIXTURE не выявляется сходство генетических профилей черняховцев и готов-тетракситов. Однако фиксируется сходство между готами-тетракситами и индивидами из генетического кластера BK_A, выделенного в выборке из Фанагории.

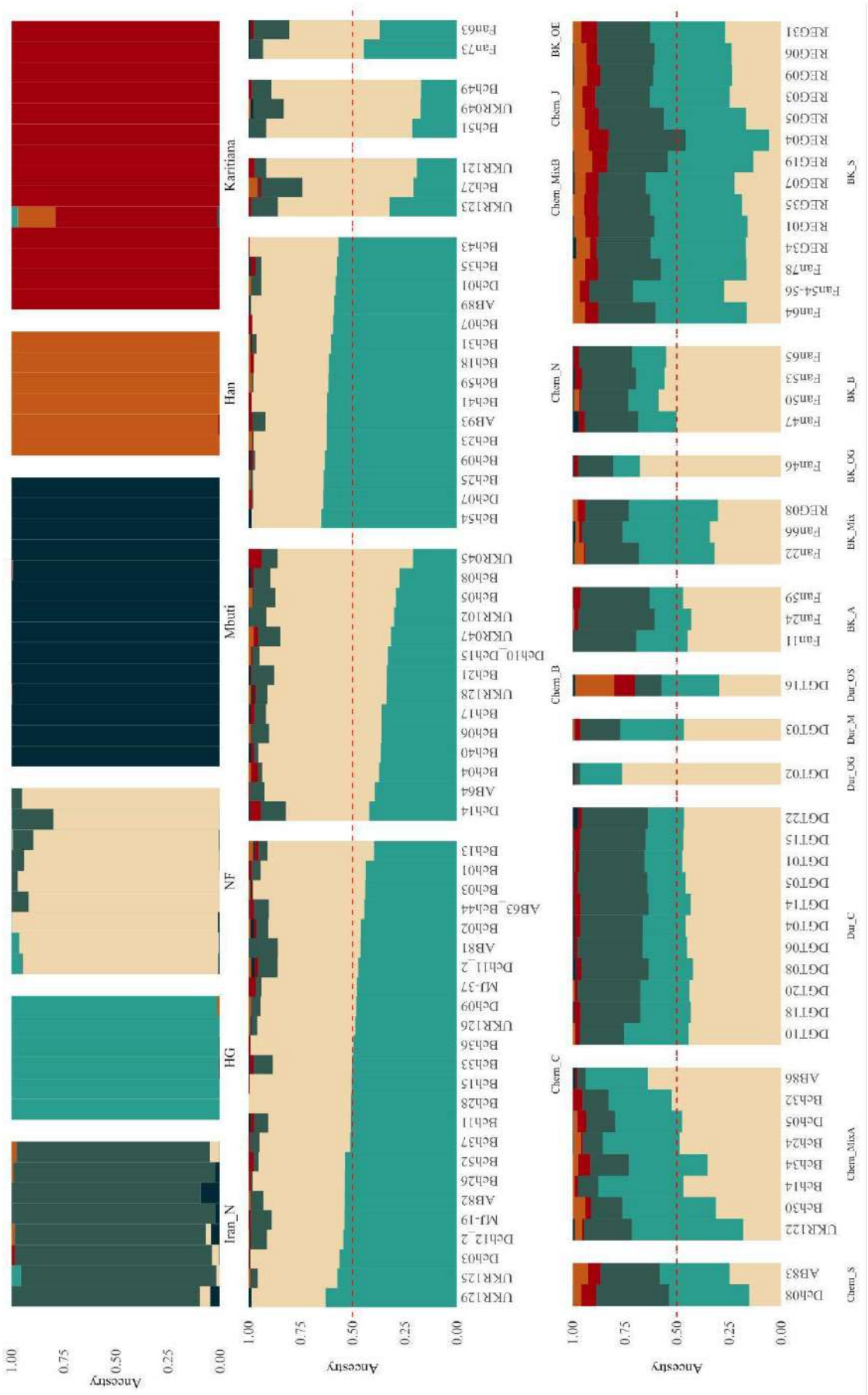


Рисунок 3.27 – Визуализация результатов ADMIXTURE для генетических кластеров, выделенных в выборке, сформированной в ходе диссертационного исследования

С целью проверки возможности моделирования общего генетического происхождения для индивидов из исследуемой выборки был применён попарный qpWave-тест на кладальность, методология которого изложена в разделе 1.2.2. Результаты показывают, что черняховская группа и группа готов-тетракситов не может быть смоделирована из одинаковых источников (рис. 3.28). При этом зафиксировано образование кластера, включающего в себя индивидов из Дюрсо и Фанагории (рис. 3.28, Г).

Также следует отметить возможность моделирования общего генетического происхождения для индивидов из кластеров Chern_S и BK_S, что согласуется с данными PCA и ADMIXTURE (рис. 3.28, Б). Для Fan63 и Fan73 также фиксируется возможность моделирования общего происхождения с индивидами из ранее идентифицированного кластера Chern_C в выборке черняховской культуры (рис. 3.28, В), в то время как с индивидами из Фанагории и Елизаветовского городища rank=0 отрицается.

Далее в параграфах 3.3.2–3.3.7 представлено детальное рассмотрение результатов популяционно-генетического анализа для каждой из выделенных генетических групп выборки, относимой к черняховской культуре, в контексте этнокультурных взаимодействий с группами Понто-Каспийской степи, представленными как в материалах настоящего исследования, так и в ранее опубликованных данных.

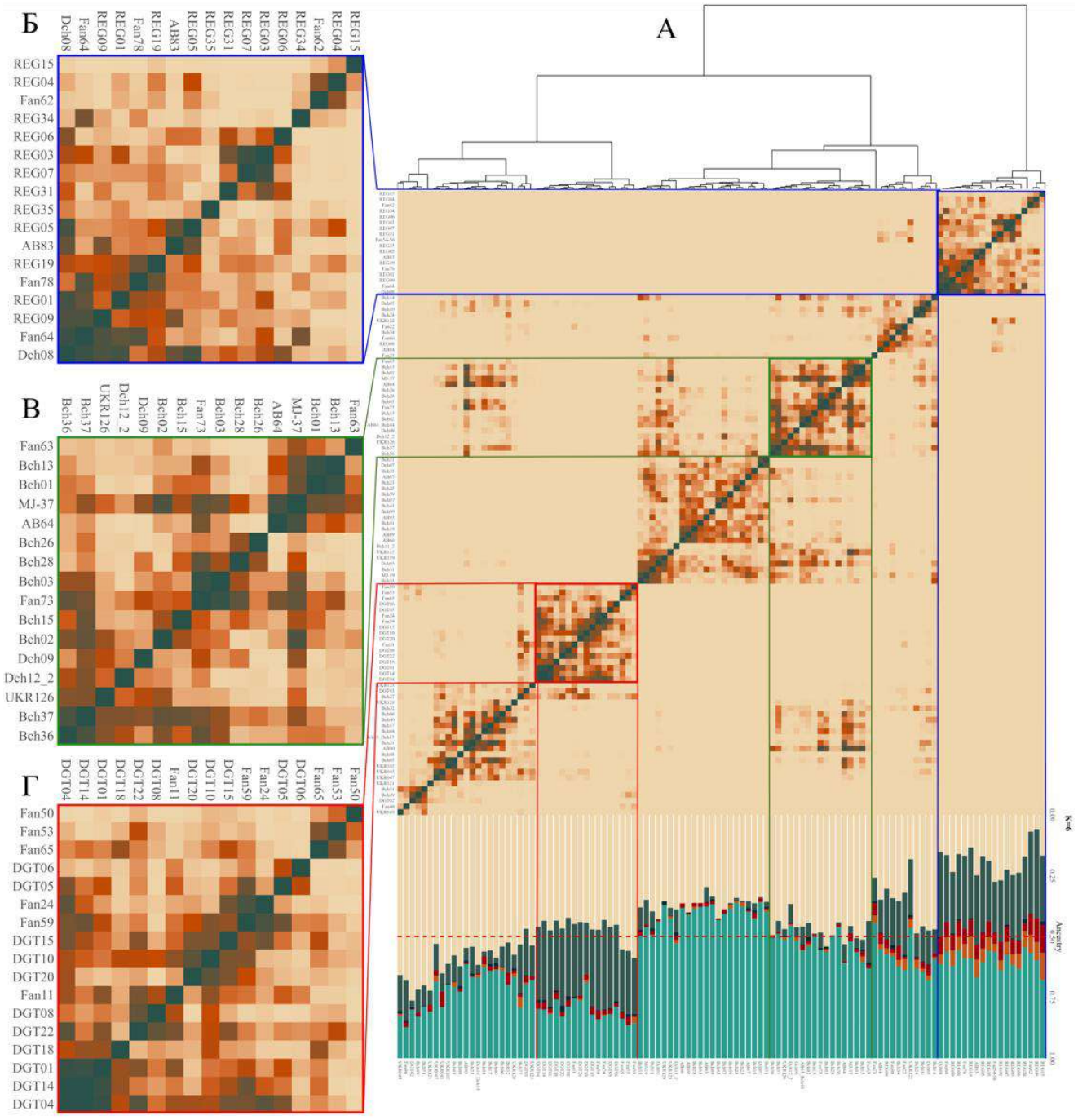


Рисунок 3.28 – Совместная визуализация результатов кластерного анализа и неконтролируемого ADMIXTURE для обобщённой выборки (А). Приближённая визуализация для индивидов из кластеров Chern_S и BK_S (Б), из кластера Chern_C и индивидов Fan63, Fan73 (В), для представителей группы готов-тетракситов и индивидов из кластера BK_A. Генетические компоненты соответствуют данным на рисунке 3.27

3.3.2 Генетический кластер Chern_N

Для определения наличия общего генетического дрейфа между исследуемой выборкой и древними популяциями бронзового и железного веков был проведён анализ статистики F3-outgroup. Результаты анализа, проведённого в различных вариациях, описанных в параграфе 1.2.2 показали незначительную вариативность (рис. 3.29). В связи с чем далее будут приводиться результаты для наборов данных без удаления транзиций, для увеличения статистической мощности.

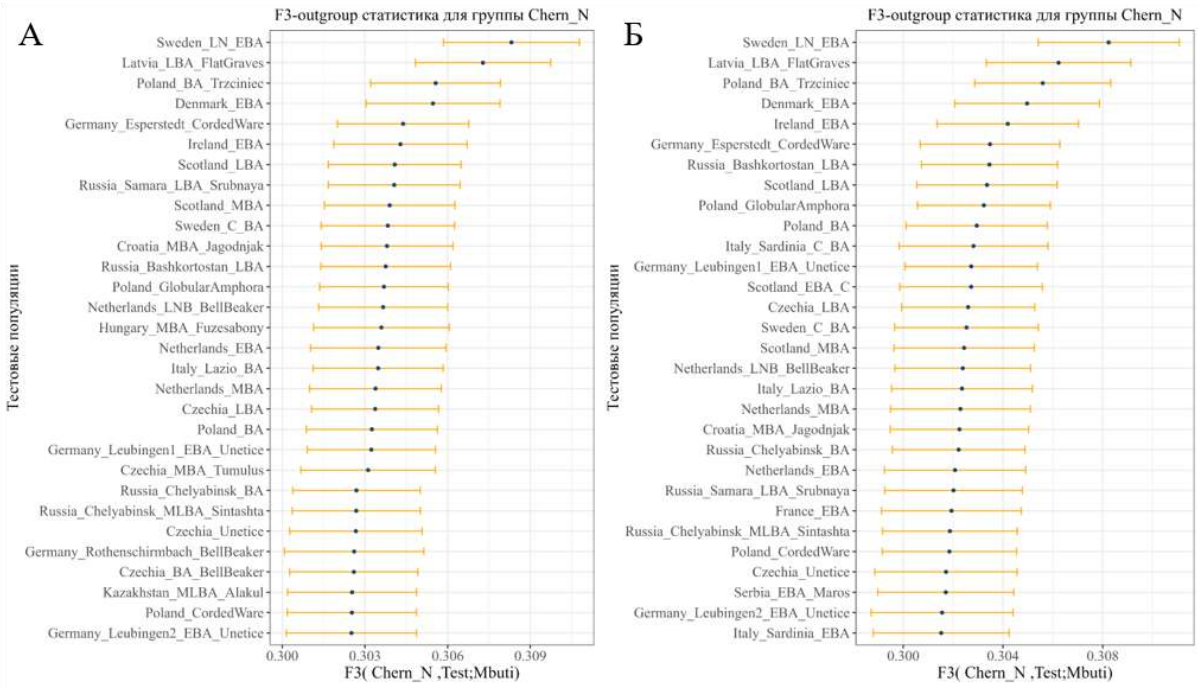


Рисунок 3.29 – Визуализация результатов анализа F3-outgroup для группы Chern_N совместно с 30 древними группами бронзового века, показывающими наибольшие значения *f3*: А – набор данных включающий транзиционные однонуклеотидные варианты из панели 1240K; Б – набор данных с исключением транзиционных вариантов.

Выявлено, что кластер Chern_N несёт больше общих аллелей с популяциями Северной и Центральной Европы железного и бронзового века (рис. 3.30).

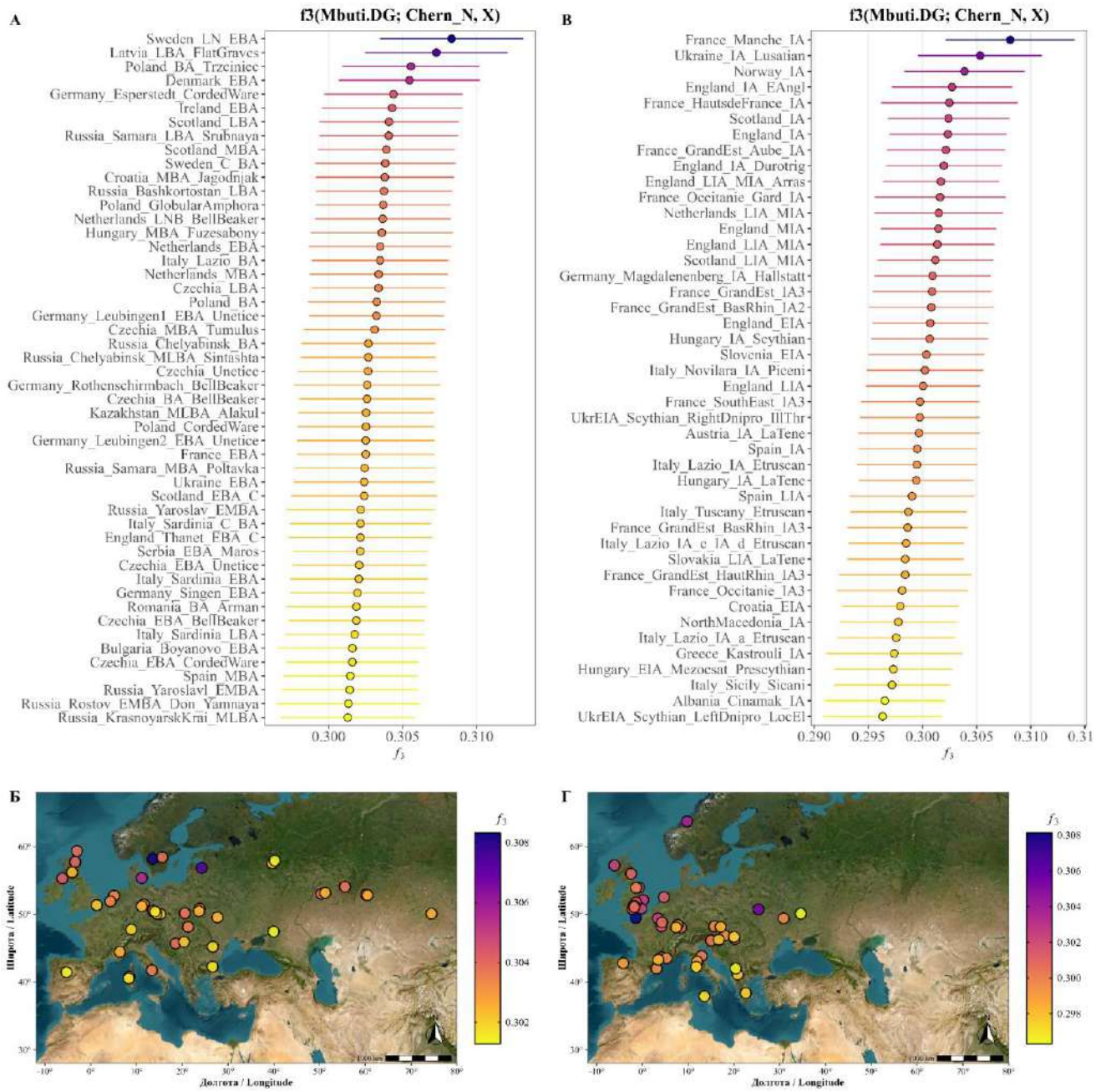


Рисунок 3.30 – Визуализация результатов анализа F3-outgroup для группы Chern_N совместно с 50 древними группами бронзового (А, Б) и железного (В, Г) веков, показывающими наибольшие значения *f3*

Наиболее высокие значения *f3* статистики среди групп бронзового века фиксируются с группами века Северной и Центральной Европы: Sweden_LN_EBA (*f3*=0.3083), Latvia_LBA_FlatGraves (0.3073), Poland_BA_Trzciniec (0.3056), Denmark_EBA (0.3055), а среди групп железного века с носителями лужицкой культурной традиции с территории современной Западной Украины (Ukraine_IA_Lusatian, *f3*=0.3085), населением северной Галлии (France_Manche_IA, 0.3084), группа с территории восточной Англии (England_IA_EAngl, 0.3054)

и группой скифского времени SEra_West (0.3051). Группы с территории Восточной Европы, показавшие высокие значения *f3*, характеризуются сходством генетического профиля с северо-восточноевропейским группами (Ukraine_IA_Lusatian, представители лужицкой культуры) и показывают возможность моделирования из групп балтийского региона бронзового века при отсутствии детектируемого неолитического иранского компонента(SEra_West, представители культуры скифов) [7,110].

Для вероятностной оценки области максимальной интерполированной вероятности генетического сходства группы Chern_N с референсными группами был проведён анализ mobest (рис. 3.31). Была использована программа mobest в режиме search_time = 0 и search_time_mode = "relative", что означает, что для каждого образца поиск выполнялся в том же временном срезе, что соответствует его собственному возрасту.

Также следует отметить, что в исследуемой выборке присутствуют как индивиды с радиоуглеродной датировкой (AB93, Bch23), так и без нее. В связи с этим, интерпретация результатов mobest для образцов без абсолютной датировки может производиться только в контексте результатов других проведённых анализов, а также в сопоставлении с результатами mobest для датированных индивидов из того же генетического кластера.

В результате для всех 15 индивидов кластера Chern_N точки максимальной вероятности пространственно-временного распределения локализуются в компактной области Северо-Восточной Европы – в диапазоне 18.34–23.58° в.д. и 51.14–55.86° с.ш., охватывающей территорию современной северной Польши (Поморье), Калининградской области, Литвы и пограничья Беларуси. Центроид кластера, рассчитанный как среднее координат argmax всех индивидов, составляет 21.48° в.д.–53.95° с.ш. и приурочен к региону нижнего течения Вислы и южнобалтийского побережья. Малая дисперсия положений точек максимальной вероятности (≈1.6° как по долготе, так и широте) свидетельствует о пространственной консолидации сигнала, что указывает на один и тот же регион-источник происхождения для всех индивидов из кластера Chern_N. Расстояние от мест захоронений до точек максимальной вероятности составляет 554–1254 км (в среднем ~920 км), что свидетельствует о выраженном неместном характере генетического происхождения индивидов кластера.

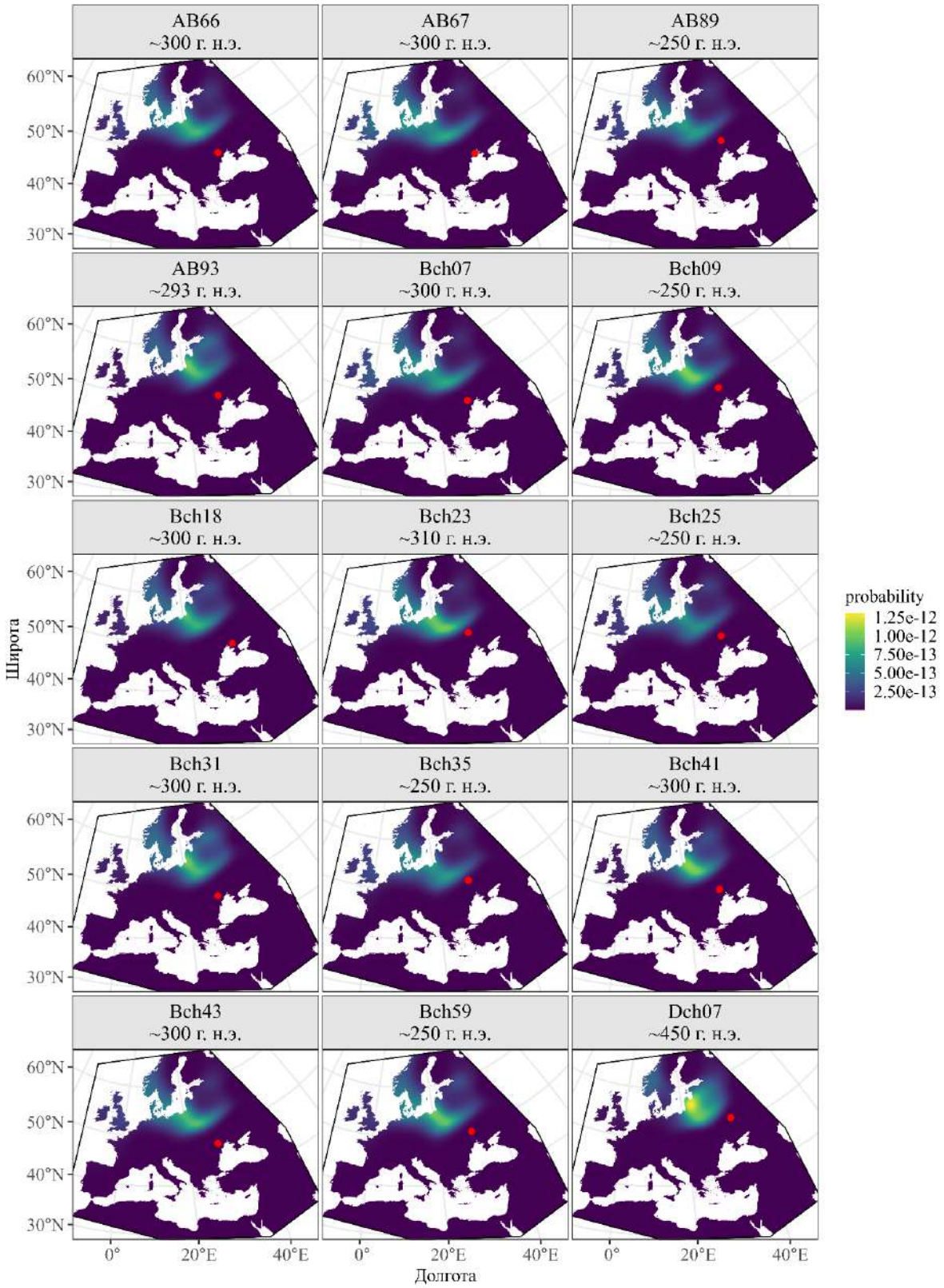


Рисунок 3.31 – Визуализация результатов анализа mobest в конфигурации «relative» (search_time = 0) для индивидов, вошедших в генетический кластер Chern_N.

Для оценки устойчивости пространственной локализации области генетического сходства во времени для двух радиоуглеродно датированных индивидов кластера Chern_N (AB93, 239 – 346 гг. н. э.; Bch23, 244 – 375 гг. н. э..) был проведён анализ mobest в конфигурации «absolute». Расчёты вероятности пространственно-временной интерполяции выполнялись для 13 фиксированных временных срезов от 1000 г. до н. э. до 200 г. н. э. с шагом 100 лет. Такой подход позволяет проследить, каким образом область наибольшего генетического сходства индивида позиционируется в различных состояниях пространственно-временного генетического поля Европы, и тем самым оценить устойчивость сигнала к выбору временного среза.

Установлено, что широта точки максимальной вероятности обоих индивидов в большинстве исследованных срезов сохраняет высокую устойчивость (52.97–54.57° с.ш.), соответствуя полосе Североевропейской равнины и южнобалтийского побережья. Исключение составляют срезы 500–200 гг. до н. э. для индивида AB93, при которых максимум смещается к центральной части Балтийского моря, южнее острова Готланд (57.20–57.36° с.ш., 18.24–18.61° в.д.).

Долготное положение максимальных вероятностей демонстрирует выраженную временную динамику. У индивида AB93 в интервале 1000–600 гг. до н. э. максимум локализуется к востоку от Вислы (22.71–26.60° в.д.); в 500–200 гг. до н. э. смещается к центральной Балтике (южнее Готланда); а в интервале 100 г. до н. э. – 200 г. н. э. снова смещается в регион нижнего течения Вислы (19.54–21.77° в.д., 54.24–54.57° с.ш.). У индивида Bch23 в 900–200 гг. до н. э. максимум вероятности занимает западное положение на Североевропейской равнине (10.26–11.77° в.д.), после чего последовательно смещается к востоку и в срезах 100–200 гг. н. э. стабилизируется в том же висло-балтийском регионе (19.89–19.97° в.д.).

Значения вероятности, достигнув минимума на срезах 900–500 гг. до н. э. (AB93 – 5.65×10^{-13} при 500 г. до н. э.; Bch23 – 5.66×10^{-13} при 900 г. до н. э.), последовательно возрастают по мере приближения к срезам, хронологически ближайшим к датам существования индивидов, и достигают максимума на срезе 200 г. н. э.: для AB93 – от 6.55×10^{-13} (100 г. до н. э.) до 1.02×10^{-12}; для Bch23 – от 6.91×10^{-13} (100 г. до н. э.) до 9.94×10^{-13}.

Таким образом, к финальным временным срезам, сопоставимым с датами жизни индивидов, области наибольшего генетического сходства обоих индивидов независимо конвергируют в одном регионе – северной Польше, низовьям Вислы и южнобалтийскому побережью. Полученные результаты согласуются с результатами, полученными для кластера Chern_N и с результатами F3-outgroup статистики, указывающими на наибольшее генетическое сходство индивидов кластера с популяциями северо-центральноевропейского региона, и указывает на наличие генетического потока из северо-центральной части Европы в ареал

существования черняховской культурной общности. Это не противоречит представлениям о миграциях групп Центральной Европы, связанных с вельбаркским культурным кругом и включение их в состав населения черняховской культуры. Вместе с тем при интерпретации результатов конфигурации «absolute» следует учитывать, что плотность и географическое распределение референсной панели древних геномов существенно варьируют между временными срезами, вследствие чего положение максимума вероятности на отдельных срезах может частично отражать неравномерность доступного сравнительного материала.

Полученные результаты анализа неконтролируемого ADMIXTURE выявляют наиболее схожие генетические профили среди групп железного века, в частности римского времени, с территорий современных Дании, Норвегии, Швеция, Нидерланд и Польши, что согласуется с ранее полученными результатами популяционно-генетического анализа (рис. 3.32)

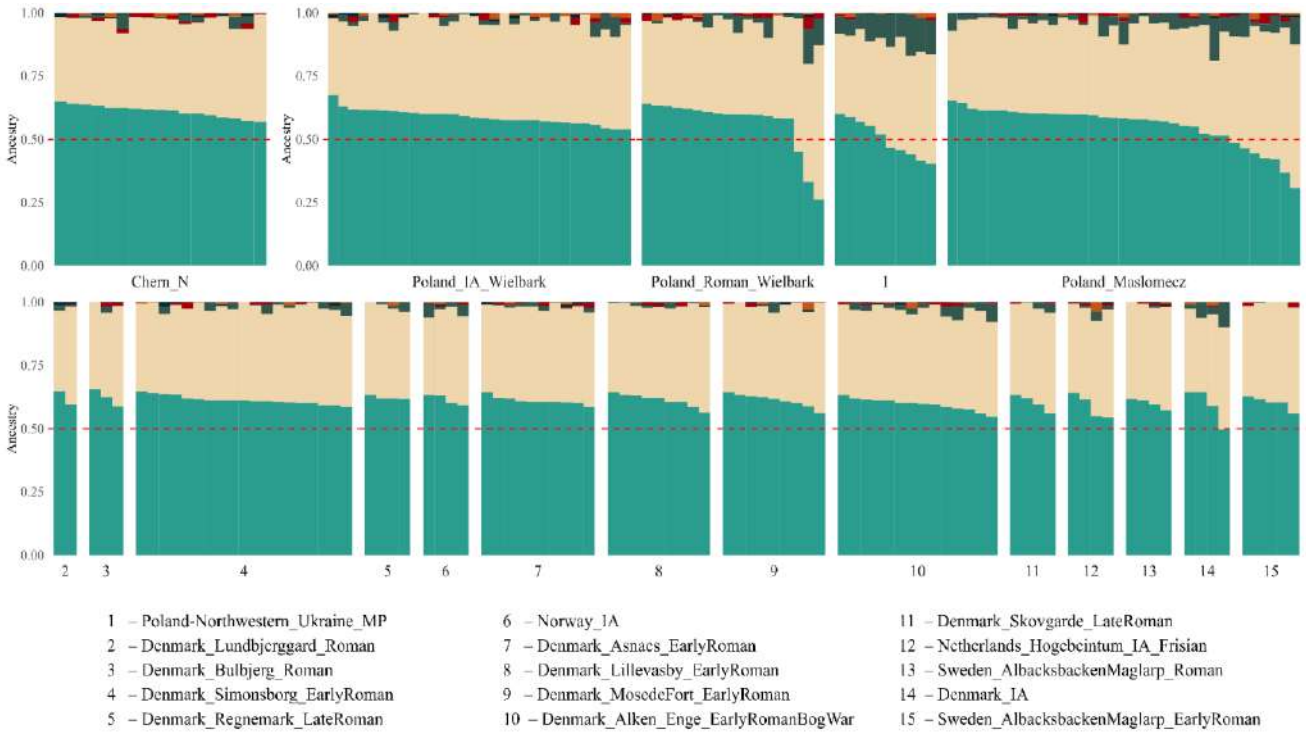


Рисунок 3.32 – Визуализация результатов анализа ADMIXTURE для группы Chern_N совместно с популяциями железного века и римского времени. Названия групп на рисунке соответствуют номенклатуре, принятой в базе данных AADR v.66.0. Генетические компоненты соответствуют данным на рисунке 3.27

Наиболее значимым является результат, показывающий сходство генетических профилей представителей черняховской культуры из кластера Chern_N с группами с территории современной Польши, включающими представителей вельбаркской культуры (Poland_IA_Wielbark, Poland_Roman_Wielbark, Poland_Maslomecz) (рис. 3.32).

Для оценки аллельного сходства кластера Chern_N с группами, демонстрирующими близкий генетический профиль (группы из не менее чем трёх индивидов с числом информативных SNV свыше 100 тыс.), был проведён ряд попарных тестов F4 вида *f4*(W, X; Chern_N, Test), в которых в качестве референсных популяций X – использовались 235 древних популяций Евразии бронзового и железного веков (рис. 3.33).

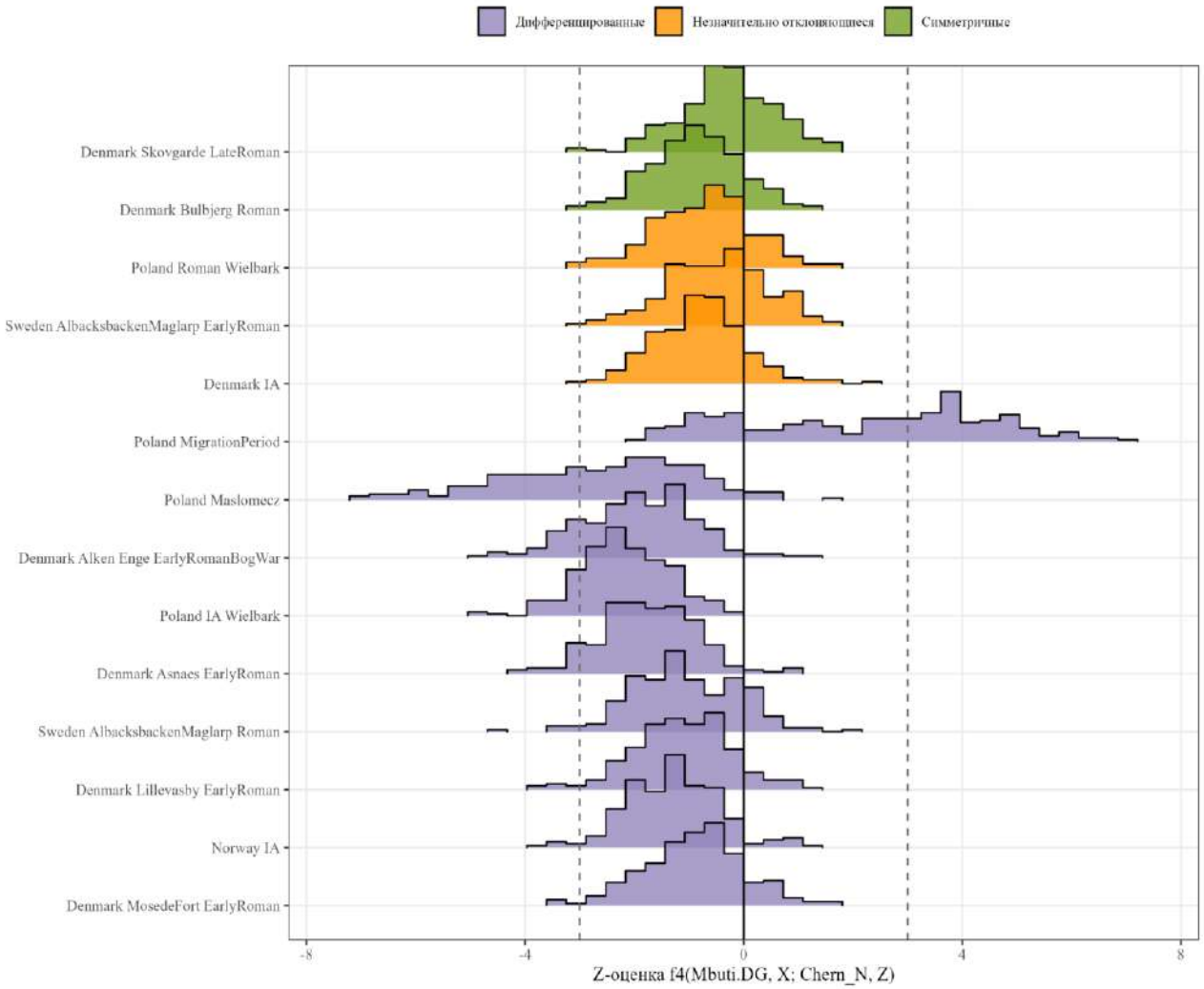


Рисунок 3.33 – Распределение Z -оценок статистики *f4*(Mbuti.DG,X;Chern_N,Z) при сравнении Chern_N с группами, имеющими сходный генетический профиль. Для каждой группы Z показано распределение результатов по 235 референсным популяциям X. Отрицательные значения указывают на более тесное родство референсной популяции с Chern_N, положительные – на её более тесное родство со сравниваемой группой Z. Сплошная вертикальная линия соответствует нулевому отклонению, пунктирные линии – порогам |Z|=3. Зелёным обозначены группы, классифицированные как статистически неразличимые с Chern_N, оранжевым – группы с незначительным статистическим отклонением (до 2 результатов $|Z| > 3$), фиолетовым – статистически отличные

Для группы Poland_Roman_Wielbark значимые отклонения (|Z| > 3) зафиксированы лишь в двух тестах – совместно с группами скифского времени Semiluk (Z = -3.14) и Scy_Major_Fam (Z = -3.08) (рис. 3.34). Оба результата имеют отрицательный знак, что указывает на небольшое избыточное сродство кластера Chern_N со степными популяциями. Показательно, что две датские группы (Denmark_Skovgarde_LateRoman и Denmark_Bulbjerg_Roman) не дали ни одного значимого результата из 235 тестов и формально демонстрируют ещё большее сходство с Chern_N, чем Poland_Roman_Wielbark. Следует, однако, учитывать, что обе «нулевые» серии характеризуются меньшим перекрытием по числу SNP (~0,7-0,88 млн против ~0,95 млн в остальных сериях) и стандартными ошибками ~1,5 раза выше, что снижает их статистическую мощность. Единственный значимый результат для Denmark_IA (Turkey_MBA, -3.05) также свидетельствует о практической симметрии с Chern_N.

В отличие от остальных серий образцов, связанных с вельбаркской культурой, масломечская группа (Poland_Maslomecz) имеет большее число значимых отрицательных отклонений (94 из 235 тестов). Наиболее сильные сигналы (Z < -6) приходятся на степные группы: Scy_Major (-6,93), Scy_Major_Fam (-6,83), Scy_South (-6,13), UkrEIA_Scythian_SivDon_Nom (-5,98) и SEra_West (-4,27), сильный сигнал также показывают группы с выраженным балтийским генетическим компонентом: Semiluk (-5,15), Ukraine_IA_Lusatian (-5,46), а также на ряд групп Средней Азии и Восточной Азии (Kyrgyzstan_TianShan_Saka -6,31, Russia_Sarmatian -6,48, Russia_BA_Okunevo -6,59, Henan_Yuzhuang -6,50, Iran_ShahTepe_BA -7,03).

Необходимо отметить, что набор популяций, дающих значимые отрицательные сигналы во всех сериях, устойчиво повторяется (Semiluk, Scy_Major_Fam, UkrEIA_Scythian_RightDnipro, SEra_West, Scy_Major, Scy_South, Ukraine_IA_Lusatian) и в основном представлен степными восточноевропейскими группами, что указывает на небольшой систематический уклон сродства Chern_N в их сторону. Norway_IA демонстрирует чуть более широкий, но аналогичный набор сигналов, включая балканские и кавказско-иранские группы.



Рисунок 3.34 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_N, Poland_Roman_Wielbark / Poland_IA_Wielbark). Тестовые группы представлены популяциями железного века

При дополнительно проведённом анализе ancIBD, в который были включены индивиды, принадлежащие вельбаркскому культурному кругу, было показано наличие общих длинных сегментов IBD для индивидов AB67, Bch09, Bch23 с индивидами из масломечской группы вельбаркской культуры (PL054, ~265 г. н. э.; PL060, II–IV вв. н. э.; PCA0100, ~193 г. н. э.) и индивидом из Ковалевко (PCA0028, 1-200 гг. н. э.) (рис. 3.35). Наиболее сильные межгрупповые связи фиксируются для пары Bch09-PCA0028 (44.8 cM).

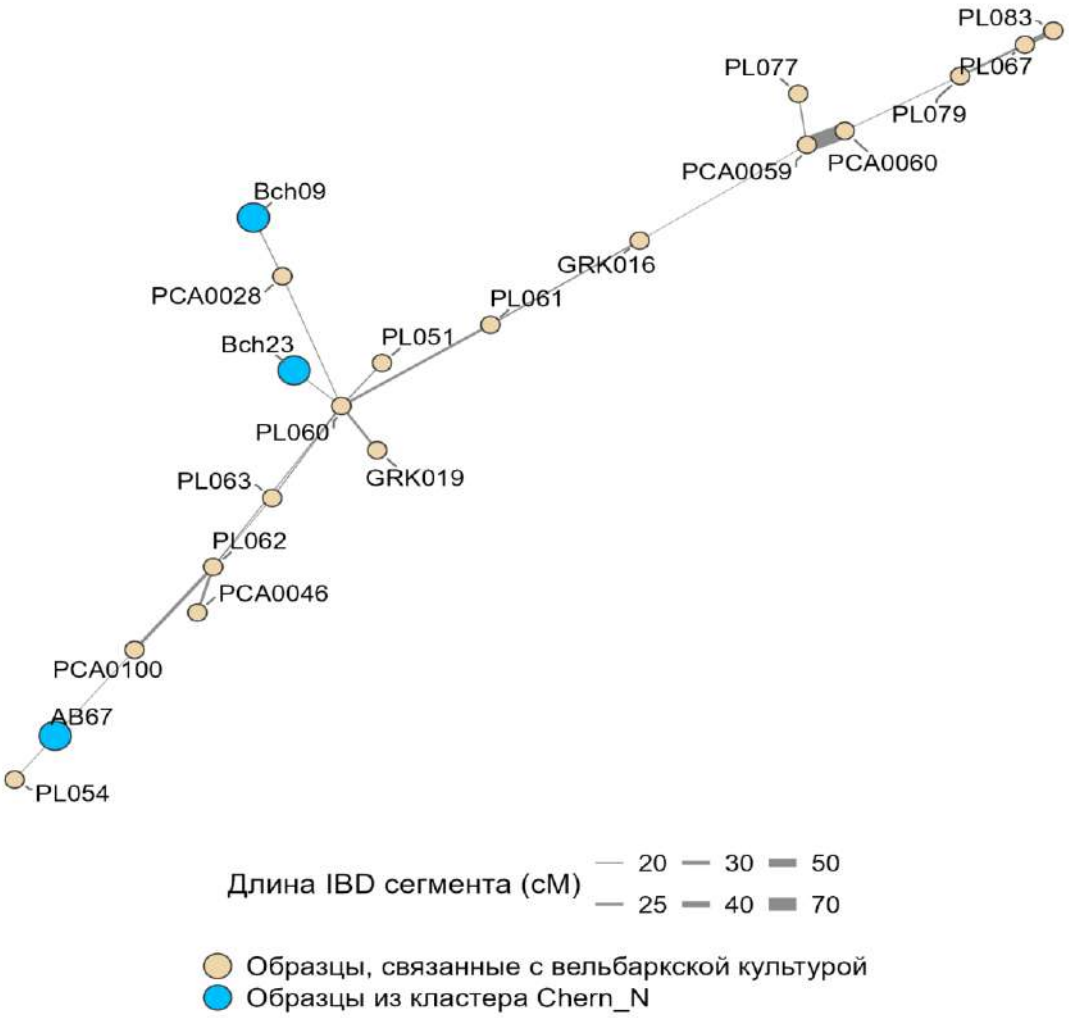


Рисунок 3.35 – Визуализация сетей связей длинных сегментов IBD для выборки, включающей индивидов черняховской культуры из генетического кластера Chern_N и носителей вельбаркской культурной традиции

Обнаружение длинных IBD-сегментов (>16 cM) между индивидами из разных региональных групп указывает на наличие общих предков [100]. С генетической точки зрения данный результат является прямым доказательством связи носителей черняховской и вельбаркской культурных традиций, дополняющее выявленное аллельное сходство кластера

Chern_N с польскими группами. Необходимо выделить результат, полученный для образца AB67, для которого было показано полное совпадение митохондриальных последовательностей с индивидом вельбаркской культуры PCA0100 и выявлено наличие общего длинного IBD сегмента (16.07 cM, общая сумма сегментов 27.75 cM). С исторической точки зрения данный результат впервые на молекулярном уровне подтверждает археологическую гипотезу о миграционной связи между населением вельбаркской культуры и черняховским культурным объединением

3.3.3 Генетический кластер Chern_B

Для оценки генетического сходства кластера Chern_B с древними популяциями всей Евразии бронзового и железного века была рассчитана F3-outgroup статистика (рис. 3.36). Максимальные значения *f3* были выявлены для групп Западной Европы железного века: France_Manche_IA (0.3030), France_HautsdeFrance_IA (0.3008), France_Occitanie_Gard_IA (0.3005), France_SouthEast_IA3 (0.3002), а также England_IA_EAngl (0.3001), Scotland_IA (0.2998) и Italy_Sicily_Sicani (0.3005). Сопоставимый уровень характерен для Ukraine_IA_Lusatian (0.3007) и южноевропейских групп (Italy_Novilara_IA_Piceni, 0.3003; Greece_Kastrouli_IA, 0.3002). Дунайско-альпийские группы (Slovenia_EIA, 0.3000; Austria_IA_LaTene, 0.2995; Czechia_IA_Hallstatt, 0.2991; Hungary_IA_LaTene, 0.2990) занимают 11-27 положения в списке групп с самыми высокими показателями *f3*, формируя непрерывный блок в верхней части распределения, но не выделяясь изолированным максимумом.

Примечательно, что в верхней части распределения *f3* для Chern_B находятся также популяции бронзового века Сардинии (Italy_Sardinia_EBA, 0.3026; Italy_Sardinia_C_BA, 0.3025; Italy_Sardinia_LBA, 0.3020), чьи значения практически не отличаются от максимального (France_Manche_IA, 0.3030). Данный результат согласуется с результатом анализа неконтролируемого ADMIXTURE (см. параграф 3.2.1), где показана увеличенная доля примеси ранних европейских фермеров в генетическом профиле индивидов кластера Chern_B.

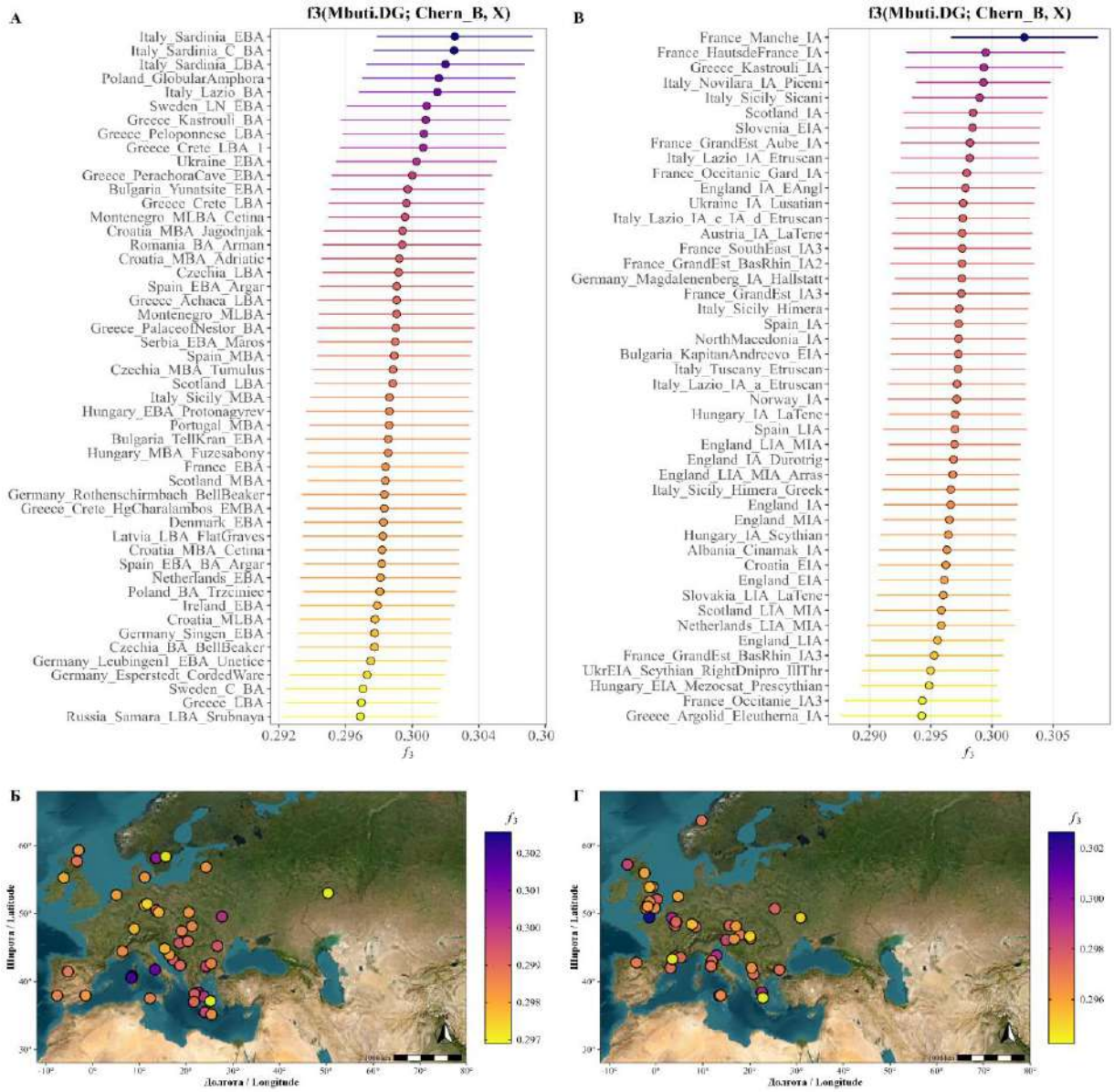


Рисунок 3.36 – Визуализация результатов анализа F3-outgroup для группы Chern_B совместно с 50 древними группами бронзового (А, Б) и железного (В, Г) веков, показывающими наибольшие значения *f3*

В совокупности распределение *f3*(Mbuti; Chern_B, X) описывает широкий западно- и центральноевропейский спектр генетического сродства без единичного выраженного максимума. Верхняя часть распределения объединяет группы, последовательно расположенные в пространстве от Атлантического побережья Франции и Британских островов через Пиренейский и Апеннинский полуострова до бассейна Среднего Дуная и западной части Среднедунайской низменности. При этом аллельное сходство со степными популяциями Евразии у Chern_B минимально, что отличает данный кластер от Chern_N.

Сигнал вероятности, полученный в результате анализа mobest для кластера Chern_B, существенно менее компактен, чем у кластера Chern_N (рис. 3.37).

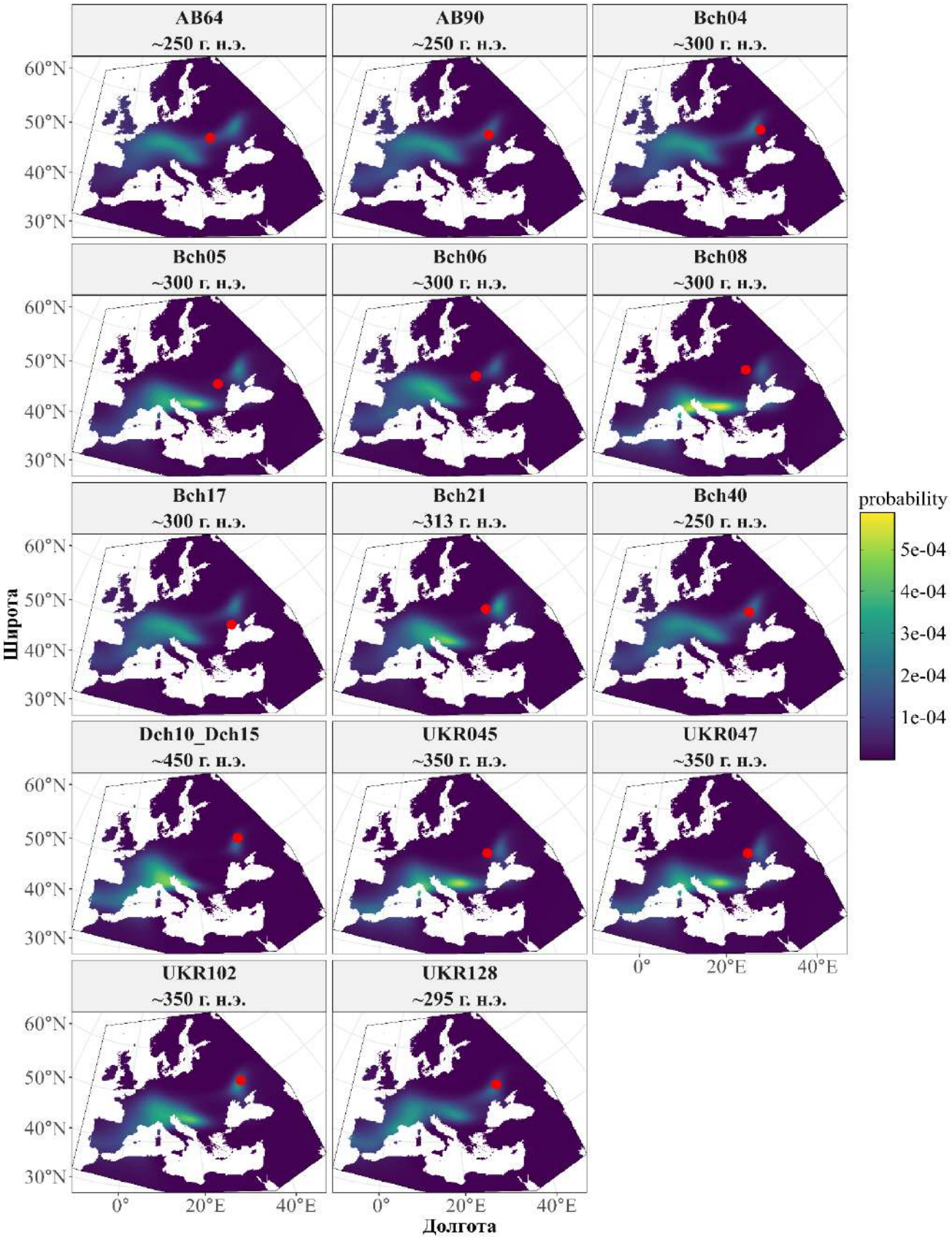


Рисунок 3.37 – Визуализация результатов анализа mobest в конфигурации «relative» (search_time = 0) для индивидов, вошедших в генетический кластер Chern_B.

Для всех 14 генетических профилей кластера Chern_B точки максимальной вероятности локализуются в широкой полосе Центральной Европы и западной части Среднедунайской низменности – в диапазоне 4.8–20.7° в.д. и 43.5–49.6° с.ш., охватывающей Чехию, Баварию, Австрию, Словению, Венгрию, северные Балканы, а также, в виде единичного западного выброса (UKR128), юг Франции. Центроид кластера (15.9° в.д., 45.7° с.ш.) приурочен к Альпийско–Карпатскому предгорью. Объединённый профиль Dch10_Dch15, рассчитанный на временном срезе 450 г. н. э., отстоящем от срезов остальных индивидов кластера (250–350 гг. н. э.) на 100–200 лет, интерпретируется с оговорками, т.к. его результаты рассчитаны на иной конфигурации пространственно–временного генетического поля и не могут быть напрямую сопоставлены с результатами остальных индивидов, т.к. могут являться отражением временной динамики генетического ландшафта Европы в начале эпохи переселения народов.

Образцы Bch21 и UKR102, для которых определены радиоуглеродные даты, служат контролем для полученных результатов внутри группы (рис. 3.38). Вероятностная оценка географического происхождения индивида Bch21 на временных срезах от 1000 г. до н. э. до 200 г. н. э. показывает следующие результаты:

1. 1000 – 600 гг. до н. э. – показатели максимальной вероятности стабильно локализуются в южной части Балканского полуострова (18.9–19.4° в.д., 41.9–42.3° с.ш.).
2. 500 – 100 гг. до н. э. – фиксируется смещение в северо–восточном направлении.
3. 0 – 200 г. н. э. – максимальные значения probability не выходят за пределы северо–западной части Балкан (43.8–44.6° с.ш., 19.8–21.3° в.д.).

Существенно, что смещение максимальных значений вероятности носит исключительно градиентный характер, что означает, что на всём исследованном интервале долготное положение максимума сохраняет высокую устойчивость (19–21° в.д.), а его широтное изменение (+2.3° за 1200 лет) происходит плавно, без скачкообразных переходов между удалёнными регионами. Максимальные значения probability при этом варьируют в узком диапазоне ($5.6–6.5\times10^{-13}$), достигая максимума на срезах 600–500 гг. до н. э. Подобная монотонность траектории свидетельствует о том, что генетическое соответствие индивида с балкано–дунайским регионом не является артефактом конкретного состояния пространственно-временного поля, а воспроизводится во всех его последовательных конфигурациях.

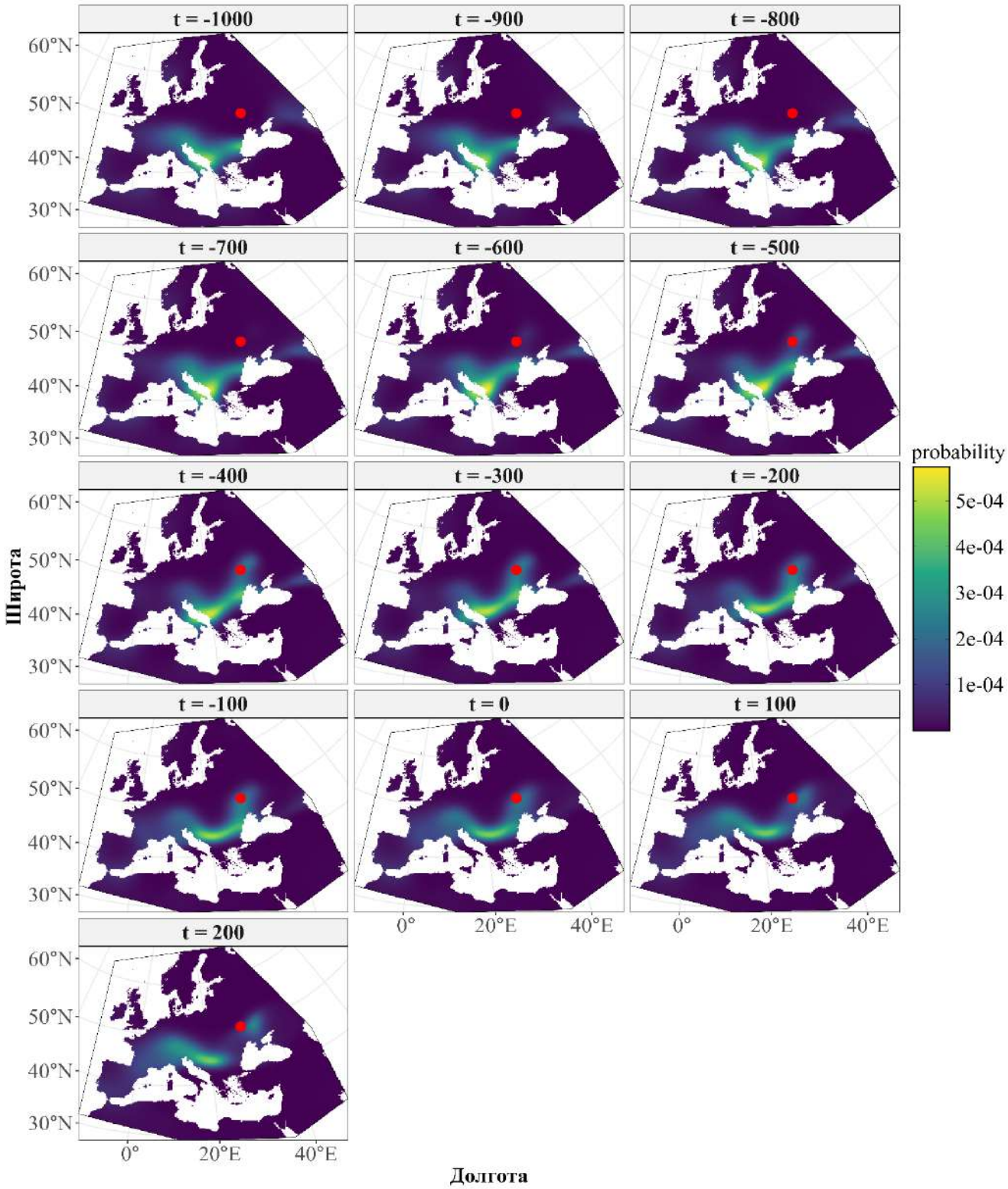


Рисунок 3.38 – Визуализация результатов анализа mobest в конфигурации «absolute» (search_time = -1000 - 200) для индивида с радиоуглеродным датированием Bch21

Независимым подтверждением устойчивости выявленного паттерна служат результаты аналогичного расчёта для второго радиоуглеродно датированного индивида – UKR102, демонстрирующего идентичную траекторию смещения в пространственно временном поле. Воспроизведение результатов у двух индивидов, происходящих из одного генетического кластера и имеющих независимые радиоуглеродные датировки, исключает интерпретацию балкано-дунайского сигнала как индивидуальной особенности единичного образца и как артефакта аппроксимации хронологического среза.

Таким образом, вывод о генетическом сходстве Bch21 и UKR102 с популяциями западнобалканско-среднедунайского пространства воспроизводится в обеих конфигурациях расчёта и не зависит от выбора хронологического среза в пределах интервала, что свидетельствует об устойчивости генетического сигнала обоих образцов и подтверждает достоверность результатов, полученных для остальных индивидов кластера, для которых имеются только археологические датировки. Вместе с тем при интерпретации следует учитывать меньшую плотность имеющихся геномных данных балканского региона в I тысячелетии до н. э. по сравнению с Западной и Центральной Европой, вследствие чего локализация максимума может быть частично смещена к областям наилучшего покрытия референсной панели.

Необходимо отметить, что четыре индивида из кластера Chern_B (UKR045, UKR047, UKR102, UKR128) представляют ранее опубликованные геномные данные для индивидов черняховской культуры [7]. Результаты популяционно-генетического анализа, полученные в ходе диссертационного исследования, согласуются с данными предыдущих работ. Указанные образцы образуют единую генетическую группу UkrIA_Chernyakhiv_2 и согласно проведённому в работе Saag L. с соавторами [7] qpAdm-моделированию, в геномах индивидов данной группы преобладает компонент, ассоциированный с ранними европейскими фермерами (66 ± 3 % Ukraine_Trypillia при 33 ± 3 % Ukraine_Yamnaya); в проксимальной постановке группа моделируется на 100 % популяцией из археологического памятника Картал, располагающегося на левом берегу Нижнего Дуная, относящейся к IX–VIII вв. до н. э. (UkrEIA_ThracianHallstatt) и занимает «южноевропейское» положение на графике главных компонент (PCA).

Для проверки кладальности расширенной группы Chern_B был проведён анализ F4-статистики в конфигурации *f4(*Mbuti.DG, X; Chern_B, UkrEIA_ThracianHallstatt). Результаты показывают, что раннефермерские популяции разделяют значимо больше дрейфа с обобщённой группой Chern_B, группой среднегальштатского времени с территории современной Украины (рис. 3.39). Данный результат согласуется с профилем F3-outgroup статистики для Chern_B (максимумы *f3*-значений с западноевропейскими и сардинскими группами) и указывает на повышенную долю аллелей, характерных для популяций с повышенной долей генетического

компонента неолитических фермеров [234]. Это сближает группу Chern_B с популяциями бронзового и железного веков с территорий Сардинии, Греции, Анатолии, Леванта и Армении. Отдельно следует отметить результаты анализа F3-outgroup статистики с группами Сардинии. Сардинская популяция бронзового века, сохранявшая одну из самых высоких долей раннефермерской анцестральности в Европе, служит явным показателем высокой доли аллелей характерных для групп раннеевропейских фермеров [234]. Таким образом, хотя модель «100 % UkrEIA_ThracianHallstatt» статистически не отвергается, группа Chern_B, сформированная в ходе диссертационного исследования, не является кладальной по отношению к нижнедунайской популяции, и характеризуется увеличенной долей раннефермерской анцестральности, что может отражать дополнительный фермерский вклад, не выявленный ранее на ограниченной выборке индивидов UKR проксимальной моделью.

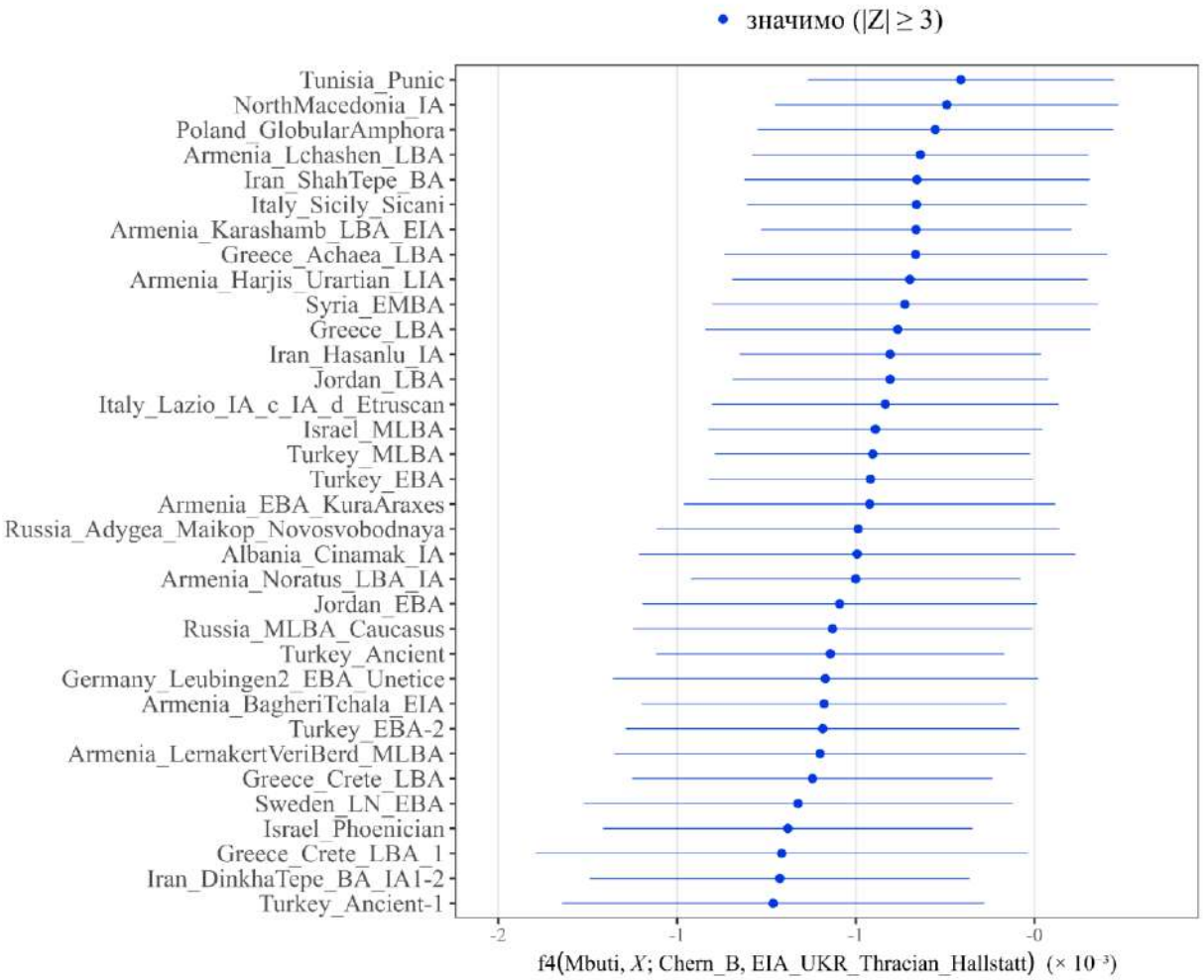


Рисунок 3.39 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_B, EIA_UKR_Thracian_Hallstatt). Тестовые группы представлены популяциями бронзового и железного веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

Результаты анализа неконтролируемого ADMIXTURE показали, что генетический профиль группы Chern_B наиболее близок профилям индивидов из регионов распространения гальштатской культурной традиции – от Иберийского полуострова до бассейна Среднего Дуная (Испания, Франция, Германия, Словакия, Венгрия, Словения, Хорватия, Сербия; рис. 3.40) [235].

Среди генетических групп, демонстрирующих наибольшую близость профиля к группе Chern_B, выявлены две группы носителей латенской археологической культуры с территорий Венгрии и Словакии, а также группа носителей гальштатской культурной традиции с территории современной Германии (рис. 3.40). Ранее было показано, что носители латенской культуры генетически продолжают гальштатские популяции преимущественно без массовой популяционной замены [120, 236].

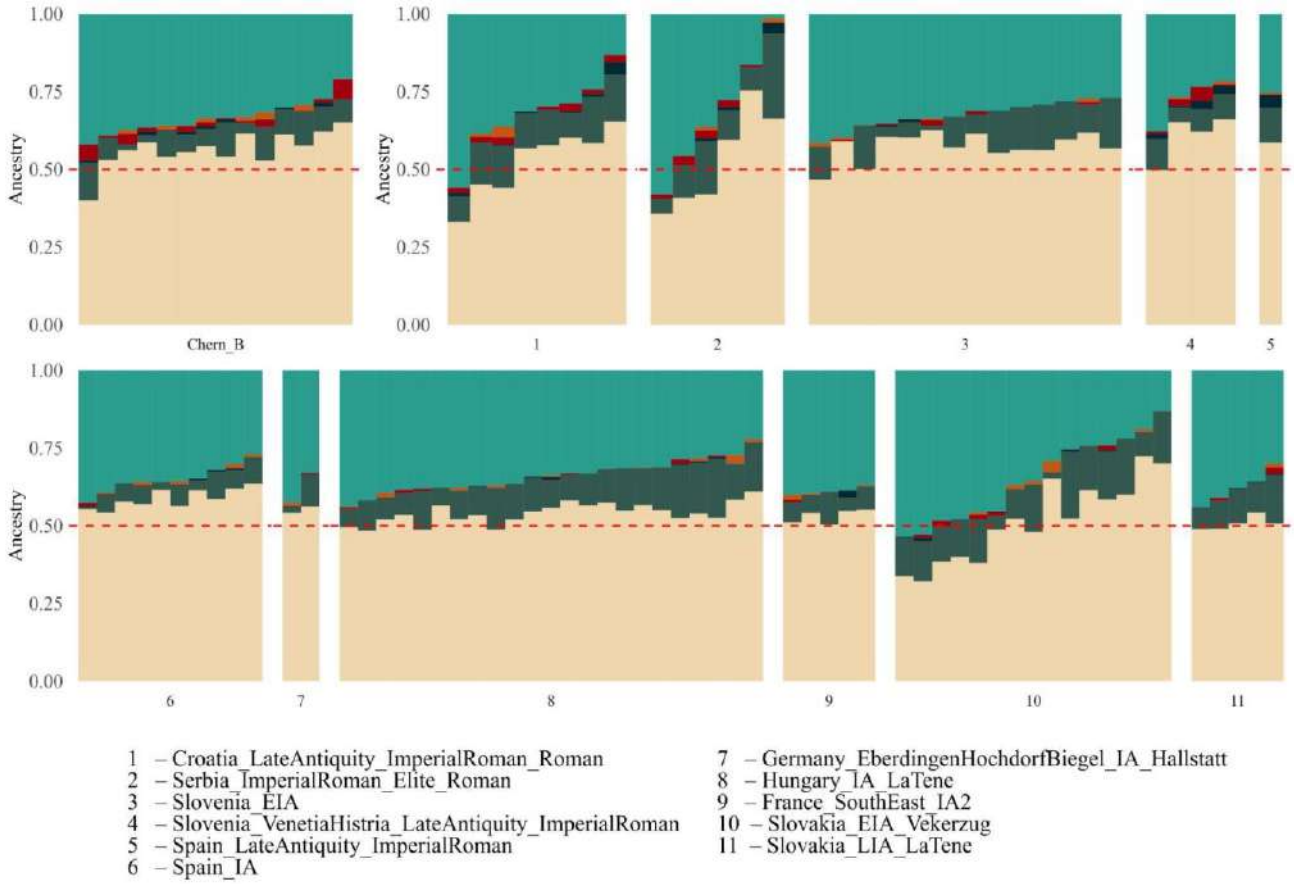


Рисунок 3.40 – Визуализация результатов анализа ADMIXTURE для группы Chern_B совместно с популяциями железного века и римского времени. Названия групп на рисунке соответствуют номенклатуре, принятой в базе данных AADR v.66.0. Генетические компоненты соответствуют данным на рисунке 3.27

Полученный результат, в совокупности с данными F3-outgroup и F4-статистик, указывает на то, что генетический профиль группы Chern_B сформирован в рамках широкого западно- и

центральноевропейского континуума с преобладанием раннефермерской компоненты и генетически может восходить к гальштатско-латенским группам Центральной Европы. При этом гаплогруппы Y-хромосом образцов Bch17 и UKR102 относятся к линии E-V13 (см. параграф 2.3.1), которая указывает на балканско-фракийский компонент. Совокупность результатов указывает на связь кластера Chern_B с группами карпато-дунайского региона, где до покорения императором Траяном в начале II в. н. э. господствовали дакийские группы [237]. После данных событий часть местных групп вошла в состав населения провинции Дакия, а другая часть осталась за её пределами. После Скифских войн в начале 270-х годов Дакия была эвакуирована римлянами, а местное дакийское население приняло участие в формировании черняховской культуры, что подтверждается археологическим материалом. В связи с вышеизложенным, полученные генетические данные могут представлять собой отражение точки зрения о включении дакийцев в состав населения черняховской культуры.

3.3.4 Генетический кластер Chern_C

Результаты анализа F3-outgroup статистики для группы Chern_C демонстрируют низкую вариативность значений между европейскими тестовыми популяциями независимо от их географического положения (Греция, Испания, Италия, Швеция, Латвия, Россия) и культурно-археологической принадлежности (носители культур шнуровой керамики, колоколовидных кубков, унетицкой, тшинецкой, срубной культур и др.) (рис. 3.41).

В параграфе 3.2.1 было показано, что для пар групп Chern_N-Chern_C и Chern_B-Chern_C не отвергается модель происхождения из общего источника, что может указывать на метисное формирование группы Chern_C. Данная гипотеза подкрепляется наличием в выборке Chern_C индивидов, несущих однородительские маркеры, характерные для южноевропейских популяций (AB63_Bch44, Bch02, Bch03, Bch13), североевропейских (AB63_Bch44, Bch33), степных (Bch28), а также маркеров, распространённых в современных славянских популяциях (Dch09). При этом фиксируются как индивиды, сочетающие маркеры различного географического происхождения (AB63_Bch44), так и индивиды, разделяющие идентичные гаплотипы с представителями других генетических кластеров: Bch13 (Chern_C) и Bch17 (Chern_B); Dch07 (Chern_N) и Dch09 (Chern_C). Последняя из указанных пар, согласно оценке степени родства, представляет собой родственников третьей степени.

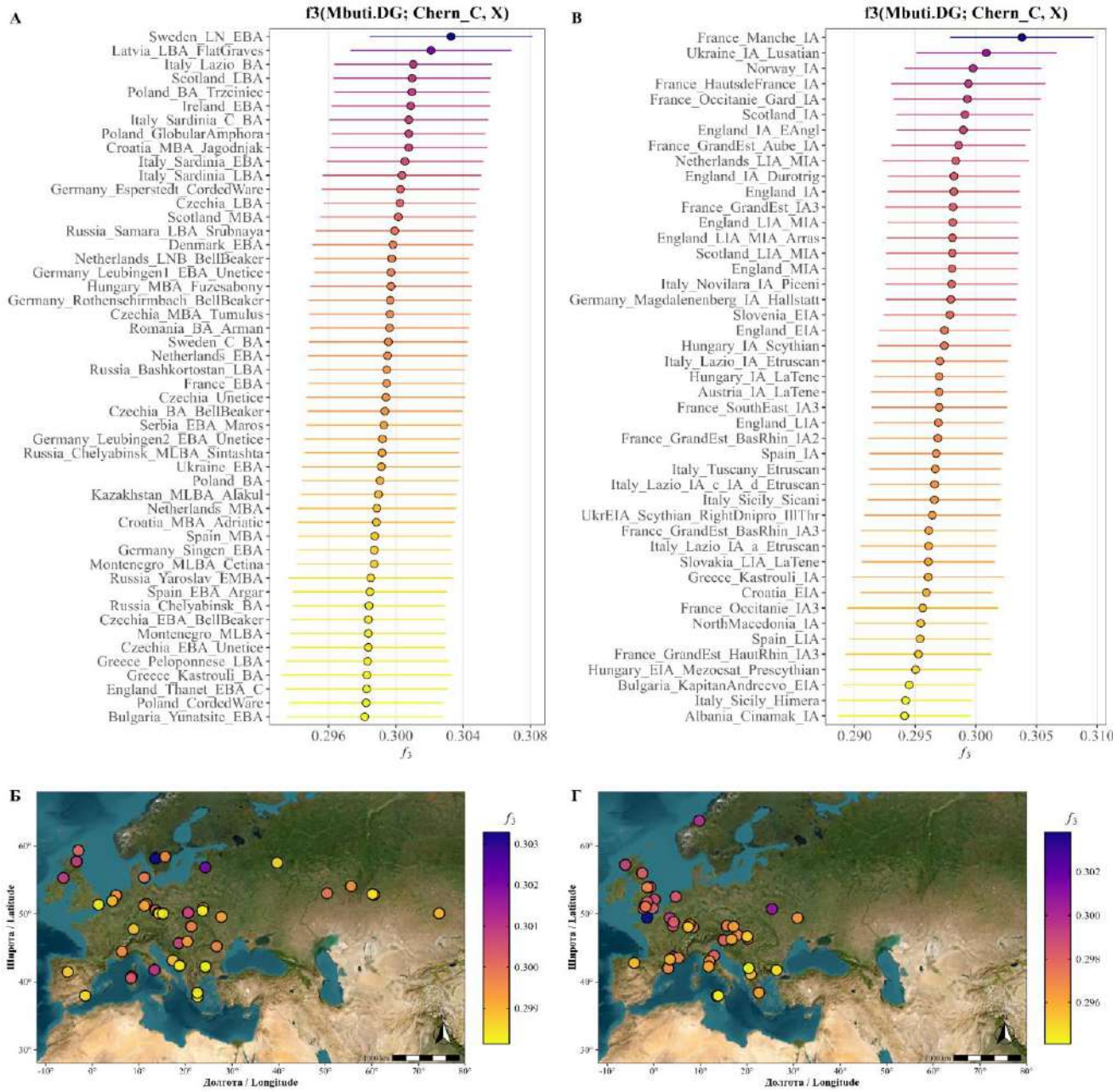


Рисунок 3.41 – Визуализация результатов анализа F3-outgroup для группы Chern_C совместно с 50 древними группами бронзового (А) и железного (Б) веков, показывающими наибольшие значения *f3*

Градиентное смещение групп друг относительно друга фиксируется при проведении тестов на симметрию аллельного сходства в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_C, Chern_N/B) (Приложение Е, рис. Е1-Е3). Так, для пары Chern_C–Chern_N обнаружено 155 положительных значимых результатов при отсутствии противоположно направленных, указывающих на избыток родства группы Chern_N к степному субстрату по сравнению с Chern_C. В паре Chern_N-Chern_B асимметрия максимальна: Chern_N сближается с центрально- и североевропейскими группами и степными популяциями, тогда как Chern_B несёт избыток аллелей, характерных для

ближневосточно-средиземноморских групп. Пара Chern_C-Chern_B занимает промежуточное положение: Chern_C тяготеет к центрально- и североевропейским и степным группам, а Chern_B – к средиземноморским. Таким образом, результаты PCA, ADMIXTURE, *f3*- и *f4*-статистики и попарных тестов qpWave согласованно указывают на вытянутое вдоль оси «степной субстрат бронзового века - средиземноморский компонент» положение трёх групп.

Сопоставление результатов расчётов пространственной вероятностности генетического сходства выявило пересечение пространств вероятностей для групп Chern_N и Chern_C. Оба кластера характеризуются северо- и центральноевропейской ориентацией при отсутствии степных и средиземноморских локализаций, однако точки максимальной вероятности для группы Chern_N образуют компактный балто-вислинский кластер с центроидами в Южной Балтике (54,9–56,5° с. ш.), тогда как точки Chern_C распределены диффузно, захватывая территории Центральной и Восточной Европы. Отдельный анализ для образцов MJ-19 и MJ-37, имеющих радиоуглеродное датирование, на хронологическом отрезке от 1000 г. до н. э. до 200 г. н. э. показал согласованную локализацию точек максимальной вероятности генетического сходства с референсными популяциями Поднестровья и Прикарпатья (19,1–25,2° в. д., 47,5–49,7° с. ш.) с примыканием к южной периферии облака Chern_N без его перекрытия (рис. 3.42).

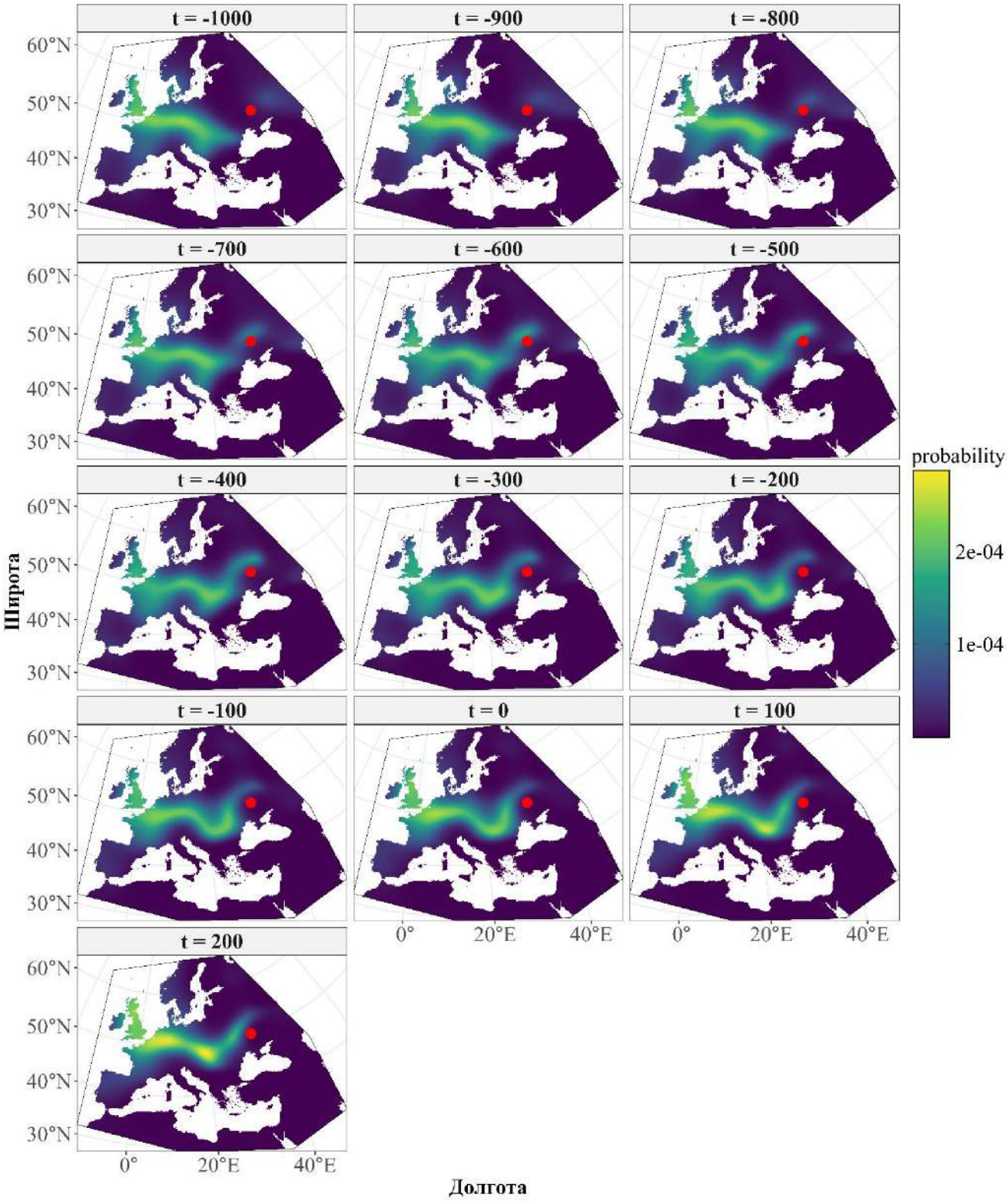


Рисунок 3.42 – Визуализация результатов анализа mobest в конфигурации «absolute» (search_time = -1000 – 200) для индивида с радиоуглеродным датированием MJ-37

Необходимо отметить, что в генетический кластер Chern_C вошли ранее исследованные образцы из статьи “North Pontic crossroads: Mobility in Ukraine from the Bronze Age to the early modern period”. Индивиды UKR122, UKR125, UKR126 и UKR129 образовывали генетическую группу UkrIA_Chernyakhiv_1. Из них трое вошли в состав кластера Chern_C и один (UKR122) - в кластер Chern_MixA, показывающий генетическую близость к Chern_C (см. параграф 3.3.5). Для кластера UkrIA_Chernyakhiv_1 была показана возможность проксимального моделирования происхождения на 100 % из группы лесостепного земледельческого населения раннескифского периода (вторая половина VIII – третья четверть VII вв. до н. э.) правобережья Днепра UkrEIA_Scythian_RightDnipro_IllThr (некрополь Медвин) [7].

При проведении F4-статистического анализа в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_C, UkrEIA_Scythian_RightDnipro_IllThr) на расширенной выборке кладальность данной пары не отвергается по отношению к 235 древним популяциям Евразии бронзового и железного веков. Вместе с тем незначимые отклонения ($|Z| < 3$) воспроизводят направление установленного ранее градиента: в отрицательном хвосте (Z до -2,55) концентрируются средиземноморские и ближневосточные группы, с которыми Chern_C демонстрирует повышенное аллельное сходство, тогда как в положительном хвосте (Z до +2,50) – степные группы энеолита и бронзового века (ямная, катакомбная, афанасьевская), к которым ближе UkrEIA_Scythian_RightDnipro_IllThr.

Полученные результаты позволяют рассматривать модель формирования кластера Chern_C на основе локальных восточноевропейских групп при участии южно- и северо-центральноевропейских мигрантов. Последнее независимо подтверждается результатами анализа ancIBD совместно с группами Chern_N, Chern_B и индивидами вельбаркской культуры (рис. 3.43). Результаты показывают наличие общих длинных IBD-сегментов между индивидами групп Chern_C и Chern_N, что указывает на наличие близких генетических связей между двумя кластерами, а также с индивидами вельбаркской культуры с территории памятников Масломеч и Гродек, для которых показано преимущественно североевропейское происхождение [171; 172]. Полученный результат также объясняет присутствие североевропейских линий однородительских маркеров в группе Chern_B, что ранее обсуждалось в параграфе 3.2.1.

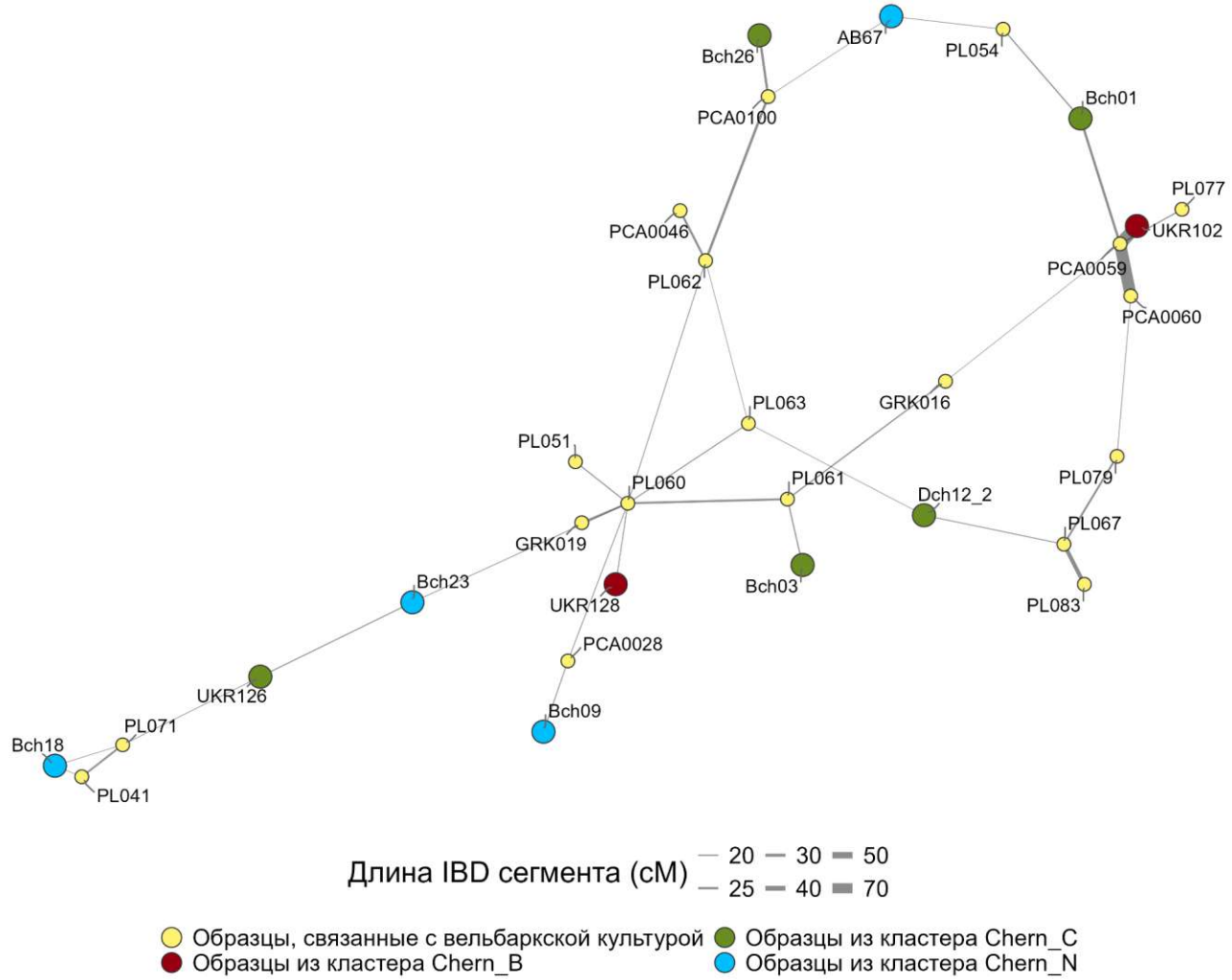


Рисунок 3.43 – Визуализация сетей связей длинных сегментов IBD для выборки, включающей индивидов черняховской культуры из генетических кластеров Chern_N, Chern_C и Chern_B совместно с носителями вельбаркской культурной традиции

Также в пользу состоятельности гипотезы о формировании группы Chern_C на основе локальных восточноевропейских групп говорит обнаружение общего IBD-сегмента у индивида Dch11_2 и индивида I32305, датированного 25–203 гг. н. э. и происходящего с некрополя Више-Гробалья в Сербии (рис. 3.44). Индивид I32305 представляет собой единственный образец из набора данных статьи «A Genetic History of the Balkans from Roman Frontier to Slavic Migrations» [177], для которого qpAdm-модель включает единственный восточноевропейский источник. Его генетический профиль описан авторами как преимущественно восточноевропейский, близкий к профилю раннесредневековых индивидов группы CEE_EarlyMedieval из Западной Венгрии, Чехии, Восточной Австрии и Словакии, сходных с современными восточноевропейскими славяноязычными популяциями.

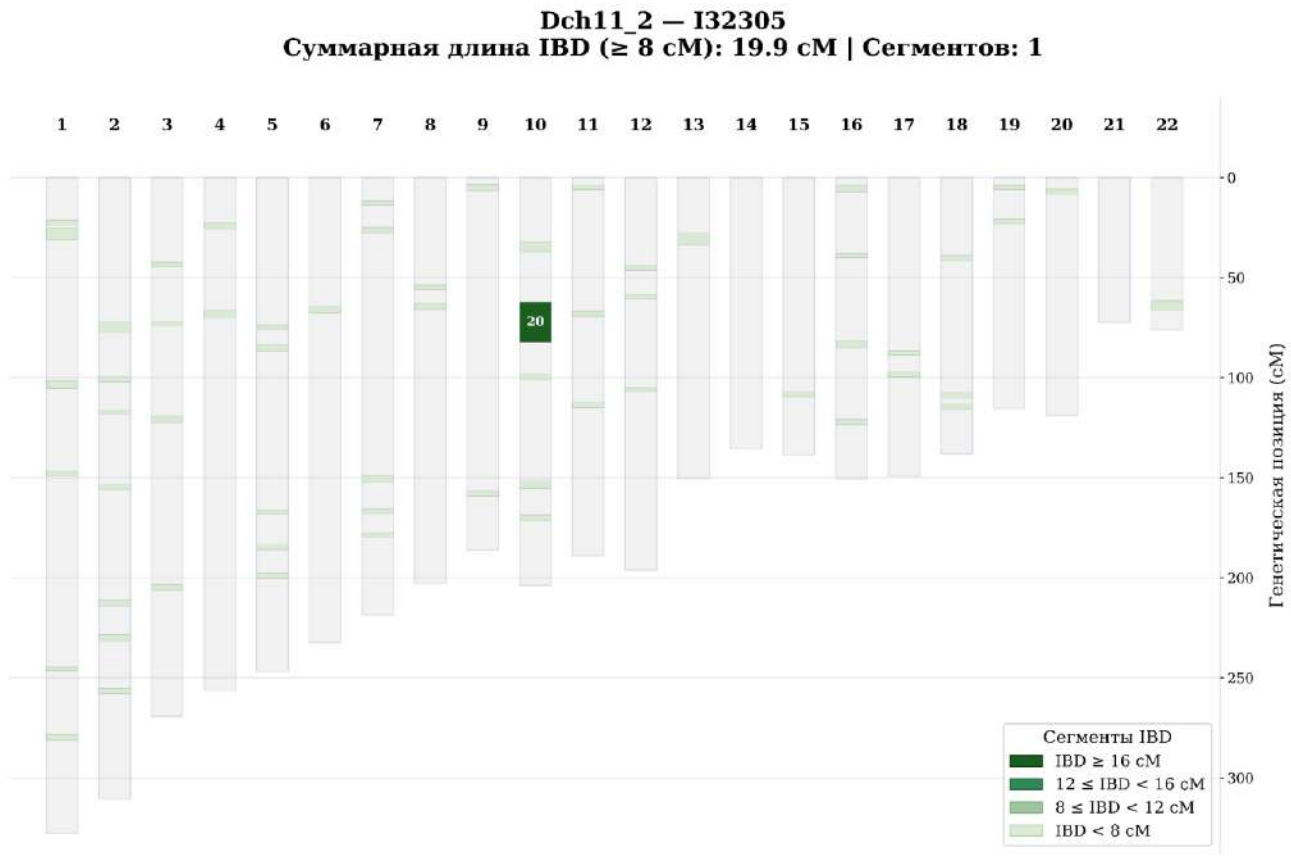


Рисунок 3.44 – Кариограмма локализации IBD-сегментов на 1–22-й хромосомах для пары образцов Dch11_2-I32305

Помимо этого, необходимо отметить, что генетический кластер UkrIA_Chernyakhiv_1, описанный в работе Saag L. с соавторами, также демонстрирует кладальность со средневековой восточнославянской группой белых хорватов (UkrMA_WhiteCroat_Slavs) в F4-тестах. Однако при расширении выборки до кластера Chern_C тест в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_C, UkrMA_WhiteCroat_Slavs) выявляет нарушение кладальности (рис. 3.45). Полученный результат отражает сдвиги сравниваемых профилей вдоль единой оси «Средиземноморье – Восточная Азия». Отрицательный хвост (западносредиземноморские референсные группы, относительно которых Chern_C демонстрирует избыток аллельного сродства) может обусловливаться наличием предположительно гальштатского генетического субстрата кластера, тогда как положительный хвост (группы Восточной Азии) согласуется с малым восточноевразийским компонентом, встроенным в средневековый балто-славянский профиль [170; 268]. Значения статистик в обоих хвостах невелики и свидетельствуют о тонкой дифференциации. Однако существенным ограничением интерпретации является состав самой группы UkrMA_WhiteCroat_Slavs, которая представлена единственным индивидом с территории Звенигорода (1100-1300 гг. н. э.), в связи с чем асимметрия *f4*-статистик для данной пары может отражать особенности отдельного генома.

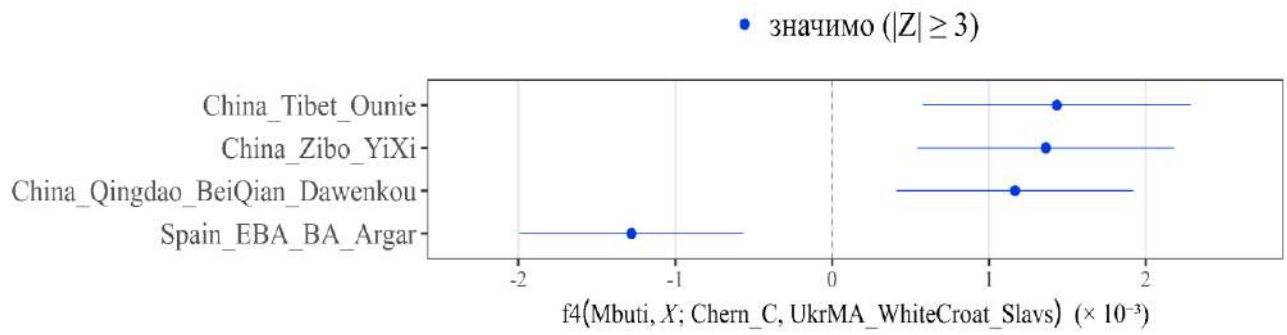


Рисунок 3.45 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_C, UkrMA_WhiteCroat_Slavs). Тестовые группы представлены популяциями бронзового и железного веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

Существенно иная конфигурация наблюдается при сопоставлении Chern_C с группой Moravia_SP – одной из наиболее ранних групп, культурно достоверно принадлежащих к славянскому кругу. Она представлена индивидами, датируемыми VII–X вв. н. э. и непосредственно ассоциированными с памятниками, восходящими к традициям пражской археологической культуры и населением Моравского княжества, образующими однородный кластер балто-славянского типа, максимально близкий к современным западным славянам [128]. Полученный результат демонстрирует, что группа Moravia_SP несёт больше аллелей, характерных для балтских групп (Latvia_LBA_FlatGraves, Z = +3,22), тогда как Chern_C тяготеет к средиземноморско-ближневосточным группам (рис. 3.46).

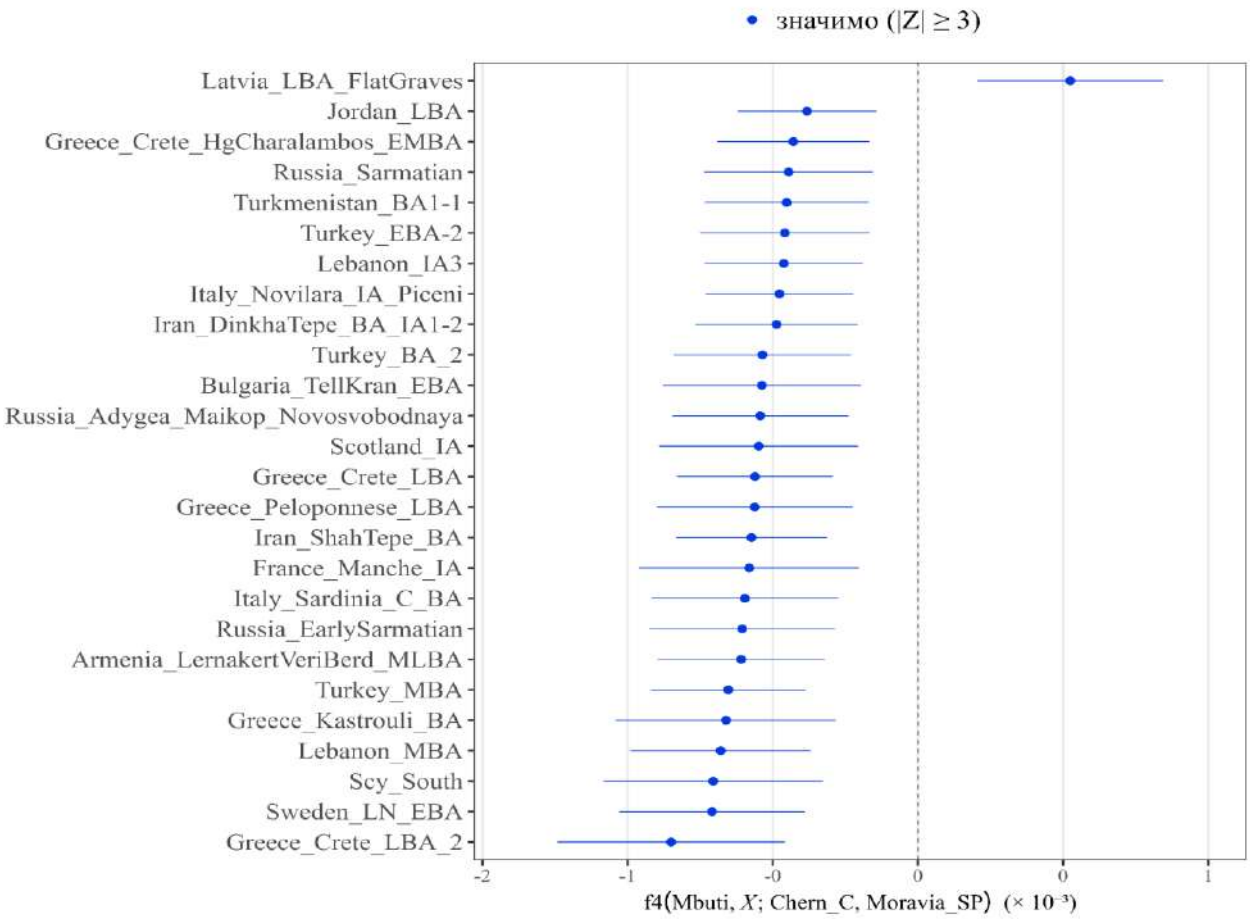


Рисунок 3.46 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_C, Moravia_SP). Тестовые группы представлены популяциями бронзового и железного веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

При проведении дополнительных популяционно-генетических анализов со средневековыми славянскими группами, представленными индивидами с чёткой культурной славянской атрибутикой, была выявлена схожесть генетических профилей кластеров Chern_C и Rus_SWest из препринта «Genetic history of Rus'» [111] (рис. 3.47).

Однако при проведении анализа кладальности для данной пары выявлено 166 значимых различий для набора из 235 референсных групп (Приложение Е, рис. Е4). Отрицательный хвост охватывает практически весь западноевразийский спектр с максимумом в средиземноморско-балканском регионе, тогда как положительный хвост образуют группы Юго-Восточной Азии (Vietnam_BA_DongSon, Z = +9,17). Данная конфигурация свидетельствует о статистически значимом генетическом различии генетического кластера Rus_SWest, выделенном среди средневекового населения Руси, и черняховского кластера Chern_C при возможном наличии у них общих элементов локального субстрата.

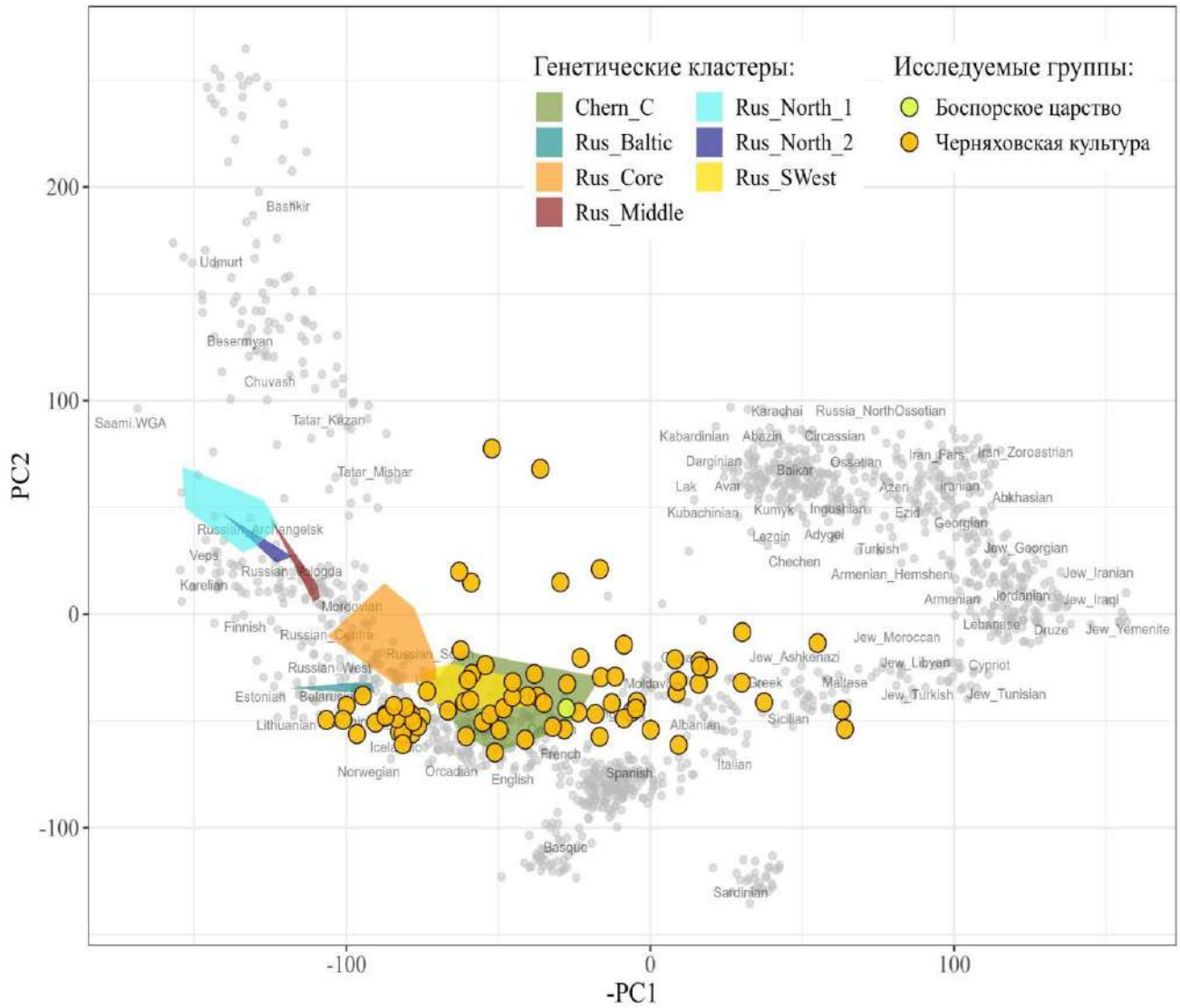


Рисунок 3.47 – Совместная визуализация результатов PCA для выборки черняховской культуры и генетических групп славян с территории Древней Руси

Вместе с тем обнаружение общего IBD-сегмента длиной 21,6 cM между индивидом Dch12_2 (Chern_C, V в. н. э.) и индивидом DB65 из группы Rus_SWest (XI–XIII вв.) при высоком качестве импутации обоих геномов (96-99 %) свидетельствует о наличии общего генетического анцестрального субстрата у индивидов (рис. 3.48).

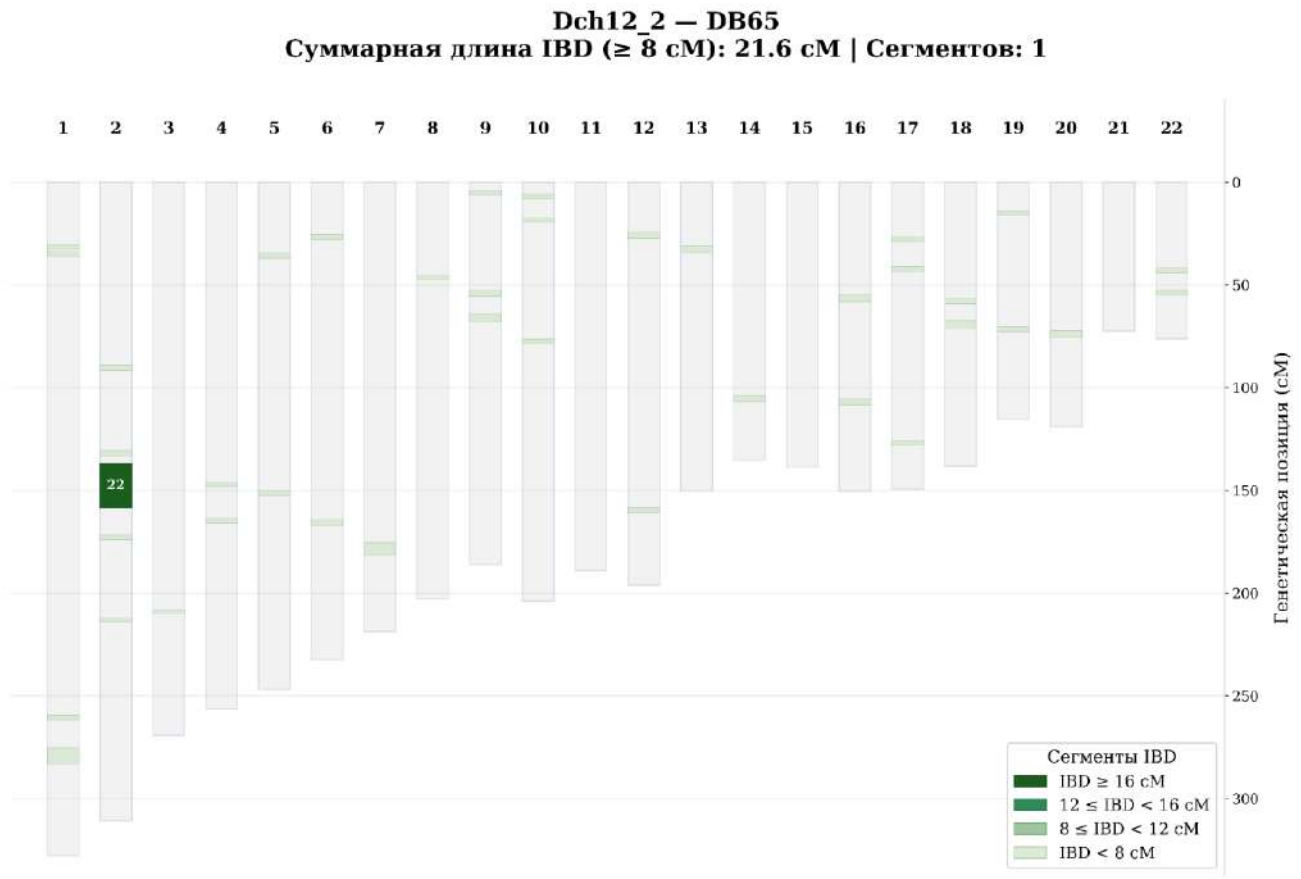


Рисунок 3.48 – Кариограмма локализации IBD-сегментов на 1–22-й хромосомах для пары образцов Dch12_2-DB65

Таким образом, комплекс результатов анализов *f3*-, *f4*-статистик, попарных тестов qpWave, однородительских маркеров, анализа IBD и пространственно-временного моделирования позволяет рассматривать кластер Chern_C как метисное образование черняховского времени, сформировавшееся на основе локального восточноевропейского субстрата с участием южноевропейских и северо-центральноевропейских мигрантов. Генетические связи с центральноевропейскими группами подтверждаются однородительскими маркерами и длинными IBD-сегментами, включая контакты с носителями вельбаркской культурной традиции балтийско-германского происхождения, а также с носителями восточноевропейского профиля на среднедунайском пространстве в римское время (I32305). Вместе с тем профиль Chern_C принципиально различается от профилей средневековых славянских групп. Славянские группы несут избыток аллелей характерных для групп балтийского происхождения и отличаются большим сродством с восточноевразийскими группами компоненты, тогда как Chern_C тяготеет к средиземноморско-ближневосточным группам, что и обусловливает нарушение кладальности в *f4*-тестах. Обнаружение отдельных общих IBD-сегментов между индивидами Chern_C и восточноевропейскими индивидами

(Dch11_2-I32305, Dch12_2-DB65) свидетельствует о сохранении отдельных линий, вероятно, локального восточноевропейского субстрата в последующих популяциях, однако на данном этапе исследования не позволяет рассматривать Chern_C как часть славянского генофонда либо утверждать его прямую преемственность средневековому славянскому населению.

3.3.5 Генетические кластеры, показывающие связь со степными группами (Chern_S, BK_S, Chern_MixA, BK_Mix)

При проведении анализов PCA и ADMIXTURE, результаты которого описаны в параграфе 3.3.1, было показано, что группы Chern_S и BK_S попадают в единое пространство главных компонент и имеют схожий генетический профиль.

По результатам анализа F3-outgroup статистики совместно с сформированными наборами тестовых популяций бронзового (142 тестовые группы) и железного (98) веков, обе группы демонстрируют выраженное наличие общего генетического дрейфа с группами степного происхождения бронзового века (Russia_Samara_LBA_Srubnaya, Russia_Samara_MBA_Poltavka, Kazakhstan_MLBA_Fedorovo, Russia_Chelyabinsk_MLBA_Sintashta, Russia_Andronovo, Russia_Altai_Afanasievo, Moldova_EBA_Yamnaya_core и др.), а также с западноевропейскими популяциями, имеющими повышенные показатели примесей анцестрального степного генетического компонента, например, группы железного века с наибольшими показателями *f3* France_HautsdeFrance_IA, France_Manche_IA, France_GrandEst_Aube_IA (рис. 3.49) [238].

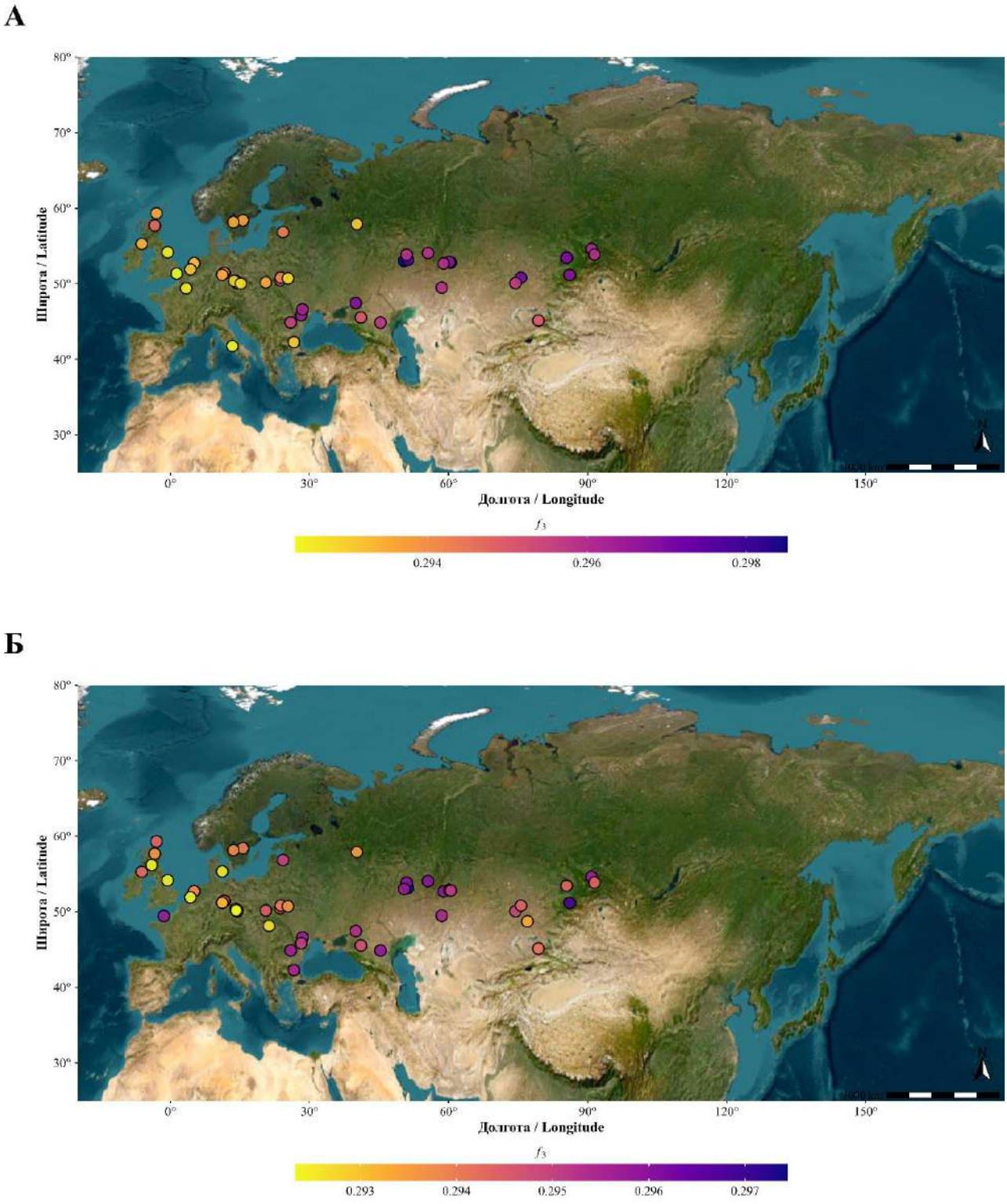


Рисунок 3.49 – Визуализация результатов анализа F3-outgroup для групп Chern_S (А) и BK_S (Б) совместно с 50 древними группами бронзового и железного веков, показывающими наибольшие значения *f3*. На карте отмечены места происхождения рассматриваемых групп

Результаты анализа направленного на определение кладальности в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_S, BK_S) не показали результатов, достигающих порога значимости

|Z| > 3. Единственный тест, превышающий порог |Z| > 2 (Turkey_Ancient-1, Z = +2.18), не значим. Таким образом, ни одна из референсных популяций не разделяет значимо больше аллелей ни с одной из сравниваемых групп. В рамках данного набора данных группы Chern_S и BK_S выглядят идентично, что согласуется либо с их общим происхождением, либо с различиями, которые слишком малы или неуловимы для их выявления с помощью статистики *f4* при анализе с сформированным набором тестовых групп.

По результатам проведения неконтролируемого ADMIXTURE наиболее сходные генетические профили с группами Chern_S и BK_S выявляются в группах сармат с территории России и Казахстана, а также у групп европейских скифов, что согласуется с результатами F3-outgroup статистики (рис. 3.50).

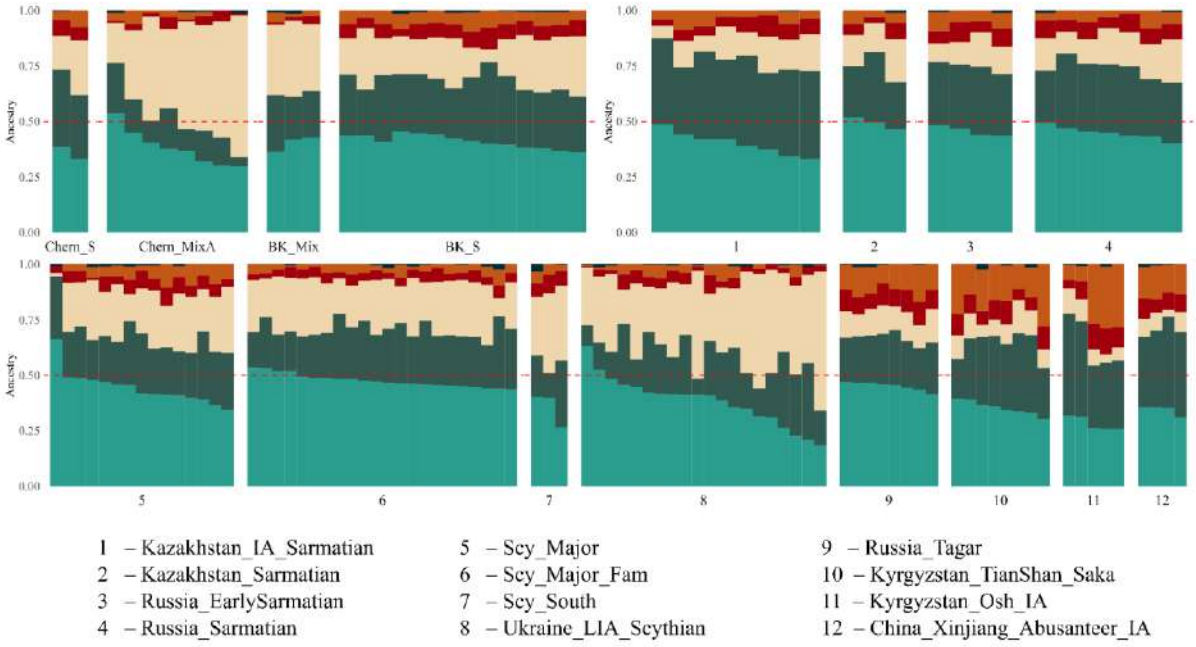


Рисунок 3.50– Визуализация результатов анализа ADMIXTURE для групп Chern_S, BK_S, Chern_MixA и BK_Mix совместно с популяциями железного века и римского времени. Названия групп на рисунке соответствуют номенклатуре, принятой в базе данных AADR v.66.0 и в статьях-первоисточниках

При сравнении со скифо-сарматскими группами наблюдается явное различие в процентном соотношении примеси неолитических фермеров (NF) – в скифских популяциях средний процент содержания компонента = 26.5 %, в то время как у сарматских групп - 13.28%. Индивиды в группах Chern_S и BK_S показывают усреднённые значения – 19.23% и 19.97% соответственно.

При оценке аллельного сходства с группами скифо-сарматского круга кластеры Chern_S и BK_S демонстрируют статистическую симметрию с группами Scy_South, UkrEIA_Scythian_SivDon_Nom (на рисунке 3.50 входит в состав группы Ukraine_LIA_Scythian), Russia_Sarmatian и Russia_EarlySarmatian. Наименьшее аллельное сходство как для группы Chern_S, так для BK_S выявлено с Russia_Bashkortostan_EIA2_PyanyBor, а также центральноазиатских групп скифского круга - Kyrgyzstan_TianShan_Saka, Kazakhstan_Saka и Kazakhstan_EIA_Tasmola (рис. 3.51).

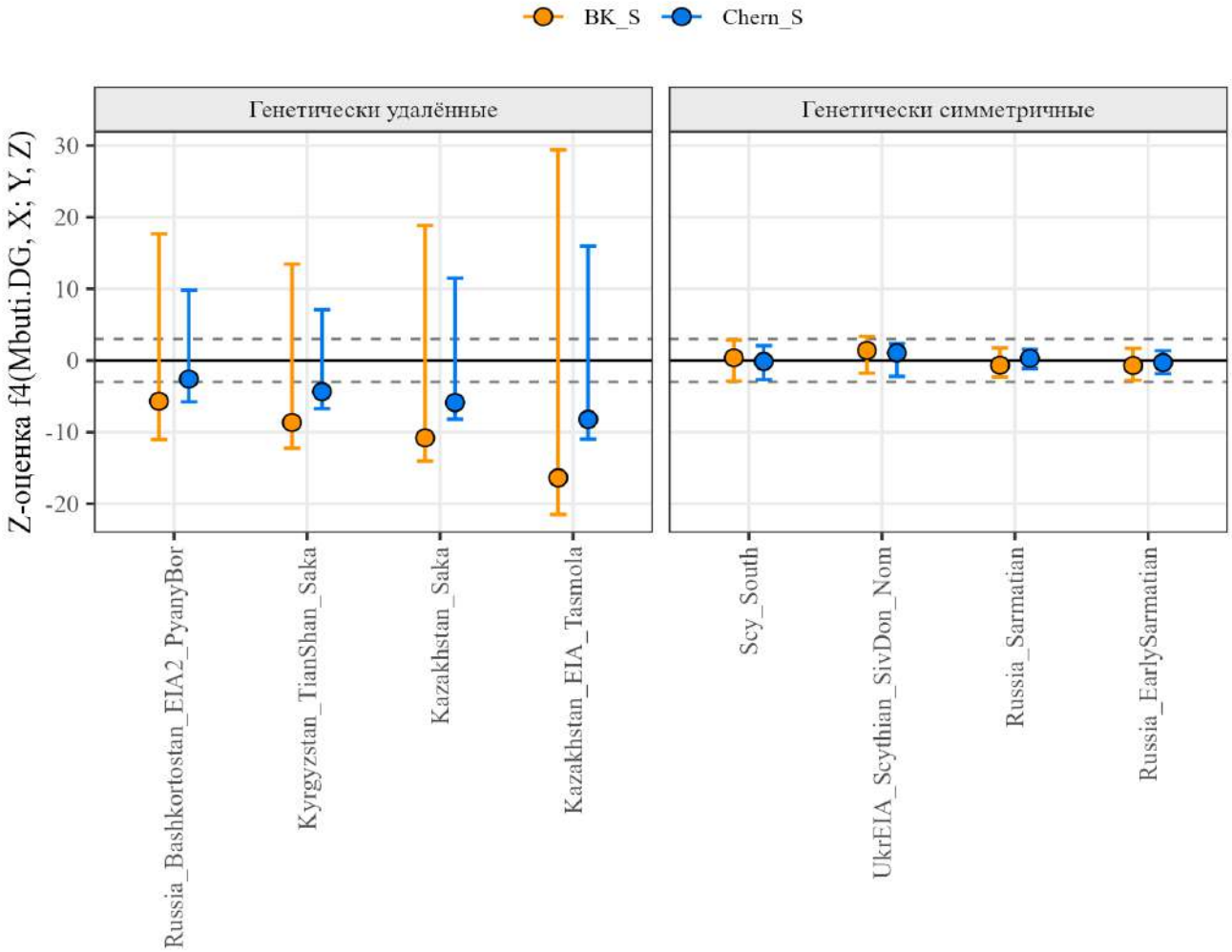


Рисунок 3.51 - Визуализация медиан Z-оценок F4-статистики для групп Chern_S и BK_S с группами скифо-сарматского круга.

Полученные данные свидетельствуют о том, что степной компонент в генетическом профиле групп Chern_S и BK_S связан преимущественно с населением Северного

Причерноморья и Подунавья скифской эпохи, а не с восточными (центральноазиатскими) ветвями скифского культурного круга.

Для проверки наличия генетического родства групп Chern_S и BK_S с сарматским и скифскими популяциями Европейской части Понто-Каспийской степи был проведён анализ ancIBD. Отдельно рассматривались группы сарматского культурного круга и отдельно скифского. В первый набор данных были внесены образцы из работ Damgaard P. [135], Saag L [191], Schütz O. [113] и Järve M. [8].

Результаты анализа ancIBD свидетельствуют о наличии общих IBD-сегментов (≥ 16 cM) между индивидами Dch08 из группы Chern_S, индивидами Fan64, Fan78, REG05 и REG06 из группы BK_S и представителями сарматского культурного круга, географическое распространение которых охватывает территорию от Южного Урала до Среднего Подонья и Карпатского бассейна (рис. 3.52). К числу таких образцов относятся индивиды DA139 (могильник Чеботарёв V, Ростовская область) и DA143 (могильник Несветай IV, Среднее Подонье), представляющие сарматов Понто-Каспийского региона I–III вв. н. э., а также индивид DA26 из кургана Бестамак 138 (Костанайская область, Казахстан), характеризующий западно-казахстанский сарматский контекст [135]. Образцы MJ-41, MJ-43 и MJ-56 из могильников Авласово, Сибай-1 и Переволочан-2 (Башкортостан), отнесённые к группе ранних сарматов Южного Урала, и индивид TIV-9 позднесарматского периода из могильника Тисавальк (Венгрия) демонстрируют связь с исследуемыми группами в пределах всего хронологического и географического диапазона сарматской исторической общности.

Выявленные связи следует рассматривать на фоне данных о выраженной генетической однородности сарматских популяций. Результаты полногеномного анализа показывают, что индивиды сарматских культур образуют компактный генетический кластер при весьма широком географическом и хронологическом распространении [8, 135]. Обнаружение общих IBD-сегментов между индивидами из генетических кластеров Chern_S и BK_S и сарматскими группами Понто-Каспийской степи указывает на включённость исследуемых групп в сарматскую метапопуляцию. Полученный результат представляет собой прямое генетическое свидетельство в пользу гипотезы об участии групп, генетически связанных с сарматскими популяциями, в формировании черняховского социума, а также согласуется с представлениями о сарматизации как о важном историко-культурном процессе, происходившем в Боспорском царстве.

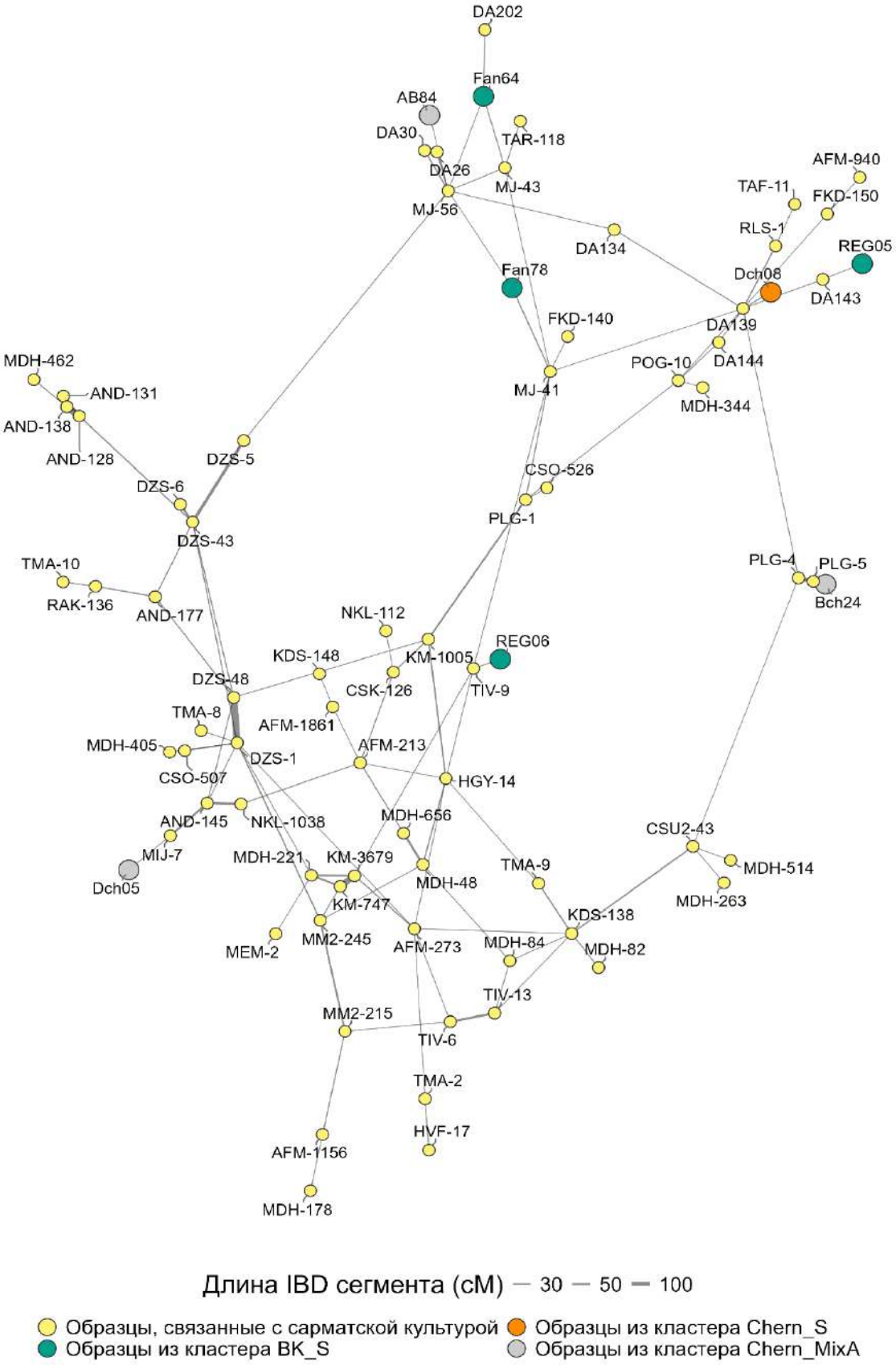


Рисунок 3.52 – Визуализация сетей связей длинных сегментов IBD для выборки, включающей индивидов черняховской культуры из генетических кластеров Chern_S, BK_S, Chern_MixA и носителей сарматской культурной традиции

Необходимо также отметить результаты анализа ancIBD для индивидов из кластера BK_S, совместно с индивидами, принадлежащими скифской культурной традиции. Так, для индивидов Fan78 и REG06 помимо связи с сарматскими популяциями, были выявлены длинные общие сегменты IBD с представителями скифской культуры с территории современной Воронежской области (Колбино I) [110] (рис. 3.53).

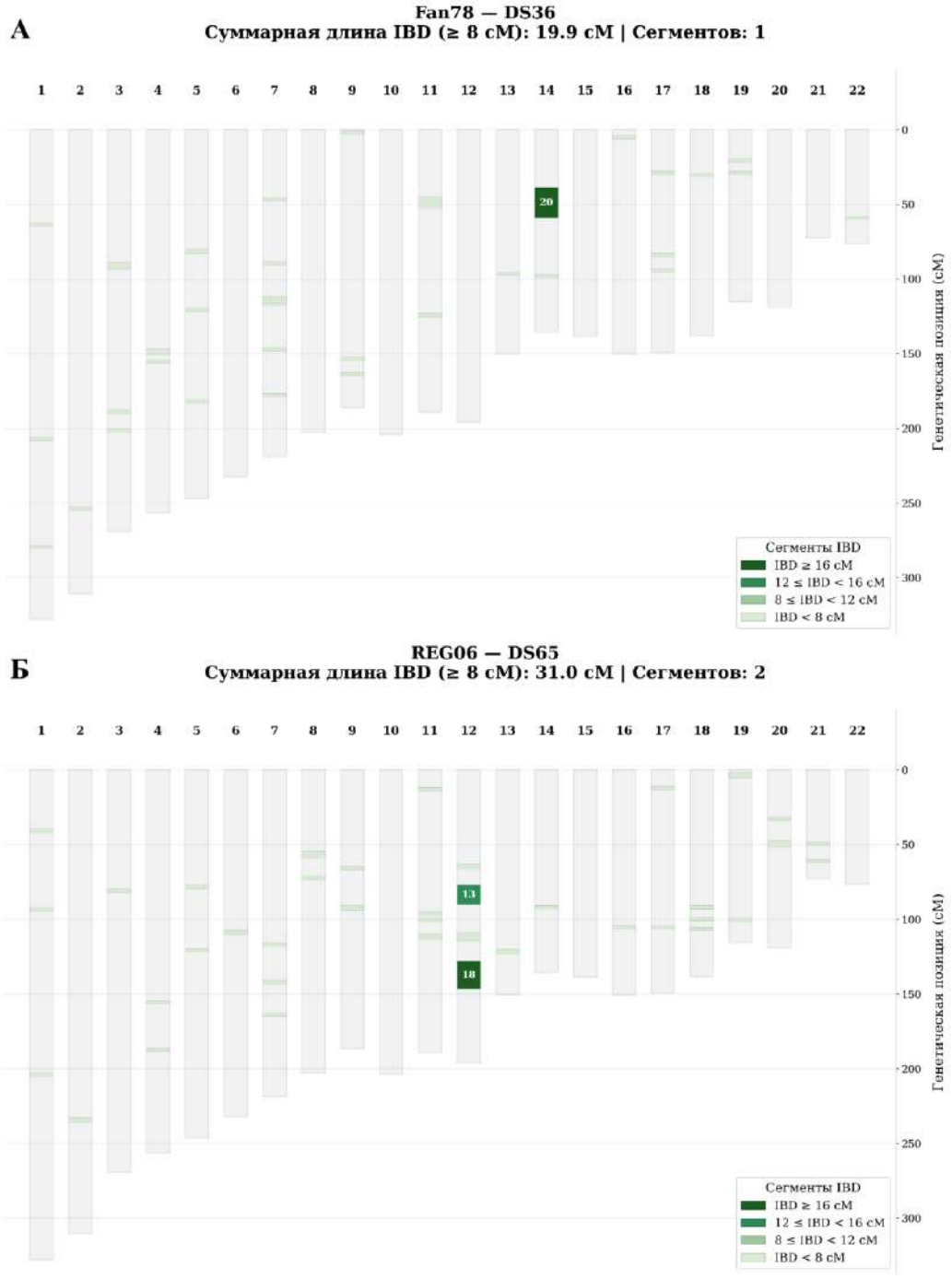


Рисунок 3.53 – Кариограмма локализации IBD-сегментов на 1–22-й хромосомах для пар образцов Fan78-DS36 (А), REG06-DS65 (Б)

Образцы DS36 и DS65 (генетическая группа Scy_Major) датируются ~350 г. до н. э., что является хронологически синхронным отрезком времени существования индивида REG06, который был захоронен на территории некрополя Елизаветовского городища. В приложении Б говорится, что данный памятник представлял собой по мнению ряда авторов крупное скифское поселение. Полученный результат подтверждает наличие генетической связи населения данного памятника с донскими скифами. При этом связь с индивидом TIV-9 позднесарматского периода может отражать миграционные процессы, происходившие на территории Восточной Европы в римский период. В параграфе 2.2.2 была показана связь по материнской линии между индивидом REG09 и представителем вельбаркской культуры с территории Центральной Европы, а также упомянуты ранее полученные результаты увеличения доли примеси степного компонента у представителей данной культуры на поздних этапах её существования, что косвенно свидетельствует в пользу данного предположения.

Для индивида Fan78 (BK_S) помимо связей с сарматской метапопуляцией выявлен длинный IBD-сегмент с образцом DS36 из генетического кластера Scy_Major – классическим скифом Среднего Подонья. Сегмент длиной 19,9 cM (≥ 16 cM) локализован на хромосоме 20 (рис. 3.53). Хронологический интервал между образцами составляет ~600–700 лет. Поскольку обнаружение общего целого сегмента такой длины при рассмотрении наличия общего предка за подобный срок маловероятно, выявленный сегмент следует интерпретировать как проявление фонового (популяционного) IBD - следствие эндогамной структуры степных популяций с множественным далёким общим происхождением, аналогично описанному для связей между носителями шнуровой керамики и ямной популяцией, разделявшими сегменты 12-25 cM при обязательно древнем общем предке [221]. Полученный результат может свидетельствовать в пользу двукомпонентной модели формирования степных групп Подонья, включающей как группы сарматского, так и группы скифского генного пулов. Показательно, что данная реконструкция согласуется с ранее установленной близостью группы BK_S как со скифской группой Scy_South [110], степная составляющая которой восходит к андроновскому бронзовому и среднедонскому субстрату поздней бронзы, так и с группой UkrEIA_Scythian_SivDon_Nom [7], сформированной преимущественно на основе местного понто-каспийского генного пула эпохи бронзы, а также с группами сарматов Южного Урала (Russia_Sarmatian, Russia_EarlySarmatian). Следует отметить, что в работе Л.Сааг и соавторов [7] продемонстрирована генетическая преемственность между скифским и сарматским населением бассейна Северского Донца: сарматский индивид UkrIA_Sarmatian_SivDon (I–III вв. н. э.) в проксимальной одноисточниковой qpAdm-модели реконструируется на 100% от группы UkrEIA_Scythian_SivDon_NomEl, что указывает на локальную преемственность степного компонента в данном регионе. Однако для

уверенного утверждения данного вывода необходимо проведение серий анализов qpWave и qpAdm (дистальное и проксимальное моделирование).

Среди групп с наиболее близким генетическим профилем также выделяются Chern_MixA и BK_Mix, которые в пространстве главных компонент занимают общее генетическое пространство. Анализ F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_MixA, BK_Mix), где тестовые популяции были представлены 235 группами бронзового и железного веков, показал только один статистически значимый результат: для Chern_MixA обнаружено смещение в сторону группы Greece_Kastrouli_BA (Z = -3.12) При этом, направление незначимых отклонений систематично: группа Chern_MixA смещена в сторону средиземноморских популяций, а BK_Mix - степных.

Следует отметить, что для образцов из группы Chern_MixA при проведении анализа ancIBD выявлена связь с сарматской метапопуляцией (рис. 3.52), а также общие длинные IBD-сегменты с индивидами из популяции донских скифов с территории современной Белгородской области (рис. 3.54). Так, для пары Bch14-DS44 выявлен единичный сегмент суммарной длиной 16,7 cM (порог ≥ 16 cM), локализованный на 17-й хромосоме. В контексте проведённых популяционно-генетических исследований данный результат может рассматриваться как косвенное свидетельство участия степного (скифского) субстрата в формировании рассматриваемого генетического кластера, согласуясь с ранее описанными IBD-связями группы BK_S с популяцией скифов Среднего Подонья.

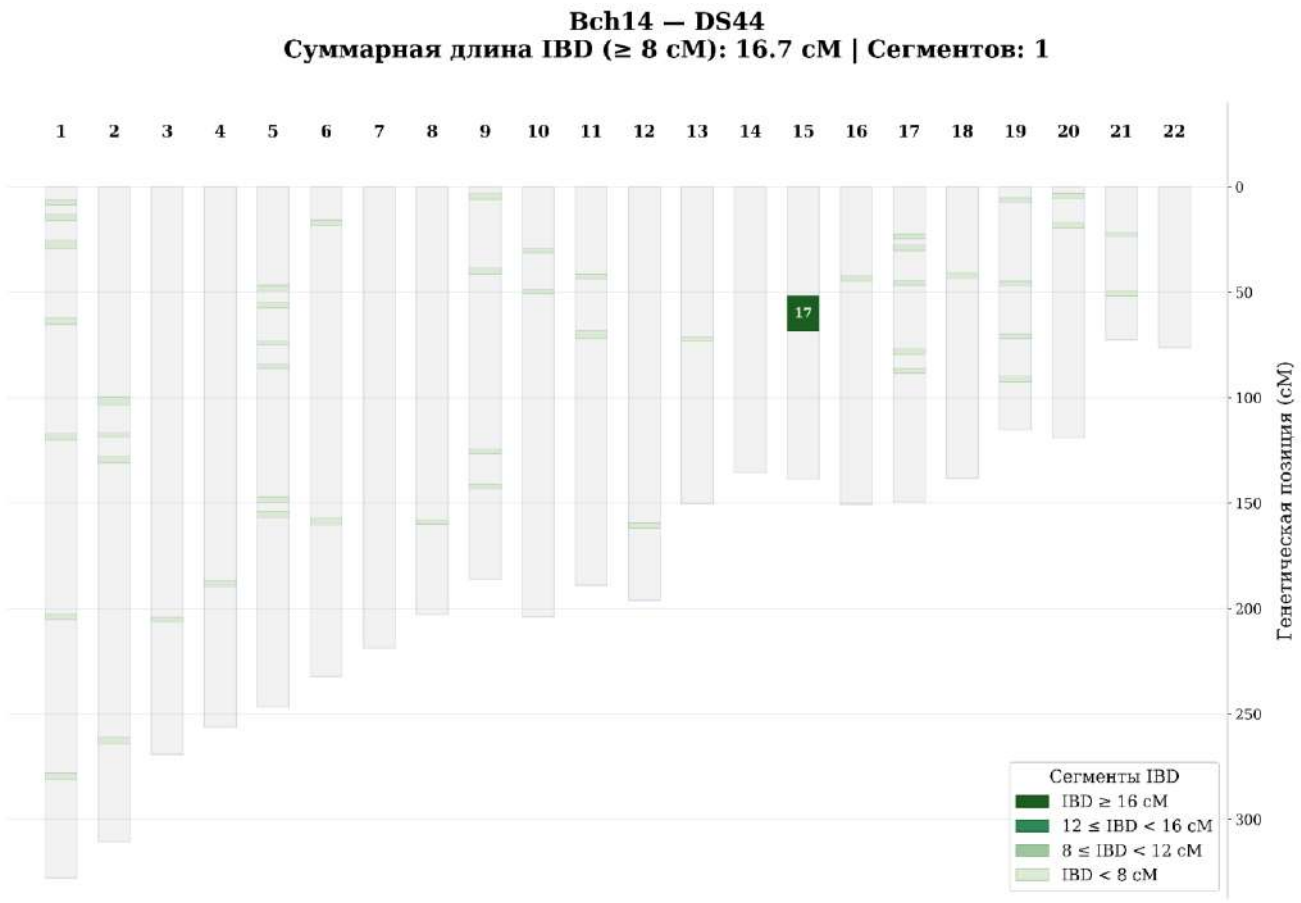


Рисунок 3.54 – Кариограмма локализации IBD-сегментов на 1–22-й хромосомах для пары образцов Bch14-DS44

3.3.6 Генетический кластер Chern_J

Анализ статистики f_3-outgroup для кластера Chern_J, занимающего крайнее «южное» положение среди выделенных групп, выявил наиболее высокие значения *f3* при сравнении с популяциями Средиземноморья и Балкан, что согласуется с ранее проведённым анализом ADMIXTURE, показавшим повышенное содержание компоненты неолитических фермеров (рис. 3.56).

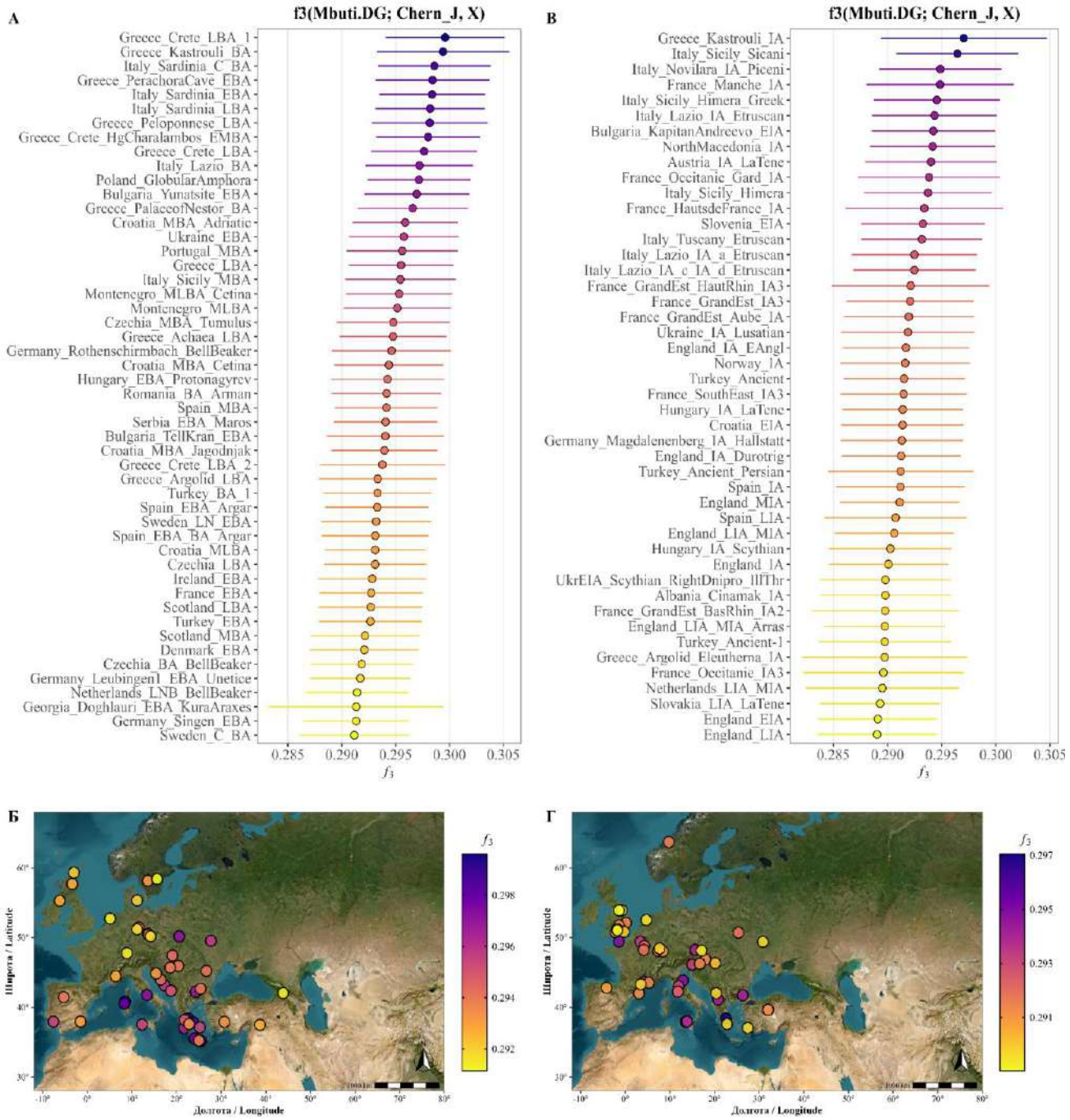


Рисунок 3.56 – Визуализация результатов анализа F3-outgroup для группы Chern_J совместно с 50 древними группами бронзового (А, Б) и железного (В, Г) веков, показывающими наибольшие значения *f3*

Важно отметить, что ранее полученные результаты популяционно-генетического анализа для индивидов UKR, опубликованных в статье “North Pontic crossroads: Mobility in Ukraine from the Bronze Age to the early modern period” и попавших в кластеры Chern_B (UKR045, UKR047, UKR102, UKR128) и Chern_J (UKR049), показывают возможность проксимального моделирования группы на 100% из популяции UkrEIA_ThracianHallstatt [7]. При этом, при проведении теста *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_B, Chern_J) наблюдается явное смещение генетического

кластера Chern_J в сторону популяций средиземноморско-ближневосточного полюса (рис. 3.57). Такую же тенденцию можно наблюдать при проведении теста *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_B, UkrEIA_ThracianHallstatt), где индивиды из группы среднегальштатского периода из несут больше общих аллелей с популяциями Средиземноморья (рис. 3.36).

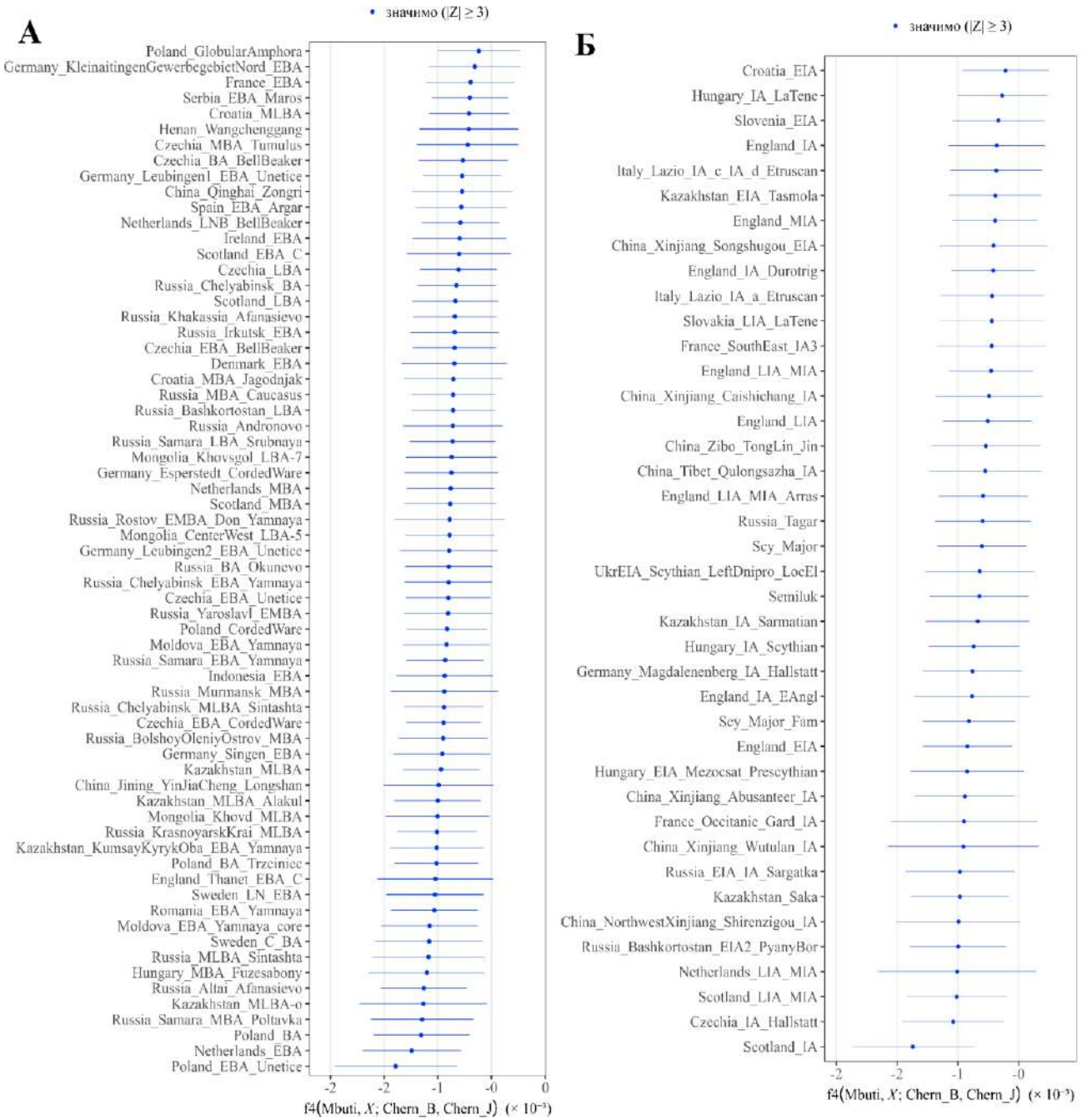


Рисунок 3.57 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_B, Chern_J). Тестовые группы представлены популяциями бронзового (А) и железного (Б) веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

Взаимное положение групп Chern_J и UkrEIA_ThracianHallstatt, оцененное тестом *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_J, UkrEIA_ThracianHallstatt), указывает на избыток аллельного сродства группы из Картала со степным субстратом бронзового века по отношению к Chern_J, тогда как последняя характеризуется дополнительным сдвигом в сторону ближневосточно-средиземноморского генетического полюса (рис. 3.58).

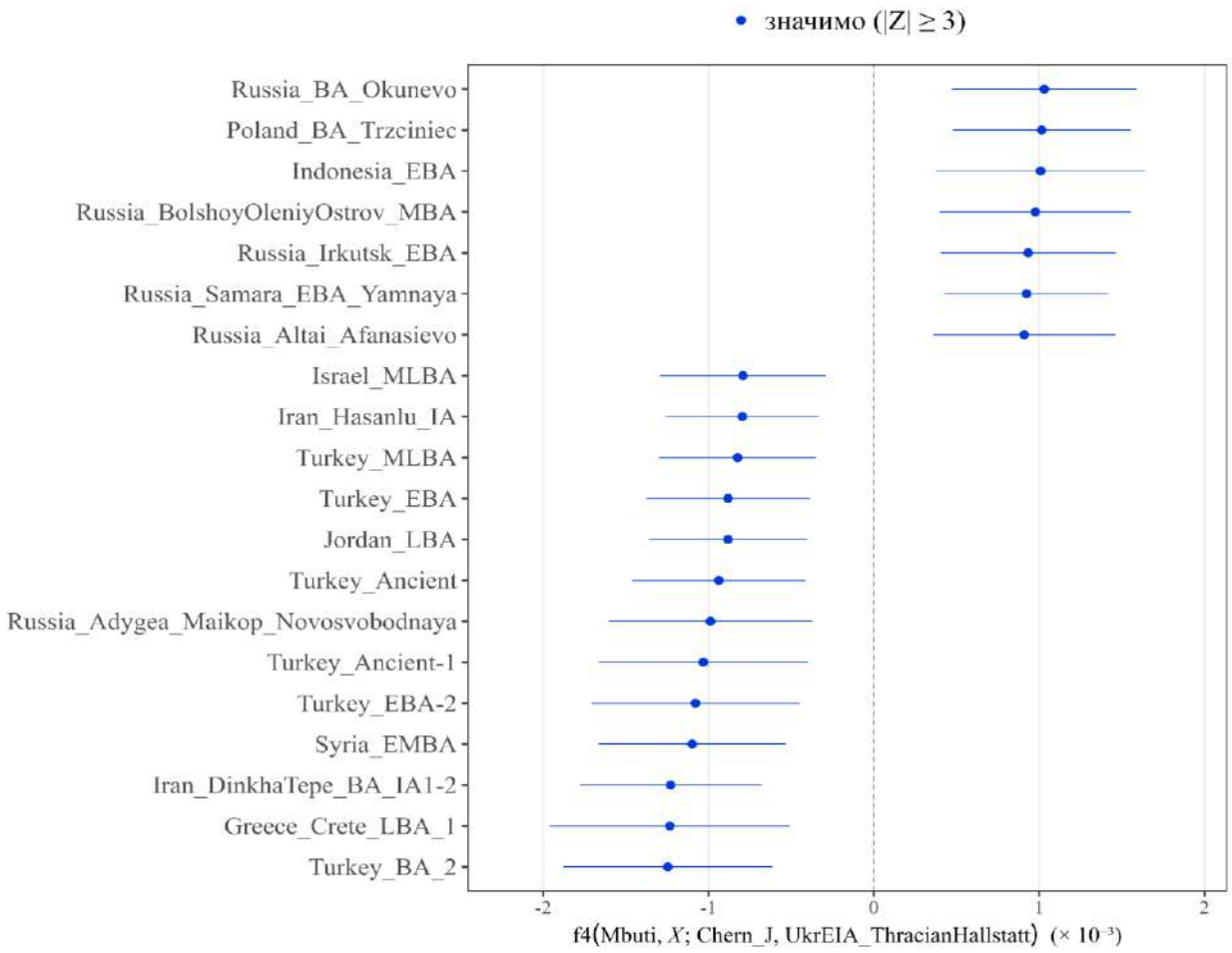


Рисунок 3.58 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_J, UkrEIA_ThracianHallstatt). Тестовые группы представлены популяциями бронзового и железного веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

Полученные в ходе диссертационного исследования результаты и данные, ранее опубликованные для образца UKR049, указывают на наличие общей предковой группы у всех трёх популяций (Chern_B, Chern_J, UkrEIA_ThracianHallstatt) и свидетельствуют об образовании общего генетического клина, в котором Chern_B выступает «западным» концом, а Chern_J – «южным». Также нужно обратить внимание на результат *f3*-outgroup статистики, полученный Saag L. с соавторами, по X-хромосоме для индивида UKR049, которая показала повышенное

аллельное родство с левантийско-анатолийскими ранними земледельцами по сравнению с аутосомным набором данных. Данный результат интерпретируется как следствие преимущественно женской миграции из южноевропейских популяций [7].

Расчёт пространственных вероятностей генетического сходства согласуется с вышеописанными результатами и указывает на южноевропейскую направленность происхождения индивидов из кластера Chern_J. Анализ был выполнен в двух конфигурациях:

1. «relative» – все три индивида из кластера с указанием флага search_time = 0
2. «absolute» – для индивида UKR049, имеющего радиоуглеродную датировку с указанием флага search_timeв хронологическом срезе от 1000 г.до н. э. по 200 г. н. э.

При проведении первого варианта расчётов для всех трёх индивидов максимальные значения probability локализуются на Апенинском полуострове: Bch49 и Bch51 – 13,9° в.д., 42,8° с.ш. (Средняя Италия), UKR049 – 12,1° в.д., 42,0° с.ш. (Центральная Италия) (рис. 3.59).

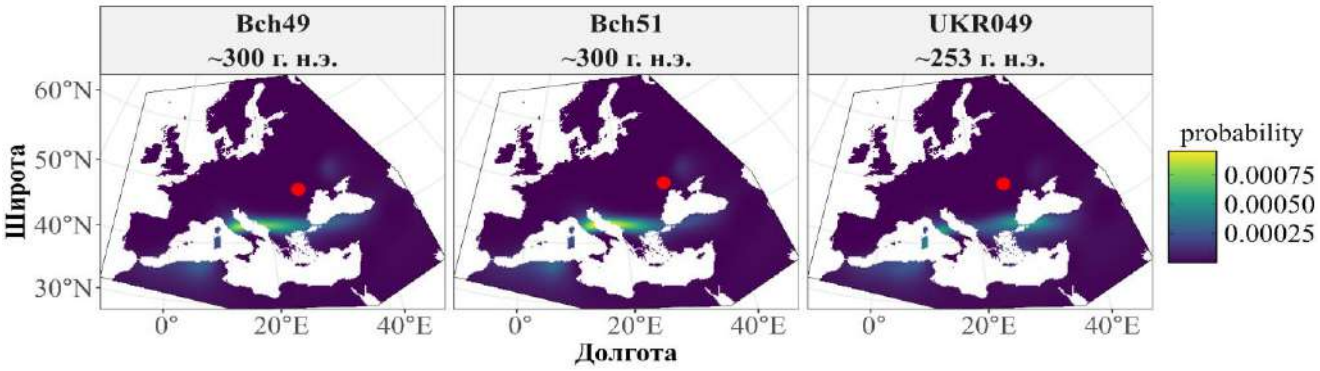


Рисунок 3.59 – Визуализация результатов анализа mobest в конфигурации «relative» (search_time = 0) для индивидов, вошедших в генетический кластер Chern_J.

Траектория индивида UKR049 в абсолютной конфигурации отражает постепенное северо-западное смещение результатов оценки генетического сходства (рис. 3.60). Так, в период X–VIII вв. до н. э. максимум локализован в Эгейском регионе (22,1–25,5° в.д., 37,1–37,2° с.ш.), к V в. до н. э. смещается в Аттику (23,7° в.д., 38,7° с.ш.), в IV–III вв. до н. э. – в Фессалию и Македонию, ко II в. до н. э. – в пределы Албании (22,0° в.д., 40,7° с.ш.). После чего на рубеже эр максимум probability фиксируется в пределах Апенинского полуострова (100 г. до н. э. – 14,0° в.д., 41,2° с.ш.) с последующей стабилизацией в центральной Италии, регионе Лацио (12,1° в.д., 42,0° с.ш.) на срезах 100–200 гг. н. э. Таким образом, расчёты в конфигурации «absolute» для индивида UKR049 согласуется с результатами анализа в конфигурации «relative», что подтверждает внутреннюю согласованность модели.

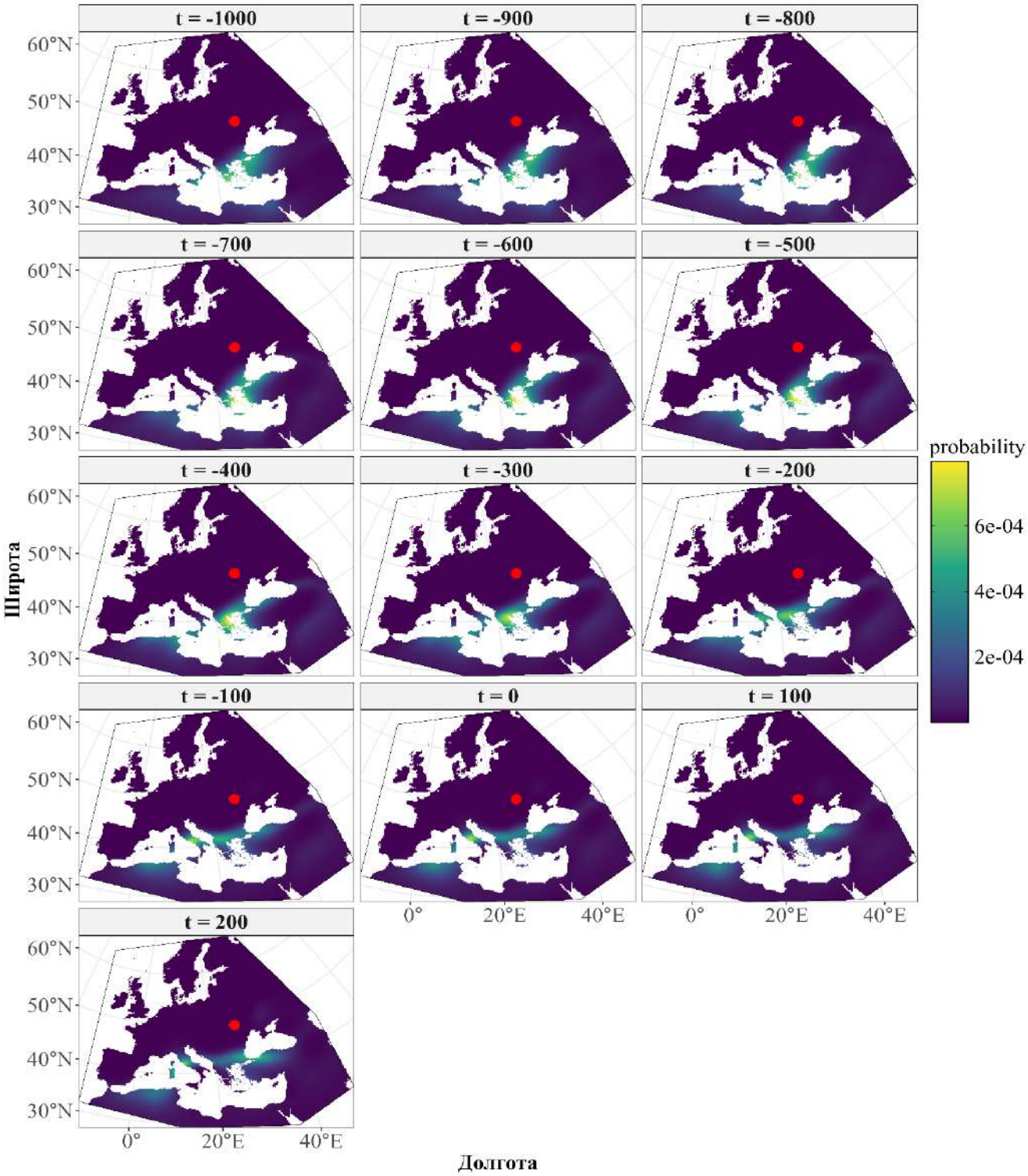


Рисунок 3.60 – Визуализация результатов анализа mobest в конфигурации «absolute» (search_time = -1000 - 200) для индивида с радиоуглеродным датированием UKR049

По результатам анализа ADMIXTURE наиболее сходные генетические профили также фиксируются среди населения средиземноморского региона (рис. 3.61)

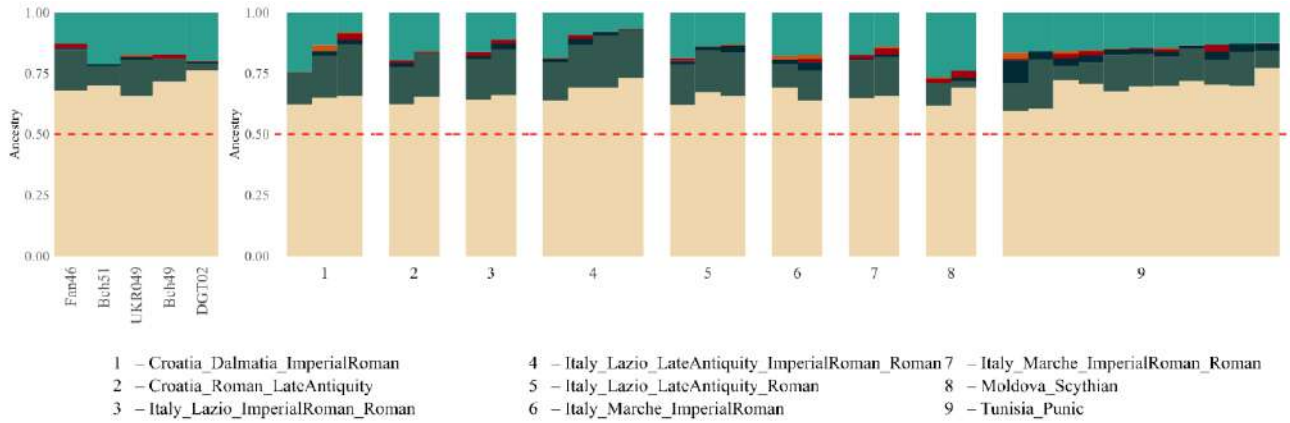


Рисунок 3.61– Визуализация результатов анализа ADMIXTURE для группы Chern_J совместно с популяциями железного века и римского времени. Названия групп на рисунке соответствуют номенклатуре, принятой в базе данных AADR v.66.0. Генетические компоненты соответствуют данным на рисунке 3.27

Следует отметить результат, демонстрирующий сходство генетических профилей и неотвергнутость моделирования происхождения из общего источника для черняховской генетической группы Chern_J и индивида Fan46 (Фанагория, классический период), который по совокупности историко-генетических данных может с осторожностью рассматриваться в контексте принадлежности к средиземноморским группам, в частности к ионийским переселенцам [332]. При проведении теста *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_J, Fan46) значимых отклонений не выявлено ни в одном из сравнений (все значения в диапазоне $|Z| \leq 2{,}6$). Распределение Z-оценок не демонстрирует и систематических смещений: отрицательный и положительный хвосты лишены региональной структуры и объединяют разнородные референсные группы – от северных (Norway_IA, Denmark_EBA, Latvia_LBA_FlatGraves) и степных (Scy_South) до средиземноморско-переднеазиатских (Italy_Sicily_IA_c_Punic, Armenia_Lchashen_LBA, Greece_Achaea_LBA, Israel_LBA), что, вероятнее всего, является признаком статистического шума. Таким образом, индивид Fan46 статистически неразличим от кластера Chern_J относительно всего набора референсных популяций. В контексте исторических событий и хронологического разрыва между носителями черняховской культуры и населением классической Фанагории полученный результат свидетельствует о сближении с группами средиземноморья генетического профиля образца Fan46, что косвенно согласуется с его

предполагаемой связью с ионийскими группами (переселенцами с материковой Греции в Малую Азию.

Таким образом, комплекс результатов, полученных методами *f3*-outgroup, *f4*-статистики, ADMIXTURE, qpAdm-реконструкции (опубликованные данные) и пространственного моделирования mobest, позволяет рассматривать генетический кластер Chern_J как группу преимущественно средиземноморского (южноевропейского) происхождения.

Необходимо отметить, что по результатам qpWave ещё один выделенный кластер Chern_MixB совместно с группами Chern_J и Chern_B показывает, что модель с rank =0 нельзя отвергнуть (рис. 3.18). При проведении F4-статистического анализа для пары Chern_J и Chern_MixB выявлено всего 6 статистически значимых результатов тестов (рис. 3.62).

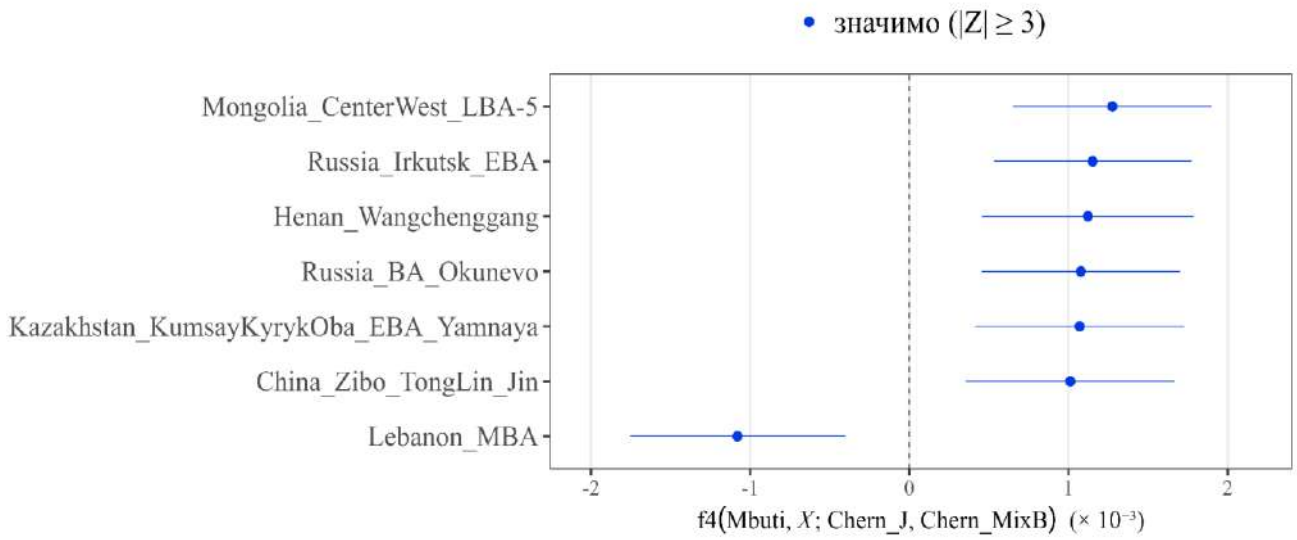


Рисунок 3.62 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_J, Chern_MixB). Тестовые группы представлены популяциями бронзового и железного веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

Направление отклонений систематично. Положительный хвост распределения Z-оценок образован исключительно восточноазиатскими и сибирскими группам, а отрицательный – средиземноморско-ближневосточными группами (Lebanon_MBA, Z = 3.13; Italy_Sicily_Himera_Greek, 2.93; Syria_EMBA, 2.90; Turkey_EBA, 2.86). Полученный результат указывает на сближение группы Chern_MixB со степными группами, а Chern_J – со средиземноморско-ближневосточными.

В паре с Chern_B, напротив, выявлена выраженная асимметрия. Получено 111 значимых положительных результатов при конфигурации теста *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_MixB, Chern_B) при отсутствии отрицательных (рис. 3.63).

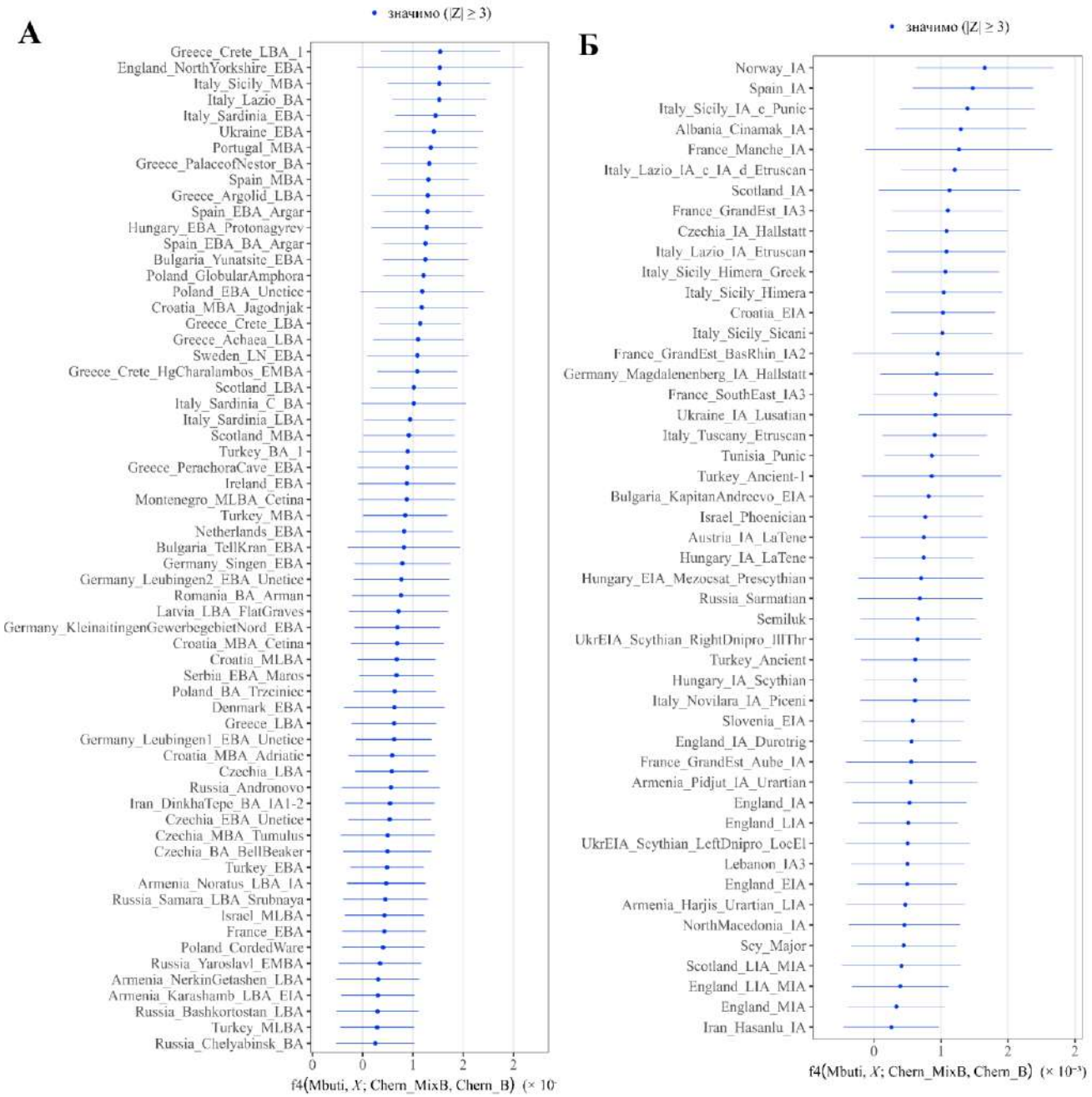


Рисунок 3.63 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_MixB, Chern_B). Тестовые группы представлены популяциями бронзового (А) и железного (Б) веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

Значимые сигналы охватывают европейские группы в широтном диапазоне от Средиземноморья до Балтики, например, Italy_Sardinia_EBA (Z = 6,00), Spain_MBA (Z = 5,62), этруски (Italy_Lazio_IA_c_IA_d_Etruscan, Z = 5,43), Греция бронзового века (Greece_Crete_LBA, Z = 5,16), Poland_GlobularAmphora (Z = 5,38), Norway_IA (Z = 5,08), а также анатолийско-левантийские группы (Turkey_MBA, Z = 4,31; Israel_Phoenician, Z = 4,07). Восточноазиатские и сибирские популяции среди значимых результатов отсутствуют; степные группы представлены лишь единичными умеренными сигналами (Scy_Major, Z = 3,58; Russia_Sarmatian, Z = 3,54). Полученные результаты свидетельствуют о систематически более высоком аллельном сходстве группы Chern_B с популяциями европейского клина от средиземноморских до северо-центральноевропейских, что согласуется с положением групп Chern_B, Chern_MixB и Chern_J в пространстве главных компонент. Три кластера образуют генетический градиент, в котором Chern_B занимает «западную», Chern_J – «южную» позицию, а Chern_MixB (Bch27, UKR121, UKR123) располагается промежуточно, с тенденцией сближения со степными группами, что подкрепляется данными анализа однородительских маркеров (см. параграфы 3.2.1 и 3.3.1).

3.3.7 Генетический кластер Dur_C

Анализ F3-outgroup статистики вида *f3*(Mbuti.DG,X;Dur_C,X), выполненный с использованием 240 референсных популяций, позволил оценить относительную генетическую близость группы Dur_C, ассоциируемой в работе с группой готов-тетракситов и рассматриваемой в контексте культурной связи с восточногерманской частью черняховского социума, к древним популяциям Западной Евразии. В верхней части распределения максимальных значений *f3*-статистики преобладают популяции Южной Европы и Средиземноморья, что указывает на наличие большего числа общих аллелей (по сравнению с другими рассматриваемыми популяциями) с генетической группой Dur_C. Дополнительные, но менее выраженные сигналы выявлены для отдельных групп Центральной Европы и Кавказа (рис. 3.64). Сравнительно высокие значения для Russia_Adygea_Maikop_Novosvobodnaya и Russia_LateMaikop указывают на сложный профиль Dur_C, сочетающий южноевропейское сходство с общей дрейфовой историей, связывающей группу с Центральной Европой, Кавказом и евразийской степью.

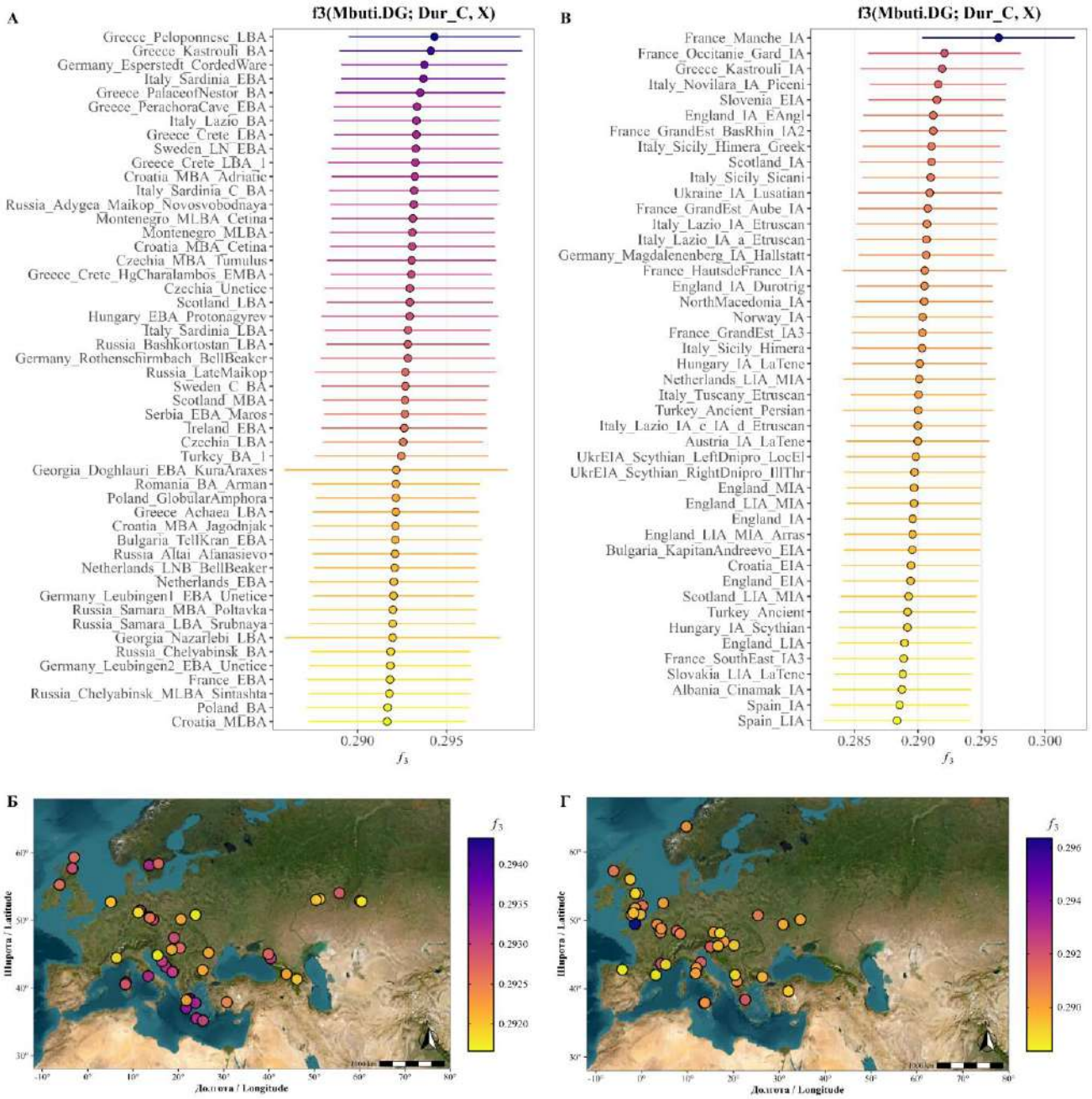


Рисунок 3.64 – Визуализация результатов анализа F3-outgroup для группы Dur_C совместно с 50 древними группами бронзового (А, Б) и железного (В, Г) веков, показывающими наибольшие значения *f3*

В параграфе 3.2.3 для группы Dur_C были выявлены длинные сегменты ROH отдельных индивидов и протяжённые сегменты IBD, объединяющие почти всех индивидов кластера в общую сеть родственных связей. С учётом этого пространственный анализ методом mobest был выполнен только для индивида DGT01 с радиоуглеродной датировкой. Расчёты проводились в конфигурации «absolute» для 17 временных срезов от 1000 г. до н. э. до 600 г. н. э. Максимумы интерполированной вероятностной поверхности генетического сходства преимущественно фиксируются в Закавказье и прилегающих районах Восточной Анатолии (рис. 3.65).

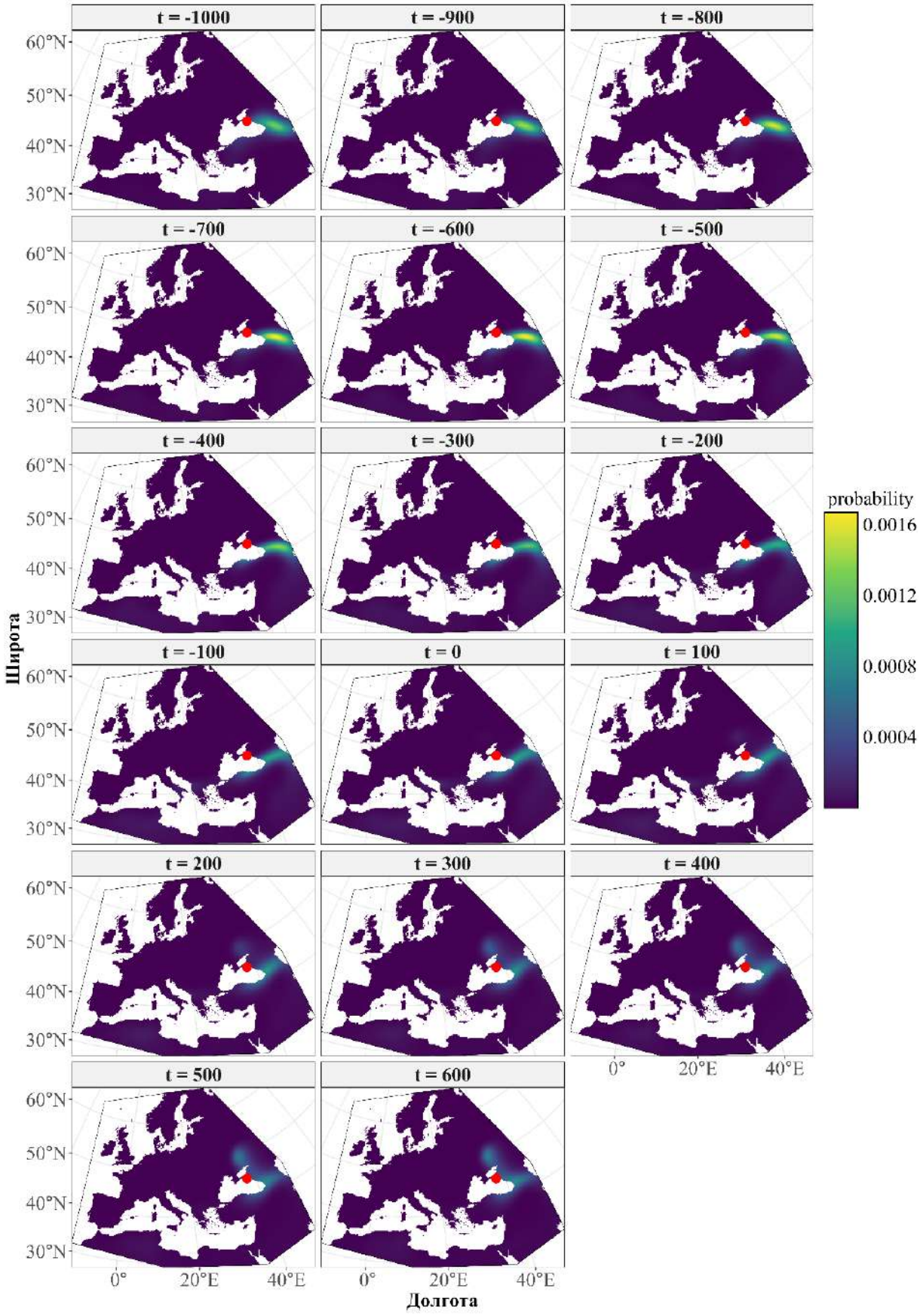


Рисунок 3.65 – Визуализация результатов анализа mobest в конфигурации «absolute» (search_time = -1000 - 600) для индивида с радиоуглеродным датированием DGT01

Для интервала 1000–200 гг. до н. э. максимумы концентрируются главным образом в северо-восточной части Армянского нагорья и бассейне Куры на территории современной Армении и Южной Грузии (44,5–46,5° в. д., 41,1–41,7° с. ш.), тогда как на рубеже эры и в первой половине I тыс. н. э. смещаются в Юго-Западную Грузию и прилегающее грузино-турецкое пограничье (41,9–42,4° в. д., 42,2–42,5° с. ш.).

Ранее анализ главных компонент (PCA) и неконтролируемый ADMIXTURE показал, что группа Dur_C имеет генетический профиль, близкий к профилям групп BK_A и BK_B. При этом, попарный анализ qpWave не отверг модель, в которой Dur_C и BK_A образуют общую кладу относительно использованного набора референсных популяций (см. параграф 3.3.1). Данный результат не доказывает их непосредственное происхождение от единственной общей предковой группы, но указывает на отсутствие статистически различимой дифференциации в рамках применённой модели, в то время как с основными кластерами черняховской культуры (Chern_N, Chern_C, Chern_B) получены результаты указывающие на невозможность формирования данных групп от одного генетического источника. При этом, среди индивидов железного века, для которых доступны геномные данные, были выявлены образцы со сходным распределением генетических компонент среди групп Урартского царства, меот и алан (рис. 3.66).

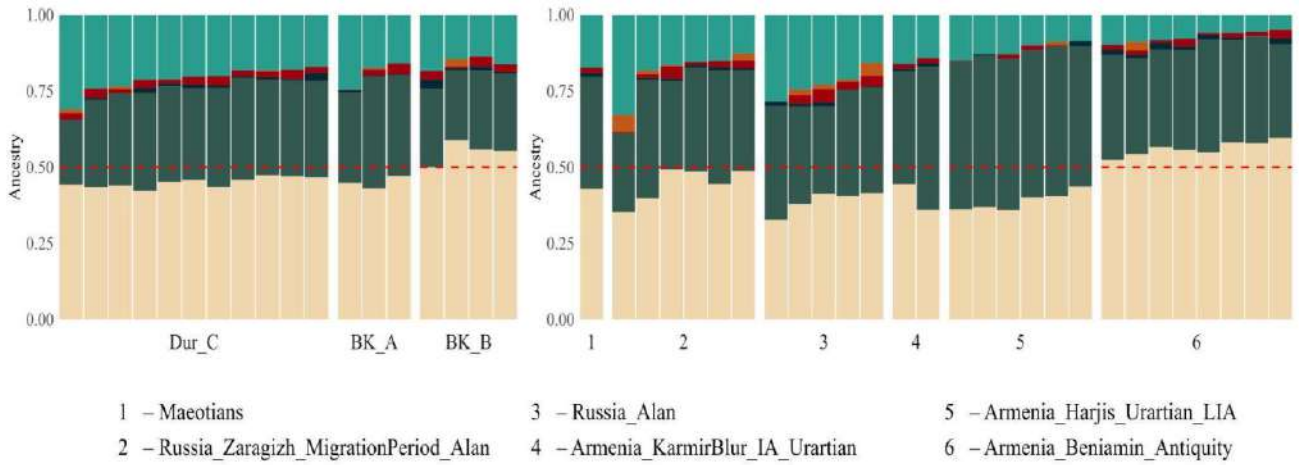


Рисунок 3.66 – Визуализация результатов анализа ADMIXTURE для групп Dur_C, BK_A и BK_B совместно с популяциями и отдельными индивидами железного века. Названия групп на рисунке соответствуют номенклатуре, принятой в базе данных AADR v.66.0 и в статьях-первоисточниках

Анлиз F4-статистики группы Dur_C с пятью популяциями Северного Причерноморья и Предкавказья наиболее близкими как по географо-хронологическому распределению, так и предположительно связанные в историческом контексте (BK_A, BK_B, Meotian, Russia_Alan, Russia_Zaragizh_MigrationPeriod_Alan) выявило выраженную асимметрию дифференциации.

Группы BK_A (0 значимых различий), Meotian (2) и Russia_Zaragizh_MigrationPeriod_Alan (1) статистически неразличимы с Dur_C, что указывает на их принадлежность к единому генетическому континууму (рис. 3.67).

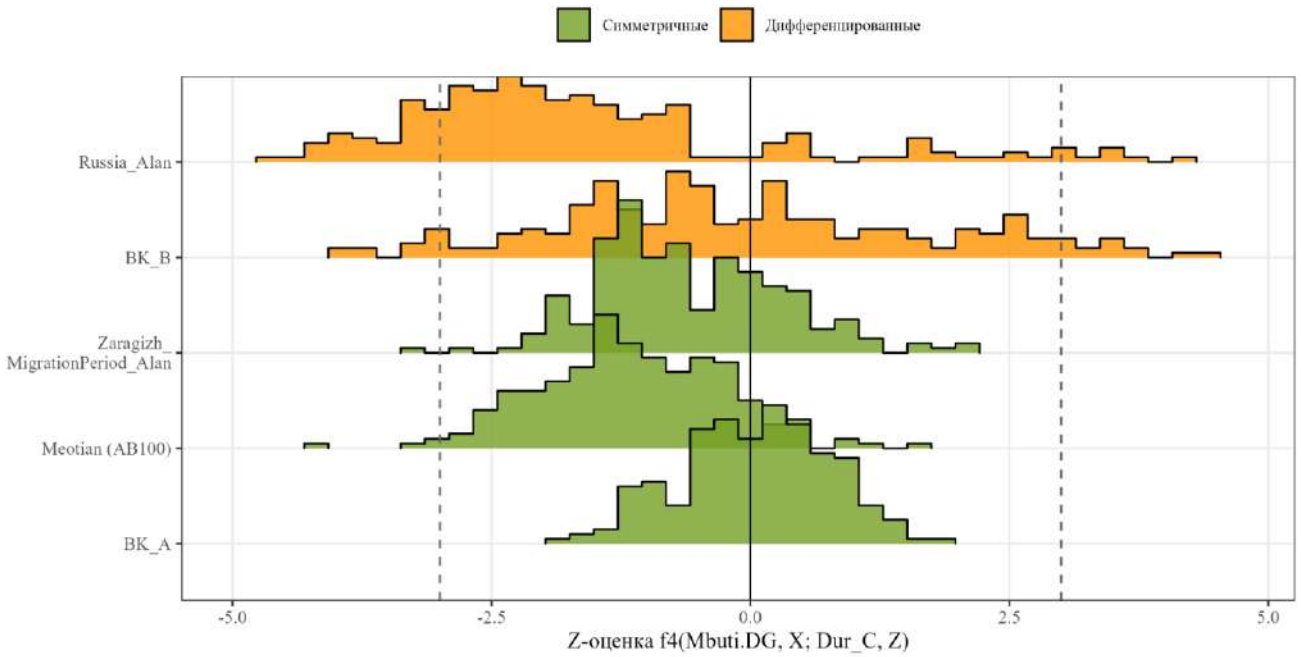


Рисунок 3.67 – Распределение Z-оценок F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG,X;Dur_C,Z) при сравнении Dur_C с боспорскими, аланскими и меотской группами. Для каждой группы Z показано распределение результатов по 217 референсным популяциям X. Отрицательные значения указывают на более тесное родство референсной популяции с Dur_C, положительные – на её более тесное родство со сравниваемой группой Z. Сплошная вертикальная линия соответствует нулевому отклонению, пунктирные линии – порогам |Z|=3. Зелёным обозначены группы, классифицированные как симметричные относительно Dur_C, оранжевым - группы с выраженной дифференциацией.

Группа BK_B демонстрирует двусторонний сдвиг: относительно неё Dur_C ближе к степным и энеолитическим группам (ямные культуры Молдовы и Самары, афанасьевская культура, ранние сарматы), тогда как BK_B ближе к средиземноморским референсам (Сардиния, Крит, Финикия, Фракия), что помещает её на средиземноморском полюсе географо-генетического градиента. Такое смещение от групп Dur_C и BK_A может объясняться внесением дополнительной примеси анатолийских фермеров. В пользу этого предположения говорит присутствие в выборке BK_B индивида Fan47, для которого показано родство с индивидом Fan46, показывающего повышенное аллельное сходство с популяциями средиземноморского региона (см. параграф 3.3.6).

Наиболее выраженная дифференциация получена для Russia_Alan (45 значимых различий). Отрицательный хвост представлен группами Передней Азии, Средиземноморья и

Западной Европы, тогда как положительный исключительно группами Северной и Восточной Азии, что свидетельствует о наличии у алан восточноевразийского компонента, отсутствующего у Dur_C. Совокупно результаты помещают Dur_C в промежуточное положение между средиземноморским полюсом (BK_B) и восточноевразийским полюсом (Russia_Alan), при её статистической неразличимости с боспорской группой BK_A, меотами и зарагижскими аланами (Кабардино-Балкария) периода великих переселений. Концентрация распределения BK_A вблизи нуля отражает отсутствие значимой асимметрии, тогда как широкие распределения BK_B и Russia_Alan с выраженными отклонениями за пределами $|Z| \geq 3$ свидетельствуют о систематических различиях в паттернах распределения общих аллелей. Однако необходимо отметить, что количество покрытых SNV у меотской выборки ввиду представленности группы только одним индивидом снижает разрешение отдельных сравнений и требует осторожности при оценке величины этих различий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённое комплексное историко-генетическое исследование направлено на изучение генетической истории населения черняховской культуры в контексте этнокультурных взаимодействий населения Понто-Каспийской степи и сопредельных регионов.

В ходе работы использована антропологическая коллекция костных образцов индивидов, археологически связываемых с черняховской культурой, группой готов-тетракситов и населением Боспорского царства – носителей эллинской и греко-варварской культурных традиций. Применение малодеструктивной методики отбора костного материала, разработанной в рамках диссертационной работы, обеспечило вовлечение в научный оборот ранее недоступных образцов и, соответственно, расширение эмпирической базы популяционно-генетического анализа. Научная значимость полученного материала обусловлена, прежде всего, расширением географического охвата выборки и включением в неё генетического материала из памятников, ранее не представленных или представленных фрагментарно в мировой научной литературе. Итоговый массив геномных данных, полученных в ходе диссертационного исследования, включает генотипы 99 черняховских и 33 боспорских индивидов, а также 16 индивидов, ассоциируемых с готами-тетракситами.

Совокупность результатов анализов, полученных с использованием методов hapROH, ancIBD, PCA, ADMIXTURE, qpWave, F3- и F4-статистик, а также пространственно-временного моделирования генетического сходства методом mobest, указывает на значительную внутреннюю неоднородность черняховской выборки. Эти данные совместимы с представлением о черняховской культурной общности как об открытой социальной среде, включавшей людей с различными генетическими профилями, и согласуются с точкой зрения о её полиэтничном характере. Анализ аутосомных и однородительских маркеров позволил выделить не менее семи генетически отличных групп, а также выявить выраженные процессы метисации по генетико-географическим линиям Южная Европа – Балтика в рамках одной культурной среды.

Впервые для территории Восточной Европы римского времени выявляется генетически однородная группа (Chern_N), показывающая выраженную генетическую связь с группами Балтийского побережья и с фиксируемым родством с индивидами-носителями вельбаркской культурной традиции. Также в составе черняховской культуры выделены генетические группы, показывающие связь с популяциями балкано-дунайского (Chern_B) и средиземноморско-ближневосточного (Chern_J) регионов. Для группы Chern_J была показана генетическая связь с

отдельными индивидами из фанагорийской выборки, что для последних согласуется с историческими данными о длительных контактах Боспора с населением Средиземноморья.

Наиболее многочисленный генетический кластер (Chern_C) в составе черняховской культуры демонстрирует генетическую связь с восточноевропейскими индивидами железного века и средневековья. Вместе с тем для отдельных индивидов из группы установлено генетическое родство с представителями вельбаркской культуры Центральной Европы, а также зафиксирован генетический вклад из популяций балкано-дунайского региона. В совокупности данные обстоятельства позволяют предполагать, что большая часть населения черняховского социума сформировалось на базе восточноевропейских групп с привнесением иных генетических компонент в результате миграционных процессов. Необходимо отметить, что среди индивидов, для которых показана прямая генетическая связь с образцами из группы Chern_C, также присутствуют образцы из Фанагории римского времени.

Помимо этого, среди носителей черняховской культуры были обнаружены индивиды (Chern_S), статистически неотличимые от генетической группы с территории Боспорского царства (BK_S), включающей в себя индивидов IV–III вв. до н.э. из Елизаветовского городища и индивидов I–V вв. н.э. из Фанагории. Для данных групп, а также для индивидов из генетических групп Chern_MixA и Chern_MixB выявлена генетическая связь с сарматской метапопуляцией и скифами Подонья. Полученные данные для вышеперечисленных генетических групп (включая генетический кластер Chern_C) указывают на существование в позднеантичный период генетического потока, вероятно, с территорий распространения черняховских традиций в греко-варварское культурное образование северопричерноморско-кавказского региона.

Генетико-исторический анализ группы, относимой по археологическим данным к локальному северопричерноморскому варианту восточногерманских групп – готам-тетракситам, выявил на основе анализа аутосомных маркеров выраженную генетическую связь с населением Боспорского царства, тогда как отчётливых признаков родства с индивидами черняховской общности зафиксировано не было. Выявленное сходство пула материнских линий в выборках носителей черняховской культуры и готов-тетракситов может отражать общую, в более отдалённом прошлом, генетическую историю обеих групп с популяциями Понто-Каспийской степи. Полученные результаты позволяют рассматривать готов-тетракситов с выраженным восточногерманским культурным компонентом в контексте генетической преемственности от местного причерноморско-кавказского населения в условиях генетической изоляции.

Полученные в ходе диссертационного исследования результаты свидетельствуют о том, что население Понто-Каспийского региона в период IV в. до н.э. – IX в. н.э. не представляло собой совокупность изолированных и культурно замкнутых групп. Оно характеризовалось

сложными разнонаправленными связями, формировавшимися в зоне взаимодействия населения Северной Европы, Средиземноморья, Кавказа и евразийских степей, в том числе внутри ареала черняховской культуры.

Однако выборки из Фанагории и Дюрсо, введённые в анализ в рамках настоящего диссертационного исследования и демонстрирующие генетическую неоднородность населения, в настоящее время ограничены и нуждаются в расширении для более достоверной интерпретации результатов. Открытым остаётся и вопрос о возможном генетическом вкладе индивидов из черняховской культурной общности в формирование славянских культурных групп. Отдельные результаты, представленные в диссертации, могут указывать на существование связи между двумя историческими группами, однако не позволяют дать однозначный ответ. Отчасти данная проблема обусловлена малой репрезентативностью групп, которые по историко-археологическому контексту достоверно принадлежат раннеславянскому культурному кругу, в современных базах данных, что определяет задачу формирования выборки представителей раннего славянства.

ВЫВОДЫ

1. Сформирована коллекция образцов геномной ДНК из антропологической выборки представителей населения Причерноморско-Каспийской степи, включающей носителей черняховской культуры, готов-тетракситов и жителей Боспорского царства. Показана гетерогенная генетическая структура населения этого региона IV в. до н.э. - IX в. н.э.
2. Получены геномные данные для 99 носителей черняховской культуры из 18 археологических памятников, что впервые покрывает весь ареал черняховской культурной общности и восполняет пробел в информации о генофонде населения степной и лесостепной зоны Восточной Европы позднеримского времени.
3. Получены генетические доказательства исторической гипотезы о полиэтничности населения черняховской культуры на всем её ареале. Показано, что население черняховской культуры представляло собой открытую систему, интегрировавшую индивидов, генетически близких к группам северо-центральноевропейского, балкано-дунайского, средиземноморского и степного происхождения.
4. Обнаружены прямые генетические связи представителей черняховской культуры с носителями вельбаркской культурной традиции, сарматской метапопуляцией и скифами Подонья.
5. Выявлена генетическая связь ряда представителей черняховской культуры с индивидами памятников Боспорского царства (Фанагория и Елизаветовское городище), что указывает на генетическую преемственность части населения Понто-Каспийской степи на протяжении девяти веков.
6. Единичные генетические связи между носителями черняховской культуры и представителями восточнославянских групп указывают на вероятную общность происхождения части черняховского населения и восточных славян.
7. Не выявлено генетической общности готов-тетракситов с представителями черняховской культуры, при этом выявлена генетическая связь готов-тетракситов с частью населения Боспорского царства, представляющей автохтонное древнее население Северного Кавказа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mattila T. M., Svensson E. M., Juras A., и др. Genetic continuity, isolation, and gene flow in Stone Age Central and Eastern Europe / T. M. Mattila, E. M. Svensson, A. Juras, и др. // Communications biology. – 2023. – Т. 6. – № 1. – С. 793.
2. Gelabert P., Bickle P., Hofmann D., и др. Social and genetic diversity in first farmers of central Europe / P. Gelabert, P. Bickle, D. Hofmann, и др. // Nature Human Behaviour. – 2025. – Т. 9. – № 1. – С. 53–64.
3. Lipson M., Szécsényi-Nagy A., Mallick S., и др. Parallel palaeogenomic transects reveal complex genetic history of early European farmers / M. Lipson, A. Szécsényi-Nagy, S. Mallick, и др. // Nature. – 2017. – Т. 551. – № 7680. – С. 368–372.
4. Nikitin A. G., Stadler P., Kotova N., и др. Interactions between earliest Linearbandkeramik farmers and central European hunter gatherers at the dawn of European Neolithization / A. G. Nikitin, P. Stadler, N. Kotova, и др. // Scientific Reports. – 2019. – Т. 9. – № 1. – С. 19544.
5. Кузнецов В. Д. Древнейшая Фанагория: некоторые проблемы / В. Д. Кузнецов // Древности Боспора. – 2019. – Т. 24. – С. 398–416.
6. Бидзиля В., Гей О., Каспарова К., и др. Славяне и их соседи в конце I тыс. до н. э.-первой половине I тыс. н. э. / В. Бидзиля, О. Гей, К. Каспарова, и др. // 1993.
7. Saag L., Utevska O., Zadnikov S., и др. North Pontic crossroads: Mobility in Ukraine from the Bronze Age to the early modern period / L. Saag, O. Utevska, S. Zadnikov, и др. // Science Advances. – 2025. – Т. 11. – № 2. – С. eadr0695.
8. Järve M., Saag L., Scheib C. L., и др. Shifts in the genetic landscape of the Western Eurasian Steppe associated with the beginning and end of the Scythian dominance / M. Järve, L. Saag, C. L. Scheib, и др. // Current Biology. – 2019. – Т. 29. – № 14. – С. 2430–2441.
9. Stamov S., Chobanov T., Wang T., и др. Paleogenomic evidence for genetic heterogeneity and prior admixture in Gothic-associated communities of late antique Bulgaria / S. Stamov, T. Chobanov, T. Wang, и др. // Frontiers in Genetics. – 2026. – Т. 17. – С. 1864752.
10. Магомедов Б. В. Черняховская культура: проблема этноса / Б. Магомедов. – Wydawnictwo Uniwersytetu Marii Curie-Skłodowskiej, 2001.
11. Казанский М. М. Готы на Боспоре Киммерийском в начале эпохи Великого переселения народов / М. М. Казанский // Боспорские исследования. – 2020. – № 40. – С. 140–157.

12. Шаров О. В. Данные письменных и археологических источников о появлении германцев на Боспоре (проблема выделения «германских древностей» на Боспоре) / О. В. Шаров // Stratum plus. Археология и культурная антропология. – 2010. – № 4. – С. 251–284.
13. Дмитриев А. В. Раннесредневековый могильник на р. Дюрсо близ Новороссийска. Новейшие открытия советских археологов. Киев / А. В. Дмитриев // 1975.
14. Гавритухин И. О., Казанский М. М. Боспор, тетракситы и Северный Кавказ во второй половине V-VI вв / И. О. Гавритухин, М. М. Казанский // Археологические вести. – 2006. – № 13. – С. 297–344.
15. Обломский А. М. Днепровское лесостепное левобережье в позднеримское и гуннское время. / А. М. Обломский // 2002.
16. Радюш О., Решетова И., Рассказова А. Междисциплинарные исследования материалов черняховской культуры IV в. из могильника Дальний (Выдрин) в верховьях реки Суджа. / О. Радюш, И. Решетова, А. Рассказова // Stratum Plus Journal. – 2025. – № 4. – С. 171.
17. Березин Я. Б. Остеологические коллекции черняховской археологической культуры в фондах НИИ и Музея антропологии МГУ (часть 1) / Я. Б. Березин // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. – 2024. – № 2. – С. 132–142.
18. Обломский А. М. Новый черняховский памятник на территории России / А. М. Обломский // Stratum plus. Археология и культурная антропология. – 2002. – № 5. – С. 27–52.
19. Алиев Т. М., Кононенко А. А., Кудряшов А. Г., и др. Археологические Исследования На Белгородчине / Т. М. Алиев, А. А. Кононенко, А. Г. Кудряшов, и др. // Археологические Открытия. – 2019. – Т. 2017. – С. 168–173.
20. Никитина Г. Ф., Русанова И. П. Систематика погребального обряда племен Черняховской культуры / Г. Ф. Никитина, И. П. Русанова. – Наука, 1985.
21. Шишкин Р. Хронологические признаки трехслойных гребней черняховской культуры / Р. Шишкин // Сучасні проблеми археології. – 2002. – С. 244–246.
22. Магомедов Б. Гребни черняховской культуры: магическая функция / Б. Магомедов // Друзей медлительный уход. Памяти Олега Шарова. – 2022. – С. 281.
23. Mastykova A. V. Женский костюм черняховской культуры с двупластинчатыми фибулами / A. V. Mastykova // Петербургский апокриф. Послание от Марка. – Издательский дом Stratum, Университет «Высшая антропологическая школа», 2011.. – С. 341–365.
24. Никитина Г. Черняховская культура Поднестровья (по результатам анализа археологических источников) / Г. Никитина // 2008.

25. Хвойка В. В. Поля погребений в Среднем Приднепровье / В. В. Хвойка // Зап. рус. археол. о-ва. – 1901. – Т. 12. – № 1/2.

26. Тиханова М. Следы рунической письменности в черняховской культуре / М. Тиханова // Средневековая Русь». М. – 1976.

27. Гавритухин И., Обломский А., Ахмедов И., и др. Восточная Европа в середине I тысячелетия н. э. / И. Гавритухин, А. Обломский, И. Ахмедов, и др. // 2007.

28. Lyubichev M. Ранняя история днепро-донецкой лесостепи I–V веков / M. Lyubichev. – 2019.

29. Петраускас О., Шишкин Р. Могильник и поселение у с. Великая Бугаевка и их место в системе древностей позднеримского времени и эпохи Великого переселения народов в Среднем Поднепровье / О. Петраускас, Р. Шишкин. – 2010.

30. Гороховский Е. Хронология черняховских могильников лесостепной Украины / Е. Гороховский // Труды V Международного конгресса археологов-славистов. – 1988. – Т. 4. – С. 34–46.

31. Tejral J. Fremde Einflüsse und kulturelle Veränderungen nördlich der mittleren Donau zu Beginn der Völkerwanderungszeit / J. Tejral // Archaeologia Baltica. – 1986. – Т. 7. – С. 175–238.

32. Гей О., Бажан И. Хронология эпохи «готских походов»(на территории Восточной Европы и Кавказа) / О. Гей, И. Бажан // 1997.

33. Сымонович Э., Кравченко Н. М. Погребальные обряды племен черняховской культуры / Э. Сымонович, Н. М. Кравченко // 1983.

34. Radyush O. A. Вторжения с запада на территорию Восточной Европы в конце I в. до н. э., II–III в. н. э.(археологические реалии) / O. A. Radyush // Stratum plus. Археология и культурная антропология. – 2024. – № 4. – С. 73–95.

35. Diaconu G. Tîrgşor: necropola din secolele III–IV en / G. Diaconu. – 1965.

36. Зиньковская И., Колесникова А. Проблемы черняховской культуры в современной Украинской археологии (2000–2019 годы) / И. Зиньковская, А. Колесникова // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: История. Политология. Социология. – 2020. – № 1. – С. 35–40.

37. Kazarnitski A. Данные физической антропологии о формировании населения Северного Причерноморья в античное время / A. Kazarnitski // Крымская Скифия в системе культурных связей между Востоком и Западом (III в. до н. э. – VII в. н. э.) / ред. А. И. Иванчик, В. И. Мордвинцева. – М.; Симферополь, 2017. – С. 213–224.

38. Рудич Т. А. Население черняховской культуры Дунайско-Днестровского междуречья по материалам антропологии / Т. А. Рудич // Stratum plus. Археология и культурная антропология. – 2010. – № 4. – С. 223–231.

39. Malashev V., Krivosheev M. Revisiting the Issue of Attribution of Some Catacomb Monuments Groups from the South of Eastern Europe in the Late 3rd – early 5th Centuries / V. Malashev, M. Krivosheev // Nizhnevolzhskiy Arheologicheskiy Vestnik. – 2024. – Т. 23. – № 3. – С. 52–78.

40. Щукин М. Готский путь (готы, Рим и черняховская культура) / М. Щукин. – СПб.: Филологический факультет СПбГУ, 2005.

41. Magomedov B. V. Этнические компоненты черняховской культуры / B. V. Magomedov // Stratum plus. Археология и культурная антропология. – 2000. – № 4. – С. 322–330.

42. Седов В. В. Происхождение и ранняя история славян / В. В. Седов // 1979.

43. Зиньковская И. В. Готланд Эрманариха: остроготы в Восточной Европе на рубеже Древности и Средневековья / И. В. Зиньковская. – Centr gumanitarnych iniciativ, 2018.

44. Баран В. Д. Черняхівська культура: за матеріалами Верхнього Дністра і Західного Бугу / В. Д. Баран. – Киев: Наук. думка, 1981. – 264 с.

45. Rzeszotarska-Nowakiewicz A. The past societies: Polish lands from the first evidence of human presence to the Early Middle Ages, 4, 500 BC-500 AD / A. Rzeszotarska-Nowakiewicz. – Institute of Archaeology and Ethnology. Polish Academy of Sciences, 2016.

46. Рудич Т. А. Население черняховской культуры Среднего Поднепровья по материалам антропологии / Т. А. Рудич // Stratum plus. Археология и культурная антропология. – 2000. – № 4. – С. 278–287.

47. Центральноевропейское влияние в погребальном обряде черняховской культуры / Т. А. Рудич // Археология Центральной и Восточной Европы позднеримского времени и Эпохи Великого переселения народов. – 2009. – С. 216–221.

48. Великанова М. С. О создании одной палеоантропологической коллекции (сокращенный вариант рукописи «Молдавские воспоминания») / М. С. Великанова // Вестник антропологии. – 2019. – № 3. – С. 90–106.

49. Щукин М. Феномен черняховской культуры эпохи Константина–Констанция, или Что такое черняховская культура? / М. Щукин // Stratum plus. Археология и культурная антропология. – 1999. – № 4. – С. 66–101.

50. Скржинская Е. Вступ. ст., пер., коммент / Е. Скржинская // Иордан. О происхождении и деяниях гетов. Getica.–СПб.: Алетейя. – 2001.

51. Казанский М. М. Пути проникновения готов на Боспор Киммерийский и природные условия Северного Причерноморья в III в / М. М. Казанский // Боспорские исследования. – 2016. – № 33. – С. 137–162.

52. Панченко В. В. О военных мятежах как одной из причин поражений римлян в" готских войнах"(на примере событий середины III в. н. э.) / В. В. Панченко // Причерноморье. История, политика, культура. – 2015. – № 16. – С. 71–75.

53. Медведев А. Позднеантичный некрополь Фанагории (по материалам раскопок 2005 г.) / А. Медведев // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: История. Политология. Социология. – 2011. – № 1. – С. 32–45.

54. Айбабин А. Крым в середине III-начале VI века (период миграций) / А. Айбабин // Крым, Северо-Восточное Причерноморье и Закавказье в эпоху средневековья IV-XIII века. М.: Наука. – 2003. – С. 10–26.

55. О дате вторжения германцев в Крым / А. Айбабин // Сто лет черняховской культуре. – 1999. – С. 242–251.

56. Храпунов И. Н. Население горного Крыма в позднеримское время / И. Н. Храпунов // Вестник древней истории. – 2016. – Т. 76. – № 1. – С. 118.

57. Зубарь В. Северный Понт и Римская империя (сер. I в. до н. э.–первая половина VI в.) / В. Зубарь // 1998.

58. Kazanski M. The Goths, the Cimmerian Bosporus, and the Roman Empire in the 4th century AD / M. Kazanski // InAleksanderia: Studies on Items, Ideas and History Dedicated to Professor Aleksander Bursche on the Occasion of His 65th Birthday, ed. by Renata Ciołek, and Roksana Chowaniec. – 2021. – С. 211–216.

59. Рябцева М. Боспор и готы в конце IV-VI вв.: проблемы взаимоотношений и взаимовлияний / М. Рябцева // Via in tempore. История. Политология. – 2008. – Т. 6. – № 2 (42).

60. Рябцева М., Болгов Н. Готские" федераты" Боспора и готы-федераты Византии на Боспоре / М. Рябцева, Н. Болгов // Via in tempore. История. Политология. – 2010. – Т. 13. – № 1 (72).

61. Внуков А., Шушунова Е. К вопросу локализации готов-тетракситов в Крыму в середине V в. н. э. / А. Внуков, Е. Шушунова // Власть истории–История власти. – 2023. – Т. 9. – № 50. – С. 194–201.

62. Дюрсо М. Каталог / М. Дюрсо // Часть I/Отв. ред. АА Малашев. Москва: МАКС Пресс. – 2021.

63. Юрочкин В. Готы-трапезиты на пограничье Боспора / В. Юрочкин // Пантикапей-Боспор-Керчь. – 2000. – Т. 26. – С. 126–133.

64. Жиров Е. В. Об искусственной деформации головы / Е. В. Жиров // КСИИМК. – 1940. – № VIII. – С. 81.

65. Балабанова М. А. Антропологический аспект обычая искусственной деформации черепа у населения эпохи средней бронзы Нижнего Поволжья и сопредельных территорий / М. А. Балабанова // Самарский научный вестник. – 2018. – Т. 7. – № 4 (25). – С. 219–227.

66. YFull Ytree [Электронный ресурс]. – URL: https://www.yfull.com/tree

67. YFull MTree [Электронный ресурс]. – URL: https://www.yfull.com/mtree

68. Sirak K. A., Fernandes D. M., Cheronet O., и др. A minimally-invasive method for sampling human petrous bones from the cranial base for ancient DNA analysis / K. A. Sirak, D. M. Fernandes, O. Cheronet, и др. // BioTechniques. – 2017. – Т. 62. – № 6. – С. 283–289.

69. Tyumen Scientific Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Slepchenko S., Voroshilov A., и др. New Data on the Archaeoparasitology of the Northern Black Sea Region (The Phanagoria Necropolis Materials) / Tyumen Scientific Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, S. Slepchenko, A. Voroshilov, и др. // Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija 4. Istorija. Regionovedenie. Mezhdunarodnye otnoshenija. – 2022. – № 5. – С. 27–38.

70. Коваленко А., Лисин Н. Новые элементы погребальной обрядности у населения Елизаветовского городища по материалам исследований последних лет / А. Коваленко, Н. Лисин. – 2025.

71. Лукьяшко С. И. Елизаветовское городище и могильник в работах ВП Шилова / С. И. Лукьяшко // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 4: История. Регионоведение. Международные отношения. – 2018. – Т. 23. – № 3. – С. 12–18.

72. Благуш А. ОСОБЕННОСТИ МЯСНОГО РАЦИОНА НАСЕЛЕНИЯ ЕЛИЗАВЕТОВСКОГО ГОРОДИЩА (РЕЗУЛЬТАТЫ ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 2008–2011 ГГ.) / А. Благуш. – 2013. – 364 р. – С. 89.

73. Сымонович Э. Работы на черняховских памятниках в Приднепровье / Э. Сымонович // КСИА. М. – 1963.

74. Andreeva T. V., Manakhov A. D., Gusev F. E., и др. Genomic analysis of a novel Neanderthal from Mezmaiskaya Cave provides insights into the genetic relationships of Middle Palaeolithic populations / T. V. Andreeva, A. D. Manakhov, F. E. Gusev, и др. // Scientific reports. – 2022. – Т. 12. – № 1. – С. 13016.

75. Mouttham N., Klunk J., Kuch M., и др. Surveying the repair of ancient DNA from bones via high-throughput sequencing / N. Mouttham, J. Klunk, M. Kuch, и др. // BioTechniques. – 2015. – Т. 59. – № 1. – С. 19–25.

76. Andrews S. FastQC: A Quality Control Tool for High Throughput Sequence Data (0.11. 9)[Java]. Babraham Institute / S. Andrews // 2019.

77. Schubert M., Lindgreen S., Orlando L. AdapterRemoval v2: rapid adapter trimming, identification, and read merging / M. Schubert, S. Lindgreen, L. Orlando // BMC research notes. – 2016. – Т. 9. – № 1. – С. 88.

78. Andrews R., Kubacka I., Chinnery P., и др. Reanalysis and revision of the Cambridge Reference Sequence / R. Andrews, I. Kubacka, P. Chinnery, и др. // Nat genet. – 1999. – Т. 23. – № 2. – С. 147.

79. Li H., Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform / H. Li, R. Durbin // bioinformatics. – 2009. – Т. 25. – № 14. – С. 1754–1760.

80. Danecek P., Bonfield J. K., Liddle J., и др. Twelve years of SAMtools and BCFtools / P. Danecek, J. K. Bonfield, J. Liddle, и др. // Gigascience. – 2021. – Т. 10. – № 2. – С. giab008.

81. Jónsson H., Ginolhac A., Schubert M., и др. mapDamage2. 0: fast approximate Bayesian estimates of ancient DNA damage parameters / H. Jónsson, A. Ginolhac, M. Schubert, и др. // Bioinformatics. – 2013. – Т. 29. – № 13. – С. 1682–1684.

82. Broad Institute. Picard: A set of command line tools (in Java) for manipulating high-throughput sequencing (HTS) data and formats such as SAM/BAM/CRAM and VCF / Broad Institute // 2016.

83. Jun G., Wing M. K., Abecasis G. R., и др. An efficient and scalable analysis framework for variant extraction and refinement from population-scale DNA sequence data / G. Jun, M. K. Wing, G. R. Abecasis, и др. // Genome research. – 2015. – Т. 25. – № 6. – С. 918–925.

84. Van der Auwera G. A., O'Connor B. D. Genomics in the cloud: using Docker, GATK, and WDL in Terra / G. A. Van der Auwera, B. D. O'Connor. – O'Reilly Media, 2020.

85. Anastasiadou K., Silva M., Booth T., и др. Detection of chromosomal aneuploidy in ancient genomes / K. Anastasiadou, M. Silva, T. Booth, и др. // Communications Biology. – 2024. – Т. 7. – № 1. – С. 14.

86. Renaud G., Slon V., Duggan A. T., и др. Schmutzi: estimation of contamination and endogenous mitochondrial consensus calling for ancient DNA / G. Renaud, V. Slon, A. T. Duggan, и др. // Genome biology. – 2015. – Т. 16. – № 1. – С. 224.

87. Fu Q., Mittnik A., Johnson P. L., и др. A revised timescale for human evolution based on ancient mitochondrial genomes / Q. Fu, A. Mittnik, P. L. Johnson, и др. // Current biology. – 2013. – Т. 23. – № 7. – С. 553–559.

88. Korneliussen T. S., Albrechtsen A., Nielsen R. ANGSD: analysis of next generation sequencing data / T. S. Korneliussen, A. Albrechtsen, R. Nielsen // BMC bioinformatics. – 2014. – Т. 15. – № 1. – С. 356.

89. Robinson J. T., Thorvaldsdóttir H., Winckler W., и др. Integrative genomics viewer / J. T. Robinson, H. Thorvaldsdóttir, W. Winckler, и др. // Nature biotechnology. – 2011. – Т. 29. – № 1. – С. 24–26.

90. Schönherr S., Weissensteiner H., Kronenberg F., и др. Haplogrep 3-an interactive haplogroup classification and analysis platform / S. Schönherr, H. Weissensteiner, F. Kronenberg, и др. // Nucleic Acids Research. – 2023. – Т. 51. – № W1. – С. W263–W268.

91. Van Oven M. PhyloTree Build 17: Growing the human mitochondrial DNA tree / M. Van Oven // Forensic Science International: Genetics Supplement Series. – 2015. – Т. 5. – С. e392–e394.

92. Madden T. The BLAST sequence analysis tool / T. Madden // The NCBI handbook. – 2013. – Т. 2. – № 5. – С. 425–436.

93. Ehler E., Novotný J., Juras A., и др. AmtDB: a database of ancient human mitochondrial genomes / E. Ehler, J. Novotný, A. Juras, и др. // Nucleic acids research. – 2019. – Т. 47. – № D1. – С. D29–D32.

94. Haplotree Information Project - Ancient DNA Map [Электронный ресурс]. – URL: https://haplotree.info/maps/ancient_dna/index.php (дата обращения: 04.09.2026). – Текст: электронный.

95. Андреева Т. В., Патрикеев А. Д., Манахов А. Д., и др. Генетические профили представителей древних популяций Русской равнины эпохи палеолита, мезолита, неолита и бронзового века.

96. Garrison E., Marth G. Haplotype-based variant detection from short-read sequencing / E. Garrison, G. Marth // arXiv preprint arXiv:1207.3907. – 2012.

97. Schiffels S. PileupCaller: A command-line tool to sample genotypes from low-coverage sequencing data of ancient DNA / S. Schiffels // Journal of Open Source Software. – 2026. – Т. 11. – № 121. – С. 8634.

98. Mallick S., Micco A., Mah M., и др. The Allen Ancient DNA Resource (AADR) a curated compendium of ancient human genomes / S. Mallick, A. Micco, M. Mah, и др. // Scientific data. – 2024. – Т. 11. – № 1. – С. 182.

99. Alaçamlı E., Naidoo T., Güler M. N., и др. READv2: advanced and user-friendly detection of biological relatedness in archaeogenomics / E. Alaçamlı, T. Naidoo, M. N. Güler, и др. // Genome Biology. – 2024. – Т. 25. – № 1. – С. 216.

100. Ringbauer H., Huang Y., Akbari A., и др. ancIBD-Screening for identity by descent segments in human ancient DNA / H. Ringbauer, Y. Huang, A. Akbari, и др. // BioRxiv. – 2023.

101. Caballero M., Seidman D. N., Qiao Y., и др. Crossover interference and sex-specific genetic maps shape identical by descent sharing in close relatives / M. Caballero, D. N. Seidman, Y. Qiao, и др. // PLoS Genetics. – 2019. – Т. 15. – № 12. – С. e1007979.

102. Jacomy M., Venturini T., Heymann S., и др. ForceAtlas2, a continuous graph layout algorithm for handy network visualization designed for the Gephi software / M. Jacomy, T. Venturini, S. Heymann, и др. // PloS one. – 2014. – Т. 9. – № 6. – С. e98679.

103. Ringbauer H., Novembre J., Steinrücken M. Parental relatedness through time revealed by runs of homozygosity in ancient DNA / H. Ringbauer, J. Novembre, M. Steinrücken // Nature communications. – 2021. – Т. 12. – № 1. – С. 5425.

104. Ariano B., Mattiangeli V., Breslin E. M., и др. Ancient Maltese genomes and the genetic geography of Neolithic Europe / B. Ariano, V. Mattiangeli, E. M. Breslin, и др. // Current Biology. – 2022. – Т. 32. – № 12. – С. 2668–2680.

105. Alexander D. H., Lange K. Enhancements to the ADMIXTURE algorithm for individual ancestry estimation / D. H. Alexander, K. Lange // BMC bioinformatics. – 2011. – Т. 12. – № 1. – С. 246.

106. Patterson N., Price A. L., Reich D. Population structure and eigenanalysis / N. Patterson, A. L. Price, D. Reich // PLoS genetics. – 2006. – Т. 2. – № 12. – С. e190.

107. Lazaridis I., Nadel D., Rollefson G., и др. Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East / I. Lazaridis, D. Nadel, G. Rollefson, и др. // Nature. – 2016. – Т. 536. – № 7617. – С. 419–424.

108. Gretzinger J., Biermann F., Mager H., и др. Ancient DNA connects large-scale migration with the spread of Slavs / J. Gretzinger, F. Biermann, H. Mager, и др. // Nature. – 2025. – Т. 646. – № 8084. – С. 384–393.

109. Chang C. C., Chow C. C., Tellier L. C., и др. Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets / C. C. Chang, C. C. Chow, L. C. Tellier, и др. // Gigascience. – 2015. – Т. 4. – № 1. – С. s13742–015.

110. Andreeva T. V., Soshkina A. D., Gusev F. E., и др. Genetic history of Scythia / T. V. Andreeva, A. D. Soshkina, F. E. Gusev, и др. // Science advances. – 2025. – Т. 11. – № 30. – С. eads8179.

111. Andreeva T. V., Kunizheva S. S., Malyarchuk A. B., и др. Genetic history of Rus’ / T. V. Andreeva, S. S. Kunizheva, A. B. Malyarchuk, и др. // bioRxiv. – 2025. – С. 2025–12.

112. Golubiński M., Baca M., Popović D., и др. Cosmopolitanism in the depths of Barbaricum evidenced by archaeogenomic data from the Late Iron Age Goth community of the Masłomęcz group / M. Golubiński, M. Baca, D. Popović, и др. // Genome Biology. – 2026. – Т. 27. – № 1. – С. 50.

113. Schütz O., Maróti Z., Tihanyi B., и др. Unveiling the origins and genetic makeup of the “forgotten people”: A study of the Sarmatian-period population in the Carpathian Basin / O. Schütz, Z. Maróti, B. Tihanyi, и др. // Cell. – 2025. – Т. 188. – № 15. – С. 4074–4090.

114. Maier R., Flegontov P., Flegontova O., и др. On the limits of fitting complex models of population history to f-statistics / R. Maier, P. Flegontov, O. Flegontova, и др. // Elife. – 2023. – Т. 12. – С. e85492.

115. Fu Q., Li H., Moorjani P., и др. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia / Q. Fu, H. Li, P. Moorjani, и др. // Nature. – 2014. – Т. 514. – № 7523. – С. 445–449.

116. Lipson M., Sawchuk E. A., Thompson J. C., и др. Ancient DNA and deep population structure in sub-Saharan African foragers / M. Lipson, E. A. Sawchuk, J. C. Thompson, и др. // Nature. – 2022. – Т. 603. – № 7900. – С. 290–296.

117. Mathieson I., Alpaslan-Roodenberg S., Posth C., и др. The genomic history of southeastern Europe / I. Mathieson, S. Alpaslan-Roodenberg, C. Posth, и др. // Nature. – 2018. – Т. 555. – № 7695. – С. 197–203.

118. Lazaridis I., Patterson N., Mittnik A., и др. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans / I. Lazaridis, N. Patterson, A. Mittnik, и др. // Nature. – 2014. – Т. 513. – № 7518. – С. 409–413.

119. Rohland N., Mallick S., Mah M., и др. Three assays for in-solution enrichment of ancient human DNA at more than a million SNPs / N. Rohland, S. Mallick, M. Mah, и др. // Genome Research. – 2022. – Т. 32. – № 11–12. – С. 2068–2078.

120. Patterson N., Isakov M., Booth T., и др. Large-scale migration into Britain during the Middle to Late Bronze Age / N. Patterson, M. Isakov, T. Booth, и др. // Nature. – 2022. – Т. 601. – № 7894. – С. 588–594.

121. Papac L., Ernée M., Dobeš M., и др. Dynamic changes in genomic and social structures in third millennium BCE central Europe / L. Papac, M. Ernée, M. Dobeš, и др. // Science Advances. – 2021. – Т. 7. – № 35. – С. eabi6941.

122. Olalde I., Brace S., Allentoft M. E., и др. The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe / I. Olalde, S. Brace, M. E. Allentoft, и др. // Nature. – 2018. – Т. 555. – № 7695. – С. 190–196.

123. Narasimhan V. M., Patterson N., Moorjani P., и др. The formation of human populations in South and Central Asia / V. M. Narasimhan, N. Patterson, P. Moorjani, и др. // Science. – 2019. – Т. 365. – № 6457. – С. eaat7487.

124. Wohns A. W., Wong Y., Jeffery B., и др. A unified genealogy of modern and ancient genomes / A. W. Wohns, Y. Wong, B. Jeffery, и др. // Science. – 2022. – Т. 375. – № 6583. – С. eabi8264.

125. Lazaridis I., Patterson N., Anthony D., и др. The genetic origin of the Indo-Europeans / I. Lazaridis, N. Patterson, D. Anthony, и др. // Nature. – 2025. – Т. 639. – № 8053. – С. 132–142.

126. Petr M., Vernot B., Kelso J. admixr –R package for reproducible analyses using ADMIXTOOLS / M. Petr, B. Vernot, J. Kelso // Bioinformatics. – 2019. – Т. 35. – № 17. – С. 3194–3195.

127. Schmid C., Schiffels S. Estimating human mobility in Holocene Western Eurasia with large-scale ancient genomic data / C. Schmid, S. Schiffels // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2023. – Т. 120. – № 9. – С. e2218375120.

128. Schulz I., Zlámalová D., Reyna-Blanco C. S., и др. Ancient genomes provide evidence of demographic shift to Slavic-associated groups in Moravia / I. Schulz, D. Zlámalová, C. S. Reyna-Blanco, и др. // Genome Biology. – 2025. – Т. 26. – № 1. – С. 259.

129. Mittnik A., Wang C.-C., Svoboda J., и др. A Molecular Approach to the Sexing of the Triple Burial at the Upper Paleolithic Site of Dolní Věstonice / A. Mittnik, C.-C. Wang, J. Svoboda, и др. // PLOS ONE. – 2016. – Т. 11. – № 10. – С. e0163019.

130. Soares P., Ermini L., Thomson N., и др. Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock / P. Soares, L. Ermini, N. Thomson, и др. // The American Journal of Human Genetics. – 2009. – Т. 84. – № 6. – С. 740–759.

131. Ivanova S. Буджакская культура как археологический феномен / S. Ivanova // Tyragetia (Serie Nouă). – 2023. – Т. 17. – № 1. – С. 123–160.

132. Juras A., Chyleński M., Ehler E., и др. Mitochondrial genomes reveal an east to west cline of steppe ancestry in Corded Ware populations / A. Juras, M. Chyleński, E. Ehler, и др. // Scientific Reports. – 2018. – Т. 8. – № 1. – С. 11603.

133. Mathieson I., Lazaridis I., Rohland N., и др. Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians / I. Mathieson, I. Lazaridis, N. Rohland, и др. // Nature. – 2015. – Т. 528. – № 7583. – С. 499–503.

134. Nikitin A. G., Lazaridis I., Patterson N., и др. A genomic history of the North Pontic Region from the Neolithic to the Bronze Age / A. G. Nikitin, I. Lazaridis, N. Patterson, и др. // Nature. – 2025. – Т. 639. – № 8053. – С. 124–131.

135. Damgaard P. D. B., Marchi N., Rasmussen S., и др. 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes / P. D. B. Damgaard, N. Marchi, S. Rasmussen, и др. // Nature. – 2018. – Т. 557. – № 7705. – С. 369–374.

136. Van Oven M., Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation / M. Van Oven, M. Kayser // Human mutation. – 2009. – Т. 30. – № 2. – С. E386–E394.

137. Malashev V. Y., Krivosheev M. K atributsii nekotoryh grupp katakombnyh pamyatnikov yuga Vostochnoy Evropy vtoroy poloviny III–nachala V veka [Revisiting the Issue of Attribution of Some Catacomb Monuments Groups from the South of Eastern Europe in the Late 3rd–early 5th Centuries] / V. Y. Malashev, M. Krivosheev // Nizhnevolzhskiy Arkheologicheskiy Vestnik. – 2024. – С. 52–78.

138. Бруяко И., Росохацкий А. Погребения эпохи бронзы из позднеантичного могильника Беленькое / И. Бруяко, А. Росохацкий // Stratum plus. Археология и культурная антропология. – 2000. – № 2. – С. 563–568.

139. Малашев В., Кривошеев М. Катакомбные памятники степного Волго-Донья и Предкавказья середины III–IV вв / В. Малашев, М. Кривошеев. – 2023.

140. Sharko F. S., Boulygina E. S., Tsygankova S. V., и др. Koban culture genome-wide and archeological data open the bridge between Bronze and Iron Ages in the North Caucasus / F. S. Sharko, E. S. Boulygina, S. V. Tsygankova, и др. // European Journal of Human Genetics. – 2024. – Т. 32. – № 11. – С. 1483–1491.

141. Щукин М. Рождение словян//Страггум: структуры и катастрофы / М. Щукин // 1997.

142. Кашаев С., Сударев Н. Традиция погребений в сырцовых гробницах в некрополях Таманского полуострова Артющенко-2 и Виноградный-7 / С. Кашаев, Н. Сударев // Боспорские исследования. – 2020. – № 40. – С. 26–46.

143. Новичихин А. М. Население Западного Закубанья в первой половине I тысячелетия до н э / А. М. Новичихин. – Сочинский государственный университет туризма и курортного дела, 2006.

144. Brotherton P., Haak W., Templeton J., и др. Neolithic mitochondrial haplogroup H genomes and the genetic origins of Europeans / P. Brotherton, W. Haak, J. Templeton, и др. // Nature Communications. – 2013. – Т. 4. – № 1. – С. 1764.

145. Завойкин А. А. БОСПОРСКИЕ ГРЕКИИ «АЗИАТСКИЕ ВАРВАРЫ» В ПЕРИОД АРХАИКИ-РАННЕГО ЭЛЛИНИЗМА / А. Завойкин // Scripta antiqua. Вопросы древней истории, филологии, искусства и материальной культуры. – 2013. – Т. 3. – С. 164–196.

146. Cardoso S., Valverde L., Alfonso-Sánchez M. A., и др. The expanded mtDNA phylogeny of the Franco-Cantabrian region upholds the pre-neolithic genetic substrate of Basques / S. Cardoso, L. Valverde, M. A. Alfonso-Sánchez, и др. // PloS one. – 2013. – Т. 8. – № 7. – С. e67835.

147. Malyarchuk B., Derenko M., Grzybowski T., и др. The Peopling of Europe from the Mitochondrial Haplogroup U5 Perspective / B. Malyarchuk, M. Derenko, T. Grzybowski, и др. // PLoS ONE. – 2010. – Т. 5. – № 4. – С. e10285.

148. Fu Q., Posth C., Hajdinjak M., и др. The genetic history of Ice Age Europe / Q. Fu, C. Posth, M. Hajdinjak, и др. // Nature. – 2016. – Т. 534. – № 7606. – С. 200–205.

149. Bramanti B., Thomas M. G., Haak W., и др. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers / B. Bramanti, M. G. Thomas, W. Haak, и др. // science. – 2009. – Т. 326. – № 5949. – С. 137–140.

150. Свиркина Н. Население Фанагории в III в. до н. э.-V в. н. э.(по палеоантропологическим материалам из Восточного некрополя) / Н. Свиркина // 2022.

151. Stable population structure in Europe since the Iron Age, despite high mobility / eLife. – 2024. – Т. 13. – С. e79714.

152. FamilyTreeDNA [Электронный ресурс]. – URL: https://discover.familytreedna.com

153. Стратановского П. Геродот. История / П. Стратановского // 1972.

154. Zagorc B., Blanz M., Gelabert P., и др. Bioarchaeological Perspectives on Late Antiquity in Dalmatia: Paleogenetic, Dietary, and Population Studies of the Hvar–Radošević burial site / B. Zagorc, M. Blanz, P. Gelabert, и др. // Archaeological and Anthropological Sciences. – 2024. – Т. 16. – № 9. – С. 150.

155. Amorim C. E. G., Vai S., Posth C., и др. Understanding 6th-century barbarian social organization and migration through paleogenomics / C. E. G. Amorim, S. Vai, C. Posth, и др. // Nature Communications. – 2018. – Т. 9. – № 1. – С. 3547.

156. Vai S., Brunelli A., Modi A., и др. A genetic perspective on Longobard-Era migrations / S. Vai, A. Brunelli, A. Modi, и др. // European Journal of Human Genetics. – 2019. – Т. 27. – № 4. – С. 647–656.

157. Posth C., Zaro V., Spyrou M. A., и др. The origin and legacy of the Etruscans through a 2000-year archeogenomic time transect / C. Posth, V. Zaro, M. A. Spyrou, и др. // Science Advances. – 2021. – Т. 7. – № 39. – С. eabi7673.

158. Сымонович Э. Новые работы в селе Черняхове / Э. Сымонович // История и археология юго-западных областей СССР начала нашей эры. – М., 1967.

159. Косяненко В. Некрополь Кобякова городища: по материалам раскопок 1956–1962 гг / В. Косяненко. – Азовский историко-археологический и палеонтологический музей-заповедник, 2008.

160. Марченко И. Сираки Кубани. Краснодар: КубГУ / И. Марченко // 1996.

161. Масленников А. Население боспорских городов в VI–V вв. до н. э. / А. Масленников // Москва. – 1985.

162. Свиркина Н. Г. Новые данные о населении античной Фанагории (по результатам анализа изотопов стронция) / Н. Г. Свиркина // OF PALEOANTHROPOLOGICAL MATERIALS: CONTEXTS, INFORMATION SUPPORT, RESEARCH. – 2021. – С. 51.

163. Institute of Archaeology Russian Academy of Sciences, Svirkina N. Residents of ancient Phanagoria: Reconstruction of diet based on isotope analysis / Institute of Archaeology Russian Academy of Sciences, N. Svirkina // Rossiiskaia arkheologiia. – 2019. – № 2. – С. 80–95.

164. Gnecchi-Ruscone G. A., Khussainova E., Kahbatkyzy N., и др. Ancient genomic time transect from the Central Asian Steppe unravels the history of the Scythians / G. A. Gnecchi-Ruscone, E. Khussainova, N. Kahbatkyzy, и др. // Science advances. – 2021. – Т. 7. – № 13. – С. eabe4414.

165. Wang K., Tobias B., Pany-Kucera D., и др. Ancient DNA reveals reproductive barrier despite shared Avar-period culture / K. Wang, B. Tobias, D. Pany-Kucera, и др. // Nature. – 2025. – Т. 638. – № 8052. – С. 1007–1014.

166. Maróti Z., Neparáczki E., Schütz O., и др. The genetic origin of Huns, Avars, and conquering Hungarians / Z. Maróti, E. Neparáczki, O. Schütz, и др. // Current Biology. – 2022. – Т. 32. – № 13. – С. 2858–2870.e7.

167. Корнелий Т. Анналы / Т. Корнелий. – DirectMEDIA, 2003.

168. Juras A., Krzewińska M., Nikitin A. G., и др. Diverse origin of mitochondrial lineages in Iron Age Black Sea Scythians / A. Juras, M. Krzewińska, A. G. Nikitin, и др. // Scientific Reports. – 2017. – Т. 7. – № 1. – С. 43950.

169. Krzewińska M., Kılınç G. M., Juras A., и др. Ancient genomes suggest the eastern Pontic-Caspian steppe as the source of western Iron Age nomads / M. Krzewińska, G. M. Kılınç, A. Juras, и др. // Science Advances. – 2018. – Т. 4. – № 10. – С. eaat4457.

170. Ning C., Gao S., Deng B., и др. Ancient mitochondrial genome reveals trace of prehistoric migration in the east Pamir by pastoralists / C. Ning, S. Gao, B. Deng, и др. // Journal of Human Genetics. – 2016. – Т. 61. – № 2. – С. 103–108.

171. Mary L., Zvénigorosky V., Kovalev A., и др. Genetic kinship and admixture in Iron Age Scytho-siberians / L. Mary, V. Zvénigorosky, A. Kovalev, и др. // Human Genetics. – 2019. – Т. 138. – № 4. – С. 411–423.

172. Stolarek I., Handschuh L., Juras A., и др. Goth migration induced changes in the matrilineal genetic structure of the central-east European population / I. Stolarek, L. Handschuh, A. Juras, и др. // Scientific reports. – 2019. – Т. 9. – № 1. – С. 6737.

173. Roostalu U., Kutuev I., Loogväli E.-L., и др. Origin and expansion of haplogroup H, the dominant human mitochondrial DNA lineage in West Eurasia: the Near Eastern and Caucasian perspective / U. Roostalu, I. Kutuev, E.-L. Loogväli, и др. // Molecular biology and evolution. – 2007. – Т. 24. – № 2. – С. 436–448.

174. Айбабин А., Хайрединова Э. А. Крымские готы страны Дори (середина III–VII в.) / А. Айбабин, Э. А. Хайрединова. – Общество с ограниченной ответственностью" Антиква", 2017.

175. Айбабин А. Этническая история ранневизантийского Крыма / А. Айбабин. – Дар, 1999.

176. Айбабин А., Аракелян Б., Армарчук Е., и др. Крым, Северо-Восточное Причерноморье и Закавказье в эпоху средневековья. IV-XIII века / А. Айбабин, Б. Аракелян, Е. Армарчук, и др. // 2003.

177. Olalde I., Carrión P., Mikić I., и др. A genetic history of the Balkans from Roman frontier to Slavic migrations / I. Olalde, P. Carrión, I. Mikić, и др. // Cell. – 2023. – Т. 186. – № 25. – С. 5472–5485.

178. Gerber D., Csáky V., Szeifert B., и др. Ancient genomes reveal Avar-Hungarian transformations in the 9th-10th centuries CE Carpathian Basin / D. Gerber, V. Csáky, B. Szeifert, и др. // Science Advances. – 2024. – Т. 10. – № 51. – С. eadq5864.

179. Navarro-López B., Granizo-Rodríguez E., Palencia-Madrid L., и др. Phylogeographic review of Y chromosome haplogroups in Europe / B. Navarro-López, E. Granizo-Rodríguez, L. Palencia-Madrid, и др. // International Journal of Legal Medicine. – 2021. – Т. 135. – № 5. – С. 1675–1684.

180. Rootsi S., Kivisild T., Benuzzi G., и др. Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe / S. Rootsi, T. Kivisild, G. Benuzzi, и др. // The American Journal of Human Genetics. – 2004. – Т. 75. – № 1. – С. 128–137.

181. McColl H., Kroonen G., Pinotti T., и др. Tracing the spread of Celtic languages using ancient genomics / H. McColl, G. Kroonen, T. Pinotti, и др. – Evolutionary Biology, 2025.

182. Козак Д. Пшеворская культура / Д. Козак // 1990.

183. Malmström H., Günther T., Svensson E. M., и др. The genomic ancestry of the Scandinavian Battle Axe Culture people and their relation to the broader Corded Ware horizon / H. Malmström, T. Günther, E. M. Svensson, и др. // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2019. – Т. 286. – № 1912. – С. 20191528.

184. Chyleński M., Makarowicz P., Juras A., и др. Patrilocality and hunter-gatherer-related ancestry of populations in East-Central Europe during the Middle Bronze Age / M. Chyleński, P. Makarowicz, A. Juras, и др. // Nature Communications. – 2023. – Т. 14. – № 1. – С. 4395.

185. Stolarek I., Zenczak M., Handschuh L., и др. Genetic history of East-Central Europe in the first millennium CE / I. Stolarek, M. Zenczak, L. Handschuh, и др. // Genome biology. – 2023. – Т. 24. – № 1. – С. 173.

186. Margaryan A., Lawson D. J., Sikora M., и др. Population genomics of the Viking world / A. Margaryan, D. J. Lawson, M. Sikora, и др. // Nature. – 2020. – Т. 585. – № 7825. – С. 390–396.

187. Underhill P. A., Poznik G. D., Rootsi S., и др. The phylogenetic and geographic structure of Y-chromosome haplogroup R1a / P. A. Underhill, G. D. Poznik, S. Rootsi, и др. // European Journal of Human Genetics. – 2015. – Т. 23. – № 1. – С. 124–131.

188. Allentoft M. E., Sikora M., Sjögren K.-G., и др. Population genomics of bronze age Eurasia / M. E. Allentoft, M. Sikora, K.-G. Sjögren, и др. // Nature. – 2015. – Т. 522. – № 7555. – С. 167–172.

189. Haak W., Brandt G., Jong H. N. D., и др. Ancient DNA, Strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age / W. Haak, G. Brandt, H. N. D. Jong, и др. // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2008. – Т. 105. – № 47. – С. 18226–18231.

190. Underhill P. A., Myres N. M., Rootsi S., и др. Separating the post-Glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a / P. A. Underhill, N. M. Myres, S. Rootsi, и др. // European Journal of Human Genetics. – 2010. – Т. 18. – № 4. – С. 479–484.

191. Saag L., Laneman M., Varul L., и др. The Arrival of Siberian Ancestry Connecting the Eastern Baltic to Uralic Speakers further East / L. Saag, M. Laneman, L. Varul, и др. // Current Biology. – 2019. – Т. 29. – № 10. – С. 1701–1711.e16.

192. Saag L., Vasilyev S. V., Varul L., и др. Genetic ancestry changes in Stone to Bronze Age transition in the East European plain / L. Saag, S. V. Vasilyev, L. Varul, и др. // Science Advances. – 2021. – Т. 7. – № 4. – С. eabd6535.

193. Kumar V., Wang W., Zhang J., и др. Bronze and Iron Age population movements underlie Xinjiang population history / V. Kumar, W. Wang, J. Zhang, и др. // Science. – 2022. – Т. 376. – № 6588. – С. 62–69.

194. Lazaridis I., Alpaslan-Roodenberg S., Acar A., и др. The genetic history of the Southern Arc: A bridge between West Asia and Europe / I. Lazaridis, S. Alpaslan-Roodenberg, A. Acar, и др. // Science. – 2022. – Т. 377. – № 6609. – С. eabm4247.

195. Jeong C., Wang K., Wilkin S., и др. A Dynamic 6,000-Year Genetic History of Eurasia's Eastern Steppe / C. Jeong, K. Wang, S. Wilkin, и др. // Cell. – 2020. – Т. 183. – № 4. – С. 890–904.e29.

196. Wang C.-C., Yeh H.-Y., Popov A. N., и др. Genomic insights into the formation of human populations in East Asia / C.-C. Wang, H.-Y. Yeh, A. N. Popov, и др. // Nature. – 2021. – Т. 591. – № 7850. – С. 413–419.

197. Ringbauer H., Salman-Minkov A., Regev D., и др. Punic people were genetically diverse with almost no Levantine ancestors / H. Ringbauer, A. Salman-Minkov, D. Regev, и др. // Nature. – 2025. – Т. 643. – № 8070. – С. 139–147.

198. Gnecchi-Ruscone G. A., Rácz Z., Samu L., и др. Network of large pedigrees reveals social practices of Avar communities / G. A. Gnecchi-Ruscone, Z. Rácz, L. Samu, и др. // Nature. – 2024. – Т. 629. – № 8011. – С. 376–383.

199. Neparáczki E., Maróti Z., Kalmár T., и др. Y-chromosome haplogroups from Hun, Avar and conquering Hungarian period nomadic people of the Carpathian Basin / E. Neparáczki, Z. Maróti, T. Kalmár, и др. // Scientific Reports. – 2019. – Т. 9. – № 1. – С. 16569.

200. Akbari A., Perry A., Barton A. R., и др. Ancient DNA reveals pervasive directional selection across West Eurasia / A. Akbari, A. Perry, A. R. Barton, и др. // Nature. – 2026. – Т. 654. – № 8118. – С. 419–428.

201. Ning C., Wang C.-C., Gao S., и др. Ancient Genomes Reveal Yamnaya-Related Ancestry and a Potential Source of Indo-European Speakers in Iron Age Tianshan / C. Ning, C.-C. Wang, S. Gao, и др. // Current Biology. – 2019. – Т. 29. – № 15. – С. 2526–2532.e4.

202. Veeramah K. R., Rott A., Groß M., и др. Population genomic analysis of elongated skulls reveals extensive female-biased immigration in Early Medieval Bavaria / K. R. Veeramah, A. Rott, M. Groß, и др. // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2018. – Т. 115. – № 13. – С. 3494–3499.

203. Olalde I., Mallick S., Patterson N., и др. The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years / I. Olalde, S. Mallick, N. Patterson, и др. // Science. – 2019. – Т. 363. – № 6432. – С. 1230–1234.

204. Rootsi S., Myres N. M., Lin A. A., и др. Distinguishing the co-ancestries of haplogroup G Y-chromosomes in the populations of Europe and the Caucasus / S. Rootsi, N. M. Myres, A. A. Lin, и др. // European Journal of Human Genetics. – 2012. – Т. 20. – № 12. – С. 1275–1282.

205. Hofmanová Z., Kreutzer S., Hellenthal G., и др. Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans / Z. Hofmanová, S. Kreutzer, G. Hellenthal, и др. // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2016. – Т. 113. – № 25. – С. 6886–6891.

206. Freilich S., Ringbauer H., Los D., и др. Reconstructing genetic histories and social organisation in Neolithic and Bronze Age Croatia / S. Freilich, H. Ringbauer, D. Los, и др. // Scientific Reports. – 2021. – Т. 11. – № 1. – С. 16729.

207. Arzelier A., De Belvalet H., Pemonge M.-H., и др. Ancient DNA sheds light on the funerary practices of late Neolithic collective burial in southern France / A. Arzelier, H. De Belvalet, M.-H. Pemonge, и др. // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2024. – Т. 291. – № 2029. – С. rspb.2024.1215.

208. Rivollat M., Rohrlach A. B., Ringbauer H., и др. Extensive pedigrees reveal the social organization of a Neolithic community / M. Rivollat, A. B. Rohrlach, H. Ringbauer, и др. // Nature. – 2023. – Т. 620. – № 7974. – С. 600–606.

209. Теучеж И. Э., Почешхова Э. А., Схаляхо Р. А., и др. Генофонды абхазо-адыгских народов, грузин и армян в евразийском контексте / И. Э. Теучеж, Э. А. Почешхова, Р. А. Схаляхо, и др. // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. – 2013. – № 2. – С. 49–62.

210. Гашева М., Кунижева С., Ларина В., и др. Археогенетические данные об индивидах из массового захоронения античного времени поселения Чекупс-2 с территории Краснодарского края / М. Гашева, С. Кунижева, В. Ларина, и др. // Вестник Московского университета. Серия 23: Антропология. – 2026. – Т. 23. – № 3. – С. 52–70.

211. Ghalichi A., Reinhold S., Rohrlach A. B., и др. The rise and transformation of Bronze Age pastoralists in the Caucasus / A. Ghalichi, S. Reinhold, A. B. Rohrlach, и др. // Nature. – 2024. – Т. 635. – № 8040. – С. 917–925.

212. Thompson E. A. Identity by descent: variation in meiosis, across genomes, and in populations / E. A. Thompson // Genetics. – 2013. – Т. 194. – № 2. – С. 301–326.

213. Rogers A. R. Genetic Evidence for Geographic Structure within the Neanderthal Population / A. R. Rogers // Peer Community Journal. – 2024. – Т. 4. – С. e68.

214. Colonna V., Pistis G., Bomba L., и др. Small effective population size and genetic homogeneity in the Val Borbera isolate / V. Colonna, G. Pistis, L. Bomba, и др. // European Journal of Human Genetics. – 2013. – Т. 21. – № 1. – С. 89–94.

215. Moots H. M., Antonio M., Sawyer S., и др. A genetic history of continuity and mobility in the Iron Age central Mediterranean / H. M. Moots, M. Antonio, S. Sawyer, и др. // Nature Ecology & Evolution. – 2023. – Т. 7. – № 9. – С. 1515–1524.

216. Копылов В., Коваленко А., Русаков М. Поселенческие структуры скифо-античного времени на Дону и вопросы определения восточной границы Скифии / В. Копылов, А. Коваленко, М. Русаков. – 2014.

217. Суворова Н. И. К ВОПРОСУ О ПРЕЕМСТВЕННОСТИ КУЛЬТУР ЕЛИЗАВЕТОВСКОГО И НЕДВИГОВСКОГО ГОРОДИЩ (НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА ПРЕДМЕТОВ КОРОПЛАСТИКИ) / Н. И. Суворова // Боспорские исследования. – 2025. – № 50. – С. 93–106.

218. Завойкин А. А. Фанагория и Спартокиды (историко-археологический очерк) / А. А. Завойкин // Проблемы истории, филологии, культуры. – 2021. – № 4 (74). – С. 174–193.

219. Гарбузов Г. Оценка площадей античных сельских поселений в округе Фанагории / Г. Гарбузов // Проблемы истории, филологии, культуры. – 2010. – № 1 (27). – С. 444–457.

220. Голофаст Л. Фанагория 4–7 вв. по сведениям письменных источников и данным археологии / Л. Голофаст // HYPANIS. Труды Отдела классической археологии ИА РАН. – М., 2021. – С. 42.

221. Ringbauer H., Huang Y., Akbari A., и др. Accurate detection of identity-by-descent segments in human ancient DNA / H. Ringbauer, Y. Huang, A. Akbari, и др. // Nature Genetics. – 2024. – Т. 56. – № 1. – С. 143–151.

222. Mittnik A., Wang C.-C., Pfrengle S., и др. The genetic prehistory of the Baltic Sea region / A. Mittnik, C.-C. Wang, S. Pfrengle, и др. // Nature Communications. – 2018. – Т. 9. – № 1. – С. 442.

223. Ельчинова Г. И., Ревазова Ю. А., Макаов А. Х.-М., и др. Популяционно-генетическая характеристика ногайцев Карачаево-Черкесии (по данным о распределении фамилий и брачных миграциях) / Г. И. Ельчинова, Ю. А. Ревазова, А. Х.-М. Макаов, и др. // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. – 2016. – № 1. – С. 109–115.

224. Сазанов А. В., Могаричев Ю. М. Боспор и Хазарский каганат в конце VII-начале VIII вв / А. В. Сазанов, Ю. М. Могаричев // Проблемы истории, филологии, культуры. – 2002. – № 12. – С. 469–509.

225. Lawson D. J., Van Dorp L., Falush D. A tutorial on how not to over-interpret STRUCTURE and ADMIXTURE bar plots / D. J. Lawson, L. Van Dorp, D. Falush // Nature communications. – 2018. – Т. 9. – № 1. – С. 3258.

226. Skourtanioti E., Ringbauer H., Gnecchi Ruscone G. A., и др. Ancient DNA reveals admixture history and endogamy in the prehistoric Aegean / E. Skourtanioti, H. Ringbauer, G. A. Gnecchi Ruscone, и др. // Nature ecology & evolution. – 2023. – Т. 7. – № 2. – С. 290–303.

227. Gallego-Llorente M., Connell S., Jones E. R., и др. The genetics of an early Neolithic pastoralist from the Zagros, Iran / M. Gallego-Llorente, S. Connell, E. R. Jones, и др. // Scientific reports. – 2016. – Т. 6. – № 1. – С. 31326.

228. Tambets K., Yunusbayev B., Hudjashov G., и др. Genes reveal traces of common recent demographic history for most of the Uralic-speaking populations / K. Tambets, B. Yunusbayev, G. Hudjashov, и др. // Genome biology. – 2018. – Т. 19. – № 1. – С. 139.

229. Lamnidis T. C., Majander K., Jeong C., и др. Ancient Fennoscandian genomes reveal origin and spread of Siberian ancestry in Europe / T. C. Lamnidis, K. Majander, C. Jeong, и др. // Nature communications. – 2018. – Т. 9. – № 1. – С. 5018.

230. Jeong C., Balanovsky O., Lukianova E., и др. The genetic history of admixture across inner Eurasia / C. Jeong, O. Balanovsky, E. Lukianova, и др. // Nature ecology & evolution. – 2019. – Т. 3. – № 6. – С. 966–976.

231. Raghavan M., Skoglund P., Graf K. E., и др. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans / M. Raghavan, P. Skoglund, K. E. Graf, и др. // Nature. – 2014. – Т. 505. – № 7481. – С. 87–91.

232. Gill H., Lee J., Jeong C. Reconstructing the genetic relationship between ancient and present-day Siberian populations / H. Gill, J. Lee, C. Jeong // Genome biology and evolution. – 2024. – Т. 16. – № 4. – С. evae063.

233. de Barros Damgaard P., Martiniano R., Kamm J., и др. The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia / P. de Barros Damgaard, R. Martiniano, J. Kamm, и др. // Science. – 2018. – Т. 360. – № 6396. – С. eaar7711.

234. Marcus J. H., Posth C., Ringbauer H., и др. Genetic history from the Middle Neolithic to present on the Mediterranean island of Sardinia / J. H. Marcus, C. Posth, H. Ringbauer, и др. // Nature communications. – 2020. – Т. 11. – № 1. – С. 939.

235. Pauli L., Mortimer E., Portrat G., и др. Die Kelten in Mitteleuropa: Kultur-Kunst-Wirstchaft: Salzburger Landesaustellung 1. Mai-30. Sept. 1980 im Keltenmuseum Hallein, Österreich / L. Pauli, E. Mortimer, G. Portrat, и др. – Amt der Salzburger Landesregierung, Kulturabteilung, 1980.

236. Gretzinger J., Schmitt F., Mötsch A., и др. Evidence for dynastic succession among early Celtic elites in Central Europe / J. Gretzinger, F. Schmitt, A. Mötsch, и др. // Nature Human Behaviour. – 2024. – Т. 8. – № 8. – С. 1467–1480.

237. Федоров Г., Полевой Л. Археология Румынии. М.:«Наука» / Г. Федоров, Л. Полевой // 1973.

238. Fischer C.-E., Pemonge M.-H., Ducoussau I., и др. Origin and mobility of Iron Age Gaulish groups in present-day France revealed through archaeogenomics / C.-E. Fischer, M.-H. Pemonge, I. Ducoussau, и др. // iScience. – 2022. – Т. 25. – № 4. – С. 104094.

239. Кухаренко, Ю. Баївський могильник / Ю. Кухаренко. – 1975.

240. Милашевский А. С. и др. Хронологические индикаторы финального этапа памятников вельбарской культуры на территории Украины. – 2018.

241. Rikman, Ė. A. Памятник эпохи великого переселения народов: по раскопкам поселения и могильника черняховской культуры у села Будешты / Ė. A. Rikman. – 1967.

242. Vornic, V. Aşezarea şi necropola de tip Sântana de Mureş-Černjachov de la Budeşti: The Sântana de Mureş-Černjachov-Type settlement and necropolis from Budeşti / V. Vornic. – Pontos, 2006.

243. Сымонович, Э. Памятники черняховской культуры степного Поднепровья / Э. Сымонович // Советская археология. – 1955. – Т. 24. – С. 339.

244. Рыбаков, Б. А. Черняховская культура / Б. А. Рыбаков. – 1960.

245. Радюш, О. Погребение с оружием на могильнике черняховской культуры Дальний (Выдрин) в Курской области / О. Радюш, А. Васильев // Нижневолжский археологический вестник. – 2023. – Т. 21. – № 2. – С. 208–242.

246. Сыманович, Э. Раннетрипольское поселение у с. Данилова Балка / Э. Сыманович // КСИИМК. – 1951. – Т. 39. – С. 104–109.

247. Гамченко, С. Археологические исследования 1909 г. в Подолье по трипольской культуре / С. Гамченко // Библиотека ИИМК РАН. Шифр. – 1909. – Т. 2703.

248. Эраст Алексеевич Сымонович. Черняховская экспедиция на юге Украины / Эраст Алексеевич Сымонович, Ольга Александровна Гей. – Москва: Наука, 1977.

249. Шерстюк, В. могильників черняхівської культури / В. Шерстюк // ББК 63.4 (4 УКР) 46 С 77. – 2017. – С. 118.

250. Махно, Є. Кантемирівське поселення та могильник культури полів поховань / Є. Махно // АП УРСР. – 1952. – Т. 3.

251. Сымонович, Э. Коблевский и Ранжевский могильники около г. Одессы / Э. Сымонович // Могильники черняховской культуры. М. – 1979. – С. 63–112.

252. Винокур, И. Исследование славянских памятников в Устье на Среднем Днестре / И. Винокур, О. Приходнюк, А. Смиленко // Археологические исследования на Украине в 1968 г. – 1971. – Т. 3. – С. 218–223.

253. Федоров, Г. Малаештский могильник / Г. Федоров // МИА. – 1960. – Т. 82. – С. 253–301.

254. Гуревич, Ф. Материалы и исследования по археологии СССР / Ф. Гуревич. – 1960.

255. Брайчевский, М. Ромашки / М. Брайчевский // В: МИА, 82, Москва, 100. – 1960. – Т. 147.

256. Сымонович, Э. Ромашковский могильник-первый черняховский памятник Поднепровья / Э. Сымонович // Советская археология. – 1979. – № 3. – С. 155.

257. Винокур, И. Ружичанский могильник / И. Винокур // Могильники черняховской культуры. М. – 1979.

258. Гопкало, О. Черняховский могильник Ружичанка / О. Гопкало // Лесная и лесостепная зоны Восточной Европы в эпохи римских влияний и Великого переселения народов. Конференция. – 2012. – Т. 3. – С. 330–400.

259. Рудич, Т. О. Населення Середнього Подніпров'я I–II тисячоліття за матеріалами антропології / Т. О. Рудич // К.: Майдан. – 2014.

260. Сымонович, Э. Магия и обряд погребения в черняховскую эпоху / Э. Сымонович // Советская археология. – 1963. – № 1. – С. 49–60.

261. Герета, И. Чистиловский могильник. – Могильники черняховской культуры / И. Герета, Е. Харитонов. – 1979.

262. Магомедов, Б. До вивчення черняхівського гончарного посуду / Б. Магомедов. – 1973.

263. Ворошилова, О. М. История исследования некрополя Фанагории / О. М. Ворошилова // Проблемы истории, филологии, культуры. – 2010. – № 3 (29). – С. 37–54.

264. Ворошилова, О. М. Некрополь Фанагории в I в. до н. э. / О. М. Ворошилова // V в. н. э. как источник по истории населения столицы Азиатского боспора: автореферат дис. на соискание уч. степени канд. истор. наук. м.: ИА рАн. – 2012.

265. Ворошилов, А. Н. Некрополь Фанагории в контексте полевых археологических исследований / А. Н. Ворошилов, О. М. Ворошилова // Проблемы истории, филологии, культуры. – 2024. – № 2 (84). – С. 88–94.

266. Ворошилова, О. М. Некрополь Фанагории в I в. до н. э.-Y в. н. э. как источник по истории населения столицы Азиатского Боспора / О. М. Ворошилова. – 2012.

267. Медведев, А. Позднеантичный некрополь Фанагории (по материалам раскопок 2005 г.) / А. Медведев // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: История. Политология. Социология. – 2011. – № 1. – С. 32–45.

268. Медведев, А. П. О погребениях с конями в античном некрополе Фанагории / А. П. Медведев // Античный мир и археология. – 2015. – № 17. – С. 272–288.

269. Кривошеев, М. В. Проблема культурной атрибуции памятников кочевого населения позднесарматского времени Северного Причерноморья / М. В. Кривошеев, В. Ю. Малашев // Крым в сарматскую эпоху (II в. до н. э.-IV в. н. э.). – 2019. – Т. 5. – С. 147–153.

270. Коваленко, А. Н. Елизаветовское городище как историко-культурный бренд Ростовской области / А. Н. Коваленко, М. Ю. Русаков // Культурное наследие Северного Кавказа как ресурс межнационального согласия. – 2019. – С. 145–151.

ПРИЛОЖЕНИЕ А
Описание антропологических коллекций, использованных в рамках выполнения диссертационного исследования

Таблица А.1 – Информация об образцах, отнесённых к черняховской археологической на основании историко-археологических данных

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
1	AB59	КО 91-3	Баев	УССР, Волынская обл.	10а	50°41′47″N	25°12′49″E	экспедиция Луцкого кр.м.	А.П. Калищук	1965г	-	-	-	М	Зуб
2	AB60	10994	Будешты	МССР, Дубоссарский р-н	235	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молд.археол.экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957гг	-	-	-	М	Зуб
3	AB61	10991	Будешты	МССР, Дубоссарский р-н	144	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молд.археол.экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957гг	-	-	-	Ж>М	Зуб
4	AB62	10999	Будешты	МССР, Дубоссарский р-н	264	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молд.археол.экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957гг	-	-	-	Ж	Зуб
5	AB63	11036	Будешты	Молдавская СССР, Дубоссарский р-н	279	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молд.археол.экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957гг	-	-	-	М	Зуб
6	AB64	КО 75-1	Чистилов	УССР, Тернопольская обл., Збаровский р-н	4	49°36′31.69" N	25°33′48.02"E	экспедиция ИА АН УССР	Е.А. Харитонов	1965 г.	-	-	-	М	Зуб
7	AB65	КО 34-11	Черняхов	УССР,Киевская обл.,Кагарлыцкий р-н	273	50°00'30.8"N	30°46'54.7"E	Украинская экспедиция ИА АН СССР и НИИА МГУ	Э.А. Сымонович,	1962 г.	III–IV вв. н.э.	-	-	Ж	Зуб
8	AB66	КО 57/3	Ранжевое	УССР, Одесская область, Коминтерновский р-н	11	46°44'35.9"N	31°04'45.9"E	экспедиция НИИА и ИА АН СССР	Э.А.Сымонович	1963 г.	I-IV вв	-	-	Ж>М	Фрагмент височной кости
9	AB67	КО 57/6	Ранжевое	УССР, Одесская область, Коминтерновский р-н	Раскоп I, 17	46°44'35.9"N	31°04'45.9"E	экспедиция НИИА и ИА АН СССР	Э.А.Сымонович	1963 г.	I-IV вв	-	-	М	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
10	AB68	КО 57-8	Ранжевое	УССР, Одесская область, Коминтерновский р-н	19	46°44'35.9"N	31°04'45.9"E	экспедиция НИИА и ИА АН СССР	Э.А.Сымонович	1963 г.	-	-	-	М	Зуб
11	AB69	9475	Гавриловка	УССР, Херсонская обл., Ново-Воронцовский р-н	5	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	-	М	Зуб
12	AB70	9902	Гавриловка	УССР, Херсонская обл., Ново-Воронцовский р-н	38	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	-	М	Зуб
13	AB71	9810	Гавриловка	УССР, Херсонская обл., Ново-Воронцовский р-н	26	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	-	М	Зуб
14	AB72	9811	Гавриловка	УССР, Херсонская обл., Ново-Воронцовский р-н	19	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	-	Ж	Зуб

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музей-ный номер	Памятник	Локали-зация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспе-диции	Датировка (археоло-гическая)	Датировка (радио-углерод)	Возраст	Пол (антропо-логический)	Материал отобран-ный для генетичес кого анализа
15	AB73	9899	Гавриловка	УССР, Херсонская обл., Ново-Воронцовский р-н	32	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	-	Ж	Зуб
16	AB74	10382	Гавриловка	УССР, Херсонская обл., Ново-Воронцовский р-н	85/86	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	-	М	Зуб
17	AB75	КО 353-2	Данилова Балка	УССР, Кировоградская область, Ульяновский р-н	Раскоп I, 17	48°15′16″N	30°15′09″E	экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1977, 1978 гг.	конец II – рубеж III–IV вв. н.э.	-	-	М	Зуб
18	AB77	КО 353-7	Данилова Балка	УССР, Кировоград-ская область, Ульяновский р-н	Раскоп III, 23	48°15′16″N	30°15′09″E	экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1977, 1978 гг.	конец II – рубеж III–IV вв. н.э.	-	-	М	Зуб
19	AB78	11373	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	18	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	М	Зуб
20	AB79	КО 16-2	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	30	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	Ж	Зуб

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музей-ный номер	Памятник	Локали-зация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспе-диции	Датировка (археоло-гическая)	Датировка (радио-углерод)	Возраст	Пол (антропо-логический)	Материал отобран-ный для генетичес кого анализа
21	AB80	КО 16-8	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	40	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	Ребенок 9-10 лет	Зуб
22	AB81	КО 53-1	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	55	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	121-345 гг. н.э. (1820+-42)	-	М	Зуб
23	AB82	КО 53-8	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	65	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	М	Зуб
24	AB83	КО 53-13	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	71	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	М>Ж	Зуб
25	AB84	КО 53/14	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	73	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III-IV вв н.э.	-	-	М	Фрагмент височной кости
26	AB85	КО 53-15	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	74	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	М	Зуб
27	AB86	КО 53-32	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	98	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	Ж	Зуб

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музей-ный номер	Памятник	Локали-зация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспе-диции	Датировка (археоло-гическая)	Датировка (радио-углерод)	Возраст	Пол (антропо-логический)	Материал отобран-ный для генетичес кого анализа
28	AB87	КО 53-43	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	113	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	М	Зуб
29	AB88	КО 53-45	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	116	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	-	М	Зуб
30	AB89	КО 53/48	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	119	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III-IV вв н.э.	-	-	М	Фрагмент височной кости
31	AB90	КО 17/7	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищен-ский р-н	54	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III-IV вв н.э.	-	-	М	Фрагмент височной кости
32	AB91	КО 333-1	Ромашки	УССР, Киевская обл., Ракитнянский р-н	43	49°43′48″N	30°36′05″E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959, 1976 гг.	-	-	-	М>Ж	Зуб
33	AB92	КО 74-7	Коблево	УССР,Николаевская обл.,Тилигуло-Березовский р-н	17	46°39′37″N	31°12′26″E	экспедиция ИА АН СССР и НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1965, 1969 гг.	-	-	-	Ж	Зуб
34	AB93	10917	Кринички	УССР,Молдавская ССР,Балтий-ский р-н	Раскоп II, 4	48°02'00.0"N	29°42'19.0"E	Южно-русская экспедиция ИИМК АН СССР	Э.А. Сымонович	1957, 1958 гг.	III – нач. V вв. н.э.	-	-	Ж	Фрагмент височной кости
35	Bch01	КО 94-2	Ружичанка	УССР, Хмельницкая область	16	49°20′11.79″ N	26°58′31.89″E	Каменецко-Подольского института	И.С. Винокур	1965, 1967 гг	конец II – начало V вв. н.э	-	-	М	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
36	Bch02	КО 353-3	Данилова Балка	УССР, Кировоградская область, Ульяновский р-н	Раскоп II, 18	48°15′16″N	30°15′09″E	экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1977, 1978 гг	IV в н.э.	-	-	-	Фрагмент височной кости
37	Bch03	11099	Деревянная	УССР, Киевская область, Обуховский р-н	3	50°06′34″N	30°41′24″E	Средне-Днепропетровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959, 1961 гг	III-IV вв н.э.	-	-	-	Фрагмент височной кости
38	Bch04	9399	Кантемировка (ур. Хазары)	УССР, Полтавская область, Чутовский р-н	9	49°41′50.22″ N	35°00′04.87″E	Кантемировская экспедиция ИА АН УССР	Е.В. Махно	1948 г	-	-	-	М	Фрагмент височной кости
39	Bch05	11021	Малаешты	МССР, Рышканский р-н	7 (3)	47°52′51″N	27°20′57″E	Прутско-Днепропетровская экспедиция Молдавского фил. АН СССР	Г.Б. Фёдоров	1954-1956 гг	III–IV вв. н.э.	-	35-40	Ж	Фрагмент височной кости
40	Bch06	КО 94-1	Ружичанка	УССР, Хмельницкая область	9	49°20′11.79″ N	26°58′31.89″E	Каменецко-Подольского института	И.С. Винокур	1965, 1967 гг	конец II – начало V вв. н.э	-	-	Ж	Фрагмент височной кости
41	Bch07	10991	Будешты	МССР, Дубоссарайский р-н	144	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молдавская археологическая экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957 гг	-	-	-	-	Фрагмент височной кости
42	Bch08	11098	Деревянная	УССР, Киевская область, Обуховский р-н	1	50°06′34″N	30°41′24″E	Средне-Днепропетровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959, 1961 гг	III-IV вв н.э.	-	-	-	Фрагмент височной кости
43	Bch09	11097	Телешовка	УССР, Киевская область, Ракитнянский р-н	1	49°45′37″N	30°37′04″E	Средне-Днепропетровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959 г	III-IV вв н.э.	-	-	-	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
44	Bch11	КО 94-3	Кривчаны	УССР, Хмельницкая область	2	48°36′37.16″ N	27°04′57.42″E	Каменецко-Подольского института	И.С. Винокур	1965 г	-	-	-	-	Слуховые косточки
45	Bch12	КО 74-5	Коблево	УССР,Николаевская обл.,Тилигуло-Березовский р-н	14	46°39′37″N	31°12′26″E	экспедиция ИА АН СССР и НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1965, 1969 гг.	-	-	-	Ж	Фрагмент височной кости
46	Bch13	9803	Гавриловка (овчярня, совхоз)	УССР,Херсонская обл.,Ново-Воронцовский р-н	18	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	-	М	Фрагмент височной кости
47	Bch14	11033	Малаешты	УССР,Молдавская ССР,Рышканский р-н	23	47°52′51″N	27°20′57″E	Прутско-Днепропетровская экспедиция Молдавского фил. АН СССР	Г.Б. Фёдоров	1954-1956 гг	III–IV вв. н.э.	-	50-60	Ж?	Фрагмент височной кости
48	Bch15	11023	Малаешты	МССР,Рышканский р-н	11	47°52′51″N	27°20′57″E	Прутско-Днепропетровская экспедиция Молдавского фил. АН СССР	Г.Б. Фёдоров	1954-1956 гг	III–IV вв. н.э.	-	25-30	Ж	Фрагмент височной кости
49	Bch16	10384	Гавриловка	УССР,Херсонская обл.,Ново-Воронцовский р-н	88	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	35-45	Ж?	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
50	Bch17	КО 57-9	Ранжевое	УССР,Одесская обл.,Коминтерновский район	20	46°44'35.9"N	31°04'45.9"E	экспедиция НИИА и ИА АН СССР	Э.А.Сымонович	1963 г.	I-IV вв	-	-	Ж	Фрагмент височной кости
51	Bch18	9910	Гавриловка (овчярня, совхоз)	УССР,Херсонская обл.,Ново-Воронцовский р-н	79	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	40-50	М	Фрагмент височной кости
52	Bch19	КО 57-4	Ранжевое	УССР,Одесская обл.,Коминтерновский район	12	46°44'35.9"N	31°04'45.9"E	экспедиция НИИА и ИА АН СССР	Э.А.Сымонович	1963 г.	I-IV вв	-	-	М?	Фрагмент височной кости
53	Bch21	КО 34-7	Черняхов	УССР,Киевская обл.,Кагарлыцкий р-н	264	50°01´33.12" N	30°48´03.27"E	Украинской экспедицией ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1961–1962 гг.	III–IV вв. н.э.	-	-	Ж?	Фрагмент височной кости
54	Bch22	КО 74-12	Коблево	УССР,Николаевская обл.,Тилигуло-Березовский р-н	27	46°39′37″N	31°12′26″E	экспедиция ИА АН СССР и НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1965, 1969 гг.	-	-	-	Ж?	Фрагмент височной кости
55	Bch23	КО 34-9	Черняхов	УССР,Киевская обл.,Кагарлыцкий р-н	269	50°01´33.12" N	30°48´03.27"E	Украинской экспедицией ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1961–1962 гг.	III–IV вв. н.э.	-	-	М	Слуховые косточки
56	Bch24	11029	Малаешты	МССР,Рышканский р-н	29	47°52′51″N	27°20′57″E	Прутско-Днепропетровская экспедиция Молдавского фил. АН СССР	Г.Б. Фёдоров	1954-1956 гг	III–IV вв. н.э.	-	35-40	М	Слуховые косточки

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
57	Bch25	КО 53-36	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищенский р-н	105	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III-IV вв н.э.	-	-	М	Фрагмент височной кости
58	Bch26	11026	Малаешты	МССР,Рышканский р-н	22	47°52′51″N	27°20′57″E	Прутско-Днепропетровская экспедиция Молдавского фил. АН СССР	Г.Б. Фёдоров	1954-1956 гг	III–IV вв. н.э.	-	25-30	Ж	Фрагмент височной кости
59	Bch27	КО 74-16	Коблево	УССР,Николаевская обл.,Тилигуло-Березовский р-н	38	46°39′37″N	31°12′26″E	экспедиция ИА АН СССР и НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1965, 1969 гг.	-	-	40-50	Ж	Слуховые косточки
60	Bch28	КО 53-31	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищенский р-н	97	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III-IV вв н.э.	-	-	Ж ?	Фрагмент височной кости
61	Bch29	КО 353-5	Данилова балка	УССР, Кировоградская область, Ульяновский р-н	20	48°15′16″N	30°15′09″E	экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1977, 1978 гг	IV в н.э.	-	adultus	М	Слуховые косточки
62	Bch30	11017	Будешты	МССР,Дубоссарский р-н	11	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молдавская археологическая экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957 гг	-	-	-	М	Слуховые косточки
63	Bch31	11003	Будешты	МССР,Дубоссарский р-н	291	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молд.археол.экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957гг	-	-	-	М	Фрагмент височной кости
64	Bch32	КО 74-3	Коблево	УССР,Николаевская обл.,Тилигуло-Березовский р-н	12	46°39′37″N	31°12′26″E	экспедиция ИА АН СССР и НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1965, 1969 гг.	-	-	-	Ж	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
65	Bch33	11009	Будешты	МССР,Дубоссарский р-н	340	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молдавская археологическая экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957 гг	-	-	-	М	Слуховые косточки
66	Bch34	11095	Кринички	МССР,Балтийский р-н	5 (?)	48°02′00″N	29°42′19″E	Южно-русская экспедиция ИИМК АН СССР	Э.А. Сымонович	1957, 1958 гг.	III – нач. V вв. н.э.	-	-	Ж	Фрагмент височной кости
67	Bch35	КО 34-2	Черняхов	УССР,Киевская обл.,Кагарлыцкий р-н	257	50°01´33.12" N	30°48´03.27"E	Украинской экспедицией ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1961–1962 гг.	III–IV вв. н.э.	-	-	?	Фрагмент височной кости
68	Bch36	КО 53-41	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищенский р-н	111	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III-IV вв н.э.	-	-	Ж	Фрагмент височной кости
69	Bch37	10385	Гавриловка	УССР,Херсонская обл.,Ново-Воронцовский р-н	89	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	30-35	М?	Фрагмент височной кости
70	Bch39	КО 57-1	Ранжевое	УССР,Одесская обл.,Коминтерновский район	2	46°44'35.9"N	31°04'45.9"E	экспедиция НИИА и ИА АН СССР	Э.А.Сымонович	1963 г.	I-IV вв	-	-	Ж?	Фрагмент височной кости
71	Bch40	КО 53-37	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищенский р-н	106	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III-IV вв н.э.	-	-	Ж	Слуховые косточки
72	Bch41	КО 353-4	Данилова балка	УССР, Кировоградская область, Ульяновский р-н	19	48°15′16″N	30°15′09″E	экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1977, 1978 гг	IV в н.э.	-	-	М?	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
73	Bch42	КО 353-5	Данилова Балка	УССР, Кировоградская область, Ульяновский р-н	20	48°15′16″N	30°15′09″E	экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1977, 1978 гг	-	-	adultus	М	Зуб
74	Bch43	11035	Будешты	Молдавская ССР, Дубоссарайский р-н	358	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молд.археол.экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957гг	-	-	adultus	М	Зуб
75	Bch44	11034	Будешты	Молдавская ССР, Дубоссарайский р-н	283	47°03'45.0"N	29°00'05.4"E	Молдавская археологическая экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Рикман	1954-1957 гг	-	-	maturus	М	Зуб
76	Bch45	КО 53-2	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищенский р-н	56	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	maturus	М	Зуб
77	Bch46	КО 91-1	Баев	УССР, Волынская обл.	-	50°41′47″N	25°12′49″E	экспедиция Луцкого кр.м.	А.П. Калищук	1965г	-	-	adultus	Ж	Зуб
78	Bch47	КО 91-8	Баев	УССР, Волынская обл.	-	50°41′47″N	25°12′49″E	экспедиция Луцкого кр.м.	А.П. Калищук	1965г	-	-	adultus	М	Зуб
79	Bch49	11027	Малаешты Рышканы	МССР, Рышканский р-н	25	47°52′51″N	27°20′57″E	Прутско-Днепропетровская экспедиция Молдавского фил. АН СССР	Г.Б. Фёдоров	1954-1956 гг	III–IV вв. н.э.	-	35–40	Ж	Зуб
80	Bch51	КО 353-1	Данилова Балка	УССР, Кировоградская область, Ульяновский р-н	15	48°15′16″N	30°15′09″E	экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1977, 1978 гг	конец II – рубеж III–IV вв. н.э.	-	adultus I	Ж	Зуб

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
81	Bch52	КО 245-5	Коблево	УССР,Николаевская обл.,Тилигуло-Березовский р-н	-	46°39′37″N	31°12′26″E	экспедиция ИА АН СССР и НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1965, 1969 гг.	-	-	maturus	М	Зуб
82	Bch53	КО 245-6	Коблево	УССР,Николаевская обл.,Тилигуло-Березовский р-н	-	46°39′37″N	31°12′26″E	экспедиция ИА АН СССР и НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1965, 1969 гг.	-	-	adultus	М	Зуб
83	Bch54	9903	Гавриловка	УССР,Херсонская обл.,Ново-Воронцовский р-н	-	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	adultus	Ж	Зуб
84	Bch56	9911	Гавриловка	УССР,Херсонская обл.,Ново-Воронцовский р-н	-	47°13′19″N	33°52′36″E	Скифская степная экспедиция ИА АН УССР и Украинская экспедиция НИИА МГУ	Э.А. Сымонович	1952-1954, 1956 гг.	-	-	adultus I	Ж	Зуб
85	Bch59	КО 16-3	Журавка	УССР, Черкасская область, Городищенский р-н	31	49°16'46.0"N	31°11'05.0"E	Средне-Днепровская экспедиция ИА АН СССР	Э.А. Сымонович	1959-1963 гг.	III в. – начало V в. н. э.	-	maturus	М	Зуб
86	Dch01	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатский р-н	3	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	35-45 лет	Ж	Зуб
87	Dch02	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатский р-н	4	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	40-49 лет	М	Зуб

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музей-ный номер	Памятник	Локали-зация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспе-диции	Датировка (археоло-гическая)	Датировка (радио-углерод)	Возраст	Пол (антропо-логический)	Материал отобран-ный для генетичес кого анализа
88	Dch03	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	6	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	35–39 лет.	Ж	Зуб
89	Dch04	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	7	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	8-10 лет	Ж?	Зуб
90	Dch05	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	8	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	35-45 лет	М	Зуб
91	Dch06	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	9	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	40-49 лет	М?	Слуховые косточки
92	Dch07	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	11	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	40-49 (45-49 по зубам)	М	Слуховые косточки
93	Dch08	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	12	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	35-40 лет	М	Зуб
94	Dch09	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	10	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	9-10 лет	-	Слуховые косточки
95	Dch10	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	20	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	18-20 лет	Ж	Зуб
96	Dch11	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатс кий р-н	1	51°18′59″N	35°38′27″E	Сейминско-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	35-45 лет	Ж	Слуховые косточки

Продолжение таблицы А.1

№	ID	Музейный номер	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
97	Dch12	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатский р-н	2	51°18′59″N	35°38′27″E	Сеймино-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	25–30 лет.	Ж	Слуховые косточки
98	Dch13	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатский р-н	14	51°18′59″N	35°38′27″E	Сеймино-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	30-35	Ж	Зуб
99	Dch14	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатский р-н	16	51°18′59″N	35°38′27″E	Сеймино-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	30–35 лет	Ж	Зуб
100	Dch15	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатский р-н	18	51°18′59″N	35°38′27″E	Сеймино-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	18-20 лет	Ж	Слуховые косточки
101	Dch16	-	Выдрин	Россия, Курская обл., Большесолдатский р-н	5	51°18′59″N	35°38′27″E	Сеймино-Суджинская экспедиция ИА РАН	О.А. Радюш	2021, 2023 гг.	325–410 гг. н.э.	-	7–9 лет	-	Слуховые косточки

Таблица А.2 – Информация об образцах, отнесённых к культуре готов-тетракситов на основании историко-археологических данных

№	ID*	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археолого-гическая)	Возраст	Пол (антропо-логический)	Материал отобранный для генетического анализа
1	DGT01	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	100	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Кон. VI – трет. четв. VII в.	25-29 лет	М	Фрагмент височной кости
2	DGT02	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	101	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Эпоха средневековья	-	М	Фрагмент височной кости
3	DGT03	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	105	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	VI – трет. четв. VII в.	25-29	М	Фрагмент височной кости
4	DGT04	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	179	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Сер. – втор. пол. VII в.	25-35	Ж (?)	Фрагмент височной кости
5	DGT05	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	104	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	520/530-620/630 гг.	25-29	Ж	Фрагмент височной кости
6	DGT06	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	109	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Эпоха средневековья	35-45	М	Фрагмент височной кости
7	DGT08	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	108	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Кон. V – трет. четв. VII в.	около 30	Ж	Фрагмент височной кости
8	DGT10	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	134	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Втор. пол. VI – кон. VII в.	30-39	Ж	Фрагмент височной кости
9	DGT11	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	135	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Втор. пол. V – втор. пол. VII в.	18-20	Ж	Слуховые косточки

Продолжение таблицы А.2

№	ID*	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археолого-гическая)	Возраст	Пол (антропо-логический)	Материал отобранный для генетического анализа
10	DGT14	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	244	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Втор. пол. VI – втор. пол. VII в	30-39	Ж	Фрагмент височной кости
11	DGT15	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	245	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Кон. VI – VII в.	25-35	Ж	Слуховые косточки
12	DGT16	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	248	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Втор. пол. VII в., вероятно, после 660-х гг.	30-39	Ж (?)	Слуховые косточки
13	DGT18	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	271	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	Втор. пол. V – VI вв., но не исключена датировка самого начала VII в.	около 30	Ж	Фрагмент височной кости
14	DGT20	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	323	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	V–IX вв. н.э.	-	-	Слуховые косточки
15	DGT21	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	335	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	V–IX вв. н.э.	-	-	Зуб
16	DGT22	Дюрсо	Россия, Краснодарский край	339	44°43'0.784"N	37°33'57.978"E	А.В. Дмитриев	1974 г.	V–IX вв. н.э.	-	-	Фрагмент височной кости

Таблица А.3 – Описание образцов из памятника Фанагория

№	ID*	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
1	Fan11	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	200	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2013	II в до н.э.	-	25-35	Ж	Фрагмент височной кости
2	Fan22	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	244	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2015	II-I в до н.э.	379 – 171 гг. до н.э.	>50	М	Фрагмент височной кости
3	Fan23	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	247	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2015	II в до н.э.	395 – 201 гг. до н.э.	>50	Ж	Фрагмент височной кости
4	Fan24	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	247	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2015	II в до н.э.	395 – 201 гг. до н.э.	>50	М	Слуховые косточки
5	Fan46	Фанагория, Южный некрополь	Россия, Краснодарский край	188	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2012	IV в до н.э.	784 – 483 гг. до н.э.	50	Ж (?)	Фрагмент височной кости
6	Fan47	Фанагория, Южный некрополь	Россия, Краснодарский край	188	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2012	IV в до н.э.	-	20-25	Ж	Фрагмент височной кости
7	Fan50	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	268	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2016	Эллинизм	359 – 57 гг. до н.э.	30-39	Ж	Слуховые косточки

Продолжение таблицы А.3

№	ID*	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
8	Fan53	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	243	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2015	II-I в до н.э.	-	25	Ж	Слуховые косточки
9	Fan54	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	69	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2006	последняя 1/4 II в до н.э.	-	>50	М	Фрагмент височной кости
10	Fan56	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	63	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2006	I-II в н.э.	149 г. до н.э. – 107 г. н.э.	>50	М	Фрагмент височной кости
11	Fan59	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	263	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2016	конец I — начало II в н.э.	37 г. до н.э. – 119 гг. н.э.	12-15	Р	Фрагмент височной кости
12	Fan63	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	265	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2016	конец I — начало II в н.э.	364 – 177 гг. до н.э.	2-3	Р	Фрагмент височной кости
13	Fan64	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	226	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2014	первые вв н.э.	176 г. до н.э. - 24 г. н.э.	10-11	М?	Фрагмент височной кости
14	Fan65	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	165	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2011	Римский	350 – 54 гг. до н.э.	25-35	Ж	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.3

№	ID*	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археологическая)	Датировка (радиоуглерод)	Возраст	Пол (антропологический)	Материал отобранный для генетического анализа
15	Fan66	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	282	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2016	Римский	255 – 412 гг. н.э.	2-3	Р	Фрагмент височной кости
16	Fan73	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	9	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2005	конец IV – первая 1/2 V в н.э	2111 – 1889 гг. до н.э.	40-49	М	Зуб
17	Fan76	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	232	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2014	I-III в н.э.	-	45-55	М	Зуб
18	Fan78	Фанагория, Восточный некрополь	Россия, Краснодарский край	238	45°17′00″N	36°9′00″E	Фанагорийская археологическая экспедиция	В.Д. Кузнецов	2015	первые вв н.э.	750 – 410 гг. до н.э.	35-45	Ж	Фрагмент височной кости

Таблица А.4 – Описание образцов из памятника Елизаветовское городище

№	ID*	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археолого-гическая)	Датировка (радио-углерод)	Материал отобранный для генетического анализа
1	REG01	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 2	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
2	REG03	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 3	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	774 – 423 гг. до н.э.	Фрагмент височной кости
3	REG04	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 8	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
4	REG05	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	38, череп 1	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Н.В. Лисин	2023	IV-III вв. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
5	REG06	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	38, череп 2	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Н.В. Лисин	2023	IV-III вв. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
6	REG07	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	32/1	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Н.В. Лисин	2023	IV-III вв. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
7	REG08	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	39	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Н.В. Лисин	2023	IV-III вв. до н.э.	398 –205 гг. до н.э.	Фрагмент височной кости
8	REG09	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	Раскоп 4, 40	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Н.В. Лисин	2023	IV-III вв. до н.э.	-	Фрагмент височной кости+зуб
9	REG11	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	Раскоп 4, 15	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	А.Н. Коваленко	2021	IV-III вв. до н.э.	725 – 232 гг. до н.э.	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.4

№	ID*	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археолого-гическая)	Датировка (радио-углерод)	Материал отобранный для генетического анализа
10	REG14	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	Раскоп 4, № 32	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Н.В. Лисин	2023	IV-III вв. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
11	REG15	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 7	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
12	REG16	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	Раскоп 4, 34	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Н.В. Лисин	2023	IV-III вв. до н.э.	-	Зуб
13	REG17	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	Раскоп 4, 28	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Н.В. Лисин	2023	IV-III вв. до н.э.	-	Зуб
14	REG19	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 10	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
15	REG26	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	Раскоп 4, 10	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	А.Н. Коваленко	2021	IV-III вв. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
16	REG28	Елизаветовский некрополь	Россия, Ростовская область	Курган 284, 1	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	А.Н. Коваленко	2021	V- начало IV вв. до н.э.	-	Зуб
17	REG30	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 1	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
18	REG31	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 11	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости

Продолжение таблицы А.4

№	ID*	Памятник	Локализация	Погребение	Географические координаты памятника		Экспедиция	Руководитель	Год экспедиции	Датировка (археолого-гическая)	Датировка (радио-углерод)	Материал отобранный для генетического анализа
19	REG33	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 5	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
20	REG34	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 6	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости
21	REG35	Елизаветовское городище	Россия, Ростовская область	Ров 47, костяк 9	47°09′45″N	39°29′16″E	Южно-Донская археологическая экспедиция	Б.К. Волынец	2023	третья четверть IV в. до н.э.	-	Фрагмент височной кости

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Краткие описания могильников и памятников

Черняховская культура

Баев

Могильник располагается на склоне левого берега небольшой речки Черногузки – левого притока р. Стыр – на восточной окраине села Баев Луцкого района Волынской области [239]. Занимаемая могильником площадь превышает 250 м². Открыт случайно в 1959 г. во время закладки колхозных парников; изучение проводилось в 1964 и 1965 гг. группой Волынского краеведческого музея под руководством В. П. Петрова и при участии А. П. Калищука. За время раскопок вскрыто 32 погребения: 13 из них совершены по обряду трупоположения и содержали инвентарь, остальные представляют собой трупосожжения. За исключением одного захоронения, все ингумационные погребения представлены ямами с расположением костяков в вытянутом положении на спине или на боку с подогнутыми ногами и согнутыми в локтях руками [239]. Погребения сосредоточены на юго-восточной окраине могильника; основная же его часть оставалась неисследованной.

По материалам, найденным в погребениях (фибулы, пряжки, бусы), могильник датируется IV в. н. э. Ряд украинских авторов, в том числе Б. В. Магомедова, рассматривает могильник Баев как памятник вельбаркской культуры [10, 240]. Российские же специалисты рассматривают его как черняховский памятник группы Волыни и Верхнего Побужья, где прослеживается значимое влияние центральноевропейских групп.

В фондах Института антропологии МГУ хранится антропологический материал 5 индивидов, но в связи с плохой сохранностью остатков в работу было отобрано только 3.

Будешты

Могильник Будешты располагается на территории Днестровско-Прутского междуречья, в 1,5 км к юго-западу от села Будешты, находящегося в составе современного сектора Чеканы муниципия Кишинёв [241, 242]. Основные раскопки производились отрядом Молдавской археологической экспедиции Института истории АН МССР и Институтом археологии АН СССР под руководством Э. А. Рикмана в 1954–1957 гг. Автор раскопок датирует могильник концом II – IV вв. н. э. Для захоронений на территории данного памятника отмечаются детали, практически не встречающиеся в более восточных и северных областях ареала черняховской

культуры: расположение рук в районе таза, живота, груди, перекрещенные голени и поднятые вверх согнутые колени [241]. Отмечаются также захоронения с северной ориентировкой и могильные ямы с заплечиками, которые Э. А. Рикман рассматривает как проявление сарматского погребального обряда [241].

В фондах Научно-исследовательского института и Музея антропологии имени Д. Н. Анучина МГУ им. М. В. Ломоносова хранится антропологический материал из 49 захоронений. В рамках научно-исследовательской работы было отобрано 12 наиболее перспективных образцов. Стоит отметить, что образец из погребения 235 может принадлежать как черняховской культуре, так и более раннему населению региона.

Гавриловка

Описываемый могильник располагается в Ново-Воронцовском районе Херсонской области между сёлами Гавриловка и Михайловка [243]. Данный могильник исследовался на протяжении 4 сезонов в рамках Скифской степной экспедиции ИА АН УССР и Украинской экспедиции НИИА МГУ в 1952–1954, 1956 гг. под руководством Э. А. Сымоновича при участии Т. С. Кондукторовой. На территории памятника фиксируются материалы эпохи бронзы и раннего железа [244]. Отмечено наличие двух подтипов захоронений с трупоположением: А – захоронения с сопутствующим инвентарём; Б – почти лишённые инвентаря (безынвентарные) захоронения. Для исследований отобрано 12 образцов [243].

Дальний (Выдрин)

Комплекс археологических памятников Дальний (Выдрин) располагается у деревни Большой Каменец в Большесолдатском районе Курской области рядом с берегом ручья Каменец, впадающего в реку Суджа. В период с 2013 по 2021 годы была исследована значительная площадь памятника — более 4 000 кв. м. Выявлены объекты, относящиеся ко времени существования срубной культуры (поздний бронзовый век), объекты раннеславянского круга и черняховской культуры раннего (горизонт «Боромля», вторая половина III в. – начало IV в. н. э.) и развитого (со второй по четвёртую четверть IV в. н. э.) периодов. Дальний относится к группе памятников северо-восточной части черняховской культуры.

На могильнике выявлены как остатки кремаций, так и ингумационные погребения черняховской культуры (рис. Б.1). Погребальный инвентарь позволяет достоверно определить время его функционирования: IV – первая половина V вв. н. э. Также археологические находки позволяют говорить о нерядовом характере погребения, связанного, вероятнее всего, с

обслуживанием двора предводителя варварского общества [245]. Было вскрыто 20 погребений, из которых у 16 был отобран антропологический материал для генетических исследований.

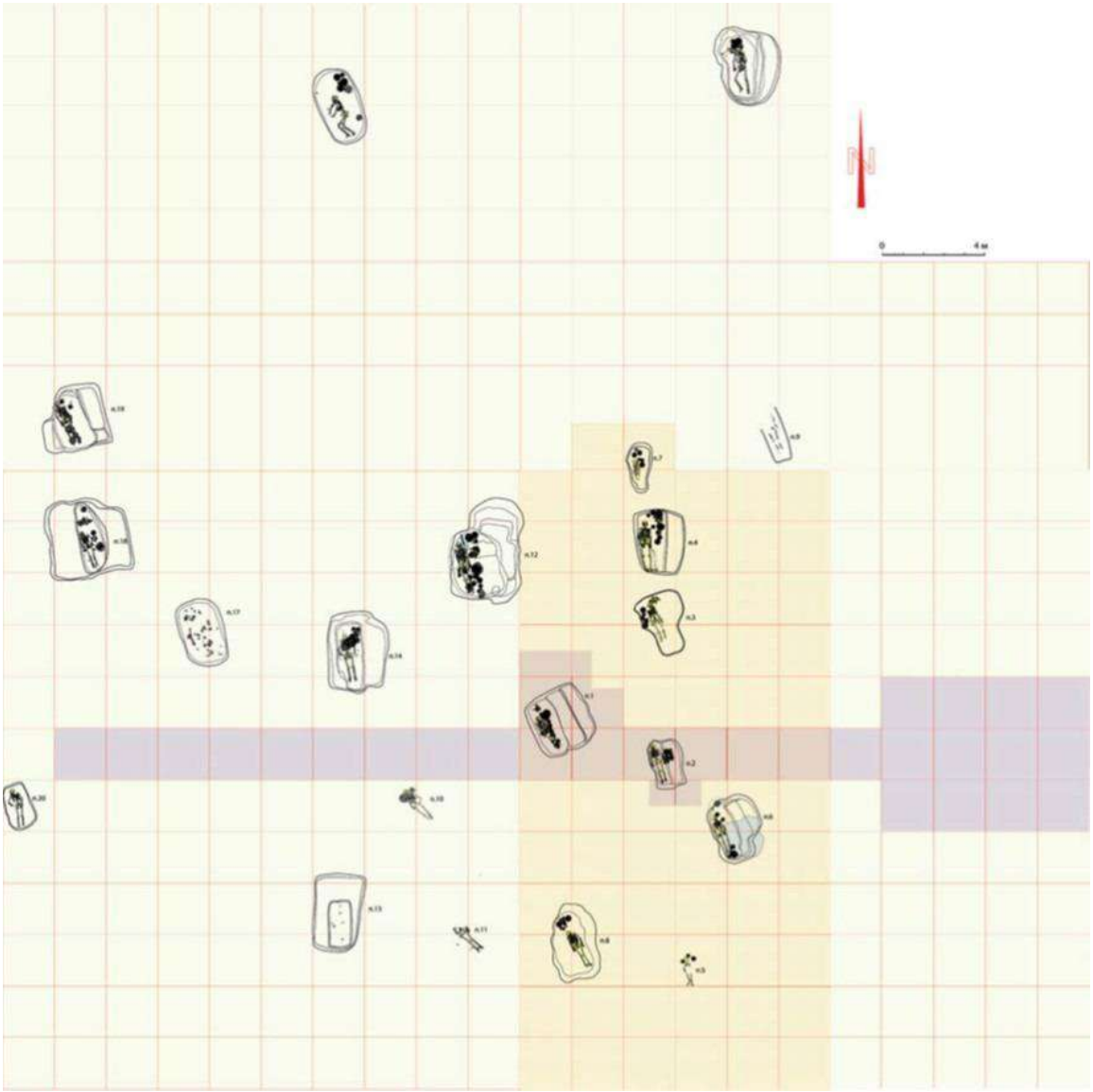


Рисунок Б.1 – План раскопанного в 2019–2021 гг. участка могильника Дальний (Выдрин) (по О.А. Радюшу, 2025 [16])

Данилова Балка

Могильник Данилова Балка расположен в Голованевском районе Кировоградской области. Он находится непосредственно в селе Данилова Балка, на правом берегу безымянного ручья, в лесостепной зоне, в верховьях р. Южный Буг [246]. Могильник обнаружен в 1909 г. С. С. Гамченко [247]; исследования продолжились в 1949 г. Э. А. Сымоновичем [246] и в 197–1978 гг. экспедицией ИА АН СССР под руководством Э. А. Сымоновича и О. А. Гей [248]. На данной

территории фиксируются культурные следы трипольского времени и черняховской культуры. В сформированную антропологическую выборку вошло 7 индивидов IV в. н. э. из слоя черняховской культуры, обнаруженных во время экспедиций ИА АН СССР 1977 и 1978 гг. под руководством Э. А. Сымоновича [248]. Всего открыто 18 погребений: 17 по обряду ингумации и одно кремационное.

Деревянное

Могильник Деревянное располагается в Обуховском районе Киевской области на правом берегу Днепра, где открытые участки плато чередуются с покрытыми лесом долинами рек. Был открыт в 1940 г. М. Л. Макаревичем и Е. В. Махно. Относится к памятникам лесостепной зоны Приднепровья и датируется второй половиной III – IV вв. н. э. [73].

В 1959 и 1961 годах в рамках Средне-Днепровской экспедиции ИА АН СССР под руководством Э. А. Сымоновича были обнаружены 4 погребения; позднее Н. М. Кравченко раскопала ещё 10 захоронений с ингумациями [73]. Помимо одного погребённого, все остальные лежали на спине в вытянутом положении (северная, северо-западная ориентировка). В погребении 4 правая нога была согнута в колене и подложена под вытянутую левую [73]. Погребальный обряд характерен для памятников черняховской культуры. В фондах Института антропологии МГУ хранится антропологический материал из 3 погребений, из которых у двух отобран костный материал.

Журавка

Древнее поселение черняховской культуры Журавка располагается в Городищенском районе Черкасской области. Его образование связывают с первой фазой существования культуры. Могильник, связанный с данным поселением, был обнаружен в 1956 г., а в 1959–1963 гг. на нём уже проводились работы в рамках Средне-Днепровской экспедиции ИА АН СССР под руководством Э. А. Сымоновича [17]. Исследованный могильник биритуальный, среди ингумаций в ямах выявлены североориентированные, западноориентированные и восточноориентированные погребения [17, 73]. Найдены обломки керамики, напоминающие пшеворскую [73].

Во время работ были обнаружены 125 погребений, датирующихся второй половиной III – IV вв. н. э. Антропологический материал из этих погребений составляет крупнейшую коллекцию среди могильников черняховской культуры. В музейном хранении имеется 72 черепа различной

степени сохранности и 71 единица посткраниального скелета. Для молекулярно-генетических исследований отобрано 19 наиболее перспективных образцов.

Кантемировка

В Кантемировский комплекс памятников входят селище и могильник – частично курганный, частично грунтовой [249]. Могильник располагается на плато в урочище Хазары (Хозары, Казары) (Чутовский район, Полтавской области), в 100 метрах от селища (рис. Б.2) [250]. Он был обнаружен в 1948 г. при работах Кантемировской экспедиции ИА АН УССР под руководством Е. В. Махно.

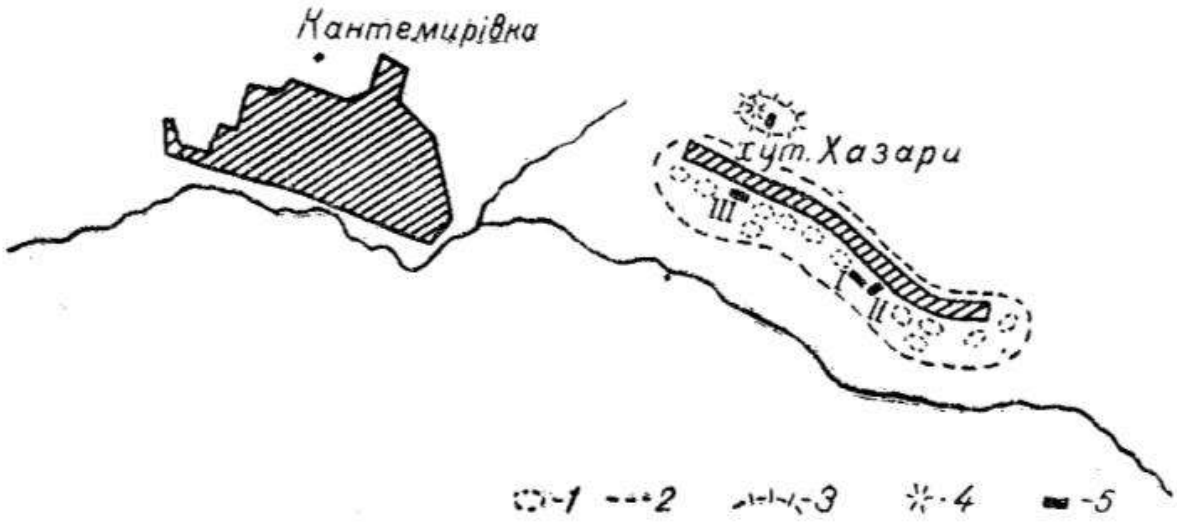


Рисунок Б.2 – Кантемировский комплекс памятников (схема Е.В. Махно, 1952 [16])
1 – остатки разрушенных жилищ; 2 – граница поселения; 3 – граница могильника; 4 – курган, обнаруженный в 1924 г.; 5 – раскоп

Во время раскопок было обнаружено 10 захоронений, представленных как трупосожжениями (4 захоронения), так и трупоположениями (6 захоронений). В коллекции Института антропологии хранится один череп из данного могильника, из него был отобран фрагмент височной кости для проведения молекулярно-генетического анализа.

Коблево

Могильник черняховской культуры был обнаружен в причерноморской зоне на территории села Коблево в Тилигульско-Березанском районе (сейчас Николаевский) Николаевской области. В результате работы экспедиций ИА АН СССР в 1965 и 1969 гг. под руководством Э. А. Сымоновича при участии Т. С. Кондукторовой были обнаружены 58 захоронений. Среди них выделялись погребения с трупосожжением и трупоположением [251]. Среди последних выявлены два подтипа: могилы, ориентированные по направлению север – юг, с сезонными отклонениями; могилы, ориентированные по направлению запад – восток, с сезонными отклонениями.

В фондах Научно-исследовательского института и Музея антропологии имени Д. Н. Анучина МГУ им. М. В. Ломоносова хранятся 18 черепов из погребений могильника Коблево. Наиболее перспективными для проведения молекулярно-генетического анализа в связи с различной сохранностью костной ткани оказались 7 образцов.

Кривчаны

Могильник Кривчаны был открыт в ходе работ археологической экспедиции Каменецко-Подольского института под руководством И.С. Винокура [252]. Располагается в среднеподнестровской лесостепной зоне ареала черняховской культуры. Обнаружен в Хмельницком районе Хмельницкой области на высоком левом берегу р. Днестр. На данный момент затоплен в следствие строительства Днестровского водохранилища. На территории могильников было обнаружено всего 4 захоронения: две кремации и две ингумации [252]. В фондах Института антропологии МГУ хранится один череп не совсем ясной атрибуции, скорее всего, он происходит из погребения 2. От него был отобран материал для исследования.

Кринички

Однослойное поселение и могильник Кринички располагается в 2 км западнее одноимённого села, у балки Лабушна, в Балтском районе Одесской области. Относится к лесостепной части ареала черняховской культуры. Как археологический объект, известен еще с конца XIX в. [247]. Однако основные работы были проведены в 1957-1958 гг. при работах Южно-Русской экспедиции ИИМК АН СССР под руководством Э.А. Сымоновича. Находки, обнаруженные при работах на данном комплексе, подтвердили присутствие здесь черняховцев в III -IV вв. н.э.

Отличительными чертами могильника являлись наличие только обряда трупоположения, хотя для памятников черняховской культуры характерно в различных соотношениях наличие как ингумации, так и обряда трупосожжения [20]. Среди 5 обнаруженных скелетных останков, только три имеют относительно хорошую сохранность, позволяющую проводить антропологические и генетические исследования.

Малаешты

Рассматриваемый могильник располагается между сёлами Малаешты, Дану и хутором Мартени в Рышканском районе коммуны Галашены и является одним из самых богатых памятников черняховской культуры на территории Молдавии (рис. Б.3) [253]. Относится к лесостепной зоне ареала черняховской культуры в долине реки Днестр и датируется III–IV вв. н.э.

На могильнике фиксируются культурные слои скифского и черняховского времён, при этом первый сильно нарушен вторым. На территории могильника, превышающей 900 кв. м. на момент проведения Прутско-Днестровской археологической экспедиции молдавского филиала АН СССР под руководством Фёдорова Г.Б. в 1954-1956 гг. было обнаружено 39 погребений времени существования черняховской культуры [17]. Из них 29 ингумаций, однако автор раскопок предполагал, что кремации изначально составляли не менее 50% от общего числа [253]. Костные фрагменты от 7 индивидов были взяты в анализ.

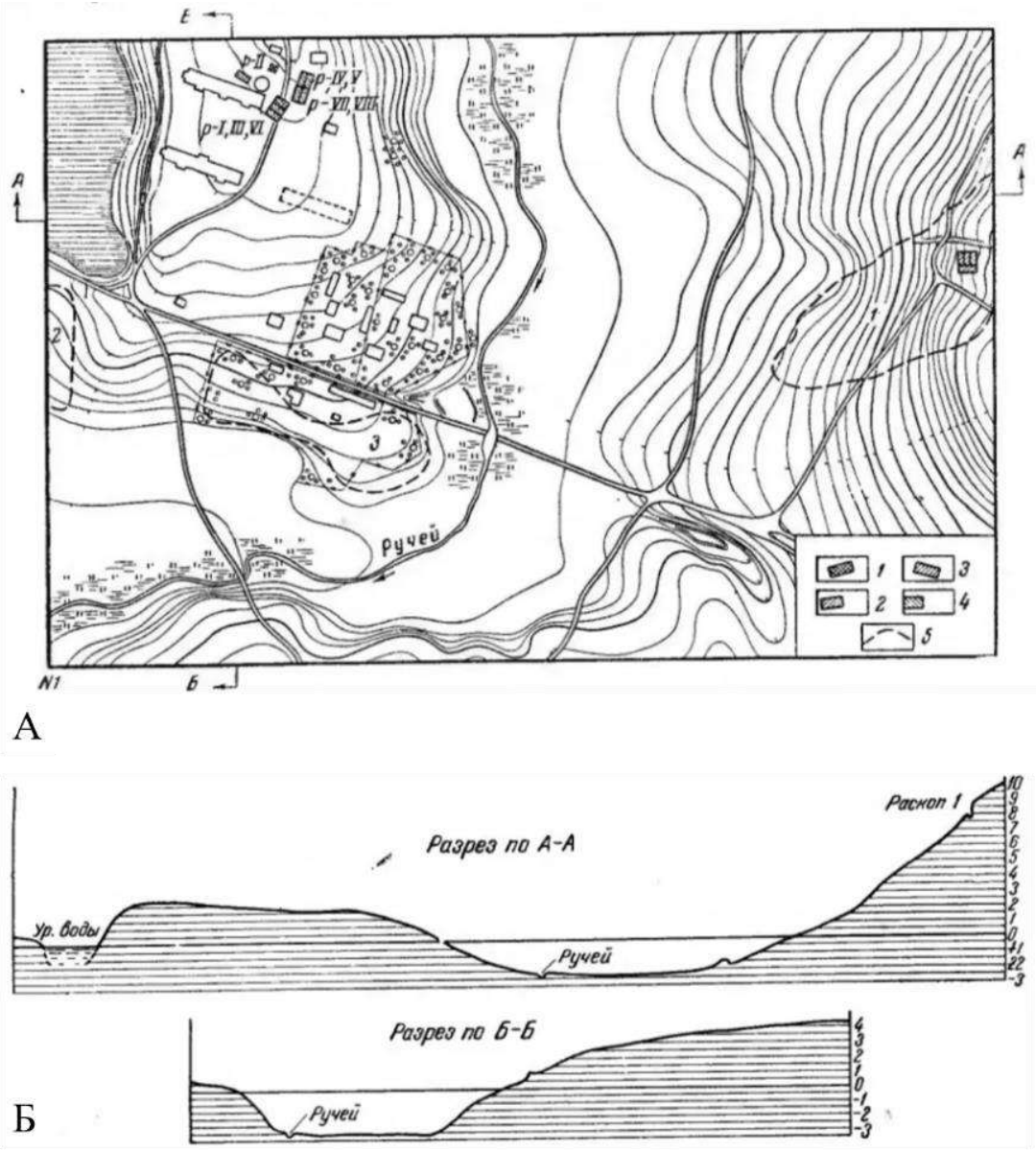


Рисунок Б.3 – План (А) и профиль (Б) малаештского могильника и селища [254]

Ранжевое

Памятник находится в современном Лиманском районе Одесской области на правом берегу Тилигульского лимана [251]. Относится к причерноморской части ареала черняховской культуры, где отмечается ряд сходных культурных черт с позднескифским и сарматским населением. Общая площадь раскопок на могильнике во время проведения экспедиции ИА АН СССР 1962–1964 гг. под руководством Э. А. Сымоновича при участии Т. С. Кондукторовой составила 4 000 кв. м.

Обследование могильника показало, что погребения сконцентрированы в центральном участке раскопа I и располагаются без определённого порядка. Выявлены погребения с

ориентировкой север – юг и запад – восток. Большая часть была разрушена или повреждена в древности. Комплекс находок позволяет датировать могильник второй половиной IV в. – началом V в. н. э. За три года раскопок были обнаружены 20 погребений черняховской культуры. Для генетического анализа отобрано 6 индивидов.

Ромашки

Могильник располагается в Ракитнянском районе Киевской области в центральной части села Ромашки (застроен). Относится к лесостепной части культурного ареала бассейна реки Рось, правого притока Днепра.

Первые сведения о памятнике были получены в ходе многолетних раскопок В. В. Хвойки, начавшихся в 1899 г. В 1920–1930-е гг. исследования были продолжены В. Козловской, но, к сожалению, материалы этих раскопок в значительной степени утрачены или депаспортизованы. Частично документация была восстановлена в публикации М. Ю. Брайчевского [255]. В 1959 и 1976 гг. на данном могильнике работал Э. А. Сымонович [256]. Принято считать, что вскрыто всего 43 погребения. Установлено наличие двух обрядов погребения, с преобладанием ингумаций [256]. Ориентировка захороненных преимущественно западная, с отклонениями на юг и север; положение – на спине, в вытянутых позах. Однако отмечается наличие «скорченных» погребений с восточной ориентировкой.

Предполагаемая нижняя дата существования могильника – III в. н. э., при этом не отрицается возможность существования на данной территории погребений более поздних, чем погребения черняховской культуры [256]. По мнению Э. А. Сымоновича, на могильнике фиксируются обрядные элементы, имеющие аналогии с южной пшеворской группой культуры ямных погребений, а также германские, балтские и зарубинецкие.

В фондах Института антропологии МГУ хранится антропологический материал из 4 погребений. Сохранность костного материала позволила отобрать для генетического исследования только одного индивида.

Ружичанка

Могильник располагается в лесостепной зоне водораздела бассейнов рек Южный Буг и Днестр в Хмельницком районе Хмельницкой области. Был обнаружен в 1964 г. О. М. Приходнюком и в 1965–1966 гг. исследовался археологической экспедицией Каменец-Подольского пединститута под руководством И. С. Винокура [257]. Всего раскопано 73 погребения: 34 – ингумации, 38 – кремации, 1 – кенотаф. Кремации занимают западную часть

могильника, ингумации — восточную [258]. Археологические атрибуты, выявленные в зоне ингумаций, позволяют считать серединой III в. дату начала функционирования могильника, а концом — первую половину – середину IV в. н. э. [258]. В фондах Института антропологии МГУ хранятся два черепа из погребений 9 и 16, которые были внесены в выборку для генетического анализа (рис. Б.4).



Рисунок Б.4 – Погребения 9 (А) и 16 (Б)

Изучение материалов могильника позволяет сказать, что на данном участке отсутствуют погребения знати и фиксируются элементы характерные для вельбаркской, пшеворской, позднесарматской и гето-дакийской исторических групп [258].

Телешовка

Поселения и могильник черняховской культуры III–IV вв. н. э. в селе Телешовка Ракитнянского района Киевской области были обнаружены в 1947 г. А. Т. и М. Ю. Брайчевскими [254]. Относится к лесостепной части культурного ареала бассейна реки Рось, правого притока Днепра. Раскопки продолжились в 1959 г. в рамках Средне-Днепровской экспедиции ИА АН СССР под руководством Э. А. Сымоновича. Могильник располагается на плато в западной части глинища. Было исследовано одно погребение, материалы которого хранятся в Институте антропологии МГУ (рис. Б.5) [259]. Костный фрагмент индивида был отобран для генетического анализа.

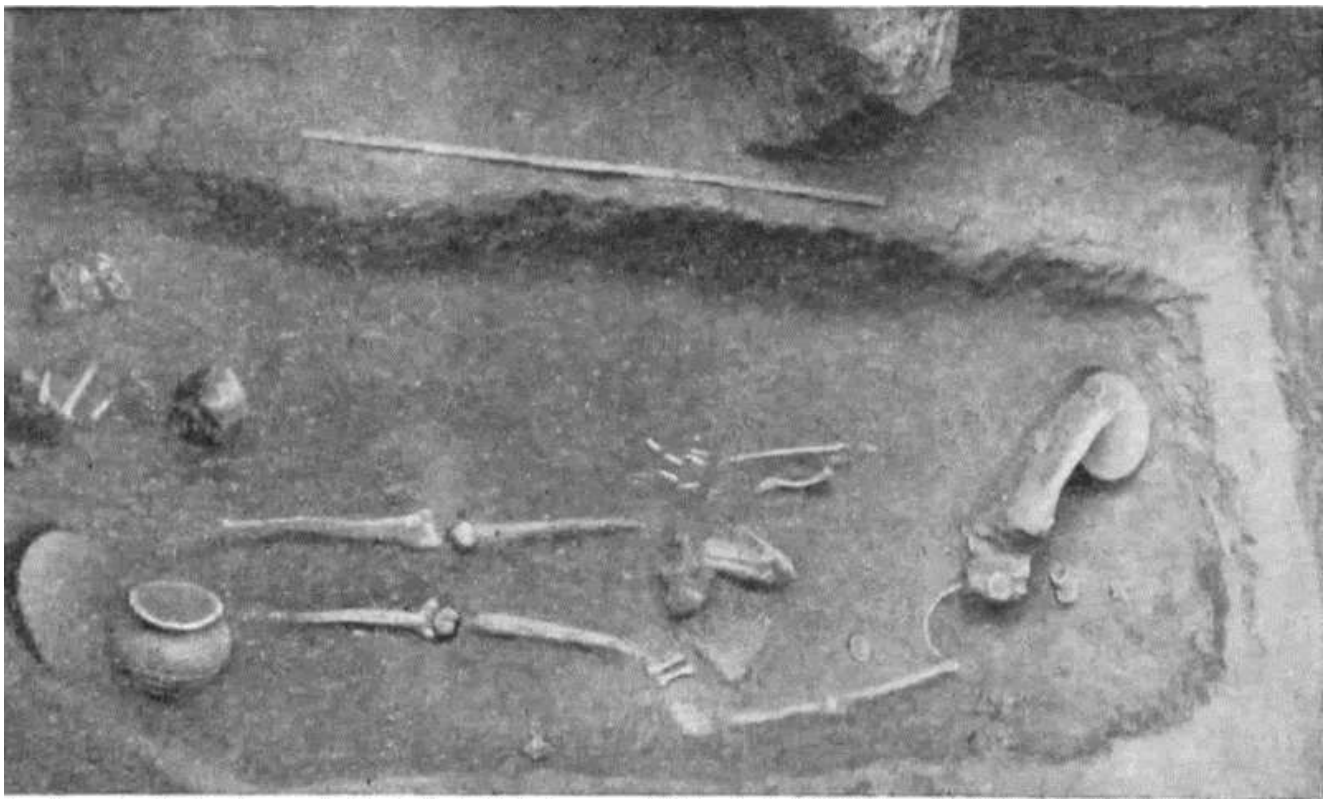


Рисунок Б.5 – Погребения 1 из могильника Телешовка

Данное погребение представляло собой прямоугольную яму, в которой располагался скелет, вытянутый на спине и повёрнутый головой на север [260]. Данное погребение датируется III–IV вв. н.э., относится к ритуально разрушенным, погребальный инвентарь представлен тремя керамическими сосудами, железным ножом, бронзовой фибулой и костяным гребнем. Пол и возраст определить невозможно.

Черняхов

Древнее селище и могильник располагаются на расстоянии 350–440 м друг от друга на территории современной Киевской области в Кагарлыцком (с 2020 г. – Обуховском) районе в селе Черняхов [158]. Впервые данный памятник лесостепного Поднепровья был раскопан в 1900–1901 гг. В. В. Хвойкой и стал эпонимным. Основные работы на нём были проведены в 1961–1962 гг. в ходе Украинской экспедиции ИА АН СССР под руководством Э. А. Сымоновича при участии Т. С. Кондукторовой.

Могильник биритуальный и датируется III–IV вв. н. э. Основная часть ингумаций на территории могильника совершена с северной (рис. Б.6) и западной ориентировкой, что является стандартным вариантом для черняховской культуры [158].

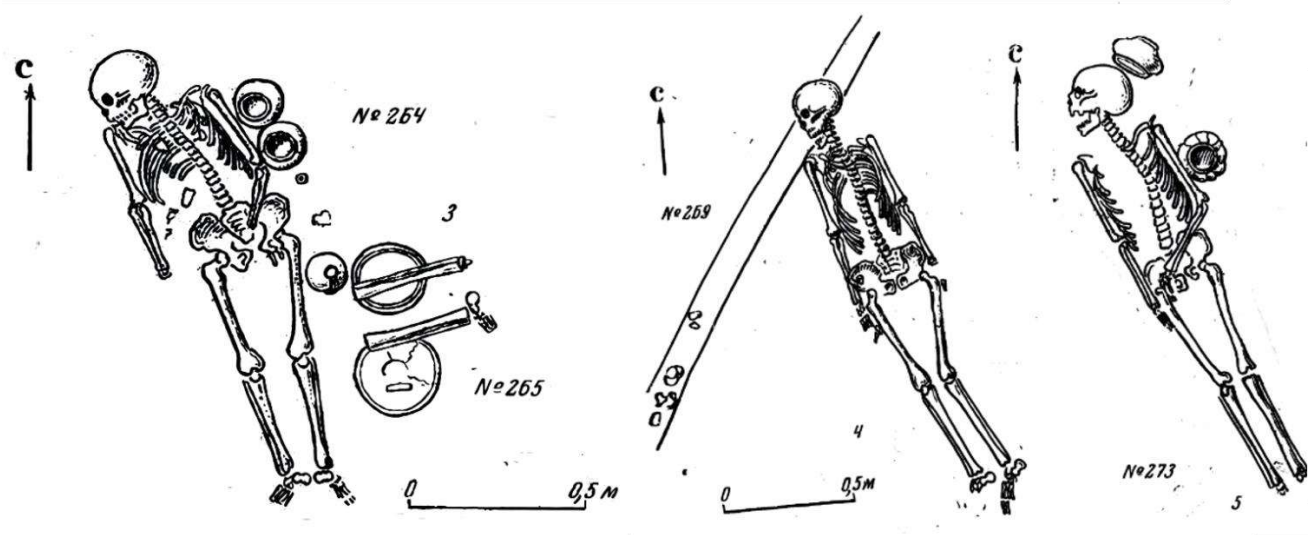


Рисунок Б.6 – Планы погребений ориентированных головами на север с территории могильника Черняхов (по Сымоновичу, 1967 [158])

Вместе с тем, в трёх погребениях отмечено положение кистей рук на лобковых и тазовых костях, что некоторыми специалистами связывается с погребальными традициями сармат [17].

В диссертационное исследование вошли 4 образца из могильника.

Чистилов

Могильник был случайно открыт в 1963 году при хозяйственных работах [261]. Располагается на восточной окраине села Чистилов Збаровского района Тернопольской области, примерно в 800 м от реки Серет. Относится к группе памятников Волыни и Верхнего Побужья. В 1964 г. сотрудники Тернопольского краеведческого музея под руководством Е. А. Харитонова провели разведочные работы, в результате которых были открыты могильник черняховской культуры и остатки поселений культуры Ноа и Древней Руси [261].

На могильнике были обнаружены 4 инвентарных погребения, совершённые по обряду ингумации с северной ориентировкой. Погребённые лежали на спине в вытянутом положении; только в погребении 3 левая кисть погребённого находилась на тазе, а правая рука была несколько отклонена в сторону и согнута в локте внутрь. Весь могильник можно отнести к концу IV в. – началу V в. н. э. [261, 262]. Прослеживается типологическая схожесть с другими могильниками черняховской культуры (Гавриловка, Журавка, Малаешты, Ранжевое) [261]. В коллекциях Института антропологии МГУ находится костяк из погребения 4, костный материал которого был отобран для генетического анализа.

Боспорское царство

Для реконструкции генетической структуры населения Боспорского Царства и определения наличия генетической потока между его населением и черняховской культурой была сформирована антропологическая коллекция материалов, представленных зубами, фрагментами височных костей и слуховыми косточками, с территорий двух крупных городов-памятников: Фанагория и Елизаветовское городище. Общий размер сформированной выборки 40 индивидов. Ниже краткое описание памятников.

Фанагория

Древний город располагается на Таманском полуострове, близ современного посёлка Сенной Темрюкского района Краснодарского края. Научные археологические исследования в Фанагории начались в 1936 году под руководством А. П. Смирнова и В. Д. Блаватского; в послевоенные годы раскопки были возобновлены М. М. Кобылиной (1947–1975), а с 1993 года работы ведёт экспедиция под руководством В. Д. Кузнецова [263].

Площадь городища составляет около 60 гектаров, при этом примерно треть из них затоплена морем; площадь некрополей, окружающих город, оценивается примерно в 900 гектаров, включая более 700 курганов. Грунтовый некрополь Фанагории является крупнейшим погребальным памятником на Азиатском Боспоре [264]. Некрополь существовал со V в. до н. э. по V в. н. э. [266]. Погребальный обряд практически полностью представлен ингумациями [266]. На территории некрополя выделяют пять основных типов погребальных сооружений: простые грунтовые могильные ямы, могильные ямы с подбоем, ямы с каменной кладкой («ящики»), погребения в сосудах и грунтовые склепы [267]. Выделяются погребальные традиции, характерные для эллинов, меотов, сармат, алан и восточных германцев [268, 269].

В контексте рассматриваемой темы взаимодействия Боспорского царства и восточных германцев особую значимость имеют позднеантичные погребения в ямах (узкие, с подбоями, ориентированные преимущественно на север и северо-запад) [268]. На этой основе была сформирована антропологическая выборка из 11 образцов данного периода из могильных ям с подбоем. Они предположительно могут быть связаны как с населением черняховской культуры, так и с населением Понто-Каспийской степи, для которого также характерны захоронения такого типа [268]. Также в выборку вошли доступные материалы классического периода и эллинизма из коллекций музея-заповедника «Фанагория» (8 индивидов) для оценки генетической связи в

рамках культурной преемственности между эллинистическим и позднеантичным населением Боспорского царства.

Елизаветовское городище

Дополнительно в научно-исследовательскую работу привлекаются материалы, археологически датируемые IV – III вв. до н. э. (эллинизм), с территории памятника Елизаветовское городище. Городище занимает площадь, превышающую 50 га, в дельте Дона, в окрестностях Танаиса (Азовский район, Ростовская область) [270]. На городище обнаружены две линии оборонительных укреплений и «акрополь»; его опоясывает курганный могильник протяжённостью более 7 км [270].

Выборку составляют материалы, принадлежащие к периоду после проведения Боспорской державой военной акции в отношении автономного урбанистического скифского центра, коим предположительно являлось Елизаветовское городище, и основания в нём греческого квартала-эмпория [70]. Она включает две группы: индивидов, захороненных во рву после военного штурма конца третьей четверти IV в. до н. э. (рис. Б.7), и городское население, погребённое в грунтовом некрополе с неоднородным обрядом, сложившимся сразу после захвата городища Боспорским царством [70]. Этнический состав населения остаётся дискуссионной темой, однако несомненно выявляется присутствие скифских и эллинских погребальных традиций [70, 71].

Общее количество антропологического материала с территории Елизаветовского городища из фонда хранения Южного федерального университета составило 21 образец, что значительно увеличило выборку эллинистического периода существования Боспорского Царства.

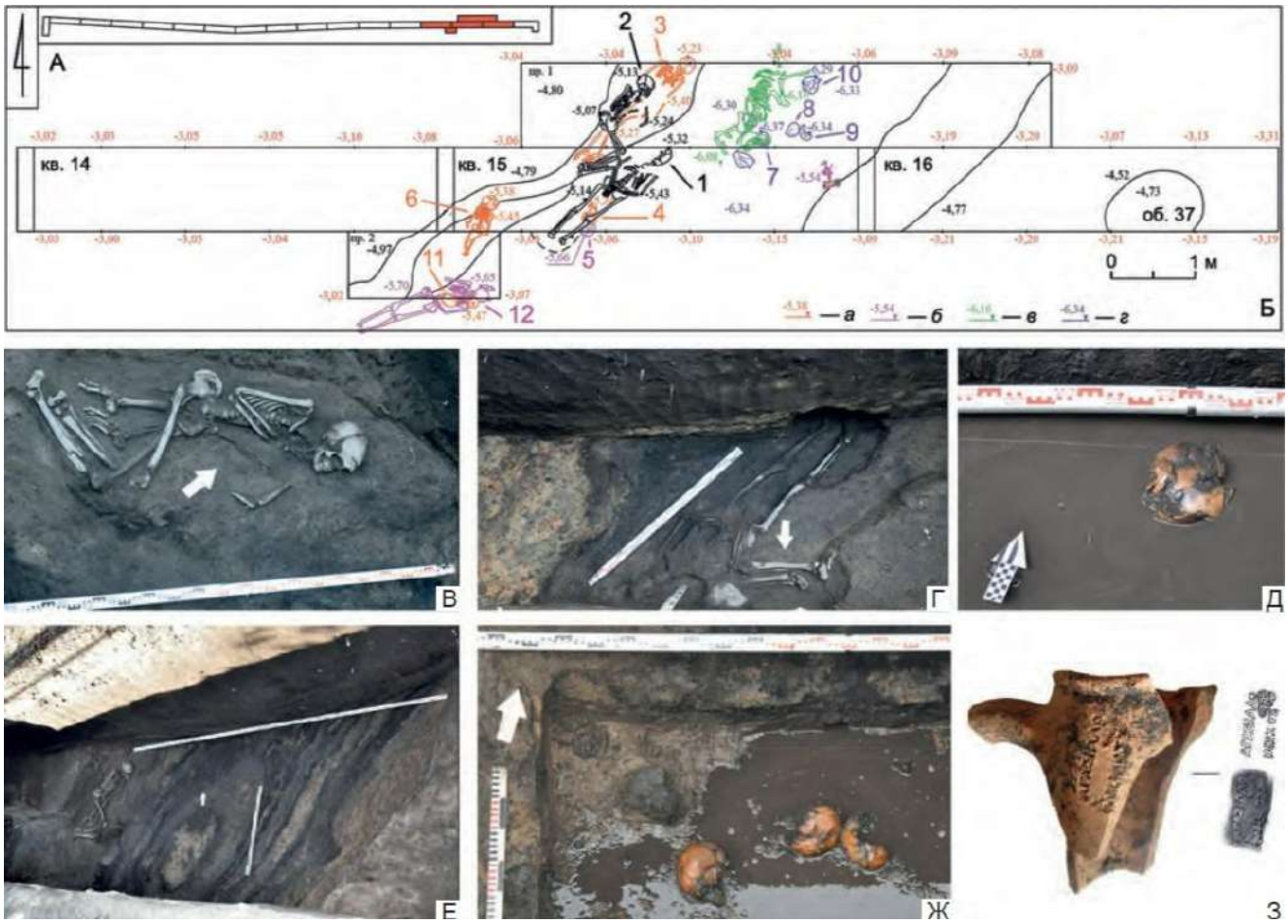


Рисунок Б.7 – Периферийная часть Елизаветовского городища: А – конфигурация раскопа XLVII; Б – фрагмент плана раскопа с участком открытого рва и объектами в его заполнении (1–12 — номера скелетов; горизонты: а – 9, б – 10, в – 11, г – 12); В - заполнение рва, скелеты 2 и 3, вид с юго-востока; Г – заполнение рва, скелеты 2 и 3 в его западной части, вид с юго-юго-востока; Д – заполнение рва, скелеты 1 и 2, вид с севера; Е, Ж – человеческие черепа на дне рва (Е – условно скелеты 7–9, вид с юга; Ж – условно скелет 10, вид с юга); З – фрагмент горла гераклейской амфоры с клеймом (по А. Н. Коваленко, 2026 (неопубликованное))

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Сводная статистика первичного биоинформатического анализа геномных данных, полученных в ходе диссертационного исследования

Таблица В.1 – Сводная статистика для геномных данных образцов черняховской культуры

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антропологический пол	Генетический пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покрытие	rCRS покрытие	chrY покрытие	DupRate (%)
1	AB59	L00001648	М	Неясно	XY	2,89%	0,04	0,02	3,62	0	0,11%
2	AB60	L00001665	М	Ж	XX	24,80%	0,18	0,04	4,46	0,01	0,77%
		L01001665				17,74%	0,06	1,67	71,59	0,24	3,93%
3	AB61	L00001649	Ж>М	Неясно	Contamination	5,51%	0,03	0,03	2,47	0,01	0,55%
4	AB62	L00001838	Ж	Ж	Contamination	5,71%	0,06	0,02	3,35	0	0,19%
5	AB63	L00001666	М	М	XY	17,27%	0,14	0,02	1,54	0,01	0,43%
		L01001666				13,04%	0,05	2,31	69,57	0,76	3,08%
6	AB64	L00001650	М	Ж	XX	14,07%	0,08	0,07	15,85	0,01	0,55%
		L01001650				12,56%	0,02	0,54	53,09	0,07	2,62%
7	AB65	L00001651	М	М	XY	3,19%	0,08	0,03	28,86	0,01	0,08%
8	AB66	L00001652	Ж>М	М	XY	2,49%	0,03	0,03	2,44	0,01	0,37%
		L01001652				83,35%	0,21	0,04	2,76	0,02	2,93%
		L02001652				80,45%	0,13	0,57	21,95	0,24	7,95%
9	AB67	L00001667	М	М	XY	3,76%	0,02	0	0,32	0	0,06%
		L01001667				88,90%	0,2	0,58	36,04	0,25	20,31%
		L02001667				87,76%	0,12	0,73	33,04	0,28	9,98%
10	AB68	L00001653	М	М	XY	5,38%	0,08	0,01	1,28	0	0,10%
11	AB69	L00001680	М	Неясно	XY	4,27%	0,05	0,03	8,65	0,01	0,22%
12	AB70	L00001681	М	Неясно	XY	5,03%	0,05	0,05	11,27	0,02	0,52%
13	AB71	L00001682	М	Неясно	XY	7,11%	0,1	0,06	12,71	0,03	0,54%
14	AB72	L00001683	Ж	Неясно	XY	4,48%	0,02	0,02	0,7	0	0,76%
15	AB74	L00001685	М	Неясно	XY	5,22%	0,14	0,03	1,26	0,01	0,61%
16	AB75	L00001686	М	Неясно	XY	5,56%	0,05	0,02	5,1	0,01	0,26%
17	AB77	L00001688	М	Неясно	XY	3,83%	0,04	0,03	9,03	0,01	0,38%
18	AB78	L00001689	М	Неясно	N/A	4,12%	0,03	0,03	3,98	0	0,26%
19	AB79	L00001690	Ж	Неясно	N/A	3,87%	0,04	0,01	4,7	0	0,19%
20	AB80	L00001691	Ребёнок	Неясно	N/A	2,18%	0,02	0,01	0,94	0	0,07%
21	AB81	L00001692	М	Неясно	XY	7,59%	0,08	0,06	8,3	0,02	0,30%
22	AB82	L00001693	М	М	XY	8,10%	0,09	0,07	26,72	0,03	0,27%
23	AB83	L00001694	М>Ж	Ж	XX	14,76%	0,07	0,04	10,25	0	0,46%
		L01001694				10,92%	0,02	0,72	63,61	0,09	3,31%
24	AB84	L00001787	М	Неясно	XY	2,90%	0,02	0,04	0,84	0,01	0,44%
		L01001787				66,56%	0,26	0,12	13,37	0,05	14,47%
		L02001787				68,94%	0,11	1,85	64,83	0,67	15,49%
25	AB85	L00001788	М	Неясно	N/A	5,56%	0,04	0,02	1,04	0	0,55%
26	AB86	L00001570	Ж	Ж	Contamination	4,50%	0,05	0,05	11,04	0,01	0,25%
27	AB87	L00001808	М	Неясно	Contamination	2,61%	0,05	0,02	3,09	0	0,33%
28	AB88	L00001745	М	Неясно	XY	2,86%	0,03	0,03	1,12	0,01	0,41%

Продолжение таблицы В.1

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антропо-логический пол	Генетичес-кий пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покры-тие	rCRS покры-тие	chrY покры-тие	DupRate (%)
29	AB89	L00001746	М	М	XY	5,09%	0,05	0,03	8,92	0,01	0,38%
		L01001746				50,38%	0,18	0,71	40,33	0,28	7,22%
		L02001746				37,17%	0,11	1,37	53,12	0,49	6,28%
30	AB90	L00001747	Ж	Ж	XX	3,25%	0,02	0,08	2,29	0,02	0,79%
		L02001747				54,48%	0,19	0,39	25,24	0,05	6,92%
		L03001747				54,51%	0,09	1,05	37,09	0,12	15,52%
31	AB91	L00001748	М>Ж	Неясно	XY	3,74%	0,02	0,03	0,16	0,01	1,21%
32	AB92	L00001679	Ж	Неясно	Contamination	4,99%	0,04	0,02	7,33	0	0,30%
33	AB93	L00001571	Ребёнок	Ж	XX	51,01%	0,16	0,63	40,35	0,09	12,16%
		L01001571				44,89%	0,05	0,11	6,67	0,02	1,93%
34	Bch01	L00003308	N/A	Ж	XX	85,39%	0,18	0,16	11,67	0,02	8,28%
		L01003308				85,49%	0,08	9,92	184,01	0,71	19,59%
35	Bch02 (duble AB76)	L00003249	N/A	М	XY	73,83%	0,25	0,25	21,38	0,09	7,39%
		L01003249				57,92%	0,1	1,62	61,58	0,56	16,17%
36	Bch03	L00003309	N/A	Неясно	XY	65,46%	0,19	0,25	19,93	0,1	6,54%
		L01003309				63,37%	0,09	0,94	41,06	0,36	13,33%
37	Bch04	L00003289	N/A	Ж	XX	63,68%	0,33	0,16	16,11	0,02	14,95%
		L01003289				59,50%	0,16	0,68	38,47	0,09	14,21%
38	Bch05	L00003290	Ж	Ж	XX	74,28%	0,29	0,14	10,28	0,02	15,91%
		L01003290				67,91%	0,14	0,84	35,92	0,1	10,41%
39	Bch06	L00003227	N/A	М	XY	51,69%	0,21	0,03	3,6	0,01	0,49%
		L01003227				37,80%	0,14	0,73	38,82	0,31	9,42%
40	Bch07	L00003666	N/A	Ж	XX	61,43%	0,24	0,08	6,97	0,01	8,15%
		L01003666				62,92%	0,13	0,7	34,29	0,08	7,83%
41	Bch08	L00003605	N/A	Неясно	XY	76,45%	0,31	0,16	10,18	0,09	15,25%
		L01003605				73,66%	0,15	1,64	39,76	0,62	20,31%
42	Bch09	L00003178	N/A	Ж	XX	77,57%	0,2	0,87	47,49	0,09	21,27%
		L01003178				73,87%	0,1	1,14	42,61	0,12	18,55%
43	Bch11	L00003421	N/A	Ж	XX	25,96%	0,21	0,38	21,92	0,05	3,35%
		L01003421				31,06%	0,13	0,38	17,77	0,05	4,19%
44	Bch12	L00003400	Ж	Неясно	Consistent_with_XY	3,99%	0,03	0	0,01	0	0,32%
		L01003400				3,50%	0,03	0,01	0,02	0	0,60%
45	Bch13	L00003422	М	Неясно	XY	60,04%	0,36	0,18	13,41	0,08	4,88%
		L01003422				52,99%	0,18	0,61	27,71	0,25	14,11%
46	Bch14	L00003647	Ж?	Ж	XX	82,51%	0,4	0,12	6,08	0,02	10,32%
		L01003647				90,24%	0,24	0,63	18,47	0,1	28,04%
47	Bch15	L00003586	Ж	Ж	XX	87,08%	0,25	0,12	8,92	0,01	10,56%
		L01003586				86,95%	0,09	1,8	73,58	0,13	15,04%
47	Bch16	L00003667	Ж?	Неясно	Consistent_with_XY	4,75%	0,06	0	0,01	0	0,43%
49	Bch17	L00003401	Ж	Неясно	XY	77,46%	0,24	0,23	19,41	0,09	6,58%
		L01003401				77,24%	0,12	2,32	96,14	0,89	17,69%
50	Bch18	L00003648	М	Неясно	XY	75,01%	0,29	0,07	5,57	0,04	7,95%
		L01003648				78,87%	0,15	7,94	130,26	2,6	17,19%
51	Bch19	L00003606	М	Неясно	XY	5,22%	0,25	0	0,02	0	0,88%
		L00003986				5,17%	0,22	0	0,15	0	0,59%

Продолжение таблицы В.1

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антропологический пол	Генетический пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покрытие	rCRS покрытие	chrY покрытие	DupRate (%)
52	Bch21	L00003423	Ж?	Ж	XX	65,20%	0,32	0,11	7,21	0,02	5,25%
		L01003423				54,02%	0,19	0,62	27,63	0,08	8,32%
53	Bch22	L00003668	Ж?	Ж	Contamination	14,86%	0,34	0,01	0,21	0	1,38%
		L01003668				7,89%	0,19	0,28	6,66	0,06	1,96%
54	Bch23	L00003608	Ж?	Неясно	XY	23,23%	0,25	0,25	14,03	0,12	5,55%
		L01003608				14,65%	0,08	1,08	38,85	0,42	3,53%
55	Bch24	L00003402	Ж?	Ж	XX	72,54%	0,21	0,18	8,39	0,02	5,20%
		L01003402				73,28%	0,09	0,1	3,69	0,02	31,54%
		L02003402				73,20%	0,09	3,11	56,01	0,33	18,19%
56	Bch25	L00003649	М	Неясно	XY	45,83%	0,22	0,03	2,91	0,02	4,89%
		L01003649				41,50%	0,13	0,76	33,73	0,32	9,54%
57	Bch26	L00003587	М?	Ж	XX	89,20%	0,21	0,26	16,78	0,03	16,30%
		L01003587				91,40%	0,1	1,05	38,78	0,14	27,37%
58	Bch27	L00003403	М?	Ж	XX	13,66%	0,24	0,18	11,54	0,03	1,98%
		L01003403				16,52%	0,12	0,63	25,76	0,1	4,50%
59	Bch28	L00003650	Ж	Неясно	XY	71,75%	0,25	0,05	5,16	0,02	7,29%
		L01003650				63,97%	0,09	0,75	33,2	0,3	12,96%
60	Bch29	L00003588	М	М	XY	1,33%	0,24	0	0,34	0	0,17%
61	Bch30	L00003859	М	Неясно	XY	13,20%	0,18	0	0,15	0	0,12%
		L01003859				5,87%	0,08	0,09	3,71	0,04	1,63%
62	Bch31	L00003860	Ж?	Ж	XX	46,06%	0,31	0,02	1,75	0	0,36%
		L01003860				29,88%	0,13	2,63	64,56	0,31	6,69%
63	Bch32	L00003853	Ж	Ж	XX	20,90%	0,45	0,02	1,42	0	0,23%
		L01003853				11,99%	0,22	0,4	19,33	0,07	2,01%
64	Bch33	L00003424	М	Ж	XX	27,58%	0,16	0,27	16,43	0,04	3,10%
		L01003424				23,85%	0,08	0,7	29,91	0,1	7,12%
65	Bch34	L00003891	М	М	XY	78,57%	0,25	1,59	63,76	0,57	10,71%
		L01003891				83,08%	0,15	0,01	0,79	0	0,60%
66	Bch35	L00003848	N/A	М	XY	78,77%	0,3	0,02	1,67	0,01	0,90%
		L01003848				78,26%	0,19	0,53	22,81	0,21	9,18%
67	Bch36	L00003861	Ж	Ж	XX	74,04%	0,28	0,05	3,79	0,01	1,17%
		L01003861				66,20%	0,16	0,58	26,15	0,08	8,72%
68	Bch37	L00003906	М?	Ж	XX	77,93%	0,38	0,02	1,61	0	4,16%
		L01003906				70,63%	0,27	0,35	14,59	0,05	6,88%
69	Bch38	L00003907	М	М	XY	72,39%	0,27	0,02	1,03	0,01	3,59%
		L01003907				67,43%	0,17	0,78	24,68	0,31	7,71%
70	Bch39	L00003609	М	Неясно	XY	5,72%	0,22	0,04	2,77	0,02	1,31%
		L01003609				10,17%	0,13	0	0,25	0	0,04%
		L02003609				6,41%	0,07	0,12	11,76	0,04	2,03%
71	Bch40	L00003425	Ж	Ж	XX	16,99%	0,16	0,24	14,27	0,03	2,46%
		L01003425				25,74%	0,07	0,97	33,92	0,12	7,50%
72	Bch41	L00003892	М?	Ж	XX	81,87%	0,35	0,01	0,87	0	2,48%
		L01003892				77,00%	0,25	0,48	17,24	0,06	9,14%
73	Bch42	L00003908	N/A	Неясно	N/A	8,47%	0,15	0	0,89	0	0,41%
		L01003908				5,85%	0,08	0,02	3,52	0	0,80%
74	Bch43	L00003973	N/A	Ж	XX	13,61%	0,16	0	0,53	0	0,03%
		L01003973				10,69%	0,1	0,36	40,29	0,05	1,55%
75	Bch44	L00003974	N/A	Неясно	XY	14,94%	0,28	0,00	0,07	0,00	0,02%
		L01003974				8,74%	0,18	0,11	6,26	0,04	0,80%

Продолжение таблицы В.1

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антропологический пол	Генетический пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покрытие	rCRS покрытие	chrY покрытие	DupRate (%)
76	Bch45	L00004082	N/A	Неясно	N/A	4,05%	0,04	0,00	0,04	0,00	0,02%
77	Bch46	L00003893	N/A	Ж	XXY	3,72%	0,11	0,00	0,08	0,00	0,16%
		L01003893				3,27%	0,05	0,05	1,84	0,01	0,48%
78	Bch47	L00003975	N/A	Ж	Contamination	6,02%	0,17	0	0,06	0	0,01%
79	Bch49	L00003894	N/A	Ж	XX	43,75%	0,2	0,02	3,5	0	1,64%
		L01003894				31,40%	0,14	1,08	51,15	0,12	4,81%
80	Bch50	L00003895	N/A	Ж	Contamination	18,76%	0,13	0,01	1,44	0	0,58%
		L01003895				10,68%	0,09	0,33	21,89	0,05	1,76%
81	Bch51	L00003953	N/A	Ж	XX	28,93%	0,34	0,01	0,69	0	0,15%
		L01003953				19,47%	0,2	0,42	18,43	0,07	3,69%
82	Bch52	L00003953	N/A	Ж	XX	28,93%	0,34	0,01	0,69	0	0,15%
		L01003953				19,47%	0,2	0,42	18,43	0,07	3,69%
83	Bch53	L00003976	N/A	Ж	Contamination	10,72%	0,11	0	0,49	0	0,01%
		L01003976				19,08%	0,01	0	0,15	0	0,14%
		L02003976				7,44%	0,05	0,25	53,61	0,04	2,01%
84	Bch54	L00004078	N/A	Ж	Contamination	15,57%	0,16	0	1,41	0	0,11%
		L01004078				10,15%	0,07	0,27	26,21	0,05	2,16%
85	Bch56	L00003954	N/A	Неясно	N/A	5,94%	0,12	0	0,26	0	0,02%
86	Bch59	L00003977	N/A	Неясно	XY	9,13%	0,12	0	0,2	0	0,01%
		L01003977				6,87%	0,06	0,29	22,13	0,11	0,98%
87	Dch01	L00001971	Ж?	Ж	XX	2,54%	0,26	0,05	89,49	0,01	0,48%
88	Dch02	L00001952	М	Неясно	XY	4,31%	0,05	0,05	2,61	0,01	1,79%
89	Dch03	L00001848	Ж?	Ж	XX	11,42%	0,23	0	0,31	0	0,07%
		L01001848				13,01%	0,21	0,45	26,81	0,07	1,93%
90	Dch04	L00001972	Ребёнок (Ж?)	Ж	XY	1,82%	0,21	0,02	25,04	0	0,36%
		L01001972				1,38%	0,04	0	1,36	0	0,01%
91	Dch05	L00001849	М	Неясно	XY	12,60%	0,21	0,13	35,81	0,06	2,63%
		L01001849				9,47%	0,07	0,01	4,38	0,01	1,31%
		L02001849				15,35%	0,14	0,79	80,63	0,32	2,70%
92	Dch06	L00001985	М?	Ж	Contamination	5,69%	-	0,08	2,31	0,02	0,61%
93	Dch07	L00001850	М	М	XY	28,08%	0,25	0,42	31,22	0,2	8,01%
		L01001850				23,84%	0,08	0,82	42,49	0,39	11,13%
94	Dch08	L00001991	М	М	XY	43,15%	0,13	0,1	15,94	0,05	2,20%
		L02001991				41,19%	0,05	1,03	63,9	0,41	13,22%
95	Dch09	L00001992	Ребёнок	М	XY	59,49%	0,21	2,43	77,7	0,78	6,00%
		L01001992				47,41%	0,05	0,47	27,63	0,18	4,32%
96	Dch10	L00001851	Ж	Ж	XX	71,84%	0,32	3,31	99,23	0,44	24,10%
		L01001851				61,40%	0,14	0,38	45,51	0,07	21,81%
97	Dch11_2	L00002713	Ж	Ж	XX	36,06%	0,21	5,1	93,79	0,47	10,99%
		L01002713				35,77%	0,11	0,73	31,43	0,06	4,16%
98	Dch12_2	L00002614	Ж	Ж	XX	58,41%	0,18	4,72	91,94	0,49	10,65%
		L00002654				48,38%	0,15	0,01	0,82	0	0,28%
		L01002654				49,92%	0,09	0,93	41,44	0,08	5,59%
99	Dch13	L00002706	М	Ж	Contamination	4,12%	0,1	0,05	3,96	0,01	0,70%
100	Dch14	L00002714	М	Ж	Contamination	4,41%	0,07	0,04	18,37	0,01	0,62%
101	Dch15_2	L00002827	Ж?	Ж	XX	74,79%	0,18	0,04	2,84	0	0,68%

Таблица В.2 – Показатели среднего покрытия ядерного и митохондриального генома, а также показатели выявленных SNV из панели 1240K для образцов черняховской культуры

№	ID (генетики)	среднее покрытие ЯГ (hg37, merge)	среднее покрытие МГ (rCRS, merge)	Кол-во SNV, детектированных для образца на основе панели 1240K (1240 тыс.)
1	AB59*	0,02	3,62	932,00
2	AB60	1,70	83,45	588 210,00
3	AB61	0,03	2,47	6 670,00
4	AB62	0,02	3,35	5 915,00
5	AB63	2,33	77,55	799 280,00
6	AB64	0,61	78,36	301 085,00
7	AB65	0,03	28,86	15 625,00
8	AB66	0,64	33,14	292 952,00
9	AB67	1,31	79,05	564 013,00
10	AB68	0,01	1,28	3 404,00
11	AB69	0,03	8,65	9 722,00
12	AB70	0,05	11,27	15 828,00
13	AB71	0,06	12,71	27 056,00
14	AB72*	0,02	0,70	160,00
15	AB74	0,03	1,26	6 003,00
16	AB75	0,02	5,10	8 884,00
17	AB77	0,03	9,03	5 049,00
18	AB78*	0,03	3,98	714,00
19	AB79	0,01	4,70	1 529,00
20	AB80*	0,01	0,94	815,00
21	AB81	0,06	8,30	27 212,00
22	AB82	0,07	26,72	42 207,00
23	AB83	0,76	73,85	354 821,00
24	AB84	2,00	79,04	655 839,00
25	AB85*	0,02	1,04	631,00

Продолжение таблицы В.2

№	ID (генетики)	среднее покрытие ЯГ (hg37, merge)	среднее покрытие МГ (rCRS, merge)	Кол-во SNV, детектированных для образца на основе панели 1240K (1240 тыс.)
26	AB86	0,05	11,04	20 685,00
27	AB87	0,02	3,09	4 829,00
28	AB88	0,03	1,12	2 802,00
29	AB89	2,11	116,40	754 725,00
30	AB90	1,53	76,04	565 630,00
31	AB91*	0,03	0,16	210,00
32	AB92	0,02	7,33	3 387,00
33	AB93	0,73	47,02	331 147,00
34	Bch01	10,09	210,46	1 176 931,00
35	Bch02	1,87	93,87	706 611,00
36	Bch03	1,18	60,99	485 096,00
37	Bch04	0,84	54,58	369 491,00
38	Bch05	0,98	54,42	421 517,00
39	Bch06	0,77	48,64	352 603,00
40	Bch07	0,78	48,03	358 437,00
41	Bch08	1,80	49,95	503 015,00
42	Bch09	2,01	102,75	700 728,00
43	Bch11	0,76	47,82	332 121,00
44	Bch12*	0,02	0,06	316,00
45	Bch13	0,79	41,13	340 901,00
46	Bch14	0,75	24,56	299 170,00
49	Bch15	1,91	91,25	752 582,00
50	Bch16*	0,00	0,01	44,00
51	Bch17	2,55	132,26	769 634,00
52	Bch18	8,01	149,59	1 108 730,00
53	Bch19*	0,00	0,15	159,00

Продолжение таблицы В.2

№	ID (генетики)	среднее покрытие ЯГ (hg37, merge)	среднее покрытие МГ (rCRS, merge)	Кол-во SNV, детектированных для образца на основе панели 1240K (1240 тыс.)
54	Bch21	0,74	41,78	346 962,00
55	Bch22	0,28	9,14	43 405,00
56	Bch23	1,32	52,88	527 890,00
57	Bch24	3,39	76,78	895 724,00
58	Bch25	0,79	36,64	313 006,00
59	Bch26	1,30	55,56	498 195,00
60	Bch27	0,80	37,31	321 538,00
61	Bch28	0,80	38,36	310 795,00
62	Bch29	0,00	0,34	2 721,00
63	Bch30	0,09	4,71	44 507,00
64	Bch31	2,65	73,20	724 723,00
65	Bch32	0,42	26,02	132 197,00
66	Bch33	0,97	46,34	408 821,00
67	Bch34	1,60	72,18	598 054,00
68	Bch36	0,62	29,94	284 958,00
69	Bch37	0,37	20,35	170 239,00
70	Bch38	0,79	30,70	357 154,00
71	Bch39	0,16	18,23	16 502,00
72	Bch40	1,21	48,18	499 756,00
73	Bch41	0,49	22,22	212 638,00
74	Bch42	0,02	5,75	807,00
75	Bch43	0,36	40,82	135 717,00
76	Bch44	0,11	6,33	28 503,00
77	Bch45*	0,00	0,04	11,00
78	Bch46	0,05	2,52	3 166,00
79	Bch47*	0,00	0,06	157,00
80	Bch49	1,10	61,65	432 600,00
81	Bch51	0,34	28,34	103 404,00

Продолжение таблицы В.2

№	ID (генетики)	среднее покрытие ЯГ (hg37, merge)	среднее покрытие МГ (rCRS, merge)	Кол-во SNV, детектированных для образца на основе панели 1240K (1240 тыс.)
82	Bch52	0,43	19,13	65 072,00
83	Bch53	0,26	54,25	96 341,00
84	Bch54	0,27	27,62	85 859,00
85	Bch56*	0,00	0,26	32,00
86	Bch59	0,30	22,33	118 013,00
87	Dch01	0,05	118,53	25 153,00
88	Dch02	0,05	2,61	5 619,00
89	Dch03	0,45	32,12	189 232,00
90	Dch04	0,02	29,71	7 908,00
91	Dch05	0,93	133,23	407 228,00
92	Dch06	0,08	2,31	15 637,00
93	Dch07	1,23	83,89	492 083,00
94	Dch08	1,13	87,80	508 106,00
95	Dch09	2,90	116,49	937 507,00
96	Dch10	3,69	153,55	840 618,00
97	Dch11_2	5,83	134,26	1 105 554,00
98	Dch12_2	5,66	145,70	1 088 544,00
99	Dch13	0,05	4,83	16 643,00
100	Dch14	0,04	21,16	20 984,00
101	Dch15_2	0,04	2,84	27 091,00

Таблица В.3 – Показатели контаминации, рассчитанные для образцов черняховской культуры

ID	Schmutzi npred	Schmutzi wpred	ContaMix	ContaMix (диапазон)	ANGSD (median)	ANGSD (method1)	ANGSD (method2)	Статус
AB59	12%	N/A	15%	[2,26%-26,66%]	N/A	N/A	N/A	контаминирован
AB60	2%	1%	1%	[0,37%-1,53%]	--	--	--	контаминации нет
AB61	N/A	N/A	11%	[3,81%-23,83%]	--	--	--	N/A
AB62	N/A	N/A	31%	[18,89%-44,24%]	--	--	--	N/A
AB63	N/A	N/A	1%	[0,11%-1,78%]	3%	3%	3%	контаминации нет
AB64	20%	28%	4%	[2,36%-5%]	--	--	--	потенциально контаминирован
AB65	1%	15%	2%	[0,23%-4,61%]	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
AB66	N/A	N/A	4%	[1,92%-5,45%]	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
AB67	17%	31%	1%	[0,15%-4,54%]	2%	3%	2%	контаминации нет
AB68	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
AB69	3%	8%	5%	[1,84%-9,66%]	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
AB70	12%	24%	2%	[0,29%-7,08%]	N/A	N/A	N/A	потенциально контаминирован
AB71	3%	17%	0%	[0,02%-2,76%]	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
AB72	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
AB74	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
AB75	5%	26%	8%	[4,05%-14,28%]	N/A	N/A	N/A	потенциально контаминирован
AB76	7%	24%	3%	[0,86%-5,93%]	N/A	N/A	N/A	потенциально контаминирован
AB77	6%	22%	3%	[0,27%-8,05%]	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
AB78	3%	17%	8%	[1,48%-19,29%]	--	--	--	контаминации нет
AB79	8%	27%	5%	[1,35%-12,79%]	--	--	--	N/A
AB80	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	N/A
AB81	5%	1%	1%	[0,15%-6,08%]	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
AB82	1%	13%	4%	[1,92%-6,29%]	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
AB83	3%	30%	1%	[0,3%-1,48%]	--	--	--	контаминации нет
AB84	1%	9%	0%	[0,01%-0,51%]	2%	2%	2%	контаминации нет

Продолжение таблицы В.3

ID	Schmutzinpred	Schmutziwpred	ContaMix	ContaMix (диапазон)	ANGSD (median)	ANGSD (method1)	ANGSD (method2)	Статус
AB85	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	N/A
AB86	6%	26%	2%	[0,41%-6,24%]	--	--	--	потенциально контаминирован
AB87	N/A	N/A	5%	[0,75%-15,06%]	--	--	--	N/A
AB88	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
AB89	5%	2%	4%	[1,59%-6,62%]	11%	9%	13%	потенциально контаминирован
AB90	2%	15%	2%	[1,34%-3,09%]	--	--	--	контаминации нет
AB91	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
AB92	2%	23%	1%	[0,16%-7,85%]	--	--	--	контаминации нет
AB93	1%	2%	1%	[0,25%-3,12%]	--	--	--	контаминации нет
Bch01	N/A	5%	3%	[2,3%-3,57%]	--	--	--	контаминации нет
Bch02	2%	22%	1%	[0,32%-3,29%]	3%	3%	4%	контаминации нет
Bch03	6%	11%	7%	[6,02%-9,18%]	1%	1%	1%	потенциально контаминирован
Bch04	1%	17%	2%	[0,88%-3,09%]	--	--	--	контаминации нет
Bch05	N/A	N/A	2%	[1,14%-3,58%]	--	--	--	контаминации нет
Bch06	N/A	N/A	1%	[0,43%-2,41%]	1%	1%	1%	контаминации нет
Bch07	2%	24%	0%	[0,02%-3,07%]	--	--	--	контаминации нет
Bch08	2%	11%	4%	[3%-6,3%]	1%	1%	1%	контаминации нет
Bch09	15%	19%	1%	[0,72%-2,25%]	--	--	--	потенциально контаминирован
Bch11	24%	6%	2%	[0,66%-3,8%]	--	--	--	контаминации нет
Bch12	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Bch13	14%	16%	0%	[0,02%-1,83%]	1%	1%	2%	контаминации нет
Bch14	4%	20%	1%	[0,06%-3,07%]	--	--	--	контаминации нет
Bch15	1%	28%	1%	[0,82%-2,26%]	--	--	--	контаминации нет
Bch16	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Bch17	20%	6%	2%	[0,65%-2,59%]	1%	1%	1%	контаминации нет

Продолжение таблицы В.3

ID	Schmutzinpred	Schmutziwpred	ContaMix	ContaMix (диапазон)	ANGSD (median)	ANGSD (method1)	ANGSD (method2)	Статус
Bch18	4%	16%	1%	[0,96%-2,01%]	1%	1%	1%	контаминации нет
Bch19	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Bch21	4%	10%	1%	[0,13%-2,14%]	--	--	--	контаминации нет
Bch22	N/A	N/A	7%	[2,96%-14,51%]	--	--	--	N/A
Bch23	3%	19%	1%	[0,39%-2,17%]	4%	4%	4%	контаминации нет
Bch24	3%	38%	4%	[1,69%-6,77%]	--	--	--	контаминации нет
Bch25	N/A	N/A	1%	[0,31%-3,07%]	3%	3%	3%	контаминации нет
Bch26	27%	6%	1%	[0,8%-2,44%]	--	--	--	контаминации нет
Bch27	5%	32%	1%	[0,31%-2,67%]	--	--	--	контаминации нет
Bch28	N/A	21%	2%	[0,41%-3,2%]	1%	1%	1%	контаминации нет
Bch29	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	N/A
Bch30	N/A	N/A	3%	[0,52%-8,96%]	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
Bch31	N/A	N/A	1%	[0,54%-2,45%]	--	--	--	контаминации нет
Bch32	N/A	N/A	0%	[0,04%-2,28%]	--	--	--	контаминации нет
Bch33	9%	23%	2%	[0,59%-3,5%]	--	--	--	потенциально контаминирован
Bch34	N/A	N/A	12%	[9,7%-14,82%]	2%	2%	2%	потенциально контаминирован
Bch35	N/A	N/A	2%	[0,84%-3,63%]	1%	1%	2%	контаминации нет
Bch36	N/A	N/A	1%	[0,19%-2,67%]	--	--	--	контаминации нет
Bch37	N/A	N/A	4%	[1,73%-6,51%]	--	--	--	контаминации нет
Bch38	N/A	N/A	6%	[3,93%-7,8%]	1%	1%	1%	потенциально контаминирован
Bch39	8%	N/A	4%	[2%-6,91%]	5%	3%	7%	контаминации нет
Bch40	22%	26%	0%	[0,02%-1,37%]	--	--	--	потенциально контаминирован
Bch41	N/A	N/A	4%	[2,21%-6,45%]	--	--	--	контаминации нет
Bch42	4%	N/A	0%	[0,02%-2,96%]	--	--	--	контаминации нет
Bch43	N/A	N/A	0%	[0,03%-0,95%]	--	--	--	контаминации нет

Продолжение таблицы В.3

ID	Schmutzi npred	Schmutzi wpred	ContaMix	ContaMix (диапазон)	ANGSD (median)	ANGSD (method1)	ANGSD (method2)	Статус
Bch44	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Bch45	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	N/A
Bch46	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Bch47	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	N/A
Bch49	2%	N/A	1%	[0,19%-1,45%]	--	--	--	контаминации нет
Bch51	N/A	N/A	1%	[0,18%-1,98%]	--	--	--	контаминации нет
Bch52	N/A	N/A	1%	[0,46%-3,48%]	--	--	--	контаминации нет
Bch53	N/A	N/A	4%	[2,68%-5,72%]	--	--	--	контаминации нет
Bch54	N/A	N/A	2%	[0,85%-3,44%]	--	--	--	контаминации нет
Bch56	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	N/A
Bch59	N/A	N/A	1%	[0,13%-2,57%]	11%	12%	10%	потенциально контаминирован
Dch01	1%	3%	1%	[0,04%-1,92%]	--	--	--	контаминации нет
Dch02	12%	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Dch03	3%	3%	5%	[3,25%-6,43%]	--	--	--	контаминации нет
Dch04	6%	15%	3%	[1,46%-6,25%]	N/A	N/A	N/A	потенциально контаминирован
Dch05	1%	6%	1%	[0,31%-1,72%]	5%	5%	5%	контаминации нет
Dch06	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	N/A
Dch07	2%	1%	2%	[1,29%-3,9%]	4%	4%	4%	контаминации нет
Dch08	5%	31%	4%	[3,22%-5,74%]	1%	1%	1%	контаминации нет
Dch09	10%	9%	11%	[10,02%-13,14%]	8%	8%	8%	контаминирован
Dch10	1%	2%	1%	[0,82%-2,16%]	--	--	--	контаминации нет
Dch11_2	20%	27%	2%	[1,47%-3,44%]	--	--	--	потенциально контаминирован
Dch12_2	3%	21%	2%	[1,25%-2,81%]	--	--	--	контаминации нет
Dch13	N/A	N/A	5%	[0,87%-13,63%]	--	--	--	контаминации нет
Dch14	8%	26%	0%	[0,01%-1,68%]	--	--	--	контаминации нет
Dch15_2	N/A	N/A	1%	[0,13%-10,05%]	--	--	--	контаминации нет

Таблица В.4 - Сводная статистика для геномных данных образцов из группы готов-тетракситов

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антропологический пол	Генетический пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покрытие	rCRS покрытие	chrY покрытие	DupRate (%)
1	DGT01	L00003590	М	М	XY	81,07%	0,35	0,14	12,08	0,06	9,24%
		L01003590				81,45%	0,15	2,25	68,43	0,74	20,65%
2	DGT02	L00003851	М	М	XY	64,18%	0,39	0,03	4,38	0,01	0,92%
		L01003851				60,44%	0,17	0,66	43,25	0,27	18,34%
3	DGT03	L00003850	М	М	XY	72,21%	0,38	0,06	5,34	0,03	1,02%
		L01003850				61,50%	0,18	0,91	36,71	0,36	12,44%
4	DGT04	L00003911	Ж?	Ж	XX	72,93%	0,37	0,04	3,51	0,01	3,94%
		L01003911				63,98%	0,22	0,52	27,09	0,06	6,76%
5	DGT05	L00003899	Ж	Ж	XX	75,95%	0,34	0,03	2,25	0,00	2,66%
		L01003899				70,42%	0,17	0,65	29,58	0,07	8,25%
6	DGT06	L00003990	М	М	XY	55,24%	0,46	0,02	1,11	0,01	8,96%
		L01003990				50,79%	0,34	1,67	46,63	0,59	6,95%
7	DGT08	L00004079	Ж	Неясно	Consistent_with_XX	27,84%	0,27	0,01	0,20	0,00	0,11%
		L01004079				20,92%	0,08	1,17	23,66	0,10	4,91%
8	DGT10	L00004050	Ж	Ж	XX	33,19%	0,37	0,00	0,26	0,00	0,07%
		L01004050				31,30%	0,24	1,29	48,06	0,15	4,32%
9	DGT11	L00004051	Ж	Ж	Consistent_with_XX	5,19%	0,16	0,00	0,06	0,00	0,04%

Продолжение таблицы В.4

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антропологический пол	Генетический пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покрытие	rCRS покрытие	chrY покрытие	DupRate (%)
10	DGT14	L00004080	Ж	Ж	XX	52,59%	0,36	0,01	1,28	0,00	0,26%
		L01004080				53,32%	0,36	0,01	1,32	0,00	0,29%
		L02004080				55,60%	0,36	0,01	1,08	0,00	0,27%
		L03004080				56,03%	0,36	0,01	1,26	0,00	0,28%
		L04004080				42,00%	0,19	1,24	48,13	0,10	6,28%
11	DGT15	L00003900	Ж	Ж	XX	78,36%	0,29	0,06	3,99	0,00	2,89%
		L01003900				77,08%	0,22	0,73	34,04	0,06	10,05%
12	DGT16	L00004066	Ж	Неясно	XY	16,45%	0,30	0,00	0,27	0,00	0,05%
		L01004066				7,89%	0,13	0,33	14,44	0,14	1,44%
13	DGT18	L00004070	Ж	Неясно	XX	16,00%	0,26	0,00	0,09	0,00	0,05%
		L01004070				7,67%	0,12	0,44	14,61	0,04	2,71%
14	DGT20	L00004052	-	Ж	XX	64,54%	0,25	0,01	1,16	0,00	0,30%
		L01004052				46,88%	0,09	2,18	89,85	0,12	8,17%
15	DGT21	L00004009	-	-	-	1,14%	0,09	0,00	0,06	0,00	0,14%
16	DGT22	L00004053	-	Ж	XX	38,91%	0,33	0,00	0,37	0,00	0,12%
		L01004053				18,48%	0,14	1,07	52,85	0,09	4,60%

Таблица В.5 – Показатели среднего покрытия ядерного и митохондриального генома, а также показатели выявленных SNV из панели 1240K для образцов из группы готов-тетракситов

№	ID (генетики)	среднее покрытие ЯГ (hg37, merge)	среднее покрытие МГ (rCRS, merge)	Кол-во SNV, детектированных для образца на основе панели 1240K (1240 тыс.)	Кол-во SNV, детектированных для образца на основе панели 600K (600 тыс.)
1	DGT01	1,859624	80,51	829 636,00	409 678,00
2	DGT02	0,472249	53,94	312 587,00	149 307,00
3	DGT03	0,659111	49,45	387 467,00	181 043,00
4	DGT04	0,417173	35,98	262 374,00	120 094,00
5	DGT05	0,479373	37,84	307 612,00	143 050,00
6	DGT06	1,179992	54,78	612 801,00	291 445,00
7	DGT08	0,954971	23,86	470 317,00	221 209,00
8	DGT10	0,817762	48,32	470 307,00	221 519,00
9	DGT11*	0,000802	0,06	579	-
10	DGT14	1,024747	53,07	553 983,00	265 946,00
11	DGT15	0,650827	42,86	392 116,00	186 449,00
12	DGT16	0,171623	14,71	128 637,00	60 027,00
13	DGT18	0,346836	14,7	217 300,00	100 235,00
14	DGT20	1,885549	91,01	811 225,00	407 942,00
15	DGT21*	0	0,06	69	-
16	DGT22	0,847838	53,21	505 578,00	256 416,00

Таблица В.6 – Показатели среднего покрытия ядерного и митохондриального генома, а также показатели выявленных SNV из панели 1240K для образцов культуры готовтетракситов

ID образцов (генетики)	**ID библиотеки**	**Количество последовательностей, полученных при секвенировании**	**Процент содержания последовательностей нерепарированной библиотеки в объединённых файлах**
DGT01	L00003590	9 305 710,00	4,01%
	L01003590	222 857 732,00	
DGT02	L00003851	3 535 427,00	3,16%
	L01003851	108 372 734,00	
DGT03	L00003850	6 443 065,00	4,62%
	L01003850	133 048 503,00	
DGT04	L00003911	3 727 347,00	6,01%
	L01003911	58 319 078,00	
DGT05	L00003899	2 604 900,00	3,71%
	L01003899	67 685 725,00	
DGT06	L00003990	2 659 116,00	1,05%
	L01003990	250 682 787,00	
DGT08	L00004079	880 483,00	0,25%
	L01004079	355 392 224,00	
DGT10	L00004050	563 955,00	0,16%
	L01004050	343 437 397,00	
DGT14	L00004080	1 333 136,00	0,71%
	L01004080	1 446 943,00	
	L02004080	1 146 434,00	
	L03004080	1 304 011,00	
	L04004080	182 838 019,00	
DGT15	L00003900	3 449 706,00	5,65%
	L01003900	57 614 913,00	
DGT16	L00004066	1 469 298,00	0,36%
	L01004066	411 930 463,00	
DGT18	L00004070	698 486,00	0,16%
	L01004070	427 757 271,00	
DGT20	L00004052	1 051 097,00	0,46%
	L01004052	226 220 331,00	
DGT22	L00004053	655 387,00	0,17%
	L01004053	374 761 150,00	

Таблица В.7 – Определённые митохондриальные гаплогруппы в выборке черняховской культуры и готов-тетракситов

№	Sample	rCRS покрытие	Гаплогруппа мтДНК (PhyloTree)	Гаплогруппа мтДНК (Yfull Mtree)	Примечание*
1	AB59	3,6	H3	H3	1
2	AB60	83,5	B5b1a1	B5b1a1	2
3	AB61	2,5	H2a2	H2a2-a or H2a2b	1
4	AB62	3,4	H5b	H5b or H5at	1
5	AB63	77,6	H7a1	H7a1h	2
6	AB64	78,4	X2e1b	X2e1b	2
7	AB65	28,9	U5b2a1a1	U5b2a1a1	2
8	AB66	33,1	J1c3a1	J1c3a1	2
9	AB67	79,1	HV0f	HV0f1	2
10	AB68	1,3	W1e	W1e	1
11	AB69	8,7	U5a2b3	U5a2b3	2
12	AB70	11,3	HV1c	HV1c	2
13	AB71	12,7	HV1c	HV1c	2
14	AB73	14,4	T1a	T1a	2
15	AB74	1,3	H1 or J1c	H1 or J1c	1
16	AB75	5,1	U2e2a1	U2e2a1	2
17	AB77	9	X2b4	X2b4	2
18	AB78	4	X2	X2	1
19	AB79	4,7	U1a1a3	U1a1a3a1	1
20	AB81	8,3	T2b	T2b	2
21	AB82	26,7	U7a	U7a	2
22	AB83	73,9	T2h	T2h	2
23	AB84	79	T1a1	T1a1	2
24	AB85	1	H39	H39	1
25	AB86	11	T2e	T2e	2
26	AB87	3,1	J1c11	J1c11	1
27	AB88	1,1	HV0	HV0	1
28	AB89	116,4	H7	H7	2
29	AB90	76	T1a2a	T1a2a2	2
30	AB92	7,3	H1c3	H1c3	2
31	AB93	47	H5a1a	H5a1a1	2
32	Bch01	210,5	H1n+146	H1n-a	2
33	Bch02	93,9	T1a1k	T1a1k	2
34	Bch03	61	J2a1a1 - 16261	J2a1a1 - 16261	2
35	Bch04	54,6	K1c1	K1c1	2
36	Bch05	54,4	H6a1a	H6a1a	2
37	Bch06	48,6	J2b1a2	J2b1a2	2
38	Bch07	48	H2a2b	H2a2b	2
39	Bch08	50	HV1a1a	HV1a1a	2

*1 – образцы не вошедшие в филогеографический анализ; 2 – образцы, для которых было получено достаточное среднее покрытие митохондриального генома, для проведения филогеографического анализа

Продолжение таблицы В.7

№	Sample	rCRS покрытие	Гаплогруппа мтДНК (PhyloTree)	Гаплогруппа мтДНК (Yfull Mtree)	Примечание*
40	Bch09	102,8	T2a1b1a1	T2a1b1a1	2
41	Bch10	220	H7	H7	2
42	Bch11	47,8	H1+T152C!	H1+T152C!	2
43	Bch13	41,1	H1e2	H1e2	2
44	Bch14	24,6	U5a1b1d+16093	U5a1b1d-a	2
45	Bch15	91,3	H2a	H2a1b4 - C16354T	2
46	Bch17	132,3	H	H	2
47	Bch18	149,6	K1c1h	K1c1h	2
48	Bch21	41,8	I1b	I1b6	2
49	Bch22	9,1	H3	H3	2
50	Bch23	52,9	T2b	T2b-c	2
51	Bch24	76,8	N1a1'2	N1a1'2	2
52	Bch25	36,6	V	V	2
53	Bch26	55,6	T2a1a	T2a1a	2
54	Bch27	37,3	K1a19	K1a19	2
55	Bch28	38,4	H10e	H10e	2
56	Bch30	4,7	T1a5	T1a5	1
57	Bch31	73,2	H4a1a1a1a	H4a1a1a1a	2
58	Bch32	26	I5c	I5c2b	2
59	Bch33	46,3	V	V	2
60	Bch34	72,2	U5a1d1	U5a1d1	2
61	Bch35	29,4	H13a1a1e	H13a1a1e	2
62	Bch36	29,9	H13	H13	2
63	Bch37	20,4	U3b1	U3b1	2
64	Bch39	18,2	H4a1a1a	H4a1a1a8	2
65	Bch40	48,2	H1ak	H1ak4	2
66	Bch41	22,2	U5b2a1a1	U5b2a1a1	2
67	Bch42	5,8	K1a24	K1a24	2
68	Bch43	40,8	I1a1	I1a1	2
69	Bch44	6,3	H	H	2
70	Bch49	61,7	T2e	T2e8	2
71	Bch51	28,3	U2e1a1	U2e1a1	2
72	Bch52	19,1	K1c1	K1c1	2
73	Bch53	54,3	H6a1b	H6a1b5c	2
74	Bch54	27,6	U5a1i1	U5a1i1	2
75	Bch59	22,3	H3v	H3v-a1	2
76	Dch01	118,5	J1c3k	J1c3k	2
77	Dch02	2,6	H5b	H5b7a	1
78	Dch03	32,1	I1a1a3a	I1a1a3a	2
79	Dch04	29,7	J1c2t	J1c2t	2
80	Dch05	133,2	U5a1a1h	U5a1a1h	2
81	Dch06	2,3	N1a1a1b	N1a1a1b	1

Продолжение таблицы В.7

№	Sample	rCRS покрытие	Гаплогруппа мтДНК (PhyloTree)	Гаплогруппа мтДНК (Yfull Mtree)	Примечание*
82	Dch07	83,9	J1c1b1a	J1c1b1a6b	2
83	Dch08	87,8	U5a1	U5a1	2
84	Dch09	116,5	J1c1b1a	J1c1b1a6b	2
85	Dch10	153,6	T2a1b1a1	T2a1b1a1	2
86	Dch11	134,3	J1c2t	J1c2t	2
87	Dch12	145,7	U5b2c	U5b2c3	2
88	Dch13	4,8	J1c5a	J1c5a	1
89	Dch14	21,2	W3b	W3b	2
90	Dch15	2,8	T2a1b1a1	T2a1b1a1	1
91	DGT01	80,5	H1	H1	2
92	DGT02	53,9	K1a4	K1a4	2
93	DGT03	49,4	T2	T2	2
94	DGT04	36	H5	H5bb	2
95	DGT05	37,8	K3	K3a1	2
96	DGT06	54,8	I1	I1-a	2
97	DGT08	23,9	H2a1i	H2a1i	2
98	DGT10	48,3	U5a2a2a	U5a2a2a	2
99	DGT14	53,1	H29a	H29a	2
100	DGT15	42,9	H5e1	H5e1	2
101	DGT16	14,7	U4b1b1	U4b1b1	2
102	DGT18	14,7	T2d2	T2d2a	2
103	DGT20	91	J1b1a1	J1b1a1	2
104	DGT22	53,2	V7	V7	2

Таблица В.8 – Сводная статистика для геномных данных образцов представителей населения Боспорского царства

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антрополо-гический пол	Генетический пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покрытие	rCRS покрытие	chrY покрытие	DupRate (%)
1	Fan11	L00002961	Ж	Ж	XX	82,01%	34,60%	0,21	15,23	0,03	27,05%
2	Fan22	L00002954	М	М	XY	15,23%	33,20%	0,15	13,69	0,07	4,03%
		L01002954				6,88%	13,40%	0,1	8,99	0,06	2,50%
		L02002954				9,35%	11,70%	0,87	35,41	0,33	3,69%
3	Fan23	L00002844	Ж	Ж	XX	66,31%	33,70%	0,27	20,56	0,03	9,75%
		L02002844				73,87%	14,00%	1,57	50,31	0,16	16,79%
4	Fan24	L00002845	М	М	XY	28,41%	31,10%	0,18	7,82	0,09	5,52%
		L01002845				22,30%	13,40%	1,59	42,41	0,69	9,06%
5	Fan46	L00002950	Ж	Ж	XX	74,02%	30,40%	0,69	55,93	0,07	9,54%
		L01002950				68,13%	13,00%	7,1	180,38	0,61	15,23%
6	Fan47	L00002955	Ж	Ж	XX	85,22%	29,20%	0,14	20,63	0,02	19,22%
7	Fan50	L00002963	Ж	Ж	XX	81,05%	30,30%	0,34	33,88	0,15	21,45%
		L01002963				84,72%	11,60%	10,05	108,77	2,96	31,67%
8	Fan53	L00003016	Ж	Ж	XX	81,93%	26,80%	0,48	40,47	0,06	19,70%
		L01003016				81,46%	10,30%	6,38	96,15	0,48	28,70%
9	Fan54-Fan56	L00003017	М	М	XY	74,53%	17,60%	0,05	5,21	0,02	0,90%
		L00003038				71,06%	40,80%	0,41	30,16	0,18	18,77%
		L01003017				75,32%	17,00%	3,16	79,56	1,11	29,28%
10	Fan59	L00003144	Неясно	Ж	XX	42,41%	32,20%	0,3	22,66	0,05	11,47%
11	Fan63	L00003177	Неясно	Ж	XX	76,07%	28,84%	0,6	49,99	0,08	11,63%
		L01003177				72,22%	11,24%	1,63	70,15	0,17	17,64%
12	Fan64	L00003179	М?	Ж	XX	75,32%	29,92%	0,85	74,8	0,11	12,29%
		L01003179				70,45%	10,96%	8,9	202,91	0,81	18,57%
13	Fan65	L00003251	Ж	Ж	XX	86,85%	34,00%	5,69	73,55	0,64	29,22%

Продолжение таблицы В.8

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антрополо-гический пол	Генетический пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покрытие	rCRS покрытие	chrY покрытие	DupRate (%)
14	Fan66	L00003253	Неясно	Ж	XX	89,09%	27,30%	0,51	50,43	0,06	13,75%
		L01003253				90,27%	9,30%	5,69	99,01	0,54	28,90%
15	Fan73	L00003318	М	М	XY	17,71%	16,50%	0,03	44,02	0,02	2,00%
		L01003318				12,58%	5,73%	1,1	101,38	0,52	7,92%
16	Fan76	L00003431	М	Ж	XX	23,72%	13,55%	0,3	23,52	0,06	6,71%
17	Fan78	L00003410	Ж	Ж	XX	86,01%	33,80%	0,47	34,7	0,06	10,46%
		L01003410				88,64%	16,80%	4,74	86,04	0,59	28,12%
18	REG01	L00003980	--	Неясно	XY	86,24%	0,576379947	0,02	1,43	0,01	0,74%
		L01003980				81,69%	0,412901168	1,03	35,75	0,38	11,45%
19	REG03	L00002739	--	Ж	XX	2,00%	NA	0	0	0	0,01%
		L00003180				73,76%	0,432151698	0,28	13,07	0,04	9,36%
		L01003180				59,32%	NA	1,64	36,55	0,17	10,12%
20	REG04	L00003537	--	Неясно	XY	68,83%	0,337093602	0,15	9,96	0,08	9,30%
		L01003537				65,47%	0,155396684	1,11	37,17	0,44	18,27%
21	REG05	L00003525	--	М	XY	79,92%	0,327255211	0,17	21,76	0,07	9,25%
		L01003525				81,39%	0,115688783	1,64	72,22	0,6	21,50%
22	REG06	L00003526	--	Ж	XX	73,64%	0,367259099	0,13	12,01	0,01	8,64%
		L01003526				77,85%	0,137538386	1,87	68,75	0,19	20,57%
23	REG07	L00003527	--	Неясно	XY	78,24%	0,335688848	0,2	13,92	0,08	10,99%
		L01003527				81,35%	0,167975428	2,03	59,22	0,73	25,08%
24	REG08	L00003040	--	М	XY	85,55%	0,303307185	0,24	23,85	0,1	13,55%
		L01003040				92,42%	0,119035796	3,7	74,66	1,15	15,91%
25	REG09	L00003617	--	Неясно	XX	70,02%	0,336544364	0,21	11,37	0,02	13,01%
		L01003617				63,93%	0,152912912	1,11	36,63	0,13	19,34%
26	REG11	L00003598		Неясно	Неясно	0,46%	0,055160939	0	0,01	0	0,04%

Продолжение таблицы В.8

№	ID образцов (генетики)	ID библиотеки	Антрополо-гический пол	Генетический пол	karyo_Rx_Ry	E%	MD% 5pCtoT_freq	hg37 покрытие	rCRS покрытие	chrY покрытие	DupRate (%)
26	REG11	L00003598		Неясно	Неясно	0,46%	0,055160939	0	0,01	0	0,04%
27	REG14	L00003917	--	М	XY	4,65%	0,397193465	0	0,22	0	0,21%
28	REG15	L00003755	--	Ж	XX	72,63%	0,338084064	0,1	6,56	0,01	12,62%
		L01003755				66,73%	0,167624979	0,81	32,08	0,07	10,41%
29	REG16	L00003046	--	Неясно	Неясно	6,50%	0,283978316	0,13	12,49	0,02	1,65%
30	REG17	L00003121	--	Неясно	Неясно	2,63%	NA	0	0,04	0	0,01%
31	REG19	L00003275	--	Ж	XX	82,96%	0,349601624	0,42	25,63	0,05	12,86%
		L01003275				86,67%	0,184476657	1,56	51,86	0,16	23,18%
32	REG26	L00003981	--	Неясно	Неясно	2,47%	0,079537238	0	0	0	0,10%
		L01003981				1,50%	NA	0	0	0	0,01%
33	REG28	L00003903	--	Неясно	XY	8,20%	0,214435033	0	0,53	0	0,26%
34	REG30	L00003982	--	Ж	XX	8,34%	0,440082442	0,21	4,76	0,04	1,83%
35	REG31	L00004030	--	Неясно	XY	81,66%	0,48660949	0,03	2,11	0,01	0,77%
		L01004030				76,83%	0,235691792	0,79	30,62	0,28	9,30%
36	REG33	L00004054	--	Ж	XX	40,78%	0,388397625	0	0,13	0	0,12%
		L01004054				26,32%	0,15943042	0,19	9,7	0,02	5,63%
37	REG34	L00004029	--	Ж	XX	30,79%	0,340994131	0,01	0,63	0	0,17%
		L01004029				19,13%	0,1648964	0,54	25,31	0,05	4,71%
38	REG35	L00004081	--	Неясно	XY	78,19%	0,409911391	0,01	0,65	0	0,47%
		L01004081				75,16%	0,250849006	2,5	77,26	0,91	12,11%

Таблица В.9 – Показатели среднего покрытия ядерного и митохондриального генома, а также показатели выявленных SNV из панели 1240K для образцов эллинской и греко-варварской культур с территории Боспорского царства

№	ID (генетики)	Среднее покрытие ЯГ (hg37, merge)	Среднее покрытие МГ (rCRS, merge)	Кол-во SNV, детектированных для образца на основе панели 1240K (1240 тыс.)
1	Fan11	0,14	14,13	103 146
2	Fan22	0,54	57,8	383 277
3	Fan23	1,43	69,7	686 934
4	Fan24	1,23	50,03	664 379
5	Fan46	6,08	135,31	1 150 905
6	Fan47	0,1	19,82	82 389
7	Fan50	7,82	136,65	1 213 717
8	Fan53	5,41	134,04	1 125 341
9	Fan54-56	2,65	111,59	972 738
10	Fan59	0,19	22,17	148 185
11	Fan63	1,6	120,14	776 655
12	Fan64	7,45	300,78	1 174 472
13	Fan65	3,66	70,89	977 158
14	Fan66	4,72	144,38	1 103 897
15	Fan73	0,62	145,39	403 684
16	Fan76	0,12	23,52	96 423
17	Fan78	4,56	120,75	1 096 040
18	REG01	0,72	37,18	443 340
19	REG03	1,39	57,74	624 355
20	REG04	0,97	47,13	536 216
21	REG05	1,41	103,14	704 969
22	REG06	1,55	80,76	743 582
23	REG07	1,75	73,14	779 452
24	REG08	2,87	109,79	933 172
25	REG09	1,02	48,01	540 591
26	REG11*	0	0,01	19
27	REG14*	0	0,22	2 172
28	REG15	0,73	44,3	420 748
29	REG16	0,06	15,04	47 671
30	REG17*	0	0,04	446
31	REG19	1,52	77,49	696 221
32	REG26*	0	0	7
33	REG28*	0	0,53	623
34	REG30	0,07	4,8	51 764
35	REG31	0,53	32,7	359 268
36	REG33	0,14	9,8	93 928
37	REG34	0,44	25,9	273 236
38	REG35	1,49	77,91	708 910

Таблица В.10 – Показатели контаминации, рассчитанные для образцов с территории Боспорского царства

ID	Schmutzinpred	Schmutzwpred	ContaMix	ContaMix (диапазон)	ANGSD (median)	ANGSD (method1)	ANGSD (method2)	Статус
Fan11	2%	19,00%	1,33%	[0,16%-4,43%]	--	--	--	контаминации нет
Fan22	1%	14,00%	0,46%	[0,04%-1,3%]	7,83%	7,75%	7,90%	контаминации нет
Fan23	2%	20,00%	3,12%	[1,09%-5,39%]	--	--	--	контаминации нет
Fan24	4%	28,00%	2,96%	[1,74%-4,59%]	1,31%	1,04%	1,58%	контаминации нет
Fan46	2%	21,00%	1,26%	[0,47%-2,26%]	--	--	--	контаминации нет
Fan47	1%	18,00%	1,33%	[0,11%-5,19%]	--	--	--	контаминации нет
Fan50	2%	10,00%	0,67%	[0,22%-1,34%]	1,01%	1,03%	0,99%	контаминации нет
Fan53	1%	6,00%	2,69%	[1,94%-3,88%]	--	--	--	контаминации нет
Fan54-56	3%	6,00%	2,54%	[1,81%-3,55%]	1,22%	1,20%	1,24%	контаминации нет
Fan59	3%	16,00%	0,91%	[0,1%-4,2%]	--	--	--	контаминации нет
Fan63	9%	2,00%	0,40%	[0,07%-1,05%]	--	--	--	потенциально контаминирован
Fan64	1%	5,00%	1,11%	[0,47%-1,93%]	--	--	--	контаминации нет
Fan65	1%	9,00%	0,68%	[0,12%-1,72%]	--	--	--	контаминации нет
Fan66	1%	6,00%	1,17%	[0,63%-2%]	--	--	--	контаминации нет
Fan73	1%	2,00%	0,04%	[0,01%-0,76%]	4,89%	4,78%	5,00%	контаминации нет
Fan76	2%	16,00%	N/A	N/A	--	--	--	контаминации нет
Fan78	4%	5,00%	2,28%	[1,64%-3,02%]	--	--	--	контаминации нет
REG01	N/A	N/A	1,54%	[0,55%-3,15%]	1,43%	1,13%	1,72%	контаминации нет
REG03	1,00%	13,00%	0,62%	[0,07%-2,37%]	--	--	--	контаминации нет
REG05	1,00%	8,00%	0,56%	[0,2%-1,22%]	0,69%	0,76%	0,63%	контаминации нет
REG06	3,00%	13,00%	1,43%	[0,77%-2,53%]				контаминации нет
REG07	5,00%	24,00%	2,00%	[1,2%-3,22%]	0,76%	0,79%	0,73%	контаминации нет
REG08	3,00%	7,00%	17,98%	[14,15%-22,19%]	0,73%	0,83%	0,62%	контаминации нет
REG09	2,00%	19,00%	2,24%	[1,06%-3,7%]	--	--	--	контаминации нет
REG11	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	контаминации нет

Продолжение таблицы В.10

ID	Schmutzinpred	Schmutzwpred	ContaMix	ContaMix (диапазон)	ANGSD (median)	ANGSD (method1)	ANGSD (method2)	Статус
REG14	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
REG15	N/A	N/A	0,13%	[0,02%-1,82%]	--	--	--	контаминации нет
REG16	2,00%	15,00%	0,50%	[0,07%-5,06%]	--	--	--	контаминации нет
REG17	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	контаминации нет
REG19	3,00%	15,00%	0,78%	[0,24%-1,73%]	--	--	--	контаминации нет
REG26	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	контаминации нет
REG28	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	контаминации нет
REG30	N/A	N/A	N/A	N/A	--	--	--	контаминации нет
REG31	N/A	N/A	0,72%	[0,19%-2,07%]	1,63%	1,50%	1,76%	контаминации нет
REG33	N/A	N/A	0,53%	[0,07%-3,36%]	--	--	--	контаминации нет
REG34	N/A	N/A	0,93%	[0,27%-2,39%]	--	--	--	контаминации нет
REG35	N/A	N/A	2,59%	[1,76%-3,62%]	1,31%	1,51%	1,12%	контаминации нет

ПРИЛОЖЕНИЕ Г
Визуализация результатов филогеографического анализа

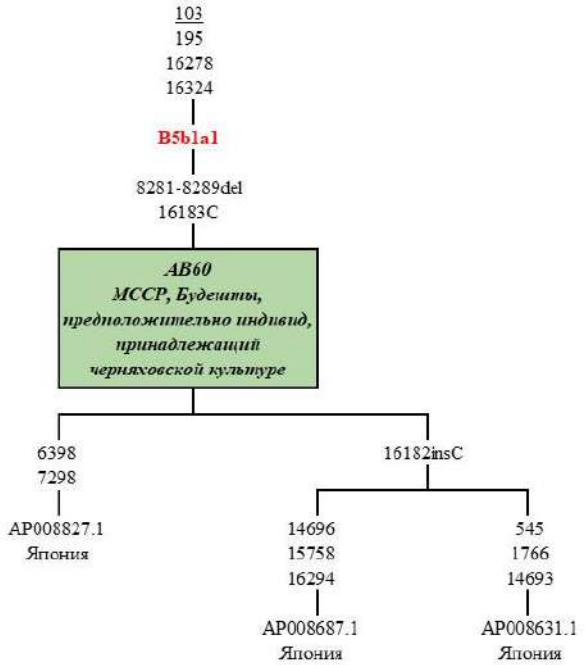


Рисунок Г1 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы B5b1a1, к которой принадлежит образец AB60. Митохондриальные гаплогруппы отмечены красным шрифтом. Для всех образцов показаны идентификационные номера, в соответствии с названием из баз данных и географическое происхождение. Древние образцы выделены курсивом, исследуемые образцы залиты зелёным цветом

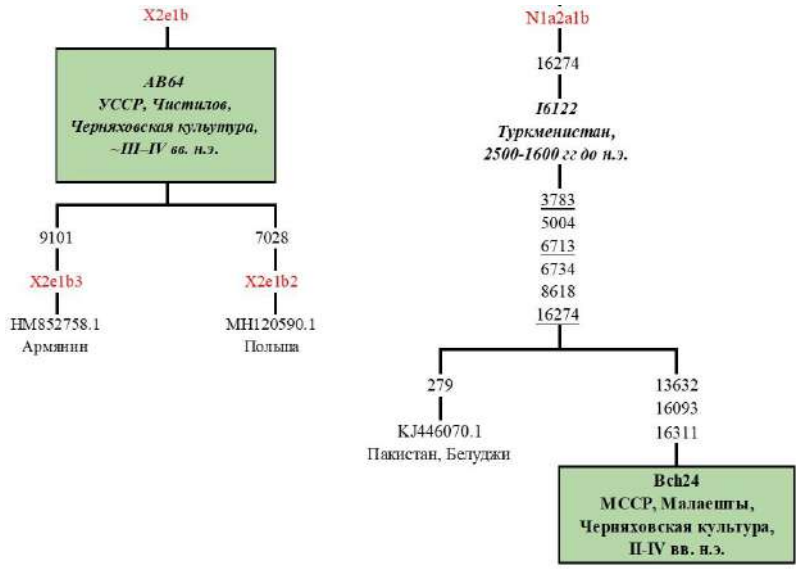


Рисунок Г2 – Фрагменты филогенетических деревьев митохондриальных гаплогрупп X2e1b и N1a2a1b. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

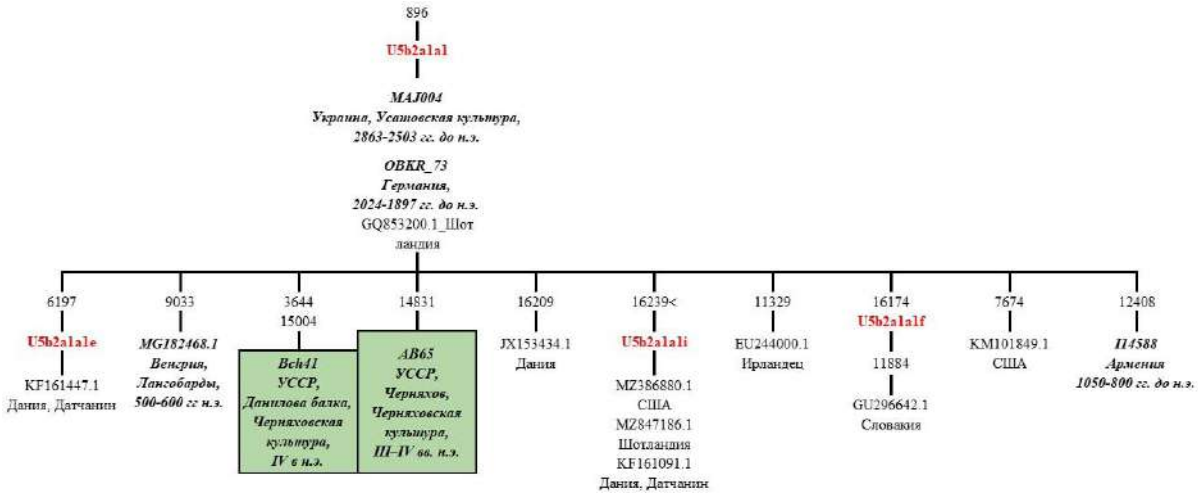


Рисунок Г3 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U5b2a1a1, к которой принадлежат образцы AB65, Bch41.Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

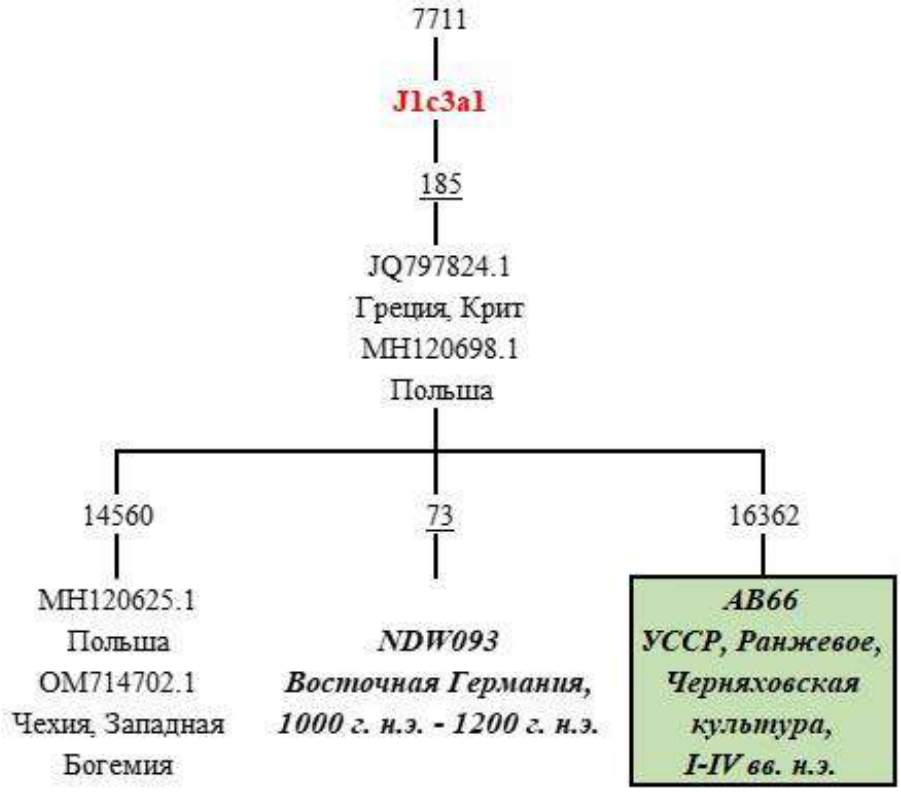


Рисунок Г4 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы J1c3a1, к которой принадлежат образцы AB66.Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

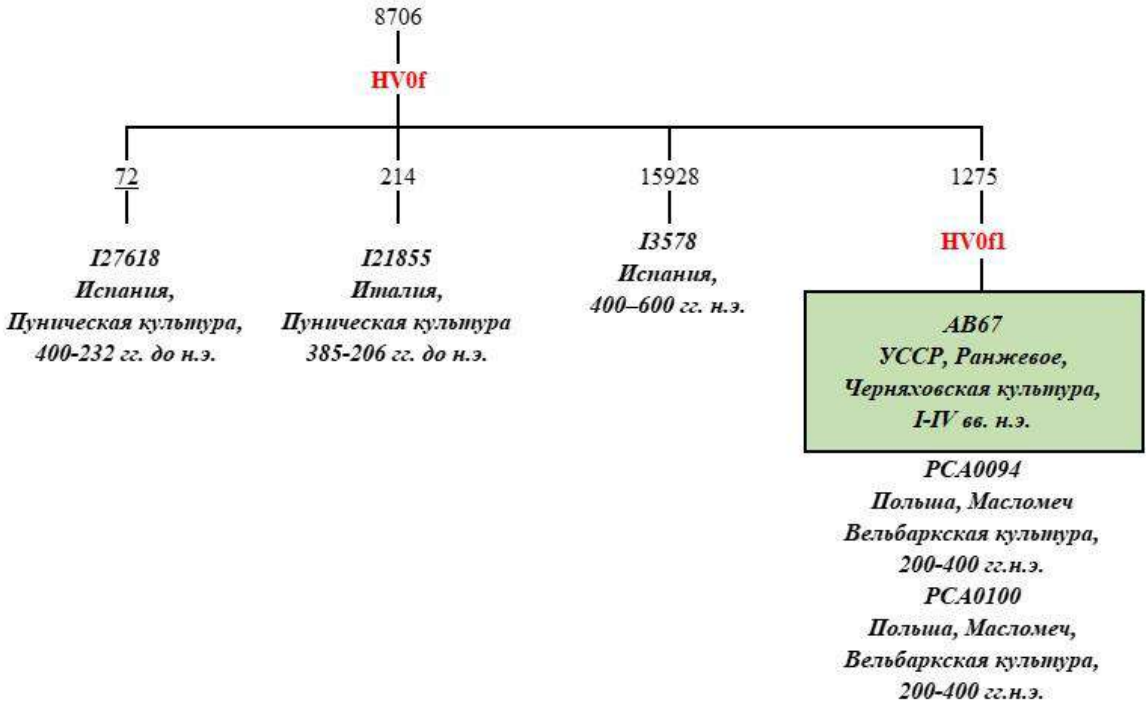


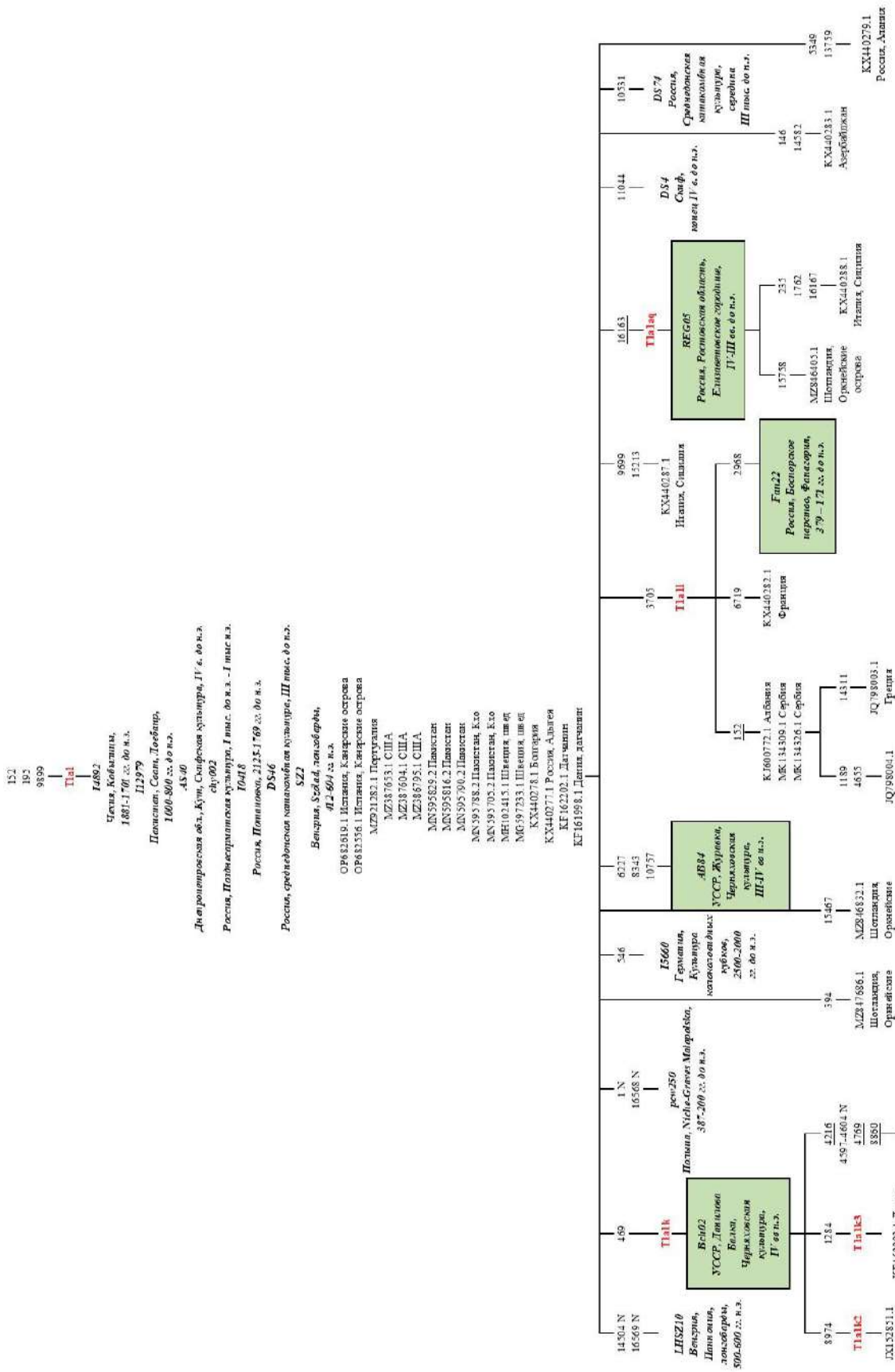
Рисунок Г5 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы HV0f, к которой принадлежит образец AB67.Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1



Рисунок Г6 - Фрагмент филогенетического дерева для митохондриальной гаплогруппы U7a, к которой принадлежит образец AB82.Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1



Рисунок Г7 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T2b, к которой принадлежат образцы AB81, Bch23.Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1


T1a1
T1a1a
T1a1a1
T1a1a1a
T1a1a1a1
T1a1a1a1a
T1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1
T1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a1a

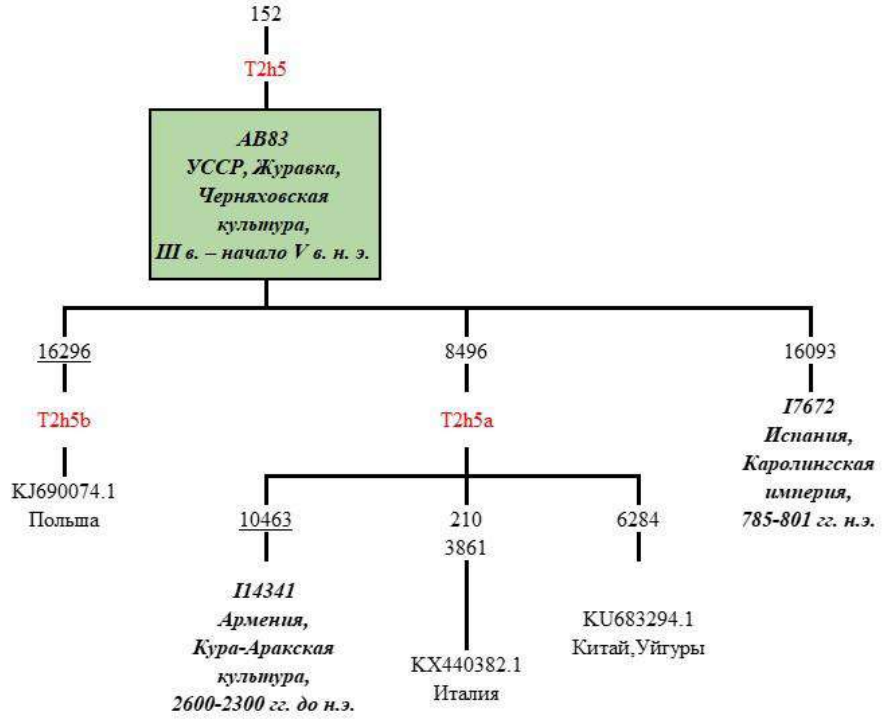


Рисунок Г9 - Фрагмент филогенетического дерева для митохондриальной гаплогруппы T2h, к которой принадлежит образец AB83.Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

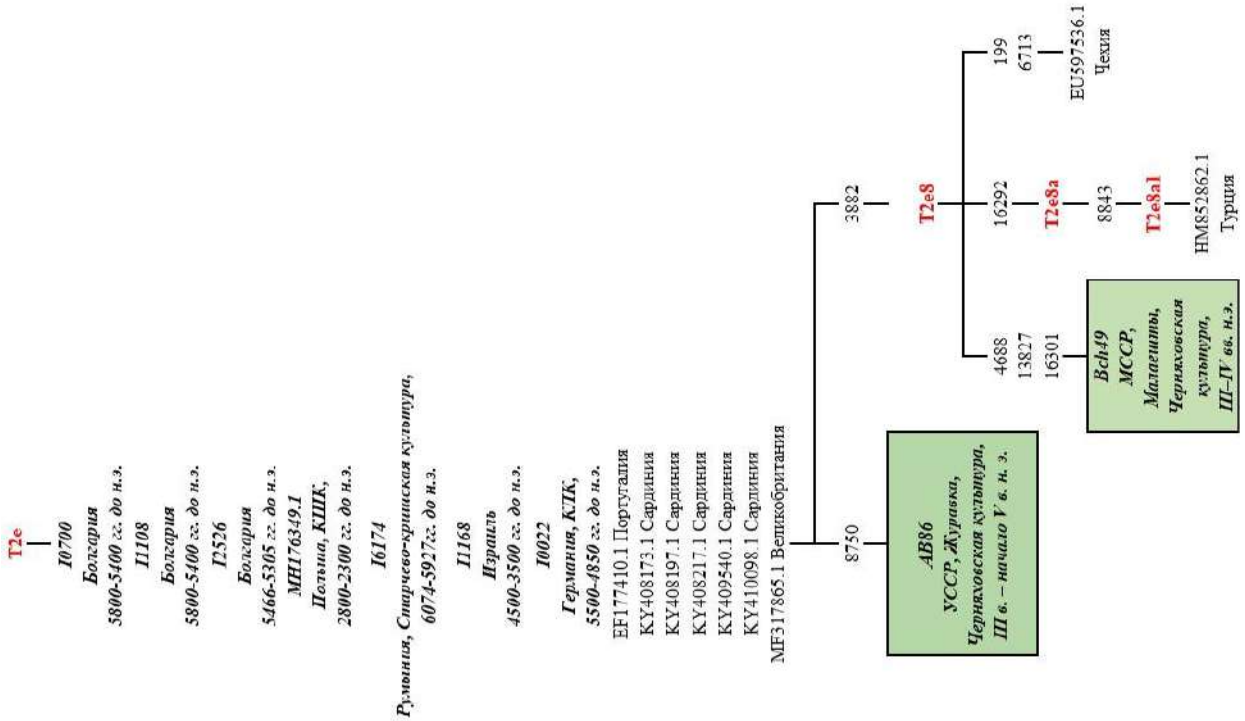


Рисунок Г10 - Фрагмент филогенетического дерева для митохондриальной гаплогруппы T2e, к которой принадлежат образцы AB86, Bch49. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

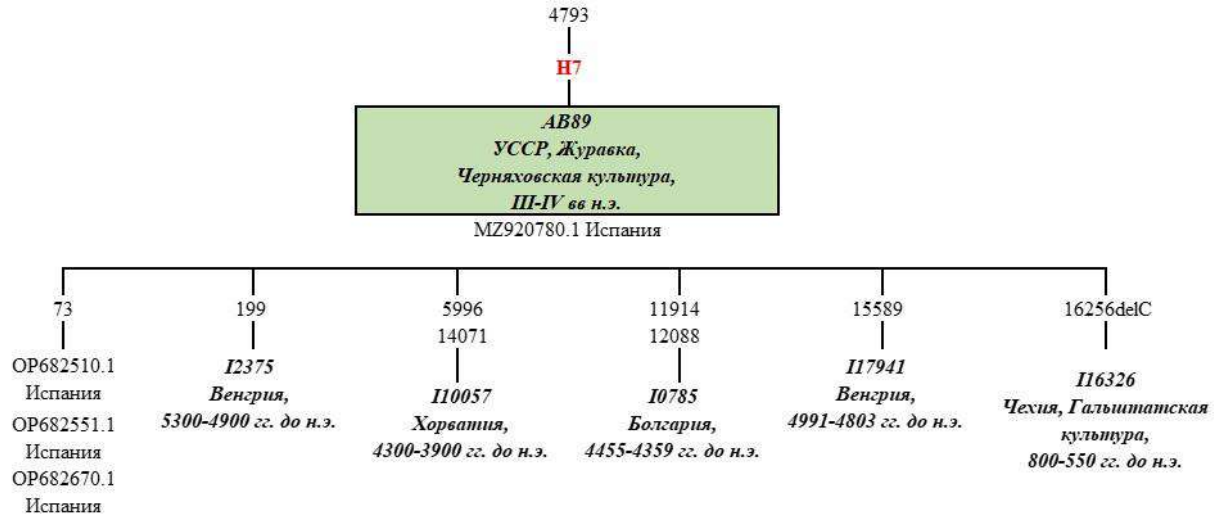


Рисунок Г11 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H7, к которой принадлежит образец AB89. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

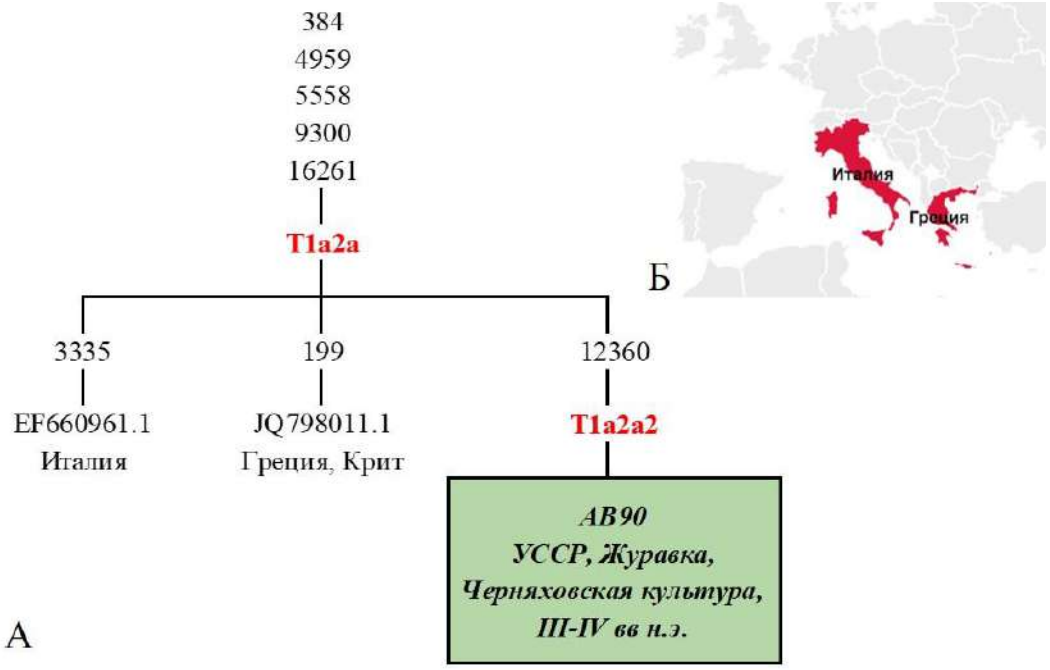


Рисунок Г12 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T1a2a2, к которой принадлежит образец AB90 (А); карта с обозначением стран, где были выявлены наиболее близкие для обьразца AB90 митохондриальные последовательности (Б). Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

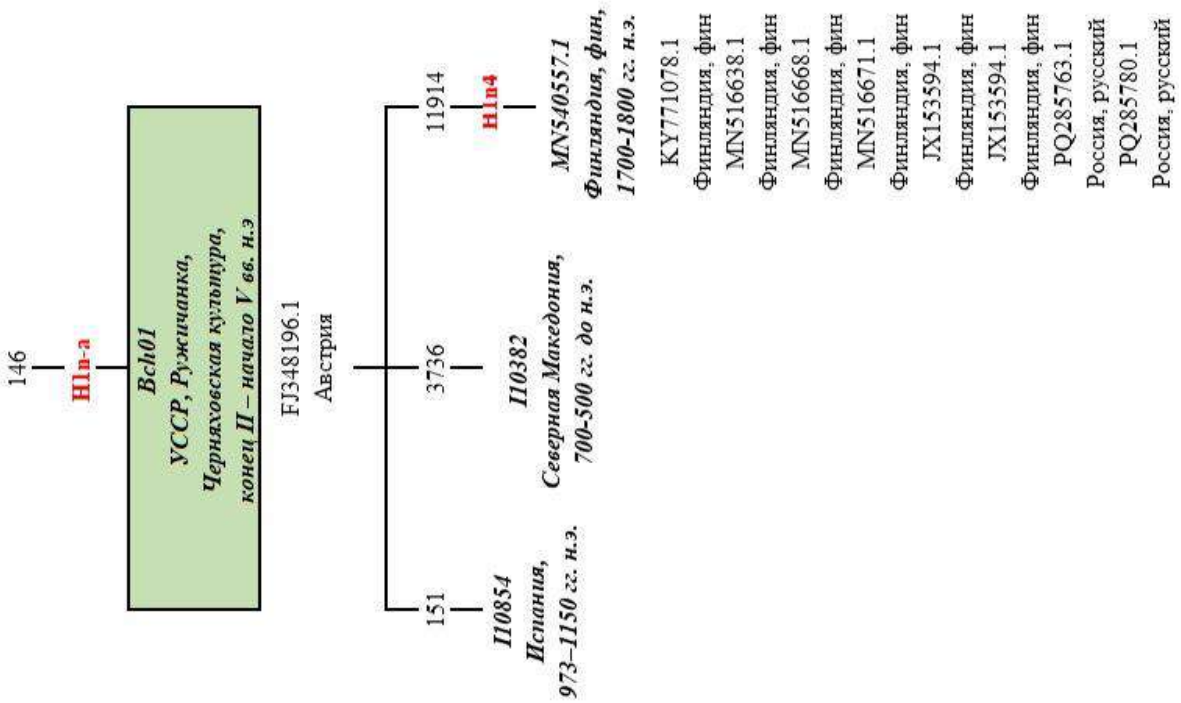


Рисунок Г13 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H1n-a, к которой принадлежит образец Bch01. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

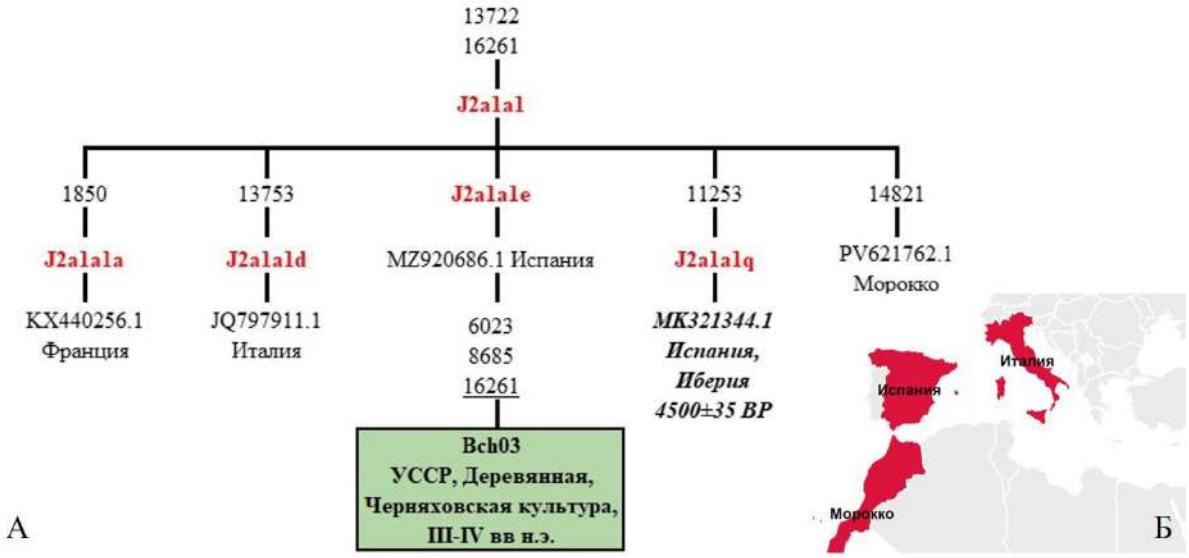


Рисунок Г14 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы J2a1a1e, к которой принадлежит образец Bch03 (А); карта с обозначением стран, где были выявлены наиболее близкие для обьразца Bch03 митохондриальные последовательности (Б). Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

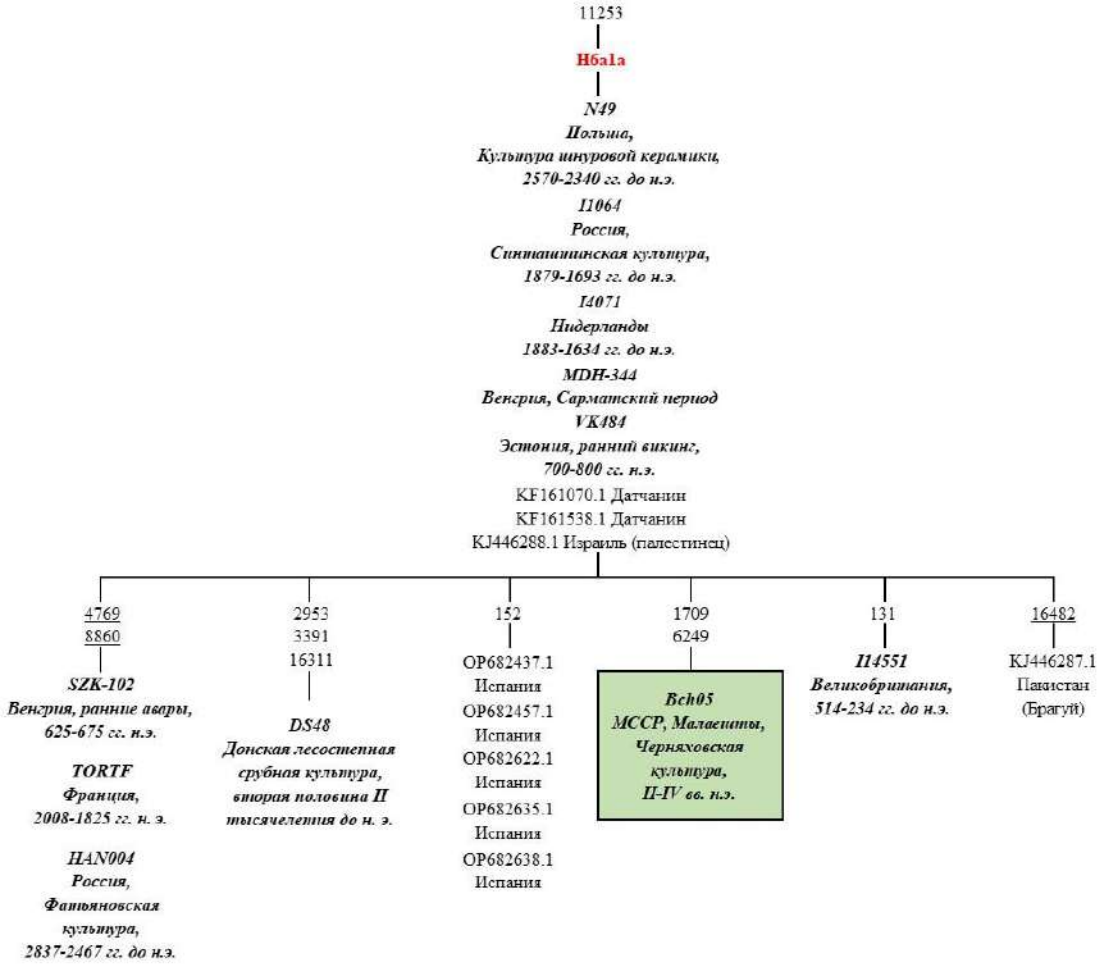


Рисунок Г15 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H6a1a, к которой принадлежит образец Bch05.Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

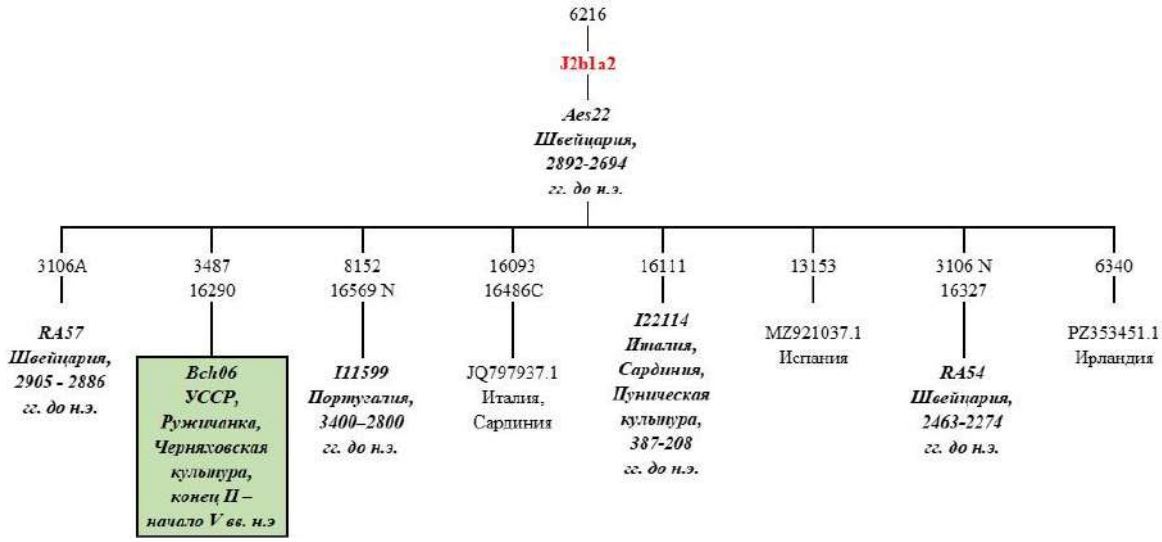


Рисунок Г16 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы J2b1a2, к которой принадлежит образец Bch06. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

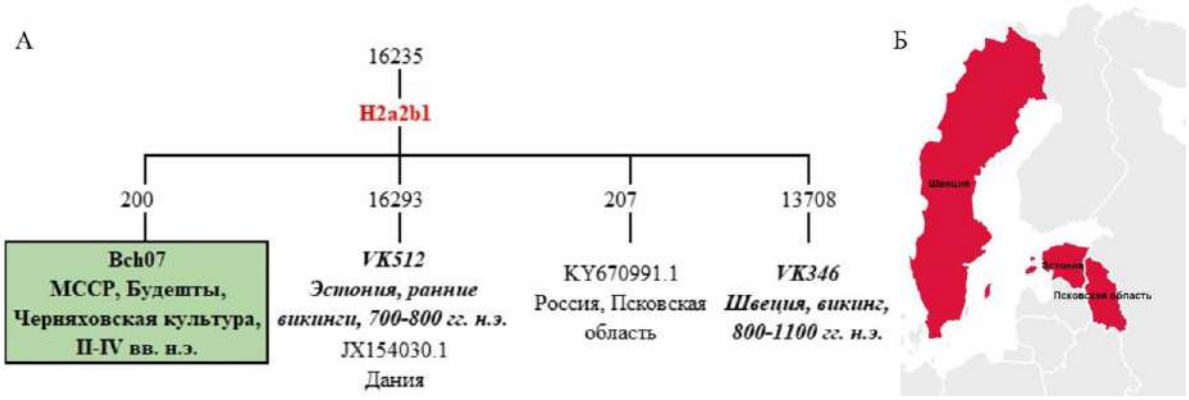


Рисунок Г17 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H2a2b1, к которой принадлежит образец Bch07 (А); карта с обозначением стран и регионов, где были выявлены наиболее близкие для обьразца Bch07 митохондриальные последовательности (Б).Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

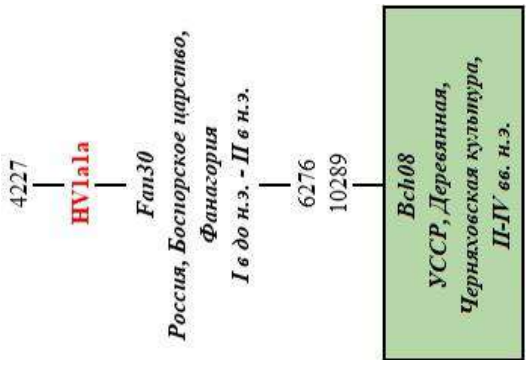


Рисунок Г18 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы HV1a1a, к которой принадлежат образцы Bch08 и Fan30.Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

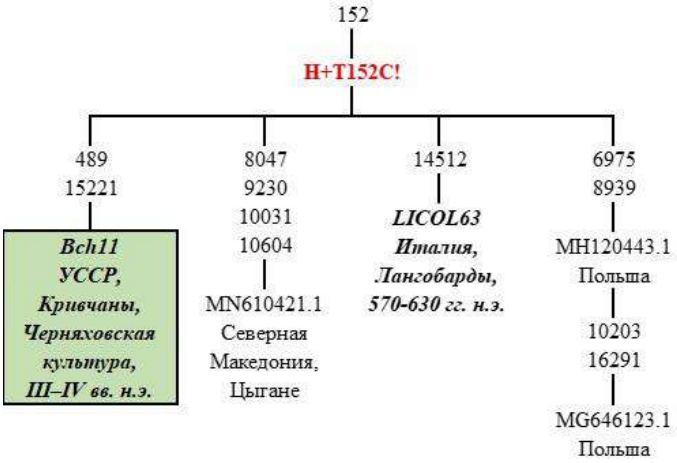


Рисунок Г19 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H+T152C!, к которой принадлежит образец Bch11. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

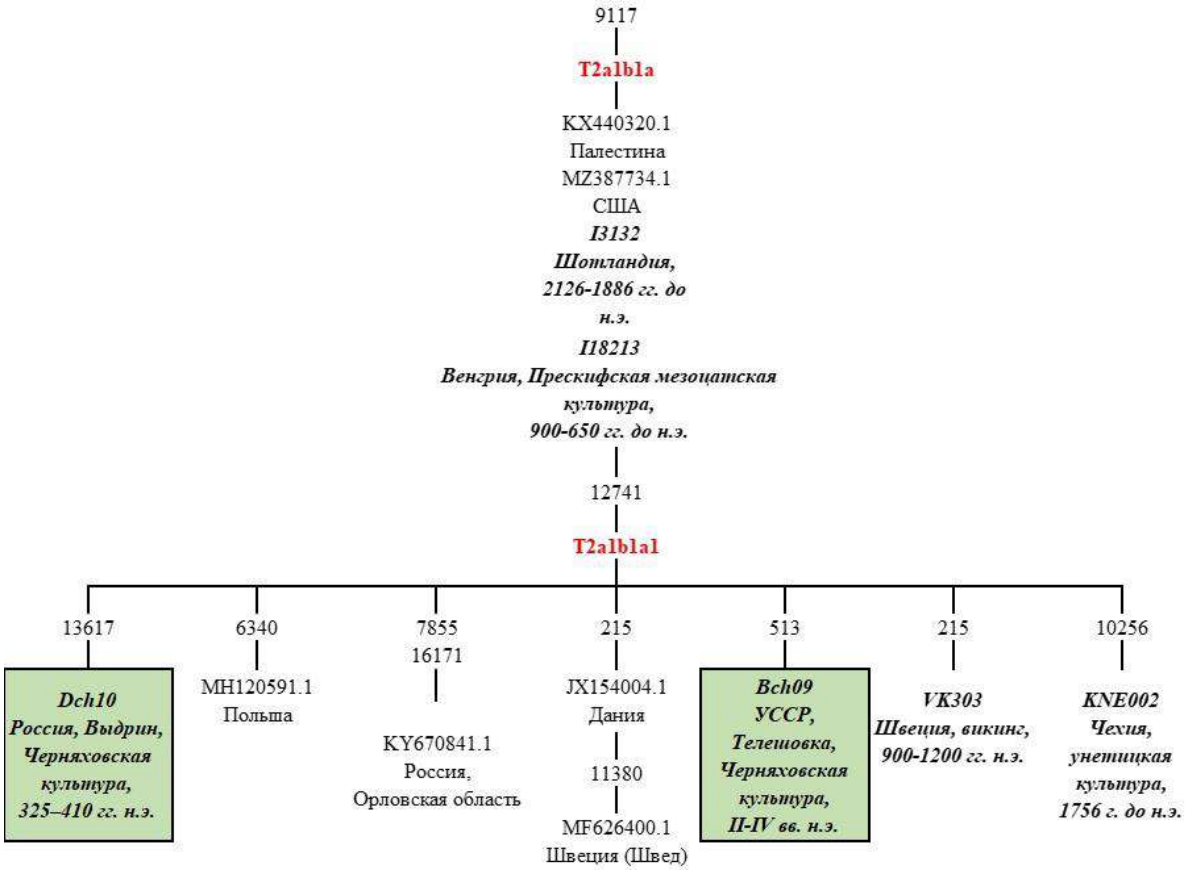


Рисунок Г20 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T2a1b1a1, к которой принадлежат образцы Bch09, Dch10. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1



Рисунок Г21 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H1e2, к которой принадлежит образец Bch13. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

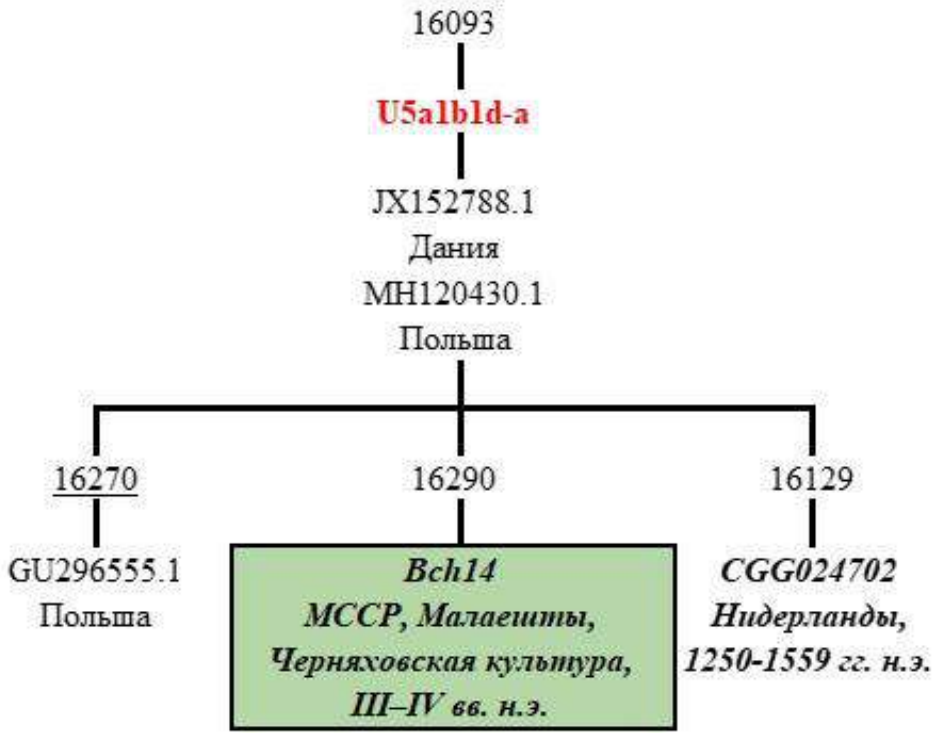


Рисунок Г22 -- Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U5a1b1d-a, к которой принадлежит образец Bch14. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

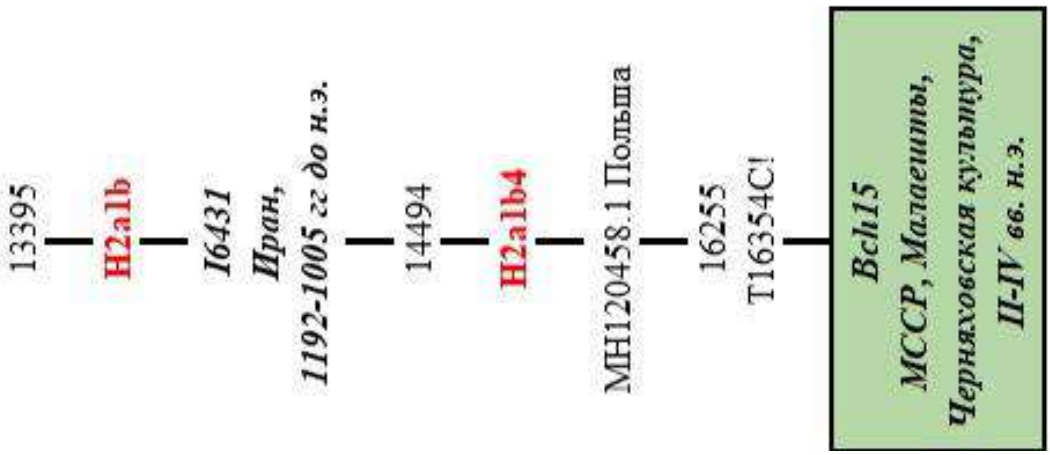


Рисунок Г23 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H2a1b4, к которой принадлежит образец Bch15. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

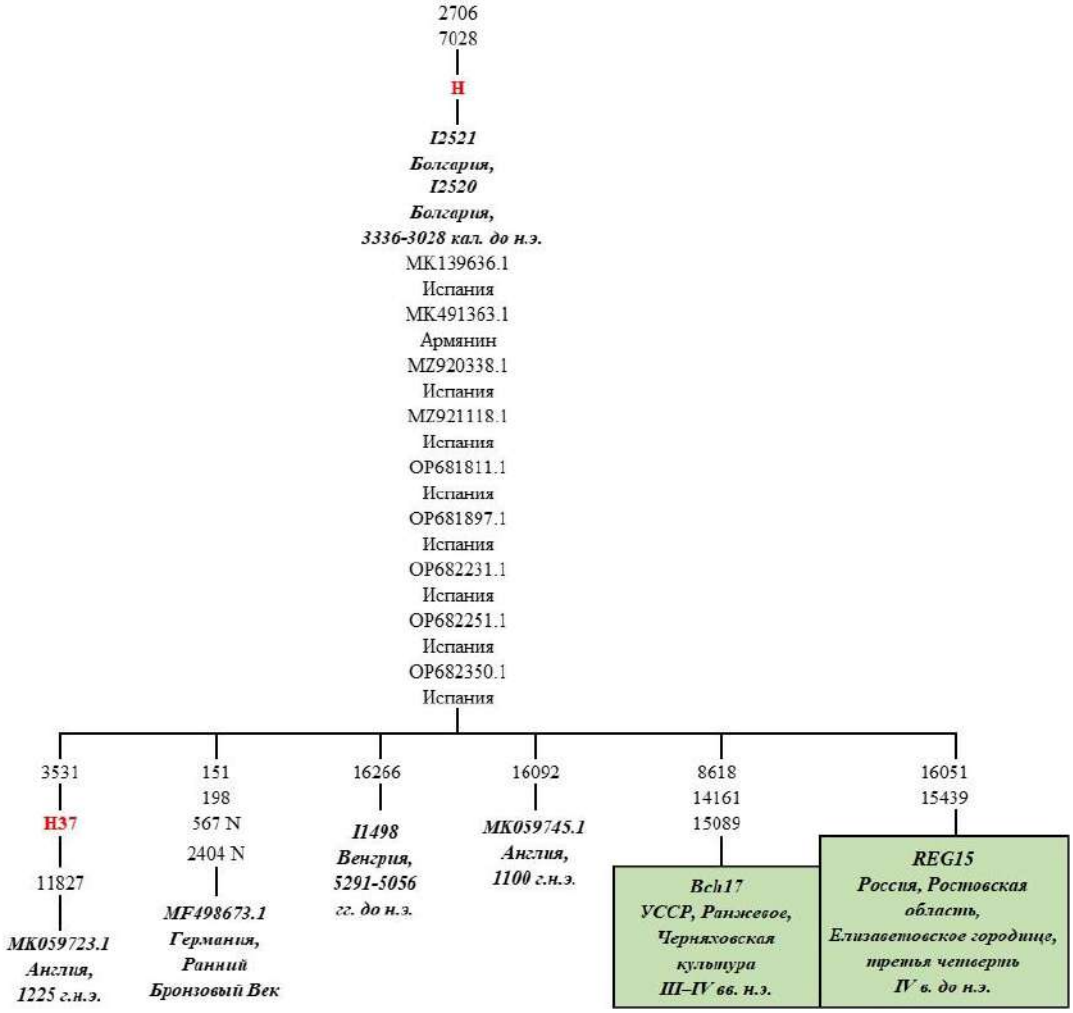


Рисунок Г24 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H, к которой принадлежат образцы Bch17, REG15. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

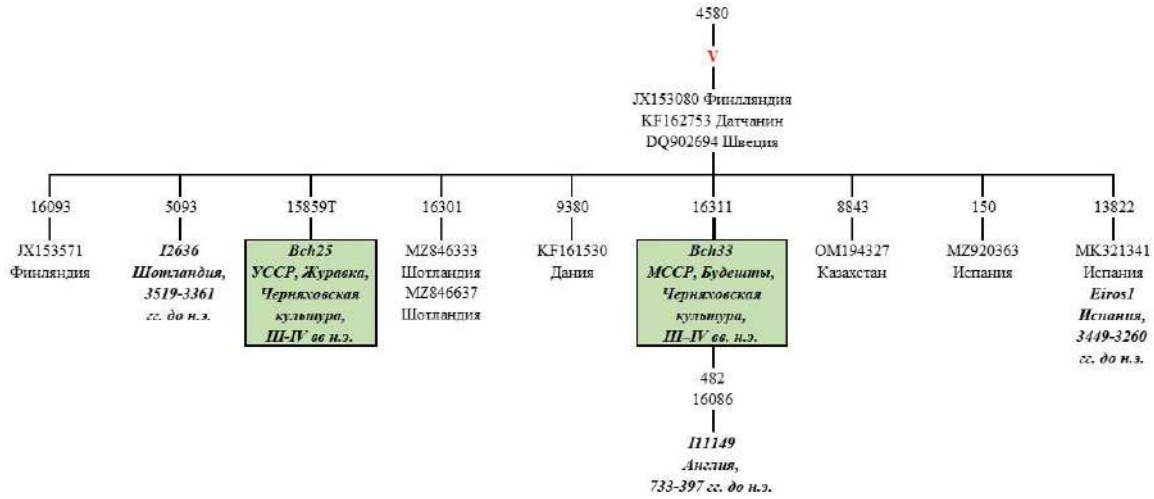


Рисунок Г25 -- Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы V, к которой принадлежат образцы Bch25, Bch33. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

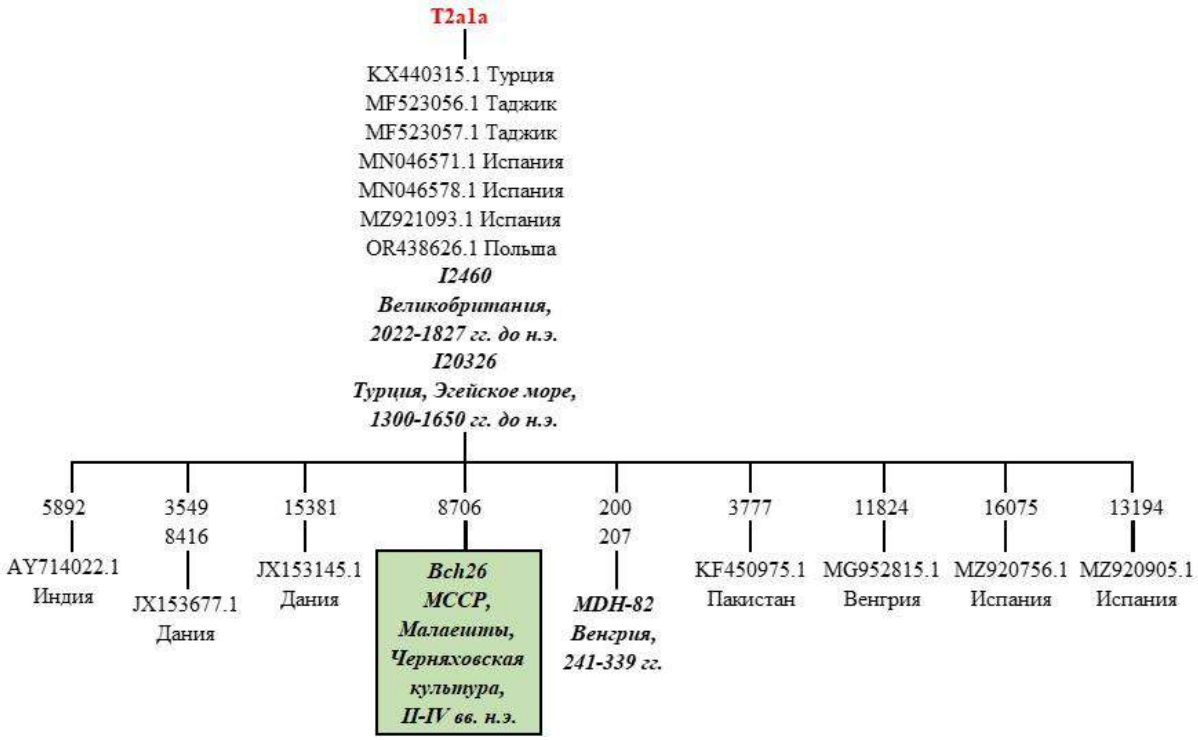


Рисунок Г26 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T2a1a, к которой принадлежит образец Bch26. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

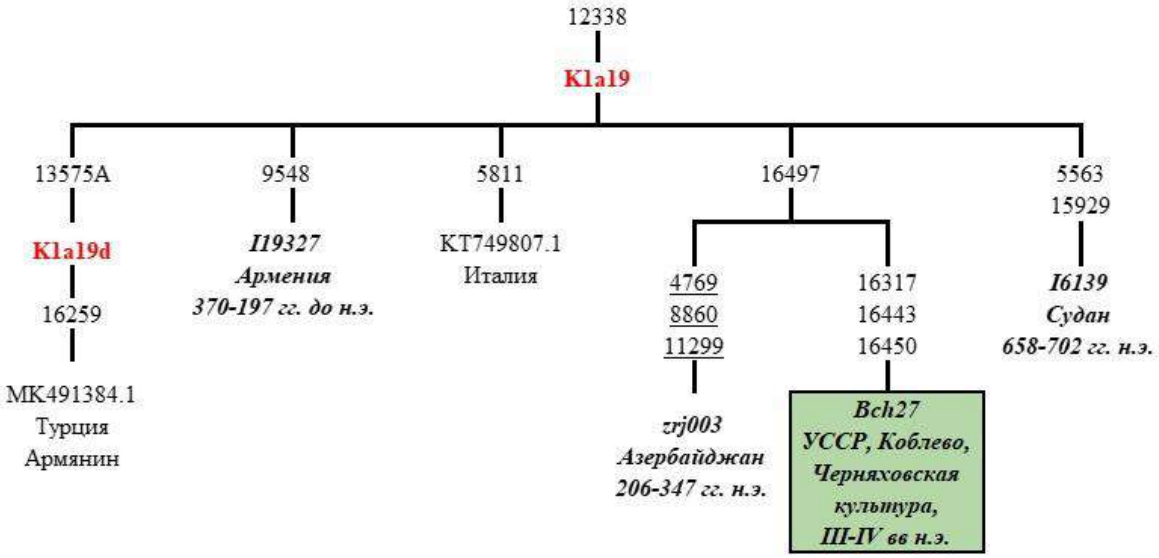


Рисунок Г27 – Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы K1a19, к которой принадлежит образец Bch27. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

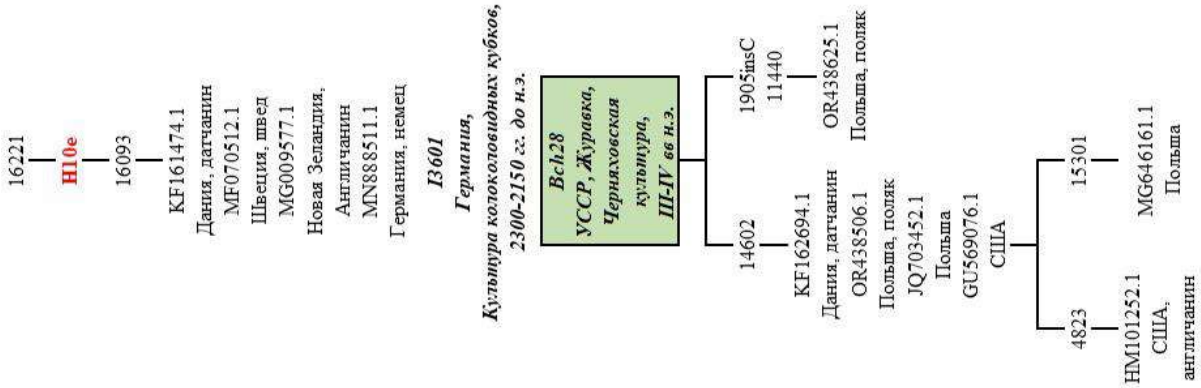


Рисунок Г28 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H10e, к которой принадлежит образец Bch28. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

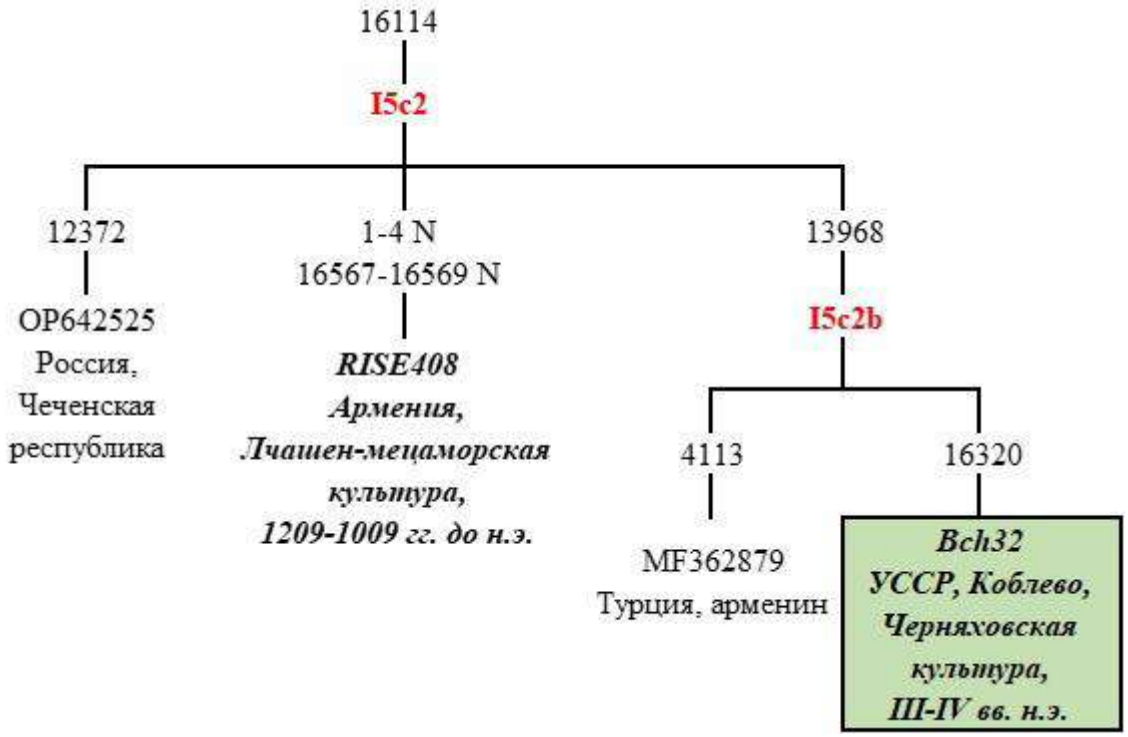


Рисунок Г29 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы I5c2b, к которой принадлежит образец Bch32. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

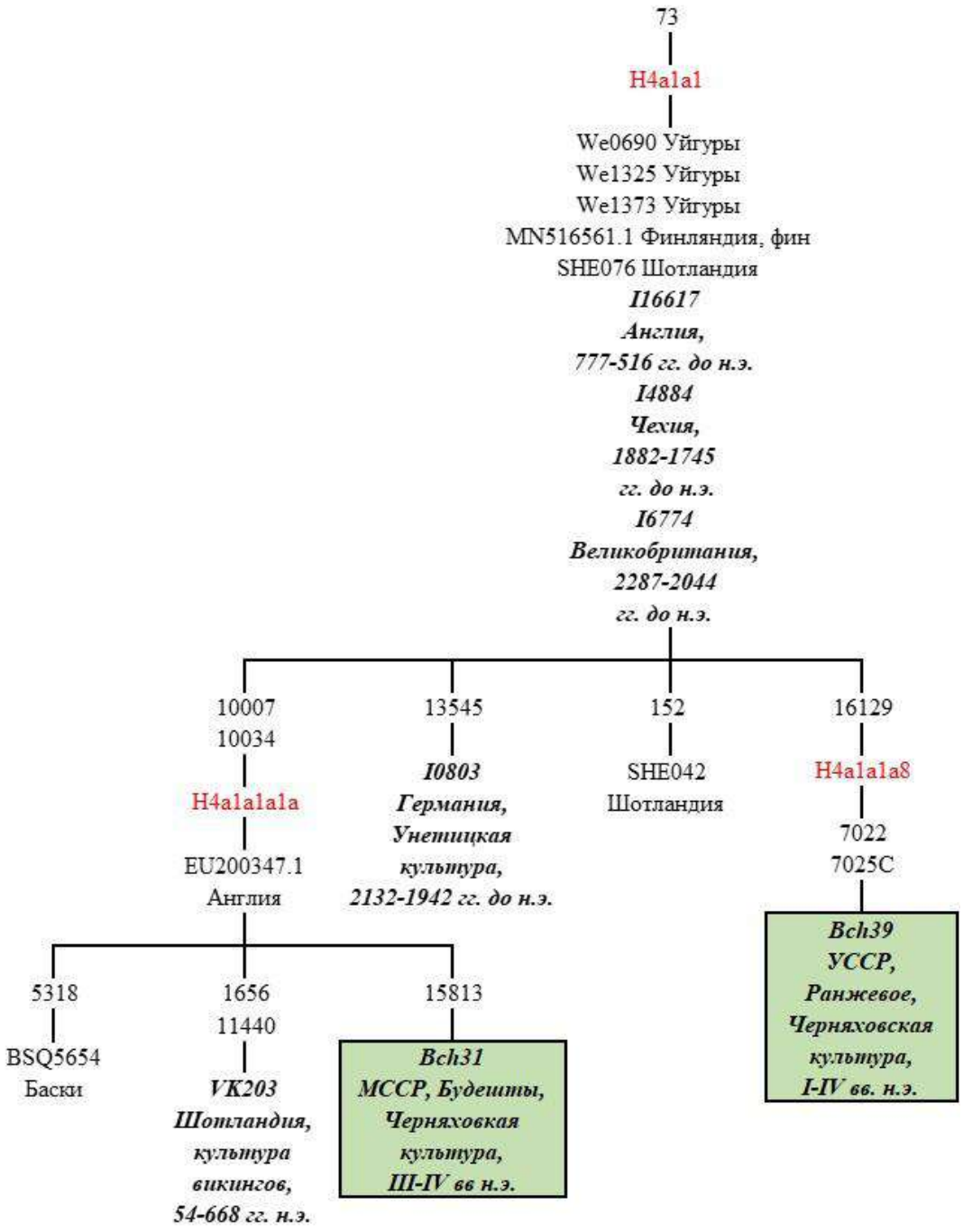


Рисунок Г30 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H4a1a1, к которой принадлежат образцы Bch31 и Bch39. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

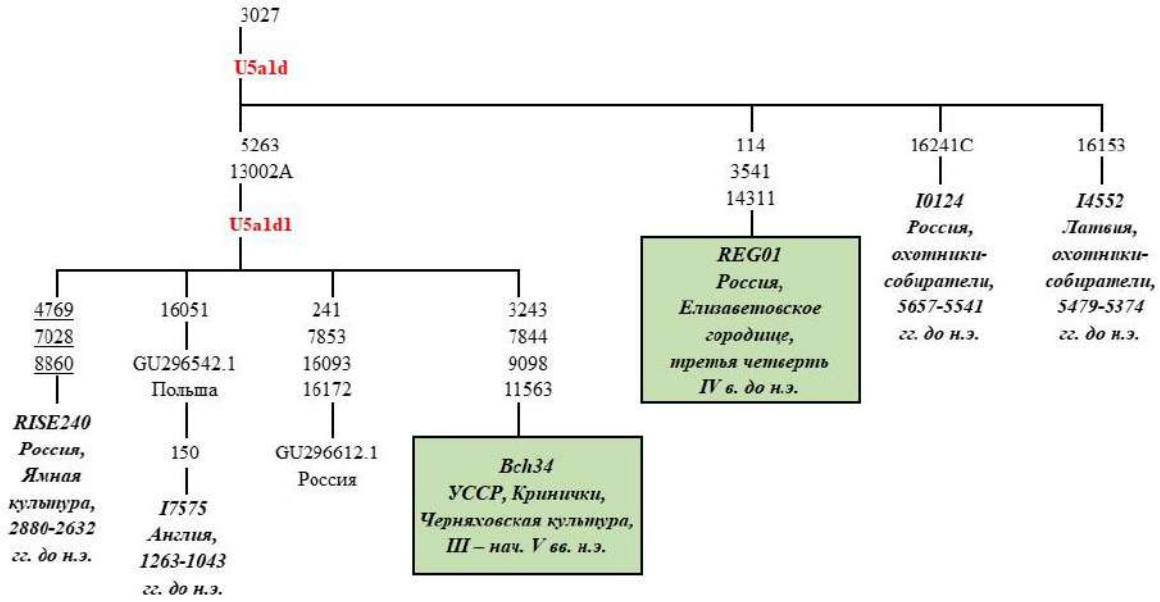


Рисунок Г31 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U5a1d, к которой принадлежат образцы Bch34 и REG01. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

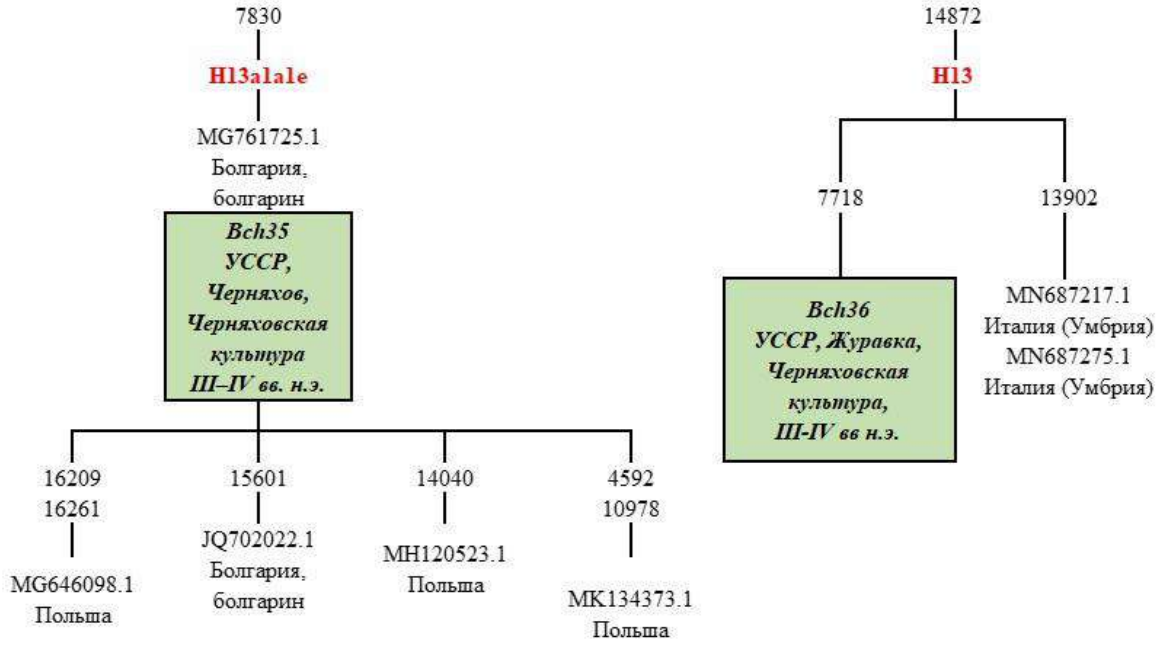


Рисунок Г32 - Фрагменты филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H13, к которой принадлежат образцы Bch35 и Bch36. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

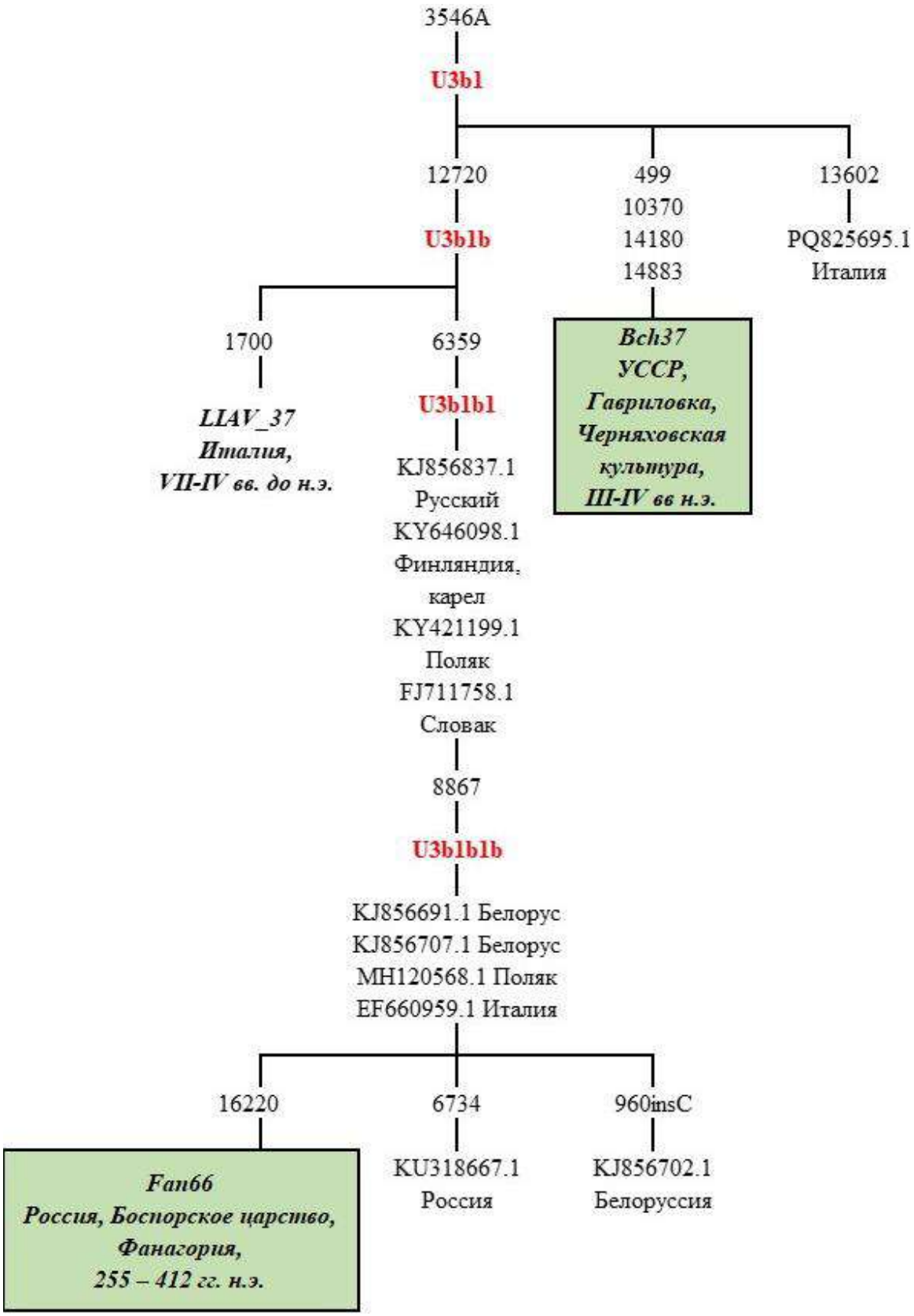


Рисунок Г33 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U3b1, к которой принадлежат образцы Bch37 и Fan66. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

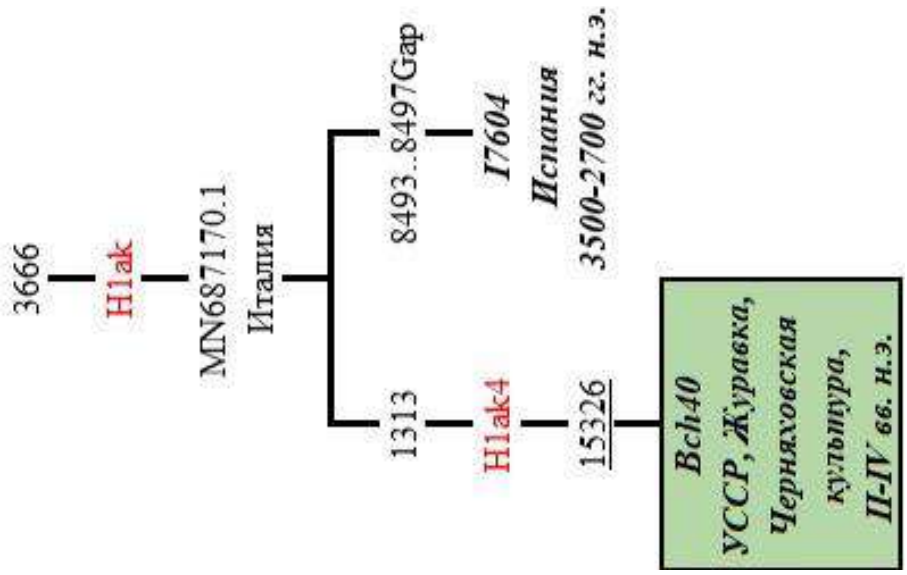


Рисунок Г34 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H1ak4, к которой принадлежит образец Bch40. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

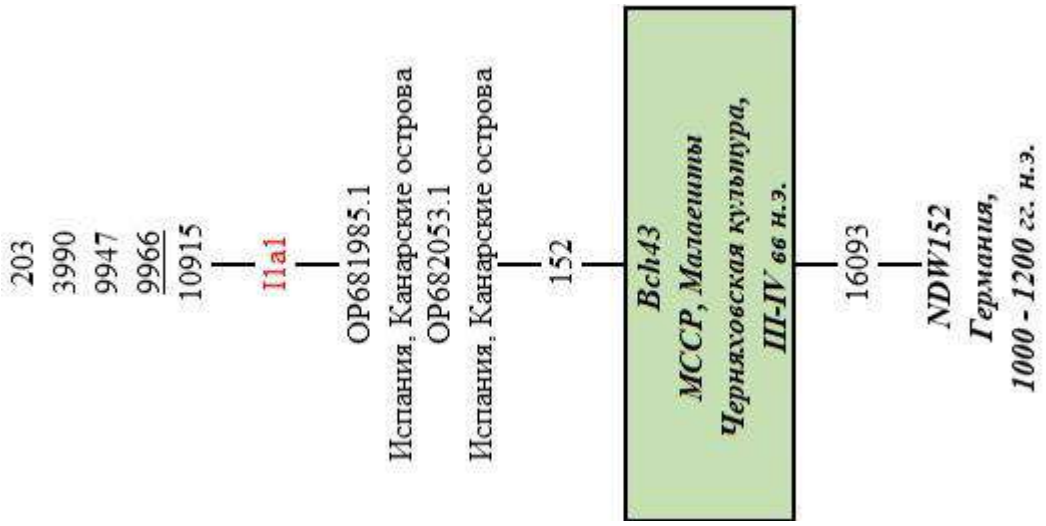


Рисунок Г35 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы I1a1, к которой принадлежит образец Bch43. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

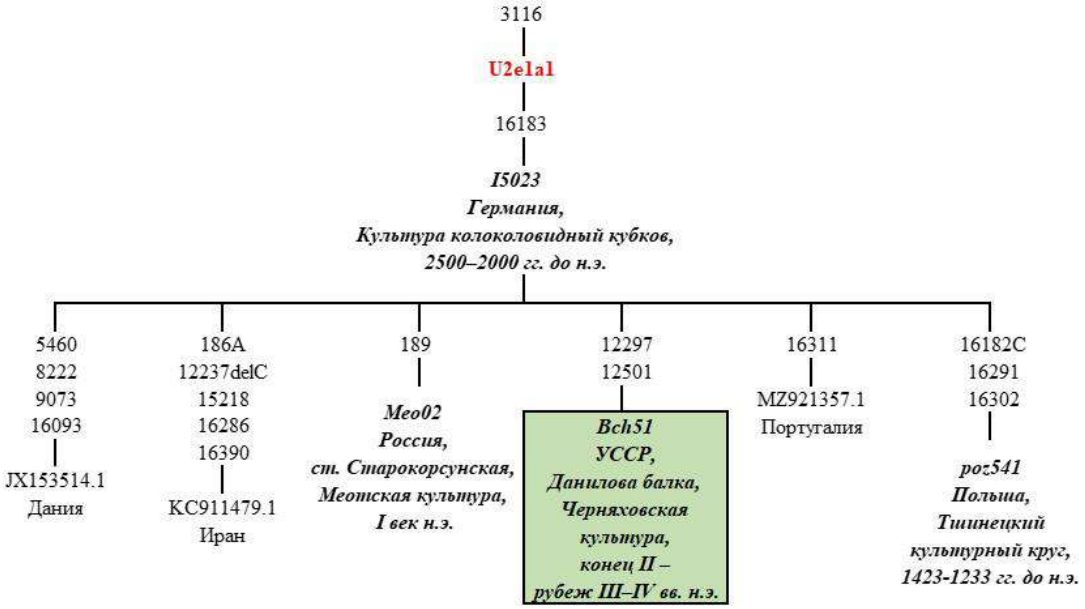


Рисунок Г36 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U2e1a1, к которой принадлежит образец Bch51. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

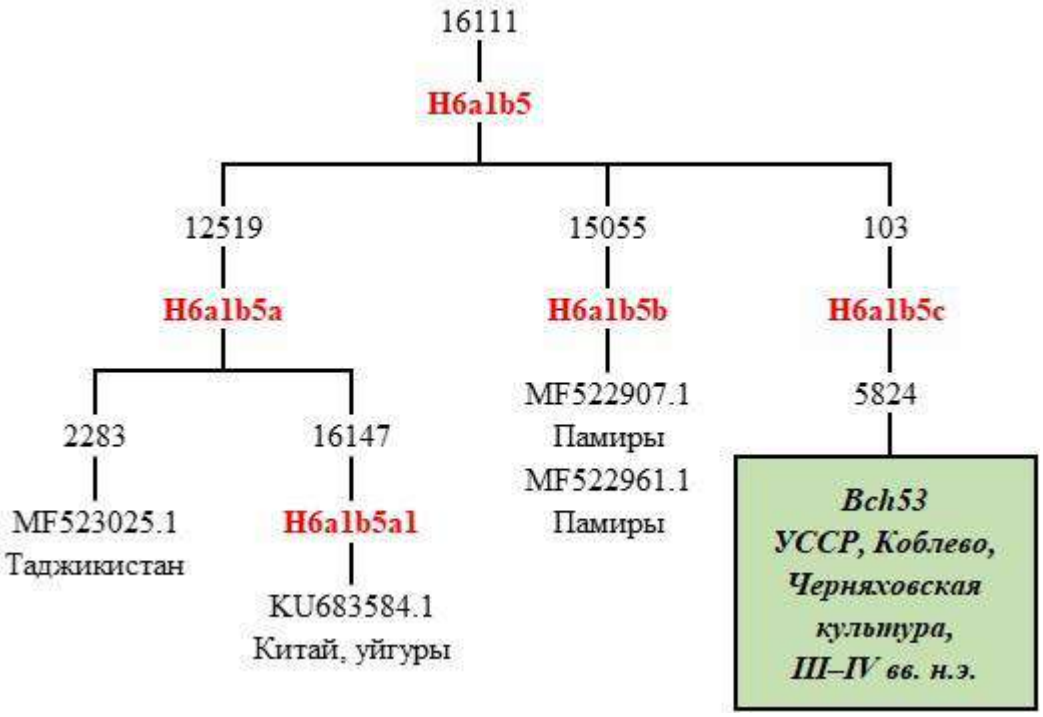


Рисунок Г37 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H6a1b5, к которой принадлежит образец Bch53. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

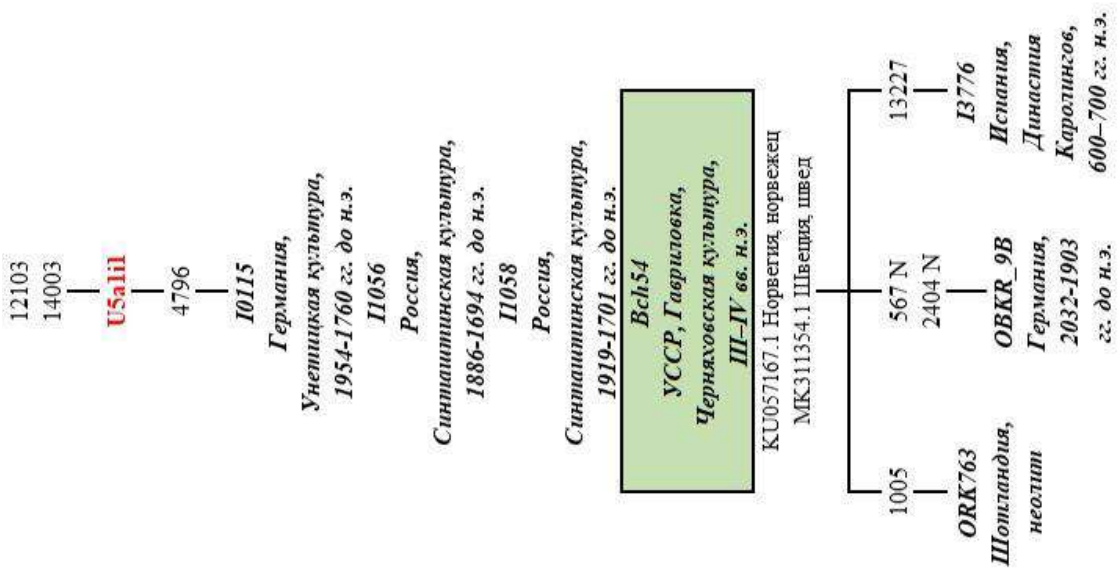


Рисунок Г38 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U5a1i1, к которой принадлежит образец Bch54. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

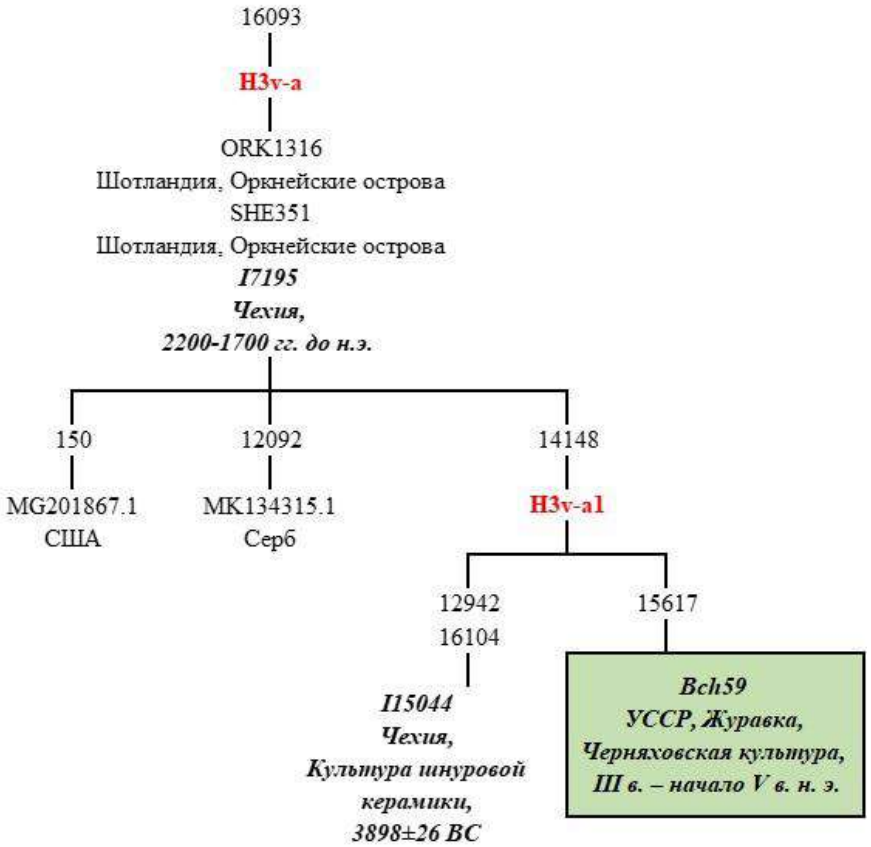


Рисунок Г39 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H3v-a, к которой принадлежит образец Bch59. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

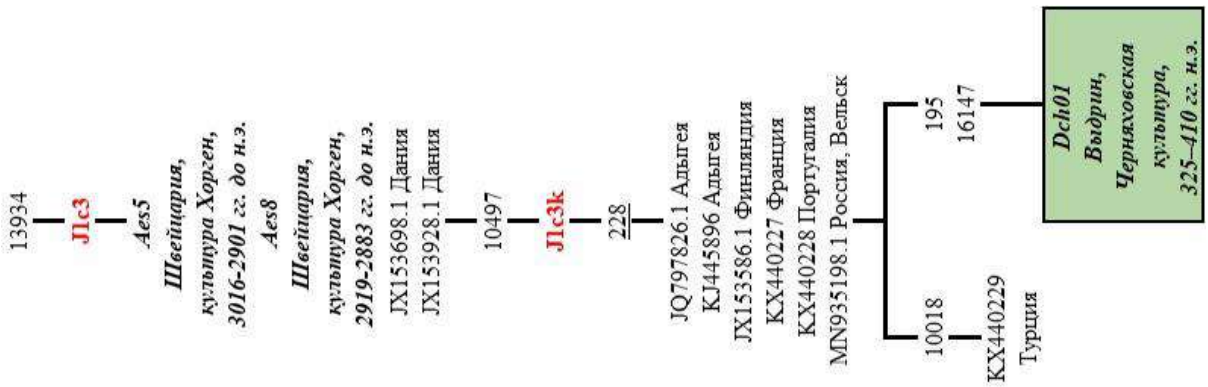


Рисунок Г40 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы J1c3, к которой принадлежит образец Dch01. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

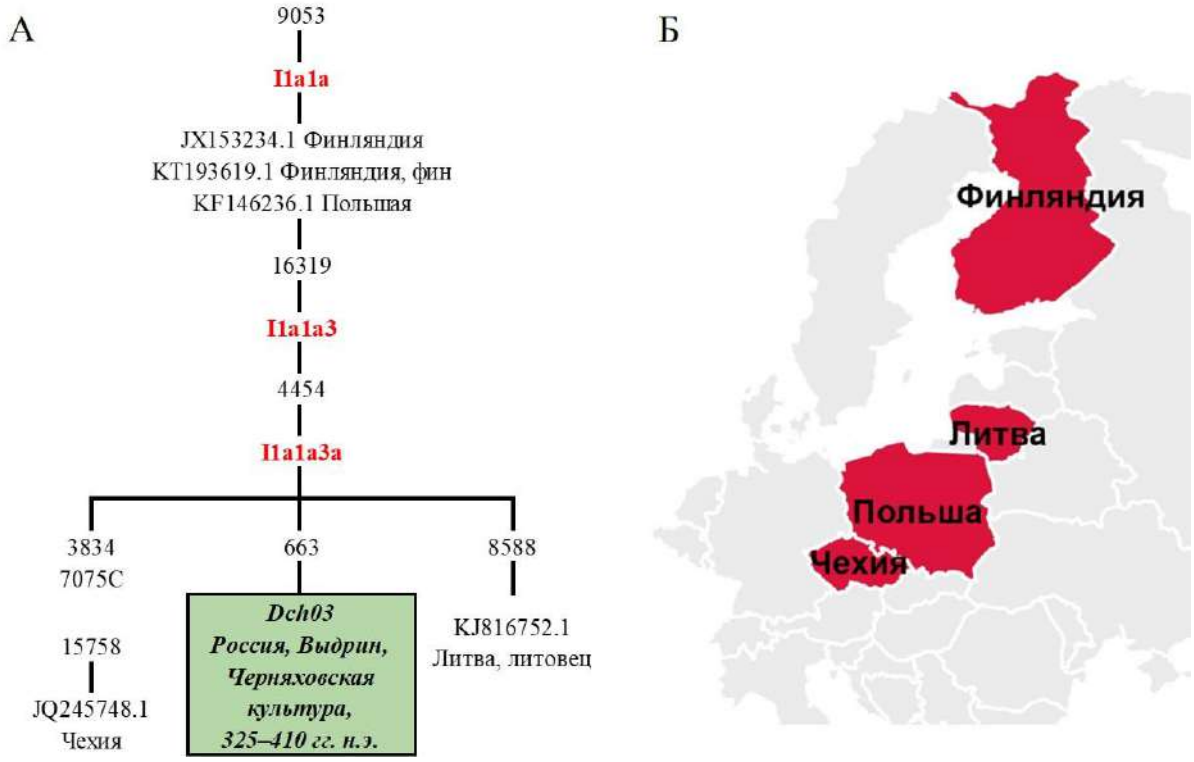


Рисунок Г41 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы I1a1a, к которой принадлежит образец Dch03 (А); карта с обозначением стран, где были выявлены наиболее близкие для образца Dch03 митохондриальные последовательности (Б)

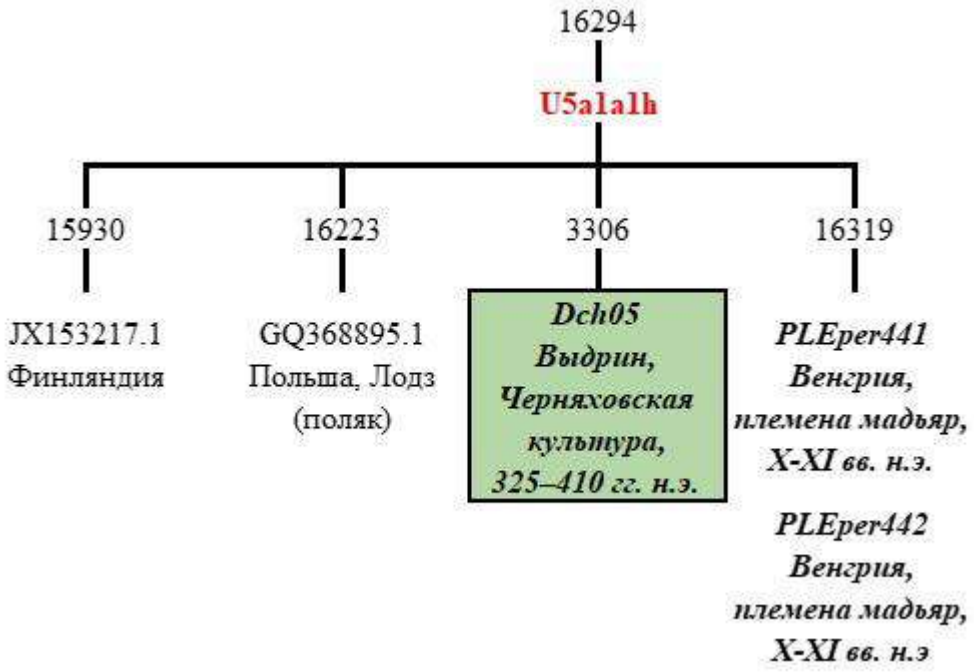


Рисунок Г42 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U5a1a1h, к которой принадлежит образец Dch05. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

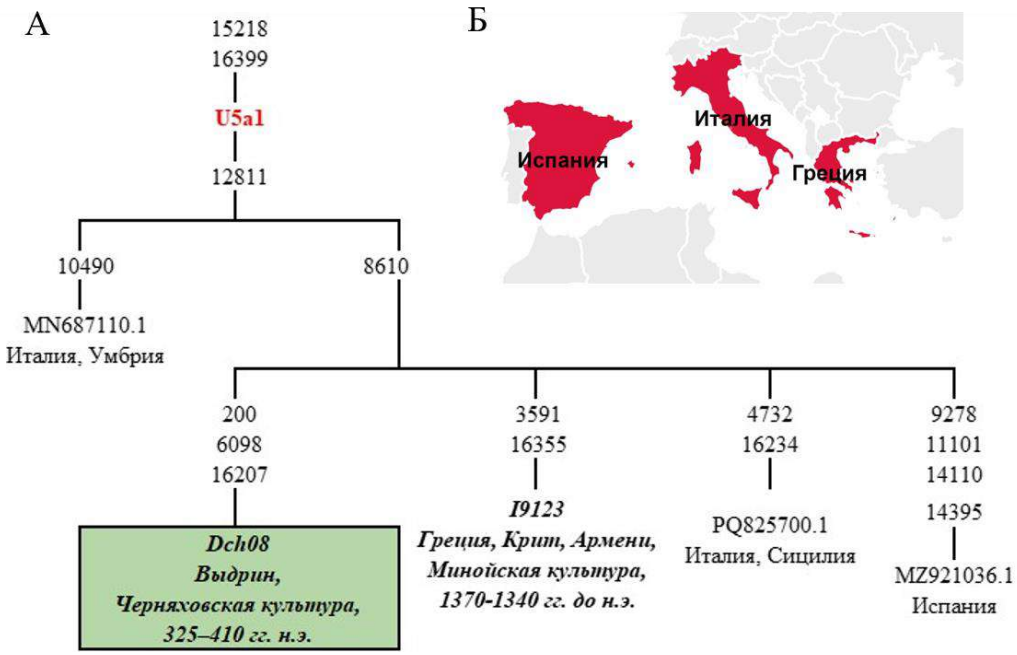


Рисунок Г43 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U5a1, к которой принадлежит образец Dch08 (А); карта с обозначением стран, где были выявлены наиболее близкие для образца Dch08 митохондриальные последовательности (Б)

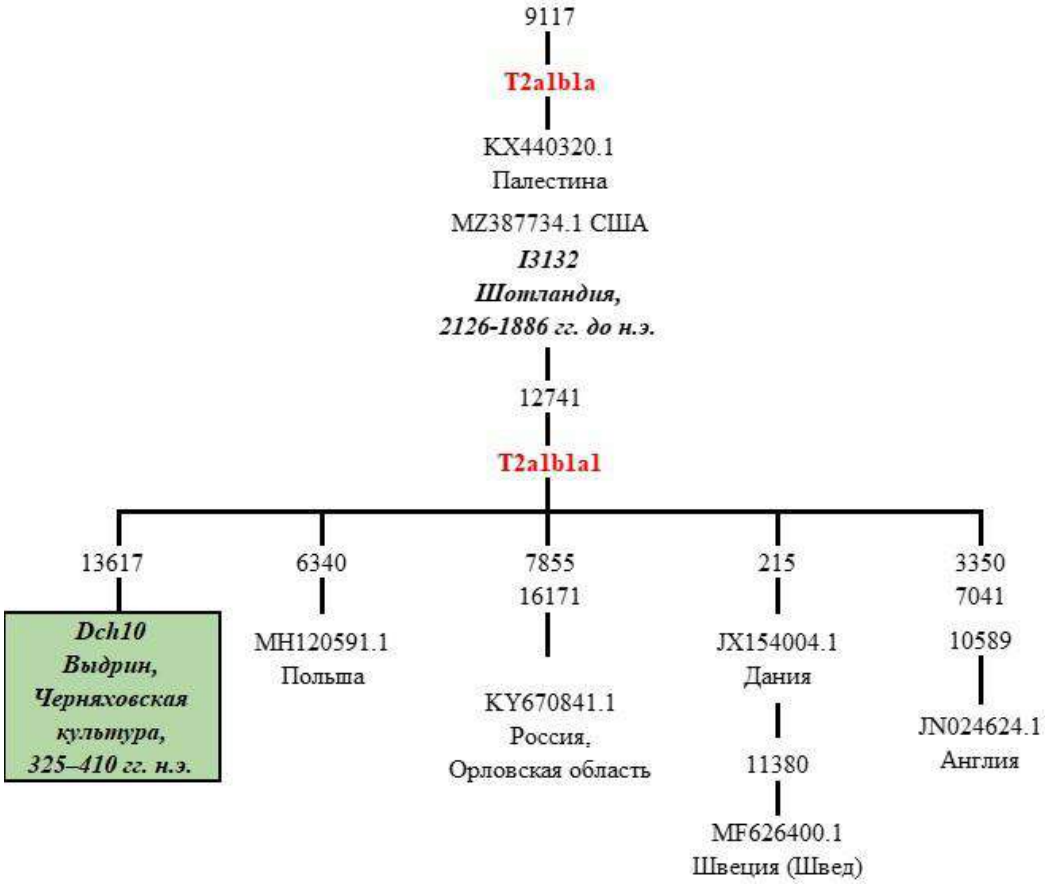


Рисунок Г44 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T2a1b1a1, к которой принадлежит образец Dch10. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

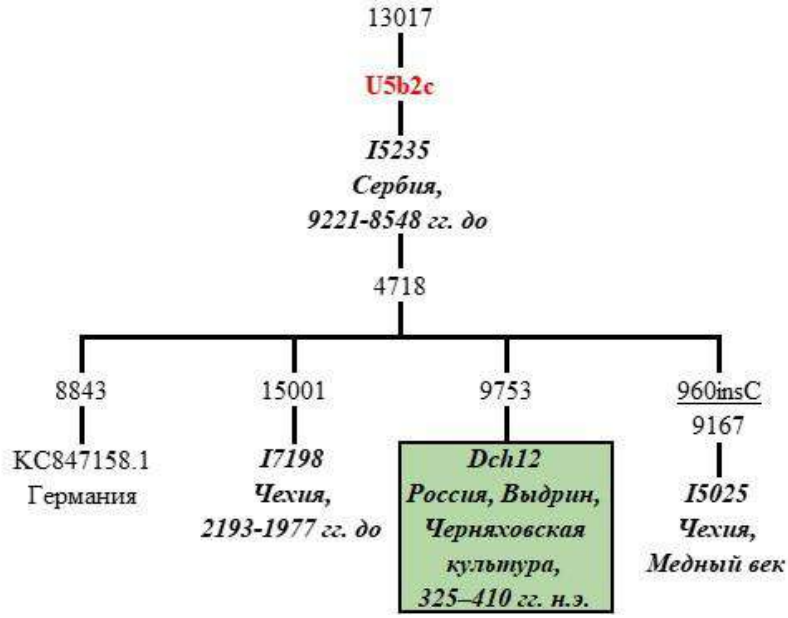


Рисунок Г45 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U5b2c3, к которой принадлежит образец Dch12. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

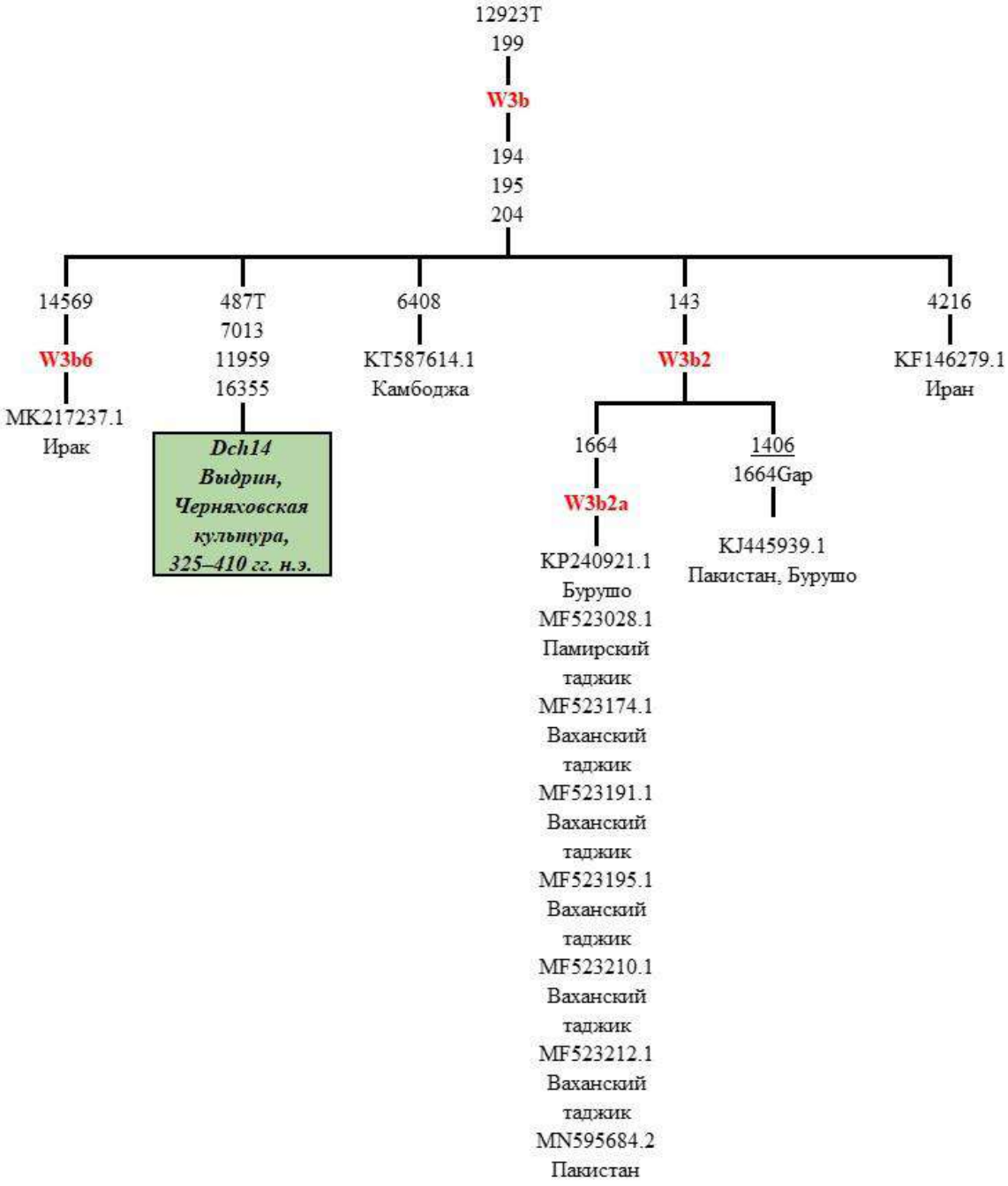


Рисунок Г46 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы W3b, к которой принадлежит образец Dch14. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

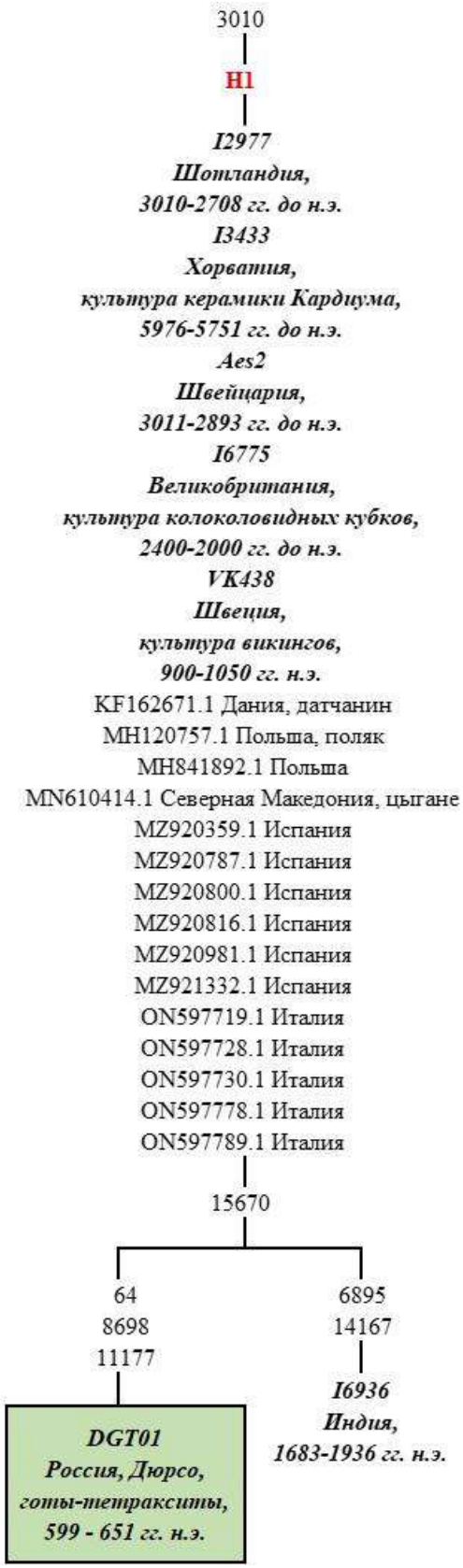


Рисунок Г47 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H1, к которой принадлежит образец DGT01. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

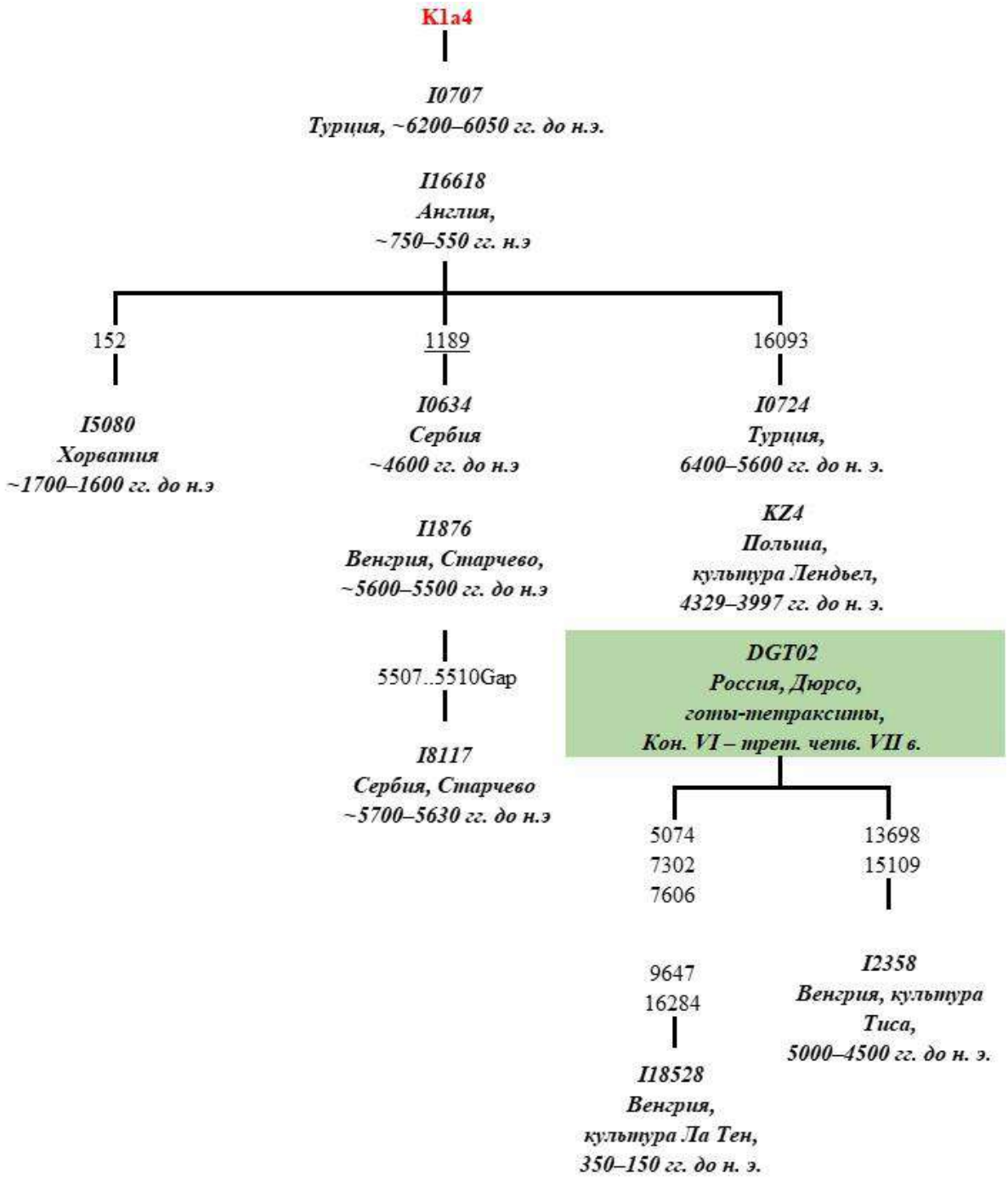


Рисунок Г48 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы K1a4, к которой принадлежит образец DGT02. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

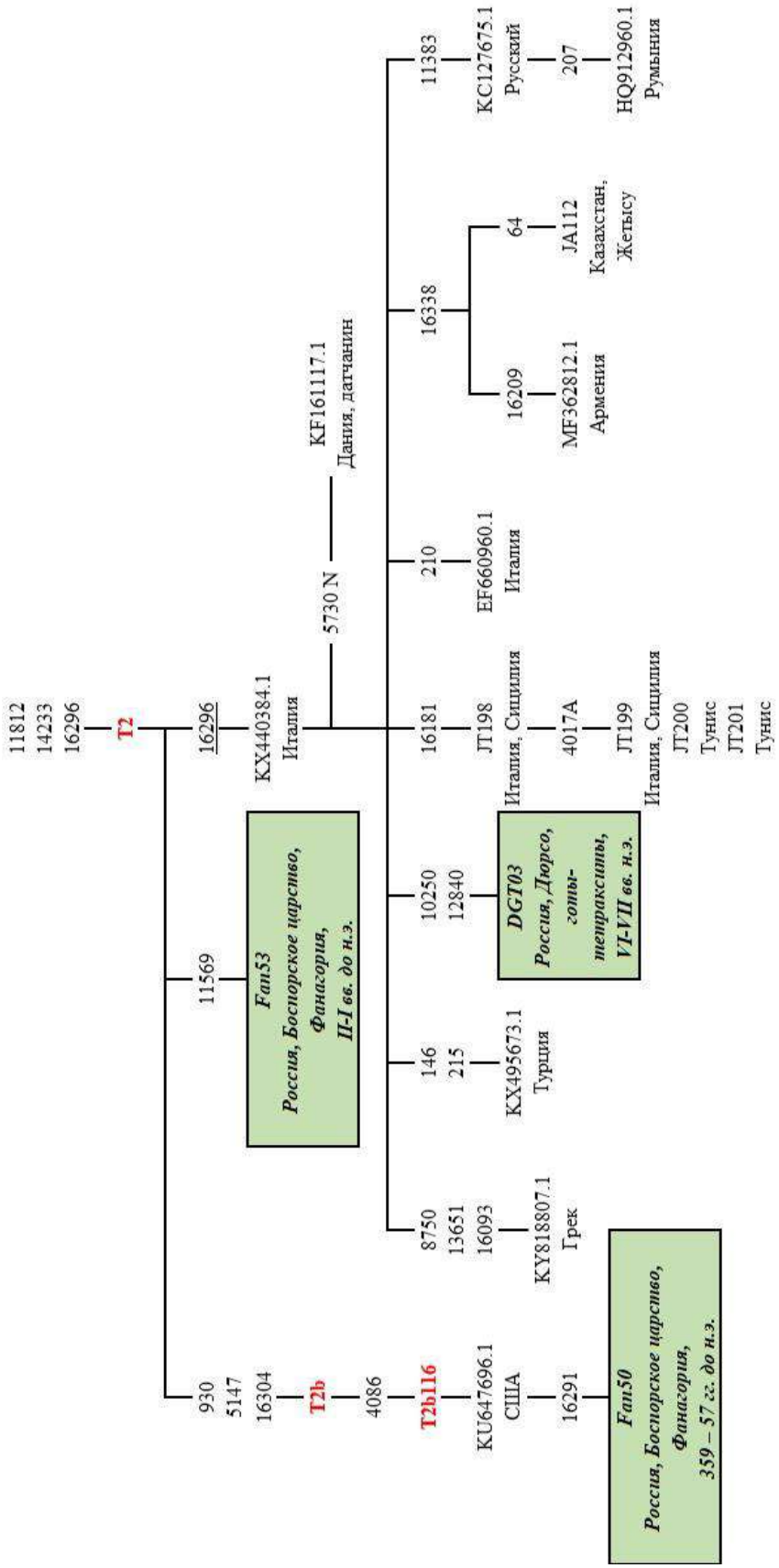


Рисунок Г49 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы Т2, к которой принадлежат образцы DGT03, Fan50, Fan53. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

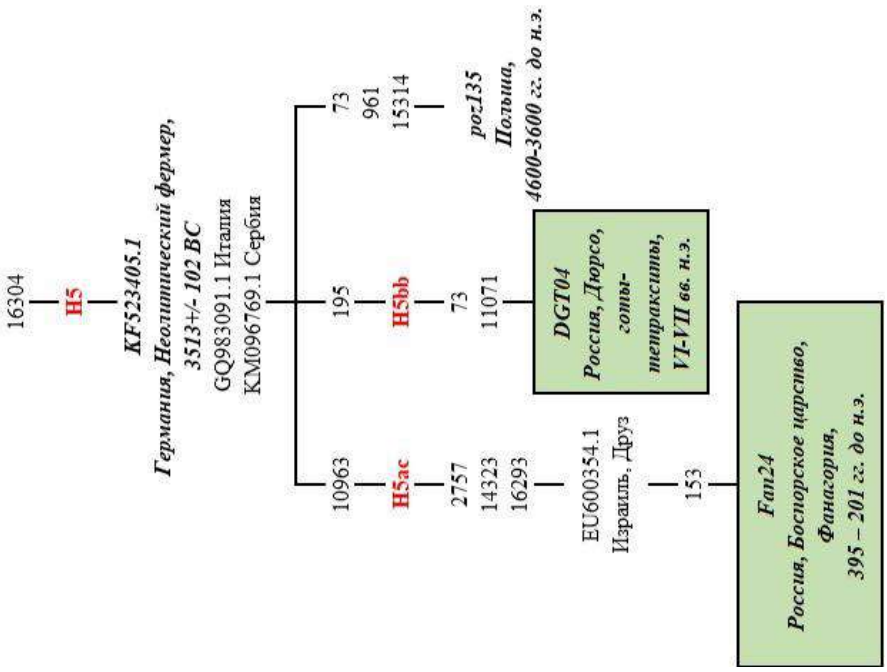


Рисунок Г50 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H5, к которой принадлежат образцы DGT04, Fan24. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

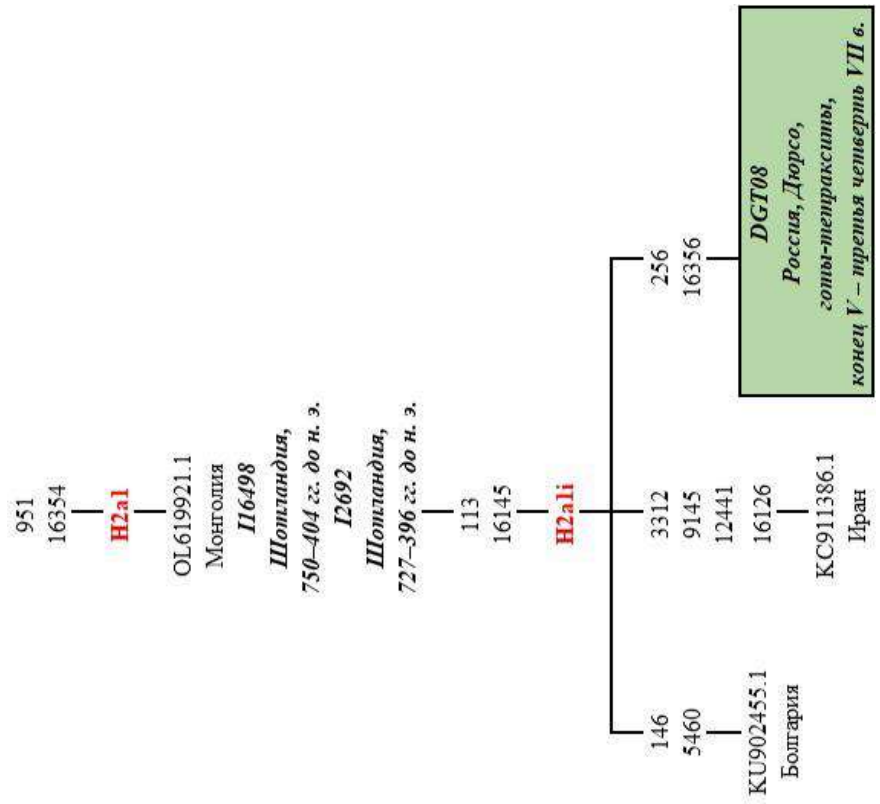


Рисунок Г51 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H2a1i, к которой принадлежит образец DGT08. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

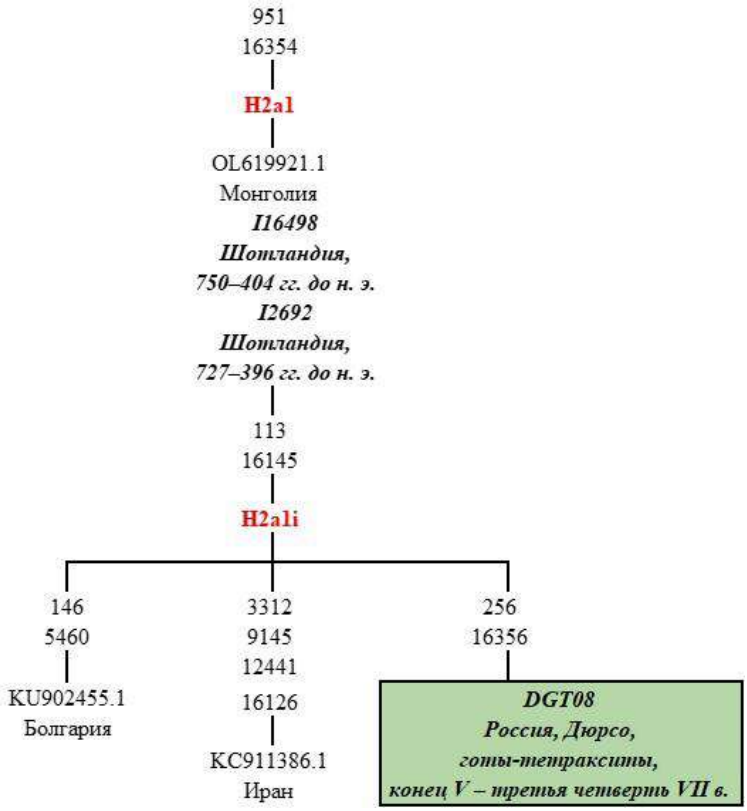


Рисунок Г52 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H2a1i, к которой принадлежит образец DGT08. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

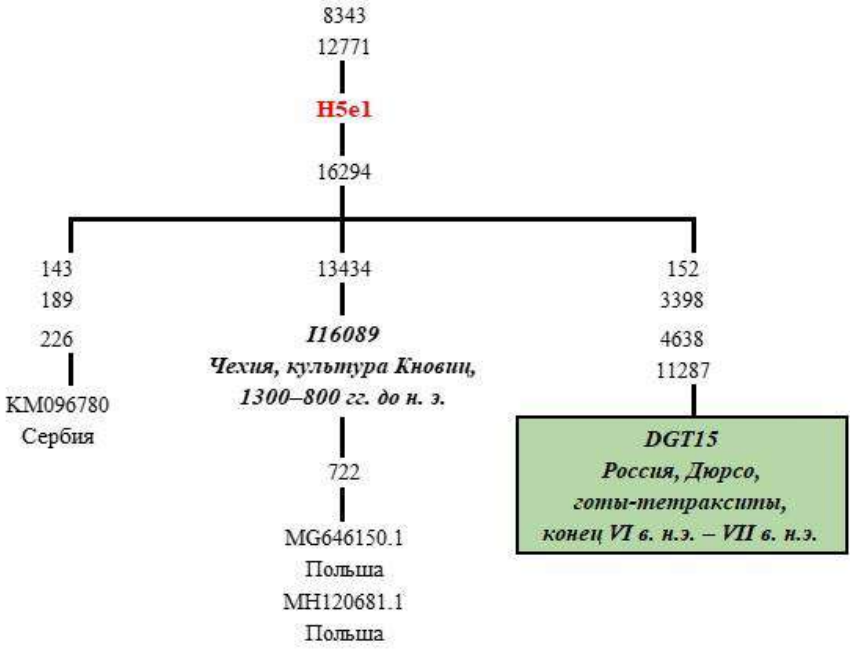


Рисунок Г53 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H5e1, к которой принадлежит образец DGT15. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

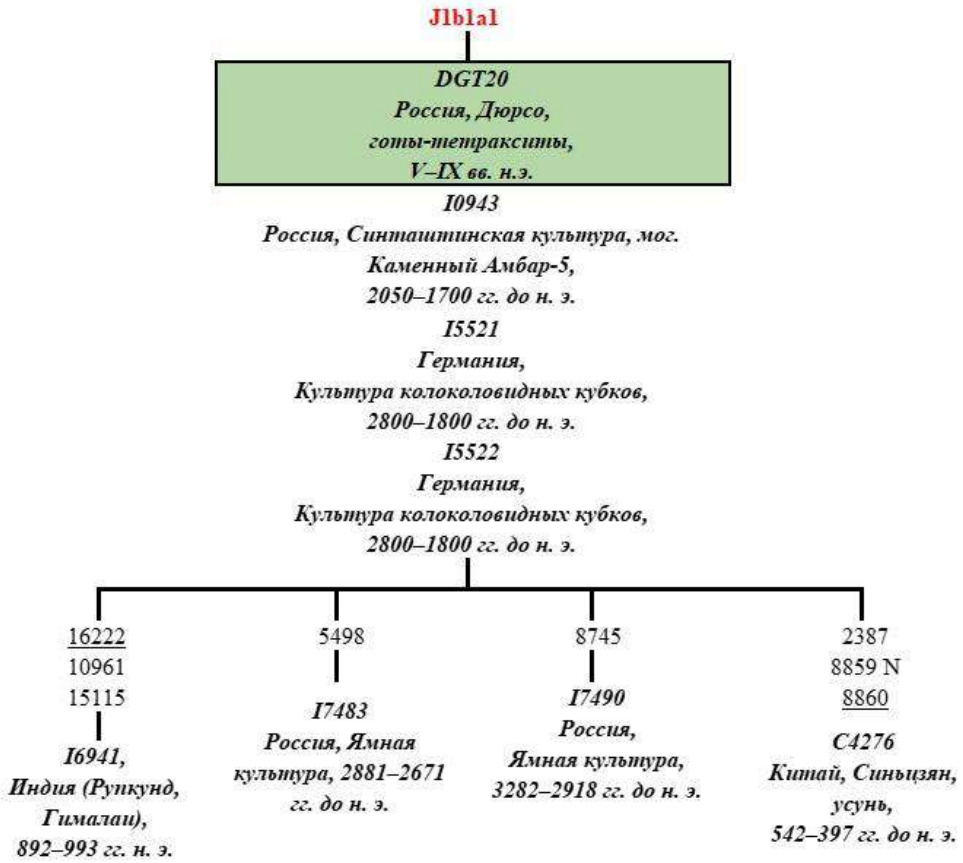


Рисунок Г54 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы J1b1a1, к которой принадлежит образец DGT20. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

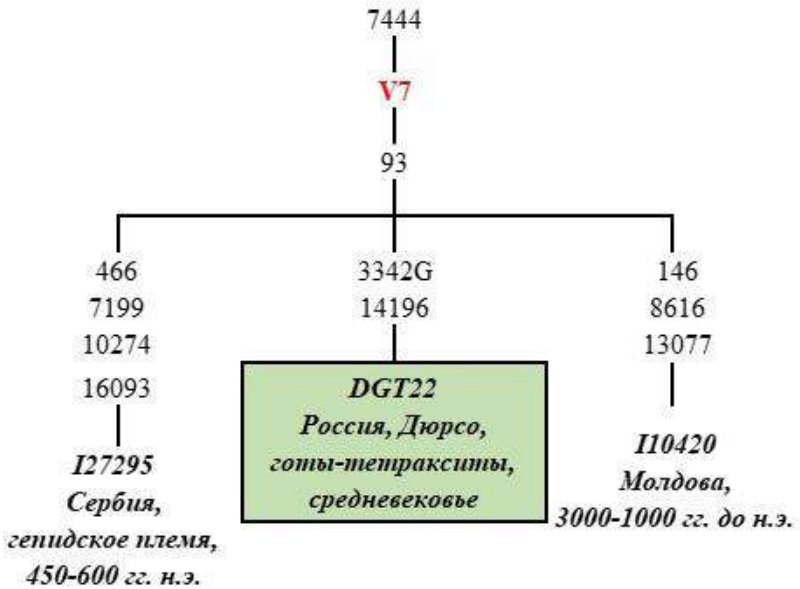


Рисунок Г55 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы V7, к которой принадлежит образец DGT22. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

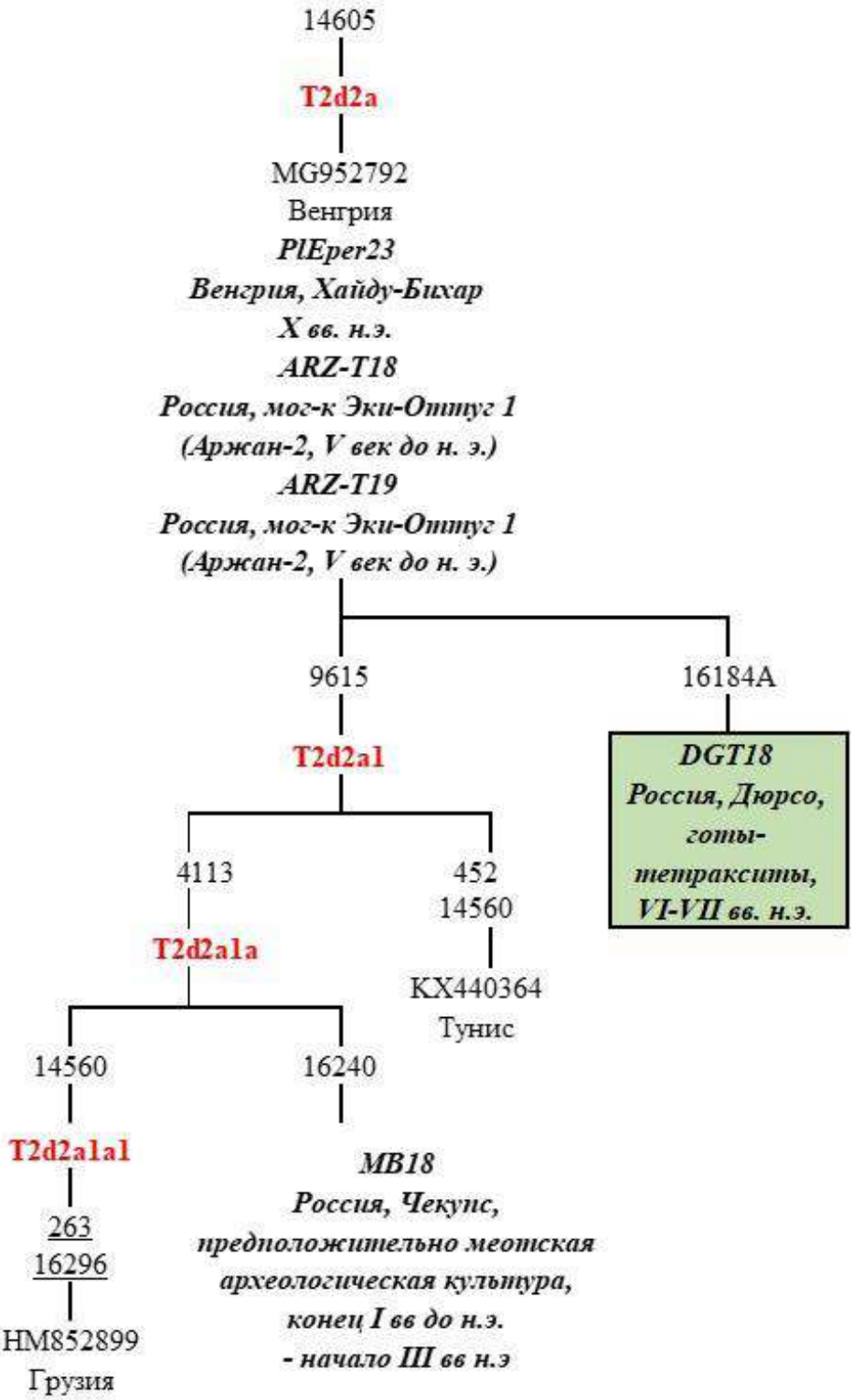


Рисунок Г56 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T2d2a, к которой принадлежит образец DGT18. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

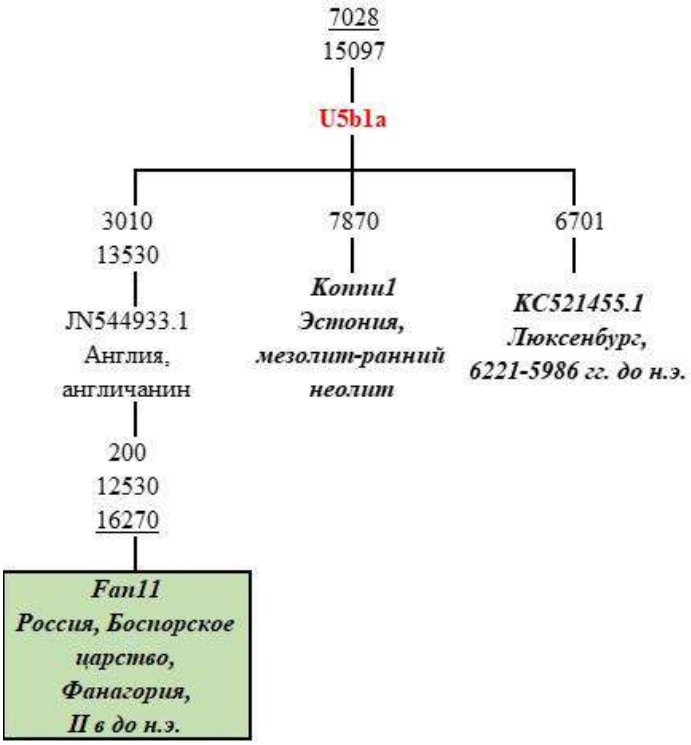


Рисунок Г57 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы U5b1a, к которой принадлежит образец Fan11. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

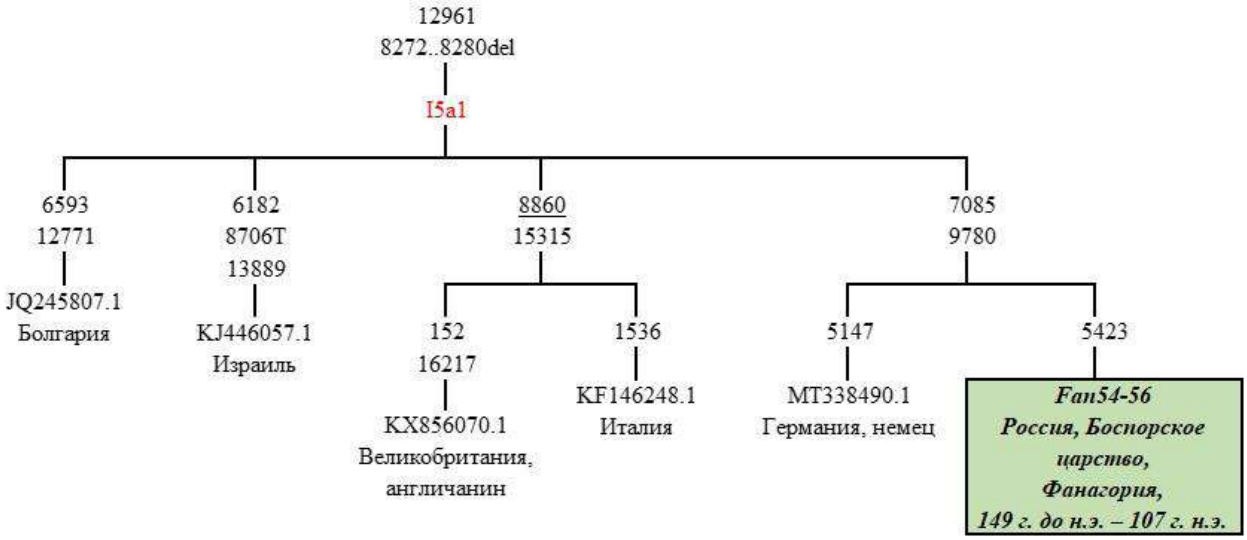


Рисунок Г58 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы I5a1 к которой принадлежит образец Fan54-56. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

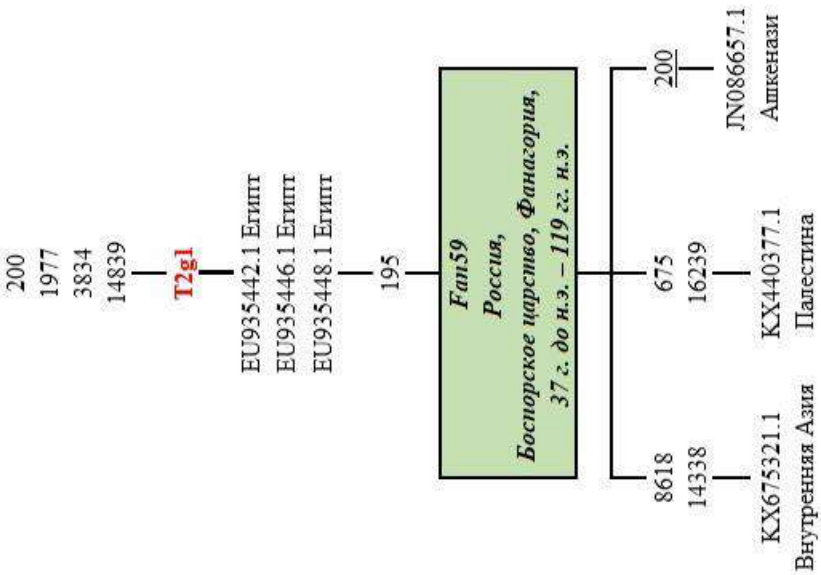


Рисунок Г59 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T2g1a, к которой принадлежит образец Fan59. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

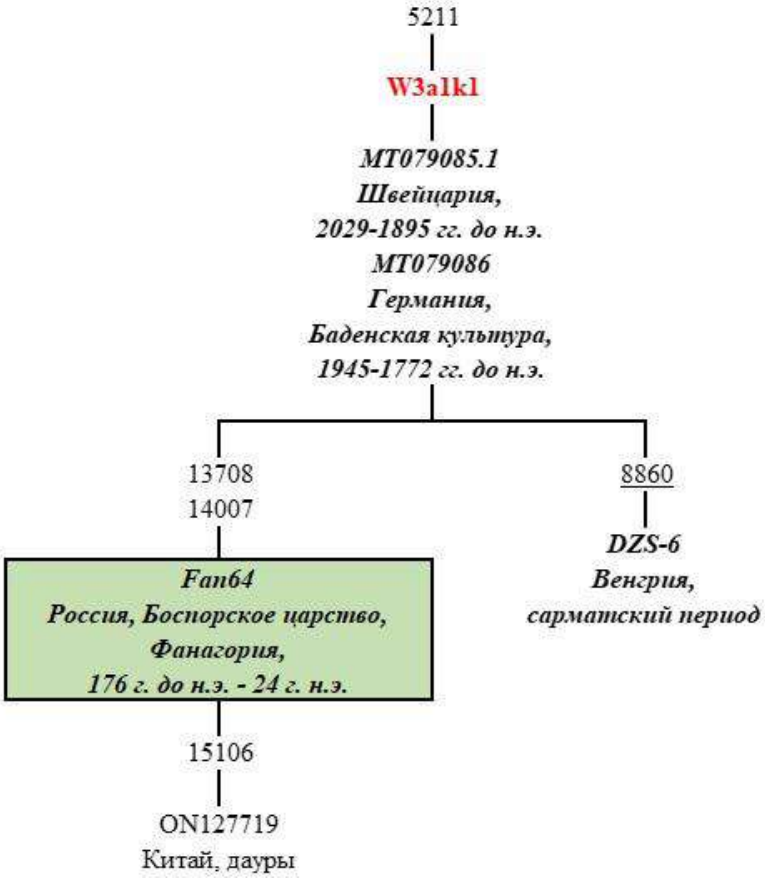


Рисунок Г60 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы W3a1k1, к которой принадлежит образец Fan64. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

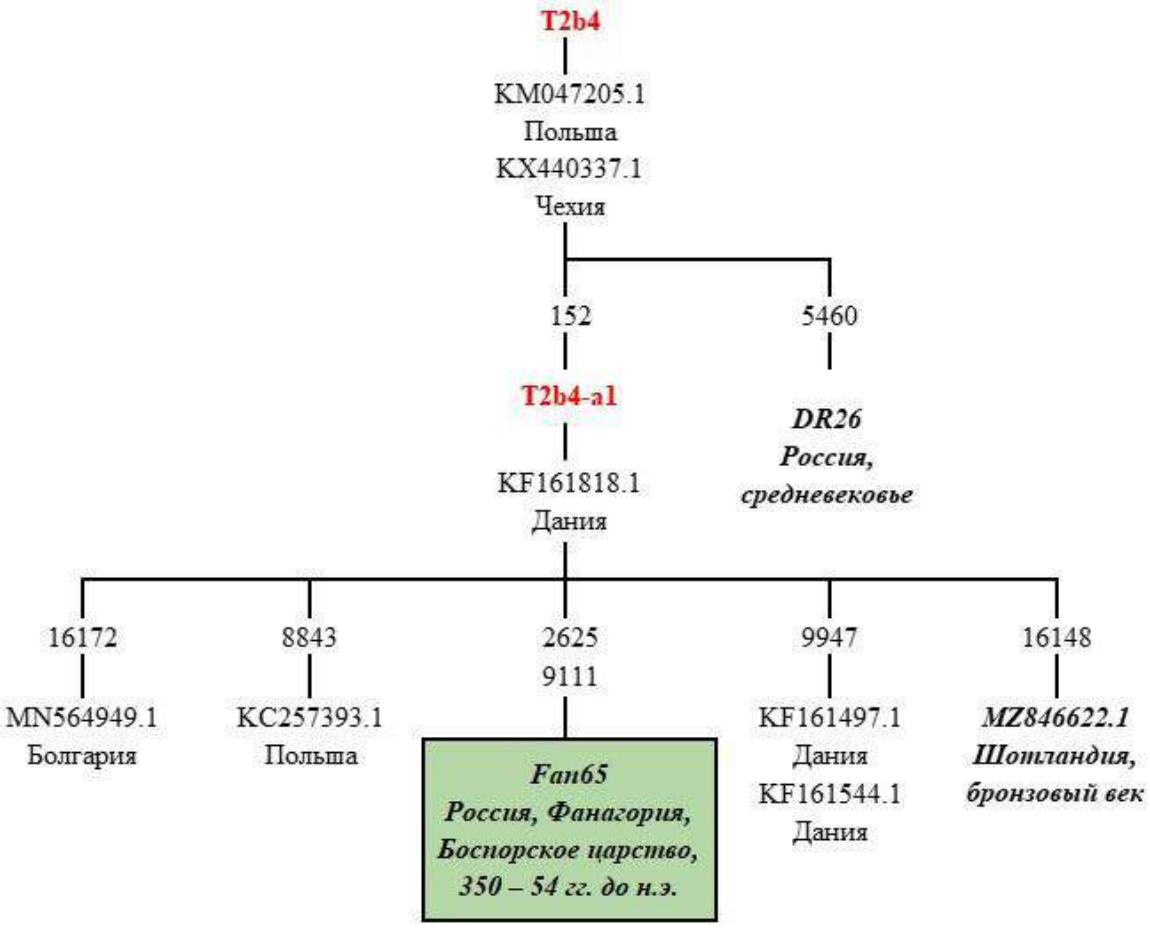


Рисунок Г61 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T2ba-a1, к которой принадлежит образец Fan65. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

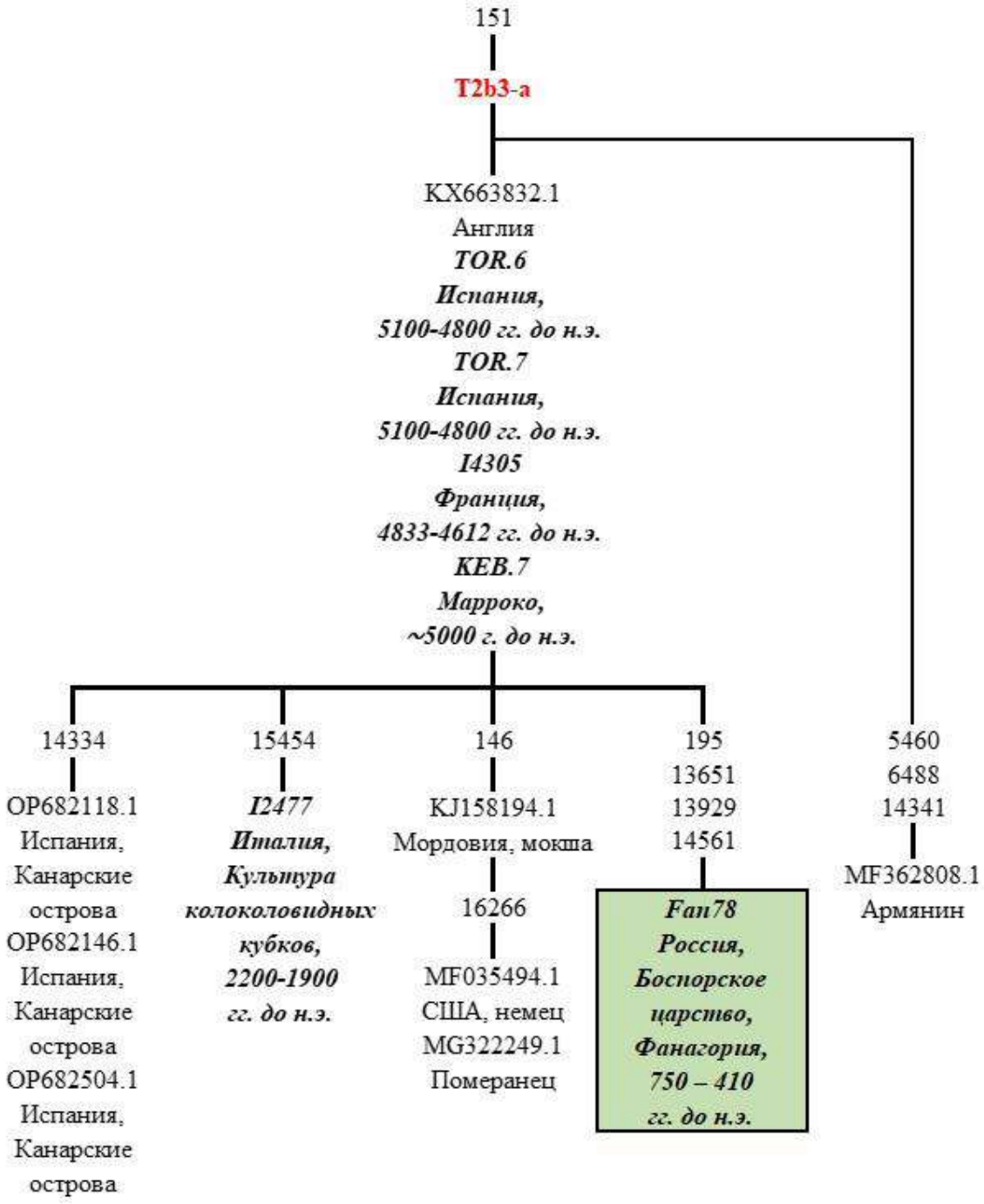


Рисунок Г62 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы T2b3-a, к которой принадлежит образец Fan78. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

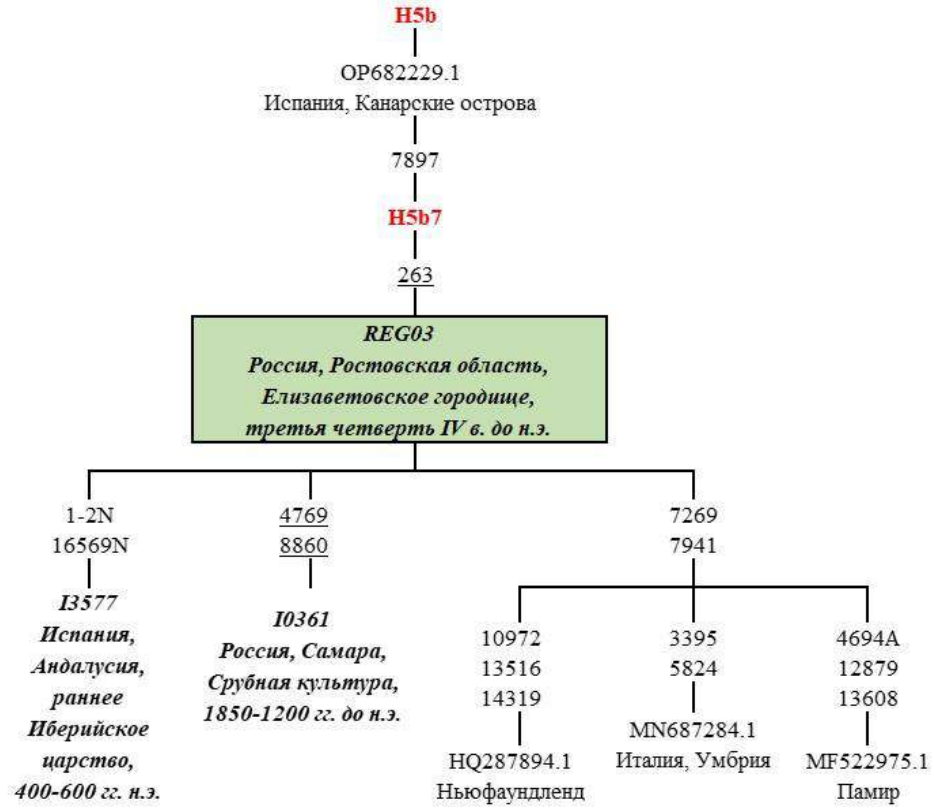


Рисунок Г63 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H5b, к которой принадлежит образец REG03. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

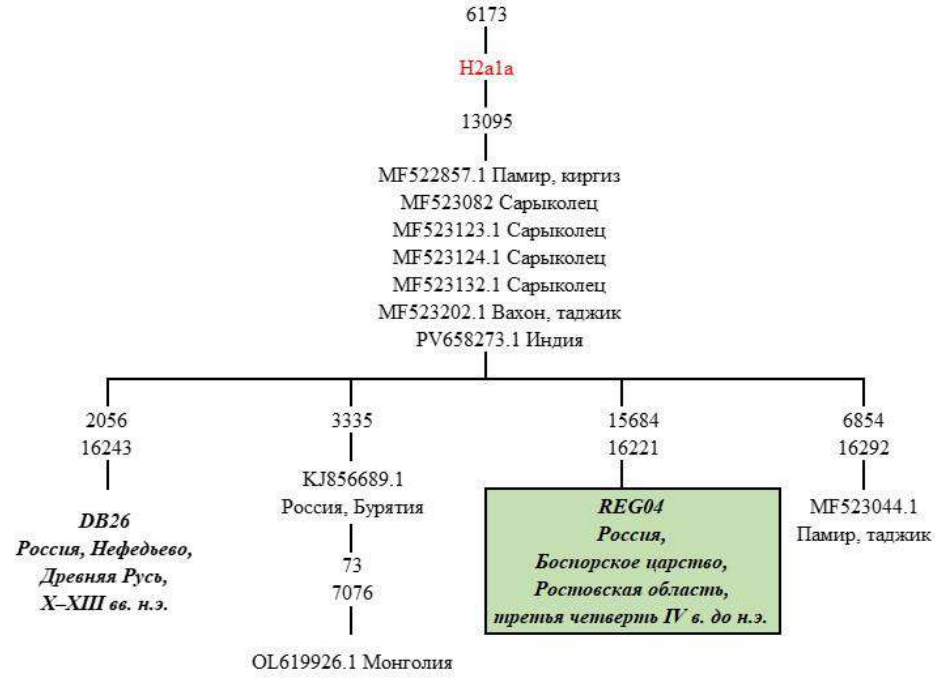


Рисунок Г64 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H2a1a, к которой принадлежит образец REG04. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

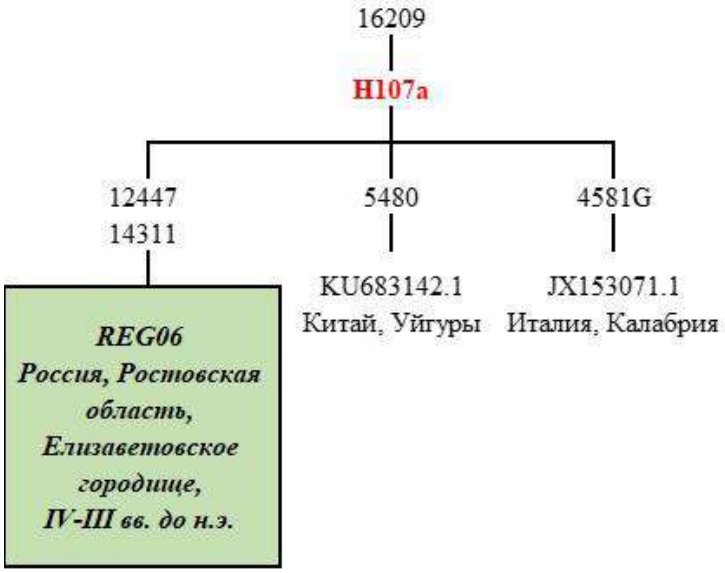


Рисунок Г65 - Фрагмент филогенетического дерева митохондриальной гаплогруппы H107a, к которой принадлежит образец REG06. Обозначения соответствую таковым на рисунке Г1

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Карты распределения частот встречаемости линий Y-хромосомных гаплогрупп

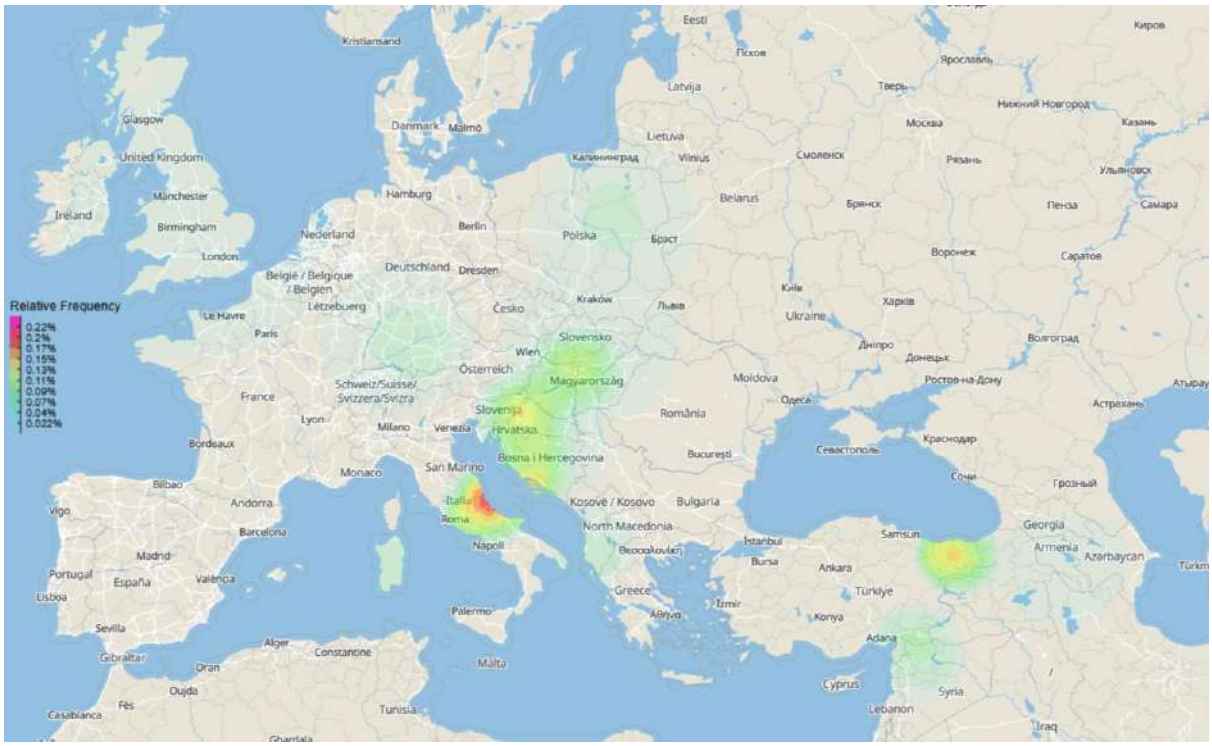


Рисунок Д1 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы E-Y35953 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00



Рисунок Д2 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы I-Y98766 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

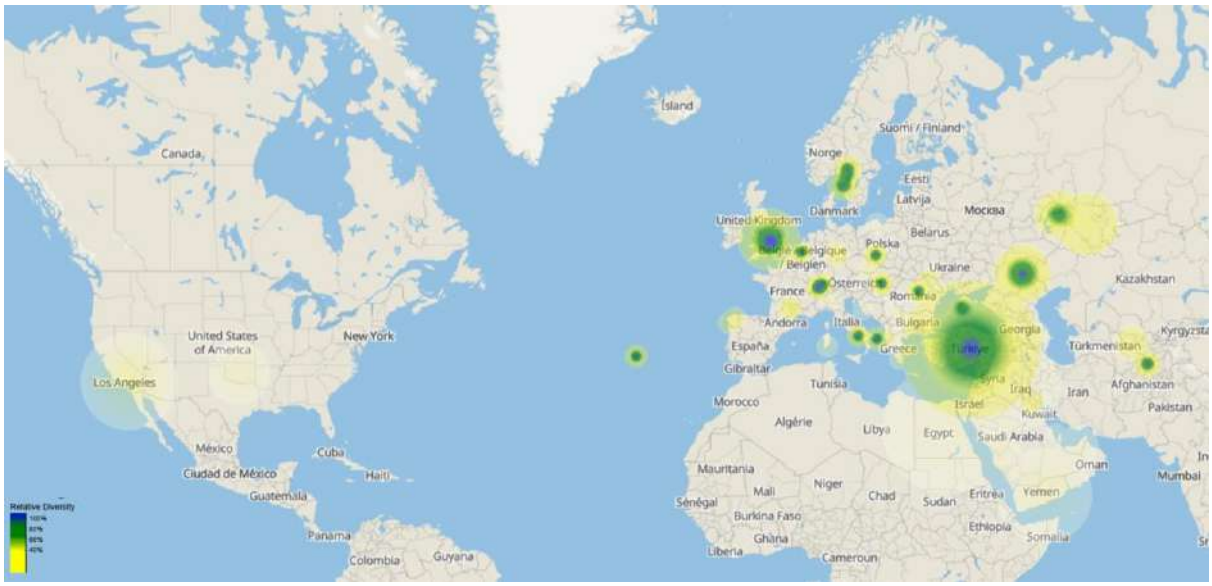


Рисунок Д3 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы E-S7461 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00



Рисунок Д4 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы I-L1237 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

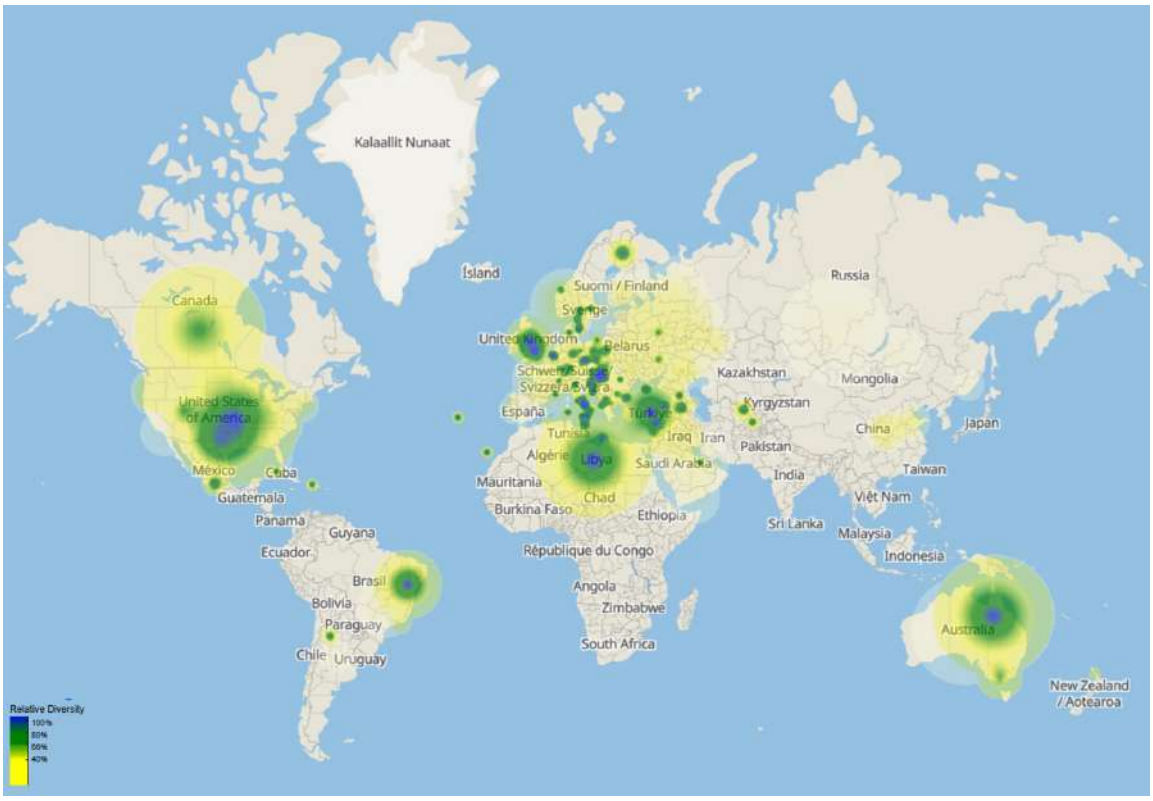


Рисунок Д5 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы E-CTS1273 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

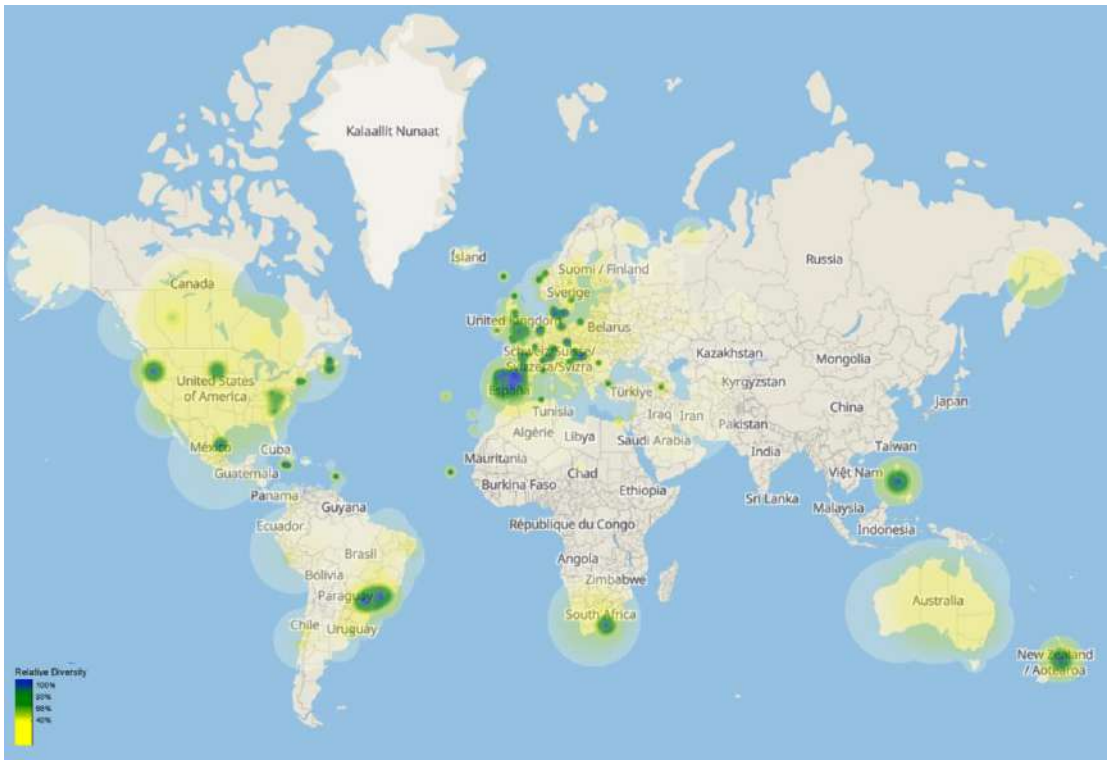


Рисунок Д6 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы R-L151 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

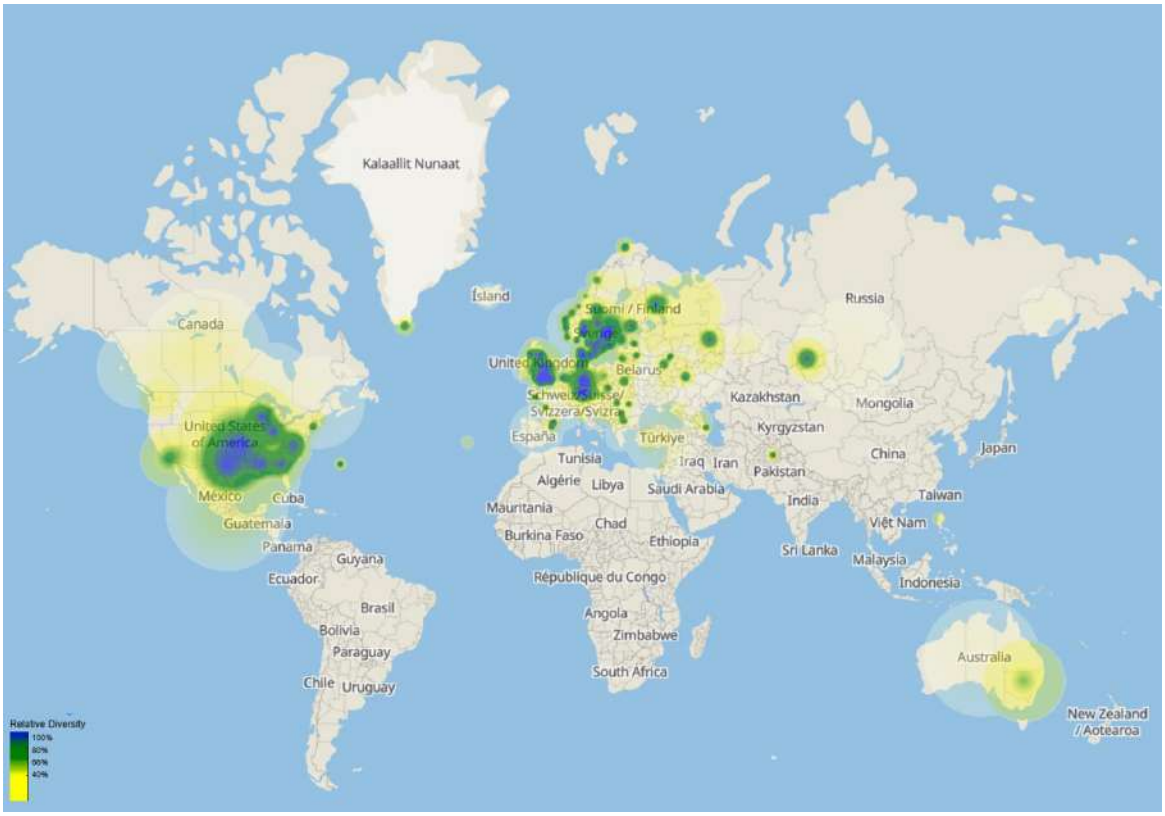


Рисунок Д7 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы I-Z2336 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

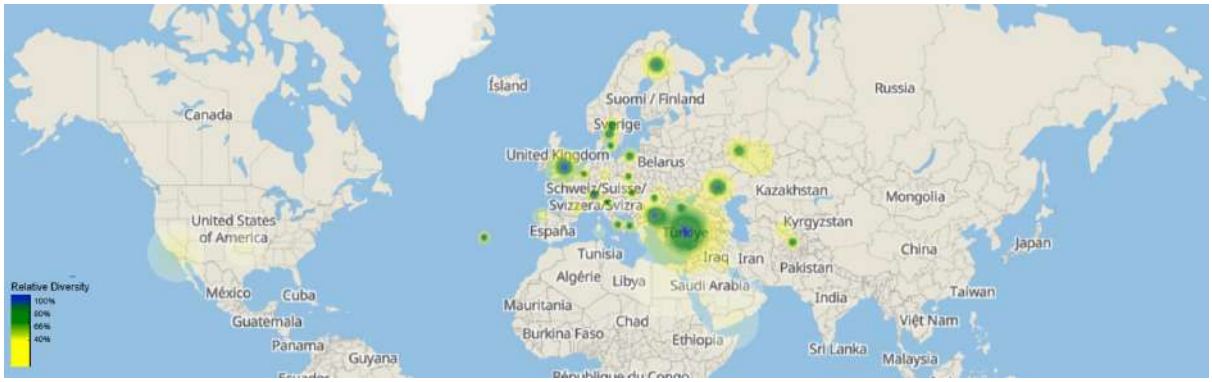


Рисунок Д8 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы E-FGC44169 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

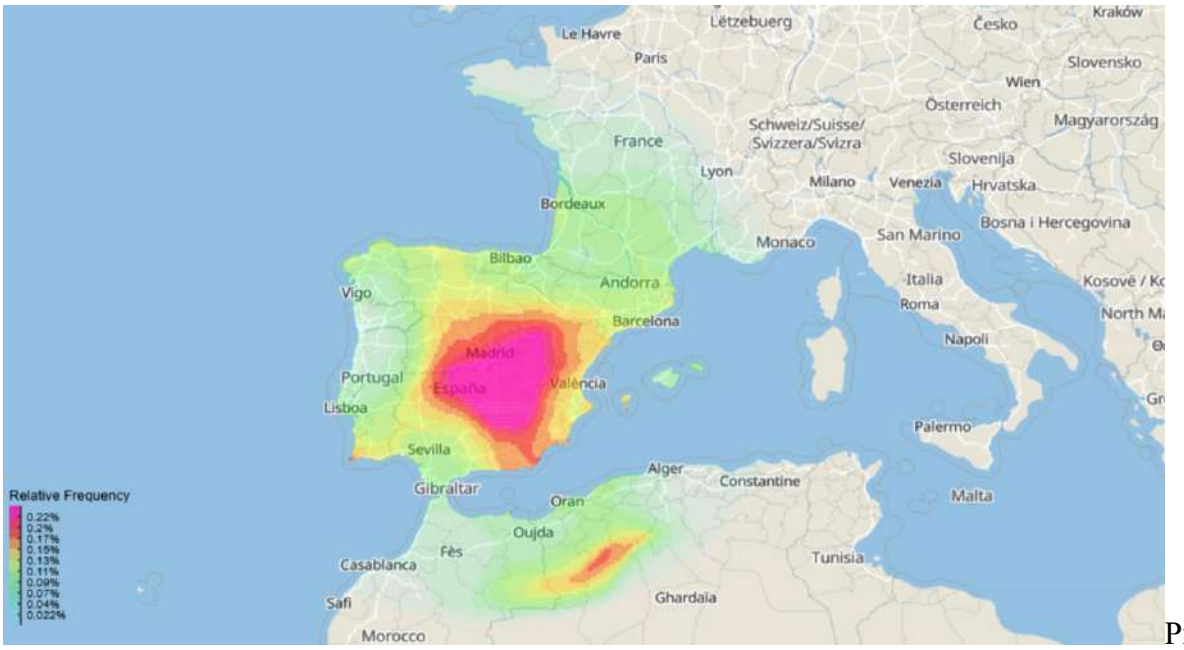


Рисунок Д9 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы R-Y310155, определённая для образца Bch23, по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

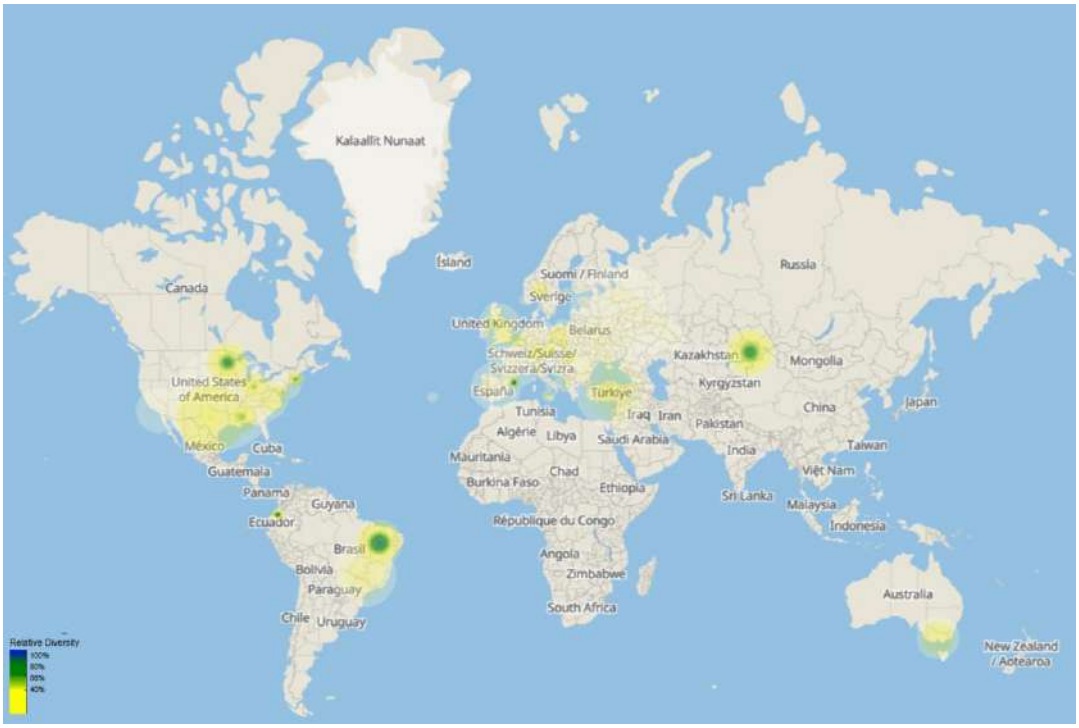


Рисунок Д10 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы I-S2077 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

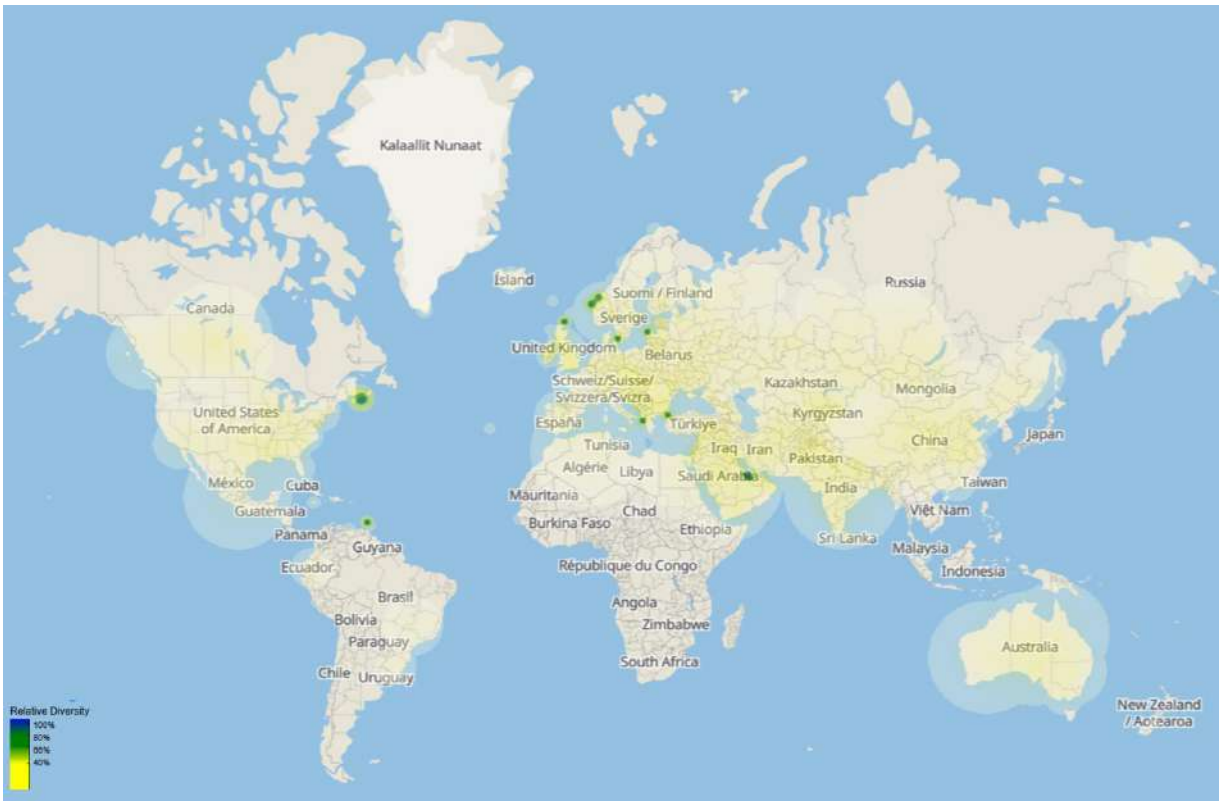


Рисунок Д11 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы R-M417 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

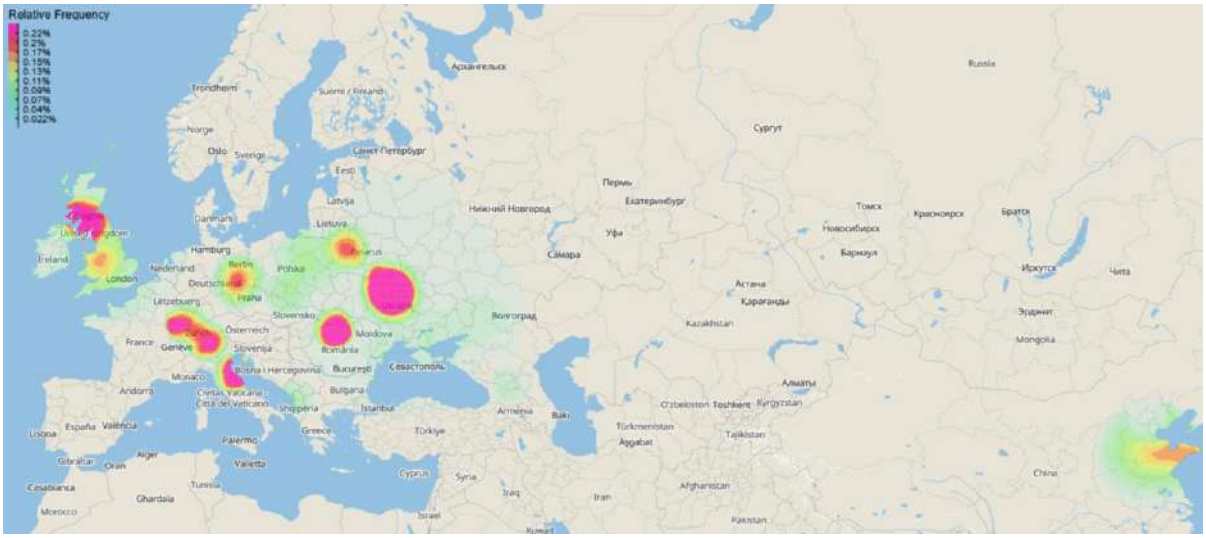


Рисунок Д12 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы I-Y4884 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00



Рисунок Д13 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы I-BY3386 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

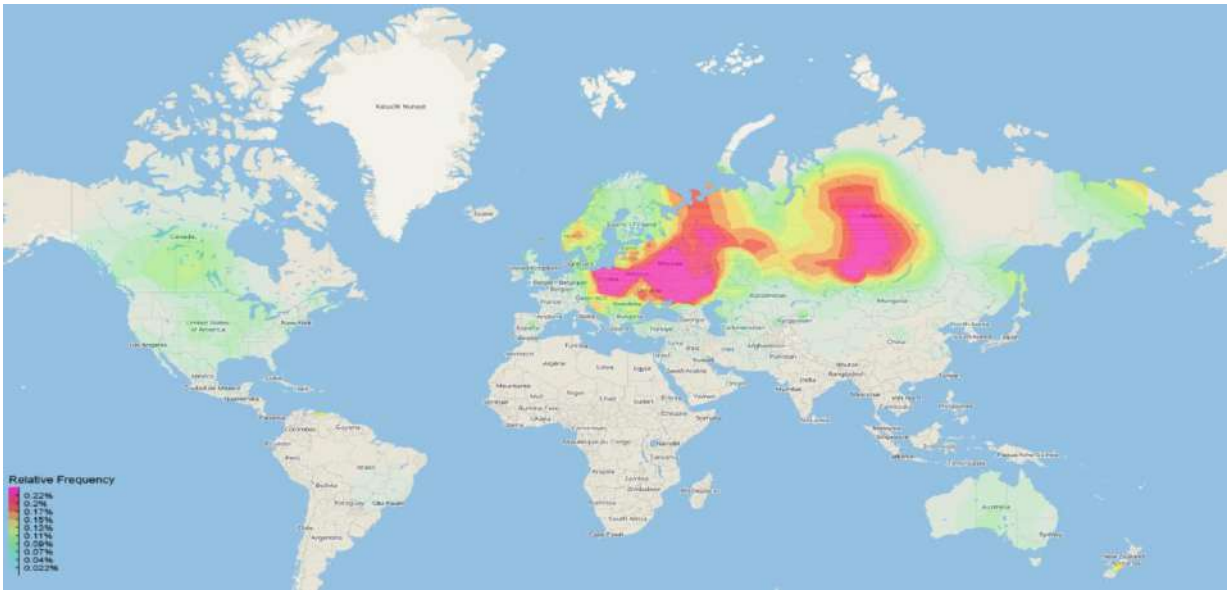


Рисунок Д14 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы R-Z283 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

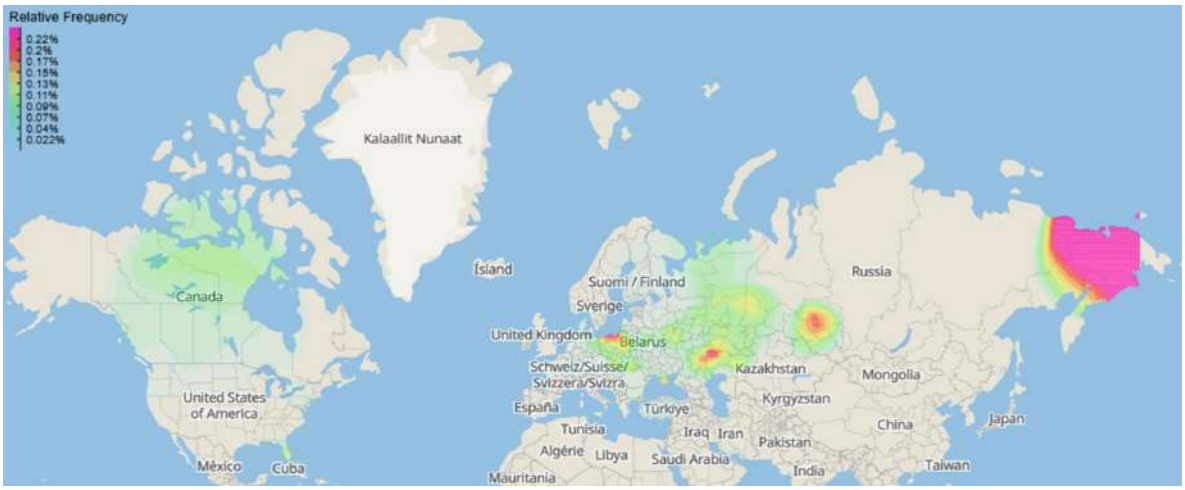


Рисунок Д15 – Географическое распределение современных и древних носителей линии Y-гаплогруппы R-YP234 по данным базы Yfull Ytree v14.06.00

ПРИЛОЖЕНИЕ Е
Визуализация результатов анализа F4-статистики



Рисунок Е1 – Результаты F4-статистики в конфигурации f4(Mbuti.DG, X; Chern_C, Chern_N). Тестовые группы представлены популяциями бронзового (А) и железного (Б) веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

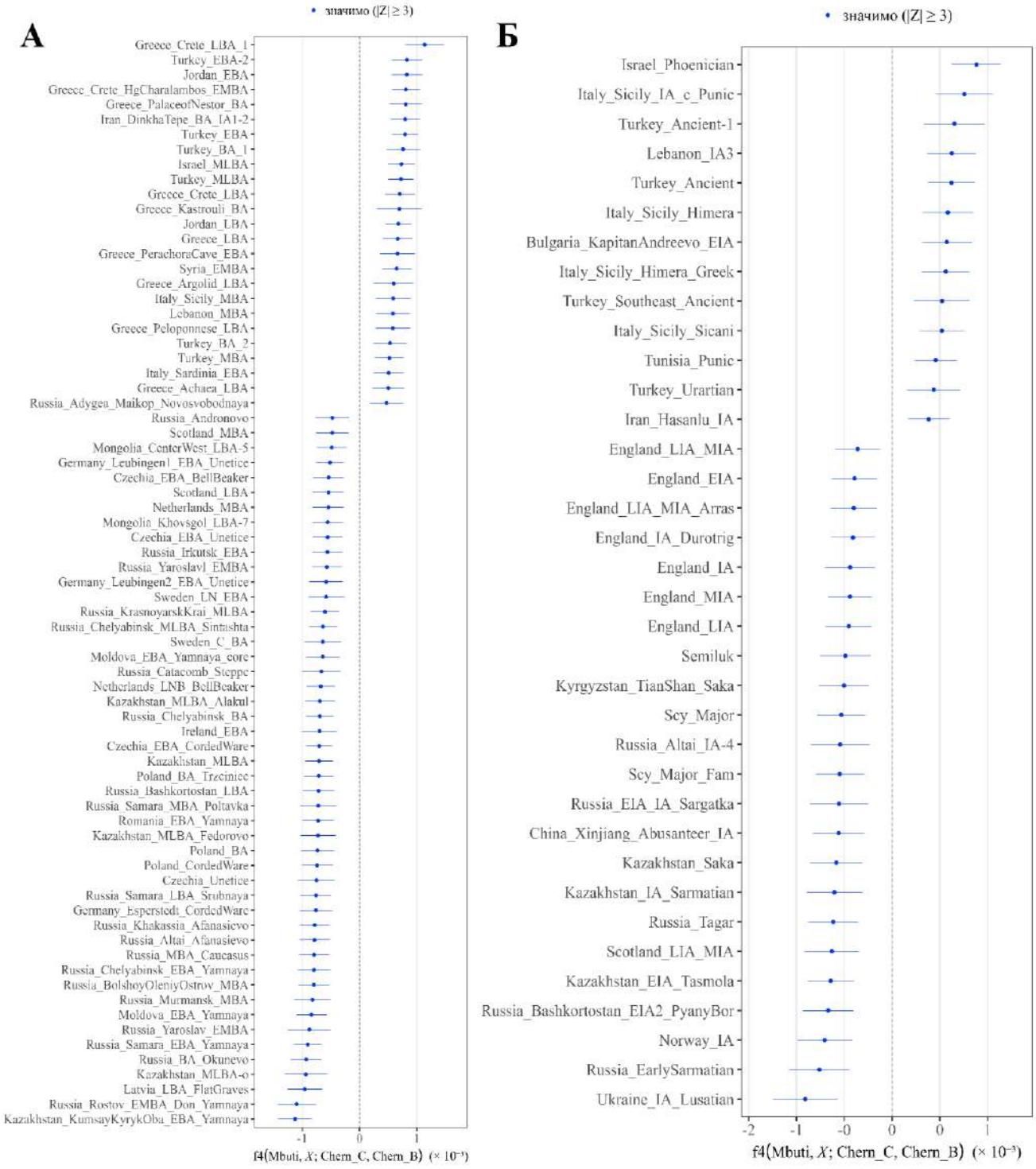


Рисунок Е2 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_C, Chern_B). Тестовые группы представлены популяциями бронзового (А) и железного (Б) веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

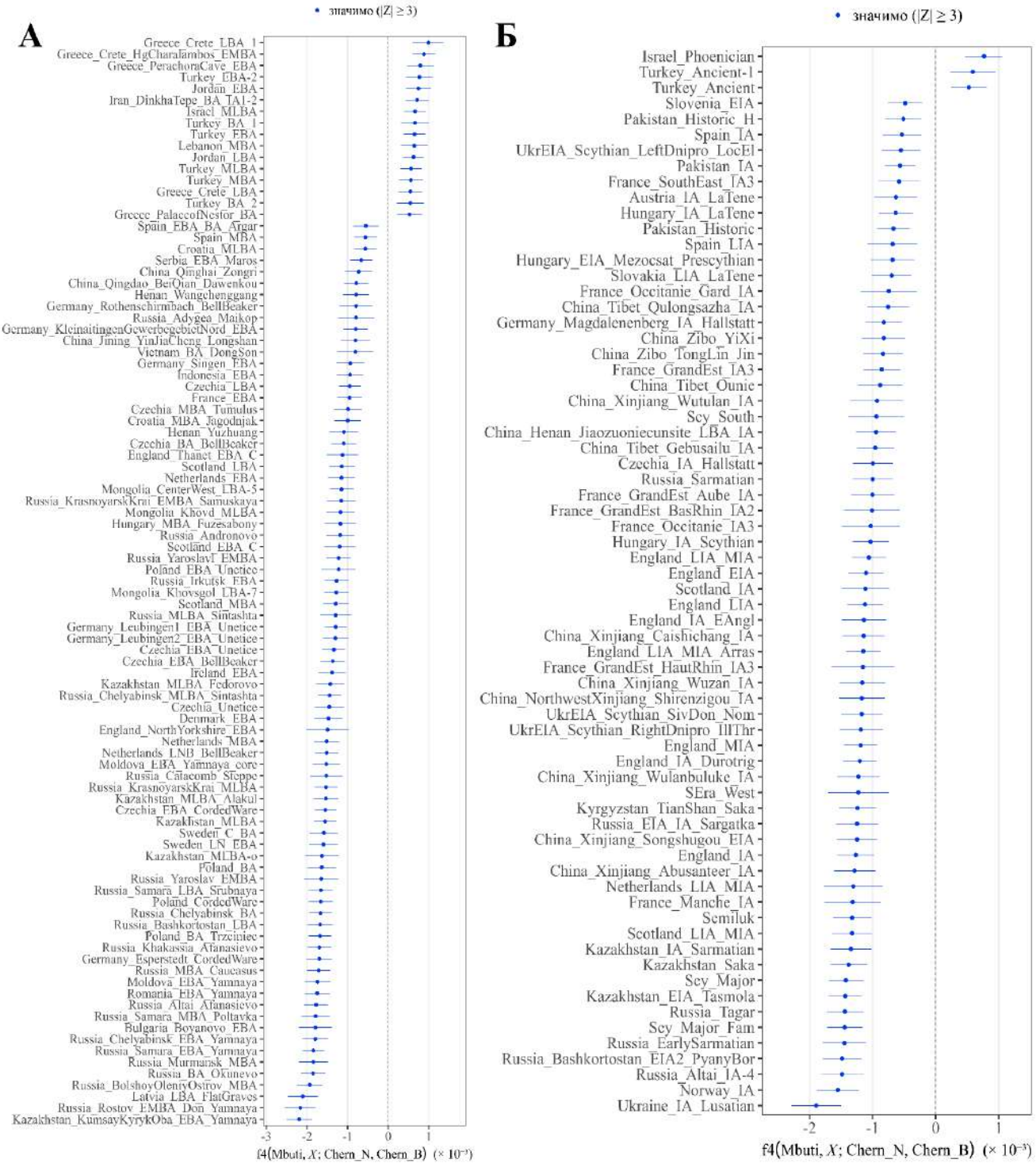


Рисунок Е3 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_N, Chern_B). Тестовые группы представлены популяциями бронзового (А) и железного (Б) веков. Визуализированы только статистически значимые результаты

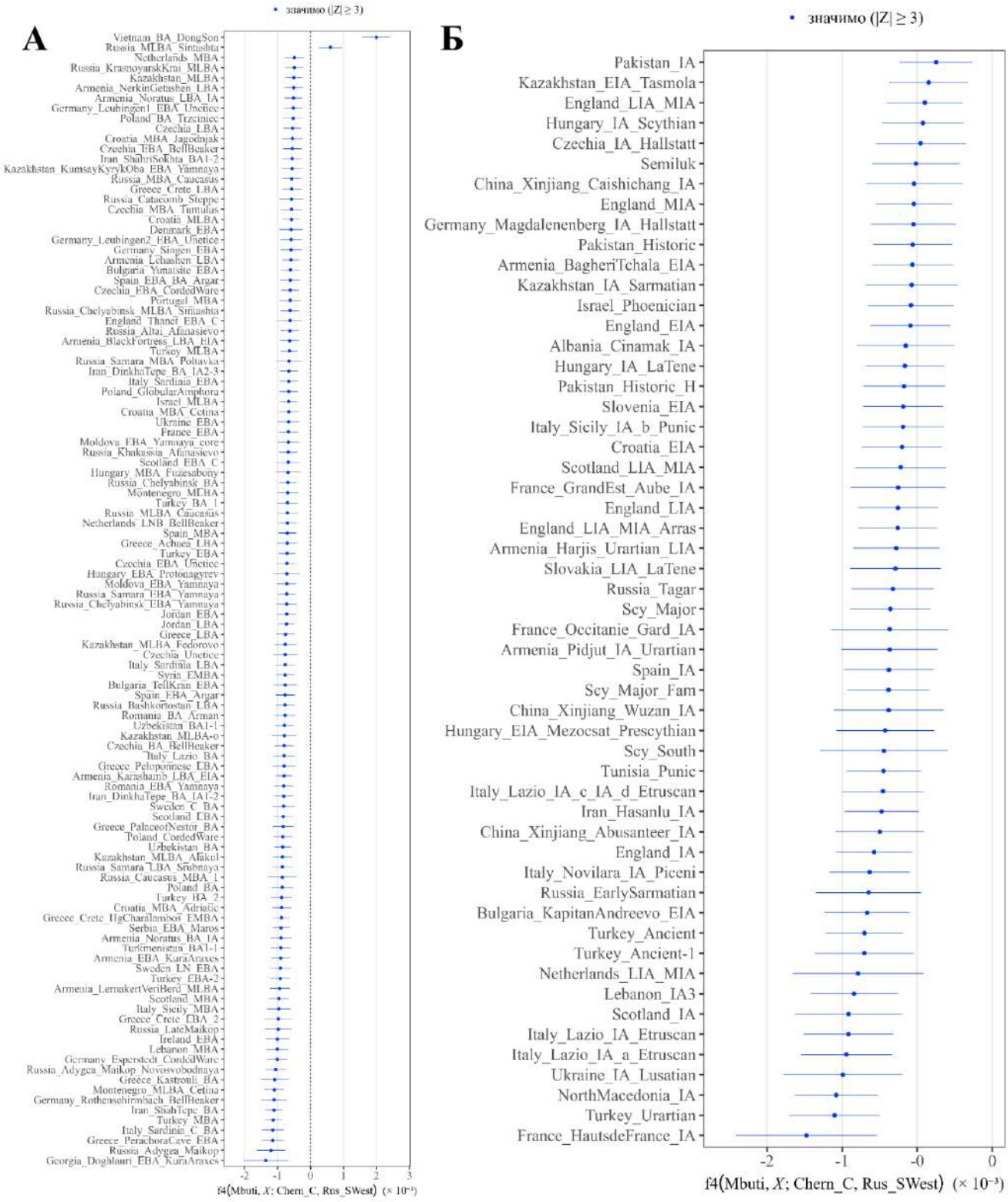


Рисунок Е4 – Результаты F4-статистики в конфигурации *f4*(Mbuti.DG, X; Chern_C, Rus_SWest). Тестовые группы представлены популяциями бронзового (А) и железного (Б) веков. Визуализированы только статистически значимые результаты