ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР ТЮМЕНСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ВЕСТНИК АРХЕОЛОГИИ, АНТРОПОЛОГИИ И ЭТНОГРАФИИ

Сетевое издание

№ 1 (64) 2024

ISSN 2071-0437 (online)

Выходит 4 раза в год

Главный редактор:

Зах В.А., д.и.н., ТюмНЦ СО РАН

Редакционный совет:

Молодин В.И., председатель совета, акад. РАН, д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН; Добровольская М.В., чл.-кор. РАН, д.и.н., Ин-т археологии РАН; Бауло А.В., д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН; Бороффка Н., PhD, Германский археологический ин-т, Берлин (Германия);

Епимахов А.В., д.и.н., Ин-т истории и археологии УрО РАН; Кокшаров С.Ф., д.и.н., Ин-т истории и археологии УрО РАН; Кузнецов В.Д., д.и.н., Ин-т археологии РАН; Лахельма А., PhD, ун-т Хельсинки (Финляндия); Матвеева Н.П., д.и.н., ТюмГУ;

Медникова М.Б., д.и.н., Ин-т археологии РАН; Томилов Н.А., д.и.н., Омский ун-т;

Хлахула И., Dr. hab., ун-т им. Адама Мицкевича в Познани (Польша); Хэнкс Б., PhD, ун-т Питтсбурга (США); Чикишева Т.А., д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН

Редакционная коллегия:

Дегтярева А.Д., зам. гл. ред., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Костомарова Ю.В., отв. секретарь, ТюмНЦ СО РАН; Пошехонова О.Е., отв. секретарь, ТюмНЦ СО РАН; Лискевич Н.А., отв. секретарь, к.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Агапов М.Г., д.и.н., ТюмГУ; Адаев В.Н., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Бейсенов А.З., к.и.н., НИЦИА Бегазы-Тасмола (Казахстан);

Валь Й., PhD, O-во охраны памятников Штутгарта (Германия); Клюева В.П., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Крийска А., PhD, ун-т Тарту (Эстония); Крубези Э., PhD, проф., ун-т Тулузы (Франция); Кузьминых С.В., к.и.н., Ин-т археологии РАН; Перерва Е.В., к.и.н., Волгоградский ун-т; Печенкина К., PhD, ун-т Нью-Йорка (США); Пинхаси Р., PhD, ун-т Дублина (Ирландия); Рябогина Н.Е., к.г.-м.н., ТюмНЦ СО РАН; Слепченко С.М., к.б.н., ТюмНЦ СО РАН; Ткачев А.А., д.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Хартанович В.И., к.и.н., МАЭ (Кунсткамера) РАН

Утвержден к печати Ученым советом ФИЦ Тюменского научного центра СО РАН

Сетевое издание «Вестник археологии, антропологии и этнографии» зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций; регистрационный номер: серия Эл № ФС77-82071 от 05 октября 2021 г.

Адрес: 625008, Червишевский тракт, д. 13, e-mail: vestnik.ipos@inbox.ru

Адрес страницы сайта: http://www.ipdn.ru

FEDERAL STATE INSTITUTION FEDERAL RESEARCH CENTRE TYUMEN SCIENTIFIC CENTRE OF SIBERIAN BRANCH OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

VESTNIK ARHEOLOGII, ANTROPOLOGII I ETNOGRAFII

ONLINE MEDIA

Nº 1 (64) 2024

ISSN 2071-0437 (online)

There are 4 numbers a year

Editor-in-Chief

Zakh V.A., Doctor of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Editorial Council:

Molodin V.I. (Chairman of the Editorial Council), member of the RAS, Doctor of History, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia) Dobrovolskava M.V., Corresponding member of the RAS, Doctor of History, Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia)

Baulo A.V., Doctor of History, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia) Boroffka N., PhD, Professor, Deutsches Archäologisches Institut (German Archaeological Institute) (Berlin, Germany) Chikisheva T.A., Doctor of History, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia) Chlachula J., Doctor hab., Professor, Adam Mickiewicz University in Poznan (Poland)

Epimakhov A.V., Doctor of History, Institute of History and Archeology Ural Branch RAS (Yekaterinburg, Russia) Koksharov S.F., Doctor of History, Institute of History and Archeology Ural Branch RAS (Yekaterinburg, Russia)

Kuznetsov V.D., Doctor of History, Institute of Archeology of the RAS (Moscow, Russia)

Hanks B., PhD, Proffessor, University of Pittsburgh (Pittsburgh, USA) Lahelma A., PhD, Professor, University of Helsinki (Helsinki, Finland)

Matveeva N.P., Doctor of History, Professor, University of Tyumen (Tyumen, Russia)

Mednikova M.B., Doctor of History, Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia) Tomilov N.A., Doctor of History, Professor, University of Omsk

Editorial Board:

Degtyareva A.D., Vice Editor-in-Chief, Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia) Kostomarova Yu.V., Assistant Editor, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Poshekhonova O.E., Assistant Editor, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Liskevich N.A., Assistant Editor, Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia) Agapov M.G., Doctor of History, University of Tyumen (Tyumen, Russia)

Adaev V.N., Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Beisenov A.Z., Candidate of History, NITSIA Begazy-Tasmola (Almaty, Kazakhstan),

Crubezy E., PhD, Professor, University of Toulouse (Toulouse, France)

Kluyeva V.P., Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia) Kriiska A., PhD, Professor, University of Tartu (Tartu, Estonia)

Kuzminykh S.V., Candidate of History, Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia)

Khartanovich V.I., Candidate of History, Museum of Anthropology and Ethnography RAS Kunstkamera (Saint Petersburg, Russia) Pechenkina K., PhD, Professor, City University of New York (New York, USA)

Pererva E.V., Candidate of History, University of Volgograd (Volgograd, Russia) Pinhasi R., PhD, Professor, University College Dublin (Dublin, Ireland)

Ryabogina N.Ye., Candidate of Geology, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia) Slepchenko S.M., Candidate of Biology, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Tkachev A.A., Doctor of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia) Wahl J., PhD, Regierungspräsidium Stuttgart Landesamt für Denkmalpflege

(State Office for Cultural Heritage Management) (Stuttgart, Germany)

Address: Chervishevskiy trakt, 13, Tyumen, 625008, Russian Federation; mail: vestnik.ipos@inbox.ru URL: http://www.ipdn.ru

АНТРОПОЛОГИЯ

https://doi.org/10.20874/2071-0437-2024-64-1-10

УДК 575.1

Андреева Т.В. ^{a, b, c, *}, Жилин М.Г. ^d, Малярчук А.Б. ^{b, c}, Энговатова А.В. ^d, Сошкина А.Д. ^{b, c}, Добровольская М.В. ^d, Бужилова А.П. ^d, Рогаев Е.И. ^{a, c, e}

^а Научный Центр генетики и наук о жизни, Университет «Сириус» Олимпийский просп., 1, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, 354340
^b Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, ул. Губкина, 3, Москва, 119991
^c Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234
^d Институт археологии РАН, ул. Дмитрия Ульянова, 19, Москва, 117292
^e Медицинская школа Чан Массачусетского университета, департамент психиатрии, Шрусбери, 01545, США
E-mail: andreeva@rogaevlab.ru (Андреева Т.В.); mizhilin@yandex.ru (Жилин М.Г.);
а_malyarchuk98@mail.ru (Малярчук А.Б.); engov@mail.ru (Энговатова А.В.);
anna.soshkina91@gmail.com (Сошкина А.Д.); mk_pa@mail.ru (Добровольская М.В.);
albu pa@mail.ru (Бужилова А.П.); evivrecc@gmail.com (Рогаев Е.И.)

АРХЕОГЕНОМИКА ЧЕЛОВЕКА ИЗ СЛОЯ ВЕРХНЕВОЛЖСКОЙ КУЛЬТУРЫ — НАИБОЛЬШЕЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО С ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКИМИ ОХОТНИКАМИ-СОБИРАТЕЛЯМИ И ДРЕВНИМИ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ МЕЗОЛИТА/НЕОЛИТА ЕВРОПЫ

Изучение процессов неолитизации в лесной зоне Европы требует привлечения палеогенетики. Результаты полногеномного анализа ДНК останков мужчины из ранненеолитических слоев многослойной стоянки Ивановское VII дополняют редкие к настоящему времени и первые для региона данные о генофонде мезонеолитического населения Европы. Доказана генетическая близость индивида с представителями раннемезолитического населения севера Русской равнины и Поволжья, относимыми к группе «восточные охотникисобиратели».

Ключевые слова: археогеномика, Восточная Европа, верхневолжская культура, геном восточных охотников-собирателей, поздний мезолит, ранний неолит.

Введение

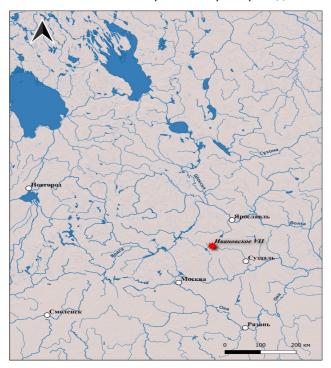
Исследование населения эпох мезолита — неолита Северной Европы на основании полногеномного анализа — задача большой сложности, так как имеющиеся материалы до сих пор немногочисленны [Mattila et al., 2023]. Поэтому каждый новый изученный индивид может добавить ценные детали к картине прошлого. Мы представляем полный геном индивида из многослойного мезо-неолитического памятника Ивановское VII, расположенного в Верхнем Поволжье на территории Ярославской области (рис. 1). Памятник относится к археологическому комплексу Ивановского болота (торфяника), являющегося остатками крупной озерной системы периода раннего и среднего голоцена, по берегам которой располагались сезонные стояки охотниковрыболовов мезолита и неолита [Жилин, 1994; Энговатова и др., 1998; Жилин и др., 2002].

По данным автора раскопок [Жилин, 1998], костные останки относятся к слою ранненеолитической верхневолжской культуры, получившей распространение в Волго-Окском междуречье [Крайнов, Хотинский, 1977; Неолит Северной Евразии, 1996]. На основе радиоуглеродных дат время существования верхневолжской культуры определяется концом VII — VI тыс. до н.э. (усредненно около 6200/6000–5000 гг. CalBC) [Энговатова, 1998; Энговатова и др., 1998; Зарецкая, Костылева, 2008].

Верхневолжская культура сформировалась на территории Волго-Окского междуречья на основе финального мезолита Верхнего Поволжья [Жилин, 1994; Энговатова, 1998; Энговатова и др., 1998; Кольцов, Жилин, 1999; Зарецкая, Костылева, 2008]. Носители традиций верхневолжской культуры первыми на территории Волго-Окского междуречья стали изготовлять керамическую посуду, и, хотя основой их экономики оставались охота и рыболовство, эту культуру относят к эпохе неолита. Основные проблемы, которые могут обсуждаться в связи с анализом данного

^{*} Corresponding author.

индивида, касаются общей характеристики генофонда позднемезолитического — неолитического населения Севера Европы и его смены или сохранения при переходе от мезолита к неолиту.



Puc. 1. Расположения памятника Ивановское VII. **Fig. 1.** Ivanovskoe VII site location.

Обстоятельства находки и проблема датировки

Стоянка Ивановское VII имеет как мезолитические, так и несколько неолитических культурных горизонтов, а также слои энеолитической волосовской культуры [Жилин и др., 2002]. Фрагментированный череп без нижней челюсти был обнаружен в культурном слое II, кв. 45 (рис. 2). Фрагменты костей были найдены в 2 м к северо-западу от кострища, устроенного на глиняной подушке на поверхности торфа на границе I и II культурных слоев. По углю из этого кострища получена радиоуглеродная дата 5920 ± 60 ВР (ГИН-7476). Получена АМS-дата по кости черепа. Калиброванный возраст образца коллагена с вероятностью 1σ (68 %) определен в интервале 6588–6498 кал. л.н. (UGAMS-67431 OxCal v. 4.4), что соответствует позднему мезолиту. Стратиграфия и планиграфия данного участка указывают на то, что II культурный слой к моменту функционирования этого кострища уже отложился и описываемый череп уже был погребен. Признаков погребения не отмечено, вероятно, фрагменты изолированного черепа попали в этот слой уже как скелетированный материал.

Слой, залегающий под слоем II, представлен многочисленными каменными, костяными и роговыми изделиями, отходами их производства и остеологическими остатками. Изделия характерны для памятников позднего и финального этапов бутовской культуры [Кольцов, Жилин, 1999].

Видимо, на стоянке находилось нескольких разновременных поселений верхневолжской культуры: в раскопах найдены обломки ранней посуды с накольчатым орнаментом и примесью органики и шамота, посуда развитого и позднего этапов верхневолжской культуры, орнаментированная длиннозубчатым штампом, с примесью дресвы в тесте. Разные типы керамики не вычленяются ни стратиграфически, ни планиграфически [Жилин и др., 2002, рис. 105]. К верхневолжским слоям относятся и многочисленные кремневые и костяные орудия труда и оружие, а также кухонные кости. Среди них и был найден обсуждаемый череп. Непосредственно выше, на слое верхневолжской культуры, выделяется слой льяловской культуры с ямочно-гребенчатой керамикой различных периодов. Между этими слоями нет четкой границы или стерильной прослойки.

Датировка слоя II основывается на радиоуглеродном анализе угля. Некалиброванная дата угля из кострища на границе верхневолжского и льяловского слоев — 5920 ± 60 л.н. (ГИН-7476), калиброванная (CALIB REV8.2) составляет 4840 до н.э. (4899–4865 до н.э.). По современным данным, эти даты могут относиться к верхневолжской культуре и к раннему этапу льяловской

культуры. Даты торфа, вмещающего II культурный слой, лежат в интервале 6000–7000 радиоуглеродных лет назад [Жилин и др., 2002]. Подстилающий слой IIa финальной бутовской культуры датируется в интервале 7000–7530 радиоуглеродных лет назад [Там же].

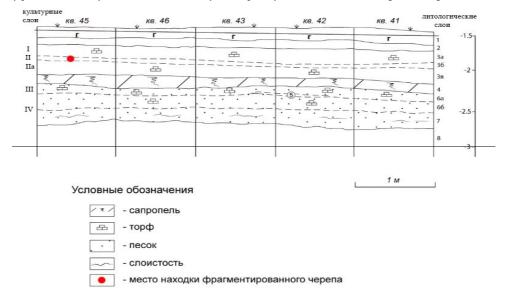


Рис. 2. Стратиграфия стоянки Ивановское VII и расположение находки. Разрез южной стенки раскопа (по: Жилин М.Г. Отчет об археологических исследованиях 1992 г. Ф1 Р. 1 N 17282, рис. 80): 1–8 — литологические слои: 1 — дерн, 2 — отвал канавы, 3а — торф буро-коричневый, 3б — торф черный, 3в — торф коричневый, 4 — сапропель светлый, 6а — торф рыже-бурый, 6б — торф рыже-бурый с примесью песка, 7 — песок серый, 8 — песок сизый. I–IV — культурные слои: I — средний неолит, льяловская культура; II — ранний неолит, верхневолжская культура; III — поздний мезолит, бутовская культура; III — средний мезолит, бутовская культура; IV — ранний мезолит, бутовская культура.

Fig. 2. Stratigraphy of the Ivanovskoe VII site and location of the find. Section of the southern border of the excavation (by Zhilin M.G. Report on archaeological research in 1992. F1 R.1 N 17282, fig. 80): 1–8 — lithological layers: 1 — turf, 2 — ditch dump, 3a — brown-brown peat, 36 — black peat, 3в — brown peat, 4 — light sapropel, 6a — red-brown peat, 66 — red-brown peat with sand admixture, 7 — gray sand, 8 — blue sand. I–IV — cultural layers: I — Middle Neolithic, Lyalovo Culture; II — Early Neolithic, Upper Volga Culture; II — Late Mesolithic,

Образец и методы

Фрагменты изолированного черепа без нижней челюсти относятся к взрослому мужчине (рис. 3a). Все экспериментальные работы с древней ДНК выполняли в специально оборудованных для этих целей помещениях, в которых не проводились работы с современным биологическим материалом. Для выделения ДНК использовали фрагмент височной кости из области улитки (рис. 3б).

Butovskaya Culture; III — Middle Mesolithic, Butovskaya Culture; IV — Early Mesolithic, Butovskaya Culture.

Выделение ДНК из костного порошка проводили в соответствии с описанным ранее методом [Andreeva et al., 2022]. Полученную геномную ДНК использовали для приготовления фрагментных геномных библиотек с помощью метода, основанного на использовании одноцепочечной ДНК [Gansauge et al., 2017]. Для уменьшения частоты постмортальных мутаций в исследованном образце была приготовлена дополнительная фрагментная библиотека с использованием ДНК, обработанной смесью ферментов PreCR MIX (NEB). Секвенирования библиотек осуществляли на платформе Illumina в режиме одноконцевых прочтений.

После удаления адаптерных последовательностей [Schubert et al., 2016] полученные в результате секвенирования прочтения были картированы на референсный геном человека (сборка hg19/GRCh3) и референсную последовательность митохондриальной ДНК человека (rCRS, NC_012920.1) с использованием BWA [Li, Durbin, 2009]. Для дальнейшего анализа использовали прочтения длиной не менее 30 нуклеотидов.

Аутентичность ДНК оценивали с помощью программы MapDamage2 [Jónsson et al., 2013]. Уровень контаминации определяли с использованием программы Shmutzi [Renaud et al., 2015] по мтДНК и пакета ANGSD — по X-хромосоме [Korneliussen et al., 2014].

Митохондриальную гаплогруппу определяли с использованием Haplogrep 2 [Weissensteiner et al., 2016], филогенетический анализ последовательностей мтДНК проводили с помощью про-

граммных пакетов mtPhyl (http://eltsov.org) и MEGAX [Kumar et al., 2018]. Принадлежность к У-хромосомной гаплогруппе определяли в соответствии с филогенетическим деревом ISOGG (version 15.73), каждый выявленный аллель дополнительно проверяли визуально с использованием IGV [Robinson, Zemo jtel, 2018].



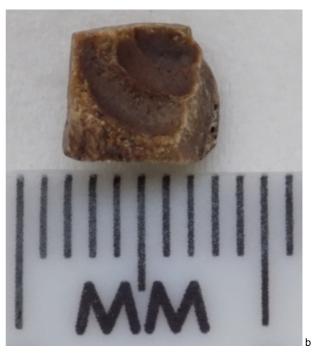


Рис. 3. Фрагменты черепа взрослого мужчины из слоя 2 стоянки Ивановское VII (а) и фрагмент височной кости индивида DM5 (область улитки), использованный для проведения генетического анализа (б). Fig. 3. Fragments of the adult male skull from layer 2 of the Ivanovskoye VII site (a), and temporal bone fragment from individual DM5 (cochlea part) used for genetic analysis (б).

Для популяционного анализа отбирали псевдогаплоидные генотипы, соответствующие маркерам панели Human Origins SNP Array с помощью PileupCaller с параметром «--randomHaploid» (https://github.com/stschiff/sequenceTools). Анализ проводили с помощью метода главных компонент (PCA) с использованием ранее исследованных древних и современных образцов, представленных в базе данных Allen Ancient DNA Resource v. 54.1 (AADR) (doi.org/10.1101/2023.04.06.535797). Для анализа взяли 1348 образцов представителей 80 современных популяций с территории Европы и западной Азии, а также 395 образцов, относящихся к древним группам населения периодов палеолита, мезолита и неолита. Проекцию древних образцов на первые две главные компоненты современных образцов проводили с использованием smartpca из пакета EIGENSOFT [Patterson et al., 2006].

Результаты

Древняя ДНК была выделена из фрагмента височной кости (улитки) и использована для приготовления геномной библиотеки. В результате ее секвенирования было получено > 108 млн коротких прочтений, из которых 47 % были картированы на референсный геном человека hg37, что позволило получить x0,436 геномное покрытие, а также псевдогаплоидные генотипы для 435670 полиморфных вариантов из панели генетических маркеров Human Origins SNP Array (https://reich.hms.harvard.edu/allen-ancient-dna-resource-aadr-downloadable-genotypes-present-day-and-ancient-dna-data). На концах прочтений, картированных на референсный геном, была выявлена повышенная частота нуклеотидных замен, характерных для древней ДНК, что подтверждает аутентичность исследованного образца (рис. 4), уровень контаминации не превышает 1,5 % как для мтДНК, так и для X-хромосомы (табл. 1). Отношение среднего покрытия половых хромосом к среднему покрытию аутосом (х0,62 и х0,47 для X- и Y-хромосом соответственно) свидетельствует о принадлежности исследуемого костного фрагмента DM5 мужчине.

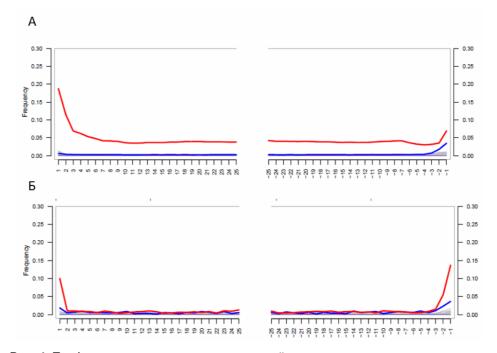


Рис. 4. Профиль нуклеотидных замен прочтений, картированных на геном человека:

А — данные библиотек из нативной ДНК; Б — данные библиотек из репарированной ДНК. По оси X указана нуклеотидная позиция в прочтении. Красная линия соответствует частоте нуклеотидных замен C > T.

Fig. 4. Profile of nucleotide substitutions of reads mapped to the human reference genome:

A — data from native DNA libraries; Б — repaired DNA library data. The X-axis indicates the nucleotide position in the read.

The red line corresponds to the frequency of nucleotide substitutions C > T.

Результаты секвенирования ДНК образца DM5

Table 1

Analysis of DM5 DNA sequencing data

ID библиотеки	Тип ДНК	Количество прочтений	% прочтений, картированных на геном	Среднее покрытие мтДНК	Среднее геномное покрытие	Генетический пол	Контаминация по мтДНК (Schmutzi)	Контаминация по X-хромосоме (ANGSD)
L00002262	Нативная	2872063	47,51	x15,08	x0,436	Муж.	1 %	1,5 %
L01002262	Репарированная	105960363	39.88			-		

Таблица 2

Таблица 1

Древние образцы, принадлежащие к гаплогруппе мтДНК U5a2+16294

Ancient samples belonging to mtDNA haplogroup U5a2+16294

Table 2

Образец	Памятник	Возраст (средний возраст в годах относительно 1950 г.)	Обозначение популяции в базе AADAR	
15241	Сербия, Падина	9500	Serbia IronGates Mesolithic	
I11304	Испания, Кова-де-ла-Гвинея	4900	Spain_MLN	
15772	Сербия, Власач	9750	Serbia_IronGates_Mesolithic	
14873	Сербия, Власач	9750	Serbia IronGates Mesolithic	
KU534958	Франция, LesCloseaux	9933	LesCloseaux3	
16745	Англия, Эвелайнс-Хол	10546	England_Mesolithic	
15663	Германия, Ирльбах	4200	Germany_BellBeaker	
14901	Узбекистан, Джаркутан	3900	Uzbekistan_Dzharkutan_BA	
13390	Россия, Красноярский край	3600	Russia_MLBA_Krasnoyarsk	
11738	Украина, Вовниги	7348	Ukraine_Neolithic	
14896	Чехия, Прага	4163	Czeh_CopperAge	
15872	Украина, Вильнянка	7374	Ukraine_N	
13717	Украина, Дериевка	7242	Ukraine_N	
15876	Украина, Дериевка	8832	Ukraine_Mesolithic	
15882	Украина, Дериевка	5005	Ukraine_Eneolithic	
15889	Украина, Дериевка	6950	Ukraine_N	
120776	Украина, Дериевка	6950	Ukraine_N	
l4112	Украина, Дериевка	6950	Ukraine_N	
15893	Украина, Дериевка	7249	Ukraine N	

Покрытие митохондриального генома (х15.08) позволило реконструировать полную последовательность мтДНК индивида DM5 и определить его митохондриальную гаплогруппу — U5a2+16294. Для проведения филогенетического анализа последовательности мтДНК в открытых базах данных (GenBank, AmtDB и AADAR) были найдены все последовательности, относящиеся к митохондриальной гаплогруппе U5a2+16294 (табл. 2). Результаты филогенетического анализа свидетельствуют о близости митохондриальной последовательности DM5 с ранее опубликованными митогеномами представителей европейских мезолитических и неолитических популяций. Митотип DM5 содержит дополнительную замену G54A, благодаря которой попадает в один кластер с двумя образцами из Западной Европы (Англия и Франция) возрастом около 10 тыс. лет (рис. 5). Данный вариант не выявлен в древних образцах, принадлежащих гаплогруппе U5a2 из восточной части Европы. Отметим, что эта гаплогруппа отсутствует у мезолитических индивидов из памятника Звейниеки.

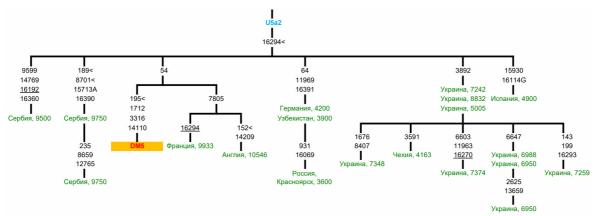


Рис. 5. Филогенетическое дерево гаплогруппы U5a2+16294, построенное с использованием программного пакета mtPhyl. Мутации на ветвях указаны относительно референсной последовательности мтДНК (rCRS). Для транзиций указан только номер нуклеотидной позиции, для трансверсий приводится нуклеотидная замена, символом < обозначены позиции повторяющихся мутаций. Неопределенные позиции в последовательностях мтДНК не учитывали при построении дерева. Для каждого образца указано его географическое происхождение и возраст (см. табл. 2).

Fig. 5. Phylogenetic tree of haplogroup U5a2+16294 constructed using the mtPhyl software package. Mutations on the branches are indicated relative to the mtDNA reference sequence (rCRS). For transitions only the nucleotide position number is indicated, for transversions the nucleotide substitutions are given, the symbol < indicates the positions of recurrent mutations. Unspecified positions in mtDNA sequences were not taken into account when constructing the tree. For each sample, its geographic origin and age are given (see tab. 2).

Y-хромосома исследованного индивида в соответствии с филогенетическим деревом (https://isogg.org/tree/) принадлежит к гаплогруппе R1b1a1. Генетические варианты на Y-хромосоме, соответствующие последующим ветвям этой гаплогруппы (R1b1a1a и R1b1a1b), в исследованном образце не были выявлены.

По результатам, полученным с использованием метода главных компонент (PCA), исследованный образец DM5 располагается в кластере с ранее исследованными мезолитическими образцами, относящимися к группе европейских охотников-собирателей (рис. 6).

Обсуждение

Благодаря хорошей сохранности ДНК в исследованном образце была реконструирована полная последовательность мтДНК и получены полногеномные данные, позволившие определить пол и провести сравнительный полногеномный анализ DM5. На основе сравнительного анализа покрытия половых хромосом и аутосом показано, что исследованный индивид является мужчиной, что соответствует антропологическому определению. Генетический профиль DM5 полностью совпадает с профилем генетического разнообразия восточных охотников-собирателей (EHG) (рис. 6). Доступные в настоящее время образцы и геномные данные по ним не позволяют выделить дополнительные группы внутри гомогенного с генетической точки зрения кластера восточных охотников-собирателей, в который попал образец DM5. Сравнительный анализ этих образцов с указанием их географической, культурной и временной характеристик представлен в разделе «Обсуждение», однако он также не позволяет выделить какие-то группы внутри кластера.

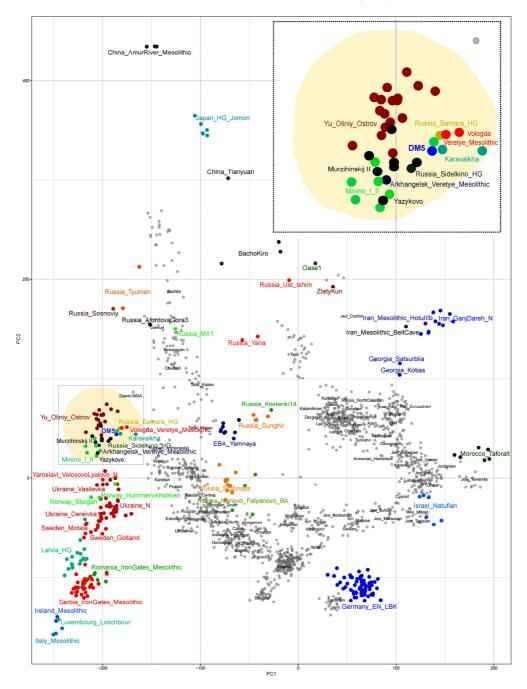


Рис. 6. Результат проецирования генетического разнообразия древних образцов на образцы современного населения Европы, полученный с использования метода главных компонент (PCA). Образец DM5 проецируется в кластер европейских охотников-собирателей (выделен рамкой и подсвечен желтым). В верхнем правом углу отдельно представлен кластер восточных охотников-собирателей. Обозначения популяционных групп и образцов приведены в соответствии с базой AADAR.

Fig. 6. The result of projecting the genetic diversity of ancient samples onto samples of modern European populations, obtained using principal component analysis (PCA). The DM5 sample is projected into the European hunter-gatherer cluster (highlighted in yellow). Population group and sample designations are given

Анализ однородительских маркеров также свидетельствуют о том, что образец относится к древней мезолитической/неолитической популяции Европы. Митохондриальная ДНК DM5 принадлежит к гаплогруппе U5a2 с дополнительной мутацией в позиции 16294. Большинство носи-

according to the AADAR database.

телей этой гаплогруппы U5a2+16294, митохондриальные последовательности которых представлены в открытых базах данных, принадлежат к древним популяциям Европы, преимущественно относящимся к периодам мезолита и неолита (за исключением нескольких индивидов периода бронзового века, формирующих отдельную кладу) (рис. 5). Образец DM5 имеет дополнительную замену в позиции 54 мтДНК, общую с наиболее древними образцами этой митохондриальной гаплогруппы с территории Западной Европы (Англия и Франция), но не в восточных регионах (образцы с территории Украины, Сербии и Чехии), однако полные последовательности мтДНК этих индивидов отличаются от мтДНК DM5 как минимум в шести позициях, что предполагает существование вероятного предка, относящегося к еще более раннему периоду (позднему палеолиту), возможно на территории Западной Европы.

У-хромосома DM5 принадлежит к гаплогруппе R1b1a1, которая относится к самой распространенной в современной Европе кладе R1b. Наиболее древним известным носителем гаплогруппы R1b1a1 является палеолитический индивид из пещеры Виллабруна (Италия), живший около 14 тыс. лет назад [Fu et al., 2016]. У-хромосомная клада R1b1a1 и ее дочерние ветви были широко распространены у европейских охотников-собирателей и у ранних земледельцев Европы, включая мужчин из популяций периодов мезолита и неолита с территорий современных Румынии [González-Fortes et al., 2017], Испании [Mathieson et al., 2015], Норвегии [Margaryan et al., 2020], Англии [Patterson et al., 2022], Украины [Mathieson et al., 2018], а также у типичного представителя восточных охотниковсобирателей из стоянки Маяк, с. Сиделькино Самарской области [Posth et al., 2023, Mathieson et al., 2018). На стоянке Маяк (Сиделькино) обнаружено несколько скелетов людей мезолита [Васильев и др., 2021]; образец из мужского скелета (погр. 2), вошедший в генетический анализ, был датирован и подтвердил раннемезолитический возраст памятника (11170–11310 BPCal. RICH-25916.1.1).

По результатам полногеномного анализа нами было выявлено значительное сходство индивида DM5 (рис. 6) с группой ранее описанных восточных охотников-собирателей Европы [Posth et al., 2023]. Образец DM5 кластеризуется вместе с несколькими древними территориально и хронологически разделенными группами. Во-первых, с представителями мезолитических охотников-собирателей севера Восточной Европы (Южный Олений Остров, Карелия; Минино I и II, Караваиха, Вологодская обл.; Песчаница и Попово, Архангельская обл.). По данным краниологии показана близость этих групп между собой по выборке мужских черепов из Минино I и II, Южного Оленьего Острова, Попово и Песчаницы [Бужилова, 2016]. По данным археологии между памятниками Минино и Южный Олений Остров обнаруживается сходство в предметах, подтверждающих контакты этого населения [Суворов, Васильева, 2003]. Памятники культуры Веретье — Песчаница и Попово относятся к наиболее раннему времени пребореального и бореального периодов [Ошибкина, 2003]. Могильник Южный Олений Остров, датируемый VI тыс. до н.э., соотносится с онежской археологической культурой [Ошибкина, 2012]. Синхронное население юга Восточной Европы имеет очевидные генетические различия от северного, что подтверждается результатами нашего анализа (рис. 6).

Во-вторых, DM5 сходен с раннемезолитическими материалами из Среднего Поволжья — самым древним представителем мезолитических охотников-собирателей из Сиделькино и энеолитическим образцом из Лебяжинки Самарской области [Шишлина и др., 2017]. Следует обратить внимание на сходство геномов Сиделькино и Песчаницы — самых ранних представителей мезолита в этом кластере из разных географических групп. Вероятно, такое сходство географически разделенных образцов подчеркивает единый биологический субстрат и особенности населения северной и центральной части Русской равнины, отличного от других синхронных европейских групп.

В-третьих, в кластере образцов, близких к DM5, присутствуют представители более поздних групп — средненеолитический индивид из Караваихи 1 (культура ямочно-гребенчатой керамики, Вологодская обл.) и индивид из энеолитических слоев Мурзихинского II могильника, который расположен недалеко от п. Алексеевское Республики Татарстан в приустьевой части р. Кама. Костные останки последнего относят к культуре населения с переходной экономикой, которая сочетает элементы образа жизни охотников-собирателей с началами использования домашних животных [Голубева, Чижевский, 2020]. И, наконец, в этот же кластер вошел единственный пример ранее полученного генома представителя верхневолжской культуры — женщины из могильника Языково I Кашинского района Тверской области. Стоянки Языково 1 и 2 были одними из базовых для изучения древнейшего периода неолита Верхнего Поволжья. Сегодня эти памятники, как и обнаруженная позднее стоянка Языково 3, относят к центральному варианту верхневолжской археологической культуры [Крайнов, 1996]. Близость двух образцов из

разных географических точек ставит вопрос о широкой преемственности ранненеолитического населения Верхнего Поволжья с предшествующим мезолитическим.

Заключение

Вопросы преемственности мезолитического населения и группы верхневолжской культуры являются дискуссионными по ряду объективных причин. Для антропологов — это очевидная нехватка морфологического материала для убедительной статистической оценки вероятной преемственности населения. Археологи же предлагают несколько исключающих друг друга моделей развития культуры и контактов населения [Жилин, 1994; Кольцов, Жилин, 1999; Лозовский, 2003; Ошибкина, 2003; Синицина, 2003; Мазуркевич и др., 2003]. Описывая материалы сахтышских стоянок, Т.И. Алексеева [Неолит лесной полосы..., 1997] не исключает преемственности населения верхневолжской культуры с более ранними мезолитическими группами, тогда как уже в эпоху развитого неолита в льяловских/волосовских группах антропологи выделяют элементы пришлого населения с явной «протомонголоидной» основой. В нашем исследовании отчетливо видно, что представители более поздней, льяловской/волосовской культур попадают в кластер, где располагаются диахронные (мезолитические и неолитические) группы юга Европы. Этот результат требует дополнительного анализа с привлечением новых данных по неолиту восточной Европы.

Полученные результаты не исключают, что носители ранненеолитической верхневолжской культуры имеют местные мезолитические корни, так как складывается картина широкого распространения родственных в генетическом отношении групп на обширной территории Восточной Европы (северная и центральная части). Исследованный нами индивид DM5 соответствует по генетическим особенностям этому мезолитическому населению, является представителем группы мезолитического населения Верхнего Поволжья, что указывает на длительное сохранение древнейшего генофонда Европы в центральной части Русской равнины.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке проекта Минобрнауки России, системный номер No. 075-10-2020-116 (номер гранта 13.1902.21.0023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бужилова А.П. Реконструкция образа жизни древнего человека методами естественных наук // Вестник РАН. 2016. Т. 86. № 8. С. 685–693.

Васильев С.В., Боруцкая С.Б., Сташенков Д.А., Кочкина А.Ф., Кузьмин Я.В., Боуден М. Археолого-антропологический анализ новых материалов из могильника Маяк // Поволжская археология. 2021. № 3 (37). С. 22–31.

Голубева Е.Н., Чижевский А.А. Каменный инвентарь энеолитических погребений Мурзихинского II могильника // Археология евразийских степей. 2020. № 3. С. 275–284. https://doi.org/10.24411/2587-6112-2020-1-0021

Жилин М.Г. Некоторые вопросы перехода от мезолита к неолиту на Верхней Волге // Проблемы изучения эпохи первобытности и раннего средневековья лесной зоны Восточной Европы. Иваново, 1994. Вып. 1. С. 19–31.

Жилин М.Г. Адаптация мезолитических культур Верхнего Поволжья к каменному сырью // Тверской археологический сборник. 1998. Вып. 3. С. 25–31.

Жилин М.Г., Костылева Е.Л., Уткин А.В., Энговатова А.В. Мезолитические и неолитические культуры верхнего Поволжья (по материалам стоянки Ивановское VII). М.: Наука, 2002. 245 с.

Зарецкая Н.Е., Костылева Е.Л. Радиоуглеродная хронология начального этапа верхневолжской ранненеолитической культуры (по материалам стоянки Сахтыш 2а) // РА. № 1. 2008. С. 5–14.

Кольцов Л.В., Жилин М.Г. Мезолит Волго-Окского междуречья: (Памятники бутовской культуры). М.: Наука, 1999. 157 с.

Крайнов Д.А. Верхневолжская культура // С.В. Ошибкина (ред.). Неолит Северной Евразии. М.: Наука, 1996. С. 166–172.

Крайнов Д.А., Хотинский Н.А. Верхневолжская ранненеолитическая культура // СА. 1977. № 3. С. 42–68. Лозовский В.М. Переход от лесного мезолита к лесному неолиту в Волго-Окском междуречье (по материалам стоянки Замостье 2) // Неолит — энеолит Юга и неолит Севера Восточной Европы (новые материалы, исследования, проблемы неолитизации регионов). СПб.: ИИМК РАН, 2003. С. 219–240.

Мазуркевич А.Н., Кулькова М.А., Полковникова М.Э., Савельева Л.А. Ранненеолитические памятники Ловатско-Двинского междуречья // Неолит — энеолит Юга и неолит Севера Восточной Европы (новые материалы, исследования, проблемы неолитизации регионов). СПб.: ИИМК РАН, 2003. С. 260–267.

Неолит лесной полосы Восточной Европы: (Антропология сахтышских стоянок) / Алексеева Т.И., Денисова Р.Я., Козловская М.В., Костылева Е.Л., Крайнов Д.А., Лебединская Г.В., Уткин А.В., Федосова В.Н.; Отв. ред. Т.И. Алексеева; ИА РАН. М.: Научный мир, 1997. 190 с.

Неолит Северной Евразии / Под ред. С.В. Ошибкиной. М.: Наука, 1996. 167 с.

Ошибкина С.В. К вопросу о раннем неолите на Севере Восточной Европы // Неолит — энеолит Юга и неолит Севера Восточной Европы (новые материалы, исследования, проблемы неолитизации регионов). СПб.: ИИМК РАН, 2003. С. 241–254.

Ошибкина С.В. Процесс колонизации Севера Восточной Европы в мезолите // Вестник антропологии: Науч. альманах. 2012. Вып. 22. С. 43–54.

Синицына Г.В. К вопросу о раннем неолите Северной Евразии // Неолит — энеолит Юга и неолит Севера Восточной Европы (новые материалы, исследования, проблемы неолитизации регионов). СПб.: ИИМК РАН, 2003. С. 255–259.

Суворов А.В., Васильева Н.Б. Два вкладышевых орудия из погребения III памятника Минино II на Кубенском озере // Петербургская трасологическая школа и изучение древних культур Евразии: В честь юбилея Г.Ф. Коробковой. СПб., 2003. С. 287–292.

Шишлина Н.И., Турецкий М.А., Ван Дер Плихт Й. Радиоуглеродное датирование образцов из могильника Лебяжинка V эпохи энеолита: Верификация и интерпретация данных // Известия СамНЦ РАН. 2017. 19 (3-1). С. 196–202.

Энговатова А.В. Хронология эпохи неолита Волго-Окского междуречья // Тверской археологический сборник. 1998. Вып. 3. С. 238–246.

Энговатова А.В., Жилин М.Г., Спиридонова Е.А. Хронология верхневолжской ранненеолитической культуры (по материалам многослойных памятников Волго-Окского междуречья) // РА. 1998. № 2. С. 11–21.

AADR. https://doi.org/10.1101/2023.04.06.535797

AmtDB. URL: https://amtdb.org/.

Andreeva T.V., Manakhov A.D., Gusev F.E., Patrikeev A.D., Golovanova L.V., Doronichev V.B., Shirobokov I.G., Rogaev E.I. Genomic analysis of a novel Neanderthal from Mezmaiskaya Cave provides insights into the genetic relationships of Middle Palaeolithic populations // Scientific reports. 2022. 12 (1). 13016. https://doi.org/10.1038/s41598-022-16164-9

Eltsov.org. URL: http://eltsov.org.

Fu Q., Posth C., Hajdinjak M. et al. The genetic history of Ice Age Europe // Nature. 2016. 534(7606): 200-5. https://doi.org/10.1038/nature17993

Gansauge M.T., Gerber T., Glocke I., Korlevic P., Lippik L., Nagel S., Riehl L.M., Schmidt A., Meyer M. Single-stranded DNA library preparation from highly degraded DNA using T4 DNA ligase // Nucleic Acids Research. 2017. Vol. 45. e79. https://doi.org/10.1093/nar/gkx033

GenBank. URL: www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/.

González-Fortes G., Jones E.R., Lightfoot E., et al. Paleogenomic Evidence for Multi-generational Mixing between Neolithic Farmers and Mesolithic Hunter-Gatherers in the Lower Danube Basin // Current biology. 2017. 27(12): 1801–1810. e10. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.023

Jónsson H., Ginolhac A., Schubert M., Johnson P., Orlando L. mapDamage2.0: fast approximate Bayesian estimates of ancient DNA damage parameters // Bioinformatics. 2013. Vol. 29. P. 1682–1684. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt193

Korneliussen T.S., Albrechtsen A., Nielsen R. ANGSD: Analysis of Next Generation Sequencing Data // BMC bioinformatics. 2014. № 15 (1). P. 356. https://doi.org/10.1186/s12859-014-0356-4

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C. Tamura, K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // Molecular Biology and Evolution. 2018. P. 1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

Li H., Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows — Wheeler transform // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. P. 1754–1760. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp324

Mathieson I., Lazaridis I., Rohland N. et al. Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians // Nature. 2015. 24; 528(7583): 499–503. https://doi.org/10.1038/nature16152

Mathieson I., Alpaslan-Roodenberg S., Posth C. et al. The genomic history of southeastern Europe // Nature. 2018. 8; 555(7695): 197–203. https://doi.org/10.1038/nature25778

Mattila T.M., Svensson E.M., Juras A. et al. Genetic continuity, isolation, and gene flow in Stone Age Central and Eastern Europe // Communications biology. 2023. № 6 (1). P. 793. https://doi.org/10.1038/s42003-023-05131-3

Margaryan A., Lawson D.J., Sikora M. et al. Population genomics of the Viking world // Nature. 2020. 585 (7825): 390–396. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2688-8

Patterson N., Isakov M., Booth T. et al. Large-scale migration into Britain during the Middle to Late Bronze Age // Nature. 2022. 601(7894): 588–594. https://doi.org/10.1038/s41586-021-04287-4

Patterson N., Price A.L., Reich D. Population Structure and Eigenanalysis // Plos Genetics. 2006. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020190

PileupCaller. URL: https://github.com/stschiff/sequenceTools

Posth C., Yu H., Ghalichi A. et al. Palaeogenomics of Upper Palaeolithic to Neolithic European huntergatherers // Nature. 2023. Vol. 615. P. 117–126. https://doi.org/10.1038/s41586-023-05726-0

Renaud G., Slon V., Duggan A.T., Kelso J. Schmutzi: estimation of contamination and endogenous mitochondrial consensus calling for ancient DNA // Genome Biol. 2015. Vol. 16. P. 224. https://doi.org/10.1186/s13059-015-0776-0

Robinson P., Zemo jtel T. Integrative genomics viewer (IGV): Visualizing alignments and variants // Computational Exome and Genome Analysis. 2018. P. 233–245. https://doi.org/10.1201/9781315154770-17

Schubert M., Lindgreen S., Orlando L. AdapterRemoval v2: rapid adapter trimming, identification, and read merging // BMC research notes. 2016. https://doi.org/10.1186/s13104-016-1900-2

Weissensteiner H., Pacher D., Kloss-Brandstatter A., Forer L., Specht G., Bandelt H.J., Kronenberg F., Salas A., Schonherr S. HaploGrep 2: Mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing // Nucleic Acids Research. 2016. Vol. 44. P. W58–W63. https://doi.org/10.1093/nar/gkw233

Y-DNA Haplogroup Tree. URL: https://isogg.org/tree/.

1240K Human Origins SNP Array. URL: https://reich.hms.harvard.edu/allen-ancient-dna-resource-aadrdownloadable-genotypes-present-day-and-ancient-dna-data.

Andreeva T.V. ^{a, b, c, *}, Zhilin M.G. ^d, Malyarchuk A.B. ^{b, c}, Engovatova A.V. ^d, Soshkina A.D. ^{b, c}, Dobrovolskaya M.V. ^d, Buzhilova A.P. ^d, Rogaev E.I. ^{a, c, e}

a Scientific Centre of Genetics and Life Sciences, Sirius University Olympiysky prosp., 1, Sirius Federal Territory, 354340, Russian Federation Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences Gubkina st.,3, Moscow, 119991, Russian Federation Chomonosov Moscow State University, Centre for Genetics and Genetic Technologies Leninskie Gory, 1, p. 12, Moscow, 119234, Russian Federation Institute of Archaeology, Russian Academy of Sciences Dmitry Ulyanov st., 19, Moscow, 117292, Russian Federation

^e University of Massachusetts Chan School of Medicine, Department of Psychiatry, Shrewsbury, 01545, USA E-mail: andreeva@rogaevlab.ru (Andreeva T.V.); mizhilin@yandex.ru (Zhilin M.G.); a_malyarchuk98@mail.ru (Malyarchuk A.B); engov@mail.ru (Engovatova A.V.); anna.soshkina91@gmail.com (Soshkina A.D.); mk pa@mail.ru (Dobrovolskaya M.V.); albu pa@mail.ru (Buzhilova A.P.); evivrecc@gmail.com (Rogaev E.I.)

Archaeogenomics of humans from the layer of the Upper Volga Culture revealed their greatest genetic similarity with Eastern European hunter-gatherers and ancient representatives of Mesolithic/Neolithic Europe

The genetic structure of the population of Northern Europe of the Mesolithic-Neolithic period currently remains poorly investigated due to the small number of materials available for research. For the first time, the complete genome of an individual from the multilayer Meso-Neolithic site Ivanovskoe VII, located in the Upper Volga region in Yaroslavl Oblast, was studied. According to stratigraphic data, an isolated skull of an adult male without a lower jaw was found in layer II containing ceramics of the Upper Volga Early Neolithic Culture. AMS date obtained from the scull bone. The calibrated age of the collagen sample was determined with a probability of 1σ (68 %) in the interval 6588-6498 cal.y.b. (UGAMS-67431 OxCal v4.4), wich corresponds to the Late Mesolithic. The dates of the peat containing layer II of the culture lie between 6000 and 7000 radiocarbon years ago. The main aim of the study is to elucidate the position of this individual in the context of the genomic landscape of Mesolithic and Neolithic Europe. It is shown that the genetic profile of the studied individual (DM5) fully coincides with the genetic diversity profile of the Eastern Hunter-Gatherers (EHG). Haplogroups of mitochondrial DNA (U5a2+16294) and Y-chromosome (R1b1a1) testify to its genetic connection with ancient Mesolithic populations of Europe. The DM5 sample has an additional substitution at position 54 of mtDNA in common with the most ancient samples of this mitochondrial haplogroup from the territory of Western Europe (England and France), which suggests the existence of a probable ancestor belonging to an even earlier period (Late Paleolithic), possibly on the territory of Western Europe. Specimen DM5 is clustered together with several ancient territorially and chronologically separated groups. First, with representatives of Mesolithic hunter-gatherers of northern Eastern Europe (South Oleniy Island, Karelia; Minino I and II, Vologda region; Peschanitsa, and Popovo, Arkhangelsk region). Second, DM5 is similar to Early Mesolithic materials from the Middle Volga region — the oldest representative of Mesolithic hunter-gatherers from Sidelkino and an Eneolithic specimen from Lebyazhinka, Samara region. Third, in the cluster of individuals close to DM5 there are representatives of later groups — from the Early Neolithic Yazykovo I. Tver region, Middle Neolithic Karavaikha, Vologda region and Eneolithic layers of the Murzikhinsky II burial ground, which is located near the village of Alekseevskoye (Tatarstan) in the mouth of the Kama River. The data we obtained do not exclude that the Early Encolithic Upper Volga Culture has local Mesolithic roots, which indicates the long-term preservation of the oldest gene pool of Europe in the central part of the Russian Plain.

Keywords: archaeogenomics, Eastern Europe, Upper Volga Culture, genome of eastern hunter-gatherers, Late Meso-lithic, Early Neolithic.

Funding. The work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, system number 075-10-2020-116 (Grant Number 13.1902.21.0023).

REFERENCES

Alekseeva, T.I. (Ed.) (1997). Neolithic forest belt of Eastern Europe: (Anthropology of the Sakhtysh sites). Moscow: Nauchnyi mir. (Rus.).

Andreeva, T.V., Manakhov, A.D., Gusev, F.E., Patrikeev, A.D., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Shirobokov, I.G., Rogaev, E.I. (2022). Genomic analysis of a novel Neanderthal from Mezmaiskaya Cave provides insights into the genetic relationships of Middle Palaeolithic populations. *Scientific reports*, 12(1). https://doi.org/10.1038/s41598-022-16164-9

-

^{*} Corresponding author.

Buzhilova, A.P. (2016). Reconstruction of the way of life of an ancient man using the methods of natural sciences. *Vestnik Rossiiskoy Akademii Nauk*, 86(8), 685–693. (Rus.).

Engovatova, A.V. (1998). Chronology of the Neolithic era of the Volga-Oka interfluve. *Tverskoy archeologicheskii sbornik*, (3), 238–246. (Rus.).

Engovatova, A.V., Zhilin, M.G., Spiridonova, E.A. (1998). Chronology of the Upper Volga Early Neolithic culture (based on materials from multilayer monuments of the Volga-Oka interfluve). Rossiyskaya arkheologiya, (2), 11–21. (Rus.).

Fu, Q., Posth, C., Hajdinjak, M., et al. (2016). The genetic history of Ice Age Europe. *Nature*, 534(7606), 200–205. https://doi.org/10.1038/nature17993

Gansauge, M.T., Gerber, T., Glocke, I., Korlevic, P., Lippik, L., Nagel, S., Riehl, L. M., Schmidt, A., & Meyer, M. (2017). Single-stranded DNA library preparation from highly degraded DNA using T4 DNA ligase. *Nucleic acids research*, 45(10), e79. https://doi.org/10.1093/nar/qkx033

Golubeva, E.N., Chizhevsky, A.A. (2020). Stone inventory of Eneolithic burials of the Murzikha II burial ground. *Arkheologiya Evraziiskih stepei*, (3), 275–284. (Rus.).

González-Fortes, G., Jones, E.Ř., Lightfoot, E., et al. (2017). Paleogenomic Evidence for Multi-generational Mixing between Neolithic Farmers and Mesolithic Hunter-Gatherers in the Lower Danube Basin. *Current biology*, 27(12), 1801–1810.e10. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.023

Jónsson, H., Ginolhac, A., Schubert, M., Johnson, P., Orlando, L. (2013). mapDamage2.0: fast approximate Bayesian estimates of ancient DNA damage parameters. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 29(13), 1682–1684. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt193

Koltsov, L.V., Zhilin, M.G. (1999). Mesolithic of the Volga-Oka interfluve: (Monuments of Butovo culture). Moscow: Nauka. (Rus.).

Korneliussen, T.S., Albrechtsen, A., Nielsen, R. (2014). ANGSD: Analysis of Next Generation Sequencing Data. BMC bio-informatics, 15(1). https://doi.org/10.1186/s12859-014-0356-4

Krainov, D.Á. (1996). Upper Volga Culture. In: S.V. Oshibkina (Ed.). Neolit Severnoi Evrazii. Moscow: Nauka, 166–172. (Rus.).

Krainov, D.A., Khotinsky, N.A. (1977). Upper Volga Early Neolithic culture. Sovetskaya arkheologiya, (3), 42–68. (Rus.).

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular biology and evolution*, 35(6), 1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

Li, H., Durbin, R. (2009). Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 25(14), 1754–1760. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp324

Lozovsky, V.M. (2003). The transition from the forest Mesolithic to the forest Neolithic in the Volga-Oka interfluve (based on materials from the Zamoste 2 site). In: Neolit — eneolit Yuga i neolit Severa Vostochnoi Evropy (novye materialy, issledovaniia, problemy neolitizatsii regionov). St. Petersburg: IIMK RAN, 219–240. (Rus.).

Margaryan, A., Lawson, D.J., Sikora, M., et al. (2020). Population genomics of the Viking world. *Nature*, 585(7825): 390–396. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2688-8

Mathieson, İ., Lazaridis, I., Rohland, N., et al. (2015). Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. *Nature*, 528(7583), 499–503. https://doi.org/10.1038/nature16152

Mathieson, I., Alpaslan-Roodenberg, S., Posth, C., et al. (2018). The genomic history of southeastern Europe. *Nature*, 8; 555 (7695): 197–203. https://doi.org/10.1038/nature25778

Mattila, T.M., Svensson, E.M., Juras, A., et al. (2023). Genetic continuity, isolation, and gene flow in Stone Age Central and Eastern Europe. *Communications biology*, 6(1). https://doi.org/10.1038/s42003-023-05131-3

Mazurkevich, A.N., Kulkova, M.A., Polkovnikova, M.E., Savelyeva, L.A. (2003). Early Neolithic monuments of the Lovat-Dvina interfluve. In: *Neolit* — *eneolit Yuga i neolit Severa Vostochnoi Evropy (novye materialy, issledovaniia, problemy neolitizatsii regionov)*. St. Petersburg: IIMK RAN, 260–267.

Oshibkina, S.V. (1983). Mesolithic of the Sukhona basin and Eastern Onega region. Moscow: Nauka. (Rus.).

Oshibkina, S.V. (2003). On the issue of the Early Neolithic in the North of Eastern Europe. In: *Neolit* — *eneolit Yuga i neo-lit Severa Vostochnoi Evropy (novye materialy, issledovaniia, problemy neolitizatsii regionov)*. St. Petersburg: IIMK RAN, 241–254. (Rus.)

Oshibkina, S.V. (2012). The process of colonization of the North of Eastern Europe in the Mesolithic. *Bulletin of Anthropology*, (22), 50–52. (Rus.).

Oshibkina, S.V. (Ed.) (1996). Neolithic of Northern Eurasia. Moscow: Nauka. (Rus.).

Patterson, N., Isakov, M., Booth, T., et al. (2022). Large-scale migration into Britain during the Middle to Late Bronze Age. *Nature*, 601(7894), 588–594. https://doi.org/10.1038/s41586-021-04287-4

Patterson, N., Price, A.L., Reich, D. (2006). Population Structure and Eigenanalysis. *Plos Genetics*. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020190

Posth, C., Yu, H., Ghalichi, A., et al. (2023). Palaeogenomics of Upper Palaeolithic to Neolithic European huntergatherers. *Nature*, 615(7950), 117–126. https://doi.org/10.1038/s41586-023-05726-0

Renaud, G., Slon, V., Duggan, A. T., Kelso, J. (2015). Schmutzi: estimation of contamination and endogenous mitochondrial consensus calling for ancient DNA. *Genome biology*, 16. https://doi.org/10.1186/s13059-015-0776-0

Robinson, P., Zemo jtel, T. (2018). Integrative genomics viewer (IGV): Visualizing alignments and variants. In: *Computational Exome and Genome Analysis*, 233–245. https://doi.org/10.1201/9781315154770-17

Shishlina, N.I., Turetsky, M.A., Van Der Plicht, J. (2017). Radiocarbon dating of samples from the Lebyazhinka burial ground of the Eneolithic era: Verification and interpretation of data. *Izvestiia Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 19(3-1), 196–202. (Rus.).

Sinitsyna, G.V. (2003). On the issue of the early Neolithic of Northern Eurasia. In: Neolit — eneolit Yuga i neolit Severa Vostochnoi Evropy (novye materialy, issledovaniia, problemy neolitizatsii regionov). St. Petersburg: IIMK RAN, 255–259. (Rus.).

Suvorov, A.V., Vasilyeva, N.B. (2003). Two insert tools from burial III of the Minino II monument on Lake Kubenskoye. In: Peterburgskaia trasologicheskaia shkola i izuchenie drevnikh kul'tur Evrasii: V chest' yubileia G.F. Korobkovoi, 287–292. (Rus.).

Vasiliev, S.V., Borutskaya, S.B., Stashenkov, D.A., Kochkina, A.F., Kuzmin, Ya.V., Bowden, M. (2021). Archaeological and anthropological analysis of new materials from the Mayak burial ground. *Povolzhskaya arkheologiya*, 37(2), 22–31. (Rus.).

Weissensteiner, H., Pacher, D., Kloss-Brandstätter, A., Forer, L., Specht, G., Bandelt, H.J., Kronenberg, F., Salas, A., & Schönherr, S. (2016). HaploGrep 2: Mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing. *Nucleic acids research*, 44(W1), W58–W63. https://doi.org/10.1093/nar/qkw233

Zaretskaya, N.E., Kostyleva, E.L. (2008). Radiocarbon chronology of the initial stage of the Upper Volgian Early Neolithic culture (based on materials from the Sakhtysh 2a site). *Rossiiskaya arkheologiya*. (1), 15–14. (Rus.).

Zhilin, M.G. (1994). Some Aspects of the transition from Mesolithic to Neolithic on Upper Volga. In: *Problemy izucheniia* epokhi pervobytnosti i rannego srednevekov'ia lesnoi zony Vostochnoi evropy, (1). Ivanovo, 19–31. (Rus.).

Zhilin, M.G. (1998). Adaptation of Mesolithic cultures of the Upper Volga region to stone raw materials. *Tverskoi arkheologicheskii sbornik*, (3), 25–31. (Rus.).

Zhilin, M.G., Kostyleva, E.L., Utkin, A.V., Engovatova, A.V. (2002). Mesolithic and Neolithic cultures of the upper Volga region (based on materials from the Ivanovskoye VII site). Moscow: Nauka. (Rus.).

Андреева Т.В., https://orcid.org/0000-0001-7625-0063
Малярчук А.Б., https://orcid.org/0000-0001-9695-4199
Бужилова А.П., https://orcid.org/0000-0001-6398-2177
Рогаев Е.И., https://orcid.org/0000-0003-0594-4767
Жилин М. Г., https://orcid.org/0000-0002-3891-2959
Энговатова А.В., https://orcid.org/0000-0003-3109-2764
Сошкина А.Д., https://orcid.org/0009-0002-5892-5965

Сведения об авторах:

Андреева Татьяна Владимировна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва; Университет «Сириус», Сочи; Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва.

Жилин Михаил Геннадиевич, доктор исторических наук, ведущий научный сотрудник, Институт археологии РАН, Москва

Малярчук Александра Борисовна, младший научный сотрудник, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва: Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва.

Энговатова Ася Викторовна, кандидат исторических наук, заместитель директора по науке, заведующая отделом сохранения археологического наследия, Институт археологии РАН, Москва.

Сошкина Анна Дмитриевна, младший научный сотрудник, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва; Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва.

Добровольская Мария Всеволодовна, член-корреспондент РАН, доктор исторических наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией контекстуальной антропологии, Институт археологии РАН, Москва.

Бужилова Александра Петровна, академик РАН, доктор исторических наук, Институт археологии РАН, Москва.

Рогаев Евгений Иванович, академик РАН, доктор биологических наук, научный руководитель Научного центра генетики и наук о жизни Университета «Сириус», Сочи; Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова. Москов.

About the authors:

Andreeva Tatiana V., Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher, Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow; Sirius University of Science and Technology, Sochi; Lomonosov Moscow State University, Moscow.

Zhilin Mikhail G., Doctor of Historical Sciences, Leading Researcher, Institute of Archaeology RAS, Moscow.

Malyarchuk Alexandra B., Junior Researcher, Vavilov Institute of General Genetics RAS; Lomonosov Moscow State University, Moscow.

Engovatova Asya V., Candidate of Historical Sciences, Deputy Director for Science, Head of the Department of Preservation of Archaeological Heritage, Institute of Archaeology RAS, Moscow.

Soshkina Anna D., Junior Researcher, Vavilov Institute of General Genetics RAS; Lomonosov Moscow State University, Moscow. Dobrovolskaya Maria V., Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Historical Sciences, Leading Researcher, Head of the Laboratory of Contextual Anthropology, Institute of Archaeology RAS, Moscow.

Buzhilova Alexandra P., Academician RAS, Doctor of Historical Sciences, Institute of Archaeology RAS, Moscow.

Rogaev Evgeniy I., Academician RAS, Doctor of Sciences, Russia Sirius University of Science and Technology, Sochi; Lomonosov Moscow State University, Moscow.

(cc) BY

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Accepted: 16.11.2023

Article is published: 15.03.2024