

# В ПОИСКАХ КУЛЬТУРНЫХ КОРНЕЙ

Утраченная популяция бронзового века

Люди и животные — динамика взаимоотношений

Из жизни древних патогенов

Задолго до Колумба

В ритме древних танцев

Ответственный редактор — Игорь В. Манзура

E-ISSN 1857-3533

**Stratum plus. No. 2.**  
Archaeology and Cultural Anthropology

# Exploring cultural roots

Lost Bronze Age population  
People and animals — the dynamics of relationships  
From the life of ancient pathogens  
Long before Columbus  
In the rhythm of ancient dances

Editor-in-Charge — Igor V. Manzura

Saint Petersburg. Kishinev. Odessa. Bucharest.  
**2025**

**Stratum plus. Nr. 2.**  
Arheologie și antropologie culturală

# În căutarea obârșiilor culturale

Populația pierdută a epocii bronzului  
Oamenii și animalele — dinamica relațiilor reciproce  
Din viața patogenilor străvechi  
Cu mult înainte de Columb  
În ritmul străvechilor dansuri

Redactor responsabil — Igor V. Manzura

Sankt Petersburg. Chișinău. Odesa. București.  
**2025**

## СОДЕРЖАНИЕ

## В ПОИСКАХ КУЛЬТУРНЫХ КОРНЕЙ

- А. А. Романчук (*Кишинёв, Молдова*). «A small group not yet sampled»: критические замечания к новой версии «древнеямной экспансии» . . . . . 15
- А. В. Файферт (*Ростов-на-Дону, Россия*), К. Н. Солодовников (*Тюмень, Россия*). Сила традиции против времени и пространства на краю степного мира: взгляд с запада на происхождение афанасьевской археологической культуры . . . . 35
- Д. В. Панченко (*Санкт-Петербург, Россия*). Скандинавы бронзового века в Северной Америке: еще раз о петроглифах из окрестностей Питерборо . . . . . 63
- А. А. Выборнов, Н. С. Дога (*Самара, Россия*), П. А. Косинцев (*Екатеринбург, Россия*), П. Ф. Кузнецов, Н. В. Рослякова (*Самара, Россия*). Динамика соотношения промысловых и домашних животных в VII—V тысячелетии до н. э. на территории Нижнего Поволжья . . . . . 91
- В. В. Ткачев (*Оренбург, Россия*), П. А. Косинцев, А. В. Кисагулов, О. П. Бачура (*Екатеринбург, Россия*). Археозоологические исследования на поселении горняков и металлургов позднего бронзового века вблизи древнего Ишкининского медного рудника (Южный Урал) . . . . . 105
- К. Тохатян, Г. Вардумян (*Ереван, Армения*). Отражение танца в культуре бронзового века Армении (по наскальным изображениям Сюника и Вайоц-Дзора) . . . . . 121

## ЕСТЕСТВЕННОНАУЧНЫЕ МЕТОДЫ В АРХЕОЛОГИИ

- А. Н. Бабенко (*Москва, Россия*), М. В. Шашков (*Новосибирск, Россия*), С. Н. Разумов, Д. Ф. Паткевич (*Тирасполь, Молдова*), В. С. Синика (*Москва, Россия*). Реконструкция содержимого сосудов бронзового века из погребений на левобережье Нижнего Днестра (первые результаты) . . . . . 135
- А. В. Энговатова (*Москва, Россия*), А. А. Канапин, А. А. Самсонова (*Санкт-Петербург, Россия*), Х. Х. Мустафин, И. Э. Альборова, О. Ю. Чечеткина, С. В. Васильев, М. Б. Медникова (*Москва, Россия*). Идентификация древних патогенов: *Streptococcus pneumoniae* в образцах ДНК из четырех погребений Волосово-Даниловского могильника фатьяновской культуры . . . . . 155

## ПАМЯТЬ АРХЕОЛОГИИ

- В. Н. Саенко (Токмак, Украина), И. В. Белозерова, С. В. Кузьминых (Москва, Россия).**  
**«У меня все накапливается материал для археологического описания**  
**Херсонской губернии»: письма В. И. Гошкевича графине П. С. Уваровой . . . 175**

## ИССЛЕДОВАНИЯ И ПУБЛИКАЦИИ

- А. В. Логвин, И. В. Шевнина (Костанай, Казахстан). Неолитическое поселение**  
**Сулуколь 1: артефакты как отражение межкультурных взаимодействий . . . 193**
- А. Ю. Городилов, М. А. Раззак (Санкт-Петербург, Россия). Хронология памятников**  
**неолита — эпохи бронзы юго-восточного берега Финского залива по данным**  
**радиоуглеродного датирования . . . . . 213**
- А. И. Мурашкин, Д. Н. Фёдорова, А. М. Киселёва (Санкт-Петербург, Россия).**  
**Кремневый инвентарь поселения Маяк 2 на Кольском полуострове . . . . 233**
- А. Е. Кислый (Симферополь, Крым). Древнейший якорь эпохи бронзы**  
**усложнённой конструкции и проблемы интерпретации каменной**  
**культуры Крыма . . . . . 251**
- Д. А. Кириченко (Баку, Азербайджан). Топор периода средней бронзы**  
**из Азербайджана . . . . . 261**
- М. М. Фокеев (Одесса, Украина), С. Н. Разумов, Д. Ф. Паткевич (Тирасполь, Молдова).**  
**Погребения с каменными пряжками культурного круга Бабино на Нижнем**  
**Дунае . . . . . 269**
- Список сокращений . . . . . 293**
- Авторам *Stratum plus* . . . . . 295**

C O N T E N T S

EXPLORING CULTURAL ROOTS

A.A. Romanchuk (*Kishinev, Moldova*). “A Small Group not Yet Sampled”: Critical Comments to the New Version of the “Yamnaya Expansion” . . . . . 15

A.V. Faifert (*Rostov-on-Don, Russian Federation*), K.N. Solodovnikov (*Tyumen, Russian Federation*). The Power of Tradition against Time and Space on the Edge of the Steppe World: A View from the West on the Origin of the Afanasievo Archaeological Culture . . . . . 35

D. Panchenko (*Saint Petersburg, Russian Federation*). Bronze Age Scandinavians in North America: Peterborough Petroglyphs Revisited . . . . . 63

A.A. Vybornov, N.S. Doga (*Samara, Russian Federation*), P.A. Kosintsev (*Yekaterinburg, Russian Federation*), P.F. Kuznetsov, N.V. Roslyakova (*Samara, Russian Federation*). Variation in Game and Domestic Animal Ratios in the 7<sup>th</sup>—5<sup>th</sup> Millennia BCE in the Lower Volga Region . . . . . 91

V.V. Tkachev (*Orenburg, Russian Federation*), P.A. Kosintsev, A.V. Kisagulov, O.P. Bachura (*Yekaterinburg, Russian Federation*). Archaeozoological Studies on the Settlement of Miners and Metallurgists of the Late Bronze Age near the Ancient Ishkininsky Copper Mine (Southern Urals) . . . . . 105

K. Tokhatyan, G. Vardumyan (*Yerevan, Armenia*). Reflection of Dance in the Culture of the Bronze Age of Armenia (according to the Rock-Art of Syunik and Vayots-Dzor) . . . . . 121

NATURAL SCIENCE METHODS IN ARCHAEOLOGY

A.N. Babenko (*Moscow, Russian Federation*), M.V. Shashkov (*Novosibirsk, Russian Federation*), S.N. Razumov, D.F. Patkevich (*Tiraspol, Moldova*), V.S. Sinika (*Moscow, Russian Federation*). Reconstruction of the Bronze Age Vessels Contents from Burials on the Left Bank of the Lower Dniester (First Results) . . . . . 135

A.V. Engovatova (*Moscow, Russian Federation*), A.A. Kanapin, A.A. Samsonova (*Saint Petersburg, Russian Federation*), Kh.Kh. Mustafin, I.E. Alborova, O.Yu. Chechyotkina, S.V. Vasiliev, M.B. Mednikova (*Moscow, Russian Federation*). Identification of Ancient Pathogens: *Streptococcus pneumoniae* in DNA Samples from Four Burials of the Volosovo-Danilovsky Burial Ground of the Fatyanovo Culture . . . . . 155

ARCHAEOLOGY REMEMBERS

V. N. Saenko (*Tokmak, Ukraine*), I. V. Belozerova, S. V. Kuzminykh (*Moscow, Russian Federation*). “I am still accumulating material for an archaeological description of the Kherson province”: Letters from V. Goshkevich to Countess P. Uvarova . . . 175

RESEARCH AND PUBLICATIONS

A. V. Logvin, I. V. Shevnina (*Kostanay, Kazakhstan*). Neolithic Settlement Sulukol 1: Artefacts as a Reflection of Intercultural Interactions . . . . . 193

A. Yu. Gorodilov, M. A. Razzak (*Saint Petersburg, Russian Federation*). Chronology of Neolithic-Bronze Age Sites of the Southeastern Shore of the Gulf of Finland According to Radiocarbon Dating Results . . . . . 213

A. I. Murashkin, D. N. Fedorova, A. M. Kiseleva (*Saint Petersburg, Russian Federation*). Flint Artifacts from the Mayak 2 Settlement on the Kola Peninsula . . . . . 233

O. Ye. Kisly (*Simferopol, Crimea*). The Oldest Bronze Age Anchor with a Complex Design, and the Interpretation Problems of the Kamenskaya Culture in the Crimea . . . 251

D. A. Kirichenko (*Baku, Azerbaijan*). The Axe Head of the Middle Bronze Age from Azerbaijan . . . . . 261

M. M. Fokeev (*Odessa, Ukraine*), S. N. Razumov, D. F. Patkevich (*Tiraspol, Moldova*). Graves with Stone Buckles of the Babino Cultural Circle on the Lower Danube . . 269

Abbreviations . . . . . 293

Submissions . . . . . 295

A. В. Энговатова, А. А. Канапин, А. А. Самсонова,  
Х. Х. Мустафин, И. Э. Альборова, О. Ю. Чечеткина,  
С. В. Васильев, М. Б. Медникова

## Идентификация древних патогенов: *Streptococcus pneumoniae* в образцах ДНК из четырех погребений Волосово-Даниловского могильника фатьяновской культуры

**Keywords:** Bronze Age, migrations, whole genome sequencing, infections, bioinformatics

**Cuvinte cheie:** epoca bronzului, migrații, secvențierea întregului genom, infecție, bioinformatică

**Ключевые слова:** эпоха бронзы, миграции, полногеномное секвенирование, инфекции, биоинформатика

A. V. Engovatova, A. A. Kanapin, A. A. Samsonova, Kh. Kh. Mustafin, I. E. Alborova, O. Yu. Chechyotkina, S. V. Vasiliev,  
M. B. Mednikova

### Identification of Ancient Pathogens: *Streptococcus pneumoniae* in DNA Samples from Four Burials of the Volosovo-Danilovsky Burial Ground of the Fatyanovo Culture

This article advances a series of publications dedicated to the paleogenetic study of individuals from the Fatyanovo culture. Whole-genome sequencing of new samples from the Volosovo-Danilovsky burial ground in the Yaroslavl region of European Russia, along with rigorous bioinformatics analysis, has unequivocally demonstrated a significant genetic affinity between these individuals and the Bronze Age populations of the Czech Republic, Germany, and Great Britain, particularly those associated with the Bell Beaker and Pre-Unetice cultures. Moreover, a strong connection has been established with representatives from the Sintashta culture in the Ural region. Notably, for the first time, high-throughput sequencing data of ancient DNA has successfully identified potential ancient DNA of the pulmonary pathogen *Streptococcus pneumoniae* within the Bronze Age population of the Russian Plain of discernible migrant origin. The presence of this microorganism in all four cases, albeit at different levels, is an “incidental finding”, which allows us to speak of the need for further studies of samples from both the Volosovo-Danilovsky burial and other Fatyanovo sites, including the assessment of the prevalence of pathogenic microorganisms in the population of the Russian Plain at this time.

A. V. Engovatova, A. A. Kanapin, A. A. Samsonova, Kh. Kh. Mustafin, I. E. Alborova, O. Yu. Chechyotkina, S. V. Vasiliev,  
M. B. Mednikova

### Identificarea patogenilor străvechi: *Streptococcus pneumoniae* în probele ADN din patru morminte ale necropolei culturii Fatianovo Volosovo-Danilovo

Articolul continuă ciclul de publicații, dedicate studiului paleogenetic al populației culturii Fatianovo. Grație secvențierii întregului genom al noilor probe din săpăturile necropolei Volosovo-Danilovo din regiunea Iaroslavl a Rusiei Europene și a analizei bioinformatice este demonstrată asemănarea clară a fatianovilor nu numai cu populația epocii bronzului din Boemia, Germania, Marea Britanie (cultura cupelor în formă de clopot și Pre-Unetică), dar și cu reprezentanții culturii Sintashta din

---

The study was carried out within the framework of the state assignment: “An interdisciplinary approach to the study of the formation and development of ancient and medieval anthropogenic ecosystems”, no. NIOKTR 122011200264-9. HLA alleles research provided by A. Kanapin and A. Samsonova was funded by the grant of Russian Science Foundation (no. 23-14-00134). The series of paleogenetic works was carried out using funds from the MIPT Endowment Fund (10158.29.32.P83) ■ Studiul a fost executat în cadrul sarcinii de stat „Abordarea interdisciplinară în studierea constituirii și dezvoltării ecosistemelor antropogene străvechi și medievale”, nr. 122011200264-9. Analiza alelelor HLA a fost executată de către A. Kanapin și A. Samsonova din contul mijloacelor grantului fundației științifice a Rusiei (nr. 23-14-00134). Complexul de lucrări paleogenetice a fost efectuat din contul mijloacelor Fundației capitalului de dotare MIPT (10158.29.32.P83) ■ Исследование выполнено в рамках госзадания «Междисциплинарный подход в изучении становления и развития древних и средневековых антропогенных экосистем», № НИОКТР 122011200264-9. Анализ аллелей HLA был выполнен А. Канапиным и А. Самсоновой за счет средств гранта Российского научного фонда (№ 23-14-00134). Комплекс палеогенетических работ осуществлялся за счет средств Фонда целевого капитала МФТИ (10158.29.32.P83)

© Stratum plus. Археология и культурная антропология.

© А. В. Энговатова, А. А. Канапин, А. А. Самсонова, Х. Х. Мустафин, И. Э. Альборова, О. Ю. Чечеткина, С. В. Васильев, М. Б. Медникова, 2025.

regiunea Ural.

În premieră analiza datelor de înaltă performanță a secvențierii străvechiului ADN a permis să descoperim în mostrele de dinți a patru bărbați maturi posibile fragmente ale străvechiului ADN al patogenului *Streptococcus pneumoniae* în mediul populației epocii bronzului din câmpia Rusă. Acest microorganism este prezent în toate cele patru cazuri, în cantități diferite, fiind în așa fel o „descoperire norocoasă” (*incidental finding*), fapt ce permite să vorbim despre necesitatea cercetării în continuare a probelor atât din necropola Volosovo-Danilovo, cât și din alte monumente Fatianovo pentru a evalua răspândirea microorganismelor patogene la populația câmpiei Ruse din această perioadă.

А. В. Энговатова, А. А. Канапин, А. А. Самсонова, Х. Х. Мустафин, И. Э. Альборова, О. Ю. Чететкина, С. В. Васильев, М. Б. Медникова

#### **Идентификация древних патогенов: *Streptococcus pneumoniae* в образцах ДНК из четырех погребений Волосово-Даниловского могильника фатьяновской культуры**

Настоящая статья продолжает цикл публикаций, посвященных палеогенетическому исследованию населения фатьяновской культуры. Благодаря полногеномному секвенированию новых образцов из раскопок Волосово-Даниловского могильника в Ярославской области Европейской России и биоинформатическому анализу показано отчетливое сходство фатьяновцев не только с населением эпохи бронзы Богемии, Германии, Великобритании (культуры колоколовидных кубков и преунетицкая), но и с представителями синташтинской культуры Уральского региона.

Впервые анализ данных высокопроизводительного секвенирования древней ДНК позволил обнаружить в образцах зубов четырех взрослых мужчин возможные фрагменты древней ДНК патогена *Streptococcus pneumoniae* в среде населения эпохи бронзы на Русской равнине. Данный микроорганизм наличествует во всех четырех случаях, хотя и в разных количествах, являясь, таким образом, «удачной находкой» (*incidental finding*), что позволяет говорить о необходимости дальнейших исследований образцов как из Волосово-Даниловского могильника, так и других фатьяновских памятников для оценки распространенности патогенных микроорганизмов у населения Русской равнины этого периода.

## **Введение**

Прогресс в изучении археологической ДНК позволил не только обращаться на новом уровне к изучению вопросов происхождения древнего населения, но и оценивать его заболеваемость, фиксируя распространение инфекций и микроэволюцию возбудителей некоторых опасных болезней. Широко применяемые в практике междисциплинарных исследований в археологии палеопатологические подходы основаны на регистрации соответствующих изменений костной и зубной ткани погребенных и специальной дифференциальной диагностике (Ortner 2003). Они фиксируют последствия достаточно продолжительных, преимущественно бактериальных инфекций, в то время как генетические методы способны выявить в том числе присутствие циркулировавших в палеопопуляциях скоротечных и летальных (в отсутствие антибиотиков) заболеваний, не сопровождавшихся морфологическими изменениями скелетной системы человека и долгое время остававшихся неучтенными.

Так, благодаря палеогенетическим исследованиям была прослежена ранняя дивергенция штаммов возбудителя чумы (*Yersinia pestis*) на протяжении 5000 лет (Rasmussen et al. 2015: 571–582). В том числе показано, что чума в еще не самой своей опасной бубонной форме широко распространялась на пространных Евразии эпохи бронзы, и что предковый штамм соотносится со временем около 5783 лет назад. В первой публикации авто-

ры дифференцировали возбудителя *Y. pestis* от крайне близкого генетически «предка» *Y. pseudotuberculosis*. Ранний штамм чумы был выявлен у двух представителей афанасьевской культуры на Алтае с датировками 2782 и 2794 калиброванных лет до н. э. (могильник Батени), а также у носителя культуры шнуровой керамики из Эстонии (Cope, 2462 cal BC) и более позднего населения синташтинской (Буланово, 2163 cal BC) и унетицкой (Chochiwel, 2029 cal BC) культур.

Параллельно было изучено распространение вариантов вируса гепатита В, начиная от эпохи бронзы до Средневековья (Muhlemann et al. 2018). Исследователи пришли к выводу, что географические и хронологические особенности штаммов, которые они обнаружили для древних и современных HBV генотипов, могут быть соотнесены с хорошо документированными благодаря другим источникам миграциями эпохи бронзы и раннего железного века. В частности, археологические образцы, в которых ими был определен гепатит В, происходили из раскопок памятников в Центральной Европе (Osterhofen-Altenmarkt, Германия, культура колоколовидных кубков; Sandorfalva-Eperjes и Szazhalombatta-Fldvar, Венгрия; Poprad, Словакия; Szczepankowice, Польша), а также с Южного Урала (Буланово, синташтинская культура). В целом результаты этих новаторских работ подтверждали гипотезу о том, что направления миграций в III тыс. до н. э. совпадают с распространением определенных инфекций.



В последние годы анализ человеческой древней ДНК существенно уточняет представления археологов и антропологов о волнах миграций или «медленного проникновения» на территорию Русской равнины из Центральной Европы в этот период. В фокусе внимания оказываются носители традиций фатьяновской, средневолжской абашевской и синташтинской культур.

В отношении представителей фатьяновской археологической культуры первоначально была установлена близость носителям культур шнуrowой керамики и генезис их предков на базе метисного населения — потомков носителей ямной культуры и ранних европейских земледельцев (Saag et al. 2020). В наших предшествующих публикациях были проанализированы образцы древней ДНК 25 фатьяновских индивидов (из Волосово-Даниловского, Голузиновского и Горицкого могильников, могильников Никульдино и Воронково), а также носителей средневолжской абашевской культуры (14 образцов мужчин, похороненных в Пепкинском кургане и Старшем Никитинском могильнике). Полученные результаты подтверждали пришлое происхождение этих групп, в том числе для фатьяновцев есть основания предполагать действие эффекта основателя и дрейфа генов. Индивиды абашевской культуры оказались генетически разнородными прежде всего благодаря принадлежности разным гаплогруппам маркеров Y-хромосомы — R1a(Z93>Z94) и R1b(Z2103) (Энгватова и др. 2023).

Полногеномное секвенирование некоторых образцов с привлечением биоинформатического анализа выявило сходство фатьяновцев (могильники Волосово-Даниловский, Никульдино в Ярославской области) с индивидами культур шнуrowой керамики, в основном из Богемии и Германии, и культур колоковидных кубков из тех же регионов, с более поздними представителями унетицкой культуры (Энгватова и др. 2024). Кроме того, биоинформатический анализ, основанный на высокопроизводительном секвенировании ДНК «минорной группы» абашевских мужчин с гаплогруппой R1b(Z2103), тоже подтвердил связь с населением Центральной Европы (культура шнуrowой керамики, Альтхаузен, 2573-2356 cal BC, культура колоковидных кубков, Аугсбург и Остерхофен-Альтенмаркт, 2461-2211 cal BC; 2573-2310 cal BC), а также с фатьяновцами из раскопок могильников Никульдино и Тимофеевский в Ярославской области (Медникова и др. 2024).

Как можно видеть, это те территории и даже некоторые археологические памятники, где в предшествующих исследованиях было определено распространение инфекционных заболеваний. Наша статья посвящена обсуждению результатов полногеномного секвенирования четырех образцов древней ДНК фатьяновского населения, включавшего анализ данных методами метагеномики, что позволило проверить гипотезу о циркулировании возбудителей инфекций в их среде.

### Характеристика изученных образцов и археологический контекст

Источником для выделения древней ДНК послужили четыре образца зубов из раскопок наиболее крупного из исследованных погребального памятника фатьяновской археологической культуры — Волосово-Даниловского могильника. Он находится в Ярославской области, вблизи небольшой речки Левашовка, входящей в систему бассейна левого низкого берега Верхней Волги. Могильник является одним из основных памятников верхневолжской группы фатьяновской культуры, исследован практически полностью на площади ок. 2400 м<sup>2</sup>. Под руководством Д.А. Крайнова было изучено 117 погребений (в 107 могилах) (Крайнов, Гадзяцкая 1987).

На данный момент в лаборатории университета Джорджии, США (Center for Applied Isotope Studies University of Georgia), под руководством А.Е. Черкинского получены результаты AMS-датирования по коллагену костной ткани 12 погребенных из Волосово-Даниловского могильника. Применение современных методов калибровки с использованием программы OxCalv4.4.4 дает вероятный интервал существования памятника -2568-1905cal BC (68,3%) лет до н. э., т. е. сер. 3-го — нач. 2-го тыс. до н.э. (рис. 1).

Как можно видеть из таблицы 1, прямые AMS радиоуглеродные даты, полученные для трех из четырех изучаемых в настоящей статье погребений взрослых мужчин, показывают принадлежность материалов разным этапам функционирования этого некрополя. Погребения 42 и 58 принадлежат раннему периоду, а для погребения 101 определена существенно более поздняя дата на рубеже 3-го тыс. до н. э. (табл. 1, рис. 1). Отметим, что погребение 101 находится в северной части могильника, которую еще Д.А. Крайнов относил к позднему периоду его формирования (Крайнов, Гадзяцкая 1987).

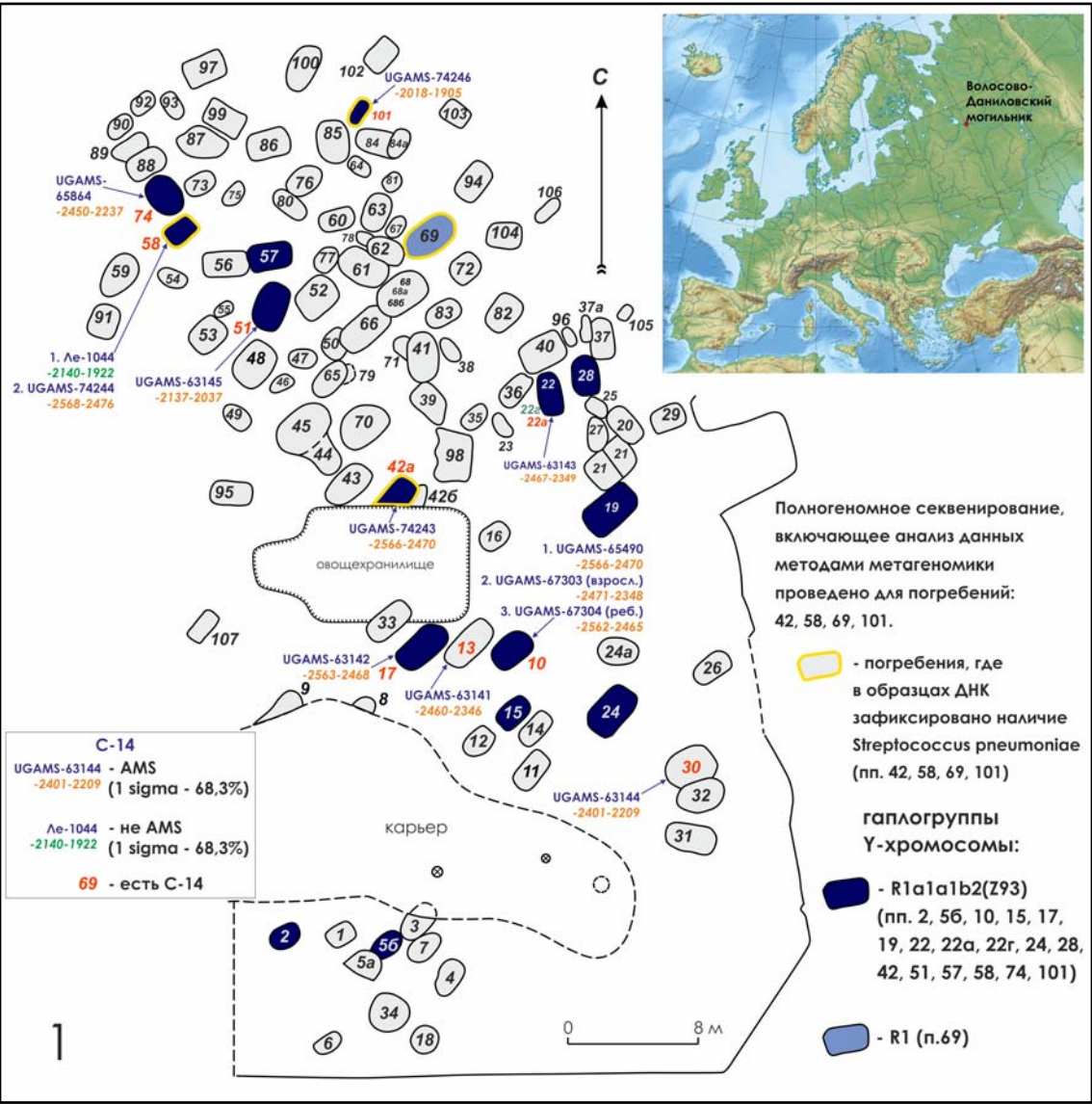


Рис. 1. 1 — Схема Волосово-Даниловского могильника.

Fig.1. 1 — Scheme of the Volosovo-Danilovskiy burial ground.

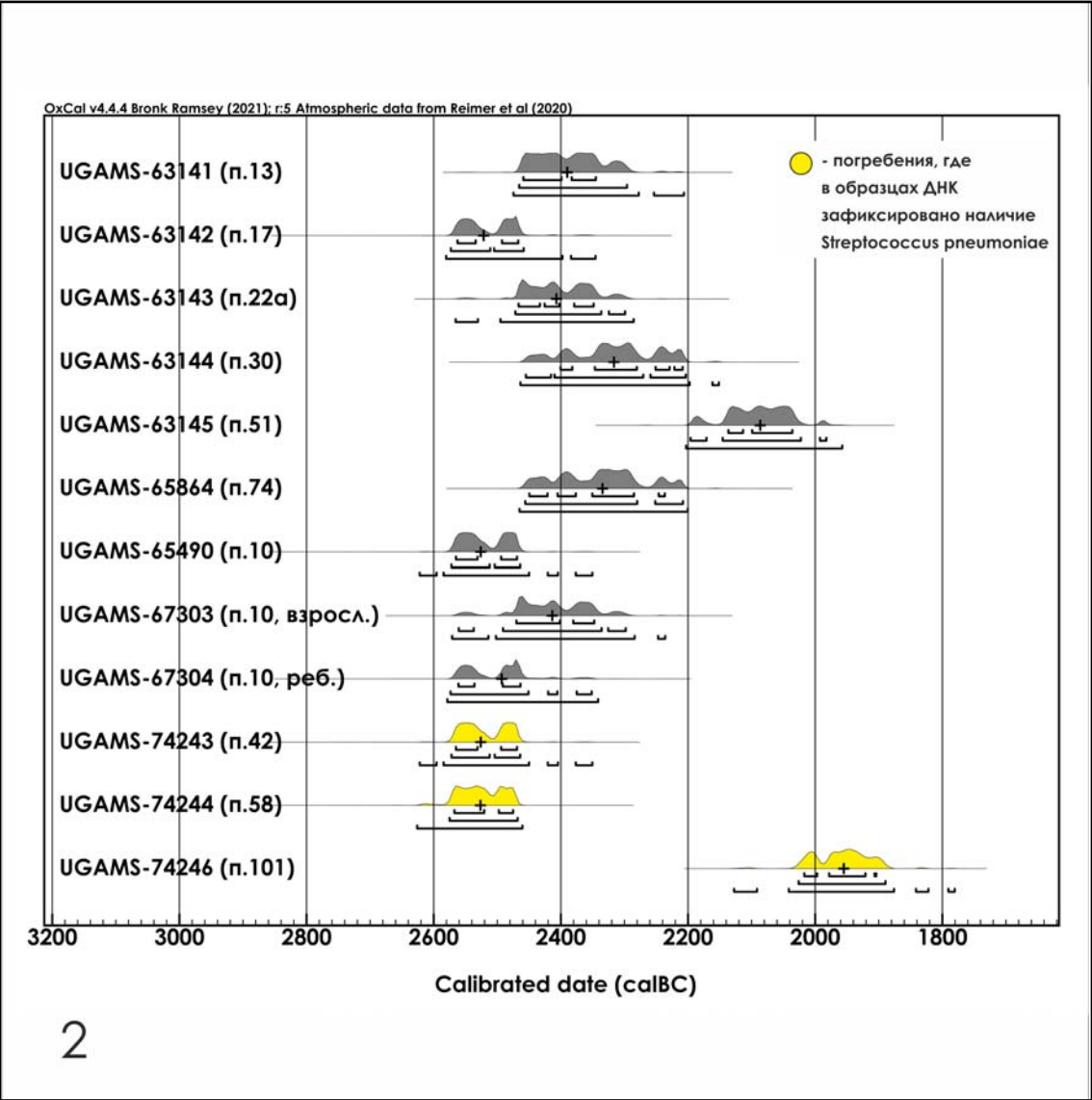
Методы исследования

В лаборатории исторической генетики МФТИ в работах по пробоподготовке образцов, выделению ДНК и приготовлению геномных библиотек был применен инновационный подход, при котором все операции выполнялись в герметичных перчаточных боксах, с замещением в них атмосферы азотом особой чистоты. Технология ранее описана (Энговатова и др. 2023; 2024; Веселовская и др. 2024).

ДНК выделялась из порошка археологического зуба массой 0,2 г, в соответствии с протоколом (Dabney et al. 2019). ДНК из одного образца выделялась несколько раз из разных

зубов. В одном боксе выделялась ДНК только из одного археологического зуба и отрицательного контрольного образца для отслеживания уровня контаминации.

В качестве следующего этапа исследования ДНК осуществлялось секвенирование нового поколения. Создание геномных библиотек проводилось с использованием набора реагентов MGI Easy Universal DNA library preparation set (Китай) (каталожный номер — BGI 100000986) по протоколу производителей набора. Концентрации полученных двухцепочечных библиотек определялись флуориметром Qubit (HS dsDNA). С применением набора MGIEasy



**Рис. 1. 2** — результаты AMS-датирования образцов костей человека из Волосово-Даниловского могильника.

**Fig.1. 2** — results of AMS dating of human bone samples from the Volosovo-Danilovsky burial ground.

Circularization Kit подготовлены одноцепочечные кольцевые библиотеки для секвенирования с последующей оценкой концентрации флуориметром Qubit одноцепочечных библиотек (ssDNA). Двухэтапный анализ длины (в парах нуклеотидов) и качества полученных библиотек (двухцепочечных) выполнялся на приборе Agilent Bioanalyzer 2100 с помощью набора реагентов High Sensitivity Kit (Agilent Technologies) по протоколу производителя. Запуск секвенирующей реакции осуществлялся на платформе MGI (набор реагентов — PE150). На всех этапах подготовки геномных библиотек из археологической ДНК для секвенирова-

ния готовились и отрицательные контроли для отслеживания контаминации. Отрицательные контрольные образцы, прошедшие все этапы пробоподготовки (выделение ДНК, синтез библиотек), не выявили следовых количеств ДНК. Анализ данных секвенирования в контексте палеогенетики человека (включая предобработку фрагментов секвенирования, выравнивание на референсный геном человека hg19, поиск генетических вариантов, идентификацию mt и Y гаплогрупп, анализ методом главных компонент и IBD) проводился в соответствии с методиками, описанными ранее (Энговатова и др. 2023; 2024; Медникова и др.

Таблица 1.

Характеристика образцов,  
впервые подвергнутых полногеномному секвенированию

Шифр	№ погр.	Пол*	Возраст *	Описание сохранности*	Инвентарь*	AMS-дата		
						Лаб. №	<sup>14</sup> C age, years BP	CalBC 68,3% (1 sigma)
1-BD-42	п. 42	М	20–40	Могилы содержала два яруса погребений (верхний – 42а; нижний – 42б). Череп мужчины 20–40 лет выброшен из п. 42б при устройстве п. 42а или ограблении захоронения.	Кремневые и костяной наконечники стрел, костяные проколки, сосуды (2)	UGAMS-74243	3990±25	-2566-2470
2-BD-58	п. 58	М	25–30	Погребение потревожено. Череп — на дне в с-з углу могилы. Предположительно, погребенный мужчина 25–30 лет лежал головой на ю-з.	Сосуд, костяная подвеска в виде клыка медведя	UGAMS-74244	4010±25	-2568-2476
4-BD-101	п. 101	М	20–30	Не потревожено. На дне сооружения лежал скелет мужчины 20–30 лет скорченно на правом боку, черепом на ю-з, лицом на ю-в.	Обломок костяного шила, каменный сверленный топор, кремневый нож, сосуд в обломках	UGAMS-74246	3600±25	-2018-1905
3-VD-69	п. 69	М	20–30	Погребение нарушено. Кости разбросаны. Погребенный мужчина 20–30 лет, вероятно, был положен скорченно на правом боку, головой на ю-з. К ю-з от погребального сооружения была захоронена собака.	Медная подвеска, сосуды и их обломки (5), медвежий клык, кремневый скребок, пронизка костяная	—	—	—

\* По: (Крайнов, Гадзяцкая 1987: 62–69).

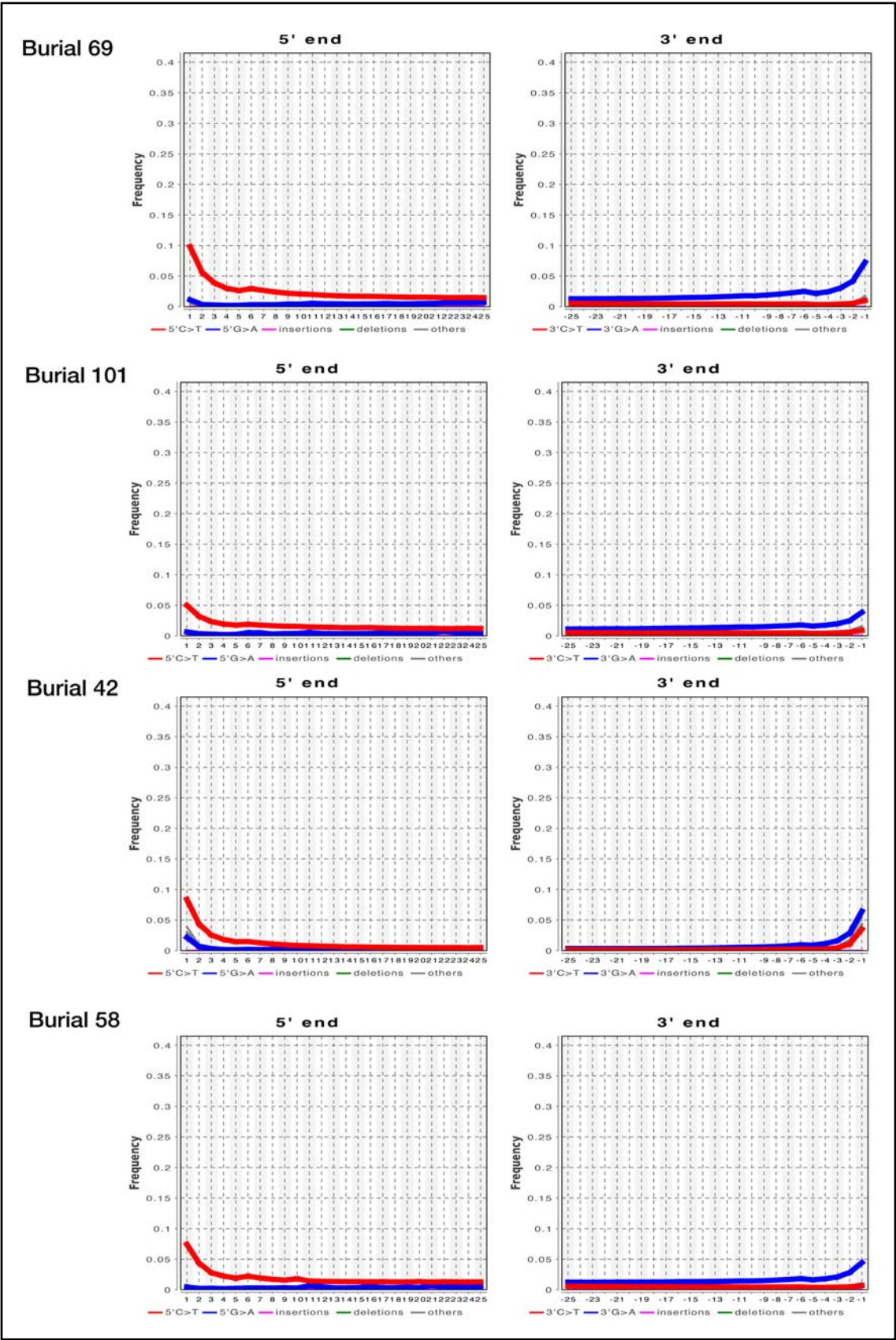
2024). Помимо этого было проведено картирование аллелей человеческого лейкоцитарного антигена (HLA, human leukocyte antigen) методикой, реализованной в пакете программ HLA\*LA (Dilthey et al. 2019). Дополнительно был проведен метагеномный анализ фрагментов секвенирования, которые не были картированы на геном человека с использованием программы kraken2, версия 2.1.4 (Wood, Lu, Langmead 2019). Диапазон поиска был задан при подготовке и запуске программы параметром ‘--standard’, что соответствует геномам человека, архей, бактерий, вирусов и искусственных векторов, применяемых в практике клонирования. Диаграммы sankey, визуализирующие результаты метагеномного анализа, построены в пакете ravian (Breitwieser, Salzberg 2020). Фрагменты секвенирования, отнесенные к *Streptococcus pneumoniae*, были отфильтрованы из общего набора и использованы для сборки участков бактериального генома (пакет SPAdes (Pribylski et al. 2020)). Множественное выравнивание полученных бактериальных последовательностей с гено-

мом *Streptococcus pneumoniae* (NCBI ref. NZ\_CP155539.1) было выполнено программой mafft (Katoh, Standley 2013).

Результаты

Исследованные образцы обнаруживают признаки деаминирования концов ДНК («усов древности», характерные для археологических образцов (табл. 3, рис. 2), и поэтому ДНК может быть отнесена к категории древней. В таблице 2 приведена оценка количественных и качественных данных результатов полногеномного секвенирования всех образцов. Средняя глубина покрытия всего генома у всех образцов составляет 2х (в среднем каждый нуклеотид ДНК прочитан 2 раза). Однако наиболее высокие показатели прочтения генома достигнуты для образцов BD-101 (2.7х) и BD-58 (2.76х). Для образца VD-69 глубина прочтения чуть ниже и составляет 1.6х. Также для образцов BD-101 и BD-58 в прочитанных данных высока доля эндогенной челове-





**Рис. 2.** Профили деамирования нуклеотидов для оценки аутентичности древней ДНК, выполненные программой DamageProfiler.

**Fig. 2.** Deamination profiles for aDNA authenticity assessment by DamageProfiler

Таблица 2.

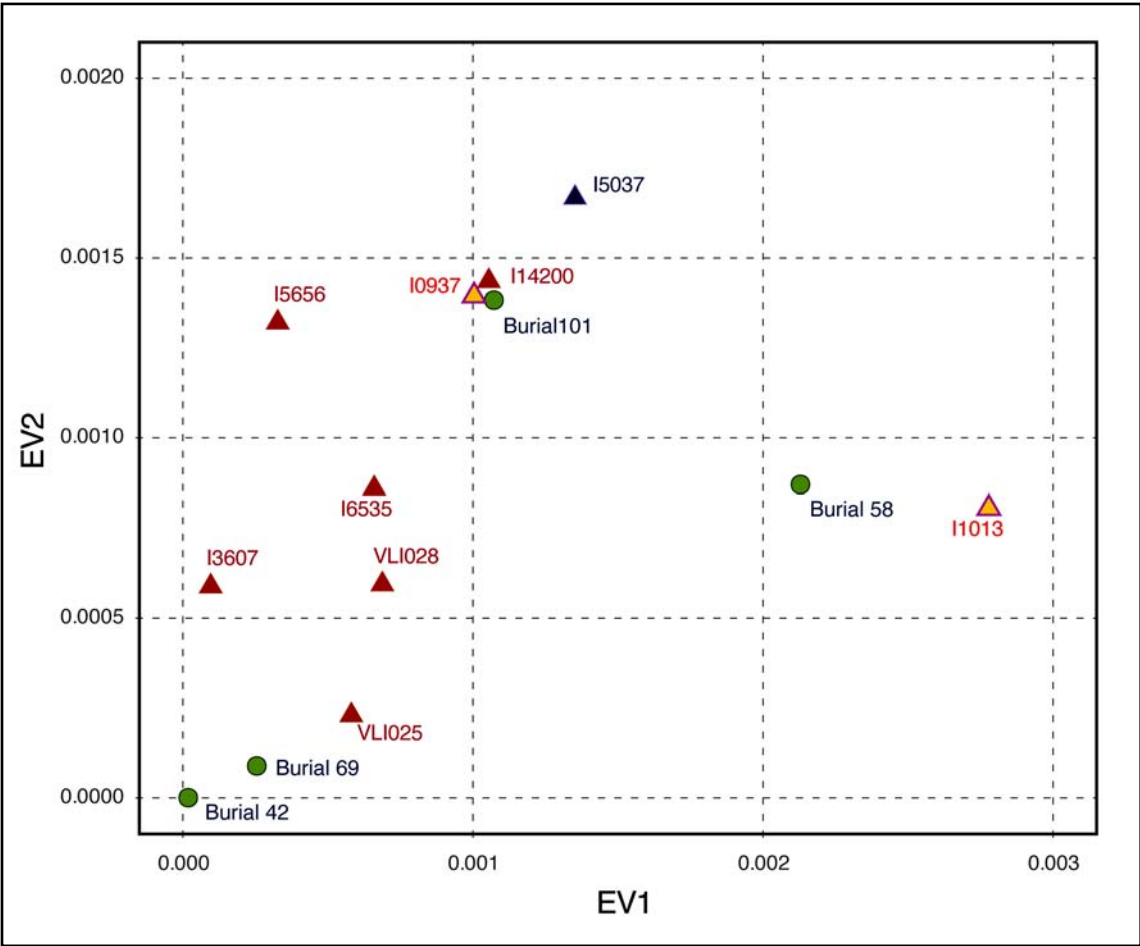
Оценка качественных и количественных данных секвенирования

Названия образцов	Общее количество прочтений	Количество картированных на геном человека прочтений	Соотношений количества картированных на геном человека к общему количеству прочтений	Средняя глубина покрытия
VD-69	349290312	97295273	50,72%	1,68 x
BD-101	466836904	125697875	69,32%	2,69 x
BD-58	304081888	98745390	72,41%	2,76 x
BD-42	257183178	103318197	20,11%	0,87 x

Таблица 3.

Характеристика материалов, показавших при анализе методом главных компонент генетическое сходство с образцами фатьяновской культуры, подвергшимися полногеномному секвенированию

№ образца	Генотип	Культура	Памятник, № погр.	Датировка	Пол	Гаплогруппы	Источник
I5037	Czech_EBA_Protounetice		Moravská Nová Ves	2300—1900 BC	М	мтK1a+150	<a href="https://amtdb.org/sample/I5037">https://amtdb.org/sample/I5037</a> Olalde et al. 2018
I14200	England_BellBeaker_highEEF	Уэссекская	«Король Стоунхенджа», «Лучник из Эймсбери»	2340—2300 BC	М	Y-хромосомная гаплогруппа – R1b1a1b1a1a (R-L151), мтK1b1a	Olalde et al. 2018
I0937	Russia_MLBA_Sintashta	Синташтинская	Каменный амбар 5, курган 4, погребение 3	2050—1650 BC	Ж	мт U5a1b1f	Narasimhan et al. 2019
I5656	Germany_BellBeaker_Ic (он же RISE 920)	Колоколовидных кубков	Irlbach, County of Straubing-Bogen, Bavaria	2500—2000 BC	?	мтT2g2	Olalde et al. 2018
I6535	Poland_BellBeaker (он же [HB0032])	Колоколовидных кубков	Kornice		М	мт U5a2b	Olalde et al. 2018
I3607	Germany_BellBeaker_Ic		Künzing-Bruck, Lkr. Deggendorf, Bavaria	ок. 4200 BP	М	Y: R-L754 (R1b) мт W3a1	Ancient DNA: <a href="https://ancientdna.info">https://ancientdna.info</a>
VLI028	Czech_BellBeaker	Колоколовидных кубков	Vlinves_4468/H246, Bohemia		М	Y: R1b1a1b1a1a2 Predicted mtDNA: J1c	<a href="https://www.exploreyourdna.com/sample/vli028/czech-republic.htm">https://www.exploreyourdna.com/sample/vli028/czech-republic.htm</a>
I1013	Russia_MLBA_Sintashta	Синташтинская	Каменный амбар 5, курган 2, погребение 10, скелет 3	Context date of 2050–1650 BCE	Ж	мт K1a+195	Narasimhan et al. 2019
VLI025	Czech_BellBeaker_oAnatolia2	Колоколовидных кубков	Vlinves_4392/H234, Bohemia		М	Y: R1b1a1b1a1a2 mtDNA: H5a2	<a href="https://www.exploreyourdna.com/sample/vli025/czech-republic.htm">https://www.exploreyourdna.com/sample/vli025/czech-republic.htm</a>



**Рис. 3.** Метод PCA. Исследованные образцы (фиолетовые кружки) на фоне образцов эпохи бронзы.

**Fig. 3.** PCA method. The studied samples (violet circles), against the background of Bronze Age samples.

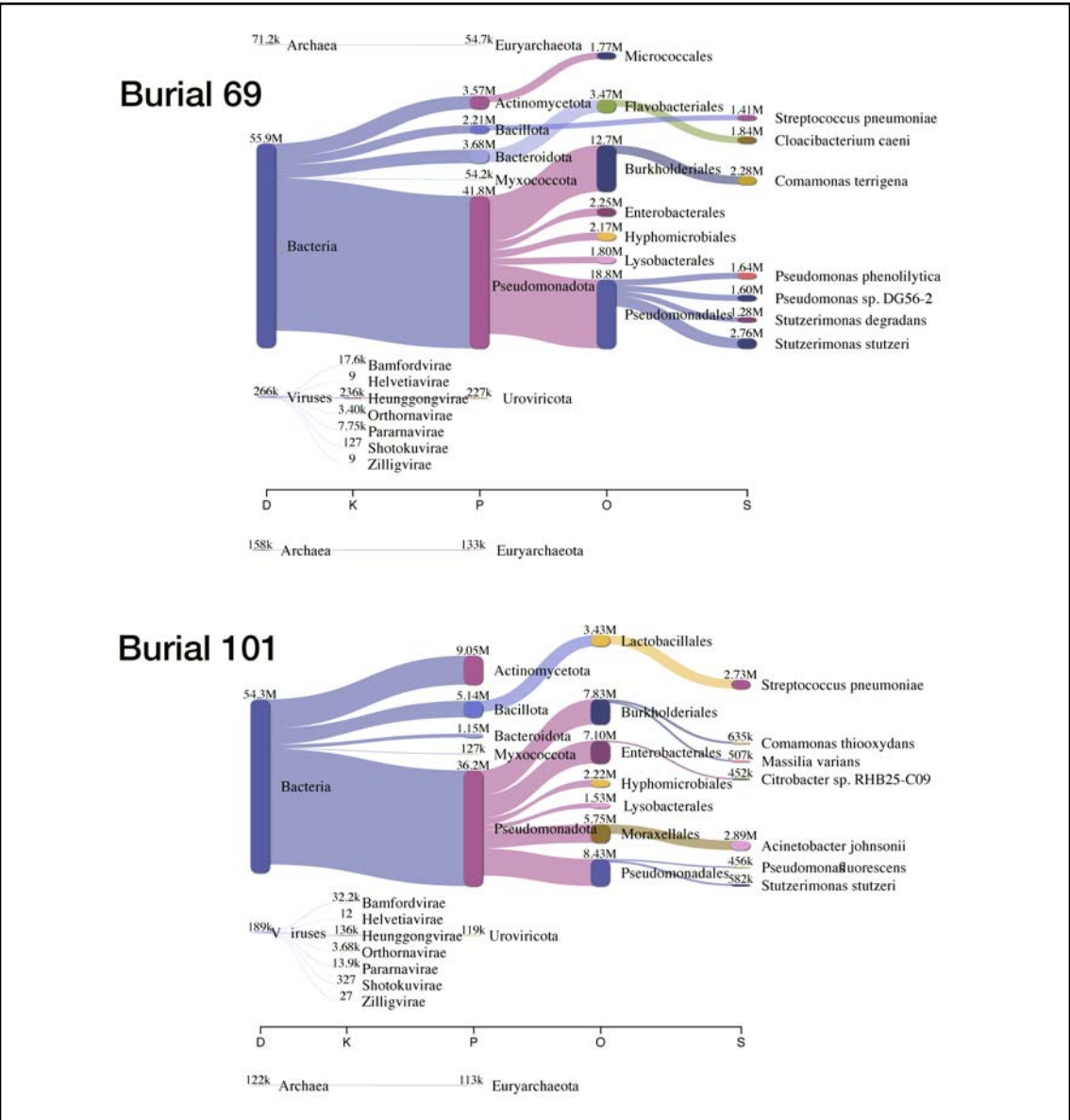
ческой ДНК. Она составляет 69% и 72% соответственно, при 50% у образца VD-69 (табл. 2).

Получены данные по митохондриальным гаплогруппам и гаплогруппам Y-хромосомы. Для образцов из погребений 101 и 42 были определены по полногеномным данным гаплогруппы R1a1 (R1a(Z93), что соответствует ранее полученным данным о присутствии у фатьяновцев исключительно этой гаплогруппы Y-хромосомы (Энговатова и др. 2023). Для мужчины из погребения 58 подтвердились данные лишь о базальной гаплогруппе Y-хромосомы при выявленном ранее на основе таргетного секвенирования субварианте R1a1 (R1a (Z93) в образце древней ДНК из костной ткани. Для образца из погребения 69 удалось идентифицировать лишь корневую гаплогруппу R1.

Мт гаплогруппы, полученные для этих четырех индивидов на основе полногеномных данных, демонстрируют большое разнообра-

зие. Гаплогруппа U, встречаемая у мужчины из погребения 58 (ее производная U5a1d2a), ранее была обнаружена в выборке из Волосово-Даниловского могильника посредством таргетного секвенирования [образец F34] (Энговатова и др. 2023). К минорной группе H, а именно субварианту H2a2a1e, из материалов этого некрополя относится погребение 101, так как ранее встречался лишь субтип H6a1a у индивида F2 (погребение 2) (Энговатова и др. 2023). Мт гаплогруппа у мужчины из погребения 69 (T1a1) впервые встречена у фатьяновцев в Волосово-Даниловском могильнике, однако иные субварианты T2a и T2b обнаруживались у других фатьяновцев (Saag et al. 2021). Гаплогруппа I1a у индивида из погребения 42 аналогична ранее встреченной у фатьяновского мужчины из могильника Воронково (образец F-49) (Энговатова и др. 2023: Табл. 3).

На первом этапе исследования после полногеномного секвенирования человеческой ДНК был применен анализ методом главных



**Рис. 4.** Диаграммы sankey, характеризующие метагеномный состав образцов.

**Fig. 4.** Sankey diagrams with metagenomic profiles of the samples.

компонент с привлечением 484 образцов эпохи бронзы из доступного репозитория Allen Ancient DNA Resource (AADR) (Mallick et al. 2023). На рисунке 3 представлены результаты, полученные при масштабировании и жесткой фильтрации сравнительных данных. Как можно видеть, фатьяновские образцы показывают выраженное сходство с материалами, относящимися к общности культур колоколовидных кубков, с территориями Чехии, Германии, Польши, Великобритании, в одном случае — с образцом преунетицкой культуры из Чехии, но также с образцами синташтинской культуры Южного Урала. Более подробная инфор-

мация об этих близких генетически материалах представлена в таблице 3. Таким образом, результаты на новом уровне подтверждают наши предшествующие выводы, впервые показавшие сходство фатьяновцев (из могильников Волосово-Даниловский и Никульдино в Ярославской области) не только с носителями культур шнуровой керамики, но и с представителями культур колоколовидных кубков из Чехии, Германии, Франции, Нидерландов), а также с носителями унетицкой культуры.

Методом IBD производился поиск фрагментов генома, идентичных по происхождению, то есть унаследованных от обще-



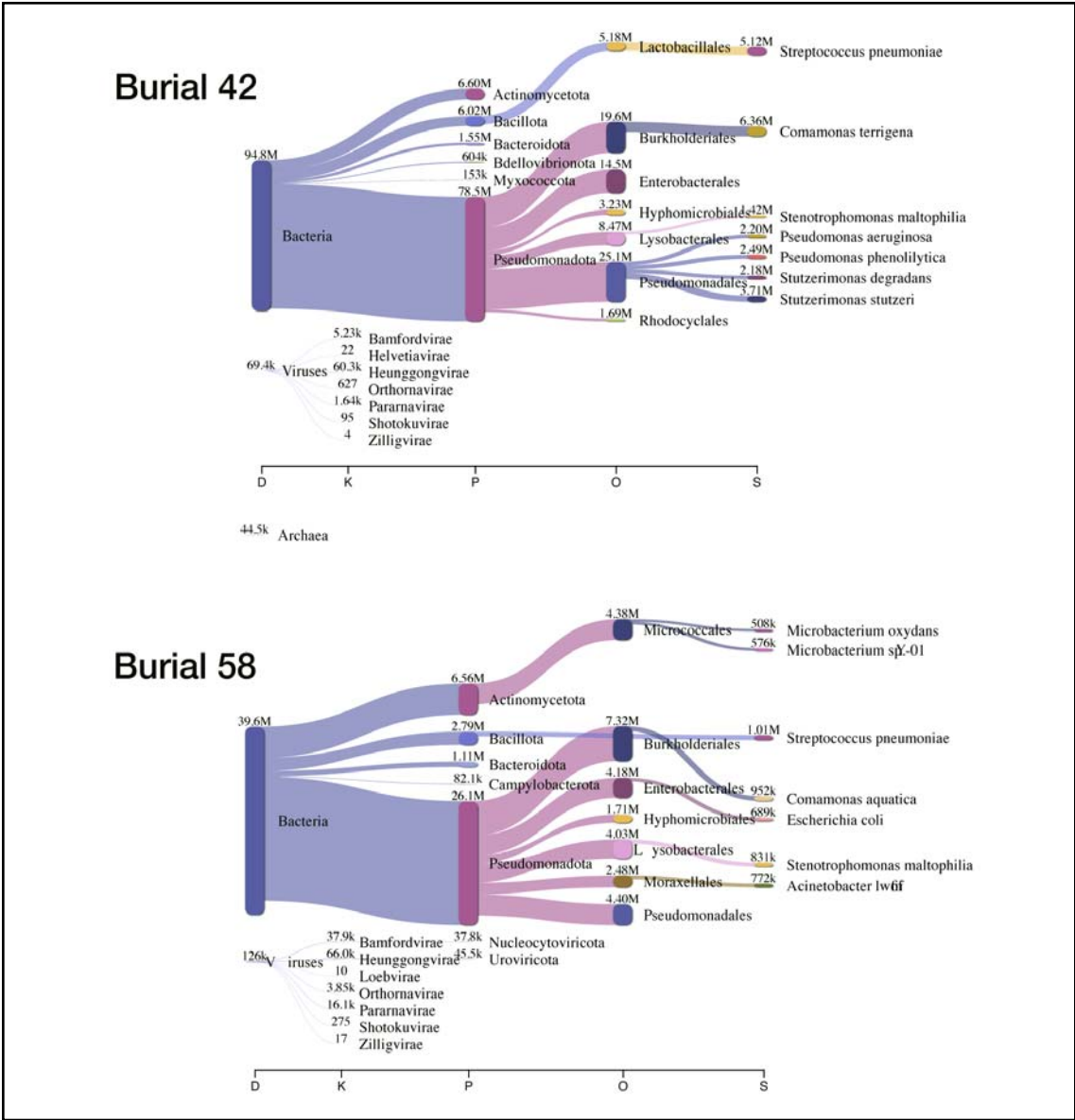


Рис. 4. Диаграммы sankey, характеризующие метагеномный состав образцов (окончание).

Fig. 4. Sankey diagrams with metagenomic profiles of the samples (end).

го предка без рекомбинации (p-value 0.001). Он выполнялся для 487 образцов, поскольку для индивида из погребения 42 было получено мало данных. По результатам этого анализа исследованные индивиды не были близкими родственниками. Но следует отметить сходство мужчин из погребения 101 Волосово-Даниловского могильника с индивидом из Германии (образец I5019, Germany\_BellBeaker\_lc) и мужчины из погребения 69 с индивидом из Скандинавии (vbj002, Sweden\_Gotland\_Vasterbjers\_PittedWare\_BattleAxe\_lc.SG).

На втором этапе была предпринята попытка идентификации потенциальных фрагментов ДНК бактерий и вирусов, возможно, сохранившихся в образцах. Проведенный анализ позволил установить потенциальное наличие генетического материала бактерий в выделенной ДНК. Диаграммы sankey, построенные по результатам анализа фрагментов секвенирования, не картированных на геном человека, приведены на рисунке 4. Наряду с микроорганизмами, которые могли быть привнесены в образец в ходе его нахождения в почве, нами были отмечено возможное при-

NZ_CP155539.1	1	.....10.....20.....30.....40.....50.....60
BD69	1	GAAGGTATGAATTGAAGCCCCAGTAAACGGCGGCCGTAACCTATAACGGTCCTAAGGTAGC
BD111	1	-----GAATTGAAGCCCCAGTAAACGGCGGCCGTAACCTATAACGGTCCTAAGGTAGC
DL42	1	GAAGCTATGAACCGAAGCCCCAGTAAACGGCGGCCGTAACCTATAACGGTCCTAAGGTAGC
DL58	1	GAAGCTATGAACCGAAGCCCCAGTAAACGGCGGCCGTAACCTATAACGGTCCTAAGGTAGC
consensus	1	gaa gaagccccagtaaacggcgccgtaactataacggtcctaaggTAGC
NZ_CP155539.1	61	.....70.....80.....90.....100.....110.....120
BD69	53	GAAATTCCTTGTTCGGGTAAGTTCCGACCCGCACGAAAGGCGTAACGATTTGGGCACTGTC
BD111	61	GAAATTCCTTGTTCAGGTAAATTCTGACCCGCACGAAAGGCGTAACGATTTGGGCGCTGTC
DL42	61	GAAATTCCTTGTTCAGGTAAATTCTGACCCGCACGAAAGGCGTAACGATTTGGGCGCTGTC
DL58	5	GAAATTCCTTGTTCGGGTAAGTTCCGACCCGCACGAAAGGCGTAACGATTTGGGCACTGTC
consensus	61	GAAATTCCTTGTTC GGTA TTT GACCCGCACGAA GGCCTAAcGA TTGGGC CTGTC
NZ_CP155539.1	121	.....130.....140.....150.....160.....170.....180
BD69	113	TCAACGAGAGACTCGGTGAAATTTTAGTACCTGTGAAGATGCAGGTTACCCGCGACAGGA
BD111	121	TCAACGAGAGATCCGGTGAATTTTAAATACCTGTGAAGATGCAGGTTACCCGCGACAGA
DL42	121	TCAACGAGAGATCCGGTGAATTTTAAATACCTGTGAAGATGCAGGTTACCCGCGACAGA
DL58	65	TCAACGAGAGACCCGGTGAATCATAGTACCTGTGAAGATGCAGGTTACCCGCGACAGGA
consensus	121	TCAACGAGAGA CGGTGAAATtTA TACCTGTGAAGATGCAGGTTACCCGCGACA GA
NZ_CP155539.1	181	.....190.....200.....210.....220.....230.....240
BD69	173	CGGAAAGACCCCATGGAGCTTTACTGCAGTTTGATATTGAGTGTCTGTACCACATGTACA
BD111	181	CGGAAAGACCCCATGGAGCTTTACTGCAGCTTGATATTGGACTTTGTATACGATTGTACA
DL42	181	CGGAAAGACCCCATGGAGCTTTACTGCAGCTTGATATTGGACTTTGTATACGATTGTACA
DL58	125	CGGAAAGACCCCATGGAGCTTTACTACAGCCTGATATTGAGGCTTTGTACGCGATGTACA
consensus	181	CGGAAAGACCCCATGGAGCTTTACTGcAG tTGATATTG T TAC TGTACA
NZ_CP155539.1	241	.....250.....260.....270.....280.....290.....300
BD69	233	GGATAGGTAGGAGCTAAGAGATCGGGACGCCAGTTTCGAAGGAGACGCTGTTGGGATAC
BD111	241	GGATAGGTGGGAGCCTAGGAAGCCGGAGCGCCAGCTTCGGTGGAGGCGCCGTTGGGATAC
DL42	241	GGATAGGTGGGAGCCTAGGAAGCCGGAGCGCCAGCTTCGGTGGAGGCGCCGTTGGGATAC
DL58	185	GGATAGGTGGGAGTTTGTGAGCCGGAGCGCCAGCTTCGGTGGAGGACACCTTTGGGATAC
consensus	241	GGATAGGT GGAG ct GA CGG CGCCAG TTCG tGGAG C c gtGGGATAC
NZ_CP155539.1	301	.....310.....320.....330.....340.....350.....360
BD69	293	TACCCCTTGTGTATGGCCACTCTAACCCAGATAGGTGATCCCTATCGGAGACAGTGTCTG
BD111	301	TACCCCTGATCGTATCGGAGTTCTAACCTGGTACCGTGATCCGGTACGGGGACAGTGTCTG
DL42	301	TACCCCTGATCGTATCGGAGTTCTAACCTGGTACCGTGATCCGGTACGGGGACAGTGTCTG
DL58	245	TACCCCTTGTGTATAGATCTCTAACCTGGTACCGTGATCCGGTACGGGGACAGTGTCTG
consensus	301	ACCCT TAT G TCTAACc g ccgTgATCcg Gg GACaGTGTCaG
NZ_CP155539.1	361	.....370.....380.....390.....400.....410.....420
BD69	353	ACGGGAGCTTTGACTGGGGCGGTGCGCTCCTAAAGGTAACGGAGGCGCCCCAAGGTTCC
BD111	361	ATGGGAGCTTTGACTGGGGCGGTGCGCTCCTAAAGGTAACGGAGGCGCCCCAAGGTTCC
DL42	361	GTGGGAGCTTTGACTGGGGCGGTGCGCTCCTAAAGGTAACGGAGGCGCCCCAAGGTTCC
DL58	305	GTGGGTAGTTTGGACTGGGGCGGTGCGCTCCTAAACAGTAACGGAGGCGCCCCAAGGTTCC
consensus	361	tGGGcAGTTTGGACTGGGGCGGTGCGCTCCTAAAGTAACGGAGGCGCCCCAAGGTTCC
NZ_CP155539.1	421	.....430.....440.....450.....460.....470.....480
BD69	413	CTCAGAATGGTTGGAAATCATTCGAGAGTGTAAGGTAAGGGAGCTTGACTGCGAGA
BD111	421	CTCAGAATGGTTGGAAATCATTCGAAGAGTGTAAGGCAGAAGGGAGCTTGACTGCGAGA
DL42	421	CTCAGAATGGTTGGAAATCATTCGAAGAGTGTAAGGCAGAAGGGAGCTTGACTGCGAGA
DL58	365	CTCAGAATGGTTGGAAATCATTCGAAGAGTGTAAGGCAGAAGGGAGCTTGACTGCGAGA
consensus	421	CTCAGAATGGTTGGAAATCATTCGaAGAGTG AAAGGcA AAGGGAGCTTGACTGCGAGA

**Рис. 5.** Множественное выравнивание реконструированных фрагментов бактериального генома *S. pneumoniae* относительно референсного генома.

**Fig. 5.** Multiple alignment of reconstructed *S. pneumoniae* genome fragments and reference genome.



	481	.....490.....500.....510.....520.....530.....540
NZ_CP155539.1	481	GCT <b>ACAACTCGAGCAGGGACGAAAGTCGGGCTTAGTGATCCGGTGGTCCGTATGGAAGG</b>
BD69	473	GCT <b>ACAACTCGAGCAGGGACGAAAGTCGGGCTTAGTGATCCGGTGGTCCGCATGGAAGG</b>
BD111	481	CTG <b>ACAACTCGAGCAGGGACGAAAGTCGGGCTTAGTGATCCGGTGGTACCGCATGGAAGG</b>
DL42	481	CTG <b>ACAACTCGAGCAGGGACGAAAGTCGGGCTTAGTGATCCGGTGGTACCGCATGGAAGG</b>
DL58	425	CCT <b>ACAACTCGAGCAGGGACGAAAGTCGGGCTTAGTGATCCGGTGGTCCGCATGGAAGG</b>
consensus	481	ACAA TCGAGCAGGGACGAAAGTCGGGCTTAGTGATCCGGTGGT CCGcATGGAAGG
	541	.....550.....560.....570.....580.....590.....600
NZ_CP155539.1	541	<b>GCCATCGCTCAACGGATAAAAGCTACCCCTGGGGATAACAGGCTTATCTCCCCAAGAGTT</b>
BD69	533	<b>GCCATCGCTCAACGGATAAAAGCTACCCCTGGGGATAACAGGCTTATCTCCCCAAGAGTC</b>
BD111	541	<b>GCCATCGCTCAACGGATAAAAGCTACCCCTGGGGATAACAGGCTTATCTCCCCAAGAGTC</b>
DL42	541	<b>GCCATCGCTCAACGGATAAAAGCTACCCCTGGGGATAACAGGCTTATCTCCCCAAGAGTC</b>
DL58	485	<b>GCCATCGCTCAACGGATAAAAGCTACCCCTGGGGATAACAGGCTGATCTCCCCAAGAGTC</b>
consensus	541	GCCATCGCTCAACGGATAAAAGCTACCCCTGGGGATAACAGGCTtATCTCCCCAAGAGTc
	601	.....610.....620.....630.....640.....650.....660
NZ_CP155539.1	601	<b>CACATCGACGGGGAGGTTTGGCACCTCGATGTCGGCTCGTCGCATCCTGGGGCTGTAGTC</b>
BD69	593	<b>CACATCGACGGGGAGGTTTGGCACCTCGATGTCGGCTCGTCGCATCCTGGGGCTGTAGTC</b>
BD111	601	<b>CACATCGACGGGGAGGTTTGGCACCTCGATGTCGGCTCATCGCATC-----</b>
DL42	601	<b>CACATCGACGGGGAGGTTTGGCACCTCGATGTCGGCTCATCGCATCCTGGGGCTGTAGTC</b>
DL58	545	<b>CACATCGACGGGGAGGTTTGGCACCTCGATGTCGGCTCATCGCATCCTGGGGCTGGAGTA</b>
consensus	601	CACATCGACGGGGAGGTTTGGCACCTCGATGTCGGCTC TCGCATCctggggctg agt
	661	.....670.....680.....690.....700.....710.....720
NZ_CP155539.1	661	<b>GGTCCCAAGGGTTGGGCTGTTTCGCCCATTAAAGCGGCACGCGAGCTGGGTTCAGAACGTC</b>
BD69	653	<b>GGTCCCAAGGGTTGGGCTGTTTCGCCCATTAAAGCGGCACGCGAGCTGGGTTCAGAACGTC</b>
BD111		-----
DL42	661	<b>GGTCCCAAGGGTTGGGCTGTTTCGCCCATTAAAGCGGTACGCGAGCTGGGTTCAGAACGTC</b>
DL58	605	<b>GGTCCCAAGGGTTGGGCTGTTTCGCCCATTAAAGCGGTACGCGAGCTGGGTTCAGAACGTC</b>
consensus	661	gggtcccaagggttgggctgttcgcccattaaagcgg acgcgagctggggtcagaacgtc
	721	.....730.....740.....750.....760.....770.....780
NZ_CP155539.1	721	<b>GTGAGACAGTTCGGTCCCTATCCGTCGCGGGCGTAGGAAATTTGAGAGGATCTGCTCCTA</b>
BD69	713	<b>GTGAGACAGTTCGGTCCCTATCCGTCGCGGGCGTTGAAATTTGAGAGGAGCTGTCCTTA</b>
BD111		-----
DL42	721	<b>GTGAGACAGTTCGGTCCCTATCCGTCGTTGGGCGCAGGAAATTTGAGAGGAGCTGTCCTTA</b>
DL58	665	<b>GTGAGACAGTTCGGTCCCTATCCGTCGTTGGGCGCAGGAAATTTGAGAGAGCTGTCCTTA</b>
consensus	721	gtgagacagttcggtcacctatccgtcg gggcg ggaatattgag ga ctg c ta
	781	.....790.....800.....810.....820.....830.....840
NZ_CP155539.1	781	<b>GTACGAGAGGACCAGAGTGGACTTACCGCTGGTGTACCAGTTGTCTTGCCAAAGGCATCG</b>
BD69	773	<b>GTACGAGAGGACCAGGATGGACTTACCGCTGGTGTACCAGTTGTCTCGCCAGAGGCATCG</b>
BD111		-----
DL42	781	<b>GTACGAGAGGACCAGGATGGACGCACCGCTGGTGTACCAGTTGTCTTGCCAAAGGCATCG</b>
DL58	725	<b>GTACGAGAGGACCAGGATGGACGCACCGCTGGTGTACCAGTTGTCTCGCCAGGAGCATCG</b>
consensus	781	gtacgagaggacc g tggac accgctgggtgtaccagttgt gcca gcatcg
	841	.....850.....860.....870.....880.....890.....900
NZ_CP155539.1	841	<b>CTGGGTAGCTATGTAGGGAAGGGATAAACGCTGAAAGCATCTAAGTGTGAAACCCACCTC</b>
BD69	833	<b>CTGGGTAGCTATGTAGGGAAGGGATAAACGCTGAAAGCATCTAAGTGTGAAAGCCACCTC</b>
BD111		-----
DL42	841	<b>CTGGGTAGCTATGTGCGGACGGGATAAGTCTGAAAGCATCTAAGCATGAAGCCCCCTC</b>
DL58	785	<b>CTGGGTAGCTACGTGCGGACGGGATAAGTCTGAAAGCAT-----</b>
consensus	841	ctgggtagcta gt gga gggataa gctgaaagcat

Рис. 5. Множественное выравнивание реконструированных фрагментов бактериального генома *S. pneumoniae* относительно референсного генома (окончание).

Fig. 5. Multiple alignment of reconstructed *S. pneumoniae* genome fragments and reference genome (end).

сутствие ДНК *Streptococcus pneumoniae*. Данный патоген человека хотя и не является преобладающим среди других микроорганизмов, обнаруженных в исследуемых образцах, тем не менее наличествует во всех четырех случа-

ях, хотя и в разных количествах, являясь, таким образом, «удачной находкой» (*incidental finding*). Однако имеющиеся у нас данные не позволяют сделать какие-либо выводы в отношении концентрации бактерий в ротовой по-

Таблица 4.  
Аллели HLA, идентифицированные в образцах

Allele	Sample			
	Burial 101	Burial 69	Burial 42	Burial 58
A1	A*03:01:11	A*24:02:01:01	A*26:01:30	A*23:19N
A2	A*34:09	A*24:02:01:01	A*26:01:30	A*23:19N
B1	B*07:245	B*07:245	B*07:02:01	B*35:131
B2	B*44:76	B*07:245	B*07:02:01	B*18:01:01:01
C1	C*03:267	C*07:323	C*01:02:01	C*07:64
C2	C*07:138	C*15:115N	C*01:02:01	C*05:04:01

лости и их способности вызывать инфекции. *S. pneumoniae* может бессимптомно существовать в дыхательных путях здоровых людей, однако при ослаблении иммунитета он вызывает инфекционные заболевания, такие как пневмония, отит и другие.

Для дальнейшего анализа нами были отобраны фрагменты секвенирования, атрибутированные как принадлежащие к данной бактерии, и на основе их была проведена сборка фрагментов ДНК, потенциально относимой к данному возбудителю. Всего удалось собрать 28 фрагментов, протяженностью от 685 до 2605 п. о. Для наилучших из них по степени сходства построено множественное выравнивание относительно референсного бактериального генома (рис. 5).

В свете анализа потенциального репертуара возбудителей инфекций было естественным попытаться провести анализ аллелей HLA, одной из важных характеристик иммунной системы, поскольку качество ДНК позволяло это сделать. Результаты анализа приведены в таблице 4.

В целом отсутствует выраженное преимущество каких-либо групп аллелей в исследованных образцах. Провести более детальный анализ (аллельные частоты HLA и разнообразие) пока не представляется возможным из-за малого количества образцов. Сравнивая полученные результаты с описанными ранее данными анализа аллелей HLA в образцах древней ДНК (Da Silva et al. 2023), следует отметить присутствие аллелей A\*24:02 и A\*26:01 у образцов 69 и 42. В указанной работе эти аллели описаны в популяциях ранних земледельцев и их потомков (EF и LF). Аллель B\*07:02 также упомянут как встречающийся в современных популяциях Германии. Аллель C\*01 также представлен в популяциях EF.

Обсуждение

Эпидемиологическая ситуация в 3-м тыс. до н. э. во многом определялась агрессивным характером этой эпохи, когда смертоносным оружием стал боевой топор, преждевременно прекращавший жизненный путь многих людей (Meyer et al. 2009; Meyer 2019; Медникова и др. 2022 и др.). Применение новых методов позволяет оценить другие риски для здоровья населения бронзового века, прежде всего связанные с распространением инфекционных заболеваний.

Ранее была выдвинута гипотеза, что в эпоху неолита наблюдался рост инфекционных заболеваний и эпидемий, обусловленный менее динамичным образом жизни и проживанием в тесном контакте с домашними животными (Wolfe et al. 2007). Исследования древней ДНК за последние 10 лет существенно дополнили эти представления, показав, в частности, сложную эпидемиологическую ситуацию 3-го тыс. до н.э., связанную с пан-евразийским распространением чумы, гепатита В и некоторых других патогенов. В частности, у неолитических земледельцев на территории современной Германии были обнаружены следы вируса гепатита В и парвовируса (Da Silva et al. 2023). Но в настоящее время не представлено доказательств крупномасштабных эпидемий в неолите (Da Silva et al. 2023). Патогенная нагрузка, вероятно, начала увеличиваться именно в бронзовом веке (по европейской терминологии) (Sikora et al. 2023).

Доказано, что в среде носителей свиты культур шнуровой керамики и боевых топоров, унетицкой культуры циркулировала мало-вирулентная чума. Случаи с территорий Эстонии и Польши относятся к середине XXV в. до н. э. и к последней четверти XXI в. до н. э. Распространение этого штамма, встреченно-

го у представителя синташтинской культуры на Урале (памятник Буланово, середина XXII в. до н. э.), независимо определяет вектор миграции на Русскую равнину и далее на восток (Rasmussen et al. 2015).

В рамках проведенного нами исследования биоинформатический анализ показал отсутствие возбудителя чумы в подвергнутых полногеномному секвенированию образцах. Но в них всех (погребения 42, 58, 69 и 101 из Волосово-Даниловского могильника) было зафиксировано наличие *Streptococcus pneumoniae*. Эта находка заслуживает особого внимания. Необходимы дальнейшие исследования образцов как из Волосово-Даниловского могильника, так и других фатьяновских памятников, в том числе для понимания масштабов распространения данного патогена у населения Русской равнины этого периода.

Используя образцы зубов человека из нескольких захоронений XVII–XIX вв. в Якутии, ранее коллектив авторов идентифицировал три патогена, в том числе *Streptococcus pneumoniae* (Theves et al. 2011). Безусловно, успех исследования этих поздних погребений был во многом обеспечен сохранностью генетического материала в условиях вечной мерзлоты.

В контексте наших результатов большой интерес вызывает опыт изучения значительно более ранних образцов из археологических раскопок.

В этой связи рассматриваются новые перспективы изучения древних стрептококков группы *Mitis* (Belman et al. 2022). *Mitis Streptococcus* — это облигатные бактерии человека, обитающие в носоглотке и ротовой полости. Авторы отмечают, что они включают как безвредные (т. н. комменсальные), так и патогенные виды, наиболее известным из которых является *Streptococcus pneumoniae* — основная причина менингита и пневмонии. Главное различие между ними обеспечивается наличием полисахаридной капсулы как главного фактора вирулентности у *S. pneumoniae*, вместе с тем присутствующего у других комменсальных видов. Древние геномы могут значительно прояснить эволюционную историю стрептококков, поскольку текущее понимание эволюционной дивергенции патогенных и нейтральных штаммов происходит из существующих в настоящее время. И не случайно эти исследователи фокусируют внимание на результатах расшифровки генома стрептококка древностью около 5700 л. н. Впрочем, для этого образца определить конкретную принадлежность было невозможно,

составные прочтения древнего метагенома не вписывались в разнообразие какого-либо конкретного существующего вида. Было определено, что в древнем метагеноме отсутствовали гены синтеза полисахаридов, неотъемлемые от формирования стрептококковой капсулы. Присутствие нескольких цинковых металло-протеаз предполагало, что адаптация к хозяину IgA1 началась, а наличие других факторов вирулентности дополнительно подразумевало развитие тесных взаимодействий хозяина и микроба, хотя отсутствие капсулы означало неспособность вызывать инвазивное заболевание. Это недавнее исследование подтвердило наличие рода *Streptococcus* среди древнего метагенома, выделенного другими авторами, но не смогло соотнести результаты секвенирования с контекстом существующего сегодня разнообразия конкретных видов, что подразумевает вероятную смесь видов стрептококков группы *Mitis*. Предполагается, что локус капсульного полисахарида мог быть импортирован в группу *Mitis* позднее, чем 5700 лет назад. Самое главное, что независимо подтвердилось наличие рода *Streptococcus* среди древнего метагенома, открытое другими авторами (Jensen et al. 2019).

Еще ранее было установлено, что непосредственным общим предком кластера *pneumoniae* — *mitis* — *pseudopneumoniae* была бактерия, похожая на современный пневмококк, со всеми свойствами, связанными с вирулентностью (Kilian et al. 2008). Одно из этих свойств, протеаза IgA1, предположительно развилось путем дупликации гена в ответ на появление подкласса иммуноглобулина A1 (IgA1) очень давно, у общего предка человека и шимпанзе 6–7 млн лет назад. Подкласс IgA1 стал основным медиатором адаптивного иммунитета в верхних дыхательных путях, единственной среде обитания этих бактерий, и предположительно оказал на них сильное селекционное давление.

Вместе с тем отметим, что, хотя *Streptococcus pneumoniae* считается сугубо «человеческим» патогеном, он был встречен в эпителиях современного домашнего скота (Ginders et al. 2017). В свете полученных нами результатов актуальным представляется вопрос, с чем связано наличие этого патогена в сообществе людей, захороненных в Волосово-Даниловском могильнике. Важен факт того, что он найден как в ранних, так и в поздних погребениях. Данных еще явно недостаточно для обоснованных выводов, однако поставить вопрос о тесных контактах людей и животных в среде носителей культур бронзового

века можно. Необходимо обратить внимание как на природную среду, которая могла способствовать ослаблению иммунитета, так и, возможно, на вопросы содержания животных в непосредственной близости от человека. Безусловно, этот аспект требует отдельного рассмотрения.

Наконец, мы обращаемся к уникальной находке и уникальному исследованию, которое, собственно, и представляет самое раннее свидетельство распространения *Streptococcus sp.*

Речь идет об обнаружении куска пережеванной березовой смолы на стоянке эпохи неолита на юге Дании (Jensen et al. 2019). Этот артефакт содержал древнюю ДНК человека исключительно хорошей сохранности, что позволило не только выполнить полногеномное секвенирование, но также найти и микробную ДНК, запечатлевшую состав микробиома ротовой полости человека, который жевал эту смолу. Радиоуглеродное датирование образца определило прямую дату 5858–5661 кал. ВР (GrM-13305;  $5007 \pm 11$ ), т. е. ассоциируется с периодом неолита в этом регионе. Был определен женский пол индивида, который жевал эту смолу, и даже ее фенотипические признаки: темная кожа, темно-каштановые волосы и голубые глаза. Вдобавок эта женщина была неустойчива к лактозе. По результатам РСА, по происхождению она принадлежала общности западных охотников-собирателей (WHG), следы генетического наследия неолитических земледельцев Европы у нее не обнаружены. При характеристике микробиома ее ротовой полости были идентифицированы несколько видов группы стрептококков *Mitis*, в том числе *Streptococcus viridans* и *Streptococcus pneumoniae*, что может свидетельствовать о распространении данного патогена в неолитических популяциях.

Исследования более поздних, средневековых образцов (Warinner et al. 2014) также показали наличие *S. pneumoniae* в микробиоме ротовой полости.

Возвращаясь к материалам эпохи бронзы, мы должны подчеркнуть, что миграции центральноевропейского населения в восточном направлении (носители культур шнуровой керамики и колоколовидных кубков) неизбежно затрагивали балтийский регион, где, возможно, с эпохи неолита в популяциях человека был распространен *Streptococcus pneumoniae*. Поэтому его обнаружение у представителей фатьяновского населения представляется вполне закономерным явлением.

## Закключение

Полногеномное секвенирование образцов древней ДНК не только позволяет уточнить вопросы происхождения населения, но и охарактеризовать особенности иммунной системы и заболеваемости этих людей. В данной статье мы вновь обратились к материалам крупнейшего погребального памятника фатьяновской археологической культуры — Волосово-Даниловского могильника, отчасти изученного нами ранее. Впервые обсуждаются результаты высокопроизводительного анализа древней ДНК четырех образцов, полученных из зубов мужчин в погребениях 42, 58, 69, 101, отражающих достаточно широкий хронологический диапазон, свойственный для захоронений в этом некрополе.

Для образцов из погребений 101 и 42 были предсказаны гаплогруппы R1a1 (R1a(Z93)), что соответствовало предшествующим наблюдениям об исключительном ее распространении у фатьяновцев и доминирующем — у носителей культур шнуровой керамики. Но встречающиеся мт гаплогруппы весьма разнообразны (U5a1d2a, H2a2a1e, T1a1, I1a).

Анализ методом IBD показал, что эти вперые исследованные фатьяновские мужчины не были близкими родственниками. Но двое из них, по-видимому, были связаны общностью происхождения с обитателями более западных территорий и несли фрагменты генома, унаследованные от общего предка без рекомбинации. Для фатьяновского мужчины из погребения 101 такой возможный родственник найден в среде культуры колоколовидных кубков из Германии (образец I5019, археологический памятник Кюнциг Брук в Баварии, с широкой датой 2500–2000 л. до н. э., с мт гаплогруппой K1b1), для мужчины из погребения 69 показано сходство с индивидом культуры боевых топоров из Швеции (образец vbj002, памятник Västberjärs, Gothem, датировка 4707 л. н., мт гаплогруппа U5b2a2).

Кроме того, биоинформатический анализ с использованием РСА подтверждает генетическое сходство этих фатьяновских мужчин преимущественно с носителями культур колоколовидных кубков с территорий Чехии, Германии, Польши, Великобритании, в одном случае — с образцом преунетичкой культуры из Чехии, но также с образцами синташтинской культуры Южного Урала.

Новый важный аспект, реализованный в нашем исследовании, — идентификация фрагментов ДНК бактерий и вирусов в отсек-

венированных образцах. Этот анализ позволил установить потенциальное наличие генетического материала бактерий в выделенной ДНК. Кроме микроорганизмов, скорее всего привнесенных в образец из почвы захоронения, во всех четырех погребениях нами было отмечено возможное присутствие древней ДНК *Streptococcus pneumoniae*. Этот возбудитель принадлежит к облигатным бактериям человека, заселяющим верхние дыхательные пути, в том числе носоглотку и ротовую полость, и в случае ослабленного иммунитета способным вызывать инфекции, такие как пневмония и отит. До настоящего момента существует единственный наиболее ранний пример идентификации древней ДНК стрептококка в археологическом образце — куске березовой смолы, побывавшем в ротовой полости женщины эпохи неолита с территории Дании, жившей в 4-м тыс. до н. э. В нашей

работе впервые продемонстрирована возможность изучения этого возбудителя бактериальной инфекции, определенного в образцах зубов человека. Выявление *Streptococcus pneumoniae* у представителей фатьяновской культуры позволяет предположить существование распространения этого возбудителя в популяциях данного исторического периода. Сохранность древней бактериальной ДНК, возможно, обусловлена климатическими условиями региона и дает основания для дальнейших исследований бактерий и вирусов в древних популяциях человека.

Высокое качество полученной ДНК позволило идентифицировать аллели лейкоцитарного антигена человека (HLA). Их спектр довольно разнообразен, хотя многие из обнаруженных аллелей описаны ранее как для древних, так и для современных европейских популяций.

## Литература

- Веселовская и др. 2024: Веселовская Е.В., Рашковская Ю.В., Демин А.С., Мустафин Х.Х., Альборова И.Э. 2024. Антропология и генетика погребения 93 Тольёнского могильника. Удмуртия, половинская археологическая культура. *Генетика*. Т. 60. № 6, 92–105. Doi 10.31857/S0016675824060096.
- Крайнов Д.А., Гадзяцкая О.С. 1987. *Фатьяновская культура. Ярославское Поволжье*. Москва: Наука.
- Медникова и др. 2022: Медникова М.Б., Мустафин Х.Х., Альборова И.Э., Энгватова А.В. 2022. Прижизненные травмы скелета у носителей фатьяновской культуры в свете данных археологии и генетики. *Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология* (1), 86–101. DOI: 10.32521/2074-8132.2022.1.086-101
- Медникова и др. 2024: Медникова М.Б., Канапин А.А., Самсонова А.А., Моргунова Н.Л. 2024. Между Волгой и Уралом: о родственных связях абашевско-синташтинского населения эпохи бронзы в свете данных генетики. *Вестник археологии, антропологии и этнографии* (4), 184–198.
- Энгватова и др. 2023: Энгватова А. В., Альборова И.Э., Мустафин Х. Х., Луньков В. Ю., Лунькова Ю.В., Канапин А. А., Самсонова А. А., Медникова М.Б. 2023. Древняя ДНК носителей фатьяновской и абашевской культур (к вопросу о миграциях населения эпохи бронзы в лесной полосе на Русской равнине). *Stratum plus* (2), 207–228.
- Энгватова и др. 2024: Энгватова А.В., Мустафин Х.Х., Альборова И.Э., Канапин А.А., Самсонова А.А., Медникова М.Б. 2024. «Забывшее дитя» или передовой отряд? О связи населения фатьяновской и средневолжской абашевской культур в свете данных секвенирования древней ДНК. *Stratum plus* (2), 227–250.
- Belman et al. 2022: Belman S., Chaguzha C., Kumar N., Lo S., Bentley S.D. 2022. A new perspective on ancient Mitis group streptococcal genetics. *Microbial Genomics* (8:000753), 1–13.
- Breitwieser FP, Salzberg SL. 2020. Pavian: interactive analysis of metagenomics data for microbiome studies and pathogen identification. *Bioinformatics* 36 (4), 1303–1304. Doi: 10.1093/bioinformatics/btz715.
- Da Silva et al. 2023: da Silva N.A., Özer O., Haller M. ... Krause-Kyora B. 2023. Admixture as a source for HLA variation in Neolithic European farming communities *bioRxiv* .(08.23), 554285. Doi: <https://doi.org/10.1101/2023.08.23.554285>
- Dabney J., Meyer M. 2019. Extraction of Highly Degraded DNA from Ancient Bones and Teeth. *Ancient DNA. Methods in Molecular Biology* V, 25–29. doi 10.1007/978-1-4939-9176-1\_4
- Dilthey et al. 2019: Dilthey A.T., Mentzer A.J., Carapito R., Cutland C., Cereb N., Madhi S.A., Rhie A., Koren S., Bahram S., McVean G., Phillippy A.M. 2019. HLA\*LA-HLA typing from linearly projected graph alignments. *Bioinformatics* 35 (21), 4394–4396. Doi: 10.1093/bioinformatics/btz235. PMID: 30942877; PMCID: PMC6821427.
- Ginders et al. 2017: Ginders M., Leschnik M., Künzel F., Kampner D., Mikula C., Steindl G., Eichhorn I., Feßler A.T., Schwarz S., Spersger J., Loncaric I. 2017. Characterization of *Streptococcus pneumoniae* isolates from Austrian companion animals and horses. *Acta Vet Scand*. Nov. 14; 59 (1): 79. Doi: 10.1186/s13028-017-0348-2. PMID: 29137652; PMCID: PMC5686899.
- Jensen et al. 2016: Jensen A., Scholz C.F.P., Kilian M. 2016. Re-evaluation of the taxonomy of the Mitis group of the genus *Streptococcus* based on whole genome phylogenetic analyses, and proposed reclassification of *Streptococcus dentisani* as *Streptococcus oralis* subsp. *Dentisani* comb. nov., *Streptococcus tigurinus* as *Streptococcus oralis* subsp. *tigurinus* comb. nov., and *Streptococcus ligofermentans* as a later synonym of *Streptococcus cristatus*. *International Journal of Systematics and Evolutionary Microbiology* 66, 4803–4820.
- Jensen et al. 2019: Jensen Z., Niemann J., Højholt Iversen K. ... Schroeder H.A. 2019. 5700 year-old human genome and oral microbiome from chewed birch pitch.



- Nature Communications* 10 (5520), 1–10.
- Katoh et al. 2013: Katoh K., Standley D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30 (4), 772–780. Doi: 10.1093/molbev/mst010.
- Kilian et al. 2008: Kilian M., Poulsen K., Blomqvist T., Havarstein L.S., Bek-Thomsen M., et al. 2008. Evolution of *Streptococcus pneumoniae* and Its Close Commensal Relatives. *PLoS ONE* 3 (7), e2683.
- Mallick et al. 2024: Mallick S., Micco A., Mah M., Ringbauer H. et al. 2024. The Allen Ancient DNA Resource (AADR): A curated compendium of ancient human genomes. *bioRxiv* [Preprint]. 2023 DOI: 10.1101/2023.04.06.535797. Update in: *Sci Data*. 2024 Feb 10 11 (1), 182.
- Meyer Ch. 2019. *Collective Violence in the Neolithic of Central Europe. The Analysis of Human Skeletal Remains from Complex Burial Features*. Dissertation to obtain the degree Ph.D in the Department of Biology, Johannes Gutenberg Universität Mainz.
- Meyer et al. 2009: Meyer Ch., Brandt G., Haak W., Ganslmeier R.A., Meller H., Alt K.W. 2009. The Eulau eulogy: Bioarchaeological interpretation of lethal violence in Corded Ware multiple burials from Saxony-Anhalt, Germany. *Journal of Anthropological Archaeology* 28, 412–423.
- Mühlemann et al. 2018: Mühlemann B., Jones T.C., Damgaard P. et al. 2018. Ancient hepatitis B viruses from the Bronze Age to the Medieval period. *Nature* 557, 418–423 Doi.org/10.1038/s41586-018-0097-z
- Narasimhan V. et al. 2019. The formation of human populations in South and Central Asia. *Science* 365, 1–18. Doi: 10.1126/science.aat7487
- Olalde I. et al. 2018. The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe. *Nature* 555 (7695), 190–196.
- Ortner D.J. 2003. Identification of pathological conditions in human skeletal remains. 2nd ed. London: London Academic Press.
- Prijbelski et al. 2020: Prijbelski A., Antipov D., Meleshko D., Lapidus A., Korobeynikov A. 2020. Using SPAdes De Novo Assembler. *Current Protocols in Bioinformatics* 70 (1), e102. Doi: 10.1002/cpbi.102. PMID: 32559359.
- Rasmussen et al. 2015: Rasmussen S., Allentoft M.E., Nielsen R. et al. 2015. Early Divergent Strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 Years Ago. *Cell* 163 (3), 571–582.
- Saag et al. 2020: Saag L., Vasilyev S. V., Varul L. ... Metspalu M. 2020. Genetic ancestry changes in Stone to Bronze Age transition in the East European plain. *Evolutionary biology*. Doi:10.1101/2020.07.02.184507.
- Sikora et al. 2023: Sikora M., Canteri E., Fernandez Guerra A., ... Willerslev E. 2023. The landscape of ancient human pathogens in Eurasia from the Stone Age to historical times. *bioRxiv*. 2023. p. 2023.10.06.561165. Available from: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2023.10.06.561165v1>.
- Theves et al. 2011: Theves C., Senescau A., Vanin S. ... Grubézy E. 2011. Molecular Identification of Bacteria by Total Sequence Screening: Determining the Cause of Death in Ancient Human Subjects. *PLoS ONE* (6(7)), e21733. Doi:10.1371/journal.pone.0021733
- Wolfe et al. 2007: Wolfe N.D., Dunavan C.P., Diamond J. 2007. Origins of major human infectious diseases. *Nature* 447, 279–283.
- Wood et al. 2019: Wood D.E., Lu J., Langmead B. 2019. Improved metagenomic analysis with Kraken 2. *Genome Biol.* 20 (1) 257. Doi: 10.1186/s13059-019-1891-0.

## References

- Veselovskaia, E. V., Rashkovskaia, Yu. V., Demin, A. S., Mustafin, Kh. Kh., Alborova, I. E. 2024. In *Genetika (Genetics)* 60 (6), 92–105. Doi 10.31857/S0016675824060096 (in Russian).
- Krainov, D. A., Gadziatskaia, O. S. 1987. *Fat'ianovskaia kul'tura. Iaroslavskoe Povolzh'e (Fatyanovo Culture: Yaroslavl Volga Region)*. Moscow: "Nauka" Publ. (in Russian).
- Mednikova, M. B., Mustafin, Kh. Kh., Alborova, I. E., Engovatova, A. V. 2022. In *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya XXIII (Antropologiya) (Bulletin of the Moscow University. Series XXIII: Anthropology)* (1), 86–101. DOI: 10.32521/2074-8132.2022.1.086-101 (in Russian).
- Mednikova, M. B., Kanapin, A. A., Samsonova, A. A., Morgunova, N. L. 2024. In *Vestnik arkhologii, antropologii i etnografii (Bulletin of Archaeology, Anthropology and Ethnography)* (4), 184–198 (in Russian).
- Engovatova, A. V., Alborova, I. E., Mustafin, Kh. Kh., Lun'kov, V. Yu., Lun'kova Yu.V., Kanapin, A. A., Samsonova, A. A., Mednikova, M. B. 2023. In *Stratum plus. Arkheologiya i kul'turnaya antropologiya (Stratum plus. Archaeology and Cultural Anthropology)* (2), 207–228 (in Russian).
- Engovatova, A. V., Mustafin, Kh. Kh., Alborova, I. E., Kanapin, A. A., Samsonova, A. A., Mednikova, M. B. 2024. In *Stratum plus. Arkheologiya i kul'turnaya antropologiya (Stratum plus. Archaeology and Cultural Anthropology)* (2), 227–250 (in Russian).
- Belman, S., Chaguz, C., Kumar, N., Lo, S., Bentley, S. D. 2022. A new perspective on ancient Mitis group streptococcal genetics. *Microbial Genomics* (8:000753), 1–13.
- Breitwieser, F.P., Salzberg, S.L. 2020. Pavian: interactive analysis of metagenomics data for microbiome studies and pathogen identification. *Bioinformatics* 36 (4), 1303–1304. Doi: 10.1093/bioinformatics/btz715.
- da Silva, N. A., Özer, O., Haller, M. ... Krause-Kyora, B. 2023. Admixture as a source for HLA variation in Neolithic European farming communities *bioRxiv*.(08.23), 554285. Doi: <https://doi.org/10.1101/2023.08.23.554285>.
- Dabney, J., Meyer, M. 2019. Extraction of Highly Degraded DNA from Ancient Bones and Teeth. *Ancient DNA. Methods in Molecular Biology* V, 25–29. doi 10.1007/978-1-4939-9176-1\_4.
- Dilthey, A. T., Mentzer, A. J., Carapito, R., Cutland, C., Cereb, N., Madhi, S. A., Rhie, A., Koren, S., Bahram, S., McVean, G., Phillippy, A. M. 2019. HLA\*LA-HLA typing from linearly projected graph alignments. *Bioinformatics* 35 (21), 4394–4396. Doi: 10.1093/bioinformatics/btz235. PMID: 30942877; PMCID: PMC6821427.
- Ginders, M., Leschnik, M., Künzel, F., Kampner, D., Mikula, C., Steindl, G., Eichhorn, I., Feßler, A. T., Schwarz, S., Sperger, J., Loncaric, I. 2017. Characterization of *Streptococcus pneumoniae* isolates from Austrian companion animals and horses. *Acta Vet Scand.* Nov. 14; 59 (1): 79. Doi: 10.1186/s13028-017-0348-2. PMID: 29137652; PMCID: PMC5686899.
- Jensen, A., Scholz, C. F. P., Kilian, M. 2016. Re-evaluation of the taxonomy of the Mitis group of the genus *Streptococcus* based on whole genome phylogenetic analyses, and proposed reclassification of *Streptococcus dentisani* as *Streptococcus oralis* subsp. *Dentisani* comb. nov., *Streptococcus tigurinus* as *Streptococcus oralis* subsp. *tiguri-nus* comb. nov., and *Streptococcus ligofermentans* as a later synonym of *Streptococcus cristatus*. *International Journal of Systematics and Evolutionary Microbiology* 66, 4803–4820.



## №2. 2025

- Jensen, Z., Niemann, J., Højholt Iversen, K. ... Schroeder, H. A. 2019. 5700 year-old human genome and oral microbiome from chewed birch pitch. *Nature Communications* 10 (5520), 1-10. Doi: 10.1093/molbev/mst010.
- Katoh, K., Standley, D. M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30 (4), 772-780. Doi: 10.1093/molbev/mst010.
- Kilian, M., Poulsen, K., Blomqvist, T., Havarstein, L. S., Bek-Thomsen, M., et al. 2008. Evolution of *Streptococcus pneumoniae* and Its Close Commensal Relatives. *PLoS ONE* 3 (7), e2683.
- Mallick, S., Micco, A., Mah, M., Ringbauer, H., et al. 2024. The Allen Ancient DNA Resource (AADR): A curated compendium of ancient human genomes. *bioRxiv* [Preprint]. 2023 DOI: 10.1101/2023.04.06.535797. Update in: *Sci Data*. 2024 Feb 10 11 (1), 182.
- Meyer, Ch. 2019. *Collective Violence in the Neolithic of Central Europe. The Analysis of Human Skeletal Remains from Complex Burial Features*. Dissertation to obtain the degree Ph.D in the Department of Biology, Johannes Gutenberg Universität Mainz.
- Meyer, Ch., Brandt, G., Haak, W., Ganslmeier, R. A., Meller, H., Alt, K. W. 2009. The Eulau eulogy: Bioarchaeological interpretation of lethal violence in Corded Ware multiple burials from Saxony-Anhalt, Germany. *Journal of Anthropological Archaeology* 28, 412-423.
- Mühlemann, B., Jones, T. C., Damgaard, P., et al. 2018. Ancient hepatitis B viruses from the Bronze Age to the Medieval period. *Nature* 557, 418-423 Doi.org/10.1038/s41586-018-0097-z.
- Narasimhan, V., et al. 2019. The formation of human populations in South and Central Asia. *Science* 365, 1-18. Doi: 10.1126/science.aat7487.
- Olalde, I., et al. 2018. The Beaker Phenomenon and the Genomic Transformation of Northwest Europe. *Nature* 555 (7695), 190-196.
- Ortner, D. J. 2003. Identification of pathological conditions in human skeletal remains. 2nd ed. London: London Academic Press.
- Prijbelski, A., Antipov, D., Meleshko, D., Lapidus, A., Korobeynikov, A. 2020. Using SPAdes De Novo Assembler. *Current Protocols in Bioinformatics* 70 (1), e102. Doi: 10.1002/cpbi.102. PMID: 32559359.
- Rasmussen, S., Allentoft, M. E., Nielsen, R., et al. 2015. Early Divergent Strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 Years Ago. *Cell* 163 (3), 571-582.
- Saag, L., Vasilyev, S. V., Varul, L. ... Metspalu, M. 2020. Genetic ancestry changes in Stone to Bronze Age transition in the East European plain. *Evolutionary biology*. Doi:10.1101/2020.07.02.184507.
- Sikora, M., Canteri, E., Fernandez Guerra, A., ... Willerslev, E. 2023. The landscape of ancient human pathogens in Eurasia from the Stone Age to historical times. *bioRxiv*. 2023. p. 2023.10.06.561165. Available from: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2023.10.06.561165v1>.
- Theves, C., Senescau, A., Vanin, S. ... Grubézy, E. 2011. Molecular Identification of Bacteria by Total Sequence Screening: Determining the Cause of Death in Ancient Human Subjects. *PLoS ONE* (6(7)), e21733. Doi:10.1371/journal.pone.0021733.
- Wolfe, N. D., Dunavan, C. P., Diamond, J. 2007. Origins of major human infectious diseases. *Nature* 447, 279-283.
- Wood, D. E., Lu, J., Langmead, B. 2019. Improved metagenomic analysis with Kraken 2. *Genome Biol.* 20 (1) 257. Doi: 10.1186/s13059-019-1891-0.

Статья поступила в номер 31 марта 2025 г.

**Asya Engovatova** (Moscow, Russian Federation). Candidate of Historical Sciences. Institute of Archaeology of the Russian Academy of Sciences<sup>1</sup>.

**Asya Engovatova** (Moscova, Rusia). Candidat în științe istorice. Institutul de arheologie al Academiei de Științe a Rusiei..

**Энговатова Ася Викторовна** (Москва, Россия). Кандидат исторических наук. Институт археологии Российской академии наук.

**E-mail:** engov@mail.ru

**ORCID:** 0000-0003-3109-2764

**Alexander Kanapin** (Saint Petersburg, Russian Federation). PhD. Institute of Translational Biomedicine, St. Petersburg State University<sup>2</sup>.

**Alexander Kanapin** (Sankt Petersburg, Rusia). PhD. Institutul al medicinei translationale, Universitatea de Stat din Sankt Petersburg.

**Канапин Александр Артурович** (Санкт-Петербург, Россия). PhD. Институт трансляционной биомедицины.

**E-mail:** a.kanapin@gmail.com

**ORCID:** 0000-0001-9802-5297

**Anastasia Samsonova** (Saint Petersburg, Russian Federation). PhD. Institute of Translational Biomedicine, St. Petersburg State University<sup>3</sup>.

**Anastasia Samsonova** (Sankt Petersburg, Rusia). PhD. Institutul al medicinei translationale, Universitatea de Stat din Sankt Petersburg.

**Самсонова Анастасия Александровна** (Санкт-Петербург, Россия). PhD. Институт трансляционной биомедицины, СПбГУ.

**E-mail:** a.a.samsonova@gmail.com

**ORCID:** 0000-0002-9353-9173

**Kharis Mustafin** (Moscow, Russian Federation). Candidate of Technical Sciences. Moscow Institute of Physics and Technology<sup>4</sup>.

**Kharis Mustafin** (Moscova, Rusia). Candidat în științe tehnice. Institutul fizico-tehnic din Moscova.

**Мустафин Харис Харрасович** (Москва, Россия). Кандидат технических наук. Московский физико-технический институт.

**E-mail:** kh-mstf@yandex.ru

**ORCID:** 0000-0001-8891-2319

**Irina Alborova** (Moscow, Russian Federation). Candidate of Biological Sciences. Moscow Institute of Physics and Technology<sup>5</sup>.

**Irina Alborova** (Moscova, Rusia). Candidat în științe biologice. Institutul fizico-tehnic din Moscova.

**Альборова Ирина Эдуардовна** (Москва, Россия). Кандидат биологических наук. Московский физико-технический институт.

**E-mail:** ira\_teuchezh@mail.ru

**ORCID:** 0000-0002-1950-3885

**Chechyotkina Olga** (Moscow, Russian Federation). Institute of Archaeology of the Russian Academy of Sciences<sup>6</sup>.

**Chechyotkina Olga** (Moscova, Rusia). Institutul de arheologie al Academiei de Științe a Rusiei.

**Чечеткина Ольга Юрьевна** (Москва, Россия). Институт археологии Российской Академии наук.

**E-mail:** chechyotkina91@bk.ru

**ORCID:** 0000-0002-4880-1080

**Sergey Vasilyev** (Moscow, Russian Federation). Doctor of Historical Sciences. N. N. Miklukho-Maklai Institute of Ethnology and Anthropology, Russian Academy of Sciences<sup>7</sup>.

**Sergey Vasilyev** (Moscova, Rusia). Doctor în științe istorice. Institutul de etnologie și antropologie „N. N. Miklukho-Maklai” al Academiei de Științe a Rusiei.

**Васильев Сергей Владимирович** (Москва, Россия). Доктор исторических наук. Институт этнологии и антропологии им. Н. Н. Миклухо-Маклая Российской академии наук.

**E-mail:** vasbor1@yandex.ru

**ORCID:** 0000-0003-0128-6568

**Maria Mednikova** (Moscow, Russian Federation). Doctor of Historical Sciences, Candidate of Biological Sciences. Institute of Archaeology of the Russian Academy of Sciences<sup>8</sup>.

**Maria Mednikova** (Moscova, Rusia). Doctor în științe istorice, candidat în științe biologice. Institutul de arheologie al Academiei de Științe a Rusiei.

**Медникова Мария Борисовна** (Москва, Россия). Доктор исторических наук, кандидат биологических наук. Институт археологии Российской академии наук.

**E-mail:** medma\_pa@mail.ru

**ORCID:** 0000-0002-1918-2161

---

**Addresses:** <sup>1, 6, 8</sup> Dmitry Ulyanov St., 19, Moscow, 117292, Russian Federation; <sup>2, 3</sup> Universitetskaya Embankment 7/9, St. Petersburg, 199034, Russian Federation; <sup>4, 5</sup> Institutsky Lane, 9, Dolgoprudny, 141701, Moscow Oblast, Russian Federation;

<sup>7</sup> Lenin Ave., 32-A, Moscow, 119991, Russian Federation

## Список сокращений

АДПУ	— Археологія і давня історія України. Київ.
АК	— афанасьевская культура.
АлГУ	— Алтайский государственный университет. Барнаул.
АН СССР	— Академия наук СССР. Москва.
АН УССР	— Академия наук Украинской ССР. Киев.
АПО	— Археологические памятники Оренбуржья. Оренбург.
арм.	— армянский язык.
АРТ	— Археологические работы в Таджикистане. Сталинабад / Душанбе.
АСГЭ	— Археологический сборник Государственного Эрмитажа. Ленинград / Санкт-Петербург.
АЭАЕ	— Археология, этнография и антропология Евразии. Новосибирск.
АЭФ	— Армянская этнография и фольклор. Ереван.
БМОИП	— Бюллетень Московского общества испытателей природы. Москва.
БНЦ СО РАН	— Бурятский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук. Улан-Удэ.
ВААЭ	— Вестник археологии, антропологии и этнографии. Тюмень.
ВАП	— Вопросы археологии Поволжья. Самара.
ВАУ	— Вопросы археологии Урала. Екатеринбург.
ВГПУ	— Воронежский государственный педагогический университет. Воронеж.
ВГУ	— Воронежский государственный университет. Воронеж.
ВДИ	— Вестник древней истории. Москва.
ВолГУ	— Волгоградский государственный университет. Волгоград.
ВОН	— Вестник общественных наук. Ереван.
ГАИМК	— Государственная Академия истории материальной культуры. Ленинград.
ГИМ	— Государственный исторический музей. Москва.
ГЭ	— Государственный Эрмитаж. Ленинград / Санкт-Петербург.
ДСМРИ	— Дар свьше: миф, ритуал и история. Ереван: Гитутюн.
ЖМНП	— Журнал Министерства народного просвещения. Санкт-Петербург.
ЗГУ	— Запорожский государственный университет. Запорожье.
ЗИИМК	— Записки Института истории материальной культуры Российской академии наук. Санкт-Петербург.
ЗНУ	— Запорожский национальный университет. Запорожье.
ЗООИД	— Записки Одесского общества истории и древностей. Одесса.
ЗСАЭС	— Западносибирское археолого-этнографическое совещание. Томск.
ИА АН УССР	— Институт археологии Академии наук Украинской ССР. Киев.
ИА им. А. Х. Маргулана	— Институт археологии им. А. Х. Маргулана Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан. Алматы.
КН МОН РК	— Институт археологии, Министерство образования и науки Республики Казахстан. Астана.
ИА МОН РК	— Институт археологии Российской академии наук. Москва.
ИА РАН	— Известия Императорском Археологической комиссии. Санкт-Петербург / Петроград.
ИАК	— Институт археологии и этнографии Сибирского отделения Российской академии наук. Новосибирск.
ИАЭт СО РАН	— Институт истории материальной культуры Российской академии наук. Ленинград / Санкт-Петербург.
ИИМК РАН	— Институт истории, языка и литературы Башкирского научного центра Российской академии наук. Уфа.
ИИЯЛ БНЦ РАН	— Институт проблем освоения Севера Сибирского отделения Российской академии наук. Тюмень.
ИПОС СО РАН	— Историко-филологический журнал. Ереван.
ИФЖ	— Институт археології Національної Академії наук України. Київ.
ІА НАНУ	— Институт рукопису Національної бібліотеки України імені В. І. Вернадського. Київ.
ІР	— каменская культура Крыма.
КамКК	— Куйбышевский государственный педагогический институт. Куйбышев.
КГПИ	— Казахский государственный педагогический университет им. Абая. Алматы.
КГПУ	— Киевская духовная академия. Киев.
КДА	— культурно-историческая общность.
КИО	— Кольская археологическая экспедиция Ленинградского отделения Института археологии.
КолАЭ ЛОИА	— Кольский Оленеостровский могильник.
КОМ	

КСИА	— Краткие сообщения Института археологии Российской академии наук. Москва.
л. т. н.	— лет тому назад.
МАИАСК	— Материалы по археологии и истории античного и средневекового Крыма. Москва; Тюмень; Нижний Новгород.
МАИАСП	— Материалы по археологии и истории античного и средневекового Причерноморья. Москва; Тюмень; Нижний Новгород.
МАО	— Московское археологическое общество. Москва.
МАЗ РАН	— Музей антропологии и этнографии им. Петра Великого «Кунсткамера» Российской Академии наук. Санкт-Петербург.
МГУ	— Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова. Москва.
МДАСУ	— Матеріали та дослідження з археології Східної України. Луганск.
МИА	— Материалы и исследования по археологии СССР. Москва.
МРС	— мелкий рогатый скот.
НА ІА НАНУ	— Науковий архів Інституту археології Національної Академії наук України. Київ. Київ.
НА ИА НАНУ	— Научный архив Института археологии Национальной Академии наук Украины. Киев.
НАВ	— Нижневолжский археологический вестник. Волгоград.
НАН РК	— Национальная академия наук Республики Казахстан. Алматы.
ОАМ	— Одесский археологический музей. Одесса.
ОГПУ	— Оренбургский государственный педагогический университет. Оренбург.
ОПИ ГИМ	— Отдел письменных источников Государственного исторического музея. Москва.
ПАЭАССТ	— Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск.
ПГУ	— Приднестровский государственный университет им. Т.Н. Шевченко. Тирасполь.
РА	— Российская археология. Москва.
РАЕ	— Российский археологический ежегодник. Санкт-Петербург.
РАН	— Российская академия наук. Москва.
РИМ	— Российский исторический музей. Москва.
РНФ	— Российский научный фонд. Москва.
РТА	— Ритуальный танец среди армян. Ереван: Институт археологии и этнографии.
СА	— Советская археология. Москва.
СамГУ	— Самаркандский государственный университет. Самарканд.
СГСПУ	— Самарский государственный социально-педагогический университет. Самара.
СНУ им. В. Даля	— Східноукраїнський національний університет ім. В. Даля. Луганськ.
СНЦ РАН	— Самарский научный центр Российской академии наук. Самара.
СПбГУ	— Санкт-Петербургский государственный университет. Санкт-Петербург.
ССПІК	— Старожитності Степового Причорномор'я і Криму. Запоріжжя.
СУБ	— скол утончения бифаса.
ТГУ	— Томский государственный университет. Томск.
ТМ	— Танец и музыка. Материалы конференции, посвященной 110-летию со дня рождения Србуи Лисициан. Ереван: Институт археологии и этнографии.
УрО РАН	— Уральское отделение Российской академии наук. Екатеринбург.
ФИА им. А. Х. Маргулана	— Филиал Института археологии им. А. Х. Маргулана Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан. Астана.
в г. Астана	— Экспериментально-трасологическая лаборатория.
ЭТЛ	— Южно-Уральский государственный университет. Челябинск.
ЮУрГУ	— Южный федеральный университет. Ростов-на-Дону.
ЮФУ	— ямная культурно-историческая общность.
ЯКИО	— Deutsches Archäologisches Institut. Berlin.
DAI	— Eurasia Septentrionalis Antiqua. Helsinki.
ESA	— Inscriptiones antiquae orae septentrionalis Ponti Euxini graecae et latinae. Petropoli.
IOSPE	— Polska Akademia Nauk. Warszawa.
PAN	