

І. Д. Потехіна

АНТРОПОЛОГІЯ І АРХЕОГЕНЕТИКА ПЕРВІСНОГО НАСЕЛЕННЯ УКРАЇНИ: КООРДИНАЦІЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Статтю присвячено результатам міждисциплінарних досліджень населення території України за антропологічними матеріалами з неолітичних могильників Дніпровського Надпоріжжя та поховань трипільської культури. Проводиться аналіз археогенетичних даних, отриманих в результаті секвенування давньої ДНК з цих поховань та їх кореляції з антропологічним контекстом. Висвітлюються витоки антропологічних типів, їхне генетичне підґрунтя та антропологічні зв'язки первісного населення Північного Причорномор'я.

Ключові слова: археогенетичний аналіз, антропологічний тип, мітохондріальна ДНК, Північне Причорномор'я, трипільська культура.

Вивчення антропологічного складу та епохальної динаміки фізичного типу людності на споконвічних українських землях від первісності до нового часу є одним із ключових аспектів пізнання історії населення України. Дослідження давніх антропологічних типів на різних територіях показує, що вони є генетично обумовленими і майже незмінними або ж зазнають значно менших і повільніших змін впродовж тисячоліть у порівнянні з культурними, економічними і соціальними змінами суспільств. Тому поява метисних або нових для певної території антропологічних комплексів дозволяє відстежувати міжгрупові біологічні і культурні контакти, переміщення, часткову чи повну зміну населення в результаті приходу нових груп мігрантів тощо.

Феномен тяглості антропологічних типів на території України ще на початку минулого століття відзначав патріарх вітчизняної антропології Ф. Вовк. Його спостереження підтвердилося пізніше матеріалами Української антропологічної експедиції 1956—1963 рр. під

керівництвом В. Д. Дяченка, які свідчили про збереження притаманного мезолітичним і неолітичним популяціям архаїчного комплексу ознак у сучасного населення Волині і Правобережного Полісся. Про можливу спадкоємність давніх антропологічних зв'язків впродовж тисячоліть у деяких регіонах України писали Т. І. Алексеева, Д. Я. Телегін, С. П. Сегеда та інші дослідники.

Історія формування фізичного типу людності на теренах України стала об'єктом не лише антропологічних, а й широкого кола інтердисциплінарних досліджень. Останнім часом завдяки розвитку нових методів, зокрема, аналізу ДНК з викопних решток, їх можливість значно розширилися. Хоча пріоритет у вивченні динаміки складу давнього населення сьогодні все ще належить краніології, однак з огляду на специфіку і обмеженість джерельної бази цього напрямку досліджень, його залежність від стану збереженості і чисельності краніологічної вибірки, дедалі більш важливого значення набуває археогенетика, перспективність якої не викликає сумніву. Однією з переваг археогенетичних досліджень є краща забезпеченість матеріалами, оскільки для екстракції давньої ДНК достатньо лише фрагментів кісткової тканини з тих частин скелета, які найменше зазнають тафономічних впливів і найкраще зберігаються в похованнях. Це, насамперед, *Pars petrosa* — кам'яниста частина скроневої кістки черепа, зуби (переважно моляри), кістки стопи або кисті (*Metatarsus* або *Metacarpus*), а також фрагменти довгих кісток кінцівок з найбільш щільним кортикальним шаром. Отримати необхідну для статистичної достовірності результатів кількість таких зразків значно легше, ніж сформувавши чисельно представницьку

серію черепів хорошої збереженості, особливо якщо йдеться про матеріали культур, у яких переважає кремаційні поховання, а інгумаційні зустрічаються вкрай рідко, як, наприклад, трипільської.

Поява археогенетичного напрямку — вивчення поліморфізму мітохондріальної та ядерної ДНК дозволяє отримати генетичні характеристики давнього населення і виявити реальну картину генофонду на кожному історичному етапі його розвитку. Завдяки розвитку нових методик, які використовуються для вивчення нуклеотидних послідовностей ДНК, стало можливим прослідкувати внутрішньо- і міжгрупові варіації давніх популяцій. Важливим завданням було започаткувати вивчення поліморфізму ДНК у первісного і давнього населення України та інтегрувати отримані результати до системи антропологічних даних відповідних популяцій і культур у контексті формування населення Східної Європи.

У рамках спільних проектів по вивченню геномної історії Європи з генетичними лабораторіями університету Гранд Веллі (США), Гарвардської Медичної Школи (США), Центром геогенетики університету м. Копенгаген (Данія) та відділом біологічної еволюції університету м. Упсала (Швеція) проводяться дослідження стародавнього геному людності України. Завдяки цьому співробітництву отримані результати археогенетичних досліджень мисливців-збирачів Дніпровського Надпоріжжя, землеробів трипільської культури, носіїв ямної культури епохи ранньої бронзи, скіфського часу та епохи вікінгів (Nikitin, Potekhina et al. 2012; 2017; Потехіна та ін. 2013; Krzewińska et al. 2018; Matheison et al. 2018; Потехіна 2016; 2018; 2019; Nikitin 2020). Досвід роботи у міждисциплінарних проектах показав, що для підтвердження і адекватної інтерпретації історичного аспекту археогенетичних даних необхідно не тільки значне розширення їх бази, а і їх узгодження з археологічним та антропологічним контекстом. Розгляду результатів археогенетичних досліджень та їх кореляції з антропологічними даними присвячену цю статтю.

Дослідження ДНК похованих у могильниках Маріупольського типу. Археогенетичні дослідження первісного населення території України розпочалися 2005 р., коли у кількох європейських лабораторіях у співробітництві з генетиками Інституту молекулярної біології НАН України було вперше проаналізовано кісткові зразки з могильників Маріупольського типу. Однак перші спроби виділити ДНК з цих матеріалів виявилися невдалими, що фахівці пояснювали поганою збереженістю колагену у кістках через несприятливі тафономічні умови могильників Дніпровського Надпоріжжя.

Вирок про непридатність цих матеріалів для генетичного аналізу видавався нам необґрун-

тованим, оскільки достатній вміст у них колагену підтверджувався низкою інших біоархеологічних досліджень (Lillie et al. 2011; Потехіна та ін. 2014). Улітку 2009 р. одинадцять зразків кісткової тканини з поховань неолітичних могильників Ясинуватка і Нікольський були нами передані проф. А. Нікітіну з палеогенетичної лабораторії університету міста Гранд Веллі, США. Антропологічні матеріали з цих поховань були попередньо вивчені за краніологічною програмою і датовані радіокарбонним методом у Оксфордській лабораторії (Потехіна 1999; Lillie, Richards 2000). Нова спроба виявилася більш успішною, і до початку 2010 р. було проаналізовано сім із переданих зразків, а на трьох із них вдалося виділити мт-ДНК. Це було важливим результатом, оскільки спростувало попередній висновок про непридатність українських неолітичних матеріалів для аналізу ДНК.

Для виділення ДНК із кісткового матеріалу А. Нікітіним тоді застосовувалася методика за протоколами Qiagen QIAmp DNA Extraction Kit. Усі маніпуляції, пов'язані з підготовкою зразків, проводились в стерильних умовах у спеціально відведеній для аналізів архаїчної ДНК лабораторії, просторово розділяючи процеси очищення, вилучення ДНК та ампліфікації, відповідно до стандартів роботи зі стародавньою ДНК (Cooper, Poinar 2000). Кожний зразок масою 10—30 мг попередньо очищався від поверхневих забруднень і подрібнювався. Отримані екстракти були ампліфіковані методом полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР), в результаті якої три зразки з Ясинуватки та Нікольського (табл. 1) дали ампліфікаційний продукт. Результати секвенування продуктів ПЛР показали, що кожний амплікон виявився гетерогенним, тобто, у кожному ПЛР продукті була присутня більш ніж одна нуклеотидна послідовність. Це, як правило, пояснюється забрудненням зразка сучасною ДНК, і для вирішення проблеми контамінації необхідне було клонування отриманих ампліконів. Амплікони HV1 клонували та секвенували або піддавали прямому секвенуванню ДНК після ампліфікації. Амплікони області кодування аналізували методом RFLP.

Таблиця 1. Походження, радіокарбонні дати та мітохондріальні гаплогрупи зразків, із яких виділено мтДНК у 2009—2010 рр.

Місцезнаходження	Радіокарбонні дати	Гаплогрупи мтДНК
Ясинуватка, пох. 19	6370 ± 60 BP (OxA 6165)	U3
Ясинуватка, пох. 45	6360 ± 60 BP (OxA 6164)	C5a
Нікольський, пох. 94	6225 ± 75 BP (OxA 6155)	U5a

Ампліфікаційний аналіз ДНК дозволив віднести похованих у надпорізьких могильниках до різних мітохондріальних гаплогруп, які вказують на спадковість по материнській лінії (табл. 1). Жінка 50—60 років з поховання 94 Нікольського могильника належала до гаплогрупи U5a, яка є типовою палеолітичною групою, найбільше поширеною в північній частині Європи. На думку багатьох дослідників, це найстаріша гаплогрупа в Європі. Жінка 20—25 р. з поховання 19 Ясинуватського могильника була носієм гаплогрупи U3. Ця група зустрічається і у сучасних жителів Чорноморського узбережжя, включаючи Анатолію, а також північних регіонів Ірану. Загалом мітохондріальні типи U є характерними для автохтонних популяцій Європи, вік їх появи на європейському континенті нараховує 40 тис. років, вони простежуються в Європі від палеоліту до сучасності.

При аналізі іншого зразка з Ясинуватки було виявлено гаплогрупу C5a, носієм її був чоловік 20—25 р. з поховання 45. Група C5a не характерна для Європи, вона поширена в Центральній і Східній Азії, включно з Тибетом, а також на Американському континенті. За інформацією від Genographic Project, група C виникла у високогірних полонинах центральної Азії між Каспійським морем і озером Байкал і вважається характерною гаплогрупою Сибірського регіону. На сході і заході Європи її частота менша 1 %, за одним істотним винятком — C5a виявлено у представників етнічної групи лемків (Карпатські Бескіді) з частотою 6 % (Nikitin et al. 2009).

Загалом перші результати аналізу мтДНК виявили гетерогенний склад ліній мтДНК похованих у Нікольському та Ясинуватці. З проаналізованих зразків було отримано лінії західноєвразійського та східноєвразійського походження. Західноєвразійські лінії були представлені членами кладу U, ідентифікованими у зразках з Нікольського (пох. 94) та Ясинуватки (пох. 19). Лінії кладу U були поширені також у неолітичного населення Європи (Sampietro et al. 2007; Bramanti et al. 2009; Malmström et al. 2009; Krause et al. 2010). Східноєвразійську лінію представлено у Нікольському могильнику (пох. 45) кладом C, який є рідкісним для давніх і сучасних європейських популяцій, але поширений в неолітичних і сучасних популяціях Південного Сибіру, де, найвірогідніше, виник цей лінедж (Starikovskaya et al. 2005; Mooder et al. 2006).

Цих результатів було, звичайно, не достатньо для висновків про генетичний склад неолітичного населення, але вони довели можливість виділення ДНК на матеріалах з неолітичних могильників Дніпровського Надпоріжжя, що відкрило перспективу робіт у цьому напрямі. В результаті їх продовження було проаналізовано загалом 18 зразків з трьох могильників мариупольського типу (Дереївка, Ясинуватка

і Нікольський), чотирнадцять проб виявилися успішними. У цих могильниках були виявлені традиційні західні євразійські лінеджі U, H і T, причому переважна більшість зразків належала до типу U. Крім того, у двох випадках зафіксовано східні євразійські лінеджі гаплогрупи C.

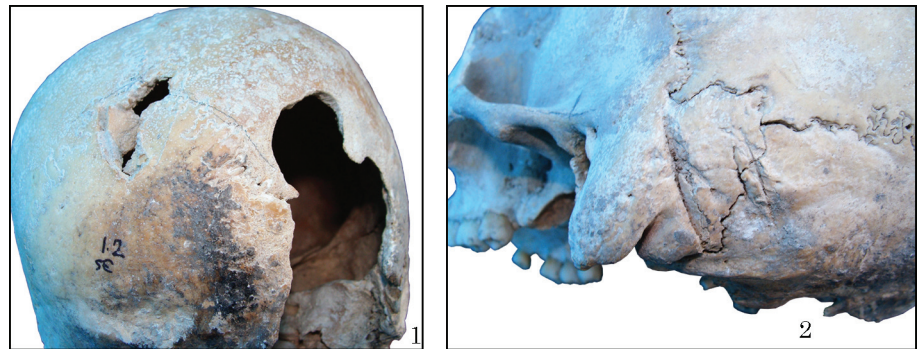
Аналіз динаміки гаплотипів мтДНК і краніальної морфології могильника Ясинуватка в контексті його періодизації за даними стратиграфії і типології показав, що поховані на ранньому етапі належали до місцевого (з часів мезоліту) краніологічного варіанту протоевропеїдного типу (доліхокранний варіант, з широким і добре профільованим у горизонтальній площині лицем). На більш пізньому етапі існування могильника серед похованих трапляються індивіди більш масивного протоевропеїдного типу з мезокранною формою черепа, дуже широким обличчям і ослабленим горизонтальним профілем. Ця група, очевидно була прийшлою у Подніпров'ї, вона асоціюється з мезолітичними популяціями Скандинавії та лісової смуги Східної Європи. Представники обох краніологічних варіантів протоевропеїдного типу були носіями мітохондріальних гаплогруп типу U. У похованнях пізнього етапу Ясинуватки, крім того, виявлено гаплогрупу C, притаманну східним євразійським популяціям. Але морфологічних аналогій цьому населенню у похованих в Ясинуватці ми не знаходимо, тобто повна кореляція між краніологічними і генетичними даними у цьому випадку не спостерігається. Однак присутність тут гаплогрупи C все ж дозволяє висловити припущення про можливий генетичний зв'язок у окремих представників неолітичних популяцій Дніпровського Надпоріжжя з населенням Південного Сибіру чи Західної Азії.

На сьогоднішній день в різних лабораторіях Європи і США успішно проаналізовано матеріали великих мезолітичних і неолітичних могильників України, серед яких Василівка 3, Дереївка, Вовниги, Осипівка, Ясинуватка, Нікольський та Вільнянка, загалом з них вже отримано більше 50 визначень мтДНК (Matheison et al. 2018; Nikitin 2020). Їх аналіз підтверджує виявлений раніше генетичний поліморфізм неолітичних популяцій, що загалом відповідає висновкам краніологічного аналізу про неоднорідність населення дніпро-донецької культурно-історичної спільності (Потехіна 1999; Potekhina 2020). Разом з тим, аналіз мтДНК вказав на такі напрямки біологічних зв'язків неолітичного населення, які не фіксуються на краніологічних матеріалах (Nikitin et al. 2012; Потехіна та ін. 2013). Подальше розширення археогенетичних досліджень носіїв низки культур дніпро-донецької культурно-історичної спільності дозволить уточнити генетичні характеристики неолітичних популяцій Дніпровського Надпоріжжя і

Рис. 1. Печера Вертеба, череп чоловіка 25—30 років (індивід 2, мітохондріальна гаплогрупа HVO: 1 — загальний вигляд; 2 — черепно-мозкова травма на потиличній кістці, сліди регенерації країв отвору відсутні



Рис. 2. Травми на черепі жінки 18—22 років з печери Вертеба (індивід 3, мітохондріальна гаплогрупа H): 1 — можлива трепанація, гострі краї отвору вказують на видалення кістки; 2 — сліди підрізання зв'язок і сухожилів у місці прикріплення м'язів шиї з метою декапітації



висвітлити процеси формування первісного населення Східної Європи.

Краніологічні і археогенетичні дослідження матеріалів трипільської культури. Вивчення фізичного типу і геному трипільської людності проводилися на антропологічних матеріалах з печери Вертеба на Поділлі. Вони були відкриті співробітниками борщівського краєзнавчого музею під керівництвом М. Сохацького у 2007—2008 рр. (Сохацький 2009). Черепи з Вертеби продатовані в Оксфордській лабораторії інтервалом 3931—3522 cal BC (Lillie et al. 2017), на сьогодні ця серія є єдиною достовірно датованою колекцією черепів трипільської культури. Дослідники пов'язують ці матеріали з шипинецькою групою Трипілля (Nikitin et al. 2010, p. 11).

Стан збереженості кісткових решток з печери хороший, що дозволило автору дослідити сім черепів (п'ять чоловічих і два жіночих) за повною краніологічною програмою. На кількох черепах виявлено свідчення міжособистісного насилля, травм, і, можливо, проведення ритуалів (рис. 1, 2). Наймолодшому чоловіку було 25 років, найстаршому — 40 років, жінки померли у молодому віці. Детальна краніологічна характеристика черепів з Вертеби та результати їх генетичного, палеодієтного та палеопатологічного аналізу опубліковані (Потехіна 2018a; Nikitin et al. 2017; Lillie et al.

2017). Радіокарбонні дати, статеві-вікові визначення, основні краніологічні параметри та генетичні характеристики кожного черепа подані в табл. 2.

Не зупиняючись тут на індивідуальній характеристиці черепів із Вертеби, зазначимо, що серія відзначається певною антропологічною неоднорідністю в межах європеїдного типу. Вона проявляється як у ступені масивності, так і за розмірами та пропорціями черепів, більшість яких (індивіди 2—6) асоціюються з середземноморським типом. В цілому вони характеризуються доліхокранною формою, нешироким та середньовисоким обличчям, добре або помірно профільованим у горизонтальній площині. Однак два із них (індивіди 3 і 4) демонструють присутність відчутної домішки протоевропейського типу. До цього ж типу належить череп індивіду 1, який є найбільш давнім у вибірці. Йому притаманне найширше в серії обличчя з ослабленим профільованням у горизонтальній площині. Виділені типи важко обґрунтувати статистично з огляду на малу чисельність вибірки, а виявлені відмінності можуть носити випадковий характер. Однак аналогічні краніологічні комплекси вже були зафіксовані у черепів середнього етапу Трипілля (Солончени, Верем'я, Незвисько, Лука-Устинська, Липкани, Троян), у пізньотрипільських серіях Більче Злате і Вихватинці, а також

Таблиця 2. Радіокарбонні АМС-дати, статево-вікові визначення, результати аналізу МтДНК та основні краніологічні параметри семи черепів з печери Вертеба

Номер індивіда / польовий	Дата, Cal BC 2σ	Стать, вік	Мт гаплогрупи	Черепний індекс	Ширина вилиць	Верхньолицевий індекс	Назомалярний і зигомалярний кути
1/V3.17.1	3931—3670	Ч, 35—45	H5a	74,1	138	52,9	143,0
2/V3.16.1	3654—3522	Ч, 25—35	HV0	72,4	131	54,2	143,8
3/V1.2.SE	3709—3537	Ж, 18—22	H	75,7	126	51,6	143/117
4/V3.14.1	3911—3659	Ч, 30—40	T2b	75,4	129	48,1	146,0
5/V3.13.1	3758—3636	Ч, 30—40	HV	73,8	—	—	128,0
6/V3.15.1	3708—3536	Ж?, 14—20	U8b1b	71,9	—	—	—
7/V1.1.1	3772—3648	Ч, 20—30	U8b1a2	—	—	—	—

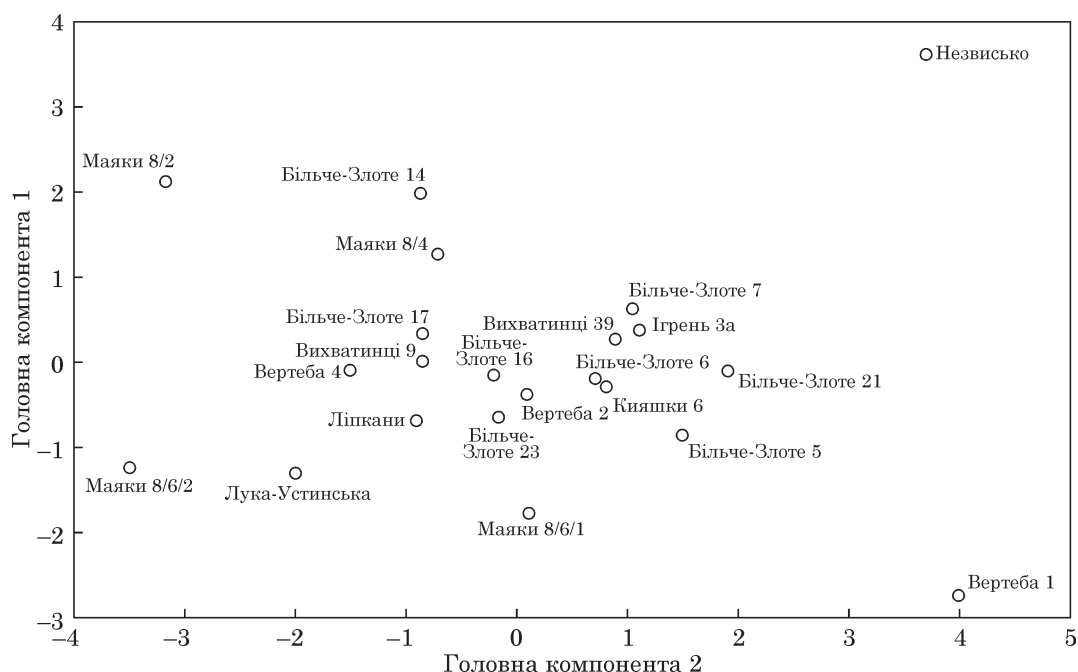


Рис. 3. Розміщення чоловічих черепів з Вертеби серед краніологічних матеріалів трипільської та інших енеолітичних культур за результатами аналізу головних компонент із залученням восьми краніологічних ознак

в серії усатівської культури Маяки. Перегляд табличних даних з публікації польського антрополога К. Стояновського, який у 1948 р. опублікував краніологічну серію Більче-Злоте з печери Вертеба свідчить про відсутність у ній таких широколицих форм, які трапляються у дослідженій нами серії (Stojanowski 1948, s. 10—19). Разом з тим, автор виділив у ній кілька антропологічних типів, серед яких середземноморський є домінуючим.

Графік, побудований за результатами аналізу, проведеного методом головних компонент із залученням восьми найважливіших ознак, демонструє місце чоловічих черепів з Вертеби серед інших краніологічних матеріалів трипільської культури (рис. 3). Аналіз проводився без урахування кутів профілювання обличчя, оскільки ці параметри відсутні у публікаціях європейських дослідників. Індивіди 2 і 4 з Вертеби вписуються в коло трипільських черепів

середземноморського типу. При цьому череп 2 як типовий представник цього типу, займає серед них центральне місце, на відміну від черепа 4, у якого було виявлено протоєвропеїдну домішку. Віддалене розміщення індивіду 1 з Вертеби у правому нижньому куті кореляційного поля наочно демонструє значну морфологічну відмінність, яка зумовлена протоєвропеїдним комплексом цього черепа.

Для з'ясування антропологічних зв'язків трипільської популяції Вертеби нами проведено її зіставлення з ранішими та синхронними групами Південно-Східної Європи. Для порівняння залучено 34 краніологічні серії епох неоліту та енеоліту. За результатами аналізу методом головних компонент з використанням шести краніологічних ознак, найближчими до Вертеби виявилися серії басейну Дунаю і Балкан, зокрема неолітичної культури Хаманджія (могильник Чернавода у Добруджі), енеолі-

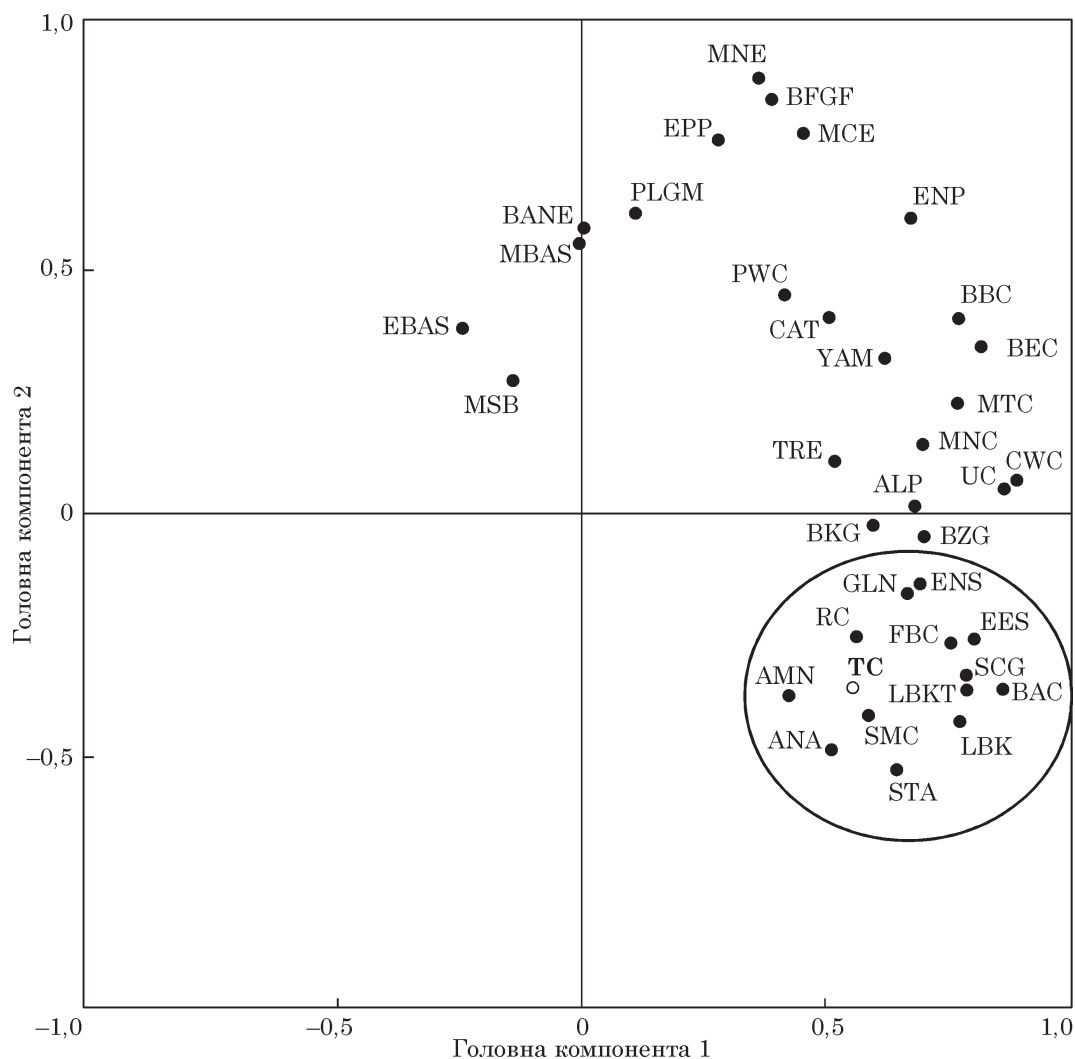


Рис. 4. Розміщення 36 євразійських груп від верхнього палеоліту до епохи бронзи в кореляційному полі Головних компонент за даними аналізу МтДНК. Вертеба (точка TC) знаходиться в одному кластері з представниками європейських і анатолійських нео-енеолітичних фермерських популяцій (базу даних і розшифровку див.: Nikitin et al. 2017). Овалом позначено кластер генетично близьких популяцій неолітичних землеробів Європи й Малої Азії

тичної культури Гумельниця (могильник Лілляк) та череп з печери Деветашка в Болгарії, матеріали культури лінійно-стрічкової кераміки басейну Дунаю, а також серії усатівської культури (могильники Маяки, Усатово). Подібно до серії з Вертеби, у них домінує середземноморський компонент при певній домішці протоевропейського. На значній відстані від Вертеби за краніологічними ознаками знаходяться серії неолітичних і ранньоенеолітичних культур Північного Причорномор'я з масивними протоевропеїдними черепами. Таким чином, проведене співставлення свідчить про антропологічну спільність трипільців Вертеби з населенням балкано-дунайської культурно-історичної області.

На зразках з Вертеби були проведені аналізи як мітохондріальної, так і ядерної ДНК (Nikitin et al 2017; Mathieson et al. 2018). Мітохондріальні геноми вдалося виділити для всіх семи черепів (табл. 2). Чотири індивіди (№ 1—3, 5)

були носіями мітохондріальних гаплогруп H5a, HV0, H та HV, які пов'язують трипільців з анатолійськими неолітичними фермерськими групами і ранньоземлеробськими популяціями Південно-Східної і центральної Європи. У двох індивідів (№ 6 і 7) виявлено гаплогрупи U8b1b і U8d1a2, властиві верхньопалеолітичним мисливцям та збирачам Європи. Один чоловік з Вертеби (№ 4) виявився носієм гаплогрупи T2b, яка є маркером експансії людей з Анатолії до Європи у ранньому неоліті (Nikitin et al 2017, р. 8).

У переважній більшості мітохондріальні геноми людей з Вертеби узгоджуються з їх антропологічними характеристиками. Представники гаплогруп H і T характеризуються середземноморським краніологічним комплексом. Однак ця відповідність спостерігається не завжди. Так, наприклад, один носій гаплогрупи H (індивід 1) має протоевропеїдний краніологічний комплекс. Це може бути зумовлено особливос-

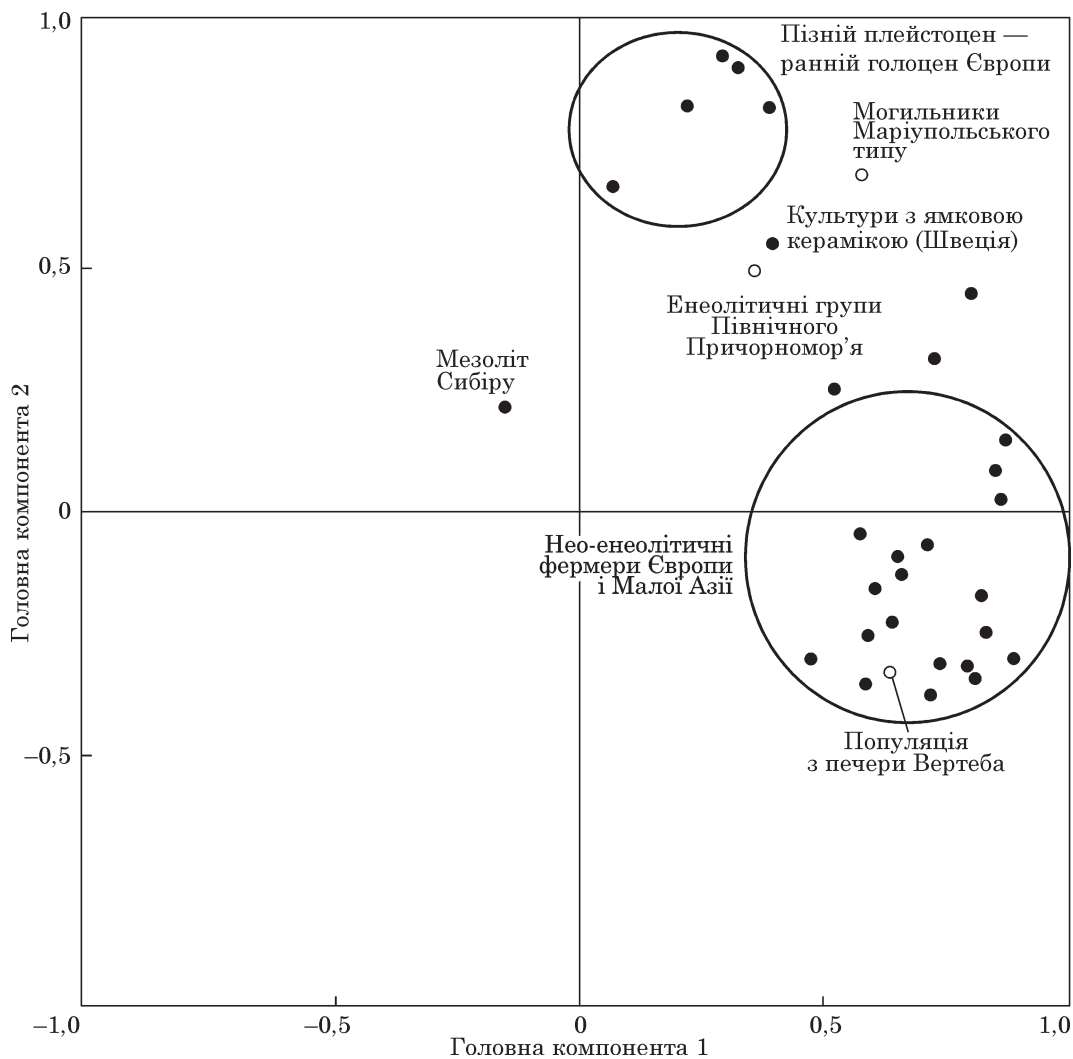


Рис. 5. Розміщення неолітичних та енеолітичних популяцій з території України (світлі точки) серед синхронних євразійських груп у кореляційному полі головних компонент за даними аналізу МтДНК (Nikitin 2020, fig. 10.3, p. 336)



Рис. 6. Результати аналізу повного геному трипільської популяції з Вертеби

тями фенетичної сегрегації краніологічних ознак у змішаних групах. Якщо в популяції більшість алелей, які відповідають за краніологічні ознаки, належить до середземноморського варіанту, то краніологія буде в основному середземноморська. З іншого боку, якщо в цій популяції присутні «протоєвропеїдні» алелі, то їх випадкова зустріч (або дрейф генів) призведе до появи у окремих представників популяції протоєвропеїдних краніологічних рис. Оскільки МтДНК визначає спадковість по материнській лінії, можна також припустити, що протоєвропеїдний краніологічний комплекс цей чоловік успадкував від бабусі з батьківського боку, яка могла походити з середовища масивних мисливців-збирачів Північного Причорномор'я. Можливість популяційного обміну між трипільцями і протоєвропеїдними групами підтверджується наявністю трипільських артефактів у могильниках маріупольського типу на Дніпровських Порогах.

При розгляді на груповому рівні генетичний поліморфізм Вертеби нівелюється. На

графіку візуалізації аналізу головних компонент, де розміщені 36 євразійських груп від верхнього палеоліту до епохи бронзи, Вертеба знаходиться в одному кластері з представниками європейських і анатолійських неолітичних фермерських популяцій (Nikitin et al 2017, p. 6). Як видно з цього графіка (рис. 4), найбільш генетично близькими до Вертеби виявилися групи, які представляють: неоліт Малої Азії (AMN), анатолійський неоліт (ANA), культуру Кріш-Старчево Хорватії і Угорщини (STA), ранній неоліт і енеоліт Іспанії (ENS, EES), культуру лінійно-стрічкової кераміки Центральної Європи і Угорщини (LBK, LBKT). Крім того, трипільці з Вертеби демонструють близький генетичний зв'язок з носіями культури лінійного посуду (SMC, FBC, VAC) Центральної і Північної Європи.

Положення трипільців Вертеби по відношенню до неолітичних та енеолітичних популяцій території України в широкому колі більш ранніх і синхронних євразійських груп добре ілюструє графік (рис. 5), побудований методом головних компонент за результатами аналізу даних МтДНК (Nikitin 2020, fig. 10.3, p. 336). Графік, зокрема, ілюструє проміжне положення (змішаний генетичний склад) енеолітичних груп Північного Причорномор'я між протоевропеїдними популяціями, що залишили могильники Маріупольського типу і групами ранньоземлеробського населення Європи та Малої Азії, серед яких і трипільська популяція Вертеби.

Окрім визначень МтДНК, нещодавно отримано результати повногеномного аналізу, який був проведений у лабораторії Гарвардської Медичної Школи. Повногеномні дані дали краще уявлення про походження трипільців, оскільки були інтегровані до широкомасштабного дослідження із залученням визначень по давній ДНК 225 мешканців Європи періодів до і після поширення там землеробства. Результати цього аналізу наведено у спільній публікації, присвяченій генетичній історії населення Південно-Східної Європи (Mathieson et al. 2018). Для чотирьох індивідів з Вертеби визначено основну складову їх родоходу та частку найбільш істотних домішок. За різними моделями обчислення і в різних зразках їх співвідношення дещо варіюють, що однак не впливає на загальну картину. У трипільців Вертеби основною є анатолійська (AN) генетична фракція — вона становить близько 83 % всього геному. Решта їх генетичного спадку припадає на домішки, отримані від племен мисливців і збирачів Західної (WHG — 14 %) і Східної (EHG — 3 %) Європи (рис. 6). Цікаво, що найбільшу частку цих домішок виявлено у геномі саме того індивіду (№ 1), який має протоевропеїдний краніологічний комплекс, що підтримує наше припущення про успадкування цих краніологічних ознак по батьківській лінії. Крім того, на трь-

ох зразках знайдено незначні сліди «степової» домішки, природу якої ще належить з'ясувати при аналізі більш чисельних матеріалів.

Таким чином, результати повногеномного аналізу черепів з Вертеби доповнюють дані аналізу МтДНК і цілком узгоджуються з висновками краніологічних досліджень про те, що населення Подільської Височини фази ВП—СІ Трипільля веде свій родовід від нащадків неолітичних анатолійських фермерів. Просуваючись теренами Південно-Східної Європи у східному напрямку, вони поступово змішувалися з місцевими протоевропеїдними племенами мисливців і збирачів. Ці контакти простежуються у генетичному складі людності пізнього етапу дніпро-донецької культурно-історичної спільності, носіїв постмаріупольської, середньостогівської, новоданилівської та ямної культур, але в меншій мірі відбилися на їх фізичному вигляді. Пояснення цьому, можливо, слід шукати в особливостях шлюбових стратегій при контактах прийшлих землеробських груп з місцевими популяціями Північного Причорномор'я. Очевидно у період 3900—3500 cal BC ці контакти не завжди були мирними і могли супроводжуватися міжгруповими конфліктами чи випадками міжособистісного насилля, про що свідчать численні сліди важких травм на черепах трипільців.

ЛІТЕРАТУРА

- Потехіна, І. Д. 1999. *Населення України в епохи неоліта і раннього енеоліта по антропологічним даним*. Київ: ІА НАН України.
- Потехіна, І. Д. 2016. Дослідження геному, дієти та резервуарного ефекту на матеріалах епох епіпалеоліту—енеоліту Середнього і Нижнього Подніпров'я. *Археологічні дослідження в Україні 2015 р.*, с. 254-255.
- Потехіна, І. Д. 2018а. Походження трипільців із печери Вертеба у світлі краніології і археогенетики. *Магістеріум. Археологічні студії*, 70, с. 25-33.
- Потехіна, І. Д. 2018b. Звідки прийшли люди з візками: антропологія й археогенетика ямних поховань Сугоклейського кургану. В: *Матеріали II міжнародної конференції Ольвійський форум (пам'яті В. В. Кранівіної) до 150-річчя дослідження Ольвії*. Миколаїв: Лукомор'є, с. 32-34.
- Потехіна, І. Д. 2019. Перші результати вивчення Мт ДНК і повного геному трипільців. *Археологічні дослідження в Україні 2017 р.*, с. 383-384.
- Потехіна, І., Никитин, А., Ньютон, Дж. 2013. Євразійские линии митохондриальной ДНК у неолитического населения Днепровского Надпорожья В: *Человек в окружающей среде: этапы взаимодействия. 5-ая Международная конференция «Алексеевские чтения» памяти академиком Т. И. Алексеевой и В. П. Алексеева 6—8 ноября 2013 г.*, Москва, с. 76.
- Потехіна, І., Ліллі, М., Бад, Ч. 2014. Аналіз палеодієти за даними стабільних ізотопів у популяціях епіпалеоліту—енеоліту Середнього та Нижнього Подніпров'я. *Історична антропологія та біоархеологія України*, 1, с. 5-20.
- Сохацький, М. 2009. Нові палеоантропологічні матеріали з поселення трипільської культури в

печери Вертеба. В: *Актуальні проблеми археології. Тези міжнародної наукової конференції на пошану І. С. Винокура*. Тернопіль, с. 26-27.

Bramanti, B., Thomas, M. G., Haak, W., Unterlaender, M., Jores, P., Tambets, K., Antanaitis-Jacobs, I., Haidle, M. N., Jankauskas, R., Kind, C.-J. et al. 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and Central Europe's first farmers. *Science*, 326, p. 137-140.

Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Vernesi, C., Lari, M., Casoli, A., Mallegni, F., Chiarelli, B., Dupanloup, I., Bertranpetit, J., Barbujani, G., Bertorelle, G. 2003. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the NAS of USA*, 100, p. 6593-6597.

Cooper, A., Poinar, H. 2000. Ancient DNA: Do it right or not at all. *Science*, 289, p. 1139.

Haak, W., Forster, P., Bramanti, B., Matsumura, S., Brandt, G., Tänzer, M., Villems, R., Renfrew, C., Gronenborn, D., Alt, K. W., Burger, J. 2005. Ancient DNA from the first European farmers in 7500-year-old Neolithic sites. *Science* 310, p.1016-1018.

Krause, J., Briggs, A.W., Kircher, M., Maricic, T., Zwyns, N., Derevianko, A., Pääbo, S. 2010 A complete mtDNA genome of an early modern human from Kostenki, Russia. *Current Biology*, 20, p. 231-236.

Krzewińska, M., Kılınc, G., Juras, A., Koptekin, D., Chyleński, M., Nikitin, A., Shcherbakov, N., Shutelova, I., a Leonova, T., Kraeva, L. et al. 2018. Ancient genomes suggest the eastern Pontic-Caspian steppe as the source of western Iron Age nomads. *Science Advances*, 4, eaat 4457. Doi: 10.1126/sciadv.aat4457

Lillie, M., Potekhina, I., Nikitin, A., Sokhatsky, M. 2015. First evidence for Interpersonal Violence in Ukraine's Trypillian Farming Culture: Individual 3 from Verteba Cave, Bilche Zolote. *Trends in Biological Anthropology*, 1, p. 54-60.

Lillie, M.C., Richards, M. 2000. Stable isotope analysis and dental evidence of diet at the Mesolithic-Neolithic transition in Ukraine. *Journal of Archaeological Science*, 27, p. 965-972.

Lillie, M., Budd, C., Potekhina, I. 2011. Stable isotope analysis of prehistoric populations from the Middle and Lower Dnieper Basine, Ukraine. *Journal of Archaeological Science*, 38, 1, 57-68.

Lillie, M., Budd, Ch., Potekhina, I. D., Price, D., Sokhatsky, M., Nikitin, A. 2017. First isotope analysis and new radiocarbon dating of Trypillia (Tripolye) farmers from Verteba Cave, Bilche Zolote, Ukraine. *Documenta Praehistorica*, 44, p. 306-325.

Malmström, H., Gilbert, M.T., Thomas, M.G., Brandström, M., Store, J., Molnar, P., Andersen, P.K., Bendixen, C., Holmlund, G., Götherström, A., Willerslev, E. 2009. Ancient DNA reveals lack of continuity between Neolithic hunter-gatherers and contemporary Scandinavians. *Current Biology*, 19, p. 1758-1762.

Margaryan, A., Lawson, D., Sikora, M., Racimo, F., Rasmussen, S., Moltke, I., Cassidy, L., Jørsboe, E., Ingason, A., Pedersen, M. et al. 2020. Population genomics of the Viking world. *Nature*, 585, p. 390-396 doi.org/10.1038/s41586-020-2688-8

Mathieson, I., Alpaslan-Roodenberg, S., Posth, C., Szécsényi-Nagy, A., Rohland, N., Mallick, S., Olade, I., Broomandkhoshbacht, N., Cheronet, O., Fernandes, D. et al. 2018. The Genomic History of Southeastern Europe. *Nature*, 555, p. 197-203. doi.org/10.1038/nature25778

Mooder, K. P., Schurr, T. G., Bamforth, F. J., Bazailli, V. I., Savel'ev, N. A. 2006. Population Affinities of Neolithic Siberians: A Snapshot From Prehistoric

Lake Baikal. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, p. 349-361.

Nikitin, A. G., Sokhatsky, M. P., Kovaliukh, M. M., Videiko, M. Y. 2010. Comprehensive Site Chronology and Ancient Mitochondrial DNA Analysis from Verteba Cave — a Trypillian Culture Site of Eneolithic Ukraine. *Interdisciplinaria Archaeologica: Natural Sciences in Archaeology*, 1, p. 9-18.

Nikitin, A. G., Newton, J. R., Potekhina, I. D. 2012. Mitochondrial haplogroup C in ancient mitochondrial DNA from Ukraine extends the presence of East Eurasian genetic lineages in Neolithic Central and Eastern Europe. *Journal of Human Genetics*, 57, 9, p.610-612.

Nikitin, A., Potekhina, I., Rohland, N., Mallick, S., Reich, D., Lillie, M. 2017. Mitochondrial DNA analysis of Eneolithic Trypillians from Ukraine reveals Neolithic farming genetic roots. *PLoS ONE*, 12, 2. doi: 10.1371/journal.pone.0172952

Nikitin, A. G. 2020. The genetic landscape of Ukraine from the Early Holocen to the early metal ages. In: Lillie, M., Potekhina, I. (eds.). *Prehistoric Ukraine. From the First Hunters to the first Farmers*. Oxford: Oxbow Books, p. 327-339.

Potekhina, I. 2020. The prehistoric Populations of Ukraine: Population dynamics and group composition. In: Lillie, M., Potekhina, I. (eds.). *Prehistoric Ukraine. From the First Hunters to the first Farmers*. Oxford: Oxbow Books, p. 155-186.

Sampietro, M.L., Lao, O., Caramelli, D., Lari, M., Pou, R., Martin, M., Bertranpetit, J., Lalueza-Fox, C. 2007. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society, B* 274, p. 2161-2167.

Starikovskaya, E. B., Sukernik, R. I., Derbeneva, O. A., Volodko, N. V., Ruiz-Pesini, E., Torroni, A., Brown, M. D., Lott, M. T., Hosseini, S. H., Huoponen, K., Wallace, D. C. 2005. Mitochondrial DNA Diversity in Indigenous Populations of the Southern Extent of Siberia, and the Origins of Native American Haplogroups. *Annals of Human Genetics*, 69, p. 67-89.

Stojanowski, K. 1948. *Anthropologia Prehistoryczna Poliski*. Polska Akademia Umiejętności, Prace I: Materiały Antropologiczne, II, 1. Krakow: Publikacje Komitetu Wydawnictw Śląskich.

REFERENCES

Potekhina, I. D. 1999. *Naseleniye Ukrainy v epokhi neolita i rannego eneolita po antropologicheskim dannym*. Kiev: IA NAN Ukrainy.

Potekhina, I. D. 2016. Doslidzhennya henomu, diyety ta rezervuarneho efektu na materialakh epokh epipaleolitu-eneolitu Serednioho i Nyzhnioho Podniprovya. *Arkheolohichni doslidzhennya v Ukraini 2015 r.*, s. 254-255.

Potekhina, I. D. 2018a. Pokhodzhennya trypil'tsiv iz pechery Verteba u svitli kraniolohiyi i arkheohenetyky. *Ma-histerium. Arkheolohichni studiyi*, 70, s. 25-33.

Potekhina, I. 2018b. Zvidky pryshly lyudy z vizkamy: antropolohiya i arkheohenetyka yamnykh pokhovan' Suhokleys'koho kurhanu. In: *Ol'viys'ky forum (pamyati V. V. Krapivynoyi) do 150-richchya doslidzhennya Ol'viyi*. Materialy II mizhnarodnoyi konferentsiyi. Mykolayiv: Lukomarye, s. 32-34.

Potekhina, I. D. 2019. Pershi rezul'taty vyvchennya Mt DNK i povnoho henomu trypil'tsiv. *Arkheolohichni doslidzhennya v Ukraini 2017 r.*, s. 383-384.

Potekhina, I., Nikitin, A., N'yuton, Dzh. 2013. Yevraziyskiye linii mitokhondrial'noy DNK u neolicheskogo naseleniya Dneprovskogo Nadporozh'ya In: *Chelovek v okruzhayushchey srede: etapy vzaimodeystviya. 5-aya Mezhdunarodnaya konferentsiya «Aleksyevskiye chteniya» pamyati akademikov*

T. I. Alekseyevoy i V. P. Alekseyeva 6—8 noyabrya 2013 g., s. 76.

Potekhina, I., Lilli, M., Bad, Ch. 2014. Analiz paleodiyety za danyamy stabil'nykh izotopiv u populyatsiyakh epipaleolitu-eneolitu Serednioho ta Nyzhnioho Podniprovya. *Istorychna antropoholohiya ta bioarkheolohiya Ukrainy*, 1, s. 5-20.

Sokhats'kyu, M. 2009. Novi paleoantropologichni materialy z poselennya trypil's'koyi kul'tury v pecheri Vertebe. In: *Aktual'ni problemy arkeolohiyi. Tezy mizhnarodnoyi naukovoyi konferentsiyi na poshanu I. S. Vynokura*. Ternopil', S. 26-27.

Bramanti, B., Thomas, M. G., Haak, W., Unterlaender, M., Jores, P., Tambets, K., Antanaitis-Jacobs, I., Haidle, M. N., Jankauskas, R., Kind, C.-J. et al. 2009. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and Central Europe's first farmers. *Science*, 326, p. 137-140.

Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Vernesi, C., Lari, M., Casoli, A., Mallegni, F., Chiarelli, B., Dupanloup, I., Bertranpetit, J., Barbujani, G., Bertorelle, G. 2003. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the NAS of USA*, 100, p. 6593-6597.

Cooper, A., Poinar, H. 2000. Ancient DNA: Do it right or not at all. *Science*, 289, p. 1139.

Haak, W., Forster, P., Bramanti, B., Matsumura, S., Brandt, G., Tänzer, M., Villems, R., Renfrew, C., Gronenborn, D., Alt, K. W., Burger, J. 2005. Ancient DNA from the first European farmers in 7500-year-old Neolithic sites. *Science* 310, p.1016-1018.

Krause, J., Briggs, A.W., Kircher, M., Maricic, T., Zwyns, N., Derevianko, A., Pääbo, S. 2010 A complete mtDNA genome of an early modern human from Kostenki, Russia. *Current Biology*, 20, p. 231-236.

Krzewińska, M., Kilnc, G., Juras, A., Koptekin, D., Chyleński, M., Nikitin, A., Shcherbakov, N., Shuteleva, I., a Leonova, T., Kraeva, L. et al. 2018. Ancient genomes suggest the eastern Pontic-Caspian steppe as the source of western Iron Age nomads. *Science Advances*, 4, eaat 4457. Doi: 10.1126/sciadv.aat4457

Lillie, M., Potekhina, I., Nikitin, A., Sokhatsky, M. 2015. First evidence for Interpersonal Violence in Ukraine's Trypillian Farming Culture: Individual 3 from Vertebe Cave, Bilche Zolote. *Trends in Biological Anthropology*, 1, p. 54-60.

Lillie, M.C., Richards, M. 2000. Stable isotope analysis and dental evidence of diet at the Mesolithic-Neolithic transition in Ukraine. *Journal of Archaeological Science*, 27, p. 965-972.

Lillie, M., Budd, C., Potekhina, I. 2011. Stable isotope analysis of prehistoric populations from the Middle and Lower Dnieper Basins, Ukraine. *Journal of Archaeological Science*, 38, 1, 57-68.

Lillie, M., Budd, Ch., Potekhina, I. D., Price, D., Sokhatsky, M., Nikitin, A. 2017. First isotope analysis and new radiocarbon dating of Trypillia (Tripolye) farmers from Vertebe Cave, Bilche Zolote, Ukraine. *Documenta Praehistorica*, 44, p. 306-325.

Malmström, H., Gilbert, M.T., Thomas, M.G., Brandström, M., Store, J., Molnar, P., Andersen, P.K., Bendixen, C., Holmlund, G., Götherström, A., Willerslev, E. 2009. Ancient DNA reveals lack of continuity between Neolithic hunter-gatherers and contemporary Scandinavians. *Current Biology*, 19, p. 1758-1762.

Margaryan, A., Lawson, D., Sikora, M., Racimo, F., Rasmussen, S., Moltke, I., Cassidy, L., Jørsboe, E., Ingason, A., Pedersen, M. et al. 2020. Population genomics of the Viking world. *Nature*, 585, p. 390-396 doi.org/10.1038/s41586-020-2688-8

Mathieson, I., Alpaslan-Roodenberg, S., Posth, C., Szécsényi-Nagy, A., Rohland, N., Mallick, S., Olade, I., Broomandkoshbacht, N., Cheronet, O., Fernandes, D. et al. 2018. The Genomic History of Southeastern Europe. *Nature*, 555, p. 197-203. doi.org/10.1038/nature25778

Moeder, K. P., Schurr, T. G., Bamforth, F. J., Bazaliiski, V. I., Savel'ev, N. A. 2006. Population Affinities of Neolithic Siberians: A Snapshot From Prehistoric Lake Baikal. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, p. 349-361.

Nikitin, A. G., Sokhatsky, M. P., Kovaliukh, M. M., Videiko, M. Y. 2010. Comprehensive Site Chronology and An-

cient Mitochondrial DNA Analysis from Vertebe Cave — a Trypillian Culture Site of Eneolithic Ukraine. *Interdisciplinaria Archaeologica: Natural Sciences in Archaeology*, 1, p. 9-18.

Nikitin, A. G., Newton, J. R., Potekhina, I. D. 2012. Mitochondrial haplogroup C in ancient mitochondrial DNA from Ukraine extends the presence of East Eurasian genetic lineages in Neolithic Central and Eastern Europe. *Journal of Human Genetics*, 57, 9, p.610-612.

Nikitin, A., Potekhina, I., Rohland, N., Mallick, S., Reich, D., Lillie, M. 2017. Mitochondrial DNA analysis of Eneolithic Trypillians from Ukraine reveals Neolithic farming genetic roots. *PLoS ONE*, 12, 2. doi: 10.1371/journal.pone.0172952

Nikitin, A. G. 2020. The genetic landscape of Ukraine from the Early Holocen to the early metal ages. In: Lillie, M., Potekhina, I. (eds.). *Prehistoric Ukraine. From the First Hunters to the first Farmers*. Oxford: Oxbow Books, p. 327-339.

Potekhina, I. 2020. The prehistoric Populations of Ukraine: Population dynamics and group composition. In: Lillie, M., Potekhina, I. (eds.). *Prehistoric Ukraine. From the First Hunters to the first Farmers*. Oxford: Oxbow Books, p. 155-186.

Sampietro, M.L., Lao, O., Caramelli, D., Lari, M., Pou, R., Martin, M., Bertranpetit, J., Lalueza-Fox, C. 2007. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society*, B 274, p. 2161-2167.

Starikovskaya, E. B., Sukernik, R. I., Derbeneva, O. A., Volodko, N. V., Ruiz-Pesini, E., Torroni, A., Brown, M. D., Lott, M. T., Hosseini, S. H., Huoponen, K., Wallace, D. C. 2005. Mitochondrial DNA Diversity in Indigenous Populations of the Southern Extent of Siberia, and the Origins of Native American Haplogroups. *Annals of Human Genetics*, 69, p. 67-89.

Stojanowski, K. 1948. *Anthropologia Prehistoryczna Poliski*. Polska Akademia Umiejętności, Prace I: Materiały Antropologiczne, II, 1. Krakow: Publikacje Komitetu Wydawnictw Śląskich.

I. D. Potekhina

ANTHROPOLOGY AND ARCHAEOGENETICS OF THE PREHISTORIC POPULATION OF UKRAINE: COORDINATION OF RESULTS

The process of the prehistoric population formation in the territory of Ukraine has become the object of archaeological research in the context of studying the genomic history of Southeast Europe. The work was carried out in the framework of scientific cooperation with the genetic laboratories of Grand Valley State University (USA), Harvard Medical School (USA), Universities of Uppsala (Sweden) and Copenhagen (Denmark).

The study of the ancient genome of the Ukrainian population has already yielded results for the Late Mesolithic and Neolithic groups of the Middle and Lower Dnieper, the population of the Trypillia culture of Volhynia (Vertebe Cave), as well as for the carriers of Yamna (Pit Grave) Culture and some more late groups of the North Pontic Region (Nikitin, Potekhina et al. 2012; 2017; Potekhina et al. 2013; Krzewińska et al. 2018; Mathieson et al. 2018; Potekhina 2016; 2018; 2019; Nikitin 2020). Analysis of mitochondrial DNA from Mariupol-type cemeteries showed the dominance of mitochondrial haplogroup U, which indicates a genetic links with the Mesolithic populations of Scandinavia and the forest belt of Eastern Europe. In some cases, mitochondrial haplogroups H and C have been identified here. The existence of the latter in the Dnieper basin is still difficult to explain, as it is characteristic of eastern Eurasian groups.

Genetic studies of the population of the Trypillia culture were carried out on samples dated to 3900—3500 cal BC from the Vertebea cave in Volhynia. The majority of its inhabitants were carriers of the Mt haplogroup H, which connects the people of Trypillia with the Anatolian and Balkan early farmers. This haplogroup was also characteristic of farming cultures of the Central European Neolithic, but its frequency in Vertebea is twice as high. The Mt haplogroup U found in one resident of Vertebea may indicate contacts with hunters of the steppe Dnieper Region.

Genetic polymorphism is also analyzed in the bearers of the Yamna (Pit grave) Culture of the North Pontic Region, which opens a perspective in the context of the Indo-European studies. The research has shown that among the Late Neolithic populations of the proto-European anthropological type with the dominant Mt haplogroup U, and in the early Eneolithic populations of the region, carriers of haplogroup H of the Mediterranean anthropological type appear as a result of contacts with Trypillian groups, which gradually moved in the eastern direction. The same genetic lines in different proportions are preserved in the anthropologi-

cally heterogeneous North Pontic population of Yamna Culture.

Expanding the analysis of genetic markers of ancient craniological complexes will facilitate the interpretation of the results of archaeogenetic research. Given the historical and anthropological context, they are promising for the study of intercultural contacts and migrations in the early history of the population of Ukraine.

Keywords: archaeogenetic analysis, anthropological type, mitochondrial DNA, North Pontic Region, Trypillian culture.

Одержано 7.07.2020

ПОТЄХІНА Інна Дмитрівна, кандидат історичних наук, завідувач відділу, Інститут археології НАН України, пр. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна.

POTEKHINA Inna D., PhD in History, Head of the Department, the Institute of Archaeology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Prospekt Heroiv Stalinhrada, 12, Kyiv, 04210, Ukraine.
ORCID: 0000-0001-5107-8922, e-mail: idpotekhina@gmail.com.