

УДК 575+56

Рюриковичи: первый опыт реконструкции генетического облика правящего рода средневековой Руси по данным палеогеномики

К. В. Жур¹, Ф. С. Шарко¹, Вл. В. Седов², М. В. Добровольская², В. Г. Волков³,
Н. Г. Максимов⁴, А. Н. Сеславин⁵, Н. А. Макаров², Е. Б. Прохорчук^{1*}

¹Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии»
Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

²Институт археологии РАН, Москва, 117292 Россия

³Областное государственное автономное учреждение «Центр татарской культуры», Томск,
634050 Россия

⁴АНО Руниверс, Москва, 119071 Россия

⁵Общероссийская общественная организация «РДС», Москва, 109028 Россия

*E-mail: prokhortchouk@gmail.com

Поступила в редакцию 20.06.2023

Принята к печати 17.08.2023

DOI: 10.32607/actanaturae.23425

РЕФЕРАТ Представители рода Рюриковичей были правителями Руси в течение семи столетий, с IX до конца XVI в. «Повесть временных лет», главный летописный источник о первых веках истории Руси, ведет происхождение этого княжеского рода от варяга Рюрика, призванного на княжение в 862 г., однако прямых генетических свидетельств происхождения ранних Рюриковичей до сих пор не получено. В данной работе впервые проведен полногеномный палеогенетический анализ костных останков представителя рода Рюриковичей – великого князя Владимирского Дмитрия Александровича (?–1294), сына великого князя Киевского и Владимирского Александра Ярославича Невского (1221–1263). Установлено, что его Y хромосома принадлежит к N1a-гаплогруппе. Большинство современных Рюриковичей, принадлежащие, согласно их родословным, к гаплогруппе N1a, обладают максимально похожими вариантами Y хромосом между собой, а также с Y хромосомой князя Дмитрия Александровича. Совокупность полногеномных данных средневековых и современных Рюриковичей может однозначно говорить о том, что их род, начиная по крайней мере с XI в. (со времени великого князя Ярослава Мудрого), характеризуется носительством N1a-гаплогруппы Y хромосомы. Все остальные предполагаемые Рюриковичи как древние, так и современные являются носителями других гаплогрупп (R1a, I2a), обладают высокой гетерогенностью последовательности Y хромосом и не подтверждают единое происхождение. Наиболее вероятными отдаленными предками князя Дмитрия Александровича по мужской линии были мужчины, оставившие могильник Большой Олений остров на побережье Кольского полуострова около 3600 лет назад. Моделирование генома князя Дмитрия Александровича указывает на вклад в его происхождение трех предковых компонент: (1) популяции раннесредневекового населения востока Скандинавии с острова Эланд; (2) представителей степных кочевых народов евразийских степей железного века или раннесредневекового населения Центральной Европы (степные кочевники с территории Венгрии) и (3) древнего сибирского компонента. Достоверные значения статистики также получены при замене жителей Скандинавии на представителей славянского древнерусского населения XI в. Таким образом, впервые на примере древнего Рюриковича показана генетическая составляющая сложного характера межэтнических взаимодействий в формировании знати средневековой Руси.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА Рюриковичи, князь Дмитрий Александрович, полногеномное секвенирование, N1a-гаплогруппа.

СОКРАЩЕНИЯ дДНК – древняя ДНК; ОНП – однонуклеотидный полиморфизм; PCA – метод главных компонент.

ВВЕДЕНИЕ

Применение методов палеогенетики для изучения генетического своеобразия и происхождения элиты средневековой Руси – необходимая составляющая общего арсенала современных научных подходов, способных расширить и верифицировать существующие знания о древнерусском обществе, его этническом составе и политической организации. Между тем, останки Рюриковичей, древнейшего правящего рода, представители которого были важнейшими действующими лицами в истории Руси IX–XVI вв., остаются почти не затронуты палеогенетическими исследованиями. Гаплогруппы Рюриковичей XI–XII вв. реконструированы по генетическим материалам современных индивидов, генеалогия которых, по историческим данным, с разной степенью достоверности восходит к Рюрику [1]. Корректность отбора этих генетических материалов и возможность проверки историко-генеалогических сведений, на основании которых производился отбор, остаются дискуссионными, обсуждаются авторами – специалистами совершенно разных квалификаций и специальностей [2, 3].

Существование «белого пятна» в изучении геномов древнерусской элиты во многом связано со сложностью персональной идентификации останков Рюриковичей и других аристократических родов в некрополях X–XIV вв. Хорошо известно, что имена погребенных до начала XV в. никак не обозначались на погребальных сооружениях, саркофагах и надгробиях. Местоположение княжеских погребений устанавливается по летописным сообщениям, синодикам XVI–XVII вв. с учетом позднейшей традиции церковного почитания многих представителей княжеского рода. Археологические исследования погребений в древнерусских храмах и антропологическое изучение костных останков остаются основными методами идентификации захоронений представителей княжеского рода, однако состояние некрополей далеко не всегда дает возможность подобной идентификации. Длительное использование некрополей, практика помещения новых захоронений в старые погребальные сооружения, перемещение почитаемых останков при их освидетельствовании в XV–XIX вв., наконец, изъятие мощей в ходе антирелигиозной кампании в советское время привели к тому, что значительная часть княжеских останков XI–XIV вв. из погребений в древнерусских храмах оказалась утрачена или не может быть достоверно связана с определенными историческими лицами, могилы которых находились в этих некрополях. Один из примеров использования для генетического исследования Рюриковичей костных останков, принадлежность которых представителю

княжеского правящего рода не может быть верифицирована по археологическим данным, – изучение предполагаемых останков князя Глеба Святославича из Черниговского Спасо-Преображенского собора – черепа, найденного при ремонте храма без археологического документирования [4].

Таким образом, особую ценность приобретают немногочисленные захоронения Рюриковичей с костными останками, принадлежность которых представителям княжеского рода надежно определена согласно археологическому контексту, антропологическим определениям и комплексу исторических свидетельств. К таким достоверным захоронениям относится погребение князя Дмитрия Александровича в Спасо-Преображенском соборе Переславля-Залесского в его юго-восточной части, в южной алтарной апсиде (Приложение 1).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ**Выделение древней ДНК и приготовление библиотек фрагментов ДНК из костных останков**

Все работы с дДНК проводили в «чистой комнате» – специально оборудованном для этих целей помещении, расположенном на базе ФИЦ Биотехнологии Российской академии наук (Институт биоинженерии им. К.Г. Скрябина).

ДНК выделяли из костных останков, обнаруженных в разрушенном саркофаге Спасо-Преображенского собора Переславля, которые, согласно совокупности исторических сведений о погребении, археологических данных и антропологических определений, принадлежат сыну князя Александра Ярославича Невского – князю Дмитрию Александровичу (Приложение 1). Останки характеризовались хорошей сохранностью костной ткани, которая типична для нахождения останков длительное время после захоронения вне контакта с грунтом, что дает основание предположить довольно поздний эпизод разрушения саркофага. Из образцов, предоставленных для генетического анализа, были получены три навески костной пыли весом 20, 50 и 80 мг – из пястной кости кисти, надколенника и ладьевидной кости стопы соответственно, из которых выделяли ДНК методом магнитной сепарации с использованием буфера Дабни (5 М гидрохлорид гуанидина, 40% (об./об.) 2-пропанола, 0.12 М ацетата натрия, 0.05% (об./об.) Tween 20) и магнитных частиц (G-Biosciences), покрытых диоксидом кремния [5].

Полученную ДНК использовали для приготовления библиотек одноцепочечных фрагментов ДНК с помощью готового набора реагентов ACCEL-NGS 1S Plus DNA Library Kit (Swift Biosciences, США)

в соответствии с оригинальным протоколом с небольшими модификациями: для этапов, обеспечивающих элонгацию цепи и индексацию образцов, использовали полимеразу, способную продолжать синтез в присутствии урацила (КАРА HiFi HS Uracil+RM, США). Для оценки содержания эндогенной ДНК было выполнено тестовое секвенирование сконструированных библиотек фрагментов ДНК с низким покрытием, ориентировочно 3–4 млн одиночных прочтений на образец (длиной 50 п.н.). Для образца с наилучшими показателями сохранности генетического материала (высокая эндогенность и наличие замен С>Т на 5'-концах фрагментов ДНК, так называемых «усов древности») готовили дополнительную библиотеку из того же экстракта ДНК, предварительно обработанного смесью ферментов урацил-ДНК-гликозилазы (УДГ) и эндонуклеазы VIII [6]. Смесью ферментов позволяет удалить урацил из цепей дДНК и превратить полученные абазические сайты в однонуклеотидные разрывы, при этом некоторая часть остатков урацила на концах фрагментов сохраняется, что связано с низкой эффективностью ферментов на этих участках. Удаление остатков урацила повышает качество картирования и предотвращает искажение результатов последующей статистической обработки [7].

Для последующего обогащения по интересующим областям генома использовали набор реагентов MyBaits Expert Human Affinities Prime Plus Kit (Daicel Arbor Biosciences). Бiotинилированные одноцепочечные ДНК-зонды из набора покрывают однонуклеотидные полиморфизмы (ОНП) из панели «1240K capture» [8], 46000 дополнительных уникальных ОНП Y хромосомы известных гаплогрупп согласно классификатору Международного общества генетической генеалогии (англ. International Society of Genetic Genealogy (сокр. ISOGG)) [9] и набор зондов MitoTrio на три различных митохондриальных генома: на обновленную референсную последовательность Кембриджа (rCRS), реконструированную эталонную последовательность Sapiens (RSRS) и митохондриальную последовательность неандертальца Vindija (Genbank NC_011137) [10]. Секвенирование библиотек осуществляли на приборе HiSeq 1500 (Illumina, США) в режиме парных чтений 2 × 150 п.н. для широкогеномного секвенирования и в режиме одиночных чтений длиной 50 п.н. для тестовых библиотек.

Биоинформатическая обработка данных

Для фильтрации контаминирующих ДНК-прочтений применяли программное обеспечение BBDuk [11], входящее в пакет BBMap, с использованием баз данных бактерий, грибов, растений, вирусов и дру-

гих организмов. Выходные данные инструмента BBDuk обрабатывали в программном конвейере PALEOMIX (версия 1.2.14) [12], с помощью которого были обрезаны последовательности адаптеров (программа cutadapt v3.4 [13]), а также выполнено выравнивание чтений на эталонную последовательность генома человека (hg19/GRCh37) с использованием инструмента bwa (версия 0.7.17) [14].

Данные секвенирования для образца NEV2.3 доступны для скачивания по ссылке http://russiangenome.ru/NEV2_3.bam.

Выровненные прочтения отфильтровали для обеспечения минимального качества отображения 20 с помощью samtools view (версия 1.9) [15]. Индексацию, сортировку и удаление дубликатов (rmdup) выполняли инструментом samtools (версия 1.9) [15]. Для вызова генотипов из выровненных прочтений использовали PileupCaller (<https://github.com/stschiff/sequenceTools>) с опцией «-randomHaploid», который вызывает гаплоидные генотипы путем случайного выбора одного основания высокого качества (показатель качества идентификации основания phred ≥ 30) из панели ОНП 1240K (<https://reich.hms.harvard.edu/>).

Паттерны посмертных повреждений ДНК анализировали с помощью программы MapDamage2 [16], которая предлагает несколько инструментов для визуализации и моделирования закономерностей повреждений, наблюдаемых в древних образцах. MapDamage2.0 также позволяет пересчитывать базовые показатели качества, чтобы смягчить влияние посмертного повреждения ДНК на результаты последующих этапов обработки данных.

Для определения генетической кластеризации образца NEV2.3 среди известных на момент проведения исследования древних образцов, представленных в панели Allen Ancient DNA Resource (AADR) [17], использовали программу ADMIXTURE v.1.3.0 [18]. ОНП были обрезаны для сайтов с неравновесным сцеплением с использованием PLINK v.1.9 [19] с размером скользящего окна в 50 вариантов, размером шага – 5 вариантов и порогом r^2 в 0.2 (–indep-pairwise 50 5 0.2). Было сделано 10 повторов со случайными начальными значениями для числа кластеров (K) от 4 до 12 и выбран прогон с минимальной ошибкой перекрестной проверки для построения графика примесей популяций.

Для анализа главных компонент (PCA) использовали инструмент smartpca из пакета EIGENSOFT. Древние образцы проецировали на первые две компоненты современных образцов, список образцов представлен в *табл. 1* Приложения 2. По умолчанию устанавливали следующие параметры: lsqproject: YES, numoutlieriter: 0, shrinkmode:

YES для анализа smartpca. Для определения митохондриальных гаплогрупп применяли программу HaploGrep [20]. Гаплогруппы Y хромосом определяли с помощью сопоставления аллелей на филогенетическом дереве ISOGG version 15.73. F4-статистика была посчитана с помощью программы qpDstat из пакета программ ADMIXTOOLS с параметрами по умолчанию. Все построения основывались на данных полногеномного секвенирования образцов. Для моделирования генома из компонент предковых популяций мы использовали программу qpWave и qpAdmix с параметром «allsnps: YES», а в качестве right-популяций выбраны «Russia_Yana_UP», «Russia_Sunghir», «Bichon_LP», «Zagros_EN», «Russia_DevilsCave_N», «Alaska_LP», «Russia_Ust_Ishim.DG», «Papuan.DG», «Han.DG», «Chukchi.DG», «Russia_Kostenki14», «ONG», «Yoruba.SDG», «Mbuti.SDG» и «Karitiana.SDG».

Для предсказания цвета глаз, волос и кожи применяли онлайн-инструмент HIrisPlex-S [21–23].

Выделение ДНК и приготовление библиотек фрагментов ДНК из образца крови современного человека

Для контроля влияния метода обнаружения ОНП на результаты настоящего исследования в лаборатории было выполнено секвенирование образца ДНК предполагаемого современного Рюриковича (образец под шифром Olgovich3) согласно его генеалогии. Перед проведением исследования получено и подписано добровольное информированное согласие современного Рюриковича на участие в данном исследовании и использование его деперсонифицированных данных.

Геномную ДНК из образца Olgovich3 выделяли из 200 мкл крови с помощью набора реагентов Magen DNA blood mini kit в соответствии с протоколом и 1 мкг ДНК использовали для фрагментации на приборе Covaris до фрагментов среднего размера (200 нуклеотидов). Библиотеку для последующего полногеномного секвенирования готовили согласно инструкции к набору NEBNext DNA UltraII (NEB). Секвенирование осуществляли на приборе HiSeq1500 (Illumina, США). Итого было сгенерировано 115564028 прочтений длиной 150 нуклеотидов. Картирование выполнено с помощью BWA (v.0.7.17) на референсный геном человека hg19/GRCh37 с последующим удалением ПЦР-дубликатов. Для дальнейшего поиска ОНП использовали 104109318 прочтений с помощью программы bcftools.

Генетическое тестирование предполагаемых современных Рюриковичей выполняли с 2006 г. в коммерческой лаборатории Family Tree DNA в Хьюстоне (США), в лаборатории популяционной

генетики человека Медико-генетического научного центра имени академика Н.П. Бочкова (г. Москва) и в лаборатории эволюционной генетики Научно-исследовательского института медицинской генетики (г. Томск) под руководством А.Н. Сеславина, В.Г. Волкова и Н.Г. Максимова в рамках международного научно-исследовательского проекта «Рюриковичи. Геном русских князей». Часть результатов была представлена в виде bam-файлов (Olgovich1, Yurievich1, Mstislavich1, Mstislavich2, Yurievich2, Olgovich4, Mstislavich3, Mstislavich4, Yurievich3, Mstislavich5), часть в виде списка ОНП Y хромосомы (Olgovich2 и Olgovich5). Все участники дали согласие на использование своих генетических данных в рамках этого проекта.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружение останков князя Дмитрия Александровича в Спасо-Преображенском соборе в Переславле-Залесском

Архитектурно-археологический отряд Института археологии РАН под руководством Вл.В. Седова обследовал предполагаемое захоронение князя Дмитрия Александровича в Переславле-Залесском. Князь Дмитрий Александрович (?–1294), второй сын великого князя Александра Ярославича Невского, наследовавший после смерти отца (1263 г.) его удел – Переславское княжество, в разные годы занимал новгородское и великое владимирское княжение. Князь умер на Волоке Ламском, возвращаясь в Переславль из Твери, и был похоронен в Переславле. При этом в ряде летописей (в том числе в Новгородской 4-й, Московском летописном своде конца XV в., Воскресенской и Никоновской) содержатся прямые сообщения о погребении его в Спасо-Преображенском соборе Переславля-Залесского (ПСРЛ, т. IV, с. 249; ПСРЛ, т. XXV, с. 157; ПСРЛ, т. VII, с. 181; ПСРЛ, т. XIII, с. 170) [24–28]. Идентификация останков из саркофага в юго-западной части собора как погребения князя Дмитрия Александровича основана на совокупности исторических сведений о погребении, археологических данных и антропологических определений (Приложение 1).

Палеогенетический анализ костных останков из саркофага

Для выделения дДНК были отобраны костные образцы (пястная кость, коленная чашечка и ладьевидная кость стопы), представляющие собой останки взрослого индивида, предположительно князя Дмитрия Александровича (идентификационный номер Nev2). Из образцов получены навески костной

Таблица 1. Результаты полномасштабного секвенирования библиотеки фрагментов ДНК образца Nev2.3

ID-библиотека	Количество входных ридов	Количество ридов после фильтрации	Откартировано ридов на hg19	После удаления ПЦР-дубликатов	Покрытие	Эндогенная ДНК, %	ОНП (для анализа)	Генетический пол	Гаплогруппа мтДНК	Гаплогруппа Y хромосомы
NEV_2.3	15001647	14976811	14299210	3025176	0.06	20.2	532154	М	F1b1	N1a1a1a1a1a1a7a-

пудры с соответствующими идентификационными индексами Nev2.1, Nev2.2 и Nev2.3, из которых была выделена ДНК и приготовлены библиотеки одноцепочечных фрагментов для последующего тестового секвенирования с целью оценить эндогенность. Результаты секвенирования представлены в Приложении 3.

Образец Nev2.3 характеризовался наиболее высоким содержанием эндогенной ДНК и частотой замен цитозина на тимин на 5'-концах фрагментов дДНК («усов древности»), в связи с чем был отобран для дальнейшего полномасштабного секвенирования с предварительным обогащением по интересующим участкам генома (трэппинг). Результаты анализа на наличие «усов древности» в исследуемых библиотеках представлены на рисунке в Приложении 4.

В результате широкогеномного секвенирования библиотеки фрагментов дДНК Nev2.3 сгенерировано более 15 млн чтений, определены 532154 однонуклеотидных полиморфизма (ОНП). В процессе обработки данных секвенирования установлено, что образец принадлежит мужчине с митохондриальной гаплогруппой F1b и гаплогруппой N1a Y хромосомы (табл. 1). Оценка контаминации образца по таким параметрам, как степень гетерозиготности мтДНК и X хромосомы (табл. 1–2 Приложения 5), загрязнение не выявила, соответствующие показатели не выходили за пределы допустимых отклонений.

Предсказание фенотипических признаков князя Дмитрия Александровича на основании генетических данных

В исследуемом образце Nev2.3, принадлежащем предположительно князю Дмитрию Александровичу, сыну князя Александра Ярославича Невского, удалось определить однонуклеотидные полиморфизмы, позволяющие с определенной долей вероятности предсказать фенотип князя: цвет волос, цвет кожи и цвет глаз. С наиболее высокой вероятностью глаза были карими ($P = 0.962$), волосы темными ($P = 0.810$) или коричневыми ($P = 0.555$), оттенок кожи промежуточным (0.635), т.е. не светлый и не темный.

Таблица 2. Результаты предсказания фенотипических свойств образца Nev2.3

Свойство	Вероятность (P)
Карий цвет глаз	0.962
Темный цвет волос	0.810
Промежуточный оттенок кожи	0.635
Коричневый цвет волос	0.555
Черный цвет волос	0.355
Светлая кожа	0.306
Светлый цвет волос	0.190
Светло-русый цвет волос	0.090
Темная кожа	0.053
Промежуточный цвет глаз	0.035
Очень светлая кожа	0.005
Голубой цвет глаз	0.003
Очень темная или черная кожа	0.001
Рыжий цвет волос	0.000

Результаты предсказания фенотипических свойств для образца Nev2.3 представлены в табл. 2.

Анализ последовательностей Y хромосомы князя Дмитрия Александровича и других предполагаемых более поздних представителей рода Рюриковичей

Существующие гипотезы о гаплогруппе Y хромосомы Рюрика и его потомков говорят о трех возможных вариантах – гаплогруппы N1a, R1a и I2a. Гипотезы выдвинуты на основании результатов генетических исследований предполагаемых 43 современных Рюриковичей (являющихся представителями 32 родов из разных ветвей предполагаемых прямых потомков князя Ярослава Мудрого и полоцких Рюриковичей) и трех древних потомков Рюрика [1, 2, 29–32].

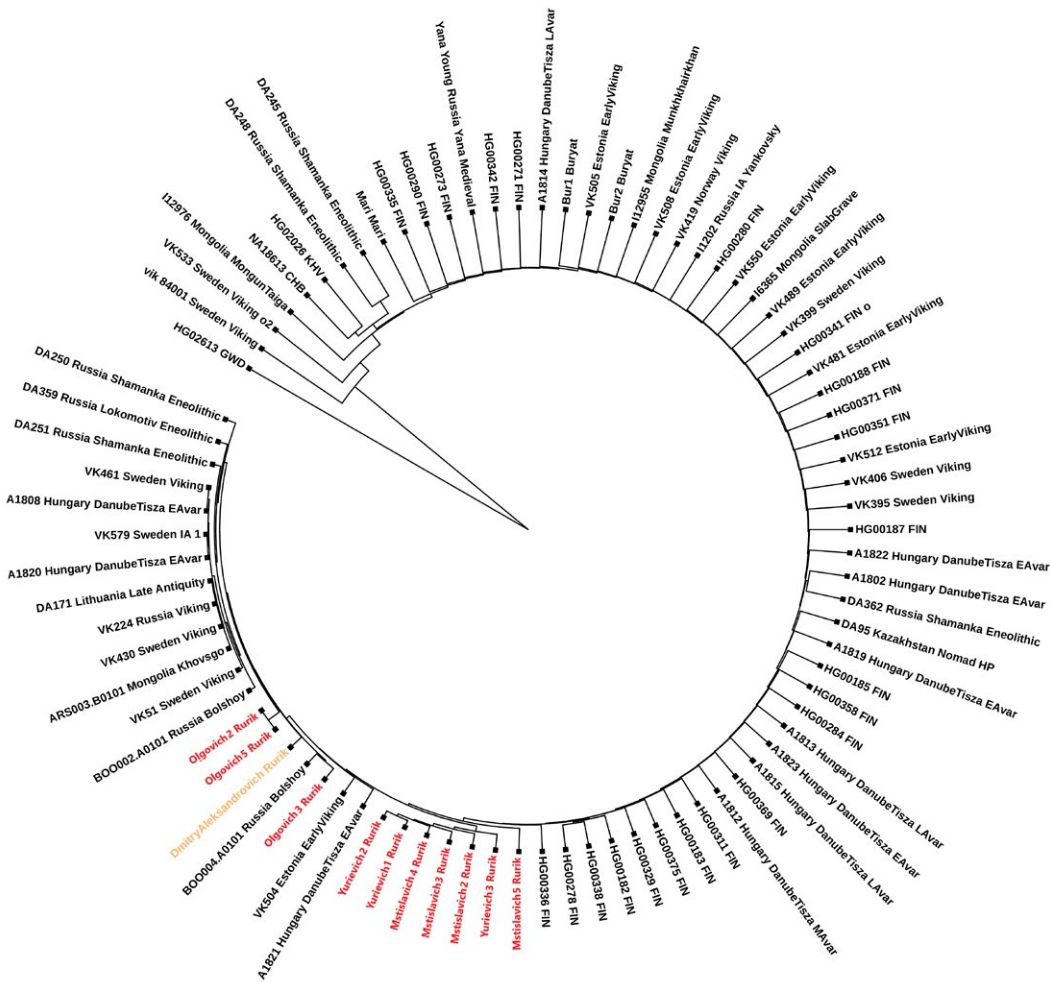


Рис. 1. Филогенетическое дерево Y хромосомы, отражающее родственные взаимосвязи между князем Дмитрием Александровичем (образец отмечен оранжевым цветом), современными представителями рода Рюриковичей (отмечены красным цветом) и образцами из базы данных «The Allen Ancient DNA Resource», принадлежащих к гаплогруппе N1a

Для филогенетического позиционирования Y хромосомы нами были использованы все имеющиеся в базе данных «The Allen Ancient DNA Resource» (AADR) образцы [17], несущие гаплогруппу N1a, а также результаты генотипирования Y хромосом современных Рюриковичей с аналогичной гаплогруппой. Анализ не ставил своей целью установление гаплогруппы с высоким разрешением, а концентрировался на анализе всех выявленных полиморфизмов Y хромосомы образца (51017 ОНП, Приложение 6).

В результате филогенетического позиционирования Y хромосома князя Дмитрия Александровича кластеризовалась с Y хромосомами предполагаемых современных Рюриковичей (рис. 1), которые произошли из различных аристократических родов: образцы Mstislavich2 (M), Mstislavich3 (M), Mstislavich4 (M), Mstislavich5 (M), Yurievich1 (Ю), Yurievich2 (Ю), Yurievich3 (Ю), Olgovich2 (O), Olgovich3 (O), Olgovich5 (O), где M – Мстиславиичи, потомки Мономаха, ветвь Рюриковичей, произошедшая от великого князя Мстислава Владимировича (1076–1132);

Ю – Юрьевичи, потомки Мономаха, ветвь Рюриковичей от великого князя Киевского Юрия Долгорукого († 1157); О – Ольговичи, черниговские Рюриковичи, потомки князя Олега «Гориславича» Святославича († 1115). Здесь и далее мы будем придерживаться отнесения образцов к генеалогической ветви Рюриковичей символами М, О и Ю (эти ветви воспроизведены в Приложении 7). Детальная генеалогия рода Рюриковичей приведена в Приложении 8.

К трем древним предполагаемым Рюриковичам, гаплогруппы Y хромосом которых были определены ранее другими научными группами, относится образец, принадлежащий предположительно князю Глебу Святославичу Черниговскому (O), идентификационный номер VK542 [4]; образец, принадлежащий предположительно князю Изяславу Ингваревичу Луцкому (M), идентификационный номер VK541 [4]; образец, принадлежащий Беле Ростиславовичу (O), крупному венгерскому феодалу, представителю черниговской линии княжеского рода Рюриковичей [33]. Эти образцы имели следующие Y хромосомные гаплогруппы: Глеб – I2a

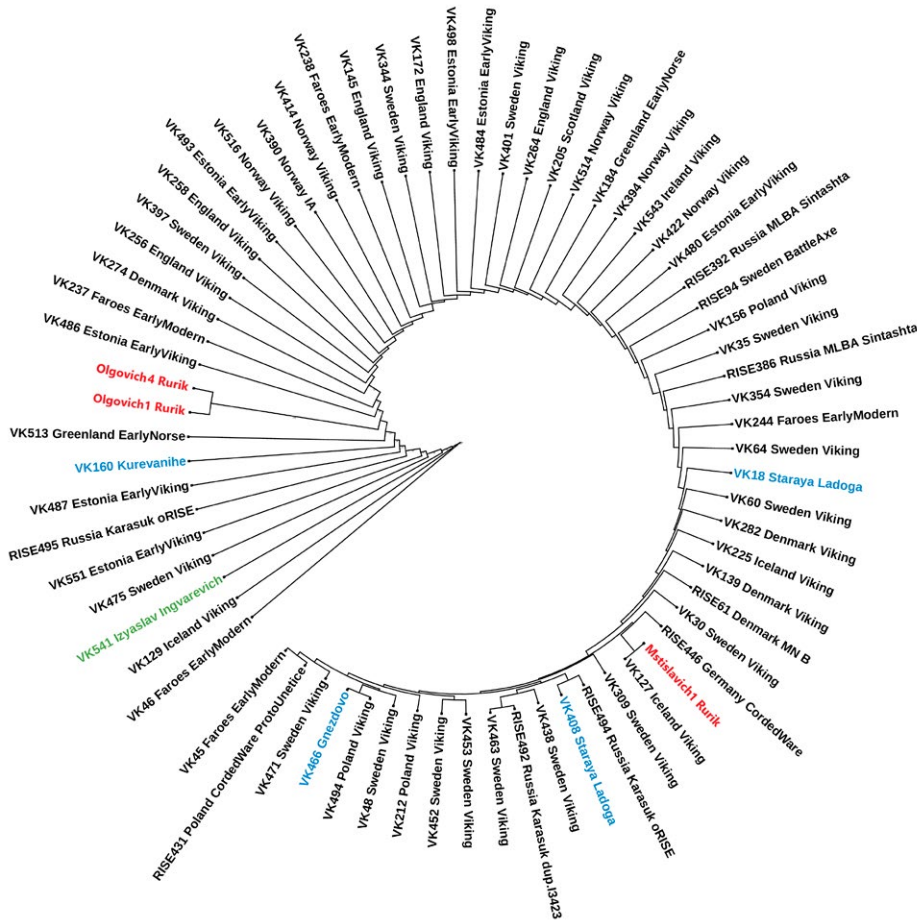


Рис. 2. Филогенетическое дерево Y хромосомы, отражающее родственные взаимосвязи между предполагаемыми современными представителями рода Рюриковичей (отмечены красным цветом) и образцами из базы данных «The Allen Ancient DNA Resource», принадлежащих к гаплогруппе R1a. Зеленым цветом отмечен образец предполагаемого князя Изяслава Ингваревича Луцкого, синим – образцы «викингов» с территории современной России

(полногеномная последовательность), Изяслав – R1a (полногеномная последовательность), Бела – N1a1a1a1a1a (по STR-маркерам). Важно отметить, что принадлежность черниговского и луцкого захоронений Рюриковичам не может быть обоснована археологическими данными, что ставит под сомнение и гипотезы, которые вытекают из генетического анализа указанных образцов.

Анализ носителей R1a гаплогруппы современных представителей рода Рюриковичей и образцов из базы данных AADR проведен с использованием того же алгоритма, что и носителей гаплогруппы N1a (рис. 2). Оказалось, что Y хромосома предполагаемого князя Изяслава Ингваревича Луцкого хотя и относится к гаплогруппе R1a, но не кластеризуется с образцами современных нам представителей Рюриковичей: образцами Mstislavich1 (M), Olgovich1 (O) и Olgovich4 (O). Более того, образец Mstislavich1 кластеризуется отдельно от образцов Olgovich1 и Olgovich4. Отметим, что кластеризация с этими образцами отсутствует и у других «викингов» с гаплогруппой R1a, чьи останки обнаружены в Гнездово (VK466), Старой Ладоге (VK408, VK18) и Куреванихе (VK160) [4].

Таким образом, большинство ныне живущих потомков по прямой мужской линии легендарного князя Рюрика (согласно их родословным), имеющие гаплогруппу N1a, обладают максимально похожими вариантами Y хромосомы как между собой, так и с Y хромосомой князя Дмитрия Александровича. Совокупность полногеномных данных средневековых и современных Рюриковичей может однозначно говорить о том, что их род, начиная по крайней мере с XI в. (со времени великого князя Ярослава Мудрого), характеризуется носительством гаплогруппы N1a Y хромосомы. Все остальные предполагаемые Рюриковичи как древние, так и современные, носители других гаплогрупп (R1a, I2a), обладают высокой гетерогенностью нуклеотидной последовательности Y хромосомы и не указывают на единое происхождение по прямой мужской линии.

Поиск археологических образцов с наиболее близкими к князю Дмитрию Александровичу последовательностями Y хромосомы

Y хромосома князя Дмитрия Александровича кластеризуется, помимо современных Рюриковичей,

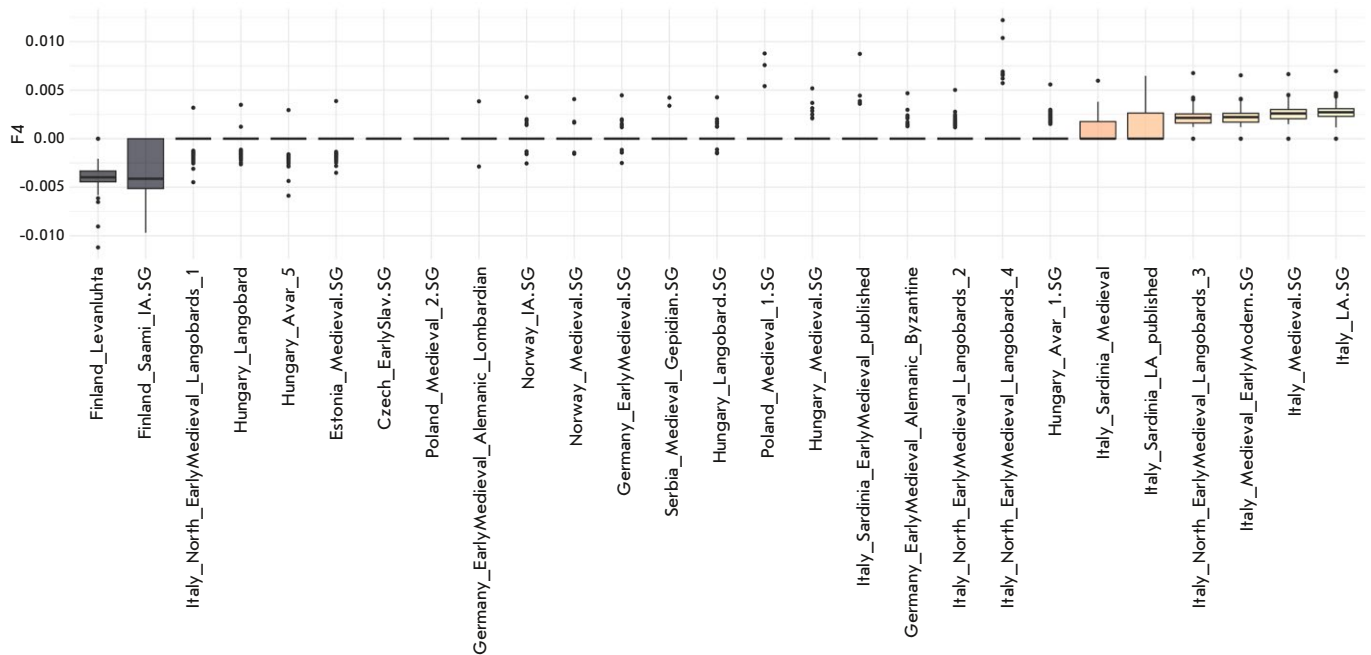


Рис. 3. Значения F4-статистики в конфигурации («викинги», Тест-популяция; Большой Олений остров, Yoruba2). Тестовые популяции отложены по горизонтали. Боксплот отображает значения F4-статистики суммарно для группы «викингов». Статистически достоверные отрицательные значения F4-статистики отмечены серым цветом, желтым показаны положительные значения

в одной ветке с древними людьми Большого Оленьего острова (Russia_Bolshoy), могильника середины II тысячелетия до н.э., расположенного в Кольском районе Мурманской области (рис. 1). Ранее на примере этих образцов был показан поток генов народов Сибири (восточно-евразийский компонент) на Север и Восток Европы [34]. Высокая степень гомологии Y хромосомы представителя русского княжеского рода и людей эпохи раннего металла привела нас к гипотезе о возможном вкладе восточно-евразийского генофонда в формирование североευропейского населения раннего средневековья, поскольку, согласно летописям, русский княжеский род имел с ними генетическую связь.

Мы исследовали вклад генома людей с Большого Оленьего острова в формирование средневекового населения, проживавшего на прибалтийских территориях современных Финляндии, Дании, Швеции и Норвегии, для чего использовали опубликованные в статье Margaryan 2020 года [4] геномы «викингов» (этот термин мы используем не для исторической точности, а для краткости указания на исследуемое население). Все эти образцы имели идентификатор VK и цифровой код. F4-тест в конфигурации (VK, Test; Большой Олений остров, Yoruba) показал, что статистически значимые (z score по модулю больше 3) отрицательные значения ($z > 10$) статистика достигала только при использовании в каче-

стве Test-популяции финнов (Finland_Levanluhta) и саамов (Finland_Saami_IA.SG), а положительные значения – при использовании в качестве Test-популяции южных европейцев, например, образец Italy_Medieval_EarlyModern.SG ($z > 13$). Результаты представлены на рис. 3 и в табл. 1 Приложения 9.

Таким образом, при сравнении пары VK–саамы поток генов происходит от геномов Большого Оленьего острова к саамам. Но при сравнении пары VK–Южная Европа удается детектировать существенный вклад геномов образцов Большого Оленьего острова в формирование генофонда популяций «викингов». Скорее всего, этот поток генов осуществлялся за счет контактов «викингов» с финно-угорским населением прибалтийского региона.

Неожиданное сходство Y хромосом князя Дмитрия Александровича и древних людей Большого Оленьего острова позволило выдвинуть гипотезу о том, что вклад восточно-евразийских генов будет достоверно выше у «викингов» с гаплогруппой N1a по сравнению с «викингами» с гаплогруппой R1a. Действительно, F4-статистика в конфигурации (Викинги_R1a, Викинги_N1a; Большой Олений остров, Yoruba2) указала на значимый поток восточно-евразийских генов в «викингов» с N1a-гаплогруппой ($F4 = -0.00032$, $Z = -3.46$). Результаты представлены в табл. 3. При этом геном князя Дмитрия Александровича не показал су-

Таблица 3. Значения F4-статистики в конфигурации (Викинги_R1a, Викинги_N1a; Большой Олений остров, Yoruba2)

H1	H2	X	O	D	Z
Viking_R1a	Viking_N1a	BolOlen	Yoruba2	-0.000315	-3.463
Viking_R1a	Viking_N1a	BolOlen	Yoruba	-0.000247	-2.737
Viking_R1a	Viking_N1a	BolOlen	Mbuti	-0.00019	-1.988

щественного отличия с точки зрения восточно-евразийской генетической компоненты по сравнению с другими «викингами» с гаплогруппой N1a.

Гипотеза о том, что люди Большого Оленьего острова являются оптимальной прокси популяцией при моделировании «викингов», проверена путем повторения qpAdm-анализа, проведенного в работе Margaryan 2020 [4]. Ряд популяций «викингов», к примеру, Ladoga и EstoniaIA и ряд других, не раскладываются с использованием трех источников – европейских охотников-собирателей, неолитических земледельцев и степных скотоводов (табл. 1 Приложения 10). Для получения достоверного разложения к трем источникам был добавлен четвертый – восточные образцы железного века Xiongnu (около 100 г. до н.э.–50 г. н.э.) или образцы Большого Оленьего острова. Оказалось, что скандинавские популяции одинаково эффективно ($p\text{-value} > 0.05$) моделировались с использованием и образцов Xiongnu [4], и образцов Большого Оленьего острова (табл. 2 Приложения 10), генетический вклад которых в эти популяции составил: Ladoga – 4.7% Xiongnu и 4.7% Большого Оленьего острова; EstoniaIA – 6.5% Xiongnu и 8.4% Большого Оленьего острова.

Таким образом, показано, что генофонд средневековых «викингов», представляющих значительную часть Северной Европы (островной и материковой), формировался частично за счет потока генов из Сибири, а предками князя Дмитрия Александровича по мужской линии с высокой вероятностью были мужчины, оставившие могильник Большой Олений остров на побережье Кольского полуострова около 3600 лет назад.

Анализ мтДНК князя Дмитрия Александровича

Митохондриальная гаплогруппа князя Дмитрия Александровича определена как F1b1. Эту гаплогруппу относят к восточно-евразийскому кластеру и отмечают ее представленность с разной частотой в генофонде большинства исследованных ранее древних и современных популяций Байкальского региона и сопредельных территорий Центральной Азии [35–38]. Также митохондриальная гаплогруппа F обнаружена у трех авар VII в. в Дунайско-Тисском междуречье (F1b1b и два образца с F1b1f),

геномные профили этих индивидов среднего аварского периода соответствуют геномам других представителей элиты раннего аварского периода данного региона и состоят на 90–98% из предкового компонента AR_Xianbei_P_2c, имеющего восточностепное происхождение и выступающего в качестве генетического компонента древних северо-восточных азиат (ancient northeast Asians, ANA). Два из трех захоронений (мужские погребения) характеризовались довольно богатым инвентарем с золотыми и позолоченными предметами, что указывает на их принадлежность к знати [39].

Интерпретировать происхождение митохондриальной гаплогруппы князя Дмитрия Александровича довольно сложно, так как практически во всех исторических эпохах прослеживается повышенная изменчивость и «пестрота» митохондриального состава женской части групп древнего населения. Связано это с тем, что брачные союзы официального и неофициального характера аккумулировали представительниц совершенно разных генетических линий в одном географическом локусе. Исследуя историю династий, важно иметь в виду, что привлечение самых разных по своему происхождению женщин в качестве выгодных или вынужденных политических шагов – широко распространенное явление. Таким образом, митохондриальная группа F1b князя Дмитрия Александровича может быть связана как с древним северным потоком с территории Сибири (восточно-евразийский компонент) [34], так и с миграциями раннесредневековых кочевников [39], при этом исток этой группы может быть, вероятно, одним и тем же.

Результаты PCA-анализа

Генетическую близость генома князя Дмитрия Александровича к другим известным древним и современным популяциям оценили с помощью метода главных компонент (PCA). Результаты PCA-анализа представлены в Приложении 11 (для построения PCA использовано 740 образцов, список образцов представлен в табл. 1 Приложения 2). Упрощенная версия этих результатов воспроизведена на рис. 4 (отображено только 116 образцов, список образцов представлен в табл. 2 Приложения 2). Стоит от-



Рис. 4. Анализ главных компонент. Геном князя Дмитрия Александровича спроецирован на представителей древних и современных популяций Западной Евразии

метить, что расположение древних и современных геномов в координатах PC1–PC2 коррелирует с географическими координатами, в которых обнаружены археологические образцы (Пирсоновская корреляция 0.76). В этих координатах ось PC1 указывает на направление запад–восток, а ось PC2 на направление север–юг. Геном князя Дмитрия Александровича (координаты образца PC1: -0.0071, PC2: 0.0062) занимает промежуточное положение на участке PC1–PC2 между кластером с древними и современными образцами с территории Европы и кластером с древними и современными образцами с территории Центральной Азии. Из наиболее приближенных по времени древних образцов ближе всего к князю Дмитрию Александровичу располагаются представители раннесредневекового населения Центральной Европы, степные кочевники авары позднего периода, например, Hungary_LateAvar (ID I16741) [40] и Hungary_Transtisza_LAvar (ID ARK-11) [41].

Авары – это кочевой народ центральноазиатского происхождения, переселившийся в VI в. в Центральную Европу и создавший там государство Аварский каганат (VI–IX вв.). Археологи зачастую определяют аваров как европеоидов, предполагая, что только небольшая господствующая прослойка, элита, сохраняла ярко выраженный монголоидный тип. Опубликованные недавно геномы древних индивидов аварского периода демонстрируют их значительную генетическую гетероген-

ность, на графике главных компонент исследуемые образцы разбросаны по всему клину – от популяций Западной Евразии до популяций Северо-Восточной Азии [41]. Несмотря на такую гетерогенность, выделены некоторые закономерности: представители элиты раннеаварского периода формируют плотный кластер с высоким содержанием компонента «древних северовосточных азиатов» (АНА), в то время как образцы позднеаварского периода смещены в сторону Западной Евразии. В свою очередь представители авар, не связанные с элитой, довольно разнообразны и несут существенно меньший компонент «древних северовосточных азиатов» или он вовсе отсутствует. Именно к этой группе образцов относится кластеризуемый рядом с князем Дмитрием Александровичем Hungary_LateAvar (I16741), представитель позднего аварского периода со смешанным геномным профилем, состоящим из ~20% компонента Восточной степи и ~80% компонента, максимально выраженного у предшествующих местных жителей Карпатского бассейна [41].

Admixture-анализ

Анализ генетического происхождения князя Дмитрия Александровича проведен с помощью метода Admixture. В Приложении 12 представлены результаты Admixture-анализа при параметрах K от 6 до 12. Результаты Admixture-анализа в упрощенном виде при количестве предковых популя-

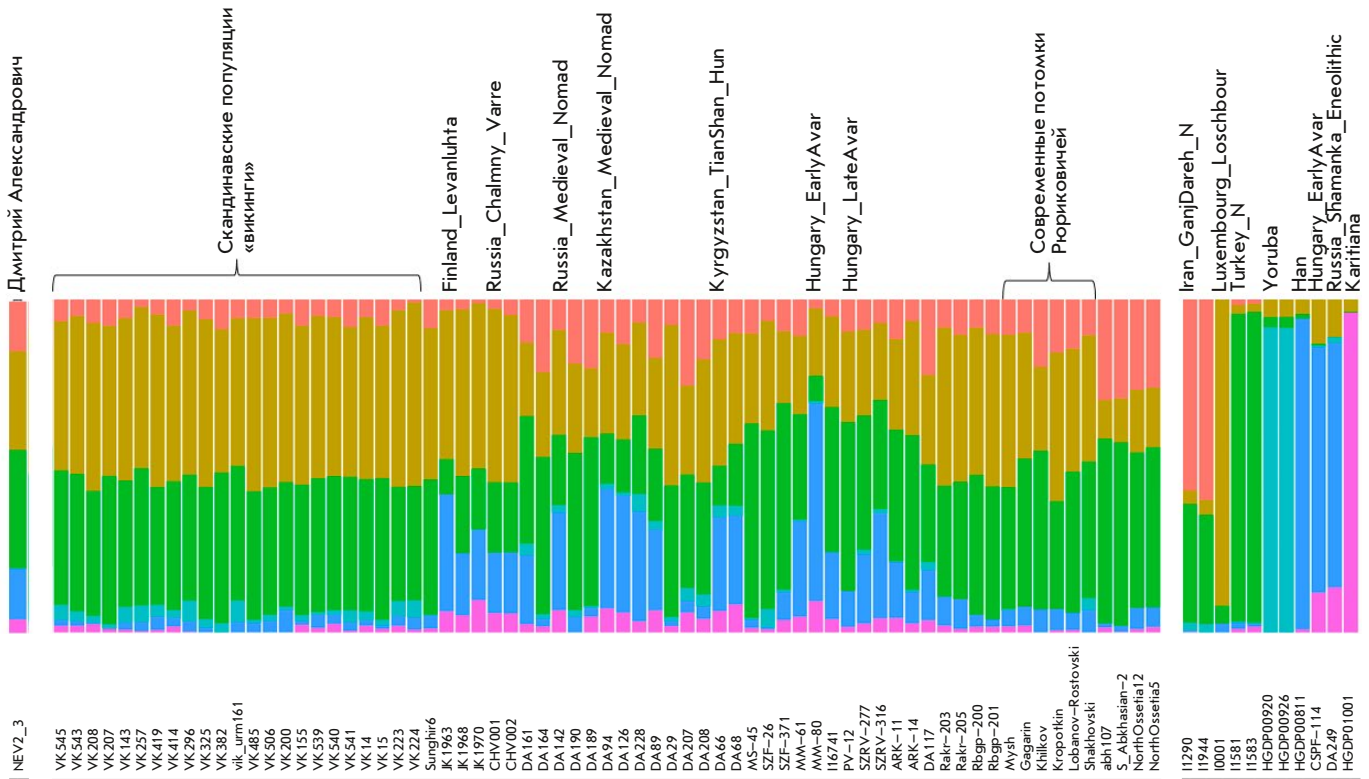


Рис. 5. Результаты Admixture-анализа представителей древних популяций, чьи геномы использованы для оценки генетического происхождения князя Дмитрия Александровича (количество предковых популяций равно шести ($K = 6$))

ций, равно шести ($K = 6$), представлены на рис. 5. Изображены представители древних популяций, чьи геномы использовали для последующего моделирования генетического происхождения князя.

При разложении генома князя Дмитрия Александровича на предковые компоненты следует отметить его генетическое сходство с представителями раннесредневекового населения востока Скандинавии, «викингами», что может свидетельствовать в пользу версии о «варяжском» (скандинавском) происхождении Рюрика, родоначальника княжеского рода, призванного на Русь, о чем прямо говорит Летопись. Здесь и далее мы используем термин «викинги» в кавычках, чтобы показать, что это неоднородная и сложная в своем историческом формировании европейская популяция, объединенная лишь образом жизни и ареалом проживания.

Сравнение генома князя Дмитрия Александровича с геномами скандинавских популяций эпохи «викингов», в том числе с территории современной России [4], указывает на наличие у него в существенном количестве дополнительного восточно-евразийского компонента (обозначенного синим цветом), отсутствующего в таком количестве у подавляющего большинства «викингов». Обозначенный компонент

максимально выражен у нганасан – коренного народа Сибири, финно-угорского народа манси, представителей коренного народа Хань (Han) в Китае (Восточная Азия), у элиты авар из Дунайско-Тисского междуречья (Hungary_DanubeTisza_MLAvar) [41], а также у более древних представителей эпохи раннего неолита Байкала (Russia_Shamanka_Eneolithic.SG) [42] и Монголии (Mongolia_North_N). В меньшей степени этот компонент представлен в образцах раннего средневековья с территории современной Финляндии (Finland_Levanluhta), в синхронном с князем Дмитрием Александровичем образце из Прикаспийской степи (Russia_Medieval_Nomad), а также более древних ираноязычных степных кочевников железного века с территорий современных Казахстана и Кыргызстана (Kazakhstan_TianShan_Saka, Kyrgyzstan_TianShan_Hun). В силу того, что степное и финно-угорское население имеет общее происхождение, данный тип анализа не позволяет специфически отнести этот компонент к одной из этих групп при всех использованных значениях K (от 6 до 12).

Таким образом, на основании данных PCA, Admixture-анализа и информации о митохондриальной ДНК можно утверждать, что в геноме князя Дмитрия Александровича имеется существенный

восточный компонент, что отличает его от ранне-средневекового населения востока Скандинавии, «викингов» и средневекового славянского образца из Владимира (Сунгирь6), но сближает в первую очередь с древним населением Финляндии, Кольского полуострова и раннесредневекового населения Центральной Европы, включающего в себя известный компонент степных кочевников. Вероятно, этот вклад получен и по мужской, и по женской линиям, что соответствует процессам древней миграции из Сибири на север Европы и миграциям из Сибири в 1 тыс. до н.э.–1 тыс. н.э. по степному евразийскому коридору.

Моделирование генома князя Дмитрия Александровича из геномов предковых популяций

Проанализировав результаты PCA и Admixture-анализа, а также доступные исторические сведения, нами отобраны популяции, представители которых могли участвовать в формировании генома князя Дмитрия Александровича или выступать в качестве прокси популяций: геномы раннесредневекового населения востока Скандинавии; представителей ираноязычных кочевников евразийских степей железного века, населения раннего средневековья Центральной Европы, включающего в себя известный компонент степных кочевников и образцы индивидов, представляющих древний восточно-евразийский компонент. Для оценки вклада славянского компонента в геном князя Дмитрия Александровича были использованы образцы древнерусского населения XI в. из сельского некрополя поселения Шекшово в Суздальском Ополье и индивида XII в. с территории современного Владимира (Сунгирь6) [43, 44]. Протестированы несколько моделей:

Моделирование генома князя Дмитрия Александровича с использованием геномов «викингов». В результате проведенного qWave-анализа установлено, что минимальное количество независимых предковых популяций, необходимых для моделирования генома князя Дмитрия Александровича, равняется трем (Приложение 13). Последовательный перебор всех возможных комбинаций трех предковых геномов из отобранного списка проводили с помощью инструмента qAdm. Статистически значимые результаты моделирования генома князя Дмитрия Александровича (p -value больше 0.05) представлены в Приложении 14 (табл. 1). Согласно полученным результатам, геном князя Дмитрия Александровича может быть статистически значимо смоделирован из «викингов», степных кочевников и финно-угорских народов. К примеру, одна из представленных моделей включает в себя 46.6% раннесредневекового на-

селения востока Скандинавии (Sweden_EarlyViking), 39.6% компонента раннесредневекового населения Центральной Европы, включающего в себя известный компонент степных кочевников (Hungary_LateAvar) и 13.8% компонента Russia_IA (образец железного века с территории Республики Алтай). Достоверная модель получается и в случае замены образца Russia_IA на образцы железного века с территории Финляндии (Finland_Levanluhta) или Большого Оленьего острова в Кольском районе Мурманской области. Образцы, используемые при моделировании в качестве третьего компонента, объединяет присутствие в их геноме древнего восточно-евразийского компонента, который, согласно последним исследованиям, прибыл на Кольский полуостров более 3500 лет назад из Сибири [34] и впоследствии был смешан со многими современными популяциями в регионе, говорящем сегодня на финно-угорских языках. Результаты моделирования представлены на рис. 6А и в Приложении 14 (табл. 1).

Важно отметить, что из всех использованных нами популяций «викингов» максимальный вклад (46.6%) в геном князя Дмитрия Александровича вносит Sweden_EarlyViking. У других представителей «викингов» этот вклад существенно меньше и не превышает 9%. Минимальный вклад вносит популяция Estonia_EarlyViking – он составляет 2.7% (рис. 6Б). Более детальное изучение индивидов, вошедших в популяцию Sweden_EarlyViking, показало, что группа представлена тремя образцами, обнаруженными в деревне Бодэ (Böde) на острове Эланд (Öland) и имеющими датировку 7–8 в. н.э. (с идентификационными номерами VK379, VK382, VK359). Изотопный анализ (изотопы стронция) данных образцов [4] отнес их к категории мигрантов в местечко Бодэ, хотя вопрос о том, были ли они коренными жителями острова Эланд, остается открытым.

Проведенный нами qAdm-анализ выявил существенное генетическое отличие группы Oland_Sweden_EarlyViking от других образцов с острова Эланд, обозначенных как Oland_Sweden_Viking: первые могут быть смоделированы разложением на три источника (p -value = 0.64), в качестве которых были взяты европейские охотники-собиратели, неолитические земледельцы и степные скотоводы (Приложение 14 табл. 2), в то время как для группы Oland_Sweden_Viking разложение на обозначенные компоненты не срабатывает (p -value = 0.01). Также наблюдаются существенные различия в возможности моделирования этих двух групп «викингов» из одного источника, в качестве которых использованы преимущественно популяции железного века с территории Европы и образец древнерусского населения XI в. с территории современного

Владимира (Приложение 14 табл. 3). Популяция Sweden_EarlyViking входит в группу популяций «викингов», общей чертой которых является более ранняя датировка (VI–VIII вв.) и которые моделируются с использованием образца древнерусского населения (Сунгирь6) в качестве единственного источника (Приложение 14 табл. 3). В расширенном анализе все доступные из литературных источников популяционные группы «викингов» были использованы для проверки модели с одним источником для образца Сунгирь6 (рис. 7, табл. 4 Приложения 14). Популяции «викингов», дающие достоверные значения F4-статистики в этой модели, сосредоточены в северной части Европы, Ирландии и Исландии, в то время как ни одна из южных популяций в такую модель не укладывалась. Интересно, что наибольшую достоверность модель одного источника продемонстрировала именно для «викингов» из местечка Бодэ с острова Эланд. Эти результаты подняли вопрос о взаимоотношениях скандинавских групп населения со славянами в период с VI по XI в.

Моделирование генома князя Дмитрия Александровича с использованием геномов ираноязычных кочевников евразийских степей железного века. Статистически достоверная генетическая модель генома князя Дмитрия Александровича получена также при замене раннесредневекового населения Центральной Европы (включающего компонент степных кочевников) на представителей ираноязычных кочевников, евразийских степей железного века (Kazakhstan_TianShan_Saka, Kyrgyzstan_TianShan_Hun). Результаты представлены на рис. 8 и в Приложении 14 (табл. 5). Моделирование срабатывает только при использовании геномов номадов раннего железного века из региона Тянь-Шань, что, вероятно, обусловлено их генетическим профилем: высокой пропорцией (70%) степных скотоводов позднего бронзового века, 25% компонента южносибирских охотников-собирателей и 5% компонента, связанного с неолитическим населением Ирана [45]. Важно отметить, что представители этой группы номадов, согласно результатам f3-outgroup-статистики, генетически ближе к северным европейским популяциям, чем к другим кочевникам раннего железного века из азиатского кластера.

Моделирование генома князя Дмитрия Александровича с использованием геномов славянского древнерусского населения. На следующем этапе генетического моделирования генома князя Дмитрия Александровича в качестве прокси популяций нами был использован древнерусский ком-

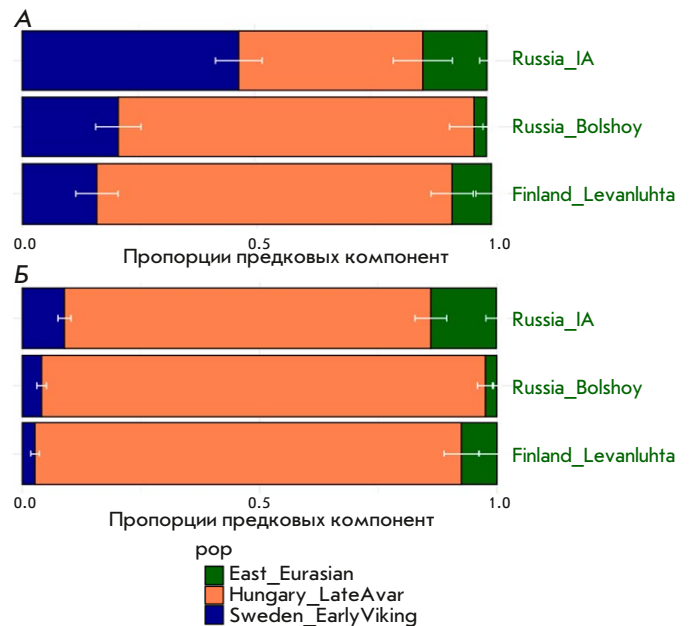


Рис. 6. Результаты моделирования генома князя Дмитрия Александровича из трех предковых компонент («викингов» (синий), раннесредневекового населения Центральной Европы (оранжевый), включающего известный компонент степных кочевников, и древнего восточно-евразийского компонента (зеленый)). В качестве представителей «викингов» в данной иллюстрации показаны ранние «викинги» с территории Швеции (А) и ранние «викинги» с территории Эстонии (Б)

понент. В связи с тем, что до конца X в. языческая славянская традиция предполагала трупосожжение, в данной работе использованы образцы древнерусского населения XI в. из сельского некрополя поселения Шекшово9 в Суздальском Ополе и индивида XI в. с территории современного Владимира (Сунгирь6) [43, 44]. Геном образцов из Шекшово9 отражает результат процесса смешивания центрально-европейского (славянского) и местного (финского) компонента. Сунгирь, в свою очередь, рассматривают как прямое указание на генетическую специфику славянского древнерусского населения. Эти особенности отражены на графике PCA: Сунгирь располагается в кластере европейских (датских, польских, норвежских, украинских и пр.) средневековых образцов, а Шекшово9 смещены «на восток» по оси PC1 (рис. 4).

Результаты генетического моделирования генома князя Дмитрия Александровича с использованием славянского древнерусского населения представлены на рис. 8 и в Приложении 14 (табл. 6). Статистически достоверная модель указывает на максимальный славянский вклад (19.7%) образца Сунгирь6 в геном князя Дмитрия Александровича в комбинации с кочевыми степными народами железного века



Рис. 7. На карте отмечены места захоронения «викингов», которые подтвердили (зеленый цвет) или не подтвердили (красный цвет) модель одного источника для образца Сунгирь6. Форма метки отражает временную классификацию образцов, расшифровка приведена в легенде справа от рисунка

- Medieval
- IronAge
- ◇ EarlyMedieval
- △ VikingAge
- ▽ EarlyVikingAge

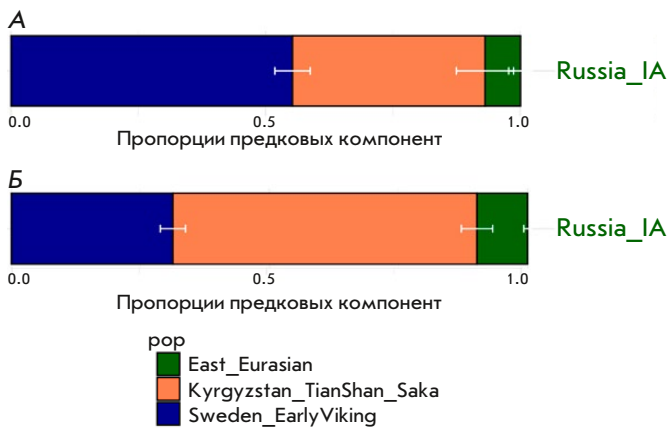


Рис. 8. Результаты моделирования генома князя Дмитрия Александровича из трех предковых компонент: «викингов» (синий), финно-угорских народов (зеленый), кочевников раннего железного века с территории Кыргызстана (А) и Казахстана (Б) (оранжевый)

(Kyrgyzstan_TianShan_Saka 73.8%) и представителями железного века с территории современной Республики Алтай (Russia_IA 6.5%). При использовании образцов из Шекшово9 в качестве источника славянского древнерусского населения данный компонент достигает 18.7%, кочевые степные народы железного века (Kyrgyzstan_TianShan_Saka) – 78.2% и Russia_IA_2 чуть более 3% (рис. 9А). При попытках смоделировать геном князя с использованием раннесредневекового населения Центральной Европы, венгерских авар, максимальный вклад славянского древнерусского населения составил 10.8%, вклад кочевников – 76.2% и 13.1% от Russia_IA (рис. 9Б). Уменьшение вклада славянского компонента в этом

случае можно объяснить частичной компенсацией славянского происхождения используемым для моделирования представителем авар, поскольку его генетический состав указывает на наличие 80% местного восточно-европейского компонента и всего лишь 20% центральноазиатского (ID I16741) [40].

Таким образом, моделирование генома князя Дмитрия Александровича указывает на вклад в его происхождение трех предковых компонент: (1) популяции раннесредневекового населения востока Скандинавии с острова Эланд; (2) представителей степных кочевых народов евразийских степей железного века или раннесредневекового населения Центральной Европы (степные кочевники с территории Венгрии) и (3) восточно-евразийского компонента. Достоверные значения статистики также получены при замене первого источника с жителей Скандинавии на славян, представленных геномами Шекшово9 и Сунгирь6.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Палеогенетика и математическая статистика предоставили возможность предметно обсуждать происхождение предков Рюриковичей и оценивать принадлежность тех или иных останков спорной документации к этому правящему роду. Связь мужской линии предков Рюриковичей с территорией Скандинавии подтверждается результатами палеогенетических исследований. Отсутствие данных о палеогенетических особенностях населения с территории севера Руси в период, непосредственно предшествовавший становлению княжеского правления, не позволяет предметно судить о при-

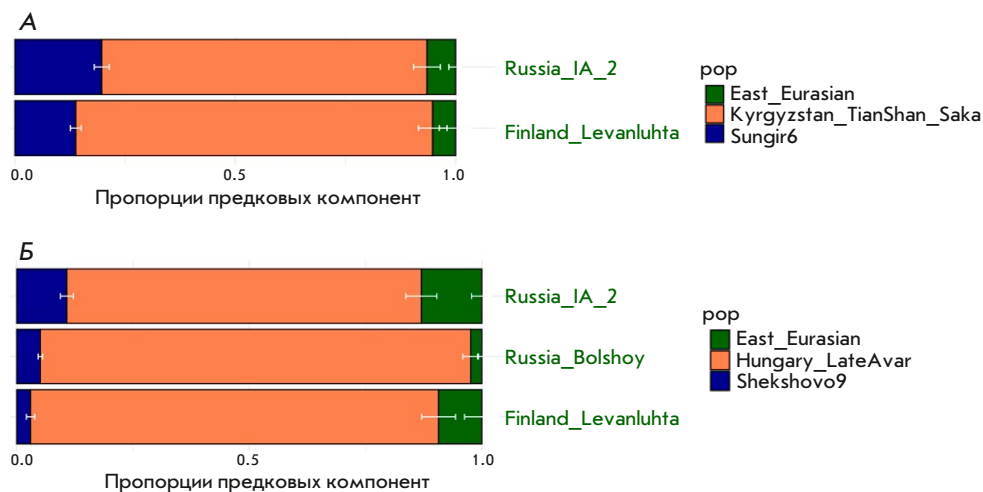


Рис. 9. Результаты моделирования генома князя Дмитрия Александровича из трех предковых компонент: древнерусского славянского населения (синий), древнего восточно-евразийского компонента (зеленый) и представителей степных кочевников (оранжевый) А) раннего железного века или Б) раннесредневекового населения Центральной Европы (степных кочевников с территории Венгрии)

сутствии предков князя Дмитрия Александровича и других Рюриковичей на материковом севере и северо-востоке Европы.

Анализ генеалогического древа Рюриковичей показал, что современные представители этого рода, которые имеют Y хромосому, кластеризующуюся с образцом князя Дмитрия Александровича, относятся к трем разным ветвям этого рода – Ольговичам, Мстиславичам и Юрьевичам. Если признать достоверность этих генеалогий, то можно предположить, что носительство гаплогруппы N1a Y хромосомы характеризует все три исследуемые линии этого рода, восходящие к князю Ярославу Мудрому, как к ближайшему общему предку.

Митохондриальная гаплогруппа князя Дмитрия Александровича определена как F1b1, что может свидетельствовать о вкладе восточных популяций в его генотип. Это подтверждается и аутосомными данными. Согласно результатам PCA и Admixture-анализа, геном Дмитрия Александровича имеет сходство с геномами представителей скандинавских популяций эпохи «викингов», но отличается от них дополнительным восточным компонентом. Наличие восточного компонента в геноме Дмитрия Александровича не противоречит историческим данным, поскольку браки русских князей с дочерьми половецких ханов с конца XI в. были распространенной практикой, скрепляющей союзнические отношения и политическое взаимодействие [46, 47]. Мать Дмитрия, супруга Александра Невского – Александра Брячиславна происходит из рода полоцких Изяславичей. Сведения о женах этих князей скудны, имя и происхождение матери Александры неизвестно. Известно, однако, что представители полоцкой ветви Рюриковичей не избегали брачных союзов с половчанками. Из половецкого рода происходила вторая жена полоцкого князя Святополка Изяславича (1050–1113), Елена, дочь хана Тугоркана

(ПСРЛ, 1997, т. I, стб. 231–232). Циркуляция восточных митохондриальных групп в этой ситуации вполне ожидаема. Но нельзя также исключить, что истоки восточного компонента в геноме Дмитрия Александровича связаны с браками Рюриковичей с представительницами династий Центральной и Южной Европы (сербские Вукановичи, венгерские Арпады). Элиты этих территорий могли в большей степени, чем «простое» местное население, сохранить восточные гены, привнесенные миграционными потоками первого тысячелетия нашей эры [48].

Следует признать, что полученный результат порождает ряд вопросов, ответы на которые могут быть получены лишь после систематического палеогеномного исследования новых надежно документированных палеоантропологических материалов с территории России. Предложенные объяснения присутствия «восточного компонента» в геноме Дмитрия Александровича пока остаются гипотетическими. Специфика палеогенетического подхода состоит в том, что истории популяций и наследование по мужской и женской линиям могут восходить к эпохам глубокой древности, поэтому зачастую решение вопросов средневековой истории кроется не только в анализе прямо предшествующих эпох, но и гораздо более древних. Широкое привлечение сопоставительных данных и применение статистических методов проверки гипотез позволили получить обоснованное суждение о линии мужского наследования в роду Рюриковичей, а также поставили вопрос о генетическом составе предков князя Дмитрия Александровича по женской линии. ●

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

Приложения доступны на сайте <https://doi.org/10.32607/actanaturae.23425>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волков В.Г. // Генеалогия допетровского времени: источниковедение, методология, исследования. 2012. С. 11–40.
2. Балановский О.П. // Этнографическое обозрение. 2021. № 4. С. 119–131.
3. Пчелов Е.В. Каким образом исследуют генетику Рюриковичей и что из этого получается // Генофонд.рф. 2016. http://xn--cлассбаафалс.xn--п1аи/?page_id=7053 (дата обращения: 18.06.2023).
4. Margaryan A., Lawson D.J., Sikora M., Racimo F., Rasmussen S., Moltke I., Cassidy L.M., Jørsboe E., Ingason A., Pedersen M.W., et al. // *Nature*. 2020. V. 585. P. 390–396.
5. Rohland N., Glocke I., Aximu-Petri A., Meyer M. // *Nat. Protoc.* 2018. V. 13. P. 2447–2461.
6. Gansauge M.T., Meyer M. // *Nat. Protoc.* 2013. V. 8. P. 737–748.
7. Sharko F.S., Zhur K.V., Trifonov V.A., Prokhortchouk E.B. // *Acta Naturae*. 2023. V. 15. P. 87–96.
8. Mathieson I., Lazaridis I., Rohland N., Mallick S., Patterson N., Roodenberg S.A., Harney E., Stewardson K., Fernandes D., Novak M., et al. // *Nature*. 2015. V. 528. P. 499–503.
9. Y-DNA Haplogroup Tree 2019–2020. <https://isogg.org/tree> (дата обращения: 18.06.2023).
10. Green R.E., Malaspina A.S., Krause J., Briggs A.W., Johnson P.L.F., Uhler C., Meyer M., Good J.M., Maricic T., Stenzel U., et al. // *Cell*. 2008. V. 134. P. 416–426.
11. Bushnell B., Rood J., Singer E. // *PLoS One*. 2017. V. 12. P. e0185056.
12. Schubert M., Ermini L., Der Sarkissian C., Jónsson H., Ginolhac A., Schaefer R., Martin M., Fernandez R., Kircher M., McCue M., et al. // *Nat. Protoc.* 2014. V. 9. P. 1056–1082.
13. Martin M. // *EMB net.journal*. 2011. V. 17. P. 10–12.
14. Li H., Durbin R. // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. P. 1754–1760.
15. Li H., Handsaker B., Wysoker A., Fennell T., Ruan J., Homer N., Marth G., Abecasis G., Durbin R. // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. P. 2078–2079.
16. Jónsson H., Ginolhac A., Schubert M., Johnson P.L.F., Orlando L. // *Bioinformatics*. 2013. V. 29. P. 1682–1684.
17. Mallick S., Micco A., Mah M., Ringbauer H., Lazaridis I., Olalde I., Patterson N., Reich D. // *bioRxiv*. 2023. doi: 10.1101/2023.04.06.535797
18. Alexander D.H., Novembre J., Lange K. // *Genome Res*. 2009. V. 19. P. 1655–1664.
19. Purcell S., Neale B., Todd-Brown K., Thomas L., Ferreira M.A.R., Bender D., Maller J., Sklar P., de Bakker P.I., Daly M.J., et al. // *Am. J. Hum. Genet.* 2007. V. 81. P. 559–575.
20. Weissensteiner H., Pacher D., Kloss-Brandstätter A., Forer L., Specht G., Bandelt H.J., Kronenberg F., Salas A., Schönherr S. // *Nucl. Acids Res.* 2016. V. 44. P. 58–63.
21. Walsh S., Chaitanya L., Clarisse L., Wirken L., Draus-Barini J., Kovatsi L., Maeda H., Ishikawa T., Sijen T., de Knijff P., et al. // *Forensic Sci. Int. Genet.* 2014. V. 9. P. 150–161.
22. Walsh S., Chaitanya L., Breslin K., Muralidharan C., Bronikowska A., Pospiech E., Koller J., Kovatsi L., Wollstein A., Branicki W., et al. // *Hum. Genet.* 2017. V. 136. P. 847–863.
23. Chaitanya L., Breslin K., Zuñiga S., Wirken L., Pośpiech E., Kukla-Bartoszek M. Sijen T., Knijff P., Liu F., Branicki W., et al. // *Forensic Sci. Int. Genet.* 2018. V. 35. P. 123–135.
24. Полное собрание русских летописей. Т. III. Новгородская первая летопись старшего и младшего изводов. М., 2000. 692 с.
25. Полное собрание русских летописей. Т. IV, ч. 1. Новгородская четвертая летопись. М., 2000. 690 с.
26. Полное собрание русских летописей. Т. VII. Летопись по Воскресенскому списку. М., 2001. 345 с.
27. Полное собрание русских летописей. Т. I. Лаврентьевская летопись. Л., 1926–1928. 496 с.
28. Полное собрание русских летописей. Т. XIII. Летописный сборник, именуемый Патриаршей или Никоновской летописью. М., 2000. 532 с.
29. Volkov V.G., Seslavin N.A. Genetic study of the Rurik Dynasty // Centenary of human population genetics. Conference proceedings. 29–31 May 2019. P. 84–85.
30. Барабанов О.Н. // *Пространство и Время*. 2015. № 3 (21). С. 198–207.
31. Максимов Н.Г. // *Русский Newsweek*. 2006. № 50 (128). С. 68–69.
32. Максимов Н.Г. // *Русский Newsweek*. 2007. № 52 (176). С. 50–58.
33. Borbely N., Mende B.G., Pinhasi R., Cheronet O., Reich D., Takacs A., Hajdu T., Szecsenyi-Nagy A. // 28th EAA Annu. Meet. Budapest, Hungary, 31 August – 3 September 2022. P. 193.
34. Lamnidis T.C., Majander K., Jeong C., Salmela E., Wessman A., Moiseyev V., Khartanovich V., Balanovsky O., Ongyerth M., Weihmann A., et al. // *Nat. Commun.* 2018. V. 9. P. 5018.
35. Yao Y.G., Kong Q.P., Bandelt H.J., Kivisild T., Zhang Y.P. // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 70. P. 635–651.
36. Derenko M.V., Grzybowski T., Malyarchuk B.A., Dambueva I.K., Denisova G.A., Czarny J., Dorzhu C.M., Kakpakov V.T., Miścicka-Sliwka D., Woźniak M., et al. // *Ann. Hum. Genet.* 2003. V. 67. P. 391–411.
37. Keyser-Tracqui C., Crubézy E., Ludes B. // *Am. J. Hum. Genet.* 2003. № 73 (2). P. 247–260.
38. Трапезов Р.О., Пилипенко А.С., Молодин В.И. // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014. Т. 18. № 3. С. 469–477.
39. Csáky V., Gerber D., Koncz I., Csiky G., Mende B.G., Szeifert B., Egyed B., Pamjav H., Marcsik A., Molnár, et al. // *Sci. Rep.* 2020. V. 10. P. 948.
40. Maróti Z., Neparáczki E., Schütz O., Maár K., Varga G.I.B., Kovács B., Kalmár T., Nyerki E., Nagy I., Latinovics D., et al. // *Curr. Biol.* 2022. V. 32. P. 2858–2870.e7.
41. Gnecci-Ruscione G.A., Szécsényi-Nagy A., Koncz I., Csiky G., Rác Z., Rohrlach A.B., Brandt G., Rohland N., Csáky V., Cheronet O., et al. // *Cell*. 2022. V. 185. P. 1402–1413.e21.
42. de Barros Damgaard P., Martiniano R., Kamm J., Moreno-Mayar J.V., Kroonen G., Peyrot M., Barjamovic G., Rasmussen S., Zacho C., Baimukhanov N. // *Science*. 2018. V. 360. doi: 10.1126/science.aar7711
43. Peltola S., Majander K., Makarov N., Dobrovolskaya M., Nordqvist K., Salmela E., Onkamo P. // *Curr. Biol.* 2023. V. 33. P. 174–182.e10.
44. Sikora M., Seguin-Orlando A., Sousa V.C., Albrechtsen A., Korneliussen T., Ko A., Rasmussen S., Dupanloup I., Nigst P.R., Bosch M.D., et al. // *Science*. 2017. V. 358. P. 659–662.
45. Damgaard P.B., Marchi N., Rasmussen S., Peyrot M., Renaud G., Korneliussen T., Moreno-Mayar J.V., Pedersen M.W., Goldberg A., Usmanova E., et al. // *Nature*. 2018. V. 557. P. 369–374.
46. Плетнева С.А. Половцы. М.: Наука, 1990. 208 с.
47. Литвина А.Ф., Успенский Ф.Б. Русские имена половецких князей: Междинастические контакты сквозь призму антропониимики. М.: ПОЛИМЕДИА, 2013. 280 с.
48. Veeramah K.R., Rott A., Groß M., van Dorp L., López S., Kirsanov K., Sell C., Blöcher J., Wegmann D., Link V., et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2018. V. 115. P. 3494–3499.