

¹⁾ Ереванский государственный университет, исторический факультет, кафедра культурологии, ул. Алека Манукяна, д.1, Ереван, 0025, Республика Армения;

²⁾ МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра антропологии, Ленинские горы, д.1, стр. 12. Москва, 119234, Россия

ДРЕВНЕЕ НАСЕЛЕНИЕ БАССЕЙНА ОЗЕРА СЕВАН (ПАЛЕОФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ)

Материалы и методы. Проведен палеофенетический анализ населения Севанского бассейна в эпоху поздней бронзы и раннего железа в сравнении с популяциями эпохи бронзы из других регионов Евразии: сборными краниологическими сериями ямной, катакомбной, афанасьевской и андроновской культур. Всего по частотам 28 дискретно-варьирующих признаков изучено 534 черепа. Фенетические различия между популяциями рассчитывались с помощью меры MMD (Mean Measure of Divergence) и множественного анализа соответствий. Для визуального представления результатов использовалась процедура многомерного шкалирования.

Результаты и обсуждение. Несмотря на значительную близость всех древних популяций Севанского бассейна друг к другу по фенетическим расстояниям, на графике многомерного шкалирования группы эпохи поздней бронзы образовали относительно компактный кластер, в отличие от групп раннего железа, рассеянных в многомерном пространстве, что может указывать как на некоторое увеличение генетической изменчивости в условиях изоляции в результате дрейфа генов, так и на следствие внешних миграций. Однако включение в сравнительный анализ сборных краниологических серий из могильников ямной, катакомбной, афанасьевской и андроновской культур продемонстрировало обособленное положение популяций Севанского бассейна двух последовательных периодов и их отличие от исследованных популяций эпохи бронзы из других регионов Евразии.

Заключение. Не выявлены генетические следы миграций из отдаленных регионов Евразии на территорию Севанского бассейна в эпоху поздней бронзы и раннего железа, по крайней мере, на изученном краниологическом материале. Полученные результаты позволяют предположить, что, благодаря длительному сосуществованию в условиях изоляции, в генофонде популяций Севанского бассейна на протяжении эпох поздней бронзы и раннего железа не произошло существенных изменений.

Ключевые слова: древняя Армения; эпоха поздней бронзы; эпоха раннего железа; дискретно-варьирующие признаки; популяционная фенетика

Введение

В древности, в силу своего географического положения, Армянское нагорье играло важную роль в осуществлении сложных культурных контактов между Востоком и Западом, Севером и Югом. Переход населения Евразии в бронзовый век, сопровождаемый обширными миграциями и культурными инновациями, оказал большое влияние на этническую историю современных народов этого региона [Anthony, 2007]. Дальние миграции и генетические контакты между кочевыми группами резко изменили не только культурные традиции,

но также и генетическую структуру популяций, формируя современный евразийский генетический ландшафт. Изучение структуры Y-хромосомы в географически различных популяциях Армении предполагает, что Армянское нагорье служило транзитным коридором для переселения неолитических фермеров из Леванта на запад и север на начальной стадии неолитических миграций [Novhannisyán et al., 2014]. Культура раннего бронзового века Армении, по мнению Б. Пиотровского [Пиотровский, 1949], формировалась на основе местной культуры медного века, одновременно демонстрируя прочные связи с древними культурами Ближнего

Востока, в частности, с хеттским царством. В то же время, интенсивные культурные контакты, по-видимому, не оказали существенного влияния на генофонд Армении, формировавшийся независимо от соседних территорий, в условиях тысячелетней генетической изоляции. Так, В.П. Алексеевым [Алексеев, 1974] было высказано предположение о существовании арменоидного комплекса признаков по крайней мере с эпохи энеолита. Анализ фенетического разнообразия древних популяций Армянского нагорья в сравнении с современным населением, проведенный нами ранее, выявил непрерывную генетическую преемственность в этом регионе, начиная с эпохи поздней бронзы [Мовсесян, 2005; Movsesian, Kochar, 2004; Movsesian et al., 2020].

Полученные результаты согласуются с данными анализа древней ДНК, указывающими на стабильность генофонда древнего населения Армении [Harutyunyan et al., 2009; Herrera et al., 2012; Hovhannisyan et al., 2014; Allentoft et al., 2015; Yeriskoposyan et al., 2016; Haber et al., 2016; Margaryan et al., 2017; Derenko et al., 2019]. Однако согласно некоторым данным молекулярной генетики, формирование армянского генофонда произошло в результате смешения между неолитическими предками и некоторыми евразийскими популяциями в период с III по II тысячелетие до н.э. в результате обширных миграций, связанных с одомашниванием лошади и появлением колесниц [Haber et al., 2016]. В связи с этим особый интерес представляет детальный анализ фенетического разнообразия древнего населения Севанского бассейна, где сосредоточено наибольшее количество археологических памятников эпохи бронзы и железа. Этот регион являлся одним из мощных культурных центров Армении и играл значительную роль в истории армянского этноса [Арешян, Кафадарян, 1996; Biscione, 2002]. В эпоху бронзы, на основе субрегиональных культур, здесь была сформирована лчашен-мецаморская культурная общность, или этиунская культура [Аветисян, Аветисян, 2006]. В эпоху железа на территорию Севанского бассейна вторглись урарты, что привело к появлению новых племенных и политических образований и созданию Урартского царства.

Целью настоящей работы являлась характеристика фенетического разнообразия населения Севанского бассейна на протяжении двух последовательных периодов в сравнении с популяциями эпохи бронзы из других регионов Евразии для выявления возможных следов внешних миграций.



Рисунок 1. Географическое расположение исследованных армянских групп
Figure 1. The geographic locations of the studied Armenian groups

Материалы и методы

Мы изучили распределение частот 28 дискретно-варьирующих признаков на 394 черепах из различных могильников эпохи поздней бронзы и раннего железа, расположенных на северо-западном, западном, юго-западном и юго-восточном побережье озера Севан (рис. 1). Следует отметить, что в настоящей работе, в отличие от предыдущих [Movsesian, Kochar, 2004; Movsesian, 2005], изменились численности некоторых серий за счет новых, уточненных датировок погребений. Кроме того, был проанализирован дополнительный материал из могильника Лчашен. Все исследования признаков проводились А.А. Мовсесян. Краниологические серии, изученные другими авторами, не были включены в анализ из-за возможных расхождений в методике определения признаков.

Краниологический материал эпохи бронзы представлен группой черепов из коллективных погребений Неркин Геташенского могильника, а также краниологическими сериями из могильников, расположенных в окрестностях сел Лчашен и Кармир. Материал, относящийся к эпохе раннего железа, представлен сериями из коллективных захоронений Мртби-дзор, Канагех, Неркин Геташен, Акунк, Ацарат, Норабак и Дари Глух. Поскольку численность некоторых групп раннего железа была

Таблица 1. Названия, размеры выборок и краткое описание
Table 1. Sample names, sizes, and brief description

Памятник	N	Расположение могильников	Датировка	Автор раскопок
Поздняя Бронза Армении				
Неркин Геташен бр.	43	Юго-западное побережье о. Севан	1150 BC – 1300 до н.э.	А.Пилипосян, О.Хнчикян
Кармир	32	Западное побережье о.Севан	1500 BC – 1300 до н.э.	А.Пилипосян
Лчашен	232	Северо-западное побережье о. Севан	1400 BC – 1300 до н.э.	А.Мнацаканян
Раннее железо Армении				
Мртби-дзор	20	Западное побережье о. Севан	1150 BC – 1000 до н.э.	А.Пилипосян
Канагех	4	Западное побережье о. Севан	1150 BC – 1000 до н.э.	А.Пилипосян
Неркин Геташен жел.	23	Юго-западное побережье о.Севан	1100 BC – 900 до н.э.	А.Пилипосян
Акунк	23	Юго-восточное поб. о. Севан	1100 BC – 900 до н.э.	Э.Ханзадян
Норабак	6	Юго-восточное поб. о. Севан	1000 BC – 800 до н.э.	А.Бобохян
Ацарат	8	Западное побережье о. Севан	1000 BC – 800 до н.э.	А.Пилипосян
Дари Глух	6	Западное побережье о. Севан	1100 BC – 900 до н.э.	А.Пилипосян
Ямная к-ра (сборная серия)	36	Поднепровье	≈ 2600 BC – 2200 до н.э.	–
Катакомбная к-ра (сборная серия)	53	Поднепровье	≈ 2800 BC – 2200 до н.э.	–
Афанасьевская к-ра (сборная серия)	22	Алтай	≈ 3200 BC – 2500 до н.э.	–
Андроновская к-ра (сборная серия)	29	Алтай	≈ 2300 BC – 1600 до н.э.	–

относительно мала, мы объединили серии из близких по времени могильников: Мртби-дзор и Канагех (МРК); Норабак, Ацарат и Дари Глух (НАД). Исследованные краниологические серии хранятся в Институте археологии НАН РА и в Историческом музее Армении. Для сравнения были привлечены изученные нами черепа из могильников ямной, катакомбной, афанасьевской и андроновской культур (сборные серии), хранящиеся в Музее антропологии МГУ и в Музее антропологии и этнографии РАН. Численность выборок и другая дополнительная информация представлены в таблице 1.

Фенетические расстояния между популяциями рассчитывались с помощью меры MMD (Mean Measure of Divergence), модифицированной Шлвалдом [Sjovold, 1973]. Этот метод неоднократно и успешно использовался для сравнения популяций по частотам дискретно-варьирующих признаков [Berry, Berry, 1967; Ossenberg, 1986; Dodo

et al., 1998; Irish, 1998, 2006; Hanihara et al., 2003; Hallgrimsson et al., 2004; Sutter, Mertz, 2004; Ossenberg et al., 2006; Nikita et al., 2012; Movsesian et al., 2014; Weiss, 2018]. Частоты признаков определялись из расчета на череп: если билатеральный признак был найден на одной стороне черепа, он отмечался как присутствующий. Для неполных случаев, когда наблюдения билатеральных признаков были возможны только на одной стороне, учитывались лишь черепа с присутствием признака.

Расстояния MMD оценивались по следующей формуле:

$$MMD = \frac{1}{r} \sum_{i=1}^r \left\{ (\theta_{1i} - \theta_{2i})^2 - \frac{1}{n_{1i} + 0.5} - \frac{1}{n_{2i} + 0.5} \right\}$$

где r – число признаков, n_{1i} – число черепов в популяции 1, исследованных по признаку i , n_{2i} – число черепов в популяции 2, исследованных по

признаку i , а θ_{1i} и θ_{2i} – трансформированные частоты признаков. Значения θ вычислялись по формуле:

$$\theta = \frac{1}{2} \sin^{-1} \left(1 - 2 \frac{k}{n+1} \right) + \frac{1}{2} \sin^{-1} \left(1 - 2 \frac{k+1}{n+1} \right)$$

Значения MMD оценивались с использованием угловых преобразований Фримена и Тьюки и теста Фишера (Fisher's exact test) для малых выборок и низких ($< 0,05$) или высоких ($> 0,95$) частот признаков [Green, Suchey, 1976; Sjøvold, 1978].

Варианса MMD вычислялась по [Sjøvold, 1973]:

$$Var_{MMD} = \frac{2}{r^2} \sum_{i=1}^r \left(\frac{1}{n_{1i} + 0,5} + \frac{1}{n_{2i} + 0,5} \right)^2$$

Согласно Шлвалду, оценка MMD считается значимой на уровне 0,025, если она превышает стандартное отклонение ($sd = \sqrt{Var_{MMD}}$) более, чем в два раза. Расчет MMD был выполнен с использованием R-скрипта (пакет «AnthropMMD») [Santos, 2018]. Для визуального представления результатов использовались процедура многомерного шкалирования (MDS) в программе STATISTICA 10 [StatSoft, Inc., 2011] и множественный анализ соответствий по частотам признаков в программе SPSS.

Результаты

Частоты дискретно-варьирующих признаков в исследованных группах представлены в таблице 2.

Можно заметить, что почти все армянские группы характеризуются относительно высокими частотами метопического шва (*sutura frontalis*), надглазничных отверстий (*foramen supraorbitale*), следов скулового шва (*os zygomaticus bipartitum*), теменных отверстий (*foramen parietale*), косточки в области Лямбды (*os apicis lambdae*), шовных косточек в лямбдовидном шве (*os Wormii suturae lambdae*), прободения барабанного кольца (*foramen tympanicum*) и небного валика (*torus palatinus*). В то же время довольно редки такие распространенные в других европеоидных популяциях признаки, как, например, косточки в затылочно-сосцевидном шве (*os Wormii suturae occipito-mastoideum*), лобные отверстия (*foramen frontale*) и добавочные косточки в точке asterion (*os asterion*) [Мовсесян, 2005]. Подобное распределение частот признаков позволяет высказать предположение о фенетической специфике исследованных серий. Матрицы расстояний MMD между популяциями представлены в таблице 3.

Как видно из таблицы, значения фенетических расстояний между группами в основном отрицательны и статистически незначимы. Тем не менее, несмотря на небольшие значения MMD, на графике многомерного шкалирования можно выявить некоторые закономерности (рис. 2).

Так, популяции эпохи поздней бронзы из могильников Лчашен, Неркин Геташен 1 и Кармир образуют достаточно компактный кластер по сравнению с группами эпохи раннего железа, рассеянными в многомерном пространстве, что может указывать на увеличение фенетической изменчивости в эпоху раннего железа. Примечательно также сходство популяций двух временных периодов (поздней бронзы и раннего железа) из могильника Неркин Геташен, что указывает на генетическую преемственность населения. Несколько обособлена группа из могильника Акунк, в соответствии с ее более отдаленным географическим положением.

Следует все же отметить, что малые величины MMD могут являться следствием как близкого родства групп, так и малочисленности выборок. Чтобы исключить вероятность того, что на полученные результаты повлияли размеры выборок, мы провели множественный анализ соответствий, позволяющий визуальное и численно исследовать структуру таблиц сопряженности большой размерности непосредственно по частотам признаков. Множественный анализ соответствий позволил выявить признаки, по которым группы сильнее всего различаются. Поскольку средний абсолютный вклад для 28 признаков равен 0,0357, то в наибольшей степени геометрическую ориентацию осей определяют те признаки, абсолютный вклад которых превышает порог 0,0357. Применительно к первой и второй осям это *foramen supraorbitale* (0,248 и 0,075), *foramen parietale* (0,248 и 0,075), *os apicis lambdae* (0,089 и 0,380), *os Wormii suturae lambdae* (0,089 и 0,380); ко второй и третьей осям – *os epiptericum* (0,062 и 0,117) *processus frontalis ossis temporalis* (0,046 и 0,117), *foramen mastoideum exsuturale* (0,097 и 0,137). По-видимому, именно эти признаки в наибольшей степени определяют различия между группами.

Представление полученных координат точек в трехмерном пространстве (рис. 3), выявило те же закономерности, что и на графике многомерного шкалирования по расстояниям MMD: заметна близость друг к другу популяций эпохи бронзы: Лчашен, Неркин Геташен (бронза) и Кармир, в отличие от более отдаленных от них популяций железного века. Близки друг к другу две группы из могильника Неркин Геташен (бронза и железо) и обособилась группа из могильника Акунк. Следовательно, мы можем заключить, что полученные

Таблица 2. Численность черепов и частоты дискретно-варьирующих признаков в исследованных сериях**Table 2. Number of observed crania and trait frequencies in cranial series used in this study**

Признаки	Эпоха поздней бронзы Севанского бассейна					
	Неркин Геташен бронза		Кармир		Лчашен	
	N	p	N	p	N	p
1. Sutura frontalis	43	0,093	32	0,156	232	0,125
2. Foramen supraorbitale	43	0,442	31	0,484	231	0,468
3. Foramen frontale	43	0,070	31	0,032	231	0,065
4. Spina trochlearis	36	0,139	30	0,1	229	0,118
5. Foramen infraorbitale access.	36	0,111	26	0,038	228	0,061
6. Os zygomaticus bipartitum(≥ 5 mm)	35	0,086	26	0,154	223	0,058
7. Stenocrotaphia	33	0,091	31	0,065	213	0,094
8. Os epiptericum	33	0,242	30	0,3	213	0,202
9. Processus frontalis ossis temporalis	33	0,030	30	0,033	213	0,047
10. Os postsquamosum	36	0,111	32	0,219	226	0,097
11. Os asterii	33	0,061	32	0,031	226	0,071
12. Foramen parietale	38	0,500	32	0,625	226	0,416
13. Os apicis lambdae	38	0,132	32	0,094	224	0,063
14. Os Wormii suturae lambdoidea	36	0,306	31	0,355	224	0,326
15. Sutura mendosa (следы)	36	0,083	31	0,193	224	0,054
16. Foramen mastoid. exsuturale	36	0,250	31	0,194	226	0,319
17. Os Wormii suturae occipito-mastoideum	36	0,056	31	0,032	226	0,031
18. Processus interparietalis	36	0,056	31	0,01	225	0,062
19. Canalis condylaris	36	0,417	33	0,667	222	0,590
20. Canalis hypoglos. bipart.	36	0,056	33	0,333	222	0,216
21. Fac. condylaris bipart.	36	0,083	31	0,097	222	0,131
22. Tuberculum praecondyl.	36	0,028	31	0,033	222	0,054
23. Foramen tympanicum	36	0,139	30	0,233	222	0,081
24. Foramen spinos. apertum	30	0,133	29	0,207	224	0,165
25. Foramen pterygospinosum	30	0,067	28	0,107	224	0,143
26. Sutura palatina (лом.)	30	0,133	19	0,21	214	0,285
27. Sutura palatina (вогн.)	30	0,133	19	0,105	214	0,084
28. Torus palatinus	30	0,133	21	0,143	223	0,117

результаты не связаны с численностью выборок, и отражают, по-видимому, генетические взаимоотношения популяций. Результаты сравнения суммарных армянских групп эпохи бронзы и железа со сборными сериями ямной, катакомбной, афанасьевской и андроновской культур представлены в таблице 4 и на рисунке 4.

На графике многомерного шкалирования по расстояниям MMD явно выделяются три отдельных кластера, объединяющие армянские группы, серии ямной и катакомбной культур и серии афанасьевской и андроновской культур (рис. 4).

Обсуждение

В какой степени фенетические характеристики отражают специфику генофонда древних популяций и их генетических связей? Несмотря на мнение некоторых исследователей о том, что дискретно-варьирующие признаки обусловлены скорее средовыми, нежели генетическими факторами [Trinkaus, 1978; Carson, 2006], во многих работах показано, что генетическая составляющая в проявлении дискретно-варьирующих признаков превалирует над средовой, и фенотипическое

Продолжение таблицы 2
Table 2 continued

Признаки	Эпоха раннего железа Севанского бассейна							
	МПК		Неркин Геташен жел.		Акунк		НАД	
	N	p	N	p	N	p	N	p
1. Sutura frontalis	23	0,043	23	0,087	23	0,043	14	0,214
2. Foramen supraorbitale	23	0,609	23	0,435	22	0,273	14	0,643
3. Foramen frontale	23	0,043	23	0,043	22	0,182	14	0,000
4. Spina trochlearis	22	0,045	23	0,130	21	0,143	14	0,071
5. Foramen infraorbitale access.	20	0,050	22	0,045	21	0,048	14	0,143
6. Os zygomaticus bipartitum(≥5mm)	21	0,143	22	0,091	21	0,000	14	0,071
7. Stenocrotaphia	19	0,158	23	0,000	21	0,000	14	0,071
8. Os epipticum	19	0,105	22	0,227	21	0,048	14	0,214
9. Processus frontalis ossis temporalis	19	0,000	23	0,000	21	0,048	14	0,000
10. Os postsquamosum	22	0,182	23	0,217	23	0,043	14	0,071
11. Os asterii	22	0,045	23	0,130	23	0,000	14	0,000
12. Foramen parietale	23	0,478	23	0,565	23	0,348	14	0,643
13. Os apicis lambdae	23	0,130	23	0,087	23	0,087	14	0,214
14. Os Wormii suturae lambdoidea	23	0,304	23	0,478	23	0,478	14	0,286
15. Sutura mendosa (следы)	23	0,043	23	0,130	23	0,087	14	0,000
16. Foramen mastoid. exsuturale	21	0,190	23	0,217	23	0,304	14	0,214
17. Os Wormii suturae occipito-mastoideum	21	0,048	23	0,130	23	0,087	14	0,000
18. Processus interparietalis	23	0,087	23	0,043	23	0,000	14	0,071
19. Canalis condylaris	19	0,263	23	0,522	18	0,444	14	0,571
20. Canalis hypoglos. bipart.	19	0,158	23	0,130	18	0,333	14	0,286
21. Fac. condylaris bipart.	19	0,053	23	0,087	18	0,000	14	0,000
22. Tubrculum praecondyl.	19	0,105	23	0,087	18	0,056	14	0,000
23. Foramen tympanicum	19	0,053	22	0,045	22	0,273	14	0,214
24. Foramen spinos. apertum	19	0,053	22	0,045	22	0,182	14	0,214
25. Foramen pterygospinosum	19	0,105	22	0,091	22	0,091	14	0,071
26. Sutura palatina (лом.)	19	0,316	22	0,136	16	0,187	10	0,200
27. Sutura palatina (вогн.)	19	0,105	18	0,111	16	0,063	10	0,200
28. Torus palatinus	19	0,105	22	0,318	18	0,167	10	0,100

разнообразие, выявляемое с помощью дискретно-варьирующих признаков, в значительной степени коррелирует с генетической изменчивостью популяций [Brasili et al., 1999; Hanihara et al., 2003; Relethford, 2004; Roseman, 2004; Hallgrmsson et al., 2005; Manica et al., 2007; Hanihara, 2008; von Cramon-Taubadel, 2009; Ricaut et al., 2010; Hanihara et al., 2012; Herrera et al., 2014]. Более того, было обнаружено, что результаты анализа популяций по дискретно-варьирующим признакам согласуются с выводами, основанными на молекулярно-генетических данных [Hanihara et al., 2003; Ricaut et al., 2010; Herrera et al., 2014; Evteev, Movsesian, 2016]. Даже если факторы среды оказывают некоторое

влияние на проявление дискретно-варьирующих признаков, их действие должно нивелироваться при использовании большого комплекса признаков [Berry, Berry, 1967; Killgrove, 2009; Singh, Pathak, 2013]. Следовательно, полученные результаты могут говорить о генетической близости популяций Севанского бассейна в эпоху поздней бронзы и некотором увеличении генетического разнообразия и дифференциации популяций в эпоху освоения железа. Следует отметить, что такое же повышение уровня генетической изменчивости в эпоху железа было отмечено и для других регионов Армянского нагорья [Movsesian et al., 2020].

Продолжение таблицы 2
Table 2 continued

Признаки	Ямная культура		Катакомбная культура		Афанасьевская культура		Андроновская культура	
	N	p	N	p	N	p	N	p
1. Sutura frontalis	36	0,166	53	0,075	22	0	29	0,069
2. Foramen supraorbitale	36	0,333	51	0,588	22	0,5	29	0,379
3. Foramen frontale	36	0,111	51	0,137	22	0,045	29	0,034
4. Spina trochlearis	35	0,085	45	0,222	22	0,091	29	0,034
5. Foramen infraorbitale access.	24	0,125	39	0,128	19	0,105	27	0,111
6. Os zygomaticus bipartitum(≥5mm)	24	0	39	0,025	19	0	24	0,042
7. Stenocrotaphia	24	0,083	44	0,068	20	0,05	21	0,19
8. Os epiptericum	24	0,083	41	0,097	20	0	21	0,143
9. Processus frontalis ossis temporalis	24	0	41	0	20	0	21	0,048
10. Os postsquamosum	29	0,103	45	0,044	20	0	26	0,077
11. Os asterii	29	0,034	45	0,067	20	0	27	0,111
12. Foramen parietale	35	0,6	50	0,46	22	0,364	28	0,536
13. Os apicis lambdae	35	0,114	50	0,04	22	0,045	26	0,038
14. Os Wormii suturae lambdoidea	32	0,312	48	0,312	20	0,2	26	0,115
15. Sutura mendosa (следы)	28	0,178	48	0,062	20	0,05	28	0
16. Foramen mastoid. exsuturale	28	0,535	40	0,6	19	0,474	27	0,481
17. Os Wormii suturae occipito-mastoideum	29	0,069	40	0,025	19	0	26	0,038
18. Processus interparietalis	32	0,062	49	0,02	19	0	26	0
19. Canalis condylaris	20	0,7	26	0,576	16	0,5	25	0,56
20. Canalis hypoglos. bipart.	20	0,2	26	0,23	16	0,563	23	0,333
21. Fac. condylaris bipart.	20	0,4	26	0,346	16	0,063	25	0,28
22. Tuberculum praecondyl.	20	0	26	0,038	16	0	25	0,04
23. Foramen tympanicum	23	0,043	40	0,025	16	0	25	0
24. Foramen spinos. apertum	16	0,25	35	0,228	14	0,143	23	0,217
25. Foramen pterygospinosum	16	0,0625	35	0	18	0,333	23	0,174
26. Sutura palatina (лом.)	20	0,1	22	0,09	18	0,111	26	0,154
27. Sutura palatina (вогн.)	20	0,05	22	0,09	18	0,111	26	0,038
28. Torus palatinus	20	0,3	44	0,227	18	0,278	26	0,269

Если предположить, что дифференциация популяций вызвана не внешними миграциями, а генетическим дрейфом в результате изоляции, то средние характеристики популяции двух диахронных периодов должны быть близки [Ruchkov, Sheremetyeva, 1977; Cavalli-Sforza et al., 1996]. Действительно, фенетические расстояния (MMD) между тотальными популяциями эпохи поздней бронзы (Неркин Геташен 1, Лчашен, Артик) и раннего железа (Мртби-дзор, Кангах, Неркин Геташен 2, Норабак, Ацарат и Дари Глух) оказались довольно малы, даже несмотря на достаточно большую численность объединенных серий (табл. 4). Проведенный нами сравнительный ана-

лиз не выявил в фенотипе древнего населения Севанского бассейна следов возможных миграций с запада и востока (табл. 4, рис. 4), что может указывать на длительную генетическую изоляцию популяций этого региона. Безусловно, для более корректного сравнения древних армянских популяций с населением эпохи бронзы и железа различных регионов требуется привлечение гораздо более обширного краниологического материала. Отметим, однако, что анализ полного митохондриального генома 52 древних скелетов из современной Армении и Арцахской области выявил генетическую преемственность в материнском генофонде армянской популяции на протяжении почти 7800 лет [Margaryan

Таблица 3. Фенетические расстояния (MMD) между древними армянскими популяциями по частотам 28 дискретно-варьирующих признаков

Table 3. Biological distances (MMD) among ancient Armenian populations based on 28 nonmetric cranial traits

	Н. Геташен бр.	Кармир	Лчашен	МРК	Н. Геташен жел.	Акунк	НАД
Н. Геташен бр.	0,000	0,014	-0,001	-0,034	-0,034	0,010	-0,012
Кармир	0,019	0,000	0,024*	0,029	0,004	0,010	-0,006
Лчашен	0,010	0,011	0,000	0,003	-0,001	0,029	0,005
МРК	0,023	0,025	0,016	0,000	-0,043	0,026	-0,018
Н. Геташен жел.	0,022	0,024	0,015	0,028	0,000	0,021	0,010
Акунк	0,023	0,024	0,016	0,029	0,028	0,000	0,009
НАД	0,026	0,028	0,019	0,032	0,031	0,032	0,000

Примечания. Значения MMD представлены над диагональю; стандартные отклонения – под диагональю. * Значение достоверно на уровне 0.025. МРК – Мртби-дзор, Канагех; НАД – Норабак, Ацарат, Дари Глух.

Notes. MMD values are presented above the diagonal, while standard deviations are presented below the diagonal. Significance of differences: * – $p < 0,025$. MRK – Mrtbi-dzor, Kanageh; NAD – Norabak, Atsarat, Dari Gluch.

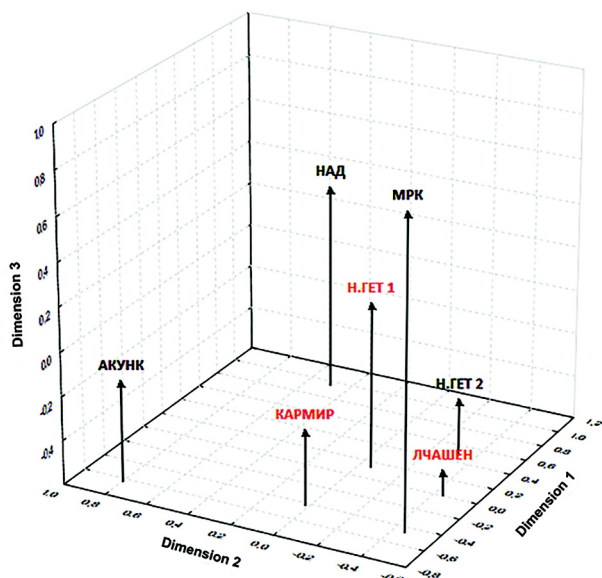


Рисунок 2. Трехмерное представление результатов многомерного шкалирования расстояний MMD между группами эпохи поздней бронзы (Лчашен, Неркин Геташен 1, Кармир) и раннего железа (Акунк, Неркин Геташен 2, МРК, НАД)

Figure 2. Three-dimensional MDS map of MMD distances among the Late Bronze Age (Lchashen, N. Getashen Br., Karmir,) and the Iron Age (Akunk, N. Getashen Ir., MRK, NAD) groups

Примечания. МРК – Мртби-дзор, Канагех; НАД – Норабак, Ацарат, Дари Глух. Красным цветом выделены группы эпохи бронзы.

Notes. MRK – Mrtbi-dzor, Kanageh; NAD – Norabak, Atsarat, Dari Gluch. The Bronze Age groups are highlighted in red.

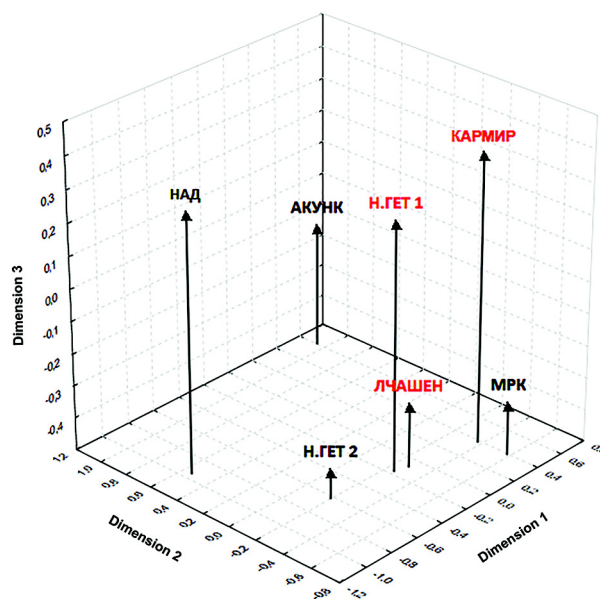


Рисунок 3. Трехмерное представление результатов анализа соответствия между группами эпохи поздней бронзы (Лчашен, Неркин Геташен бр., Кармир) и раннего железа (Акунк, Неркин Геташен жел., МРК, НАД)

Figure 3. Correspondence analysis three-dimensional plot, illustrating relationships among the Late Bronze Age (Lchashen, N. Getashen Br., Karmir, NAD) groups and the Iron Age (Akunk, N. Getashen Ir., MRK, NAD) groups

Примечание. МРК – Мртби-дзор, Канагех; НАД – Норабак, Ацарат, Дари Глух.

Notes. MRK – Mrtbi-dzor, Kanageh; NAD – Norabak, Atsarat, Dari Gluch

Таблица 4. Фенетические расстояния (MMD) между древними популяциями различных регионов по частотам 28 дискретно-варьирующих признаков
Table 4. Biological distances (MMD) among ancient populations from different regions based on 28 nonmetric cranial traits

	Бронза Арм.	Железо Арм.	Ямная к-ра	Катакомбн. к-ра	Афанас. к-ра	Андрон. к-ра
Бронза Арм.	0,000	0,014	0,063*	0,079*	0,074*	0,042*
Железо Арм.	0,006	0,000	0,064*	0,095*	0,111*	0,062*
Ямная к-ра	0,014	0,016	0,000	-0,002	0,070*	0,009
Катакомбн. к-ра	0,009	0,012	0,022	0,000	0,091*	0,051
Афанас. к-ра	0,014	0,016	0,026	0,021	0,000	0,004
Андрон. к-ра	0,018	0,021	0,030	0,026	0,030	0,000

Примечания. Значения MMD представлены над диагональю; стандартные отклонения – под диагональю. Уровень достоверности различий: * – $p < 0,025$.

Notes. MMD values are presented above the diagonal, while standard deviations are presented below the diagonal. Significance of differences: * – $p < 0,025$.

et al., 2017]. Эти результаты подтвердились при исследовании 536 полных митохондриальных геномов из 8 географически различных армянских популяций [Degenko et al., 2019]. Таким образом, высказанное нами предположение о том, что генофонд населения Севанского бассейна на протяжении эпох поздней бронзы и раннего железа был достаточно стабилен и не был затронут крупномасштабными миграциями из других регионов, согласуется с генетическими данными.

Заключение

Анализ фенетического разнообразия древних популяций с территории Севанского бассейна позволяет сделать вывод о высокой степени сходства между ними, несмотря на временной период почти в 700 лет, что указывает на генетическую преемственность древнего населения в этом регионе. По-видимому, благодаря длительному сосуществованию в условиях изоляции, в генофонде популяций Севанского бассейна, так же, как и в генофонде других регионов Армянского нагорья, на протяжении эпох поздней бронзы и раннего железа не произошло существенных изменений. Это заключение подтверждается результатами сравнения армянских групп с населением эпохи бронзы из других регионов, выявившими обособленное положение армянских популяций на графике многомерного шкалирования.

Библиография

- Аветисян А., Аветисян П. Культура Араратской долины в XI-VI вв. до н.э. Ереван. Изд-во Ереванского университета, 2006. (На армянском языке)
 Алексеев В.П. Происхождение народов Кавказа. Москва. Изд-во «Наука», 1974. 318 с.

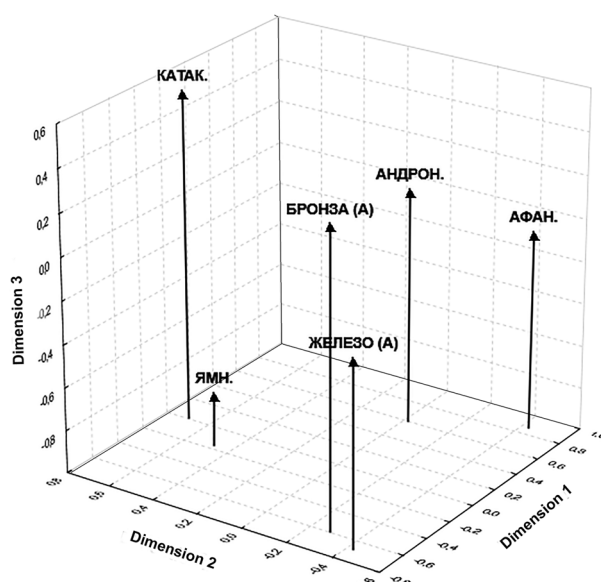


Рисунок 4. Трехмерное представление результатов многомерного шкалирования расстояний MMD между древними группами

Figure 4. Three-dimensional MDS map of MMD distances among the ancient groups

- Арешян Г., Кафадарян Л. Архитектура Армянского Нагорья в период первобытных обществ и первых государственных образований // История армянской архитектуры. Т. 1 Ереван. Изд-во «Гитутюн». 1966. (На армянском языке).
 Мовсесян А.А. Фенетический анализ в палеоантропологии. Москва. Изд-во «Университетская книга», 2005. 272 с.
 Пиотровский Б.Б. Археология Закавказья // Ленинград. Изд-во Ленинградского университета, 1949. 131 с.

Сведения об авторах

- Мкртчян Рузан Альбертовна, к.б.н.; ORCID ID: 0000-0003-2809-5972; rusanthrop55@mail.ru;
 Мовсесян Алла Арменовна, д.б.н.; ORCID ID: 0000-0003-1329-5904; amovsessyan@gmail.com

Поступила в редакцию 20.06.2020,
 принята к публикации 23.06.2020.

Mkrтчян R.A.¹⁾, Movsesian A.A.²⁾¹⁾ Yerevan State University, Faculty of History, Department of cultural studies, Alek Manukyan St., 1, Yerevan, 0025, Armenia;²⁾ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Anthropology, Leninskie Gory, 1(12), Moscow, 119234, Russia

ANCIENT POPULATION OF THE LAKE SEVAN BASIN (PALEOPHENETIC ANALYSIS)

Materials and methods. A paleophenetic analysis of the Lake Sevan basin population in the Late Bronze and Early Iron Age was carried out in comparison with Bronze Age populations from the other regions of Eurasia: a craniological series of Yamnaya, Catacombaya, Afanasyevskaya and Andronovskaya cultures. The frequencies of 28 non-metric traits were studied on 534 crania. Phenetic differences between populations were estimated using the MMD (Mean Measure of Divergence) and Multiple Correspondence analysis. For visual representation of the results the Multidimensional Scaling procedure was used.

Results and discussion. Despite the significant proximity of ancient populations of the Sevan basin to each other according to phenetic distances, on the map of Multidimensional Scaling the groups of the Late Bronze Age formed a relatively compact cluster in contrast to the groups of Early Iron Age, scattered in a multidimensional space. These findings may indicate an increase of genetic variability in isolation due to gene drift and/or external migrations. However, the inclusion of craniological series from burial sites of Yamnaya, Catacombaya, Afanasyevskaya and Andronovskaya cultures in the comparative analysis demonstrated the isolated position of the Sevan basin populations of two consecutive periods and their difference from the Bronze Age populations of the other regions of Eurasia.

Conclusion. We did not reveal any genetic traces of migrations from remote regions to the Lake Sevan basin territory in the Late Bronze and Early Iron Age, at least on the craniological material studied. The results suggest that, due to prolonged coexistence in isolation there were no significant changes in the gene pool of the Lake Sevan basin populations during the Late Bronze and Early Iron Ages.

Keywords: ancient Armenia; Late Bronze Age; Early Iron Age; non-metric traits; population phenetics

References

- Avetisyan A., Avetisyan P. *Culture of the Ararat Valley in the XI-VI centuries BC*. Yerevan, Yerevan University Press, 2006. (In Arm.).
- Alekseev V.P. *Proiskhozhdeniye narodov Kavkaza* [The origin of the Caucasus peoples. Moskva]. Moscow, Nauka Publ., 1974. 318 p. (In Russ.).
- Areshyan G., Kafadaryan L. *Arkhitektura Armyanskogo Nagor'ya v period pervobytnykh obshchestv i pervykh gosudarstvennykh obrazovaniy* [Architecture of the Armenian Highland during the period of primitive societies and the first state formation]. *Istoriya armyanskoy arkhitektury* [History of Armenian architecture]. 1966, 1. Yerevan. Gitutyn Publ. (In Arm.).
- Movsesyan, A.A. *Feneticheskiy analiz v paleoantropologii* [Phenetic analysis in paleoanthropology]. Moscow, Universitetskaya kniga Publ., 2005. 272 p. (In Russ.).
- Piotrovsky B.B. *Arkhologiya Zakavkaz'ya* [Archeology of Transcaucasia]. Leningrad, Leningrad University Press, 1949. 131 p. (In Russ.).
- Allentoft M.E., Sikora M., Sjogren K.G., Rasmussen S., Rasmussen M. et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature*, 2015, 522, pp. 167–172.
- Anthony D.W. *The Horse, the Wheel and Language: How Bronze Age Riders from the Eurasian Steppes Shaped the Modern World*. Princeton University Press, 2007. DOI: jstor.org/stable/j.ct79sjpn.
- Berry A.C., Berry R.J. Epigenetic variation in the human cranium. *Journal of Anatomy*, 1967, 101, pp. 361–379.
- Biscione R. *The Iron Age settlement pattern: Pre-Urartian and Urartian periods* [The North-Eastern frontier of Urartians and non-Urartians in the Sevan Lake basin]. Roma, 2002, pp. 351–370.
- Brasili P., Zaccagni L., & Gualdi-Russo E. Scoring of nonmetric cranial traits: A population study. *Journal of Anatomy*, 1999, 195, pp. 551–562. DOI: 10.1046/j.1469-7580.1999.19540551.x.
- Carson E.A. Maximum-likelihood variance components analysis of heritability of cranial nonmetric traits. *Human Biology*, 2006, 78, pp. 383–402. DOI: 10.1353/hub.2006.0054.
- Cavalli-Sforza L.L., Menozzi P., Piazza A. *The history and geography of human genes*. Princeton. Princeton University Press, 1996. 413 p.
- Derenko M., Denisova G., Malyarchuk B., Khachatryan Z., Hrechdakian P. et al. Insights into matrilineal genetic structure, differentiation and ancestry of Armenians based on complete mitogenome data. *Molecular Genetics and Genomics*, 2019, 294, pp. 1547–1559. DOI:10.1007/s00438-019-01596-2.
- Dodo Y., Doi N., Kondo O. Ainu and Ryukyuan cranial nonmetric variation: evidence, which disputes the Ainu-Ryukyu common origin theory. *Anthropological Science*, 1998, 106, pp. 99–120.
- Evteev A.A., Movsesian A.A. Testing the association between human mid-facial morphology and climate using autosomal, mitochondrial, Y chromosomal polymorphisms and cranial non-

- metrics. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2016, 159(3), pp. 517–522. DOI:10.1002/ajpa.22894.
- Green R.F., Suchey J.M. The use of inverse sine transformations in the analysis of non-metric cranial data. *Am. J. of Physical Anthropology*, 1976, 45, pp. 61–68.
- Haber M., Mezzavilla M., Xue Y., Comas D., Gasparini P. et al. Genetic evidence for an origin of the Armenians from Bronze Age mixing of multiple populations. *European Journal of Human Genetics*, 2016, 24, pp. 931–936. DOI: 10.1038/ejhg.2015.206.
- Hallgrímsson B., Donnabhai B.O., Walters G.B., Cooper D.M., Gudbjartsson D., Stefánsson K. Composition of the founding population of Iceland: biological distance and morphological variation in early historic Atlantic Europe. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2004, 124(3), pp. 257–274. DOI: 10.1002/ajpa.10365.
- Hallgrímsson B., Donnabhai B.O., Blom D.E., Lozada M.C., Willmore K.T. Why are rare traits unilaterally expressed? Trait frequency and unilateral expression for cranial nonmetric traits in humans. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2005, 128, pp. 14–25. DOI: 10.1002/ajpa.20187.
- Hanihara T. Morphological variation of major human populations based on nonmetric dental traits. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2008, 136, pp. 169–182. DOI: 10.1002/ajpa.20792.
- Hanihara T., Ishida H., Dodo Y. Characterization of biological diversity through analysis of discrete cranial traits. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2003, 121, pp.241–251. DOI: 10.1002/ajpa.10233.
- Hanihara T., Matsumura H., Kawakubo Y., Coung N.L., Thuy N.K., Oxenham M.F., Dodo Y. Population history of northern Vietnamese inferred from nonmetric cranial trait variation. *Anthropological Science*, 2012, 12 (2), pp. 157–165. DOI: 10.1537/ase.110909.
- Harutyunyan A., Khudoyan A., Yepiskoposyan L. Patrilocality and recent migrations have little impact on shaping patterns of genetic structure of the Armenian population. *Russ. J. Genetics*, 2009, 45, pp. 1125–1131. DOI: 10.1134/S1022795409080146.
- Herrera B., Hanihara T., Godde K. Comparability of Multiple Data Types from the Bering Strait Region: Cranial and Dental Metrics and Nonmetrics, mtDNA, and Y-Chromosome DNA. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2014, 154 (3), pp. 334–348. DOI: 10.1002/ajpa.22513.
- Herrera K.J., Lowery R.K., Hadden L., Calderon S.S., Chiou C. et al. Neolithic patrilineal signals indicate that the Armenian plateau was repopulated by agriculturalists. *European J. Human Genetics*, 2012, 20, pp. 313–320. DOI: 10.1038/ejhg.2011.192.
- Hovhannisyan A., Khachatryan Z., Haber M., Hrechdakian P., Karafet T. et al. Different waves and directions of Neolithic migrations in the Armenian Highland. *Investigative Genetics*, 2014, 5, pp. 15–26. DOI: 10.1186/s13323-014-0015-6.
- Irish J.D. Ancestral dental traits in recent sub-Saharan Africans and the origins of modern humans. *J. of Human Evolution*, 1998, 34, pp. 81–98. DOI: 10.1006/jhev.1997.0191.
- Irish J.D. Who were the ancient Egyptians? Dental affinities among Neolithic through post-dynastic peoples. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2006, 129, pp. 529–543. DOI: 10.1002/ajpa.20261.
- Killgrove K. Rethinking taxonomies: Skeletal variation on the North Carolina coastal plain. *Southeastern Archaeology*, 2009, 28, pp. 87–100.
- Manica A., Amos W., Balloux F., Hanihara T. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature*, 2007, 448, pp. 346–349. DOI: 10.1038/nature05951.
- Margaryan A., Derenko M., Hovhannisyan H., Malyarchuk B., Heller R. et al. Eight Millennia of Matrilineal Genetic Continuity in the South Caucasus. *Current Biology*, 2017, 27(13), pp. 2023–2028. DOI: 10.1016/j.cub.2017.05.087.
- Movsesyan, A.A., Kochar, N.R. *On the origin of the Armenians [Iran and the Caucasus]*. Leiden-Boston, 2004, 8(2), pp. 183–197. jstor.org/stable/4030991.
- Movsesian A.A., Mkrtchyan R.A., Simonyan H.G. The Bronze and Iron Age populations of the Armenian Highland in the genetic history of Armenians. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2020, Epub 2020 Apr 9. DOI: 10.1002/ajpa.24060.
- Movsesian A.A., Bakholdina V.Yu., Pezhemsky D.V. Biological diversity and population history of Middle Holocene hunter-gatherers from the Cis-Baikal region of Siberia. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2014, 155, pp. 559–570. DOI: 10.1002/ajpa.22608.
- Nikita E., Mattingly D., Lah M.M. Sahara: Barrier or Corridor? Nonmetric cranial traits and biological affinities of North African late Holocene populations. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2012, 147, pp. 280–292. DOI: 10.1002/ajpa.10233.
- Ossenberg N.S. Isolate conservatism and hybridization in the population history of Japan: the evidence of nonmetric cranial traits. In: [Prehistoric hunter-gatherers in Japan]. Ed. Akazawa T, Aikens CM, Tokyo, University of Tokyo Press. 1986. pp. 199–215.
- Ossenberg N.S., Dodo Y., Maeda Y., Kawakubo Y. Ethnogenesis and craniofacial change in Japan from the perspective of nonmetric traits. *Anthropological Science*, 2006, 114, pp. 99–115. DOI: 10.1537/ase.00090.
- Relethford J.H. Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. *Human Biology*, 2004, 76, pp. 499–513. DOI: 10.1353/hub.2004.0060.
- Ricaud F.X., Auriol V., Cramon-Taubadel N., Keyser Ch., Murail P. et al. Comparison between morphological and genetic data to estimate biological relationship: The case of the Egyin Gol necropolis (Mongolia). *Am. J. of Physical Anthropology*, 2010, 143, pp. 355–364.
- Roseman C.C. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 2004, 101, pp. 12824–12829. DOI: 10.1073/pnas.0402637101.
- Rychkov Yu.G., Sheremetyeva V.A. *The genetic process in the system of ancient human isolates in Northern Asia* [Population Structure and Human Variation]. Ed. G.A. Harrison. Cambridge. Cambridge University Press, 1977, 2, pp. 47–108.
- Santos F. AnthroMMD: An R package with a graphical user interface for the mean measure of divergence. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2018, 165(1), pp. 200–205. DOI: 10.1002/ajpa.23336.
- Singh J., Pathak R. K. Sex and age related non-metric variation of the human sternum in a Northwest Indian postmortem sample: A pilot study. *Forensic Science International*, 2013, 228, pp. 181.e1–181.e12. DOI: 10.1016/j.forsciint.2013.02.002.
- Sjovold T. The occurrence of minor nonmetrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons. *Homo*, 1973, 24, pp. 204–233.
- Sjovold T. Non-metric divergence between skeletal populations: the theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smith's mean measure of divergence. *Ossa 4* [Suppl], 1978, pp. 1–133.
- Statistica Software, version 10, StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA, 2010.
- Sutter R. C., Mertz L. Nonmetric cranial trait variation and prehistoric biocultural change in the Azapa Valley, Chile. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2004, 123, pp. 130–145. DOI: 10.1002/ajpa.10311.
- Trinkaus E. Bilateral asymmetry of human skeletal non-metric traits. *Am. J. of Physical Anthropology*, 1978, 49, pp. 315–318.
- Von Cramon-Taubadel N. Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *Am. J. of Physical Anthropology*, 2009, 140, pp. 205–215. DOI: 10.1002/ajpa.21041.
- Weiss E. Biological distance at the Ryan Mound site. *A. J. of Physical Anthropology*, 2018, 165, pp. 554–564. DOI: 10.1002/ajpa.23392.
- Yepiskoposyan L., Hovhannisyan A., Khachatryan, Z. Genetic Structure of the Armenian Population. *Archivum immunologiae et therapiae experimentalis*, 2016, 64(1), pp. 113–116. DOI: 10.1007/s00005-016-0431-9.

Information about Authors

Mkrtchyan Rusan Albertovna, PhD; ORCID ID: 0000-0003-2809-5972; rusanantrop55@mail.ru;
 Movsesian Alla Armenovna, PhD, D.Sc.;
 ORCID ID: 0000-0003-1329-5904; amovsessyan@gmail.com.