

Истоки митохондриального генофонда русских по результатам анализа современных и палеогеномных данных

Б.А. Мальярчук

Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия

✉ e-mail: malyarchuk@ibpn.ru

Палеогеномные исследования последних лет показали, что на формирование генетического облика современных европейцев большое влияние оказали миграции населения Понто-Каспийских степей эпохи бронзового века с востока на запад Европы. Результаты исследований изменчивости митохондриальных геномов у современного русского населения Восточной Европы также позволили выявить рост эффективной численности популяций в эпоху бронзового века, что, по всей видимости, могло быть связано с миграционными процессами этого времени. В настоящей работе проанализированы данные об изменчивости целых митохондриальных геномов у современного русского населения в сравнении с распределением гаплогрупп мтДНК у древнего населения Европы и Кавказа эпохи неолита и бронзового века. Установлено, что формирование современной структуры митохондриального генофонда русских началось примерно 4 тыс. лет до н. э. в связи с притоком на восток Европы гаплотипов мтДНК, характерных для населения Центральной и Западной Европы. Предполагается, что миграции древнего населения Понто-Каспийских степей в западном направлении привели к формированию в Центральной Европе смешанных популяций, характеризующихся свойственными для западных и центральных европейцев митохондриальными гаплогруппами H, J, T, K, W. Дальнейшая экспансия этих популяций на восток Европы и далее в Азию объясняет появление у восточных европейцев новых черт митохондриального генофонда. Приведены результаты филогеографического анализа, показывающего, что особенности географического распределения подгрупп митохондриальной гаплогруппы R1a в Европе – это отражение «кавказского» компонента, появившегося в генофондах различных групп европейцев в ходе миграций бронзового века. О миграциях древних восточных европейцев в Азию (юг Сибири и Индийский субконтинент) свидетельствуют результаты филогеографического анализа митохондриальных гаплогрупп U2e2a1d, U4d2, N1a1a1a1, H2b, H8b1. Ключевые слова: митохондриальный геном; популяции человека; Восточная Европа; палеогеномика; формирование генофонда.

Для цитирования: Мальярчук Б.А. Истоки митохондриального генофонда русских по результатам анализа современных и палеогеномных данных. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(5):588-593. DOI 10.18699/VJ19.529

Sources of the mitochondrial gene pool of Russians by the results of analysis of modern and paleogenomic data

B.A. Malyarchuk

Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan, Russia

✉ e-mail: malyarchuk@ibpn.ru

Paleogenomic studies of recent years have shown that the Bronze Age migrations of populations of the Ponto-Caspian steppes from the east to the west of Europe had a great influence on the formation of the genetic makeup of modern Europeans. The results of studies of the variability of mitochondrial genomes in the modern Russian populations of Eastern Europe also made it possible to identify an increase in the effective population size during the Bronze Age, which, apparently, could be related to the migration processes of this time. This paper presents the results of analysis of data on the variability of entire mitochondrial genomes in the modern Russian populations in comparison with the distribution of mtDNA haplogroups in the ancient populations of Europe and the Caucasus of the Neolithic and Bronze Age. It was shown that the formation of the modern appearance of the Russian mitochondrial gene pool began approximately 4 thousand years B.C. due to the influx of mtDNA haplotypes characteristic of the population of Central and Western Europe to the east of Europe. It is assumed that the migrations of the ancient populations of the Ponto-Caspian steppes in the western direction led to the formation of mixed populations in Central Europe, bearing mitochondrial haplogroups H, J, T, K, W characteristic of Western and Central Europeans. Further expansion of these populations to the east of Europe and further to Asia explains the emergence of new features of the mitochondrial gene pool in Eastern Europeans. The results of a phylogeographic analysis are also presented, showing that the features of the geographical distribution of the subgroups of the mitochondrial haplogroup R1a in Europe are a reflection of the "Caucasian" component that appeared in the gene pools of various

groups of Europeans during the migration of the Bronze Age. The results of phylogeographic analysis of mitochondrial haplogroups U2e2a1d, U4d2, N1a1a1a1, H2b, and H8b1 testify to the migrations of ancient Eastern Europeans to Asia – the south of Siberia and the Indian subcontinent.

Key words: mitochondrial gene pool; human populations; Eastern Europe; paleogenomics; gene pool formation.

For citation: Malyarchuk B.A. Sources of the mitochondrial gene pool of Russians by the results of analysis of modern and paleogenomic data. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019; 23(5):588-593. DOI 10.18699/VJ19.529 (in Russian)

Введение

Палеогеномные исследования нескольких последних лет показали, насколько велика роль населения степной части Восточной Европы эпохи бронзового века в формировании генетического облика современных европейцев (Allentoft et al., 2015; Haak et al., 2015; Mathieson et al., 2015). Анализ полиморфизма аутосомных локусов у древнего населения Европы продемонстрировал, что так называемый степной генетический компонент распространялся в позднем неолите/раннем бронзовом веке (4–3.2 тыс. лет до н. э.) из одного источника – понто-каспийской степной зоны – в различных направлениях: на запад – в Европу, на восток – в Центральную Азию и юг Сибири и на юг – в Индию. Предполагается, что эти события были связаны с миграциями носителей курганной культуры (Allentoft et al., 2015; Haak et al., 2015).

Между тем результаты исследований полиморфизма Y-хромосомы у древнего и современного населения Европы противоречат этой гипотезе, поскольку восточные и западные европейцы как в эпоху бронзового века, так и в настоящее время характеризуются разными подгруппами одной из самых распространенных среди западных европейцев гаплогруппы – R1b-L23 (Poznik et al., 2016). Это ставит под сомнение возможность происхождения западноевропейских R1b-L23-хромосом от вариантов, характерных для представителей ямной культуры, населявших восточноевропейские степи (Balanovsky et al., 2017). В то же время демографический анализ, основанный на данных об изменчивости протяженных участков Y-хромосом в различных европейских популяциях, показывает отчетливый сигнал популяционной экспансии в интервале 2.1–4.2 тыс. лет назад, что связано, по мнению авторов, с миграционными процессами в Европе в эпоху бронзового века (Batini et al., 2015). Подобный анализ целых митохондриальных геномов (~20 митогеномов на популяционную выборку), однако, выявил только постепенный рост численности с послеледниковой времени (Batini et al., 2017). Авторы сделали вывод о том, что миграции населения с востока Европы на запад в эпоху бронзового века нашли свое отражение только в Y-хромосоме, а митохондриальная ДНК (мтДНК) в этом отношении неинформативна.

Тем не менее изучение больших выборок митогеномов (более 250 человек на выборку) позволило, подобно исследованиям Y-хромосомы, установить рост эффективной численности населения Восточной Европы в эпоху бронзового века (Malyarchuk et al., 2017; Översti et al., 2017). Байесовский анализ изменчивости целых митогеномов 376 русских индивидуумов показал, что в Восточной Европе имел место резкий рост эффективной численности популяций ~4.3 тыс. лет тому назад (95 % достоверный

интервал 2.9–5.8 тыс. лет) (Malyarchuk et al., 2017). Это свидетельствует, что экспансия населения Восточной Европы, ставшего основой для русских популяций, началась в бронзовом веке. Результаты молекулярного датирования возраста подгрупп мтДНК, специфичных для русских и славян в целом, демонстрируют, что формирование таких подгрупп мтДНК произошло ~2.7–3.5 тыс. лет назад (Мальярчук и др., 2019). Полученные результаты указывают, таким образом, на эпоху бронзового века как на период диверсификации митохондриального генофонда предков славян и русских в частности.

Митохондриальный генофонд русского населения Восточной Европы, как и других европейских популяций, очень разнообразен, однако изучение древней ДНК показывает, что так было не всегда. В верхнем палеолите у европейцев зарегистрированы гаплогруппы U2, U5 и U8, в мезолите – главным образом гаплогруппы U2e, U4, U5a и U5b (Bramanti et al., 2009; Malmström et al., 2009; Brandt et al., 2013; Richards et al., 2016). Между тем в раннем неолите спектр гаплогрупп мтДНК у европейцев значительно расширяется за счет митохондриальных линий мигрантов-земледельцев из Ближнего Востока (H, HV, K1, J, T, N1a1a, W, X) (Haak et al., 2010; Brandt et al., 2015; Pereira et al., 2017). Сравнительный анализ митогеномов эпохи бронзового века позволил А. Juras с коллегами (2018) сделать вывод о том, что генофонды населения западной (современная Германия) и восточной (современные Чехия и Польша) частей ареала культуры боевых топоров различаются, поскольку на востоке сильнее выражен вклад восточноевропейских гаплогрупп, характерных для населения ямной культуры (U2e, U4, U5a, W3a1). По мнению авторов, эти различия обусловлены миграциями населения ямной культуры с востока на запад Европы.

Поскольку анализ изменчивости митогеномов современного русского населения Восточной Европы позволил нам выявить эпизод резкого роста эффективной численности популяций ~4.3 тыс. лет назад, то появляется вопрос о том, чем это обусловлено. Кроме того, проведенное ранее исследование фракций митогеномов, специфичных для русских или для славян в целом, также выявило рост численности ~4–5 тыс. лет назад (Мальярчук и др., 2019). Однако спектр митохондриальных гаплогрупп, представляющих эти фракции, не ограничивается восточноевропейскими гаплогруппами U2e, U4, U5a, U5b – он значительно шире и включает гаплогруппы H1, H2a, H5, H6, H11a, J1c, T1a, T2b, V1a, V3, V7, распространенные в позднем неолите в Центральной и Западной Европе. Поэтому для определения, откуда и когда могли появиться эти гаплогруппы мтДНК в генофонде предков русских, в настоящей работе проанализированы палеомитогеномные данные для населения Европы и Кавказа.

Материалы и методы

Изучена изменчивость целых митохондриальных геномов у современного русского населения Восточной Европы (Malyarchuk et al., 2017) в сравнении с распределением гаплогрупп мтДНК у древнего населения Европы и Кавказа эпохи неолита и бронзового века (Allentoft et al., 2015; Haak et al., 2015; Mathieson et al., 2018; Wang et al., 2019). Используются также сведения из базы данных AmtDB (<https://amtdb.org>), в которой собраны древние нуклеотидные последовательности мтДНК с сопутствующими данными (идентификаторы образцов, археологических сайтов, культур, гаплогруппы мтДНК и т. д.) (Ehler et al., 2019).

Для проведения филогенетического анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальных геномов применяли метод максимальной экономии, реализованный в пакете компьютерных программ mtPhyl v4.015 (<http://eltsov.org>). При построении филогенетических деревьев не учитывали полиморфизм длины в участках мтДНК 16180–16193, 309–315, 514–524, 573–576, а также транзицию в позиции 16519. Эволюционный возраст монофилетических кластеров мтДНК (гаплогрупп и их подгрупп) оценивали с использованием двух мутационных скоростей: 1) одна нуклеотидная замена в целом митогеноме происходит за 3624 года (Soares et al., 2009) и 2) одна нуклеотидная замена в кодирующей области мтДНК совершается за 4610 лет (Perego et al., 2009).

Результаты

Анализ палеогеномных данных показывает, что наиболее отчетливые изменения митохондриального генофонда древнего населения Восточной Европы наблюдаются ~4–3 тыс. лет до н. э. До этого времени древнее население характеризуется в основном митохондриальными гаплогруппами U2e, U4a, U4b, U4d, U5a1, U5a2, U5b2, а позже появляются гаплотипы, относящиеся к гаплогруппам H, HV, J, T, W3, W6 и др.:

U2e, U4, U5	H, J, T, W и др.
6–4 тыс. лет до н. э., население современных территорий России, Украины и Латвии	
U2e, U4a, U4b, U4d, U5a1, U5a2, U5b2	H1*, H2a1, T2
4–3 тыс. лет до н. э., население современных территорий России, Украины и Латвии	
U2e, U5a1, U5a2	H*, H1b, H2b, H5a, H6a1, H13a1a1, H15b, HV, R0a1, J2b1, T1a1, T2b, T2c, U8b1, W3a1, W6c
3–2 тыс. лет до н. э., население современных территорий России, Украины, Эстонии и Литвы	
U2e, U4*, U4a, U4c, U5a1, U5a2, U5b2	H2a1, H5a1, H6a2, H13a1, J1c, J1c1, J1c2, J1c3, J2a, J2b1, T2a1, T2b, T2c, W3a1, I3a, N1a1a, K1b, U2d, X4

Таким образом, согласно палеогеномным данным, современные черты митохондриальный генофонд восточных европейцев приобрел 4–5 тысячелетий назад. В это же время, как показали предыдущие исследования из-

менчивости мтДНК современного русского населения (Malyarchuk et al., 2017), наблюдается рост эффективной численности популяций.

Для выяснения источников митохондриальных гаплогрупп, появившихся в генофонде восточных европейцев, нами проанализировано распределение гаплогрупп мтДНК у древнего населения энеолита, бронзового и железного веков соседних регионов Европы и Кавказа в сравнении со спектром гаплогрупп, наблюдаемых у современного русского населения. Выявлено, что местное восточноевропейское происхождение, кроме многочисленных вариантов гаплогрупп U2e, U4 и U5, могут иметь лишь некоторые гаплотипы, относящиеся к гаплогруппам H, H1, H2a1a, H5a, H6a1, T2, поскольку они присутствовали в генофонде восточных европейцев еще 6–4 тыс. лет до н. э. (см. выше, Приложение 1)¹. Приток гаплогрупп в генофонд восточных европейцев от населения Кавказа может быть обусловлен небольшим числом гаплогрупп (H2a1, I1, R1a, R1a1, T2a1b, U7b), а основной приток гаплогрупп связан с населением Центральной и Западной Европы (см. Приложение 1). Это гаплогруппы H1c, H3, H5, H7, H13, H28, H44, HV0, J1c1, J1c2, J1c5, J2b1, K1a2, K1a3, K1b1, K1c, N1a1a1, T1b, T2f, U3a1, U5b1, U8a, V1a, W1, X2b, которые появились в генофонде центральных и западных европейцев еще 3 тыс. лет до н. э. и ранее в результате миграций аграриев ближневосточного происхождения (анатолийских фермеров).

Для некоторых восточноевропейских гаплогрупп мтДНК трудно определить географический источник, поскольку 3 тыс. лет до н. э. и ранее они присутствовали как в Центральной Европе, так и на Кавказе (гаплогруппы J2a1, T1a2, T2e). В отношении происхождения гаплогрупп H2a1, T2c1, U2e1 и U4a2 также нет ясности – 3 тыс. лет до н. э. и ранее они были как на востоке Европы, так и на Кавказе (см. Приложение 1). Тем не менее полученные данные демонстрируют, что формирование современного облика митохондриального генофонда восточных европейцев произошло в эпоху бронзового века за счет притока митохондриальных гаплотипов с запада Европы. Между тем результаты анализа аутосомных локусов свидетельствуют о направлении миграций с востока на запад Европы, а данные по Y-хромосоме указывают на отсутствие такого вектора движения. Вполне вероятно, что регистрируемые по аутосомным данным миграции населения с востока Европы привели к формированию на территориях Центральной Европы смешанных популяций, представленных восточным аутосомным и западным (т. е. обогащенным гаплогруппами H, J, T, K, W) митохондриальными компонентами. Эти популяции затем начали экспансию на восток Европы и далее в Азию, неся с собой генетические характеристики, отсутствующие у древнего населения собственно Восточной Европы. О возможности такого сценария свидетельствуют результаты недавних исследований древнего населения Кавказа и Юго-Восточной Европы, показавшие возможность притока «анатолийского» генетического компонента в генофонд населения ямной культуры от энеолитического населения Северного Причерноморья, представленного

¹ Приложения 1, 2 см. по адресу:
<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2019-23/appx10.pdf>

трипольской культурой (Mathieson et al., 2018; Wang et al., 2019). Очевидно, что для прояснения генетической истории европейцев и согласования данных, полученных для разных генетических систем, необходимы дальнейшие более детальные исследования.

Еще один из широко обсуждаемых вопросов в последнее время – участие древнего населения Кавказа в формировании населения ямной культуры и тем самым населения Европы в целом. Результаты анализа аутосомных локусов показали, что кавказский генетический компонент присутствует в генофондах европейцев, в связи с чем вполне возможно участие кавказских популяций в миграциях эпохи бронзового века отдельно или совместно с популяциями ямной культуры (Wang et al., 2019). Выше было отмечено, что приток кавказских митохондриальных гаплогрупп в генофонд восточных европейцев ограничен несколькими гаплогруппами мтДНК и, по всей видимости, не был интенсивным. Среди них наиболее информативной является гаплогруппа R1a. Проведенный нами филогенетический анализ R1a-митогеномов выявил, что эволюционный возраст этой гаплогруппы составляет 13–19 тыс. лет (Приложение 2). Наиболее древние R1a-гаплотипы найдены у населения Ирана и Кавказа, что указывает на возможное место происхождения этой гаплогруппы. Установлено, что гаплогруппа R1a представлена двумя ветвями – одной крупной R1a1 и небольшой новой подгруппой R1a2 (см. Приложение 2). Гаплогруппа R1a2 выявлена у населения Кавказа и Египта, а также к этой же гаплогруппе принадлежит гаплотип русского индивидуума из Псковской области. Гаплогруппа R1a1, представленная тремя подгруппами, R1a1a, R1a1b, R1a1c, распространена уже не только на Кавказе, но и в Европе. В R1a1a входят три подгруппы. Первая, R1a1a1, обнаружена в Восточной Европе среди русских и мордвы; вторая, R1a1a2, – в северногерманских популяциях, у англичан и датчан, а третья новая подгруппа, R1a1a3, – на юге Европы, у болгар и итальянцев. Возраст всей R1a1a составляет 8.5–12.4 тыс. лет, а ее подгрупп, R1a1a1, R1a1a2 и R1a1a3, – 4.2–5.5, 2.3–3.5 и 1.3–2.3 тыс. лет соответственно. Такая хронология указывает на возможное участие этих гаплогрупп мтДНК в миграционных событиях эпохи бронзового века. Филогеография R1a1a-гаплотипов свидетельствует о северо-западном направлении миграций, так как подгруппа R1a1a1 наблюдается среди новгородских русских и мордвы, а подгруппа R1a1a2 – среди северных германцев. Вместе с тем присутствие подгруппы R1a1a3 у болгар и итальянцев указывает также и на южноевропейское направление миграций.

Анализ палеогеномных данных демонстрирует, что наиболее древние R1a-гаплотипы обнаруживаются в энеолите Северного Кавказа (~4.5 тыс. лет до н.э.) у представителей майкопской (4–3.5 тыс. лет до н.э.) и катакомбной (~3 тыс. лет до н.э.) культур (Wang et al., 2019). Примерно к этому же времени относятся R1a1-гаплотипы представителей кура-араксской культуры (Армения) (Margaryan et al., 2017; Wang et al., 2019). Самые ранние случаи обнаружения подгруппы R1a1a относятся ко времени формирования северокавказской (кубано-терской) культуры (2.9–2.6 тыс. лет до н.э.) (Wang et al., 2019). Немного позже R1a-гаплотипы были выявлены у пред-

ставителей культуры колоколовидных кубков (2.5–2 тыс. лет до н.э.) Чехии и Англии (Olalde et al., 2018). В наше время наиболее высокие частоты гаплогруппы R1a наблюдаются на Северном Кавказе – вплоть до 5 % у адыгейцев, абхазов и карачаевцев (Джаубермезов и др., 2019). Таким образом, данные о распространенности древних и современных R1a-гаплотипов показывают, что эта гаплогруппа маркирует миграции населения с юга на север Европы в эпоху бронзового века и тем самым подтверждает участие кавказского генетического компонента в формировании генофонда европейцев.

В проведенных ранее исследованиях отмечалось, что маркеры мтДНК вполне информативны для обнаружения следов миграций эпохи бронзового века в евразийском масштабе. Так, филогенетическое родство между митохондриальными линиями гаплогруппы U2e2a1d (с возрастом ~5–7 тыс. лет) у населения Восточной Европы (русские, белорусы, сербы) и Индии находит свое объяснение с помощью представлений об индоевропейских миграциях населения Понто-Каспийских степей в различных направлениях, в том числе на Индийский субконтинент (см. Приложение 2) (Davidovic et al., 2017). Аналогичное объяснение (Silva et al., 2017) предложено и для гаплогруппы H2b, возраст которой составляет ~6–6.5 тыс. лет и включает гаплотипы как европейцев, так и населения Индии, Пакистана, Таджикистана, а также Южной Сибири (алтайцы, алтайские казахи и буряты) (см. Приложение 2). В этом случае основным аргументом в пользу восточноевропейского происхождения этой гаплогруппы являются находки H2b-гаплотипов у представителей ямной и срубной археологических культур (Lazaridis et al., 2014; Naak et al., 2015; Mathieson et al., 2015). Интересна также гаплогруппа U4d2, распространенная в популяциях Восточной Европы, а также среди коренного населения Сибири (Davidovic et al., 2017). Возраст ее составляет 6–7 тыс. лет, и поэтому вполне возможно, что носители этой гаплогруппы были участниками трансевразийских миграций эпохи бронзового века (см. Приложение 2). Гаплогруппа N1a1a1a1 (с возрастом ~7 тыс. лет) распространена у населения Восточной Европы (у русских, татар, эстонцев, финнов), Южной Сибири, Казахстана и даже Индии (Palanichamy et al., 2010). Такой ареал гаплогруппы предполагает, что распространение N1a1a1a1-гаплотипов могло быть связано с миграциями населения ямной культуры. Этим же можно объяснить распространенность гаплогрупп H8b1 (возраст ~5–8 тыс. лет) в популяциях Восточной Европы, Центральной Азии и Сибири (см. Приложение 2) (Derenko et al., 2014). Приведенные примеры свидетельствуют, что диверсификация гаплогрупп мтДНК произошла в начале бронзового века, что может быть связано с миграционными процессами в степном поясе Северной Евразии.

Закключение

Результаты исследований полиморфизма мтДНК у современного русского населения и древнего населения Европы и Кавказа отмечают, что истоки митохондриального генофонда русских нужно искать в эпоху бронзового века, когда имели место широкомасштабные перемещения европейских популяций. Полученные результаты свиде-

тельствуют о том, что ~4–2 тыс. лет до н. э. разнообразие митохондриального генофонда восточных европейцев увеличилось за счет появления митохондриальных линий, характерных для населения Центральной и Западной Европы. Следует подчеркнуть, что ранее предложенный сценарий распространения гаплогрупп мтДНК в неолите и бронзовом веке предполагал миграции носителей некоторых гаплогрупп (U2, U4, U5, I, T1, R) с востока на запад Европы в эпоху ранней бронзы, однако обратного потока гаплогрупп этот сценарий не предусматривал (Brandt et al., 2013), поэтому расширение спектра гаплогрупп мтДНК у восточных европейцев эпохи бронзового века объяснений не находило.

Список литературы / References

- Джаубермезов М.А., Екомасова Н.В., Рейдла М., Литвинов С.С., Габидулина Л.Р., Виллемс Р., Хуснутдинова Э.К. Генетическая характеристика балкарцев и карачаевцев по данным об изменчивости митохондриальной ДНК. *Генетика*. 2019;55(1):110-120. DOI 10.1134/S0016675819010053.
- [Dzaubermезov M.A., Ekomasova N.V., Reidla M., Litvinov S.S., Gabidullina L.R., Vilems R., Khusnutdinova E.K. Genetic characterization of Balkars and Karachays using mtDNA data. *Rus. J. Genet.* 2019;55(1):114-123. DOI 10.1134/S1022795419010058.]
- Малыарчук Б.А., Литвинов А.Н., Деренко М.В. Структура и формирование митохондриального генофонда русского населения Восточной Европы. *Генетика*. 2019;55(5):574-582. DOI 10.1134/S0016675819050102.
- [Malyarchuk B.A., Litvinov A.N., Derenko M.V. Structure and forming of mitochondrial gene pool of Russian population of Eastern Europe. *Rus. J. Genet.* 2019;55(5):622-629. DOI 10.1134/S1022795419050107.]
- Allentoft M.E., Sikora M., Sjögren K.G., Rasmussen S., Rasmussen M., Stenderup J., Damgaard P.B., Schroeder H., Ahlström T., Vinner L., Malaspinas A.S., Margaryan A., Higham T., Chivall D., Lynnerup N., Harvati L., Baron J., Della Casa P., Dąbrowski P., Duffy P.R., Ebel A.V., Epimakhov A., Frei K., Furmanek M., Gralak T., Gromov A., Gronkiewicz S., Grupe G., Hajdu T., Jarysz R., Khartanovich V., Khokhlov A., Kiss V., Kolář J., Kriiska A., Lasak I., Longhi C., McGlynn G., Merkevcicius A., Merkyte I., Metspalu M., Mkrtychyan R., Moiseyev V., Paja L., Pálfi G., Pokutka D., Pospieszny L., Price T.D., Saag L., Sablin M., Shishlina N., Smrčka V., Soenov V.I., Szeverényi V., Tóth G., Trifanova S.V., Varul L., Vicze M., Yepiskoposyan L., Zhitenev V., Orlando L., Sicheritz-Pontén T., Brunak S., Nielsen R., Kristiansen K., Willerslev E. Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature*. 2015; 522(7555):167-172. DOI 10.1038/nature14507.
- Balanovsky O., Chukhryaeva M., Zaporozhchenko V., Urasin V., Zhabagin M., Hovhannisyan A., Agdzhoyan A., Dibirova K., Kuznetsova M., Koshel S., Pocheshkhova E., Alborova I., Skhalyakho R., Utevska O.; Genographic Consortium, Mustafin K., Yepiskoposyan L., Tyler-Smith C., Balanovska E. Genetic differentiation between upland and lowland populations shapes the Y-chromosomal landscape of West Asia. *Hum. Genet.* 2017;136(4):437-450. DOI 10.1007/s00439-017-1770-2.
- Batini C., Hallast P., Vågane Å.J., Zadik D., Eriksen H.A., Pamjav H., Sajantila A., Wetton J.H., Jobling M.A. Population resequencing of European mitochondrial genomes highlights sex-bias in Bronze Age demographic expansions. *Sci. Rep.* 2017;7(1):12086. DOI 10.1038/s41598-017-11307-9.
- Batini C., Hallast P., Zadik D., Delser P.M., Benazzo A., Ghirotto S., Arroyo-Pardo E., Cavalleri G.L., de Knijff P., Dupuy B.M., Eriksson H.A., King T.E., López de Munain A., López-Parra A.M., Loutradis A., Milasin J., Novelletto A., Pamjav H., Sajantila A., Tolun A., Winney B., Jobling M.A. Large-scale recent expansion of European patrilineages shown by population resequencing. *Nat. Commun.* 2015;6:7152. DOI 10.1038/ncomms8152.
- Bramanti B., Thomas M.G., Haak W., Unterlaender M., Jores P., Tambets K., Antanaitis-Jacobs I., Haidle M.N., Jankauskas R., Kind C.J., Lueth F., Terberger T., Hiller J., Matsumura S., Forster P., Burger J. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers. *Science*. 2009;326(5949):137-140. DOI 10.1126/science.1176869.
- Brandt G., Haak W., Adler C.J., Roth C., Szécsényi-Nagy A., Karimnia S., Möller-Rieker S., Meller H., Ganslmeier R., Friederich S., Dresely V., Nicklisch N., Pickrell J.K., Sirocko F., Reich D., Cooper A., Alt K.W.; Genographic Consortium. Ancient DNA reveals key stages in the formation of central European mitochondrial genetic diversity. *Science*. 2013;342(6155):257-261. DOI 10.1126/science.1241844.
- Brandt G., Szécsényi-Nagy A., Roth C., Alt K.W., Haak W. Human paleogenetics of Europe – the known knowns and the known unknowns. *J. Hum. Evol.* 2015;79:73-92. DOI 10.1016/j.jhevol.2014.06.017.
- Davidovic S., Malyarchuk B., Aleksic J., Derenko M., Topalovic V., Litvinov A., Skonieczna K., Rogalla U., Grzybowski T., Stevanovic M., Kovacevic-Grujicic N. Mitochondrial super-haplogroup U diversity in Serbians. *Ann. Hum. Biol.* 2017;44(5):408-418. DOI 10.1080/03014460.2017.1287954.
- Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G., Perkova M., Litvinov A., Grzybowski T., Dambueva I., Skonieczna K., Rogalla U., Tsybovsky I., Zakharov I. Western Eurasian ancestry in modern Siberians based on mitogenomic data. *BMC Evol. Biol.* 2014;14:217. DOI 10.1186/s12862-014-0217-9.
- Ehler E., Novotný J., Juras A., Chyleński M., Moravčík O., Pačes J. AmtDB: a database of ancient human mitochondrial genomes. *Nucl. Acids Res.* 2019;47:D29-D32. DOI 10.1093/nar/gky843.
- Haak W., Balanovsky O., Sanchez J.J., Koshel S., Zaporozhchenko V., Adler C.J., Der Sarkissian C.S., Brandt G., Schwarz C., Nicklisch N., Dresely V., Fritsch B., Balanovska E., Vilems R., Meller H., Alt K.W., Cooper A.; Members of the Genographic Consortium. Ancient DNA from European early Neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS Biol.* 2010;8(11):e1000536. DOI 10.1371/journal.pbio.1000536.
- Haak W., Lazaridis I., Patterson N., Rohland N., Mallick S., Llamas B., Brandt G., Nordenfelt S., Harney E., Stewardson K., Fu Q., Mittnik A., Bánffy E., Economou C., Francken M., Friederich S., Pena R.G., Hallgren F., Khartanovich V., Khokhlov A., Kunst M., Kuznetsov P., Meller H., Mochalov O., Moiseyev V., Nicklisch N., Pichler S.L., Risch R., Rojo Guerra M.A., Roth C., Szécsényi-Nagy A., Wahl J., Meyer M., Krause J., Brown D., Anthony D., Cooper A., Alt K.W., Reich D. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature*. 2015; 522(7555):207-211. DOI 10.1038/nature14317.
- Juras A., Chyleński M., Ehler E., Malmström H., Żurkiewicz D., Włodarczyk P., Wilk S., Peška J., Fojtík P., Králík M., Libera J., Bągińska J., Tunia K., Kłochko V.I., Dabert M., Jakobsson M., Koško A. Mitochondrial genomes reveal an east to west cline of steppe ancestry in Corded Ware populations. *Sci. Rep.* 2018;8(1): 11603. DOI 10.1038/s41598-018-29914-5.
- Lazaridis I., Patterson N., Mittnik A., ..., Kelso J., Reich D., Krause J. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature*. 2014;513(7518):409-413. DOI 10.1038/nature13673.
- Malmström H., Gilbert M.T., Thomas M.G., Brandström M., Storå J., Molnar P., Andersen P.K., Bendixen C., Holmlund G., Götherström A., Willerslev E. Ancient DNA reveals lack of continuity between neolithic hunter-gatherers and contemporary Scandinavians. *Curr. Biol.* 2009;19(20):1758-1762. DOI 10.1016/j.cub.2009.09.017.
- Malyarchuk B., Litvinov A., Derenko M., Skonieczna K., Grzybowski T., Grosheva A., Shneider Y., Rychkov S., Zhukova O. Mitogenomic diversity in Russians and Poles. *Forensic Sci. Int. Genet.* 2017;30:51-56. DOI 10.1016/j.fsigen.2017.06.003.

- Margaryan A., Derenko M., Hovhannisyan H., Malyarchuk B., Heller R., Khachatryan Z., Avetisyan P., Badalyan R., Bobokhyan A., Melikyan V., Sargsyan G., Piliposyan A., Simonyan H., Mkrtchyan R., Denisova G., Yepiskoposyan L., Willerslev E., Allentoft M.E. Eight millennia of matrilineal genetic continuity in the South Caucasus. *Curr. Biol.* 2017;27(13):2023-2028.e7. DOI 10.1016/j.cub.2017.05.087.
- Mathieson I., Alpaslan-Roodenberg S., Posth C., ..., Krause J., Pinhasi R., Reich D. The genomic history of southeastern Europe. *Nature*. 2018;555(7695):197-203. DOI 10.1038/nature25778.
- Mathieson I., Lazaridis I., Rohland N., Mallick S., Patterson N., Roodenberg S.A., Harney E., Stewardson K., Fernandes D., Novak M., Sirak K., Gamba C., Jones E.R., Llamas B., Dryomov S., Pickrell J., Arsuaga J.L., de Castro J.M., Carbonell E., Gerritsen F., Khokhlov A., Kuznetsov P., Lozano M., Meller H., Mochalov O., Moiseyev V., Guerra M.A., Roodenberg J., Vergès J.M., Krause J., Cooper A., Alt K.W., Brown D., Anthony D., Lalueza-Fox C., Haak W., Pinhasi R., Reich D. Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. *Nature*. 2015;528(7583):499-503. DOI 10.1038/nature16152.
- Olalde I., Brace S., Allentoft M.E., ..., Barnes I., Lalueza-Fox C., Reich D. The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe. *Nature*. 2018;555(7695):190-196. DOI 10.1038/nature25738.
- Översti S., Onkamo P., Stoljarova M., Budowle B., Sajantila A., Palo J.U. Identification and analysis of mtDNA genomes attributed to Finns reveal long-stagnant demographic trends obscured in the total diversity. *Sci. Rep.* 2017;7(1):6193. DOI 10.1038/s41598-017-05673-7.
- Palanichamy M.G., Zhang C.L., Mitra B., Malyarchuk B., Derenko M., Chaudhuri T.K., Zhang Y.P. Mitochondrial haplogroup N1a phylogeography, with implication to the origin of European farmers. *BMC Evol. Biol.* 2010;10:304. DOI 10.1186/1471-2148-10-304.
- Perego U.A., Achilli A., Angerhofer N., Accetturo M., Pala M., Olivieri A., Hooshyar Kashani B., Ritchie K.H., Scozzari R., Kong Q.P., Myres N.M., Salas A., Semino O., Bandelt H.J., Woodward S.R., Torroni A. Distinctive Paleo-Indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. *Curr. Biol.* 2009;19(1):1-8. DOI 10.1016/j.cub.2008.11.058.
- Pereira J.B., Costa M.D., Vieira D., Pala M., Bamford L., Harich N., Cherni L., Alshamali F., Hatina J., Rychkov S., Stefanescu G., King T., Torroni A., Soares P., Pereira L., Richards M.B. Reconciling evidence from ancient and contemporary genomes: a major source for the European Neolithic within Mediterranean Europe. *Proc. Biol. Sci.* 2017;284(1851):20161976. DOI 10.1098/rspb.2016.1976.
- Poznik G.D., Xue Y., Mendez F.L., Willems T.F., Massaia A., Wilson Sayres M.A., Ayub Q., McCarthy S.A., Narechania A., Kashin S., Chen Y., Banerjee R., Rodriguez-Flores J.L., Cerezo M., Shao H., Gymrek M., Malhotra A., Louzada S., Desalle R., Ritchie G.R., Cerveira E., Fitzgerald T.W., Garrison E., Marcketta A., Mittelman D., Romanovitch M., Zhang C., Zheng-Bradley X., Abecasis G.R., McCarroll S.A., Flicek P., Underhill P.A., Coin L., Zerbino D.R., Yang F., Lee C., Clarke L., Auton A., Erlich Y., Handsaker R.E.; 1000 Genomes Project Consortium, Bustamante C.D., Tyler-Smith C. Punctuated bursts in human male demography inferred from 1244 worldwide Y-chromosome sequences. *Nat. Genet.* 2016;48(6):593-599. DOI 10.1038/ng.3559.
- Richards M.B., Soares P., Torroni A. Palaeogenomics: mitogenomes and migrations in Europe's past. *Curr. Biol.* 2016;26(6):R243-R246. DOI 10.1016/j.cub.2016.01.044.
- Silva M., Oliveira M., Vieira D., Brandão A., Rito T., Pereira J.B., Fraser R.M., Hudson B., Gandini F., Edwards C., Pala M., Koch J., Wilson J.F., Pereira L., Richards M.B., Soares P. A genetic chronology for the Indian Subcontinent points to heavily sex-biased dispersals. *BMC Evol. Biol.* 2017;17(1):88. DOI 10.1186/s12862-017-0936-9.
- Soares P., Ermini L., Thomson N., Mormina M., Rito T., Rohl A., Salas A., Oppenheimer S., Macaulay V., Richards M.B. Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock. *Am. J. Hum. Genet.* 2009;84(6):740-759. DOI 10.1016/j.ajhg.2009.05.001.
- Wang C.C., Reinhold S., Kalmykov A., Wissgott A., Brandt G., Jeong C., Cheronet O., Ferry M., Harney E., Keating D., Mallick S., Rohland N., Stewardson K., Kantorovich A.R., Maslov V.E., Peterenko V.G., Erlikh V.R., Atabiev B.C., Magomedov R.G., Kohl P.L., Alt K.W., Pichler S.L., Gerling C., Meller H., Vardanyan B., Yeganyan L., Rezepkin A.D., Mariaschk D., Berezina N., Gresky J., Fuchs K., Knipper C., Schiffels S., Balanovska E., Balanovsky O., Mathieson I., Higham T., Berezin Y.B., Buzhilova A., Trifonov V., Pinhasi R., Belinskij A.B., Reich D., Hansen S., Krause J., Haak W. Ancient human genome-wide data from a 3000-year interval in the Caucasus corresponds with eco-geographic regions. *Nat. Commun.* 2019;10(1):590. DOI 10.1038/s41467-018-08220-8.

ORCID ID

B.A. Malyarchuk orcid.org/0000-0002-0304-0652

Conflict of interest. The author declares no conflict of interest.

Received March 14, 2019. Revised May 14, 2019. Accepted May 20, 2019.