









doi 10.18699/vjgb-26-66

Генетическая характеристика и метаанализ населения Северного Причерноморья I тысячелетия н. э. по данным древней ДНК


Э.Д. Айтуганова , А.С. Коньков ¹, Т.В. Андреева ^{1, 2, 3}, Е.В. Рождественских ¹,
А.Д. Манахов ^{1, 2}, Е.И. Рогаев ^{1, 4}

¹ Научно-технологический университет «Сириус», федеральная территория «Сириус», Краснодарский край, Россия

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

³ Центр генетики и генетических технологий, кафедра генетики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

⁴ Медицинская школа Чан Массачусетского университета, департамент психиатрии, Шрусбери, США

 ajtuganova.ed@talantiuspeh.ru; evivrecc@gmail.com

Аннотация. За последние два десятилетия внедрение полногеномного анализа древней ДНК привело к прорыву в археогенетических исследованиях, существенно расширив наше понимание генетической истории человечества. На этом фоне особую актуальность приобретает изучение Северного Причерноморья I тысячелетия нашей эры (1–1000 гг.), региона, который в течение всего периода оставался зоной интенсивного культурного обмена и миграций. Несмотря на его историческую значимость, объем доступных данных древней ДНК по этому периоду пока остается ограниченным. В настоящей работе систематизированы и проанализированы опубликованные результаты полногеномного секвенирования 48 древних образцов, относящихся к различным археологическим культурам региона: позднекифской, сарматской, аланской, болгарской, салтово-маяцкой и черняховской. Систематизация данных и применение методов популяционно-генетического анализа позволили проследить генетическую преемственность на памятниках позднекифской, а также отдельно – аланской культуры по отношению к предшествующему населению. Удалось обнаружить межкультурные связи алан, болгар и носителей салтово-маяцкой культуры, в генетической структуре которых отмечается влияние кавказского и восточноевропейского компонентов. С другой стороны, зафиксированы эпизоды масштабных миграций и полной смены населения, наиболее ярко выраженные в сарматской экспансии I–IV вв. н.э., следы которой генетически прослеживаются от Урала до Карпат. По единичным образцам выявлена генетическая преемственность между представителями черняховской культуры и ранними славянскими группами. Полученные результаты демонстрируют мозаичность генетического ландшафта региона, формировавшегося под воздействием многоволновых миграций и межкультурных контактов. Статья освещает современное состояние исследований, показывает основные достижения и намечает перспективы дальнейшего изучения в области археогенетики Северного Причерноморья в I тысячелетии н.э.

Ключевые слова: археогенетика; древняя ДНК; геном; Северное Причерноморье; сарматы; черняховская культура; аланы; болгары; салтово-маяцкая культура

Для цитирования: Айтуганова Э.Д., Коньков А.С., Андреева Т.В., Рождественских Е.В., Манахов А.Д., Рогаев Е.И. Генетическая характеристика и метаанализ населения Северного Причерноморья I тысячелетия н.э. по данным древней ДНК. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(4):658-668. doi 10.18699/vjgb-26-66

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке государственной программы федеральной территории «Сириус» «Научно-технологическое развитие федеральной территории «Сириус», Соглашение № 18-03 от 10.09.2024, код проекта GEN-BFT-2407.

Genetic characterization and meta-analysis of the population of the Northern Black Sea region in the 1st millennium CE based on ancient DNA data


E.D. Aituganova , A.S. Kon'kov ¹, T.V. Andreeva ^{1, 2, 3}, E.V. Rozhdestvenskikh ¹,
A.D. Manakhov ^{1, 2}, E.I. Rogayev ^{1, 4}

¹ Sirius University of Science and Technology, Sirius Federal Territory, Krasnodar region, Russia

² Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³ Centre of Genetics and Genetic Technologies, Department of Genetics, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

⁴ Department of Psychiatry, UMass Chan Medical School, Shrewsbury, MA, USA

 ajtuganova.ed@talantiuspeh.ru; evivrecc@gmail.com

Abstract. Over the past two decades, the introduction of whole-genome sequencing analysis of ancient DNA has led to a breakthrough in archaeogenetic research, significantly expanding our understanding of human genetic history. In this context the Northern Black Sea region during first millennium CE (1–1,000 CE) is of particular relevance, as it remained a hub of intense cultural exchange and migration. Despite its historical importance, ancient genomic data from this period remains scarce, and a comprehensive synthesis of existing findings is lacking. This study presents a systematic review and meta-analysis of published whole-genome sequencing data from 48 ancient samples associated with key archaeological cultures of the region: Late Scythian, Sarmatian, Alan, Bulgar, Saltovo-Mayaki and Chernyakhov. Through the systematization of data, we trace genetic continuity at Late Scythian and Alanian sites relative to preceding populations. Episodes of large-scale migration and population replacement have been documented, most clearly evident in the Sarmatian expansion of the 1st–4th centuries CE, with genetic traces extending from the Urals to the Carpathians. Based on limited evidence, genetic continuity has been identified between representatives of the Chernyakhov culture and early Slavic groups. Through our meta-analysis, we further detect intercultural connections between the Alans, Bulgars, and bearers of the Saltovo-Mayaki culture, whose genetic structure reveals the influence of Caucasian and East Eurasian components. Collectively, these findings underscore the complex genetic landscape of the region, shaped by successive migration waves and multifaceted intercultural contacts. We conclude by outlining key unresolved questions and future directions for archaeogenetic research in the Northern Black Sea region during the first millennium CE.

Key words: archaeogenetics; ancient DNA; genome; Northern Black Sea region; Sarmatians; Chernyakhov culture; Alans; Bulgars; Saltovo-Mayaki culture

For citation: Aituganova E.D., Kon'kov A.S., Andreeva T.V., Rozhdestvenskikh E.V., Manakhov A.D., Rogaev E.I. Genetic characterization and meta-analysis of the population of the Northern Black Sea region in the 1st millennium CE based on ancient DNA data. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(4):658-668. doi 10.18699/vjgb-26-66

Введение

Северное Причерноморье – часть Понто-Каспийской степи – веками было местом высокой мобильности населения, что обусловило сложную демографическую и этнокультурную историю.

Население прибрежных районов Северного Причерноморья этого периода составляли эллинизированные группы, основавшие в VII–V вв. до н.э. многочисленные полисы: Ольвию, Херсонес, Пантикапей, Фанагорию и др. (Кошеленко и др., 1984). В первые века нашей эры эти центры сохраняли устойчивую античную культурную зону, поддерживавшую тесные контакты как с метрополией, так и с местным населением – скифами, таврами, меотами, синдами и гетами (Алексеева, 1991), и в течение всего I тысячелетия они входили в сферу влияния Рима, Византии, а позднее Хазарского каганата (Плетнева, 2003; Афанасьев и др., 2015а).

Одновременно с этим степные пространства региона стали коридором для последовательных миграционных волн кочевых племенных объединений. Уже в начале I тысячелетия н.э. на смену группам европейских скифов приходят представители сарматской культуры, установив господство в регионе и распространив свое влияние от Дона до Дуная (Mordvintseva, 2013; Koryakova, 2018; Kovács, 2023). Позднее, в I–III вв. н.э., аланы заняли доминирующее положение в Приазовье и Предкавказье (Первалов, 2014). В конце II–начале III в. н.э. происходит экспансия германских племен в регион с северо-запада Европы. Данные группы оставили яркий след на культурно-политическом строе населения Северного Причерноморья, внося вклад в формирование черняховской культуры (III–V вв. н.э.) (Казанский, 2011; Матвеев, 2017; Онишук, 2018).

Существенный перелом в демографической истории региона связан с вторжением гуннов в IV–V вв. н.э., положившим начало эпохе Великого переселения народов

и сопровождавшимся масштабными перемещениями населения (Шушунова, Ярцев, 2024). В V–VII вв. на смену гуннам пришли кочевые объединения оногуров, кутригуров, савиров, а затем и авар (Бубенок, 2014). В середине VII в. в регионе складывается Великая Булгария, которую вскоре сменил Хазарский каганат (Плетнева, 2003; Афанасьев и др., 2015а; Казанский, 2020). С конца VII–VIII вв. Хазарский каганат стал доминирующей силой в регионе, контролируя степи от Дона до Кавказа, восточный Крым и Таманский полуостров. На этих подконтрольных Хазарскому каганату территориях формируется также салтовомаяцкая культура (Плетнева, 2003; Березина и др., 2012; Решетова, 2012; Афанасьев и др., 2015а). Параллельно в более северных лесостепных районах региона начинается расселение славянских племен (Седов, 1979).

Сложность и многослойность историко-культурных процессов Северного Причерноморья на протяжении длительного времени привлекали внимание исследователей. В последние годы реконструкция истории населения региона все больше основывается на анализе данных древней ДНК с применением комплекса методов популяционной генетики. В рамках аутомомного анализа для визуализации структуры генетического разнообразия используется метод главных компонент (Patterson et al., 2006; McVean, 2009), а метод ADMIXTURE применяют для определения вероятных предковых компонентов (Alexander et al., 2009). Используются модели происхождения популяций, основанные на методах f -статистик, измеряющих ковариацию частот аллелей, тем самым позволяя оценить генетические расстояния, выявлять смешанное происхождение и направление потоков генов (Patterson et al., 2012).

На основе этих принципов разработаны инструменты *qpAdm* и *qpWave*, широко используемые для проверки демографических гипотез и количественной оценки примесных долей (Haak et al., 2015; Harney et al., 2021). Анализ IBD определяет участки генома, унаследованные от общих

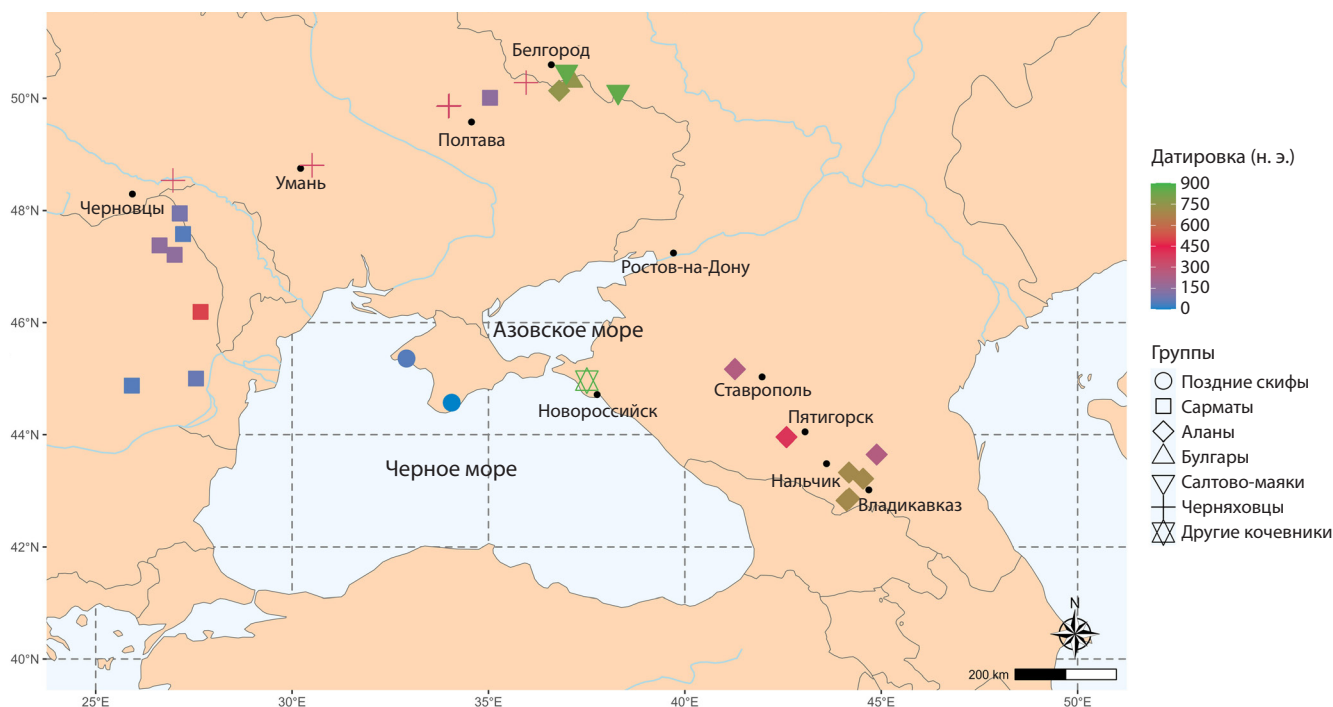


Рис. 1. Географическое расположение археологических памятников 48 древних индивидов, использованных в настоящей работе.

Образцы из археологических памятников обозначены соответствующими знаками согласно археологической культуре. Цветовая шкала отражает датировку образцов, основанную на археологической хронологии или радиоуглеродном анализе (шаг – 150 лет, от 0 до 900 г. н.э.). Масштаб 200 км.

предков, что дает возможность оценивать генеалогические связи между отдельными индивидами (Ringbauer et al., 2024). Анализ гаплогрупп митохондриальной ДНК (мтДНК) и Y-хромосомы позволяет детально реконструировать и исследовать материнские и отцовские линии.

Несмотря на активный рост числа археогенетических исследований, данные по Северному Причерноморью остаются фрагментарными и неравномерно представленными как в хронологическом, так и в культурном отношении. В связи с этим особую актуальность приобретают систематизация, сопоставление и метаанализ опубликованных данных. Это позволит выявить закономерности генетической динамики, оценить устойчивость предлагаемых моделей происхождения и миграций, а также обозначить ограничения текущего состояния исследований и перспективы на будущее.

Настоящая работа представляет собой систематический обзор и метаанализ опубликованных полногеномных данных древней ДНК из региона Северного Причерноморья в I тыс. н.э. (рис. 1).

Материалы и методы

Отбор источников был основан на их рецензируемости и наличии достоверных данных об археологическом, географическом происхождении и датировке образцов. Нами использованы археогенетические описания и геномные данные из статей и/или базы AADR v62.0 (Mallick et al., 2024) с последующим скачиванием геномов с ресурса ENA (ENA Browser, 2025).

Анализ главных компонент (PCA) проводили с применением функции smartpca пакета EIGENSOFT (Patterson et al., 2006). Генотипы исследованных образцов проецировали на пространство более чем 1300 представителей 80 современных европейских и кавказских популяций из панели Human Origin, включающей около 600 тыс. SNP (Lazaridis et al., 2016). Для оценки долей предкового происхождения в структуре генома применяли программный пакет ADMIXTURE v1.3 (Alexander et al., 2009) с использованием той же панели Human Origin.

Из набора данных удалялись все транзиторные варианты, которые могут являться постмортальными модификациями, а также локусы с высокой долей пропущенных данных (--geno 0.999). Для обеспечения независимости маркеров из анализа исключали сцепленные SNP с помощью команды PLINK --indep-pairwise 50/10/0.1. Для оценки оптимального числа кластеров K проводили 12 независимых расчетов в режиме перекрестной проверки; и за окончательное значение K принималось то, при котором достигалось минимальное значение ошибки. Перед выполнением анализа исключались образцы, в которых было определено менее 10 тыс. маркеров панели Human Origin.

Результаты

Нами проанализировано 48 опубликованных древних геномов из этого региона, которые были отнесены к группам на основе происхождения, географии, периода времени и археологической культуры (см. рис. 1 и таблицу).

Список опубликованных полногеномных данных по древним индивидам Северного Причерноморья (СП)

Исследование древней ДНК	Количество геномов древних людей СП	Культура	Датировка	Географическое положение
Andreeva et al., 2025	2	Позднескифское время	I в. до н.э.–II в. н.э.	Прибрежная зона
	1	Аланы	II–IV вв. н.э.	Предкавказье
Saag et al., 2025	1	Сарматское время	I–III вв. н.э.	Лесостепная зона
	11	Черняховская	II–V вв. н.э.	
	6	Аланы	VII–IX вв. н.э.	
	3	Булгары	VII–IX вв. н.э.	
Schütz et al., 2025	9	Сарматское время	I–VI вв. н.э.	Нижнее Подунавье
Sharko et al., 2024*	1	Аланы	III в. н.э.	Предкавказье
Maróti et al., 2022	2	Кочевники	VIII–X вв. н.э.	
Järve et al., 2019	3	Черняховская	III–VI вв. н.э.	Лесостепная зона
Damgaard et al., 2018	6	Аланы	IV–IX вв. н.э.	Предкавказье
	3	Салтово-маяцкая	VII–X вв. н.э.	Лесостепная зона

* Для исследуемого образца метаанализ не проводили в связи с низким качеством геномных данных.

Обзорная часть

В данном разделе представлен систематический обзор опубликованных археогенетических исследований, сгруппированных по археологическим культурам.

Позднескифское население. Полногеномные данные по позднескифскому населению представлены лишь в одном опубликованном исследовании (Andreeva et al., 2025), включающем два индивида I в. до н.э.–II в. н.э. из наиболее показательных памятников позднескифского времени – Неаполя Скифского и Беляусского городища. Археологические данные по Беляусу указывают на трансформацию памятника из греческого поселения в центр позднескифской культуры, вероятно, сопровождавшуюся сменой населения (Дашевская, 2014).

Результаты анализа главных компонент демонстрируют различия в генетических профилях индивидов из этих памятников. Один из них, AS10, сходен с другими скифскими образцами с территории Крыма, относящимися как к позднескифскому (I в. до н.э.–I в. н.э.), так и к более раннему периоду (VI–III вв. до н.э.), демонстрируя вероятную преемственность местного населения (Andreeva et al., 2025). По результатам *qpAdm*-моделирования, его генетический профиль, в отличие от других скифских групп, включает высокую долю (около 40 %) анатолийского компонента, что предполагает связь крымских скифов с древним населением Анатолии. Второй индивид, AS1, на PCA располагается в кластере с классическими скифами Северного Причерноморья IV–III вв. до н.э., и его генетический профиль содержит заметную долю древнесибирского компонента (Andreeva et al., 2025).

В совокупности эти археогенетические данные указывают на выраженную генетическую гетерогенность позднескифского населения Северного Причерноморья, что и подчеркивают Т.В. Андреева с коллегами (2025). Однако ограниченность выборки и единичность исследования этого периода не позволяют делать обобщения на уровне археологической культуры. Примечательно, что в ра-

боте этих исследователей впервые для позднескифского населения этого времени выполнено предсказание фенотипических признаков на основе маркеров системы H₁gr1Plex-S. Результаты указывают на вероятный коричневый (шатен) цвет волос, промежуточный цвет кожи и карие глаза (Andreeva et al., 2025). Несмотря на то что геномное покрытие позволило определить фенотипические характеристики лишь для одного индивида, эти данные создают основу для последующего описания внешнего облика всей группы.

Сарматское время. В лесостепной зоне Северного Донца исследован один индивид сарматского времени (I–III вв. н.э.) из могильника «Любовка». Захоронение находилось в культурном слое более раннего скифского поселения, но было отнесено к сарматскому периоду на основании найденных артефактов и датировано I–III вв. н.э. По результатам PCA и ADMIXTURE этот индивид оказался сходен с населением Кавказа (VII–IX вв. н.э.), более поздними группами алан и степных булгар салтово-маяцкой культуры (Saag et al., 2025).

Интересные данные получены при исследовании геномов индивидов сарматского периода (I–IV вв. н.э.) с территории Нижнего Подунавья (Румынии) (Schütz et al., 2025). Анализ *f4*, PCA и ADMIXTURE показал их выраженное генетическое сходство со степными сарматами Урала и Центральной Азии, а также по результатам *qpAdm*-моделирования выявлена высокая доля степного компонента. Примечательно, что сарматы с территории Румынии и Карпатского бассейна демонстрируют крайне низкую долю общих предков с предшествующим им населением скифского времени с той же территории.

Анализ хромосомных сегментов общего происхождения (IBD) подтверждает эту картину: были обнаружены протяженные общие хромосомные участки у носителей сарматской культуры европейской и азиатской частей Причерноморско-Каспийской степи. В частности, между индивидами с территории Карпатского бассейна (POG-10,

мужчина, I в. н. э.) и с территории Ростовской области (DA139, женщина, VIII в. до н. э.–I в. н. э.) выявлены общие сегменты IBD длиной 64 сМ. В свою очередь, индивид DA139 имел общие IBD длиной 88 сМ с сарматом с территории Оренбургской области (chy001, женщина, I–III вв. н. э.) (Schütz et al., 2025). Данные свидетельствуют о недавних общих предках этих индивидов и активных миграционных процессах между восточными и западными регионами сарматского мира в первых веках I тыс. нашей эры.

Аланы. Изученное к настоящему времени аланское население Северного Причерноморья представлено двумя основными группами, различающимися как географически, так и культурно-археологически (см. таблицу). Первая группа включает восемь аланов Предкавказья – население горных и предгорных районов Северного Кавказа. Вторая группа представлена шестью аланами лесостепной зоны, обитавшими в междуречье Северского Донца и Дона и археологически относимыми к салтово-маяцкой культуре (VII–IX вв. н. э.).

Наиболее ранние археогенетические данные получены с Предкавказья (Северная Осетия – Алания) с использованием выборки из шести индивидов (Damgaard et al., 2018). Авторы этой работы обсуждали вопросы происхождения алан и их предполагаемую ираноязычность. В результате было показано отсутствие значимого сарматского вклада в генофонд алан V в. Предкавказья. Статистический анализ выявил, что северокавказские аланы формируют кладу с населением железного века из Армении, демонстрируя значительные генетические различия между сарматами и аланами. P.V. Damgaard с коллегами предполагают, что аланы, вероятно, унаследовали иранский язык от степных сарматов, но генетическая структура их популяции к V–VI вв. н. э. уже практически не отличалась от местного кавказского населения.

В работе (Sharko et al., 2024) секвенирован геном одного аланского индивида из курганного могильника «Братские 1-е курганы» (Чеченская Республика) и были сделаны другие выводы. Согласно результатам PCA, этот индивид демонстрирует генетическое сходство с аланами, исследованными в более ранней работе. Предкавказья (Damgaard et al., 2018). Результаты анализа ADMIXTURE, f_3 - и f_4 -статистики показали, что его геном по структуре близок к геномам представителей кобанской культуры, при этом, в отличие от высокогорных кавказских групп бронзового века (майкопской и куро-аракской культур), демонстрирует наличие степного компонента. В этой работе в некоторых образцах были обнаружены признаки контаминации, в связи с чем полученные данные требуют осторожности в интерпретациях и последующих подтверждений на других образцах и выборках.

Генетический профиль одного аланского индивида с памятника «Солнечнодольск-4» (Ставропольский край) (радиоуглеродный возраст 132–329 кал. г. н. э.) включает степные компоненты популяций бронзового века, а в ходе сравнительного анализа он оказался сходен с профилями представителей сарматского и кобанского населения того же памятника (Andreeva et al., 2025), что также может

указывать на преемственность населения в этом регионе при смене археологических культур.

Выраженная генетическая гетерогенность зафиксирована при исследовании шести алан, носителей салтово-маяцкой культуры, из лесостепной зоны Северного Донца в археологическом комплексе «Верхний Салтов» (VII–IX вв. н. э.) (Saag et al., 2025). Четыре индивида из этого памятника демонстрируют максимальное генетическое сходство с популяциями Северного Кавказа, что согласуется с описанными выше работами. Еще два индивида проявляют наибольшее генетическое сходство с популяциями Центральной Азии (Saag et al., 2025).

В совокупности имеющиеся данные указывают на сложную и неоднородную генетическую структуру аланского населения, включающую степные, северокавказские и центральноазиатские генетические компоненты. Противоречивость некоторых результатов подчеркивает необходимость расширения выборок и дальнейших исследований аланских групп.

Булгары. В настоящее время в генетических исследованиях булгарское население Причерноморья в I тыс. н. э. представлено только тремя индивидами из памятника «Бочков» в бассейне Северского Донца (Saag et al., 2025). В генетическом профиле этих булгар была обнаружена примесь населения Кавказа и Центральной Азии. Высокая степень генетического сходства между аланами и булгарами, являющимися носителями одной салтово-маяцкой культуры, но имеющими различия в погребальных обрядах (катакомбные и ямные захоронения соответственно), позволяет сделать вывод о том, что обе группы могли происходить из единой генетически однородной группы. Этот вывод согласуется с археологическими интерпретациями, согласно которым как катакомбные, так и ямные погребения салтово-маяцкой культуры лесостепной зоны связаны с миграциями алан с территории Северного Кавказа (Березина и др., 2012; Афанасьев и др., 2015б; Коробов, 2019; Малашев, Кривошеев, 2024).

Согласно результатам *qpAdm*-моделирования, сарматские, аланские и булгарские группы лесостепной зоны, демонстрирующие генетические связи с Кавказом, могут быть смоделированы на основе предшествующей группы элитных скифских кочевников Северского Донца (Saag et al., 2025).

Три образца представителей салтово-маяцкой культуры, связанной с одной из групп населения Хазарского каганата, изучены в более ранней работе (Damgaard et al., 2018). Эти индивиды, хотя и отличаются гетерогенностью, также сближаются в пространстве главных компонент с кавказскими аланами и другими образцами с Северного Кавказа. В более позднем исследовании по результатам теста f_4 они оказались родственны аланам лесостепной зоны (Saag et al., 2025).

Черняховская культура. Археогенетические исследования населения черняховской культуры охватывают образцы из лесостепной зоны региона, датируемые III–V вв. н. э. В 2018 г. были представлены геномы трех черняховцев (Järve et al., 2019), а позднее выборка пополнилась еще 11 образцами (Saag et al., 2025).

Результаты анализа главных компонент и *qpAdm* свидетельствуют о выделении среди представителей черняховской культуры как минимум трех генетических групп. Одна из них включает индивидов с преобладанием восточно- и центральноевропейских компонентов, вторая – носителей генетического профиля, схожего с континентальными южноевропейскими популяциями (близкими к фракийцам). Один представитель черняховской культуры имеет выраженный южный компонент и группируется на PCA с современными киприотами (Järve et al., 2019; Saag et al., 2025).

Тесты *f₄* показывают, что первая восточно- и центральноевропейские группы образуют клады с предшествующими иллирийско-фракийскими популяциями правобережья Днепра. Результаты *qpAdm* указывают, что эта группа может быть смоделирована на основе предковых групп ямной культуры, трипольской культуры и незначительной доли восточноазиатских популяций. Две другие группы черняховцев демонстрируют большую долю трипольского генетического наследия (до 70 %) (Saag et al., 2025).

Получены данные, указывающие на вероятные связи носителей черняховской культуры с раннеславянскими группами. Согласно данным *qpAdm*-моделирования, средневековые группы периода Золотой Орды, включая вероятных славян и кочевников из бассейна Северского Донца, формируются на 100 % из генетического пула первой группы черняховской культуры, что позволяет предположить прямую преемственность между позднеантичным населением черняховской культуры и ранними славянами (Saag et al., 2025). Также были получены данные, указывающие на генетическую преемственность по материнской линии между представителем черняховской культуры III в. н.э. (Одесская область) и индивидом славянского происхождения из средневекового захоронения «Минино II» XII–XIII вв. н.э. (Вологодская область). У индивидов обнаружено полное совпадение митохондриальной последовательности (Рождественских и др., 2025).

Геномные данные по единичным представителям культур Северного Причерноморья. Генетические профили двух индивидов VIII–IX вв. н.э. из погребений кочевников неясной культурной атрибуции памятника «Андреевская щель» (Анапа), согласно моделированию *qpAdm*, содержат доминирующий вклад населения Армении среднего бронзового века (76–96 %) (Maróti et al., 2022).

В рамках обзора удалось систематизировать археогенетические данные единичных исследований и небольших выборок. Тем не менее на ограниченном материале уже четко прослеживаются генетические связи как внутри отдельных культур (как в случае сарматов), так и между культурами – алан, болгар и носителей салтово-маяцкой культуры.

Метаанализ

Для получения общей картины популяционно-генетической структуры Северного Причерноморья I тыс. н.э. мы провели метаанализ опубликованных ранее и представленных выше полногеномных данных с использованием

методов PCA и ADMIXTURE. Результаты анализа представлены на рис. 2.

В проекции двух первых главных компонент, сформированной на основе современных популяций Западной Евразии и Кавказа, наиболее ранние образцы I тыс. н.э. (позднескифские и сарматские индивиды) занимают промежуточное положение между европейскими и кавказскими группами. Сарматы формируют отдельный генетический кластер, что соответствует опубликованному археогенетическим данным (Saag et al., 2025; Schütz et al., 2025). Исключением являются лишь два образца, один из которых располагается с аланами, булгарами и носителями салтово-маяцкой культуры, а другой, самый поздний из этой выборки (V–VI вв. н.э.), – с современными южноевропейскими популяциями.

Представители черняховской культуры не формируют единого кластера, однако преимущественно расположены вблизи современных центральноевропейских и балканских популяций, а один черняховский индивид располагается в кластере позднескифских и сарматских образцов (см. рис. 2, а).

Аланы и булгары – представители салтово-маяцкой культуры – демонстрируют выраженную внутрigrупповую гетерогенность. Значительная часть этих образцов группируется в пределах кавказских популяций. Три образца – алан Предкавказья DA161, а также алан UKR135 и болгар UKR147 лесостепной зоны – располагаются вблизи образцов центральноазиатских популяций. Еще три – аланы UKR134, UKR144 и болгар UKR137 лесостепной зоны – заметно смещены на PCA-плоте в сторону восточных популяций. Следует отметить, что самый ранний исследованный алан Предкавказья (AB105; II–IV вв. н.э.) попадает в кластер позднескифских и сарматских образцов, что соответствует гипотезе о выделении алан из сарматских групп. Однако у всех более поздних представителей аланского населения усиливается сходство с популяциями Кавказа, а не со степными сарматскими группами.

Схожие результаты получены и при анализе методом ADMIXTURE (см. рис. 2, б). Генетические профили представителей каждой из исследованных культур (поздних скифов/сарматов, алан, болгар и черняховцев) имеют четко различаемые отличия. В генетических профилях наиболее ранних степных групп (скифов и сарматов) так же, как и у раннего алана, присутствует в небольшом количестве компонент западноевропейских охотников-собирателей, который полностью отсутствует у более поздних представителей алан и других носителей салтово-маяцкой культуры, однако представлен в значительном количестве у черняховцев, что свидетельствует о различных путях происхождения всех этих групп, населявших Северное Причерноморье в I тыс. н.э., и отсутствие прямой преемственности между ними. Генетический профиль алан и болгар фиксирует вклад кавказских охотников-собирателей и древнеиранских неолитических фермеров, что указывает на связь этих групп с древним населением Кавказа. Несколько болгарских и аланских индивидов имеют выраженный азиатский компонент, объясняющий их смещение на графике PCA в направлении к восточным по-

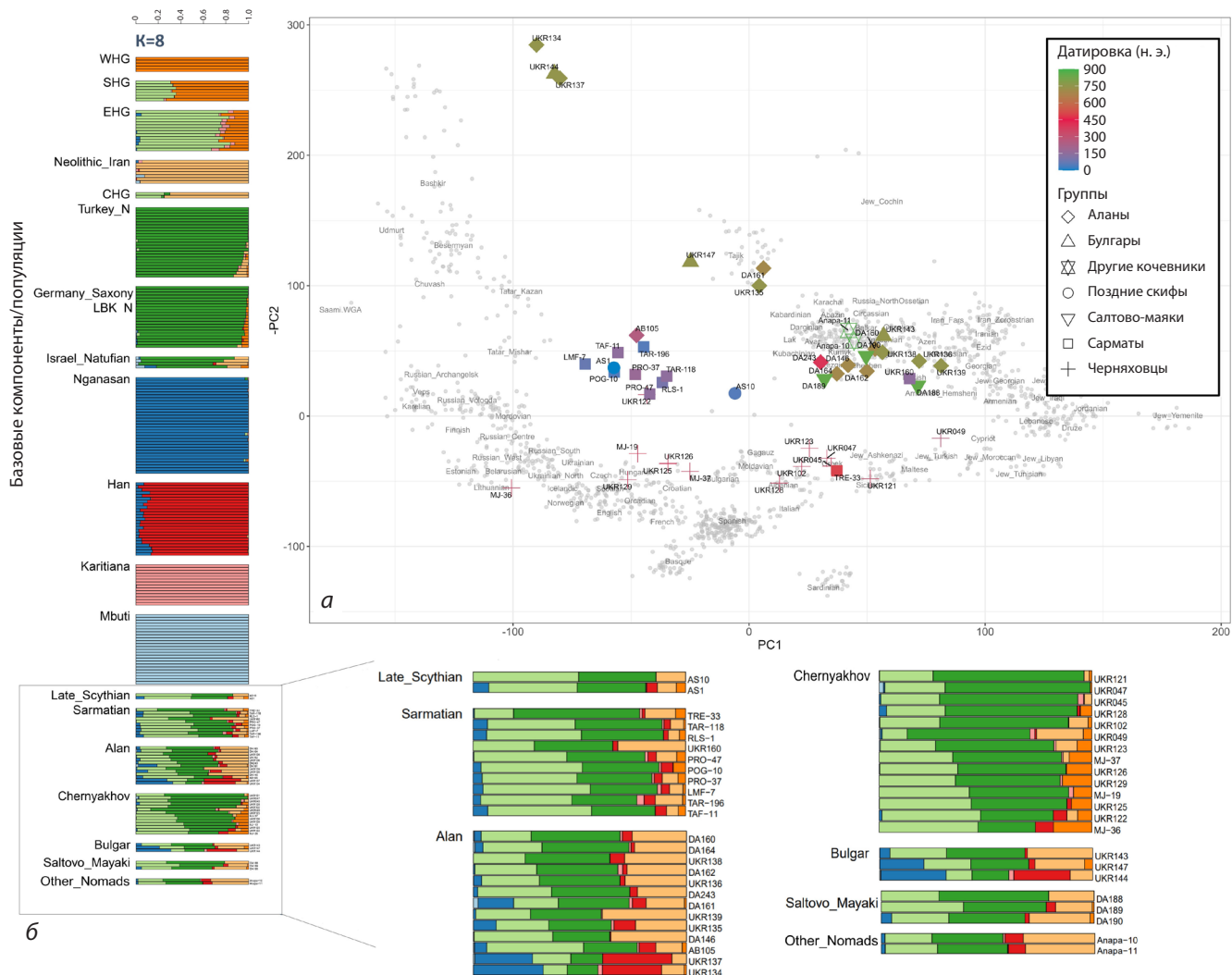


Рис. 2. Результаты метаанализа для индивидов Северного Причерноморья.

а – анализ методом главных компонент (PCA); *б* – анализ популяционной структуры (ADMIXTURE) с *K* = 8 базовыми максимизированными компонентами (популяциями).

Обозначения компонент (популяций): WHG – западные охотники-собиратели (Western Hunter-Gatherer; 9107–5986 гг. до н.э.); SHG – скандинавские охотники-собиратели (Scandinavian Hunter-Gatherer; 5967–5484 гг. до н.э.); EHG – восточные охотники-собиратели (Eastern Hunter-Gatherer; 9649–5535 гг. до н.э.); Neolithic_Iran – иранские неолитические фермеры (8295–7976 гг. до н.э.); CHG – кавказские охотники-собиратели (Caucasus Hunter-Gatherer; 11961–7599 гг. до н.э.); Turkey_N – неолитические европейские фермеры (Turkey Neolithic; 9656–5835 гг. до н.э.); Germany_Saxony_LBK_N – индивиды культуры линейно-ленточной керамики (5400–4900 гг. до н.э.); Israel_Natufian – индивиды натуйфской культуры (12000–9500 гг. до н.э.); Nganasan – современная популяция нганасан (Сибирь); Han – современная популяция хань (Китай); Karitiana – современная популяция каритиана (Бразилия); Mbuti – современная популяция мбути (Центральная Африка).

пуляциям, и предполагает участие в формировании этих групп и отдельных представителей населения Северного Причерноморья мигрантов из Восточной Евразии.

Носители черняховской культуры отличаются значительным разнообразием генетических профилей при характерном для всех преобладании анатолийского неолитического компонента в сочетании с западными и восточными охотниками-собирающими, что в целом отражает их преимущественно европейский генетический профиль.

Анализ митохондриальной ДНК и Y-хромосомы. Дополнительно для выявления вероятных путей миграций древнего населения Северного Причерноморья, относящихся к разным хронологическим периодам, мы

собрали все доступные данные по митохондриальной ДНК и Y-хромосомам для анализа мужских и женских линий. Всего в анализы вошли данные 324 индивидов Северного Причерноморья в разные хронологические периоды (рис. 3, см. Приложение)¹.

У поздних скифов преобладают западноевразийские митохондриальные линии (Juras et al., 2017); у сарматов к ним добавляется восточная гаплогруппа F, потенциально указывающая на центральноазиатский вклад по материнской линии (Comas et al., 2004). Наблюдается значительное генетическое разнообразие алан и булгар, включающее

¹ Приложение см. по адресу: <https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx36.pdf>

нологические этапы и археологические культуры, существенно затрудняют реконструкцию демографических процессов и снижают надежность обобщающих выводов. Тем не менее систематический обзор и метаанализ имеющихся данных позволили выявить основные особенности генетической структуры населения Северного Причерноморья в I тыс. н.э.

Смена археологической культуры не всегда сопровождалась полной сменой населения, что указывает на локальную генетическую преемственность. Это ярко демонстрируют данные с памятника «Солнечнодольск-4» (Предкавказье), где аланский индивид генетически близок к сарматам и носителям кобанской культуры того же памятника (Andreeva et al., 2025). Аналогично позднескифский индивид из Беляусского городища имеет генетический профиль, схожий с более ранним скифским населением того же региона (Andreeva et al., 2025).

Параллельно фиксируются эпизоды дальних миграций: были обнаружены генетические связи между сарматами Карпатского бассейна и Южного Урала, что служит прямым доказательством масштабных миграций через Северное Причерноморье в первые века н.э. (Schütz et al., 2025).

В результате проведенного нами метаанализа выявлены генетические связи между отдельными представителями сарматов, алан, болгар и носителей салтово-маяцкой культуры. Среди них наибольшее сходство друг с другом демонстрируют группы лесостепной зоны и кавказские аланы, что может указывать на их общее происхождение или длительные контакты. При этом в структуре изученных групп удалось зафиксировать основные направления генетических влияний – кавказское и восточноевропейское, что согласуется с полученными нами данными по анализу однородительских маркеров (митохондриальной ДНК и Y-хромосоме).

Индивиды черняховской культуры характеризуются генетическим разнообразием. Кроме того, по результатам исследования памятников «Шишаки» и «Минино II» прослеживаются генетические связи с более поздними славянскими группами (Рождественских и др., 2025; Saag et al., 2025). Эти результаты создают предпосылки для дальнейшего более глубокого генетического анализа процессов формирования славянских групп в Восточной Европе.

Наконец, продемонстрировано, что сарматы, пришедшие на территорию Причерноморья, не были генетически близки к местным скифам (Andreeva et al., 2025). Это позволяет предположить, что скифское население полностью сменили сарматы.

Следует отметить, что в результате проведенного нами анализа с использованием ранее опубликованных геномных данных мы не выявили следов метисации между различными этническими и культурными группами, населявшими Северное Причерноморье в I тыс. н.э.

Заключение

Проведенные систематический обзор и метаанализ археогенетических данных по населению Северного Причерноморья I тыс. н.э. позволяют рассматривать этот регион не как последовательность сменяющих друг друга культур, а

как длительно функционирующее контактное пространство. Полученные данные создали хороший фундамент для последующего расширения выборок и углубления исследований. Перспективным направлением является получение полногеномных данных по ключевым популяциям Северного Причерноморья, геномные данные для которых до сих пор отсутствуют, – это население Боспорского царства, кочевые объединения раннего Средневековья (готы, гунны и др.), раннеславянские группы, а также население Булгарии и Хазарского каганата.

Исследование связей между генетическими признаками населения этого региона, передачей культурных традиций и распространением языков особенно важно для уточнения демографической истории региона в последующие исторические периоды (Средние века) и требует комплексного междисциплинарного подхода с участием генетиков, археологов, антропологов и лингвистов.

Список литературы / References

- Алексеева Е.М. Греческая колонизация Северо-Западного Кавказа. М., 1991
[Alekseeva E.M. Greek Colonization of the Northwestern Caucasus. Moscow, 1991 (in Russian)]
- Афанасьев Г.Е., Вень Ш., Тун С., Ван Л., Вэй Л., Добровольская (Козловская) М.В., Коробов Д.С., Решетова (Калугина) И.К., Ли Х. Хазарские конфедераты в бассейне Дона. В: Естественнонаучные методы исследования и парадигма современной археологии. М.: ИА РАН, 2015а;146-154
[Afanasyev G.E., Ven' Sh., Tun S., Van L., Vei L., Dobrovolskaya M.V., Korobov D.S., Reshetova I.K., Li Kh. Khazar Confederates in the Don region. In: Natural Scientific Methods and the Paradigm of Modern Archaeology. Moscow: IA RAN, 2015a;146-154 (in Russian)]
- Афанасьев Г.Е., Добровольская (Козловская) М.В., Коробов Д.С., Решетова (Калугина) И.К. Новые археологические, антропологические и генетические аспекты в изучении донских алан. *Краткие сообщения института археологии*. 2015б;(237):64-79
[Afanasyev G.E., Dobrovolskaya M.V., Korobov D.S., Reshetova I.K. New archaeological, anthropological and genetic aspects in the study of the Alans from the Don region. *Kratkiye Soobshcheniya Instituta Arkheologii = Brief Communications of the Institute of Archaeology*. 2015b;(237):64-79 (in Russian)]
- Березина Н.Я., Бужилова А.П., Решетова И.К. Новые краниологические материалы к вопросу об антропологическом субстрате средневековых алан. *Вестник МГУ. Серия XXIII. Антропология*. 2012;(4):18-36
[Berezina N.Y., Buzhilova A.P., Reshetova I.K. New craniological materials revisited anthropological background of medieval Alans. *Vestnik MGU. Seriya XXIII. Antropologiya = Lomonosov J Anthropol.* 2012;(4):18-36 (in Russian)]
- Бубенок О.Б. К вопросу о количестве племен кочевников Северного Причерноморья в конце V–первой половине VII вв. Дриновский сборник (*Дриновський збірник*). Харьков; София. 2014, Т. IX;29-35
[Bubenok O.B. To the Question about the Quantity of Tribes of the Nomads of North Black Sea Region in the late 5–first half of 7 century AD. *Drinovs'kij Zbirnik*. Kharkiv;Sofiya. 2014, V. IX;29-35]
- Дашевская О.Д. Некрополь Беляуса. Симферополь, 2014
[Dashevskaya O.D. The Belyaus Necropolis. Simferopol, 2014 (in Russian)]
- Казанский М.М. Радагайс и конец черняховской культуры (Radagaïis et la fin de la civilisation de Černjahov). *OIUM*. Київ; Луцьк. Т. 1. 2011;22-32
[Kazanski M.M. Radagais and the End of the Chernyakhov Culture (Radagaïis et la fin de la civilisation de Černjahov). *OIUM*. Kyiv; Lutsk. Vol. 1. 2011;1:22-32 (in Russian)]

- Казанский М.М. Древности степных кочевников постгуннского времени (середина V–середина VI в.) в Восточной Европе. *Материалы по археологии, истории и этнографии Таврии*. 2020;25:90-167
- [Kazanski M.M. the antiquities of the steppe nomads of the Post-Hunnic period (mid-fifth to mid-sixth century in Eastern Europe. *Materialy po Arkheologii, Istorii i Etnografii Tavrii = Materials in Archaeology, History and Ethnography of Tauria*. 2020;25:90-167 (in Russian)]
- Коробов Д.С. Аланы Северного Кавказа: этнос, археология, палеогенетика. СПб., 2019
- [Korobov D.S. The Alans of the North Caucasus: Ethnos, Archaeology, Paleogenetics. Saint Petersburg, 2019 (in Russian)]
- Кошеленко Г.А., Кругликова И.Т., Долгоруков В.С. Античные государства Северного Причерноморья. М., 1984
- [Koshelenko G.A., Kruglikova I.T., Dolgorukov V.S. Ancient States of the Northern Black Sea Region. Moscow, 1984 (in Russian)]
- Малашев В.Ю., Кривошеев М.В. К атрибуции некоторых групп катакомбных памятников юга Восточной Европы второй половины III–начала V века. *Нижневолжский археологический вестник*. 2024;23(3):52-78. doi 10.15688/nav.jvolsu.2024.3.4
- [Malashev V.Yu., Krivosheev M.V. Revisiting the issue of attribution of some catacomb monuments groups from the south of Eastern Europe in the late 3rd–early 5th centuries. *Nizhnevolzhskii Arheologicheskii Vestnik = Lower Volga Archaeological Bulletin*. 2024;23(3):52-78. doi 10.15688/nav.jvolsu.2024.3.4 (in Russian)]
- Матвеев С.В. Варваризированные римляне или романизированные варвары в среде черняховской общности Пруто-Днестровского междуречья. В: Восточная Европа в древности и средневековье. Античные и средневековые общности. М., 2017;147-151
- [Matveev S.V. Barbarized Romans or Romanized Barbarians in the Chernyakhov Community of the Prut-Dniester Interfluvium. In: Eastern Europe in Antiquity and the Middle Ages: Ancient and Medieval Communities. Moscow, 2017;147-151 (in Russian)]
- Онищук Я.И. Взаимосвязи населения вельбарской, сарматской и черняховской культур на территории Западного Подолья во второй четверти I тыс. н. э. *Журнал Белорусского государственного университета*. История. 2018;3:120-129
- [Onishchuk Ja.I. Relationship of the populations of the Velbar, Sarmatian, and Chernyakhov cultures in the territory of Western Podolia in the second quarter of the 1st millennium AD. *Zhurnal Belorusskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Istorija = Journal of the Belarusian State University. History*. 2018;3:120-129 (in Russian)]
- Перевалов С.М. Аланы: мираж кочевой империи. *Вестник Владикавказского научного центра*. 2014;14(2):2-9
- [Perevalov S.M. Alans: a Mirage of Nomadic Empire. *Vestnik Vladikavkazskogo Nauchnogo Tsentra = Vestnik of Vladikavkaz Scientific Centre*. 2014;14(2):2-9 (in Russian)]
- Плетнева С.А. Кочевники южнорусских степей в эпоху средневековья (IV–XIII века). Воронеж, 2003
- [Pletneva S.A. Nomads of the South Russian Steppes in the Middle Ages (4th–13th Centuries). Voronezh, 2003 (in Russian)]
- Решетова И.К. Новые антропологические материалы салтовомаяцкой культуры из могильника Верхний Салтов-IV. *Российская археология*. 2012;(3):129-136
- [Reshetova I.K. New anthropological materials of the Saltov-Mayaki culture from the Verkhny Saltov-IV burial ground. *Rossiyskaya Archeologiya = Russian Archaeology*. 2012;(3):129-136 (in Russian)]
- Рождественских Е.В., Андреева Т.В., Мальярчук А.Б., Адрианова И.Ю., Ходырева Д.С., Евтеев А.А., Бужилова А.П., Робаев Е.И. Митогеномный анализ представителя черняховской культуры в Среднем Поднестровье и его генетическая связь со славянами в контексте палеоантропологических данных. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(5):722-731. doi 10.18699/vjgb-25-79
- [Rozhdestvenskikh E.V., Andreeva T.V., Malyarchuk A.B., Adrianova I.Yu., Khodyreva D.S., Evteev A.A., Buzhilova A.P., Rogaev E.I. Mitogenomic analysis of a representative of the Chernyakhov culture in the Middle Dniester and their genetic relationship with the Slavs in the context of paleoanthropological data. *Vavilovskii Zhurnal Genetikii Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(5):722-731. doi 10.18699/vjgb-25-79]
- Седов В.В. Происхождение и ранняя история славян. М., 1979
- [Sedov V.V. The Origin and Early History of the Slavs. Moscow, 1979 (in Russian)]
- Шушунова Е.В., Ярцев С.В. Культ предков античного населения Северного Причерноморья в I в. до н. э.–IV в. н. э. и особенности его дальнейшего развития на пути трансформации от язычества к христианству. Симферополь: Ариал, 2024
- [Shushunova E.V., Yartsev S.V. The Ancestor Cult of the Ancient Population of the Northern Black Sea Region in the 1st Century BC–4th Century AD and Features of its Further Development in the Way of Transformation from Paganism to Christianity. Simferopol, 2024 (in Russian)]
- Alexander D.H., Novembre J., Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Res*. 2009;19(9):1655-1664. doi 10.1101/gr.094052.109
- Allentoft M.E., Sikora M., Sjögren K.-G., Rasmussen S., Rasmussen M., Stenderup J., Damgaard P.B., ... 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
- Allentoft M.E., Sikora M., Refoyo-Martinez A., Irving-Pease E.K., Fischer A., Barrie W., Ingason A., ... Delaneau O., Werge T., Racimo F., Kristiansen K., Willerslev E. Population genomics of post-glacial western Eurasia. *Nature*. 2024;625(7994):301-311. doi 10.1038/s41586-023-06865-0
- Andreeva T.V., Soshkina A.D., Gusev F.E., Malyarchuk A.B., Dotsenko G.S., Dudko N.A., Plotnikova M.Yu., ... Kantorovich A.R., Maslov V.E., Barinov D.G., Dobrovolskaya M.V., Rogaev E.I. Genetic history of Scythia. *Sci Adv*. 2025;11(30):eads8179. doi 10.1126/sciadv.ads8179
- Comas D., Plaza S., Wells R.S., Yuldaseva N., Lao O., Calafell F., Bertranpetit J. Admixture, migrations, and dispersals in Central Asia: evidence from maternal DNA lineages. *Eur J Hum Genet*. 2004; 12(6):495-504. doi 10.1038/sj.ejhg.5201160
- Damgaard P.B., Marchi N., Rasmussen S., Peyrot M., Renaud G., Korneliusen T., Moreno-Mayar J.V., ... Nielsen R., Sikora M., Heyer E., Kristiansen K., Willerslev E. 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes. *Nature*. 2018;557(7705):369-374. doi 10.1038/s41586-018-0094-2
- Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T., Denisova G., Rogalla U., Perkova M., Dambueva I., Zakharov I. Origin and post-glacial dispersal of mitochondrial DNA haplogroups C and D in northern Asia. *PLoS One*. 2010;5(12):e15214. doi 10.1371/journal.pone.0015214
- Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G., Perkova M., Rogalla U., Grzybowski T., Khusnutdinova E., Dambueva I., Zakharov I. Complete mitochondrial DNA analysis of eastern Eurasian haplogroups rarely found in populations of Northern Asia and Eastern Europe. *PLoS One*. 2012;7(2):e32179. doi 10.1371/journal.pone.0032179
- ENA Browser, 2025. Available online: <https://www.ebi.ac.uk/ena/browser/home>
- Gelabert P., Schmidt R.W., Fernandes D.M., Karsten J.K., Harper T.K., Madden G.D., Ledogar S.H., Sokhatsky M., Oota H., Kennett D.J., Pinhasi R. Genomes from Verteba cave suggest diversity within the Trypillians in Ukraine. *Sci Rep*. 2022;12(1):7242. doi 10.1038/s41598-022-11117-8
- Haak W., Lazaridis I., Patterson N., Rohland N., Mallick S., Llamas B., Brandt G., ... 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
- Harney É., Patterson N., Reich D., Wakeley J. Assessing the performance of qpAdm: a statistical tool for studying population admixture. *Genetics*. 2021;217(4):iyaa045. doi 10.1093/genetics/iyaa045

- Järve M., Saag L., Scheib C.L., Pathak A.K., Montinaro F., Pagani L., Flores R., ... Metspalu M., Savelev N., Kriiska A., Kivisild T., Villems R. Shifts in the genetic landscape of the Western Eurasian Steppe associated with the beginning and end of the Scythian dominance. *Curr Biol.* 2019;29(14):2430-2441.e10. doi 10.1016/j.cub.2019.06.019
- Jones E.R., Zarina G., Moiseyev V., Lightfoot E., Nigst P.R., Manica A., Pinhasi R., Bradley D.G. The Neolithic transition in the Baltic was not driven by admixture with early European farmers. *Curr Biol.* 2017;27(4):576-582. doi 10.1016/j.cub.2016.12.060
- Juras A., Krzewińska M., Nikitin A.G., Ehler E., Chyleński M., Łukasik S., Krenz-Niedbala M., Sinika V., Piontek J., Ivanova S., Dabert M., Götherström A. Diverse origin of mitochondrial lineages in Iron Age Black Sea Scythians. *Sci Rep.* 2017;7(1):43950. doi 10.1038/srep43950
- Koryakova L. Europe to Asia. In: The Oxford Handbook of the European Iron Age. Oxford University Press, 2018;575-618. doi 10.1093/oxfordhb/9780199696826.013.29
- Kovács P. Fontes Sarmatarum in Hungaria Habitantium – A Magyarországi Szarmatákra Vonatkozó Antik Források. Budapest: Magyar-sághkutató Intézet, 2023
- Krzewińska M., Kılınc G.M., Juras A., Koptekin D., Chyleński M., Nikitin A.G., Shcherbakov N., ... Dalén L., Sinika V., Jakobsson M., Storå J., Götherström A. Ancient genomes suggest the eastern Pontic-Caspian steppe as the source of western Iron Age nomads. *Sci Adv.* 2018;4(10):eaat4457. doi 10.1126/sciadv.aat4457
- Lazaridis I., Nadel D., Rollefson G., Merrett D.C., Rohland N., Mallick S., Fernandes D., ... Yengo L., Hovhannisyann N.A., Patterson N., Pinhasi R., Reich D. Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East. *Nature.* 2016;536(7617):419-424. doi 10.1038/nature19310
- Lazaridis I., Alpaslan-Roodenberg S., Acar A., Açikkol A., Agelarakis A., Aghikyan L., Akyüz U., ... Çavuşoğlu R., Rohland N., Pinhasi R., Reich D., Davtyan R. The genetic history of the Southern Arc: a bridge between West Asia and Europe. *Science.* 2022;377(6609):eabm4247. doi 10.1126/science.abm4247
- Mallick S., Micco A., Mah M., Ringbauer H., Lazaridis I., Olalde I., Patterson N., Reich D. The Allen Ancient DNA Resource (AADR) a curated compendium of ancient human genomes. *Sci Data.* 2024; 11(1):182. doi 10.1038/s41597-024-03031-7
- Maróti Z., Neparáczi E., Schütz O., Maár K., Varga G.I.B., Kovács B., Kálmár T., ... Gulyás B., Kovacsóczy B.N., Gál S.S., Tomka P., Török T. The genetic origin of Huns, Avars, and conquering Hungarians. *Curr Biol.* 2022;32(13):2858-2870.e7. doi 10.1016/j.cub.2022.04.093
- Mathieson I., Alpaslan-Roodenberg S., Posth C., Szécsényi-Nagy A., Rohland N., Mallick S., Olalde I., ... Boric D., Bonsall C., Krause J., Pinhasi R., Reich D. The genomic history of southeastern Europe. *Nature.* 2018;555(7695):197-203. doi 10.1038/nature25778
- Mattila T.M., Svensson E.M., Juras A., Günther T., Kashuba N., Ala-Hulkko T., Chyleński M., ... Netea M.G., Nikitin A.G., Persson P., Malmström H., Jakobsson M. Genetic continuity, isolation, and gene flow in Stone Age Central and Eastern Europe. *Commun Biol.* 2023; 6(1):793. doi 10.1038/s42003-023-05131-3
- McVean G. A genealogical interpretation of principal components analysis. *PLoS Genet.* 2009;5(10):e1000686. doi 10.1371/journal.pgen.1000686
- Mordvintseva V. The Sarmatians: the creation of archaeological evidence. *Oxford J. Archaeol.* 2013;32(2):203-219. doi 10.1111/oja.12010
- Nikitin A.G., Lazaridis I., Patterson N., Ivanova S., Videiko M., Der-gachev V., Kotova N., ... Workman J.N., Zalzalá F., Mallick S., Rohland N., Reich D. A genomic history of the North Pontic Region from the Neolithic to the Bronze Age. *Nature.* 2025;639(8053):124-131. doi 10.1038/s41586-024-08372-2
- Patterson N., Price A.L., Reich D. Population structure and eigenanalysis. *PLoS Genet.* 2006;2(12):e190. doi 10.1371/journal.pgen.0020190
- Patterson N., Moorjani P., Luo Y., Mallick S., Rohland N., Zhan Y., Genschoreck T., Webster T., Reich D. Ancient admixture in human history. *Genetics.* 2012;192(3):1065-1093. doi 10.1534/genetics.112.145037
- Patterson N., Isakov M., Booth T., Büster L., Fischer C.E., Olalde I., Ringbauer H., ... Lillie M., Rohland N., Pinhasi R., Armit I., Reich D. Large-scale migration into Britain during the Middle to Late Bronze Age. *Nature.* 2021;601(7894):588-594. doi 10.1038/s41586-021-04287-4
- Penske S., Rohrlach A.B., Childebayeva A., Gnecci-Ruscione G., Schmid C., Spyrou M.A., Neumann G.U., ... Ringbauer H., Stockhammer P.W., Hansen S., Krause J., Haak W. Early contact between late farming and pastoralist societies in southeastern Europe. *Nature.* 2023;620(7973):358-365. doi 10.1038/s41586-023-06334-8
- Post H., Németh E., Klima L., Flores R., Fehér T., Türk A., Székely G., ... Khusnutdinova E.K., Metspalu E., Villems R., Tambets K., Rootsi S. Y-chromosomal connection between Hungarians and geographically distant populations of the Ural Mountain region and West Siberia. *Sci Rep.* 2019;9(1):7786. doi 10.1038/s41598-019-44272-6
- Posth C., Yu H., Ghalichi A., Rougier H., Crevecoeur I., Huang Y., Ringbauer H., ... Terberger T., Caramelli D., Altena E., Haak W., Krause J. Palaeogenomics of Upper Palaeolithic to Neolithic European hunter-gatherers. *Nature.* 2023;615(7950):117-126. doi 10.1038/s41586-023-05726-0
- Ringbauer H., Huang Y., Akbari A., Mallick S., Olalde I., Patterson N., Reich D. Accurate detection of identity-by-descent segments in human ancient DNA. *Nat Genet.* 2024;56(1):143-151. doi 10.1038/s41588-023-01582-w
- Saag L., Utevska O., Zadnikov S., Shramko I., Gorbenko K., Bandidvskiy M., Pavliv D., ... Barrington C., Gilardet A., Macleod R., Skoglund P., Thomas M.G. North Pontic crossroads: mobility in Ukraine from the Bronze Age to the early modern period. *Sci Adv.* 2025;11(2):eadr0695. doi 10.1126/sciadv.adr0695
- Schütz O., Maróti Z., Tihanyi B., Kiss A.P., Nyerki E., Gînguță A., Kiss P., ... Soficaru A.D., Spekter O., Varga S., Neparáczi E., Török T. Unveiling the origins and genetic makeup of the “forgotten people”: a study of the Sarmatian-period population in the Carpathian Basin. *Cell.* 2025;188(15):4074-4090.e11. doi 10.1016/j.cell.2025.05.009
- Sharko F.S., Boulygina E.S., Tsygankova S.V., Slobodova N.V., Rastorguev S.M., Krasivskaya A.A., Belinsky A.B., ... Shvedchikova T.Yu., Dobrovolskaya M.V., Reshetova I.K., Korobov D.S., Nedoluzhko A.V. Koban culture genome-wide and archeological data open the bridge between Bronze and Iron Ages in the North Caucasus. *Eur J Hum Genet.* 2024;32(11):1483-1491. doi 10.1038/s41431-023-01524-4
- Wang C.C., Reinhold S., Kalmykov A., Wissgott A., Brandt G., Jeong C., Cheronet O., ... 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
- YTree, 2025. Available online: <https://www.yfull.com/tree/>

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 23.12.2025. После доработки 29.12.2025. Принята к публикации 29.12.2025.