

## РЕЗУЛЬТАТЫ ПАЛЕО-ДНК АВАРСКОГО ПЕРИОДА В КАРПАТСКОМ БАССЕЙНЕ VII ВЕКА НАШЕЙ ЭРЫ

*Вероника Чаки, Даниэль Гербер, Иштван Конч, Гергей Чики, Балаж Г. Менде, Беа Зайферт, Балаж Египетский, Хорольма Памяв, Антония Марчик, Эрика Мольнар, Дьёрдь Палфи, Андраш Гуляш, Бернадетт Ковачоци, Габриэлла М. Лежак, Габор Леринци, Анна Сеченьи-Надь и Тивадар Вида*

*Перевод на русский язык Булат Муратов\**

### Аннотация

После 568 г. н.э. авары обосновались в Карпатском бассейне и основали Аварский каганат, который был важной державой в Центральной Европе до IX века. Часть аварского общества, вероятно, имела азиатское происхождение; однако локализации их родины препятствует нехватка исторических и археологических данных.

Здесь мы изучаем митогеном и изменчивость Y-хромосомы у двадцати шести индивидов, некоторые из которых представляют хорошо охарактеризованную элитную группу, захороненную в центре Карпатского бассейна более чем через столетие после завоевания аварами. Исследуемая группа имеет материнское и отцовское генетическое сходство с несколькими древними и современными популяциями Восточной и Центральной Азии.

Большая часть изменчивости митохондриальной ДНК представлена азиатскими гаплогруппами (C, D, F, M, R, Y и Z).

Вариабельность Y-STR у проанализированных элитных воинов принадлежит только пяти линиям, трем N-Tat с преимущественно азиатскими параллелями и двум гаплотипам Q. Однородность Y-хромосомы показывает отцовское родство как связующую силу в организации элитных слоев авар, как на социальном, так и на территориальном уровне.

Наши результаты показывают, что аварская элита прибыла в Карпатский бассейн как группа семей и оставалась в основном эндогамной в течение нескольких поколений после завоевания.

## Введение

Карпатский бассейн в Восточно-Центральной Европе обычно считается самой западной точкой евразийской степи, и поэтому его история часто находилась под влиянием кочевых народов восточного происхождения. После 568 г. н.э. авары обосновались в Карпатском бассейне и основали свою империю, которая была мощным игроком на геополитической арене Центральной и Восточной Европы в течение четверти тысячелетия. [1](#) , [2](#) .

Гипотеза об азиатском происхождении авар появилась еще в 18 веке. С тех пор появились различные исследовательские подходы, указывающие на разные регионы как на их родину: Центральную или Восточно-Центральную Азию (см. Главу 1b SI для объяснения этого географического термина). Этот спор остался нерешенным, однако растущее число свидетельств указывает на последнее [1](#) , [2](#) .

История авар известна из внешних, в основном византийских письменных отчетов дипломатического и исторического характера, посвященных определенным событиям и важным людям для Византийской империи. Например, в описании византийской дипломатической миссии в 569-570 гг. Нашей эры, посетившей Западный тюркский каганат в Средней Азии, утверждалось, что их правитель жаловался на побег своих подданных, авар [2](#) , [3](#) , [4](#) .

Лингвистические данные об аварах ограничиваются несколькими личными именами и титулами (Каган, Баян, Югуррус, Тархан и т. Д.), В основном восточно-среднеазиатского происхождения, известных из тех же византийских письменных источников. Имеющихся доказательств недостаточно для определения принадлежности языка авар, однако немногочисленные остатки предполагают протомонгольский, прототюркский и / или все еще не

определенный центральноазиатский или сибирский язык [1](#) , [2](#) , [5](#) .

Вместе с аварами в археологическом наследии Карпатского бассейна появились новые элементы, имеющие общие черты с евразийскими кочевыми культурами. Эти явления еще более выражены в захоронениях элитной группы аварского периода, состоящей всего из десятка могил [6](#) , [7](#) .

Эта группа богато обставленных захоронений – предмет нашего исследования - расположена в междуречье Дунай и Тиса (центральная часть Карпатского бассейна) и датируется серединой VII века (рис. [1](#) ). Они характеризуется высокой значимостью артефактов престижа, такие как золото – или посеребренными кольцеобразным навершием мечи, золотые пояса-множества с псевдо-пряжками и некоторыми элементами драгоценного металла посуды (см С.И. раздел 1са, рис. [2](#) ).

Концентрация этих захоронений, по всей вероятности, может быть связана с лидерами раннего аварского государства и военной свитой кагана [6](#) , [7](#) .

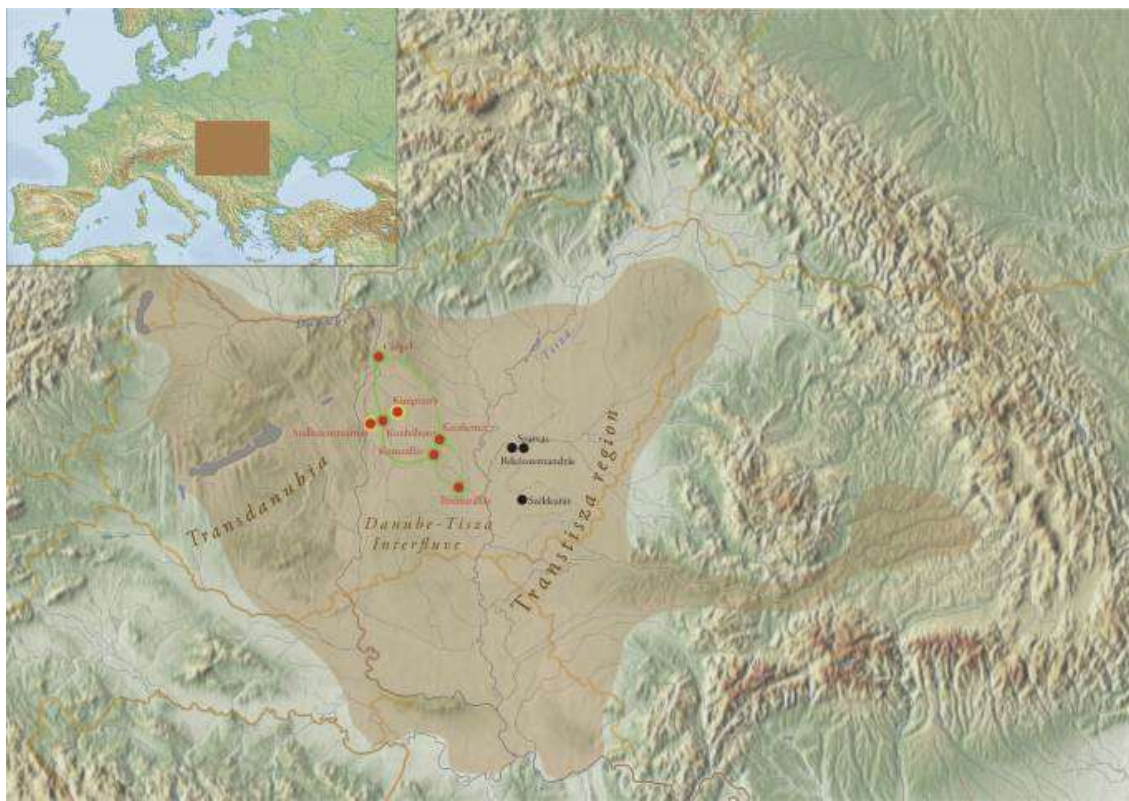
Материальная культура аварского периода показывает, как эта правящая элита оставалась частью сети, которая представляет собой евразийскую степь, даже спустя поколения после того, как поселилась в Карпатском бассейне (SI, глава [1с](#) ).

Карпатский бассейн несколько раз был свидетелем притока населения из евразийской степи, что на сегодня генетически недостаточно исследовано. Самым ранним из таких переселений был ямный народ в 3-м тысячелетии до н. Э. [9](#) . Дальнейшие восточные притоки достигли Карпатского бассейна со скифами железного века, сарматами римского века и с гуннами в V веке. Немногочисленные проанализированные образцы скифов из Венгрии имели относительно увеличившееся происхождение европейских фермеров и не демонстрировали никаких признаков потока генов из групп Восточной и Центральной Азии [10](#) . Сарматы и гунны из Венгрии еще не изучены.

Помимо притоков с востока, в Карпатском бассейне также наблюдались перемещения населения с севера. Сообщество ломбардского периода, которое, например, непосредственно предшествовало аварам в Задунайском регионе (сегодняшняя

Западная Венгрия), показало центральное и североевропейское геномное происхождение в недавних исследованиях [11](#) , [12](#) .

Рисунок 1



*Территория раннего Аварского каганата и расположение исследованных памятников в Карпатской котловине. Исследованные памятники группы Кунбабони (VII в.) Отмечены красным, дополнительные памятники VII-VIII вв. Отмечены черными точками. Желтые и оранжевые круги указывают на обнаружение гаплотипов I и III N-Tat Y-хромосомы соответственно. Зеленые кружки и линии указывают на наличие общего гаплотипа II N-Tat в пяти захоронениях аварской элиты. Коричневый оттенок указывает на территорию раннего Аварского каганата. Карта Карпатского бассейна принадлежит ИА RCH HAS и была изменена в Adobe Illustrator CS6. Карта Европы, показанная в верхнем левом углу, под лицензией CC BY 4.0, была загружена с MAPSWIRE (<https://mapswire.com/europe/physical-maps/> ).*

[Полноразмерное изображение](#)



**Рисунок 2**



*Подборка инвентаря из захоронения в Кунбабони. В захоронении взрослого мужчины в Кунбабони (АС2) было 2,34 килограмма золота в виде оружия, покрытого фольгой из драгоценных металлов, орнаментированных поясных наборов с так называемыми псевдопряжками и сосудов для питья. Погребальный костюм и инвентарь понимаются как элементы материальной культуры*

**степных кочевников того времени. Однако технологические детали и декор предполагают культурно разнородное происхождение. Представленные объекты: 1-2. серьги; 3. Вооружение; 4. наконечник скипетра или хлыста в виде головы орла; 5-13. элементы пояса с так называемыми псевдозонками (9-10.); 14. лист золота в форме полумесяца; 15-18. фурнитура для мечей; 19. кувшин; 20. рог для питья. Фотографии впервые были опубликованы в Н. Tóth & Horváth [8](#) . [Полноразмерное изображение](#)**

Немногие древние исследования ДНК были сосредоточены на аварах, и в этих исследованиях анализировалась только контрольная область митохондриальной ДНК (мтДНК). Одно исследование было сосредоточено на группе авар VII-IX веков из юго-восточной части Великой Венгерской равнины (Альфельд) в Карпатском бассейне [13](#) . Их материнский генофонд характеризовался преимущественно южно- и восточноевропейским составом, при этом азиатские элементы составляли лишь 15,3% вариации. Другое недавнее исследование смешанного населения Аварского каганата VIII-IX веков на территории современной Словакии также показало различный евразийский характер мтДНК с более низкой частотой (6,52%) восточно-евразийских элементов [14](#) .

Здесь мы изучаем 26 человек аварского периода, которые были раскопаны в десяти разных местах (найжены в небольших погребальных группах или одиночных захоронениях). Семь из десяти участков расположены в междуречье Дунай-Тиса [7](#) , [8](#) , [15](#) , а три расположены к востоку от реки Тиса, где в VII веке можно выделить вторичный центр силы [16](#) . (рис. [1](#) ). Основная цель выборки заключалась в том, чтобы охватить всех доступных членов (восемь человек) высшей элитной группы авар из Дунайско-Тисского междуречья, а также других лиц из региона Тиса (см. Материалы и SI, глава 1a).

Наши основные исследовательские вопросы касаются происхождения и состава этой правящей группы аварского государства. Было ли оно однородным или неоднородным? Можно ли идентифицировать миграцию, и если

да, что мы можем сказать о ее природе? Были ли материнские и отцовские линии одинакового происхождения? Сыграло ли биологическое родство какую-то роль в организации этого элитного слоя?

Используя секвенирование всего митогенома и анализ коротких tandemных повторов Y-хромосомы (Y-STR) и однонуклеотидного полиморфизма (Y-SNP), наше текущее исследование сосредоточено на монородительском генетическом разнообразии ведущей группы общества аварского периода с 7 века нашей эры.

### Полученные результаты. Первичные наблюдения

Изученная аварская группа состоит из 18 мужчин и 8 женщин, исходя из совокупных антропологических и генетических данных. Определение пола было результатом морфологического анализа и неглубокого секвенирования.

### Mt-DNA

Митохондриальные геномы 25 человек были секвенированы с использованием метода гибридизационного захвата (средний охват 42x), и была проанализирована изменчивость Y-хромосомы 17 мужчин (инд. KSZ37 был протестирован только для Y-STR, см. Таблицу [S1](#) ).

Последовательности митохондриального генома могут быть отнесены к широкому спектру евразийских гаплогрупп с преобладанием азиатских линий, которые представляют 69,5% изменчивости: четыре образца принадлежат азиатской макрогаплогруппе C (два C4a1a4, один C4a1a4a и один C4b6); пять образцов макрогаплогруппы D (один за другим D4i2, D4j, D4j12, D4j5a, D5b1) и три человека для F (один F1b1b и два F1b1f).

Каждая митогруппа M7c1b2b, R2, Y1a1 и Z1a1 представлена одним человеком. Была обнаружена еще одна митогруппа M7 (вероятно, M7c1b2b) (образец AC20); однако низкое качество данных о последовательности (среднее покрытие в 2,19 раза) не позволило провести дальнейший анализ этого образца.

Европейские линии (встречающиеся в основном среди женщин) представлены следующими митогруппами: H (одна H5a2 и одна H8a1), одна J1b1a1, две T1a (две T1a1), одна U5a1 и одна U5b1b (таблица [S1](#)). Еще один образец T1a1b (HC9) происходил из особой культурной группы аварского общества и поэтому не был включен в сравнительный анализ аварской элиты.

Разнообразие гаплотипов 22 образцов, используемых для анализа на основе последовательности митогенома, составило 0,987.

## Y-DNA

С другой стороны, анализ Y-STR 17 мужчин показал поразительно однородный состав Y-хромосомы (гаплотипическое разнообразие = 0,7272, таблица [S1](#)). STR-профили Y-хромосомы 14 мужчин могут быть отнесены к гаплогруппе N-Tat, поддерживаются SNP на ветви N-Tat в 12 случаях (также N1a1-M46, см. Методы и Таблицу [S1](#)).

Гаплотип I N-Tat был обнаружен у четырех мужчин из Кунпесзера с идентичными аллелями по крайней мере по девяти локусам. Полный Y-STR гаплотип I, реконструированный из AC17 с 17 обнаруженными STR, в наши дни встречается редко.

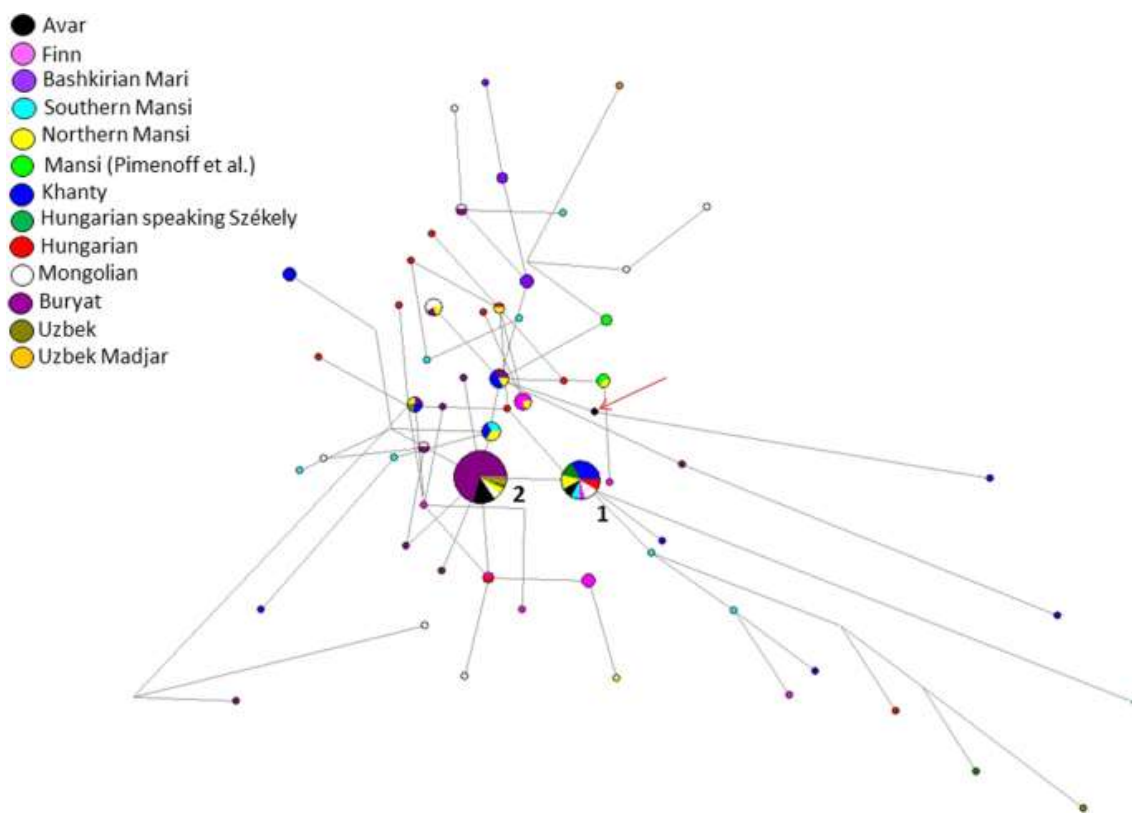
Всего девять совпадений было найдено среди 205 059 гаплотипов в базе данных YHRD, таких как образцы из Уральского региона, Северной Европы (Эстония, Финляндия) и Западной Аляски (Юпикс). Мы выполнили сетевой анализ медианного соединения (MJ) с использованием 162 гаплотипов N-Tat с десятью общими STR-локусами (рис. [3](#), таблица [S9](#)). Все современные и восемь древних образцов N-Tat, включенные в сеть, также имели производный аллель L708. Гаплотип I (Кластер 1 на рис. [3](#)) является общим для восьми популяций в сети MJ среди 24 идентичных гаплотипов.

Двое мужчин, похороненных на кладбище Кунпесзер, имеют гаплотип I N-Tat Y-STR, который имеет прямые параллели с бурятским, монгольским, узбекским, венгерским и манси.



Кластер 1 представляет основную линию, как это описано в сибирских популяциях [17](#), потому что этот гаплотип является общим для большинства популяций и более разнообразен, чем Кластер 2.

### Рисунок 3



*Медианная сеть присоединения 162 гаплотипов N-Tat Y-STR. Для сети использовалась аллельная информация десяти локусов Y-STR. Были включены только те образцы Авар, которые имели результаты для этих десяти локусов Y-STR. Гаплотип-основатель I (кластер 1) является общим для восьми популяций, включая три монгольские, три секейских, три северных манси, два южных манси, два венгерских, восемь хантыйских, одну финскую и две хромосомы авар (AC17, RC26). Гаплотип II (кластер 2) включает 45 гаплотипов из шести изученных популяций: 32 бурят, два монгола, один секели, один узбек, один узбекский маджар, два северных манси и шесть авар (AC1, AC12, AC14, AC15, AC19 и KSZ 37). Гаплотип III (обозначен красной стрелкой) - AC8. Информация о современных эталонных образцах представлена в таблице [S9](#).*

[Полноразмерное изображение](#)

Девять мужчин имеют гаплотип II N-Tat (минимум по восьми обнаруженным аллелям), все они погребены в междуречье Дунай-Тиса (Таблица [S1](#)). Мы нашли 30 прямых совпадений этого гаплотипа II N-Tat в базе данных YHRD, используя полный профиль Y-файла из 17 STR для образцов AC1, AC12, AC14, AC15 и AC19. Больше всего совпадений пришло из Монголии (семь бурят и один халха) и из России (шесть якутов), но идентичные гаплотипы также встречаются в Китае (пять в Синьцзяне и четыре в провинции Внутренняя Монголия). В сети MJ этот гаплотип II представлен кластером 2 и состоит из 45 выборок (в том числе 32 бурят) из шести популяций (рис. [3](#)).

Третья линия N-Tat (тип III) была представлена только один раз в наборе данных Avar (AC8) и не имеет прямых современных параллелей из базы данных YHRD. Этот гаплотип в сети MJ (см. Красную стрелку на рис. [3](#)), по-видимому, является потомком другого кластера гаплотипов, который является общим для трех популяций (включая два бурятских образца из Монголии, три образца ханты и один образец северного манси). Этот кластер гаплотипов также отличается одной молекулярной ступенью (локус DYS393) от гаплотипа II.

**Мы классифицировали аварские образцы в подгруппу N-F4205 в гаплогруппе N-Tat, что подтверждается нашими данными Y-SNP (N1a1a1a1a3a в ISOGG версии 14.04 <https://isogg.org/tree/>), обнаруженными через FGC29201, Y16310 / Z35292 и Y16327 / Z35300 SNP у трех человек (таблица [S1](#)), и мы построили вторую сеть (рис. [S4](#)). Эта сеть гаплогрупп N-F4205 поддерживает предположение, что образцы N-Tat авар принадлежат к подгруппе N-F4205 (см. Главу 1f SI для более подробной информации). Согласно исследованию Ilumäe et al. [18](#), пик частоты хромосом N-F4205 (N3a5-F4205) близок к Забайкальскому региону Южной Сибири и Монголии. Недавнее исследование Y-SNP популяций Центральной Азии, проведенное Балиновой и соавт. обнаружили, что эта подгаплогруппа N-F4205 также часто встречается (52,2%) среди кочевых пастухов цаатанов (народ духа или духалар), проживающих в Монголии и Республике Тыва [19](#). На основе нашей сети STR мы делаем вывод, что большинство аварских хромосом N-Tat, вероятно, происходят из общей исходной популяции людей, живущих в Монголии и на Байкале, в соответствии с результатами Ilumäe et al. [18](#).**

Основываясь на наших расчетах, возраст накопленной STR-дисперсии (TMRCA) внутри линии N-Tat для всех образцов составляет 7,0 тыс. лет назад (95% доверительный интервал: 4,9-9,2 тыс. лет назад), учитывая, что основной гаплотип (кластер 1) является основополагающей линией. (См. Подробные результаты по гаплотипам N-Tat и N-F4205 в главе 1f SI.) Гаплогруппа Y N-Tat не была обнаружена в крупномасштабных евразийских палеогеномных исследованиях [10](#), [20](#), хотя это документально подтверждено данными на основе Y-STR. методы позднего бронзового века Внутренняя Монголия [21](#) и позднесредневековые якуты [22](#), и среди них N-Tat все еще имеет самую высокую частоту гаплогруппы Y [23](#).

Двое мужчин (AC4 и AC7) из группы Transtisza принадлежат двум разным гаплотипам Y-гаплогруппы Q1 (Таблица [S1](#)). Оба гаплотипа Q1a2- YP791 (F1096, M25) и Q1b- Z35973 (L330, M346) не имеют ни прямых, ни одношаговых совпадений во всемирной базе данных YHRD. Сеть гаплотипа Q1b-M346 показывает, что этот мужчина имел вероятное алтайское или южносибирское (тувинское) отцовское генетическое происхождение (рис. [S5](#)). По данным Балиновой и др., Субгаплогруппа Q1a2-M25 составляет 43,5% отцовских линий популяции цаатанов [19](#).

### **Возможные родственные связи на кладбище в Кунсаллаше**

Мы обнаружили два идентичных гаплотипа мтДНК F1b1f (женский AC11 и мужской AC12) и два идентичных гаплотипа C4a1a4 (AC13 и AC15 мужчины) с того же кладбища в Кунсаллаше; эти совпадения указывают на возможное материнское родство этих образцов. Еще одна пара – женщина AC9 и мужчина AC14, которые имели одну и ту же линию мтДНК T1a1.

Обнаруженные линии Y-хромосомы, вероятно, все принадлежат одному общему гаплотипу N-Tat в Кунсаллаше (AC12, AC13, AC14, AC15), что указывает на то, что это было кладбище, используемое близкими по материнской и отцовской линии людьми.

## Сравнительный анализ древнего набора данных

Элитная группа, происходящая в основном из междуречья Дуная и Тиса, не обнаруживает генетической связи с ранее исследованной небольшой популяцией аварского периода из юго-восточной Венгрии [13](#), поскольку последняя демонстрирует преимущественно восточноевропейский материнский генетический состав. Этот результат сопоставим с археологическими данными, то есть это аварское население хоронило умерших в нишевых могилах, следуя восточноевропейским традициям.

Один образец в нашем наборе данных (НС9) происходит из этой популяции, и его мтДНК (T1a1b) и Y-хромосома (R1a) поддерживают восточноевропейские связи. Наблюдаемые генетические различия между аварами хорошо коррелируют с культурными и физико-антропологическими различиями этой группы и демонстрируют неоднородность аварской популяции.

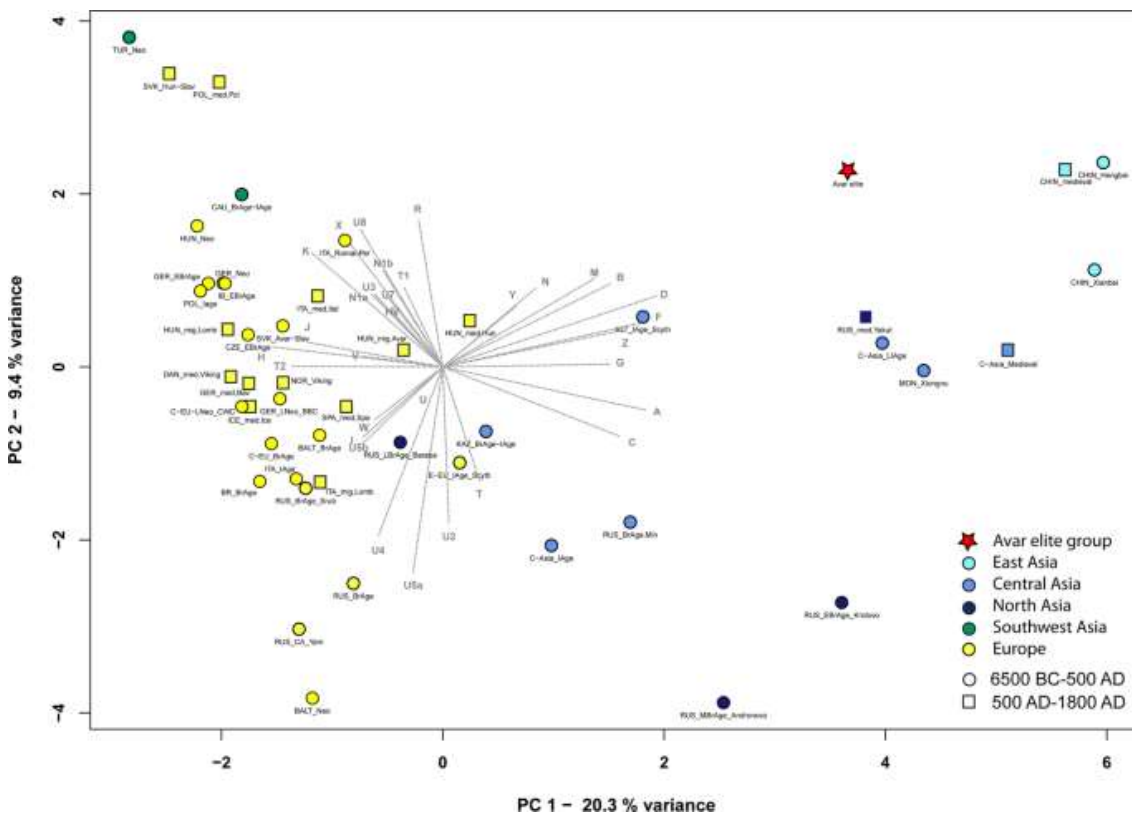
Мы также обнаружили, что группа аварской элиты генетически отличается от сообщества Ломбардского периода VI века из Солада в Задунайском регионе [11](#), которое имеет большее генетическое родство с другими древними европейскими популяциями (рис. [4](#)).

Сравнивая эту элиту раннего аварского периода с более поздними наборами данных из Карпатского бассейна, можно увидеть лишь несколько связей. Смешанное население Аварского каганата, датируемое VIII-IX вв. [14](#), не обнаруживает родства с исследуемой группой.

Общий состав мтДНК элитной группы авар и популяций 9-12 веков Карпатского бассейна существенно различается, преемственности популяций не наблюдается.



Рисунок 4



**Графики PCA с 48 древними популяциями, представляющими первый и второй основные компоненты. Дифференциация европейского и азиатского населения отображается на графике PCA древних популяций вдоль PC1, PC2. Разделение вызвано противоположным влиянием азиатских (A, B, C, D, G, F, Z) и европейских (H, J, K, T2) гаплогрупп вдоль PC1, в то время как R и подгруппы гаплогруппы U (особенно U4, U5a и U8) преобладают на ПК2. Группа аварской элиты расположена недалеко от скифов V - III веков до н.э. из Алтайского края (ALT\_Scythians), средневекового китайского населения и якутов XV - XIX веков нашей эры (RUS\_Yakuts) вдоль PC1 и PC2. Частоты гаплогрупп, сокращения и ссылки см. В Таблице [S2](#).**

**[Полноразмерное изображение](#)**

Филогенетическое древо мтДНК T1a1b содержит один образец периода венгерского завоевания (образец Karos III / 14 [24](#)) с последовательностью, идентичной аварской HC9, что может

указывать на генетическую преемственность определенных материнских линий между 7 и 9-10 веками. Некоторые дальнейшие совпадения на уровне гаплогрупп существуют между древними венграми [25](#) и аварами, но это не означает тесных филогенетических отношений. Возможная преемственность аварского населения должна быть изучена на более крупном наборе данных, охватывающем весь спектр аварского общества.

В сравнительный анализ мы включили данные древней мтДНК из всей Евразии, уделяя особое внимание географически или хронологически релевантным наборам образцов из Карпатского бассейна, Центральной и Восточной Азии.

Существует единственный секвенированный геном из Монголии (Хермен Таль), датируемый V веком, который принадлежит гаплогруппе мтДНК D4b1a2a1, частота которой, вероятно, увеличилась в азиатском населении примерно на 100%. 750 лет назад [26](#). Все группы D4b1a и D4i2, D4j, D5b (последние три обнаружены в наших выборках) обычны в современных популяциях Восточно-Центральной Азии (Таблица [S6](#)). Этот регион находился под властью Жужанского каганата между 4 и 6 веками нашей эры. Согласно историческим исследованиям, этот район мог быть одним из источников миграции авар [2](#), [27](#) (см. SI, главу 1с). Дальнейшие данные ДНК из Центральной и Восточной Азии необходимы, чтобы определить древние генетические связи; тем не менее, геномный анализ также сдерживается состоянием археологических исследований, то есть отсутствием человеческих останков из Монголии 4-5 веков, которая была бы особенно важным регионом в изучении происхождения элиты аварского периода [28](#).

Мы выполнили анализ главных компонентов (PCA) с использованием набора данных Avar и частот гаплогрупп еще 47 древних групп (таблица [S2](#), рис. [4](#), [S6b](#)). Аварская элита проявляет сходство с некоторыми азиатскими популяциями: они близки к якутам 15-19 веков из Восточной Сибири и к двум древним популяциям из Китая вдоль ПК1 и ПК2, в то время как вдоль ПК3 авары близки к популяциям южносибирского бронзового века, что, возможно, вызвано высокими нагрузками векторов гаплогрупп T1 и R на ПК3. Строгое разделение азиатского и европейского населения также отображается на

дереве кластеризации типа Уорда. Здесь аварская элита расположена на азиатской ветви дерева и сгруппирована вместе с выборками железного века и средневековой Центральной и Восточно-Центральной Азии (рис. [S6a](#) ).

Поскольку полные наборы данных митохондриального генома древних популяций все еще недостаточны (особенно к востоку от Алтая), мы применили меньший эталонный набор данных ( $n = 932$ ) в расчетах генетического расстояния с использованием полных митогеномов (см. Рис. [S9](#) ).

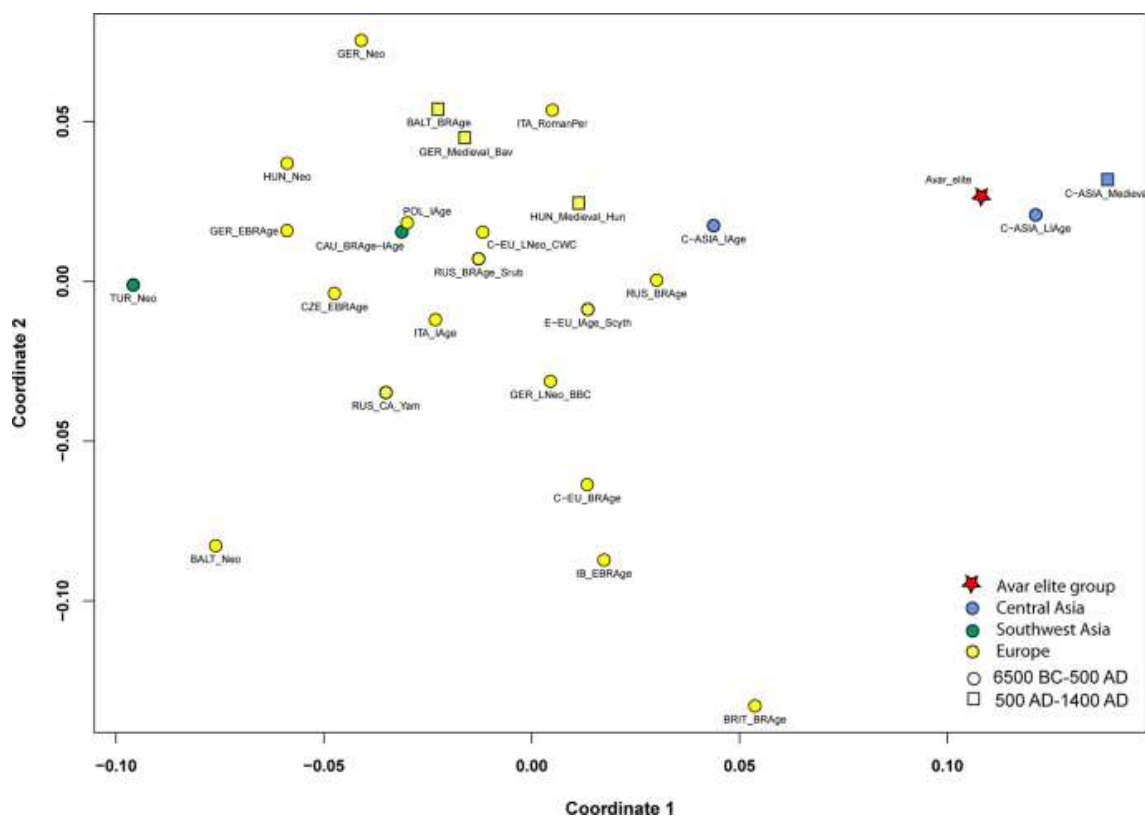
Группа авар показывает значительную генетическую дистанцию ( $p < 0,05$ ) от наиболее древних популяций. Только две группы из Средней Азии имеют незначительные отличия от аварской элиты: одна группа, содержащая образцы позднего железного века (происходящие из позднего железного века и гуннского периода из Казахской степи и Тянь-Шаня) ( $F_{ST} = -0.00116$ ,  $p = 0,42382$ ), а также группа средневековых образцов из Среднеазиатской степи и Тянь-Шаня ( $F_{ST} = 0,00650$ ,  $p = 0,26839$ , таблица [S4](#) ). Эти группы, однако, содержат разрозненные образцы из большой географической области и периода [10](#), поэтому можно сделать лишь ограниченный вывод. Создание этих больших пулов выборки в Центральной Азии было обусловлено небольшим количеством выборок по культурным группам в справочных исследованиях из Азии.

Графики многомерного масштабирования (MDS), основанные на линейаризованных значениях  $F_{ST}$  Слаткина (таблицы [S4](#) и [S5](#) ) 26 древних групп, не показывают четкой хронологической или географической группировки; однако Азия и Европа разделены. Элитная группа авар близка среднеазиатским группам позднего железного века и средневековья [10](#) по результатам  $F_{ST}$  (рис. [5](#) ).

Краткое изложение современного восточно-евразийского материнского генетического сходства аварской элитной группы

Хотя состав ДНК современных популяций может дать нам лишь косвенную информацию о прошлых популяциях, отсутствие древних азиатских справочных данных заставляет нас использовать современные популяции в качестве заместителя древних народов в филогеографическом анализе.

Рисунок 5



**МДС с 26 древними популяциями. График многомерного масштабирования основан на линеаризованных значениях  $F_{ST}$  Слаткина, которые были рассчитаны на основе полных митохондриальных последовательностей (значение стресса 0,1669). График MDS показывает связь элитной группы авар с центральноазиатскими популяциями позднего железного века (C-ASIA\_LIAge) и средневекового периода (C-ASIA\_Medieval) по координате 1 и координате 2, что вызвано небольшими генетическими расстояниями между ними. населения. В левой части графика расположены европейские древние популяции. Значения  $F_{ST}$ , сокращения и ссылки представлены в таблице [S4](#).**

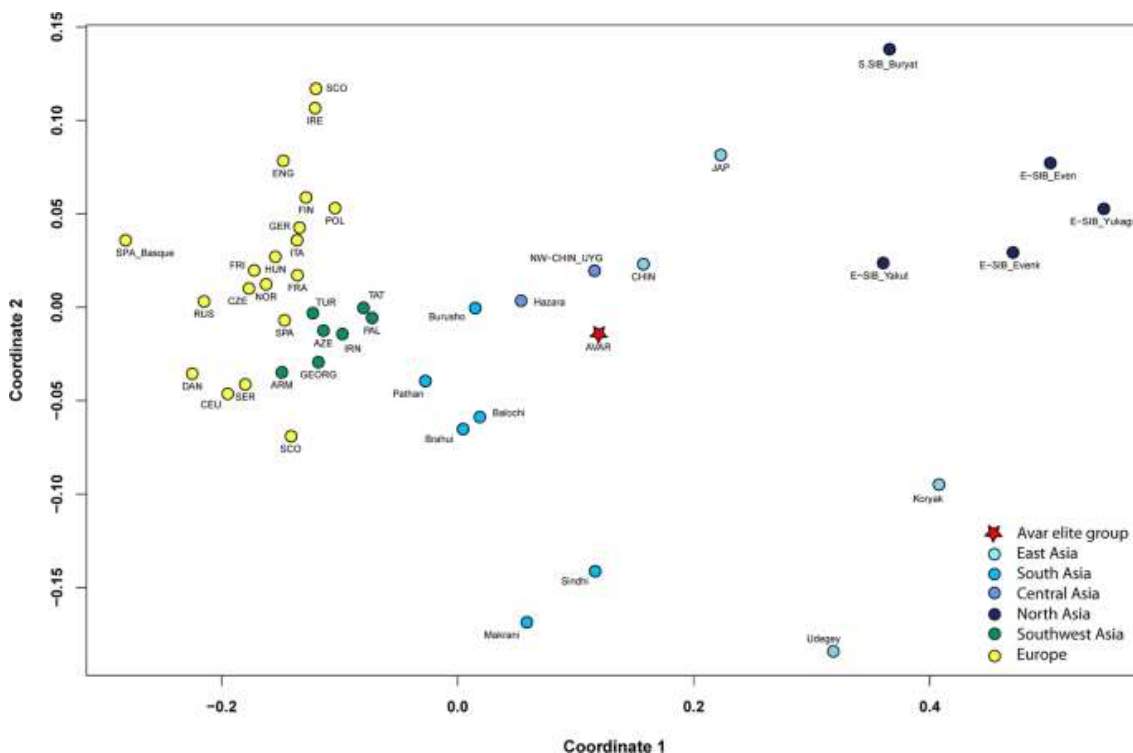
**[Полноразмерное изображение](#)**

Мы выполнили PCA и MDS с современными наборами данных митогенома (таблица [S3](#), рис. [6](#), [S7](#)) и отдельно подсчитали и построили филогенетические деревья Neighbor Joining (NJ) для



16 обнаруженных гаплогрупп мтДНК (см. Таблицу [S6](#), методы, [S1](#), рис. [S10a- o](#)). Деревья некоторых гаплогрупп штата Нью-Джерси свидетельствуют о филогенетической связи 16 выборок авар с образцами из азиатских популяций.

**Рисунок 6**



***MDS с 44 современными популяциями и элитной группой авар. График многомерного масштабирования отображается на основе линеаризованных значений  $F_{ST}$  Слаткина, рассчитанных на основе целых митохондриальных последовательностей (значение стресса составляет 0,0677). График MDS показывает дифференциацию населения Европы, Ближнего Востока, Центральной и Восточной Азии по координатам 1 и 2. Аварская элита (AVAR) расположена в азиатской части участка и сгруппирована с уйгурами из Северо-Западного Китая (NW-CHIN\_UYG) и Китайцы хань (CHIN), а также популяции бурушо и хазарейцы из Среднеазиатского нагорья (Пакистан). Значения  $F_{ST}$ , сокращения и ссылки представлены в таблице [S5](#). Полноразмерное изображение***

Современные восточно-сибирские популяции, а именно якуты и нганасаны, близки к аварской элите по составу гаплогруппы (рис. [S7](#) - [S8](#), таблица [S3](#)). Филогенетические подключения к якутов и нганасан, а также для дальнейшего восточносибирских лиц (эвенков и других тунгусскими человек) представлены в C4a1a, D4i, D4j, F1b1, Y1A и Z1a NJ деревьев (рис. [7](#) и [S10A](#), [S10c](#), [S10e](#), [S10h](#), [S10o](#)). Якуты имели восточно-среднеазиатское происхождение [29](#). Общие родословные с аварами могут указывать на относительную близость их родины или смешение якутов с монголами до их миграции на север. Результаты мтДНК якутов показывают очень близкое родство с группами Центральной Азии и Южной Сибири, что также предполагает их южное происхождение [23](#).

Рисунок 7



**Филогенетическое дерево субгаплогруппы D4i2. Филогенетическое древо субгаплогруппы D4i2 показывает, что AC6 является митохондриальным основателем большинства других линий D4i2 из Восточно-Центральной и Северной Азии, что указывает на близкое общее материнское происхождение между популяциями, представленными этими людьми. Ссылки людей, отображаемые на дереве, представлены в Таблице [S6](#). [Полноразмерное изображение](#)**

Генетическая связь авар с русскими забайкальскими монголоязычными бурятами и баргутами отражена на филогенетических деревьях C4a1a, D4i и D4j (рис. [7](#), [S10a](#), [S10c](#)). Буряты также остаются на одной ветви с аварами на дереве кластеризации типа Варда (рис. [S6a](#)). Кроме того, бурят появляются на C4b, F1b1 и Y1A филогенетических деревьях, а также (рис. [S10 б](#), [S10 е](#), [S10h](#)). Деренко и др. недавно резюмировал генетические исследования бурят, которые показывают связи с китайцами и японцами, а также с тюркскими и монгольскими народами [30](#). Юнусбаев и др. на основании полногеномных данных по генотипу пришел к выводу, что тувинцы, буряты и монголы являются коренными жителями южной Сибири и Монголии [31](#). Буряты представляют собой популяцию, мало мигрировавшую в последние тысячелетия; следовательно, они могут быть хорошим представителем средневекового населения Южной Сибири. К сожалению, современные целые митогеномные данные недостаточно представлены для региона Восточно-Центральной Азии (например, Монголии), который был (согласно историческим данным) важным источником раннесредневековых кочевых миграций.

Генетическая связь элитной группы аварского периода с современными уйгурами из Северо-Западного Китая (Синьцзян, префектура Турфан) [32](#) демонстрируется обнаруженным низким генетическим расстоянием между элитной группой авар и современными уйгурами по сравнению с другими 43 современными популяциями (Таблица [S5](#), рис. [6](#)). Уйгуры относительно близки к элите аварского периода на графиках PCA и на дереве кластеризации Уорда (рис. [S7 - S8](#), таблица [S3](#)). В NJ деревья гаплогрупп C4B, D4i, D4j, D5b, F1b1, M7c1b2, R2 Y1A и Z1A также свидетельствуют о филогенетических связях к современным Uyghurs (рис. [7](#) и [S10](#), б-ч, [S10o](#)). Однако важно подчеркнуть, что это население не является потомком средневековой уйгурской империи, поскольку современные уйгуры получили свое имя только в 20 веке [33](#).

Генетическая дистанция между исследуемой аварской элитой и некоторыми современными этническими группами Среднеазиатского нагорья (лежащими в основном на территории Афганистана и Пакистана) [мала](#) (Таблица [S5](#)) [34](#), связи которых показаны на графике MDS (Рис. [6](#)), а также на дереве гаплогруппы R2 (Рис. [S10g](#)). Интересно, что

хазарейское население, проживающее сегодня в основном в Афганистане и Пакистане, вероятно, имеет монгольское происхождение [35](#). Дальнейшие среднеазиатские образцы из гор Памира демонстрируют филогенетическую связь с аварами на деревьях D4j, R2 и, что интересно, также на европейском дереве T1a1b (рис. [S10c, g, n](#)).

Центральноазиатские казахи и киргизы кластеризуются вместе с аварской группой на графиках [ППШ](#) и дереве кластеризации (Рис. [S7-8](#), Таблица [S3](#)). К сожалению, они не могут быть представлены на графике MDS из-за отсутствия доступных полных митогеномных данных на популяционном уровне. Однако у одного современного казахского индивида с гаплогруппой D4i есть общий предок с индивидом аварского периода AC6 (рис. [7](#)).

Кавказская генетическая связь представлена только одним образцом на филогенетическом дереве гаплогруппы H8a, где образец AC17 аварского периода расположен на одной ветви, которая также включает древних и современных армян (рис. [S10j](#)).

## Обсуждение

В 568 году нашей эры авары прибыли в Карпатский бассейн, который в VI веке населяли смешанные варварские и позднеантичные (романизированные) группы [36](#). Аварский каганат можно рассматривать как состав разнородных групп независимо от языковой, культурной или этнической принадлежности [2](#). Однако высший социальный слой демонстрирует однородный культурный и антропологический характер. Исторические источники предполагают, что эта группа ввела титулы и институты кочевого государства в Карпатском бассейне [1](#), [2](#).

## Генетические данные о происхождении аварской элиты

Отцовские генетические данные изучаемой аварской группы очень однородны по сравнению с материнским генофондом и в основном состоят из гаплотипов N-Tat, которые уникально



встречаются в междуречье Дуная и Тисы. N-Tat гаплотип II может сигнализировать об общей генетической истории авар с предками монголов и уральских популяций (рис. [3](#), [S4](#)). На основе Y-STR и SNP результатов мы приходим к выводу, что большинство аварского N-Tat - хромосоме, вероятно, произошли от общего источника популяции людей, живущих в Южной Сибири и Монголии [18](#), [19](#).

Анализ другой гаплогруппы Q1b1a3 L330 предполагает алтайское или южносибирское отцовское генетическое происхождение ювенильного аварского мужчины (рис. [S5](#)).

Материнский генофонд исследуемой аварской элитной группы более сложен, он содержит как западные, так и восточноевразийские элементы; тем не менее, восточноевразийские материнские линии доминируют в разнообразном спектре в 69,5%.

Между элитой авар и имеющимися данными мтДНК древних популяций Евразии можно обнаружить только слабые связи, с наибольшим сходством с древними популяциями Центральной и Восточно-Центральной Азии. Сравнения затруднены географически и хронологически разбросанной природой доступных древних целых митогеномов (рис. [S9](#)). Сравнительный набор митогеномных данных особенно недостаточен для территорий Восточной и Центральной Азии.

Из-за отсутствия древних справочных данных мы также сравнили материнские и отцовские генетические данные исследуемой элитной группы с современными евразийскими популяциями. Результаты подтверждают генетическое доминирование Восточной и Центральной Азии в генетическом составе элитной группы авар. Группа аварского периода показывает низкие генетические дистанции и тесные филогенетические связи с несколькими современными восточно-евразийскими популяциями. Филогеографические данные по отдельным линиям мтДНК указывают на восточно-центральноазиатские популяции, такие как уйгуры и буряты. Дальнейшие генетические связи авар с современными популяциями, живущими к юго-западу (Хазарей) и северу (якуты, тунгусы, эвенки) Восточно-Центральной Азии, вероятно, указывают на общие исходные популяции.

Археологическое наследие аварской элиты не противоречит нашим результатам. Некоторые артефакты, обнаруженные в захоронениях группы Кунбабони, указывают на восточные культурные связи, но более точное определение затруднено из-за их различных моделей распространения (см. SI, глава 1с). Мечи-кольца с навершием, покрытые золотыми или серебряными листами, использовались в качестве престижных товаров от Карпатского бассейна до Алтая и даже Китая, Кореи и Японии (рис. [S1](#)) [7](#). Золотой лист из Кунбабони в форме полумесяца, интерпретируемый как знак различия, может указывать на более символическую связь с Монголией и Северным Китаем (рис. [S3](#)) [28](#), [37](#), [38](#). Присутствие этих артефактов не обязательно связано с миграцией отдельных лиц или групп, но это говорит о том, что эта элитная группа поддерживала постоянные отношения с евразийской степью.

### Генетические данные о социальной структуре аварского общества

В этом исследовании мы получили новую информацию о социальной организации элитного слоя авар. Новые данные по Y-хромосоме предполагают, что эта элитная группа аварского периода имела сильные биологические связи, возможные отцовские родственные отношения. Таким образом, мы делаем вывод, что аварская элита, вероятно, унаследовала свою власть и богатство по отцовской линии. Было обнаружено, что родство по отцовской линии было организационным правилом в сообществах двух исследованных мест, Кунсаллаш и Кунпесзер.

Общество авар понималось в рамках кочевых обществ [2](#). Широко признано, что родственные связи (как биологические, так и мифические) имели большее значение для кочевников, чем для оседлых групп. Родство - это социальный сегмент, который определяется на основе близости людей друг к другу в системе биологических отношений. Среди кочевых обществ Центральной Азии наблюдалась строгая патрилинейность, но в некоторых случаях регистрировалась и отмечалась и материнская линия. Родство также является способом понимания мира и создания в нем порядка, а также служит рамкой, в которой поддерживался социальный порядок [39](#), [40](#), [41](#).

Хотя кочевые общества описываются как сегментарные, они не обязательно эгалитарные. В сегментированных обществах определяется ранг и отношения между людьми и / или группами, а также их место в более широком обществе, таким образом создается система, в которой нет равных. Система родства различает высшие и низшие линии, и может произойти появление доминантной линии. Отцовские родственные отношения между исследованными людьми, похороненными в роскошно обставленных могилах, указывают на наличие такой доминирующей линии в аварском обществе. Важность родства в кочевых обществах подвергалась сомнению, но никогда в случае элитного слоя [42](#). Идея избранного или священного сегмент является известным политическим понятием в кочевых обществах Центральной Азии [27](#), [39](#), [40](#), [41](#).

Основываясь на наших текущих знаниях о предыдущих популяциях Карпатского бассейна, мы предполагаем, что азиатские компоненты аварской элиты вошли в регион с завоеванием авар. Учитывая, что исследуемая группа аварской элиты была как минимум на 3-4 поколения моложе времени аварского завоевания, митохондриальная ДНК как мужчин, так и женщин дает нам ценную информацию о социальной структуре элиты аварского периода.

Наши результаты показывают, что аварская элита не смешивалась с местным населением 6-го века примерно на протяжении ок. столетие и могла бы остаться сознательно поддерживаемой замкнутой прослойкой общества.

Преобладание азиатских линий передачи мтДНК (особенно у мужчин) позволяет предположить, что только после этого периода количество смешанных браков с местными женщинами увеличилось, и аварская элита была в основном эндогамной (в пределах слоя авар азиатского происхождения) в Карпатском бассейне. Более того, хотя это не противоречит моделям миграции элиты, оно показывает, что аварская элита прибыла семейными группами или, по крайней мере, мужчины и женщины мигрировали вместе.

Важно отметить, что исследуемая элитная группа состоит в основном из мужских погребений ( $n = 18$ ); женщины, принадлежащие к одному и тому же социальному слою, археологически почти не заметны. Из исследованных памятников в междуречье Дунай и Тиса только одна женщина

была захоронена с ценными артефактами; другие богато обставленные женские захоронения находятся в районе Транштиша. В публичной сфере появилась мужская власть, а в семейной, вероятно, проявилась женская власть. Однако это не означало, что женщины не могли обладать общественной властью / влиянием [41](#) , [43](#), но могло привести к различным формам представления. Чтобы получить больше информации и определить уникальность отцовского и, возможно, материнского генофонда элиты аварского периода, необходимо также изучить простых людей аварского общества.

## Заключение

Мы представляем здесь первый полный набор данных митогенома с профилями Y-STR и Y-SNP из аварского периода Карпатского бассейна. Наши результаты свидетельствуют о том, что материнские и отцовские генетические линии элиты аварского периода в Карпатском бассейне отличались от европейского однопородного генофонда их периода и в основном имели восточно-центральноазиатское происхождение. Выявленный восточно-центральноазиатский материнский и отцовский генетический состав элиты сохранялся в течение нескольких поколений после завоевания аварами Карпатского бассейна.

Этот результат свидетельствует о сознательно поддерживаемом закрытом обществе, возможно, посредством внутренних браков или интенсивных контактов с регионами их происхождения. Результаты также содержат ценную информацию о социальной организации элиты аварского периода. Данные митохондриальной ДНК позволяют предположить, что мигрировала не только военная свита, состоящая из мужчин, но и эндогамная группа семей. Информация Y-STR подтверждает, что аварская элита была организована по отцовским родственным отношениям, и что родство также сыграло важную роль в использовании кладбищ элиты. Родственные отношения между исследованными элитными индивидами, похороненными в роскошно обставленных могилах, указывают на наличие доминирующей линии, которая коррелирует с известным

политическим представлением избранной или священной части кочевых обществ.

Наши первые генетические результаты по ведущему классу аварского общества предоставляют новое свидетельство истории важной раннесредневековой империи. Тем не менее, необходимы дополнительные генетические данные по древним и современным популяциям Азии и аварского периода Карпатского бассейна для более подробного описания генетических отношений и генетической субструктуры населения аварского периода.

## Материалы

Изученные люди были раскопаны на десяти различных стоянках (найлены в небольших погребальных группах или как одиночные захоронения). Семь из десяти участков расположены в междуречье Дунай-Тиса [7](#), [8](#), [15](#). Основная цель выборки заключалась в том, чтобы охватить всех имеющихся членов высшей элитной группы аварского общества.

Из 26 исследованных образцов аварского периода восемь человек демонстрируют сходные археологические характеристики с оружием, покрытым фольгой из драгоценных металлов, орнаментированными поясными наборами и сосудами для питья, сделанными из золота или серебра (Csepel-AC1, Kecskemét-AC23, Kunbáony-AC2, Kunpeszér Grave 3-AC21, 8-AC22, 9-AC20, Petőfiszállás Grave 1-AC19, Szalkszentmárton-AC8). Богатство мужчины 50-60 лет из Кунбабони впечатляет: вместе с ним закопано 2,34 кг золота (рис. [2](#), глава 1a SI).

Во время сбора образцов стало очевидно, что эти люди также связаны между собой своими физико-антропологическими характеристиками, поскольку черепа имели определенные морфологические черты (SI, глава 1d), которые не характерны для местного населения VI века и редко встречаются в VII веке. а также [44](#), [45](#).

Чтобы лучше понять эту элитную группу, мы позже собрали образцы у 18 человек из того же региона с одного из участков, где элитное захоронение было раскопано как часть более



крупного могильника (Кунпесзер, Кунсаллаш), и из соседнего региона Транстиса. , вторичный центр власти (Бекесентандрас, Сарвас, Секкутас), с черепами с аналогичными морфологическими признаками (см. Таблицу [S1](#) ), но без каких-либо выдающихся погребальных принадлежностей, уникальных только для высших социальных слоев (Рис. [1](#) , Рис. [S11](#) ).

## Методы. Работа с палео ДНК

Двадцать шесть образцов были собраны с десяти различных кладбищ, относящихся к аварскому периоду (VII-VIII вв.), В зависимости от их географического положения, инвентаря, погребальных обычаев и антропологических характеристик (см. Таблицу [S1](#) и описания мест и могил в Дополнительной информации). .

Все этапы работы были выполнены в стерильных условиях в специальной лаборатории древней ДНК (Лаборатория археогенетики Института археологии Гуманитарного исследовательского центра Венгерской академии наук) в соответствии с установленными протоколами рабочего процесса древней ДНК [13](#) , [46](#). Лабораторные работы выполнялись в чистой спецодежде, масках и масках для лица, перчатках и верхней обуви. Все приборы, контейнеры и рабочие зоны были очищены ДНК-ExitusPlus™ (AppliChem) и / или отбеливателем и облучены УФ-светом. Все этапы проводились в отдельных комнатах. Для выявления возможного загрязнения экзогенной ДНК одну экстракцию и холостую пробу из библиотеки использовали в качестве отрицательного контроля для каждой партии из пяти / семи образцов. Гаплотипы всех лиц, участвовавших в работе с древней ДНК, были определены и сопоставлены с результатами, полученными на образцах древних костей.

Обычно для анализа использовали фрагменты каменистой кости височных костей, за исключением трех человек, у которых были собраны фрагменты зубов и длинных костей, потому что черепа не сохранились (таблица [S1](#) ).

Экстракцию ДНК проводили согласно протоколу Dabney et al . [47](#) с некоторыми модификациями, описанными также

Lipson et al . [46](#) . Библиотеки ДНК были подготовлены с использованием методов обработки половинной УДГ [48](#) . Мы включили отрицательные контроли из библиотеки и / или отрицательные контроли экстракции в каждую серию. Для каждой библиотеки использовались уникальные комбинации адаптеров P5 и P7 [48](#) , [49](#) . Библиотеки с лигированными адаптерами штрих-кода затем амплифицировали с помощью TwistAmp Basic (Twist DX Ltd), очищали с помощью гранул AMPure XP (Agilent) и проверяли на 3% агарозном геле. Концентрацию ДНК в каждой библиотеке измеряли на флуорометре Qubit 2.0. Метод гибридизации в растворе был использован для захвата целевых последовательностей, которые покрывали весь митохондриальный геном и 564 SNP на Y-хромосоме (таблица [S12](#) ), как описано Haak et al . и Lipson et al . [9](#) , [46](#) . Изготовление приманки было выполнено на основе личных сообщений Н. Роланда и Fu et al . [50](#) , за исключением того, что олигонуклеотиды в виде пула (жидкости) были заказаны у CustomArray Inc. Амплификация приманки происходила, как в Fu et al . [50](#) . Захваченные образцы, а также необработанные библиотеки для секвенирования ружья были проиндексированы с использованием универсальных индексов iP5 и уникальных индексов iP7 [49](#) . Секвенирование NGS выполняли на системе Illumina MiSeq System с использованием набора реагентов Illumina MiSeq Reagent Kit v3 (150 циклов).

Набор AmpFLSTR Yfiler PCR Amplification Kit (Thermo Fisher Scientific) использовали для STR-анализов Y-хромосомы. Мы следовали инструкциям в руководстве пользователя производителя, за исключением применения 34 циклов для амплификации ПЦР вместо стандартного протокола 30 циклов. Фрагментный анализ продуктов ПЦР выполняли на генетическом анализаторе 3130 в соответствии с инструкциями производителя. Оценка данных, определение размера аллелей и генотипирование определяли с использованием программного обеспечения GeneMapper® ID v3.2.1 (Applied Biosystems). Мы амплифицировали и проанализировали каждый образец по крайней мере дважды, и аллели были определены в соответствии с параллельным анализом с минимальным порогом обнаружения в 50 RFU. Результаты STR представлены в таблице [S1](#) . Y гаплогруппы были предсказаны с помощью [www.nevgen.org](http://www.nevgen.org) . Мы провели поиск совпадений гаплотипов STR в базе данных YHRD (YHRD.ORG от Sascha Willuweit и Lutz Roewer).

## Биоинформатический анализ

Окончательные файлы BAM были получены с помощью специального конвейера для наборов данных для дробовика и захвата. Чтения с парным концом были объединены с использованием мастера SeqPrep (<https://github.com/jstjohn/SeqPrep>), что позволило минимальное перекрытие в 5 п.о. и минимальную длину 15 п.о. Затем считанные данные были отфильтрованы по размеру и содержимому штрих-кода с использованием программы cutadapt версии 1.9.1 [51](#), не допускающей несоответствия штрих-кода и минимальной длины 15 бит. BWA версия 0.7.12-r1039 [52](#) был использован для сопоставления считываний секвенирования захвата с Кембриджской эталонной последовательностью (rCRS), а считывания последовательностей дробовика - с hg38 и hg19 (последний без слияния) сборки генома человека, обеспечивающей разницу в 3 п.н. в последовательности семян, удлинение гэпа на 3 п.н. и открытие гэпа на 2 п.н. за чтение. Последующий анализ, включая преобразование SAM-BAM, сортировку, индексацию и удаление дубликатов ПЦР, был выполнен программой samtools версии 1.6 [53](#).

Для захвата данных перестройка независимого выравнивания была выполнена с использованием инструментов Picard версии 2.5.0 (<https://github.com/broadinstitute/picard>) и GATK версии 3.6 [54](#). Наличие рисунка дезаминирования было оценено с помощью MapDamage версии 2.0.8 (<https://ginolhac.github.io/mapDamage/>) и сведено в Таблицу [S1](#). Из-за относительно молодого возраста и требуемой обработки образцов наполовину UDG частота дезаминирования в большинстве случаев не достигала минимального предела для программного обеспечения schmutzi; Таким образом, окончательная проверка митохондриальных последовательностей проводилась на глаз на окончательных файлах BAM. Секвенирование с дробовиком обеспечило грубую оценку эндогенного содержимого и генетического определения пола согласно Хааку и др. [9](#). Эти данные сведены в Таблицу [S1](#).

Консенсусные последовательности (с минимальным охватом 3 ×) и вызовы SNP в соответствии с rCRS [55](#) и RSRS [56](#) (с минимальной частотой вариантов 0,7 и минимальным охватом 5

×) были сгенерированы программным обеспечением Geneious 8.1.7 ( <https://www.geneious.com/> ). Полные митохондриальные последовательности fasta были представлены в NCBI GenBank под номерами доступа MH894746-MH894769. Митохондриальные гаплогруппы определяли с помощью HaploGrep (v2.1.1) ( <https://haplogrep.uibk.ac.at/> ) на основе Phylotree версии 17 [57](#) .

Программа Yleaf v1 и v2 использовалась для определения гаплогрупп Y по результатам захвата Y-SNP и неглубокого секвенирования [58](#) . Терминальные SNP были проверены на Y-дереве ISOGG версии 14.04 ( <https://isogg.org/tree/> ). Все предсказанные гаплогруппы на основе STR подтверждались обнаруженными производными SNP, за исключением образцов RC26 и HC9. Это можно объяснить общим низким качеством ДНК в этих образцах (Таблица [S1](#) ). Последовательности Y-хромосомы, релевантные для изученных SNP, были загружены в базу данных NCBI SRA под регистрационным номером PRJNA556818 (SAMN12369881-SAMN12369897).

## Генетический анализ населения

Стандартные статистические методы были использованы для расчета генетических дистанций между исследуемой элитной популяцией авар и древними и современными популяциями Евразии.

Мы исключили образцы AC20 и RC26 из любого статистического и филогенетического анализа из-за большого количества пропущенных диагностических позиций гаплогруппы. Кроме того, мы исключили образец HC9 из популяционно-генетического статистического анализа из-за его отдаленного археологического контекста.

Полные митохондриальные геномы образцов были выровнены в SeaView [59](#) с помощью ClustalO с параметрами по умолчанию. Позиции с низким качеством выравнивания также отбрасывались в случае древних и современных последовательностей.

Разнообразие гаплотипов (HD) 22 митогеномов и 11 гаплотипов Y-STR было рассчитано с использованием уравнения  $HD = n / (n + 1)$

$P_i2) / (n - 1)$  по Nei [60](#) . 12 обнаруженных аллелей Y-STR (только полные гаплотипы) были использованы для расчета Y-HD.

Популяционные попарные значения  $F_{ST}$  были рассчитаны на основе 4015 современных и 1096 древних целых митохондриальных последовательностей с использованием Arlequin 3.5.2.2 [61](#) . Модель замещения Тамуры и Нея использовалась [62](#) со значением гаммы 0,62, 10 000 перестановок и уровнем значимости 0,05 в случае сравнения исследуемой аварской элитной популяции и 43 современных евразийских популяций (ссылки см. В Таблице [S5](#) ). Для сравнения 26 древних популяций использовалась модель Тамуры и Нея со значением гамма 0,599, 10 000 перестановок и уровнем значимости 0,05. Количество используемых локусов для вычисления расстояния в этом случае составило 13526, потому что 3021 пр имели слишком много отсутствующих данных (ссылки см. В таблице [S4](#) ). Генетические расстояния линейаризованных значений  $F_{ST}$  [63](#) Слаткина использовались для многомерного масштабирования (MDS) и визуализировались на двумерных графиках (рис. [5](#) и [6](#) ) с использованием функции metaMDS, основанной на евклидовых расстояниях, реализованной в веганской библиотеке R 3.4.1. [64](#) .

Анализ главных компонент (PCA) проводился на основе частот гаплогрупп мтДНК 64 современных и 48 древних популяций. Тридцать две митохондриальные гаплогруппы были рассмотрены в PCA древних популяций, в то время как 36 митохондриальных гаплогрупп в PCA современных популяций были рассмотрены (таблицы [S2](#) - [S3](#) ). PCA выполнялись с использованием функции prcomp в R 3.4.1 и визуализировались на двухмерных графиках, отображающих первые два (ПК1 и ПК2) или первый и третий основные компоненты (рис. [4](#) , [S6 b](#) и [S7a-b](#) ).

Для иерархической кластеризации использовались алгоритм [65](#) типа Уорда и метод измерения евклидова расстояния, основанный на частотах гаплогрупп древних и современных популяций и отображенных в виде дендрограммы в R3.4.1 (рис. [S6 a](#) и [S8](#) ). Для этой кластеризации использовались те же пулы популяций, что и в двух PCA.



## Филогенетические анализы

Филогенетический анализ был направлен на обнаружение близких материнских родственных линий в группе образцов, принадлежащих к определенной гаплогруппе. Все доступные последовательности митохондриального генома человека в NCBI (более 33 500) были загружены и отсортированы в соответствии с их назначениями гаплогрупп. Множественное выравнивание последовательностей выполняли для каждого набора образцов с использованием той же процедуры, что и в разделе генетического анализа популяций, за исключением того, что вместо отбрасывания последовательностей неоднозначные основания выравнивали вручную. Затем деревья соединения соседей были рассчитаны с использованием подпрограмм *dnadist* и *neighbour Phylip* версии 3.696 [66с](#) параметрами по умолчанию. Сеть Median Joining Network, которая является популярным методом анализа данных гаплотипов, была отклонена из-за неразрешимых связей. Деревья были нарисованы в *Figtree* версии 1.4.2 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>). Мы не использовали бутстрап-анализ из-за малого количества информативных позиций, что сильно искажает поддерживающие значения.

Чтобы изучить вариацию Y-STR в гаплогруппах Y-хромосомы, сети Median Joining (MJ) были построены с использованием программного обеспечения Network 5.0 (<http://www.fluxus-engineering.com>). Гаплогруппы предсказанные в 162 образцах N-Tat из 12 популяций, 127 N-F4205 образцы из шести популяций и Q1b-M346 образцов из 15 популяций были включены в сети (см Таблица [S9](#) - [11](#) для ссылок и для локусов Y-STR, используемых в анализе). Был применен расчет MP постобработки, создавая сеть, содержащую все кратчайшее дерево. Повторы локуса DYS389I были вычтены из локуса DYS389II, и, как обычно, локус DYS385 был исключен из сети. В рамках сетевой программы статистика *rho* использовалась для оценки времени до последнего общего предка (TMRCA) гаплотипов в сравниваемых гаплогруппах. Оценки эволюционного времени рассчитывались согласно Животовскому и др . [67](#), а частота мутаций STR составила  $6,9 \times 10^{-4}$  / локус / 25 лет.

## Библиография и примечания:

\* Оригинал статьи на английском языке, см. *Genetic insights into the social organisation of the Avar period elite in the 7th century AD Carpathian Basin* Veronika Csáky, Dániel Gerber, István Koncz, Gergely Csiky, Balázs G. Mende, Bea Szeifert, Balázs Egyed, Horolma Pamjav, Antónia Marcsik, Erika Molnár, György Pálfi, András Gulyás, Bernadett Kovacsóczy, Gabriella M. Lezsák, Gábor Lőrinczy, Anna Szécsényi-Nagy & Tivadar Vida, <https://www.nature.com/articles/s41598-019-57378-8>

1. Golden, P. B. Some Notes on the Avars and Rouran. In *The Steppe Lands and the World beyond them. Studies in honor of Victor Spinei on his 70th birthday.* (eds. Curta, F. & Maleon, B.-P.) 43-66 (2013).

2. Pohl, W. *The Avars. A Steppe Empire in Central Europe, 567-822.* (Cornell University Press, 2018).

3. Sinor, D. *The Cambridge History of Early Inner Asia.* (Cambridge University Press, 1990).

4. Kardaras, G. *Byzantium and the Avars, 6th-9th Century AD. Political, Diplomatic and Cultural Relations. East Central and Eastern Europe in the Middle Ages, 450-1450, Volume 51.* (Brill, 2018).

5. Ligeti, L. *A pannóniai avarok nyelve.* *Magy. Nyelv* LXXXII, 129-151 (1986). [Google Scholar](#)

6. Bálint, C. *Die Archäologie der Steppe. Steppenvölker zwischen Volga und Donau vom 6. bis zum 10. Jahrhundert.* (1989).

7. Csiky, G. *Avar-age Polearms and Edged Weapons. Classification, Typology, Chronology and Technology. East-Central Europe in the Middle Ages, 450-1450. Vol. 34.* (Brill, 2015).

8. Tóth H. E. & Horváth, A. *Kunbábony. Das Grab eines Awarenkhagans.* (Museumsdirektion der Selbstverwaltung des Komitats Bács-Kiskun, 1992).

9. Haak, W. et al. Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 522, 207-211 (2015).

[ADS](#) [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

10. Damgaard, P. deB. et al. 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes. *Nature* 557, 369-374 (2018).

[ADS](#) [CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)

11. Alt, K. W. et al. Lombards on the move - An Integrative study of the migration period cemetery at Szólád, Hungary. *PLoS One* 9, e110793 (2014).

[ADS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

12. Amorim, C. E. G. et al. Understanding 6th-century barbarian social organization and migration through paleogenomics. *Nat. Commun.* 9, 3547 (2018).

[ADS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

13. Csősz, A. et al. Maternal genetic ancestry and legacy of 10th century AD Hungarians. *Sci. Rep.* 6, 33446 (2016).

[ADS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

14. Šebest, L. et al. Detection of mitochondrial haplogroups in a small Avar-Slavic population from the eighth-ninth century AD. *Am. J. Phys. Anthropol.* 165, 536-553 (2018).

[PubMed](#) [Google Scholar](#)

15. Vida, T. They asked to Be Settled in Pannonia... A Study on Integration and Acculturation - The Case of the Avars. in *Between Byzantium and the Steppe: Archaeological and Historical Studies in Honour of Csanád Bálint on the Occasion of His 70th Birthday* (eds. Bollók, Á., Csiky, G. & Vida, T.) 51-70 (MTA BTK Régészeti Intézet, 2016).

16. Tomka, P. Die Lehre der Bestattungsbräuche. *Antaeus Commun. ex Inst. Archaeol. Acad. Sci. Hungaricae* 29/30, 233-263 (2008).

[Google Scholar](#)

17. Derenko, M. et al. Y-chromosome haplogroup N dispersals from south Siberia to Europe. *J. Hum. Genet.* 52, 763-770 (2007).

[PubMed](#) [Google Scholar](#)

18. Ilumäe, A.-M. et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial Time-Resolved Phylogeography that Cuts across Language Families. *Am. J. Hum. Genet.* 99, 163-173 (2016).

[PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

19. Balinova, N. et al. Y-chromosomal analysis of clan structure of Kalmyks, the only European Mongol people, and their relationship to Oirat-Mongols of Inner Asia. *Eur. J. Hum. Genet.* 27(9), 1466-1474 (2019).

20. Allentoft, M. E. et al. Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature* 522, 167-172 (2015).

[ADS](#) [CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)

21. Cui, Y. et al. Y Chromosome analysis of prehistoric human populations in the West Liao River Valley, Northeast China. *BMC Evol. Biol.* 13, 216 (2013).

[PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

22. Crubézy, E. et al. Human evolution in Siberia: from frozen bodies to ancient DNA. *BMC Evol. Biol.* 10, 25 (2010).

[PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

23. Pakendorf, B. et al. Investigating the effects of prehistoric migrations in Siberia: genetic variation and the origins of Yakuts. *Hum. Genet.* 120, 334-353 (2006).

[CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)

24. Neparáczki, E. et al. Revising mtDNA haplotypes of the ancient Hungarian conquerors with next generation sequencing. *PLoS One* 12, 1-11 (2017).

[Google Scholar](#)

25. Neparáczki, E. et al. Mitogenomic data indicate admixture components of Central-Inner Asian and Srubnaya origin in the conquering Hungarians. *PLoS One* 13, e0205920 (2018).

[PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

26. Li, J. et al. The genome of an ancient Rouran individual reveals an important paternal lineage in the Donghu population. *Am. J. Phys. Anthropol.* 166, 895-905 (2018).

[PubMed](#) [Google Scholar](#)

27. Kradin, N. From tribal confederation to empire: the evolution of the Rouran society. *Acta Orient. Acad. Sci. Hungariae* 58, 149-169 (2005).

[Google Scholar](#)

28. Ochir, A. & Ankhbayar, B. Rouran grave of Talyn gurvan kherem. in Монголын эртний булш оршуулга. - Ancient Funeral Monuments of Mongolia III. Ulaanbaatar (eds. Eregzen, G.) 190-195 (2016).

29. Alekseev, A. Drevnyaya Yakutiya. Neolit i epokha bronzy (Ancient Yakutia: the Iron Age and the medieval epoch). (Izdatel'stvo Instituta Arkheologii i Etnografii, 1996).

30. Derenko, M., Denisova, G., Malyarchuk, B., Dambueva, I. & Bazarov, B. Mitogenomic diversity and differentiation of the Buryats. *J. Hum. Genet.* 63, 71-81 (2017).

[PubMed](#) [Google Scholar](#)

31. Yunusbayev, B. et al. The genetic legacy of the expansion of Turkic-speaking nomads across Eurasia. *PLOS Genet.* 11, e1005068 (2015).

[PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

32. Zheng, H.-X. et al. MtDNA genomes reveal a relaxation of selective constraints in low-BMI individuals in a Uyghur population. *Hum. Genet.* 136, 1353-1362 (2017).

[CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)

33. Rudelson, J. J. Oasis Identities. Uyghur Nationalism Along China's Silk Road. (Columbia University Press, 1998).

34. Lippold, S. et al. Human paternal and maternal demographic histories: insights from high-resolution Y chromosome and mtDNA sequences. *Investig. Genet.* 5, 13 (2014).

[PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

35. Mousavi, S. A. The Hazaras of Afghanistan: an historical, cultural, economic and political study. (Curzon, 1998).

36. Vida, T. Conflict and coexistence: the local population of the Carpathian Basin under Avar rule (6th to 7th century). in *The Other Europe in the Middle Ages: Avars, Bulgars, Khazars and Cumans.*



East Central and Eastern Europe in the Middle Ages, 450-1450, 2. (ed. Curta, F.) 13-46 (Brill, 2008).

37. Stark, S. Central and Inner Asian parallels to a find from Kunszentmiklós-Bábony (Kunbábony): Some thoughts on the Early Avar headdress. *Anc. Civilisations from Scythia to Sib.* 15, 287-305 (2009). [Google Scholar](#)

38. Yongzhi, C., Guodong, S. & Yan, M. The Results of the Excavation of the Yihe-Nur Cemetery in Zhengxiangbai Banner (2012-2014). *Silk Road* 14, 42-57 (2016).

[Google Scholar](#)

39. Lindholm, C. Kinship Structure and Political Authority: The Middle East and Central Asia. *Comp. Stud. Soc. Hist.* 28, 334-55 (1986).

[Google Scholar](#)

40. Khazanov, A. Nomads of the Eurasian Steppes in Historical Retrospective. in *Nomadic Pathways in Social Evolution.* (eds. Kradin, N. & Barfield, T. J.) 25-49. (African Books Collective, 2003).

41. Kradin, N. Ancient Steppe Nomad Societies. in *Oxford Research Encyclopedia of Asian History* (ed. Ludden, D.). <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780190277727.013.3> (2018).

42. Sneath, D. *The Headless State. Aristocratic Orders, Kinship Society, and Misrepresentations of Nomadic Inner Asia.* (Columbia University Press, 2007).

43. De Nicola, B. *Women in Mongol Iran. The Khatuns, 1206-1335.* (Edinburgh University Press, 2017).

44. Lipták, P. *Avars and Ancient Hungarians.* (1983).

45. Fóthi, E. Összehasonlító antropológiai vizsgálat a Kárpát-medence népeinek etnogeneziséhez. Embertani kapcsolatok a 6.-8. században az eurázsiai steppe és a Kárpát-medence között. *Móra Ferenc Múzeum Évkönyve IV,* 497-515 (1998).

[Google Scholar](#)

46. Lipson, M. et al. Parallel paleogenomic transects reveal complex genetic history of early European farmers. *Nature* 551, 368-372 (2017).

[ADS](#) [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

47. Dabney, J. et al. Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments. *Proc Natl Acad Sci USA* 110, 15758-63 (2013).

[ADS](#) [CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)

48. Rohland, N., Harney, E., Mallick, S., Nordenfelt, S. & Reich, D. Partial uracil - DNA - glycosylase treatment for screening of ancient DNA. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370, 20130624 (2015).

[PubMed](#) [Google Scholar](#)

49. Meyer, M. & Kircher, M. Illumina sequencing library preparation for highly multiplexed target capture and sequencing. *Cold Spring Harb. Protoc.* 2010(6):pdb.prot5448. (2010)

50. Fu, Q. et al. DNA analysis of an early modern human from Tianyuan Cave, China. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 2223 LP-2227 (2013).

[ADS](#) [Google Scholar](#)

51. Martin, M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.journal* 17, 10 (2011).

[Google Scholar](#)

52. Li, H. & Durbin, R. Fast and accurate long-read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics* 26, 589-595 (2010).

[PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

53. Li, H. et al. The Sequence Alignment/Map format and SAMtools. *Bioinformatics* 25, 2078-2079 (2009).

[PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

54. McKenna, A. et al. The genome analysis toolkit: A MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. *Genome Res.* 20, 1297-1303 (2010).

[CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

55. Andrews, R. M. et al. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nat. Genet.* 23, 147 (1999).

[CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)

56. Behar, D. M. et al. A ‘Copernican’ reassessment of the human mitochondrial DNA tree from its root. *Am. J. Hum. Genet.* 90, 675-84 (2012).

[CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

57. van Oven, M. & Kayser, M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Hum. Mutat.* 30, E386-94 (2009).

[PubMed](#) [Google Scholar](#)

58. Ralf, A., Montiel González, D., Zhong, K. & Kayser, M. Yleaf: Software for Human Y-Chromosomal Haplogroup Inference from Next-Generation Sequencing Data. *Mol. Biol. Evol.* 35, 1291-1294 (2018).

[CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)

59. Gouy, M., Guindon, S. & Gascuel, O. SeaView version 4: A multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Mol. Biol. Evol.* 27, 221-224 (2010).

[CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)

60. Nei, M. *Molecular Evolutionary Genetics*. (Columbia Univ. Press, 1987).

61. Excoffier, L. & Lischer, H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 564-567 (2010).

[PubMed](#) [Google Scholar](#)

62. Tamura, K. & Nei, M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 10, 512-26 (1993).

[CAS](#) [Google Scholar](#)

63. Slatkin, M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139, 457-62 (1995).

[CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)

64. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/> (2017).

65. Ward, J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function. J. Am. Stat. Assoc. 58, 236-244 (1963).

[MathSciNet](#) [Google Scholar](#)

66. Felsenstein, J. PHYLIP - Phylogeny Inference Package (Version 3.2). Cladistics 5, 164-166 (1989).

[Google Scholar](#)

67. Zhivotovsky, L. A. et al. The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time. Am. J. Hum. Genet. 74, 50-61 (2004).

