

На правах рукописи

ЖУР КРИСТИНА ВАЛЕРЬЕВНА

**АНАЛИЗ ДРЕВНЕЙ ДНК ЕДИНИЧНЫХ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ОБРАЗЦОВ КАК
ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ ОСНОВА ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ ИСТОРИЧЕСКИХ ГИПОТЕЗ**

1.5.7 Генетика

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2025

Работа выполнена в Федеральном государственном учреждении «Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» Российской академии наук»

Научный руководитель:

ПРОХОРЧУК Егор Борисович

доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией геномики и эпигеномики позвоночных Федерального государственного учреждения «Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» Российской академии наук», г. Москва

Официальные оппоненты:

ХУСНУТДИНОВА Эльза Камилевна

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, научный руководитель Института биохимии и генетики – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, г. Уфа

КУСЛИЙ Мария Александровна,

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории разнообразия и эволюции геномов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт молекулярной и клеточной биологии Сибирского отделения Российской академии наук, г. Новосибирск

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Защита состоится «__» _____ 20__ г. в __ часов на заседании диссертационного совета 24.1.088.01 (Д 002.214.01) в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук по адресу: 119991, Москва, ГСП -1, ул. Губкина, 3. Тел: (499) 135-62-13, факс: (499) 132-89-62, e-mail: dissovet@vigg.ru. С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института www.vigg.ru, тел. 8-499-135-14-31.

Автореферат разослан «__» _____ 2025 года.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук

Горячева И. И.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности проблемы. Стремительное развитие высокопроизводительных методов полногеномного секвенирования открыло беспрецедентные возможности для изучения древней ДНК (дДНК), позволив отслеживать миграции людей в прошлом, фиксировать случаи замещения популяций, уточнять траектории формирования современных этносов, изучать возбудителей инфекций у древних людей, исследовать эпигенетические модификации их геномов и многое другое (Zhur и др. 2023; Weyrich и др. 2017; Jensen и др. 2019; Gokhman и др. 2019). Исследование дДНК представляет собой эффективный инструмент для подтверждения и уточнения археологических и исторических гипотез, кроме того, это зачастую единственный способ объективно обосновать бездоказательность экстремистских теорий о превосходстве одних народов над другими, что придает данному направлению стратегическое значение. Российская Федерация располагает уникальным археологическим материалом, который имеет важное значение в контексте всемирной палеогенетической реконструкции. К сожалению, значительная часть образцов с территории нашей страны до недавнего времени исследовалась в зарубежных лабораториях, что не способствовало развитию палеогенетики в стране и ограничивало участие российских исследователей в полноценной интерпретации полученных результатов. Как следствие, в данной области не сформировалось развитой научной школы, а большинство палеогенетических исследований ограничиваются фрагментарными подходами: анализом последовательностей митохондриальной и Y-хромосомной ДНК, в то время как методы анализа аутосомных данных (PCA, ADMIXTURE, F-статистики, qpAdm, IBD-анализ) остаются практически не внедрёнными из-за дефицита специалистов в области популяционной генетики и статистики. Дополнительной методологической проблемой является применение нестандартизированных протоколов при работе с дДНК, что существенно ограничивает воспроизводимость и сопоставимость получаемых результатов, и, как следствие, приводит к снижению доверия к таким данным в научном обществе.

Таким образом, актуальной задачей является разработка, оптимизация, систематизация методологических подходов к исследованию дДНК – от этапа пробоподготовки образцов для секвенирования до последующей обработки прочитанных нуклеотидных последовательностей с применением специализированных статистических инструментов (PCA, ADMIXTURE, F-статистик, qpAdm, IBD и др.), которые позволяют получить всестороннюю характеристику уникальных единичных образцов ДНК древнего человека. Особую значимость приобретает внедрение разработанных методических

подходов при проведении палеогенетических исследований уникального археологического материала, происходящего с территории нашей страны и относящегося к важным культурно-историческим эпохам. К таким уникальным материалам относятся костные останки двух древних людей: представителя правящего рода Рюриковичей и человека эпохи энеолита, ассоциированного с культурой Дарквети-Мешоко, одной из самых ранних известных земледельческих общин на Северном Кавказе. Применение адаптированных для работы с дДНК методик создаст основу для корректного проведения палеогенетических исследований, обеспечит высокую воспроизводимость и достоверность получаемых данных. Важным результатом станет укрепление технологической независимости и повышения международного престижа российской науки в области палеогенетических исследований, что будет способствовать полноправному участию российских специалистов в исследовании древних образцов с территории Российской Федерации и в формировании глобальных научных представлений о прошлом человечества.

Цель и задачи исследования.

Цель работы - реконструкция геномов двух уникальных древних индивидов, принадлежащих к различным археологическим эпохам, с применением разработанных системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования и аналитического маршрута обработки полученных данных для оценки исторической обоснованности построенных на их основе гипотез.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести реконструкцию генетического профиля древнего индивида, предположительно принадлежащего к династии Рюриковичей, на основе данных секвенирования дДНК, полученных с применением разработанных системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования и аналитического маршрута обработки и интерпретации полученных данных.

2. Провести реконструкцию генетического профиля индивида, ассоциированного с археологической культурой Дарквети-Мешоко эпохи позднего энеолита Западного Кавказа, на основе данных секвенирования дДНК, полученных с использованием разработанных системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования и аналитического маршрута обработки и интерпретации полученных данных.

3. Оценить историческую обоснованность гипотез, построенных на основании данных, полученных в результате реконструкции геномов древнего представителя рода Рюриковичей и индивида, ассоциированного с археологической культурой Дарквети-Мешоко.

4. Определить влияние постмортального дезаминирования дДНК на достоверность реконструкции генотипов древних индивидов.

Научная новизна, теоретическая и практическая значимость исследования. В работе впервые в мире реконструирован древний геном представителя княжеского рода Рюриковичей, великого князя Владимирского, Дмитрия Александровича, сына великого князя Александра Ярославича Невского. Полученные научные данные о происхождении князя Дмитрия Александровича могут быть использованы генетиками, историками, археологами и другими смежными специалистами для дальнейшего изучения генетической истории средневековой Руси и ее знати, для проверки достоверности летописных сведений и уточнения генеалогических связей внутри династии, а также для выявления междинастических и межрегиональных связей.

В диссертации выполнен палеогенетический анализ уникального образца дДНК представителя Дарквети-Мешоковской культуры эпохи энеолита (ок. 5000–3500/3300 гг. до н. э.) из Нальчикского коллективного могильника на Северном Кавказе, являющегося самым ранним из известных погребальных памятников в этом регионе. Реконструкция генетического профиля древнего населения Северного Кавказа в исследуемый хронологический период позволила выдвинуть обоснованную гипотезу о возможных маршрутах распространения производящего хозяйства в Восточноевропейскую степь. Результаты исследования уникального генома древнего представителя Дарквети-Мешоковской культуры имеют значение в контексте дискуссий о происхождении и раннем распространении индоевропейских языков и могут быть использованы историками, археологами и палеогенетиками для дальнейшей реконструкции историко-демографических процессов Кавказского региона.

В работе впервые продемонстрировано влияние постмортального дезаминирования дДНК на достоверность реконструкции генотипов древних индивидов и надежность результатов популяционно-генетического анализа. В исследовании представлена система лабораторной пробоподготовки ДНК для высокопроизводительного секвенирования, разработанная с целью повышения эффективности палеогенетических исследований образцов древней ДНК. Предложена оптимальная последовательность (аналитический маршрут анализа и интерпретации данных секвенирования дДНК) применения статистических инструментов обработки данных, полученных в результате секвенирования древних геномов, в котором последовательное использование комплементарных статистических подходов (PCA, ADMIXTURE, F-статистики, qpAdm, IBD-анализ и др.)

позволяет получить комплексную характеристику уникальных единичных образцов ДНК древнего человека.

Результаты исследования могут стать ценным ресурсом для научных коллективов целью которых является комплексное изучение археологических находок с интеграцией археологических, антропологических, исторических и палеогенетических данных. Применение разработанной системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования и аналитического маршрута обработки и интерпретации полученных данных обеспечит технологическую самостоятельность в области палеогенетических исследований в России, повысит надёжность и воспроизводимость результатов и предоставит возможность отечественным исследователям участвовать в интерпретации полученных данных наравне с зарубежными коллегами, а не только предоставлять археологический материал.

Методология и методы исследования. Определение последовательности дДНК осуществлялось с помощью высокопроизводительного секвенирования нового поколения. Используемые в работе методики для работы с дДНК, а также инструменты анализа данных, широко применяются в данной области исследований и соответствуют общепризнанным международным стандартам, что обеспечивает достоверность и воспроизводимость полученных результатов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Впервые реконструирован геномный профиль древнего представителя рода Рюриковичей, отождествляемого с великим князем Дмитрием Александровичем, в котором выявлены три основных генетических компонента: (I) раннесредневековый европейский, (II) компонент, связанный с кочевыми народами евразийских степей, и (III) древний восточно-евразийский компонент.

2. Совокупность геномных данных современных и древних представителей рода Рюриковичей свидетельствует о том, что их род, со времени великого князя Ярослава Мудрого, характеризуется носительством N1a-гаплогруппы Y-хромосомы.

3. Реконструирован генетический профиль представителя Дарквети-Мешоковской культуры эпохи энеолита из Нальчикского коллективного могильника на Северном Кавказе, в геноме которого выявлено сочетание трех основных генетических компонентов: (I) кавказских охотников-собирателей, (II) восточных охотников-собирателей европейской степи, и (III) ранних земледельцев Западной Азии.

4. Палеогенетический анализ выявил наличие родственных связей между человеком из Нальчикского могильника и представителями энеолитической Хвалынской культуры

среднего Поволжья, что впервые позволило выдвинуть гипотезу о распространении главных хозяйственных атрибутов неолитического образа жизни из Западной Азии через Кавказ в степи Восточной Европы.

5. Постмортальное дезаминирование молекул дДНК оказывает существенное влияние на достоверность реконструкции генотипов древних индивидов и может искажать результаты популяционно-генетического анализа. Предложены подходы к минимизации этих искажений, что позволяет повысить надежность результатов палеогенетических исследований.

Личный вклад автора. Все лабораторные исследования, разработка методики пробоподготовки дДНК для секвенирования, а также интерпретация полученных результатов и формулировка гипотез были выполнены автором самостоятельно на всех этапах работы. Секвенирование образцов осуществлено в ФИЦ Биотехнологии Российской академии наук (Институт биоинженерии им. К. Г. Скрябина). Аналитический маршрут интерпретации данных секвенирования дДНК разработан соискателем при консультативной поддержке научного руководителя. Первичный биоинформатический анализ данных секвенирования был выполнен к.б.н. Шарко Ф. С. Все публикации по теме диссертации подготовлены с непосредственным участием автора с его ведущим вкладом в формулировку основных научных результатов. Диссертация выполнена и оформлена соискателем самостоятельно.

Степень достоверности и апробация результатов. Полученные результаты являются достоверными, научные положения и выводы обоснованными и согласуются с современными литературными данными. Материалы диссертационной работы были представлены на VIII Ежегодной научной конференции Федерального исследовательского центра «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН (Москва, 2022), международном научном форуме FIT-M (Москва, 2022), международной научно-практической конференции «Молекулярная диагностика» (Москва, 2023), XI Ежегодной научной конференции Федерального исследовательского центра «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН (Москва, 2025), а также на Европейской конференции по генетике человека (Вена, 2022).

Публикации. Результаты исследования представлены в 6 научных публикациях, в том числе в 3 статьях в рецензируемых научных изданиях из перечня ВАК, а также в 5 тезисах и 1 монографии.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 220 страницах машинописного текста и включает 25 таблиц в тексте и 9 в Приложениях, и 43 рисунка. Работа разделена на четыре части, каждая из которых посвящена своему объекту исследования. Первая часть – разработка системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования. Вторая часть – исследование влияния

постмортального дезаминирования дДНК на реконструкцию генотипов древних людей и надежность результатов популяционно-генетического анализа. Третья часть – реконструкция генетического облика представителя правящего рода средневековой Руси с применением разработанных системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования и аналитического маршрута анализа и интерпретации полученных данных. Четвертая часть – реконструкция генетического облика представителя культуры Дарквети-Мешоко из Нальчикского коллективного энеолитического могильника на Северном Кавказе. Каждая часть содержит краткий обзор литературы, описание материалов и методов, результаты и их обсуждение. Общая структурная часть работы включает введение, заключение, выводы и список цитируемой литературы, содержащего 102 ссылки.

Благодарности. Автор выражает большую благодарность своему научному руководителю Е. Б. Прохорчуку за ценные научные советы, внимание к работе и поддержку на всех этапах исследования, а также за вдохновляющий пример научной добросовестности и профессионализма. Особая признательность В. А. Трифонову за предоставленные костные образцы из Нальчикского могильника, одного из ключевых погребальных памятников Северного Кавказа. Глубокая благодарность Н. А. Макарову, М. В. Добровольской и В. В. Седову за предоставленные костные останки князя Дмитрия Александровича, что позволило включить в исследование столь значимый исторический материал. Искренне благодарю указанных специалистов за ценные замечания и заинтересованное обсуждение полученных результатов, а также за профессиональную поддержку на всех этапах исследования. Отдельная благодарность А. Н. Сеслаину, В. Г. Волкову и Н. Г. Максимову, руководителям международного научно-исследовательского проекта «Рюриковичи. Геном русских князей», за предоставленные результаты генетического тестирования предполагаемых современных Рюриковичей. Автор выражает благодарность всем коллегам и сотрудникам лабораторий, чья работа и участие способствовали реализации этого исследования, а также особые слова благодарности своей семье, чья поддержка стала основой для успешного завершения данной работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. РАЗРАБОТКА СИСТЕМЫ ЛАБОРАТОРНОЙ ПРОБОПОДГОТОВКИ ДРЕВНЕЙ ДНК ДЛЯ ВЫСОКОПРОИЗВОДИТЕЛЬНОГО СЕКВЕНИРОВАНИЯ

В данном разделе представлена система лабораторной подготовки древних образцов для высокопроизводительного секвенирования, разработанная в рамках настоящего исследования. Предложенная система обеспечивает комплексный подход к работе с древними образцами, сочетает контроль качества, снижение вероятности возникновения

артефактов и гибкость в выборе стратегии отбора целевых однонуклеотидных полиморфизмов (ОНП) в зависимости от целей исследования. Система лабораторной подготовки древних образцов для высокопроизводительного секвенирования включает в себя собственную методику приготовления библиотек дДНК. Методика представляет собой усовершенствованную версию коммерческого протокола, основанного на конвертации одноцепочечных ДНК-фрагментов, что позволяет сохранить значительно больше древних уникальных молекул, в отличие от протоколов, ориентированных на двухцепочечную ДНК. Основным отличием методики является применение устойчивой к урацилам ДНК-полимеразы, что позволяет сохранить характерные для дДНК признаки аутентичности. В методике не применяются биотинилированные адаптеры, что обеспечивает совместимость с известными системами гибридизационного обогащения по интересующим областям генома и позволяет существенно снизить стоимость секвенирования дДНК, учитывая высокий уровень контаминации древних образцов (до 99%). Разработанная методика позволяет подготовить библиотеки дДНК к секвенированию в течение нескольких часов, что существенно экономит время исследователя и определяет эффективность и масштабируемость данного этапа.

Для демонстрации эффективности разработанной методики приготовления библиотек был использован тестовый образец дДНК с идентификационным номером J2 (эталонный образец эпохи Бронзы из коллекции лаборатории), характеризующийся очень хорошей сохранностью и, соответственно, высоким содержанием эндогенной ДНК. Из данного экстракта ДНК было приготовлено четыре библиотеки: библиотека J2 создана в соответствии с инструкцией к набору BioDynamⁱ, SJ2_8 - получена по стандартному протоколу к набору Accel-NGS 1S Plus DNA Library Kit, SKJ2_8 - подготовлена в соответствии с разработанной методикой. Библиотека SKJ2m приготовлена по аналогии с образцом SKJ2_8, с тем отличием, что дДНК была выделена из той костной пудры, но методом магнитной сепарации. Полученные результаты тестового секвенирования всех четырех типов библиотек (Таблица 1) подтверждают, что применение разработанной методики (библиотеки с идентификационными номерами SKJ2_8 и SKJ2m) обеспечивает максимальную сохранность дДНК, что выражается в повышенной доле уникальных прочтений, выровненных на геном человека (эндогенность образца) и наличии характерного паттерна повреждений - высокой частоты замен С>Т на 5'-конце молекул ДНК.

В работе подробно описаны ключевые принципы, которые следует учитывать при выборе протокола приготовления библиотек дДНК для высокопроизводительного секвенирования. Специалисты в области палеогенетики могут использовать предложенную методику либо адаптировать по аналогии свои собственные протоколы или протоколы

коммерческих наборов реагентов для приготовления библиотек, основанных на конвертации одноцепочечных фрагментов ДНК, что позволяет не зависеть от использования конкретного коммерческого набора.

Таблица 1 – Результаты тестового секвенирования библиотек дДНК

Номер библиотеки ДНК	Количество входных прочтений	Количество прочтений после фильтрации	Количество выровненных на hg19 прочтений	Эндогенная ДНК, %	C>T замены, %
J2	1798874	1 228 203	233 586	19,02	15
SJ2_8	1451761	1 439 419	442 848	30,77	<10
SKJ2_8	1462980	1 444 897	489 939	33,91	25
SKJ2m	1120371	1 112 186	406 981	36,59	30

ГЛАВА 2. ВЛИЯНИЕ ПОСТМОРТАЛЬНОГО ДЕЗАМИНИРОВАНИЯ ДРЕВНЕЙ ДНК НА ДОСТОВЕРНОСТЬ РЕКОНСТРУКЦИИ ГЕНОТИПОВ ДРЕВНИХ ИНДИВИДОВ

Для проверки предположения о влиянии постмортального дезаминирования дДНК на достоверность реконструкции генотипов древних индивидов и надежность популяционно-генетических выводов было проведено сравнение результатов, полученных при обработке данных секвенирования библиотек, созданных из одного и того же экстракта дДНК, но подготовленных с использованием различных подходов к отбору целевых ОНП. Для подготовки всех типов библиотек использовали образец дДНК с идентификационным номером KLD, выделенный из костных останков представителя майкопско-новосвободненской культуры. Геном этого древнего человека ранее был опубликован (идентификационный номер I6268) командой Дэвида Райха (Wang и др. 2019), чем и обусловлен его выбор для данной части работ. Авторы исследования перед приготовлением библиотек для секвенирования предварительно обрабатывали дДНК смесью ферментов урацил-ДНК-гликозилазы (УДГ) и эндонуклеазы VIII, а для последующего целевого обогащения по интересующим регионам генома использовали набор реагентов производства Agilent. Наличие ранее опубликованных метрик, полученных в результате секвенирования образца I6268, позволяет дополнительно сравнить влияние выбранной авторами стратегии отбора целевых ОНП на результаты популяционно-генетического анализа. Для образца KLD_SG была использована стратегия шотган-секвенирования с произвольным охватом всего генома, для KLD_CAP - выполнено целевое обогащение интересующих участков генома с использованием реагентов MyBaits Expert Human Affinities Prime Plus Kit (Daicel Arbor Biosciences), для KLD_UDG также было выполнено обогащение с использованием реагентов MyBaits Expert Human Affinities Prime Plus Kit, однако на этапе подготовки библиотеки был использован экстракт ДНК, предварительно обработанный смесью ферментов УДГ и эндонуклеазы VIII, что позволяет устранить характерные постмортальные

повреждения, типичные для дДНК. Результаты секвенирования геномных библиотек, приготовленных с использованием указанных подходов, а также результаты секвенирования образца I6268 представлены в таблице 2.

Таблица 2 - Результаты секвенирования библиотек дДНК

Номер библиотеки ДНК	Количество входных прочтений, тыс	Количество прочтений после фильтрации, тыс	Количество прочтений, выровненных на геном человека, тыс	Количество прочтений после удаления ПЦР дубликатов, тыс	Среднее покрытие генома	Эндогенная ДНК, без учета ПЦР-дубликатов, %	Количество ОНП из панели 1240к
KLD_SG	1 473 546	1 469 259	65 025	46 813	x1,17	3,18	321229
KLD_CAP	100 874	100 870	85 406	3 865	x0,09	3,83	615991
KLD_UDG	58 364	58 329	52 565	4 392	x0,08	7,53	690148
I6268	*	*	*	1 091	x0,81	4,02	372480

Примечание: метрики, которые не приведены в статье (Wang и др. 2019), обозначены *.

На Рисунке 1 представлены паттерны постмортальных повреждений для библиотеки, приготовленной из дДНК без предварительной обработки смесью ферментов УДГ и эндонуклеазы VIII (А), и библиотеки с соответствующей обработкой (Б). Из графика видно, что образец без ферментативной обработки характеризуется высокой частотой переходов С в Т на 5'-конце молекул ДНК, в то время как в теле фрагмента частота замен составляет ориентировочно 5%.

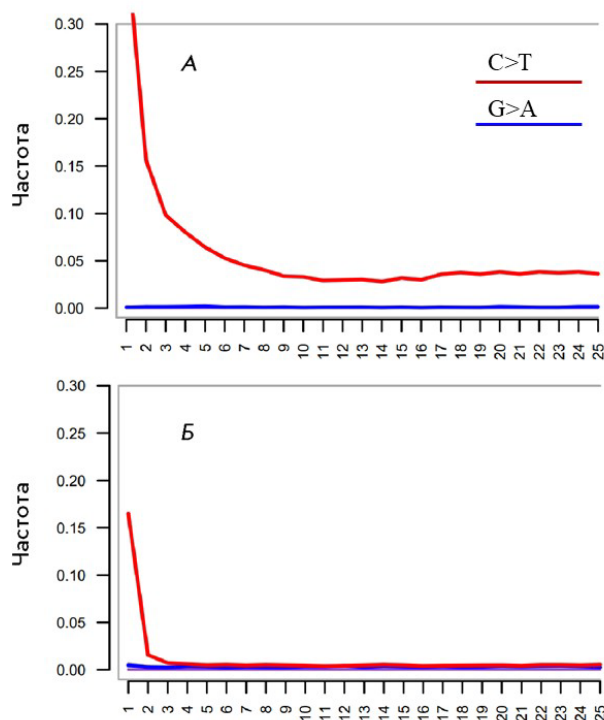


Рисунок 1 - Графики частоты замен С>Т на 5'-концах фрагментов ДНК для библиотек приготовленных А) без обработки дДНК смесью ферментов УДГ и эндонуклеазы VIII, Б) – с обработкой смесью ферментов УДГ и эндонуклеазы VIII.

Переходы С>Т возникают в результате постмортальных повреждений дДНК и влияют на качество секвенирования и эффективность выравнивания прочтений на референсный геном, в результате чего могут существенно искажать результаты последующего популяционно-генетического анализа и их интерпретацию. Связано это в первую очередь с тем, что исследование генетической структуры популяций основано на формальном предположении о существовании так называемых «предковых популяций», из которых произошли изучаемые группы. Эти «предковые популяции» являются математической абстракцией и характеризуются определенными частотами аллелей, и по их вкладу в анализируемые реальные образцы создаются компактные визуальные сводки, иллюстрирующие структуру популяции в выборке. Следовательно, наличие ложных замен может существенно повлиять на результаты популяционно-генетического анализа.

На Рисунке 2А представлены результаты ADMIXTURE-анализа для библиотек дДНК, приготовленных с использованием различных методологических подходов. В библиотеках KLD_CAP и KLD_SG, в процессе подготовки которых не проводилась ферментативная обработка ДНК, отчетливо выделяются дополнительные компоненты в виде «зеленой» и «фиолетовой» составляющей.



Рисунок 2 - Результаты ADMIXTURE-анализа (K = 7), (А) выполненного на основе полной панели ОНП 1240К; (Б) выполненного с использованием только трансверсий.

Учитывая идентичность дДНК, используемой для приготовления всех четырех библиотек, выдвинута гипотеза о влиянии постмортальных модификаций дДНК на результаты ADMIXTURE-анализа. При исключении из анализа ОНП, относящихся к транзициям (С>Т и G>А), результаты ADMIXTURE-анализа образцов, подготовленных без использования ферментативной обработки, стали сопоставимыми с результатами, полученными на образцах, подвергнутых указанной обработке (Рисунок 2Б). ADMIXTURE-

анализ, выполненный на трансверсиях позволил избавиться от ложных компонент, которые при интерпретации могли привести к несуществовавшим историческим популяционным событиям. Тем не менее, необходимо с осторожностью использовать такой подход, поскольку снижение общего количества ОНП за счет удаления транзиций может повлиять на достоверность результатов.

Влияние выбранной стратегии отбора целевых ОНП на результаты анализа главных компонент (РСА) представлены на Рисунке 3. Представлены результаты анализа при использовании всех ОНП и с использованием только трансверсий. С целью упрощения восприятия все древние образцы были окрашены в светло-серый цвет за исключением четырех исследуемых нами библиотек. При исключении транзиций из анализа согласованность между тестируемыми образцами увеличивается, что проявляется в их более компактной группировке на РСА-графиках. Тем не менее, не наблюдается полного совпадения ни для одной пары библиотек по координатам в плоскости PC1-PC2.

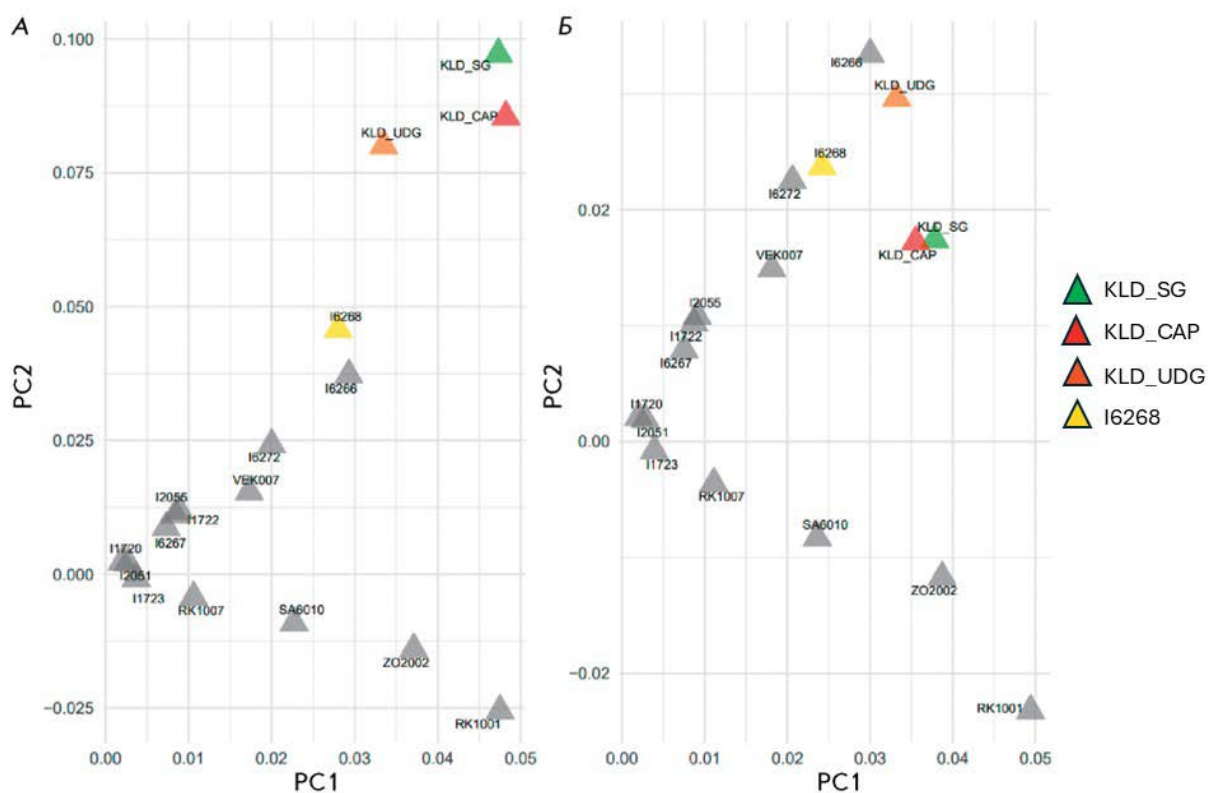


Рисунок 3 - Результаты анализа главных компонент (РСА) А) анализ с использованием всех ОНП; Б) анализ с использованием только трансверсий.

На следующем этапе была проведена оценка влияния выбора стратегии отбора целевых ОНП на результаты, полученные с применением F_4 -статистики в конфигурации $F_4(\text{Wang_3}, Y; X, \text{Yoruba})$, где популяция Wang_3 включает три ранее опубликованных образца (I6267, I6266 и I6272), относящихся к новосвободненской культуре (Wang и др.

2019), с которой также ассоциирован исследуемый нами образец KLD (I6268). В качестве популяции Y поочередно использовались тестируемые библиотеки дДНК. В качестве популяций X были отобраны древние образцы с прилегающих территорий, в основном синхронные по времени с исследуемым нами образцом. В качестве аутгруппы (обозначается как «Outgroup») использовали современную африканскую популяцию Yoruba. Значения F_4 -статистики для всех четырех библиотек, рассчитанные с использованием полного набора ОНП или только трансверсий представлены на Рисунке 4.

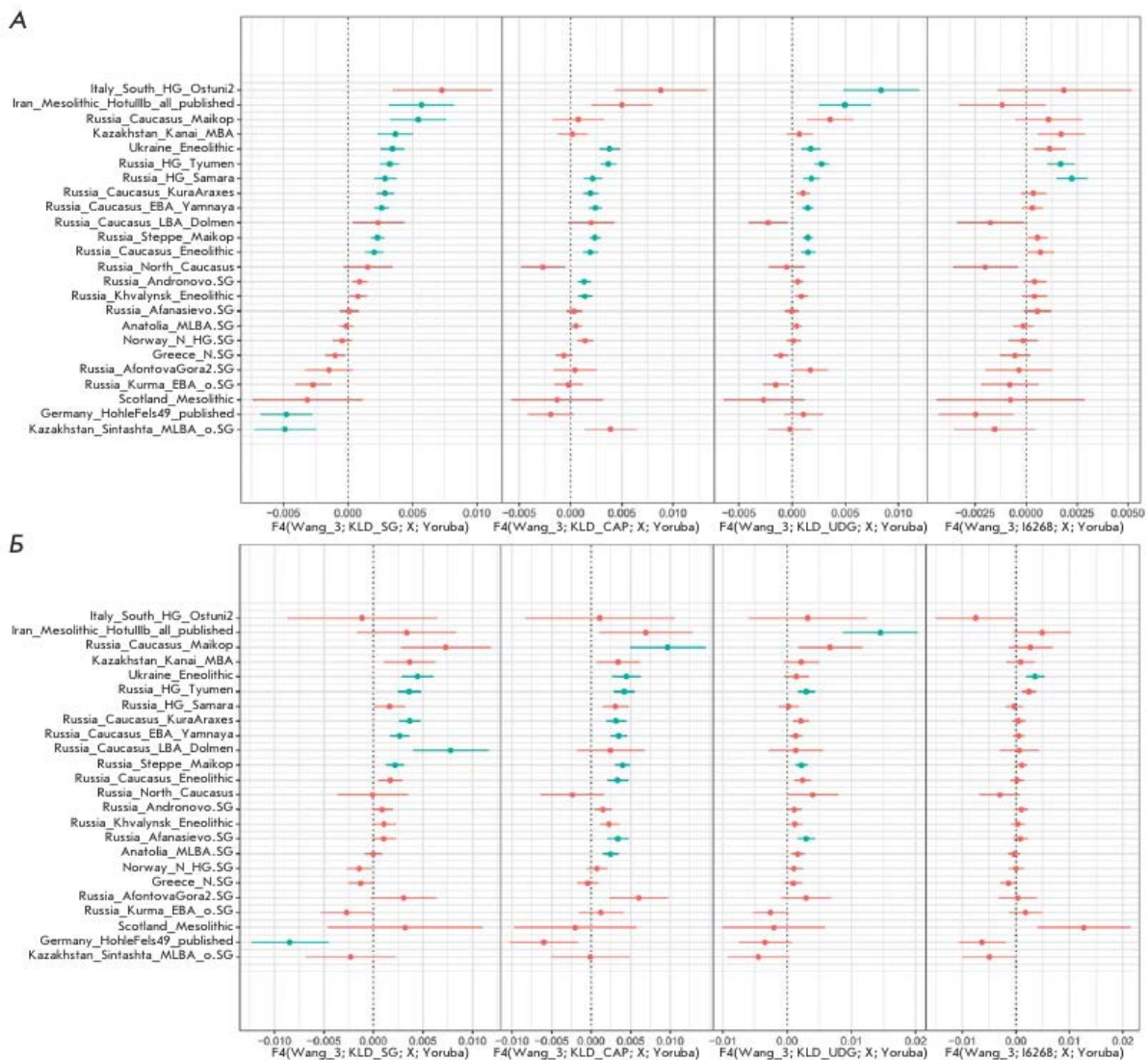


Рисунок 4 - Значения F_4 -статистики в конфигурации $F_4(\text{Wang}_3, Y; X, \text{Yoruba})$ А) рассчитанные с использованием всех ОНП; Б) рассчитанные только на трансверсиях. Синим цветом обозначены статистически достоверные метрики ($|z| > 2$).

Популяции X отсортированы по убыванию значения F_4 -статистики при использовании образца KLD_SG в качестве Y. Положительное значение F_4 -статистики указывает на больший вклад популяции X в формирование группы Wang_3, тогда как отрицательное значение свидетельствует о более тесной генетической связи популяции X с

тестируемым образцом Y. Учитывая, что все четыре библиотеки приготовлены из ДНК, принадлежащей одному древнему человеку, а также тот факт, что группа Wang_3 и тестируемый образец принадлежат к одной археологической культуре, то ожидалось значения статистики близкие к нулю во всех конфигурациях, что было бы свидетельством отсутствия статистически значимых генетических различий между группой Wang_3 и тестируемым образцом. В том случае, если исследуемый нами образец действительно генетически отличается от других представителей своей культуры, то направления таких отличий должны быть схожими для всех четырех библиотек. Согласно полученным результатам, мы наблюдаем явные различия в количестве достоверных значений для различных типов библиотек дДНК, как при использовании полного набора ОНП, так и при расчётах статистик только на трансверсиях. Тем не менее, во всех случаях сохраняется направление потока генов. Наиболее приближенные к нашим ожидания значения F_4 -статистики получены для библиотек ДНК KLD_UDG и I6268 после фильтрации транзиций, которые были приготовлены из дДНК, обработанной смесью ферментов УДГ и эндонуклеазы VIII с применением целевого обогащения по интересующим регионам генома.

Полученные данные показывают, что достоверность результатов современных методов популяционно-генетического анализа определяется не только глубиной секвенирования, равномерностью покрытия генома и случайностью выбора аллельного варианта при псевдогаплоидности, но также зависит от применяемых протоколов пробоподготовки дДНК (в частности, от наличия или отсутствия обработки ДНК смесью ферментов УДГ и эндонуклеазы VIII), а также от выбранной стратегии отбора целевых ОНП и используемой системы обогащения по интересующим областям генома. Искажения результатов статистической обработки, вызванные различиями в пробоподготовке, могут привести к некорректным выводам о генетических связях между популяциями. Оптимальной стратегией пробоподготовки в контексте анализа ДНК древнего человека следует считать использование таргетного обогащения с предварительной обработкой ДНК смесью ферментов УДГ и эндонуклеазы VIII. Ферментативная обработка позволяет минимизировать влияние постмортальных химических модификаций, а использование таргетного обогащения существенно снижает затраты ресурсов на проведение секвенирования, максимально сохраняя информацию об информативных ОНП.

ГЛАВА 3. РЕКОНСТРУКЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПРОФИЛЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЯ ПРАВЯЩЕГО РОДА СРЕДНЕВЕКОВОЙ РУСИ

Разработанные методика лабораторной пробоподготовки дДНК к секвенированию и аналитический маршрут обработки и анализа полученных данных были применены для

решения актуальных задач отечественной истории и археологии. В данном разделе представлены результаты палеогенетического исследования образца дДНК (идентификационный номер NEV2.3), принадлежащего князю Дмитрию Александровичу, сыну князя Александра Ярославича Невского. До проведения данного исследования происхождение представителей правящего рода Рюриковичей был достоверно неизвестно. В результате высокопроизводительного секвенирования образца NEV2.3 суммарно было сгенерировано более 15 млн прочтений, определены 532154 однонуклеотидных полиморфизма, установлено, что образец принадлежит мужчине с митохондриальной гаплогруппой F1b и гаплогруппой N1a Y-хромосомы.

Анализ последовательностей Y-хромосомы князя Дмитрия Александровича, более поздних представителей (как средневековых, так и современных) рода Рюриковичей, а также всех имеющихся в базе данных древних образцов (AADR, Allen Ancient DNA Resource) с гаплогруппой N1a установил, что большинство ныне живущих потомков по прямой мужской линии легендарного князя Рюрика, имеющие гаплогруппу N1a, обладают максимально похожими вариантами Y-хромосомы как между собой, так и с Y-хромосомой князя Дмитрия Александровича (Рисунок 5). Полученные данные свидетельствует о том, что их род, начиная по крайней мере со времени великого князя Ярослава Мудрого, характеризуется носительством гаплогруппы N1a Y-хромосомы.

С помощью метода ADMIXTURE был проведен анализ генетического происхождения князя Дмитрия Александровича (Рисунок 6). При количестве предковых компонентов $K=6$, большая часть генома князя представлена анатолийским неолитом (обозначен зеленым цветом на Рисунке 6) и генетическим профилем западноевропейских охотников-собирателей (обозначен коричневым цветом). Сходная пропорция обозначенных генетических компонентов также была выявлена у «викингов» - представителей раннесредневекового населения востока Скандинавии (Margaryan и др. 2020), что может свидетельствовать в пользу версии о «варяжском» происхождении княжеского рода. Стоит отметить наличие в геноме князя Дмитрия Александровича в существенном количестве дополнительного восточно-евразийского компонента (обозначенного синим цветом), отсутствующего в таком количестве у подавляющего большинства «викингов». Обозначенный компонент максимально выражен у представителей коренного народа Сибири, финно-угорского народа Манси, представителей коренного народа Хань в Китае, а также у элиты авар из Дунайско-Тисского междуречья (Gnecchi-Ruscone и др. 2022).

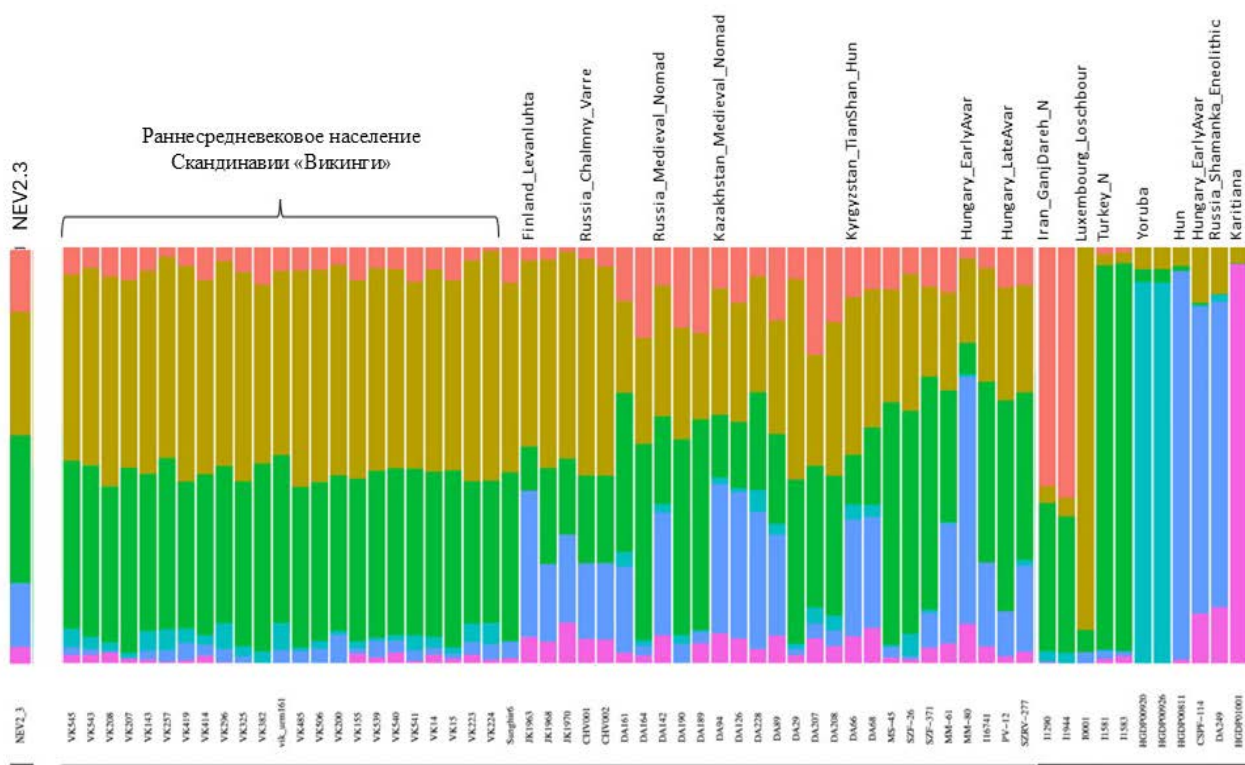


Рисунок 6 - Результаты ADMIXTURE-анализа (K=6) генома князя Дмитрия Александровича.

Учитывая принадлежность митохондриальной гаплогруппы F1b князя Дмитрия Александровича к восточно-евразийскому кластеру, а также присутствие существенного количества восточного компонента в его геноме, следует сделать вывод о том, что восточный генетический вклад мог быть получен и по мужской, и по женской линиям, что согласуется с данными о древних миграционных процессах из Сибири на север Европы, а также с перемещением населения по евразийскому степному коридору в период 1 тыс. до н. э. – 1 тыс. н. э.

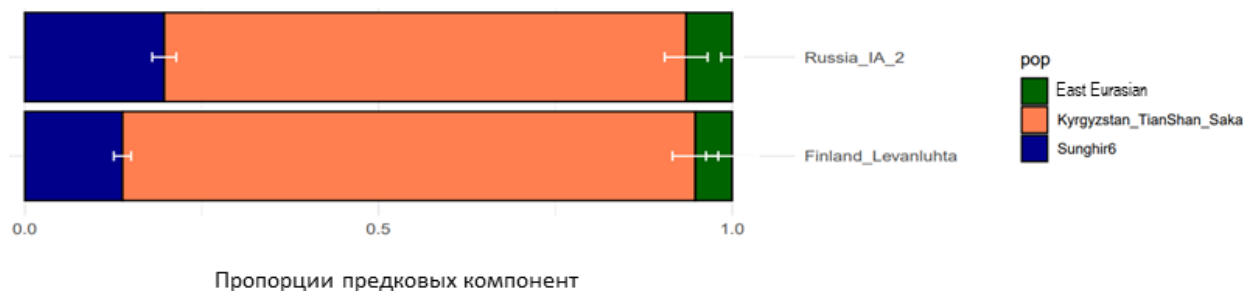


Рисунок 7 - Результаты моделирования генома князя Дмитрия Александровича.

Результаты палеогенетического анализа генома князя Дмитрия Александровича не противоречат археологическим и историческим источникам. Реконструкция генома древнего представителя рода Рюриковичей предоставила возможность предметно обсуждать происхождение династии и оценивать принадлежность тех или иных останков спорной

документации к этому правящему роду. Связь мужской линии предков Рюриковичей с территорией Скандинавии не исключается результатами палеогенетических исследований. Полученные результаты поднимают важный вопрос о взаимоотношениях скандинавских групп населения со славянами в период с VI по XI века.

ГЛАВА 4. РЕКОНСТРУКЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПРОФИЛЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЯ КУЛЬТУРЫ ДАРКВЕТИ-МЕШОКО ИЗ НАЛЬЧИКСКОГО КОЛЛЕКТИВНОГО ЭНЕОЛИТИЧЕСКОГО МОГИЛЬНИКА НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

Начиная с мезолитического времени и до конца VI тыс. до н. э. плотность населения на территории Северного Кавказа оставалась крайне низкой (Леонова, 2009). Появление большого количества энеолитических памятников типа Дарквети-Мешоко в данном регионе в начале V тыс. до н. э. выглядело как демографический взрыв. Происхождение этой культуры до сих пор остается неясным и представляет значительный интерес, поскольку служит важным звеном в изучении неолитизации Евразии. В рамках данного исследования выполнен палеогенетический анализ костных останков индивида (образец NL1.2.2), относящегося к археологической культуре Дарквети - Мешоко (погребение 42 Нальчикского могильника). Выполнено полногеномное секвенирование образца NL1.2.2, в результате которого получено более 155 млн прочтений и определены 452778 ОНП. Анализ данных установил, что исследуемый геном принадлежал мужчине с митохондриальной гаплогруппой - T2c1a1 и гаплогруппой Y-хромосомы - R1b1.

Геном человека из Нальчикского могильника был проанализирован в контексте ранее опубликованных геномов представителей археологической культуры Дарквети – Мешоко из Унакозовской пещеры (Unakozovskaya) (Wang и др. 2019), древних охотников-собирателей Кавказа (Kotias, Satsurbia), древних образцов с Южного Кавказа (Alkhantepe, Arslantepe, Armenia_Chalcolithic), индивидов из западно-евразийской степи (Khvalynsk II, DereivkaI, Lebyazinka IV, Ukraine_Mesolithic), а также других образцов из смежных территорий. Результаты ADMIXTURE-анализа при числе предковых популяций K=6 представлены на Рисунке 8. В геноме образца NL1.2.2 выявлены генетические компоненты, связанные с анатолийским неолитом (обозначен фиолетовым цветом), генетическим профилем кавказских охотников-собирателей (CHG) или иранского неолита (темно-зеленый цвет) и восточноевропейских (EHG) или западноевропейских (WHG) охотников-собирателей (обозначены оранжевым цветом). Сходная пропорция установленных генетических компонентов была ранее выявлена у древних индивидов из Унакозовской пещеры, а также представителей анатолийского и армянского халколита (Armenia_Areni) (Wang и др. 2019).

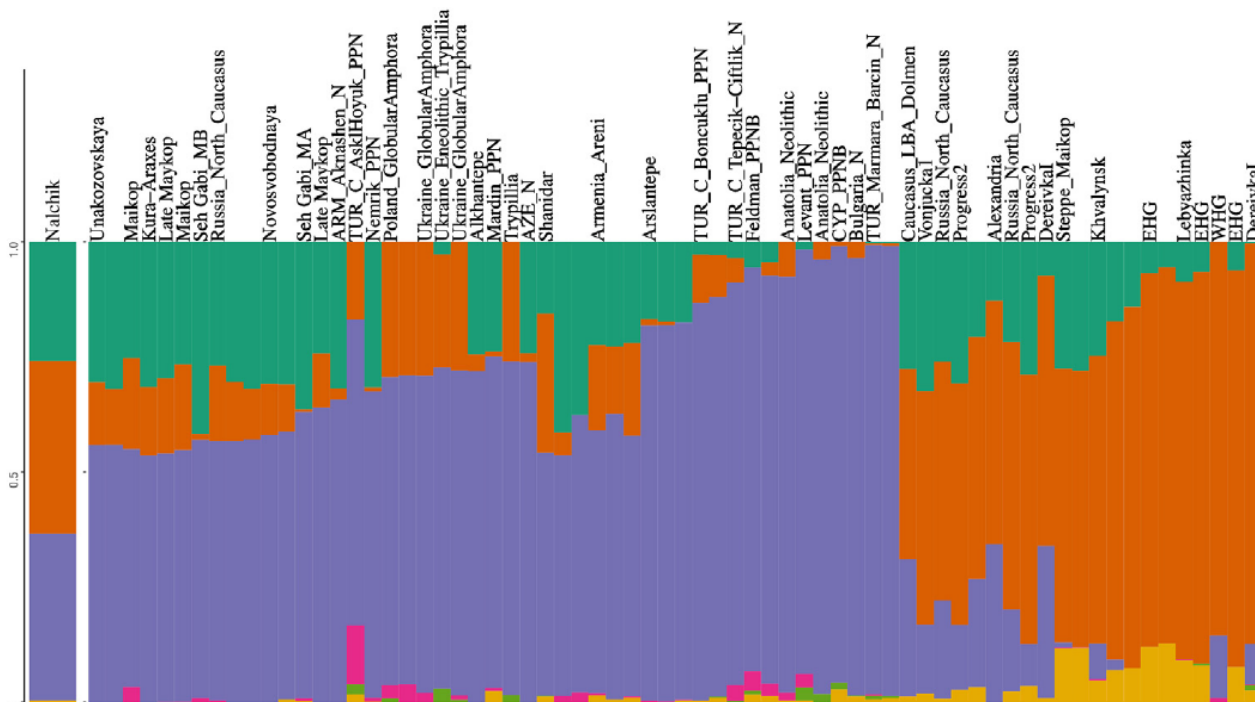


Рисунок 8 - Результаты ADMIXTURE-анализа ($K = 6$) генома человека из Нальчикского могильника.

По сравнению с людьми из Унакозовской пещеры у человека из Нальчикского могильника наблюдается обогащение по компоненту, обозначенному оранжевым цветом, который доминирует у древних представителей степи Западной Евразии (West Eurasian Steppes), в таких образцах как Khvalynsk II, DereivkaI, Lebyazinka IV и других. Положительные значения F_4 -статистики (0,0021) в конфигурации F_4 (Yoruba, West Eurasian Steppes; Unakozovskaya, Nalchik) также подтверждают большее число общих аллелей с популяциями охотников-собирателей степной зоны в геноме образца NL1.2.2 по сравнению с древними людьми из Унакозовской пещеры.

На следующем этапе было выполнено моделирование происхождения человека из Нальчикского могильника, древних людей из Унакозовской пещеры и представителей армянского халколита одним источником. Достоверные модели для всех перечисленных индивидов получали при использовании докерамических неолитических популяций Bestansur_PPN, CYP_PPNB и TUR_C_AskIHoyuk_PPN, что говорит об их высокой генетической преемственности с моделируемыми популяциями. Модель с источником Mardin_PPN срабатывала только для образца NL1.2.2 и древних людей из Унакозовской пещеры, для последних дополнительно хорошо работали такие более древние популяции, как охотники-собиратели Кавказа (CHG), Iran_HotuIIIb, Mentesh и Polutepe. Достоверные модели также получали при моделировании генома образца NL1.2.2 двумя источниками:

CHG или Iran-Hottulllb и популяциями EHG/WHG. Результаты моделирования двумя источниками также свидетельствуют о значительном генетическом вкладе компонента EHG (до 25,2%) в геном образца NL1.2.2.

Учитывая, что культура Дарквети-Мешоко является одной из самых ранних земледельческих общин на Северном Кавказе, для поиска генетического источника неолитизации было выполнено моделирование происхождения тремя источниками. В качестве третьего источника использовали компонент докерамических неолитических популяций (PPN) разного происхождения с различными комбинациями анатолийских неолитических популяций (AN) в качестве внешней группы. Максимальные доли предков PPN, которые внесли вклад в геном образца NL1.2.2, людей из Унакозовской пещеры и армянских представителей халколита, были установлены от популяций CYP_PPNB, TUR_C_Boncuklu_PPN, Mardin_PPN и TUR_C_AsklHoyuk_PPN (Рисунок 9). При использовании в качестве «внешней группы» популяции PPN, а в качестве источника моделирования - AN, мы наблюдали снижение числа статистически значимых моделей, а вклад генетического компонента земледельцев AN составлял от 2 до 12%. Ранее опубликованные данные описывали геном представителей культуры Дарквети-Мешоко как смесь CHG, EHG и AN, в данном исследовании установлено, что больший вклад в геном образца NL1.2.2 внесли именно популяции PPN, а не собственно анатолийские земледельцы AN.

Учитывая археологически зафиксированные связи между представителями культуры Дарквети-Мешоко и индивидами Хвалынской культуры (Khvalynsk II) (Васильев, 1981) проведена оценка их контактов на генетическом уровне с помощью F_3 -статистики. В рамках конфигурации $F_3(X, Y; \text{target})$, где target – это представители Хвалынской культуры, получены статистически значимые ($Z > 3$) отрицательные значения при использовании в качестве популяции X образца NL1.2.2 или древних людей из пещеры Унакозово, а в качестве Y - степных охотников-собирателей (Russia_HG_Samara, Lebyazinka IV). Полученные данные свидетельствуют о том, что образец NL1.2.2 и индивиды из Унакозовской пещеры в комбинации со степными популяциями могут служить популяциями-источниками для реконструкции генетического состава Хвалынской культуры. Достоверные модели происхождения представителей Хвалынской получены при использовании трех источников, где характерные для степного региона генетические компоненты EHG и Iran_HotuIIIb были зафиксированы, а в качестве третьего источника рассматривались все возможные популяции PPN (Рисунок 9).

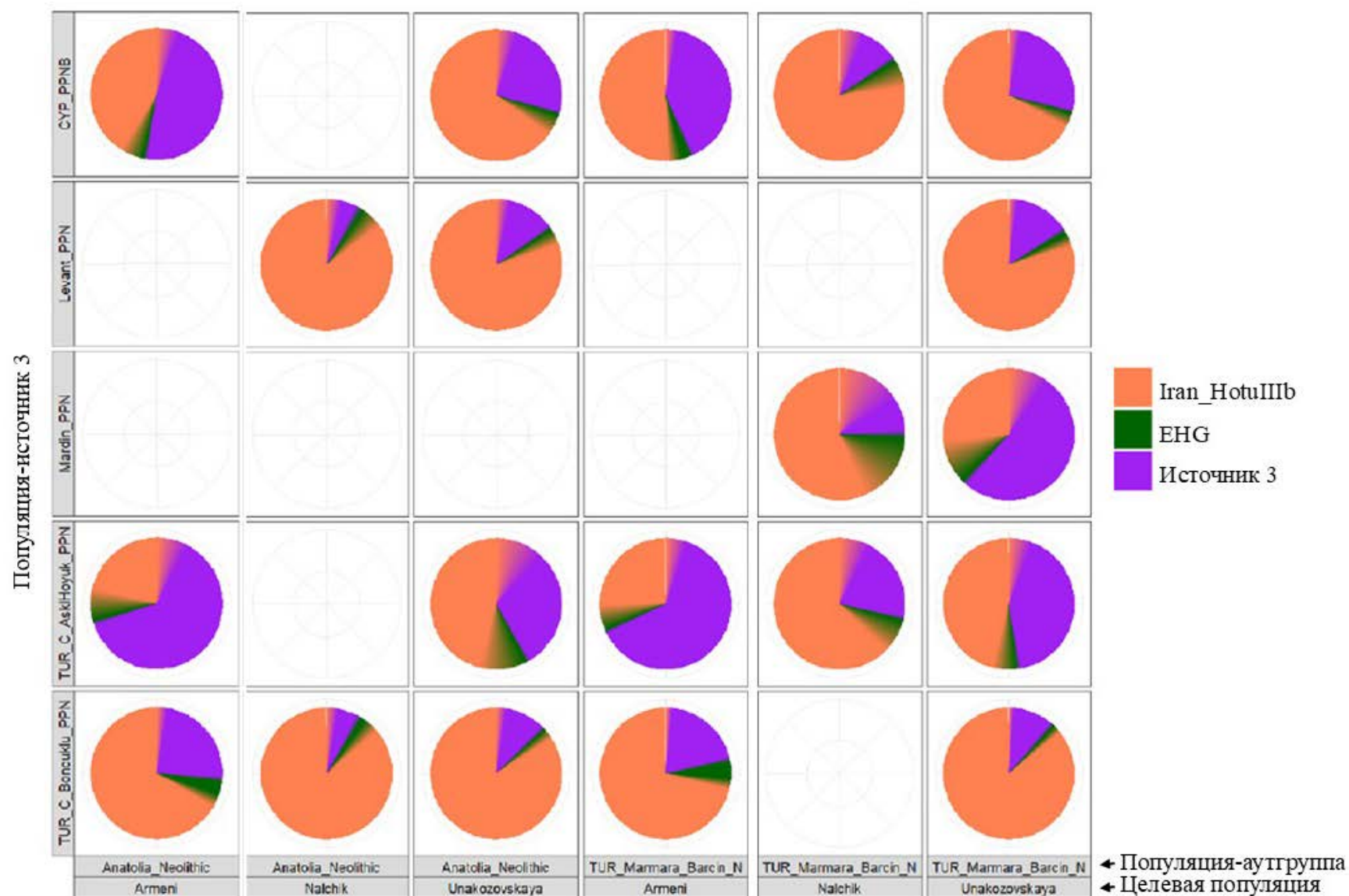


Рисунок 9 - Результаты qpAdm – моделирования тремя источниками происхождения представителей культуры Дарквети–Мешоко (Nalchik, Unakozovskaya) и индивидов армянского халколита (Armenia_Areni) .

Для оценки возможного потока генов между представителями культуры Дарквети-Мешоко и индивидами Хвалынской культуры был проведен анализ IBD-сегментов (общих по происхождению). Для образцов NL1.2.2 и I0434 выявлено два недавних общих гапблока (44,32 и 36,29 сМ на хромосомах 7 и 19, соответственно). Полученные результаты предполагают, что на генеалогическом графе между этими двумя индивидами есть по крайней мере 5 ребер, т. е. общий предок жил пять поколений назад. Также обнаружены общие гаплотипы между индивидом I0434 и представителем из пещеры Унакозово. Установленное генетическое взаимодействие между представителями культуры Дарквети-Мешоко и Хвалынской культуры вероятно способствовало передаче неолитического образа жизни в степной регион. Таким образом, анализ дДНК человека из Нальчикского могильника предоставил убедительные данные в поддержку гипотезы о первой волне неолитизации прилегающих к Кавказу степных районов Восточной Европы в период 5000–4500 гг. до н. э.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе выполнен палеогенетический анализ уникальных образцов, принадлежащих к различным археологическим эпохам: древнего представителя рода Рюриковичей и человека эпохи энеолита из Нальчикского коллективного могильника на Северном Кавказе. Генетический профиль древнего представителя рода Рюриковичей, отождествляемого с великим князем Дмитрием Александровичем (XIII век), сыном великого князя Киевского и Владимирского Александра Ярославича Невского, реконструирован впервые в мире.

Установлено, что князь Дмитрий Александрович принадлежал к митохондриальной гаплогруппе F1b и Y-хромосомной гаплогруппе N1a (N1a1a1a1a1a7a). Совокупность полногеномных данных средневековых и современных Рюриковичей свидетельствует о том, что их род, начиная по крайней мере с XI в. (со времени великого князя Ярослава Мудрого), характеризуется носительством N1a-гаплогруппы Y-хромосомы. Моделирование генома великого князя указало на вклад в его происхождение трех основных предковых компонентов: (I) раннесредневекового европейского, (II) компонента, связанного с кочевыми народами евразийских степей, и (III) древнего восточно-евразийского компонента. Генетический профиль древнего Рюриковича свидетельствует о сложном характере межэтнических взаимодействий в формировании знати средневековой Руси. Полученные научные данные о происхождении князя Дмитрия Александровича могут быть использованы генетиками, историками, археологами и другими смежными специалистами для дальнейшего изучения генетической истории средневековой Руси и ее знати, для проверки достоверности летописных сведений и уточнения генеалогических связей внутри династии, а также для выявления междинастических и межрегиональных связей.

Реконструирован генетический профиль древнего представителя Дарквети-Мешоковской культуры эпохи энеолита (ок. 5000–3500/3300 гг. до н. э.) из Нальчикского коллективного могильника на Северном Кавказе, являющегося самым ранним из известных погребальных памятников в этом регионе. В геноме древнего человека из Нальчикского могильника установлено сочетание трех основных генетических компонентов: (I) кавказских охотников-собирателей, (II) восточных охотников-собирателей европейской степи, и (III) ранних земледельцев Западной Азии. Анализ реконструированного генома в контексте синхронных во времени и пространстве известных древних образцов выявил существование родственных связей с представителями энеолитической Хвалынской культуры (5200–4000 гг. до н. э.) среднего Поволжья (Саратовская область).

В работе впервые показано, что постмортальное дезаминирование молекул дДНК оказывает существенное влияние на достоверность реконструкции генотипов древних индивидов и может искажать результаты популяционно-генетического анализа. Предложены подходы к минимизации этих искажений, что позволяет повысить надежность результатов палеогенетических исследований.

Результаты исследования вносят существенный вклад в понимание древних культурных, родственных и экономических связей между населением Передней Азии, Кавказа и Восточной Европы и позволили впервые выдвинуть гипотезу о миграции неолитических технологий через Кавказ в восточно-европейские степи. Полученные научные данные имеют значение в контексте дискуссий о происхождении и раннем распространении носителей индоевропейских языков и способны уточнить маршруты и хронологию миграций, ассоциируемых с экспансией индоевропейских языков. Результаты исследования уникального генома древнего представителя Дарквети-Мешоковской культуры эпохи энеолита могут быть использованы историками, археологами и палеогенетиками для дальнейшей реконструкции историко-демографических процессов Кавказского региона.

Историческая обоснованность гипотез, сформулированных на основании реконструированных двух уникальных древних геномов, подтверждает высокую эффективность разработанной системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования, а также предложенного аналитического маршрута обработки и интерпретации полученных данных. Внедрение представленных методик в исследовательскую практику повысит технологическую независимость российской науки в области палеогенетики, обеспечит получение надёжных и воспроизводимых результатов и позволит отечественным исследователям стать полноправными участниками интерпретации научных данных, выходя за рамки роли исключительно поставщиков уникального археологического материала.

ВЫВОДЫ

1. Впервые в мире реконструирован генетический профиль древнего представителя рода Рюриковичей, отождествляемого с великим князем Дмитрием Александровичем. В геноме великого князя Дмитрия Александровича выявлены три основных генетических компонента: (I) раннесредневековый европейский, (II) компонент, связанный с кочевыми народами евразийских степей, и (III) восточно-евразийский компонент.

2. Анализ геномных данных представителей современных и древних Рюриковичей свидетельствует о том, что их род, со времени великого князя Ярослава Мудрого, характеризуется носительством N1a-гаплогруппы Y-хромосомы.

3. Реконструирован генетический профиль представителя Дарквети-Мешоковской культуры эпохи энеолита из Нальчикского коллективного могильника на Северном Кавказе. В геноме древнего индивидуума выявлено сочетание трех основных генетических компонентов: (I) кавказских охотников-собирателей, (II) восточных охотников-собирателей европейской степи, и (III) ранних земледельцев Западной Азии.

4. Выявлено наличие родственных связей между человеком из Нальчикского могильника и представителями энеолитической Хвалынской культуры среднего Поволжья. Полученные данные позволили впервые выдвинуть гипотезу о распространении главных хозяйственных атрибутов неолитического образа жизни из Западной Азии через Кавказ в степи Восточной Европы.

5. Установлено, что постмортальное дезаминирование молекул дДНК оказывает существенное влияние на достоверность реконструкции генотипов древних индивидов и может искажать результаты популяционно-генетического анализа. Предложены подходы к минимизации этих искажений, что позволяет повысить надежность результатов палеогенетических исследований.

6. Результаты анализа реконструированных геномов двух уникальных древних индивидов, полученных с применением разработанной системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования и аналитического маршрута обработки полученных данных, не противоречат археологическим и историческим источникам и подтверждают гипотезы, основанные на археологических материалах. Это свидетельствует о высокой эффективности предложенных системы лабораторной пробоподготовки дДНК для высокопроизводительного секвенирования и аналитического маршрута обработки и интерпретации полученных данных.

СПИСОК РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных изданиях из перечня ВАК:

1. Шарко Ф. С., **Жур К. В.**, Трифонов В. А., Прохорчук Е. Б. Искажение популяционной статистики как результат различных методических подходов к приготовлению геномных библиотек дДНК // *Acta Naturae*. 2023. Т. 15. №1. С. 87–96.
2. **Жур К. В.**, Шарко Ф. С., Седов В. В., Добровольская М. В., Волков В. Г., Максимов Н. Г., Сеславин А. Н., Макаров Н. А., Прохорчук Е. Б. Рюриковичи: первый опыт реконструкции генетического облика правящего рода средневековой Руси по данным палеогеномики // *Acta Naturae*. 2023. Т. 15. № 3. С. 50–65.
3. **Zhur K.V.**, Sharko F.S., Leonova M.V., Mey A., Prokhortchouk E.B., Trifonov V.A. Human DNA from the oldest Eneolithic cemetery in Nalchik points the spread of farming from the Caucasus to the Eastern European steppes // *iScience*. 2024. V. 27 (11). P. 110963.

Статьи в изданиях, индексируемых РИНЦ:

1. **Жур К. В.**, Трифонов В. А., Прохорчук Е. Б. Достижения и перспективы эпигенетических исследований дДНК // *Биохимия*. 2021. Т. 86. № 12. С. 1808–1817.
2. Трифонов В. А., Прохорчук Е. Б., **Жур К. В.** Генетическое разнообразие древних народов Кавказа и сопредельной степи в эпоху энеолита - бронзы (v-II тыс. до н. э.): основные результаты и проблемы культурно-исторической интерпретации // *Краткие сообщения Института археологии*. 2021. № 262. С. 95–114.

Другие публикации:

3. Trifonov V. A., Prokhorchuk E. B., **Zhur K. V.** Entwined relationships: genetic and cultural diversity in the Caucasus and the adjacent steppes in the Eneolithic–Bronze Age period (5,000–2,000 BC). *Monographs of the Archaeological Society of Finland (MASF)*. 2023. P. 161 - 176.

Тезисы и статьи в сборниках конференций:

1. Трифонов В. А., Прохорчук Е. Б., **Жур К. В.** Результаты анализов ДНК древних народов Кавказа (6-2 тыс. до н. э.) и вопросы их культурно-исторической интерпретации // Труды VI (XXII) Всероссийского археологического съезда в Самаре: В 3-х т., Самара, 10–12 февраля 2020 года. – СГСПУ: Самарский государственный социально-педагогический университет. 2020. С. 347–349.
2. **Жур К. В.** От совместного распития пива к палеогенетической истории Кавказа времён ранней бронзы // VIII Ежегодная научная конференция Федерального исследовательского центра «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН. — Москва, 14–16 февраля 2022 г. С.8.

3. Sharko F., **Zhur K.**, Prokhortchouk E. Comparison of genetic ADMIXTURE in different approaches in the preparation of ancient DNA libraries // European Human Genetics Conference. — Vienna, Austria, 11–14 June 2022.

4. **Жур К.В.** Shotgun sequencing vs capture strategy in ancient human DNA studies // Международный научный форум FIT-M 2022. — Москва, 7-9 декабря 2022 г.

5. **Жур К. В.** Человек из захоронения эпохи энеолита в Нальчике как доказательство существования кавказского маршрута раннего фермерства в Восточную Европу // Международная научно-практическая конференция «Молекулярная диагностика». — Москва, 14–16 ноября 2023 г.

6. **Жур К. В.**, Леонова М. В., Трифонов В. А., Прохорчук Е.Б. Трансконтинентальный канал распространения производящего хозяйства из Передней Азии через Кавказ в степи Восточной Европы // XI Ежегодная научная конференция Федерального исследовательского центра «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН. — Москва, 12–14 февраля 2025 г. С.8.