

Synopse populační genetiky evropského pravěku

Review of the population genetics of European prehistory

Viktor Černý – Zuzana Hofmanová – Petr Květina

Dějiny lidských populací (změny v počtu obyvatel a jejich původu) jsou jednou z domén biologické antropologie, resp. archeogenetiky. Za poslední desetiletí došlo k významnému rozvoji molekulárně-genetických a biostatistických postupů, jejichž prostřednictvím bylo možné rekonstruovat demografické změny minulých populací v nejrůznějších částech světa. V době, kdy se genetické postupy při rekonstrukci pravěku utvářely, jsme vycházeli z limitovaného množství vzorků a studia jen části lidské genetické variability. Dnes se ocitáme v éře genomiky, a měli bychom tedy mluvit spíše o archeogenomice, která pracuje s nepoměrně větším počtem dat a dosahuje mnohem spolehlivějších výsledků. Nepochybujeme ale o tom, že v následujícím období se bude rekonstrukce populačních dějin ještě přepisovat a doplňovat, např. i díky novým poznatkům v oblasti epigenomiky a mikrobiomu. V tomto příspěvku bychom chtěli přiblížit přístupnou formou současné výsledky genetických studií pravěku Evropy, jež spolu s kulturními dějinami vytvářejí ucelenější obraz naší sdílené, ale nikým nezapsané minulosti.

populační dějiny – archeogenetika – DNA – migrace

History of human populations (changes in the number of inhabitants and their origin) represent one of the domains of biological anthropology, or more precisely archaeogenetics. The recent decade has seen significant advances in molecular-genetic and biostatistical methods that allowed reconstruction of demographic changes in past populations in different parts of the world. At the time of development of genetic methods for reconstruction of prehistory, we had at our disposal a limited number of samples enabling us to study only certain parts of human genetic variability, while today we find ourselves in the era of genomics, and we should therefore rather refer to archaeogenomics, working with incomparably bigger amount of data and achieving far more reliable results. Furthermore, there is no doubt that the upcoming periods will complete the population history reconstruction, e.g. with new knowledge achieved in the fields of epigenomics and microbiome. This article nonetheless aims to present in a reader-friendly way the recent results of genetic studies of European prehistory, which together with the cultural history give a more complete picture of our shared yet unwritten past.

population history – archaeogenetics – DNA – migration

Populační dějiny jsou příběhem demografických změn

Kolonizace, demografický růst, výměny, oddělování a spojování původně izolovaných lidských populací určitého území jsou dnes součástí prehistorie stejně jako sled historických událostí nebo změny materiální kultury. Potíž může nastat s dosazováním konkrétnějších obrysů toho, co populační změna vlastně znamená, a to především z hlediska významu pro kulturní dějiny. Na rozdíl od změn registrovaných právě v oblasti kulturních specifik, které umožňují širší škálu příčinných vysvětlení, není možné za populační proměnou hledat nic jiného než geografický nebo chronologický přesun lidských bytostí. Tyto posuny se obvykle označují termínem migrace, což je ovšem pojem obestřený v archeologii stínem účelovosti a zkratkovité interpretace. Proč? Protože v jistém období vývoje své disciplíny

archeologové v Evropě i Americe vysvětlovali téměř každou, v archeologickém záznamu registrovanou kulturní změnu, příchodem nové populace, a mnohdy také pragmaticky tyto populace ztotožňovali s historickými jazykovými skupinami nebo přímo etniky (*Trigger 1968, 27–45; 1989*).

Od počátku šedesátých let 20. století však došlo k rapidnímu útlumu zájmu o prehistorii migrací a k revizi takřka všeho, co bylo jejich prostřednictvím interpretováno. V anglosaské archeologii k tomu zavedl podnět nejspíš Lewis Binford, který se proti migrační interpretaci kulturních změn vymezil přímo ve své koncepci Nové archeologie (*Binford 1962*). Jeho argumentace je ostatně dobře srozumitelná i dnes: při identifikaci kulturních změn archeologové zapomínali, že ve skutečnosti nepopisují opravdu nic jiného než odlišné keramické nádoby, nástroje, ozdoby nebo obydlí, a takřka automaticky substituovali materiální kulturu lidmi.

Tradiční archeologické metody dokáží zkrátka docela dobře postihnout pohyb věcí, ale jejich majitelů jen velmi zprostředkovaně. Právě proto se vysvětlování migrací na základě distribuce určitého typu hmotné kultury neobejde bez problémů. Ke změnám způsobu obživy, stavební tradice, pohřbívání či výzdobného stylu totiž přirozeně může docházet i z jiných důvodů než následkem demografické změny populace nebo přímo migrací. Významnou roli při změně materiální kultury hraje přenos myšlenek, technologií a stylů prostřednictvím různých forem sociálního kontaktu. Binfordova de-personifikace artefaktů směřovala k preferenci adaptace a subsistenčně-ekonomicky podmíněných proměn v interpretaci vývoje archeologických kultur.

Zájem o migrace byl v archeologii dále tlumen nemožností přejít od popisu události (migrace) k jejímu kontextuálnímu vysvětlení včetně formulování predikce, jak vyžadovala soudobá historická teorie usilující o nalezení obecných zákonitostí minulosti (*Hempel 1942, 35; Cabana 2011, 17*). Předpovídat populační posuny vyžadovalo zabývat se všemi okolnostmi, které je historicky vyvolaly a s nimi souvisely, a to nebylo prakticky nikdy možné. Často se bez konkrétních důkazů poukazyvalo na oblíbené migrační hybatele v podobě klimatických změn, válek anebo vnitřních společenských faktorů.

S příchodem postprocesualismu v 80. letech 20. stol. sice k spontánní obnově zájmu o migrace nedošlo, ale zpochybnění existence všudypřítomných kulturních pravidel (*Hodder 1999, 70*) vedlo k „osvobození“ migračních studií od zodpovědnosti za odhalování mechanismů kulturní změny (*Cabana 2011, 22*). Opravdový zlom v koncepci přístupu k populačním pohybům pak nastal v 90. letech, když *David Anthony (1990)* publikoval článek *Migrace v archeologii: vanička a dítě*. V něm oddělil širší problém kulturní změny od vlastního studia migrací a přeměroval jejich výzkum od hledání příčin k jiným relevantním otázkám. I když nejde u migrací o fenomén univerzálně vysvětlující kulturní změny, lze jeho dopady prokázat na kulturních reáliích, jakými jsou urbanizace, industrializace, zemědělské strategie, struktura rodiny, genderové role či ideologie. Kromě toho Anthony zaplnil zdánlivě teoretické vakuum studia migrací, když k vytyčení cesty použil poznatky jiných oborů, jako jsou sociologie a demografie (např. *Lee 1966*). Ke slovu se dostala také etnografie a etnohistorie, která dokázala překvapivě názorně plnit dříve formulované teoretické modely.

Druhým impulzem pro vzrůstající badatelský zájem o migrace se stal trend označovaný někdy jako třetí vědecká revoluce v archeologii (*Kristiansen 2014*). Myslí se tím příliv nových metod, především archeobiologických, které mají potenciál odhalit pohyb jednotliv-

vých osob, anebo celých populací. Je to dáno tím, že molekulárně-genetické metody jsou schopny identifikovat migrační přesuny přímo prostřednictvím studia jejich původních lidských aktérů, takže odpadá nutnost spoléhat se na „proxy“ kulturních vlastností. Genetika, která v posledních dvou desetiletích zaznamenala exponenciální nárůst svého potenciálu, dokáže identifikovat pohyb lidských populací a to skrze analýzy současné i archaické DNA (dále jen aDNA z angl. *ancient DNA*). Na jednotlivce se naopak zaměřuje biogeochemie, která na základě analýzy izotopů stroncia a dalších prvků v zubní sklovině a kostech dokáže určit, zda se jedinec během svého života přestěhoval z jednoho místa na druhé a zda takových stěhování bylo více. Historické migrace osob lze do jisté míry zkoumat i skrze odlišnosti morfologických znaků na lidské kostře anebo také pomocí lingvistických studií. Jak vidno, velká skupina oborů humanitních, sociálních a biologických věd stojí před vyslovenou výzvou: rekonstruovat populační vývoj vzdálené minulosti.

Populační dějiny a archeogenetika

Populační dějiny dávných populací různých druhů zkoumá obor běžně označovaný jako paleogenetika nebo také, v případě anatomicky moderních lidí, jako archeogenetika. Základní zkoumanou jednotkou tohoto oboru je biologická populace, soubor jedinců téhož druhu na určitém území, mezi kterými dochází ke genetické výměně. Základními genetickými vlastnostmi populace určitého druhu, je její diverzita souhrnně popisující genetické charakteristiky druhu a variabilita genetických znaků uvnitř a mezi lokálními subpopulacemi.

Samotný termín archeogenetika zavedl britský archeolog a lingvista *Colin Renfrew* (2000; 2010). V podstatě jde o výzkum genetické diverzity populací a) současných, jejichž prostřednictvím se rekonstruují demografické změny v minulosti a b) minulých, kdy se přímo studují vztahy mezi dávnými populacemi a procesy, které vedly k utvoření populace současné. Oba přístupy využívají, jak metody populační, tak i fylogenetické a zjištěné výsledky srovnávají s poznatky, k nimž dospěla archeologie, paleoklimatologie, paleoantropologie, paleolingvistika a další retrospektivní disciplíny. Dobrým příkladem skutečně mezioborového přístupu v archeogenetice je kalibrace mutační rychlosti jednotlivých genetických lokusů pomocí nezávislého archeologického resp. radiometrického měření (*Rieux et al. 2014*) nebo nález genetického rozdílu mezi dvěma skupinami s odlišným složením potravy určeným stabilními isotopy (*Bollongino et al. 2013*).

Ačkoli dosud nejstarší publikovaná DNA byla z koně datovaného do období před 700 tis. lety, obvykle se za vhodných podmínek tato molekula zachovává zhruba jen 100 tis. let, což pokrývá období pozdního pleistocénu, během něhož se anatomicky moderní člověk šířil z Afriky do Eurasie a potkával se tu s příbuznými druhy lidí, jakými byli neandertálci nebo Denisovci. Je třeba si ale uvědomit, že aDNA je obvykle rozlámaná na velmi krátké úseky, kontaminovaná nepůvodní DNA a velmi silně modifikovaná (*Stoneking – Krause 2011*), takže takový výzkum vyžaduje vysoce sofistikované metody a značné množství finančních prostředků. Dokonce jen 100 let starý chomáč vlasů uložený v muzeu obsahoval fragmenty DNA v průměru pouze 69 bp dlouhé (*Rasmussen et al. 2011*).

Nejčastější chemickou modifikací je deaminace cytosinu (odstranění aminoskupiny $-NH_2$) na koncích DNA fragmentů, čímž se z cytosinu stává uracil, takže při sekvenování je daná

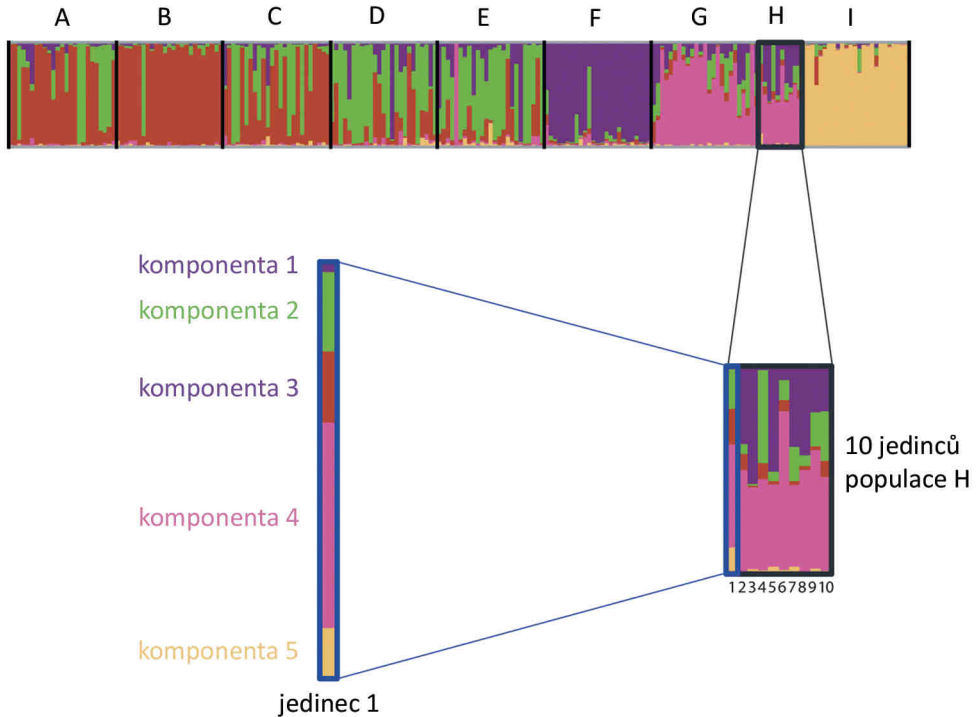
pozice obsazena tyminem a vznikají tak systematické artefakty. Takové a další chyby bylo dříve možné detekovat jen velmi obtížně, ale dnes za pomoci metod NGS (z angl. *next-generation sequencing*) je možné nepůvodní DNA fragmenty identifikovat, vyřadit a pracovat pak pouze s autentickou (endogenní) DNA. Úplné vyřazení nepoškozených molekul vede ovšem k obrovské ztrátě dat, takže se preferuje odhadnutí kontaminace skrze haploidní nebo konzervované sekvence, které by neměly být heterozygotní (mtDNA, X chromosom u mužů atp.). K vyřazení nepoškozených molekul se následně přistupuje jen v případě vysoké kontaminace. Výzkumy prováděné jinými metodami, např. pomocí dříve běžně používaného Sangerova sekvenování jsou dnes považovány za nespolehlivé, i když i takové lze ve výjimečných případech použít.

Všechny výše uvedené problémy s analýzou aDNA samozřejmě odpadají při archeogenetickém studiu současných populací, z nichž je možné získat teoreticky neomezené množství DNA. Další výhodou je rovněž to, že se jedná o metody nedestruktivní, což je nezanedbatelným argumentem řady antropologů, kteří materiál k výzkumu poskytují. Je ale zřejmé, že výzkum aDNA je přímým a nenahraditelným pohledem do minulosti, který umožňuje odlišit různé demografické jevy přidáním časové osy do celkové analýzy a který dovoluje přímé srovnání s archeologickými daty ze stejných lokalit a období; byt v řadě případů jsou tyto průzory do pravěku ještě časoprostorově značně omezené.

Úspěšnou izolací DNA nebo aDNA ale archeogenetický výzkum teprve začíná. Obvyklými otázkami jsou: kdy byl daný region osídlen populací, jejímiž potomky jsme my; zda existuje kontinuita mezi populacemi z různých období; kdy došlo k opětovnému setkání dávno oddělených populací; zda se na migraci a reprodukci podílela obě pohlaví stejnou měrou; jak naši předkové vypadali (zda měli např. tmavší nebo světlejší pigmentaci, což morfologickým výzkumem koster zjistit samozřejmě nelze) nebo dokonce i to, zda a jak účinně byli schopni trávit určité živiny nebo odbourávat toxiny. Pro odpověď na takové otázky je ovšem třeba vybrat správnou část molekuly DNA. Naše DNA, resp. genom člověka, který dědíme po rodičích, lze rozdělit do několika částí vykazujících různý způsob dědičnosti – uniparentální úseky (mitochondriální DNA a nerekombinantní část chromozomu Y) se dědí po linii mateřské nebo otcovské, biparentální po obou, takže v každé nové generaci vzniká kombinací DNA obou rodičů. Každý úsek tak odráží docela jinou populační historii a nemusí poskytovat stejné výsledky.

Je třeba vzít v potaz také efektivní velikost populace (označovanou N_e) jednotlivých DNA úseků. Pro vysvětlení N_e si představme jeden rodičovský pár (muže a ženu), kteří mají oba celkem čtyři autozomy, tři chromozomy X, dva mitochondriální DNA (z nichž jen mateřská přejde do další generace, takže z evolučního hlediska vlastně jen jednu) a jeden Y chromozom. Za poměru pohlaví 1 : 1 bude tedy N_e mitochondriální DNA a Y chromozomu oproti autozomům čtvrtinová a třetinová oproti X chromozomu. Hodnota N_e je ovlivněna také chováním rodičovských párů v populaci – např. výběrem partnera, pohlavními rozdíly v reprodukční úspěšnosti nebo generačním přesahem. Muži jsou také zdrojem nových mutací až 10x častěji než ženy – to je dáno odlišným počtem buněčných dělení (při nichž mutace vznikají) během gametogeneze, přičemž jejich počet u mužů s věkem narůstá (Jobling *et al.* 2014).

Celkově vzato nižší N_e má obvykle mitochondriální DNA (dále jen mtDNA) a ještě nižší nerekombinantní část Y chromozomu (dále jen NRY). U obou těchto uniparentálních lokusů také nedochází k rekombinaci, mluvíme o haplotypech, jejichž diverzita roste pouze



Obr. 1. Příklad rekonstrukce ancestrálních komponent u současných jedinců a populací na bázi *structure*. Komponenty představují jednotlivé, původně oddělené populace; podle *Jobling et al. 2014*.
 Fig. 1. Example of reconstruction of ancestral components for contemporary individuals and populations based on *structure*. The components represent particular, originally separate populations; after *Jobling et al. 2014*.

s novými mutacemi. Proč je ale N_e vlastně tak důležitá? Čím je totiž její hodnota nižší, tím rychleji může být znak/haplotyp/alela nesený/á takovým úsekem prostřednictvím genetického driftu fixován/a nebo eliminován/a a to i bez ohledu na přirozený výběr (*Charlesworth 2009*). Každý úsek DNA tak odráží specifickou populační historii a nemusí vždy poskytovat stejné výsledky. Kombinací populačních historií značného množství genomických úseků je však možné statisticky dobře odhadnout nejpravděpodobnější populační historii předků dané populace.

Podle geografického rozložení jednotlivých uniparentálních haplotypů u současných populací, respektive haploskupin (skupin příbuzných haplotypů) je následně možné rekonstruovat pravěké expanze a migrace mužské a ženské subpopulace pomocí principu fylogeografie (*Avise 2000*). Předpokládá se, že vyšší počet a diverzita haplotypů dané haploskupiny je obvykle zachována v místech jejich vzniku (*Forster 2004*). Biparentální DNA je pak navíc vhodná pro odhad mísení původně izolovaných (nepříbuzných) populací nebo odhady selekčního tlaku (ať již pozitivního nebo negativního) na nějakou alelu ovlivňující určitý fenotypový projev. Většina míst biparentální DNA je ale selekčně neutrálních a pomocí sofistikovaných výpočetních technik (např. za pomoci bayesovské statistiky) lze testovat,

jak mohly probíhat populační dějiny toho či onoho geografického regionu (*Drummond et al. 2005; Ho – Shapiro 2011; Rosenberg – Nordborg 2002*).

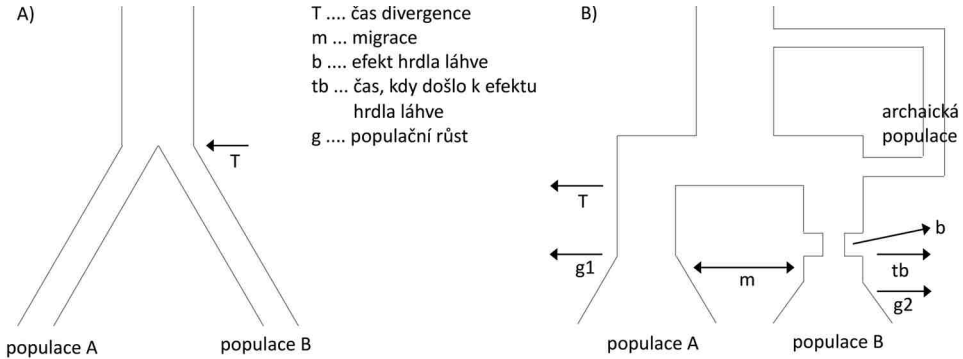
Biostatistické populačně-genetické metody lze obecně rozdělit na explorační a explicitní (tj. modelovací a testovací) analýzy. Explorační analýzy nevyvracejí konkrétní hypotézy, ale mají za úkol popsat genetickou variabilitu studované populace a pomoci definovat hypotézy k následnému testování nebo modelování. I přesto většina exploračních analýz předpokládá určitý populačně-genetický model, který je ale velmi robustní ke sledovaným parametrům. Příkladem takových analýz je analýza hlavních komponent (PCA), analýza mnohorozměrného škálování (MDS) nebo detekce ancestrálních komponent pomocí modelů na bázi *structure* (*obr. 1*). Explicitní analýza může vést k vyvrácení hypotézy (např. že genetická vzdálenost dvou populací z různých období mohla vzniknout přirozenou fluktuací genetické variability mezi generacemi) nebo jako např. metoda ABC (*approximate bayesian computation*) slouží k přímému testování modelů a k odhadům různých demografických parametrů (jako jsou velikosti populace v určitých obdobích, síla migrace atd.). Význam genomických, tedy mnohem početnějších dat spočívá pak především ve statistické síle umožňující testovat i poměrně složité modely populačního vývoje (*obr. 2*).

Přírodní a kulturní kontext

Posledních 100 tis. let je v Evropě charakterizováno střídáním chladných a suchých glaciálů s teplejšími a vlhčími interglaciály. Po většinu tohoto období zde žili neandertálci, nositelé kultury mousterien. Tito lidé (biologicky Evropané, neboť v Evropě skutečně vznikli) vyhynuli podle archeologických nálezů zhruba před 30 tis. lety z dosud ne zcela známých příčin. Anatomicky moderní člověk opustil Afriku sice již během posledního interglaciálu před 120 tis. lety, ale zůstal jen v jižních částech Asie (*Liu et al. 2015; Rose et al. 2011*), kde pravděpodobně později vyhynul. Příchod anatomicky moderního člověka do Evropy je datován až do období před 45 tis. lety, tedy z druhé, biologicky již úspěšné vlny jeho šíření mimo Afriku, takže je zřejmé, že se zde s neandertálcem mohl potkávat během zhruba 15 tis. let. Vystává otázka, zda se tyto dvě skupiny lidí, vzniklé na jiných kontinentech a oddělené minimálně 370 tis. lety (pravděpodobně ale ještě více) samostatného vývoje, mohly mísit a mít plodné potomstvo.

Asi nejstarší fosilie z druhé vlny šíření anatomicky moderních lidí mimo Afriku byla nalezena v lokalitě Manot v Izraeli; pomocí U-Th metody datovaná do období před $54,7 \pm 5,5$ tis. lety (*Hershkovitz et al. 2015*). Jde o lebku, která je morfologicky bližší soudobým africkým a mladopaleolitickým nálezům Evropy a naopak vzdálenější fosiliím první vlny šíření anatomicky moderního člověka mimo Afriku (Qafzeh a Skhul), které jsou podobnější archaickým hominínům. Je tedy možné, že člověk z Manot je zástupcem populace, z níž byla odvozena variabilita nejstarších anatomicky moderních lovců-sběračů Evropy.

Před zhruba 20 tis. lety došlo k výraznému ochlazení klimatu. Během LGM (z angl. *last glacial maximum*; časný mladý paleolit) byly severoevropské a z velké části i středoevropské populace nuceny ustoupit do refugií v jižních částech Evropy. Během oteplení a následné populační expanze zpět na sever došlo rovněž k výraznější diferenciaci archeologických kultur – z jihozápadní do střední Evropy se šířil magdalénien, na Apeninském poloostrově vznikl epigravettien atp. Následovalo období mezolitu s adaptací na teplejší



Obr. 2. (A) jednoduchý a (B) komplexní model populačního vývoje. Za použití genomických dat a prostřednictvím v textu uvedených metod lze na rozdíl od dat zachycujících variabilitu jednoho či několika lokusů testovat, jakému modelu odpovídá současná, eventuálně archaická genetická variabilita. Jako příklad komplexnějšího a tudíž realitě se blížícího modelu jsou zvoleny dvě v určité době oddělené populace, z nichž každá má svou vlastní demografickou historii včetně např. mísení (hybridizace) s geneticky jí vzdálenější „archaickou“ skupinou; podle *Stoneking – Krause 2011*.

Fig. 2. (A) Simple and (B) complex model of demographic history. Using genomic data and the methods mentioned in the text, it is possible – unlike for data depicting the variability of one or a few loci – to test to which model the present-day or archaic genetic diversity corresponds. Two populations separate at certain period, each with its own demographic history incl. hybridization with a genetically more remote “archaic” group, have been chosen as example of a more complex and hence closer to reality model (after *Stoneking – Krause 2011*).

a vlhčí podmínky zapojených lesních soustav (zejména smíšené doubravy) holocénu. Přestože v mikroklimaticky vhodných podmínkách Středoevropané LGM místy přežívali (*Nerudová et al. 2016*), je otázkou, zda takové izolované populace geneticky přispěly k vlně výše zmíněných migrací z jižních refugií.

Asi nejdůležitějším momentem pro evropské populační dějiny byl před více než 10 tis. lety vznik zemědělství v oblasti Předního východu, odkud se znalost výroby potravin začala šířit prakticky do všech světových stran. Toto období je označováno jako neolit a v archeologickém materiálu Evropy (na rozdíl např. od Afriky nebo východní Asie) docela dobře rozpoznatelné prostřednictvím balíčku kulturních inovací, jejichž společným jmenovatelem je výroba a skladování potravin. Jde především o hlazené nástroje na těžbu a zpracování dřeva pro stavbu domů, přítomnost domácích druhů rostlin a zvířat a také keramiku, která sloužila ke kuchyňským a skladovacím účelům. Podle radiokarbonového datování jednotlivých archeologických lokalit Evropy lze vysledovat časový gradient ukazující, že na Balkánském poloostrově byly první zemědělské osady založeny před 9 tis. lety, ve střední Evropě před 7,5 tis. lety a v severní nejdříve před 5 tis. lety.

Neolitická tranzice způsobila exponenciální růst počtu obyvatel, který se patrně v souvislosti s prvním nárůstem infekčních chorob na čas zastavil až během eneolitu, jak dokládá studium radiokarbonového stáří jednotlivých lokalit (*Shennan et al. 2013*); z přelomu eneolitu a doby bronzové disponujeme nově dokonce doklady moru (*Rasmussen et al. 2015*). Podobně jako v předchozích obdobích i v tomto případě vstupuje do hry otázka migrace, resp. dilema kulturní vs. demické difúze, tedy zda byla kulturní změna (zde znalost výroby potravin) nesena lidmi nebo se šířila horizontálně, tzv. memeticky. K řešení této otázky byly

využity analýzy izotopů stroncia, které ukazují, že např. v oblasti Balkánu během neolitu narůstal počet nově příchozích (*Boric – Price 2013*). V případech usedlých neolitických kultur lze pak na základě poměru izotopů stroncia v kostrách (sklovina vs. kost) poukázat na vyšší rozptýl tohoto poměru u žen, což by odpovídalo patrilokalitě, tedy chování, kdy muži zůstávali ve vesnicích, ale dívky se provdávaly mimo vesnice (*Bentley et al. 2012*) – a možná plošně šířily znalosti výroby keramiky, která je ženám tradičně připisována.

Ačkoli není naším cílem analyzovat antropologické studie kosterních nálezů, dovolíme si zmínit jen několik syntetických výzkumů z posledních let zahrnujících velkou část biologické variability pravěkých populací Evropy. Bylo zjištěno, že antropologické nálezy z období před LGM, tedy starší než 20 tis. let, se liší od nálezů pozdního glaciálu (pozdní mladý paleolit) a holocénu, byť jisté odlišnosti vykazuje i střední holocén (pozdní mezolit). Morfologické rozdíly na lebkách jsou dány především rozměry obličeje, hlavně výšky a šířky nosní apertury, což může naznačovat jistou roli klimatu (*Brewster et al. 2014*). Analýza 542 lebek z 30 populací mezolitu a neolitu pak ukázala na mozaikový model neolitické tranzice, tj. že do střední Evropy byl neolit zanesen demickou difúzí a do odlehlejších oblastí okolo Baltu (tzv. *Forest Neolithic*) spíše difúzí kulturní (*von Cramon-Taubadel – Pinhasi 2011*), byť je zřejmé, že se středoevropsí lovci-sběrači museli na začlenění do zemědělských komunit nějakou měrou také podílet (*Galeta et al. 2011*).

V období usazování zemědělských populací se pravděpodobně začala formovat i jazyková struktura Evropy. V současné době je z tohoto hlediska její složení poměrně homogenní, lidé zde hovoří v podstatě jazyky jen dvou rodin – indoevropské a ugrofinské. Pouze v jihozápadní Francii a přilehlé části Španělska (v cípu Biskajského zálivu) se vedle francouzštiny a španělštiny dochovala ještě také baskičtina, jazyk izolovaný a nepřibuzný žádnému dalšímu známému jazyku.

Počátky početnější indoevropské rodiny v Evropě postulují dvě archeologické teorie. Podle *Gordona Childea (1950)* a později Marije Gimbutasové vznikla na území Evropy, v Pontských stepích severně od Černého moře před 6–3 tis. lety, odkud se rozšířila prostřednictvím migrace pastevců s tzv. jámovou kulturou (jamnaja či yamna) budujících mohyly, tzv. kurgany (*Gimbutas 1963; 1970; 1977*). Podle druhé teorie vypracované Colinem Renfrewem, mají indoevropské jazyky naopak původ mimoevropský. Jejich počátek by měl být v Anatólii, odkud se do Evropy rozšířily spolu s neolitickým zemědělstvím (*Renfrew 1987; Bellwood 2013*). K tomu lze ještě připočítat další teze např. *Marka Zvelebila (1995)*, který uvažoval o vzniku indoevropské jazykové struktury prostřednictvím mísení domácích (mezolitických) a příchozích (neolitických) jazyků. Dnes má navrch spíše ta první, stepní hypotéza, jejíž význam znovu otevřel *David Anthony (2007)* a na přesvědčivosti jí přidal práce dvou multioborových týmů (*Anthony – Brown 2017; Kristiansen et al. 2017*). Jádro hypotézy se opírá o kombinaci vodítek archeologických, lingvistických a archeobiologických.

Genetická diverzita současných populací

S nástupem nového tisíciletí došlo k širší aplikaci molekulárně-genetických technik a výzkumu řady genetických lokusů na molekulární úrovni. Některé studie, dnes poněkud pozapomínané, naznačily, že v lidském genomu existují místa, která tam jakoby nepatří.

Jednalo se např. o některé haplotypy genu pro mikrocefalin, jejichž společný předek mohl být do genomu anatomicky moderního člověka začleněn před 37 tis. lety od hominina (patrně neandertálce), který se od něho oddělil před více než jedním milionem let. Vzhledem k tomu, že takové haplotypy nejsou u dnešních lidí vůbec vzácné (objevují se zhruba v 70 %), je podle autorů možné, že prošly silnou pozitivní selekcí, takže byly svým novým nositelům nějak ku prospěchu (*Evans et al. 2006*). Je třeba ale doplnit, že pozdější studie přítomnost takových haplotypů pro mikrocefalin u neandertálců nenašla (*Lari et al. 2010*). Podobné introgrese byly ovšem zjištěny také u současných afrických populací. Byly začleněny před 35 tis. lety z populace, která od předků anatomicky moderních lidí divergovala přibližně před 700 tis. lety (*Hammer et al. 2011*).

V minulosti byla největší pozornost celkem logicky věnována uniparentálně děděným genetickým systémům, jejichž typ dědičnosti a nižší N_e slibovala snazší pohled do nedávných populačních událostí. V případě mtDNA se zjistilo, že jen zhruba 20 % evropských haploskupin vzniklo během neolitu a že ani velmi starých haploskupin, jejichž počátek by zasahoval do období před LGM, není příliš mnoho. Ukázalo se, že nejsilnější populační dopad musela mít demografická expanze z jižních refugií po LGM (*Richards et al. 1998; 2000*).

Bude-li si chtít čtenář zapamatovat označení některých mtDNA haploskupin, pak je možné uvést, že strom evropských mtDNA vychází z kořene N a chybí haploskupiny kořene M (byly ale přítomny ještě před-LGM, viz *Posth et al. 2016*). Majoritní výskyt (~80 %) má dnes haploskupina R (především R0, U a JT), kam patří i nejpočetnější H. Minoritní výskyt mají pak haploskupiny N1, N2 a X, které jsou odvozené přímo z kořene N. Jejich diverzita je mimochodem nejvyšší v Arábii, která byla prvním místem, kde se anatomicky moderní člověk usídlil (*Černý 2016; Fernandes et al. 2012; Torroni et al. 2006*). Můžeme shrnout, že zatímco starší, před-neolitické období mladopaleolitických lovců-sběračů je charakterizováno zrodem jednotlivých větví haploskupiny U na Předním východě (U1, U2), v Evropě (U5, U8) a severní Africe (U6), později, v období expanzí z jihoevropských refugií, roste dramaticky podíl haploskupin H. Následující neolitické zemědělce a jejich šíření do Evropy je pak možné dokumentovat haploskupinami typu J a T (*Achilli et al. 2004; Fu et al. 2012; Pala et al. 2009; 2012; Pereira et al. 2005; Soares et al. 2010*).

Analýzy NRY ale ukázaly na poněkud jiné reprodukční chování mužské části populace. Odlišnost od mtDNA spočívala především v klinálním rozložení variability a významu demické difúze především v oblasti východního Středomoří (*Chikhi et al. 2002; Rosser et al. 2000; Semino et al. 2000*). Za příklad lze vzít haploskupinu označenou R1b-M269, jejíž frekvence sice roste z Předního východu (12 %) směrem na severozápad až do Irska (85 %), ale její diverzita je nejvyšší na jihovýchodě. Gradient diverzity koreluje se zeměpisnou délkou, přičemž nejvyšší stáří posledního společného předka (~8 tis. let) vychází pro střední Turecko (*Balaresque et al. 2010*). Takový stav je vysvětlitelný rychlou expanzí populace, která tuto haploskupinu šířila spolu se zemědělstvím. R1b-M269 se navíc v Evropě rozpadá do několika mladších větví (označených S21, S145 a S28), jejichž geografické rozšíření se kryje s centry expanzí zjištěnými nezávislou studií radiokarbonových dat (*Busby et al. 2012*).

Pro východní části Evropy má vyšší význam sesterská haploskupina R1a-M458. Jedna z jejích větví R1a1a7 dosahuje nejvyšší diverzity a stáří (~10 tis. let) ve středovýchodní

Evropě, kde se geograficky kryje s řadou neolitických kultur (*Underhill et al. 2010*). Srovnáme-li haploskupiny R1a a R1b v panevropském kontextu, pak se docela dobře ukazují jejich naprosto odlišný klinální charakter. Zatímco frekvence R1a klesá z východu na západ, frekvence R1b klesá ze západu na východ. Obě haploskupiny mají zřetelný přesah ve střední Evropě, podobně jako tomu je v případě pozdně-eneolitických kultur se šňůrovou keramikou a kultury se zvoncovitými poháry (*Nováčková et al. 2015*).

Je třeba podotknout, že většina výzkumů NRY byla založena na poměrně malém molekulárním rozlišení, takže datování je nejisté. Novější práce analyzující větší počet polymorfismů ukazují, že stáří většiny evropských chromozomů Y může spadat dokonce až do doby bronzové (*Batini et al. 2015*). Celogenomové studie NRY pak naznačují, že tato část genomu, resp. mužská část populace prošla silným efektem hrdla lahve pravděpodobně v souvislosti s výraznější variabilitou reprodukčního úspěchu mužů před 10 tis. lety (*Karmin et al. 2015*). Tyto analýzy ukazují na podstatně odlišné výsledky obou uniparentálních systémů. Znamená to, že reprodukční chování mužů a žen se muselo v dlouhodobém kontextu lišit.

Genetická diverzita biparentálních dat ukazuje na vyšší heterozygotitu a nižší vazebnou nerovnováhu na jihu Evropy. Oba tyto parametry vykazují klinální variabilitu, což lze interpretovat celkem očekávatelným zjištěním, že jižní populace byly zdrojem populací severních nebo že mají vyšší N_e (*Lao et al. 2008*). V Evropě je zajímavé především to, že ačkoli je diferenciací mezi lokálními populacemi nízká, koreluje dobře s prostorem. Jinými slovy genetické vzdálenosti odrážejí vzdálenosti geografické; např. 50 % jedinců lze jen podle genetiky zpětně lokalizovat do okruhu 310 km od jejich místa narození a 90 % jedinců do okruhu 700 km (*Novembre et al. 2008*). Stále rostoucí množství genomických dat však umožňuje detekovat na tomto genetickém pozadí i poměrně slabé signály populačních změn (*Hellenthal et al. 2014*).

Vliv migrací z mimoevropských oblastí je patrný zejména na jihu Evropy. Haplotypy původem ze subsaharské a severní Afriky se vyskytují častěji u populací Pyrenejského poloostrova (nikoli ale Basků) a naopak populace Balkánského poloostrova sdílejí haplotypy původem z Předního východu (*Botigué et al. 2013*). Malou Asii lze pak z genetického pohledu interpretovat jako jakýsi most mezi Evropou a Asií (*Hodoglugil – Mahley 2012*).

Genetická diverzita populací pleistocénu

Výše uvedené výsledky zjištěné analýzou současných evropských populací byly konfrontovány s výzkumem aDNA. Hlavní otázkou populačních dějin pozdního pleistocénu byl odjakživa vztah anatomicky moderních lidí a neandertálců. První mtDNA sekvence z neandertálské fosilie byla publikována již 1997 (*Krings et al. 1997*) a v krátké době následovala řada dalších. Postupem času se zjistilo, že neandertálci mají řadu mutací, které je odlišují od anatomicky moderních lidí, z čehož bylo možné usuzovat, že se tyto populace nemísily vůbec nebo jen v omezené míře (*Hodgson and Disotell 2008*).

S nástupem moderních technologií se podařilo nasekvenovat kompletní molekulu neandertálské mtDNA a bylo tak možné i spolehlivěji odhadnout období divergence obou skupin na zhruba 660 tis. let (*Green et al. 2008*). Poměrně dlouho bylo třeba čekat na výsledky vypočtené na základě NRY. Teprve nedávno se ukázalo, že se chromozomy Y anatomic-

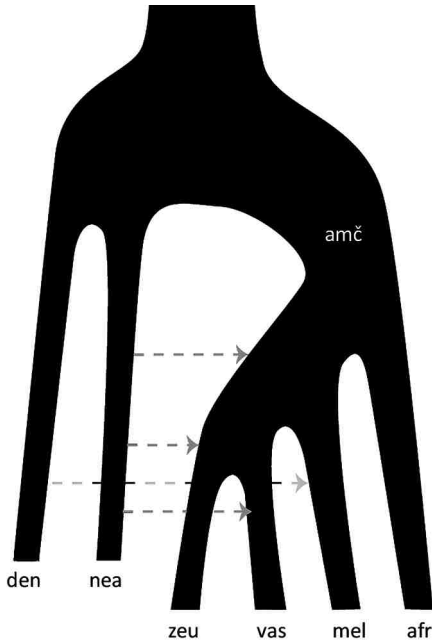
ky moderních lidí a neandertálců rozešly před přibližně 588 tis. lety (*Mendez et al. 2016*). Zároveň je ale třeba zmínit, že srovnáme-li mtDNA samotných neandertálců, dospějeme k docela nízkému stáří posledního společného předka spadajícího do období před 109 tis. lety (*Briggs et al. 2009*). To lze vysvětlit jednoduše tím, že neandertálská populace v době kontaktu s anatomicky moderními lidmi již prakticky vymírala.

Ohromné úsilí bylo vynaloženo k izolaci neandertálské autozomální DNA. Po prvním úspěchu bylo zjištěno, že se předkové neandertálců od předků anatomicky moderních lidí oddělili skutečně někdy před 500 tis. lety (*Green et al. 2006*). Teprve až v roce 2010 bylo možné získat nové poznatky o populačních dějinách pozdního pleistocénu. Srovnáním tří miliard nukleotidů ze tří neandertálců s pěti genomy současných lidí se ukázalo, že neandertálci sdílí odvozené alely s Evropany i Asiaty, ale nikoli s Afričany (*Green et al. 2010*). Ze čtyř možných scénářů proč tomu tak je, nebylo možné vyloučit hybridizaci v úrovni 1–3 %, tedy mísení mimo Afriku a za předpokladu silné populační struktury neúplné třídění linií. Pozdější studie založené na rozpadu vazebné nerovnováhy se přiklonily k prvnímu scénáři, tedy hybridizaci, k níž muselo dojít po divergenci zakládající populace Eurasie a před divergencí populací západní a východní Eurasie (*Lohse – Frantz 2014*). K výše uvedenému snad jen doplníme, že pokud mluvíme o Africe, míníme její subsaharskou část, neboť lidé žijící v severní Africe jsou původem z Předního východu a neandertálský příspěvek je u nich, podobně jako u Eurasiatů, dobře patrný (*Sánchez-Quinto et al. 2012*).

Skutečnost, že současná populace anatomicky moderních lidí nenese neandertálskou stopu v uniparentálních genetických úsecích, ale jen biparentálních, je v souladu s poměrně silnou reprodukční bariérou, která mezi oběma populacemi existovala (*Curat – Excoffier 2011*). V jakém časovém úseku k mísení došlo, bylo možné zjistit z délky neandertálských úseků DNA u anatomicky moderních lidí žijících krátce poté – ti totiž museli logicky mít tyto úseky delší, neboť později docházelo k jejich přirozenému „rozpadu“ vlivem rekombinace. Analýza západosibiřské fosilie Ust'-Ishim staré 45 tis. let ukázala, že k mísení obou skupin došlo před 52–58 tis. lety tedy podle všeho ještě na území Předního východu (*Fu et al. 2014*) a k podobnému výsledku došla i studie analyzující fosilii Kostěnki 14 starou 37 tis. let (*Seguin-Orlando et al. 2014*).

To ale nebylo jediné mísení. Vyšší neandertálský příspěvek u populací jižní a východní Asie naznačuje, že k hybridizaci docházelo na území Asie i později (*Vernot et al. 2016; Wall et al. 2013*). Z pohledu současné genetické variability se zdálo, že se anatomicky moderní lidé a neandertálci v Evropě (na rozdíl od Asie) už nemísili. Takovou představu ale částečně vyvrátila analýza fosilie anatomicky moderního člověka z rumunského naleziště Peștera cu Oase, v níž byly neandertálské alely nalezeny ve velké míře (*Fu et al. 2015*); neandertálský předek byl od pešterského jedince vzdálený dokonce jen 4–6 generací. Další šetření ukázalo, že potomci tohoto jedince do dnešní evropské diversity moc nepřispěli. Na závěr můžeme ještě dodat, že i u neandertálců byl genetický příspěvek anatomicky moderního člověka detekován. Jednalo se ale o populaci, která opustila Afriku ještě před druhou, kolonizačně úspěšnou vlnou, tedy ještě někdy v době posledního interglaciálu před 100 tis. lety (*Kuhlwilm et al. 2016*).

V poslední době se výzkum zaměřuje také na náš třetí genom, tedy nejen na naši vlastní genetickou výbavu (sekvenci DNA a její epigenetické modifikace), ale i genomy mikrobiot žijících v našich střevech, na kůži a v ústní dutině (*Leonardi et al. 2017; Schnorr et al. 2016*). Obsahují vlastně mnohem větší množství genů, než kolik nosíme v našich buňkách; uvádí se,



Obr. 3. Dnešní představa o mísení anatomicky moderních lidí a asijských homininů odpovídá několika časově odděleným kontaktům. Po oddělení předků anatomicky moderních lidí (amč), neandertálců a denisovců došlo k oddělení předků neandertálců (nea) a denisovců (den). Teprve po nějakém čase, když se od předků dnešních Afričanů (afr) oddělili předkové dnešních ne-Afričanů (migrační *out-of-Africa*), došlo k jejich prvnímu mísení s neandertálci. Následně se oddělili předkové dnešních Melanésanů (mel), což jsou Papuánci a Australáci a předkové populací východní (vas) a západní (zeu) Eurasie získali další neandertálský příspěvek. Následně pak došlo k mísení předků Melanésanů s denisovci a poslední genový tok od neandertálců k anatomicky moderním lidem se odehrál v místě, kde sídlila populace, jež dala vznik dnešním východoasijským skupinám; podle Vernot et al. 2016.

Fig. 3. Current concept of gene flow between anatomically modern humans and Asian hominins corresponds to several chronologically separate contacts. Following separation of ancestors of anatomically modern humans (amč), Neanderthals and Denisovans, separation of ancestors of Neanderthals (nea) and Denisovans' (den) occurred. Only after some time, when ancestors of contemporary non-Africans (*out-of-Africa* migration) separated from today's Africans (afr), they underwent the first interbreeding with Neanderthals. Subsequently, ancestors of contemporary Melanesians (mel) – New Guineans and Australians – separated, and ancestral populations of eastern (vas) and western (zeu) Eurasia obtained further Neanderthal contribution. After that, ancestors of Melanesians admixed with the Denisovans, and the last gene flow from the Neanderthals to the anatomically modern people took place with the population constituting contemporary East Asian groups (after Vernot et al. 2016).

že až 99,9 % genů na a v našich tělech jsou geny nejrůznějších mikroorganismů. Ty *de facto* spoluutvářejí náš fenotyp, to jak jsme schopni se přizpůsobovat prostředí, jak na něj reagujeme. Podobné studie jsou dnes prováděny i u neandertálců s cílem poznání jejich stravy a potažmo i prostředí, které obývali. Například ze zubního kamene neandertálce z belgického naleziště Spy byla rekonstruována strava masitá (jedl např. maso srstnatého nosorožce nebo muflona) a naopak z analýzy zubního kamene neandertálce ze španělské lokality El Sidrón vyplývá, že jeho strava byla převážně rostlinná (jedl zejména houby nebo piniová semínka). Tyto stravovací návyky souvisely i s rozdílným složením ústní mikrobioty obou zkoumaných jedinců (Weyrich et al. 2017).

Archeogenetické či paleogenetické výzkumy se ale nesoústředily jen na výzkum aDNA neandertálců. V roce 2008 byl nalezen v jeskyni Denisova na Altaji juvenilní článek prstu starý asi 50 tis. let. Vzhledem k nízkému stupni kontaminace a výjimečně dobré zachovalosti bylo možné analyzovat jeho DNA a badatelé zjistili, že se nejedná ani o neandertálce, ani o anatomicky moderního člověka, nýbrž o dosud neznámý druh homininů (či lépe snad

neznámou DNA), které podle místa nálezu označili jako denisovce (*Krause et al. 2010*). Podle mtDNA byla vypočtena divergence od dnešních lidí na více než 1 milion let a kromě prstního článku byla později izolována denisovská aDNA ze dvou dospělých stoliček, které mimochodem připomínají stoličky druhu *Homo erectus* (*Sawyer et al. 2015*).

Překvapivé výsledky přinesla analýza nukleárního genomu denisovců. Ukázalo se, že na rozdíl od mtDNA je jeho jaderný genom stejně tak divergující od anatomicky moderních lidí jako od něho divergují sami neandertálci – jedná se tedy o jejich sesterskou skupinu, přičemž divergence neandertálců a denisovců lze klást do doby před 640 tis. lety, s tím že předek těchto archaických homininů se od předka anatomicky moderních lidí musel oddělit zhruba před 800 tis. lety (*Reich et al. 2010*). Ještě větším překvapením bylo to, že i denisovci přispěli hybridizací do genomu současných lidí, a sice v úrovni 4–6 %. Došlo k tomu ale později a jinde než v případě neandertálců a prapůvodních Euroasiatů. Nejvyšší podíl denisovských alel byl zjištěn u Melanéšanů, tzn. Austrálců a Papuánců, i když jistý podíl vykazují i některých indické populace (*Sankararaman et al. 2016*). Mísení geografických skupin anatomicky moderních lidí a archaických homininů zachycuje schéma na obr. 3.

Z pohledu populačních dějin Evropy zmiňujeme denisovce především proto, že severošpanělská fosilie ze Sima de los Huesos ze středního pleistocénu stará přibližně 400 tis. let a zařazovaná někdy do druhu *Homo heidelbergensis* má stran mtDNA blíže právě k oněm poněkud enigmatickým asijským denisovcům (*Meyer et al. 2014*). Na druhé straně výzkum nukleární DNA ukazuje, že šlo spíše o rané neandertálce a rozdílnost mtDNA lze vysvětlit nízkou N_e , neúplným rozdělením linií po divergenci neandertálců a denisovců nebo demografickou změnou u neandertálců pozdního pleistocénu (*Meyer et al. 2016*).

Archeogenetika tedy ukázala, že populační dějiny pleistocénu jsou poměrně komplikované a že ani asijské homininy se vzájemnému mísení nijak nevyhýbali (*Prüfer et al. 2014*). Podstatné je, že nelze původ našeho druhu vykládat lineárně a je pravděpodobné, že nás čekají ještě další překvapení. Expanze mimo Afriku nicméně pro anatomicky moderního člověka znamenala velkou výzvu v podobě adaptace na nové selekční prostředí. Mísením s neandertálci získal vhodné alely – např. v genech řídících tvorbu keratinových filament v kůži, vlasech a nehtech, schopnost imunologické reakce, ale i náchylnost k některým civilizačním chorobám jako je obezita (*Sankararaman et al. 2014*). Větší část alel byla však pro anatomicky moderního člověka nevýhodná, a tak se jich postupně zbavoval. Během paleolitu tak došlo pravděpodobně z důvodu přirozeného výběru k poklesu četnosti neandertálských alel z 3–6 % na dnešní 2 % (*Fu et al. 2016*).

Díky modelování mtDNA dat z období paleolitu a mezolitu se potvrdilo výrazné snížení N_e v Evropě po LGM a také se ukázalo, že přibližně před 14,5 tis. lety došlo v Evropě k výrazné demografické změně, způsobené pravděpodobně migrací (*Posth et al. 2016*). Komplementární výsledky celogenomové studie některých z těchto vzorků (*Fu et al. 2016*) také naznačují, že šíření gravettienomu muselo souviset alespoň částečně s migrací lidí. Na straně druhé i přes podobnosti mezi kulturami asociovanými se středosibiřským jedincem z lokality Mal'ta (*Raghavan et al. 2014*) a s jedinci z Dolních Věstonic (*Fu et al. 2016*) nebyla mezi těmito skupinami zjištěna genetická příbuznost. Tato studie mimochodem umožnila také jednoznačně určit pohlaví prostředního jedince z trojhrabu z Dolních Věstonic jako mužské, což dokládá možnosti aDNA mimo klasické populačně-genetické aplikace.

Genetická diverzita populací holocénu

Archeogenetický výzkum holocenních populací ukázal na až nečekané rozdíly ve výskytu jednotlivých mtDNA haploskupin mezi lovci-sběrači na straně jedné a zemědělci na straně druhé. Ukázalo se, že všechny kostry datované do období před 13,5–8,3 tis. lety nesou haploskupinu U (U2, U4, nebo U5), přičemž kostry datované do období před 7,6–6,5 tis. lety – tedy první evropští zemědělci – mají U jen vzácně, mnohem častěji nesou haploskupinu N1a nebo H. Jak ukázaly simulace beroucí v potaz heterochronní charakter aDNA dat (*Bramanti et al. 2005*), tyto rozdíly nemohou být vysvětleny stochastickými procesy, jako je genetický drift. Výsledky tedy ukázaly na populační diskontinuitu a vrátily do hry úvahy týkající se zásadního významu neolitické migrace (*Pinhasi et al. 2012*).

Dlouho na sebe nenechaly čekat ani analýzy první autozomální DNA, zprvu ze severských populací, kde se DNA v chladnějším prostředí lépe zachovává. Při srovnání zemědělců kultury s nálevkovitými poháry a lovců-sběračů z období mezolitu i kultury s jamkovou keramikou bylo zjištěno, že zatímco pravěcí zemědělci jsou podobní dnešním populacím Evropy jižní, lovci-sběrači dnešním populacím Evropy severní, což potvrzovalo výsledky analýz mtDNA. Genetické rozdíly mezi oběma pravěkými populacemi byly přitom vyšší, než rozdíly mezi dnešními evropskými populacemi, přičemž u lovců-sběračů nebyl zjištěn příspěvek zemědělců, u zemědělců naopak byl zjištěn příspěvek lovců-sběračů (*Skoglund et al. 2012; 2014*). Severní Evropě se archeogenetické studie věnují i v současnosti, obzvláště zkoumaný je Baltský region. Ukazuje se, že tamní populace na rozdíl od jiných částí Evropy používaly sice keramiku, ale zachovaly si kontinuitu s místními lovci-sběrači mezolitu (*Jones et al. 2017*) i jejich způsob života, jak si to mimochodem představovali i někteří archeologové (*Zvevibel – Dolukhanov 1991*).

Už před genomickou revolucí v oboru naznačily analýzy kompletní mtDNA z lokality Blätterhöhle složitost a komplexnost procesu evropské neolitizace. Na této lokalitě byly nalezeny kosterní pozůstatky z raného mezolitu a pozdního neolitu. Zatímco ty raně mezolitické ukázaly mtDNA haploskupiny typické pro lovce-sběrače, u pozdně neolitických bylo možné odlišit na základě stabilních izotopů dvě geneticky vzdálené skupiny. To bylo díky simulacím a porovnání s již publikovanými daty interpretováno jako paralelní osídlení zemědělci a skupinou, která se živila rybolovem, lovem a sběrem a která vykazovala genetickou kontinuitu s osídlením z raného mezolitu i dva tisíce let po nástupu prvních známek neolitického osídlení v oblasti (*Bollongino et al. 2013*).

Zatímco vzorků aDNA neolitického stáří ze severnějších a středních částí Evropy přibývalo (např. *Gamba et al. 2014; Haak et al. 2015*), výzkum koster z teplejších oblastí se vzhledem k vyšší degradaci molekul DNA nacházel v méně příznivé situaci. Ukázalo se, že nejlépe bývá zachována DNA v kosti skalní (*pars petrosa ossis temporalis*), a díky tomuto poznatku bylo možné získat kompletní genomy i z Řecka a Anatólie (*Hofmanová et al. 2016*). Tato data z Egejské oblasti potvrdila, že daný region byl zdrojem populace, která se rozšířila po celém evropském kontinentě. Navíc bylo možné geneticky potvrdit archeologicky předpokládané šíření neolitické populace jak kontinentální cestou přes Balkán do střední Evropy, tak středomořskou cestou po pobřeží až na Pyrenejský poloostrov. Na obou trasách došlo k drobné příměsi lovců-sběračů do genofondu prvních zemědělců v Evropě. Genetické vztahy mezi jedinci i populacemi ukazuje *obr. 4*.

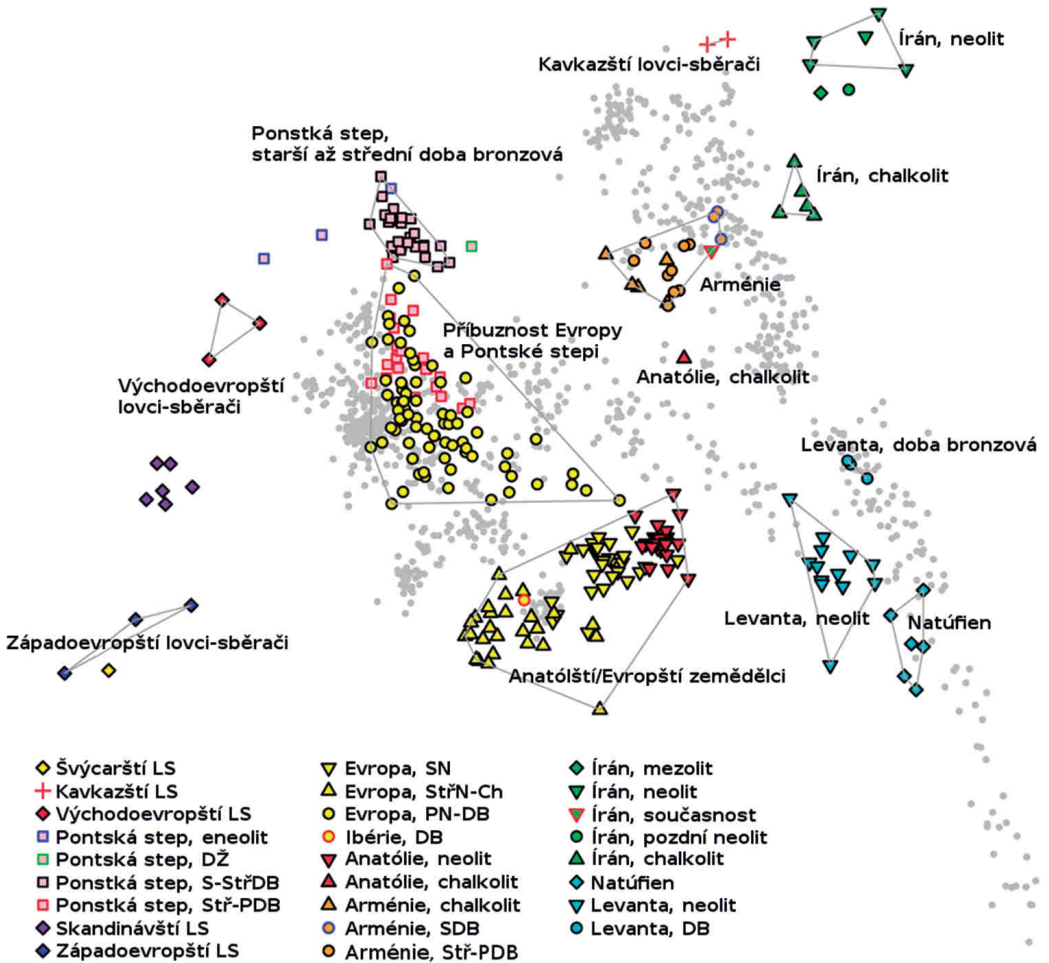
Překvapivým zjištěním byly výsledky získané z až 10 tis. let starých genomů z íránského pohorí Zagros (*Broushaki et al. 2016*). Ty byly velmi odlišné od zemědělců z Anatólie s přepokládaným datem oddělení těchto populací brzy po migraci anatomicky moderních lidí z Afriky. Zajímavé je, že zemědělci se do světa rozešli z různých míst Předního východu – zatímco do Evropy přišli zemědělci ze západní Anatólie (dnes je mimochodem tato populace nejlépe „zakonzervována“ na Sardinii), do východní Afriky z jižní Levanty a do eurasijských stepí právě z íránského Zagrosu. Studie kombinující předchozí data a přinášející velké množství materiálu z Předního východu ukázala, že již lovecko-sběračské i následné zemědělské populace Předního východu byly velmi silně strukturované a zároveň přinesla první genetický doklad blízké příbuznosti nositelů levantské epipaleolitické kultury natúfien s pozdějšími neolitickými zemědělci z téže oblasti (*Lazaridis et al. 2016*).

Invaze předovýchodních zemědělců do Evropy, ale nebyla jediná. Byly detekovány další post-neolitické migrace, které souvisely s genovým tokem mezi střední a severní (Fennoskandinávie) Evropou ve středním neolitu (kultura s nálevkovitými poháry) a zejména pohyby obyvatelstva v období eneolitu (*Brandt et al. 2013*). Analýzy autozomální aDNA poukázaly na význam eneolitických migrací spjatých pravděpodobně s šířením indoevropských jazyků. Velkým přelomem bylo zjištění, že se během eneolitu v evropském genofondu náhle objevují lidé původem z Pontských stepí (patrný je zejména vliv jámové kultury (jamnaja) na kulturu se šňůrovou keramikou, kdy jde o až 75 %). U dnešních populací je tato genetická stopa nejvíce patrná na severovýchodě Evropy (*Haak et al. 2015*).

Celkově tedy byly identifikovány tři ancestrální komponenty či populace, od nichž máme my Evropané každý tak trochu. Jsou to jednak lovci-sběrači západní Evropy (zejména ti z jihoevropských refugií), zemědělci z Předního východu a pastevcí z Pontských stepí, kteří patří k široce rozšířené metapopulaci severní Eurasie – jsou například podobně jako američtí indiáni příbuzní středosibiřské fosilii Mal'ta (*Raghavan et al. 2014*) a do střední Evropy se mohli dostat právě s expanzí kultur se šňůrovou keramikou, resp. jámové kultury (*Lazaridis et al. 2014; Haak et al. 2015*). Tyto komponenty byly do evropského genofondu začleňovány v různých obdobích; časovou osu nasedání nových komponent, tedy jednotlivých migrací vystihuje *obr. 5*.

Současná populační struktura Evropy se tedy utvořila až během doby bronzové, byť jistě pohyby lze detekovat i následně v době železné (*Gamba et al. 2014*). Pozdější migrace nemusely být z populačně genetického hlediska tak významné – za vyššího N_e utvářely už jen signál vzdálenostní izolace, tedy výše uvedeného stavu, kdy jsou si geograficky bližší populace/jedinci geneticky příbuznější než populace/jedinci žijící v geograficky vzdálenějších lokalitách (*Günther – Jakobsson 2016*). Je zajímavé, že ačkoli materiální kultura může vykazovat relativní uniformitu přes rozsáhlou oblast jako například u Skytů, genetický původ jejich nositelů může být třeba i díky vzdálenosti velmi odlišný (*Unterländer et al. 2017*). Jednotná materiální kultura se tak v genetické variabilitě může odrážet jen jako zvýšení genetického toku mezi vzdálenějšími oblastmi. Podobně i na jediném relativně kulturně jednotném anglosaském pohřebišti lze najít jedince se značně geneticky odlišným původem (*Schiffels et al. 2017*).

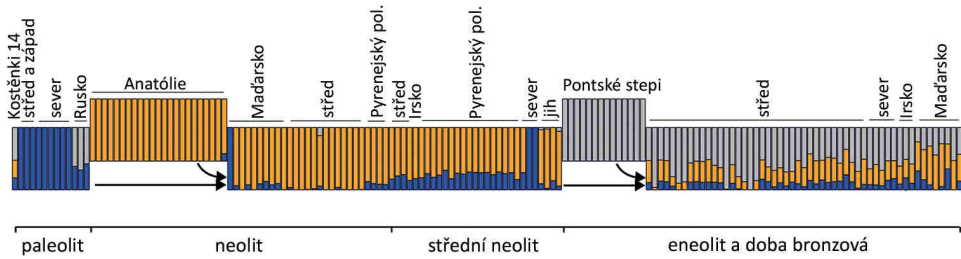
Samostatným bohatým tématem je studium domácích zvířat v sídlištech. Genetické relace jejich populací z různých regionů mohou poukazovat na kontakty mezi různými oblastmi, například u dobytka (*Scheu et al. 2015*). Také ale mohou prokazovat, že lze najít



Obr. 4. Analýza hlavních komponent genetické variability současných (šedé body) a archaických (barevné znaky) vzorků. Je dobře vidět, že původní lovecko-sběračské populace Evropy nejsou příbuzní s žádnými dnešními skupinami. LS = lovci-sběrači; S-StřDB = starší až střední doba bronzová; Stř-PDB = střední až pozdní doba bronzová; DŽ = doba železná, MN-DB = mladší neolit až doba bronzová; SN = starší neolit; StřN-EN = střední neolit až eneolit; DB = doba bronzová; SDB = starší doba bronzová. Podle *Lazaridis et al. 2016*.

Fig. 4. Population structure of Europe with archaic samples. Grey points at the background indicate samples of contemporary Europeans. It is evident that the original hunter-gatherer populations in Europe are not related to any present-day groups. LS = hunter-gatherers; S-StřDB = Middle to Late Bronze Age; Stř-PDB = Middle to Late Bronze Age; DŽ = Iron Age; MN-DB = Late Neolithic to Bronze Age; SN = Early Neolithic; StřN-EN = Middle Neolithic to Eneolithic; DB = Bronze Age; SDB = Early Bronze Age. After *Lazaridis et al. 2016*.

spojitost mezi změnou lidského chování (např. způsobu chovu) a genetickými vlastnostmi domestikovaných zvířat. To naznačila nedávná studie, která časově a místně spojila selekci určitých chovně výhodných alel u slepic se změnou křesťanských zvyklostí v době pústu a zvýšením chovu drůbeže v kláštorech v severozápadní Evropě v 9. století (*Loog et al. 2017*).



Obr. 5. Rekonstrukce archaických komponent u vzorků reprezentujících jednotlivé populační skupiny Evropy. Je patrné, že tři základní komponenty, z nichž je složen současný genofond Evropy, byly začleňovány v různých obdobích prostřednictvím migrací; podle Günther – Jakobsson 2016.

Fig. 5. Reconstruction of archaic components in samples representing individual population groups of Europe. It is evident that the three basic components constituting the present-day gene pool of Europe were incorporated in different periods through migrations; after Günther – Jakobsson 2016.

Historické paralely migrací

Po dlouhou dobu panovala představa (byť nevyslovená), že etnika se v minulosti pohybovala v prostoru jako semknuté populace s pevným a přetrvávajícím etnickým vědomím. Tomu ale skutečnost neodpovídá. Etnika necestují jako vojenské jednotky v nezměněné podobě s pevnou mírou subordinace. Namísto toho dochází u migrujících skupin k výrazným změnám, jak v oblasti jejich sociálního složení, tak v konečném důsledku i v jejich identitě (Burmeister 2000, 540). Výsledkem migrací potom není blokované nahrazení populace, ale její biologické i kulturní smíšení. Příchozí populace se v průběhu transpozice rozměňuje tím, jak se nespočet malých skupin migrantů přesunuje do mnoha a často vícenásobných destinací, kde vytvářejí různé korezidenční vztahy s domorodci. Dlouhodobě nestandardní situace při cestě a počátečních etapách osídlování nových teritorií sebou nese přeskálování sociální mapy a vytvoření nových institucí nutných k úspěšné kolonizaci. V tomto ohledu představují migrace *de facto* evoluční sílu utvářející pod hrozbou kolapsu a zániku sociální komplexity (Cabana 2011, 24). Malá velikost migrujících skupinek také výrazně zvyšuje pravděpodobnost, že se geneticky odliší od původní zdrojové populace, včetně toho, že se u nich rychleji ukotví jak genetické výhody, tak především genetické vady, které vzhledem k malé početnosti nelze přirozeným výběrem zcela eliminovat (Peischl – Excoffier 2015).

Okolnosti přímo ovlivňující migrace jsou spojené s místem původu a současně také s cílovou destinací. Významnou roli hrají přírodní, geografické a kulturní překážky a rovněž podmínky dané personálním či rodinným pozadím migrantů (Lee 1966, 50). Migrace jsou startovány a udržovány tlaky, tahy a samozřejmě jejich vzájemnou kombinací. Mezi tlaky se počítají okolnosti, jež způsobují odchod lidí z domoviny. Nejčastějším tlakovým podnětem migrace jsou důvody ekonomické či přímo subsistenční. K historickým příkladům patří odchod zhruba milionu Irů do Severní Ameriky mezi lety 1841–1851 v důsledku *An Ghorta Mór* („velkého hladu“) způsobeného bramborovou plísňí (Fagan 2007, 242–243). Jiným příkladem tlaku vyhánějících lidí z domovů jsou válečné konflikty, útoky nájezdníků a vlivem toho neuspořádané vnitřní poměry v domovině. Tímto způsobem bývá obvykle vysvětlován např. počátek doby stěhování národů (Halsall 2006, 48–49). Nedávná studie

poukazující na výrazně mužskou převahu při tzv. stepní migraci asociované s jámovou kulturou (Goldberg *et al.* 2017) naznačuje, že právě tento jev mohl stát za jednou z nejnvýraznějších změn genetické diverzity v Evropě.

K faktorům, které masově přitahují příchozí, náleží atraktivita cílových destinací. Typickými příklady z nedávné historie jsou velká stěhování následující po objevu zlata v Kalifornii (1848), nalezení stříbra v Coloradu (1889) nebo otevření Oregonské trasy pro osídlení Západu (1841, viz níže). Klíčovou roli hraje dostupnost informací o cestě i jejím cíli, což v předmediální době není vůbec banalitou. O výhodách či vůbec možnosti stěhování se mohli lidé tradičních společností dozvědět takřka bez výjimky prostřednictvím kontaktu s navrátilci (Lee 1966, 52). Tím jsme se dotkli významného jevu, který je běžnou součástí migrací, a to tzv. protiproudu. Toho si mimochodem všiml už doyen studia migrací geograf Ernst Georg Ravenstein a zařadil jej hned na první místo svých sedmi (respektive jedenácti) pravidel migrací (Ravenstein 1885, 187). Migrační protiproud nepředstavuje jen navrátilce, kteří se z různých důvodů rozhodli pro cestu zpět domů, ale také potomky prvních migrantů. Ti s sebou přinášejí esenciální informace o destinaci a cestě k ní. Jejich doporučení jsou pak často určující pro směr a cíl migrační trasy. Jedním z příkladů je tzv. hadramí diaspora, která do východního Jemenu přivedla ženy (a tudíž i mtDNA) z oblastí okolo Indického oceánu, včetně některých kulturních prvků patrných zejména v architektuře (např. Černý 2016, 222–226).

Jedna z představ o tzv. demické difúzi neolitických inovací pracuje s modelem vlny pokroku (z angl. *wave of advance*). Značné popularity se této hypotéze dostalo v souvislosti s prací Alberta Ammermana a Luigiho Cavalli-Sforza (1971, 687). Vlnové a frontální šíření migrantů však realitě příliš neodpovídá a je ho možné akceptovat jen jako obecný rámeček imaginace (nebo jako generalizaci více jevů vedoucích např. ke stejné distribuci alel). Migrace mají totiž ve skutečnosti podobu proudů, což znamená, že se osídlenci pohybují po předem známých trasách a s jasným cílem (Lee 1966, 54). Osídlování nového území tak neprobíhá graduálně, ale má podobu jakýchsi žabích skoků od jedné předem vybrané destinace ke druhé. Postupné migrační cíle mohou být přitom od sebe dosti vzdálené a čas (i prostor) mezi nimi vyplňuje putování průzkumníků. Tyto modely vyžadují náročnější studium, protože jejich předpokladem je větší statistická síla (větší úseky genomů, více vzorků z rozsáhlých geografických oblastí a ideálně z různých období). Nedávná studie (Alves *et al.* 2016) zaměřená na jevy LDD (z angl. *long-distance dispersals*) ukázala, že ač jsou poměrně časté v populační historii našeho druhu, pravděpodobně k nim nedocházelo v období prvotního osídlování Eurasie. Lze předpokládat, že s narůstajícím množstvím dat bude možné využít tyto modely lokálněji a se zapojením aDNA dat.

Jak jsme již naznačili v úvodu, u populačních dějin a teorii migračních procesů je obtížné překročit rovinu ideálních modelů a biologických dat směrem k reálné představě o migraci. Jednu migrační epizodu si proto na úplný závěr představme. Dobře zdokumentovaným příkladem velké historické migrace je již zmíněná expanze euroamerického osídlení do západní části Spojených států, která z velké části probíhala po tzv. Oregonské trase. Na počátku 19. století bylo obrovské území od povodí Mississippi a Missouri dále na západ málo známé a pro rostoucí počet evropských emigrantů prakticky nedostupné. Zprávy oficiálních expedic, jako byly výpravy poručíka Zebulona Pikea v roce 1806 nebo majora Stephena Longa, mluvily o nehostinné krajině západních velkých plání, které označovaly jako Velkou americkou poušť. Oblast byla legislativně vymezena jako domovina domorodců,



Obr. 6. Migranti přes Velké pláně. Publikováno roku 1871 v časopise Harper's weekly. Kongresová knihovna LC-USZ62-133214.

Fig. 6. Migrants over the Great Plains. Published in 1871 in Harper's weekly journal, Library of Congress LC-USZ62-133214.

a to zřejmě i proto, že byla považována za nevhodnou pro osídlování (což ovšem nebyla pravda). Nejbližší země atraktivní pro masovou zemědělskou migraci ležela podle tehdejších představ až v Oregonu na západním pobřeží Severní Ameriky (McNeese 2009). Mluvílo se o tamních úrodných říčních údolích, zdravém klimatu (na Missouri a Mississippi hrozila malárie a žlutá zimnice), dostupném světlém lese a jen nemnoha britských kolonistech. Poslední informace byla důležitá v rámci zahraničně-politických vztahů, protože území leželo na sporných hranicích Země prince Ruprechta, která byla ve vlastnictví britské obchodní Společnosti Hudsonova zálivu. Americké osídlení Oregonu bylo tudíž z hlediska Spojených států velmi žádoucí (Young 1900). Z pohledu osídlenců však hlavní problém spočíval v otázce, jak se tam dostat.

Poznatky o cestě napříč divočinou přicházely jen postupně a pomalu, a to díky aktivitám lovců kožešin ve službách obchodních společností, misionářů a objevitelů z vlastní vůle i sponzorovaných vládou. Nebezpečí uvažované trasy spočívalo v nutnosti překonat prostor nekonečných pustých plání a zdolat hory, které byly považované za neprůchodné pro vozy. V touze po nové zemi se však migranti odhodlali neznámému území čelit. První výprava osmnácti mužů-kolonistů vyrazila 1. května 1839 na koních a s vlajícím praporem „Oregon nebo hrob“. Do cíle jich došlo devět. V září následujícího roku se na cestu vydaly první vozy (snad tři) s rodinami, které vedlo několik bývalých lovců kožešin. Přes hory do misie

Walla Walla v Oregonu nakonec projel jen jediný vůz, a to ještě bez nákladu. V roce 1841 vyjela první větší kolona vozů (tzv. *wagon train*) s šedesáti osadníky. Původně směřovali do Kalifornie, ale část z nich se nakonec rozhodla pro Oregon, kam také po nekonečných peripetích skutečně dorazili. Nová výprava jednoho sta kolonistů se potom na cestu vydala následující jaro. Hned v dalším roce 1843 už putovalo Oregonskou trasou 700–1000 osadníků, kteří cestu definitivně otevřeli (*obr. 6*). Mezi lety 1843–1846 se ustálila pevná trasa, průvodci či vůdci kolon vozů vybírali poplatky a v cílové destinaci údolí Willamette se počala tvořit samospráva a základní osadnická legislativa. V roce 1846 byl mezinárodní smlouvou konečně vyřešen americko-britský územní spor o Oregon ve prospěch USA, což dveře pro osídlení otevřelo dokořán (*Unruh 1979*).

Celá Oregonská trasa měřila kolem 3200 km a vedla od řeky Missouri do údolí Willamette (*Parkman 1910*). Kolonistům organizovaným ve výše zmíněných vozových kolonách trvala cesta přes půl roku s průměrnou rychlostí 19–24 km za den. Trasa byla v provozu od poloviny 30. let až do 60. let, s největším počtem migrantů mezi lety 1846 až ca 1869. V dobách největší slávy zde byl provoz tak hustý, že lidé museli nosit roušky přes obličej, aby se chránili před prachem zviřeným stovkami vozů. Vlastní Oregonská trasa se v průběhu doby rozvětvila do dalších směrů, takže vznikla Kalifornská odbočka (od 1843), Mormonská cesta (od 1847) a Bozemanova trasa (od 1863). Na konci 60. let 19. století byla Oregonská stezka nahrazena železnicí. I poté, co se ve 40. letech trasa celé cesty stabilizovala a řídkce na ní existovaly zásobovací stanice, bylo putování velmi rizikové. Předpokládá se, že na trase našlo smrt až 21 tis. lidí, což by odpovídalo zhruba každému sedmnáctému osadníkovi. Naprostou většinu úmrtí měly na svědomí infekční choroby (především cholera) následované útoky domorodců. Zbytek podlehl strastím cesty, nebo konfliktům mezi migranty. Kolik osob prošlo oregonskou trasou, je dnes těžké odhadnout. Vycházíme-li z nárůstu obyvatel v cílových oblastech, pak lze dojít k číslu většímu než 360 tis. lidí (*Unruh 1979*).

Exkurz k osadníkům amerického západu by měl ukázat, co dalšího se může skrývat pod odkazem na populační dějiny rekonstruované jen z genetických dat. Pravdou zůstává, že zatímco rozvoj molekulárních metod umožňuje nebývale podrobný vhled do vývoje a změn složení lidských společenství z biologického úhlu pohledu, s porozuměním kulturních specifik těchto procesů je to mnohem těžší. Genetická spřízněnost nemá jasnou vazbu na etnicitu ani jiný typ kulturní a sociální afiliace (*Anthony 2017, 28*). To samé samozřejmě platí i pro materiální kulturu. Propojení těchto prozatím divergentních domén je proto výzvou pro budoucí bádání o lidech, jejichž minulost nikdo nezapisoval.

Literatura

- Achilli, A. – Rengo, C. – Magri, C. – Battaglia, V. – Olivieri, A. – Scozzari, R. – Cruciani, F. – Zeviani, M. – Briem, E. – Carelli, V. – Moral, P. – Dugoujon, J. M. – Roostalu, U. – Loogvali, E. L. – Kivisild, T. – Bandelt, H. J. – Richards, M. – Villems, R. – Santachiara-Benerecetti, A. S. – Semino, O. – Torroni, A. 2004: The molecular dissection of mtDNA haplogroup H confirms that the Franco-Cantabrian glacial refuge was a major source for the European gene pool. *American Journal of Human Genetics* 75, 910–918.
- Alves, I. – Arenas, M. – Currat, M. – Sramkova Hanulova, A. – Sousa, V. C. – Ray, N. – Excoffier, L. 2015: Long-Distance Dispersal Shaped Patterns of Human Genetic Diversity in Eurasia. *Molecular Biology and Evolution* 33, 946–958.

- Ammerman, A. J. – Cavalli-Sforza, L. L. 1971: Measuring the Rate of Spread of Early Farming in Europe. Man 6, 674–688.*
- Anthony, D. – Brown, D. 2017: Molecular Archaeology and Indo-European linguistics: Impressions from new data. In: B. S. S. Hansen – A. Hyllested – A. R. Jørgensen et al. eds., Usque ad Radices: Indo-European Studies in Honour of Birgit Anette Olsen. Copenhagen Studies in Indo-European vol. 8., Copenhagen: Museum Tusulanum Press, 25–54.*
- Avise, J. C. 2000: Phylogeography. The History and Formation of Species. Harvard: Harvard University Press.*
- Balaresque, P. – Bowden, G. R. – Adams, S. M. – Leung, H. Y. – King, T. E. – Rosser, Z. H. – Goodwin, J. – Moisan, J. P. – Richard, C. – Millward, A. – Demaine, A. G. – Barbujani, G. – Previdere, C. – Wilson, I. J. – Tyler-Smith, C. – Jobling, M. A. 2010: A predominantly neolithic origin for European paternal lineages. PLoS Biol 8, e1000285.*
- Batini, C. – Hallast, P. – Zadik, D. – Delsler, P. M. – Benazzo, A. – Ghirotto, S. – Arroyo-Pardo, E. – Cavalleri, G. L. – de Knijff, P. – Dupuy, B. M. – Eriksen, H. A. – King, T. E. – Lopez de Munain, A. – Lopez-Parra, A. M. – Loutradis, A. – Milasin, J. – Novelletto, A. – Pamjav, H. – Sajantila, A. – Tolun, A. – Winney, B. – Jobling, M. A. 2015: Large-scale recent expansion of European patrilineages shown by population resequencing. Nature Communications 6, 7152.*
- Bellwood, P. 2013: First migrants: Ancient migration in global perspective. Chichester: Wiley Blackwell.*
- Bentley, R. A. – Bickle, P. – Fibiger, L. – Nowell, G. M. – Dale, C. W. – Hedges, R. E. – Hamilton, J. – Wahl, J. – Francken, M. – Grube, G. – Lenneis, E. – Teschler-Nicola, M. – Arbogast, R. M. – Hofmann, D. – Whittle, A. 2012: Community differentiation and kinship among Europe's first farmers. Proceedings of the National Academy of Sciences 109, 9326–9330.*
- Binford, L. R. 1962: Archaeology as anthropology. American antiquity 28, 217–225.*
- Bollongino, R. – Nehlich, O. – Richards, M. P. – Orschiedt, J. – Thomas, M. G. – Sell, C. – Fajkošová, Z. – Powell, A. – Burger, J. 2013: 2000 Years of Parallel Societies in Stone Age Central Europe. Science 342, 479–481.*
- Boric, D. – Price, T. D. 2013: Strontium isotopes document greater human mobility at the start of the Balkan Neolithic. Proceedings of the National Academy of Sciences 110, 3298–3303.*
- Botigué, L. R. – Henn, B. M. – Gravel, S. – Maples, B. K. – Gignoux, C. R. – Corona, E. – Atzmon, G. – Burns, E. – Ostrer, H. – Flores, C. – Bertranpetit, J. – Comas, D. – Bustamante, C. D. 2013: Gene flow from North Africa contributes to differential human genetic diversity in southern Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences 110, 11791–11796.*
- Bramanti, B. – Thomas, M. G. – Haak, W. – Unterlaender, M. – Jores, P. – Tambets, K. – Antanaitis-Jacobs, I. – Häidle, M. N. – Jankauskas, R. – Kind, C.-J. – Lueth, F. – Terberger, T. – Hiller, J. – Matsumura, S. – Forster, P. – Burger, J. 2009: Genetic Discontinuity Between Local Hunter-Gatherers and Central Europe's First Farmers. Science 326, 137–140.*
- Brandt, G. – Haak, W. – Adler, C. J. – Roth, C. – Szecsenyi-Nagy, A. – Karimnia, S. – Moller-Rieker, S. – Meller, H. – Ganslmeier, R. – Friederich, S. – Dresely, V. – Nicklisch, N. – Pickrell, J. K. – Sirocko, F. – Reich, D. – Cooper, A. – Alt, K. W. – Genographic, Consortium. 2013: Ancient DNA reveals key stages in the formation of central European mitochondrial genetic diversity. Science 342, 257–261.*
- Brewster, C. – Meiklejohn, C. – von Cramon-Taubadel, N. – Pinhasi, R. 2014: Craniometric analysis of European Upper Palaeolithic and Mesolithic samples supports discontinuity at the Last Glacial Maximum. Nature Communications 5, 4094.*
- Briggs, A. W. – Good, J. M. – Green, R. E. – Krause, J. – Maricic, T. – Stenzel, U. – Lalueza-Fox, C. – Rudan, P. – Brajkovic, D. – Kucan, Z. – Gusic, I. – Schmitz, R. – Doronichev, V. B. – Golovanova, L. V. – de la Rasilla, M. – Fortea, J. – Rosas, A. – Paabo, S. 2009: Targeted retrieval and analysis of five Neandertal mtDNA genomes. Science 325, 318–321.*
- Broushaki, F. – Thomas, M. G. – Link, V. – Lopez, S. – van Dorp, L. – Kirsanow, K. – Hofmanova, Z. – Diekmann, Y. – Cassidy, L. M. – Diez-del-Molino, D. – Kousathanas, A. – Sell, C. – Robson, H. K. – Martiniano, R. – Blocher, J. – Scheu, A. – Kreutzer, S. – Bollongino, R. – Bobo, D. – Davoudi, H. – Munoz, O. – Currat, M. – Abdi, K. – Biglari, F. – Craig, O. E. – Bradley, D. G. – Shennan, S. – Veeramah, K. R. – Mashkour, M. – Wegmann, D. – Hellenthal, G. – Burger, J. 2016: Early Neolithic genomes from the eastern Fertile Crescent. Science 353, 499–503.*
- Burmeister, S. 2000: Archaeology and Migration: Approaches to an Archaeological Proof of Migration. Current Anthropology 41, 539–567.*
- Busby, G. B. – Brisighelli, F. – Sanchez-Diz, P. – Ramos-Luis, E. – Martinez-Cadenas, C. – Thomas, M. G. – Bradley, D. G. – Gusmao, L. – Winney, B. – Bodmer, W. – Vennemann, M. – Coia, V. – Scarnicci, F. – Tofa-*

- nelli, S. – Vona, G. – Ploski, R. – Vecchiotti, C. – Zemunik, T. – Rudan, I. – Karachanak, S. – Toncheva, D. – Anagnostou, P. – Ferri, G. – Rapone, C. – Hervig, T. – Moen, T. – Wilson, J. F. – Capelli, C. 2012: The peopling of Europe and the cautionary tale of Y chromosome lineage R-M269. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences* 279, 884–92.
- Cabana, G. S. 2011: The Problematic Relationship between Migration and Culture Change. In: G. S. Cabana – J. J. Clark eds., *Rethinking anthropological perspectives on migration*, Gainesville: University Press of Florida, 16–28.
- Curat, M. – Excoffier, L. 2011: Strong reproductive isolation between humans and Neanderthals inferred from observed patterns of introgression. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 15129–15134.
- Černý, V. 2016: Po stopách 'Ádů. Jižní Arábie v čase a prostoru. Praha: Academia.
- Černý, V. – Brůžek, J. – Brouček, J. – Hájek, M. – Brdička, R. 2003: Archeogenetika – nový přístup k řešení velkých sporů v antropologii. *Problematika původu a rozšíření člověka současného morfologického vzhledu. Archeologické rozhledy* 55, 561–580.
- Drummond, A. J. – Rambaut, A. – Shapiro, B. – Pybus, O. G. 2005: Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. *Molecular Biology and Evolution* 22, 1185–1192.
- Evans, P. D. – Mekel-Bobrov, N. – Vallender, E. J. – Hudson, R. R. – Lahn, B. T. 2006: Evidence that the adaptive allele of the brain size gene microcephalin introgressed into Homo sapiens from an archaic Homo lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 18178–18183.
- Fagan, B. M. 2007: Malá doba ledová. Jak klima formovalo dějiny v letech 1300–1850. Praha: Academia. První vyd. 2001.
- Fernandes, V. – Alshamali, F. – Alves, M. – Costa, M. D. – Pereira, J. B. – Silva, N. M. – Cherni, L. – Harich, N. – Cerny, V. – Soares, P. – Richards, M. B. – Pereira, L. 2012: The Arabian cradle: mitochondrial relicts of the first steps along the southern route out of Africa. *The American Journal of Human Genetics* 90, 347–355.
- Forster, P. 2004: Ice Ages and the mitochondrial DNA chronology of human dispersals: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 359, 255–264; discussion 264.
- Fu, Q. – Hajdinjak, M. – Moldovan, O. T. – Constantin, S. – Mallick, S. – Skoglund, P. – Patterson, N. – Rohland, N. – Lazaridis, I. – Nickel, B. – Viola, B. – Prüfer, K. – Meyer, M. – Kelso, J. – Reich, D. – Paabo, S. 2015: An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor. *Nature* 524, 216–219.
- Fu, Q. – Li, H. – Moorjani, P. – Jay, F. – Slepchenko, S. M. – Bondarev, A. A. – Johnson, P. L. – Aximu-Petri, A. – Prüfer, K. – de Filippo, C. – Meyer, M. – Zwyns, N. – Salazar-Garcia, D. C. – Kuzmin, Y. V. – Keates, S. G. – Kosintsev, P. A. – Razhev, D. I. – Richards, M. P. – Peristov, N. V. – Lachmann, M. – Douka, K. – Higham, T. F. – Slatkin, M. – Hublin, J. J. – Reich, D. – Kelso, J. – Viola, T. B. – Paabo, S. 2014: Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia. *Nature* 514, 445–449.
- Fu, Q. – Posth, C. – Hajdinjak, M. – Petr, M. – Mallick, S. – Fernandes, D. – Furtwangler, A. – Haak, W. – Meyer, M. – Mittnik, A. – Nickel, B. – Peltzer, A. – Rohland, N. – Slon, V. – Talamo, S. – Lazaridis, I. – Lipson, M. – Mathieson, I. – Schiffels, S. – Skoglund, P. – Derevianko, A. P. – Drodzov, N. – Slavinovskiy, V. – Tsybankov, A. – Cremonesi, R. G. – Mallegni, F. – Gely, B. – Vacca, E. – Morales, M. R. – Straus, L. G. – Neugebauer-Maresch, C. – Teschler-Nicola, M. – Constantin, S. – Moldovan, O. T. – Benazzi, S. – Peresani, M. – Coppola, D. – Lari, M. – Ricci, S. – Ronchitelli, A. – Valentin, F. – Thevenet, C. – Wehrberger, K. – Grigorescu, D. – Rougier, H. – Crevecoeur, I. – Flas, D. – Semal, P. – Mannino, M. A. – Cupillard, C. – Bocherens, H. – Conard, N. J. – Harvati, K. – Moiseyev, V. – Drucker, D. G. – Svoboda, J. – Richards, M. P. – Caramelli, D. – Pinhasi, R. – Kelso, J. – Patterson, N. – Krause, J. – Paabo, S. – Reich, D. 2016: The genetic history of Ice Age Europe. *Nature* 534, 200–205.
- Fu, Q. – Rudan, P. – Paabo, S. – Krause, J. 2012: Complete mitochondrial genomes reveal neolithic expansion into Europe. *PLoS One* 7, e32473.
- Galeta, P. – Sladek, V. – Sosna, D. – Bruzek, J. 2011: Modeling neolithic dispersal in central Europe: demographic implications. *American Journal of Physical Anthropology* 146, 104–115.
- Gamba, C. – Jones, E. R. – Teasdale, M. D. – McLaughlin, R. L. – Gonzalez-Forbes, G. – Mattiangeli, V. – Domoróczi, L. – Kovari, I. – Pap, I. – Anders, A. – Whittle, A. – Dani, J. – Raczky, P. – Higham, T. F. – Hofreiter, M. – Bradley, D. G. – Pinhasi, R. 2014: Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. *Nature Communications* 5, 5257.
- Gimbutas, M. 1963: The Indo-Europeans: archaeological problems. *American Anthropologist* 65, 815–836.

- Gimbutas, M. 1970:* Proto-Indo-European culture: the Kurgan culture during the fifth, fourth, and third millennia B.C. In: G. Cardona – H. Hoenigswald – A. Senn eds., *Indo-European and the Indo-Europeans*, Philadelphia: University of Pennsylvania Press, 155–198.
- Gimbutas, M. 1977:* The first wave of Eurasian steppe pastoralists into Copper Age Europe. *Journal of Indo-European Studies* 5, 277–338.
- Goldberg, A. – Günther, T. – Rosenberg, N. A. – Jakobsson, M. 2017:* Ancient X chromosomes reveal contrasting sex bias in Neolithic and Bronze Age Eurasian migrations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 2657–2662.
- Green, R. E. – Krause, J. – Briggs, A. W. – Maricic, T. – Stenzel, U. – Kircher, M. – Patterson, N. – Li, H. – Zhai, W. – Fritz, M. H. – Hansen, N. F. – Durand, E. Y. – Malaspinas, A. S. – Jensen, J. D. – Marques-Bonet, T. – Alkan, C. – Prüfer, K. – Meyer, M. – Burbano, H. A. – Good, J. M. – Schultz, R. – Aximu-Petri, A. – Butthof, A. – Hober, B. – Hoffner, B. – Siegemund, M. – Weihmann, A. – Nusbaum, A. – Lander, E. S. – Russ, C. – Novod, N. – Affourtit, J. – Egholm, M. – Verna, C. – Rudan, P. – Brajkovic, D. – Kucan, Z. – Gusic, I. – Doronichev, V. B. – Golovanova, L. V. – Lalueza-Fox, C. – de la Rasilla, M. – Fortea, J. – Rosas, A. – Schmitz, R. W. – Johnson, P. L. – Eichler, E. E. – Falush, D. – Birney, E. – Mullikin, J. C. – Slatkin, M. – Nielsen, R. – Kelso, J. – Lachmann, M. – Reich, D. – Paabo, S. 2010:* A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328, 710–722.
- Green, R. E. – Krause, J. – Ptak, S. E. – Briggs, A. W. – Ronan, M. T. – Simons, J. F. – Du, L. – Egholm, M. – Rothberg, J. M. – Paunovic, M. – Paabo, S. 2006:* Analysis of one million base pairs of Neandertal DNA. *Nature* 444, 330–336.
- Green, R. E. – Malaspinas, A. S. – Krause, J. – Briggs, A. W. – Johnson, P. L. – Uhler, C. – Meyer, M. – Good, J. M. – Maricic, T. – Stenzel, U. – Prüfer, K. – Siebauer, M. – Burbano, H. A. – Ronan, M. – Rothberg, J. M. – Egholm, M. – Rudan, P. – Brajkovic, D. – Kucan, Z. – Gusic, I. – Wikstrom, M. – Laakkonen, L. – Kelso, J. – Slatkin, M. – Paabo, S. 2008:* A complete Neandertal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing. *Cell* 134, 416–426.
- Günther, T. – Jakobsson, M. 2016:* Genes mirror migrations and cultures in prehistoric Europe—a population genomic perspective. *Current Opinion in Genetics and Development* 41, 115–123.
- Haak, W. – Lazaridis, I. – Patterson, N. – Rohland, N. – Mallick, S. – Llamas, B. – Brandt, G. – Nordenfelt, S. – Harney, E. – Stewardson, K. – Fu, Q. – Mittnik, A. – Banffy, E. – Economou, C. – Francken, M. – Friederich, S. – Pena, R. G. – Hallgren, F. – Khartanovich, V. – Khokhlov, A. – Kunst, M. – Kuznetsov, P. – Meller, H. – Mochalov, O. – Moiseyev, V. – Nicklisch, N. – Pichler, S. L. – Risch, R. – Rojo Guerra, M. A. – Roth, C. – Szecsenyi-Nagy, A. – Wahl, J. – Meyer, M. – Krause, J. – Brown, D. – Anthony, D. – Cooper, A. – Alt, K. W. – Reich, D. 2015:* Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 522, 207–211.
- Hellenthal, G. – Busby, G. B. J. – Band, G. – Wilson, J. F. – Capelli, C. – Falush, D. – Myers, S. 2014:* A Genetic Atlas of Human Admixture History. *Science* 343(6172), 747–751.
- Halsall, G. 2006:* The Barbarian invasions. In: P. Fouracre ed., *The New Cambridge Medieval History*. Volume 1 c.500–c.700, Cambridge and New York: Cambridge University Press, 35–55.
- Hammer, M. F. – Woerner, A. E. – Mendez, F. L. – Watkins, J. C. – Wall, J. D. 2011:* Genetic evidence for archaic admixture in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 15123–15128.
- Hempel, C. G. 1942:* The Function of General Laws in History. *The Journal of Philosophy* 39, 35–48.
- Hershkovitz, I. – Marder, O. – Ayalon, A. – Bar-Matthews, M. – Yasur, G. – Boaretto, E. – Caracuta, V. – Alex, B. – Frumkin, A. – Goder-Goldberger, M. – Gunz, P. – Holloway, R. L. – Latimer, B. – Lavi, R. – Matthews, A. – Slon, V. – Mayer, D. B. – Berna, F. – Bar-Oz, G. – Yeshurun, R. – May, H. – Hans, M. G. – Weber, G. W. – Barzilai, O. 2015:* Levantine cranium from Manot Cave (Israel) foreshadows the first European modern humans. *Nature* 520, 216–219.
- Ho, S. Y. – Shapiro, B. 2011:* Skyline-plot methods for estimating demographic history from nucleotide sequences. *Molecular Ecology Resources* 11, 423–434.
- Hodder, I. 1999:* *The archaeological process: an introduction*. Oxford: Blackwell.
- Hodgson, J. A. – Disotell, T. R. 2008:* No evidence of a Neandertal contribution to modern human diversity. *Genome Biology* 9, 206.
- Hodoglugil, U. – Mahley, R. W. 2012:* Turkish population structure and genetic ancestry reveal relatedness among Eurasian populations. *Annals of Human Genetics* 76, 128–141.
- Hofmanová, Z. – Kreutzer, S. – Hellenthal, G. – Sell, Ch. – Diekmann, Y. – Diez-del-Molino, D. – van Dorp, L. – López, S. – Kousathanas, A. – Link, V. – Kirsanow, K. – Cassidy, L. M. – Martiniano, R. – Strobel, M. – Scheu, A. – Kotsakis, K. – Halstead, P. – Triantaphyllou, S. – Kyparissi-Apostolika, N. – Urem-Kotsou, D. –*

- Ziata, Ch. – Adaktylou, F. – Gopalan, S. – Bobo, D. M. – Winkelbach, L. – Blöcher, J. – Unterländer, M. – Leuenberger, Ch. – Çilingiroğlu, Ç. – Horejs, B. – Gerritsen, F. – Shennan, S. J. – Bradley, D. G. – Currat, M. – Veeramah, K. R. – Wegmann, D. – Thomas, M. G. – Papageorgopoulou, Ch. – Burger, J. 2016: Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 6886–6891.
- Charlesworth, B. 2009: Fundamental concepts in genetics: effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews Genetics* 10, 195–205.
- Chikhi, L. – Nichols, R. A. – Barbujani, G. – Beaumont, M. A. 2002: Y genetic data support the Neolithic demic diffusion model. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 11008–11013.
- Jobling, Mark A. – Hollox, Edward – Hurles, Matthew – Kivisild, Toomas – Tyler-Smith, Chris. 2014: *Human evolutionary genetics*. New York: Garland Science, Taylor & Francis Group, LLC.
- Jones, E. R. – Zarina, G. – Moiseyev, V. – Lightfoot, E. – Nigst, P. R. – Manica, A. – Pinhasi, R. – Bradley, D. G. 2017: The Neolithic Transition in the Baltic Was Not Driven by Admixture with Early European Farmers. *Current Biology* 27, 576–582.
- Karmin, M. – Saag, L. – Vicente, M. – Wilson Sayres, M. A. – Jarve, M. – Talas, U. G. – Rootsi, S. – Ilumae, A. M. – Magi, R. – Mitt, M. – Pagan, L. – Puirand, T. – Faltyskova, Z. – Clemente, F. – Cardona, A. – Metspalu, E. – Sahakyan, H. – Yunusbayev, B. – Hudjashov, G. – DeGiorgio, M. – Loogvali, E. L. – Eichstaedt, C. – Eelmeets, M. – Chaubey, G. – Tambets, K. – Litvinov, S. – Mormina, M. – Xue, Y. – Ayub, Q. – Zoraqi, G. – Kormeliussen, T. S. – Akhatova, F. – Lachance, J. – Tishkoff, S. – Momyraliev, K. – Ricaut, F. X. – Kusuma, P. – Razafindrazaka, H. – Pierron, D. – Cox, M. P. – Sultana, G. N. – Willerslev, R. – Muller, C. – Westaway, M. – Lambert, D. – Skaro, V. – Kovacevic, L. – Turdikulova, S. – Dalimova, D. – Khusainova, R. – Trofimova, N. – Akhmetova, V. – Khidiyatova, I. – Lichman, D. V. – Isakova, J. – Pocheshkhova, E. – Sabitov, Z. – Barashkov, N. A. – Nymadawa, P. – Mihailov, E. – Seng, J. W. – Evseeva, I. – Migliano, A. B. – Abdullah, S. – Andriadach, G. – Primorac, D. – Atramentova, L. – Utevska, O. – Yepiskoposyan, L. – Marjanovic, D. – Kushniarevich, A. – Behar, D. M. – Gilissen, C. – Vissers, L. – Veltman, J. A. – Balanovska, E. – Derenko, M. – Malyarchuk, B. – Metspalu, A. – Fedorova, S. – Eriksson, A. – Manica, A. – Mendez, F. L. – Karafet, T. M. – Veeramah, K. R. – Bradman, N. – Hammer, M. F. – Osipova, L. P. – Balanovsky, O. – Khusnutdinova, E. K. – Johnsen, K. – Remm, M. – Thomas, M. G. – Tyler-Smith, C. – Underhill, P. A. – Willerslev, E. – Nielsen, R. – Metspalu, M. – Villems, R. – Kivisild, T. 2015: A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture. *Genome Research* 25, 459–466.
- Krause, J. – Fu, Q. – Good, J. M. – Viola, B. – Shunkov, M. V. – Derevianko, A. P. – Paabo, S. 2010: The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464, 894–897.
- Krings, M. – Stone, A. – Schmitz, R. W. – Krainitzki, H. – Stoneking, M. – Paabo, S. 1997: Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90, 19–30.
- Kristiansen, K. 2014: Towards a New Paradigm? The Third Science Revolution and its Possible Consequences in Archaeology. *Current Swedish Archaeology* 22, 11–71.
- Kuhlwilm, M. – Gronau, I. – Hubisz, M. J. – de Filippo, C. – Prado-Martinez, J. – Kircher, M. – Fu, Q. – Burbano, H. A. – Lalueza-Fox, C. – de la Rasilla, M. – Rosas, A. – Rudan, P. – Brajkovic, D. – Kucan, Z. – Gusic, I. – Marques-Bonet, T. – Andres, A. M. – Viola, B. – Paabo, S. – Meyer, M. – Siepel, A. – Castellano, S. 2016: Ancient gene flow from early modern humans into Eastern Neanderthals. *Nature* 530, 429–33.
- Květina, P. – Řídký, J. – Končelová, M. – Burgert, P. – Šumberová, R. – Pavlů, I. – Brzobohatá, H. – Trojánková, O. – Vavrečka, P. – Unger, J. 2015: *Minulost, kterou nikdo nezapsal*. Červený Kostelec: Pavel Mervart.
- Lao, O. – Lu, T. T. – Nothnagel, M. – Junge, O. – Freitag-Wolf, S. – Caliebe, A. – Balaschakova, M. – Bertranpetit, J. – Bindoff, L. A. – Comas, D. – Holmlund, G. – Kouvatsi, A. – Macek, M. – Mollet, I. – Parson, W. – Palo, J. – Ploski, R. – Sajantila, A. – Tagliabracci, A. – Gether, U. – Werge, T. – Rivadeneira, F. – Hofman, A. – Uitterlinden, A. G. – Gieger, C. – Wichmann, H. E. – Ruther, A. – Schreiber, S. – Becker, C. – Nurnberg, P. – Nelson, M. R. – Krawczak, M. – Kayser, M. 2008: Correlation between genetic and geographic structure in Europe. *Current Biology* 18, 1241–1248.
- Lari, M. – Rizzi, E. – Milani, L. – Corti, G. – Balsamo, C. – Vai, S. – Catalano, G. – Pilli, E. – Longo, L. – Condemni, S. – Giunti, P. – Hanni, C. – De Bellis, G. – Orlando, L. – Barbujani, G. – Caramelli, D. 2010: The microcephalin ancestral allele in a Neanderthal individual. *PLoS One* 5, e10648.
- Lazaridis, I. – Nadel, D. – Rollefson, G. – Merrett, D. C. – Rohland, N. – Mallick, S. – Fernandes, D. – Novak, M. – Gamarra, B. – Sirak, K. – Connell, S. – Stewardson, K. – Harney, E. – Fu, Q. – Gonzalez-Fortes, G. – Jones, E. R. – Roodenberg, S. A. – Lengyel, G. – Bocquentin, F. – Gasparian, B. – Monge, J. M. – Gregg, M. – Eshed, V. – Mizrahi, A. S. – Meiklejohn, C. – Gerritsen, F. – Bejerenar, L. – Bluher, M. – Campbell, A. –

- Cavalleri, G. – Comas, D. – Froguel, P. – Gilbert, E. – Kerr, S. M. – Kovacs, P. – Krause, J. – McGettigan, D. – Merrigan, M. – Merriwether, D. A. – O'Reilly, S. – Richards, M. B. – Semino, O. – Shamooin-Pour, M. – Stefanescu, G. – Stumvoll, M. – Tonjes, A. – Torroni, A. – Wilson, J. F. – Yengo, L. – Hovhannisyian, N. A. – Patterson, N. – Pinhasi, R. – Reich, D. 2016: Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East. *Nature* 536, 419–424.
- Lazaridis, I. – Patterson, N. – Mittnik, A. – Renaud, G. – Mallick, S. – Kirsanow, K. – Sudmant, P. H. – Schraiber, J. G. – Castellano, S. – Lipson, M. – Berger, B. – Economou, C. – Bollongino, R. – Fu, Q. – Bos, K. I. – Nordenfält, S. – Li, H. – de Filippo, C. – Prufer, K. – Sawyer, S. – Posth, C. – Haak, W. – Hallgren, F. – Formander, E. – Rohland, N. – Delsate, D. – Francken, M. – Guinet, J. M. – Wahl, J. – Ayodo, G. – Babiker, H. A. – Bailliet, G. – Balanovska, E. – Balanovsky, O. – Barrantes, R. – Bedoya, G. – Ben-Ami, H. – Bene, J. – Berrada, F. – Bravi, C. M. – Brisighelli, F. – Busby, G. B. – Cali, F. – Churnosov, M. – Cole, D. E. – Corach, D. – Damba, L. – van Driem, G. – Dryomov, S. – Dugoujon, J. M. – Fedorova, S. A. – Gallego Romero, I. – Gubina, M. – Hammer, M. – Henn, B. M. – Hervig, T. – Hodoglugil, U. – Jha, A. R. – Karachanak-Yankova, S. – Khusainova, R. – Khusnutdinova, E. – Kitzles, R. – Kivisild, T. – Klitz, W. – Kucinkas, V. – Kushniarevich, A. – Laredj, L. – Litvinov, S. – Loukidis, T. – Mahley, R. W. – Melegh, B. – Metspalu, E. – Molina, J. – Mountain, J. – Nakkalajarvi, K. – Nesheva, D. – Nyambo, T. – Osipova, L. – Parik, J. – Platonov, F. – Posukh, O. – Romano, V. – Rothhammer, F. – Rudan, I. – Ruizbakiev, R. – Sahakyan, H. – Sajanitila, A. – Salas, A. – Starikovskaya, E. B. – Tarekgn, A. – Toncheva, D. – Turdikulova, S. – Uktveryte, I. – Utevska, O. – Vasquez, R. – Villena, M. – Voevoda, M. – Winkler, C. A. – Yepiskoposyan, L. – Zalloua, P. – Zemanek, T. – Cooper, A. – Capelli, C. – Thomas, M. G. – Ruiz-Linares, A. – Tishkoff, S. A. – Singh, L. – Thangaraj, K. – Vilems, R. – Comas, D. – Sukernik, R. – Metspalu, M. – Meyer, M. – Eichler, E. E. – Burger, J. – Slatkin, M. – Paabo, S. – Kelso, J. – Reich, D. – Krause, J. 2014: Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 513, 409–413.
- Lee, E. S. 1966: A Theory of Migration. *Demography* 3, 47–57.
- Leonardi, M. – Librado, P. – Der Sarkissian, C. – Schubert, M. – Alfarhan, A. H. – Alquraishi, S. A. – Al-Rasheid, K. A. – Gamba, C. – Willerslev, E. – Orlando, L. 2017: Evolutionary Patterns and Processes: Lessons from Ancient DNA, *Systematic Biology* 66, e1–e29.
- Lewis, K. E. 1984: The American frontier: an archaeological study of settlement pattern and process (Studies in historical archaeology). Orlando: Academic Press.
- Liu, W. – Martinon-Torres, M. – Cai, Y. J. – Xing, S. – Tong, H. W. – Pei, S. W. – Sier, M. J. – Wu, X. H. – Edwards, R. L. – Cheng, H. – Li, Y. Y. – Yang, X. X. – de Castro, J. M. – Wu, X. J. 2015: The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature* 526, 696–699.
- Lohse, K. – Frantz, L. A. 2014: Neandertal admixture in Eurasia confirmed by maximum-likelihood analysis of three genomes. *Genetics* 196, 1241–1251.
- Loog, L. – Thomas, M. G. – Barnett, R. – Allen, R. – Sykes, N. – Paxinos, P. D. – Lebrasseur, O. – Dobney, K. – Peters, J. – Manica, A. – Larson, G. – Eriksson, A. 2017: Inferring Allele Frequency Trajectories from Ancient DNA Indicates That Selection on a Chicken Gene Coincided with Changes in Medieval Husbandry Practices. *Molecular Biology and Evolution* 34, 1981–1990.
- McNeese, T. 2009: The Oregon Trail. Pathway to the West. New York: Chelsea House.
- Mendez, F. L. – Poznik, G. D. – Castellano, S. – Bustamante, C. D. 2016: The Divergence of Neandertal and Modern Human Y Chromosomes. *The American Journal of Human Genetics* 98, 728–734.
- Meyer, M. – Arsuaga, J. L. – de Filippo, C. – Nagel, S. – Aximu-Petri, A. – Nickel, B. – Martínez, I. – Gracia, A. – Bermudez de Castro, J. M. – Carbonell, E. – Viola, B. – Kelso, J. – Prufer, K. – Paabo, S. 2016: Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature* 531, 504–507.
- Meyer, M. – Fu, Q. – Aximu-Petri, A. – Glocke, I. – Nickel, B. – Arsuaga, J. L. – Martínez, I. – Gracia, A. – de Castro, J. M. – Carbonell, E. – Paabo, S. 2014: A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. *Nature* 505, 403–406.
- Nerudová, Z. – Doláková, N. – Novák, J. 2016: New information augmenting the picture of local environment at the LGM/LGT in the context of the Middle Danube region. *The Holocene* 26, 1345–1354.
- Nováčková, J. – Dreslerová, D. – Černý, V. – Poloni, E. S. 2015: The place of Slovakian paternal diversity in the clinal European landscape. *Annals of Human Biology* 42, 511–522.
- Novembre, J. – Johnson, T. – Bryc, K. – Kutalik, Z. – Boyko, A. R. – Auton, A. – Indap, A. – King, K. S. – Bergmann, S. – Nelson, M. R. – Stephens, M. – Bustamante, C. D. 2008: Genes mirror geography within Europe. *Nature* 456, 98–101.
- Oppenheimer, S. 2003: Out of Eden: the peopling of the world. London: Constable.

- Pala, M. – Achilli, A. – Olivieri, A. – Hooshiar Kashani, B. – Perego, U. A. – Sanna, D. – Metspalu, E. – Tambets, K. – Tamm, E. – Accetturo, M. – Carossa, V. – Lancioni, H. – Panara, F. – Zimmermann, B. – Huber, G. – Al-Zahery, N. – Brisighelli, F. – Woodward, S. R. – Francalacci, P. – Parson, W. – Salas, A. – Behar, D. M. – Villems, R. – Semino, O. – Bandelt, H. J. – Torroni, A. 2009: Mitochondrial haplogroup U5b3: a distant echo of the epipaleolithic in Italy and the legacy of the early Sardinians. *The American Journal of Human Genetics* 84, 814–821.*
- Pala, M. – Olivieri, A. – Achilli, A. – Accetturo, M. – Metspalu, E. – Reidla, M. – Tamm, E. – Karmin, M. – Reisinger, T. – Hooshiar Kashani, B. – Perego, U. A. – Carossa, V. – Gandini, F. – Pereira, J. B. – Soares, P. – Angerhofer, N. – Rychkov, S. – Al-Zahery, N. – Carelli, V. – Sanati, M. H. – Houshmand, M. – Hatina, J. – Macaulay, V. – Pereira, L. – Woodward, S. R. – Davies, W. – Gamble, C. – Baird, D. – Semino, O. – Villems, R. – Torroni, A. – Richards, M. B. 2012: Mitochondrial DNA signals of late glacial recolonization of Europe from near eastern refugia. *The American Journal of Human Genetics* 90, 915–924.*
- Parkman, F. 1910: The Oregon Trail. New York: Charles E. Merrill Co.*
- Peischl, S. – Excoffier, L. 2015: Expansion load: recessive mutations and the role of standing genetic variation. *Molecular Ecology* 24, 2084–2094.*
- Pereira, L. – Richards, M. – Goios, A. – Alonso, A. – Albarran, C. – Garcia, O. – Behar, D. M. – Golge, M. – Hatina, J. – Al-Gazali, L. – Bradley, D. G. – Macaulay, V. – Amorim, A. 2005: High-resolution mtDNA evidence for the late-glacial resettlement of Europe from an Iberian refugium. *Genome Research* 15, 19–24.*
- Pinhasi, R. – Thomas, M. G. – Hofreiter, M. – Currat, M. – Burger, J. 2012: The genetic history of Europeans. *Trends in Genetics* 28, 496–505.*
- Posth, C. – Renaud, G. – Mittnik, A. – Drucker, D. G. – Rougier, H. – Cupillard, C. – Valentin, F. – Thevenet, C. – Furtwängler, A. – Wissing, C. – Francken, M. – Malina, M. – Bolus, M. – Lari, M. – Gigli, E. – Capecchi, G. – Crevecoeur, I. – Beauval, C. – Flas, D. – Germonpre, M. – van der Plicht, J. – Cottiaux, R. – Gely, B. – Ronchitelli, A. – Wehrberger, K. – Grigorescu, D. – Svoboda, J. – Semal, P. – Caramelli, D. – Bocherens, H. – Harvati, K. – Conard, N. J. – Haak, W. – Powell, A. – Krause, J. 2016: Pleistocene Mitochondrial Genomes Suggest a Single Major Dispersal of Non-Africans and a Late Glacial Population Turnover in Europe. *Current Biology* 26, 827–833.*
- Priifer, K. – Racimo, F. – Patterson, N. – Jay, F. – Sankararaman, S. – Sawyer, S. – Heinze, A. – Renaud, G. – Sudmant, P. H. – de Filippo, C. – Li, H. – Mallick, S. – Dannemann, M. – Fu, Q. – Kircher, M. – Kuhlwilm, M. – Lachmann, M. – Meyer, M. – Ongyerth, M. – Siebauer, M. – Theunert, C. – Tandon, A. – Moorjani, P. – Pickrell, J. – Mullikin, J. C. – Vohr, S. H. – Green, R. E. – Hellmann, I. – Johnson, P. L. – Blanche, H. – Cann, H. – Kitzman, J. O. – Shendure, J. – Eichler, E. E. – Lein, E. S. – Bakken, T. E. – Golovanova, L. V. – Doronichev, V. B. – Shunkov, M. V. – Derevianko, A. P. – Viola, B. – Slatkin, M. – Reich, D. – Kelso, J. – Pääbo, S. 2014: The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505, 43–49.*
- Raghavan, M. – Skoglund, P. – Graf, K. E. – Metspalu, M. – Albrechtsen, A. – Moltke, I. – Rasmussen, S. – Stafford, T. W., Jr. – Orlando, L. – Metspalu, E. – Karmin, M. – Tambets, K. – Rootsi, S. – Magi, R. – Campos, P. F. – Balanovska, E. – Balanovsky, O. – Khushnudinova, E. – Litvinov, S. – Osipova, L. P. – Fedorova, S. A. – Voevoda, M. I. – DeGiorgio, M. – Sichevitz-Ponten, T. – Brunak, S. – Demeshchenko, S. – Kivisild, T. – Villems, R. – Nielsen, R. – Jakobsson, M. – Willerslev, E. 2014: Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature* 505, 87–91.*
- Rasmussen, M. – Guo, X. – Wang, Y. – Lohmueller, K. E. – Rasmussen, S. – Albrechtsen, A. – Skotte, L. – Lindgreen, S. – Metspalu, M. – Jombart, T. – Kivisild, T. – Zhai, W. – Eriksson, A. – Manica, A. – Orlando, L. – De La Vega, F. M. – Tridico, S. – Metspalu, E. – Nielsen, K. – Avila-Arcos, M. C. – Moreno-Mayar, J. V. – Muller, C. – Dortch, J. – Gilbert, M. T. – Lund, O. – Wesolowska, A. – Karmin, M. – Weinert, L. A. – Wang, B. – Li, J. – Tai, S. – Xiao, F. – Hanihara, T. – van Driem, G. – Jha, A. R. – Ricaut, F. X. – de Knijff, P. – Migliano, A. B. – Gallego Romero, I. – Kristiansen, K. – Lambert, D. M. – Brunak, S. – Forster, P. – Brinkmann, B. – Nehlich, O. – Bunce, M. – Richards, M. – Gupta, R. – Bustamante, C. D. – Krogh, A. – Foley, R. A. – Lahr, M. M. – Balloux, F. – Sichevitz-Ponten, T. – Villems, R. – Nielsen, R. – Wang, J. – Willerslev, E. 2011: An Aboriginal Australian genome reveals separate human dispersals into Asia. *Science* 334, 94–98.*
- Rasmussen, S. – Allentoft, M. A. – Nielsen, K. – Orlando, L. – Sikora, M. – Sjögren, K. G. – Pedersen, A. G. – Schubert, M. – Van Dam, A. – Outzen Kapel, Ch. M. – Nielsen, H. B. – Brunak, S. – Avetisyan, P. – Epimakhov, A. – Khalyapin, M. V. – Gnuni, A. – Kriiska, A. – Lasak, I. – Metspalu, M. – Moiseyev, V. – Gromov, A. – Pokutta, D. – Saag, L. – Varul, L. – Yepiskoposyan, L. – Sichevitz-Pontén, T. – Foley, R. A. – Lahr, M. M. – Nielsen, R. – Kristiansen, K. – Willerslev, E. 2015: Early Divergent Strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 Years Ago. *Cell* 163, 571–582.*
- Ravenstein, E. G. 1885: The Laws of Migration. *Journal of the Royal Statistical Society* 48, 167–227.*

- Reich, D. – Green, R. E. – Kircher, M. – Krause, J. – Patterson, N. – Durand, E. Y. – Viola, B. – Briggs, A. W. – Stenzel, U. – Johnson, P. L. – Maricic, T. – Good, J. M. – Marques-Bonet, T. – Alkan, C. – Fu, Q. – Mallick, S. – Li, H. – Meyer, M. – Eichler, E. E. – Stoneking, M. – Richards, M. – Talamo, S. – Shunkov, M. V. – Derevianko, A. P. – Hublin, J. J. – Kelso, J. – Slatkin, M. – Paabo, S. 2010: Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468, 1053–1060.
- Renfrew, C. 1987: *Archaeology and language: the puzzle of Indo-European origins*. London: J. Cape.
- Renfrew, C. 2000: Archaeogenetics: Towards a Population Prehistory of Europe. In: C. Renfrew – C. Boyle eds., *Archaeogenetics: DNA and the population prehistory of Europe*, Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, 3–11.
- Renfrew, C. 2010: Archaeogenetics – towards a ‘new synthesis’?. *Current Biology* 20, R162–R165.
- Rieux, A. – Eriksson, A. – Li, M. – Sobkowiak, B. – Weinert, L. A. – Warmuth, V. – Ruiz-Linares, A. – Manica, A. – Balloux, F. 2014: Improved calibration of the human mitochondrial clock using ancient genomes. *Molecular Biology and Evolution* 31, 2780–2792.
- Richards, M. – Macaulay, V. – Hickey, E. – Vega, E. – Sykes, B. – Guida, V. – Rengo, C. – Sellitto, D. – Cruciani, F. – Kivisild, T. – Villems, R. – Thomas, M. – Rychkov, S. – Rychkov, O. – Rychkov, Y. – Golge, M. – Dimitrov, D. – Hill, E. – Bradley, D. – Romano, V. – Cali, F. – Vona, G. – Demaine, A. – Papiha, S. – Triantaphyllidis, C. – Stefanescu, G. – Hatina, J. – Belledi, M. – Di Rienzo, A. – Novelletto, A. – Oppenheim, A. – Norby, S. – Al-Zaheri, N. – Santachiara-Benerecetti, S. – Scozari, R. – Torroni, A. – Bandelt, H. J. 2000: Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. *The American Journal of Human Genetics* 67, 1251–1276.
- Richards, M. B. – Macaulay, V. A. – Bandelt, H. J. – Sykes, B. C. 1998: Phylogeography of mitochondrial DNA in western Europe. *Annals of Human Genetics* 62 (Pt 3), 241–260.
- Rose, J. I. – Usik, V. I. – Marks, A. E. – Hilbert, Y. H. – Galletti, C. S. – Parton, A. – Geiling, J. M. – Černý, V. – Morley, M. W. – Roberts, R. G. 2011: The Nubian complex of Dhofar, Oman: an African Middle stone age industry in southern Arabia. *PLoS One* 6, e28239.
- Rosenberg, N. A. – Nordborg, M. 2002: Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms. *Nature Reviews Genetics* 3, 380–390.
- Rosser, Z. H. – Zerjal, T. – Hurler, M. E. – Adojaan, M. – Alavantic, D. – Amorim, A. – Amos, W. – Armenteros, M. – Arroyo, E. – Barbujani, G. – Beckman, G. – Beckman, L. – Bertranpetit, J. – Bosch, E. – Bradley, D. G. – Brede, G. – Cooper, G. – Corte-Real, H. B. – de Knijff, P. – Decorte, R. – Dubrova, Y. E. – Evgrafov, O. – Gilissen, A. – Glisic, S. – Golge, M. – Hill, E. W. – Jeziorowska, A. – Kalaydjieva, L. – Kayser, M. – Kivisild, T. – Kravchenko, S. A. – Krumina, A. – Kucinskas, V. – Lavinha, J. – Livshits, L. A. – Malaspina, P. – Maria, S. – McElreavey, K. – Meitinger, T. A. – Mikelsaar, A. V. – Mitchell, R. J. – Nafa, K. – Nicholson, J. – Norby, S. – Pandya, A. – Parik, J. – Patsalis, P. C. – Pereira, L. – Peterlin, B. – Pielberg, G. – Prata, M. J. – Previdere, C. – Roewer, L. – Rootsi, S. – Rubinsztein, D. C. – Saillard, J. – Santos, F. R. – Stefanescu, G. – Sykes, B. C. – Tolan, A. – Villems, R. – Tyler-Smith, C. – Jobling, M. A. 2000: Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language. *The American Journal of Human Genetics* 67, 1526–1543.
- Sánchez-Quinto, F. – Botigué, L. R. – Civit, S. – Arenas, C. – Avila-Arcos, M. C. – Bustamante, C. D. – Comas, D. – Lalueza-Fox, C. 2012: North African populations carry the signature of admixture with Neandertals. *PLoS One* 7, e47765.
- Sankararaman, S. – Mallick, S. – Dannemann, M. – Prüfer, K. – Kelso, J. – Paabo, S. – Patterson, N. – Reich, D. 2014: The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature* 507, 354–7.
- Sankararaman, S. – Mallick, S. – Patterson, N. – Reich, D. 2016: The Combined Landscape of Denisovan and Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans. *Current Biology* 26, 1241–1247.
- Sawyer, S. – Renaud, G. – Viola, B. – Hublin, J. J. – Gansauge, M. T. – Shunkov, M. V. – Derevianko, A. P. – Prüfer, K. – Kelso, J. – Paabo, S. 2015: Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 15696–15700.
- Schiffels, S. – Haak, W. – Paajanen, P. – Llamas, B. – Popescu, E. – Loe, L. – Clarke, R. – Lyons, A. – Mortimer, R. – Sayer, D. – Tyler-Smith, C. – Cooper, A. – Durbin, R. 2016: Iron Age and Anglo-Saxon genomes from East England reveal British migration history. *Nature Communications* 7, 10408.
- Sequin-Orlando, A. – Korneliussen, T. S. – Sikora, M. – Malaspinas, A. S. – Manica, A. – Moltke, I. – Albrechtsen, A. – Ko, A. – Margaryan, A. – Moiseyev, V. – Goebel, T. – Westaway, M. – Lambert, D. – Khartanovich, V. – Wall, J. D. – Nigst, P. R. – Foley, R. A. – Lahr, M. M. – Nielsen, R. – Orlando, L. – Willerslev, E. 2014: Paleogenomics. Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years. *Science* 346, 1113–1118.

- Semino, O. – Passarino, G. – Oefner, P. J. – Lin, A. A. – Arbizova, S. – Beckman, L. E. – De Benedictis, G. – Francalacci, P. – Kouvarsi, A. – Limborska, S. – Marcikiae, M. – Mika, A. – Mika, B. – Primorac, D. – Santachiara-Benerecetti, A. S. – Cavalli-Sforza, L. L. – Underhill, P. A. 2000: The genetic legacy of Paleolithic Homo sapiens sapiens in extant Europeans: a Y chromosome perspective. *Science* 290, 1155–1159.
- Shennan, S. – Downey, S. S. – Timpson, A. – Edinborough, K. – Colledge, S. – Kerig, T. – Manning, K. – Thomas, M. G. 2013: Regional population collapse followed initial agriculture booms in mid-Holocene Europe. *Nature Communications* 4, 2486.
- Scheu, A. – Powell, A. – Bollongino, R. – Vigne, J.-D. – Tresset, A. – Çakırlar, C. – Benecke, N. – Burger, J. 2015: The genetic prehistory of domesticated cattle from their origin to the spread across Europe. *BMC Genetics* 16, 54.
- Schnorr, S. L. – Sankaranarayanan, K. – Lewis, C. M. – Warinner, Ch. 2016: Insights into human evolution from ancient and contemporary microbiome studies. *Current Opinion in Genetics & Development* 41, 14–26.
- Skoglund, P. – Malmstrom, H. – Omrak, A. – Raghavan, M. – Valdiosera, C. – Gunther, T. – Hall, P. – Tambets, K. – Parik, J. – Sjogren, K. G. – Apel, J. – Willerslev, E. – Stora, J. – Gotherstrom, A. – Jakobsson, M. 2014: Genomic diversity and admixture differs for Stone-Age Scandinavian foragers and farmers. *Science* 344, 747–750.
- Skoglund, P. – Malmstrom, H. – Raghavan, M. – Stora, J. – Hall, P. – Willerslev, E. – Gilbert, M. T. – Gotherstrom, A. – Jakobsson, M. 2012: Origins and genetic legacy of Neolithic farmers and hunter-gatherers in Europe. *Science* 336, 466–469.
- Soares, P. – Achilli, A. – Semino, O. – Davies, W. – Macaulay, V. – Bandelt, H. J. – Torroni, A. – Richards, M. B. 2010: The archaeogenetics of Europe. *Current Biology* 20, R174–R183.
- Stoneking, M. – Krause, J. 2011: Learning about human population history from ancient and modern genomes. *Nature Reviews Genetics* 12, 603–614.
- Sykes, B. ed. 2001: *The seven daughters of Eve*. London: Bantam Press.
- Torroni, A. – Achilli, A. – Macaulay, V. – Richards, M. – Bandelt, H. J. 2006: Harvesting the fruit of the human mtDNA tree. *Trends in Genetics* 22, 339–345.
- Trigger, B. G. 1968: *Beyond History: The Methods of Prehistory*. New York: Holt, Reinhart and Winston.
- Trigger, B. G. 1989: *A history of archaeological thought*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Underhill, P. A. – Myres, N. M. – Rootsi, S. – Metspalu, M. – Zhivotovskiy, L. A. – King, R. J. – Lin, A. A. – Chow, C. E. – Semino, O. – Battaglia, V. – Kutuev, I. – Jarve, M. – Chaubey, G. – Ayub, Q. – Mohyuddin, A. – Mehdi, S. Q. – Sengupta, S. – Rogaev, E. I. – Khusnutdinova, E. K. – Pshenichnov, A. – Balanovsky, O. – Balanovska, E. – Jeran, N. – Augustin, D. H. – Baldovic, M. – Herrera, R. J. – Thangaraj, K. – Singh, V. – Singh, L. – Majumder, P. – Rudan, P. – Primorac, D. – Villems, R. – Kivisild, T. 2010: Separating the post-Glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a. *European Journal of Human Genetics* 18, 479–484.
- Underhill, P. A. – Poznik, G. D. – Rootsi, S. – Jarve, M. – Lin, A. A. – Wang, J. – Passarelli, B. – Kanbar, J. – Myres, N. M. – King, R. J. – Di Cristofaro, J. – Sahakyan, H. – Behar, D. M. – Kushniarevich, A. – Sarac, J. – Saric, T. – Rudan, P. – Pathak, A. K. – Chaubey, G. – Grugni, V. – Semino, O. – Yepiskoposyan, L. – Bahmanimehr, A. – Farjadian, S. – Balanovsky, O. – Khusnutdinova, E. K. – Herrera, R. J. – Chiaroni, J. – Bustamante, C. D. – Quake, S. R. – Kivisild, T. – Villems, R. 2015: The phylogenetic and geographic structure of Y-chromosome haplogroup R1a. *European Journal of Human Genetics* 23, 124–131.
- Unruh, J. D. 1979: *The plains across : the overland emigrants and the trans-Mississippi West, 1840–1860*. Urbana: University of Illinois Press.
- Untertländer, M. – Palstra, F. – Lazaridis, I. – Pilipenko, A. – Hofmanová, Z. – Groß, M. – Sell, Ch. – Blöcher, J. – Kirsanow, K. – Rohland, N. – Rieger, B. – Kaiser, E. – Schier, W. – Pozdniakov, D. – Khokhlov, A. – Georges, M. – Wilde, S. – Powell, A. – Heyer, E. – Currat, M. – Reich, D. – Samashev, Z. – Parzinger, H. – Molodin, V. I. – Burger, J. 2017: Ancestry and demography and descendants of Iron Age nomads of the Eurasian Steppe. *Nature Communications* 8, 14615.
- Vernot, B. – Tucci, S. – Kelso, J. – Schraiber, J. G. – Wolf, A. B. – Gittelman, R. M. – Dannemann, M. – Grote, S. – McCoy, R. C. – Norton, H. – Scheinfeldt, L. B. – Merriwether, D. A. – Koki, G. – Friedlaender, J. S. – Wakefield, J. – Paabo, S. – Akey, J. M. 2016: Excavating Neandertal and Denisovan DNA from the genomes of Melanesian individuals. *Science* 352, 235–239.
- von Cramon-Taubadel, N. – Pinhasi, R. 2011: Craniometric data support a mosaic model of demic and cultural Neolithic diffusion to outlying regions of Europe. *Proceedings of the Royal Society B* 278, 2874–2880.

- Wall, J. D. – Yang, M. A. – Jay, F. – Kim, S. K. – Durand, E. Y. – Steverson, L. S. – Gignoux, C. – Woerner, A. – Hammer, M. F. – Slatkin, M. 2013: Higher levels of neanderthal ancestry in East Asians than in Europeans. *Genetics* 194, 199–209.
- Weyrich, L. S. – Duchene, S. – Soubrier, J. – Arriola, L. – Llamas, B. – Breen, J. – Morris, A. G. – Alt, K. W. – Caramelli, D. – Dresely, V. – Farrell, M. – Farrer, A. G. – Francken, M. – Gully, N. – Haak, W. – Hardy, K. – Harvati, K. – Held, P. – Holmes, E. C. – Kaidonis, J. – Lalueza-Fox, C. – de la Rasilla, M. – Rosas, A. – Semal, P. – Soltysiak, A. – Townsend, G. – Usai, D. – Wahl, J. – Huson, D. H. – Dobney, K. – Cooper, A. 2017: Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus. *Nature* 544 (7650), 357–361.
- Young, F. G. 1900: The Oregon Trail. *The Quarterly of the Oregon Historical Society* 1, 339–370.
- Zvelebil, M. 1995: Indo-European origins and the agricultural transition in Europe. In: M. Kuna – N. Venclová eds., *Whither archaeology? Papers in honour of Evžen Neustupný*. Praha: Archeologický ústav AV ČR, 173–203.
- Zvelebil, M. – Dolukhanov, P. 1991: The transition to farming in Eastern and Northern Europe. *Journal of World Prehistory* 5, 233–278.

Review of the population genetics of European prehistory

Combination of results obtained from DNA analysis of present-day and prehistoric populations contributed in the recent decades to a deeper understanding of European population history. Thanks to the technological progress, genomic analyses seeking a more complex insight into the genetic structure of present-day and prehistoric Europe have recently contributed to the new results. These analyses, overall termed as NGS (next-generation sequencing), and related statistical advances can identify and remove contamination and hence only work with authentic DNA, thereby dispelling doubts about earlier results obtained through classical methods such as PCR (Polymerase Chain Reaction).

This summarizing article presents the current concept of population history of Europe in chronological perspective, dividing the results into those based on data from modern and prehistoric populations.

Genetic diversity of the present-day populations differs somewhat for mtDNA (mitochondrial DNA), inherited through the maternal line, and for NRY (non-recombinant portion of the Y chromosome), inherited through the paternal line. Although both these uniparental loci agreed in exposing population growth in the period of 40–60 kya (thousand years ago), when expansion out of Africa into Eurasia occurred, the effective population size of women was presumably up to double the number of men. Another population growth took place, according to the contemporary diversity, upon the retreat of the last glacial maximum, but again only in the female part of the population. By contrast, the genetic diversity of chromosome Y shows a decrease of the effective number of men 4–8 kya, presumably related to the diffusion of agriculture. This is because men were the agents who transferred the new culture (grain cultivation and cattle breeding), through which they as well increased their variance of reproductive success (the higher this variance, the lower the effective population size with regard to the real population and the higher chance for genetic drift). The genetic diversity of the present-day biparental genetic data indicates a higher degree of heterozygosity and lower linkage disequilibrium in southern Europe, which probably reflects the fact that southern populations were large and often served as sources for migrations to northern populations. Additionally, the influence of migrations from outside Europe is strongly evident in southern Europe.

Genomic research of Pleistocene skeletons brought many surprises regarding the biological contacts our ancestors had with other archaic hominins. Although earlier research suggested that we may have inherited some alleles from the Neanderthals, much importance was given to the first study of the full Neanderthal genome that was compared to five genomes of present-day people. It became evident that some 52–58 kya, hybridization of both these populations, which could have been very close to the reproduction barrier border, occurred. This gene flow is reflected in approx.

1–3 % of Neanderthal DNA in the genome of contemporary non-African populations. It is interesting that in comparison with the Europeans, the Asians carry a relatively large Neanderthal contribution; their ancestral population might have interbred with the Neanderthals several times. Another surprise was the discovery of the Asian Denisovans, who crossbred with the ancestors of contemporary Melanesians.

Approximately 20 kya, Europe became considerably cooler and a large part of the European population withdrew into refugia in southern Europe. Following amelioration of the climatic conditions, descendants of the refugia populations started to colonize the northerly regions again – people of Franco-Cantabrian, Apennine, Balkan and Black Sea refugia origin joined the “old residents” in central Europe, a fact that was demonstrated by phylogeographic study of uniparental haplogroups but not fully confirmed by some aDNA studies.

Further studies focused on the research of Holocene populations, indicating that the formerly neglected contribution of migrants from the Near East and Asia was not negligible at all. Starting from the Neolithic, the diversity of European populations had been increased by a number of migrations which significantly modified the original Late Palaeolithic population. Following several climatic oscillations, 12 kya European climate warmed up, stabilized and somewhat later became more humid; agricultural centres arose in the Near East from where people expanded in different directions, including Europe. Some 7.5 kya, farmers from Anatolia spread into the Mesolithic hunter-gatherer Europe, followed a few thousands of years later by people originating in the Pontic steppe. Current research therefore sees threefold composition of the Europeans – the original hunter-gatherer substrate of western Europe, overlaid by Near East farmers and complemented by Asian herdsmen. Although the ratio of these three population components differs throughout Europe, the Near East farmers’ one generally prevails in the Balkans only. After many centuries of co-existence, the genetic structure of present-day European populations corresponds well with the geographic location – genetic distances among European populations closely correlate with geographic distances. Only some island populations differ, such as the Sardinians, whose genome preserved the highest degree of affinity with the Near East farmers – even higher than the one observed at present-day Near East inhabitants.

English by *Sylvie Květinová*