

На правах рукописи

ТРАПЕЗОВ РОСТИСЛАВ ОЛЕГОВИЧ

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЧЕЛОВЕКА
ЮГА СИБИРИ В ЭПОХУ НЕОЛИТА И РАННЕЙ БРОНЗЫ
(VI – НАЧАЛО III ТЫС. ДО Н.Э.)**

03.02.07 – генетика

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Новосибирск
2014**

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук в межинститутском секторе молекулярной палеогенетики лаборатории молекулярной генетики человека, г. Новосибирск.

Научный руководитель: кандидат биологических наук, научный сотрудник
Пилипенко Александр Сергеевич,
ФГБУН Институт цитологии и генетики СО РАН,
г. Новосибирск

Научный консультант: доктор исторических наук, профессор, академик
РАН, заместитель директора института
Молодин Вячеслав Иванович
ФГБУН Институт археологии и этнографии СО
РАН, г. Новосибирск

Официальные оппоненты: **Хуснутдинова Эльза Камилевна**
академик АН РБ, доктор биологических наук,
профессор, зав. отделом геномики, зав.
лабораторией молекулярной генетики человека
Институт биохимии и генетики Уфимского
научного центра РАН, г. Уфа

Степанов Вадим Анатольевич
доктор биологических наук, профессор,
заместитель директора института, зав.
лабораторией эволюционной генетики
НИИ медицинской генетики СО РАМН, г. Томск

Ведущее учреждение: ФГБУН Институт общей генетики им.
Н.И. Вавилова РАН, г. Москва

Защита диссертации состоится «__» _____ 2015 г. на утреннем заседании диссертационного совета Д 003.011.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук в ИЦиГ СО РАН в конференц-зале Института по адресу: пр. академика Лаврентьева 10, г. Новосибирск, 630090 тел/факс: (383) 363-49-06 (1321); факс: (383) 333-12-78; e-mail: dissov@bionet.nsc.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИЦиГ СО РАН и на сайте Института www.bionet.nsc.ru.

Автореферат разослан «__» _____ 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Т.М. Хлебодарова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. На сегодняшний день палеогенетика является одной из наиболее эффективных составляющих комплексного подхода к реконструкции процессов формирования коренных народов Евразии. Анализ древней ДНК позволяет получать объективную информацию о составе генофонда древних групп человека, что существенно дополняет данные, полученные по современным популяциям. Особенно информативен анализ генофонда наиболее древних групп населения, доступных для исследования. Данные о генетическом составе ранних популяций могут быть использованы для реконструкции этногенетических процессов, протекавших как в предшествующие, так и в последующие периоды формирования населения исследуемого региона вплоть до возникновения современных этнических групп.

Одним из наиболее перспективных регионов для осуществления этногенетических реконструкций методами палеогенетики является юг Сибири, на территории которого происходили различные этапы формирования большого числа современных этнических групп: представителей угорских, самодийских, тюркских и монгольских народов, составляющих в настоящее время основу населения значительной части Евразии. Доступность для исследования многочисленных палеоантропологических материалов хорошей сохранности от представителей древнего населения южных районов Сибири позволяет методами палеогенетики получить объективные данные о ранних этапах истории населения региона.

По археологическим и палеоантропологическим данным древнее население различных районов юга Сибири имело разные источники происхождения, отличалось механизмами формирования состава популяций и принимало разное участие в последующем формировании коренного населения региона. В связи с этим представляется актуальной реконструкция особенностей структуры генофонда мтДНК трех групп населения юга Сибири, для которых имеется наиболее древний доступный серийный палеоантропологический материал: население Барабинской лесостепи в эпоху неолита и раннего металла (VI – начало III тыс. до н.э.), популяции неолита и ранней бронзы Прибайкалья (VI–III тыс. до н.э.) и представители афанасьевской культуры эпохи ранней бронзы Алтае-Саянской горной страны (IV–III тыс. до н.э.).

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы - установить состав линий мтДНК в генофондах популяций лесостепной зоны Западной Сибири (Барабинская лесостепь), Алтае-Саянской горной страны, Байкальского региона эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.) и реконструировать особенности ранних этапов формирования генетического состава населения юга Сибири.

В соответствии с поставленной целью были сформулированы следующие задачи:

1. Получить образцы суммарной ДНК из останков исследуемых древних индивидов и определить последовательность нуклеотидов ГВС I мтДНК. Установить филогенетическое положение исследованных вариантов мтДНК согласно существующей классификации.

2. Оценить распространенность выявленных линий мтДНК в генофондах современных и древних популяций Евразии, определить возможные направления генетических связей исследуемых групп древнего населения юга Сибири.

3. Провести сравнительный анализ генофондов мтДНК исследуемых групп древнего населения юга Сибири для выявления общих и отличительных черт в процессах формирования их генетического состава.

4. Проверить наличие прямого родства индивидов в коллективных захоронениях представителей усть-тартасской культуры Барабинской лесостепи периода раннего металла (V–IV тыс. до н.э.) посредством получения профилей STR-локусов и определения статуса молекулярно-генетических маркеров половой принадлежности.

Научная новизна работы.

1. Впервые проведен сравнительный анализ ранних этапов формирования генофонда мтДНК населения Барабинской лесостепи, Прибайкалья и Алтае-Саянской горной страны эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.), который выявил существенные отличия между популяциями регионов.

2. Впервые показано, что состав генофонда мтДНК населения западносибирской лесостепи эпохи неолита и раннего металла отражает особенности ранних этапов формирования населения Северо-Западной Евразии.

3. Впервые установлено наличие общих характеристик генофонда мтДНК древнего населения на территории от лесной и лесостепной зоны Северо-Восточной Европы до Барабинской лесостепи эпохи неолита и ранней бронзы. Показано, что формирование населения данного региона происходило относительно независимо от популяций Центральной и Западной Европы.

4. Показано, что формирование генетического состава населения лесостепного пояса Западной Сибири и Байкальского региона в период неолита и ранней бронзы происходило преимущественно на автохтонной основе.

5. Впервые было показано, что зона распространения популяций со смешанной структурой генофонда мтДНК (наличие западно- и восточно-евразийских компонентов) в эпоху неолита и ранней бронзы не достигала территории Байкальского региона.

6. Впервые было установлено, что в составе населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны доминировали носители западно-евразийских вариантов мтДНК.

7. Впервые получены объективные палеогенетические данные о наличии прямого родства носителей усть-тартасской культуры, помещенных в коллективные погребения.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты данной работы вносят вклад в понимание механизмов формирования генетического состава древних популяций Сибири. Полученные палеогенетические данные позволяют с новым уровнем достоверности реконструировать историю современного коренного населения различных районов Сибири. Полученные данные о ранних этапах эволюции человека на юге Сибири вносят вклад в понимание глобальных процессов расселения анатомически современного человека по территории Северной Евразии. Установление

возможного близкого родства и половой принадлежности для представителей усть-тартасской культуры из коллективных захоронений могильника Сопка-2 Барабинской лесостепи эпохи ранней бронзы (V–IV тыс. до н.э.) посредством получения профилей STR-локусов могут быть использованы археологами для реконструкции особенностей погребальной обрядности.

Положения, выносимые на защиту.

1. Древние популяции Северной Евразии эпохи неолита и ранней бронзы от Северо-Востока Европы до западносибирской лесостепи характеризуются схожей структурой генофонда мтДНК, что обусловлено общностью их происхождения и относительно независимой эволюцией от населения других регионов Евразии.

2. Основной механизм формирования генетического состава населения Прибайкалья в эпоху неолита и ранней бронзы - развитие автохтонных восточно-евразийских генетических компонентов, дополнявшееся генетическим влиянием населения сопредельных районов Центральной Азии.

3. Основу генофонда мтДНК афанасьевского населения составляют линии западно-евразийского происхождения. Меньшую роль в формировании генетического состава населения играли носители автохтонных для юга Западной Сибири восточно-евразийских вариантов мтДНК.

Апробация работы. Материалы исследования были представлены в виде устных докладов на XVII Международной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов» (Москва, 2010); XLVIII Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 2010); Международной конференции «Migrations in Prehistory and Early History. Stable Isotopes and Population Genetics – New Answers to Old Questions?» (Берлин, 2010); II международной научно-практической конференции «Постгеномные методы анализа в биологии, лабораторной и клинической медицине: геномика, протеомика, биоинформатика» (Новосибирск, 2011); Маргулановских чтениях (Астана, 2011), XVIII Международной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов» (Москва, 2011); III (XIX) Всероссийском археологическом съезде (Старая Русса, 2011).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 12 работ, из них 3 статьи в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных изданий из списка ВАК, глава в коллективной монографии, коллективная монография, 7 тезисов конференций.

Личный вклад автора. Основные результаты получены автором самостоятельно. Часть экспериментальных результатов по генофонду мтДНК населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла получены совместно с Пилипенко А.С.

Объём и структура работы. Диссертационная работа изложена на 169 страницах машинописного текста и состоит из введения, списка сокращений, четырех глав, заключения, выводов, списка цитированной литературы и 7 приложений. Данные проиллюстрированы 7 таблицами и 10 рисунками. Библиографический указатель включает 291 источник.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили фрагменты посткраниального скелета и зубы от 97 представителей населения юга Сибири эпохи неолита и ранней бронзы. Формирование выборки проводилось совместно со специалистами в области физической палеоантропологии Института археологии и этнографии СО РАН (ИАЭТ СО РАН, г.Новосибирск, Россия). Население Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла (усть-тартасская культура) представлено в работе палеоантропологическими материалами из археологических памятников Сопка-2/1, Сопка-2/3, Сопка-2/3А, Корчуган-1А и Тартас-1. Изучаемая серия представителей населения неолита и ранней бронзы Прибайкалья сформирована из палеоантропологических материалов нескольких могильников, мозаично расположенных на территории Прибайкальского региона, относящихся к китойской (могильник Борки-1), серовской (могильники Хужир-Ольхон, Усть-Анга, Манзурок) и глазковской (могильники Обхой, Хатрук, Эдуганка, Макарово) археологическим культурам. Серия представителей населения Алтае-Саянской горной страны сформирована из палеоантропологических материалов населения афанасьевской культуры эпохи ранней бронзы с территории Горного Алтая и Минусинской котловины (могильники Бертек-33, Пещеркин Лог, Саргов Улус и погребение у села Александровка).

В исследование были включены скелетные останки только высокой степени макроскопической сохранности, имеющие достоверную маркировку и культурную принадлежность.

После механической и химической деконтаминации палеоантропологических образцов из них получали мелкодисперсный порошок, который инкубировали в 5М гуанидинтиоционатном буфере (рН 8,0) (для фрагментов посткраниального скелета) или декальцинировали в 0,5 М ЭДТА и инкубировали в буфере с протеиназой К (для зубов). Экстракцию ДНК проводили фенол/хлороформным методом.

Аmplификацию участка ГВС I мтДНК проводили с применением трех вариантов ПЦР: 1) амплификация фрагмента ГВС I мтДНК в позициях 16074–16366 (согласно нумерации уточненной Кембриджской референсной последовательности (Andrews *et al.*, 1999)) в виде одного ампликона методом «вложенной ПЦР» (Пилипенко и др., 2008); 2) амплификация фрагмента ГВС I мтДНК в позиции 16005–16400 в виде трех перекрывающихся ампликонов методом «вложенной ПЦР» (Adcock *et al.*, 2001); 3) амплификация фрагмента ГВС I мтДНК в позиции 15997–16409 в виде четырех перекрывающихся ампликонов методом однораундовой ПЦР (Haak *et al.*, 2005).

Для некоторых образцов древней мтДНК проводили клонирование продуктов ПЦР в бактериальном векторе с помощью набора pGEM-T® Easy Vector System (Promega, США) с последующим секвенированием нескольких клонов.

Секвенирующую реакцию проводили с использованием наборов ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit v. 1.1 и v. 3.1 (Applied Biosystems, США). Результаты анализировали на автоматическом капиллярном секвенаторе ABI Prism 3130XL Genetic Analyser и ABI 3730XL Genetic Analyser (Applied Biosystems, США)

в центре коллективного пользования «Геномика» СО РАН (<http://sequest.niboch.nsc.ru>, Новосибирск).

Анализ полученных последовательностей мтДНК осуществляли с помощью пакетов программ DNASTar Lasergene v. 7.1.0.(DNASTAR, США) и DNA Baser v. 3.5.4.2. (Heracle BioSoft S.R.L., Румыния). Для определения структуры гаплотипов ГВС I мтДНК последовательности древней ДНК сравнивали с уточненной Кембриджской референсной последовательностью мтДНК человека (Andrews *et al.*, 1999). Определение принадлежности мтДНК к гаплогруппам и гаплотипам проводили с использованием программного инструмента HaploGrep (<http://haplogrep.uibk.ac.at/>) (Kloss-Brandstatter *et al.*, 2011), на основе современной классификации мтДНК (<http://www.phylotree.org/>, версия 16 от 19 февраля 2014 г.) (van Oven, Kayser, 2009).

Для выявления филогенетических отношений исследованных вариантов мтДНК пользовались методом построения медианных сетей (Bandelt *et al.*, 1995), реализованном в программном пакете Network 4.5.1.0 (<http://www.fluxus-engineering.com>). Дерево гаплотипов строили вручную.

Для проведения филогеографического анализа использовали базу данных по структуре ГВС I мтДНК из опубликованных источников, включающую более 25 тысяч образцов из современных популяций Евразии.

Межпопуляционные различия исследованных групп древнего населения с другими древними и современными популяциями Евразии по составу гаплогрупп в генофонде мтДНК оценивали по дистанции Fst (Slatkin, 1994) с помощью программы Arlequin v.3.5.1.2 (Excoffier *et al.*, 2005). Уровень значимости дистанций Fst оценивали методом Монте-Карло, число перестановок - 100, уровень значимости $P = 0,05$. Многомерное шкалирование, основанное на матрице попарных различий Fst, было проведено с помощью программы XLStat (www.addinsoft.com).

Получение профилей STR-локусов и установление половой принадлежности проводили с использованием коммерческого набора AmpFLSTR® Identifiler® PCR Amplification Kit (Applied Biosystems, США).

Все стадии работы с древним материалом до амплификации ДНК проводились в изолированном помещении, специально оборудованном для работы с древней ДНК, с использованием одежды для чистых помещений, лицевых масок, очков, стерильных перчаток. Все рабочие поверхности в помещении регулярно обрабатывались 5 % раствором гипохлорита натрия и облучались ультрафиолетом. Для работы использовались только стерильные реактивы и пластиковая посуда. Контрольные пробирки чистоты системы (без добавления палеоматериала) проходили через полную процедуру экстракции и амплификации параллельно с древними образцами для выявления возможного загрязнения используемых реактивов и оборудования. Для всех работающих с древней ДНК сотрудников была определена последовательность нуклеотидов ГВС I мтДНК и профиль аутосомных STR-локусов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для рассматриваемых групп древнего населения был сформирован банк образцов ДНК, пригодных для исследования молекулярно-генетическими методами, суммарной численностью 68 образцов. Для них установлены последовательности нуклеотидов ГВС I мтДНК (участок 15997-16409), реконструированы филогенетические взаимоотношения исследованных вариантов, проведен филогеографический анализ. Общее филогенетическое дерево, объединяющее исследованные варианты мтДНК из трех групп древнего населения представлено на Рисунке 1.

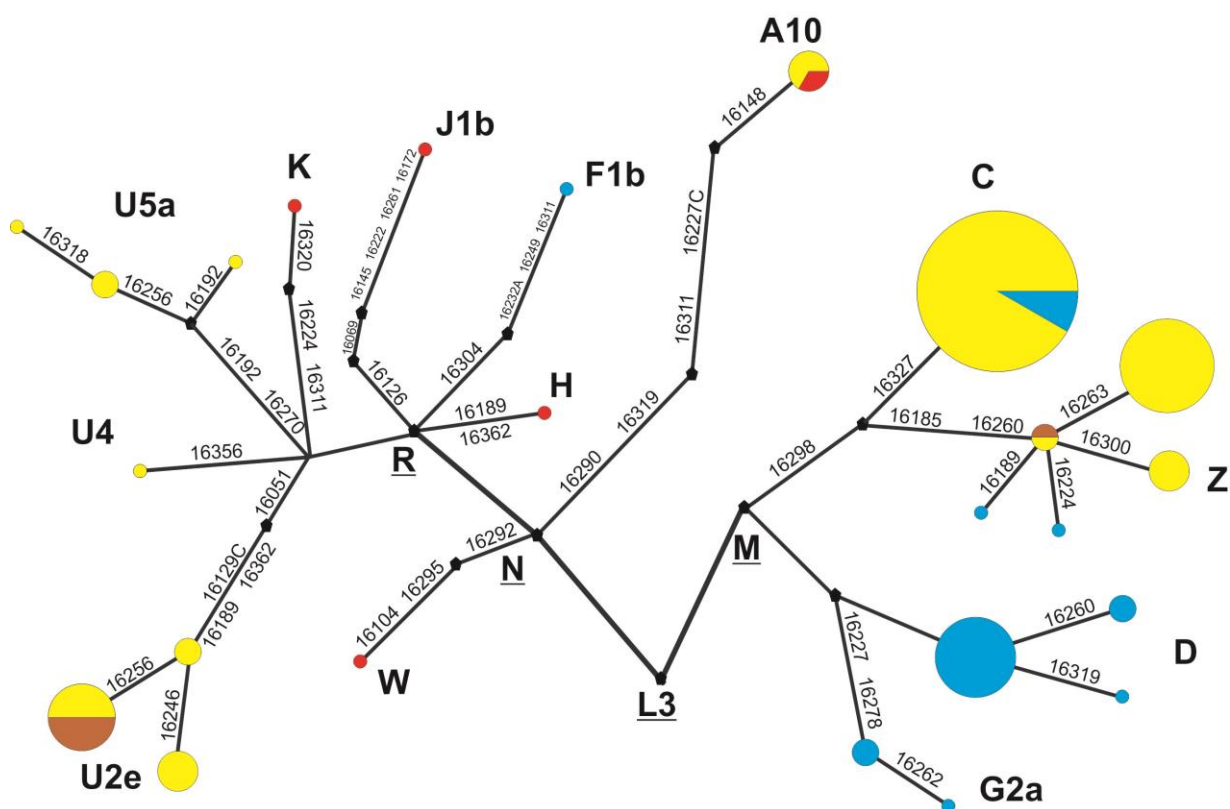


Рисунок 1. Филогенетическое дерево исследованных образцов мтДНК представителей населения Барабинской лесостепи (обозначены коричневым и желтым цветом), Прибайкалья (обозначены синим цветом) и Алтае-Саянской горной страны (обозначены красным цветом). Каждый круг соответствует конкретному структурному варианту мтДНК.

Был проведен сравнительный анализ исследуемых нами групп древнего населения с древними и современными популяциями различных регионов Евразии по составу и частотам гаплогрупп мтДНК методом многомерного шкалирования (Рисунок 2).

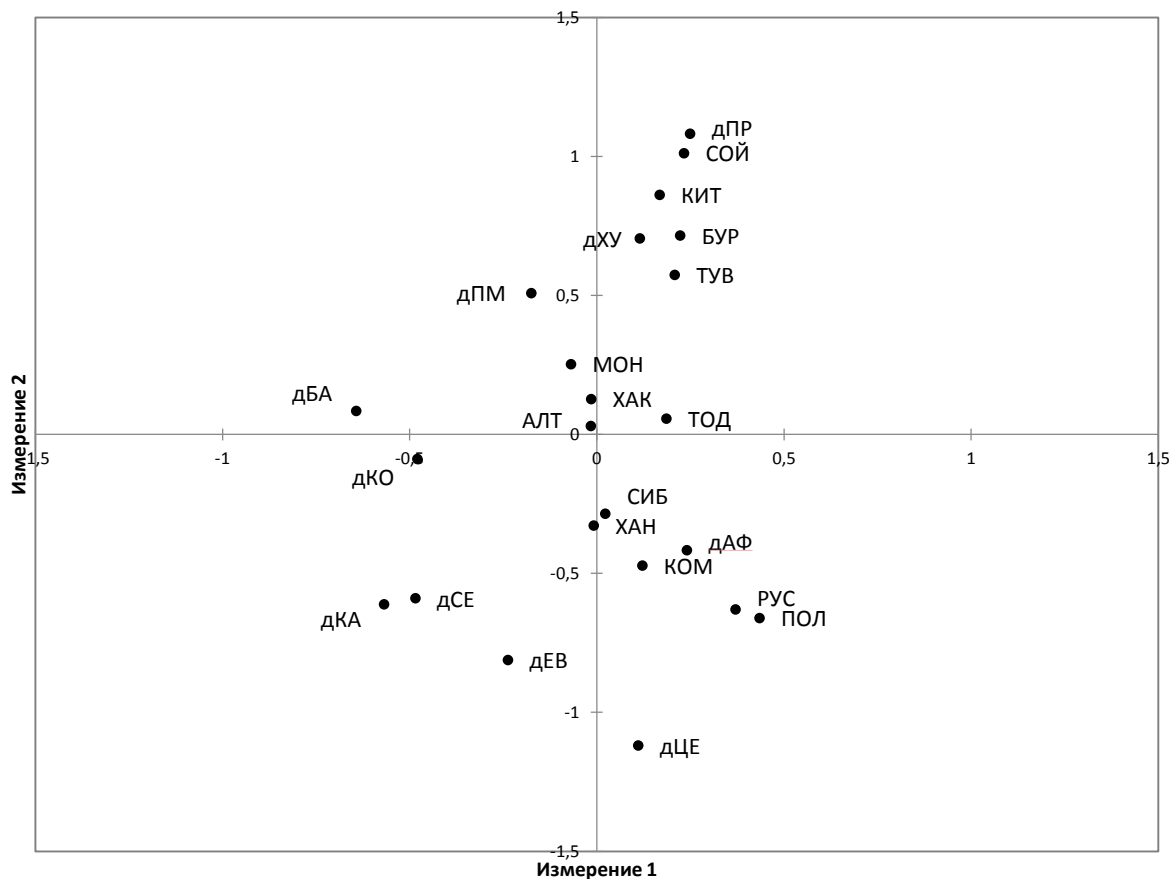


Рисунок 2. Положение исследованных групп населения юга Сибири эпохи неолита и ранней бронзы и других древних и современных популяций Евразии на графике, отражающем результаты многомерного шкалирования, основанного на матрице популяционных различий F_{st} (по данным о частотах гаплогрупп мтДНК в популяциях). Обозначение популяций: АЛТ – алтайцы (Derenko *et al.*, 2003); БУР – буряты (Derenko *et al.*, 2007); ДАФ – население афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны эпохи ранней бронзы (данная работа); ДБА – население Барабинской лесостепи периода неолита и раннего металла (данная работа); ДЕВ – палеолитические и мезолитические охотники-собиратели Центральной и Восточной Европы (Bramanti *et al.*, 2009); ДКА – неолитическое население Карелии (Sarkissian *et al.*, 2013); ДКО – население Кольского полуострова эпохи развитой бронзы (Sarkissian *et al.*, 2013); дПМ – неолитическое население Прибайкалья (Mooder *et al.*, 2006); дПР – население Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы (данная работа); дСЕ – неолитическое население Скандинавии (Malmstrom *et al.*, 2009); дХУ – популяция хунну (начало I тыс н.э.) Северной Монголии (Keyser-Tracqui *et al.*, 2003); ДЦЕ – мезолитические охотники-собиратели Центральной Европы (Bollongino *et al.*, 2013); КИТ – китайцы хань (Yao *et al.*, 2002); КОМ – коми (Губина и др., 2005); МОН – монголы (Derenko *et al.*, 2004); ПОЛ – поляки (Malyarchuk *et al.*, 2002); РУС – русские (Malyarchuk *et al.*, 2002); СОЙ – сойоты (Derenko *et al.*, 2003); СИБ – сибирские татары (Наумова и др., 2008); ТОД – тоджинцы (Derenko *et al.*, 2003); ТУВ – тувинцы (Derenko *et al.*, 2003); ХАК – хакасы (Derenko *et al.*, 2003); ХАН – ханты (Губина и др., 2005).

Структура генофонда мтДНК населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.)

Для 46 древних индивидов периода неолита (обозначение «Neo») и раннего металла (усть-гартасская культура, обозначение «Ut») Барабинской лесостепи получены воспроизводимые результаты о структуре гаплотипов ГВС I мтДНК (Таблица 1).

Таблица 1. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла

№	Обозначение образца	Гаплотип ГВС I мтДНК*	Гаплогруппа мтДНК
1	Ut3, Ut11, Ut18, Ut21, Ut50, Ut56	223-362	D
2	Ut4, Ut7, Ut16, Ut20, Ut37, Ut41, Ut42, Ut46, Ut48, Ut54, Ut62	223-298-327	C
3	Ut61, Neo5	185-223-260-298	Z
4	Ut8, Ut33, Ut34, Ut49, Ut55, Ut53, Ut57	185-223-260-263-298	Z
5	Ut31, Ut32, Ut52	185-223-260-298-300	Z
6	Ut5, Ut38	148-223-227AC-290-311-319	A10
7	Ut2, Ut27	051-129GC-189-362	U2e
8	Ut12, Ut15, Ut17	051-129GC-189-246-362	U2e
9	Ut24, Ut28, Ut29, Neo1, Neo2	051-129GC-189-256-362	U2e
10	Ut19	356	U4
11	Ut45	256-270	U5a
12	Ut9, Ut44	192-256-270	U5a
13	Ut14	192-256-270-318	U5a

*Примечание: Позиции переменных нуклеотидов (-16000) приведены в соответствии с уточненной Кембриджской референсной последовательностью мтДНК человека (rCRS) (Andrews *et al.*, 1999). Трансверсии отмечены буквенным обозначением соответствующей нуклеотидной замены.

Присутствие в исследованной выборке древнего населения вариантов как западно-евразийских (U2e, U5a и U4), так и восточно-евразийских (C, D, Z и A10) гаплогрупп мтДНК свидетельствует, что уже к периоду неолита и началу эпохи бронзы генофонд аборигенного населения Барабинской лесостепи характеризовался смешанной структурой.

Мозаичное сочетание западно-евразийских и восточно-евразийских компонентов генофонда мтДНК характерно и для современных этнических групп, населяющих Западно-Сибирский регион. Однако исследованная древняя популяция характеризуется специфичностью состава генофонда мтДНК.

Западно-евразийский компонент генофонда мтДНК представлен исключительно вариантами гаплогруппы U (U2e, U4 и U5a). Преобладании линий гаплогруппы U (прежде всего подгруппы U5) было выявлено также и в западно-евразийском компоненте генофонда охотников-собирателей, населявших Центральную, Восточную Европу и Скандинавию в период неолита и ранней бронзы (Bramanti *et al.*, 2009; Malmstrom *et al.*, 2009; Hervella *et al.*, 2012; Bollongino *et al.*, 2013; Sarkissian *et al.*, 2013; Fu *et al.*, 2013b). Варианты гаплогруппы U2e были выявлены в образце мтДНК из останков человека из верхнепалеолитической стоянки Костенки-14 в Воронежской области (Krause *et al.*, 2010) и в генофонде мтДНК популяции Карелии эпохи неолита (Sarkissian *et al.*, 2013). Доминирование вариантов гаплогруппы U в генофонде мтДНК отражает общность происхождения охотников-собирателей всей Северо-Западной Евразии и, по-видимому, является следствием процессов первоначального заселения этого региона анатомически современными людьми. При этом в генофонде охотников-собирателей Центральной Европы преобладают линии U5b и U4, в то время как в более восточных регионах Северо-Западной Евразии увеличивается частота и разнообразие подгрупп U5a и U2e, и уменьшается представленность других кластеров гаплогруппы U.

Восточно-евразийский компонент исследуемой серии представлен гаплогруппами C, D, Z и A10. В отличие от генофонда мтДНК современного населения региона, в популяциях эпохи неолита и ранней бронзы присутствовали только корневые варианты гаплогрупп C и D, а гаплогруппа Z была представлена с высокой частотой (12 индивидов) и разнообразием структурных вариантов (3 гаплотипа).

Наличие общих характеристик генофонда мтДНК древнего населения на территории от лесной и лесостепной зоны Северо-Восточной Европы (Sarkissian *et al.*, 2013) до Барабинской лесостепи как в западно-евразийском, так и в восточно-евразийском компоненте (большое разнообразие гаплогрупп U2e, U5a и Z, отсутствие разнообразия гаплогрупп C и D, а также само по себе наличие выраженного восточно-евразийского компонента), свидетельствует, что в эпоху финального плейстоцена и раннего голоцена происходит дифференциация населения Северо-Западной Евразии на западную и восточную части. В последующий период эволюция генофондов мтДНК на территории от Северо-Восточной Европы до Западной Сибири проходила относительно независимо от более западных регионов, вплоть до начала последующих масштабных миграционных событий, происходивших, по данным археологии, начиная с эпохи развитой бронзы. В результате относительно независимой эволюции сформировались автохтонные особенности населения этих регионов, включая формирование специфических кластеров мтДНК (A10). Процесс автохтонной эволюции охватывал широкий ареал, маркируемый, с точки зрения физической антропологии, зоной распространения представителей так называемой «северной евразийской антропологической формации». Вероятно, формирование генетического состава

населения (включая структуру генофонда мтДНК) этого региона шло на общей генетической основе, которая сформировалась намного раньше рассматриваемого нами периода. В результате для сходных палеоантропологических материалов из Западной Сибири и Северо-Восточной Европы (Sarkissian *et al.*, 2013), удаленных друг от друга на несколько тысяч километров, мы фиксируем близкий состав генофонда мтДНК (см. Рисунок 2). Впоследствии генетический состав населения приобретал свои локальные особенности в различных районах этого обширного ареала, как в результате разнонаправленной эволюции популяций, так и вследствие различных векторов внешних генетических связей.

Структура генофонда мтДНК населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.)

Для 15 представителей населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы исследована структура ГВС I мтДНК (Таблица 2).

Таблица 2. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы.

№	Обозначение образца	Гаплотип ГВС I мтДНК*	Гаплогруппа мтДНК
1	NB3, NB4, NB5, NB9	223-362	D
2	NB2, NB6	223-260-362	D
3	NB8	223-319-362	D
4	NB10, NB15	223-227-278-362	G2a
5	NB1	223-227-262-278-362	G2a
6	NB7, NB14	223-298-327	C
7	NB13	189-232CA-249-304-311	F1b
8	NB11	185-189-223-298	Z
9	NB12	129-185-223-224-260-298	Z

*Примечание: Позиции переменных нуклеотидов (-16000) приведены в соответствии с уточненной Кембриджской референсной последовательностью мтДНК человека (rCRS) (Andrews *et al.*, 1999).

Одним из основных отличий серии исследованных образцов мтДНК населения Прибайкалья от генофонда мтДНК древнего населения Барабинской лесостепи является присутствие в ее составе исключительно восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК – D, G2a, C, Z и F1b (т.е., как минимум, их сильное доминирование в генофонде мтДНК популяции в целом). Таким образом, можно констатировать, что зона распространения популяций, имеющих существенный западно-евразийский компонент в генофонде мтДНК, в эпоху неолита и ранней бронзы не распространялась на территорию

Байкальского региона. Восточная граница этой зоны проходила, по всей видимости, между реками Обь и Енисей. Вместе с тем имеющиеся палеогенетические данные не позволяют отрицать наличия спорадических западно-евразийских компонентов в генофонде древнего населения рассматриваемого региона. (Mooder *et al.*, 2006; Raghavan *et al.*, 2014). Отсутствие западно-евразийских линий мтДНК в нашей выборке свидетельствует, что этот компонент не был широко распространен в популяциях региона и встречался спорадически. На наш взгляд, его происхождение, как и для Барабинских популяций, может быть связано с проникновением в регион охотников-собирателей из западных регионов Северной Евразии, в генофонде которых доминировали варианты гаплогруппы U.

В составе исследуемой серии следует отметить большое разнообразие восточно-евразийского кластера на уровне гаплогрупп. Наряду с линиями C, D и Z, которые были характерны и для населения Барабинской лесостепи, в серии из Прибайкалья присутствуют гаплогруппы G2a и F1b, которые наиболее характерны для генофондов современного населения юга Восточной Сибири (включая Прибайкалье) и сопредельных районов Центральной Азии (Монголия и север Китая) (Kolman *et al.*, 1996; Comas *et al.*, 1998; Derenko *et al.*, 2003, 2007; Metspalu *et al.*, 2004). Таким образом, состав исследованной серии образцов мтДНК от представителей населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы свидетельствует, что основу генофонда населения Байкальского региона сформировали автохтонные генетические элементы, относящиеся к восточно-евразийскому кластеру гаплогрупп мтДНК. Важную роль в формировании структуры генофонда мтДНК населения Байкальского региона, по-видимому, играли также генетические компоненты, происходящие из сопредельных районов Центральной Азии. Их проникновение на юг Восточной Сибири особенно интенсивно могло происходить после возникновения в центральноазиатском регионе больших объединений племен, ведущих кочевой образ жизни, на рубеже нашей эры и в последующие периоды (начиная с империи хунну). В результате происходило усиление подвижности генетического материала в центральноазиатском регионе и дальнейшая диверсификация генофонда мтДНК локальных групп населения, включая появление новых и увеличение разнообразия вариантов ранее присутствовавших в генофонде популяций гаплогрупп мтДНК (таких как гаплогруппа C). Однако, многие черты структуры генофонда мтДНК населения юга Восточной Сибири, сформировавшиеся уже к эпохе неолита и ранней бронзы, сохраняются в популяциях региона вплоть до возникновения современных коренных этнических групп. Это подтверждается близостью исследованной древней группы Прибайкалья с современными популяциями юга Восточной Сибири и Центральной Азии в отношении состава и частот гаплогрупп мтДНК, хорошо отраженной в результатах многомерного шкалирования (Рисунок 2).

Выявленное разнообразие линий гаплогруппы D в генофонде мтДНК населения Прибайкалья в эпоху позднего неолита и ранней бронзы согласуется с предположением о наличии вторичных очагов диверсификации некоторых восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК (Derenko *et al.*, 2010).

Низкое, по сравнению с современными популяциями региона, разнообразие вариантов гаплогруппы C, зафиксированное нами для населения неолита и ранней

бронзы Прибайкалья (как и в работе Mooder с соавторами (2006)), по-видимому, связано с расположением очагов диверсификации этой гаплогруппы за пределами Байкальского региона.

Интересным представляется факт присутствия общего варианта гаплогруппы Z (с гаплотипом 129-185-223-224-260-298) в исследуемом нами генофонде населения Прибайкалья и в серии образцов мтДНК эпохи развитой бронзы с территории Кольского полуострова (Sarkissian *et al.*, 2013). Это подтверждает наличие восточного вектора генетических связей древнего населения северо-востока Европы.

Структура генофонда мтДНК населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны эпохи ранней бронзы (IV – начало III тыс. до н.э.)

Для серии образцов (N = 7) афанасьевского населения была исследована структура ГВС I мтДНК (Таблица 3).

Таблица 3. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны эпохи ранней бронзы

№	Обозначение образца	Гаплотип ГВС I мтДНК*	Гаплогруппа мтДНК
1	Af1	224-311-320	K
2	Af5	224-291-311-362	K
3	Af2, Af7	069-126-145-172-222-261	J1b
4	Af3	104-223-292-295	W
5	Af4	223-227AC-290-311-319	A10
6	Af6	189-362	H?

*Примечание: Позиции варьируемых нуклеотидов (-16000) приведены в соответствии с уточненной Кембриджской референсной последовательностью мтДНК человека (rCRS) (Andrews *et al.*, 1999). Трансверсии отмечены буквенным обозначением соответствующей нуклеотидной замены.

Серия образцов мтДНК от афанасьевского населения демонстрирует смешанную структуру, как и в рассмотренном ранее древнем населении Западной Сибири, но отличается преобладанием западно-евразийских гаплогрупп (K, W, J и, предположительно, H). Перечисленные западно-евразийские гаплогруппы полностью отсутствовали в выборке населения Барабинской лесостепи. При этом варианты гаплогруппы U, составлявшие основу западно-евразийской части генофонда мтДНК групп охотников-собирателей Северо-Западной Евразии, не были выявлены в афанасьевской серии. Безусловно, мы не можем исключить их обнаружения при расширении выборки афанасьевских палеоантропологических образцов. Однако уже можно утверждать, что в генофонде мтДНК афанасьевцев Алтае-Саянской горной страны присутствовал западно-евразийский компонент, который имел другое происхождение, по сравнению с западно-евразийским компонентом охотников-

собирателей лесостепной зоны Западной Сибири. По всей видимости, вероятная миграция предшественников афанасьевского населения из более западных областей Евразии проходила южнее южнотаежной и лесостепной зоны Западной Сибири, вероятно, в пределах Евразийского степного пояса. С точки зрения филогеографии, наиболее отчетливым аргументом в пользу более южного источника афанасьевского населения является присутствие линии гаплогруппы J1b, которая демонстрирует наибольшую представленность в современных популяциях Ближнего Востока и Передней Азии (Quintana-Murci *et al.*, 2004; Metspalu *et al.*, 2004).

Единственный в афанасьевской серии вариант мтДНК, относящийся к восточно-евразийскому кластеру, принадлежит к гаплогруппе A10, которая является автохтонной для лесостепной зоны Западной Сибири и прилегающих с севера и юга регионов таежной и степной зоны (в состав последней входит и значительная часть Алтае-Саянской горной страны). Очевидно, что источник происхождения линии гаплогруппы A10 в генофонде мтДНК афанасьевского населения отличается от рассмотренных выше западно-евразийских гаплогрупп. Наиболее вероятно, что присутствие гаплогруппы A10 в генофонде афанасьевцев маркирует вклад автохтонного населения Южной Сибири в генофонд рассматриваемой популяции.

Степень родства и половая принадлежность представителей населения усть-тартасской культуры из коллективных захоронений могильника «Сопка-2» Барабинской лесостепи эпохи ранней бронзы (V–IV тыс. до н.э.)

Для 12 образцов представителей населения усть-тартасской культуры эпохи ранней бронзы удалось установить половую принадлежность индивидов и получить полный или частичный профиль STR-локусов аутосомной ДНК. В исследуемой выборке было выявлено 8 особей мужского пола и 4 особи женского пола.

Профили трех групп образцов Ut5, Ut38 и Ut34 (погребения № 655 и № 656), Ut12 и Ut17 (погребение № 611), Ut24 и Ut29 (погребение № 622) из коллективных захоронений могильника Сопка-2 свидетельствуют о возможном близком прямом родстве исследованных индивидов. Полученные результаты свидетельствуют в пользу предположения археологов о том, что коллективные погребения населения усть-тартасской культуры были своего рода погребальными склепами, куда помещали близких родственников.

Необходимо отметить, что полученные профили STR-локусов не совпали с профилями сотрудников, контактировавшими с древним материалом. В пользу достоверности полученных результатов свидетельствует и тот факт, что характер установленных профилей STR-локусов ядерной ДНК демонстрирует особенности, присущие для древней ДНК: установлена обратная зависимость между длиной фрагментов и силой полученного сигнала

ВЫВОДЫ

1. Установлены существенные отличия в структуре генофонда мтДНК представителей населения Барабинской лесостепи, Прибайкалья и Алтае-Саянской горной страны эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.), обусловленные разными механизмами и источниками формирования их генетического состава.

2. Доминирование линий гаплогруппы U в западно-евразийском компоненте генофонда мтДНК населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла является реликтовой чертой, возникшей на ранних этапах расселения древних групп охотников-собирателей на территории Северо-Западной Евразии.

3. Выявлено специфическое сочетание характеристик генофонда мтДНК (смешанная структура, состав доминирующих западно- и восточно-евразийских гаплогрупп), сближающее популяцию Барабинской лесостепи с населением Северо-Восточной Европы, но отличающее ее от других популяций Северной Евразии. Наличие этих признаков, наряду с присутствием автохтонных компонентов генофонда мтДНК (гаплогруппа A10), может объясняться существованием периода относительно независимой эволюции населения северо-западной лесной (лесостепной) зоны Евразии.

4. Сходство генофондов мтДНК древнего и современного коренного населения Байкальского региона свидетельствует, что генетический состав популяций юга Восточной Сибири формировался на основе автохтонных компонентов, относящихся к восточно-евразийскому кластеру мтДНК (гаплогруппы C, D, Z, F1b). Основным вектором внешних генетических связей было взаимодействие с популяциями сопредельных территорий Центральной Азии.

5. В исследованной серии образцов мтДНК представителей населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны обнаружены преимущественно западно-евразийские компоненты (гаплогруппы K, J1b, W). Их происхождение связано с миграцией в регион древних западно-евразийских популяций, генетически отличающихся от охотников-собирателей Северо-Западной Евразии. Присутствие в составе серии варианта гаплогруппы A10 связано с влиянием автохтонных популяций юга Западной Сибири на генофонд мтДНК населения афанасьевской культуры.

6. Анализ профилей аутосомных STR-локусов выявил прямое родство некоторых индивидов из коллективных погребений носителей усть-тартасской культуры Барабинской лесостепи. Таким образом наличие родства индивидов могло быть причиной для их коллективного захоронения.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Трапезов Р.О., Пилипенко А.С. Палеогенетическое исследование населения усть-тартасской культуры Барабы эпохи энеолита (конец V – начало IV тысячелетия до н.э.) // Материалы XLVIII Международной научной студенческой конференции "Студент и научно-технический прогресс" – г. Новосибирск, 2010. – С. 248.
2. Журавлев А.А., Пилипенко А.С., Трапезов Р.О. Миграция носителей андроновской культуры в лесостепную зону Западной Сибири по данным анализа мтДНК (вторая половина II тыс. до н.э.) // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2010». – Москва, 2010. – С. 83-84.
3. Трапезов Р.О. Исследование генофонда мтДНК населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла (VI-IV тысячелетие до н.э.) // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2011». – Москва, 2011. – С. 85-86.
4. Molodin V.I., Pilipenko A.S., Romaschenko A.G., Jhuravlev A.A., Trapezov R.O., Chikisheva T.A., Pozdnyakov D.V. Migrations in the south of West Siberian plain during the Bronze Age (IV-II millenium BC): archaeological, paleogenetic and anthropological data // Materials of International conference "Migrations in Prehistory and Early History. Stable Isotopes and population genetics - New Answers to Old Questions?". – Berlin, Germany, 2010. – P. 15.
5. Пилипенко А.С., Молодин В.И., Журавлев А.А., Трапезов Р.О., Ромашенко А.Г. Применение методов палеогенетики для этногенетических реконструкций // Тезисы II Международной научно-практической конференции «Постгеномные методы анализа в биологии, лабораторной и клинической медицине: геномика, протеомика, биоинформатика». – Новосибирск, 2011. – С. 165.
6. Молодин В.И., Пилипенко А.С., Чикишева Т.А., Журавлев А.А., Поздняков Д.В., Трапезов Р.О., Ромашенко А.Г. К вопросу о связях населения территории современного Казахстана и Барабинской лесостепи в эпоху бронзы (по материалам археологии, антропологии и палеогенетики) // Маргулановские чтения. – Астана, 2011. – С. 88-92.
7. Молодин В.И., Чикишева Т.А., Пилипенко А.С., Журавлев А.А., Трапезов Р.О., Ромашенко А.Г., Поздняков Д.В. Миграция андроновского населения в Западную Сибирь: археологический, антропологический и Палеогенетический аспекты // Труды III (XIX) Всероссийского археологического съезда. - Новгород-Старая Русса, 2011. – Т. I. – С. 249-250.

8. Молодин В.И., Пилипенко А.С., Журавлев А.А., Трапезов Р.О. Ромащенко А.Г. Генофонд мтДНК населения восточного варианта пахомовской культуры // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2012. – № 4 (52). – С. 62-69.

9. Molodin V.I., Pilipenko A.S., Romaschenko A.G., Zhuravlev A.A., Trapezov R.O., Chikisheva T.A., Pozdnyakov D.V. Human migrations in the southern region of the West Siberian Plain during the Bronze Age: Archaeological, palaeogenetic and anthropological data. In: Joachim Burger, Elke Kaiser, Wolfram Schier (eds), Population Dynamics in Pre- and Early History: New Approaches Using Stable Isotopes and Genetics. – Berlin, 2012. P. 95-113.

10. Молодин В.И., Пилипенко А.С., Чикишева Т.А., Ромащенко А.Г., Журавлев А.А., Поздняков Д.В., Трапезов Р.О. Мультидисциплинарные исследования населения Барабинской лесостепи V – I тыс. до н.э.: археологический, палеогенетический и антропологический аспекты / Отв. ред. В.И. Молодин; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т Археологии и Этнографии, Ин-т Цитологии и Генетики. - Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. – 217 с.

11. Трапезов Р.О., Пилипенко А.С., Молодин В.И. Разнообразие линий митохондриальной ДНК в генофонде населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18. - №. 3 – С. 469-477.

12. Пилипенко А.С., Трапезов Р.О., Полосьмак Н.В. Молекулярно-генетический анализ останков людей из впускного погребения кургана 1 могильника Ак-Алаха-3. // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2015. – № 2 (62).