

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РАН**

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

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

к.б.н. Пилипенко А.С.

Научный консультант:

академик РАН, д.и.н. Молодин В.И.

НОВОСИБИРСК

2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	6
ВВЕДЕНИЕ.....	7
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	15
1.1. История развития палеогенетики	15
1.2. Проблема достоверности палеогенетических результатов	16
1.2.1. Специфические свойства древней ДНК	16
1.2.2. Проблема контаминации.....	20
1.2.3. Верификация палеогенетических данных.....	21
1.3. Области применения палеогенетики	25
1.4. МтДНК как молекулярно-генетический маркер для этногенетических и палеогенетических исследований	27
1.4.1. Особенности структуры генофонда мтДНК современного коренного населения юга Сибири.....	30
1.4.2. Палеогенетические работы, посвященные анализу древней мтДНК человека.....	34
1.5. Молекулярно-генетическое установление половой принадлежности останков человека и определение степени родства древних индивидов	39
1.6. Этнокультурные сообщества на территории юга Сибири в эпоху неолита и ранней бронзы	42
1.6.1. Археологическая и антропологическая характеристика населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и ранней бронзы (VI – III тыс. до н.э.)	42

1.7. Археологическая и антропологическая характеристика населения Прибайкалья периода неолита и ранней бронзы (VI - III тыс. до н.э)	45
1.8. Археологическая и антропологическая характеристика населения афанасьевской культуры с территории Алтае-Саянской горной страны периода ранней бронзы (IV - III тыс. до н.э).....	47
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	51
2.1. Материалы	51
2.1.1. Критерии формирования выборок фрагментов скелетных останков ...	51
2.1.2. Палеоантропологические материалы, исследованные в работе.....	52
2.2. Методы.....	53
2.2.1. Предварительная обработка посткраниального костного материала ...	53
2.2.2. Предварительная обработка зубов	54
2.2.3. Экстракция ДНК	54
2.2.4. Амплификация участка ГВС I мтДНК.....	55
2.2.5. Меры против контаминации.....	58
2.2.6. Клонирование продуктов ПЦР	58
2.2.7. Определение нуклеотидной последовательности ДНК.....	59
2.2.8. Филогенетический и филогеографический анализ полученных данных по мтДНК	60
2.2.9. Метод многомерного шкалирования	61
2.2.10. Определение профиля STR-локусов и установление половой принадлежности образцов	61
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ.....	62

3.1. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла (VI – начало III тыс. до н.э.).....	63
3.1.1. Гаплогруппа A10 в составе генофонда мтДНК древних популяций Барабинской лесостепи эпохи бронзы.....	74
3.2. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.)	81
3.3. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны эпохи ранней бронзы (IV – начало III тыс. до н.э.).....	85
3.4. Профили STR-локусов и статус молекулярно-генетических маркеров половой принадлежности представителей усть-тартасской культуры из коллективных захоронений могильника «Сопка-2» Барабинской лесостепи эпохи раннего металла (V - IV тыс. до н.э.)	89
Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	91
4.1. Достоверность полученных экспериментальных данных.....	91
4.2. Структура генофонда мтДНК населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.)	93
4.2.1. Гаплогруппа A10 – возможный генетический маркер независимой локальной эволюции популяций человека в Западной Сибири	103
4.3. Формирование структуры генофонда мтДНК населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.)	109
4.4. Структура генофонда мтДНК населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны эпохи ранней бронзы (IV – начало III тыс. до н.э.) ..	113
4.5. 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.)	117

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	119
ВЫВОДЫ	123
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	125
Приложение 1	157
Приложение 2	158
Приложение 3	164
Приложение 4	165
Приложение 5	166
Приложение 6	168
Приложение 7	169

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

мтДНК – митохондриальная ДНК;

ГВС I – первый гипервариабельный сегмент контрольного района мтДНК;

тыс. до н.э. – тысячелетие до новой эры;

п.н. – пар нуклеотидов;

ПЦР – полимеразная цепная реакция;

ЭДТА – $((\text{HOOCCH}_2)_2\text{NCH}_2)_2$ (этилендиаминтетрауксусная кислота);

SDS – $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{11}\text{OSO}_3\text{Na}$ (додецилсульфат натрия).

dNTP – deoxynucleoside triphosphate (дезоксинуклеозидтрифосфат);

БСА – бычий сывороточный альбумин;

ПЭГ – $\text{HO}(\text{C}_2\text{H}_4\text{O})_n\text{H}$ (полиэтиленгликоль);

Трис – $(\text{CH}_2\text{OH})_3\text{CNH}_2$ (трис(гидроксиметил)аминометан);

STR – short tandem repeats (короткие tandemные повторы)

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы.

На основании результатов, полученных при анализе генофондов современного населения, были выявлены основные этапы распространения анатомически современного человека по планете. После его выхода за пределы Африки около 60 тыс. лет назад и последующего расселения по планете происходила дивергенция популяций с формированием локальных особенностей. В результате еще до начала эпохи голоцена (более 10 тыс. лет назад) определилась картина первичного распространения человека на территории Евразии. Географически изолированные и удаленные друг от друга популяции человека (например, население западной и восточной частей Евразии) приобрели существенные отличия в структуре генофонда. Одним из наиболее информативных в этом отношении является генофонд мтДНК. В целом ряде регионов, включая Западную Сибирь (исследуемую в данной работе), а также Центральную и Среднюю Азию, происходило взаимодействие носителей западно-евразийских и восточно-евразийских компонентов генофонда мтДНК. Датировка начала этого смешения остается не ясна. При этом интенсивность и характер этих процессов на территории различных регионов отличались. Так, в Западной Сибири происходило формирование популяций человека, которые характеризуются сложной комбинацией генетических и краниометрических признаков, характерных как для западно-евразийских, так и для восточно-евразийских групп. В частности, для населения лесостепной и южнотаежной зоны Западной Сибири антропологи выделяют, так называемый, западносибирский тип уральской расы (Алексеев, 1974) или даже отдельную западносибирскую расу (Багашев, 1998). Сложение другой, южной евразийской формации происходило на территории Алтае-Саянской горной страны

(Чикишева, 2012). Для современных коренных народов юга Восточной Сибири процессы смешения генетически и антропологически контрастных популяций играли меньшую роль: отмечается преобладание в их генофонде мтДНК компонентов, имеющих восточно-евразийское происхождение (Derenko *et al.*, 2003, 2007; Starikovskaya *et al.*, 2005).

По данным краниометрии современные коренные популяции региона относятся к различным вариантам центральноазиатского и байкальского типа монголоидной расы (Алексеев, 1974).

Другим подходом к реконструкции процессов формирования коренных народов юга Сибири является изучение древних популяций методами нескольких научных дисциплин: археологии, антропологии и палеогенетики. В связи с тем, что в эпоху голоцена происходило неуклонное увеличение численности населения и широкое распространение устойчивой погребальной практики. Именно к этому периоду относится большая часть палеоантропологических материалов, пригодных для комплексного исследования. Данные о наиболее древних серийных останках человека (эпохи раннего голоцена) 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. Генетические аспекты этой задачи могут быть решены посредством палеогенетического исследования останков представителей наиболее ранних групп человека, доступных для исследования. Анализ древней ДНК позволяет также выявить древние генетические компоненты (и их маркеры), роль которых в генофонде населения была впоследствии сильно изменена (уменьшена или полностью нивелирована) вследствие процессов дрейфа генов, связанных с масштабными демографическими событиями, такими как миграционные волны, бутылочное горлышко и др. (см., например: Haak *et al.*, 2005; Helgason *et al.*, 2007).

В связи с этим представляется актуальной реконструкция особенностей структуры генофонда мтДНК трех антропологически и археологически контрастных групп населения юга Сибири, для которых накоплен 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 в эпоху ранней бронзы (IV - III тыс. до н.э.) на территории Алтае-Саянской горной страны.

По археологическим и антропологическим свидетельствам исследуемые в рамках данной работы древние группы населения имели различные механизмы и источники происхождения, принимали разное участие в последующем формировании современных коренных популяций юга Сибири. Эти древние популяции представляют собой хорошую модель для сравнительного палеогенетического исследования ранних этногенетических процессов на территории Северной Евразии.

Так, население Барабинской лесостепи периода неолита и ранней бронзы имеет автохтонное происхождение (Молодин, 2001). При этом до периода развитой бронзы (первая половина II тыс. до н.э.) не наблюдалось влияния на него больших миграционных потоков. В результате, здесь сформировались специфические краниометрические черты древнего населения, которые прослеживаются на протяжении последующих эпох и находят свое отражение в современных коренных популяциях региона (Чикишева, 2012). Изучение состава генофонда мтДНК древнего населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и ранней бронзы дает возможность получения принципиально новой информации о ранних этапах формирования генетической специфичности коренного населения Западной Сибири.

Древнее население Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы является автохтонным для данной территории (Окладников, 1950; 1955). Процессы смешения антропологически контрастных групп не играли существенной роли,

останки этого периода характеризуются восточно-евразийскими краниометрическими признаками (Дебец, 1948, 1951; Алексеев, 1961).

Результаты палеогенетического анализа единичных останков человека эпохи палеолита, имеющих для данного региона, свидетельствуют, что граница распространения западно-евразийских генетических признаков в период палеолита могла достигать территории Прибайкалья (Raghavan *et al.*, 2014). В связи с этим, представляется актуальным выявить специфику генофонда мтДНК населения Прибайкалья последующих периодов неолита и ранней бронзы, как наиболее ранней группы населения региона, для которой имеется серийный палеоантропологический материал.

Для Алтае-Саянской горной страны наиболее древние серийные палеоантропологические материалы получены от населения, так называемой, афанасьевской культуры в период ранней бронзы (IV-III тыс. до н.э.). Хронологически предшествующие неолитические материалы крайне немногочисленны (Пилипенко и др., 2012). По данным археологии и антропологии афанасьевское население не является автохтонным для территории Алтае-Саянской горной страны. Появление этой популяции в регионе связывают с миграционным потоком. Однако мнения о локализации источника их миграции до сих пор разнятся (Вадецкая, 1979; Кирюшин, 1991; Molodin, 2001; Молодин, 2002; Солодовников, 2003; Чикишева, 2010). В связи с этим представляется актуальным выявление в составе генофонда мтДНК предполагаемых автохтонных и пришлых компонентов, оценка возможных направлений генетических связей афанасьевского населения с другими популяциями Евразии.

Настоящая работа входит в состав комплексного палеогенетического исследования популяций человека на территории Евразии, проводимого в межинститутском секторе молекулярной палеогенетики ИЦиГ СО РАН, включающего изучение генофонда многих древних популяций Западной, Восточной Сибири и Центральной Азии. (Пилипенко, 2010; Molodin *et al.*, 2012, Молодин и др., 2013).

Цели 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 начала ранней бронзы (V-IV тыс. до н.э.) посредством получения профилей STR-локусов и определения статуса молекулярно-генетических маркеров половой принадлежности.

Научная новизна.

- 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.

- Впервые показано, что состав генофонда мтДНК населения западносибирской лесостепи эпохи неолита и раннего металла отражает особенности ранних этапов формирования населения Северо-Западной Евразии.
- 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.
- Показано, что формирование генетического состава населения лесостепного пояса Западной Сибири и Байкальского региона в период неолита и ранней бронзы происходило преимущественно на автохтонной основе.
- 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.
- Впервые было установлено, что в составе населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны доминировали носители западно-евразийских вариантов мтДНК.
- 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 о расселении анатомически современного населения на 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.) по средством получения профилей STR-локусов могут быть использованы археологами для реконструкции погребальной обрядности.

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.

Апробация работы.

Материалы исследования были представлены: в виде устных докладов – 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, глава в коллективной монографии, монография, 7 тезисов конференций.

Структура и объем диссертации.

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

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. История развития палеогенетики

Тридцать лет назад, в первом палеогенетическом исследовании, была определена последовательность мтДНК из музейных останков представителя вымершего вида непарнокопытных млекопитающих рода лошадей – квагги, возрастом около 140 лет (Higuchi *et al.*, 1984). Первая работа по анализу древней ДНК человека, посвященная выделению и анализу структуры фрагмента ядерной ДНК из тканей египетской мумии, возрастом около 2,4 тыс. лет, была опубликована в 1985 г. (Paabo, 1985). Впоследствии появились сообщения о выделении древней ДНК из останков других организмов (Doran *et al.*, 1986; Paabo *et al.*, 1988; Hagelberg *et al.*, 1989). В первых работах была показана высокая степень деградации древней ДНК и принципиальная возможность исследования ДНК из останков различного возраста. Следует отметить, что ранние работы сопровождалась минимальными мерами по обеспечению достоверности результатов. Используемые в первых работах методы клонирования фрагментов ДНК в бактериальном векторе были малоэффективны для работы с древней ДНК и позволяли проводить исследования только на останках с необычно высокой степенью сохранности. Ситуация изменилась после открытия полимеразной цепной реакции (ПЦР), с помощью которой стало возможным множественное копирование коротких целевых фрагментов ДНК даже при низкой исходной концентрации матричной ДНК (Mullis, Faloona, 1987; Saiki *et al.*, 1988; Paabo, 1989; Paabo *et al.*, 1989).

Многие палеогенетические работы в этот период были сосредоточены на изучении биохимических механизмов деградации ДНК после гибели клетки, их влияния на результаты анализа древней ДНК, сохранности ДНК в различных условиях и попытках доказательства аутентичности происхождения выделенной

ДНК (Johnson *et al.*, 1985; Paabo, 1985, 1989; Doran *et al.*, 1986; Higuchi *et al.*, 1987; Rogan, Salvo, 1990; Thuesen, Engberg, 1990; Lawlor *et al.*, 1991). К настоящему времени мы располагаем значительной информацией об этом процессе и связанных с ним трудностях при проведении палеогенетических работ (Lindahl, 1993, 1997; Hedges *et al.*, 1995; Hoss *et al.*, 1996; Poinar *et al.*, 1996; Bada *et al.*, 1999; Arroyo-Pardo *et al.*, 2002; Rollo *et al.*, 2002; Gilbert *et al.*, 2007; Rambaut *et al.*, 2009). Были разработаны подходы к верификации палеогенетических данных, предложены системы мер и критериев, позволяющих получать достоверные данные по древней ДНК (Paabo *et al.*, 2004; Willerslev, Cooper, 2005). В связи с этим в последнее десятилетие количество работ с использованием палеогенетических методов, основанных на ПЦР, увеличивается с каждым годом. Принципиально новые возможности для проведения палеогенетических исследований открывает разработка методов высокопроизводительного секвенирования. Их применение позволило получить полные последовательности как митохондриальных, так и ядерных геномов древних животных, анатомически современного человека и вымерших гоминид (см., например: Cooper *et al.*, 2001; Krause *et al.*, 2006; Miller *et al.*, 2008; Edwards *et al.*, 2010; Rasmussen *et al.*, 2010; Meyer *et al.*, 2012; Prufer *et al.*, 2014). При этом применение высокопроизводительных методов секвенирования в палеогенетике идет по пути анализа все более деградированных образцов ДНК, непригодных для исследования ранее (Fu *et al.*, 2013a, Knapp *et al.*, 2012, Meyer *et al.*, 2014, Skoglund *et al.*, 2014).

1.2. Проблема достоверности палеогенетических результатов

1.2.1. Специфические свойства древней ДНК

Постмортальная нестабильность нуклеиновых кислот является центральной методологической проблемой в исследованиях древней ДНК. В метаболически активных тканях повреждения молекул ДНК быстро и эффективно восстанавливаются системами репарации (Lindahl, 1993). После смерти

организма ДНК в останках подвергается быстрому разрушению, что приводит к резкому уменьшению количества молекул ДНК, пригодных для молекулярно-генетического анализа. Сохранившиеся молекулы ДНК подвергаются медленным процессам биохимической деградации, что приводит к их дальнейшему разрушению, а также накоплению модифицированных нуклеотидов, неправильно распознаваемых ферментами при молекулярно-генетическом исследовании. В результате ДНК в останках характеризуется такими свойствами, как: а) фрагментированность б) химическая модификация азотистых оснований; в) наличие повреждений оснований ДНК, перекрестные внутри- и межмолекулярные связи, препятствующие амплификации фрагментов при ПЦР (Paabo *et al.*, 2000) (см. Приложение 1).

а) Фрагментированность древней ДНК.

Показано, что средний размер молекул в экстракте древней ДНК значительно меньше, чем в экстракте ДНК, полученной из современного материала, при этом концентрация аутентичных фрагментов в экстракте древней ДНК уменьшается обратно-пропорционально их размеру, что затрудняет проведение амплификации (Paabo *et al.*, 2004; Noonan *et al.*, 2005; Malmstrom *et al.*, 2007; Adler *et al.*, 2010). Фрагментированность древней ДНК обусловлена различными процессами. Бактерии, грибы, насекомые и другие организмы-редуценты, наряду с ферментами клеток самого организма, принимают участие в постмортальной фрагментации ДНК. В результате нуклеазной активности возникают односторонние разрывы (ники) в цепи ДНК. Вследствие этих процессов молекулы древней ДНК, как правило, представлены фрагментами размером не более 500 п.н. (в основном до 150-250 п.н.) (Eglinton, Logan, 1991; Paabo, 1989; Handt *et al.*, 1994; Hoss *et al.*, 1996). Такие химические процессы как гидролиз фосфодиэфирных и гликозидных связей также участвуют в фрагментации древней ДНК (Paabo *et al.*, 1989).

б) Химическая модификация азотистых оснований в древней ДНК.

После клеточной смерти азотистые основания ДНК подвергаются гидролизу, что, в частности, приводит к дезаминированию цитозина с превращением его в урацил, 5-метилцитозина в тимин, аденина в гипоксантин и гуанина в ксантин. В процессе ПЦР такие модифицированные основания неверно распознаются полимеразой, что в результате приводит к получению ошибочной последовательности ДНК (Lindahl, 1993; Hansen *et al.*, 2001; Gilbert *et al.*, 2007). Было показано, что наиболее частой формой модификации оснований в древней ДНК является дезаминирование цитозина (С) с образованием урацила (U), который распознается полимеразой в ПЦР как тимин (Т) (Lindahl, 1993; Hofreiter *et al.*, 2001a; Hansen *et al.*, 2001; Brotherton *et al.*, 2007). В результате анализа данных высокопроизводительного секвенирования древней ДНК, было выявлено, что число таких нуклеотидных замен (С-Т) увеличивается в направлении к 5'-концу или 3'-концу для комплементарной цепи (замена G-A) (Briggs *et al.*, 2007; Meyer *et al.*, 2012).

в) Повреждения оснований ДНК, перекрестные внутри- и межмолекулярные связи, блокирующие ПЦР.

Размер фрагментов, амплифицируемых с помощью ПЦР, также ограничивается в результате повреждений оснований ДНК, препятствующих элонгации цепи ДНК в ПЦР. Они могут быть вызваны либо гидролизом, либо окислительными процессами. Так, окисление свободных радикалов (пероксида, пероксида водорода и гидроксильных радикалов), возникающее в результате ионизирующей радиации, может приводить к образованию производных гидантоина из пиримидинов, что блокирует элонгацию (Poinar *et al.*, 1996; Gilbert *et al.*, 2003). Было подсчитано, что в экстракте древней ДНК около 40 % молекул имеют данные повреждения (Heun *et al.*, 2010). Еще одним видом повреждений является образование перекрестных химических связей между молекулами ДНК, либо между ДНК и белками, возникающих в результате реакции «Майяра». Также было показано, что сшивки внутри цепи после смерти клетки

накапливаются быстрее, чем одноцепочечные разрывы. В таких случаях возможно отсутствие продуктов амплификации, не смотря на сохранность ДНК в ископаемых останках (Geigl, 2002; Willerslev *et al.*, 2004a). В связи с этим были разработаны несколько методов для преодоления последствий постмортальных изменений в древней ДНК (Приложение 1). Первый подход заключается в разрушении деградированной ДНК. Так, например, урацил-N-гликозилаза (UNG) удаляет продукты дезаминирования цитозина (Hofreiter *et al.*, 2001a; Gilbert *et al.*, 2003; Willerslev *et al.*, 2004b). N-Фенацилтиазолиум бромид (PTB) элиминирует внутримолекулярные сшивки (Poinar *et al.*, 1998). Сейчас данные подходы в палеогенетических исследованиях используются достаточно редко, поскольку количество матрицы в экстракте древней ДНК зачастую очень мало, и такие процедуры могут уничтожить большую часть древней ДНК. Другим подходом является применение высокоточных полимераз, что в свою очередь минимизирует ошибки и увеличивает эффективность амплификации (Willerslev *et al.*, 1999; Willerslev *et al.*, 2004b).

Установлено, что уровень деградации ДНК в большей степени связан с условиями окружающей среды (температура, влажность, уровень pH, химический состав среды, интенсивность жизнедеятельности микроорганизмов), нежели со временем, которое прошло после смерти организма (Smith *et al.*, 2003). Наиболее оптимальными для сохранности ДНК в останках являются условия вечной мерзлоты: сухой, холодный климат, отсутствие воды в жидкой фазе (предотвращение гидролиза), низкая активность окислительных процессов и организмов-редуцентов (Burger *et al.*, 1999). Образцы ДНК, полученные из вечной мерзлоты, могут давать более длинные продукты амплификации – до 1 тыс. п.о. (Barnes *et al.*, 2002; Willerslev, Poinar, 2004b). Такие условия, как быстрое высушивание и высокая концентрация солей, также способствуют увеличению продолжительности сохранности древней ДНК (Lindahl, 1993). Наибольший возраст останков, достоверно исследованных методами палеогенетики составляет 450 тыс. – 800 тыс. лет для древних растений и насекомых (Willerslev *et al.*, 2003;

Willerslev *et al.*, 2007), 300-400 тыс. лет для древнего пещерного медведя (Valdiosera *et al.*, 2006; Dabney *et al.*, 2013), 560-780 тыс. лет для лошади (Orlando *et al.*, 2013). Возраст наиболее древних останков представителей рода *Homo*, подвергнутых успешному палеогенетическому исследованию, составляет, по некоторым оценкам, 416-427 тыс. лет для древнего гоминида из испанской пещеры Сима де лос Уэсос (Meyer *et al.*, 2014, Arnold *et al.*, 2014 - возраст), 74-82 тыс. лет для денисовского человека (Meyer *et al.*, 2012) и 39 тыс. лет для анатомически современного человека *Homo sapiens sapiens* (Fu *et al.*, 2013a).

Перечисленные особенности древней ДНК в останках существенно усложняют процесс получения достоверной последовательности нуклеотидов, однако деградированный характер ДНК может свидетельствовать о ее эндогенном происхождении. Его выявление различными способами может быть использовано в качестве критерия аутентичности (Brotherton *et al.*, 2007; Cooper, Poinar, 2000; Hofreiter *et al.*, 2001b; Skoglund *et al.*, 2014).

1.2.2. Проблема контаминации

Применение высокопроизводительных вариантов ПЦР и методов биохимической репарации ДНК позволило в значительной мере преодолеть проблемы, связанные с деградированным состоянием ДНК в останках. В то же время, менее деградированные молекулы современной ДНК даже в небольших количествах вступают в реакцию амплификации предпочтительнее молекул древней ДНК. В результате при определенных условиях могут быть получены ампликоны преимущественно из контаминирующей ДНК, что может привести к получению ложноположительных результатов. В связи с этим контаминация является одной из основных проблем в современных исследованиях древней ДНК. Не удивительно, что многие первые сенсационные сообщения были впоследствии опровергнуты или просто проигнорированы. Они включали впечатляющие заявления об исследовании структуры древней ДНК возрастом до одного миллиона лет из останков растений (Golenberg *et al.*, 1990; Soltis *et al.*,

1992, Kim *et al.*, 2004), костей динозавров (Woodward *et al.*, 1994) и отложений янтаря (Cano *et al.*, 1992, 1993; DeSalle *et al.*, 1992, 1994; Poinar *et al.*, 1993). Некоторые из них были результатом очевидной контаминации ДНК от людей и микроорганизмов (Zischler *et al.*, 1995; Gutierrez, Marin, 1998), о чем свидетельствуют результаты независимо проведенных исследований (Sidow *et al.*, 1991; Austin *et al.*, 1997a, b). Многие опубликованные данные до сих пор остаются не востребованными из-за недостаточно убедительных методов верификации. Это касается последовательности мтДНК древних людей из Австралии (Adcock *et al.*, 2001) и Великобритании (Cooper *et al.*, 2001), результаты анализа бактериальной ДНК из янтаря и каменной соли возрастом несколько миллионов лет (Cano, Borucki 1995; Vreeland *et al.*, 2002; Fish *et al.*, 2002).

Различают внутрилабораторную контаминацию и загрязнение образцов биологического материала до попадания в палеогенетическую лабораторию (Handt *et al.*, 1996; Hofreiter *et al.*, 2001b; Serre *et al.*, 2004, Sampietro *et al.*, 2006). Причинами внутрилабораторной контаминации могут являться:

- а) загрязненность оборудования и реактивов;
- б) ДНК исследователя;
- в) высокая концентрация продуктов предыдущих ПЦР в лаборатории (Willerslev, Cooper, 2005).

Контаминация палеоантропологического материала вне генетических лабораторий, как правило, происходит в процессе раскопок памятников археологами, обработки биоматериала антропологами, работниками музеев без соблюдения соответствующих мер предосторожности (Sampietro *et al.*, 2006).

1.2.3. Верификация палеогенетических данных

Рассмотренная выше проблема контаминации существенно осложняет получение достоверных палеогенетических данных. Тем не менее к настоящему времени сформированы основные рекомендации, позволяющие минимизировать

влияние контаминации на результаты палеогенетических исследований (см., например: Handt *et al.*, 1996; Poinar *et al.*, 1996; Krings *et al.*, 1997; Cooper, Poinar, 2000; Paabo *et al.*, 2004; Willerslev, Cooper, 2005):

1) Для того, чтобы уменьшить загрязнение палеоантропологического материала современной ДНК, по возможности не должен допускаться прямой контакт исследователей с древними останками. Для этого рекомендуется специалистам, работающим на месте раскопок, в музеях, использовать медицинские перчатки и маски. Все принадлежности, используемые для переноски древних останков, необходимо очищать от контаминации веществами, разрушающими ДНК (кислоты, гипохлорит натрия). Необходимо избегать промывание водой зубов и костей для предотвращения проникновения большого количества контаминационной ДНК внутрь палеоантропологического материала. В идеале исследуемые древние останки необходимо извлечь вместе с землей в которой были найдены и не подвергать очищению, пока они не попадут в лабораторию, предназначенную для работы с древней ДНК (Clisson *et al.*, 2002; Sampietro *et al.*, 2006; Pruvost *et al.*, 2007; Pilipenko *et al.*, 2010).

2) Во всех помещениях, в которых проводятся работы с древней ДНК, необходимо полностью исключить любые другие молекулярные исследования (Lindahl, 1993). Ежедневное передвижение персонала должно осуществляться исключительно по «градиенту концентрации» ДНК, т.е. из помещений, где проводятся только работы с древним материалом (пре-ПЦР стадии), в помещения с современным ДНК-материалом (пост-ПЦР стадии). Лаборатории должны быть оборудованы системами поддержания избыточного давления воздуха и облучения ультрафиолетом.

3) Необходимо использовать тщательно очищенные реактивы (например, ультрафильтрацией) и проводить облучение рабочих поверхностей и оборудования под УФ лучами и обработку веществами, разрушающими ДНК (Willerslev, Cooper, 2004; Kemp *et al.*, 2005; Tamariz *et al.*, 2006).

4) Перед экстракцией ДНК внешняя поверхность палеоантропологических материалов должна быть деконтаминирована. Для этого применяются различные методы (Kolman, Tuross, 2000; Caramelli *et al.*, 2003; Vernesi *et al.*, 2004). В частности, древний материал может быть подвергнут обработке УФ-лучами, химическими веществами, разрушающими ДНК и механическому удалению поверхности.

Помимо деконтаминации палеоантропологического материала, реактивов и оборудования, описанных выше, были также разработаны системы мер и критериев для выявления возможной контаминации и доказательства эндогенного происхождения полученной ДНК:

1) Для выявления внутрилабораторного загрязнения применяются контроли чистоты экстракции ДНК и ПЦР (Paabo 1989; Cooper, Poinar 2000). Но даже отрицательные контроли могут скрывать небольшой уровень спорадической контаминации в лаборатории (Handt *et al.* 1994).

2) Поскольку эффективность ПЦР увеличивается при уменьшении амплифицируемого фрагмента древней ДНК, необходимо использовать ПЦР-системы, обеспечивающие амплификацию коротких перекрывающихся фрагментов ДНК. Для ограничения влияния контаминации праймеры должны быть как можно более видоспецифичными (Leonard *et al.*, 2007).

3) Множественное независимое повторение экстракции ДНК и ее амплификации необходимы для мониторинга и предотвращения спорадической контаминации. Результаты, полученные из нескольких независимых экстракций древней ДНК одного индивида, должны совпадать.

4) Эффективным методом детекции возможной контаминации древнего материала до его попадания в палеогенетическую лабораторию является анализ образцов ДНК, полученных из разных частей скелета одного индивида, например, из костей посткраниального скелета и зубов (Paabo *et al.*, 2004; Gilbert *et al.*, 2005; Willerslev, Cooper, 2005). Считается, что менее пористая структура

зубов, по сравнению с костями, позволяет снизить риск контаминации современной ДНК (Trivedi *et al.*, 2002).

5) Клонирование продуктов ПЦР и секвенирование нескольких клонов используется для демонстрации вырожденного характера последовательностей древней ДНК, т.е. идентификации «ошибочных» мутаций, возникающих в результате различных модификаций азотистых оснований, ошибок полимеразы, а также для оценки уровня и вероятных источников контаминации (Krings *et al.*, 1997). В том случае, если молекула ДНК с модифицированным основанием используется в качестве матрицы на последних стадиях ПЦР, то ошибочные последовательности, полученные из этой поврежденной матрицы, будут составлять небольшую часть от всех амплифицированных молекул и, в конце концов, от всех секвенированных клонов. Эти редкие одиночные замены могут быть легко идентифицированы и исключены из консенсусной последовательности. Мутации же, представляющие эндогенный филогенетический сигнал, должны быть выявлены в подавляющем большинстве секвенированных клонов в одной и той же позиции последовательности ДНК. Для сильно деградированных образцов древней ДНК, содержащих большое количество одиночных замен в последовательностях клонов, были разработаны статистические методы, помогающие определить ошибочные мутации, полученные в результате повреждения ДНК и выявить эндогенный гаплотип (Helgason *et al.*, 2007; Ho *et al.*, 2007). В некоторых древних образцах, содержащих небольшое количество ДНК, поврежденные молекулы могут быть использованы в качестве матрицы на первых стадиях амплификации. В таком случае ошибочные последовательности могут присутствовать в большинстве секвенированных клонов (Hofreiter *et al.*, 2001a). В связи с этим, результаты клонирования могут вводить в заблуждение, поэтому для подтверждения эндогенной последовательности ДНК необходимо проводить повторные выделения и ПЦР (Pruvost *et al.*, 2008).

6) Доказательством отсутствия влияния внутрилабораторной контаминации является независимое воспроизведение экспериментов другой лабораторией, так как в этом случае практически невероятна ситуация вторения случайной последовательности (Paabo *et al.*, 2004; Willerslev *et al.*, 2004b). Независимое повторение помогает выявить специфическую спорадическую контаминацию в обеих лабораториях.

7) Преобладание коротких последовательностей нуклеотидов в древнем образце ДНК над длинными может быть использовано для подтверждения аутентичного происхождения исследуемой древней ДНК. Метод ПЦР в реальном времени используется для определения количественного содержания ДНК различной длины, т.е. для оценки зависимости между размером амплифицируемого фрагмента и эффективностью реакции (Malmstrom *et al.*, 2007).

8) Необходимо проводить генотипирование сотрудников, вовлеченных в работу с древним материалом (археологи, антропологи, генетики, вспомогательный персонал) для сравнения их последовательности ДНК с последовательностями, полученными для древнего материала.

На практике вероятно, что некоторые из перечисленных процедур не могут быть выполнены по некоторым техническим причинам, например - недостаточное количество биологического материала для множественного повторения независимого выделения, недостаток информации о последовательности ДНК сотрудников, работавших с древним материалом (в связи с давними раскопками). В таком случае необходимо осознавать, что риск появления ошибочных последовательностей ДНК более высок, но даже при соблюдении всех критериев он не может быть полностью сведен к нулю.

1.3. Области применения палеогенетики

Объектами исследования палеогенетики являются останки самых разнообразных организмов (животных, человека, растений, микроорганизмов)

различного возраста (Paabo *et al.*, 2004; Gugerli *et al.*, 2005). В зависимости от задач и направленности исследования ДНК из этих останков формируются разделы палеогенетики: палеосистематика, исследование истории популяций, этногенеза, палеопатологии и другие. Существует большое количество типов источников, содержащих древнюю ДНК: кости, зубы, волосы (Hagelberg *et al.*, 1989; Gilbert *et al.*, 2004; Rasmussen *et al.*, 2010), мягкие ткани (Burger *et al.*, 1999; Vuissoz *et al.*, 2004), копролиты (Poinar *et al.*, 1998), останки насекомых (Thomsen *et al.*, 2009), перья (Rawlence *et al.*, 2009), яичная скорлупа (Oskam *et al.*, 2010), растительные остатки (Jaenicke-Despres *et al.*, 2003), фрагменты мерзлотных пород (Ханаева и др., 2013), осадочные отложения (Willerslev *et al.*, 2003). Общеизвестно, что лучшим источником древней ДНК являются кости и зубы, поскольку абсорбированная на минеральном матриксе ДНК защищена от неблагоприятных условий внешней среды, воздействия микроорганизмов (Rollo *et al.*, 2002). К тому же кости и зубы чаще остальных источников представлены среди археологических останков.

Сферы применения палеогенетики постоянно расширяются. Так, анализ древней ДНК из растительного материала используется для реконструкции климата в прошлом (Willerslev *et al.*, 1999), из капролитов - палеодиеты (Poinar *et al.*, 1998; Wood *et al.*, 2011). Методами палеогенетики исследуется наличие генетической предрасположенности к заболеваниям (Hummel *et al.*, 2005; Zawicki *et al.*, 2008). Также возможна оценка присутствия ДНК возбудителей заболеваний человека в останках (Drancourt *et al.*, 1998; Taylor *et al.*, 2005; Papagrigorakis *et al.*, 2006; HersHKovitz *et al.*, 2008; Haensch *et al.*, 2010).

Одним из основных объектов изучения палеогенетики является человек. Спектр анализа древней ДНК человека очень широкий. Одним из направлений является изучение древних гоминид для понимания механизмов формирования человека как вида: неандертальцев (Krings *et al.*, 1997; Prufer *et al.*, 2014; Sankararaman *et al.*, 2014; Skoglund *et al.*, 2014), денисовцев (Reich *et al.*, 2010; Meyer *et al.*, 2012), и других древних гоминид (Meyer *et al.*, 2014). Другим

направлением является реконструкция тонких особенностей этногенетических событий человека антропологически современного типа, происходившие в более поздние периоды (последние 30-40 тыс. лет). В этом отношении очень информативным маркером может выступать мтДНК.

1.4. МтДНК как молекулярно-генетический маркер для этногенетических и палеогенетических исследований

Возможность решения поставленных перед палеогенетическим исследованием задач в значительной степени зависит от информативности используемых молекулярно-генетических маркеров. Генетическая информация клетки сосредоточена в двух ее частях: ядре и органеллах. В ядре сконцентрирован основной объем генетической информации. Каждая диплоидная клетка содержит две копии ядерной ДНК, а содержание органелл в клетке исчисляется сотнями. В результате число митохондриальной или хлоропластной ДНК достигает нескольких сотен копий на клетку. Высокая копияность обеспечивает большую сохранность в останках фрагментов ДНК органелл, по сравнению с ядерной ДНК. Помимо этого, информативность мтДНК для палеогенетических исследований обусловлена ее уникальными свойствами как молекулярно-генетического маркера. В частности, наследование мтДНК человека по материнской линии и без рекомбинаций позволяет проводить строгий генеалогический анализ популяций (Ballard, Whitlock, 2004). В результате большинство палеогенетических исследований длительное время были сосредоточены именно на анализе ДНК органелл (ДНК митохондрий у животных и человека, хлоропластов у растений) (Paabo *et al.*, 2004; Willerslev, Cooper, 2005).

По мере развития технологий совершенствовались подходы к исследованию мтДНК: от анализа статуса отдельных рестрикционных сайтов в 70-х гг. прошлого века до комбинированного анализа, в котором изучается последовательность ГВС I мтДНК и информативные позиции в кодирующей

части, и, наконец, анализ полной последовательности митохондриальных геномов (Awise *et al.*, 1979; Richards *et al.*, 1998; Ruiz-Pesini *et al.*, 2006). В результате этих работ была создана единая глобальная классификация структурных вариантов мтДНК в планетарном масштабе (Рисунок 1). В ней отражен порядок появления гаплогрупп и подгрупп мтДНК в процессе эволюции, а также межрегиональная дифференциация популяций человека по распределению групп мтДНК. Структура дерева отражает основные этапы происхождения человека антропологически современного типа, его раннюю эволюцию в Африке и маршруты последующего расселения по планете (Cavalli-Sforza, Feldman, 2003; Metspalu *et al.*, 2004; Palanichamy *et al.*, 2004).

К настоящему времени в достаточно полном виде классифицированы митохондриальные гаплотипы населения большей части планеты (Richards *et al.*, 2000; Bandelt *et al.*, 2003; Kong *et al.*, 2003; Palanichamy *et al.*, 2004; Macaulay *et al.*, 2005; Thangaraj *et al.*, 2005). Надежность классификации зависит от количества имеющейся в распоряжении исследователей информации об изменчивости мтДНК. Наиболее информативны в этом отношении данные о нуклеотидных последовательностях полных митохондриальных геномов, относящихся к разным филогенетическим группам. За последние годы уже секвенировано более 20 тысяч полных митохондриальных геномов индивидов различного этнического происхождения (van Oven, Kayser, 2009). Располагая этой информацией, можно достаточно точно определить положение на филогенетическом дереве большинства образцов мтДНК, не прибегая к процедуре полного секвенирования. В контексте палеогенетических исследований чрезвычайно важно, что анализ полиморфизма ГВС I в совокупности с исследованием нескольких кодирующих участков мтДНК дает полную информацию о принадлежности образца к конкретной филогенетической группе (гаплогруппе, подгруппе и т.д.). Таким образом, для большинства образцов древней мтДНК возможно определение филогенетического положения путем реализации несложного алгоритма эксперимента, включающего всего

несколько шагов. Это делает мтДНК чрезвычайно удобным молекулярно-генетическим маркером при проведении палеогенетических исследований.

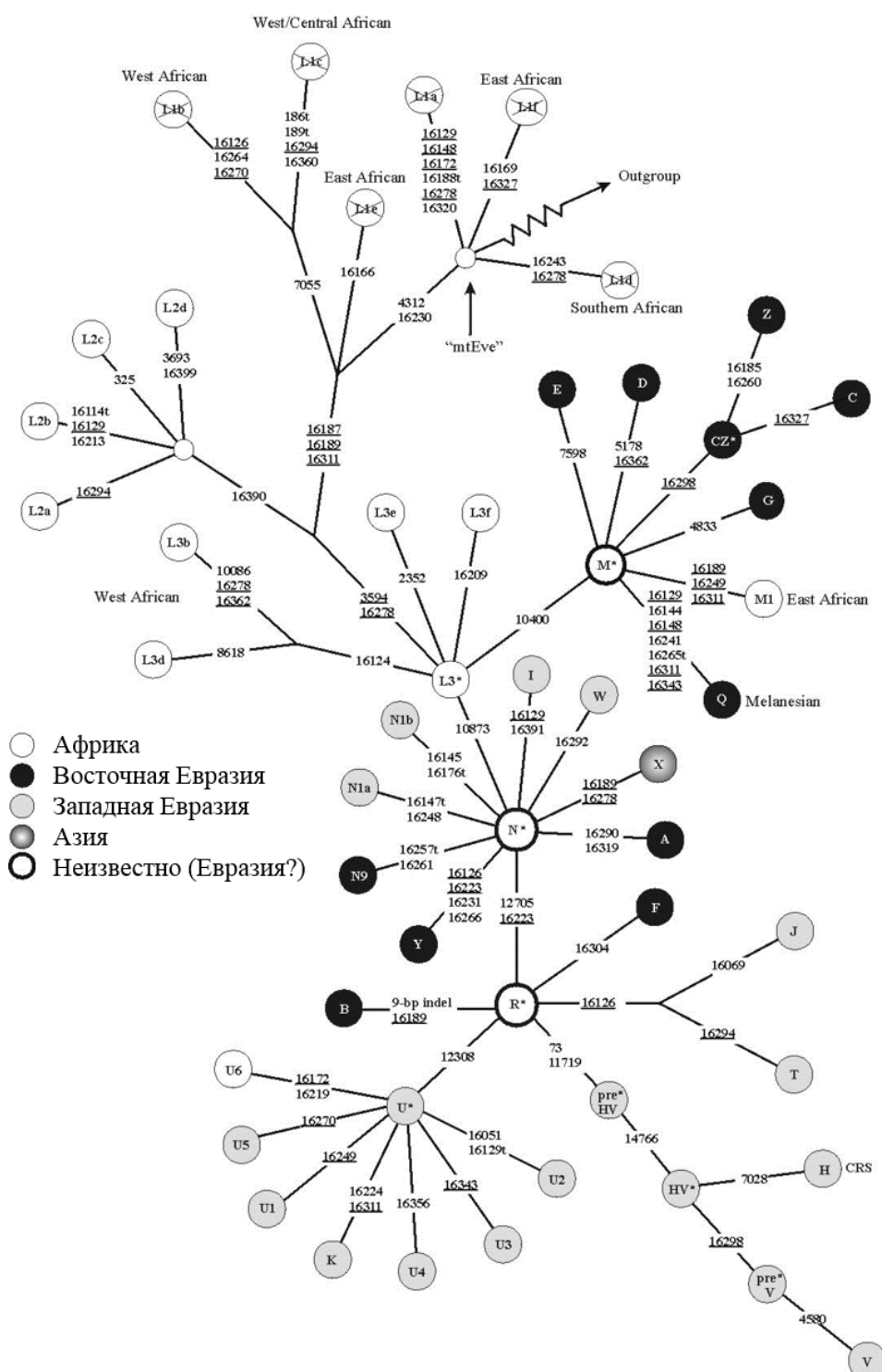


Рисунок 1. Филогенетическое дерево мтДНК человека (Richards, Macaulay, 2001).

1.4.1. Особенности структуры генофонда мтДНК современного коренного населения юга Сибири

В контексте данной работы заслуживает рассмотрения структура генофонда современного населения следующих районов юга Сибири: таежная и лесостепная зона Западной Сибири, Алтайе-Саянская горная страна и регион Прибайкалья, представленные разнообразными в генетическом и лингвистическом отношении этническими группами. Так, на территории северных районов Западной Сибири располагается ареал проживания угорских (ханты, манси и коми), самодийских (селькупы, нганасаны, ненцы и энцы) и енисейских (кеты) народов. Население лесостепной полосы Западной Сибири представлено несколькими группами тюркоязычных сибирских татар. На территории Алтайе-Саянской горной страны проживают центрально-азиатские тюркоязычные группы (казахи, алтайцы, хакасы, шорцы, тувинцы, теленгиты, туболары). Современное коренное население Прибайкалья представлено монголоязычными народами (буряты, эвенки, тофалары).

Генофонды рассматриваемых групп населения характеризуются как общими чертами, так и региональными особенностями. Для современных этнических групп юга Сибири характерен смешанный состав генофонда мтДНК: в него вошли как восточно-евразийские (A, N9, Y, B, F, R9, R11, R*, C, D, G, M*, M7-M11, M13a, Z), так и западно-евразийские (H, U, J, T, HV, I, N1a, N1e, R2, V, W, X2e) линии мтДНК (см. Приложение 2). Однако в зависимости от региона меняется их соотношение: представленность западно-евразийских вариантов уменьшается с запада на восток. В рассматриваемом нами регионе доля западно-евразийского компонента максимальна (47.3%-83.2%) в популяциях Западной Сибири (коми, ханты, манси, сибирские татары, кеты). Напротив, высокая частота восточно-евразийских линий мтДНК (до 100%) зафиксирована в большинстве генофондов этнических групп Восточной Сибири. Основными гаплогруппами западно-евразийского компонента генофонда мтДНК современного коренного населения юга Сибири являются гаплогруппы U и H, восточно-евразийского – C

и D. Считается, что в Западной Сибири все варианты гаплогрупп C и D мтДНК имеют происхождение из более восточных регионов (Наумова и др., 2008), тогда как на территории Прибайкалья по результатам исследования современных популяций отмечается локализация одного из центров диверсификации основных восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК (Derenko *et al.*, 2010).

Более подробно следует рассмотреть генофонд современного населения лесостепной зоны Западной Сибири, представленного сибирскими татарами. Эта группа демонстрирует смешение всех основных гаплогрупп мтДНК, присущих для коренного населения юга Сибири. Несомненно, одним из определяющих механизмов формирования народов на данной территории было взаимодействие и длительное смешение генетически контрастных групп, имеющих западно-евразийское и восточно-евразийское происхождение (европеоидов и монголоидов) (Дебец, 1956). Вместе с тем, остается открытым вопрос о возможной роли в происхождении населения региона древней группы недифференцированного в расовом отношении населения, которое отделилось от основных групп населения Евразии еще до окончательного формирования европеоидов и монголоидов и прошло на территории Западной Сибири длительную самостоятельную эволюцию (Бунак, 1956). На палеоантропологическом уровне, этот древний субстрат может быть связан с расово недифференцированными группами, относящимися к так называемой «северной евразийской антропологической формации», сформировавшейся на рассматриваемой территории уже к эпохе неолита (Бунак, 1956, Чикишева, 2012). Для населения сибирских татар выявлено крайне высокое, в сравнении с другими народами Западной Сибири, разнообразие линий мтДНК (Наумова и др., 2008). В их генофонде мтДНК выделяют компоненты, предположительно заимствованные у угорских, самодийских, тюркских и отчасти монгольских племен. Западно-евразийские (H, K, N1, J, I, T, U, V и W) и восточно-евразийские (A, B, C, D, F, G, M7 и M10) линии мтДНК находятся в соотношении 1,5:1. Основу восточно-евразийского компонента генофонда мтДНК сибирских татар составляют линии

гаплогрупп С и D (около 51 % всех восточно-евразийских линий), что сближает их с другими этническими группами Западной Сибири (ханты, манси, кеты и др.) Гаплогруппа С у сибирских татар представлена базовым вариантом – 16223-16298-16327 и дочерними от него гаплотипами, большинство из которых имеют широкое распространение в Восточной Евразии. Родственная ей гаплогруппа Z не выявлена в генофонде сибирских татар и в целом имеет низкое разнообразие и представленность в генофонде современного населения Западной Сибири и сопредельных территориях (выявлены лишь единичные варианты). Напротив, разнообразные гаплотипы гаплогруппы D, выявленные у сибирских татар, распространены преимущественно на юго-востоке Сибири и в Средней Азии. Линии гаплогрупп В, F и M* маркируют юго-восточное направление взаимосвязей с тюрко- и монголоязычными народами Сибири и Центральной Азии. Гаплотипы гаплогруппы А (A10 и A4) представлены у сибирских татар с невысокой (1,8 %) частотой, близкой к таковой у тюрков Волго-Уральского региона и Восточной Сибири.

Свыше 40 % общего разнообразия мтДНК у сибирских татар относится к гаплогруппам Н и U. По частоте гаплогруппы Н (17,4 %) они особенно близки к обским уграм и тюркоязычным народам Средней Азии. В популяциях тоболо-иртышских татар наблюдаются частоты гаплогруппы U, сходные с частотами этой гаплогруппы в населении европейской части России и Западной Сибири. Наиболее представленными являются подгруппы U4 и U5. Распространение некоторых линий кластера U4 указывает на генетические взаимосвязи сибирских татар с популяциями Волго-Уральского региона и севера Западной Сибири. Подгруппа U5 представлена достаточно широко распространенными мотивами линий U5a и U5b и их дочерними гаплотипами. Также выявлены немногочисленные линии U1, U2e, U3 и U7.

Выраженное отличие сибирских татар от угорязычного населения региона состоит в низкой частоте гаплогруппы J, по частоте гаплогруппы T генофонд сибирских татар (9,2 %) близок к генофондам коренного населения европейской

части России и Западной Сибири. Другие гаплогруппы (V, I, K, W и N1) у популяций Западной Сибири, помимо сибирских татар, выявлены с частотами ниже 1 % и представлены базовыми гаплотипами.

Анализ особенностей гаплотипического состава мтДНК сибирских татар показывает их наибольшее сходство с финно-угорскими популяциям Западной Сибири и тюркскими этносами Средней Азии и Волго-Уральского региона. Меньшее сходство они проявляют с монголоязычными группами Центральной Азии (Наумова, 2008). Такая многокомпонентность структуры генофонда указывает на существенное влияние миграционных потоков на процессы формирования состава коренного населения лесостепной полосы Западной Сибири. Это позволяет надеяться на информативность анализа состава линий мтДНК в генофондах древних этнокультурных групп региона в отношении детальной реконструкций этногенетических процессов.

Несмотря на разнообразие генофонда мтДНК, больших специфических кластеров мтДНК в этом регионе не обнаружено. Однако отмечается, что для ряда регионов выявлены небольшие группы линий мтДНК, которые могут иметь местное происхождение (специфические линии U4 в Волго-Уральском регионе и Западной Сибири (Малярчук и др., 2004). В пределах гаплогрупп C и D есть также небольшие подгруппы, которые могут иметь алтайское происхождение (Derenko *et al.*, 2010).

Располагая информацией о некоторых особенностях процессов расо- и этногенеза, основанных на данных о генофонде современных популяций человека и, используя накопленные обширные археологические и антропологические данные, появилась возможность анализа структуры генофондов (прежде всего, мтДНК) древних групп людей, что открывает новые возможности для более детальной реконструкции этногенетических процессов.

1.4.2. Палеогенетические работы, посвященные анализу древней мтДНК человека

Опубликованные работы по анализу древней мтДНК человека существенно отличаются по своим задачам и масштабам. Некоторые из них посвящены анализу единичных образцов мтДНК. Как правило, такие работы осуществляются на древних индивидах, уникальных с точки зрения археологии (Rollo *et al.*, 2006; Ermini *et al.*, 2008; Green *et al.*, 2008; Meyer *et al.*, 2012, 2014; Fu *et al.*, 2013a).

В контексте данной работы особый интерес представляют исследования, в которых анализу подвергаются более или менее многочисленные серии древних образцов мтДНК. В этом случае, при условии корректного учета археологического контекста, можно охарактеризовать структуру генофонда мтДНК древних групп человека. Число такого рода работ неуклонно увеличивается. В настоящее время происходит накопление экспериментальных данных о составе серий образцов мтДНК древнего населения различных регионов Европы, Средней и Центральной Азии, а также Юго-Восточной Азии и Сибири, относящихся к различным временным периодам (Keyser-Tracqui *et al.*, 2003; Alzualde *et al.*, 2006; Adachi *et al.*, 2009, Gao *et al.*, 2008, Sarkissian *et al.*, 2013). Анализируя эту информацию, авторы предпринимают попытки проверки гипотез, выдвинутых на основе анализа генофонда современных популяций, археологических и антропологических данных (Lalueza-Fox *et al.*, 2004; Haak *et al.*, 2005; Keyser *et al.*, 2009; Bramanti *et al.*, 2009).

Интерес представляют работы, посвященные распространению сельского хозяйства и животноводства на территории Европы и вероятных миграционных потоках, связанных с ним. Первое анатомически современное население, заселившее Европу в период верхнего палеолита (около 40 тыс. лет назад) занималось охотой и собирательством. Переход от присваивающего типа хозяйства к производящему на территории Центральной Европы совпал с периодом неолитизации (около 7,5 тыс. лет назад) (Bannfy, 2004). Палеогенетическими методами было проведено сравнение генофондов мтДНК древних автохтонных

групп охотников-собирателей с первыми носителями навыков сельского хозяйства Центральной и Восточной Европы (эпоха неолита) и с современным населением региона (Haak *et al.*, 2005; Bramanti *et al.*, 2009). Была обнаружена существенная разница в структурах мтДНК между всеми тремя группами, которая не может наблюдаться для непрерывно существующей на протяжении нескольких тысячелетий популяции. Установлена необычно высокая частота (82 %) линий гаплогруппы U в исследованной серии древних охотников-собирателей (14 образцов относились к подгруппе U5, 2 - к U4, 2 - к неопределенной линии гаплогруппы U, при суммарной численности выборки 22 образца). Значительную часть этой выборки составляет подгруппа U5 (65 %), тогда как из современного населения Европы принадлежат к этой подгруппе 1-5 % для Средиземноморья, 5-7 % для Центральной Европы, 10-20 % для Северо-Восточной Европы. Частота подгруппы U4 – 1-5 %, с преобладанием в Северо-Восточной Европе. Таким образом, предполагается, что линии гаплогруппы U, в особенности подгруппы U5, доминировали в генофонде мтДНК охотников-собирателей Центральной Европы. Гаплогруппа U также была выявлена в мезолитических группах Испании (Hervella *et al.*, 2012), в палеолитических и верхнепалеолитических образцах ДНК на территории современной Германии, Люксембурга и Чехии (Fu *et al.*, 2013b), неолитических популяциях Скандинавии, Португалии и Франции (Chandler *et al.*, 2005; Malmstrom *et al.*, 2009; Lacan *et al.*, 2011).

Присутствие подгруппы U2e было отмечено в образце мтДНК человека из верхнепалеолитической стоянки близ села Костенки Воронежской области возрастом около 32 тыс. лет (Krause *et al.*, 2010). Показано, что первое население Центральной Европы с производящим типом хозяйства, появившееся в регионе в эпоху неолита, резко отличалось по структуре генофонда мтДНК от автохтонного населения региона, что указывает на миграционный характер их появления. Источником миграции по мнению Хаак с соавторами (2010) является территория Ближнего Востока. Однако было показано, что имело место и параллельное сосуществование охотников-собирателей и пришлых групп с навыками сельского

хозяйства на локальной территории в Центральной Европе в течение как минимум 2 тыс. лет (Bollongino *et al.*, 2013). В этой работе было установлено, что в составе генофонда мтДНК мезолитических охотников-собирателей с памятника в пещере Блэттерхоле (Германия) присутствовали, как и предполагалось, исключительно варианты гаплогруппы U (U5a, U5b и U2e). Для неолитического населения этого же памятника, ведущего уже земледельческий образ жизни фиксируется как продолжение присутствия вариантов гаплогруппы U, так и гаплогрупп мтДНК, свойственных пришлому населению с навыками сельского хозяйства (H, J). Картина разнообразия мтДНК в генофондах современного населения Южной, Центральной и Северной Европы не может быть объяснена только взаимодействием аборигенных групп охотников-собирателей и неолитических мигрантов с производящим типом хозяйства. Было показано, что существенную роль в формировании современного состава населения Европы сыграли более поздние этногенетические процессы, менявшие состав генофонда мтДНК на протяжении всей эпохи бронзы (Brandt *et al.*, 2013).

В контексте нашего исследования особое внимание стоит обратить на работу Sarkissian с соавторами (2013), поскольку исследуемое в ней древнее население Восточной Европы по археологическим и антропологическим свидетельствам демонстрирует сходство с населением Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла (Молодин, 2001; Чикишева, 2012). В рассматриваемом исследовании была получена структура генофонда мтДНК популяции Карелии периода неолита (IV тыс. лет до н.э.) и Кольского полуострова эпохи развитой бронзы (середина II тыс. до н.э.). Как и для других групп охотников-собирателей обширного региона Европы было показано преобладание подгрупп гаплогруппы U в западно-евразийском компоненте мтДНК рассмотренных серий. Так, генофонд мтДНК неолитической группы людей с территории Карелии был представлен следующими гаплогруппами: U4 (37 %), U2e (18 %), U5a (9 %), H (9 %) и C (27 %). Для населения эпохи развитой бронзы с территории Кольского полуострова фиксируется появление большего

разнообразия восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК: С (35 %), Z (13 %), D (13 %) (Sarkissian *et al.*, 2013). Исходя из данных по генофонду мтДНК современного населения, авторами было выдвинуто предположение о генетическом потоке в изучаемый регион с территории Центральной и Восточной Сибири. В западно-евразийской серии мтДНК выявлены следующие варианты: U5a (26 %), U4 (9 %), T (4 %). Тем самым подтвердилось, что палеолитический/мезолитический субстрат мтДНК сохранялся дольше на территории Северо-Восточной Европы, нежели в Центральной и Южной части, куда большая волна новых вариантов мтДНК была привнесена в период неолитизации. Тем не менее не было показано генетической преемственности с современным населением исследуемого региона, что также говорит о важной роли последующих пост-неолитических миграций и других изменений популяций на территории Северо-Восточной Европы.

На сегодняшний день опубликовано мало палеогенетических работ, проводимых на самых ранних доступных палеоантропологических материалах (периода палеолита, неолита) с территории Сибири, достоверно принадлежащих человеку анатомически современного типа. Эти работы представлены в большинстве своем изучением единичных образцов древней ДНК или небольших серий (Mooder *et al.*, 2006; Пилипенко и др., 2011; Raghavan *et al.*, 2014). В работе Raghavan с соавторами (2014) были получены геномы мтДНК для останков двух верхнепалеолитических людей со стоянки Мальта на территории Прибайкалья и со стоянки Афонтова гора-2 на реке Енисей у г. Красноярска возрастом около 24 и 17 тысяч лет соответственно. В результате была продемонстрирована принадлежность к корневому варианту гаплогруппы U мтДНК, не выявленному на сегодняшний день среди современных популяций человека. По мнению авторов, это свидетельствует о том, что имелаась генетическая связь населения Восточной Сибири эпохи палеолита с охотниками-собирающими Европы, чей митохондриальный генофонд представлен преимущественно различными вариантами гаплогруппы U. Такая картина присутствия западно-евразийских вариантов мтДНК на локальной территории Байкальского региона сохранялась по

мнению авторов достаточно долго, в том числе и на протяжении последнего ледникового максимума. При этом генофонд мтДНК современных этнических групп, населяющих данную территорию Восточной Сибири, практически не содержит вариантов гаплогруппы U (Derenko *et al.*, 2003; 2007).

В работе Mooder с соавторами (2006) для группы неолитического населения Прибайкалья были выявлены 3 образца древней ДНК, принадлежащих к подгруппе U5a мтДНК, остальные изучаемые образцы ДНК продемонстрировали принадлежность к восточно-евразийским гаплогруппам мтДНК (C, D, G2a, F, A). Однако, необходимо отметить, что данное исследование не соответствует полностью общепризнанным стандартам изучения мтДНК. Так, был рассмотрен только участок 16211-16346 ГВС I мтДНК и некоторые SNP кодирующего района, что не позволяет определить точный гаплотип и филогенетическую принадлежность выявленных вариантов мтДНК. К тому же в исследовании этих материалов был показан высокий уровень контаминации материала (наличие контаминации выявлено в 6 из 37 образцов ДНК) (Mooder *et al.*, 2005).

Анализ древней ДНК серийного палеоантропологического материала с территории Алтае-Саянской горной страны периода неолита, для которого найдены самые ранние останки анатомически современного человека, не представляется возможным. Материалы представлены исключительно единичными останками. Так, для женщины из пещеры Каминная (Горный Алтай) периода неолита был проведен анализ мтДНК, показавший принадлежность к восточно-евразийской гаплогруппе A4 (Пилипенко и др., 2011).

1.5. Молекулярно-генетическое установление половой принадлежности останков человека и определение степени родства древних индивидов

Несомненно, ядерная ДНК несет в себе бóльшую часть генетической информации человека. Ее исследование в древних образцах ДНК, которое становится все более доступным, используется в целом ряде направлений: от анализа отдельных полиморфных позиций и этногенетических реконструкций с использованием таких маркеров, как Y-хромосома, вплоть до полногеномного секвенирования (Hummel, Hermann, 1996; Zierdt *et al.*, 1996; Gerstenberger *et al.*, 1999; Hummel *et al.*, 1999; Schmerer *et al.*, 1999; Schultes *et al.*, 1999; Cunha *et al.*, 2000; Y-хр: Keyser-Tracqui *et al.*, 2003; Keyser *et al.*, 2009; Haak *et al.*, 2005; 2008; 2010; Lacan *et al.*, 2011). Специфическим направлением является установление молекулярно-генетическими методами половой принадлежности древних останков, что особенно ценно в случае высокодеградированных палеоантропологических материалов, а также останков индивидов детского возраста, определение пола которых традиционными методами физической антропологии, как правило, невозможно (Stone *et al.*, 1996; Palmirota *et al.*, 1997; Ovchinnikov *et al.*, 1998; Faerman *et al.*, 1998; Lassen *et al.*, 2000). Так, в результате анализа древней ДНК грудных детей, погребенных под полом жилищ городища Чича-1 (IX–VII вв. до н. э.) в Барабинской лесостепи, было установлено, что все дети принадлежали к мужскому полу. Вероятно, это являлось обязательным условием совершения рассматриваемого погребального обряда (Пилипенко и др., 2008).

Другой важной проблемой является определение степени родства древних индивидов. Эта информация может быть чрезвычайно полезна при проведении реконструкций погребальных обрядов и традиций древних людей (Hummel, Herrmann, 1996; Kaestle, Horsburg, 2002; Keyser-Tracqui *et al.*, 2003). Предшественниками данного направления являются методы идентификации личности, широко используемые в практике судебной медицины (Iwamura, *et al.*, 2004; Butler, 2007). Образцы, подвергаемые судебной экспертизе, часто

аналогичны палеогенетическим по своим характеристикам: они представлены небольшим количеством ДНК-содержащего материала с высокой степенью деградации. Поскольку в судебной медицине требования по достоверности результатов достаточно высоки, то специально для таких исследований были разработаны сертифицированные коммерческие системы идентификации личности и степени родства индивидов, позволяющие получать достоверные результаты даже в случае сильно деградированных образцов. Эти системы основаны на определении индивидуального профиля высоковариабельных STR-маркеров аутосом и Y-хромосомы. STR-локусы — это короткие tandemные повторы с повторяющейся единицей, длиной 2-7 п.о. Они являются достаточно точным инструментом для молекулярно-генетической идентификации индивидуума (Tracey, 2001). Как правило, в палеогенетических работах, посвященных анализу степени родства, используются наиболее надежные варианты этих систем, что существенно повышает вероятность получения достоверных результатов (Keyser-Tracqui *et al.*, 2003; Boljuncic, 2007; Keyser *et al.*, 2009).

Опубликовано значительное число палеогенетических работ по этой тематике. В первых исследованиях предпринимались попытки определения степени родства ограниченного числа индивидов в простых моделях. Как правило, анализу подвергались индивиды из парных или тройных погребений (Clisson *et al.*, 2002; Ricaut *et al.*, 2004). Для анализа выбирали останки с необычно высокой (для палеогенетики) степенью сохранности. Впоследствии появились работы, в которых анализу подвергались более сложные модели. Например, первое исследование, которое сочетало в себе анализ STR-локусов аутосом, Y-хромосомы и последовательности мтДНК была выполнена на скелетных останках 62 человек, представителей культуры хунну в Северной Монголии (Keyser-Tracqui *et al.*, 2003). В этой работе исследователям удалось определить характер родственных взаимоотношений между погребенными из большого участка некрополя. Это позволило авторам доказательно реконструировать

последовательность сооружения памятника и некоторые черты погребальных традиций населения хунну. Таким образом, была продемонстрирована высокая информативность анализа родства древних индивидов методами палеогенетики.

Другим интересным исследованием является работа, в которой с помощью комплексного молекулярно-генетического анализа степени родства индивидов (по маркерам аутосом, митохондриальной ДНК и Y-хромосомы) удалось идентифицировать семейные группы в коллективных захоронениях возрастом 4,6 тысяч лет (Haak *et al.*, 2008).

Также было предложено использовать анализ STR-профиля в древнем образце ДНК в качестве дополнительного аргумента в пользу достоверности данных, полученных при использовании других маркеров ДНК (Burger *et al.*, 2007; Keyser *et al.*, 2009). Характер полученных профилей STR-локусов должен демонстрировать особенности, присущие древней ДНК. Поскольку в экстракте древней ДНК короткие последовательности нуклеотидов преобладают над длинными, то должна быть установлена обратная зависимость между длиной фрагментов и силой полученного сигнала. При этом пол индивида, определенный с помощью молекулярно-генетических методов в большинстве случаев должен совпадать с полом, установленным в результате изучения морфологии древних останков.

1.6. Этнокультурные сообщества на территории юга Сибири в эпоху неолита и ранней бронзы

1.6.1. Археологическая и антропологическая характеристика населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и ранней бронзы (VI – III тыс. до н.э.)

Барабинская лесостепь расположена на территории междуречья Оби и Иртыша, ее площадь составляет 117 тысяч км² (Молодин, 1985). На протяжении последних 40 лет продолжают интенсивные археологические исследования данной территории. В результате на сегодняшний день территория Барабинской лесостепи является одним из наиболее хорошо исследованных в археологическом отношении районов Сибири: составлена подробная классификация древних этнокультурных групп, относящихся ко всем периодам существования человека на данной территории (от верхнего палеолита до позднего средневековья). Для основных групп древнего населения накоплен многочисленный археологический и палеоантропологический материал. Это делает Барабинскую лесостепь одним из наиболее интересных и перспективных районов для проведения комплексного исследования процессов этногенеза (Молодин и др., 2009).

Появление анатомически современного человека на территории Барабинской лесостепи археологи относят к концу эпохи верхнего палеолита, примерно 14 - 13 тысяч лет назад. Было найдено всего несколько стоянок верхнепалеолитического человека, однако палеоантропологические материалы этого периода в регионе полностью отсутствуют (Молодин, Новиков, 1998).

Наиболее древние останки человека на территории Барабинской лесостепи датируются периодом неолита. К таким археологическим комплексам относятся памятники Сопка 2/1, Корчуган 1А, Протока и Венгерово-2 (Полосьмак и др., 1989; Молодин и др., 1999; Молодин, 2001). Получена серия радиоуглеродных дат, согласно которой неолитические памятники региона относятся к VI-V тыс. до н.э. (Орлова, 1995; Молодин, 2001; Марченко, 2009). При этом количество палеоантропологических материалов человека эпохи неолита с территории

Барабинской лесостепи невелико - суммарная численность коллекции, пригодной для исследования, не превышает 20 индивидов. Имеющиеся археологические данные свидетельствуют о том, что представители населения Барабинской лесостепи эпохи неолита являются потомками популяций эпохи раннего голоцена и позднего плейстоцена на данной территории, не испытавшими на себе существенного влияния миграционных потоков, т.е. имеют автохтонное происхождение (Молодин, 2001). Краниологический тип этого населения относится к так называемой «северной евразийской антропологической формации» - особому варианту неолитической расы лесной полосы Северной Евразии (Бунак, 1956). Такие антропологические особенности встречаются на обширной территории от Западносибирской лесостепи и лесного Зауралья до таежной зоны Восточной Европы, Карелии и Прибалтики, начиная с неолитических групп региона, заканчивая современными популяциями (Чикишева, 2012).

Для начала периода ранней бронзы (раннего металла) (конец V-IV тыс. до н.э.) археологами были накоплены уже обширные серии палеоантропологических материалов, являющиеся наиболее древними массовыми останками человека на территории Сибири. В этот период в Барабинской лесостепи существовало население, так называемой, усть-тартасской культуры (Молодин, 2001). Было обнаружено несколько памятников, относящихся к этой культуре. В частности, погребальные комплексы усть-тартасского населения выявлены на могильниках Сопка-2 (Сопка 2/3, Сопка 2/3А), Преображенка-6 и Тартас-1 (Молодин, 2001; Молодин и др., 2004, 2008). Радиоуглеродная датировка палеоантропологических материалов усть-тартасских памятников Сопка-2/3 и Тартас-1 отнесла их к концу V – первой половине III тыс. до н.э (Молодин, 2001; Марченко, 2009). Наиболее обширная коллекция палеоантропологического материала от представителей усть-тартасской культуры сформирована при раскопках памятника Сопка-2 (свыше 100 индивидов), на материалах которого осуществлено выделение данной культуры (Молодин, 2001, Молодин и др., 2004, 2008). При этом памятник Сопка-

2 включает также более 700 захоронений, относящихся практически ко всем другим охарактеризованным этнокультурным группам, населявшим территорию Барабинской лесостепи, начиная с периода неолита (Таблица 1). Население усть-тартасской культуры происходит от неолитических групп Барабинской лесостепи - об этом свидетельствует преемственность предметов материальной культуры, определенные черты погребального обряда и краниологический тип населения, т.е. оно также имеет автохтонное происхождение на данной территории (Молодин, 2001).

Таблица 1. Этнокультурные группы населения Барабинской лесостепи эпохи бронзы (Молодин, 1983, 1985).

Этнокультурная группа	Хронологический период	Археологические Памятники	Период эпохи бронзы
Усть-тартасская культура	Конец V – середина III тыс. до н.э. (C ¹⁴)	Сопка-2, Преображенка-6, Тартас-1	Ранний металл (начало ранней бронзы)
Одиновская культура	III тыс. до н.э. (C ¹⁴)	Сопка-2, Преображенка-6	Ранняя бронза, начало развитой бронзы
Кротовская культура	III тыс. до н.э. (C ¹⁴)	Сопка-2	Начало развитой бронзы
Позднекротовская культура	20-18 вв. до н.э. (C ¹⁴)	Сопка-2, Тартас-1	Развитая бронза
Андроновская (Федоровская) культура	20-15 вв. до н.э. (C ¹⁴)	Сопка-2, Тартас-1	Развитая бронза
Пахомовская культура	14-8 вв. до н.э. (археологическое датирование)	Старый сад	Поздняя бронза

Усть-тартасские погребальные комплексы памятника Сопка-2 характеризуются спецификой погребальной обрядности. Их характерной чертой является наличие разнообразных вариантов коллективного погребения людей, от 2 до 14 индивидов в одном захоронении (см. Приложение 3). Выдвинуто предположение, что коллективные захоронения были своего рода семейными погребальными склепами, куда помещали родственников (Молодин, 2001). Одной из актуальных задач изучения усть-тартасской культуры является установление мотивов совершения коллективных погребений. Для ее решения очень информативными могут оказаться палеогенетические методы, позволяющие молекулярно-генетическим способом определить пол погребенных, а также возможное близкое родство.

Наличие коллекции палеоантропологических материалов хорошей сохранности (останки более 100 индивидов) и близость усть-тартасского населения более ранним группам Барабинской лесостепи определяет потенциально высокую информативность ее исследования методами палеогенетики (в первую очередь, анализ мтДНК) для реконструкции ранних этапов процесса этногенеза на территории Западной Сибири, а изучение древней ДНК неолитических групп напрямую маркирует наиболее раннюю автохтонную часть генофонда исследуемого населения (Молодин и др., 2009).

1.7. Археологическая и антропологическая характеристика населения Прибайкалья периода неолита и ранней бронзы (VI - III тыс. до н.э)

Начиная уже с XIX века ведущие российские ученые вели раскопки на юге Восточной Сибири, тем самым на сегодняшний день этот регион также является хорошо изученным в археологическом отношении, получены большие серии палеоантропологических материалов, охарактеризованы этнокультурные группы человека.

Археологические материалы свидетельствуют, что человек анатомически современного типа населял южные районы Восточной Сибири (включая

Прибайкалье), начиная с финального верхнего палеолита (не менее 20 тысяч лет назад) (Окладников, 1950; 1955; Raghavan *et al.*, 2014). Данные физической антропологии и археологии демонстрируют восточно-евразийское происхождение основных групп раннего населения (Алексеев, 1961). При этом анализ отдельных верхнепалеолитических археологических и одонтологических материалов Байкальского региона указывает на наличие признаков их западно-евразийского происхождения. В частности, такие признаки были зафиксированы на материалах верхнепалеолитических стоянок у села Мальта и села Буреть, что выделяет их на фоне других памятников юга Восточной Сибири эпохи палеолита (Окладников, 1941; Герасимов, 1958; Зубов, Гохман, 2003; Turner, Scott, 2007).

Наиболее ранний серийный палеоантропологический материал с территории Прибайкалья был получен археологами для периода неолита и ранней бронзы (VI - III тыс. до н.э.) (Окладников, 1950; 1955). Показано, что неолитические культуры в регионе сформировались на местной, палеолитической основе, т.е. являются автохтонными для юга Восточной Сибири. В материальной культуре населения этого периода отсутствуют элементы западно-евразийского происхождения. Результаты антропологического исследования черепов с территории Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы свидетельствуют, что данные группы населения характеризуются восточно-евразийскими краниометрическими признаками (Дебец, 1948, 1951; Алексеев, 1961).

К настоящему моменту охарактеризованы древние этнокультурные группы, населявшие Прибайкалье с эпохи неолита до позднего средневековья. В частности, разработана обоснованная классификация археологических культур региона эпохи неолита и ранней бронзы и дана их подробная характеристика. (см. Таблицу 2). Для ряда палеоантропологических материалов были получены датировки по радиоуглероду (Мамонова, Сулержицкий, 1989).

Таблица 2. Этнокультурные группы населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы

Этнокультурная группа	Хронологический период	Археологические Памятники	Период
Китойская культура	конец VI - середина V тыс. до н.э.	Китойский, Локомотив, Фофановский и др.	Неолит
Серовская культура	конец V — середина IV тыс. до н.э.	с. Серово, с. Пономарево, Братский камень и др.	Неолит
Исаковская культура	конец V — середина IV тыс. до н.э.	с. Пономарево, Исаковский и др.	Неолит
Глазковская культура	IV - конец III тыс. до н.э.	Глазковская гора, Фофановский, Верхоленский и др.	Ранняя бронза

1.8. Археологическая и антропологическая характеристика населения афанасьевской культуры с территории Алтае-Саянской горной страны периода ранней бронзы (IV - III тыс. до н.э)

По археологическим данным, представители рода *Ното* впервые появились на территории Алтая около 800 тысяч лет назад (Деревянко, Шуньков, 2005; Деревянко, 2011).

Древнейший же палеоантропологический материал Алтае-Саянской горной страны представлен верхнепалеолитическими одонтологическими

образцами и фрагментами посткраниального скелета представителей рода *Ното* на территории Горного Алтая – неандертальцев и денисовцев.

Самые древние палеоантропологические материалы Алтае-Саянского нагорья достоверно принадлежащие человеку анатомически современного типа относятся к периоду позднего неолита и представлены единичными останками (Кирюшин и др., 1995; Маркин, 2000). Краниологические особенности неолитического населения северных предгорий Алтая, Горного Алтая и Кузнецкой котловины демонстрируют сходство с черепами более восточных районов юга Сибири, отмечается наличие некоторого общего генетического субстрата. С этим согласуется и сходство материальной культуры. Таким образом, население Алтае-Саянского горной страны периода неолита можно считать автохтонным для данной территории (Алексеев, 1961; Дремов, 1980, 1997; Молодин, 1999; Кунгурова, 2005 Кунгурова, Чикишева, 2002; Кунгурова, 2005; Чикишева, 2010).

Наиболее древние массовые палеоантропологические останки людей в этом регионе принадлежат представителям так называемой афанасьевской культуры, населявших Алтай, Минусинскую котловину, в меньшей степени Туву, Восточный Казахстан, Западную Монголию и Синьцзян в эпоху ранней бронзы (IV - III тыс. до н.э.). Впервые эта культура была охарактеризована при исследовании могильника на Афанасьевой горе в Хакасии. Сейчас археологами изучены около 40 памятников этой культуры, подробно охарактеризован быт и особенности материальной культуры афанасьевцев (Молодин, 1997; Грязнов, 1999; Степанова, 2001; Фрибус, 2002; Цыбиктаров, 2002; Деревянко, 2004; Кубарев, 2006).

С населением афанасьевской культуры связывают появление скотоводства и земледелия в регионе. Многие археологические и антропологические исследования связывают афанасьевцев с населением древнеямной культуры Восточной Европы и склоняются к миграционной теории появления афанасьевских популяций на территории Алтае-Саянской горной страны, а

впоследствии в Туве и Западной Монголии, без участия местных автохтонных групп (Хлобыстина, 1975; Цыб, 1984; Вадецкая, 1986; Кирюшин, 1991; Семенов, 1993; Фрибус, 1998; Солодовников, 2003).

При этом различия между авторами касаются первоначального источника миграции афанасьевского населения: рассматривается территория Восточной Европы в древнеямное и доямное время, Волго-Уральский регион, а также территория Ближнего Востока – как место происхождения обоих древних групп афанасьевцев и представителей древнеямной культуры. Однако, в составе афанасьевского населения были выявлены черепа, имеющие аналоги в предшествующем неолитическом населении Горного Алтая, что свидетельствует о присутствии автохтонного компонента в популяциях первых скотоводов Алтая. Такая ситуация может быть объяснена взаимодействием пришлого и местного населения, что является более предпочтительной моделью, нежели полное вытеснение аборигенных групп человека (Molodin, 2001; Молодин, 2002; Чикишева, 2010). По мнению В.И. Молодина афанасьевская культура сформировалась в Центральной Азии на местной неолитической основе.

Последующие культуры на территории Алтае-Саянского нагорья эпохи бронзы (каракольская, окуневская, елунинская) демонстрируют разное сочетание европеоидных и монголоидных признаков. Присутствие автохтонных компонентов и связей с населением афанасьевской культуры до сих пор остается дискуссионным вопросом среди разных специалистов в области археологии и антропологии (Кирюшин, 1986; Шер, 1991; Молодин, 1992; 1993; 2002; Есин, 1995; Семенов, 1997; Лазаретов, 1997; Грушин, 2002; Солодовников, 2006).

Таким образом, на данный момент мы располагаем разносторонней информацией о современном и древнем населении различных районов юга Сибири, серийным палеоантропологическим материалом с корректно зафиксированным археологическим и антропологическим контекстом, хорошо разработанными методами получения и анализа структуры древней ДНК. Это делает возможным и перспективным комплексное палеогенетическое

исследование населения юга Сибири периода неолита и ранней бронзы для уточнения картины ранних этапов генетического формирования населения региона, что и определяет актуальность и научную значимость данной работы.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Материалы

2.1.1. Критерии формирования выборок фрагментов скелетных останков

Материалом для работы послужили фрагменты посткраниального скелета и зубы представителей населения юга Сибири эпохи неолита и ранней бронзы. Возраст исследуемых археологических комплексов – VI – начало III тыс. до н.э.

Формирование выборки проводилось совместно со специалистами по физической антропологии Института археологии и этнографии СО РАН (ИАЭТ СО РАН, г.Новосибирск, Россия), ответственный исполнитель – к.и.н. Д.В. Поздняков. Отбор палеоантропологических материалов проводился из коллекций ИАЭТ СО РАН с учетом следующих критериев:

1. Высокая степень макроскопической сохранности скелетов погребенных. Для палеогенетического анализа отбирались целые длинные кости конечностей хорошей макроскопической сохранности, содержащие значительное количество компактной костной ткани (бедренные, большеберцовые, плечевые, реже лучевые кости) и/или зубы без видимых трещин, сколов.

2. Отбирались только палеоантропологические материалы, имеющие достоверную маркировку, в которой указано название памятника, номер погребения, скелета и др. В процессе отбора антропологами осуществлялось сравнение пола и возраста индивидов с записями в базе данных антропологической коллекции.

3. Достоверная культурная принадлежность погребений. В исследование были включены образцы из погребений, особенности которых однозначно свидетельствуют о принадлежности к конкретной археологической культуре (специфические черты погребального обряда и сопроводительного инвентаря).

Большой размер выборки палеоантропологических материалов от населения Барабинской лесостепи периода неолита и раннего металла позволил учитывать дополнительные критерии для этой группы:

4. Планиграфические особенности исследованного памятника. В выборке представлены образцы от индивидов, погребенных в разных частях пространства могильников во всех случаях, когда это было возможно.

5. Данные об особенностях погребального обряда. В выборку включены материалы, как из одиночных погребений, так и из различных вариантов коллективных погребений, выявленных на памятнике.

При этом все работы проводились с соблюдением необходимых условий для предотвращения возможной контаминации палеоантропологических материалов в процессе отбора (использование масок, перчаток, стерильных принадлежностей для упаковки и доставки древнего материала в палеогенетическую лабораторию).

2.1.2. Палеоантропологические материалы, исследованные в работе

Для генетического анализа были сформированы серии палеоантропологических образцов от 3-х групп населения периода неолита и ранней бронзы, проживавших на территории лесостепной зоны Западной Сибири (Барабинская лесостепь), Прибайкалья и Алтае-Саянской горной страны.

1) Население Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла представлено в работе палеоантропологическими материалами с памятников Сопка-2/1, Сопка-2/3, Сопка-2/3А, Корчуган 1А и Тартас-1. Для анализа были взяты костные останки от 63 индивидов носителей усть-тартасской культуры эпохи раннего металла и 7 представителей населения периода неолита.

2) Изучаемая серия населения неолита и ранней бронзы Прибайкалья сформирована из палеоантропологических материалов нескольких могильников, мозаично распределенных на территории Прибайкальского региона, относящихся к китойской (могильник Борки-1), серовской (могильники Хужир-Ольхон, Усть-

Анга, Манзуток) и глазковской (могильники Обхой, Хатрук, Эдуганка, Макарово) археологических культур. Для анализа были отобраны образцы палеоантропологического материала от 17 индивидов. Для 10 индивидов палеоантропологические образцы были представлены зубами, для 7 – фрагментами посткраниального скелета. В исследование были включены образцы от скелетов высокой макроскопической сохранности.

3) Серия населения Алтае-Саянской горной страны сформирована из палеоантропологических материалов населения афанасьевской культуры эпохи ранней бронзы с территории Горного Алтая и Минусинской котловины из памятников Бертек-33, Пещеркин Лог, Саргов Улус и села Александровка. От 10 представителей данного древнего населения были отобраны как одонтологические образцы, так и костные материалы высокой макроскопической сохранности.

2.2. Методы

2.2.1. Предварительная обработка посткраниального костного материала

Поверхность костного материала механически очищали от загрязнений (песок, частицы почвы и др.). Наиболее макроскопически сохранную часть костной поверхности обрабатывали 5 % раствором гипохлорита натрия и облучали ультрафиолетом не менее 1 часа. Затем удаляли поверхностный слой компактного костного вещества толщиной 1-2 мм. Повторно облучали ультрафиолетом не менее 1 часа. Из слоя компактного костного вещества высверливали мелкодисперсный порошок при низких оборотах дрели, используя сверла диаметром 1,5-2,0 мм, не допуская их перегревания. Полученный костный порошок (100-250 мг) переносили в стерильные пробирки (2,0 мл) и использовали для выделения ДНК.

2.2.2. Предварительная обработка зубов

Поверхность зуба обрабатывали 5 % раствором гипохлорита натрия, механически очищали и облучали ультрафиолетом (1 час). Затем удаляли эмалевую коронку и размалывали зуб до состояния мелкодисперсного порошка с помощью мельницы. Порошок переносили в стерильные пробирки (2,0 мл.). Для экстракции ДНК использовали ~ 100 мг костного порошка.

2.2.3. Экстракция ДНК

При выделении ДНК из посткраниального костного материала к 0,1-0,25 граммам костного порошка добавляли 1мл буфера (5М гуанидинизотиоционат; 0,1М NaCl; 0,014М β -меркаптоэтанол; 0,025М ЭДТА; 0,5 % SDS) и инкубировали при 65°C в течение 36-48 часов на термошейкере. Экстракцию ДНК проводили добавлением 1 V смеси фенола и хлороформа с последующим центрифугированием (повторяли 3 раза). Затем повторяли процедуру, используя чистый хлороформ для удаления остатков фенола. Для осаждения ДНК к водной фазе добавляли 1 V изопропанола и NaCl до конечной концентрации 1М, оставляли при -20°C не менее чем на 1 час. После центрифугирования осадок три раза промывали 750 мкл 80 % этанола, сушили при 56°C и растворяли в 60 мкл воды. Раствор ДНК хранили при -20 °C.

При выделении ДНК из зубов проводили сначала декальцинирование порошка в 0,5 М ЭДТА (24-36 часов). Затем осадок инкубировали с протеиназой К при 55 °C. Процедуры экстракции и осаждения ДНК проводили также, как описано выше.

Всей процедуре выделения ДНК подвергали контрольные образцы, не содержащие палеоантропологического материала, в соотношении 1 контроль на 3-5 древних образцов.

2.2.4. Амплификация участка ГВС I мтДНК

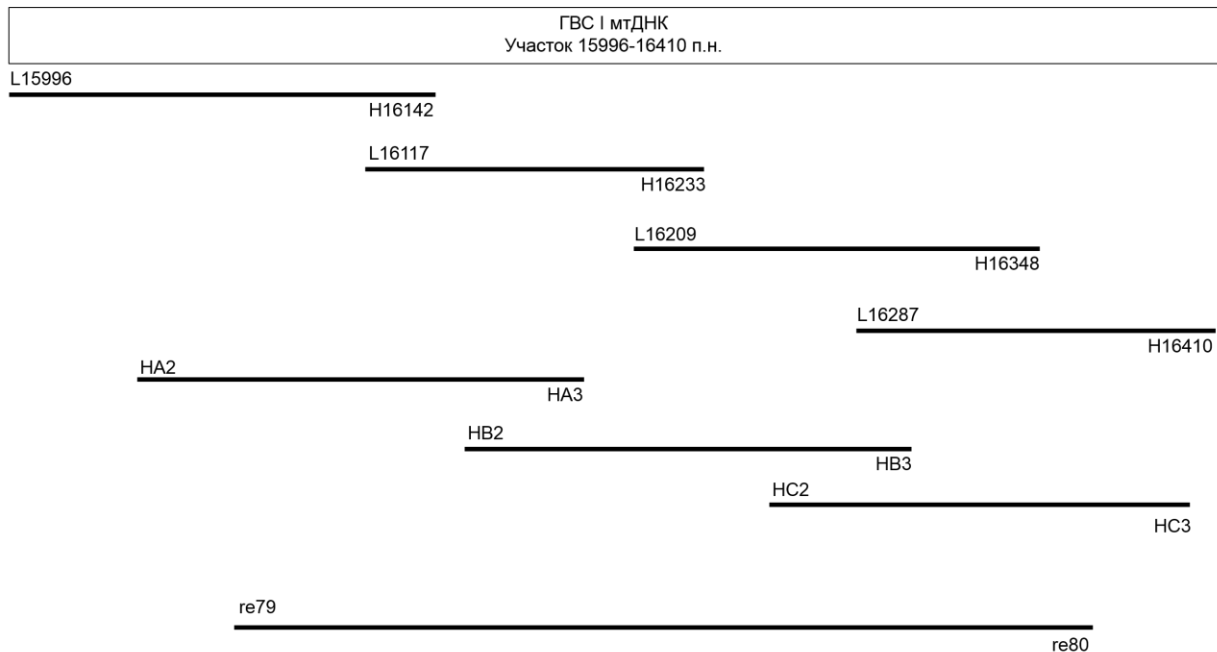


Рисунок 2. Участки ГВС I мтДНК, амплифицируемые с помощью различных вариантов ПЦР в данной работе.

Амплификацию ГВС I мтДНК проводили с использованием нескольких вариантов ПЦР (Рисунок 2; последовательность праймеров см. Приложение 4):

1) Амплификация участка ГВС I в позиции 16074-16366 (согласно нумерации уточненной Кембриджской референсной последовательности (rCRS) (Andrews *et al.*, 1999)) в виде одного длинного ампликона с помощью двухраундовой «вложенной» ПЦР (nested-PCR) (Пилипенко и др., 2008). Использовали две пары праймеров: 1) в первом раунде – наружные: pr79 и pr80 для амплификации фрагмента длиной 398 п. н.; 2) во втором раунде ПЦР – внутренние: pr_re79 и pr_re80 для амплификации продукта длиной 336 п. н. Дизайн праймеров для первого варианта вложенной ПЦР был выполнен в лаборатории молекулярной генетики человека ИЦиГ СО РАН. Реакционная смесь объемом 25 мкл включала: 75мМ Трис-HCl (pH 9,0), 20мМ (NH₄)₂SO₄, 0,01 % Tween-20, по 1мкМ pr79 и pr80, по 0,6мМ раствора каждого из четырех dNTP, 5мМ MgCl₂, 1мг/мл БСА, 1 ед. акт. Taq-полимеразы и 5-10 мкл раствора

тотальной ДНК. Режим амплификации был следующим: начальная денатурация при 95°C в течение 3 мин, затем 10 циклов - денатурация в течение 1 мин при 95°C, отжиг в течение 1 мин при 60°C и элонгация в течение 1 мин при 72°C, затем 25-30 циклов – денатурация в течение 25 сек при 95°C, отжиг в течение 25 сек при 60°C и элонгация в течение 25 сек при 72°C. Амплификацию внутреннего фрагмента длинной цепи проводили в 50 мкл реакционной смеси, содержащей 75мМ Трис-НСl (рН 9,0), 20мМ (NH₄)₂SO₄, 0,01 % Tween-20, по 1мкМ pr_re79 и pr_re80, по 0,6мМ раствора каждого из четырех dNTP, 5мМ MgCl₂, 2 ед. акт. Taq-полимеразы и 5-7 мкл реакционной смеси, полученной в результате первого раунда ПЦР. 25 циклов амплификации включали денатурацию в течение 30 сек при 95°C, отжиг в течение 30 сек при 55°C и синтез в элонгацию в течение 30 сек при 72°C.

2) Амплификация участка ГВС I мтДНК в позиции 16005-16400 в виде трех коротких перекрывающихся ампликонов в двухраундовой вложенной ПЦР (Adcock *et al.*, 2001): 1) в первом раунде ПЦР использовали праймеры НА1 и НА3 для амплификации фрагмента длиной 231 п. н.; во втором раунде ПЦР использовали праймеры НА2 (внутренний) и НА3 для амплификации фрагмента длиной 189 п. н.; 2) в первом раунде ПЦР использовали праймеры НВ1 и НВ3 для амплификации фрагмента длиной 220 п. н.; во втором раунде ПЦР использовали праймеры НВ2 (внутренний) и НВ3 для амплификации фрагмента длиной 189 п. н.; 3) в первом раунде ПЦР использовали праймеры НС1 и НС3 для амплификации фрагмента длиной 199 п. н.; во втором раунде ПЦР использовали праймеры НС2 (внутренний) и НС3 для амплификации фрагмента длиной 180 п. н. Реакционная смесь объемом 25 мкл в первом раунде включала: 75мМ Трис-НСl (рН 9,0), 20мМ (NH₄)₂SO₄, 0,01 % Tween-20, по 1мкМ Н(А,В,С)1 и Н(А,В,С)3, по 0,6мМ раствора каждого из четырех dNTP, 3мМ MgCl₂, 1мг/мл БСА, 1 ед. акт. Taq-полимеразы и 5-10 мкл раствора ДНК. Режим амплификации был следующим: начальная денатурация при 95°C в течение 3 мин, затем 40 циклов - денатурация в течение 30 сек при 95°C, отжиг в течение 30 сек при 54°C и

элонгация в течение 30 сек при 72°C. Второй раунд ПЦР проводили в 50 мкл реакционной смеси, содержащей 75мМ Трис-HCl (pH 9,0), 20мМ (NH₄)₂SO₄, 0,01 % Tween-20, по 1мкМ H(A, B, C)₂ и H(A, B, C)₃, по 0,6мМ раствора каждого из четырех dNTP, 5мМ MgCl₂, 2 ед. акт. Taq-полимеразы и 5-7 мкл реакционной смеси, полученной в первом раунде реакции. 25 циклов амплификации включали денатурацию в течение 30 сек при 95°C, отжиг в течение 30 сек при 54°C и элонгацию в течение 30 сек при 72°C.

3) Амплификация фрагмента ГВС I мтДНК в позиции 15997-16409 с помощью однораундовой ПЦР, в виде четырех перекрывающихся ампликонов (Naak *et al.*, 2005). Для такого варианта ПЦР использовались следующие пары праймеров: 1) L15996 и H16142, для амплификации фрагмента длиной 165 п. н., 2) L16117 и H16233, для амплификации фрагмента длиной 139 п. н., 3) L16209 и H16356, для амплификации фрагмента длиной 166 п. н., 4) L16287 и H16410, для амплификации фрагмента длиной 143 п. н.

Для однораундовой ПЦР реакционная смесь объемом 50 мкл включала: 75мМ Трис-HCl (pH 9,0), 20мМ (NH₄)₂SO₄, 0,01 % Tween-20, по 1мкМ праймеров, по 0,6мМ раствора каждого из четырех dNTP, 3мМ MgCl₂, 1мг/мл БСА, 2 ед. акт. Taq-полимеразы и 5-10 мкл раствора ДНК. Режим амплификации был следующим: начальная денатурация при 95°C в течение 3 мин, затем 40 циклов - с денатурацией в течение 30 сек при 95°C, отжиг в течение 30 сек при 54°C и элонгация в течение 30 сек при 72°C.

ПЦР-смесь очищали методом ультрафильтрации с помощью колонок марки Amicon Ultra с с фильтрами YM-30 и YM-10 производства фирмы Millipore (Франция).

Амплификацию проводили на программируемых амплификаторах «Терцик» (ДНК-технология, Россия) и Mastecycler gradient (Eppendorf, Германия).

Полной процедуре амплификации, наряду с образцами древней ДНК, подвергали контрольные образцы, содержащие деионизированную воду в соотношении 1 контроль на 3-5 древних образца, а также образцы контроля

экстракции ДНК. Это позволяет выявить возможную контаминацию реактивов и компонентов ПЦР смеси современной ДНК человека, а также спорадическую контаминацию в помещении.

Детекцию ПЦР продукта проводили методом гель-электрофореза в 4% полиакриламидном геле с последующей окраской бромистым этидием и облучением ультрафиолетом.

2.2.5. Меры против контаминации

Работа с древним материалом проводилась с соблюдением всех необходимых процедур для снижения возможной контаминации современной ДНК. Все стадии работы с древним материалом до ПЦР проводились в специально оборудованном изолированном помещении с системами поддержания избыточного давления воздуха, предназначенном исключительно для работы с древней ДНК. Использовалась специальная одежда для чистых помещений, лицевые маски, очки, стерильные перчатки. Все рабочие поверхности в помещении регулярно обрабатывались 5 % раствором гипохлорита натрия и облучались ультрафиолетом. На всех этапах использовались стерильные реактивы и пластиковая посуда, наконечники для автоматических дозаторов с фильтрами. Экстракцию ДНК и постановку ПЦР контролировали на отсутствие загрязнений в виде чужеродной ДНК во всех компонентах растворов (контроли чистоты экстракции и ПЦР-смеси). Повторные экстракции ДНК и постановка повторных ПЦР осуществлялись в разное время. Для всех работающих с древней ДНК сотрудников была определена последовательность нуклеотидов ГВС I мтДНК.

2.2.6. Клонирование продуктов ПЦР

Для некоторых образцов древней мтДНК проводили клонирование ПЦР продуктов в бактериальном векторе и секвенирование нескольких клонов с целью верификации консенсусных последовательностей ГВС I мтДНК, полученных методом прямого секвенирования продуктов амплификации.

Продукты амплификации разделяли электрофорезом в 1,5 % агарозном геле. Элюцию целевого фрагмента ДНК из агарозного геля осуществляли с помощью набора MinElute Gel Extraction Kit (Qiagen, Германия), согласно инструкции производителя. Целевой фрагмент клонировали в химически-модифицированных бактериях *E. coli* JM109 Competent Cells High Efficiency (Promega, США) с помощью набора pGEM-T® Easy Vector System (Promega, США). Целевой фрагмент (из колоний *E. coli*, содержащих плазмиду со встройкой) амплифицировали с помощью универсальных праймеров M13 и секвенировали.

2.2.7. Определение нуклеотидной последовательности ДНК

Последовательность амплифицированных фрагментов ДНК определяли методом прямого автоматического секвенирования по Сэнгеру.

Для очистки продуктов амплификации от компонентов ПЦР-смеси осуществляли осаждение ДНК в присутствии 1 V 20 % ПЭГ в 2.5 М NaCl. После центрифугирования осадок дважды промывали 80 % этанолом, сушили и растворяли в деионизированной воде.

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) согласно инструкции производителя. Для фрагмента ГВС I 16074-16366 использовали секвенирующие праймеры mt_d и mt_r (см. Приложение 4); для других фрагментов ГВС I – соответствующие праймеры из второго раунда вложенной ПЦР, либо праймеры, использованные для однораундовой ПЦР, описанные в методике амплификации.

Режим амплификации: 25 циклов, включающих денатурацию при 95°C (45 сек), отжиг праймеров при 55°C (30 сек) и элонгацию при 60°C (4 мин).

Очистку продуктов секвенирующей реакции проводили осаждением этанолом в присутствии NH₄Ac. Осадок дважды промывали 80 % этанолом и высушивали при 56 °C.

Результаты секвенирующей реакции 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).

2.2.8. Филогенетический и филогеографический анализ полученных данных по мтДНК

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 (rCRS) (Andrews *et al.*, 1999).

Определение принадлежности мтДНК к гаплогруппам и гаплотипам проводили с использованием программного инструмента HaploGrep (Kloss-Brandstatter *et al.*, 2011) (<http://haplogrep.uibk.ac.at/>), основанного на системе классификации мтДНК (<http://www.phylotree.org/>, версия 16 от 19 февраля 2014 г.), разработанной в результате изучения генофондов мтДНК современных популяций (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. Частоты гаплогрупп некоторых популяций отображены в Приложении 2.

2.2.9 Метод многомерного шкалирования

Межпопуляционные различия исследованного древнего населения с другими древними и современными популяциями Евразии (список популяций см. в Приложении 5) по составу гаплогрупп в генофонде мтДНК оценивали по дистанции Fst (Slatkin, 1994) программой 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).

2.2.10. Определение профиля STR-локусов и установление половой принадлежности образцов

Получения профилей STR-локусов и установление половой принадлежности проводили с использованием коммерческого набора для идентификации личности AmpFLSTR® Identifiler® PCR Amplification Kit (Applied Biosystems, США) согласно инструкции производителя.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

С учетом критериев, приведенных в разделе «Материалы и методы» была сформирована выборка палеоантропологических образцов от 90 представителей населения эпохи неолита и ранней бронзы с территорий Барабинской лесостепи, Прибайкалья и Алтае-Саянской горной страны.

После предварительной обработки биологического материала, экстракции тотальной ДНК и оценки сохранности ДНК в экстрактах был сформирован банк образцов ДНК представителей рассматриваемого населения, пригодных для исследования молекулярно-генетическими методами, численностью 68 образцов. Для них были установлены последовательности нуклеотидов ГВС I мтДНК (участок 15997-16409). Для всех образцов было проведено не менее двух экстракций ДНК. Результаты считали достоверными, если: 1) консенсусные последовательности, полученные с использованием различных праймеров (см. Главу 2. Материалы и методы) были идентичны; 2) результаты повторных ПЦР с использованием одной пары праймеров из одного и того же экстракта совпадали между собой; 3) были получены идентичные последовательности мтДНК из всех независимых экстрактов; 4) установлено наличие специфических признаков древней ДНК: вырожденная структура последовательности нуклеотидов в результате модификаций азотистых оснований (для некоторых образцов), обратная зависимость длины амплифицируемого участка и эффективности ПЦР (для всех образцов) .

Для серии образцов ДНК, представляющих большинство выявленных гаплотипов мтДНК, было проведено клонирование ПЦР-продуктов в бактериальном векторе и секвенирование 10-15 клонов для 4-х перекрывающихся участков ГВС I мтДНК. В результате была выявлена характерная для древней ДНК вырожденность последовательностей клонов, являющаяся результатом

дезаминирования цитозина и представленная спорадическими нуклеотидными заменами С-Т (или G-A в комплементарной цепи) (Приложение 6). Во всех случаях консенсусная последовательность совпала с последовательностью, полученной в результате прямого секвенирования продуктов ПЦР.

3.1. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла (VI – начало III тыс. до н.э.)

Нам удалось получить воспроизводимые результаты по структуре мтДНК для 46 образцов ДНК, включенных в первоначальную выборку (Таблица 3). Из них 3 образца относятся к периоду неолита (с обозначением «Neo»), 43 – к населению усть-тартасской культуры периода раннего металла (с обозначением «Ut»).

Путем сравнения структуры ГВС I мтДНК представителей населения неолита и ранней бронзы Барабинской лесостепи с уточненной Кембриджской референсной последовательностью мтДНК выявлены специфические нуклеотидные замены и определены гаплотипы мтДНК погребенных (Таблица 3). Необходимо отметить, что уже в результате анализа первоначальной выборки численностью 25 образцов ДНК были установлены все основные компоненты генофонда мтДНК исследуемого населения (на уровне гаплогрупп). При дальнейшем увеличении размера выборки новые образцы ДНК попадали в уже имеющееся разнообразие гаплогрупп мтДНК, но часто были представлены новыми структурными вариантами (гаплотипами). Мы полагаем, что нам удалось зафиксировать все основные (мажорные) гаплогруппы мтДНК в генофонде изучаемого древнего населения Барабинской лесостепи. Важно отметить, что полученная выборка древнего населения является одной из наиболее массовых среди опубликованных к настоящему моменту палеогенетических материалов периода неолита и ранней бронзы Евразии, представляющих население локальной территории.

Таблица 3. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла

№	Погребение (скелет)	Наименование образца	Нуклеотидные замены в ГВС I (15996-16410) мтДНК*	Гаплогруппа мтДНК	Памятник
1	600	Ut2	051-129GC-189-362	U2e	Сопка 2/3
2	622 (3)	Ut27	051-129GC-189-362	U2e	Сопка 2/А
3	611 (В)	Ut17	051-129GC-189-246-362	U2e	Сопка 2/3А
4	611 (К)	Ut12	051-129GC-189-246-362	U2e	Сопка 2/3А
5	655 (Д1)	Ut15	051-129GC-189-246-362	U2e	Сопка 2/3
6	622 (нижн.4)	Ut24	051-129GC-189-256-362	U2e	Сопка 2/3А
7	622 (6)	Ut29	051-129GC-189-256-362	U2e	Сопка 2/3А
8	622 (5)	Ut28	051-129GC-189-256-362	U2e	Сопка 2/3А
9	66	Neo1	051-129GC-189-256-362	U2e	Сопка-2/1
10	52	Neo2	051-129GC-189-256-362	U2e	Сопка-2/1
11	358	Ut19	356	U4	Сопка 2/3А
12	380 (4)	Ut45	256-270	U5a	Тартас-1
13	658 (А)	Ut9	192-256-270	U5a	Сопка 2/3А
14	422	Ut44	192-256-270	U5a	Тартас-1
15	619	Ut14	192-256-270-318	U5a	Сопка 2/3А
16	655 (Д4)	Ut5	148-223-227AC-290-311-319	A10	Сопка 2/3
17	655 (Б)	Ut38	148-223-227AC-290-311-319	A10	Сопка 2/3
18	655 (В)	Ut3	223-362	D	Сопка 2/3
19	611 (Д)	Ut11	223-362	D	Сопка 2/3А
20	611 (В`)	Ut18	223-362	D	Сопка 2/3А
21	614	Ut21	223-362	D	Сопка 2/3А
22	675	Ut50	223-362	D	Сопка 2/3
23	627	Ut56	223-362	D	Сопка 2/3А
24	655 (А)	Ut37	223-298-327	C	Сопка 2/3
25	655 (Д2)	Ut4	223-298-327	C	Сопка 2/3
26	627 (В)	Ut7	223-298-327	C	Сопка 2/3А
27	613	Ut20	223-298-327	C	Сопка 2/3А

28	611 (Б)	Ut16	223-298-327	C	Сопка 2/3А
29	679	Ut41	223-298-327	C	Сопка 2/3
30	686	Ut42	223-298-327	C	Сопка 2/3
31	677	Ut46	223-298-327	C	Сопка 2/3
32	684	Ut48	223-298-327	C	Сопка 2/3
33	359 (В)	Ut54	223-298-327	C	Сопка 2/3А
34	649 (1)	Ut62	223-298-327	C	Сопка 2/3
35	656 (В)	Ut61	185-223-260-298	Z	Сопка 2/3
36	3	Neo5	185-223-260-298	Z	Корчуган-1А
37	655 (Д3)	Ut8	185-223-260-263-298	Z	Сопка 2/3
38	656 (Е)	Ut33	185-223-260-263-298	Z	Сопка 2/3
39	656 (Ж)	Ut34	185-223-260-263-298	Z	Сопка 2/3
40	685	Ut49	185-223-260-263-298	Z	Сопка 2/3
41	359 (3)	Ut55	185-223-260-263-298	Z	Сопка 2/3А
42	359 (Б)	Ut53	185-223-260-263-298	Z	Сопка 2/3А
43	658 (В)	Ut57	185-223-260-263-298	Z	Сопка 2/3А
44	341 (3)	Ut31	185-223-260-298-300	Z	Сопка 2/3А
45	628	Ut32	185-223-260-298-300	Z	Сопка 2/3А
46	682	Ut52	185-223-260-298-300	Z	Сопка 2/3

*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.

Всего в исследованной выборке выявлено 22 полиморфные позиции. Зарегистрировано 20 транзиций и 2 трансверсии.

Среди исследованных образцов мтДНК выявлено 14 гаплотипов ГВС I (митотипов). Структура выявленных вариантов позволяет однозначно определить их принадлежность к конкретным гаплогруппам мтДНК. В исследованной выборке присутствуют варианты, относящиеся к семи гаплогруппам. Значительное число исследованных образцов мтДНК характеризуются

гаплотипами, которые являются корневыми для соответствующих гаплогрупп. В частности, базовые варианты выявлены для гаплогрупп U2e (образцы № 1 и 2), U4 (образец № 11) и U5a (образцы № 13 и 14) в западно-евразийском компоненте генофонда мтДНК рассматриваемого древнего населения и для всех образцов гаплогрупп D (образцы № 18-23) и C (образцы № 24-34) в восточно-евразийском компоненте серии.

В исследованной нами выборке большинство выявленных гаплотипов мтДНК были встречены два раза и более, за исключением трех гаплотипов: 16356 (образец № 11), 16256-16270 (образец № 12), 16192-16256-16270-16318 (образец № 15), которые представлены единичными структурными вариантами ГВС I мтДНК. При этом некоторые образцы ДНК с одинаковой последовательностью ГВС I были получены из останков индивидов, погребенных вместе в коллективных захоронениях могильника Сопка 2/3 и Сопка 2/3А (образцы № 16 и 17, 24 и 25 из погребения № 655, № 19 и 20, 3 и 4 из погребения № 611, № 38 и 39 из погребения № 656, № 41 и 42 из погребения № 359, № 6, 7 и 8 из погребения № 622). Другие серии образцов с совпадающей последовательностью ГВС I мтДНК происходят от индивидов, останки которых были расположены как в соседних погребениях, так и в отдаленных участках пространства могильника. При исследовании образцов из одного погребения (или близкорасположенных погребений одного могильника) следует иметь в виду вероятность близкого родства погребенных индивидов, что может влиять на частоту отдельных вариантов мтДНК в выборке.

С наибольшей частотой в выборке представлен базовый гаплотип гаплогруппы C (16223-16298-16327), встреченный в одиннадцати образцах. Гаплотип 185-223-260-263-298 гаплогруппы Z был характерен для семи образцов мтДНК исследуемого древнего населения, базовый вариант гаплогруппы D - для шести.

Результаты генотипирования показали, что в генофонде рассматриваемого древнего населения присутствовали как восточно-евразийские, так и западно-

евразийские гаплогруппы мтДНК. На основании полученных данных было построено филогенетическое дерево мтДНК населения Барабинской лесостепи периода неолита и раннего металла (Рисунок 3).

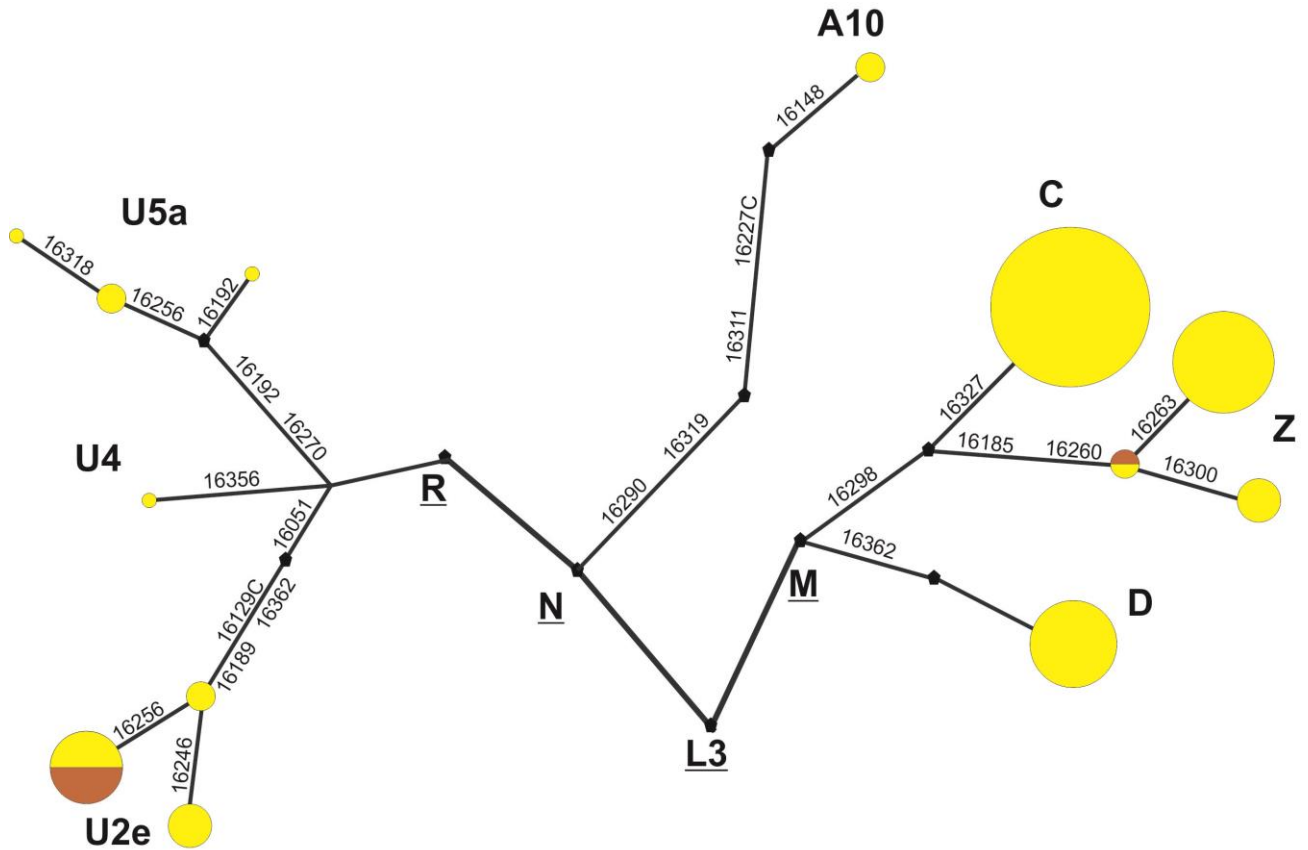


Рисунок 3. Филогенетическое дерево исследованных образцов мтДНК от представителей населения Барабинской лесостепи эпохи неолита (обозначены коричневым цветом) и раннего металла (обозначены желтым цветом). Каждый круг соответствует конкретному структурному варианту мтДНК. Его размер пропорционален количеству носителей данного структурного варианта в выборке.

Западно-евразийский компонент представлен только линиями гаплогруппы U, относящимися к трем подгруппам: U2e, U4 и U5a (производные макрогаплогруппы R). В генофонде мтДНК современного населения Западной Сибири варианты перечисленных подгрупп гаплогруппы U также играют заметную роль. Однако, в нем хорошо представлены варианты других западно-

евразийских гаплогрупп мтДНК (Н, Т, J) (см. Приложение 2). Аналогичная картина доминирования гаплогруппы U в западно-евразийском компоненте генофонда мтДНК наблюдается у древних популяций охотников-собирателей эпохи палеолита, мезолита, неолита и ранней бронзы Центральной, Восточной и Северо-Восточной Европы (Bramanti *et al.*, 2009; Malmstrom *et al.*, 2009; Krause *et al.*, 2010; Bollogino *et al.*, 2013; Sarkissian *et al.*, 2013; Fu *et al.*, 2013b).

Гаплогруппа U - одна из самых древних гаплогрупп западно-евразийского кластера. Ее возраст составляет более 50 тысяч лет (Fu *et al.*, 2013b). В составе этой гаплогруппы выделяют 9 подгрупп, некоторые из них являются очень древними и характеризуются специфичным распространением в современных популяциях Евразии, что делает их филогенетически информативными.

Гаплогруппа U2e спорадически распространена в Северо-Западной Евразии. В частности, немногочисленные линии выявлены в популяциях Европы и Волго-Уральского региона (см. Приложение 2). В современном населении Западной Сибири линии гаплогруппы U2e чрезвычайно редки, лишь единичные линии были выявлены у нганасан, а также у сибирских татар (Дербенева и др., 2002; Наумова и др., 2008). Высокая частота линий гаплогруппы U2e, выявленная в древнем населении Барабинской лесостепи, по-видимому, сближает ее с древним населением прилегающих с запада регионов Северной Евразии (Krause *et al.*, 2010).

Возраст гаплогруппы U4 оценивается в более чем 25 тысяч лет (Малярчук, 2004). Она имеет ближневосточное происхождение, однако наибольшее распространение получила в генофондах современных популяций Северо-Западной Евразии (см. Приложение 2). Наибольшая ее частота отмечена в популяциях Западной Сибири (кеты, нганасаны, манси, ханты), а также в современных этнических группах Волго-Уральского региона (башкиры, чуваш и мари) (Бермишева и др., 2002; Дербенева и др., 2002; Губина и др., 2005; Derbeneva *et al.*, 2002). Таким образом, частота этой подгруппы в Северо-Западной Евразии увеличивается с запада на восток, достигая максимума в

популяциях, населяющих междуречье Оби и Енисея. Высокая частота линий гаплогруппы U4, характерная для коренного населения севера Западной Сибири, а также присутствие в его генофонде специфичных автохтонных кластеров гаплогруппы U4 стало основой для предположения о том, что присутствие линий U4 является генетическим следом верхнепалеолитической протоевразийской популяции («самостоятельной евразийской формации» по В.В. Бунаку), сохранившейся только к востоку от Урала, но сформировавшейся изначально в Передней Азии (Малярчук, 2004). В генофонде современного населения лесостепной зоны Западной Сибири (сибирские татары), откуда происходят исследуемые нами древние образцы, гаплогруппа U4 представлена с частотой 12,8 % (Наумова и др., 2008).

В исследуемой выборке древнего населения Барабинской лесостепи нами был встречен один носитель варианта гаплогруппы U4. Надо отметить, что его гаплотип (16356) является корневым для данного филогенетического кластера мтДНК, тогда как современные популяции Западной Сибири характеризуются значительным разнообразием линий гаплогруппы U4 (Малярчук, 2004).

Гаплогруппа U5 является одной из самых древних гаплогрупп западно-евразийского кластера мтДНК. Ее возраст по некоторым оценкам превышает 30 тысяч лет (Malyarchuk *et al.*, 2010a; Fu *et al.*, 2013b). Возможно, что варианты предковые по отношению к U5-гаплогруппе проникли в Европу с Ближнего Востока с первой волной миграции в раннем верхнем палеолите (Richards *et al.*, 2000). Именно на территории Европы, в первую очередь в ее центральной и южной части, проходили основные процессы диверсификации этой гаплогруппы. При этом сейчас ее частота в популяциях Европы составляет в среднем порядка 7 %, варьируя от почти полного отсутствия в Западной Европе до 15 % в популяциях саамов и северных финнов.

Существует 2 подгруппы гаплогруппы U5 – U5a и U5b. Возраст гаплогруппы U5b составляет более 20 тысяч лет, таким образом, она возникла до наступления последнего ледникового максимума (Malyarchuk *et al.*, 2010a).

Возраст подгруппы U5a меньше и составляет 16-20 тысяч лет, т.е. она сформировалась в период последнего ледникового максимума. Гаплотипы, выявленные в генофонде древнего населения Барабинской лесостепи относятся к подгруппе U5a. Предполагается, что место ее происхождения – Восточная Европа. На территории Западной Сибири группа U5 входит в состав европеоидного компонента генофонда мтДНК финно-угорского населения: в генофонде манси суммарная частота линий гаплогруппы U5 составляет 4 %, а частота линий подгруппы U5a – 2 % (Derbeneva *et al.*, 2002). В генофондах мтДНК хантов и коми гаплогруппа U5a составляет соответственно 4,7 % и 5,1 %, (Губина и др., 2005). Высокая частота линий гаплогруппы U5 характерна для финно-угров Волго-Уральского региона (Бермишева и др., 2002). Помимо финно-угорских народов на территории Западной Сибири линии гаплогруппы U5 обнаружены в составе генофонда мтДНК кетов с частотой 5,3 %. В генофонде мтДНК коренного населения лесостепной зоны Западной Сибири (сибирские татары) частота линий гаплогруппы U5 составляет 5 % (Наумова и др., 2008). Очень редко линии U5a выявляют в генофондах некоторых народов Южной Сибири (Derenko *et al.*, 2003). Таким образом, присутствие подгруппы U5a в генофонде населения эпохи раннего металла Барабинской лесостепи сближает ее, в первую очередь, с современными финно-угорскими популяциями Западной Сибири, Волго-Уральского региона и Северо-Восточной Европы. Подобная картина, когда разнообразие западно-евразийской части генофонда мтДНК ограничивается линиями гаплогруппы U, наблюдается для населения Барабинской лесостепи и в последующие периоды эпохи бронзы, вплоть до II тысячелетия до н.э. (Molodin *et al.*, 2012). Эта черта резко отличает генофонды древнего населения региона от современных коренных популяций, в генофонде которых наблюдается более высокое разнообразие западно-евразийских гаплогрупп. Наряду с гаплогруппой U (представленной прежде всего U4 и U5a подгруппами), в них присутствуют гаплогруппы H (одна из самых распространенных западно-евразийских гаплогрупп в генофонде населения

Северо-Западной Евразии), Т, J, а также другие минорные гаплогруппы (см. Приложение 2).

Восточно-евразийский компонент исследуемой серии древних образцов мтДНК представлен вариантами четырех гаплогрупп: С, D, Z (производные макрогаплогруппы М), А (производная макрогаплогруппы N). Наблюдаемая ситуация в распределении восточно-евразийских гаплогрупп у населения неолита и ранней бронзы Барабинской лесостепи демонстрирует как сходства, так и отличия от генофонда современного коренного населения региона. Гаплогруппы С и D составляют основу генофондов мтДНК многих современных популяций Северной Азии (см. Приложение 2). Наибольшими их частотами характеризуются популяции Восточной и Южной Сибири. Коренные популяции Западной Сибири демонстрируют более низкую частоту гаплогрупп С и D, что коррелирует с общим снижением доли восточно-евразийского компонента в генофонде мтДНК. Несмотря на это, данные кластеры мтДНК являются наиболее представленными восточно-евразийскими компонентами генофонда современного населения региона. При этом в генофонде коренного населения Западной Сибири (особенно в лесостепной полосе Западной Сибири у сибирских татар) наблюдается достаточно высокое разнообразие линий гаплогрупп С и D (Наумова и др., 2008). В составе исследованной нами серии образцов мтДНК населения эпохи ранней бронзы Барабинской лесостепи гаплогруппы С и D представлены только корневыми вариантами. Таким образом, исследуемое древнее население Барабинской лесостепи демонстрирует значительно более низкий уровень разнообразия гаплогрупп С и D, чем современное население исследуемого региона.

Противоположная ситуация наблюдается в отношении линий гаплогруппы Z. В целом варианты данной гаплогруппы вносят небольшой вклад в генофонд мтДНК современного населения Евразии и встречаются в основном в генофонде коренного населения Восточной Сибири, Дальнего Востока и Центральной Азии с относительно небольшой частотой (см. Приложение 2). В генофонде

современных популяций Западной Сибири линии гаплогруппы Z не обнаружены. Напротив, в исследованной нами выборке древнего населения выявлено большое число носителей гаплогруппы Z (12 индивидов, 3 структурные варианта). О древности присутствия линий гаплогруппы Z в генофонде мтДНК населения Барабинской лесостепи говорит присутствие гаплотипа 16185-16223-16260-16298 (корневой для данной гаплогруппы) в неолитическом образце № 36 (Таблица 3). В последующие периоды линии гаплогруппы Z остаются в составе генофонда древнего населения Барабинской лесостепи, по крайней мере, до середины II тыс. до н.э. хотя, по-видимому, их представленность снижалась с течением времени (Molodin *et al.*, 2012). Интересно отметить, что в генофонде мтДНК популяции Кольского полуострова эпохи развитой бронзы (середина II тыс. до н.э.) присутствовали линии гаплогруппы Z, а также корневые варианты гаплогрупп C и D (Sarkissian *et al.*, 2013)

Результат сравнительного анализа исследуемой нами группы древнего населения с древними и современными популяциями различных регионов Евразии по составу и частотам гаплогрупп мтДНК отображен на Рисунке 4.

На графике можно наблюдать близкое расположение популяций Барабинской лесостепи периода неолита и ранней бронзы с населением Кольского полуострова эпохи развитой бронзы (Sarkissian *et al.*, 2013), свидетельствующее о сходстве состава их генофонда мтДНК.

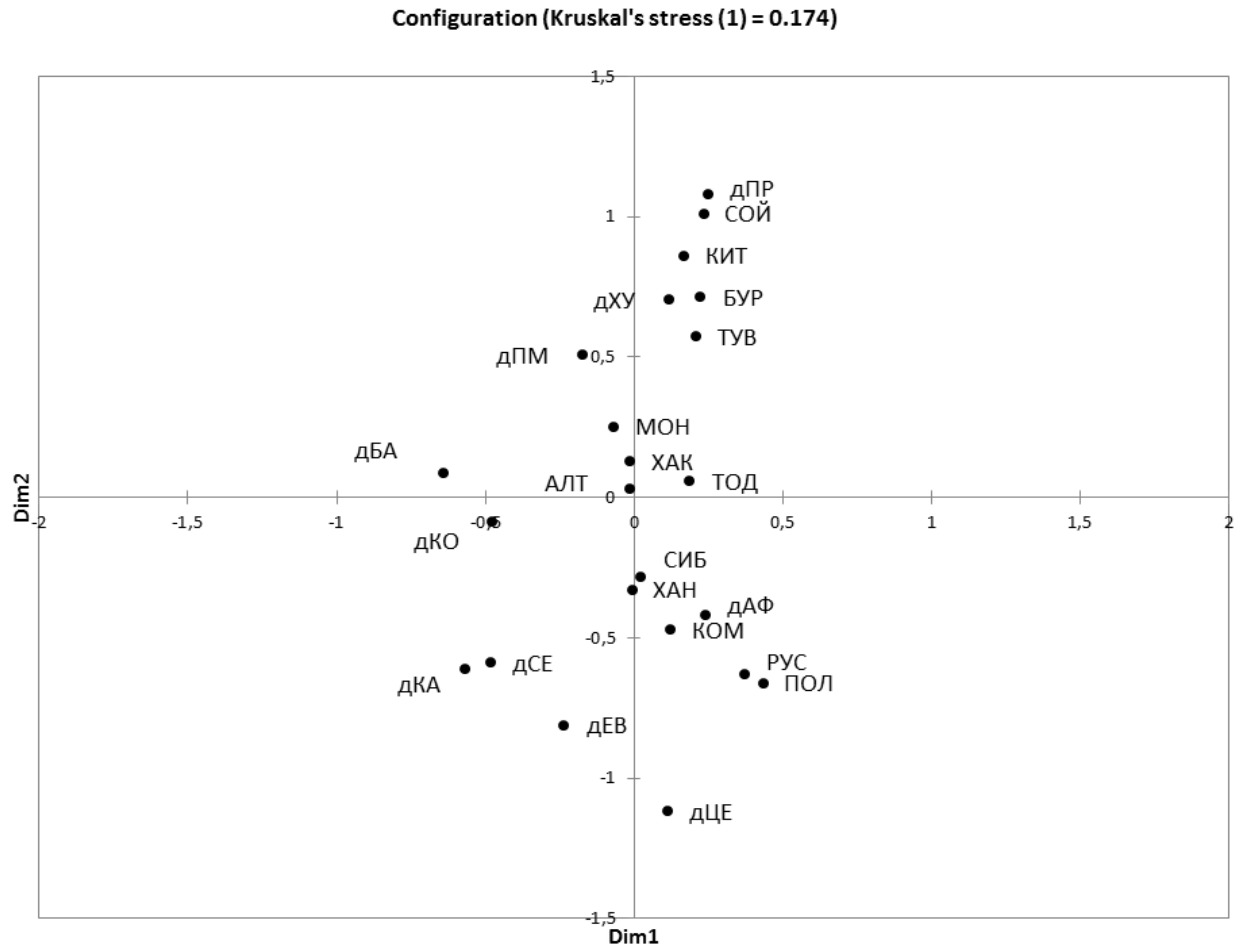


Рисунок 4. Положение исследованных групп населения юга Сибири эпохи неолита и ранней бронзы и других древних и современных популяций Евразии на графике, отражающем результаты многомерного шкалирования, основанного на матрице популяционных различий Fst (по данным о частотах гаплогрупп мтДНК в популяциях). 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 (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).

3.1.1. Гаплогруппа A10 в составе генофонда мтДНК древних популяций Барабинской лесостепи эпохи бронзы

Особый интерес представляют образцы мтДНК Ut5 и Ut38 из усть-тартасской серии Барабинской лесостепи эпохи раннего металла, представленные гаплотипом с заменами в позициях 16148-16223-16227C-16290-16311-16319 (Таблица 3). Мотив 16223-16290-16319 свидетельствует о принадлежности исследуемых образцов мтДНК к гаплогруппе А восточно-евразийского кластера гаплогрупп мтДНК. Это подтверждается и наличием транзиции A663G в кодирующей части мтДНК, которая маркирует все линии этой гаплогруппы. Гаплотип ГВС I 16223-16227C-16290-16311-16319 (как и трансверсия A16227C) встречается на глобальном филогенетическом дереве мтДНК человека только один раз – в составе вариантов, относящихся к субкластеру A10 и является корневым для этой гаплогруппы мтДНК (van Oven, Kayser, 2009). Необходимо отметить, что по данным, полученным в нашей лаборатории, линии A10 были встречены в генофондах мтДНК древнего населения Барабинской лесостепи и в последующие периоды эпохи бронзы (см. Таблицу 4; Рисунок 5).

Таблица 4. Линии гаплогруппы A10 в генофондах мтДНК древнего населения Барабинской лесостепи в эпоху бронзы (IV- начало I тыс. до н.э.) (Molodin *et al.*, 2012).

№	Наименование	Нуклеотидные замены в ГВС I (15996-16410) мтДНК**	Субкластер A10	Культура, датировка	Ссылка
1	Ut5	148-223-227C-290-311-319	A10*	Усть-тартасская культура, 1-ая половина IV тыс. до н.э.	Данная работа
2	Ut38	148-223-227C-290-311-319	A10*	Усть-тартасская культура, 1-ая половина IV тыс. до н.э.	Данная работа
3	Krz1	223-230-227C-290-311-319	A10a	Одиновская культура, 29-27 вв. до н.э.	Данные лаборатории
4	Od7	223-227C-290-311-319	A10*	Одиновская культура, 22-20 вв. до н.э.	Данные лаборатории
5	Od11	223-227C-290-311-319	A10*	Одиновская культура, 22-20 вв. до н.э.	Данные лаборатории
6	Krb10	223-227C-290-311-319	A10*	Кротовская культура, 28-26 вв. до н.э.	Данные лаборатории
7	Tk10	223-227C-290-311-319	A10*	Позднекротовская культура, 19-18 вв. до н.э.	Данные лаборатории
8	TA17	223-227C-278-290-311-319	A10*	Андроновская (федоровская) культура, 18-14 вв. до н.э.	Данные лаборатории
9	Sts6	093-223-227C-290-311-319	A10*	Пахомовская культура, 14-10 вв. до н.э.	Данные лаборатории
10	Sts11	148-223-227C-290-311-319	A10*	Пахомовская культура, 14-10 вв. до н.э.	Данные лаборатории

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

Проведенный филогенетический анализ опубликованных в научной печати последовательностей ГВС I мтДНК линии A10 (результаты которого будут рассмотрены ниже) выявил, что большинство из них могут быть объединены в субкластер с общим гаплотипом 16223-16227C-16230-16290-16311-16319. Мы

предлагаем обозначить этот субкластер как A10a в соответствии с принятой системой обозначения гаплогрупп и подгрупп мтДНК. Соответственно, далее в работе мы будем относить структурные варианты гаплогруппы A10, не относящиеся к A10a (т.е. без транзиции в положении 16230) к кластеру A10*.

Среди 10 древних образцов мтДНК населения Барабинской лесостепи эпохи бронзы, принадлежащих к гаплогруппе A10, присутствует 5 структурных вариантов (Таблица 4; Рисунок 5). В соответствии с предложенной выше классификацией четыре из них относятся к узлу A10* и один является корневым вариантом A10a субкластера.

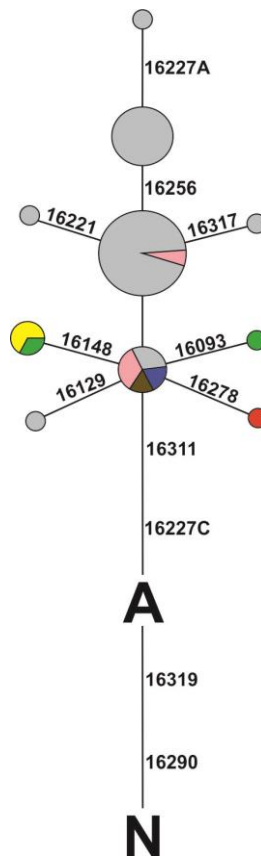


Рисунок 5. Филогенетическое дерево линий гаплогруппы A10 мтДНК в генофондах современных и древних популяций Евразии. Серым цветом отмечены современные популяции Евразии (подробнее см. Таблицу 5); желтым – население усть-тартасской культуры; розовым – население одиновской культуры; коричневым – население кротовской культуры; синим – население позднекротовской культуры; зеленым – андроновской (федоровской) культуры; красным – пахомовской культуры.

Наиболее представленным в выборке древнего населения Барабинской лесостепи эпохи бронзы оказался корневой вариант гаплогруппы A10 (и A10*) с гаплотипом 16223-16227C-16290-16311-16319, выявленный в четырех образцах мтДНК, относящихся к нескольким периодам эпохи бронзы – от ранней бронзы (одиновская культура, III тыс. до н.э.) до конца развитой бронзы (позднекротовская культура, середина II тыс. до н.э.). Важно подчеркнуть, что наиболее ранние образцы (два образца усть-тартасской культуры, IV тысячелетие до н.э.) представляют собой структурный вариант A10* с дополнительной транзицией в положении 16148. Таким образом, можно констатировать, что уже в период ~ 5500-6000 лет назад линии гаплогруппы A10 были дивергированы от корневого варианта, т.е. могло существовать определенное их разнообразие. Эта ситуация сохраняется и в последующие периоды эпохи бронзы. Об этом свидетельствует наличие отличающихся по структуре от корневого вариантов гаплогруппы A10*, зафиксированное для последующих периодов эпохи бронзы: развитой бронзы (андроновская культура, первая половина II тыс. до н.э.) и поздней бронзы (конец II тыс. до н.э.) (Таблица 4). Кроме того, в генофонде населения эпохи ранней бронзы (одиновская культура, III тыс. до н.э.) зафиксировано одновременное присутствие вариантов A10* и A10a. Это наиболее ранний (и единственный) случай присутствия линий A10a в генофонде древнего населения.

Таким образом, присутствие линий гаплогруппы A10 было зафиксировано для всех основных групп населения Барабинской лесостепи эпохи бронзы. При этом в генофонде доминировали линии A10*, а вариант с заменой в положении 16230 (A10a подгруппа) представляет собой лишь одно из нескольких направлений диверсификации внутри гаплогруппы A10.

Не менее важно подчеркнуть, что A10 являлась единственной подгруппой гаплогруппы A в генофонде населения Барабинской лесостепи периодов раннего металла, ранней и начала развитой бронзы. Появление представителей других подгрупп гаплогруппы A (в частности, A4) происходит только в период

проникновения в регион мощных миграционных волн андроновского населения в первой половине II тыс. до н.э.), т.е. они имеют более позднее внешнее происхождение (Molodin *et al.*, 2012).

Переходя к рассмотрению данных по современным популяциям следует отметить, что гаплогруппа A10 является редким компонентом генофондов современного населения Евразии. Всего нами выявлено 33 носителя вариантов гаплогруппы A10 (Таблица 5). Географически почти все современные носители A10 гаплотипов были выявлены в центральной части Евразии, от Волго-Уральского региона до Восточной Сибири, и от Севера Западной Сибири до Средней Азии (Рисунок 6). Другими словами, ареал гаплогруппы A10 охватывает всю Западную Сибирь и прилегающие к ней территории. Барабинская лесостепь, из которой происходят все рассматриваемые нами палеоантропологические материалы, расположена в центральной части этого ареала. Распространение A10 в пределах общего ареала мозаичное и неоднородное: во многих современных популяциях линии гаплогруппы A10 отсутствуют полностью, при этом большинство носителей выявлено в северной части обозначенного выше ареала – на севере степной, лесостепной и таежной зоне. Частота линий A10 не превышает 1 - 5% (Таблица 5).

Современное население Евразии демонстрирует сильное отличие в филогенетическом составе вариантов гаплогруппы A10, по сравнению с рассмотренным выше населением Западной Сибири эпохи бронзы. Всего нам удалось выявить шесть структурных вариантов. Все линии, распространенные в пределах основного современного ареала гаплогруппы A10 (пять из шести), характеризуются общим мотивом 16223-16227C-16230-16290-16311-16319, т.е. относятся к субкластеру A10a (Рисунок 5). Единичные варианты A10a* были выявлены у представителей населения итальянских Альп (Coia *et al.*, 2012) и Афганистана (Di Cristofaro *et al.*, 2013) за пределами основного ареала распространения. При этом в использованной нами базе данных по современным популяциям корневой вариант A10, который был наиболее распространен в

древнем населении Барабинской лесостепи, был выявлен только в этнических группах Афганистана (Di Cristofaro *et al.*, 2013).

Таблица 5. Распространение линий гаплогруппы A10 мтДНК в современных популяциях Евразии.

Нуклеотидные замены в ГВС I (15996-16410) мтДНК	Популяции человека (число людей/общее число людей в исследованной группе)	Ссылка	Субкластер A10
16223-16227C-16230-16290-16311-16319	Сибирские татары (2/218)	Наумова и др., 2008	A10a
	Татары (Волго-Уральский регион) (5/197)	Malyarchuk <i>et al.</i> , 2010b	A10a
	Татары (Волго-Уральский регион) (4/228)	Бермишева и др., 2002	A10a
	Башкиры (1/221)	Бермишева и др., 2002	A10a
	Чуваши (2/55)	Бермишева и др., 2002	A10a
	Мари (1/136)	Бермишева и др., 2002	A10a
	Ногайцы (2/206)	Бермишева и др., 2004	A10a
	Таджики (1/38)	Tamm <i>et al.</i> , 2007	A10a
16223-16227C-16230-16256-16290-16311-16319	Нганасаны (5/107)	Tamm <i>et al.</i> , 2007	A10a
	Долганы (3/157)	Tamm <i>et al.</i> , 2007	A10a
	Манси (1/98)	Derbeneva <i>et al.</i> , 2002	A10a
16223-16230-16256-16290-16311-16319	Эвенки (1/324)	Tamm <i>et al.</i> , 2007	A10a
16221-16223-16227C-16230-16290-16311-16319	Башкиры (1/221)	Бермишева и др., 2002	A10a
16223-16227C-16230-16290-16311-16317-16319	Мари (1/136)	Бермишева и др., 2002	A10a
16219-16223-16227C-16290-16311-16319	Популяция с территории итальянских Альп (1/393)	Coia <i>et al.</i> , 2012	A10*
16223-16227C-16290-16311-16319	Хазары Афганистана (1/78)	Di Cristofaro <i>et al.</i> , 2013	A10*
	Узбеки Афганистана (1/127)	Di Cristofaro <i>et al.</i> , 2013	A10*

Кроме того, наблюдается филогенетическая дифференциация вариантов A10, распространенных в западной и восточной частях ее современного ареала. В северо-восточной части ареала (восток и север Западной Сибири, прилегающие районы Восточной Сибири) выявлен лишь структурный вариант 16223-16227C-16230-16256-16290-16311-16319 и его производная с обратной заменой в позиции 16227 (Derbeneva *et al.*, 2002; Tamm *et al.*, 2007). Другие варианты гаплогруппы A10 полностью отсутствуют. В юго-западной части ареала (лесостепная зона Западной Сибири, Волго-Уральский регион и прилегающие с юга регионы) доминирует корневой вариант гаплогруппы A10a (16223-16227C-16230-16290-16311-16319), а также встречены его производные, но без замены в положении

16256 (Malyarchuk *et al.*, 2010b; Бермишева и др., 2002; Бермишева и др., 2004; Tamm *et al.*, 2007; Наумова и др., 2008) (см. Таблицу 5). В генофонде современного населения лесостепного пояса Западной Сибири (включая Барабинскую лесостепь) – в популяции сибирских татар, выявлен только корневой вариант A10a (Наумова и др., 2008). Таким образом, Барабинская лесостепь расположена в центре современного ареала линий гаплогруппы A10 между филогенетически контрастными его частями.

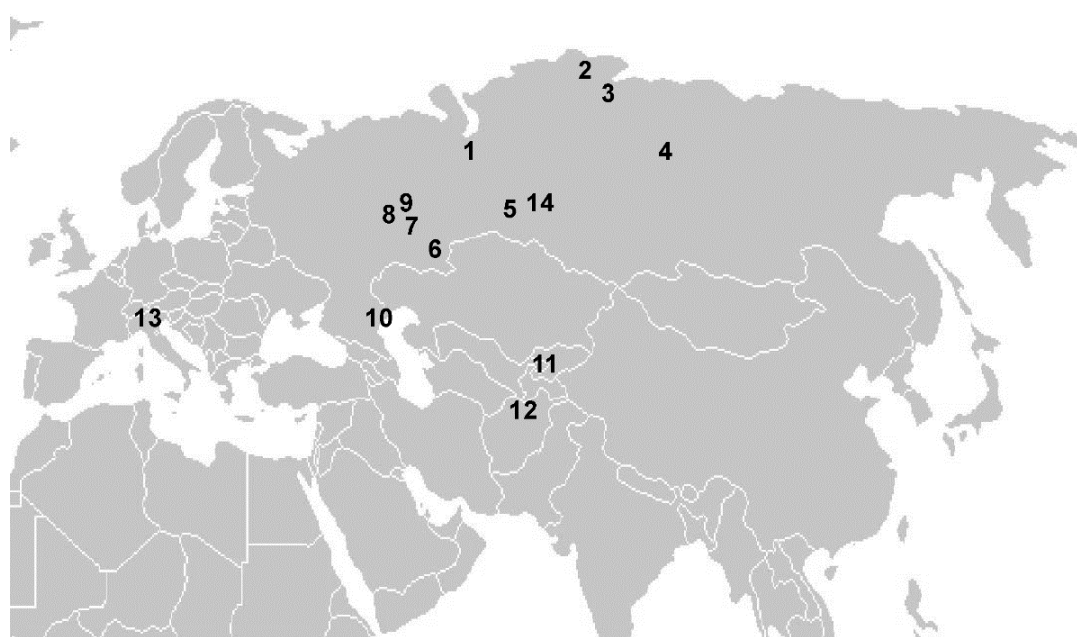


Рисунок 6. Географическое распространение популяций человека Евразии, содержащих в составе генофонда мтДНК линии гаплогруппы A10. 1 - манси (Derbeneva *et al.*, 2002); 2 – нганасаны (Tamm *et al.*, 2007); 3 – долганы (Tamm *et al.*, 2007); 4 – эвенки (Tamm *et al.*, 2007); 5 – сибирские татары (Наумова и др., 2008); 6 – башкиры (Бермишева и др., 2002); 7 – татары (9, Бермишева и др., 2002; Малайчук и др., 2010); 8 – чуваша (Бермишева и др., 2002); 9 - мари (Бермишева и др., 2002); 10 – ногайцы (Бермишева и др., 2004); 11 – таджики (Tamm *et al.*, 2007); 12 – хазары и узбеки Афганистана, (Di Cristofaro *et al.*, 2013); 13 – популяция с территории итальянских Альп (Coia *et al.*, 2012); 14 – древнее население Барабинской лесостепи.

Полученные нами экспериментальные данные и результаты их филогенетического и филогеографического анализа показали, что: 1) гаплогруппа A10 появилась в составе генофонда мтДНК населения лесостепного пояса Западной Сибири не менее ~5500-6000 лет назад и присутствовала в генофонде мтДНК населения Барабинской лесостепи в течение всей эпохи бронзы (~ 6000 – 3000 лет назад); 2) для генофонда мтДНК населения Барабинской лесостепи, относящегося к периоду ~ 6000-3500 лет назад не выявлено присутствие в генофонде других подгрупп гаплогруппы А; 3) генофонды мтДНК древнего населения Западной Сибири и современных популяций Евразии различаются по представленности и филогенетическому разнообразию гаплогруппы A10; 4) В генофонде мтДНК древнего населения представлены все этапы эволюции гаплогруппы A10 (по последовательности ГВС I мтДНК); 4) Барабинская лесостепь расположена в центре современного ареала распространения гаплогруппы A10 мтДНК, на границе двух филогенетически контрастных (в отношении линий гаплогруппы A10) зон.

3.2. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы (VI – начало III тыс. до н.э.)

После предварительной обработки палеоантропологического материала, экстракции ДНК и оценки ее качества было получено 15 образцов ДНК, пригодных для исследования молекулярно-генетическими методами. Для них установлены последовательности нуклеотидов ГВС I мтДНК (участок 15997-16409). Путем сравнения структуры ГВС I мтДНК представителей населения неолита и ранней бронзы Прибайкалья с уточненной Кембриджской референсной последовательностью мтДНК выявлены специфические нуклеотидные замены и определены гаплотипы мтДНК исследованных индивидов (Таблица 6).

Всего в исследованной выборке выявлено 18 полиморфных позиций: 17 транзиций и 1 трансверсия.

Таблица 6. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы.

№	Фрагмент скелета	Нуклеотидные замены в ГВС I мтДНК*	Гаплогруппа мтДНК	Могильник	Археологическая Культура
1	Большая берцовая кость	223-362	D	Хужир-Ольхон	Серовская
2	Большая берцовая кость	223-362	D	Обхой	Глазковская
3	Большая берцовая кость	223-362	D	Борки-1	Китойская
4	Зуб	223-362	D	Эдуганка	Глазковская
5	Большая берцовая кость	223-260-362	D	Хужир-Ольхон	Серовская
6	Бедренная кость	223-260-362	D	Хужир-ольхон	Серовская
7	Зуб	223-319-362	D	Макарово	Глазковская
8	Зуб	223-227-278-362	G2a	Манзурок	Серовская
9	Зуб	223-227-278-362	G2a	Обхой	Глазковская
10	Большая берцовая кость	223-227-262-278-362	G2a	Обхой	Глазковская
11	Бедренная кость	223-298-327	C	Хужир-Ольхон	Серовская
12	Зуб	223-298-327	C	Обхой	Глазковская
13	Зуб	185-189-223-260-298	Z	Хужир-Ольхон	Серовская
14	Зуб	129-185-223-224-260-298	Z	Хужир-Ольхон	Серовская
15	Зуб	189-232CA-249-304-311	F1b	Усть-Анга	Серовская

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

Среди исследованных образцов мтДНК выявлено 9 гаплотипов ГВС I (митотипов). Структура исследованных вариантов позволяет однозначно определить их принадлежность к конкретным гаплогруппам мтДНК. В исследованной выборке присутствуют варианты пяти гаплогрупп, относящихся к восточно-евразийскому кластеру мтДНК: D, G2a C, Z, (производные макрогаплогруппы M) и F1b (производная макрогаплогруппы R).

На основании полученных данных было построено филогенетическое дерево мтДНК, объединяющее данные по населению Прибайкалья и Барабинской лесостепи периода неолита и ранней бронзы (Рисунок 7).

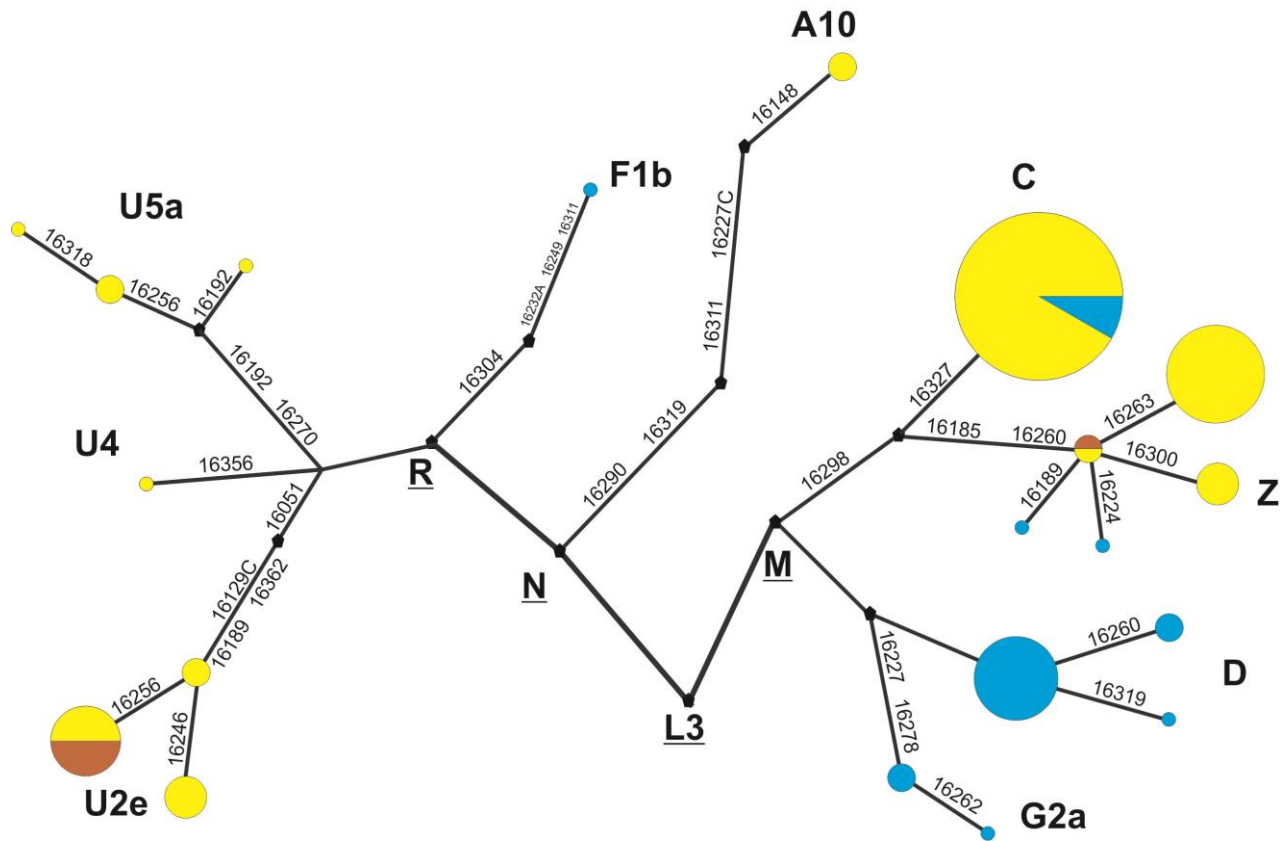


Рисунок 7. Филогенетическое дерево исследованных образцов мтДНК населения Барабинской лесостепи (обозначены коричневым и желтым цветом) и Прибайкалья (обозначены синим цветом) эпохи неолита и ранней бронзы. Каждый круг соответствует конкретному структурному варианту мтДНК. Его размер пропорционален количеству образцов, относящихся к данному структурному варианту.

С наибольшей частотой в выборке представлена гаплогруппа D (семь образцов). В исследованной серии присутствует как корневой вариант гаплогруппы D (образцы № 1, 2, 3 и 4), так и его производные (два гаплотипа, образцы № 5, 6 и 7), в отличие от генофонда населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и ранней бронзы, в котором присутствовали только корневые варианты этой гаплогруппы. Также в серии присутствуют по два структурных

варианта гаплогрупп G2a (образцы № 9 и 10) и Z (образцы № 13 и 14). Каждая из гаплогрупп C (образцы № 11 и 12) и F1b (образец № 15) представлена одним структурным вариантом.

Анализ литературных данных показал, что для генофонда мтДНК современного населения Байкальского региона характерна высокая представленность гаплогрупп D и C (Derenko *et al.*, 2003, 2007). При этом наибольшее разнообразие структурных вариантов выявлено для гаплогруппы D, что соотносится с полученными нами данными по генофонду мтДНК древнего населения. Современные популяции отличаются от исследованной нами древней группы населения Прибайкалья диверсифицированным состоянием гаплогруппы C.

Еще одним отличием состава генофонда мтДНК рассматриваемого древнего населения Прибайкалья от населения Барабинской лесостепи периода неолита и ранней бронзы является наличие восточно-евразийских линий F1b и G2a. Эти гаплогруппы (включая варианты, идентичные обнаруженным нами в генофонде исследуемого древнего населения) с разной частотой представлены в генофонде большинства исследованных ранее древних и современных популяций Байкальского региона и сопредельных территорий Центральной Азии. (Yao *et al.*, 2002; Derenko *et al.*, 2003, 2007; Keyser-Tracqui *et al.*, 2003; Mooder *et al.*, 2006).

Гаплогруппа Z демонстрирует низкую частоту и разнообразие вариантов в современных популяциях региона. Выявленный нами в древней серии гаплотип (129-185-223-224-260-298) был встречен в генофонде мтДНК бурят (Derenko *et al.*, 2007). Представляет интерес наличие этого варианта в генофонде населения эпохи развитой бронзы Кольского полуострова (Sarkissian *et al.*, 2013).

Сравнение полученных нами данных с результатами работы Mooder с соавторами (2006), посвященной анализу мтДНК неолитического населения Прибайкалья, выявило как сходства, так и отличия между двумя сериями образцов древней мтДНК. Линии гаплогрупп D, C, G2a и F1b присутствуют в обеих сериях, совпадая, по всей видимости, на уровне структуры гаплотипов. В

изученной выборке присутствовали западно-евразийские компоненты (линии гаплогруппы U5a) и варианты восточно-евразийской гаплогруппы A, которые не были обнаружены в исследуемой нами серии. Присутствие линий гаплогруппы Z, напротив, было выявлено только в нашей выборке представителей древнего населения Прибайкалья.

Результат сравнительного анализа исследуемой нами древней группы населения с древними и современными популяциями различных регионов Евразии по составу и частотам гаплогрупп мтДНК отображен на Рисунке 4. Исследуемая популяция Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы объединилась в один кластер с группами современного населения Байкальского региона и сопредельных территорий Южной Сибири и Центральной Азии, а также с популяцией хунну (начало I тыс н.э.) из Северной Монголии (Keyser-Tracqui *et al.*, 2003). Относительная удаленность серии неолитического населения Прибайкалья из работы Moodey с соавторами (2006) на графике от других популяций региона, по-видимому, связана с присутствием в ней выраженного западно-евразийского компонента, нехарактерного для большинства других групп древнего и современного населения юга Восточной Сибири.

3.3. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны эпохи ранней бронзы (IV – начало III тыс. до н.э.)

После предварительной обработки палеоантропологического материала и выделения ДНК было получено 7 образцов ДНК, пригодных для исследования молекулярно-генетическими методами. Для них установлены последовательности нуклеотидов ГВС I мтДНК (участок 15997-16409). Путем сравнения структуры ГВС I мтДНК представителей исследуемой группы населения с уточненной Кембриджской референсной последовательностью мтДНК выявлены специфические нуклеотидные замены и определены гаплотипы мтДНК погребенных (Таблица 7).

Таблица 7. Результаты генотипирования мтДНК представителей населения афанасьевской культуры Алтае-Саянской горной страны эпохи ранней бронзы.

№	Фрагмент скелета	Наименование образца	Нуклеотидные замены в ГВС I мтДНК*	Гаплогруппа мтДНК	Памятник, погребение, номер скелета
1	Зуб	Af1	224-311-320	K	Пещеркин Лог, курган 1, погребение 1
2	Большая берцовая кость	Af5	224-291-311-362	K	Бертек-33, курган 3, погребение 1
3	Зуб	Af2	069-126-145-172-222-261	J1b	с. Александровка
4	Большая берцовая кость	Af7	069-126-145-172-222-261	J1b	Бертек-33, курган 2, погребение 1, скелет 2
5	Зуб	Af3	104-223-292-295	W	Саргов Улус, погребение 3, скелет 2
6	Зуб	Af4	223-227AC-290-311-319	A10	Саргов Улус, погребение 3, скелет 3
7	Большая берцовая кость	Af6	189-362	H?	Бертек-33, курган 4, погребение 1

*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.

Всего в исследованной выборке выявлено 19 полиморфных позиций: 18 транзиций и 1 трансверсия (отмечена буквенным обозначением соответствующей замены (см. Таблицу 7)).

Шесть из семи образцов ДНК могут быть однозначно отнесены к конкретным гаплогруппам мтДНК. Один из гаплотипов (образец № 7) с высокой вероятностью относится к гаплогруппе H. Однако, для достоверного определения его филогенетического положения необходим анализ участков в кодирующей части мтДНК. Выявлены линии четырех западно-евразийских (K, W, J1b и H) и одной восточно-евразийской (A10) гаплогруппы мтДНК. Исследованные варианты мтДНК представителей населения афанасьевской культуры были включены в структуру филогенетического дерева вместе с рассмотренными ранее

древними группами населения Барабинской лесостепи и Прибайкалья периода неолита и ранней бронзы для осуществления сравнительного анализа (Рисунок 8).

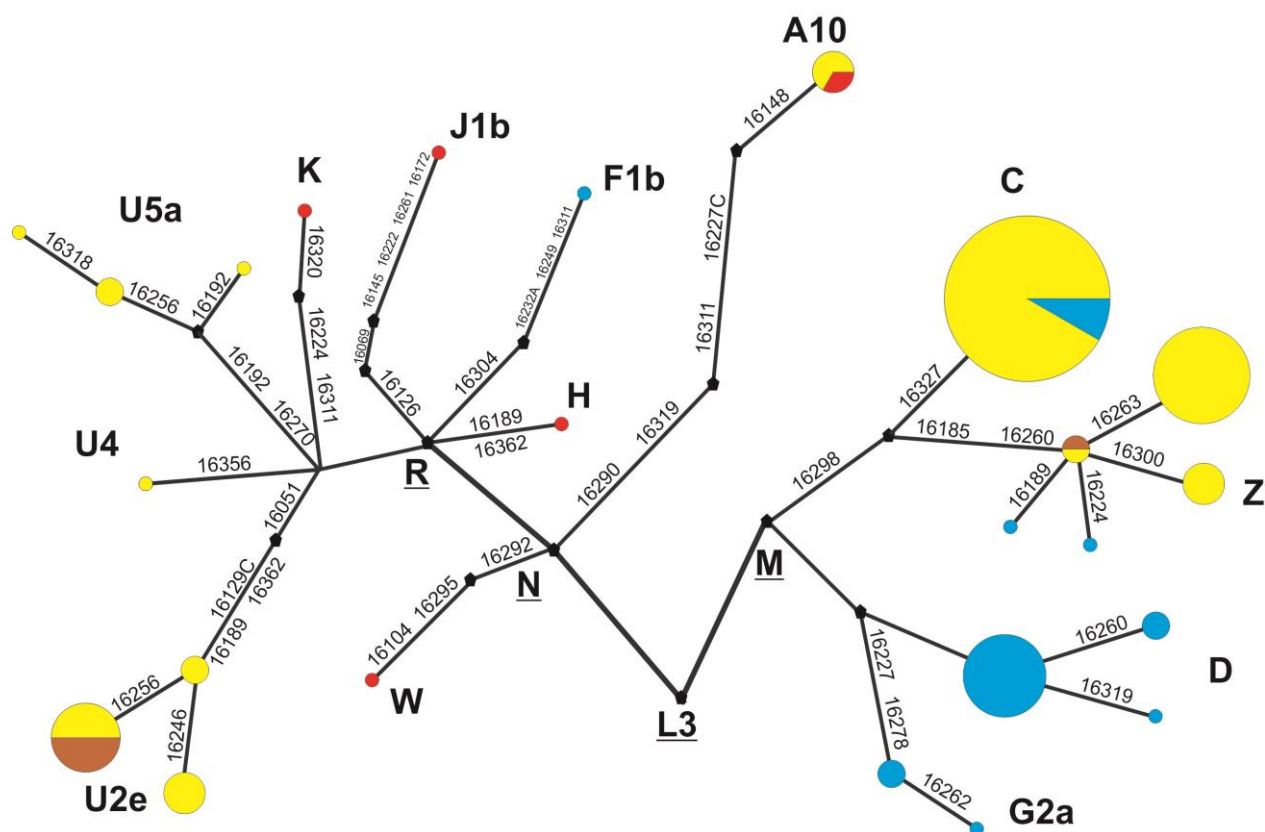


Рисунок 8. Филогенетическое дерево исследованных образцов мтДНК представителей населения Барабинской лесостепи (обозначены коричневым и желтым цветом), Прибайкалья (обозначены синим цветом) и представителей афанасьевской культуры с территории Алтае-Саянской горной страны (обозначены красным цветом). Каждый круг соответствует конкретному структурному варианту мтДНК. Его размер пропорционален количеству образцов мтДНК, относящихся к данному структурному варианту.

Гаплогруппа К широко распространена в генофондах мтДНК современного населения Европы (Richards *et al.*, 2000). С меньшей частотой она встречается на Ближнем Востоке, Северной Африке и Южной Азии (Soares *et al.*, 2009). Варианты гаплогруппы К также были найдены в генофонде первых представителей населения Центральной Европы с производящим типом хозяйства, появившееся в регионе в эпоху неолита (Haak *et al.*, 2005). Линии гаплогруппы К отсутствуют в генофонде мтДНК большинства современных

популяций Алтае-Саянской горной страны (см. Приложение 2). Однако она была встречена с частотой 6,7 % в генофонде мтДНК южных алтайцев (алтайцев-кижи) (Derenko *et al.*, 2007).

Гаплогруппа W распространена главным образом в генофондах населения Европы, Западной и Южной Азии (Soares *et al.*, 2009). Для генофондов мтДНК современных коренных народов Алтае-Саянской горной страны варианты гаплогруппы W не характерны и встречаются с частотой не более 0,6 % (см. Приложение 2).

Гаплогруппа J распространена в генофонде мтДНК современного населения Ближнего Востока (12 %), Европы (11 %), Кавказа (8 %) и Северной Африки (6 %) (Quintana-Murci *et al.*, 2004; Metspalu *et al.*, 2004). Линии гаплогруппы J присутствуют в генофонде мтДНК большинства современных популяций Алтае-Саянской горной с невысокой частотой (до 5,6 % у алтайцев-кижи) (Derenko *et al.*, 2007). Выявленный нами гаплотип относится к субкластеру J1b1a1 (van Oven, Kayser, 2009). Данный гаплотип обнаружен в современных популяциях алтайцев (Derenko *et al.*, 2007).

Необходимо отметить, что выявленные в афанасьевской серии западно-евразийские гаплогруппы (K, W и J) отсутствовали в генофонде мтДНК населения Барабинской лесостепи периода неолита и раннего металла. Их появление в западносибирской лесостепи датируется только началом I тыс. до н.э. – переходным периодом от эпохи бронзы к раннему железному веку (Пилипенко и др., 2009).

Единственная восточно-евразийская линия мтДНК, выявленная в афанасьевской серии, относится к гаплогруппе A10. Эта гаплогруппа представляет собой автохтонный компонент генофонда населения лесостепной зоны Западной Сибири эпохи бронзы. В частности, идентичная линия A10 была выявлена нами в генофонде мтДНК населения Барабинской лесостепи периода раннего металла (усть-тартасская культура) (см. раздел 3.1.1).

3.4. Профили STR-локусов и статус молекулярно-генетических маркеров половой принадлежности представителей усть-тартасской культуры из коллективных захоронений могильника «Сопка-2» Барабинской лесостепи эпохи раннего металла (V - IV тыс. до н.э.)

Для анализа степени родства и определения половой принадлежности индивидов были отобраны 17 палеоантропологических образцов из коллективных погребений населения усть-тартасской культуры, для которых была получена достоверная последовательность участка ГВС I мтДНК. При выборе образцов для анализа отдавали предпочтение индивидам из коллективных погребений, имеющим идентичную структуру ГВС I мтДНК. Для 12 образцов удалось установить половую принадлежность индивидов и получить полный или частичный профиль аутосомных STR-локусов (Приложение 7). В исследуемой выборке было выявлено 8 особей мужского пола и 4 особи женского пола. Результаты молекулярно-генетического анализа совпали с результатами определения пола исследуемых индивидов методами физической палеоантропологии. Степень полноты полученного профиля STR-локусов коррелировала с уровнем макроскопической сохранности фрагментов посткраниального скелета, использованных для выделения ДНК. Только для трех образцов ДНК (Ut17, Ut55 и Ut61) был получен полный профиль из 9 локусов.

Профили трех групп образцов Ut5, Ut38 и Ut34 (погребения № 655 и № 656), Ut12 и Ut17 (погребение № 611), Ut24 и Ut29 (погребение № 622) из коллективных погребений свидетельствуют о возможном близком прямом родстве исследованных индивидов в группах.

Необходимо отметить, что полученные профили STR-локусов не совпали с профилями сотрудников лаборатории, контактировавших с древним материалом. Также, в пользу достоверности полученных данных свидетельствует тот факт, что все полученные профили STR-локусов в выборке уникальны. Это свидетельствует об отсутствии систематического загрязнения.

В пользу достоверности полученных результатов свидетельствует и тот факт, что установленные профили аутосомных STR-локусов демонстрируют особенности, характерные для древней ДНК: обратную зависимость между длиной фрагментов и силой полученного сигнала (Рисунок 9).

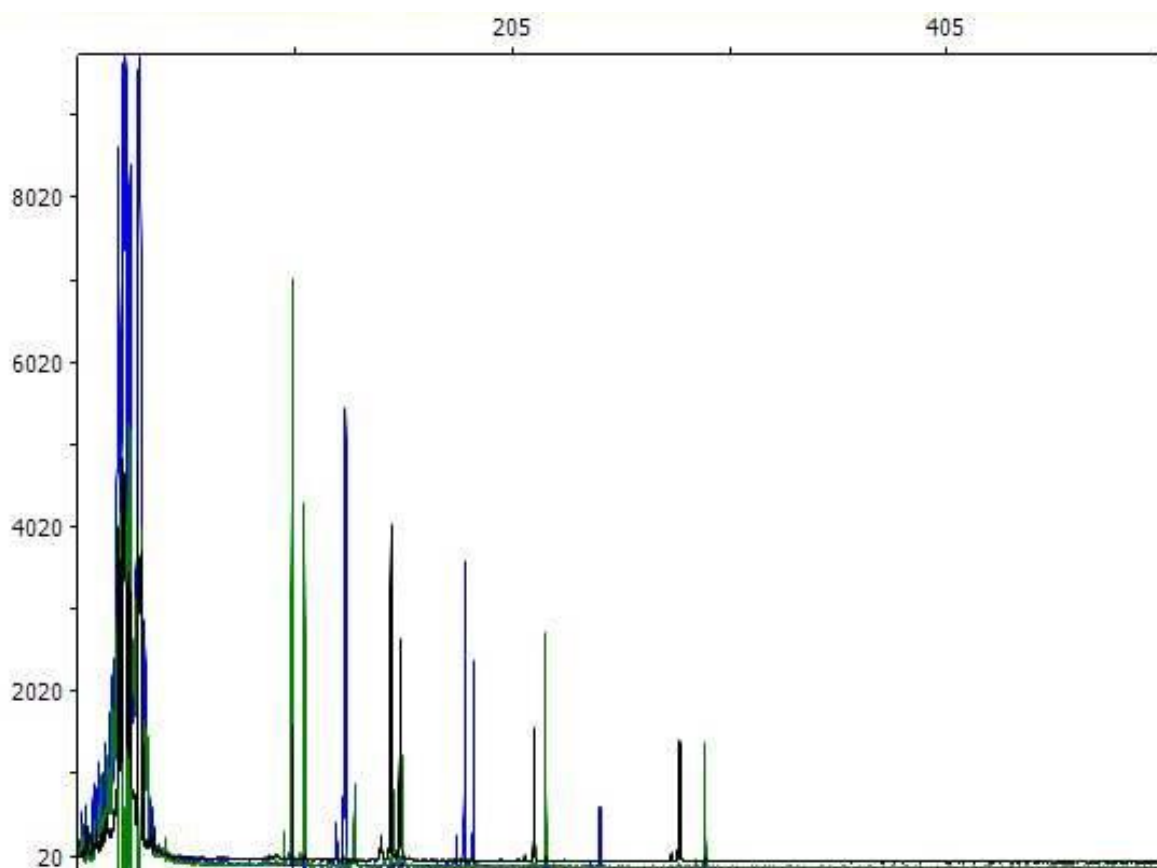


Рисунок 9. Профиль STR-локусов ядерной ДНК образца Ut55. По вертикальной оси – интенсивность полученного сигнала хроматограммы, коррелирующая с эффективностью амплификации соответствующего фрагмента ДНК. По горизонтальной оси – длина фрагмента ДНК (п.н.).

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

4.1. Достоверность полученных экспериментальных данных

Первостепенной задачей любой палеогенетической работы, особенно связанной с исследованием останков анатомически современных людей, является верификация полученных последовательностей древней ДНК. Достоверность полученных нами палеогенетических данных обеспечена целым рядом факторов, касающихся особенностей отбора материала для исследования (пункты 1, 2), процедур проведения эксперимента в палеогенетической лаборатории, включая специальные экспериментальные меры по верификации данных (3-7), а также подтверждается некоторыми характеристиками полученных данных (8, 9). Рассмотрим эти факторы:

1) Отбор для исследования палеоантропологических материалов только высокой макроскопической сохранности, т.е. костных фрагментов и зубов с минимальными следами деградации под воздействием факторов окружающей среды;

2) Генотипирование мтДНК специалистов, в наибольшей степени контактировавших с палеоантропологическими материалами до их передачи в палеогенетическую лабораторию (в первую очередь специалистов-антропологов), для выявления возможных случаев систематической контаминации материала. Этот критерий был выдержан для всех материалов из Барабинской лесостепи и части материалов из Прибайкалья и Алтае-Саянской горной страны;

3) Деконтаминация палеоантропологического материала способами, которые хорошо зарекомендовали себя в практике палеогенетических исследований (Kemp, Smith, 2005) (см. Главу 2. Материалы и методы). Эффективность использованных нами методов деконтаминации образцов в процессе их предварительной обработки подтверждается тем фактом, что

варианты мтДНК, идентичные вариантам антропологов, проводивших исследование материалов методами физической антропологии (и длительно контактировавших с ними), полностью отсутствовали среди полученных данных;

4) Такие общепринятые в палеогенетике меры, как проведение для всех исследованных древних индивидов повторных экстракций ДНК из различных частей костного образца, использование нескольких вариантов ПЦР (наборов праймеров), продукты которых взаимно перекрываются, повторные амплификации из одного и того же экстракта, наличие контролей контаминации при экстракции и контролей чистоты компонентов ПЦР-системы позволяют нивелировать возможное влияние спорадической внутрилабораторной контаминации и контаминации реактивов на экспериментальные результаты;

5) Полученные результаты демонстрируют отсутствие в исследованных древних выборках структурных вариантов мтДНК, идентичных мтДНК сотрудников палеогенетической лаборатории;

6) Совпадение консенсусной последовательности мтДНК, полученной после клонирования ПЦР-продуктов в бактериальном векторе и секвенирования серии клонов, с последовательностями, полученными прямым секвенированием ампликонов (клонирование было выполнено для ~ 20 % исследованных образцов мтДНК);

7) Нам удалось получить полные или частичные профили STR-локусов ядерной ДНК и данные о половой принадлежности для двенадцати представителей усть-тартасской культуры периода раннего металла с территории Барабинской лесостепи, что свидетельствует о высокой степени сохранности ДНК в исследованных образцах. Характер полученных профилей демонстрирует специфику древней ДНК в останках (обратная зависимость между длиной амплифицируемого фрагмента и эффективностью амплификации). Данные о половой принадлежности, полученные с помощью молекулярно-генетических методов, совпали с аналогичными данными, установленными в результате изучения антропологами морфологии древних останков;

8) Аутентичность исследованных структурных вариантов мтДНК из останков представителей древнего населения Сибири подтверждается некоторыми особенностями их филогении и филогеографии. В выборке доминируют восточно-евразийские варианты мтДНК, хотя потенциальные контаминирующие последовательности (мтДНК антропологов, археологов и генетиков) в большинстве относятся к западно-евразийскому кластеру мтДНК. Некоторые полученные нами последовательности являются крайне редкими в современных популяциях и даже уникальными (например, некоторые варианты гаплогруппы A10). Присутствие большинства выявленных нами вариантов мтДНК в генофонде древнего населения исследованных регионов Сибири выглядит логичным в свете имеющихся данных по филогеографии соответствующих кластеров мтДНК, полученных при исследовании современного населения Евразии;

9) В рамках существующей классификации структурных вариантов мтДНК (van Oven, Kaiser, 2009) все полученные гаплотипы могут быть однозначно отнесены к конкретным филогенетическим кластерам мтДНК. Отсутствие филогенетически противоречивых вариантов мтДНК среди древних образцов является важным признаком достоверности полученных древних последовательностей мтДНК (Haak *et al.*, 2005);

Перечисленные факторы позволяют считать полученные нами палеогенетические данные высоко достоверными.

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

Полученные нами данные по древней мтДНК особенно интересны в контексте вопроса о механизмах формирования генетической (и антропологической) специфичности современного коренного населения Западной Сибири. С точки зрения физической антропологии, многие современные популяции региона характеризуются сложной комбинацией краниометрических

параметров, характерных для классических европеоидов и монголоидов, что позволило антропологам отнести население Западной Сибири к особому типу уральской расы (Алексеев, 1974) или даже к отдельной западно-сибирской расе (Багашев, 1998). Принимая во внимание тот факт, что Западная Сибирь расположена в контактной зоне между ареалами генетически и краниологически контрастных групп европеоидов и монголоидов, очевидно, что одним из механизмов формирования генетической специфичности коренного населения региона было смешение европеоидных и монголоидных групп (Дебец, 1956). Важная роль взаимодействия контрастных групп в истории населения региона подтверждается данными этногеномики: исследования генофонда мтДНК современного коренного населения северной (таежной и тундровой) и южной (лесостепной и степной) зон Западной Сибири, а также сопредельных территорий, выявили его смешанную структуру, включающую гаплогруппы и подгруппы западно- и восточно-евразийского происхождения (Derbeneva *et al.*, 2002; Наумова и др., 2008; Бермишева и др., 2002; Pimenoff *et al.*, 2008).

Однако краниометрическая специфика современного населения Западной Сибири не может быть объяснена только смешением европеоидов и монголоидов. Вероятно, что в формировании специфичности населения приняла участие группа древнего автохтонного населения с недифференцированными до конца расоспецифическими признаками, которая прошла в регионе длительную самостоятельную эволюцию (Бунак, 1956; Багашев, 1998). В свете этой проблемы, особую ценность представляют палеогенетические данные о ранних группах древнего населения Западной Сибири.

Возраст наиболее древних известных археологам памятников (стоянок), оставленных антропологически современными людьми в лесостепной полосе Западной Сибири оценивается примерно в 13-14 тысяч лет (Окладников, Молодин, 1983). Наиболее древние для Западно-Сибирского региона погребальные памятники, содержащие палеоантропологические материалы, были найдены на юге Западной Сибири, на территории современной Барабинской

лесостепи и относятся к периоду неолита (возраст 6-8 тысяч лет). Однако, их количество невелико. При исследовании самых ранних неолитических материалов методами физической антропологии фиксируются признаки специфичности, характерные для западно-сибирской ветви уральской расы.

Наиболее древние массовые палеоантропологические материалы на территории Западной Сибири накоплены археологами для населения начала эпохи ранней бронзы (раннего металла) (конец V – начало III тыс. до н.э.). Это раннее население Барабинской лесостепи, по имеющимся данным, сформировалось на местной, автохтонной основе: как археологические, так и антропометрические свидетельства указывают на существование преемственности между неолитическими популяциями и населением периода раннего металла на данной территории. В связи с этим для данной работы нами были выбраны палеоантропологические материалы с территории Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла, установлены последовательности нуклеотидных замен участка ГВС I мтДНК для 46 представителей этого населения, определена их принадлежность к гаплогруппам мтДНК, реконструированы филогенетические взаимоотношения исследованных вариантов, проведен филогеографический анализ (см. Главу 3. Результаты). Полученные результаты дают информацию, позволяющую прояснить некоторые генетические аспекты ранних этапов формирования состава населения на территории Западной Сибири.

Присутствие в исследованной выборке древнего населения вариантов как западно-евразийских, так и восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК свидетельствует, что уже к периоду неолита и началу эпохи бронзы генофонд аборигенного населения Барабинской лесостепи характеризовался смешанной структурой. Таким образом, начальные этапы процессов взаимодействия генетически контрастных групп на территории Западно-Сибирского региона происходили в предшествующие древние периоды.

Смешанная структура генофонда мтДНК характерна и для современных этнических групп, населяющих Западно-Сибирский регион. Однако исследованная группа древнего населения характеризуется специфичностью обоих компонентов генофонда мтДНК (западно-евразийского и восточно-евразийского), по сравнению с современными популяциями.

Все образцы западно-евразийского компонента исследованной серии образцов мтДНК относятся к трем подгруппам гаплогруппы U: U2e, U4 и U5a. Обнаруженное нами преобладание линий гаплогруппы U в западно-евразийском компоненте генофонда мтДНК населения неолита и раннего металла Барабинской лесостепи коррелирует с результатами исследования генофонда древнего населения Центральной, Северной и Восточной Европы. В частности, в генофонде охотников-собирателей, населявших Центральную и Восточную Европу, Скандинавию в период от палеолита до ранней бронзы доминируют варианты гаплогруппы U, прежде всего подгруппы U5 (Chandler *et al.*, 2005; Bramanti *et al.*, 2009; Malmstrom *et al.*, 2009; Krause *et al.*, 2010; Lacan *et al.*, 2011; Hervella *et al.*, 2012; Bollongino *et al.*, 2013; Sarkissian *et al.*, 2013; Fu *et al.*, 2013b). Интегральный анализ имеющихся к настоящему моменту данных о географическом распределении древних популяций, в генофонде которых доминируют линии гаплогруппы U (Рисунок 10), позволяет констатировать, что ареал этого признака охватывает существенную часть Северо-Западной Евразии.

Наши результаты свидетельствуют, что доминирование линий гаплогруппы U в генофонде мтДНК древних популяций в эпоху позднего неолита и раннего металла распространялось на восток как минимум до восточных районов Западной Сибири. Вместе с тем, по имеющимся палеогенетическим данным в предшествующие периоды (в верхнем палеолите) область распространения этой генетической черты могла достичь еще более восточных регионов (Raghavan *et al.*, 2014). Было показано, что два представителя древнего населения Восточной Сибири возрастом 24 и 17 тысяч лет также являлись носителями вариантов гаплогруппы U.



Рисунок 10. Распространение древних групп охотников-собираателей Евразии, в западно-евразийском компоненте ДНК которых доминировали линии гаплогруппы U. Синий цвет – Bramanti *et al.* 2009; зеленый - Malmstrom, *et al.* 2009; белый - Krause, *et al.* 2010; серый – Bollongino *et al.*, 2013; желтый – Fu *et al.*, 2013b; розовый – Raghavan *et al.*, 2014; коричневый - Sarkissian *et al.*, 2013; красный - население Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла (данная работа).

Таким образом, в эпоху неолита обширные области Северо-Западной Евразии от Западной Европы до, по меньшей мере, Западной Сибири были населены популяциями охотников-собираателей, западно-евразийский кластер генофонда мтДНК которых характеризовался общей чертой – доминированием вариантов гаплогруппы U. Такого рода генетическое сходство на столь обширной территории, по-видимому, объясняется не прямыми контактами населения географически удаленных регионов в эпоху неолита (в том числе, ввиду

отсутствия достоверных археологических данных о таких контактах), а скорее наличием общего генетического субстрата, лежащего в основе формирования генетического состава части населения Северо-Западной Евразии. Самыми древними носителями этого субстрата могли быть наиболее ранние группы анатомически современного населения этого обширного региона. Формирование широкого ареала рассматриваемой нами черты генофонда мтДНК, охватывающего почти всю Северо-Западную Евразию, наиболее вероятно происходило на ранних этапах его заселения анатомически современными людьми. Таким образом, наблюдаемое нами доминирование вариантов гаплогруппы U в западно-евразийском компоненте генофонда мтДНК населения неолита и ранней бронзы Барабинской лесостепи является реликтовым признаком, который сформировался задолго до исследуемого нами хронологического периода и сохранился в малоизмененном виде как минимум до начала эпохи ранней бронзы.

Наряду с общими для всей Северо-Западной Евразии особенностями, генофонд исследованного древнего населения Барабинской лесостепи проявляет также и ряд специфических черт. Наиболее очевидными такими признаками являются наличие выраженного восточно-евразийского компонента и некоторые детали его состава, что будет подробно рассмотрено ниже. Мы наблюдаем большое генетическое расстояние между древними популяциями Барабинской лесостепи и неолитическими группами охотников-собирателей Европы (Рисунок 4), связанное, прежде всего, с восточно-евразийским компонентом генофонда мтДНК. Однако, специфические признаки выявляются и в составе западно-евразийского компонента генофонда мтДНК. В частности, на фоне общего доминирования линий гаплогруппы U в генофонде охотников-собирателей Северо-Западной Евразии мы наблюдаем региональную дифференциацию по составу и соотношению филогенетических кластеров гаплогруппы U в генофонде мтДНК. Если в генофонде населения Центральной Европы преобладают линии U5b и U4, то при движении на Восток увеличивается значимость и разнообразие

подгрупп U5a и U2e, и уменьшается представленность других субкластеров гаплогруппы U. В частности, в генофонде населения Барабинской лесостепи эпохи неолита и раннего металла не выявлены линии гаплогруппы U5b. Их появление на данной территории фиксируется впервые только в I тыс. до н.э. (Пилипенко и др., 2008, 2009). Эти отличия, по нашему мнению, отражают ранние этапы генетической дифференциации групп охотников-собирателей Северо-Западной Евразии и формирование меньших по площади ареалов, но все еще обширных территориальных групп популяций. Так, высокая доля вариантов подгруппы U2e, по-видимому, отражает раннюю специфику генофонда населения восточной части Северо-Западной Евразии, включая Приуралье, Зауралье и Западную Сибирь. Для дальнейшего подтверждения высказанных нами предположений необходимо накопление данных по Уральскому региону и западным областям Западной Сибири, древнее население которых в настоящий момент остается слабо исследованным методами палеогенетики.

Исследуемое нами древнее население Западной Сибири, благодаря длительному сохранению реликтовых черт в структуре генофонда мтДНК, представляет собой информативную модель для дальнейшей детальной реконструкции ранних процессов формирования населения Северной Евразии (в том числе на уровне данных по локусам ядерного генома). В отличие от большей части территории Европы, где ситуация с доминированием линий гаплогруппы U в генофонде мтДНК населения начинает резко меняться уже в период неолитизации, в Западной Сибири такая структура генофонда остается в «законсервированном» состоянии еще длительное время. Проникновение других западно-евразийских гаплогрупп мтДНК, характерных для генофонда современного населения лесостепной полосы Западной Сибири, связано с более поздними миграционными процессами, которые отчетливо фиксируются по данным археологии с начала II тыс. до н.э. (Molodin *et al.*, 2012). Гаплогруппа T появляется впервые с миграцией в регион населения андроновской культуры в первой половине II тыс. до н.э. Гаплогруппа H, являющаяся одним из основных

компонентов западно-евразийской части генофондов мтДНК современных коренных популяций Западной Сибири, впервые фиксируется на территории Барабинской лесостепи только в I тыс. до н.э. (Пилипенко и др., 2008, 2009). Таким образом, присутствие гаплогрупп Т и Н не являлось автохтонной чертой генофонда населения Западной Сибири.

Восточно-евразийский компонент исследуемой серии образцов мтДНК представлен гаплогруппами А, D, С и Z. Состав гаплогрупп, конкретных подгрупп, разнообразие структурных вариантов в исследованной древней популяции Барабинской лесостепи и их сравнение с генофондами мтДНК современного коренного населения региона позволяют сделать выводы о некоторых особенностях ранних этапов формирования восточно-евразийского компонента генофонда мтДНК населения Западной Сибири. Очень существенным представляется тот факт, что, в отличие от генофонда мтДНК современного населения региона, в популяциях неолита и раннего металла присутствовали только корневые варианты гаплогрупп С и D. Эти гаплогруппы являются основными компонентами восточно-евразийской части генофонда мтДНК современного коренного населения Западной Сибири, демонстрируя наибольшую общую частоту в генофонде и высокое разнообразие структурных вариантов. Исследования генофондов современных коренных популяций Сибири свидетельствуют, что в Северной и Центральной Азии находились очаги диверсификации этих гаплогрупп, в которых сформировались некоторые их субкластеры (Derenko *et al.*, 2007). Отсутствие разнообразия линий гаплогрупп С и D в генофонде изучаемого древнего населения Барабинской лесостепи периода неолита и раннего металла свидетельствует, что очаги диверсификации этих гаплогрупп располагались в других регионах юга Сибири и Центральной Азии. В Восточной Сибири (на территории Прибайкалья) в сопоставимый хронологический период нами зафиксировано диверсифицированное состояние гаплогруппы D (подробнее см. ниже). Вероятно, появление корневых вариантов гаплогрупп С и D в генофонде населения Западной Сибири протекало в периоды,

предшествовавшие позднему неолиту и ранней бронзе. Однако, их присутствие в составе генофонда населения западносибирской лесостепи, вероятно, не было достаточно продолжительным для формирования здесь специфических кластеров. Существенное отличие состава структурных вариантов (в первую очередь гаплогруппы D) в генофонде древнего населения Барабинской лесостепи и Прибайкалья является свидетельством незначительности прямых генетических контактов барабинского населения с популяциями Восточной Сибири. Высокое разнообразие вариантов гаплогрупп C и D в генофондах современного населения Западной Сибири, по-видимому, объясняется интенсификацией такого рода контактов в связи с миграционными событиями, протекавшими в последующие периоды эпохи бронзы.

Противоположная картина наблюдается в отношении выявленных вариантов гаплогруппы Z. Высокая представленность и разнообразие линий этой гаплогруппы в генофонде древнего населения Барабинской лесостепи резко отличают его от современных коренных групп, населяющих Западную Сибирь и сопредельные регионы Северной Азии. Линии гаплогруппы Z демонстрируют наибольшее разнообразие структурных вариантов и высокую общую частоту в восточно-евразийском компоненте исследованной серии образцов мтДНК. Полученные в нашей лаборатории данные о составе генофонда мтДНК населения последующих периодов эпохи бронзы свидетельствуют, что варианты гаплогруппы Z продолжают играть существенную роль в генофонде на протяжении ранней и развитой бронзы (Molodin *et al.*, 2012). По всей видимости, частота и разнообразие их существенно снижается к эпохе поздней бронзы (конец II тыс. до н.э.). В современных популяциях Западной Сибири они представлены спорадически, но сохраняются в генофондах популяций более восточных регионов.

Таким образом, мы зафиксировали существенно расширенный в западном направлении ареал гаплогруппы Z в эпоху неолита и начале эпохи бронзы. Некоторые данные позволяют предполагать, что этот ареал распространялся еще

дальше на запад. В частности, огромный интерес представляет факт выявления гаплогруппы Z в генофонде древнего населения Северо-Восточной Европы (середина II тыс. до н.э.) (Sarkissian *et al.*, 2013). Также в восточно-евразийском компоненте генофонда мтДНК этого населения с территории Кольского полуострова были выявлены корневые варианты гаплогрупп C и D, что интерпретируется авторами работы, как свидетельство возможного генетического потока в Северо-Восточную Европу с территории Восточной Сибири. Стоит отметить, что гаплогруппа Z была найдена в современных популяциях саамов и финнов на северо-востоке Европы с частотами 5,2 и 2,2 соответственно (Sajantila *et al.*, 1995; Meinila *et al.*, 2001). Мы склонны рассматривать присутствие гаплогруппы Z как общую генетическую черту генофондов региона от Восточной Сибири до Северо-Восточной Европы. Таким образом, присутствие и высокое разнообразие гаплогруппы Z может рассматриваться в качестве еще одного признака, дифференцирующего популяции охотников-собирателей восточной и западной областей Северо-Западной Евразии, наряду с высокой частотой и разнообразием гаплогруппы U2e.

Можно констатировать, что генофонды мтДНК охотников-собирателей обширного региона от Кольского полуострова и Карелии до Западной Сибири сближало присутствие специфического по составу вариантов восточно-евразийского компонента, первоначальное происхождение которого связано с влиянием более восточных регионов Евразии. Необходимо отметить, что наши выводы в целом согласуются с данными археологии. Были выявлены параллели в развитии особенностей материальной культуры населения на территории от Восточной Европы до Западной Сибири в раннем и среднем голоцене (Молодин, 2001).

Сходство состава гаплогрупп генофонда мтДНК популяции Барабинской лесостепи периода неолита и ранней бронзы и популяции Кольского полуострова эпохи развитой бронзы (середина II тыс. до н.э.) (Sarkissian *et al.*, 2013) подтверждается при их сравнении между собой и с другими древними

популяциями Евразии по составу и частотам гаплогрупп мтДНК в генофонде (Рисунок 4).

Таким образом, нами установлены отличия в структуре западно-евразийского и восточно-евразийского компонентов генофонда мтДНК древнего населения Барабинской лесостепи от современных коренных популяций Западной Сибири. Сравнительный анализ с другими древними популяциями позволяет выявить как общие черты генофонда мтДНК древнего населения Северо-Западной Евразии, так и специфику генофондов мтДНК популяций, населявших восточную часть этого региона (от Кольского полуострова и Карелии до Западной Сибири). Такая дифференциация может являться следствием разного направления генетических связей, а также относительно независимой эволюции популяций. Маркерами независимой эволюции могут являться специфические кластеры мтДНК, автохтонно формирующиеся на исследуемой территории, к числу которых может быть отнесена гаплогруппа A10 (см. ниже).

4.2.1. Гаплогруппа A10 – возможный генетический маркер независимой локальной эволюции популяций человека в Западной Сибири

Актуальным вопросом при исследовании древнего населения Западной Сибири является поиск в его генофонде специфических генетических компонентов, которые могут отражать наличие длительных периодов эволюции популяций, независимой от прямого влияния населения более западных и восточных регионов Евразии.

По предположениям антропологов в формировании краниометрической специфики современного населения Западной Сибири вероятно приняла участие группа древнего автохтонного населения с недифференцированными до конца расоспецифическими признаками, которая прошла в регионе длительную самостоятельную эволюцию (Бунак, 1956; Багашев, 1998; Чикишева, 2012). Позже это население подверглось сильному генетическому влиянию европеоидов и монголоидов, мигрировавших в регион. Существование в генофонде населения

Западной Сибири некоторых субкластеров гаплогруппы N1b Y-хромосомы, демонстрирующих признаки автохтонного происхождения в генофондах предков народов уральской языковой группы, могут служить подтверждением этой гипотезы (Malyarchuk, Derenko, 2009).

По нашим данным, до настоящего времени в генофонде мтДНК коренного населения региона (угорские, самодийские и некоторые тюркоязычные популяции) не было выделено автохтонных компонентов, имеющих статус отдельных кластеров. Лишь в одной работе предполагалось автохтонное происхождение в регионе вариантов гаплогруппы U4 мтДНК с общим гаплотипом ГВС I 16113-16356, не получившей статуса отдельного кластера в современной классификации (Малярчук, 2004).

Мы полагаем, что автохтонным компонентом, прошедшим длительную эволюцию на территории Западной Сибири еще до активного проникновения в регион контрастных групп европеоидов и монголоидов, является гаплогруппа мтДНК A10. Аргументация этой точки зрения приведена ниже.

Компонент генофонда, потенциально маркирующий вклад древней автохтонной популяции в генофонд современного населения Западной Сибири должен отвечать нескольким критериям:

1) Должен быть распространен в древнем населении в пределах достаточно большой территории, чтобы оказать влияние на формирование населения большого региона. Эта территория должна соответствовать потенциальному месту формирования рассматриваемого населения;

2) Должен присутствовать в составе генофонда населения региона длительное время (т.е. появиться в регионе до начала активного смешения пришлых групп);

3) Кластер должен пройти на данной территории несколько стадий эволюции;

4) Должен демонстрировать специфику распространения в современных популяциях. При этом его роль в генофонде современного и древнего населения с

высокой вероятностью может отличаться в результате изменения состава генофонда под воздействием мигрировавших позже в регион групп генетически контрастного населения.

Важно, что очаги расообразования уральской (в другом варианте западно-сибирской) расы локализуются антропологами в южнотаежной и лесостепной зонах Западной Сибири (Алексеев, 1974; Багашев, 1998). Таким образом, северная часть Барабинской лесостепи, из которой происходят исследованные нами материалы, входила в предполагаемый очаг формирования антропологической специфичности населения Западной Сибири. Кроме того, самые ранние группы населения западносибирской лесостепи, для которых имеются в наличии палеоантропологические материалы, относящиеся к эпохе неолита, демонстрируют наличие комбинации признаков, характерных для уральской (западно-сибирской) расы. Это характерно и для населения последующих периодов эпохи бронзы (см. Таблицу 4) (Чикишева, 2012). Таким образом, древние группы населения Западной Сибири эпохи бронзы с большой вероятностью могли принимать участие в ранних этапах формирования коренного населения региона.

Установленная нами для населения локальной территории в Барабинской лесостепи распространенность и вариабельность линий гаплогруппы A10, очевидно, была характерна для генофондов населения эпохи бронзы и более обширной территории, как минимум для лесостепной зоны междуречья рек Обь и Иртыш и сопредельных территорий. Рассматриваемые древние популяции не были изолированы в культурном и генетическом отношении от населения сопредельных лесостепных, южнотаежных и степных территорий. Следует подчеркнуть, что выявленные нами носители вариантов гаплогруппы A10 представляют основные культурные группы, существовавшие в регионе в эпоху бронзы и имевшие обширные ареалы (Таблица 4).

Таким образом, обнаруженная нами картина высокой представительности и разнообразия линий гаплогруппы A10 в генофонде древнего населения

Западной Сибири, по-видимому, является общей характеристикой населения лесостепного пояса западной Сибири и сопредельных ему южной полосы тайги и северной части степи. Это подтверждается распространением линий гаплогруппы A10 в современных популяциях Евразии (Таблица 5).

Наиболее древней группой населения Западной Сибири, в которой мы обнаружили линии A10 гаплогруппы является население усть-тартасской культуры эпохи раннего металла. При этом в усть-тартасских образцах был выявлен вариант уже отличающийся от корневого гаплотипа A10 заменой в положении 16148 ГВС I мтДНК. Таким образом, порядка 6000 лет назад гаплогруппа A10 не просто уже входила в состав генофонда мтДНК населения региона, но и прошла начальный этап диверсификации (появление вариантов, отличных по структуре от корневого). Таким образом, возникновение этой гаплогруппы и начальные этапы ее диверсификации происходили в предшествующие периоды – в эпоху неолита (т.е. раннем голоцене) или даже в позднем плейстоцене. Справедливость этого предположения подтверждается высокой степенью генетической преемственности между неолитическим населением региона (возраст ~ 7 - 8 тысяч лет) и популяциями эпохи раннего металла, ранней и начала развитой бронзы (возраст 3,5 - 6 тысяч лет), установленная методами физической антропологии (Чикишева, 2012) и результатами палеогенетического анализа в данной диссертационной работе.

Полученное нами прямое доказательство присутствия гаплогруппы A10 в регионе по крайней мере на протяжении последних более чем 6 тысяч лет очень важно, принимая во внимание тот факт, что возраст наиболее ранних археологических материалов, оставленных анатомически современным человеком на территории Барабинской лесостепи, составляет всего ~ 14-13 тысяч лет, т.е. относится к периоду финального плейстоцена (Окладников, Молодин, 1983). Наличие же в регионе постоянного и относительно многочисленного населения регистрируется, начиная с эпохи неолита, ~ 8 тысяч лет назад (Молодин, 2001).

Таким образом, мы имеем доказательства присутствия вариантов гаплогруппы A10 в генофонде населения лесостепной полосы западной Сибири на протяжении большей части периода интенсивного освоения региона человеком. Существенная часть этого периода (вплоть до начала II тыс. до н.э.) предшествует началу существенных миграционных потоков в регион и смешения здесь генетически контрастных групп (Molodin *et al.*, 2012).

Полученные нами данные указывают на то, что гаплогруппа A10 являлась единственной подгруппой (или по крайней мере доминирующей) гаплогруппы A, представленной в генофонд мтДНК ранних групп населения Барабинской лесостепи (Molodin *et al.*, 2012). Появление здесь других подгрупп (в частности A4) по нашим данным происходит только в период первой масштабной миграционной волны, связанной с приходом в Западную Сибирь андроновского населения в первой половине II тыс. до н.э. Это говорит о достаточно продолжительном сохранении некоторых реликтовых признаков структуры генофонда мтДНК на территории лесостепного и южнотаежного пояса.

Вероятно, происхождение (возникновение) и начальные этапы диверсификации гаплогруппы A10 связаны с ранними группами населения, проникшими на территорию Западной Сибири еще в верхнем плейстоцене и длительное время остававшимися относительно изолированными в пределах этого региона. Это согласуется с гипотезой о роли древней недифференцированной в расовом отношении группы людей, прошедшей в регионе длительную самостоятельную эволюцию, в ранних процессах формирования специфичности населения региона.

После длительного периода относительной изоляции начиная с периода развитой бронзы (первая половина II тыс. до н.э.) и позже происходит активное проникновение в регион групп, принадлежащих к генетически контрастному европеоидному и монголоидному населению Западной и Восточной Евразии: андроновского, гуннского, тюркского, монгольского и т.д. В результате генетический состав населения должен был сильно измениться. Роль в генофонде

древних автохтонных элементов при этом существенно снижается или они полностью исчезают.

Эти процессы хорошо отражены в характере распределения вариантов гаплогруппы A10 мтДНК в древнем и современном населении Евразии. Результаты филогеографического анализа свидетельствуют, что в современном населении частота встречаемости и разнообразие вариантов гаплогруппы A10 существенно снижены, по сравнению с населением западной Сибири эпохи бронзы. Почти все варианты, выявленные в современных популяциях (за исключением филогеографически неинформативного варианта, выявленного у единичных представителей населения Итальянских Альп и Афганистана (Coia *et al.*, 2012; Di Cristofaro *et al.*, 2013)) относятся только к одной линии эволюции гаплогруппы A10 – субкластеру A10a. В то время как у древнего населения Западной Сибири этот субкластер хоть и присутствовал, но представлял лишь одно из направлений диверсификации A10. Важно отметить, что разнообразие гаплогруппы A10, выявленное у населения Западной Сибири эпохи бронзы, охватывает все стадии диверсификации кластера. О существенном снижении распространенности и разнообразия гаплогруппы A10 свидетельствует также тот факт, что в исследованных нами выборках населения локального региона Барабинской лесостепи мы обнаружили разнообразие линий A10, эквивалентное их суммарному разнообразию во всех современных популяциях, населяющих обширный ареал этой гаплогруппы.

Таким образом, гаплогруппа A10 демонстрирует все признаки, ожидаемые для автохтонного компонента коренного населения Западной Сибири. С большой вероятностью территория Западной Сибири является местом ее возникновения и/или длительной эволюции, и диверсификации. Таким образом, гаплогруппа A10 является генетическим маркером древней автохтонной популяции, внесшей вклад в формирование специфичности коренного населения Западной Сибири, независимый от последующих процессов смешения в регионе пришлых генетически контрастных групп европеоидов и монголоидов.

Большая выборка исследованного древнего населения Барабинской лесостепи периода неолита и раннего металла, а также хорошая изученность генофонда мтДНК последующих периодов эпохи бронзы на данной территории позволяет использовать полученные палеогенетические результаты как сравнительную базу для реконструкции формирования генофонда мтДНК населения соседних регионов.

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

В отличие от западносибирской лесостепи, которая локализуется в зоне контакта генетически контрастных групп населения Евразии, Прибайкалье входит в зону доминирования восточно-евразийского влияния как в отношении материальной культуры древнего населения, так и в отношении генетического состава коренных популяций (Окладников, 1950; 1955; Алексеев, 1961; Derenko *et al.*, 2003; 2007; Starikovskaya *et al.*, 2005). Одним из основных отличий серии исследованных образцов мтДНК населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы 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). Отсутствие в исследованной нами серии западно-евразийского компонента позволяет заключить, что зона распространения популяций со смешанной структурой генофонда мтДНК, охватывающая в пределах Северной Евразии Западную Сибирь и сопредельные регионы, не распространялась на восток до Прибайкалья. По-видимому, ее восточная граница в эпоху позднего неолита и ранней бронзы располагалась между реками Обь и Енисей. Следует подчеркнуть, что под смешанной структурой генофонда мтДНК мы подразумеваем присутствие, наряду с восточно-евразийским, хорошо выраженного (не спорадического) западно-евразийского компонента, свидетельствующего, что смешение генетических

линий западного и восточного происхождения являлось одним из основных механизмов формирования состава населения. Очевидно, что основной вклад в состав населения Прибайкалья внесли восточно-евразийские популяции. Вместе с тем имеющиеся палеогенетические данные не позволяют отрицать наличия спорадических западно-евразийских компонентов в генофонде древнего населения рассматриваемого региона. В частности, в работе Mooder с соавторами (2006) было показано, что, наряду с доминирующими восточно-евразийскими линиями мтДНК, в генофонде населения Прибайкалья эпохи неолита присутствовали отдельные варианты гаплогруппы U5a. Их отсутствие в нашей выборке свидетельствует, что западно-евразийский 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. Обнаружение вариантов гаплогруппы U у двух представителей верхнепалеолитического населения Прибайкалья (Raghavan *et al.*, 2014) свидетельствует, что ее присутствие в генофонде популяций региона могло быть отголоском древних событий заселения Северо-Западной Евразии анатомически современными людьми в палеолите. Этот реликтовый признак в генофонде населения Байкальского региона, по-видимому, выражен крайне слабо уже в эпоху неолита в силу доминирования восточного влияния при формировании популяций в голоцене. Очевидно, что процесс редкого спорадического проникновения населения из западных областей Евразии в Восточную Сибирь не являлся ключевым механизмом в формировании популяций региона. Кроме того, варианты гаплогруппы U, обнаруженные в генофонде мтДНК представителей верхнепалеолитического населения Восточной Сибири (Raghavan *et al.*, 2014) и популяции эпохи неолита (Mooder *et al.*, 2006) могут иметь независимое происхождение в результате разновременных генетических контактов с популяциями Западной Евразии.

Состав восточно-евразийского компонента генофонда древнего населения Прибайкалья имеет ряд интересных особенностей, которые хорошо проявляются при сравнительном анализе с рассмотренным ранее населением западносибирской лесостепи.

Прежде всего, 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 Барабинского населения, в серии из Прибайкалья присутствуют гаплогруппы G2a и F1b.

Анализ филогеографии выявленных линий мтДНК с использованием данных по современным популяциям Евразии свидетельствует, что они наиболее характерны для генофонда 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, структура генофонда мтДНК Байкальского региона сформировалась на автохтонной основе при взаимодействии с генетически родственными популяциями сопредельных территорий Центральной Азии.

С предположением о формировании состава населения на автохтонной основе согласуется локализация в Центральной Азии (включая юг Восточной Сибири) вторичных очагов диверсификации некоторых восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК (Derenko *et al.*, 2010). В частности, на территории юга Сибири и прилегающих районов Центральной Азии могла происходить диверсификация гаплогруппы D. Об этом, в частности, свидетельствует высокая частота и разнообразие ее вариантов в генофонде мтДНК современных этнических групп Байкальского региона. Полученные нами данные о диверсифицированном состоянии гаплогруппы D в генофонде населения Прибайкалья в эпоху позднего неолита и ранней бронзы также согласуется с данной гипотезой.

Низкое, по сравнению с современными популяциями региона, разнообразие вариантов гаплогруппы C, зафиксированное нами для населения неолита и ранней бронзы Прибайкалья (как в работе Mooder с соавторами (2006)), по-

видимому, связано с расположением очагов диверсификации этой гаплогруппы за пределами Байкальского региона.

Как уже было отмечено выше, анализ имеющихся палеогенетических данных свидетельствует, что варианты гаплогруппы Z в период неолита и эпоху бронзы характеризовались более широким распространением в Северной Евразии по сравнению с современными популяциями (Molodin *et al.*, 2012). Особенно интересным является 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.

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 4).

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

В отличие от Барабинской лесостепи и Прибайкалья, для которых нами были исследованы наиболее ранние группы населения, имеющие автохтонное происхождение, наиболее древним населением Алтае-Саянской горной страны, доступным для палеогенетического исследования, являются носители афанасьевской культуры. Эта группа древнего населения, по мнению большинства исследователей, является пришлой для данного региона. Большинство сторонников миграционной гипотезы предполагает, что источником их миграции является территория современной Восточной Европы (Вадецкая, 1979; Кирюшин, 1991; Солодовников, 2003). Но и в этом случае остается открытым вопрос о наличии и степени выраженности вклада автохтонного населения региона в генофонд афанасьевцев в период их пребывания на территории Алтае-Саянской горной страны, продолжавшийся более тысячелетия. Следует отметить наличие также других гипотез происхождения афанасьевского населения, не связанным с миграционным влиянием с Запада (Molodin, 2001; Молодин, 2002; Чикишева, 2010).

Небольшой объем выборки палеоантропологических образцов, доступных для исследования, априори не позволяет нам зафиксировать все компоненты, составляющие основу генофонда мтДНК населения афанасьевской культуры. В связи с этим, дальнейшее обсуждение и выводы строятся нами исключительно на установленных в нашей работе фактах присутствия тех или иных компонентов

генофонда мтДНК и, отчасти, несет предварительный характер. Небольшой размер выборки не позволяет точно интерпретировать результаты сравнения населения афанасьевской популяции с древними и современными популяциями Евразии методом многомерного шкалирования (Рисунок 4).

Как и в случае рассмотренного выше древнего населения лесостепной зоны Западной Сибири, серия образцов от афанасьевского населения включает как западно-евразийские, так и восточно-евразийские компоненты, т.е. демонстрирует смешанную структуру. Но, в отличие от Барабинского населения, в генофонде которого наблюдалось пропорциональное присутствие западных и восточных вариантов мтДНК (а тем более, от Прибайкальского населения, где восточные варианты абсолютно доминировали), в исследованной серии образцов мтДНК афанасьевцев преобладали западно-евразийские гаплогруппы (K, W, J и H).

Даже с учетом небольшой численности исследованной выборки, очевидное доминирование западно-евразийских гаплогрупп свидетельствует о западном векторе связей афанасьевского населения. Примечательно, что состав западно-евразийского компонента афанасьевской серии резко контрастирует с популяциями западносибирского лесостепного пояса: выявленные линии гаплогрупп J, W и K (а также, предположительно, линия гаплогруппы H) полностью отсутствовали в выборке из Барабинской лесостепи, не смотря на высокую репрезентативность последней. Напротив, варианты гаплогрупп U5a, U4 и U2e, составлявшие основу западно-евразийской части генофонда мтДНК не только западносибирского лесостепного населения, но и групп охотников-собирателей других регионов Северо-Западной Евразии, не были выявлены в афанасьевской серии. Безусловно, мы не можем исключить их обнаружения при расширении выборки афанасьевских палеоантропологических образцов. Однако уже по имеющимся данным очевидно, что население афанасьевской культуры не относится к числу древних популяций Евразии, в западно-евразийском компоненте генофонда мтДНК которых доминировали варианты гаплогруппы U.

Существенное отличие в составе западно-евразийского компонента генофонда мтДНК афанасьевского населения и древней популяции Барабинской лесостепи позволяет предполагать разные источники и механизмы появления носителей западно-евразийских вариантов мтДНК на этих территориях. С этим выводом хорошо согласуются археологические данные, свидетельствующие, что в отличие от рассмотренных ранее групп охотников-собирателей, население афанасьевской культуры представляло собой первых в Южной Сибири носителей навыков производящего типа хозяйства. В частности, основу хозяйства афанасьевского населения составляло животноводство.

Резкое отличие в составе западно-евразийских компонентов генофонда мтДНК афанасьевской популяции и древнего населения Барабинской лесостепи свидетельствует, что вероятная миграция предшественников афанасьевского населения из более западных областей Евразии проходила южнее южнотаежной и лесостепной зоны Западной Сибири, по всей видимости, 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). Отметим, что по данным, полученным ранее в нашей лаборатории, первое появление гаплогрупп J, K и W в генофонде мтДНК населения Барабинской лесостепи зафиксировано только в I тыс. до н.э., и было связано с масштабным проникновением в лесостепную зону Западной Сибири популяций из более южных регионов – современного Казахстана и даже Средней Азии (Пилипенко и др., 2008, 2009).

Учитывая небольшой размер исследованной серии образцов мтДНК, вопросы о географической локализации источника западно-евразийского генетического компонента афанасьевцев, а также хронологии и конкретных путях его миграции на территорию Южной Сибири следует оставить открытым до накопления репрезентативных палеогенетических данных. Тем не менее, уже

сейчас можно утверждать, что в генофонде мтДНК афанасьевцев Алтае-Саянской горной страны присутствовал пришлый западно-евразийский компонент, который имел другое происхождение, по сравнению с западно-евразийским компонентом охотников-собирателей лесостепной зоны Западной Сибири.

Учитывая рассмотренные характеристики западно-евразийского кластера генофонда мтДНК афанасьевского населения (вероятное происхождение из западных регионов Евразии, отсутствие признаков автохтонной эволюции западно-евразийских компонентов на рассматриваемой территории), поиск признаков влияния автохтонных южно-сибирских популяций на генофонд мтДНК афанасьевцев может быть связан с анализом восточно-евразийского компонента генофонда мтДНК. Необходимо отметить, что эта задача существенно осложняется из-за отсутствия достаточного количества пригодных для палеогенетического исследования палеоантропологических материалов от представителей населения Алтае-Саянской горной страны периода позднего неолита, предшествующего населению афанасьевской культуры. Единственный исследованный до настоящего времени образец мтДНК (из памятника Пещера Каминная, Горный Алтай) продемонстрировал принадлежность к восточно-евразийской гаплогруппе А4, что говорит о центрально-азиатском векторе связей (Пилипенко и др., 2011).

Единственный в афанасьевской серии вариант мтДНК, относящийся к восточно-евразийскому кластеру относится к гаплогруппе А10. Как было обосновано выше (см. раздел 4.2.1), этот кластер мтДНК является автохтонным 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 А10 в генофонде мтДНК афанасьевского населения отличается от рассмотренных выше западно-евразийских гаплогрупп. Наиболее вероятно, что присутствие гаплогруппы А10 в генофонде афанасьевцев маркирует вклад

автохтонного населения Южной Сибири в генофонд рассматриваемой популяции.

Таким образом, уже на данном этапе исследования можно предполагать два основных источника формирования генетического состава афанасьевского населения Алтае-Саянской Горной страны – доминирующий пришлый, имеющий западное происхождение и менее выраженный «автохтонный», появление которого могло быть обусловлено генетическими контактами мигрантов с аборигенным населением южных районов Сибири.

4.5. 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.)

Одной из особенностей погребальной практики населения усть-тартасской культуры Барабинской лесостепи является сооружение коллективных захоронений (см. Приложение 3) с численностью погребенных от 2 до 14 человек. Индивиды в коллективных погребениях различаются по полу и возрасту. Погребение в одной могиле людей, связанных близким родством - одно из наиболее вероятных объяснений этого феномена. Другой причиной такого захоронения может быть погребение группы людей, умерших одновременно в результате болезни или других обстоятельств. В этом случае менее вероятно близкое родство погребенных индивидов. Определение родственных связей между погребенными посредством применения молекулярно-генетических методов может быть полезным для уточнения мотивов бытования этой погребальной обрядности в среде усть-тартасского населения. В исследуемой выборке нами были выявлены 5 пар индивидов, несущих одинаковый гаплотип мтДНК и попарно погребенных в одном коллективном захоронении. Необходимо отметить, что гаплотипы данных пар несут уникальные и редкие структурные варианты мтДНК, не встреченные более в исследованной выборке, что также свидетельствует в пользу вероятного близкого родства данных индивидов по

материнской линии. Для уточнения степени родства представителей усть-тартаасского населения из коллективных погребений, помимо установления структуры мтДНК, был проведен анализ статуса высоко варьируемых маркеров, позволяющих оценить степень близкого родства индивидов – аутосомных STR-локусов аутосом.

Исходя из результатов полученных профилей STR-локусов, были выявлены случаи близкородственных связей в исследованных коллективных погребениях – индивидов, погребенных как в одном захоронении, так и в разных комплексах одного могильника. В связи с этим, можно предположить, что близкое родство играло роль при захоронение умерших вместе в коллективное погребение, хотя и не являлось, по всей видимости, единственной причиной. Существуют определенные сложности в использовании аутосомных STR-профилей для окончательного решения поставленной задачи: во-первых, крайне трудно ожидать получение полных профилей STR-локусов, во-вторых, с помощью данных STR-систем достаточно трудно установить все варианты степени родства. На данном уровне развития палеогенетики эффективно STR-системы можно использовать только на простых моделях определения родства (прямое родство). На более сложных моделях с разной степенью родства они оказываются гораздо менее информативными.

Помимо установления мотивов совершения коллективных погребений, полученные профили STR-локусов сыграли большую роль в верификации палеогенетических данных, подтвердив аутентичность выделенной древней ДНК. Совпадение пола, определенного с помощью молекулярно-генетических методов с полом, установленным в результате изучения антропологами морфологии древних останков, также является косвенным фактором, верифицирующим полученные данные, как по ядерной, так и по митохондриальной ДНК.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По существующим представлениям на западной и восточной периферии Евразии с момента заселения его анатомически современным человеком и в последующие периоды дифференциации его популяций сформировались антропологически и генетически контрастные группы населения: на западе – европеоиды, на востоке – монголоиды. На уровне гаплогрупп мтДНК это отражается в существовании западно-евразийского и восточно-евразийского кластеров мтДНК, характерных для генофондов соответствующих регионов Евразии. По всей видимости, взаимодействие западных и восточных компонентов генофонда мтДНК происходило длительный период (задолго до существования изучаемых в данной работе групп древнего населения юга Сибири). Реконструкция процессов формирования генофонда населения (особенно ранних этапов) в зоне контакта антропологически и генетически контрастных групп остается сложной и актуальной проблемой. Территории Западной Сибири и Алтае-Саянской горной страны располагаются в описанной выше контактной зоне, в то время как Прибайкалье находится в традиционной зоне проживания монголоидного населения. Полученные нами результаты подтверждают изложенные выше представления. Так, для населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы удалось зафиксировать в генофонде резкое доминирование восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК. 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 (хотя некоторые палеогенетические данные свидетельствуют, что в предшествующие эпохи происходило как минимум спорадическое проникновение носителей

западно-евразийских вариантов мтДНК на юг Восточной Сибири (Raghavan *et al.*, 2014). Таким образом, исследованная группа удобна для реконструкции механизмов формирования генофонда мтДНК популяций, имеющих восточно-евразийское происхождение. Результаты анализа генофонда мтДНК древней популяции Прибайкалья отражают процессы формирования генетического состава населения юга Восточной Сибири преимущественно на автохтонной основе с наличием вторичных очагов диверсификации некоторых восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК и взаимодействием с генетически родственными группами более южных районов Центральной Азии.

Изученные в работе группы древнего населения лесостепной зоны Западной Сибири и Алтае-Саянской горной страны отражают процессы формирования смешанного состава генофонда мтДНК, на которые заметное влияние оказывало взаимодействие генетически контрастных популяций. При этом этногенетические процессы, протекавшие в этих двух регионах, демонстрируют отличия.

Барабинская лесостепь являлась территорией, состав генофонда мтДНК которой был смешанным (имел существенные общие черты с генофондами населения как западных, так и восточных регионов). Различные особенности структуры генофонда мтДНК отражают как общие этапы происхождения населения обширных регионов Северной Евразии, так и диверсификацию населения с формированием локальных особенностей. Такая черта, как доминирование линий гаплогрупп U2e, U4 и U5 в западно-евразийском компоненте генофонда мтДНК, отражает общность происхождения охотников-собирателей всей Северо-Западной Евразии и, по-видимому, является следствием процессов первоначального заселения этого региона анатомически современными людьми. Таким образом, территория Западной Сибири была вовлечена в глобальные процессы расселения человека по Евразии и раннего контакта древних генетически контрастных групп.

Наличие общих характеристик генофонда мтДНК древнего населения на более ограниченной (но все же очень обширной) территории от лесной и лесостепной зоны Восточной Европы до Барабинской лесостепи как в западно-евразийском, так и в восточно-евразийском компоненте (большое разнообразие U2e, U5a и Z, отсутствие разнообразия C и D, а также само 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 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 этой относительно независимой эволюции сформировались автохтонные особенности населения определенных регионов, включая эволюцию специфических кластеров мтДНК (A10). Этот 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. В результате этого, для сходных палеоантропологических материалов с регионов Западной Сибири и Северо-Восточной Европы (Sarkissian *et al.*, 2013), отстоящих друг от друга на несколько тысяч километров, мы фиксируем, в том числе, и близкий состав генофонда мтДНК. Впоследствии генетический состав населения приобретал свои локальные особенности в различных районах обширного ареала, как в результате разнонаправленной эволюции популяций, так и вследствие различных векторов генетических связей.

Анализ полученных нами палеогенетических данных вместе с информацией о составе генофонда мтДНК населения последующих периодов эпохи бронзы и

современных коренных популяций позволяет утверждать, что достаточно ранние процессы расселения древних популяций человека и их автохтонного развития внесли существенный вклад в формирование генетического состава населения лесостепного пояса Западной Сибири и Байкальского региона. Этот вклад сохранил высокое значение вплоть до формирования современных популяций регионов.

На территории Алтае-Саянской горной страны более важную роль в формировании структуры генофонда населения играли миграционные события, начавшиеся, по-видимому, в период ранней бронзы и продолжавшиеся в более позднее время. В результате, интенсивные процессы взаимодействия генетически гетерогенных популяций определили картину разнообразия линий в генофондах мтДНК современного населения региона.

Процессы, происходившие в отдаленные эпохи, такие как неолит и ранняя бронза, сложно ассоциировать с этапами ранней истории конкретных групп современных этносов. Однако, учитывая имеющиеся представления о локализации ранних очагов этногенетических процессов на юге Сибири, можно предполагать, что исследованные нами процессы формирования состава генофонда мтДНК населения Барабинской лесостепи периода неолита и ранней бронзы имеют отношение к процессам формирования протоугорского субстрата (предкового для народов уральской языковой семьи). Формирование генофонда популяций Прибайкалья периода неолита и ранней бронзы ассоциируется с ранними этапами этногенеза монголоязычных и отчасти тюркоязычных племен юга Восточной Сибири, а древнего населения Алтае-Саянской горной страны – с формированием некоторых черт западно-евразийского компонента генофонда современных тюркоязычных народов как Алтая, так и других территорий, включая Западную Сибирь.

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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.П. География человеческих рас. – М.: Мысль, 1974. – 351 с.
2. Алексеев В.П. Антропологические типы Южной Сибири (Саяно-Алтайское нагорье) в эпоху неолита и бронзы // Вопросы истории Сибири и Дальнего Востока. - Новосибирск: СО АН СССР, 1961, стр. 377-385.
3. Алексеев В.П. Палеоантропология Алтае-Саянского нагорья эпохи неолита и бронзы // Антропологический сборник. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – Вып. 3. – С. 107–206.
4. Багашев А.Н. Антропологические общности: их систематика и особенности расообразовательных процессов // Очерки культурогенеза народов Западной Сибири. - Т. 4: Расогенез коренного населения. – Томск: Изд-во ТГУ, 1998. - С. 303-327.
5. Бермишева, М., Тамбетс, К., Виллемс, Р., Хуснутдинова, Э. Разнообразие гаплогрупп митохондриальной ДНК у народов Волго-Уральского региона России // Молекуляр. биология. – 2002. – Т. 36. - № 6. – С. 990-1001.
6. Бермишева М.А., Кутуев И.А., Коршунова Т.Ю., Дубова Н.А., Виллемс Р., Хуснутдинова Э.К. Филогеографический анализ мтДНК ногайцев: высокий уровень смешения материнских линий из Восточной и западной Евразии // Молекуляр. Биология. – 2004. – Т. 38. – С.617-624.
7. Бунак В.В. Человеческие расы и пути их образования // Сов. этнография. – М.: Изд-во АН СССР. – 1956. – № 4. – С. 86-105.
8. Вадецкая Э.Б. Гипотеза происхождения афанасьевской культуры // Особенности естественно-географической среды и исторические процессы в Сибири. - Томск: Изд-во ТГУ, 1979. - С. 98-100.
9. Вадецкая Э.Б. Археологические памятники в степях Среднего Енисея. - Л.: Наука, 1986. - С. 15-27.

10. Герасимов М.М. Палеолитическая стоянка Мальта (раскопки 1956— 1957 гг.) // Сов. Этнография. – М.: Изд-во АН СССР. – 1958. - № 3.
11. Грушин С.П. Культура населения эпохи ранней бронзы лесостепного Приобья: Автореф. дис. ... канд. ист. наук. - Барнаул, 2002. – 24 с.
12. Грязнов М.П. Афанасьевская культурана Енисее. - Спб.: Изд-во РАН. ИИМК- Библиогр., 1999. — 136 с.
13. Губина М.А., Осипова Л.П., Виллемс Р. Анализ материнского генофонда по полиморфизму митохондриальной ДНК в популяциях хантов и коми Шурышкарского района ЯНАО // Коренное население Шурышкарского района Ямало-Ненецкого автономного округа: демографические, генетические и медицинские аспекты. – Новосибирск, 2005. - С. 105-117.
14. Дебец Г.Ф. Палеоантропология СССР. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 391 с.
15. Дебец Г.Ф. Заселение Южной и Передней Азии по данным антропологии // Происхождение человека и древнее расселение человечества. - М.; Л., 1951. - Т. 16. - С. 355–370.
16. Дебец Г. Ф. О принципах классификации человеческих рас. — Сов. этнография. – М.: Изд-во АН СССР. – 1956. - № 4. С. 129—142.
17. Дербенева О.А., Стариковская Е.Б., Володько Н.В. и др. Изменчивость митохондриальной ДНК у кетов и нганасан в связи с первоначальным заселением Северной Евразии // Генетика. – 2002. – Т. 38. - №. 11. – С. 1554-1560.
18. Деревянко А. П., Молодин В. И., Савинов Д. Г. Афанасьевская культура // Древние культуры Бертекской долины (Горный Алтай, плоскогорье Укок). - Новосибирск, 1994. - С. 130-135.
19. Деревянко А.П., Шуньков М.В. Раннепалеолитическая стоянка Карама на Алтае: первые результаты исследований // Археология, этнография и антропология Евразии. - 2005. - № 3 (23). - С. 52–69.

20. Деревянко А.П. Верхний палеолит в Африке и Евразии и формирование человека современного анатомического типа. - Новосибирск, 2011. - 560 с.
21. Дремов В.А. История антропологических исследований в Западной Сибири (XIX — начало XX в.) // Вопросы этнокультурной истории Сибири. - Томск, 1980. - С. 128-150.
22. Дремов В.А. Население Верхнего Приобья в эпоху бронзы (антропологический очерк). – Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 1997. – 261 с.
23. Зубов А.А., Гохман И.И. Некоторые одонтологические данные по верхнепалеолитической стоянке Мальта // Вестник антропологии. - 2003. - № 10. - С. 14-23.
24. Есин Ю.Н. К вопросу о происхождении окуневской культуры // Вопросы археологии Сибири и Дальнего Востока. - Мат. XXXV РАЭСК. - Кемерово: «Кузбассвуиздат», 1995. - С. 58-60.
25. Кирюшин Ю.Ф. Энеолит, ранняя и развитая бронза Верхнего и Среднего Приобья: Автореф. дис. ... док. ист. наук. - Новосибирск: Изд-во ИИФиФ, 1986. - 35 с.
26. Кирюшин Ю.Ф. Проблемы хронологии памятников энеолита и бронзы Южной Сибири // Проблемы хронологии и периодизации археологических памятников Южной Сибири. - Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 1991. С. 43–47.
27. Кирюшин Ю.Ф., Кунгуров А.Л., Степанова Н.Ф. Археология Нижнетыткескенской-1 пещеры. - Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 1995. - 150 с.
28. Кирюшин Ю.Ф. Энеолит и ранняя бронза юга Западной Сибири. -Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2002а. - 294 с.
29. Кирюшин Ю.Ф. Этнокультурная ситуация в Верхнем Приобье в эпоху энеолита и ранней бронзы // Северная Евразия в эпоху бронзы: пространство, время, культура. - Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2002б. - С. 51-53.

30. Кунгурова Н.Ю., Чикишева Т.А. Результаты исследования неолитического могильника Солонцы-5 на р. Бия // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. - Т. 8. - Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2002. - С. 121–129.
31. Кунгурова, Н.Ю. Могильник Солонцы-5. Культура погребенных неолита Алтая. – Барнаул, 2005. – 128 с.
32. Кубарев В.Д. Мифы и ритуалы, запечатленные в петроглифах Алтая // Археология, этнография и антропология Евразии. - 2006. - № 3. - С. 41–54.
33. Лазаретов И.П. К вопросу о компонентном составе окуневской культуры // Палеодемография и миграционные процессы в Западной Сибири в древности и средневековье. - Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1994. - С. 52-53.
34. Мамонова Н.Н., Сулержицкий Л.Д. Опыт датирования по С14 погребений Прибайкалья эпохи голоцена // Советская археология. – 1989. – №1. – С. 19-32.
35. Малярчук Б.А. Дифференциация митохондриальной гаплогруппы U4 у населения Восточной Европы, Урала и Западной Сибири: к проблеме генетической истории уральских народов // Генетика. – 2004. – Т. 40. - №. 11. – С. 1549-1556.
36. Маркин С.В. Неолитическое погребение Северо-Западного Алтая // Археология, этнография и антропология Евразии. - 2000. - № 2 (2). - С. 53–64.
37. Марченко Ж.В. Радиоуглеродная хронология археологических памятников эпохи неолита и раннего металла Барабинской лесостепи // Роль естественно-научных методов в археологических исследованиях: Сборник научных трудов / отв. ред. Ю Ф. Кирюшин, А.А. Тишкин. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2009. – С. 140-143.
38. Молодин В.И. Бараба в древности: Автореф. дис. ... док. ист. наук. Новосибирск, 1983. – 36 с.
39. Молодин В.И. Бараба в эпоху бронзы. – Новосибирск: Наука, 1985.

40. Молодин В.И. Бронзовый век Южной Сибири современное состояние проблемы // Проблемы изучения истории и культура Алтая и сопредельных территорий. - Горно-Алтайск: Изд-во ГАНИИИЯЛ, 1992. -С. 25-33.
41. Молодин В.И., Алкин С.В. Могильник Гумугоу (Синьцзян) в контексте афанасьевской проблемы // Гуманитарные исследования: итоги последних лет. – Новосибирск: Изд-во НИИ мат.-информ. основ обучения Новосиб. гос. ун-та, 1997. – С. 35–38.
42. Молодин В.А. Современное состояние проблемы бронзового века Горного Алтая // Культурно-генетические процессы в Западной Сибири. - Томск: Изд-во Том. ун-та, 1993. С. 39-41.
43. Молодин В.И., Новиков А.В. Археологические памятники Венгеровского района Новосибирской области. – Новосибирск: Изд-во НПЦ при администрации НСО, 1998. – 138 с.
44. Молодин В.И., Новиков А.В., Чикишева Т.А. Неолитический могильник Корчуган на Средней Таре // Проблемы неолита-энеолита юга Западной Сибири. - Кемерово, 1999. - С. 66-98.
45. Молодин, В.И. Памятник Сопка-2 на реке Оми (культурно-хронологический анализ погребальных комплексов эпохи неолита и раннего металла) – Новосибирск: Издательство Института археологии и этнографии СО РАН, 2001. – Т. 1. – 128 с.
46. Молодин В.И. Горный Алтай в эпоху бронзы // История Республики Алтай. - Т.1.: Древность и средневековье. - Горно-Алтайск: Изд-во Ин-та алтаистики, 2002. - С. 97-142.
47. Молодин В.И., Парцингер Г. Гришин А.Е., Пиецонка Х., Новикова О.И., Чемякина М.А., Марченко Ж.В., Гаркуша Ю.Н., Шатов А.Г. Исследование могильника бронзового века Тартас-1 // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. - Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, - 2004. - Т. X. ч. I. - С. 358-364.

48. Молодин В.И., Чемякина М.А., Позднякова О.А., Степаненко Д.В. Новый могильник усть-тартасской культуры в Барабе (результаты археолого-геофизических исследований) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. - Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии СО РАН, 2008. - Т. XIV. - С. 213-218.
49. Молодин В.И., Ромащенко А.Г., Пилипенко А.С. Археология и палеогенетика. Некоторый опыт и перспективы мультидисциплинарных исследований // Роль естественно-научных методов в археологических исследованиях: Сборник научных трудов / отв. ред. Ю.Ф. Кирюшин, А.А. Тишкин. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2009. – С. 228-232.
50. 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 // Мультидисциплинарные исследования населения Барабинской лесостепи V - I тыс. до н.э.: археологический, палеогенетический и антропологический аспекты. – Новосибирск, 2013. – С. 1-200.
51. Наумова О.Ю., Рычков С.Ю., Морозова И.Ю. и др. Разнообразие митохондриальной ДНК у тоболо-иртышских сибирских татар. // Генетика. – 2008. – Т. 44. - № 2. – С. 257-268.
52. Окладников А. П. Палеолитические жилища в Бурети (по раскопкам 1936—1940 гг.) // Краткие сообщения Института истории материальной культуры. – 1941. - Вып. 10. – С. 16—31.
53. Окладников А.П. Неолит и бронзовый век Прибайкалья: Историко-археологическое исследование. Ч. I и II. Материалы и исследования по археологии СССР. - №18. - М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. - 412 с.
54. Окладников А.П. Неолит и бронзовый век Прибайкалья: Глазковское время. Ч. III. Материалы и исследования по археологии СССР. - №43. - М., Л.: Изд-во АН СССР, 1955. - 374 с.

55. Орлова Л.А. Радиоуглеродное датирование археологических памятников Сибири и Дальнего Востока // Методы естественных наук в археологических реконструкциях. - Новосибирск, 1995. - Ч. II. - С. 207-232.
56. Пилипенко А.С., Ромащенко А.Г., Молодин В.И. и др. Особенности захоронения младенцев в жилищах городища Чича-I Барабинской лесостепи по данным анализа структуры ДНК // Археология, этнография и антропология Евразии. - 2008.- № 2. - С. 57–67.
57. Пилипенко А.С., Ромащенко А.Г., Молодин В.И., Куликов И.В., Кобзев В.Ф. Поздняков Д.В., Новикова О.И. Особенности структуры генофонда митохондриальной ДНК населения городища Чича-1 // Чича – городище переходного от бронзы к железу времени в Барабинской лесостепи. - Т.3. - Новосибирск-Берлин, 2009. - С. 108-127.
58. Пилипенко А.С. Реконструкция процессов формирования населения Барабы эпохи бронзы методами анализа вариабельности мтДНК. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Новосибирск, 2010. - 16 с.
59. Пилипенко А.С., Молодин В.И., Ромащенко А.Г. Митохондриальная ДНК женщины из пещеры Каминная (Горный Алтай) эпохи позднего неолита // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011 – Т. 15. - № 4. – С. 633–643.
60. Полосьмак Н.В., Чикишева Т.А., Балужева Е.Н. Неолитические могильники Северной Барабы. - Новосибирск, 1989. - 104 с.
61. Семенов В.А. Древнейшая миграция индоевропейцев на восток // Петербург. археол. вестн. – 1993. – № 4. – С. 25–30.
62. Семенов В.А. Окуневские памятники Тувы и Минусинской котловины (сравнительная характеристика и хронология) // Окуневский сборник. Культура. Искусство. Антропология. - СПб.: ПетроРИФ, 1997. - С. 152-160.
63. Степанова Н.Ф. Памятники эпохи бронзы Горного Алтая // Древности Алтая. - № 6. - 2001. - С. 54-62.

64. Солодовников К.Н. Материалы к антропологии афанасьевской культуры // Древности Алтая. - 2003. - № 10. - С. 3–28.
65. Федорова С.А., Бермишева М.А., Виллемс Р., Максимова Н.Р., Хуснутдинова Э.К. Анализ линий митохондриальной ДНК в популяции якутов // Молекуляр. биология. – 2003. – Т. 37. – С. 643-653.
66. Фрибус А.В. Происхождение афанасьевской культуры: Автореф. дис. ... канд. ист. наук. - Кемерово, 1998. - 26 с.
67. Фрибус А.В. Погребальный обряд и относительная хронология афанасьевских памятников Алтая // Первобытная археология: Человек и искусство. – Новосибирск, 2002. - С. 147-150.
68. Ханаева Т.А., Суслова М.Ю., Земская Т.И., Молодин В. И., Пилипенко А.С., Парцингер Г. Разнообразие микроорганизмов в образцах из археологических комплексов пазырыкской культуры (IV–III века до н.э.) северо-западной Монголии // Микробиология. – 2013. – Т. 8. - № 1. – С. 42-51.
69. Хлобыстина М.Д. Древнейшие могильники Горного Алтая // Советская археология. – 1975. - № 1. - С. 17-34.
70. Хлобыстина М.Д. Древнейшие могильники Горного Алтая // Советская археология. – 1975. - № 1. - С 17-33.
71. Цыб С.В. Афанасьевская культура: Автореф. дис. ... канд. ист. наук. – Кемерово, 1984. – 19 с.
72. Цыбиктаров А.Д. Могильники афанасьевского типа Монголии и Тувы: Вопросы культурной принадлежности и датировки // Центральная Азия и Прибайкалье в древности. - Улан-Удэ; Чита, 2002. - С. 42-52.
73. Чикишева Т.А. Динамика антропологической дифференциации населения юга Западной Сибири в эпохи неолита–раннего железного века: Автореф. дис. ... док. ист. наук. - Новосибирск: Ин-т археологии и этнографии СО РАН, 2010. - 50 с.

74. Чикишева Т.А. Динамика антропологической дифференциации населения юга Западной Сибири в эпохи неолита - раннего железа. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2012. – 468 с.
75. Шер Я.А. О соотношении между афанасьевской и окуневской культурами // Проблемы хронологии и периодизации археологических памятников Южной Сибири. - Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 1991. - С. 53-55.
76. Adachi N., Shinoda K., Umetsu K., Matsumura H. Mitochondrial DNA Analysis of jomon skeletons from the Funadomari site, Hokkaido, and its implication for the origins of Native American // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2009. – V. 138. – P. 255–265.
77. Adcock G.J., Dennis E.S., Easteal S. et al. Mitochondrial DNA sequences in ancient Australians: implications for modern human origins // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2001. – V. 98. – N. 2. – P. 537-542.
78. Adler C.J., Haak W., Donlon D., Cooper A. Survival and recovery of DNA from ancient teeth and bones // *J. Archaeol. Sci.* – 2010. – V. 38. – P. 956-964.
79. Alzualde A., Izagirre N., Alonso S., Alonso A., Albarran C., Azkarate A., de la Rua C. Insights into the “isolation” of the Basques: mtDNA lineages from the historical site of Aldaieta (6th–7th centuries AD) // *Am. J. Phys. Anthropol.* - 2006. – V. 130. – P. 394-404.
80. Anderson S., Bankier A.T., Barrel B.G. et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome // *Nature.* – 1981. – V. 290. – N. 5805. - P. 457-465.
81. Andrews R. M., Kubacka I., Chinnery P. F., Lightowlers R. N., Turnbull D. M., Howell N. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA // *Nat. Genet.* - 1999. - V. 23. - P. 147.
82. Arnold L.J., Demuro M., Pares J.M., Arsuaga J.L., Aranburu A., Bermudez de Castro J.M., Carbonell E. Luminescence dating and palaeomagnetic age constraint on hominins from Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain // *J. Hum. Evol.* – 2014. – V. 67. – P. 85-107.

83. Arroyo-Pardo E., Ocana M.A., Arroyo J.J., Perez-Perez A., Turbon D., Tranco G., Rodriguez-Albarran M.S., Casas J.D., Robledo B., Bandres R. HPLC and UV-spectrophotometry examination of aDNA and PCR inhibitors in old human remains // *Ancient Biomol.* – 2002. – V. 4. – P. 33–41.
84. Austin J. J., Ross A. J., Smith A. B., Fortey R. A., Thomas R. H. Problems of reproducibility - does geologically ancient DNA survive in amber-preserved insects? // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1997a. – V. 264. - P 467–474.
85. Austin J. J., Smith A. B., Thomas R. H. Palaeontology in a molecular world: the search for authentic ancient DNA // *Trends Ecol. Evol.* – 1997b. - V 12. - P. 303–306.
86. Avise J. C., Giblin-Davidson G., Laerm J. et al. Mitochondrial DNA clones and matriarchal phylogeny within and among geographic populations of the pocket gopher, *Geomys pinetis* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1979. – V. 76. – N 12. – P. 6694-6698.
87. Bada J.L., Wang X.S., Hamilton H. Preservation of key biomolecules in the fossil record: current knowledge and future challenges // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* – 1999. – V. 354. – P. 77–87.
88. E. Bannfy. The 6th Millenium BC Boundary in Western Treansdanubia and its Role in the Central European Neolithic Transition (The Szentgyörgyvölgy-Pityerdomb Settlement) // *Archeological Institute of the Hungarian Academy of Science, Budapest, Hungary, 2004*
89. Ballard J.W.O., Whitlock M.C. The incomplete natural history of mitochondria // *Mol. Ecol.* – 2004. – V. 13. – P. 723-744.
90. Bandelt H.J., Forster P., Sykes B.C., Richards M.B. Mitochondrial portraits of human populations using median networks // *Genetics.* – 1995. – V. 141. – N. 2. – P. 743-753.
91. Bandelt H.-J., Herrnstadt C., Yao Y.-G. et al. Identification of Native American founder mtDNAs through the analysis of complete mtDNA sequences: some caveats // *Ann. Hum. Genet.* - 2003. - V. 67. - Pt. 3. - P. 512-524.

92. Barnes I., Matheus P., Shapiro B., Jensen D., Cooper A. Dynamics of Pleistocene population extinctions in Beringian brown bears // *Science*. – 2002. – V. 295. – P. 2267–2270.
93. Bollongino R., Nehlich O., Richards M.P. et al. 2000 Years of parallel societies in stone age Central Europe // *Science*. – 2013. - V. 342. - N. 6157. – P. 479-481.
94. Bramanti B., Thomas M.G., Haak W. et al. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers // *Science*. – 2009. – V. 326. - N. 326. - P. 137–140.
95. Brandt G., Haak W., Adler C.J. et al. Ancient DNA reveals key stages in the formation of Central European mitochondrial genetic diversity // *Science*. – 2013. - V. 342. – N. 6155. - P. - 257-261.
96. Briggs A.W., Stenzel U., Johnson P.L., Green R.E., Kelso J., Prufer K., Meyer M., Krause J., Ronan M.T., Lachmann M., Paabo S. Patterns of damage in genomic DNA sequences from a Neandertal // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2007. – V. 104. – N. 37. – P. 14616–14621.
97. Brotherton P., Endicott P., Sanchez J.J., Beaumont M., Barnett R., Austin J., Cooper A. Novel high resolution characterization of ancient DNA reveals C > U-type base modification events as the sole cause of post mortem miscoding lesions // *Nucleic Acids Res.* – 2007. – V. 35. – P. 5717-5728.
98. Boljuncic J. DNA analysis of early mediaeval individuals from the Zvonimirovo burial site in Northern Croatia: investigation of kinship relationships by using multiplex system amplification for short tandem repeat loci // *Croat. Med. J.* – 2007. – V. 48. – N. 4. – P. 538-546.
99. Burger J., Hummel S., Herrmann B., Henke W. DNA preservation: a microsatellite-DNA study on ancient skeletal remains // *Electrophoresis*. – 1999. – V. 20. – P. 1722-1728.
100. Burger J., Kirchner M., Bramanti B., Haak W., Thomas M.G. Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2007. – V. 104. – P. 3736-3741.

101. Butler J.M. Short tandem repeat typing technologies used in human identity testing // *BioTechniques*. – 2007. – V. 43. – Sii-Sv.
102. Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution // *Nature Genetics*. – 2003. – V. 33. – P. 266-275.
103. Cano R.J., Poinar H.N. Isolation and partial characterisation of DNA from the bee *Proplebeia dominicana* (Apidae: Hymenoptera) in 25-40 million year old amber // *Med. Sci. Res.* – 1992. – V. 20. – P. 249–251.
104. Cano R.J., Poinar H.N., Pieniezak N.S. Enzymatic amplification and nucleotide sequencing of DNA from 120–135 million year old weevil // *Nature*. – 1993. – V. 363. – P. 536–538.
105. Cano R. J., Borucki M. K. Revival and identification of bacterial spores in 25-million-year-old to 40-million-year-old Dominican amber // *Science* – 1995. – V. 268. – P. 1060–1064.
106. Caramelli D., Lalueza-Fox C., Vernesi C. et al. Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-years-old anatomically modern Europeans // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2003. – V. 100. – P. 6593-6597.
107. Chandler H., Sykes B., Zilhao J. Using ancient DNA to examine genetic continuity at the Mesolithic-Neolithic transition in Portugal. in Arias P, Ontanon R, Garcia-Monco C., editors. *Actas dell III Congreso del Neolítico en la Península Ibérica*, Santander, Monografías del Instituto internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria. – 2005. – P. 781-786.
108. Clisson I., Keyser C., Francfort H.-P., Crubezy E., Samashev Z., Ludes B. Genetic analysis of human remains from a double inhumation in a frozen kurgan in Kazakhstan (Berel site, Early 3rd Century BC) // *Int. J. Legal. Med.* – 2002. – V. 116. – P. 304–308.
109. Coia V., Boschi I., Trombetta F. et al. Evidence of high genetic variation among linguistically diverse populations on a micro-geographic scale: a case study of the Italian Alps // *J. Hum. Genet.* – 2012. – V. 57. – P. 254-260.

110. Cooper A., Poinar H. Ancient DNA: do it right or not at all // *Science* – 2000. – V. 289. – P. 1139.
111. Cooper A., Rambaut A., Macaulay V., Willerslev E., Hansen A. J., Stringer C. Human origins and ancient human DNA // *Science*. – 2001. – V. 292. - P. 1655–1656.
112. Cunha C., Fily M.-L., Clisson I., Santos A.L., Silva A.M., Umbelino C., Cesar P., Corte-Real A., Crubezy E., Ludes B. Children at the convent: comparing historical data, morphology and DNA extracted from ancient tissues for sex diagnosis at Santa Clara-Velha (Coimbra, Portugal) // *J. Archaeol. Sci.* – 2000. - V. 27. – P. 949–952.
113. Dabney J., Knapp M., Glocke I., Gansauge M.T., Weihmanna A., Cristina B.N., Valdiosera, Garcia N., Paabo S., Arsuaga J.-L., Meyer M. Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2013. - V. 110. - N. 39. – P. 15758–15763.
114. Derbeneva O.A., Starikovskaya E.B., Wallace D.C., Sukernik R.I. Traces of early Eurasians in the Mansi of Northwest Siberia revealed by mitochondrial DNA analysis // *Am. J. Hum. Genet.* – 2002. – V. 70. –P. 1009-1014.
115. Derenko M.V., Grzybowski T., Malyarchuk B.A., Dambueva I.K., Denisova G.A., Czarny J., Dorzhu C.M., Kakpakov V.T., Miscicka-Sliwka D., Wozniak M., Zakharov I.A. Diversity of Mitochondrial DNA Lineages in South Siberia // *Annals of Human Genetic.* – 2003. – V. 67. – P. 391-411.
116. Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T., Denisova G., Dambueva I., Perkova M., Dorzhu C., Luzina F., Lee H.K., Vanecek T., Villems R., Zakharov I. Phylogeographic Analysis of Mitochondrial DNA in Northern Asian Populations // *Am. J. Hum. Genet.* – 2007. – V. 81. – P. 1025-1041.
117. Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T., Denisova G., Rogalla U., Perkova M., Dambueva I., Zakharov I. Origin and Post-Glacial Dispersal of Mitochondrial

- DNA Haplogroups C and D in Northern Asia // PLoS ONE. - 2010. - V. 5. - N. 12. e15214.
118. DeSalle R., Gatesy J., Wheeler W., Grimaldi D. DNA Sequences from a fossil termite in Oligo-Miocene amber and their phylogenetic implications // Science. – 1992. – V. 257. – P. 1933–1936.
 119. DeSalle R. Implications of ancient DNA for phylogenetic studies // Experientia. – 1994. – V. 50. – P. 543–550.
 120. Drancourt M., Aboudharam G., Signoli M. et al. Detection of 400-year-old *Yersinia pestis* DNA in human dental pulp: an approach to the diagnosis of ancient septicemia // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. –1998. – V. 95. – P. 12637-12640.
 121. Di Cristofaro J., Pennarun E., Mazieres S. et al. (2013) Afghan Hindu Kush: where Eurasian sub-continent gene flows converge // PLoS ONE. – 2013. – V. 8. – N. 10. e76748.
 122. Doran H.G., Dickel D.N., Ballinger W.E., Agee O.F., Laipis P.J., Hauswirth W.W. Anatomical, cellular and molecular analysis of 8000-yr-old human brain tissue from the Windover archaeological site // Nature. – 1986. – V. 323. – P. 803–806.
 123. Edwards C.J., Magee D.A., Park S.D.E. et al. A complete mitochondrial genome sequence from a Mesolithic wild aurochs (*Bos primigenius*) // PLoS One. - 2010. – V. 17. – N. 5(2). e9255.
 124. Eglinton G., Logan G.A. Molecular preservation // Philos. Trans. R. Soc. Lond. – 1991. – V. 333. – P. 315-327.
 125. Endicott P., Gilbert M.T.P., Stringer C. et al. The genetic origins of the Andaman Islanders // Am. J. Hum. Genet. - 2003. – V. 72. – P. 178–84.
 126. Ermini L., Olivieri C., Rizzi E., Corti G., Bonnal R., Soares P., Luciani S., Marota I., De Bellis G., Richards M.B., Rollo F. Complete Mitochondrial Genome Sequence of the Tyrolean Iceman // Current Biology. – 2008. – V. 18. – P. 1687–1693.

127. Faerman M., Bar-Gal G. K., Filon D., Greenblatt C. L., Stager L., Oppenheim A., Smith, P. Determining the sex of infanticide victims from the Late Roman era through ancient DNA analysis // *J. Archaeol. Sci.* – 1998. – V. 25. - P. 861-865.
128. Fish S. A., Shepherd T. J., McGenity T. J., Grant W. D. Recovery of 16S ribosomal RNA gene fragments from ancient halite // *Nature*. – 2002. – V. 417. – P. 432–436.
129. Fu Q., Meyer M., Gao X, Stenzel U., Burbano H.A., Kelso J., Paabo S. DNA analysis of an early modern human from Tianyuan Cave, China // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2013a. - V. 110. – N. 6. – P. 2223-2227.
130. Fu Q., Mitnik A., Johnson P.F.L. et al. A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes // *Current Biology*. – 2013b. – V. 23. – P. 553-559.
131. Gao S.Z., Cui Y.Q., Yang Y.D., Duan R.H., Abuduresule I., Mair V.H., Zhu H., Zhou H. Mitochondrial DNA analysis of human remains from the Yuansha site in Xinjiang, China // *Sci. China. C. Life Sci.* – 2008. – V. 51. – P. 205-213.
132. Geigl E.-M. On the circumstances surrounding the preservation and analysis of very old DNA // *Archaeometry*. – 2002. – V. 44. – P. 337–342.
133. Gerstenberger J., Hummel S., Schultes T., Hack B., Herrmann B. Reconstruction of a historical genealogy by means of STR analysis and Y-haplotyping of ancient DNA // *Eur. J. Hum. Genet.* – 1999. – V. 7. - P. 469–477.
134. Gilbert M.T.P., Hansen A. J., Willerslev E., Barnes I., Rudbeck L., Lynnerup N., Cooper A. Characterisation of genetic miscoding lesions caused by post-mortem damage // *Am. J. Hum. Genet.* – 2003. – V. 72. – P. 48–61.
135. Gilbert M.T., Wilson A.S., Bunce M., Hansen A.J., Willerslev E., Shapiro B., Higham T.F., Richards M.P., O'Connell T.C., Tobin D.J., Janaway R.C., Cooper A. Ancient mitochondrial DNA from hair // *Curr. Biol.* – 2004. – V. 14. – P. R463–R464.
136. Gilbert M.T., Bandelt H.J., Hofreiter M., Barnes I. Assessing ancient DNA studies // *Trends Ecol. Evol.* – 2005. – V. 20. P. 541-544.

137. Gilbert M.T.P., Binladen J., Miller W., Wiuf C., Willerslev E., Poinar H., Carlson G.E., Leebens-Mack G.H., Schuster S.C. Recharacterization of ancient DNA miscoding lesions: insights in the era of sequencing-by-synthesis // *Nucleic Acids Res.* – 2007. - V. 35. - Issue. 1. - P. 1-10.
138. Golenberg E. M., Giannassi D. E., Clegg M. T., Smiley C. J., Durbin M., Henderson D., Zurawski G. Chloroplast DNA from a Miocene *Magnolia* species // *Nature.* – 1990. – V. 344. – P. 656–658.
139. Green R.E., Malaspinas A.S., Krause J. et al. A complete Neanderthal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing // *Cell.* – 2008. – V. 134. – P. 416-426.
140. Green R.E., Briggs A.W., Krause J. et al. The Neanderthal genome and ancient DNA authenticity // *The EMBO J.* – 2009. - V. 28. - P. 2494–2502.
141. Green R.E., Krause J., Briggs A.W. et al. A draft sequence of the Neanderthal genome // *Science.* – 2010. – V. 328. – P. 710-722.
142. Gugerli F., Parducci L., Petit R.J. Ancient plant DNA: review and prospects // *New Phytol.* – 2005. – V. 166. - N. 409–418.
143. Gutierrez G., Marin A. The most ancient DNA recovered from an amber-preserved specimen may not be as ancient as it seems // *Mol. Biol Evol.* – 1998. – V. 15. – P. 926–929.
144. Haak W., Forster P., Bramanti B., Matsumura S., Brandt G. et al. Ancient DNA from the first European farmers in 7500-years-old Neolithic sites // *Science.* – 2005. – V. 310. – N. 5750. – P. 1016–1018.
145. Haak W., Brandt G., de Jong H.N., Meyer C., Ganslmeier R., Heyd V., Hawkesworth C., Pike A.W.G., Meller H., Alt K.W. Ancient DNA, strontium isotopes, and osteological analyses shed light on social and kinship organization of the Later Stone Age // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2008. – V. 105. – N. 47. – P. 18226–18231.
146. Haak W., Balanovsky O., Sanchez J.J., Koshel S., Zaporozhchenko V., Adler C.J., Der Sarkissian C.S., Brandt G., Schwarz C., Nicklisch N., Dresely V., Fritsch B.,

- Balanovska E., Villems R., Meller H., Alt K.W., Cooper A., Genographic consortium. Ancient DNA from European early Neolithic farmers reveals their near eastern affinities// *PLoS Biol.* – 2010. – V. 8. - e1000536.
147. Haensch S., Bianucci R., Signoli M. et al. Distinct clones of *Yersinia pestis* caused the black death // *PLoS Pathog.* – 2010. – V. 6. – e1001134.
148. Hagelberg E., Sykes B., Hedges R. Ancient bone DNA amplified // *Nature.* – 1989. – V. 342. - P. 485.
149. Handt O., Hoss M., Krings M., Paabo S. Ancient DNA: methodological challenges // *Experientia.* – 1994. – V. 50. – P. 524–529.
150. Handt O., Krings M., Ward R.H., Paabo S. The retrieval of ancient human DNA sequences // *Am. J. Hum. Genet.* – 1996. – V. 59. – P. 368-376.
151. Hansen A., Willerslev E., Wiuf C., Mourier T., Arctander P. Statistical evidence for miscoding lesions in ancient DNA templates // *Mol. Biol. Evol.* – 2001. – V. 18. – N. 2. – P. 262-265.
152. Hedges R.E.M., Millard A.R., Pike A.W.G. Measurements and relationships of diagenetic alteration of bones from three archaeological sites // *J. Archaeol. Sci.* – 1995. – V. 22. – P. 201–211.
153. Hervella M., Izagirre N., Alonso S., Fregel R., Alonso A., Cabrera V. M., de la Rua C. Ancient DNA from hunter-gatherer and farmer groups from Northern Spain supports a random dispersion model for the Neolithic expansion into Europe // *PLoS ONE.* – 2012. – V. 7. –N. 4. - e34417.
154. Helgason A., Palsson S., Lalueza-Fox C. et al. A statistical approach to identify ancient template DNA // *J. Mol. Evol.* - 2007. – V. 65. – P. 92-102.
155. HersHKovitz I., Donoghue H.D., Minnikin D.E., Besra G.S., Lee O.Y.-C., Gernaey A.M., Galili E., Eshed V., Greenblatt C.L., Lemma E., Bar-Gal K.G., Spigelman M. Detection and molecular characterization of 9000-year-old *Mycobacterium tuberculosis* from a Neolithic settlement in the Eastern Mediterranean // *PLoS ONE.* – 2008. – V. 3. – N. 10. - e3426.

156. Heyn P., Stenzel U., Briggs A., Kircher M., Hofreiter M., Meyer M. Road blocks on paleogenomes polymerase extension profiling reveals the frequency of blocking lesions in ancient DNA // *Nucleic. Acids Res.* – 2010. - V. 38. – N. 16. - e169.
157. Higuchi R., Bowman B., Freiberger M. et al. DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family // *Nature.* – 1984. – V. 312. – P. 282-284.
158. Higuchi R.G., Wrischnik L.A., Oakes E., George M., Tong B., Wilson A.C. Mitochondrial DNA of the extinct quagga: relatedness and extent of postmortem change // *J. Mol. Evol.* – 1987. – V. 25. - P. 283–287.
159. Ho S.Y., Heupink T.H., Rambaut A., Shapiro D. Bayesian estimation of sequence damage in ancient DNA // *Mol. Biol. Evol.* – 2007. – V. 24. – N. 6. – P. 1416-1422.
160. Hofreiter M., Jaenicke V., Serre S., von Haeseler A., Paabo S. DNA sequences from multiple amplifications reveal artifacts induced by cytosine deamination in ancient DNA // *Nucleic Acids Res.* – 2001a. – V. 29. – P. 4793–4799.
161. Hofreiter M., Serre D., Poinar N.H. et al. Ancient DNA // *Nat. Rev. Genet.* – 2001b. – V. 2. – P. 353-359.
162. Hoss M., Jaruga P., Zastawny T. H., Dizdaroglu M. Paabo S. DNA damage and DNA sequence retrieval from ancient tissues // *Nucleic Acids Res.* – 1996. - V. 24. - P. 1304–1307.
163. Hummel S., Herrmann B. aDNA typing for reconstruction of kinship // *Homo.* – 1996. – V. 47. – Issue. 1. – P. 3215–222.
164. Hummel S., Schultes T., Bramanti B., Herrmann B. Ancient DNA profiling by megaplex amplifications // *Electrophoresis.* – 1999. – V. 20. – P. 1717–1721.
165. Hummel S., Schmidt D., Kremeyer B., Herrman B., Oppermann M. Detection of the CCR5_Delta32 HIV resistance gene in Bronze Age skeletons // *Genes. Immun.* – 2005. – V. 6. – P. 371-374.

166. Iwamura E.S.M., Soares-Vieira J.A., Munoz D.R. Human identification and analysis of DNA in bones // *Rev. Hosp. Clin. Fac. Med. S. Paulo.* - 2004. – V. 59. – N. 6. - P. 383-388.
167. Jaenicke-Despres V., Buckler E.S., Smith B.D., Gilbert T.M.P., Cooper A., Doebley J., Paabo S. Early Allelic Selection in Maize as Revealed by Ancient DNA // *Science.* – 2003. – V. 302. – P. 1206-1208.
168. Johnson B.H., Olson C.B., Goodman M. Isolation and characterization of deoxyribonucleic acid from tissue of the woolly mammoth, *Mammuthus primigenius*. // *Comp. Biochem. Physiol. B.* – 1985. – V. 81. – P. 1041-1045.
169. Kaestle F.A., Horsburgh K.A. Ancient DNA in anthropology: methods, applications, and ethics // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2002. – V. 119. – N. S35. - P. 92-130.
170. Kemp B.M., Smith D.G. Use of bleach to eliminate contaminating DNA from the surface of bones and teeth // *Forensic Science International.* – 2005. – N. 154. – P. 53–61.
171. Keyser-Tracqui C., Crubezy E., Ludes B. Nuclear and mitochondrial DNA analysis of a 2,000 year-old necropolis in the Egyin Gol Valley of Mongolia // *Am. J. Hum. Genet.* – 2003. – V. 73. – P. 247–260.
172. Keyser C., Bouakaze C., Crubezy E., Nikolaev V.G., Montagnon D., Reis T., Ludes B. Ancient DNA provides new insights into the history of south Siberian Kurgan people // *Hum. Genet.* – 2009. - V. 126. – P. 395-410.
173. Kim S., Soltis D. E., Soltis P. S., Sue Y. DNA sequences from Miocene fossils: an *ndhF* sequence of *Magnolia latahensis* (Magnoliaceae) and an *rbcL* sequence of *Persea pseudocarolinensis* (Lauraceae) // *Am. J. Bot.* - 2004. – V. 91. – P. 615–620.
174. Kloss-Brandstatter A., Pacher D., Schonherr S., Weissensteiner H., Binna R., Specht G., Kronenberg F., HaploGrep: A fast and reliable algorithm for automatic classification of mitochondrial DNA haplogroups // *Hum. Mutat.* – 2011. – V. 32. – P. 25–32.

175. Knapp M., Horsburgh K.A., Prost S., Stanton J.-A., Buckley H.R., Walter R.K., Matisoo-Smith E.A. Complete mitochondrial DNA genome sequences from the first New Zealanders // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – V. 109. – N. 45. – P. 18350-18354.
176. Kolman C.J., Tuross N. Ancient DNA analysis of human populations // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2000. – V. 111. – P. 5-23.
177. Kolman C.J., Sambuughin M., Bermingham E. Mitochondrial DNA analysis of Mongolian population and implications for the origin of New World founders // *Genetics.* – 1996. – V. 142. – N. 4. – P. 1321-1334.
178. Kong Q.-P., Yao Y.-G., Sun C. et al. Phylogeny of East Asian mitochondrial DNA lineages inferred from complete sequences // *Am. J. Hum. Genet.* – 2003. – V. 73. – N. 4. – P. 671-676.
179. Kong Q.-P., Bandel H.-J.T, Sun C. et al. Updating the East Asian mtDNA phylogeny: A prerequisite for the identification of pathogenic mutations // *Hum. Mol. Genet.* – 2006. – V. 15. - P. 2076-2086.
180. Krause J., Dear P.H., Pollack J.L., Slatkin M., Spriggs H., Barnes I., Lister A.M., Ebersberger I., Paabo S., Hofreiter M. Multiplex amplification of mammoth mitochondrial genome and the evolution of Elephantidae // *Nature.* – 2006. – V. 439 – P. 724-727.
181. Krause J., Briggs A.W., Kircher M., Maricic M., Zwyns N., Derevianko A., Paabo S. A Complete mtDNA genome of an early modern human from Kostenki, Russia // *Curr. Biol.* 2010. - V. 20. - P. 231–236.
182. Krings, M., Stone, A., Schmitz, R.W., Krainitzki H., Stoneking M., Paabo S. Neanderthal DNA sequences and the origin of modern humans // *Cell.* – 1997. – V. 90. – P. 19–30.
183. Lacan M., Keyser C., Ricaut F.X., Brucato N., Duranthon F., Guilaine J., Crubezy E., Ludes B.. Ancient DNA reveals male diffusion through the Neolithic Mediterranean route // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011. - V. 108. – N. 24. – P. 9788-9791.

184. Lalueza-Fox C., Sampietro M.L., Gilbert M.T.P. Castri L., Facchini F., Pettener D. and Bertranpetit J. Unravelling migrations in the steppe: mitochondrial DNA sequences from ancient Central Asians // *Proc. Trans. R. Soc. Lond.* – 2004. – V. 271. – P. 941-947.
185. Lassen C., Hummel S., Herrmann B. Molecular sex identification of stillborn and neonate individuals (“Traufkinder”) from the burial site Aegerten // *Anthropol. Anz.* – 2000. – V. 58. – P. 1–8.
186. Lawlor D., Dickel C., Hauswirth W., Parham P. Ancient HLA genes from 7500-year-old archaeological remains // *Nature.* – 1991. – N. 349. – P. 785–788.
187. Leonard J.A., Shanks O., Hofreiter M., Kreuz E., Hodges L., Ream W., Wayne R.K., Fleischer R.C. Animal DNA in PCR reagents plagues ancient DNA research // *J. Archaeol. Sci.* – 2007. V. 34. – N. 9. – P. 1361-1366.
188. Lindahl T. Instability and decay of the primary structure of DNA // *Nature.* – 1993. – V. 362. – P. 709-715.
189. Lindahl T. Facts and artifacts of ancient DNA // *Cell.* – 1997. – V. 90. – P. 1–3.
190. Macaulay V., Hill C., Achilli A. et al. Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes // *Science.* – 2005. – V. 308. – N 5. – P. 1034-1036.
191. Malmstrom H., Svensen E.M., Gilbert M.T.P., Willerslev E., Gotherstrom A., Holmund G. More on contamination: the use of asymmetric molecular behavior to identify authentic ancient human DNA // *Mol. Biol. Evol.* – 2007. – V. 24. – P. 998-1004.
192. Malmstrom H., Gilbert M.T.P., Thomas M.G., Brandstrom M., Stora J., Molnar P., Andersen P.K., Bendixen C., Holmlund G., Gotherstrom A., Willerslev E. Ancient DNA reveals lack of continuity between Neolithic Hunter-Gatherers and ontemporary Scandinavians // *Curr. Biol.* – 2009. – V. 19. – P. 1758-1762.
193. Malyarchuk B. A., Grzybowski T., Derenko M. V., Czarny J., Wozniak M. Miscicka-Sliwka D. Mitochondrial DNA variability in Poles and Russians // *Ann. Hum. Genet.* – 2002. - V. 66. – P. 261-283.

194. Malyarchuk B., Derenko M. On the origin of the Y-chromosome haplogroup N1b // *Eur. J. Hum. Genet.* – 2009. – V. 17. – P. 1540-1543.
195. Malyarchuk B., Derenko M., Grzybowski T., Perkova M., Rogalla U., Vanecek T., Tsybovsky I. The peopling of Europe from the mitochondrial haplogroup U5 perspective // *PLoS ONE.* - 2010a. - V. 5. – Issue 4. - e10285.
196. Malyarchuk B., Derenko M., Denisova G., Kravtsova O. Mitogenomic diversity in Tatars from the Volga-Ural region of Russia // *Mol. Biol. Evol.* - 2010b. – N. 27. – P. 2220-2226.
197. Meinila M., Finnila S., Majamaa K. Evidence for mtDNA admixture between the Finns and the Saami // *Hum. Hered.* – 2001. – V. 52. – N. 3. – P. 160-170.
198. Meyer M., Kircher M., Gansauge M.T. A high-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual // *Science.* – 2012. – V. 338. - N. 6104. - P. 222-226.
199. Meyer M., Fu Q., Aximu-Petri A. et al. A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos // *Nature.* – 2014. – V. 505. – P. 403–406.
200. Metspalu M., Kivisild T., Metspalu E., Parik J, Hudjashov G., Kaldma K., Serk P., Karmin M., Behar D.M., Gilbert M.T.P., Endicott P., Mastana S., Papiha S.S., Skorecki K., Torroni A., Villems R. Most of the extant mtDNA boundaries in South and Southwest Asia were likely shaped during the initial settlement of Eurasia by anatomically modern humans // *BMC Genetics.* – 2004. – V. 5. - P. 26.
201. Metspalu M., Kivisild T., Bandelt H.J., Richards M., Villems R. The pioneer settlement of modern humans in Asia // *Nucleic Acids and Molecular Biology.* – 2006. - V. 18. - P. 181-199.
202. Miller W., Drautz D., Ratan A. et al. Sequencing the nuclear genome of the extinct woolly mammoth // *Nature.* – 2008. – V. 456. – P. 387-390.
203. Molodin V.I. Bronze Age in the Altai Mountains // *Eurasia antiqua.* - 2001. - V. 7. - P. 1-51.
204. 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: Kaiser E., Burger J., Schier W., editors. *Population Dynamics in Prehistory and Early History: New Approaches Using Stable Isotopes and Genetics*. – 2012. - Berlin, Boston: De Gruyter. - P. 95-113.
205. Mooder K.P., Weber A.W., Schurr T.G., Bamforth F.J., Bazaliiskii V.I., Savel'ev N.I. Matrilinear affinities and prehistoric Siberian Mortuary practices: A case study from Neolithic Lake Baikal // *J. Archaeol. Sci.*. – 2005. - V. 32. – N. 4. – P. 619–634.
206. Mooder K.P., Schurr T.G., Bamforth F.J., Bazaliiski V.I., Savel'ev N.A. Population Affinities of Neolithic Siberians: A Snapshot From Prehistoric Lake Baikal // *Am. J. Phys. Anthropol.*. – 2006. – V. 129. – P. 349–361.
207. Mullis K.B., Faloona F.A. Specific sythesis of DNA in vitro via a polymerase catalyzed chain reaction // *Methods Enzymol.*. – 1987. – V. 155. – P. 335-350.
208. Noonan J.P., Hofreiter M., Smith D., Priest J.R., Rohland N., Rabeder G., Krause J., Detter J.C., Paabo S., Rubin E.M. Genomic sequencing of Pleistocene cave bears // *Science*. – 2005. – V. 309. – N. 597-599.
209. Orlando L., Ginolhac A., Zhang G. et al. Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse // *Nature*. – 2013. – V. 499. – P. 74–78.
210. Oskam C.L., Haile J., McLay E. et al. Fossil avian eggshell preserves ancient DNA // *Proc. Biol. Sci.*. – 2010. – V. 277. – P. 1991-2000.
211. Ovchinnikov I.V., Gotherstrom A., Romanova G.P., Kharitonov V.M., Liden K., Goodwin W. Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus // *Nature*. – 2000. – V. 404. – P. 490–493.
212. Paabo S. Molecular cloning of ancient Egyptian mummy DNA // *Nature*. – 1985. – V. 314. – P. 644-645.
213. Paabo S., Wilson A.C. Polymerase chain reaction reveals cloning artifacts // *Nature*. – 1988. – V. 334. – P. 387–388.

214. Paabo S., Higuchi R.G., Wilson A.C. Ancient DNA and the polymerase chain reaction // *J. Biol. Chem.* – 1989. – V. 264. - P. 9709–9712.
215. Paabo S. Ancient DNA: extraction, characterization, molecular cloning, and enzymatic amplification // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 1989. – V. 86. – P. 1939-1943.
216. Paabo S. Ancient DNA // *Sci. Am.* – 1993. – V. 269. – P. 86-92.
217. Paabo S. Of bears, conservation genetics, and the value of time travel // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2000. – V. 97. – N. 4. – P. 1320-1321.
218. Paabo S., Poinar H., Serre D. et al. Genetic Analyses from Ancient DNA // *Annu. Rev. Genet.* – 2004. – V. 38. – P. 645-679.
219. Pakendorf B., Novgorodov I.N., Osakovskij V.L., Danilova A.P., Protod'jakonov A.P., Stoneking M. Investigating the effects of prehistoric migrations in Siberia: genetic variation and the origins of Yakuts // *Hum. Genet.* – 2006. – V. 120. – P. 334–353.
220. Palanichamy M.G., Sun C., Agrawal S. et al. Phylogeny of mitochondrial DNA macrohaplogroup N in India, based on complete sequencing: Implications for the peopling of South Asia // *Am. J. Hum. Genet.* - 2004. - V. 75. - N 5. - P. 966-978.
221. Palmirotta R., Verginelli F., Di Tota G., Battista P., Cama A., Caramiello S., Capasso L., Mariani-Constantini R. Use of a multiplex polymerase chain reaction assay in the sex typing of DNA extracted from archaeological bone // *Int. J. Osteoarchaeol.* – 1997. – V. 7. – P. 605–609.
222. Papagrigorakis M.J., Yapijakis C., Synodinos P.N., Baziotopoulou-Valavani E. DNA examination of ancient dental pulp incriminates typhoid fever as a probable cause of the plague of Athens // *Int. J. Infect. Dis.* - 2006. - V. 10. – N. 3. - P. 206–214.
223. Pilipenko A.S., Romaschenko A.G., Molodin V.I. et al. Mitochondrial DNA studies of the Pazyryk people (4th to 3rd centuries BC) from northwestern Mongolia // *J. Archaeol. Anthropol. Sci.* – 2010. – V. 2. – Issue 4. – P. 231-236.

224. Pimenoff V.N., Comas D., Palo J.U., Vershubsky G., Kozlov A. and Sajantila A. Northwest Siberian Khanty and Mansi in the junction of West and East Eurasian gene pools as revealed by uniparental markers // *European Journal of Human Genetics*. – 2008. - V. 16. - P. 1254–1264.
225. Poinar H.N., Cano R.J. DNA from an extinct plant // *Nature*. – 1993. – V. 363. – P. 677.
226. Poinar H.N., Hoss M., Bada J.L., Paabo S. Amino acid racemization and the preservation of ancient DNA // *Science*. – 1996. – V. 272. – P. 864-866.
227. Poinar H.N., Hofreiter M., Spaulding W.G., Martin P.S., Stankiewicz B.A., Bland H., Evershed R.P., Possnert G., Paabo S. Molecular coproscopy: dung and diet of the extinct ground sloth *Nothrotheriops shastensis* // *Science*. – 1998. – V. 281. – P. 402–406.
228. Prufer K., Racimo F., Patterson N. et al. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains // *Nature*. – 2014. – V. 505. – P. 43–49.
229. Pruvost M., Schwarz R., Bessa Correia V., Champlot S., Braguier S., Morel N., Fernandez-Jalvo Y., Grange T., Geigl E.M. Freshly excavated fossil bones are best for amplification of ancient DNA // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2007. – V. 104. – P. 739-744.
230. Pruvost M., Schwarz R. Correia V.B., Champlot S., Grange T., Geigl E. DNA diagenesis and paleogenetic analysis: critical assessment and methodological progress // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2008. – V. 266. – P. 211-219.
231. Raghavan M., Skoglund P., Graf K.E. et al. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans // *Nature*. – 2014. – V. 505. – N. 7481. – P. 87–91.
232. Quintana-Murci L., Chaix R., Wells R.S., Behar D.M., Sayar H., Scozzari R., Rengo C., Al-Zahery N., Semino O., Santachiara-Benerecetti A.S., Coppa A., Ayub Q., Mohyuddin A., Tyler-Smith C., Mehdi S.Q., Torroni A., McElreavey. K.

- Where west meets east: the complex mtDNA landscape of the Southwest and Central Asian corridor // *Am. J. Hum. Genet.* – 2004. – V. 74. – P. 827-845.
233. Rambaut A., Ho S.Y.W., Drummond A.J., Shapiro B. Accommodating the effect of ancient DNA damage on inferences of demographic histories // *Mol. Biol. Evol.* – 2009. – V. 26. – N. 2. – P. 245–248.
234. Rasmussen M., Li Y., Lindgreen S. et al. Ancient human genome sequencing of an extinct Paleo-Eskimo // *Nature.* – 2010. – V. 463. – P. 757-762.
235. Rawlence N.J., Wood J.R., Armstrong K.N., Cooper A. DNA content and disturbance in ancient feathers and potential to reconstruct the plumage of extinct avian taxa // *Proc. Biol. Sci.* – 2009. – V. 276. – P. 3395-3402.
236. Reich D., Green R.E., Kircher M. et al. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia // *Nature.* – 2010. – V. 468. – P. 1053-1060.
237. Ricaut F.X., Kolodetsnikov S., Keyser-Tracqui C., Alekseev A.N., Crubezy E., Ludes B. Genetic analysis of human remains found in two eighteenth century Yakut graves at At-Dabaan // *Int. J. Leg. Med.* – 2004. – V. 118. – P. 24-31.
238. Richards M.B., Macaulay V.A., Bandelt H.-J., Sykes B.C. Phylogeography of mitochondrial DNA in western Europe // *Ann. Hum. Genet.* - 1998. - V. 62. - N. 3. - P. 241-260.
239. Richards M., Macaulay V.A., Hickey E. et al. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool // *Am. J. Hum. Genet.* – 2000. – V. 67. – N. 11. – P. 1251-1276.
240. Richards M., Macaulay V. The mitochondrial gene tree comes of age // *Am. J. Hum. Genet.* – 2001 – V. 68. – N. 6. – P. 1315-1320.
241. Rogan P.K., Salvo J.J. Study of nucleic acids isolated from ancient remains // *Yrbk Phys. Anthropol.* – 1990. – V. 33. – P. 195–214.
242. Rollo F., Ubaldi M., Marota I., Luciani S., Ermini L. DNA diagenesis: effect of environment and time on human bone // *Ancient Biomol.* – 2002. – V. 4. – P. 1–7.

243. Rollo F., Ermini L., Luciani S., Marota I., Olivieri C., Luiselli D. Fine Characterization of the Iceman's mtDNA Haplogroup // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 2006. – V. 130. – P. 557–564.
244. Ruiz-Pesini E., Lott MT., Procaccio V., Poole JC., Brandon MC., Mishmar D., Yi C., Kreuziger J., Baldi P., Wallace DC. An enhanced MITOMAP with a global mtDNA mutational phylogeny // *Nucleic Acids Res.* – 2006. - D823-8.
245. Sajantila A., Lahermo P., Anttinen T., Lukka M., Sistonen P., Savontaus M.L., Aula P., Beckman L., Tranebjaerg L., Gedde-Dahl T., Issel-Tarver L., Di Rienzo A., Paabo S. Genes and languages in Europe—an analysis of mitochondrial lineages // *Genome Res.* – 1995. – V. 5. – P. 42–52.
246. Saiki R.K., Gelfand D.H., Stoffel S. et al. Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase // *Science.* – 1988. – V. 239. – P. 487-491.
247. Sampietro M.L., Gilbert M.T.P., Lao O., Caramelli D., Lari M., Bertranpetit J., Lalueza-Fox C. Tracking down human contamination in ancient human teeth // *Mol. Biol. Evol.* – 2006. – V. 23. – N. 9. – P. 1801-1807.
248. Sankararaman S., Mallick S., Dannemann M., Prüfer K., Kelso J., Paabo S., Patterson N., Reich D. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans // *Nature.* – 2014. – V. 507. – P. 354–357.
249. Sarkissian C.D., Balanovsky O., Brandt G. Khartanovich V., Buzhilova A., Koshelev S., Zaporozhchenko V., Gronenborn D., Moiseyev V., Kolpakov E., Shumkin V., Alt K.W., Balanovska E., Cooper A., Haak W., the Genographic Consortium. Ancient DNA Reveals Prehistoric Gene-Flow from Siberia in the Complex Human Population History of North East Europe // *PLoS Gen.* – 2013. – V. 9. – e1003296.
250. Schmerer W.M., Hummel S., Herrmann B. Optimized DNA extraction to improve reproducibility of short tandem repeat genotyping with highly degraded DNA as target // *Electrophoresis.* – 1999. – V. 20. – P. 1712–1716.
251. Schultes T., Hummel S., Herrmann B. Amplification of Y-chromosomal STRs from ancient skeletal material // *Hum. Genet.* – 1999. – V. 104. – P. 164–166.

252. Schurr T.G., Sukernik R.I., Starikovskaya Y.B. and Wallace D.C. Mitochondrial DNA variation in koryaks and itel'men: population replacement in the okhotsk sea–bering sea region during the Neolithic // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 1999. – V. 108. – P. 1–39.
253. Serre D., Hofreiter M., Paabo S. Mutations induced by ancient DNA extracts? // *Mol. Biol. Evol.* – 2004. - V 21. – P. 1463–1467.
254. Sidow A., Wilson A. C., Paabo S. Bacterial DNA in *Clarkia* fossils // *Trans. R. Soc. Lond.* – 1991. – V. 333. – P. 429–433.
255. Skoglund P., Northoff B.H., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Paabo S., Krause J. Jakobsson M. Separating endogenous ancient DNA from modern day contamination in a Siberian Neandertal // *Science.* – 2014. – V. 344. - N. 6185. - P. 747-750.
256. Smith C.I., Chamberlain A.T., Riley M.S., Stringer C., Collins M.J. The thermal history of human fossils and the likelihood of successful DNA amplification // *J. Hum. Evol.* – 2003. – V. 45. – N. 203. - e217.
257. Soltis, P.S., Soltis, D.E., Smiley C. J. An *rbcl* sequence from a Miocene *Taxodium* (bald cypress) // *Proc. Natl Acad. Sci.* – 1992. – V. 89. – P. 449–451.
258. Stankiewicz BA, Poinar HN, Briggs DEG, Evershed RP, Poinar G. Chemical preservation of plants and insects in natural resins // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1998. - V 265. – P. 641–647.
259. Starikovskaya E.B., Sukernik R.I., Derbeneva O.A., Volodko N.V., Ruiz-Pesini E., Torroni A., Brown M.D., Lott M.T., Hosseini S.H., Huoponen K., Wallace D.C. Mitochondrial DNA diversity in indigenous populations of the southern extent of Siberia, and the origins of Native American haplogroups // *Ann. Hum. Genet.* – 2005. – V. 69. – P. 67-89.
260. Starikovskaya Y.B., Sukernik R.I., Schurr T.G., Kogelnik A.M., Wallace D.C. MtDNA diversity in Chukchi and Siberian Eskimos: implications for the genetic history of ancient Beringia and the peopling of the New World // *Am. J. Hum. Genet.* – 1998. – V. 63. – P. 1473-1491.

261. Stone A.C., Milner G.R., Paabo S., Stoneking M. Sex determination of ancient human skeletons using DNA // *Am. J. Phys. Anthropol.* – 1996. – V. 99. – P. 231–238.
262. Stone A.C., Stoneking M. MtDNA analysis of a prehistoric Oneota population: implications for the peopling of the New World // *Am. J. Hum. Genet.* – 1998. – V. 62. – P. 1153–1170.
263. Soares P., Ermini L., Thomson N., Mormina M., Rito T., Rohl A., Salas A., Oppenheimer S., Macaulay V., Richards M.B. Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock // *Am. J. Hum. Genet.* – 2009. – V. 84. – P. 740–759.
264. Tamariz J., Voynarovska K., Prinz M., Caragine T. // *J. Forensic Sci.* – 2006. – V. 51. – N. 4. – P. 790–794.
265. Tamm E., Kivisild T., Reidla M. et al. Beringian standstill and spread of Native American founders // *PLoS ONE.* – 2007. – V. 2. – N. 9. – e829.
266. Taylor G.M., Young D.B., Mays S.A. Genotypic analysis of the earliest known prehistoric case of tuberculosis in Britain // *J. Clin. Microbiol.* – 2005. – V. 43. – P. 2236–2240.
267. Turner C.G., Scott G.R. The dentition of American Indians: evolutionary results and demographic implications following colonization from Siberia // Henke W., Hardt T., Tattersall I., editors // *Handbook of paleoanthropology.* – 2007. – V. 3. – P. 1901–1942.
268. Thangaraj K., Chaubey G., Kivisild T. et al. Reconstructing the origin of Andaman Islanders // *Science.* – 2005. – V. 308. – P. 996.
269. Thuesen I., Engberg J. Recovery and analysis of human genetic material from mummified tissue and bone // *Archaeol. Sci.* – 1990. – V. 17. – P. 679–689.
270. Thomsen P.F., Elias S., Thomas M., Gilbert P., Haile J., Munch K., Kuzmina S., Froese D.G., Sher A., Holdaway R.N., Willerslev E. Non-destructive sampling of ancient insect DNA // *PLOS ONE.* – 2009. – V. 4. – e5048.

271. Torroni A., Sukernik R.I., Schurr T.G., Starikovskya Y.B., Cabell M.A., Crawford M.H., Commuzie A.G., Wallace D.C. MtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans // *American Journal of Human Genetics*. – 1993. – V. 53. – P. 591-608.
272. Tracey M. Short tandem repeat-based identification of individuals and parents // *Croat. Med. J.* – 2001. – N. 42. – P. 233-238.
273. Trivedi R., Chattopadhyay P., Kashyap V.K. A new improved method for extraction of DNA from teeth for the analysis of hypervariable loci // *Am. J. Forensic Med. Pathol.* – 2002. – V. 23. – P. 191-196.
274. Valdiosera C., Garcia N., Dalen L., Smith C., Kahlke R.D., Liden K., Angerbjorn A., Arsuaga J.L., Gotherstrom A. Typing single polymorphic nucleotides in mitochondrial DNA as a way to access Middle Pleistocene DNA // *Biol. Lett.* 2. – 2006. – P. 601-603.
275. van Oven M., Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation // *Hum. Mutat.* - 2009. - V. 30. - P. 386–394.
276. Vernesi C., Caramelli D. et al. The Etruscans, a population-genetic study // *Am. J. Hum. Genet.* – 2004. – V. 74. – P. 694-704.
277. Volodko N.V., Starikovskaya E.B., Mazunin I.O., Eltsov N.P., Naidenko P.V., Wallace D.C. and Sukernik R.I. Mitochondrial Genome Diversity in Arctic Siberians, with Particular Reference to the Evolutionary History of Beringia and Pleistocenic Peopling of the Americas // *Am. J. Hum. Genet.* – 2008. – V. 82. – P. 1084–1100.
278. Vreeland R.H., Rosenzweig W.D. The question of uniqueness of ancient bacteria // *Microbiol. Biotechnol.* – 2002. – V. 28. P. 32–41.
279. Vuissoz A., Worobey M., Odegard N., Bunce M., Machado C.A., Lynnerup N., Peacock E.E., Gilber, M.T.P. The survival of PCR-amplifiable DNA in cow leather // *J. Archaeol. Sci.* – 2004. – V. 34. - P. 823-829.

280. Wood J.R., Wilmshurst J.M., Worthy T.H., Cooper A. Sporormiella as a proxy for non-mammalian herbivores in island ecosystems // *Quat. Sci. Rev.* – 2011. – V. 30. – P. 915-920.
281. Woodward S.R., Weyand N.J., Bunell M. DNA sequence from Cretaceous period bone fragments // *Science.* – 1994. – V. 266. – P. 1229–1232.
282. Willerslev E., Hansen A.J., Christensen B., Steffensen J.P., Arctander P. Diversity of Holocene life forms in fossil glacier ice // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 1999. – V. 96. – N. 14. – P. 8017-8021.
283. Willerslev E., Hansen A.J., Brand T.B., Binladen J., Gilbert, M.T.P., Shapiro B., Bunce M., Wiuf C., Gilichinsky, D. A., Cooper, A. Diverse plant and animal DNA from Holocene and Pleistocene sedimentary records // *Science.* – 2003. – N. 300. – P. 792–795.
284. Willerslev E., Hansen A.J., Brand T.B., Ronn R., Barnes I., Wiuf C., Gilichinsky D.A., Mitchell D., Cooper A. Long-term persistence of bacterial DNA // *Proc. Biol.* – 2004a. – V. 14. – P. 9–10.
285. Willerslev E., Hansen A.J., Poinar H. N. Isolation of nucleic acids and cultures from fossil ice and permafrost. // *Trends Ecol. Evol.* - 2004b. - V 19. – P. 141–147.
286. Willerslev E., Cooper A. Ancient DNA // *Proc. R. Soc. B.* – 2005. – V. 272. –P. 3-16.
287. Willerslev E., Cappellini., Boomsma W. et al. Ancient biomolecules from deep ice cores reveal a forested southern Greenland // *Science.* - 2007. – V. 317. – P. 111-114.
288. Yao Y.G., Kong Q.P., Bandelt H.J., Kivisild T., Zhang Y.P. Phylogeographic differentiation of mitochondrial DNA in Han Chinese // *Am. J. Hum. Genet.* - 2002. - V. 70. - P. 635–651.
289. Zawicki P., Witas H.W. HIV-1 protective CCR5-Delta32 allele in medieval Poland // *Infect. Genet. Evol.* – 2008. – V. 8. – P. 146-151.

290. Zierdt H., Hummel S., Herrmann B. Amplification of human short tandem repeats from medieval teeth and bone samples // Hum. Biol. – 1996. – V. 68. - P. 185–199.
291. Zischler H., Ho S.S., Handt O., von Haeseler A., van der Kuyl A. C., Goudsmit J., Paabo S. Detecting dinosaur DNA // Science. – 1995. – V. 268. – P. 1192–1193.

Приложение 1

Повреждения ДНК в древних останках и возможные варианты преодоления постмортальных изменений.

Повреждение	Процесс	Результат воздействия на молекулу ДНК	Возможные варианты решения
Окисление	Однонитевые разрывы (ники)	• Расщепление фосфодиэфирных связей • Депуринизация с образованием ложного основания • Разрывы сахарных групп • Модификация азотистых оснований	• ПЦР коротких перекрывающихся фрагментов • Множественное независимое клонирование фрагментов ДНК с последующим секвенированием нескольких клонов • Обработка Урацил-N-гликозилазой • Метод однопраймерного удлинения, использование праймеров, блокирующих контаминацию
Воздействие нуклеаз микроорганизмов	Разрывы цепи	• Фрагментация ДНК	• ПЦР коротких перекрывающихся фрагментов
Сшивки ДНК	Внутримолекулярные связи в результате алкилирования	• Препятствие амплификации эндогенной матрицы ДНК • Повышение риска контаминации	• Обработка N-Фенацилтиазолий бромидом (РТВ)
	Внутримолекулярные связи в результате реакции Майяра		
Гидролиз	Дезаминирование	• Получение ошибочных последовательностей после амплификации ДНК	• Множественное независимое клонирование фрагментов ДНК с последующим секвенированием нескольких клонов • Обработка Урацил-N-гликозилазой

Приложение 2

Частоты гаплогрупп мтДНК современного коренного населения Евразии, использованные для сравнительного филогеографического анализа, указан процент соотношения западно-евразийских и восточно-евразийских линий.

Популяция	N	U*	U2	U4	U5	U общ	T	H	J	HV	V, preV	W	X	K	I	% ЗАП
Алтайские казахи	237	4.6		1.3	2.1	8.0	1.7	10.5	3.0	0.4		0.4		0.8	2.1	32.0
Алтайцы	110	1.9	5.5	5.5	3.6	16.4	0.9	6.4	3.6				2.7		1.8	39.0
Алтайцы-кижи	90	2.2	2.2	1.1		5.5		5.6	5.6				4.4	6.7		28.9
Башкиры	221	0.5	0.5	12.7	13.6	27.3	5.4	12.2	3.2	0.5	3.2	0.5		1.4	1.4	60.1
Буряты	91				1.1	1.1	1.1	2.2	2.2						1.1	7.7
Буряты	25				12.0	12.0		4.0	4.0		4.0					24.0
Буряты	295	1.0		1.0	2.0	4.0	1.0	6.8	0.7	1.0			0.3	1.4	0.3	17.9
Ительмены	47															0.0
Казахи	52	5.7				5.7	7.7	15.4								28.8
Калмыки	110	0.9	1.8	1.8	0.9	5.4	1.8	3.6	3.6	5.5				2.7	0.9	28.0
Кеты	38			28.9	5.3	34.2		10.5				2.6				47.3
Китайцы хань	263						0.4			0.4						0.8
Коми	78	6.4		8.9	7.7	23.0	25.6	26.9	2.6		1.3			3.8		83.2
Коряки	155															0.0
Манси	98	5.1		16.3	4.0	25.4	7.2	14.3	12.2		1.0			3.1		63.2
Манси	63	3.2	4.8	14.3	1.6	23.9	3.2	14.3	14.2							58.8
Мари	136			10.3	14.0	24.3	5.1	40.4	7.4	1.5	11.0			2.2	0.7	92.6
Монголы	103	4.9	2.9			7.8	1.0	7.8								16.6
Монголы	47			6.4		6.4								2.1		12.7
Мордва	102	2.0	6.9	2.0	15.7	26.6	7.9	42.2	7.8	1.0	4.9				5.9	96.3
Нганасаны	24		4.2	20.8		25.0		8.4								33.4

Нганасаны	39			20.5		20.5										20.5
Популяция	N	U*	U2	U4	U5	U общ	T	H	J	HV	V, preV	W	X	K	I	% ЗАП
Негидальцы	33															0.0
Нивхи	56															0.0
Русские	201	2.5	1.5	3.5	10.4	17.9	10.9	42.3	8.0	2.0	6.0	2.0	3.5	3.0	2.5	98.1
Саамы	115	40.9			40.9	81.8	2.5	4.3								88.6
Сибирские татары	218	7.3	0.5	12.8	5.0	25.7	9.2	17.4	2.8		0.5	0.5		1.8	0.5	58.4
Сибирские эскимосы	79															0.0
Сойоты	30				3.3	3.3								3.3		6.6
Татары	228	5.3	0.9	7.0	10.5	23.7	9.2	30.7	7.5	0.9	3.9	1.8		5.7	0.9	87.4
Телеуты	53		3.8	1.9		5.7	5.7	7.5			5.7		1.9	1.9		28.4
Теленгиты	71	1.4	2.8	1.4	1.4	7.0	5.6	11.0	2.8	1.4					1.4	32.0
Тоджинцы	48	6.3				6.3		2.1								8.4
Тофалары	58						5.2	6.9	8.6							20.7
Тофалары	46															0.0
Туболары	72	2.7		18.0	5.5	26.2		5.6					1.4			40.1
Тувинцы	90	1.1			2.2	3.3	1.1	1.1	5.6							12.2
Тувинцы	95			1.0	2.1	3.1		4.2	2.1			2.1				14.7
Тувинцы	105	1.9		1.0	1.9	4.8		3.8		1.0					2.9	14.4
Тувинцы	59	1.7				1.7	1.7									3.4
Удмурты	101	2.0	9.9	4.0	8.9	24.8	23.8	21.8	2.0							72.4
Удэгейцы	46															30.4
Ульчи	87															6.9
Финны	403	28.0	0.5	0.5	25.6	54.6	2.5	40.0								97.1
Хакасы	53		1.9	9.4		11.3	1.9	3.8	1.9							20.8
Хакасы	57			1.8	1.8	3.6	5.3	7.0	5.3		1.8					23.0
Хамниганы	99				2.0	2.0	1.0	6.1	1.0	2.0				2.0		15.1

Ханты	210	1.4		18.6	5.2	25.2	11.4	19.0	11.9	0.5				0.5		79.0
Популяция	N	U*	U2	U4	U5	U общ	T	H	J	HV	V, preV	W	X	K	I	% ЗАП
Ханты	106	15.1	0.9	8.5	9.4	33.9	4.7	14.2	15.1					0.9		69.7
Чуваши	55	5.4		16.4	14.5	36.3	3.6	27.3	5.5		7.3			7.3	1.8	90.9
Чукчи	66															0.0
Чукчи	15						6.7									6.7
Чукчи	182															0.0
Шорцы	82			2.4		2.4		11.0	6.1					1.2	2.4	23.1
Эвенки якутские	32							9.4								9.4
Эвенки	51															0.0
Эвенки восточные	45															0.0
Эвенки западные	73							1.4						2.7		4.1
Эвенки западные	39															0.0
Эвенки	71															0.0
Юкагиры	27															0.0
Юкагиры	22															0.0
Юкагиры	132															0.0
Якуты	191	1.0		0.5	0.5	2.0	1.0	2.6								5.6
Якуты	36							2.8	5.6							8.4
Якуты	178	1.1				1.1	1.1	2.2	0.6			1.1		0.6		6.7

Популяция	N	D	A	Z	C	B	F	G	Y	R	S	M	% ВОСТ	Ссылка
Алтайские казахи	237	17.6	4.2	0.4	10.5	9.3	7.2	9.2	0.8	2.5		5.4	67.1	Gokcumen <i>et al.</i> , 2008
Алтайцы	110	15.5		4.6	19.1	3.6	9.1	1.8				7.3	61.0	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Алтайцы-кижи	90	8.9	3.3	2.2	31.9	4.4	5.5	5.5		1.1		7.7	70.5	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Башкиры	221	9.0	3.6	0.9	11.8	0.9	6.3	4.5	0.5			1.4	40.3	Бермишева и др., 2002
Буряты	91	33.0	2.2	1.1	28.6	6.6	1.1	14.3	2.2			3.3	92.4	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Буряты	25	16.0		4.0	40.0	4.0		8.0			4.0		76.0	Starikovskaya, 2005
Буряты	295	34.8	5.0	1.4	16.6	3.4	3.1	11.3	1.4	0.3		5.0	82.3	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Ительмены	47		6.4	6.4	14.9			68.1	4.3				100.1	Schurr <i>et al.</i> , 1999
Казахи	52	19.2	9.6		7.7								36.5	Yao <i>et al.</i> , 2000
Калмыки	110	29.3	3.6	1.8	10.9	3.6	5.5	8.2	1.8	0.9		6.3	71.9	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Кеты	38	2.6	7.9	2.6	15.8		23.7						52.6	Дербенева и др., 2002
Китайцы хань	263	20.5	6.8	1.9	3	16	14.4	3.4	1.1	2.3		19.8	89.2	Yao <i>et al.</i> , 2002
Коми	78	2.6	5.1	1.3	5.1				1.3	1.3			16.7	Губина и др., 2005
Коряки	155	1.3	5.2	5.8	36.1			41.9	9.7				100.0	Schurr <i>et al.</i> , 1999
Манси	98	8.2	3.1		17.3		1.0	6.1				1.0	36.7	Derbeneva <i>et al.</i> , 2002
Манси	63	19.0			20.7			1.6					41.3	Pimenoff <i>et al.</i> , 2006?
Мари	136	1.5	1.5	2.9	0.7							0.7	7.3	Бермишева и др., 2002
Монголы	103	30.1	3.9	3.9	14.6								52.5	Kolman <i>et al.</i> , 1995
Монголы	47	11.0	13.0	2.1	17.0	15.3	6.4	10.6				12.7	88.1	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Мордва	102	1.0			2.0					1.0			4.0	Бермишева и др., 2002
Нганасаны	24	29.2		4.2	33.3								66.7	Дербенева и др., 2002
Нганасаны	39	25.6		2.6	51.3								79.5	Volodko <i>et al.</i> , 2008
Негидальцы	33	24.3			15.2	12.1		27.2	21.2				100.0	Starikovskaya, 2005
Нивхи	56	28.6						5.4	66.1				100.1	Starikovskaya, 2005
Русские	201									0.5		1.5	2.0	Malyarchuk <i>et al.</i> , 2002
Саамы	115	6.1		5.2									11.3	Sajantila <i>et al.</i> , 1995

Популяция	N	D	A	Z	C	B	F	G	Y	R	S	M	% ВОСТ	Ссылка
Сибирские татары	218	6.9	1.8		13.3	6.9	5.1	0.5				4.6	41.6	Наумова и др., 2008
Сибирские эскимосы	79	20.3	77.2		2.5								100.0	Starikovskaya <i>et al.</i> , 1998
Сойоты	30	46.7	10.0		20.0	3.3		6.7	3.3	3.3			93.3	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Татары	228	2.6	3.1	0.4	1.8			1.8		0.4		2.2	12.7	Бермишева и др., 2002
Телеуты	53	24.9		5.7	28.2	3.8	5.7					3.8	72.1	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Теленгиты	71	21.0	5.6		16.6	11.0	1.4	2.8		4.2		4.2	66.8	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Тоджинцы	48	4.2	4.2		47.9	4.2	2.1	18.8	2.1	4.2		4.2	91.9	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Тофалары	58		5.2	5.2	62.1	3.5		1.7		1.7			79.4	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Тофалары	46			10.9	60.9	4.3	8.7				15.2		100.0	Starikovskaya, 2005
Туболары	72	19.5	11.1	1.4	19.5	4.2	1.4			2.8			59.9	Starikovskaya, 2005
Тувинцы	90	17.8	1.1	1.1	47.8	7.8	2.2	6.6	1.1	2.2			87.7	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Тувинцы	95	13.8	2.1		43.2	8.5	4.2	10.6			1.6	1.6	85.6	Starikovskaya, 2005
Тувинцы	105	15.4	1.0	1.0	50.0	1.9	8.6	6.7				1.0	85.6	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Тувинцы	59	15.3	1.7		57.6	5.1	3.4	5.1	5.1			1.7	96.7	Pakendorf <i>et al.</i> , 2006
Удмурты	101	11.9	1.0	5.0	3.0					6.9			27.8	Бермишева и др., 2002
Удэгейцы	46				17.4				8.7		15.2	28.3	69.6	Starikovskaya, 2005
Ульчи	87	21.8			13.7		1.1	11.4	37.9		4.6	2.3	92.8	Starikovskaya, 2005
Финны	403			2.2									2.2	Meinila <i>et al.</i> , 2001
Хакасы	53	13.2	3.8		35.9	3.8	22.6						79.3	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Хакасы	57	16.0	3.5		19.3	8.8	24.3	1.8				3.5	77.2	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Хамниганы	99	33.1	5.0		16.2	7.1	4.0	10.1	3.0	1.0		5.0	84.5	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Ханты	210	5.7	3.3		10.0			1.4	0.5				20.9	Губина и др., 2005
Ханты	106	16.0	0.9		10.3		0.9	1.9					30.0	Pimenoff <i>et al.</i> , 2006?
Чуваши	55	3.6	1.8		1.8							1.8	9.0	Бермишева и др., 2002
Чукчи	66	12.1	68.2		10.6			9.1					100.0	Starikovskaya <i>et al.</i> , 1998
Чукчи	15	13.0	73.0					6.7					92.7	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Чукчи	182	7.0	47.6		18.8			26.7					100.1	Volodko <i>et al.</i> , 2008

Популяция	N	D	A	Z	C	B	F	G	Y	R	S	M	% ВОСТ	Ссылка
Шорцы	82	12.2	1.2	1.2	12.1	4.9	41.2					3.7	76.5	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Эвенки якутские	32	40.6	3.1	3.1	28.1		9.4	3.1				3.1	90.5	Pakendorf <i>et al.</i> , 2006
Эвенки	51	9.8	3.9		84.3		2.0						100.0	Torrioni <i>et al.</i> , 1993
Эвенки восточные	45	24.1	2.2		62.0			2.2	8.9				99.4	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Эвенки западные	73	30.3	4.1	1.4	48.4	4.1	1.4	4.1	2.7				96.5	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Эвенки западные	39	15.4	5.1		76.9		2.6						100.0	Pakendorf <i>et al.</i> , 2006
Эвенки	71	21.1	5.6		71.9		1.4						100.0	Starikovskaya, 2005
Юкагиры	27	33.3			59.3								92.6	Torrioni <i>et al.</i> , 1993
Юкагиры	22	27.2		4.5	54.5	4.5		9.1					99.8	Pakendorf <i>et al.</i> , 2006
Юкагиры	132	15.9	6.1	3.8	58.3			15.9					100.0	Volodko <i>et al.</i> , 2008
Якуты	191	30.4	2.1	0.6	44.0								77.1	Федорова и др., 2003
Якуты	36	22.4			64.0	2.8		2.8					92.0	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Якуты	178	30.3	3.4	0.6	38.2	5.1	7.3	4.5	1.1			1.1	93.3	Pakendorf <i>et al.</i> , 2006

Приложение 3

Некоторые коллективные захоронения памятника «Сопка-2» представителей усть-тартасской культуры Барабинской лесостепи эпохи раннего металла.



Приложение 4

Праймеры, использованные для амплификации фрагментов ГВС I мтДНК, секвенирующей реакции.

Название	Последовательность	Длина амплифицируемого фрагмента, п.н. (без учета праймеров)	Ссылка
pr79	5`-16024-ttctttcatggggaagcagattt-16046-3`	293	Пилипенко и др., 2008
pr80	5`-16401-attgatttcacggaggatggtg-16422-3`		
pr_re79	5`-16052-ccaccaagtattgactcaccc-16073-3`		
pr_re80	5`-16367-ctatctgaggggggtcatccat-16388-3`		
HA1	5'-15980-ccattagcacccaaagctaagattc-16004-3'	152	Adcock <i>et al.</i> , 2001
HA2	5'-16022-tgttctttcatggggaagc-16040-3'		
HA3	5'-16193-gtacttgcttgaagcatg-16211-3'		
HB1	5'-16104-ctgccagccaccatgaatattgtac-16128-3'	152	
HB2	5'-16135-ataaatacttgaccacctg-16153-3'		
HB3	5'-16306-gtacttgcttgaagcatg-16324-3'		
HC1	5'-16221-ccctcaactatcacacatc-16239-3'	143	
HC2	5'-16240-aactgcaactccaaagcc-16257-3'		
HC3	5'-16401-tgatttcacggaggatggtg-16420-3'		
L15996	5'-15975-ctccaccattagcacccaaagc-15996-3'	145	Endicott <i>et al.</i> , 2003
H16142	5'-16142-atgtactacaggtggtcaag-16161-3`		Stone, Stoneking, 1998
L16117	5`-16097-tacattactgccagccaccat-16117-3`	115	Haak <i>et al.</i> , 2005
H16233	5`-16233-gcttggagttgcagttgatgtgt-16256-3`		
L16209	5`-16190-ccccatgcttacaagcaagt-16209-3`	138	Handt <i>et al.</i> , 1996
H16348	5`-16348-atggggacgagaaggatttg-16367-3`		Haak <i>et al.</i> , 2005
L16287	5`-16268-cactaggataccaacaacc-16287-3`	122	Handt <i>et al.</i> , 1996
H16410	5`-16410-gcgggatattgatttcacgg-16430-3`		
mt_d	5`-ggggacgagaagggttga-3`		
mt_r	5`-tttcgtacattactgccagccac-3`		
M13_d	5'-gtaaaacgacggccagt-3'		
M13_r	5'-aacagctatgaccatg-3'		

Приложение 5

Современные и древние популяции Евразии, использованные для сравнительного анализа по частотам гаплогрупп мтДНК методом многомерного шкалирования.

Популяция	Численность	Ссылка
Алтайцы	110	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Буряты	295	Derenko <i>et al.</i> , 2007
Китайцы хань	263	Yao <i>et al.</i> , 2002
Коми	78	Губина и др., 2005
Монголы	48	Derenko <i>et al.</i> , 2004
Население Карелии периода неолита	11	Sarkissian <i>et al.</i> , 2013
Население Кольского полуострова периода развитой бронзы	23	Sarkissian <i>et al.</i> , 2013
Население Прибайкалья периода неолита	22	Mooder <i>et al.</i> , 2006
Население охотников-собирателей Скандинавии периода неолита	19	Malmstrom <i>et al.</i> , 2009
Население охотников-собирателей Центральной Европы периода мезолита	25	Bollongino <i>et al.</i> , 2013
Население охотников-собирателей Центральной и Восточной Европы периода позднего палеолита, мезолита	22	Bramanti <i>et al.</i> , 2009
Поляки	436	Malyarchuk <i>et al.</i> , 2002
Популяция хунну Северной Монголии (I тыс. н.э.)	46	Keyser-Tracqui <i>et al.</i> , 2003
Русские	201	Malyarchuk <i>et al.</i> ,

		2002
Сибирские татары	218	Наумова и др., 2008
Сойоты	30	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Тоджинцы	48	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Тувинцы	90	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Хакасы	53	Derenko <i>et al.</i> , 2003
Ханты	210	Губина и др., 2005

Приложение 6

Фрагмент 15 последовательностей секвенированных клонов образца Ut38 (участок 16201-16370 ГВС I мтДНК).

	16210	16220	16230	16240	16250	16260	16270	16280	16290	16300	16310	16320	16330	16340	16350	16360	16370
rCRS.seq	CAAGCAAGTACAGCAATCAACCCCTCAACTATCACACATCAACTGCAACTCCAAGCCACCCCTCACCCACTAGGATACCAACAAACCTACCCACCCCTTAACAGTACATAGTACATAAAGCCATTTACCGTACATAGCACATTACAGTCAAATCCCTTCTCGTCCCCATGG																
Ut38_C1_1	T			T	C		TT	T	T		T		C	T	A		T
Ut38_C1_2	T			T	C		TT	T	T		T		GT		C	T	A
Ut38_C1_3				T	C			T			T		C		A		
Ut38_C1_4!!	T	A			T	C		T		TT	T		T	C		T	
Ut38_C1_5	T			T		CT		TT	T		T		T		C	T	T
Ut38_C1_6				T		T					T				C	T	A
Ut38_C1_7	T			T	C			TT	T		T		T		C	T	A
Ut38_C1_8				T	C						T				C		A
Ut38_C1_9				T	C		G				C				G		T
Ut38_C1_10				T	C						T				C		ATT
Ut38_C1_11				T	C						T				C		A
Ut38_C1_12				T	C		T				T				C		A
Ut38_C1_13				T		T	C				TT				C		A
Ut38_C1_14	T			T	C			TT	T		T			T	C	T	A
Ut38_C1_15				T	C		T				T				C		A

Приложение 7

Профили STR-локусов ядерной ДНК и половая принадлежность 12 представителей населения усть-тартасской культуры из коллективных погребений могильника «Сопка-2» Барабинской лесостепи эпохи ранней бронзы (V-IV тыс. до н.э.). Одинаковым цветом отмечены индивиды, для которых установлена возможность прямого родства.

Погребение	Наименование образца ДНК	Гаплотип мтДНК	Пол	STR-локусы ядерной ДНК								
			Amelogenin	D3S1358	vWA	FGA	D8S1179	D21S11	D18S51	D5S818	D13S317	D7S820
655	Ut37	223-298-327	XY	15/15	16/18	21/23	11/15	28/28	-	7/11	10/10	8/12
655	Ut38	148-223-227AC-290-311-319	XX	15/16	16/18	-	12/14	30/30	14/14	12/13	10/10	11/11
655	Ut5	148-223-227AC-290-311-319	XX	16/16	-	-	12/14	-	-	12/13	10/10	-
656	Ut34	185-223-260-263-298	XY	16/16	16/18	22?/24	12/14	29/30	14/14	12/13	10/10	-
359	Ut53	185-223-260-263-298	XX	16/16	18/18	-	-	31.2	-	12/12	-	-
359	Ut55	185-223-260-263-298	XY	16/16	18/19	24/24	10/14	32.2/32.2	14/14	11/12	10/10	12/12
611	Ut12	051-129GC-189-246	XX	15/16	16/16	21/21	11/13	29/35.2	-	11/11	10/10	-
611	Ut17	051-129GC-189-246	XY	16/17	16/16	21/21	13/14	29/29	12/12	10/11	10/10	11/11
611	Ut18	223-362	XX	16/16	18/18	-	-	32.2/32.2	-	-	-	-
622	Ut24	051-129GC-189-256	XY	-	-	24/25	13/13	-	-	11/11	14/14	-
622	Ut29	051-129GC-189-256	XY	16/16	16/16	24/24	13/13	-	15/16	11/13	14/14	11/11
656	Ut33	185-223-260-263-298	XY	16/16	16/18	22/22	15/17	32.2/32.2	-	11/13	8/11	-
656	Ut34	185-223-260-263-298	XY	16/16	16/18	22/24	12/14	29/30	14/14	12/13	10/10	-
656	Ut61	185-223-260-298	XY	16/16	16/18	22/23	14/15	30/32.2	14/15	7/10	10/14	8/12