

УДК 575.17:902.01:572.08

РАЗНООБРАЗИЕ ЛИНИЙ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК В ГЕНОФОНДЕ НАСЕЛЕНИЯ ПРИБАЙКАЛЬЯ ЭПОХИ НЕОЛИТА И РАННЕЙ БРОНЗЫ

© 2014 г. Р.О. Трапезов¹, А.С. Пилипенко¹, В.И. Молодин²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук,
Новосибирск, Россия,
e-mail: rostislav@bionet.nsc.ru, alexpil@bionet.nsc.ru;

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт археологии и этнографии Сибирского отделения Российской академии наук,
Новосибирск, Россия

Поступила в редакцию 2 августа 2014. Принята к публикации 11 сентября 2014 г.

В работе представлены результаты исследования выборки образцов митохондриальной ДНК (N = 15) из останков представителей населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы (VI–III тыс. до н. э.). В составе генофонда исследуемой древней популяции обнаружены варианты гаплогрупп D, G2a C, Z, и F1b, относящихся к восточно-евразийскому кластеру митохондриальной ДНК. Результаты сравнительного анализа исследуемой группы с древними и современными популяциями различных регионов Евразии свидетельствуют, что основным механизмом формирования состава населения Байкальского региона было развитие автохтонных генетических компонентов восточно-евразийского происхождения. В формировании генофонда популяций Прибайкалья также играли роль генетические контакты с населением сопредельных районов Центральной Азии.

Ключевые слова: Восточная Сибирь, Прибайкалье, неолит, эпоха ранней бронзы, митохондриальная ДНК человека, древняя ДНК, палеогенетика, этногенетические реконструкции.

ВВЕДЕНИЕ

Формирование коренного населения Байкальского региона длительное время исследуется методами археологии, физической антропологии и этногеномики. Современное коренное население региона представлено многочисленными монголоязычными и тюркоязычными народами. Генофонд митохондриальной ДНК (мтДНК) этих популяций характеризуется преобладанием компонентов восточно-евразийского происхождения (Derenko *et al.*, 2003, 2007; Starikovskaya *et al.*, 2005). По данным краниометрии, современные коренные популяции региона относятся к различным вариантам центральноазиатского и байкальского типов монголоидной расы (Алексеев, 1974).

Археологические материалы свидетельствуют, что человек анатомически современного типа населял южные районы Восточной Сибири (включая Прибайкалье) начиная с финального верхнего палеолита (не менее 20 тыс. 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 с. Мальта и у с. Буреть, что выделяет их на фоне

других памятников юга Восточной Сибири эпохи палеолита (Окладников, 1941; Герасимов, 1958; Зубов, Гохман, 2003; Turner, Scott, 2007). Результаты палеогенетического анализа единичных останков человека из этих стоянок подтвердили наличие западно-евразийских компонентов в их ядерном и митохондриальном геномах (Raghavan *et al.*, 2014).

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. Население региона в этот период было представлено носителями китойской (эпоха неолита, конец VI–середина V тыс. до н. э.), серовской (эпоха неолита, конец V–середина IV тыс. до н. э.) и глазковской (эпоха ранней бронзы, IV–конец III тыс. до н. э.) археологических культур.

Наличие серийного палеоантропологического материала от представителей населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы, пригодного для исследования методами палеогенетики, позволяет реконструировать ранние этапы этногенетических процессов в регионе на основании исследования структуры генофонда древнего населения.

Данная работа посвящена анализу разнообразия генофонда мтДНК населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы и реконструкции некоторых аспектов форми-

рования генетического состава популяций региона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили фрагменты посткраниального скелета и зубы от 17 представителей населения Прибайкалья периода неолита и ранней бронзы следующих археологических культур из нескольких могильников: китойская (могильник Борки-1 – 1 индивид), серовская (Хужир-Ольхон – 6 индивидов; Усть-Анга – 1 индивид; Манзурок – 1 индивид) и глазковская (Обхой – 5 индивидов; Хатарук – 1 индивид; Эдуганка – 1 индивид; Макарово – 1 индивид). Для 10 индивидов палеоантропологические образцы были представлены зубами, для 7 – фрагментами посткраниального скелета. В исследование были включены образцы от скелетов высокой макроскопической сохранности, имеющие достоверную маркировку и культурную принадлежность.

Предварительную обработку палеоантропологического материала и экстракцию ДНК проводили методами, описанными ранее (Piliipenko *et al.*, 2010; Пилипенко и др., 2011). После механической и химической деконтаминации палеоантропологических образцов из них получали мелкодисперсный порошок, который инкубировали в 5М гуанидинтиоционатном буфере (pH 8,0) (для фрагментов посткраниального скелета) или декальцинировали в 0,5 М ЭДТА и инкубировали в буфере с протеиназой К (для зубов). Экстракцию ДНК проводили фенол/хлороформным методом.

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

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

с последующим секвенированием нескольких клонов.

Секвенирующую реакцию проводили с использованием наборов ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit v. 1.1 и v. 3.1 (Applied Biosystems, США). Результаты анализировали на автоматическом капиллярном секвенаторе ABI Prism 3130XL Genetic Analyser и ABI 3730XL Genetic Analyser (Applied Biosystems, США) в центре коллективного пользования «Геномика» СО РАН (<http://sequest.niboch.nsc.ru>, Новосибирск).

Анализ полученных последовательностей мтДНК осуществляли с помощью программы 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 (Andrews *et al.*, 1999). Определение принадлежности мтДНК к гаплогруппам и гаплотипам проводили с использованием программного инструмента HaploGrep (<http://haplogrep.uibk.ac.at/>) (Kloss-Brandstatter *et al.*, 2011), на основе современной классификации мтДНК (<http://www.phylotree.org/>, версия 16 от 19 февраля 2014 г.) (van Oven, Kayser, 2009).

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

Межпопуляционные различия исследованного древнего населения с другими древними и современными популяциями Евразии 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).

Все стадии работы с древним материалом до амплификации ДНК проводились в изолированном помещении, специально оборудованном для работы с древней ДНК, с использованием одежды для чистых помещений, лицевых масок, очков, стерильных перчаток. Все рабочие

поверхности в помещении регулярно обрабатывались 5 %-м раствором гипохлорита натрия и облучались ультрафиолетом. Для работы использовались только стерильные реактивы и пластиковая посуда. Контрольные пробирки чистоты системы (без добавления палеоматериала) проходили через полную процедуру экстракции и амплификации параллельно с древними образцами для выявления возможного загрязнения используемых реактивов и оборудования. Для всех работающих с древней ДНК сотрудников была определена последовательность нуклеотидов ГВС I мтДНК.

РЕЗУЛЬТАТЫ

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 (табл.).

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 5 гаплогрупп, относящихся к восточно-евразийскому кластеру мтДНК: D, G2a C, Z (производные макрогаплогруппы M) и F1b (производная макрогаплогруппы R).

С наибольшей частотой в выборке представлена гаплогруппа D (7 образцов). В исследованной серии присутствуют как корневой вариант гаплогруппы D (образцы № 1, 2, 3 и 4), так и его производные (2 гаплотипа, образцы № 5, 6 и 7). Также в серии выявлено по два структурных варианта гаплогрупп G2a (образцы № 8, 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.

Таблица

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

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

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

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.

Гаплогруппы G2a и F1b (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 соавт. (2006), посвященной анализу мтДНК неолитического населения Прибайкалья, выявило как сходства, так и различия 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 авторами 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 группы древнего населения с

древними и современными популяциями различных регионов Евразии по составу и частотам гаплогрупп мтДНК отображен на рисунке. 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 (исследованная в работе К.Р. Моодер с соавт. (2006)) на графике от других популяций региона, по-видимому, связана с присутствием в ней выраженного западно-евразийского компонента, не характерного для большинства других групп древнего и современного населения юга Восточной Сибири.

ОБСУЖДЕНИЕ

При выполнении данного исследования помимо строгого соблюдения общепринятых требований к условиям проведения эксперимента было получено несколько прямых и косвенных свидетельств достоверности экспериментальных данных: результаты анализа ДНК из нескольких независимых экстрактов и результаты повторных ПЦР из каждого экстракта полностью совпадают; полученные результаты демонстрируют отсутствие в исследованной древней серии структурных вариантов мтДНК, идентичных мтДНК исследователей (палеоантропологов и палеогенетиков), контактировавших с палеоантропологическими материалами до или в процессе их палеогенетического исследования или же имевших доступ в чистые помещения в период проведения эксперимента;

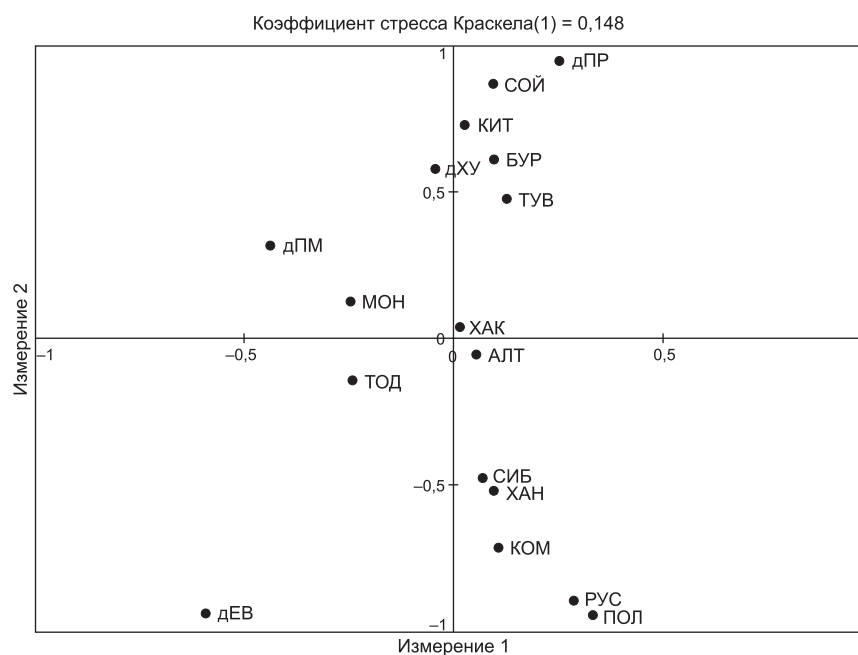


Рис. Положение исследованного населения Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы и некоторых других древних и современных популяций Евразии на графике, отражающем результаты многомерного шкалирования, основанного на матрице популяционных различий F_{st} (по данным о частотах гаплогрупп мтДНК в популяциях).

Популяции: АЛТ – алтайцы (Derenko *et al.*, 2003); БУР – буряты (Derenko *et al.*, 2007); ДЕВ – палеолитические и мезолитические охотники-собиратели Центральной и Восточной Европы (Bramanti *et al.*, 2009); дПМ – неолитическое население Прибайкалья (Mooder *et al.*, 2006); дПР – население Прибайкалья эпохи неолита и ранней бронзы (Данная работа); дХУ – популяция хунну (начало I тыс. н.э.) Северной Монголии (Keyser-Tracqui *et al.*, 2003); КИТ – китайцы (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).

клонирование ПЦР-продуктов в бактериальном векторе и секвенирование нескольких клонов для части образцов мтДНК позволили выявить характерную для древней ДНК вырожденность последовательности клонов, являющуюся результатом дезаминирования цитозина; для исследуемых образцов установлена характерная для древней ДНК обратная зависимость между размером амплифицируемого фрагмента ДНК и эффективностью ПЦР; присутствие большинства выявленных вариантов мтДНК в генофонде древнего населения Прибайкалья выглядит логичным в свете имеющихся данных по филогеографии соответствующих кластеров мтДНК, полученных при исследовании современного населения Евразии. Перечисленные факторы позволяют считать полученные нами палеогенетические данные достоверными.

Прибайкалье входит в зону доминирования восточно-евразийского влияния в отношении как материальной культуры древнего населения, так и генетического состава коренных популяций (Окладников, 1950, 1955; Алексеев, 1961; Derenko *et al.*, 2003, 2007). 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 (Molodin *et al.*, 2012; Sarkissian *et al.*, 2013). 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 ра-

боте Mooder с соавт. (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 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 могло быть в генофонде населения региона 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.

В составе исследуемой серии следует отметить большое разнообразие восточно-евразийского кластера на уровне гаплогрупп. 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 регионов 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 районов 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 свидетельствуют 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 согласуются с данной гипотезой.

Низкое по сравнению с современными популяциями региона разнообразие вариантов гаплогруппы C, зафиксированное нами для населения неолита и ранней бронзы Прибайкалья (как и в работе Moodey с соавт. (2006)), по-видимому, связано с расположением очагов диверсификации этой гаплогруппы за пределами Байкальского региона.

Анализ имеющихся палеогенетических данных свидетельствует, что варианты гаплогруппы Z в период неолита и в 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, отно-

сящиеся 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.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 13-06-12063 офи_м.

ЛИТЕРАТУРА

- 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. С. 377–385.
- Алексеев В.П. География человеческих рас. М.: Мысль, 1974. 351 с.
- Герасимов М.М. Палеолитическая стоянка Мальта (раскопки 1956–1957 гг.) // Сов. этнография. М.: Изд-во АН СССР, 1958. № 3. С. 28–52.
- 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.
- Дебец Г.Ф. Палеоантропология СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 391 с.
- Дебец Г.Ф. Заселение Южной и Передней Азии по данным антропологии // Происхождение человека и древнее расселение человечества. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 16. С. 355–370.
- Зубов А.А., Гохман И.И. Некоторые одонтологические

- данные по верхнепалеолитической стоянке Мальта // Вестн. антропологии. 2003. № 10. С. 14–23.
- Наумова О.Ю., Рычков С.Ю., Морозова И.Ю., Хаят С.Ш., Семиков А.В., Жукова О.В. Разнообразие митохондриальной ДНК у тоболо-иртышских сибирских татар // Генетика. 2008. Т. 44. № 2. С. 257–268.
- Окладников А.П. Палеолитические жилища в Бурети (по раскопкам 1936–1940 гг.) // Краткие сообщения Ин-та истории материальной культуры. 1941. Вып. 10. С. 16–31.
- Окладников А.П. Неолит и бронзовый век Прибайкалья: Историко-археологическое исследование. Ч. I, Ч. II. Материалы и исследования по археологии СССР. № 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 412 с.
- 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.
- Пилипенко А.С., Ромащенко А.Г., Молодин В.И., Куликов И.В., Кобзев В.Ф., Поздняков Д.В., Новикова О.И. 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.
- Пилипенко А.С., Молодин В.И., Ромащенко А.Г. Митохондриальная ДНК женщины из пещеры Каминная (Горный Алтай) эпохи позднего неолита // Вавилон. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 4. С. 633–643.
- 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.
- Bramanti B., Thomas M.G., Haak W., Unterlaender M., Jores P., Tambets K., Antanaitis-Jacobs I., Haidle M.N., Jankauskas R., Kind C.-J., Lueth F., Terberger T., Hiller J., Matsumura S., Forster P., Burger J. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and central Europe's first farmers // Science. 2009. V. 326. No. 326. P. 137–140.
- Comas D., Calafell F., Mateu E., Perez-Lezaun A., Bosch E., Bosch E., Martinez-Arias R., Clarimon J., Facchini F., Fiori G., Luiselli D., Pettener D., Bertranpetit J. Trading genes along the Silk Road: mtDNA sequences and the origin of Central Asian populations // Am. J. Hum. Genet. 1998. V. 63. P. 1824–1838.
- 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 // Ann. Hum. Genet. 2003. V. 67. P. 391–411.
- Derenko M.V., Lunkina A.V., Malyarchuk B.A., Zakharov I.A., Tsedev Ts., Park K.S., Cho Y.M., Lee H.K., Chu. Ch.H. Restriction polymorphism of mitochondrial DNA in Koreans and Mongolians // Russ. J. Genet. 2004. V. 40. P. 1562–1570.
- Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T., Denisova G., Dambueva I., Perkova M., Dorzhu C., Luzina F., Lee H.K., Vaneev T., Vilems R., Zakharov I. Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in Northern Asian populations // Am. J. Hum. Genet. 2007. V. 81. P. 1025–1041.
- 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. No. 12. e15214.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Haak W., Forster P., Bramanti B., Matsumura S., Brandt G., Tanzer M., Vilems R., Renfrew C., Gronenborn D., Alt K.W., Burger J. Ancient DNA from the first European farmers in 7500-year-old neolithic sites // Science. 2005. V. 305. P. 1016–1018.
- 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.
- 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.
- 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. No. 4. P. 1321–1334.
- Molodin V.I., Piliipenko 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 // Population Dynamics in Prehistory and Early History: New Approaches Using Stable Isotopes and Genetics / Eds E. Kaiser, J. Burger, W. Schier. Berlin; Boston: De Gruyter, 2012. P. 95–113.
- 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.
- 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., Vilems 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.
- Moore 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.
- Piliipenko A.S., Romaschenko A.G., Molodin V.I., Parzinger H., Kobzev V.F. Mitochondrial DNA studies of the Pazyryk people (4th to 3rd centuries BC) from northwestern Mongolia // Archaeol. Anthropol. Sci. 2010. V. 2. P. 231–236.
- Raghavan M., Skoglund P., Graf K.E., Metspalu M., Albrechtsen A., Moltke I., Rasmussen S., Stafford T.W. Jr., Orlando L., Metspalu E., Karmin M., Tambets K., Rootsi S., Mägi R., Campos P.F., Balanovska E., Balanovsky O., Khusnutdinova E., Litvinov S., Osipova L.P., Fedorova S.A., Voevoda M.I., DeGiorgio M., Sicheritz-Ponten T., Brunak S., Demeshchenko S., Kivisild T., Vilems R., Nielsen R., Jakobsson M., Willerslev E. Upper palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans // Nature. 2014. V. 505. No. 7481. P. 87–91.

- Sarkissian C.D., Balanovsky O., Brandt G., Khartanovich V., Buzhilova A., Koshel 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.
- Slatkin M. An exact test for neutrality based on the Ewens sampling distribution // *Genet. Res.* 1994. V. 64. No. 1. P. 71–74.
- 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.
- Turner C.G., Scott G.R. The dentition of American Indians: evolutionary results and demographic implications following colonization from Siberia // *Handbook of Paleoanthropology* / Eds W. Henke, T. Hardt, I. Tattersall. 2007. V. 3. P. 1901–1942.
- van Oven M., Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation // *Hum. Mutat.* 2009. V. 30. P. 386–394.
- 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.

MITOCHONDRIAL DNA DIVERSITY IN THE GENE POOL OF THE NEOLITHIC AND EARLY BRONZE AGE CISBAIKALIAN HUMAN POPULATION

R.O. Trapezov¹, A.S. Pilipenko¹, V.I. Molodin²

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,

e-mail: rostislav@bionet.nsc.ru, alexpil@bionet.nsc.ru;

² Institute of Archaeology and Ethnography, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Summary

Molecular analysis of mitochondrial DNA samples (N = 15) of the Neolithic and Early Bronze Age population from the Cis-Baikal region has been performed. East Eurasian haplogroups (D, G2a C, Z, F1b) were identified in the mitochondrial gene pool. The results of phylogeographical analysis suggest that the development of autochthonous East Eurasian genetic components played a major role in the formation of Baikalian populations. Genetic interactions with populations from neighboring regions of Central Asia also contributed to the gene pool structure of the Cisbaikalian population.

Key words: East Siberia, Cisbaikal, Neolithic, Early Bronze Age, human mitochondrial DNA, ancient DNA, paleogenetics, ethnogenetic processes.