

А.С. Пилипенко^{1,2}, Р.О. Трапезов², Н.В. Полосьмак¹

¹Институт археологии и этнографии СО РАН
пр. Академика Лаврентьева, 17, Новосибирск, 630090, Россия
E-mail: polosmaknatalia@gmail.com

²Институт цитологии и генетики СО РАН
пр. Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090, Россия
E-mail: alexpil@bionet.nsc.ru
rtrapezov@yandex.ru

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОСТАНКОВ ЛЮДЕЙ ИЗ ПОГРЕБЕНИЯ 1 КУРГАНА 1 МОГИЛЬНИКА АК-АЛАХА-3*

В статье приведены результаты молекулярно-генетического исследования останков двух индивидов из погр. 1 кург. 1 могильника Ак-Алаха-3, включая данные по структуре митохондриальной ДНК, половой принадлежности погребенных и аллелям ряда высоковариабельных аутомных STR-маркеров. Варианты мтДНК, обнаруженные в останках взрослого индивида и ребенка, относятся к гаплогруппам А4 и С восточно-евразийского кластера соответственно. Они типичны для современного коренного и древнего населения Горного Алтая и сопредельных территорий юга Сибири и Центральной Азии. Эти варианты имеют автохтонное происхождение в генофонде населения Алтая раннего железного века и являются общими для отличающихся в других отношениях групп указанного региона в скифское время. Подтвержден мужской пол взрослого индивида и установлен женский пол ребенка. Результаты исследования свидетельствуют об эффективности использования фрагментов губчатого костного вещества высокой степени сохранности в качестве источника получения образцов древней ДНК для последующего анализа структуры митохондриальной ДНК и ядерных локусов.

Ключевые слова: палеогенетика, древняя ДНК, митохондриальная ДНК, маркеры половой принадлежности, Горный Алтай, погребальные комплексы кара-кобинского типа, пазырыкская культура.

DOI: 10.17746/1563-0102.2015.43.2.138-145

Введение

Курган 1 могильника Ак-Алаха-3, исследованный на плато Укок под руководством Н.В. Полосьмак в 1993 г. [Полосьмак, 2001, с. 62–67; 2013], содержал два погребения. В нетронутым «замерзшем» погр. 2 (нижнем) обнаружены мумифицированные останки женщины и многочисленный сопроводительный инвентарь, прекрасно сохранившийся в условиях мерзлоты. Захоронение было совершено по канонам пазырыкской

культуры. Погребение 1 (верхнее), расположенное непосредственно на перекрытии пазырыкской погребальной камеры, содержало останки двух индивидов – мужчины 25–30 лет и ребенка 9–10 лет. Захоронение было совершено в т.н. кара-кобинских погребальных традициях. Подробное описание и антропологическая характеристика погребенных опубликованы [Чикишева, Полосьмак, Зубова, 2015]. Данные, полученные в процессе раскопок, свидетельствуют об одновременном сооружении обоих погребений и их взаимосвязанности. Погребение 1 подверглось разграблению в древности, в результате чего останки погребенных были нарушены. В распо-

*Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-50-00036).

ряжении исследователей оказался почти полный скелет взрослого мужчины, хотя его нижняя часть находилась за пределами погребальной камеры. Останки ребенка, по-видимому, были изъяты грабителями из погребения: в процессе раскопок и последующей камеральной ревизии палеоантропологических материалов удалось выявить лишь фрагменты теменных и височных костей черепа, один нижний моляр, а также несколько небольших фрагментов посткраниального скелета (последние были переданы для палеогенетического исследования). С учетом пристального внимания специалистов различных научных направлений к погребальному комплексу кург. 1 могильника Ак-Алаха-3, сконцентрированного ранее на исследовании материалов «замерзшего» погр. 2 (из последних работ см.: [Летягин, Савелов, Полосьмак, 2014]), представляется актуальным проведение всестороннего анализа останков двух индивидов из погр. 1 этого кургана. В данной работе приведены результаты их молекулярно-генетического исследования.

Материалы и методы

Палеоантропологические образцы. В качестве материала для экстракции ДНК использовали плечевую кость взрослого мужчины (скелет 1) и небольшие фрагменты костей посткраниального скелета ребенка (скелет 2), содержавшие главным образом губчатую костную ткань, частично покрытую тонкими пластинками компактного костного вещества.

Предварительная обработка палеоантропологического материала и экстракция ДНК. Использовались методы, описанные в публикациях [Piliipenko et al., 2010; Пилипенко, Молодин, Ромашенко, 2011а; Молодин и др., 2012]. Поверхность плечевой кости взрослого индивида обрабатывали 5%-м раствором гипохлорита натрия для разрушения возможных загрязнений современной ДНК, затем удаляли механически слой ~1–2 мм и облучали образец ультрафиолетом не менее 1 ч. Из компактного костного вещества высверливали мелкодисперсный порошок.

С фрагментов губчатых костей ребенка удаляли поверхностные слои (тонкую пластинку компактного костного вещества и лежащие под ней слои губчатой костной ткани). Полученные фрагменты, содержащие глубокие слои губчатого костного вещества, выдерживали в 5%-м растворе гипохлорита натрия (ок. 5 мин), затем тщательно промывали большим количеством очищенной воды, помещали в 96%-й этиловый спирт, высушивали и доводили до состояния мелкодисперсного порошка с помощью мельницы.

Для выделения ДНК костный порошок в течение 36–48 ч инкубировали в 5М гуанидинизотионатном буфере при температуре 65 °С и постоянном пе-

ремешивании с помощью термошейкера [Piliipenko et al., 2010]. ДНК выделяли методом фенол-хлороформной экстракции с последующим осаждением изопропанолом.

Анализ последовательности мтДНК. Амплификацию ГВС I мтДНК проводили двумя разными методами: четырех коротких перекрывающихся фрагментов посредством однораундовой ПЦР [Haak et al., 2005] и одного длинного фрагмента с помощью «вложенной» ПЦР (включала два раунда реакции) [Пилипенко и др., 2008]. Последовательности нуклеотидов определяли с использованием набора реактивов ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems, USA). Продукты секвенирующей реакции анализировали на автоматическом капиллярном секвенаторе ABI Prism 3130XL Genetic Analyser (Applied Biosystems, США) в центре коллективного пользования «Геномика» СО РАН.

Полученные последовательности сравнивали с уточненной кембриджской референсной последовательностью мтДНК (rCRS) [Andrews et al., 1999]. Филогенетическую интерпретацию осуществляли на основании существующей классификации структурных вариантов мтДНК [van Oven, Kayser, 2009] (<http://www.phylotree.org>). Полученные результаты дополнительно верифицировали с помощью программного инструмента HaploGrep [Kloss-Brandstatter et al., 2011] (<http://haplogrep.uibk.ac.at/>). Для филогеографического анализа использовались литературные данные по разнообразию структуры ГВС I мтДНК в современных популяциях Евразии численностью более 25 тыс. образцов.

Определение профилей STR-локусов и установление половой принадлежности исследуемых останков проводили с помощью коммерческого набора реактивов AmpFISTR® Profiler® Plus PCR Amplification Kit (Applied Biosystems, США) согласно инструкции производителя.

Меры против контаминации и верификация результатов. Все работы с древним материалом выполнены в лаборатории, специально оборудованной для палеогенетических исследований. Персонал лаборатории использовал комплекты спецодежды для чистых помещений. Все рабочие поверхности и приборы регулярно обрабатывались раствором гипохлорита натрия (5 %) и облучались ультрафиолетом. Через полную процедуру экстракции и амплификации параллельно с древними образцами проходили контрольные пробирки чистоты системы (без добавления палеоматериала) для выявления возможного загрязнения используемых реактивов и оборудования. Для каждого индивида проводили три независимые экстракции ДНК. Амплификацию выполняли несколько раз для каждого экстракта. У всех сотрудников палеогенетической лаборатории, имеющих доступ в чистые

помещения, были определены последовательности ГВС I мтДНК для выявления возможной контаминации материалов.

Результаты и обсуждение

Для обоих исследованных индивидов был выполнен анализ последовательности ГВС I мтДНК, получены данные по их половой принадлежности и частично реконструированы профили аутомсомных STR-локусов. Тот факт, что нам удалось амплифицировать как короткие перекрывающиеся фрагменты ГВС I мтДНК, так и длинный (в двухраундовой ПЦР), а также успешный анализ упомянутых выше ядерных маркеров свидетельствуют о высокой сохранности аутентичной ДНК в исследуемом палеоантропологическом материале. Ниже приведены подробное описание полученных результатов и их интерпретация.

Эффективность использования губчатой костной ткани в качестве материала для получения образцов древней ДНК и анализа ее структуры. Помимо того, что нами получены первые генетические данные о представителях скифо-сибирского населения из погребений кара-кобинского типа (данные подробно излагаются и обсуждаются ниже), часть работы, связанная с анализом останков ребенка, имеет методическое значение. Как правило, для выделения древней ДНК, особенно в случае голоценовых палеоантропологических материалов, используются зубы или фрагменты посткраниального скелета, содержащие большой слой компактной костной ткани [Kaestle, Horsburgh, 2002; Paabo et al., 2004; Пилипенко, Молодин, 2010]. Использование фрагментов, представленных губчатой костной тканью, практически не встречается. Это связано с более высокой вероятностью контаминации внутренних областей губчатого костного материала современной ДНК до его попадания в палеогенетическую лабораторию, а также предполагаемой более низкой степенью сохранности древней ДНК в губчатой ткани, по сравнению с зубами и толстым слоем компактного костного вещества (вследствие большего воздействия различных факторов внешней среды, приводящих к деградации ДНК).

Контаминация древнего материала современной ДНК является наиболее серьезной проблемой при проведении палеогенетических исследований останков анатомически современного человека. Зубы и фрагменты диафиза длинных трубчатых костей конечностей содержат слой плотного костного вещества, в значительной степени препятствующий проникновению современной ДНК в их внутренние области, используемые для экстракции ДНК. Тонкая пластинка компактного костного вещества, покрывающая фрагменты костей, преимущественно состоящие из губ-

чатой костной ткани, как правило, не является такой защитой, что делает их намного более подверженными контаминации.

Вместе с тем структура губчатой костной ткани позволяет проводить ее эффективную химическую деконтаминацию. При выполнении палеогенетических исследований останков ребенка мы полностью удаляли пластинку компактного костного вещества и использовали для выделения ДНК небольшие фрагменты губчатой костной ткани. Химическую деконтаминацию проводили, помещая их в 5%-й раствор гипохлорита натрия. Эффективность этого способа была показана в специальной работе [Kemp, Smith, 2005] и признана большинством специалистов. В нашем случае фрагменты губчатой костной ткани полностью смачивались раствором гипохлорита натрия, что приводило к разрушению всей ДНК, контактировавшей с ним, – как современной, потенциально загрязнившейся образцы, так и аутентичной древней, которая могла сохраниться на поверхности элементов губчатой костной ткани (трабекул). Эффективность данного способа деконтаминации подтверждается тем, что мы не обнаружили никаких следов загрязнения в четырех независимых экстрактах ДНК.

Нами была продемонстрирована высокая степень сохранности ДНК в экстрактах, полученных из губчатого костного вещества. В частности, ГВС I мтДНК был успешно амплифицирован в виде как коротких перекрывающихся фрагментов, так и одного длинного – более 300 пар нуклеотидов. Кроме того, для ребенка был установлен полный профиль аутомсомных STR-локусов (исключение могут составлять STR-локусы, представленные наиболее длинными фрагментами). Подобный результат свидетельствует о высокой степени сохранности как митохондриальной, так и ядерной ДНК в губчатом костном веществе. Ранее при использовании традиционного материала (зубы, компактное костное вещество) полный профиль исследованного в данной работе набора аутомсомных STR-локусов нам удавалось получить лишь для отдельных образцов с наиболее высокой степенью сохранности ДНК. При анализе профиля STR-локусов установлена обратная корреляция эффективности амплификации и длины амплифицируемых фрагментов, характерная для древней ДНК.

Обработка губчатой костной ткани раствором гипохлорита натрия не привела к существенному снижению содержания аутентичной ДНК. Очевидно, что в полученных экстрактах представлена только ДНК, которая сохранилась во внутренней области трабекул, образующих губчатое костное вещество. Это коррелирует с данными, полученными в одной из методических работ [Salamon et al., 2005]. Они свидетельствуют о том, что при кратковременной обработке мелкодисперсного костного порошка (полученного

из компактной костной ткани) гипохлоритом натрия ДНК внутри его частиц сохраняется на уровне, достаточном для проведения анализа как минимум митохондриальной ДНК. Полученные нами результаты позволяют распространить это наблюдение на губчатое костное вещество.

Таким образом, губчатое костное вещество высокой степени сохранности может быть полноценным источником для выделения древней ДНК, позволяющим проводить деконтаминацию материала и анализ структуры локусов митохондриальной и ядерной ДНК. Это расширяет спектр палеоантропологических материалов, пригодных для молекулярно-генетических исследований, что особенно актуально в случае анализа фрагментарных останков. С полученными нами данными согласуется и недавнее сообщение об обнаружении древней ДНК высокой степени сохранности во внутренних областях пирамиды височной кости [Gamba et al., 2014]. Таким образом, в настоящее время являются актуальными работы по оценке относительной степени сохранности ДНК в скелетных материалах различных типов.

Результаты анализа структуры образцов митохондриальной ДНК индивидов из погр. 1 кург. 1 могильника Ак-Алаха-3. Структура гаплогрупп ГВС I позволяет однозначно определить филогенетическое положение двух исследованных древних образцов мтДНК. У взрослого мужчины мтДНК характеризуется гаплотипом 16223T-16290T-16319A-16362C и относится к гаплогруппе А4 макрогаплогруппы N; у ребенка – гаплотипом 16129A-16223T-16298C-16327T, принадлежит к гаплогруппе С (наиболее вероятно, к подгруппе С4а1) макрогаплогруппы М. Таким образом, варианты мтДНК индивидов, совместно захороненных в погр. 1 кург. 1 могильника Ак-Алаха-3, относятся к восточно-евразийскому кластеру гаплогрупп мтДНК, но принадлежат к филогенетически удаленным друг от друга гаплогруппам. Следует отметить, что одновременное присутствие в генофонде филогенетически удаленных групп является характерной чертой большинства исследованных к настоящему моменту древних и современных коренных популяций Алтае-Саянской горной страны и прилегающих районов Центральной Азии и отражает сложность процессов формирования генетического состава населения региона, в основе которых лежало взаимодействие разнообразных в отношении структуры генофонда и географического происхождения популяций человека.

Анализ литературных данных о распространенности выявленных нами структурных вариантов мтДНК в генофондах современного коренного населения Евразии позволил охарактеризовать исследованные линии с точки зрения филогеографии. Вариант мтДНК, обнаруженный в останках взрослого мужчины, по структуре гаплотипа ГВС I совпадает с корневым ва-

риантом гаплогруппы А4, основной ареал которой (без учета подгруппы А2, специфичной для коренных популяций Северо-Восточной Сибири и Дальнего Востока [Volodko et al., 2008]) охватывает Центральную Азию (в т.ч. Горный Алтай), территорию Китая, Восточной и части Юго-Восточной Азии, Среднеазиатский регион. Горный Алтай расположен в северной или северо-западной части этого ареала. Гаплогруппа А4 включает несколько подгрупп, маркируемых нуклеотидными заменами как в ГВС I, так и в кодирующей части мтДНК. Нами проводился филогеографический анализ только вариантов ГВС I мтДНК, относящихся к гаплогруппе А4 [Пилипенко, Молодин, Ромашенко, 2011а]. Он показал, что ряд субкластеров, отличающихся последовательностью ГВС I мтДНК, являются филогеографически контрастными и маркируют относительно независимую эволюцию линий кластера А4 в разных частях общего ареала данной гаплогруппы (более детальную информацию см.: [Там же]). Однако вариант с корневым гаплотипом А4 распространен по всему ареалу. В частности, он выявлен в генофонде большинства современных коренных популяций Горного Алтая и сопредельных районов юга Сибири и Центральной Азии. Таким образом, обнаруженный вариант является типичным для исследуемого нами региона. Его присутствие отражает общие этапы становления генофондов населения Центральной Азии и сопредельных территорий.

Выявленный в останках ребенка вариант мтДНК, относящийся к гаплогруппе С (С4а1), обнаруживает как сходство, так и некоторые отличия в распространенности в современных популяциях Евразии по сравнению с рассмотренной выше линией гаплогруппы А4. Линии гаплогруппы С с общим гаплотипом 16129A-16223T-16298C-16327T широко представлены в генофондах современного населения различных районов Центральной Азии (включая Горный Алтай) и Северного Китая (как и А4), однако в большей степени характерны для популяций Северной Азии [Derenko, Grzybowski, Malyarchuk et al., 2003; Derenko, Malyarchuk, Grzybowski et al., 2007; Starikovskaya et al., 2005; Metspalu et al., 2004]. Таким образом, ареал гаплогруппы С4, по сравнению с А4, распространяется дальше на север. Более того, именно южные и центральные районы Сибири (как Западной, так и Восточной) можно считать основной областью распространения ее вариантов.

Таким образом, по результатам филогеографического анализа оба обнаруженных нами варианта мтДНК можно назвать типичными для генофондов современного коренного населения Южной Сибири и сопредельных территорий. Характер распространения и уровень разнообразия вариантов гаплогрупп А4 и С4 свидетельствуют о том, что эти гаплогруппы присутствуют в регионе длительное время.

С полученными нами результатами хорошо коррелирует и картина распространения рассматриваемых вариантов мтДНК в древних популяциях Евразии, реконструированная как по доступным литературным материалам, так и по неопубликованным данным нашей лаборатории. Эти варианты были характерны для представителей ранних кочевых племен Центральной Азии и юга Сибири (включая Горный Алтай) конца I тыс. до н.э. – начала I тыс. н.э. Так, рассматриваемые линии гаплогрупп А4 и С4 (и их производные) присутствовали в генофондах хунну Северо-Восточной Монголии [Keyser-Tracqui, Grubezy, Ludes, 2003] и Забайкалья [Пилипенко и др., 2011б] (а также неопубликованные данные авторов). Линии первой обнаружены в популяции раннего железного века в Центральном Казахстане [Lalueza-Fox et al., 2004]. Непосредственно на территории Горного Алтая варианты гаплогрупп А4 и С4 (идентичные и близкие по структуре) выявлены в генофонде носителей пазырыкской культуры, в т.ч. с плоскогорья Укок, откуда происходят исследованные в данной работе образцы (например, идентичный вариант гаплогруппы С4 обнаружен у индивида из кург. 1 могильника Ак-Алаха-5 – неопубликованные данные авторов). Таким образом, можно констатировать, что варианты мтДНК, выявленные в останках индивидов из погр. 1 кург. 1 могильника Ак-Алаха-3, были широко представлены в древних популяциях как Горного Алтая, так и сопредельных территорий Южной Сибири и Центральной Азии.

По-видимому, гаплогруппы А4 и С4 присутствовали в генофонде обитателей Горного Алтая и в периоды, предшествовавшие раннему железному веку, и имеют автохтонное происхождение. Наиболее ярким свидетельством в пользу такого предположения является обнаружение корневого варианта гаплогруппы А4 в останках наиболее раннего представителя анатомически современного населения региона – у женщины из погребения в пещере Каминной [Пилипенко, Молодин, Ромашенко, 2011а], которое датируется серединой IV тыс. до н.э. и относится к позднему неолиту [Маркин, 2000].

Проведенный ранее анализ палеоантропологических останков из погр. 1 кург. 1 могильника Ак-Алаха-3 методами физической антропологии позволил констатировать сходство взрослого мужчины по ряду краниометрических параметров с представителями некоторых групп населения Средней Азии и его тяготение к европеоидному антропологическому типу в целом [Чикишева, Зубова, 2013; Чикишева, Полосьмак, Зубова, 2015]. Полученные нами данные по структуре мтДНК не подтверждают это направление генетических связей. Они свидетельствуют о связи индивида с автохтонным населением Южной Сибири и Центральной Азии. Этот результат не следует рассматривать как противоречие между данными фи-

зической антропологии и палеогенетики. Сходство с представителями населения южных областей Средней Азии и европеоидный в целом антропологический тип могли быть обусловлены генетическими связями исследованного индивида по отцовской линии, что не противоречит наличию восточных связей по материнской линии, которые маркируются мтДНК. Кроме того, необходимо учитывать неполноту краниометрической характеристики мужчины из-за плохой сохранности черепа (особенно его лицевой части). При этом комплекс одонтологических признаков индивида является нейтральным и не позволяет однозначно отнести его к какому-либо из известных типов [Чикишева, Полосьмак, Зубова, 2015].

Данные, полученные методами палеогенетики и физической антропологии по останкам ребенка, хорошо коррелируются. В частности, особенности первого нижнего моляра позволяют отнести его к восточному одонтологическому стволу, что характерно для других представителей кара-кобинской группы населения [Чикишева, Зубова, 2013].

Таким образом, данные палеогенетики и физической антропологии об индивидах из погр. 1 кург. 1 могильника Ак-Алаха-3 верифицируют и существенно дополняют друг друга.

Отдельный блок полученных нами результатов связан с анализом ядерных локусов – маркеров половой принадлежности и статуса высоковариабельных аутосомных STR-локусов, используемых для получения индивидуальной генетической характеристики и определения возможного близкого родства индивидов. Анализ генетических маркеров половой принадлежности подтвердил мужской пол взрослого индивида, ранее определенный по данным физической антропологии. В останках ребенка не выявлено следов присутствия ДНК Y-хромосомы, что свидетельствует о его женском поле.

Высокая сохранность ядерной ДНК в останках девочки позволила установить полный профиль девяти аутосомных STR-локусов:

Локус	Генотип
D3S1358	15/16
vWA	17/18
FGA	21/22
D8S1179	10/13
D21S11	29/32.2
D18S51	16/16*
D5S818	11/12
D13S317	11/13
D7S820	11/11*

*Существует очень низкая вероятность отсутствия сигнала от второго аллеля (с большим числом повторов), который не был амплифицирован из-за деградированного состояния ДНК.

Сохранность ядерной ДНК в плечевой кости взрослого мужчины оказалась существенно ниже, чем в останках девочки. Помимо маркеров половой принадлежности удалось получить лишь обрывочные данные об отдельных STR-локусах, что не позволяет судить о возможном родстве индивидов как мотиве их совместного погребения. Для решения этого вопроса реконструкция STR-профиля мужчины в настоящее время продолжена с использованием зубов в качестве материала для выделения ДНК.

Заключение

Результаты молекулярно-генетического исследования останков из погр. 1 кург. 1 могильника Ак-Алаха-3 представляют собой первую информацию о генофонде населения Горного Алтая, оставившего погребальные комплексы кара-кобинского типа. Данные, полученные по двум образцам, безусловно, не позволяют нам сколько-нибудь полно охарактеризовать его. Необходимо также принимать во внимание отличие краниометрического типа взрослого мужчины из этого погребения от кара-кобинской серии в целом, изученной методами физической антропологии [Чикишева, Полосьмак, Зубова, 2015]. Тем не менее полученные результаты позволяют коснуться вопроса о характере связей кара-кобинцев с пазырыкским населением региона. Данные физической антропологии и палеогенетики, полученные ранее для носителей пазырыкской культуры Горного Алтая, свидетельствуют о многокомпонентном составе популяции. Формирование ее генофонда, по-видимому, происходило при взаимодействии коренного населения Горного Алтая и сопредельных районов Южной Сибири и Центральной Азии с группами, мигрировавшими с территории современной Средней и Передней Азии. При этом доминирующими компонентами генофонда мтДНК являются автохтонные центрально-азиатские кластеры. Специфика погребальной практики кара-кобинцев (использование каменных ящиков), уходящая корнями в традиции местного населения эпохи бронзы, и особенности их антропологического типа позволили предположить, что носители кара-кобинской культуры могут в наиболее чистом виде представлять автохтонный субстрат в составе населения Алтая скифского времени.

Существовал ряд точек зрения на взаимоотношения носителей пазырыкской и кара-кобинской культур: от признания их, хотя и с оговорками, разными этнокультурными группами [Суразаков, 1983; Могильников, 1988] до объединения в одну [Шульга, 1986; Полосьмак, 1994, 2000; Molodin, 2011]. Как показывают последние междисциплинарные исследования, это несколько упрощенные схемы. В действитель-

ности, происходившие на территории Горного Алтая процессы были сложнее. Полученные к настоящему моменту палеогенетические данные свидетельствуют об общности как минимум отдельных компонентов генофонда мтДНК пазырыкского и кара-кобинского населения. Общие компоненты относятся к филогенетическим кластерам мтДНК, типичным для ранних кочевников юга Сибири и Центральной Азии, ведущих происхождение от предшествующих групп населения региона. Их присутствие может объясняться интенсивными генетическими контактами между этими группами (вплоть до их объединения в одну популяцию), о чем свидетельствуют данные археологии и физической антропологии [Чикишева, 2012; Чикишева, Полосьмак, Зубова, 2015]. Изучение серийного кара-кобинского материала с привлечением, помимо мтДНК, других филогенетически информативных маркеров (в частности, Y-хромосомы) позволит пролить свет на возможные популяционно-генетические аспекты дуальности погребального обряда, наблюдаемой в среде скифского населения Горного Алтая. Благодаря последним антропологическим и генетическим исследованиям можно говорить о том, что носители пазырыкской культуры Горного и Монгольского Алтая – новая популяция, сформировавшаяся в результате тесных контактов между пришлым и автохтонным населением. В ней лишь эпизодически встречаются отдельные представители этих двух составляющих в «чистом» исходном варианте.

Список литературы

- Летягин А.Ю., Савелов А.А., Полосьмак Н.В.** Высокопольная магнитно-резонансная томография антропоархеологического объекта из кургана 1 могильника Ак-Алаха-3 (Укок): результаты и интерпретация // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2014. – № 4. – С. 83–91.
- Маркин С.В.** Неолитическое погребение Северо-Западного Алтая // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2000. – № 2. – С. 53–64.
- Могильников В.А.** Курганы Кер-Кечу: (К вопросу об этническом составе населения Горного Алтая второй половины I тыс. до н.э.) // Проблемы изучения культуры населения Горного Алтая. – Горно-Алтайск: ГАНИИИЯЛ, 1988. – С. 10–60.
- Молодин В.И., Пилипенко А.С., Журавлев А.А., Трапезов Р.О., Ромащенко А.Г.** Генофонд мтДНК населения восточного варианта пахомовской культуры // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2012. – № 4. – С. 62–69.
- Пилипенко А.С., Молодин В.И.** Палеогенетический анализ в археологических исследованиях // Информ. вестн. ВОГиС. – 2010. – Т. 14, № 2. – С. 280–311.
- Пилипенко А.С., Молодин В.И., Ромащенко А.Г.** Митохондриальная ДНК женщины из пещеры Каминная (Гор-

ный Алтай) эпохи позднего неолита // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011а. – № 4. – С. 633–643.

Пилипенко А.С., Полосьмак Н.В., П.Б. Коновалов П.Б., Журавлев А.А. Генофонд митохондриальной ДНК хунну Забайкалья // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2011б. – Т. XVII. – С. 222–225.

Пилипенко А.С., Ромашенко А.Г., Молодин В.И., Куликов И.В., Кобзев В.Ф., Поздняков Д.В., Новикова О.И. Особенности захоронения младенцев в жилищах городища Чича-1 в Барабинской лесостепи по данным анализа структуры ДНК // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2008. – № 2. – С. 57–67.

Полосьмак Н.В. Пазырыкская культура // Древние культуры Бертегской долины / отв. ред. В.И. Молодин. – Новосибирск: Наука, 1994. – С. 137–144.

Полосьмак Н.В. Погребальный комплекс кургана Ак-Алаха-3: Историко-культурный анализ // Феномен алтайских мумий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2000. – С. 57–85.

Полосьмак Н.В. Всадники Укока. – Новосибирск: ИНФОЛИО-пресс, 2001. – 336 с.

Полосьмак Н.В. Двадцать лет спустя // Наука из первых рук. – 2013. – № 3. – С. 7–22.

Суразаков А.С. Курганы эпохи раннего железа в могильнике Кызык-Телань I (к вопросу о выделении кара-кобинской культуры) // Археологические исследования в Горном Алтае в 1980–1982 гг. – Горно-Алтайск: ГАНИИИЯЛ, 1983. – С. 46–48.

Чикишева Т.А. Динамика антропологической дифференциации населения юга Западной Сибири в эпохи неолита – раннего железа. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2012. – 468 с.

Чикишева Т.А., Зубова А.В. Палеоантропологические материалы из впускного погребения кургана 1 могильника Ак-Алаха-3 // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2013. – Т. XIX. – С. 564–570.

Чикишева Т.А., Полосьмак Н.В., Зубова А.В. Новые данные о погребальном комплексе кургана 1 могильника Ак-Алаха-3 // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2015. – № 1. – С. 144–154.

Шульга П.И. К вопросу о культуре скотоводов Горного Алтая в VI–II вв. до н.э. // Скифская эпоха Алтая: тез. докл. конф. – Барнаул, 1986. – С. 20–23.

Andrews R.M., Kubacka I., Chinnery P.F., Lightowers R.N., Turnbull D.M., Howell N. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA // Nature Genetics. – 1999. – Vol. 23. – P. 147.

Derenko M.V., Grzybowski T., Malyarchuk B.A., Dambueva I.K., Denisova G.A., Czarny J., Dorzhu C.M., Kakrakov V.T., Miscicka-Sliwka D., Wozniak M., Zakharov I.A. Diversity of mitochondrial DNA lineages in South Siberia // Ann. Hum. Genet. – 2003. – Vol. 67. – P. 391–411.

Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T., Denisova G., Dambueva I., Perkova M., Dorzhu C., Luzina F., Lee H.K., Vanecsek T., Vilems R., Zakharov I. Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in Northern Asian populations // Am. J. Hum. Genet. – 2007. – Vol. 81. – P. 1025–1041.

Gamba C., Jones E.R., Teasdale M.D., McLaughlin R.L., Gonzalez-Fortes G., Mattiangeli V., Domboroczki L., Kovari I., Pap I., Anders A., Whittle A., Dani J., Raczky P., Higham T.F., Hofreiter M., Bradley D.G., Pinhasi R. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory // Nat. Commun. – 2014. – Vol. 5. – P. 5257.

Haak W., Forster P., Bramanti B., Matsumura S., Brandt G., Tanzer M., Vilems R., Renfrew C., Gronborn D., Werner A.K., Burger J. Ancient DNA from the first European farmers in 7500-Year-Old Neolithic sites // Science. – 2005. – Vol. 305. – P. 1016–1018.

Kaestle F.A., Horsburgh K.A. Ancient DNA in anthropology: methods, applications, and ethics // Am. J. Phys. Anthropol. – 2002. – Vol. 119, N S35. – P. 92–130.

Kemp B.M., Smith D.G. Use bleach to eliminate contaminating DNA from the surface of bones and teeth // Forensic Sci. Intern. – 2005. – Vol. 154. – P. 53–61.

Keyser-Tracqui C., Crubezy E., Ludes B. Nuclear and mitochondrial DNA analysis of a 2000 year-old necropolis in the Egyin Gol Valley of Mongolia // Am. J. Hum. Genet. – 2003. – Vol. 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. – Vol. 32. – P. 25–32.

Lalueza-Fox C., Sampietro M.L., Gilbert M.T.P., Castri L., Facchini F., Pettener D., Bertranpetit J. Unravelling migrations in the steppe: mitochondrial DNA sequences from ancient Central Asians // Proc. Biol. Sci. – 2004. – Vol. 271. – P. 941–947.

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 Genet. – 2004. – Vol. 5. – P. 26.

Molodin V.I. Ethnogenesis of the Pazyryk people // «Terra Scythica»: мат-лы Междунар. симп. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2011. – С. 155–171.

Paabo S., Poinar H., Serre D., Jaenicke-Despres V., Hebler J., Rohland N., Kuch M., Krause J., Vigilant L., Hofreiter M. Genetic Analyses from Ancient DNA // Ann. Rev. Genet. – 2004. – Vol. 38. – P. 645–679.

Pilipenko 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. and Anthropol. Sci. – 2010. – Vol. 2, N 4. – P. 231–236.

Salamon M., Tuross N., Arensburg B., Weiner S. Relatively well preserved DNA is present in the crystal aggregates of fossil bones // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2005. – Vol. 102. – P. 13783–13788.

Starikovskaya E.B., Sukernik R.I., Derbeneva O.A., Volodko N.V., Ruiz-Persini 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. – Vol. 69. – P. 67–89.

Van Oven M., Kayser M. Updated comprehensive tree of global human mitochondrial DNA variation // *Hum. Mutat.* – 2009. – Vol. 30. – P. 386–394.

Volodko N.V., Starikovskaya E.B., Mazunin I.O., Eltsov N.P., Naidenko P.V., Wallace D.C., 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. – Vol. 82. – P. 1–17.

Материал поступил в редколлегия 12.03.15 г.

A.S. Pilipenko^{1,2}, R.O. Trapezov², N.V. Polosmak¹

¹*Institute of Archaeology and Ethnography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Pr. Akademika Lavrentieva 17, Novosibirsk, 630090, Russia*
E-mail: polosmaknatalia@gmail.com

²*Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Pr. Akademika Lavrentieva 10, Novosibirsk, 630090, Russia*
E-mail: alexpil@bionet.nsc.ru; rtrapezov@yandex.ru

A GENETIC ANALYSIS OF HUMAN REMAINS FROM AK-ALAKHA-3 BURIAL MOUND 1, GORNY ALTAI

A genetic analysis of human remains from burial 1 in mound 1 at Ak-Alakha-3, Gorny Altai, focused on mitochondrial DNA, sex markers, and autosomal hypervariable STR markers. Variants of mtDNA extracted from the remains of an adult individual and a child fall into Eastern Eurasian haplogroups A4 and C, respectively, which are common in modern and prehistoric populations of Gorny Altai and the adjacent regions of southern Siberia and Central Asia. These variants must be considered autochthonous in the gene pool of the Early Iron Age Altai and were shared by otherwise dissimilar populations of that region in the Scythian Age. The adult individual is shown to be male, and the child was a girl. The results corroborate the efficiency of aDNA testing using the well preserved cancellous bone samples.

Keywords: *Paleogenetics, ancient DNA, mitochondrial DNA, sex markers, Gorny Altai, Pazyryk culture, Kara-Koba burials.*