МИТОХОНДРИАЛЬНАЯ ДНК ЖЕНЩИНЫ ИЗ ПЕЩЕРЫ КАМИННАЯ (ГОРНЫЙ АЛТАЙ) ЭПОХИ ПОЗДНЕГО НЕОЛИТА

А.С. Пилипенко[1], В.И. Молодин[2], А.Г. Ромащенко[1]

[1] Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: alexpil@bionet.nsc.ru;
[2] Учреждение Российской академии наук Институт археологии и этнографии Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия

Представлены результаты молекулярно-генетического анализа митохондриальной ДНК женщины из пещеры Каминная (Горный Алтай) эпохи позднего неолита (середина IV тысячелетия до н. э.). Установлена принадлежность исследованного образца к восточно-евразийской гаплогруппе А4. Филогеографический анализ свидетельствует об информативности вариантов А4 для реконструкции ранних этапов этногенетических процессов на юге Западной и Восточной Сибири.

Ключевые слова: молекулярная генетика, митохондриальная ДНК человека, гаплогруппа А, палеогенетика, неолит, этногенез, Сибирь.

Введение

Накопленные к настоящему времени данные молекулярной генетики, физической антропологии, археологии, лингвистики, этнографии свидетельствуют о важной роли Центрально-азиатского региона в процессах формирования современного населения Евразии. В значительной степени это обусловлено наличием в регионе обширных высокогорных областей (Алтае-Саянская горная страна, Тибет), которые одновременно разделяют ареалы генетически контрастных групп населения Евразии и служат для них контактной зоной. Разнообразие природно-климатических зон и условий, обилие ресурсов (биотических, каменного и рудного сырья) с древнейших времен привлекали сюда человека. Относительная изолированность отдельных участков горных областей обеспечивала возможность сосуществования в определенные периоды времени локальных групп (популяций) человека и сохранение различий в структуре их генофонда на протяжении длительных периодов времени.

Одним из наиболее интересных в этом отношении регионов является Горный Алтай. Современное коренное население этой территории достаточно хорошо изучено с точки зрения этногеномики, этнографии и лингвистики (Народы России…, 1994; Derenko *et al.*, 2003, 2007; Starikovskaya *et al.*, 2005; Народы мира…, 2007; Gokcumen *et al.*, 2008). Древние группы населения Горного Алтая изучены фрагментарно. Согласно археологическим данным, представители рода *Homo* населяли территорию Горного Алтая непрерывно в течение по меньшей мере последних 800 тыс. лет. Исследование палеолитических стоянок позволило проследить постепенную эволюцию каменной индустрии, протекавшую на местной основе на протяжении нескольких сотен тысяч лет (Деревянко, Шуньков, 2005; Деревянко, 2011). Опубликованные к настоящему времени палеогенетические результаты свидетельствуют о принадлежности открытых антропологических останков эпохи верхнего палеолита к двум видам человека – неандертальцам и «денисовцам» (Krause *et al.*, 2010). Палеоантропологический материал, достоверно относящийся к анатомически современному населению Горного Алтая, известен только начиная с периода позднего неолита–раннего металла. При этом наиболее ранний серийный материал, датируемый IV–III тысячелетиями до н. э., получен для населения афанасьевской культуры эпохи ранней бронзы. Возможность участия автохтонного неолитического населения в происхождении афанасьевского населения Горного Алтая является предметом дискуссии (Солодовников, 2003; Чикишева, 2010). В связи с этим афанасьевские материалы так же, как и массовые коллекции последующих эпох, сложно использовать для получения отчетливого представления о древнейшем автохтонном населении Горного Алтая анатомически современного типа.

Наиболее древними на территории Горного Алтая останками, достоверно принадлежащими *Homo sapiens*, на данный момент можно считать поздненеолитические палеоантропологические материалы, которые были получены при исследовании двух индивидуальных погребений: мужчины в пещере Нижнетыткескенская (Кирюшин и др., 1995) и женщины в пещере Каминная (Маркин, 2000). Всестороннее исследование этих материалов, несмотря на единичность, может быть информативно для реконструкции культурного и генетического фона, существовавшего в Горном Алтае в периоды, предшествующие эпохе палеометалла.

Исследование посвящено анализу структуры митохондриальной ДНК из останков женщины, погребенной в пещере Каминная в эпоху позднего неолита. Оно дополняет ранее опубликованные специальные работы, посвященные анализу археологического (культурного) контекста данного погребения (Маркин, 2000) и характеристике останков методами физической антропологии (Чикишева, 2000) и генетики (Чикишева и др., 2007).

Материалы и методы

Палеоантропологические материалы. Пещера Каминная расположена в северо-западной части среднегорного Алтая в Усть-Канском районе Республики Алтай в долине реки Каракол. На памятнике зафиксированы следы обитания человека как в плейстоцене (различные периоды палеолита), так и в голоцене (неолит, эпоха бронзы, железа и средневековья) (Маркин, 2000).

Материалом для исследования послужили фрагменты скелета женщины возраста 23–25 лет (Чикишева, 2000), погребение которой было обнаружено С.В. Маркиным в 1994 г. и датируется серединой IV тысячелетия до н. э. (эпоха позднего неолита; радиоуглеродные даты получены для кусочков угля, обнаруженных чуть выше костяка в заполнении могильной ямы) (Маркин, 2000).

Останки представлены почти полным скелетом (отсутствовали только кости левой ступни). Перед отбором проб для палеогенетического анализа была проведена визуальная оценка степени макроскопической сохранности костных останков. Были выявлены признаки значительной деградации костей посткраниального скелета (включая все длинные кости конечностей – наиболее подходящий для палеогенетического исследования посткраниальный материал): хрупкость и ломкость костей, сильная эрозия поверхности компактного костного вещества. Эти признаки, как правило, указывают на разрушение органических составляющих скелета и низкую сохранность ДНК в останках. Низкая степень сохранности скелета нехарактерна для большинства палеоантропологических материалов из Горного Алтая и, по-видимому, является следствием особенностей локальных условий среды, в которой находились останки после погребения. Более высокую степень сохранности демонстрировала только одна из ключиц. При обследовании черепа погребенной было выявлено хорошее состояние зубов, свидетельствующее о возможной высокой сохранности ДНК. Вследствие этого для проведения молекулярно-генетического анализа были взяты два зуба и ключица.

Экстракция ДНК. Предварительную обработку палеоантропологического материала и экстракцию ДНК проводили методами, описанными в работе A.S. Pilipenko с соавт. (2010). Поверхность механически очищали от загрязнений и обрабатывали 7%-м раствором гипохлорита натрия для разрушения возможных загрязнений современной ДНК. Затем поверхность образца удаляли механически на глубину ~1 мм и облучали образец ультрафиолетом не менее 1 ч с каждой стороны. После этого зубы размалывали до состояния мелкодисперсного порошка с помощью аналитической мельницы. Из компактного вещества ключицы высверливали костный порошок сверлом диаметром

2 мм. Для выделения ДНК костный порошок в течение 48 ч выдерживали в лизирующем 5М гуанидинизотиоционатном буфере (Pilipenko *et al*., 2010). Экстракцию проводили смесью фенола и хлороформа, а затем хлороформом. ДНК из водной фазы осаждали изопропанолом в присутствии 1М хлорида натрия с последующей двукратной промывкой 75%-м раствором этилового спирта. Полученный осадок растворяли в воде и хранили в замороженном состоянии при температуре –20 °С.

Анализ нуклеотидной последовательности мтДНК. Амплификацию ГВСI мтДНК проводили двумя разными методами: амплификация четырех коротких перекрывающихся фрагментов с помощью однораундовой ПЦР (Haak *et al*., 2005) и амплификация одного длинного фрагмента с помощью «вложенной» ПЦР (включала два раунда реакции) (Пилипенко и др., 2008) (табл. 1). Участки ГВСII и кодирующей области мтДНК, использованные для подтверждения и уточнения филогенетического положения исследованного образца, и последовательность праймеров, использованных для амплификации этих участков, приведены в табл. 1.

Продукты амплификации фрагментов ГВСI клонировали с помощью набора pGEM-T Easy Vector System Kit (Promega, США) и секвенировали 8–15 клонов для каждого фрагмента. Нуклеотидную последовательность других фрагментов мтДНК определяли прямым автоматическим секвенированием.

Определение последовательности нуклеотидов проводили с использованием набора реактивов ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems, USA) в соответствии с инструкциями фирмы-производителя. Для проведения секвенирующей реакции использовали те же праймеры, что и для амплификации. Продукты секвенирующей реакции анализировали на приборе ABI Prism 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA) в Межинститутском центре автоматического секвенирования ДНК (www.sequest.niboch.nsc.ru, Новосибирск). Полученные последовательности сравнивали с уточненной Кембриджской референсной последовательностью мтДНК (Andrews *et al*., 1999). Филогенетическую интерпретацию последовательностей осуществляли в соответствии с существующей

Таблица 1

Фрагменты и отдельные информативные позиции в митохондриальной ДНК, исследованные в данной работе, и праймеры, использованные для их анализа

Исследуемый фрагмент (позиция) в мтДНК	Маркируемая группа мтДНК (в контексте данной работы)	Праймеры	Ссылка на праймеры
ГВС I (15997-16141) ГВС I (16118-16232) ГВС I (16210-16355) ГВС I (16286-16409)	A, A4	L15996/16142 L16117/H16233 L16209/H16356 L16287/H16410	Haak *et al*., 2005
ГВС I (16074-16366)	A, A4	1 раунд ПЦР: L16046/H16401 2 раунд ПЦР: L16073/H16367	Pilipenko *et al*., 2008
663	A	L635/H677	Lalueza-Fox *et al*., 2004
152 (в ГВС II)	A4	L16517/H160	Lalueza-Fox *et al*., 2004
1442	A4a	L1361/1493	Ermini *et al*., 2008
16189 (в ГВС I)	A4b	L16117/H16233	Haak *et al*., 2005
200 (в ГВС II)	A4c	L140/H242	Ermini *et al*., 2008
151 (в ГВС II)	A4d	L16517/H160 и L140/H242	Lalueza-Fox *et al*., 2004 Ermini *et al*., 2008
146, 153 (в ГВС II) 16111 (в ГВС I)	A2	L16517/H160 и L15996/H142	Lalueza-Fox *et al*., 2004 Haak *et al*., 2005
654	A6	L635/H677	Lalueza-Fox *et al*., 2004

классификацией структурных вариантов мтДНК (van Oven, Kayser, 2009).

Для проведения филогенетического анализа использовали собственную базу данных по структуре ГВСI мтДНК, сформированную из литературных данных, включающую более 20 тыс. образцов из современных популяций человека Евразии.

Меры против контаминации. Все работы с древним материалом были выполнены в лабораторных помещениях, специально предназначенных для работы с древней ДНК. Помещения оборудованы независимой системой приточной вентиляции с функцией фильтрации воздуха с созданием градиента его давления от более чистых к менее чистым помещениям, системой облучения ультрафиолетом, ламинарными шкафами второго класса защиты и другим оборудованием. Персонал лаборатории использовал комплекты спецодежды для чистых помещений, проводилась частая смена стерильных перчаток. Все рабочие поверхности и приборы регулярно обрабатывались 5 %-м раствором гипохлорита натрия и облучались ультрафиолетом. 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 сотрудников палеогенетической лаборатории, имеющих доступ в чистые помещения, а также для специалистов-антропологов, осуществлявших палеоантропологический анализ останков и отбор материалов для генетического исследования, было проведено определение последовательности ГВСI мтДНК для выявления возможной контаминации материалов.

Результаты

Структура исследованного образца мтДНК и его филогенетическое положение. Определить первичную последовательность фрагментов мтДНК удалось только из материала зубов. Результаты, полученные для двух зубов, обработка и экстракция ДНК из которых проводились с перерывом более одного месяца, полностью совпадали. Из материала посткраниального скелета (ключица) ни в одном из использованных нами вариантов ПЦР не было получено продуктов амплификации. Это коррелирует с низкой степенью сохранности посткраниального материала, отмеченной нами при отборе образцов.

На первом этапе эксперимента анализу была подвергнута последовательность ГВСI мтДНК (табл. 2). Анализ четырех перекрывающихся фрагментов длиной от 115 до 146 п.н. (здесь и далее длина и положение фрагментов указаны без учета последовательности праймеров) позволил определить последовательность нуклеотидов участка ГВСI мтДНК в положении 15997–16409. Указанный участок последовательности ГВСI образца из пещеры Каминной отличался от Кембриджской референсной последовательности мтДНК (rCRS) (Andrews *et al*., 1999) транзициями в четырех позициях: C16223T, C16290T, G16319A, T16362C (гаплотип 16223-16290-16319-16362). Мотив 16223T-16290T-16319A свидетельствует о принадлежности исследуемого образца мтДНК к гаплогруппе A восточно-евразийского кластера гаплогрупп мтДНК. Принадлежность исследованного образца мтДНК к гаплогруппе A подтверждена наличием транзиции A663G в кодирующей части мтДНК, которая маркирует все линии этой гаплогруппы. Дополнительная замена в положении 16362 свидетельствует о принадлежности исследованного варианта к подгруппе A4.

Таблица 2

Структура гаплотипа ГВС I и статус информативных позиций в ГВСII и кодирующей части образца мтДНК из пещеры Каминная

Исследуемый фрагмент (позиция) в мтДНК	Нуклеотидные замены в образце из Каминной	Маркируемая группа мтДНК (в контексте данной работы)
ГВС I (15997-16409)	16223 C-T 16290 C-T 16319 G-A 16362 T-C	A4
152 (в ГВС II)	152 T-C	A4
663	663 A-G	A

Примечание. Указаны только позиции, отличающиеся от Кембриджской референсной последовательности.

Согласно современной классификации (van Oven, Kayser, 2009), в составе группы A4 помимо корневого варианта выделяют несколько подгрупп, которые маркируются нуклеотидными заменами как в ГВСI, так и в ГВСII и кодирующей области мтДНК (рис. 1). Для уточнения положения исследованного образца на филогенетическом дереве гаплогруппы A4 были выбраны позиции в контрольном районе и кодирующей части мтДНК, маркирующие отдельные подгруппы A4 (табл. 1). По последовательности ГВСI образец из пещеры Каминная соответствует корневому варианту гаплогруппы A4. Анализ выбранных позиций за пределами ГВСI также показал, что исследуемый нами образец мтДНК не принадлежит ни к одной из выделенных на данный момент подгрупп A4. Поскольку мы не имеем полной последовательности мтДНК индивида из пещеры Каминная, существует вероятность того, что исследованный вариант может отличаться по полной последовательности митохондриального генома от образцов, соответствующих корневому структурному варианту гаплогруппы A4 на глобальном филогенетическом дереве полных геномов мтДНК. Поэтому узел A4* на рис. 1, к которому относится исследованный древний образец мтДНК, в данном случае объединяет в себя варианты гаплогруппы A4, не относящиеся ни к одной из ее подгрупп, выделенных к настоящему времени.

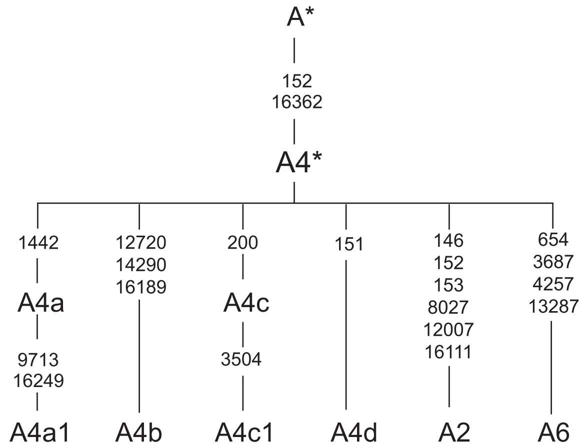

Рис. 1. Филогенетическое дерево гаплогруппы A4 митохондриальной ДНК, построенное по результатам анализа полных последовательностей мтДНК (по: van Oven, Kayser, 2009).

Достоверность полученных экспериментальных результатов. Доказательство достоверности экспериментальных результатов – одно из основных условий успешного выполнения палеогенетического анализа останков анатомически современного человека. В процессе исследования мтДНК погребенной из пещеры Каминная помимо строгого соблюдения общепринятых требований к условиям проведения эксперимента (см. Материалы и методы) было получено несколько прямых и косвенных свидетельств достоверности экспериментальных данных: результаты анализа ДНК из нескольких независимых экстрактов из материала двух разных зубов, а также результаты повторных ПЦР из каждого экстракта полностью совпадают; данные, полученные для разных участков молекулы мтДНК (ГВСI, ГВСII, позиции в кодирующей части), не противоречат друг другу и могут быть однозначно интерпретированы филогенетически; гаплотип образца мтДНК из пещеры Каминная не совпадает с мтДНК исследователей (палеоантропологов и палеогенетиков), контактировавших с останками до или в процессе их палеогенетического исследования, или же имевших доступ в чистые помещения в период проведения палеогенетического эксперимента; вероятность тотальной контаминации скелета одним вариантом мтДНК, относящимся к восточно-евразийской гаплогруппе, от археолога или случайного человека крайне маловероятна; клонирование ПЦР-продуктов в бактериальном векторе и секвенирование нескольких клонов позволили выявить характерную для древней ДНК вырожденность последовательности клонов, являющуюся результатом дезаминирования цитозина (рис. 2); реконструкция консенсусной последовательности по результатам секвенирования нескольких клонов исключает вероятность влияния процессов дезаминирования цитозина или случайных ошибок полимеразы в ПЦР на конечные экспериментальные данные; в процессе эксперимента для исследуемого образца установлена характерная для древней ДНК обратная зависимость между размером амплифицируемого фрагмента ДНК и эффективностью ПЦР (успешная амплификация только коротких фрагментов мтДНК). Перечисленные факты в совокупности позволяют считать полученные данные о структуре образца мтДНК представителя населения позднего неолита

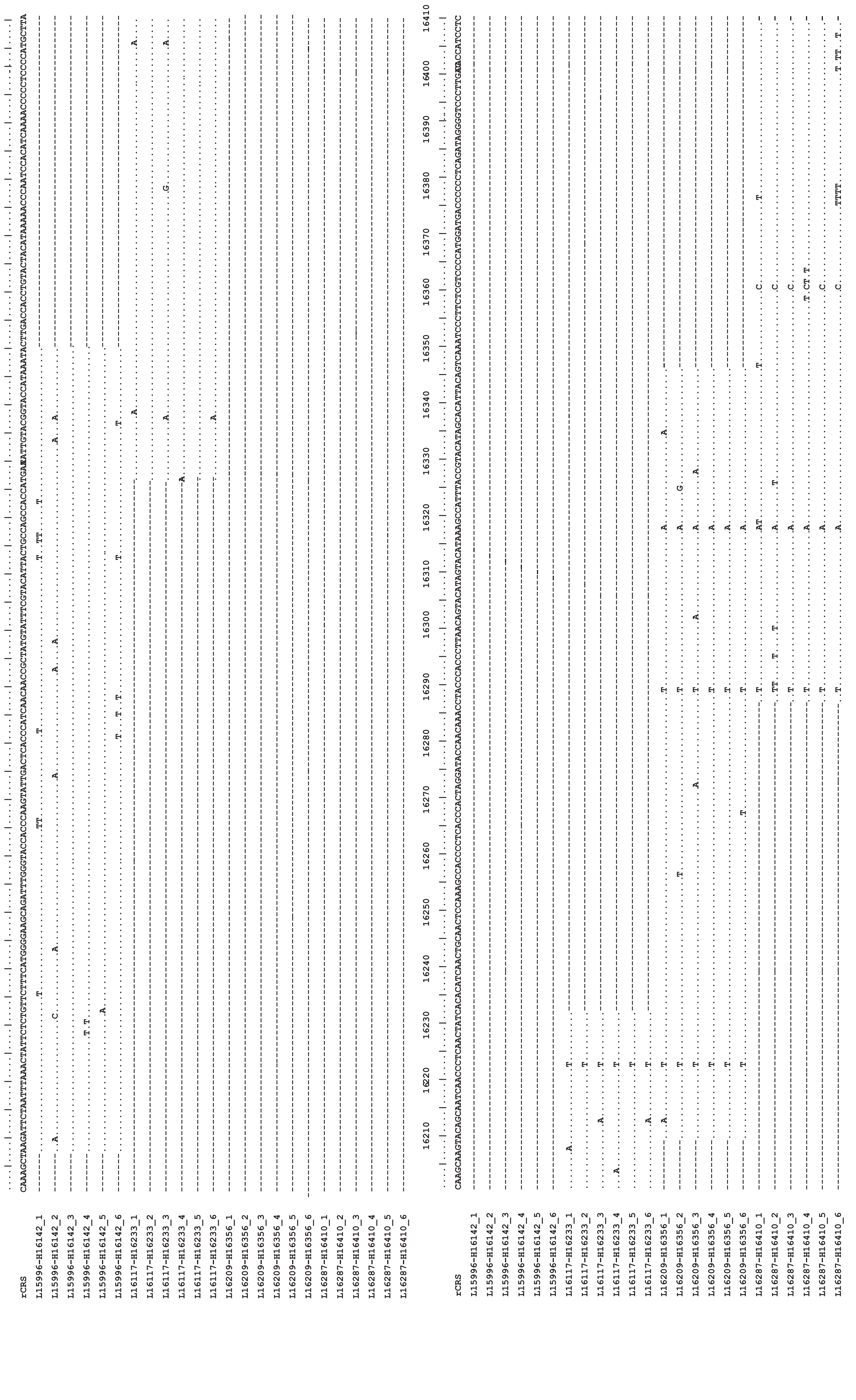

Рис. 2. Последовательность клонов различных фрагментов ГВСI, полученных для образца из пещеры Каминная. Многочисленные спорадические замены С-Т и G-A являются следствием дезаминирования цитозина в прямой и обратной цепях древней ДНК.

Горного Алтая высокодостоверными и соответствующими существующим требованиям мирового уровня в данной области науки.

Обсуждение результатов

Варианты мтДНК, относящиеся к гаплогруппе А, широко представлены в генофондах популяций человека восточной части Евразии. В составе гаплогруппы А на данный момент выделяют значительное число подгрупп. Многие из них характеризуются специфичным распространением в генофондах современного населения Евразии, что делает гаплогруппу А информативной для реконструкции эволюционного прошлого популяций человека включая ранние этапы их становления в плейстоцене. Полученные экспериментальные результаты свидетельствуют о принадлежности образца мтДНК женщины, погребенной в пещере Каминная, к корневому (или близкому к корневому) варианту восточно-евразийской гаплогруппы А4. Кластер А4 в целом также характеризуется широким распространением. Согласно существующей классификации, в его состав входит и подгруппа А2, которая резко контрастирует с другими подгруппами А4 в отношении картины разнообразия и представленности в современных коренных популяциях Евразии. Ее линии представлены только в генофондах популяций северо-востока Сибири и на севере Дальнего Востока, где формируют основу генофонда мтДНК некоторых популяций (Volodko *et al.*, 2008). Учитывая специфику распространения и значительный возраст ответвления этой группы от остальных подгрупп, мы исключили ее линии из дальнейшего рассмотрения (далее под кластером А4 мы подразумеваем А4 без учета А2). С исключением подгруппы А2 ареал распространения линий А4 значительно сокращается. Основная область его распространения включает Центральную Азию (включая Южную Сибирь), территорию Китая, Восточной Азии, некоторых стран Юго-Восточной Азии, среднеазиатский регион. Таким образом, территория Горного Алтая, откуда происходит исследованный нами палеоантропологический материал, расположена на северо-западной периферии ареала гаплогруппы А4.

Выделение многих подгрупп в составе гаплогруппы А4 базируется на анализе позиций в кодирующей части мтДНК. Филогеографический анализ, выполненный с использованием данных о статусе информативных позиций в кодирующей части мтДНК, мог бы быть информативнее по сравнению с анализом последовательностей ГВСI мтДНК. Однако его проведение пока ограничено небольшой численностью опубликованных последовательностей. Поэтому при проведении подробного филогеографического анализа вариантов гаплогруппы А4 мы использовали только данные о вариабельности ГВСI мтДНК.

В использованной нами для анализа выборке современного населения Евразии общей численностью более 20 тыс. человек мы обнаружили 190 носителей вариантов гаплогруппы А4. Из них 46 были идентичны исследованному нами древнему образцу. Анализ их географического распространения показал, что образцы с «корневым» вариантом гаплотипа ГВСI представлены повсеместно на территории ареала А4 гаплогруппы. В частности, этот вариант выявлен в генофонде большинства популяций современного коренного населения Горного Алтая и сопредельных с ним территорий.

Интересно, что «корневой» вариант гаплогруппы А4 – практически единственный, демонстрирующий столь широкое распространение. Остальные варианты (и их группы) формируют субкластеры, специфичные для разных частей ареала гаплогруппы. Так, специфичными для стран Юго-Восточной Азии (в частности Тайланда) и Китая являются линии с общими мотивами **16124**-16223-16290-16319-16362 и 16223-**16274**-16290-16319-16362, а субкластер с общим мотивом 16223-**16260**-16290-16319-16362 встречается только в восточной части Индии (Metspalu *et al.*, 2004). В популяциях Центральной Азии, Южной Сибири (включая Горный Алтай) и сопредельных территорий (Западная Сибирь и даже Волго-Уральский регион) присутствуют специфичные линии, не выявленные у населения Юго-Восточной Азии и Китая. Примером может служить линия с гаплотипом 16223-**16249**-16290-16319-16362, которая специфична для Южной Сибири и прилегающих областей Монголии (Kolman *et al.*, 1996; Derenko *et al.*, 2003, 2007; Gokcumen *et al.*, 2008). По результатам секвенирования полных митохондриальных геномов линия с этим гаплотипом ГВСI была выделена в особую подгруппу A4a1 на едином филогенетическом дереве мтДНК человека (van Oven, Kayser, 2009).

Другим специфичным для северной части ареала гаплогруппы A4 субкластером является группа вариантов с общим мотивом 16039-16189-16223-16290-16319-16256-16362 (входит в состав A4b подгруппы). Варианты этой группы распространены в Сибири – на территории Алтае-Саянской горной страны (у хакасов, алтайских казахов) (Derenko *et al*., 2007; Gokcumen *et al*., 2008), в Центральной Сибири (эвенки, якуты) (Федорова и др., 2003; Starikovskaya *et al*., 2005; Pakendorf *et al*., 2006; Derenko *et al*., 2007), Западной Сибири (ханты, манси, коми, кеты) (Дербенева и др., 2002; Derbeneva *et al*., 2002; Губина и др., 2005; Pimenoff *et al*., 2008), а также в Волго-Уральском регионе (Бермишева и др., 2002). Южнее они встречаются только у казахов Казахстана и киргизов (Comas *et al*., 1998).

Таким образом, характер распространения субкластеров гаплогруппы A4 позволяет разделить ее общий ареал на южную (включает Китай и Юго-Восточную Азию) и северную (включает Центральную Азию и прилегающие южные районы Западной Сибири, в том числе и Горный Алтай, и Восточной Сибири, а также Зауралье) части, каждая из которых характеризуется наличием специфических подгрупп A4. Общим элементом для генофондов их населения является корневой вариант A4.

По-видимому, первоначально именно носители корневого варианта распространились по всему современному ареалу гаплогруппы A4. Дальнейшая диверсификация этой группы на субкластеры шла независимо в северной и южной его частях. Ранние периоды протекания этой диверсификации отражают общие этапы развития популяций, отнесенных к каждой из двух обширных территориальных групп. Датировать это разделение сложно (последовательности ГВСI не позволяют получить датировки приемлемой точности). Однако период «изоляции» северной и южной групп популяций должен был быть достаточным для образования целого ряда субкластеров. Ранее присутствие вариантов гаплогруппы A4 методами палеогенетики было зафиксировано для некоторых древних популяций юга Центральной Азии: население эпохи железа (VII–III вв.) Центрального Казахстана (Lalueza-Fox *et al*., 2004), популяция хунну Северо-Восточной Монголии (~ III в. до н. э.) (Keyser-Tracqui *et al*., 2003) – все они демонстрируют присутствие в генофондах как корневого варианта A4, так и его производных. Для популяций лесостепной зоны Западной Сибири (северные по отношению к Горному Алтаю), сопоставимых по возрасту с исследованным в данной работе образцом, присутствие линий гаплогруппы A4 не выявлено (Наши неопубл. данные). На глубокую древность расселения носителей корневого варианта A4 указывает ранний возраст отделения подгруппы A2, которое, по некоторым оценкам, произошло порядка 16 тыс. лет назад. При этом вероятным местом возникновения подгруппы A2 является территория Аляски или крайний северо-восток Евразии (Volodko *et al*., 2008).

С учетом изложенных результатов филогеографического анализа вариантов гаплогруппы A4 ее обнаружение у представителя населения Горного Алтая эпохи позднего неолита не является неожиданным. В этот период диверсификация генофондов населения южной и северной групп популяций – носителей линий A4 гаплогруппы – уже протекала относительно независимо, хотя специфические кластеры могли еще не сформироваться.

Данные по филогеографии A4 согласуются с результатами исследования неолитических материалов из различных районов Южной Сибири методами физической антропологии, которые свидетельствуют о существовании комплекса признаков, объединяющих краниологические материалы Горного Алтая и бассейна Среднего Енисея (Чикишева, 2010). Также антропологические данные свидетельствуют о связи некоторых неолитических популяций юга Западной Сибири с прибайкальским неолитическим населением (Дремов, 1997; Кунгурова, Чикишева, 2002). Таким образом, методами краниологии фиксируется комплекс признаков, который маркирует наличие древнего общего субстрата у рассматриваемых неолитических популяций наряду с несомненными отличиями в их краниологической характеристике. Аналогично генофонд мтДНК современного населения различных районов юга Сибири демонстрирует как существенные отличия, так и элементы, происхождение которых связано с периодами общей эволюции этих групп, а также более поздних контактов популяций.

Эти положения коррелируют и с результатами анализа элементов материальной культуры неолитического населения региона. Культурное сходство, которое демонстрируют неолитические могильники Горного и предгорного Алтая – Каминная, Усть-Иша, Иткуль (Молодин, 1999) и недавно исследованный могильник Солонцы-5 (Кунгурова, 2005), свидетельствует о существовании особой культурной группы, сформировавшейся в северных предгорьях и горах Алтая в эпоху позднего неолита. Восточный вектор связей населения, оставившего данные могильники, демонстрируемый археологическими и антропологическими материалами, подтверждается палеогенетическими данными, полученными для останков из пещеры Каминная.

Таким образом, совокупность данных по филогеографии вариантов А4 в современных популяциях, а также полученное в данной работе прямое доказательство присутствия этой гаплогруппы в генофонде населения Горного Алтая эпохи позднего неолита позволяют рассматривать этот компонент генофонда мтДНК в качестве потенциально информативного маркера для реконструкции ранних этногенетических процессов, протекавших на территории южных районов Западной и Восточной Сибири.

Таким образом, результаты исследования мтДНК индивида из неолитического погребения в пещере Каминная свидетельствуют о присутствии в составе генофонда мтДНК наиболее ранней группы анатомически современного населения Горного Алтая, доступной для палеогенетического исследования, восточно-евразийского компонента (гаплогруппы А4). Эти данные хорошо согласуются с результатами исследования современного аборигенного населения южных районов Западной и Восточной Сибири, согласно которым в этих регионах были локализованы очаги диверсификации некоторых восточно-евразийских гаплогрупп (Derenko *et al*., 2003, 2007; Starikovskaya *et al*., 2005). Полученные результаты противоречат высказанным ранее предположениям о присутствии лишь западно-евразийских гаплогрупп в генофонде мтДНК населения Горного Алтая и начале «интенсивного смешения западных и восточных генных потоков» в регионе в эпоху железа, в период существования здесь населения пазырыкской культуры (Чикишева и др., 2007). На наш взгляд, наиболее вероятно, что генофонд мтДНК населения Горного Алтая был смешанным, т. е. состоял из западно- и восточно-евразийских гаплогрупп уже в эпоху неолита (а возможно, и раньше). Этногенетические процессы в течение последующих эпох изменяли состав и соотношение гаплогрупп мтДНК в генофонде, который оставался смешанным.

Работа поддержана грантами РФФИ 09-06-00357а, РФФИ 11-06-12006-офи-м, РГНФ 10-01-00193а и Междисциплинарным интеграционным проектом СО РАН № 115 (2009–2011 гг.).

Литература

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.

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.

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.

Деревянко А.П. Верхний палеолит в Африке и Евразии и формирование человека современного анатомического типа. Новосибирск, 2011. 560 с.

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.

Дремов В.А. Население Верхнего Приобья в эпоху бронзы: Антропологический очерк. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1997. 260 с.

Кирюшин Ю.Ф., Кунгуров А.Л., Степанова Н.Ф. Археология Нижнетыткескенской-1 пещеры. Барнаул: Изд-во Алтайск. гос. ун-та, 1995. 150 с.

Кунгурова Н.Ю. Могильник Солонцы-5. Культура погребенных неолита Алтая. Барнаул, 2005. 128 с.

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.

Маркин С.В. Неолитическое погребение Северо-Западного Алтая // Археология, этнография и антропология Евразии. 2000. № 2 (2). С. 53–64.

Молодин В.И. Неолитические погребения на озере Иткуль и некоторые соображения по поводу погребальных комплексов данной эпохи в предгорьях и горах Алтая // Проблемы неолита–энеолита юга Западной Сибири. Кемерово, 1999. С. 36–57.

Народы мира. Энциклопедия / Под ред. Л.М. Минц. М., 2007. 638 с.

Народы России: энциклопедия / Гл. ред. В.А. Тишков. М.: Большая Рос. энциклопедия, 1994. 479 с.

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.

Солодовников К.Н. Материалы к антропологии афанасьевской культуры // Древности Алтая. 2003. № 10. С. 3–28.

Федорова С.А., Бермишева М.А., Виллемс Р. и др. Анализ линий митохондриальной ДНК в популяции якутов // Молекуляр. биология. 2003. Т. 37. С. 643–653.

Чикишева Т.А. Новые данные об антропологическом составе населения Алтая в эпохи неолита–бронзы // Археология, этнография и антропология Евразии. 2000. № 1 (1). С. 139–148.

Чикишева Т.А. Динамика антропологической дифференциации населения юга Западной Сибири в эпохи неолита–раннего железного века: Автореф. дис. … д-ра ист. наук. Новосибирск: Ин-т археологии и этнографии СО РАН, 2010. 50 с.

Чикишева Т.А., Губина М.А., Куликов И.В. и др. Палеогенетическое исследование древнего населения Горного Алтая // Археология, этнография и антропология Евразии. 2007. № 4 (32). С. 130–142.

Andrews R.M., Kubacka I., Chinnery P.F. *et al*. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA // Nat. Genet. 1999. V. 23. P. 147.

Comas D., Calafell F., Mateu E. *et al*. 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.

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.

Derenko M.V., Grzybowski T., Malyarchuk B.A. *et al*. Diversity of mitochondrial DNA lineages in South Siberia // Ann. Hum. Genet. 2003. V. 67. P. 391–411.

Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T. *et al*. Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in Northern Asian populations // Am. J. Hum. Genet. 2007. V. 81. P. 1025–1041.

Ermini L., Olivieri C., Rizzi E. *et al*. Complete mitochondrial genome sequence of the Tyrolean Iceman // Curr. Biol. 2008. V. 18. P. 1687–1693.

Gokcumen O., Dulik M.C., Pai A.A. *et al*. Genetic variation in the enigmatic Altaian Kazakhs of South-Central Russia: insights into Turkic population history // Am. J. Phys. Anthropol. 2008. V. 136. P. 278–293.

Haak W., Forster P., Bramanti B. *et al*. 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.

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.

Krause J., Fu Q., Good J.M. *et al*. The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia // Nature. 2010. V. 464. P. 894–897.

Metspalu M., Kivisild T., Metspalu E. *et al*. 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. V. 5. P. 26.

Pilipenko A.S., Romaschenko A.G., Molodin V.I. *et al*. Mitochondrial DNA Studies of the Pazyryk people (4^{th} to 3^{rd} centuries BC) from northwestern Mongolia // Archaeol. Anthropol. Sci. 2010. V. 2. P. 231–236.

Pakendorf B., Novgorodov I.N., Osakovskij V.L. *et al*. Investigating the effects of prehistoric migrations in Siberia: genetic variations and the origins of Yakuts // Hum. Genet. 2006. V. 120. P. 334–353.

Pimenoff V.N., Comas D., Palo J.U. *et al*. Northwest Siberian Khanty and Mansi in the junction of West and East Eurasian gene pools as revealed by uniparental markers // Eur. J. Hum. Genet. 2008. V. 16. P. 1254–1264.

Starikovskaya E.B., Sukernik R.I., Derbeneva O.A. *et al*. Mitochondrial DNA diversity in indigenous popula-

tions of the southern extent of Siberia, and the origin of native American haplogroups // Ann. Hum. Genet. 2005. V. 69. P. 67–89.
van Oven M., Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation // Hum. Mutat. 2009. V. 30. P. 386–394.
Volodko N.V., Starikovskaya E.B., Mazunin I.O. *et al.* 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.

MITOCHONDRIAL DNA OF A LATE NEOLITHIC WOMAN FROM KAMINNAYA CAVE (GORNY ALTAI)

A.S. Pilipenko[1], V.I. Molodin[2], A.G. Romashchenko[1]

[1] Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: alexpil@bionet.nsc.ru;
[2] Institute of Archaeology and Ethnography, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russia

Summary

Molecular analysis of the mitochondrial DNA of a Late Neolithic (middle of the 4th millenium BC) woman from Kaminnaya Cave (Gorny Altai) has been performed. The woman possesses East Eurasian haplogroup A4. Phylogeographical data indicate that A4 variants are useful in the reconstruction of the early ethnogenetic history of southern West and East Siberias.

Key words: molecular genetics, human mitochondrial DNA, haplogroup A, paleogenetics, Neolithic, ethnogenesis, Siberia.