


DOI 10.18699/vjgb-24-63

## Филогеография шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius*) в Минусинской котловине на юге Сибири в позднем плейстоцене

С.А. Модина<sup>1,2</sup> , М.А. Куслий<sup>1</sup>, Д.Г. Маликов<sup>1,3</sup>, А.С. Молодцева<sup>1,4</sup><sup>1</sup> Институт молекулярной и клеточной биологии Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия<sup>2</sup> Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия<sup>3</sup> Институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия<sup>4</sup> Институт археологии и этнографии Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия s.modina@gs.nsu.ru

**Аннотация.** К настоящему времени опубликован ряд исследований о филогенетике шерстистых мамонтов (*Mammuthus primigenius*), начиная с анализа частей митохондриального генома и заканчивая изучением полных ядерных геномов. Однако до сих пор ничего не известно о генетическом разнообразии шерстистых мамонтов на Юге Сибири, в частности в Минусинской котловине. В рамках данной работы были получены библиотеки для высокопроизводительного секвенирования семи костных образцов шерстистых мамонтов, проведены двух-раундное обогащение с использованием биотинилированных зондов современной мтДНК *Elephas maximus*, иммобилизованных на магнитные микросферы, и секвенирование с последующим биоинформационным анализом. Филогенетические реконструкции показали принадлежность всех исследованных нами вариантов мтДНК мамонтов к кладе I, что расширило ее ареал. Расположение митотипов мамонтов Минусинской котловины в разных субкладах внутри клады I может указывать на достаточно высокое разнообразие их генофонда. Филогеографические реконструкции выявили генетическую близость митохондриальных линий позднплейстоценовых мамонтов Минусинской котловины и других регионов Восточной Сибири и их дивергенцию во временном промежутке от 100 до 150 тыс. лет назад, что свидетельствует об активных миграциях шерстистых мамонтов на обширных территориях Восточной Сибири в конце среднего–начале позднего плейстоцена.

**Ключевые слова:** древняя ДНК; шерстистый мамонт; филогеография; митохондриальный геном; Южная Сибирь.

**Для цитирования:** Модина С.А., Куслий М.А., Маликов Д.Г., Молодцева А.С. Филогеография шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius*) в Минусинской котловине на юге Сибири в позднем плейстоцене. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(5):571-577. DOI 10.18699/vjgb-24-63

**Финансирование.** Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 23-74-10060, <https://rscf.ru/project/23-74-10060/>.

## Phylogeography of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) in the Minusinsk Depression of southern Siberia in the Late Pleistocene

S.A. Modina<sup>1,2</sup> , M.A. Kusliy<sup>1</sup>, D.G. Malikov<sup>1,3</sup>, A.S. Molodtseva<sup>1,4</sup><sup>1</sup> Institute of Molecular and Cellular Biology of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia<sup>2</sup> Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia<sup>3</sup> V.S. Sobolev Institute of Geology and Mineralogy of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia<sup>4</sup> Institute of Archaeology and Ethnography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia s.modina@gs.nsu.ru

**Abstract.** To date, a number of studies have been published on the phylogenetics of woolly mammoths (*Mammuthus primigenius*), ranging from analyses of parts of the mitochondrial genome to studies of complete nuclear genomes. However, until recently nothing was known about the genetic diversity of woolly mammoths in southern Siberia, in the Minusinsk Depression in particular. Within the framework of this effort, libraries for high-throughput sequencing of seven bone samples of woolly mammoths were obtained, two-round enrichment using biotinylated probes of modern mtDNA of *Elephas maximus* immobilised on magnetic microspheres and sequencing with subsequent bioinformatic analysis were carried out. Phylogenetic reconstructions showed the presence of all studied mammoths in clade I, which expanded its range. The assignment of mammoth mitotypes in the Minusinsk Depression to different clusters within clade I may indicate a sufficiently high diversity of their gene pool. Phylogeographic reconstructions revealed a genetic proximity of mitochondrial lineages of Late Pleistocene mammoths of the Minusinsk Depression and other

regions of eastern Siberia and estimated their divergence time in the range of 100–150 thousand years ago, which indicates active migrations of woolly mammoths over vast territories of eastern Siberia in the late Middle Pleistocene–early Late Pleistocene.

**Key words:** ancient DNA; woolly mammoth; phylogeography; mitochondrial genome; southern Siberia.

**For citation:** Modina S.A., Kusliy M.A., Malikov D.G., Molodtseva A.S. Phylogeography of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) in the Minusinsk Depression of southern Siberia in the Late Pleistocene. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(5):571–577. DOI 10.18699/vjgb-24-63

## Введение

К настоящему времени сформирована обширная научная база для изучения филогеографии шерстистых мамонтов, являющихся одними из наиболее значимых представителей мамонтовой фауны. В базе Genbank находится 32 митогенома *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799. По палеонтологическим данным, общая линия азиатских слонов и шерстистых мамонтов (*Mammuthus primigenius*) отделилась от линии африканских слонов (*Loxodonta africana*) 6 млн лет назад, а дивергенция линий мамонтов и азиатских слонов (*Elephas maximus*), согласно генетическим данным, датирована периодом 440 тыс.–2 млн лет назад (Krause et al., 2006; Rogaev et al., 2006).

В 2007 г. были опубликованы результаты одного из первых исследований филогеографических взаимоотношений митохондриальных линий обширной и разнообразной выборки шерстистых мамонтов, основанного на анализе последовательностей 741 п. н. митогенома (три гена + часть контрольного района) (Barnes et al., 2007). Выборка включала в себя 41 шерстистого мамонта, обитавшего в Европе, Азии (Западная Берингия, полуостров Камчатка, Северо-Центральная Сибирь) и Северной Америке (Восточная Берингия), возраст образцов варьировал от 12 до 51 тыс. лет. В ходе исследования были выявлены две основные митогруппы шерстистых мамонтов, существовавшие в пределах Западной, Восточной Сибири, Дальнего Востока и Аляски, а также митохондриальная линия мамонтов Европейского региона. Первая митогруппа была распространена в Сибири и Северной Америке, а вторая – только на севере Восточной Сибири, между долинами рек Лены и Колымы. Анализ последовательностей 743 п. н. гипервариабельного района митогенома 160 мамонтов голарктической области Евразии и Северной Америки выявил 80 гаплотипов, образующих пять гаплогрупп (A–E), формирующих три основные клады (A, B и C+D+E), кластеризация которых поддерживается высокими значениями апостериорной вероятности. Клада A включает только азиатские митотипы, клада C – только североамериканские, остальные гаплогруппы являются смешанными (Debruyne et al., 2008). Однако авторы упомянутых работ были сосредоточены лишь на частичных последовательностях митогенома, которые, в отличие от полных последовательностей, дают не такое четкое решение филогении.

Исследования 18 полных митогеномов шерстистых мамонтов подтвердили наличие двух митогрупп в Сибири в позднем плейстоцене (Krause et al., 2006; Poinar et al., 2006; Rogaev et al., 2006; Gilbert et al., 2007). Одна из клад стабильно присутствовала в генофонде популяций длительное время, тогда как представители второй клады

вымерли. Исчезновение второй клады могло быть связано с ее ограниченным распространением (Payne, Finnegan, 2007).

Существуют разногласия в определении времени внутривидовой дивергенции мамонтов. Одни авторы указывают на 1–2 млн лет назад (Gilbert et al., 2007), другие, основываясь на филогенетических реконструкциях, – на около 1 млн лет назад (Van der Valk et al., 2021). Репрезентативность данных о разнообразии вариантов митохондриальной ДНК, относящихся к первой и второй кладам, невелика, особенно для популяций Сибири, поэтому продолжение исследования локальных серий образцов мтДНК из различных ее районов необходимо для полного понимания генетического разнообразия шерстистых мамонтов в этом регионе.

Анализ ядерного генома позволил подтвердить близость шерстистых мамонтов к азиатским слонам (Greenwood et al., 1999; Capelli et al., 2006; Miller et al., 2008) и оценить время дивергенции мамонтов и африканских слонов (*Elephas maximus*) в 5–6 млн лет назад (Poinar et al., 2006). Отдельные исследования последовательностей ядерного генома тоже указывают на две клады мамонтов, разделение которых произошло 1.5–2 млн лет назад (Miller et al., 2008), однако полногеномный анализ предполагает время разделения от 50 до 155 тыс. лет назад (Palkopoulou et al., 2015). Также результаты изучения ядерных геномов мамонтов раннего и среднего плейстоцена указывают на существование двух линий в Восточной Сибири, лишь одна из которых представляет предков шерстистых мамонтов.

Надо подчеркнуть, что описанные ранее образцы с территории Сибири и Дальнего Востока происходят из северных и восточных районов. Молекулярно-генетический анализ образцов с географически изолированных территорий выявляет новое генетическое разнообразие, такое как наличие второй митогруппы шерстистых мамонтов в северной части Восточной Сибири (Gilbert et al., 2007). Дополнительное изучение образцов ДНК мамонтов из разных регионов Сибири позволяет расширить представление о филогенетическом разнообразии мтДНК мамонтов и особенностях ее филогеографии. Например, на Таймыре была обнаружена генетическая линия шерстистых мамонтов, которая ранее считалась характерной только для Европы (Maschenko et al., 2017). Мамонты Южной Сибири остаются недостаточно изученными на молекулярно-генетическом уровне, хотя эти данные важны для оценки особенностей локального генетического разнообразия мамонтов и специфики эволюции их региональных популяций. С целью восполнить этот пробел нами проведено изучение древней ДНК шерстистых мамонтов Минусинской котловины.

Работа с древней ДНК затруднена из-за ее низкого содержания, деградации и химических изменений, а также из-за возможной контаминации образцов микроорганизмами (Pääbo et al., 2004; Brotherton et al., 2007; Carpenter et al., 2013). Одним из ключевых подходов для преодоления этих затруднений является обогащение геномных библиотек целевыми ДНК-фрагментами.

Метод гибридизационного захвата обладает рядом преимуществ по сравнению с ПЦР (Meuer, Kircher, 2010; Horn, 2012). Процесс гибридизационного захвата включает подготовку геномной библиотеки и целевых ДНК-фрагментов, их соединение через гибридизацию и последующее разделение с использованием магнитных частиц. Методы гибридизационного захвата, такие как захват с удлинением праймера или мультиплексный захват целевых фрагментов, демонстрировали свою быстроту и эффективность (Briggs et al., 2009; Maricic et al., 2010).

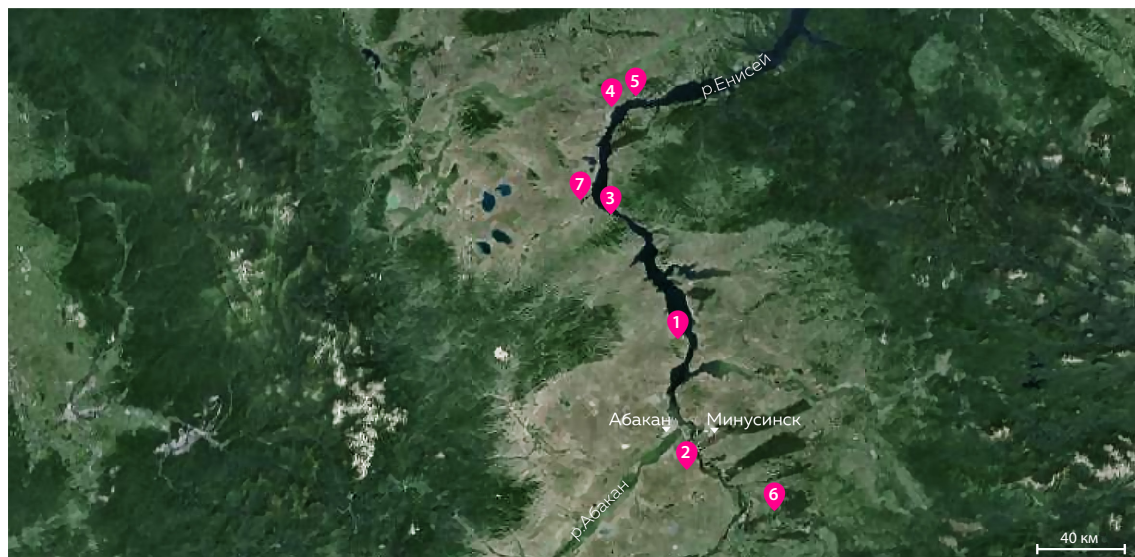
В нашем исследовании мы используем метод обогащения, предложенный в работе (Maricic et al., 2010), с двумя

раундами гибридизации, который, как уже многократно показано (Reich et al., 2010; Dabney et al., 2013; Thalmann et al., 2013; Vorobieva et al., 2020; Kusliy et al., 2021), является высокоэффективным подходом для анализа полного митохондриального генома в древних образцах.

### Материалы и методы

Материал для исследования был собран Д.Г. Маликовым в ходе экспедиционных работ 2011–2021 гг., а также частично получен в фондах Зоологического музея Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова и Хакасского национального краеведческого музея им. Л.Р. Кызласова. Костные остатки территориально охватывают все части Минусинской котловины (рис. 1) и происходят из шести местонахождений различного геологического возраста (см. таблицу).

Для всех образцов, за исключением МАМ3, были получены <sup>14</sup>C датировки, ранее опубликованные в обобщающей сводке (Маликов и др., 2023). Датирование про-



**Рис. 1.** Карта местонахождений остатков шерстистых мамонтов (*Mammuthus primigenius*) из Минусинской котловины. Местонахождения (красные кружки) отмечены цифрами, которые соответствуют номерам в таблице (Маликов и др., 2023).

#### Информация по костному материалу

Номер п/п	Место-нахождение	Географические координаты		Возраст, лет			Тип костного материала	Название образца	
		с. ш.	в. д.	<sup>14</sup> C	Лаб. шифр	Cal BP median			Cal BP 95.4 %
1	Саргов улус	54.110567	91.463749	14220 ± 160	СОАН-9890	17306	17866–16920	Scapula	MAM1
2	Изых	53.569545	91.491608	17955 ± 280	СОАН-9783	21777	22395–21005	Tusk	MAM2
3	Первомайское	54.614021	90.947409	*	*		25020–21800	Cranium	MAM3
4	Новосёлово аллювиальное	55.041728	91.024450	16710 ± 110	СОАН-9549	20200	20465–19910	Pelvis	MAM4
5				20490 ± 170	СОАН-9550	24659	25125–24201	Scapula	MAM5
6	Оя	53.395078	92.073517	27505 ± 240	СОАН-9548	31465	31881–31121	Humerus	MAM6
7	Черноусов лог	54.673669	90.757873	16760 ± 135	СОАН-9673	20256	20551–19893	Costa	MAM7

\* Данные получены по другим образцам из коллекции.



водилось в лаборатории геологии кайнозоя, палеоклиматологии и минералогических индикаторов климата Института геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН бензолно-сцинтилляционным методом. Возраст образца МАМЗ из местонахождения Первомайское определен исходя из  $^{14}\text{C}$  датировок, полученных по другим остаткам *M. primigenius* из этого местонахождения, имевшим аналогичную сохранность костного материала. Для радиоуглеродного датирования и выделения ДНК использовались различные части одних и тех же костных остатков, которые не подвергались предварительной обработке химическими реактивами.

Выделение древней ДНК из костного порошка осуществляли по протоколу, описанному в статье (Yang et al., 1996): соблюдая все критерии чистоты и аутентичности полученных образцов ДНК (Gilbert et al., 2007). В рамках настоящей работы с использованием набора TruSeq Nano Library Prep (Illumina) по протоколу производителя были получены митогеномные библиотеки для высокопроизводительного секвенирования семи шерстистых мамонтов из Минусинской котловины (Южная Сибирь) возрастом 17–30 тыс. лет. Для этих библиотек мы провели двухраундовое обогащение с помощью гибридизации с биотинилированными фрагментами современной митохондриальной ДНК *Elephas maximus* L., 1758, иммобилизованной на Dynabeads® Streptavidin магнитных частицах (Life Technologies, США), что позволяет значительно увеличить долю эндогенной митохондриальной древней ДНК.

## Результаты

Характеристики изученных нами семи последовательностей митогеномов позднеплейстоценовых шерстистых мамонтов Минусинской котловины представлены в сводной таблице ([https://docs.google.com/spreadsheets/d/1XaSB-cb14rxNy0aas5xDLUil\\_YiKeBSy\\_Kwe1Rt2KQ/edit?usp=sharing](https://docs.google.com/spreadsheets/d/1XaSB-cb14rxNy0aas5xDLUil_YiKeBSy_Kwe1Rt2KQ/edit?usp=sharing)). Средняя глубина покрытия охарактеризованных митогеномов варьирует от 0.5 до 15.5 раза, ширина покрытия составляет от 38 до 99.5% от длины референсного митогенома. Среднее содержание уникальных картированных объединенных прочтений к общему количеству объединенных прочтений составляет 7.9%. Исходя из полученных нами значений частоты дезаминирования оснований и среднего размера фрагментов ДНК можно заключить, что костные образцы мамонтов из Минусинской котловины имеют высокую степень сохранности ДНК, что, скорее всего, связано с относительно хорошими для сохранности ДНК условиями окружающей среды.

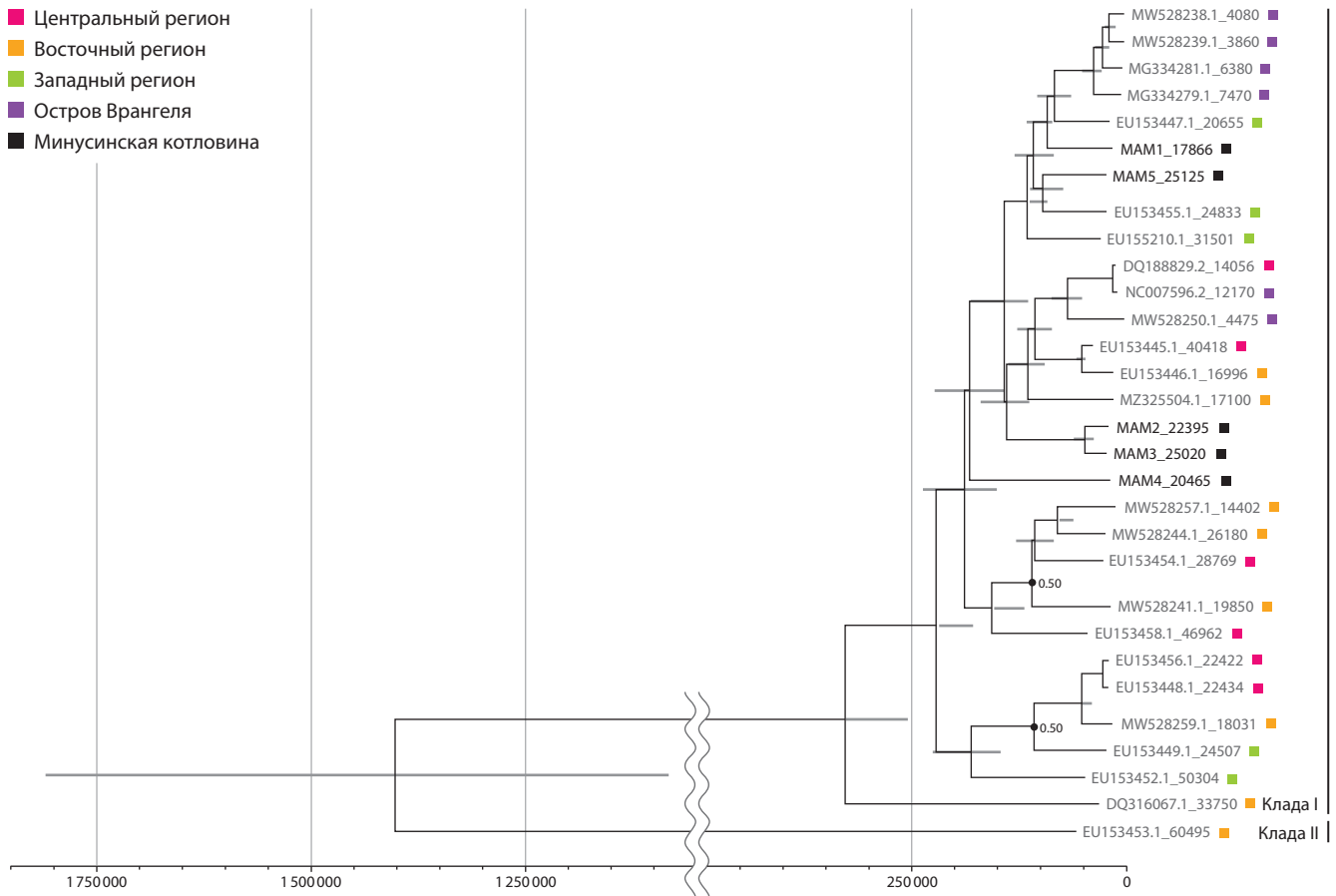
Для построения филогенетического дерева с определенным временем дивергенции генетических линий (рис. 2) использовались только образцы с достаточной шириной (более 70%) и глубиной покрытия митогенома (более 2), имеющие датировку радиоуглеродным методом. Этим критериям отвечали пять из семи образцов. Те же критерии отбора применялись для включения в анализ опубликованных ранее последовательностей митогеномов шерстистых мамонтов. Анализ проводился при помощи программной платформы BEAST на основе топологии построенного дерева с неопределенным временем расхождения генетических линий.

Дивергенция генетических линий мамонтов Минусинской котловины и наиболее генетически сходных с ними мамонтов из других регионов Восточной Сибири произошла во временном интервале от 150 до 100 тыс. лет назад. Шерстистые мамонты из Минусинской котловины образуют сестринские клады с шерстистыми мамонтами из других представленных регионов Сибири (остров Врангеля, Центральный, Западный и Восточный регионы), что отличает их от некоторых других локальных групп мамонтов, таких как мамонты острова Врангеля, находившихся в стадии сниженного генетического разнообразия.

## Обсуждение

Данное исследование позволяет оценить митохондриальное генетическое разнообразие шерстистых мамонтов на территории Минусинской котловины. По полученной филогенетической реконструкции видно, что расхождение двух клад шерстистых мамонтов произошло 1–2 млн лет назад, что соотносится с результатами исследований полных митохондриальных и ядерных геномов мамонтов, описанных во введении (Gilbert et al., 2007; Miller et al., 2008). Дивергенция генетических линий мамонтов из Минусинской котловины и наиболее генетически близких к ним линий мамонтов других регионов Восточной Сибири происходила во временном промежутке от 150 до 100 тыс. лет назад. Структура построенного нами филогенетического дерева свидетельствует, что последовательности мтДНК шерстистых мамонтов Минусинской котловины не формируют отдельную кладу на дереве, а рассредоточены в разных кластерах клады I. При этом последовательности мтДНК мамонтов из Минусинской котловины образуют сестринские клады с последовательностями мтДНК шерстистых мамонтов других представленных регионов Сибири (острова Врангеля, Центрального, Западного и Восточного регионов), что может говорить об интенсивных миграциях мамонтов на обширных территориях Восточной Сибири в конце среднего–начале позднего плейстоцена.

Расположение митотипов позднеплейстоценовых мамонтов Минусинской котловины в разных кладах внутри клады I, в отличие от голоценовых мамонтов с острова Врангеля, указывает на небольшую степень вероятности того, что в этот период они находились на грани вымирания. На данном этапе мы предполагаем два возможных объяснения такому их положению на филогенетическом дереве: 1) исследованные образцы относятся к одной (постоянно существовавшей в регионе) популяции мамонтов, которая характеризовалась высоким филогенетическим разнообразием мтДНК; 2) образцы получены от представителей разных популяций мамонтов, независимо мигрировавших через территорию Минусинской котловины на протяжении позднего плейстоцена. Мы имеем аргументы «за» и «против» каждой из версий. Так, в пользу того, что исследованные нами мамонты Минусинской котловины относятся к единой популяции, может говорить факт, что некоторые образцы из местонаждений разного геологического возраста составляют либо единые, либо близко расположенные клады (см. рис. 2), вне зависимости от их геологического возраста и места находок. Кроме того,



**Рис. 2.** Филогенетические реконструкции на основе полученных нами последовательностей мтДНК пяти шерстистых мамонтов с территории Минусинской котловины и 25 ранее опубликованных последовательностей мтДНК шерстистых мамонтов из базы данных Genbank.

Построение филогенетического дерева выполнено при помощи программной платформы BEAST с внутренней калибровкой времени расхождения ветвей на основе радиоуглеродных датировок образцов. Цвета квадратов отражают географическое происхождение образцов: Центральный регион – часть Сибири, омываемая реками Колымой и Леной; Восточный регион – часть Сибири к востоку от Колымы; Западный регион – часть Сибири к востоку от 70° в. д. и к западу от Лены; остров Врангеля – группа островов на северо-востоке Сибири. Байесовская апостериорная вероятность топологии дерева составляет более 0.75 во всех случаях, кроме тех, где это указано в виде чисел рядом с узлами. Светло-серые линии, проходящие через узлы дерева, обозначают стандартное отклонение медианных оценок времени дивергенции. В названии каждого образца после знака «\_» указана его радиоуглеродная датировка.

выявленный изотопный сигнал стабильных изотопов углерода и азота ( $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$ ) у мамонтов Минусинской котловины существенно отличается от таковых в северных популяциях вида (Маликов и др., 2023). Это позволяет предполагать относительно длительное обитание животных в этом регионе, что отразилось в их изотопных показателях.

В то же время большой разброс изученных последовательностей мамонтов на общем филогенетическом дереве может говорить и об их принадлежности к разным популяциям. В качестве подтверждения этой версии отметим, что на данный момент в рассматриваемом нами регионе нет ни одной находки мамонта, которую можно было бы с уверенностью отнести к теплому временному интервалу конца позднего плейстоцена. Возможно, в теплые интервалы позднего плейстоцена условия на юге Сибири были неблагоприятны для постоянного обитания вида *M. primigenius*. В таком случае представители вида могли неоднократно мигрировать в котловину только в холодные периоды. Кроме того, известно, что современные африканские слоны живут небольшими группами по шесть-восемь

особей, с площадью сезонного участка обитания от 130 до 1600 км<sup>2</sup> (Насимович, 1975). Однако в неблагоприятных условиях индивидуальные миграции слонов могут достигать 32 000 км<sup>2</sup> в год (Wall et al., 2013). Общая площадь Минусинского межгорного прогиба, включая Назаровскую впадину, составляет около 100 000 км<sup>2</sup> (Воронцов, 2012). Максимальная длина Минусинской котловины, в северо-западном направлении, достигает ~450 км при максимальной ширине (по Южно-Минусинской впадине) ~400 км. Следовательно, общей площади региона достаточно для обитания лишь небольшой популяции таких крупных животных, как мамонты. Это позволяет предполагать, что территория Минусинской котловины была мала для постоянного обитания популяций *M. primigenius*, поскольку ресурсная база котловины ограничена, а ежегодные сезонные миграции вида сопоставимы либо превосходят собственные размеры котловины.

Еще одним аргументом в пользу миграционной природы популяции мамонтов Минусинской котловины является тот факт, что два образца из местонахождения Новосёлово аллювиальное (MAM4 и MAM5) продемонстри-

ровали максимальное генетическое удаление (см. рис. 2). Напротив, образцы из местонахождений Первомайское (ММЗ) и Изых (ММ2) составили единую группу. Хотя местонахождения и удалены друг от друга более чем на 100 км, они датируются примерно одним временным интервалом (около 21.8 тыс. лет назад). Не исключено, что эти особи относятся к единой популяции, которая время от времени мигрировала в регион, возможно, на протяжении длительного периода.

Если верна вторая из озвученных концепций, то полученные данные можно рассматривать как подтверждение локального вымирания мамонтов Минусинской котловины на границе плейстоцена и голоцена, вероятной причиной которого стало развитие таежных и лесостепных ландшафтов в Западной и Восточной Сибири. В результате прекратились пополнение популяций травоядных млекопитающих Минусинской котловины и их сезонные миграции (Маликов, 2015).

## Заклучение

Изменение климата от позднего ледникового периода до голоцена привело к уменьшению открытых пространств в Евразии, что сократило области обитания мамонтов и других степных животных. Этот процесс включал сложные изменения климата и растительности в пространстве и времени, выживание видов в укрытиях, локальное исчезновение и временное расширение областей обитания.

Один из эффективных подходов для детальной реконструкции этих процессов – изучение локальных серий образцов митохондриальной ДНК мамонтов, относящихся к разным хронологическим периодам. Проведенное нами исследование является одним из шагов в данном направлении.

Необходимо продолжить палеонтологические и молекулярно-генетические исследования шерстистых мамонтов в изолированных регионах Сибири, чтобы полностью определить их генетическое разнообразие и причины вымирания в этом месте. Предпочтительнее изучать полные геномы, поскольку на их основе филогеографический анализ становится более точным и достоверным.

## Список литературы / References

Воронцов А.А. Закономерности формирования вулканитов Минусинской котловины в девоне (по геологическим и изотопно-геохимическим данным). В: Современные проблемы геохимии: Материалы Всерос. совещ. Иркутск, 2012;36-39 [Vorontsov A.A. Regularities of the formation of volcanics of the Minusinsk Basin in the Devonian (according to geological and isotopic-geochemical data). In: Proceedings of the All-Russia Meeting "Modern Problems of Geochemistry". Irkutsk, 2012;36-39 (in Russian)]

Маликов Д.Г. Крупные млекопитающие среднего-позднего неоплейстоцена Минусинской котловины, стратиграфическое значение и палеозоогеография: Дис. ... канд. геол.-мин. наук. Томск, 2015 [Malikov D.G. Large Mammals of the Middle-Late Neopleistocene of the Minusinsk Depression, Stratigraphic Significance and Palaeozoogeography. Cand. geol. and mineral. sci. diss. Tomsk, 2015 (in Russian)]

Маликов Д.Г., Святко С.В., Пыряев А.Н., Колобова К.А., Овчинников И.Ю., Маликова Е.Л. Новые данные по распространению и изотопная характеристика остатков мамонта *Mammuthus primigenius* (Proboscidea, Elephantidae) в позднем плейстоцене

Минусинской котловины. *Зоол. журн.* 2023;102(8):924-938. DOI 10.31857/S004451342308007X [Malikov D.G., Svyatko S.V., Pyryaev A.N., Kolobova K.A., Ovchinnikov I.Yu., Malikova E.L. New data on the distribution and isotopic characteristics of woolly mammoth remains, *Mammuthus primigenius* (Proboscidea, Elephantidae), in the Late Pleistocene of the Minusinsk Depression (South Siberia). *Zoologičeskij Žurnal = Journal of Zoology.* 2023;102(8):924-938. DOI 10.31857/S004451342308007X (in Russian)]

Насимович А.А. Африканский слон. М.: Наука, 1975 [Nasimovich A.A. African Elephant. Moscow: Nauka Publ., 1975 (in Russian)]

Barnes I., Shapiro B., Lister A., Kuznetsova T., Sher A., Guthrie D., Thomas M. Genetic structure and extinction of the woolly mammoth, *Mammuthus primigenius*. *Curr. Biol.* 2007;17(12):1072-1075. DOI 10.1016/j.cub.2007.05.035

Briggs A.W., Good J.M., Green R.E., Krause J., Maricic T., Stenzel U., Lalueza-Fox C., Rudan P., Brajkovic D., Kucan Z., Gusic I., Schmitz R., Doronichev V.B., Golovanova L.V., Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Paabo S. Targeted retrieval and analysis of five neandertal MtDNA genomes. *Science.* 2009;325(5938):318-321. DOI 10.1126/science.1174462

Brotherton P., Endicott P., Sanchez J.J., Beaumont M., Barnett R., Austin J., Cooper A. Novel high-resolution characterization of ancient DNA reveals C > U-type base modification events as the sole cause of *post mortem* miscoding lesions. *Nucleic Acids Res.* 2007;35(17):5717-5128. DOI 10.1093/nar/gkm588

Capelli C., MacPhee R.D.E., Roca A.L., Brisighelli F., Georgiadis N., O'Brien S.J., Greenwood A.D. A nuclear DNA phylogeny of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*). *Mol. Phylog. Evol.* 2006;40(2):620-627. DOI 10.1016/j.ympev.2006.03.015

Carpenter M.L., Buenrostro J.D., Valdiosera C., Schroeder H., Allentoft M.E., Sikora M., Rasmussen M., Gravel S., Guillén S., Nekhrizov G., Leshtakov K., Dimitrova D., Theodossiev N., Pettener D., Luiselli D., Sandoval K., Moreno-Estrada A., Li Y., Wang J., Gilbert M.T.P., Willerslev E., Greenleaf W.J., Bustamante C.D. Pulling out the 1 %: whole-genome capture for the targeted enrichment of ancient DNA sequencing libraries. *Am. J. Hum. Genet.* 2013;93(5):852-864. DOI 10.1016/j.ajhg.2013.10.002

Dabney J., Knapp M., Glocke I., Gansauge M.T., Weihmann A., Nickel B., Valdiosera C., Garcia N., Paabo S., Arsuaga J.L., Meyer M. Complete mitochondrial genome sequence of a middle pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2013;110(39):15758-15763. DOI 10.1073/pnas.1314445110

Debruyne R., Chu G., King C.E., Bos K., Kuch M., Schwarz C., Szpak P., Gröcke D.R., Matheus P., Zazula G., Guthrie D., Froese D., Buigues B., Marliave C., Flemming C., Poinar D., Fisher D., Southon J., Tikhonov A.N., MacPhee R.D.E., Poinar H.N. Out of America: ancient DNA evidence for a new world origin of late quaternary woolly mammoths. *Curr. Biol.* 2008;18(17):1320-1326. DOI 10.1016/j.cub.2008.07.061

Gilbert M.T.P., Tomsho L.P., Rendulic S., Packard M., Drautz D.I., Sher A., Tikhonov A., Dalen L., Kuznetsova T., Kosintsev P., Campos P.F., Higham T., Collins M.J., Wilson A.S., Shidlovskiy F., Buigues B., Ericson P.G.P., Germonpre M., Gotherstrom A., Iacumin P., Nikolaev V., Nowak-Kemp M., Willerslev E., Knight J.R., Irzyk G.P., Perbost C.S., Fredrikson K.M., Harkins T.T., Sheridan S., Miller W., Schuster S.C. Whole-genome shotgun sequencing of mitochondria from ancient hair shafts. *Science.* 2007;317(5846):1927-1930. DOI 10.1126/science.1146971

Greenwood A.D., Capelli C., Possnert G., Paabo S. Nuclear DNA sequences from late Pleistocene megafauna. *Mol. Biol. Evol.* 1999;16(11):1466-1473. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026058

Horn S. Target enrichment via DNA hybridization capture. In: Shapiro B., Hofreiter M. (Eds.) Ancient DNA. Methods in molecular biology. Vol. 840. Humana Press, 2012;177-188. DOI 10.1007/978-1-61779-516-9\_21

- Krause J., Dear P.H., Pollack J.L., Slatkin M., Spriggs H., Barnes I., Lister A.M., Ebersberger I., Pääbo S., Hofreiter M. Multiplex amplification of the mammoth mitochondrial genome and the evolution of elephantidae. *Nature*. 2006;439(7077):724-727. DOI 10.1038/nature04432
- Kusliy M.A., Vorobieva N.V., Tishkin A.A., Makunin A.I., Druzhkova A.S., Trifonov V.A., Iderkhangai T.O., Graphodatsky A.S. Traces of Late Bronze and Early Iron age Mongolian horse mitochondrial lineages in modern populations. *Genes*. 2021;12(3):412. DOI 10.3390/genes12030412
- Maricic T., Whitten M., Pääbo S. Multiplexed DNA sequence capture of mitochondrial genomes using PCR products. *PLoS One*. 2010; 5(11):e14004. DOI 10.1371/journal.pone.0014004
- Maschenko E.N., Potapova O.R., Vershinina A., Shapiro B., Streletskaya I.D., Vasiliev A.A., Oblogov G.E., Kharlamova A.S., Potapov E., Plicht J., Tikhonov A.N., Serdyuk N.V., Tarasenko K.K. The Zhenya mammoth (*Mammuthus primigenius* (Blum.)): taphonomy, geology, age, morphology and ancient DNA of a 48,000 year old frozen mummy from western Taimyr, Russia. *Quat. Int.* 2007;445: 104-134. DOI 10.1016/j.quaint.2017.06.055
- Meyer M., Kircher M. Illumina sequencing library preparation for highly multiplexed target capture and sequencing. *Cold Spring Harb. Protoc.* 2010;2010(6):pdb.prot5448-pdb.prot5448
- Miller W., Drautz D.I., Ratan A., Pusey B., Qi J., Lesk A.M., Tomsho L.P., Packard M.D., Zhao F., Sher A., Tikhonov A., Raney B., Patterson N., Lindblad-Toh K., Lander E.S., Knight J.R., Irzyk G.P., Fredrikson K.M., Harkins T.T., Sheridan S., Pringle T., Schuster S.C. Sequencing the nuclear genome of the extinct woolly mammoth. *Nature*. 2008;456(7220):387-390. DOI 10.1101/pdb.prot5448
- Pääbo 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. *Annu. Rev. Genet.* 2004;38:645-679. DOI 10.1146/annurev.genet.37.110801.143214
- Palkopoulou E., Mallick S., Skoglund P., Enk J., Rohland N., Li H., Omrak A., Vartanyan S., Poinar H., Götherström A., Reich D., Dalén L. Complete genomes reveal signatures of demographic and genetic declines in the woolly mammoth. *Curr. Biol.* 2015;25(10): 1395-1400. DOI 10.1016/j.cub.2015.04.007
- Payne J.L., Finnegan S. The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007;104(25):10506-10511. DOI 10.1073/pnas.0701257104
- Poinar H.N., Schwarz C., Qi J., Shapiro B., MacPhee R.D.E., Buigues B., Tikhonov A., Huson D.H., Tomsho L.P., Auch A., Rapp M., Miller W., Schuster S.C. Metagenomics to paleogenomics: large-scale sequencing of mammoth DNA. *Science*. 2006;311(5759):392-394. DOI 10.1126/science.1123360
- Reich D., Green R.E., Kircher M., Krause J., Patterson N., Durand E.Y., Viola B., Briggs A.W., Stenzel U., Johnson P.L.F., Maricic T., Good J.M., Marques-Bonet T., Alkan C., Fu Q., Mallick S., Li H., Meyer M., Eichler E.E., Stoneking M., Richards M., Talamo S., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Hublin J.J., Kelso J., Slatkin M., Pääbo S. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*. 2010;468(7327):1053-1060. DOI 10.1038/nature09710
- Rogaev E.I., Moliaka Y.K., Malyarchuk B.A., Kondrashov F.A., Derenko M.V., Chumakov I., Grigorenko A.P. Complete mitochondrial genome and phylogeny of pleistocene mammoth *Mammuthus primigenius*. *PLoS Biol.* 2006;4(3):e73. DOI 10.1371/journal.pbio.0040073
- Thalmann O., Shapiro B., Cui P., Schuenemann V.J., Sawyer S.K., Greenfield D.L., Germonpré M.B., Sablin M.V., López-Giráldez F., Domingo-Roura X., Napierala H., Uerpmann H.P., Loponte D.M., Acosta A.A., Giemsch L., Schmitz R.W., Worthington B., Buikstra J.E., Druzhkova A.S., Graphodatsky A.S., Ovodov N.D., Wahlberg N., Freedman A.H., Schweizer R.M., Koepfli K.P., Leonard J.A., Meyer M., Krause J., Pääbo S., Green R.E., Wayne R.K. Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs. *Science*. 2013;342(6160):871-874. DOI 10.1126/science.1243650
- Van der Valk T., Pečnerová P., Diez-del-Molino D., Bergström A., Oppenheimer J., Hartmann S., Xenikoudakis G., Thomas J.A., Dehasque M., Sağlıcan E., Fidan F.R., Barnes I., Liu S., Somel M., Heintzman P.D., Nikolskiy P., Shapiro B., Skoglund P., Hofreiter M., Lister A.M., Götherström A., Dalén L. Million-year-old DNA sheds light on the genomic history of mammoths. *Nature*. 2021; 591(7849):265-269. DOI 10.1038/s41586-021-03224-9
- Vorobieva N.V., Makunin A.I., Druzhkova A.S., Kusliy M.A., Trifonov V.A., Popova K.O., Polosmak N.V., Molodin V.I., Vasiliev S.K., Shunkov M.V., Graphodatsky A.S. High genetic diversity of ancient horses from the Ukok Plateau. *Plos One*. 2020;15(11):e0241997. DOI 10.1371/journal.pone.0241997
- Wall J., Wittemyer G., Klinkenberg B., LeMay V., Douglas-Hamilton I. Characterizing properties and drivers of long distance movements by elephants (*Loxodonta africana*) in the Gourma, Mali. *Biol. Conserv.* 2013;157:60-68. DOI 10.1016/j.biocon.2012.07.019
- Yang H., Golenberg E.M., Shoshani J. Phylogenetic resolution within the Elephantidae using fossil DNA sequence from the American mastodon (*Mammuthus americanus*) as an outgroup. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1996;93(3):1190-1194. DOI 10.1073/pnas.93.3.1190

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 06.12.2023. После доработки 12.04.2024. Принята к публикации 13.05.2024.