

- Полосьмак Н.В.** Погребение знатной пазырыкской женщины на плато Укок (предварительное сообщение) // *Altaica*. – 1994б. – № 4. – С. 3 – 10.
- Полосьмак Н.В.** “Стережущие золото грифы”. – Новосибирск: Наука, 1994в. – 122 с.
- Полосьмак Н.В.** Исследование второго кургана могильника пазырыкской культуры Ак-Алаха-1 // *Археол. вестн.* – 1995а. – № 4. – С. 91 – 96.
- Полосьмак Н.В.** Погребение знатной пазырыкской женщины // *ВДИ*. – 1996а. – № 4. – С. 142 – 167.
- Полосьмак Н.В.** Традиция пазырыкского бальзамирования (некоторые аспекты проблемы) // *Новейшие археологические и этнографические открытия в Сибири: Материалы IV годовой сессии Института археологии и этнографии СО РАН. Декабрь 1996 г.* – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 1996б. – С. 210 – 212.
- Полосьмак Н.В.** Пазырыкская культура: Реконструкция мировоззренческих и мифологических представлений: Автореф. дис. ... д-ра ист. наук. – Новосибирск, 1998. – 48 с.
- Полосьмак Н.В.** К вопросу о шерстяных тканях из пазырыкских курганов // *Проблемы археологии, этнографии и антропологии Сибири и сопредельных территорий*. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 1999а. – Т. 5. – С. 491 – 497.
- Полосьмак Н.В.** Цветы в пазырыкских могилах // *Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов*. – Томск: Изд-во ТГУ, 1999б. – С. 202 – 203.
- Полосьмак Н.В.** Пазырыкские войлоки: укокская коллекция // *Археология, этнография и антропология Евразии*. – 2000а. – № 1. – С. 94 – 100.
- Полосьмак Н.В.** Погребальный комплекс кургана Ак-Алаха-3: Историко-культурный анализ // *Феномен алтайских мумий*. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2000б. – С. 57 – 85.
- Полосьмак Н.В.** Всадники Укока (В печати).
- Полосьмак Н.В., Кундо Л.П., Малахов В.В., Власов А.А., Краевская И.Л., Овсянникова И.А., Литвак Г.С., Плясова Л.М., Соловьева Л.П., Шамова А.Н., Щербачев Ю.Г.** Химический анализ археологических находок из “замерзших” погребений Горного Алтая // *РА*. – 1997. – № 1. – С. 163 – 181.
- Полосьмак Н.В., Кундо Л.П., Малахов В.В., Власов А.А.** Физико-химические исследования уникальных археологических находок пазырыкской культуры Горного Алтая (VI – II вв. до н.э.) // *Интеграционные программы фундаментальных исследований*. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. – С. 386 – 393.
- Радлов В.В.** Из Сибири: (Страницы дневника). – М.: Наука, 1989. – 749 с.
- Руденко С.И.** Второй Пазырыкский курган. – Л.: Искусство, 1952. – 64 с.
- Руденко С.И.** Культура населения Горного Алтая в скифское время. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 402 с.
- Руденко С.И.** Культура населения Центрального Алтая в скифское время. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 350 с.
- Самашев З., Базарбаева Г., Жумабекова Г., Сунчатый С.** Берел – Берел. – Алматы: Обществ. фонд поддержки историко-археол. памятников и культурного наследия “Берел”, 2000. – 56 с.
- Сарианиди В.И.** Храм и некрополь Тиллетене. – М.: Наука, 1989. – 239 с.
- Слюсаренко И.Ю.** Начало дендрохронологических исследований в Институте археологии и этнографии СО РАН // *Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий*. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 1997. – С. 276 – 280.
- Толстов С.П.** Древний Хорезм. – М.: Изд-во МГУ, 1948. – 384 с.
- Черемисин Д.В., Слюсаренко И.Ю.** Бертекская писаница // *Древние культуры Бертекской долины*. – Новосибирск: Наука, 1994. – С. 49 – 61.
- Чикишева Т.А.** К вопросу о формировании антропологического состава населения пазырыкской культуры Горного Алтая // *Новейшие археологические и этнографические открытия в Сибири: Материалы IV годовой итоговой сессии Института археологии и этнографии СО РАН. Декабрь 1996 г.* – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 1996. – С. 249 – 252.
- Чикишева Т.А.** К вопросу об антропологическом сходстве населения пазырыкской культуры и сакской этнокультурной общности // *Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий*. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 1997. – С. 314 – 320.
- Феномен алтайских мумий / В.И. Молодин, Н.В. Полосьмак, Т.А. Чикишева и др.** – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2000. – 320 с.
- Massart C., Schuermans C., Bougeois J., Gerards A.-F., Machien S., Tassignon J., Surazakv M., Borlee-Lombar M., de Thibault, de Boessinghe D., Van Strydonck M., Geyh M.A.** Fouilles dans les monts Altai (Republique Autonome de Gorno Altai) en 1993 et 1995 // *Bulletin des Musees royaux d'Art d'Histoire*. – 1995. – N 66. – P. 101 – 103.
- Molodin V.** Archaeological researches on the Ukok Plateau (Gorny Altai, Russia in the sutter of 1991) // *Antiquity*. – 1992. – Vol. 66, N 253. – P. 930 – 933.
- Molodin V.** Perspectives and Preliminary results of archaeological investigations of the South-Western Altai (the Ukok Plateau) // *Science Polici: New Mechanisms for Scientific Collaboration between East and West. NATO ASI Series 4. Science and Technology Policy*. – Dordrecht; Boston; L., 1995. – Vol. 1. – P. 215 – 222.
- Molodin V.** Un kourgane gele d'Epoque scythe dans le sud-ouest de l'Altai // *Dossiers d'Archeologie*. – 1996. – N 212. – P. 36 – 41.
- Polosmak N.** Un nouveau kourrane a'tombe gelee de L'Altai // *Arts Asiatiques*. – 1991. – T. 46. – P. 5 – 13.
- Polosmak N.** A mummy uniarther from the Pastures of Heaven // *National Geographic*. – 1994а. – Vol. 186, N 4. – P. 80 – 103.
- Polosmak N.** The Ak-Alaha “Frozen grave” Barrow // *Ancient civilizations from Scythia to Siberia* E.J.Brill. – 1994б. – Vol. 1, N 3. – P. 346 – 354.
- Polosmak N.** Investigations of a Pazyryk Barrow at Kuturguntas // *Ancient civilizations from Scythia to Siberia* E.J.Brill. – 1995. – N 1. – P. 95 – 111.
- Polosmak N.** Ia pretresse altai que // *Dossiers d'archeologie*. – 1996. – N 212. – P. 28 – 36.
- Polosmak N.** Tattoos in the Pazyryk world // *Journal of the Korean Ancient Historical Society. Hanguk Sanggosa Hakbo*. – 1998. – N 29. – P. 187 – 201.

УДК 577.21:576.311.347.113+930.26

**М.И. Воевода^{1,2}, А.Г. Ромашенко¹, В.В. Ситникова¹,
Е.О. Шульгина¹, В.Ф. Кобзев¹**

¹Институт цитологии и генетики СО РАН,
пр. Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090, Россия
E-mail: romasch@bionet.nsc.ru

²НИИ терапии СО РАМН,
Владимировский спуск, 2а, Новосибирск, 630003, Россия
E-mail: voevoda@iim.nsu.ru

СРАВНЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ПАЗЫРЫКЦЕВ И СОВРЕМЕННОГО НАСЕЛЕНИЯ ЕВРАЗИИ*

Введение

Современные методы молекулярной генетики позволяют получать генотипические характеристики ДНК представителей разных исторических эпох. Выделение и клонирование древней ДНК из египетской мумии впервые было осуществлено С. Паабо в 1986 г. [Paabo, 1986]. Дальнейший прогресс в этой области связан с изобретением полимеразной цепной реакции (ПЦР), позволяющей *in vitro* нарабатывать сотни миллионов копий исходных молекул ДНК. На основе ПЦР в 1990-х гг. был проведен молекулярно-генетический анализ останков Айсмана – тирольского человека из ледника [Handt et al., 1994], расшифрована нуклеотидная последовательность фрагмента митохондриальной ДНК (мтДНК) неандертальца [Krings et al., 1997], выполнен ряд исследований, связанных с анализом останков древнего населения Японии [Kurosaki et al., 1993], Нового Света [Rogan, Salvo, 1990; Salo et al., 1994], Европы [Beraud-Colomb et al., 1995; Hanni et al., 1995] и России [Наумова и др., 1997; Воевода и др., 1998].

Несмотря на высокую эффективность метода ПЦР работа с древней ДНК достаточно сложна в методическом отношении. Это обусловлено разной сте-

пенью сохранности молекул ДНК в останках, наличием в биологических препаратах органических и неорганических примесей, ингибирующих полимеразу, опасностью загрязнения анализируемых образцов современной ДНК и продуктами ПЦР. Фрагменты древних образцов ДНК, амплифицированных с помощью ПЦР, как правило, являются достаточно небольшими по сравнению с последовательностями нуклеотидов из современного материала. Это существенно ограничивает количество получаемой генетической информации, снижает возможности определения расовых и этнических особенностей индивидов из прошлых исторических эпох по структуре их ДНК.

В настоящей статье представлены результаты исследования полиморфизма мтДНК нескольких представителей пазырыкской культуры Горного Алтая. Анализу были подвергнуты фрагменты контрольного района, идентичные по размеру анализируемым при изучении митохондриальных генофондов современных этнических групп. Сравнительный молекулярно-генетический анализ секвенированных последовательностей мтДНК пазырыкцев проводили с привлечением мировой базы данных первичных структур контрольного района мтДНК современных популяций Евразии (более 2 тыс. индивидов). Расположение территории, занимаемой пазырыкцами, между ареалами разнородных в антропологическом отношении популяций обусловило необходимость широкого охвата соответствующего современного материала для адекватного вывода в отношении родственных

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 99-06-80379, фонда Президиума СО РАН, проект “Палеогенетический анализ генофондов мтДНК современного и древнего населения Сибири” и проект экспедиционных работ, а также фонда INTAS, проект № 930035.

связей этих древних кочевников с современными этническими группами.

Материалы и методы

Фрагменты ДНК были получены из останков трех индивидов. Все останки содержали достаточно хорошо сохранившиеся мягкие ткани, поскольку в погребениях они находились в ледяных природных линзах. ДНК погребенной в кургане Ак-Алаха-5 женщины* (образец 1) выделяли из мышечной ткани, взятой из области бедра с помощью стерильных ножниц и скальпеля. Внешне ткань была коричневого цвета, полностью обезвожена, сохраняла волокнистую структуру. В качестве исходного материала для выделения ДНК погребенных из курганов №1 и 3 памятника Верх-Кальджин II [Молодин, 1995] (образцы 2 и 3) использовали светло-коричневую массу, извлеченную с помощью стерильных инструментов из черепной коробки через затылочное отверстие. Эту органическую массу, находившуюся в желеобразном состоянии, идентифицировали как смесь жировых и мозговых клеток. В общей сложности из полости каждого черепа было отобрано по 50 – 100 г материала. Его хранение осуществлялось при температуре –45 °С.

Выделение ДНК и удаление ингибирующих ПЦР примесей осуществляли с помощью модифицированной методики [Hoss, Raabo, 1993], основанной на селективной сорбции фрагментов ДНК на частицах SiO₂. Для удаления остатков двуокиси кремния, оказывающих негативный эффект на ферментативный синтез ДНК, полученный препарат дополнительно обрабатывали системой Wizard DNA Clean UP (Promega).

Для амплификации контрольного района мтДНК использовали праймеры Thr (15898 – 5' – TCAAAGCTTACACCAGTCTTGTAACC – 3' – 15926) и TDKD (16518 – 5' – CCTGAAGTAGGAACCAGATG – 3' – 16498). 50 мкл амплификационной смеси содержали 75 mM Tris-HCL pH 9.0, 20 mM (NH₄)₂SO₄, 0,01% (w/v) Tween 20, 1,5 mM MgCL₂, 0,2 mM dNTPs, 1 ед. Taq pol, 1-1,5 мкг древней ДНК, по 25 pmol каждого праймера. Сорок циклов амплификации проводили с использованием прибора фирмы “БИС” (пос. Кольцово, г. Новосибирск) в следующем режиме: 94 °С – 3 мин, 1 цикл, 94 °С – 0,8 мин, 54 °С – 1,2 мин, 72 °С – 1,5 мин. Продукты амплификации оценивали при помощи электрофореза в 4%-м полиакриламидном геле.

Двухцепочечный продукт ПЦР для образцов 1 и 2 клонировали в векторе pCR™ II (Invitrogen, original

TA cloning kit). Полученную плазмидную ДНК секвенировали на автоматическом секвенаторе, а также обычным способом с использованием коммерческих наборов. Первичная последовательность контрольного района мтДНК образца 3 определялась прямым секвенированием продукта асимметричной ПЦР.

На всех стадиях выделения древней ДНК для исключения возможности загрязнения их примесями нуклеиновых кислот иной природы (например, продуктами ПЦР) ставили контроли. Для каждого индивида результат воспроизводился дважды на препаратах ДНК, выделенных из разных фрагментов ткани. С целью дополнительной верификации полученных данных процедура выделения ДНК и амплификации полностью воспроизведена в лаборатории молекулярной онкологии Института Пастера (г. Лилль, Франция), в которой работы с ДНК жителей Северной и Центральной Азии ранее не выполнялись.

Первичную статистическую обработку нуклеотидных последовательностей и их группирование по этнической принадлежности для последующей обработки осуществляли средствами пакета прикладных программ статистического анализа SPSS 8.0. Парные внутри- и межпопуляционные нуклеотидные различия рассчитывали с помощью программы PAIRPOP (В.Н. Бабенко, ИЦиГ СО РАН) и ARLEQUIN. Генетические дистанции между парами популяций рассчитывали на основе средних внутри- и межпопуляционных попарных нуклеотидных различий по формуле, предложенной Ф. Калафелл с соавторами [Calafell et al., 1996]. Деревья генетических расстояний строили с помощью программ NEIGHBOR, DRAWTREE (PHYLIP 3.5).

Результаты

Для всех трех анализируемых образцов был амплифицирован фрагмент контрольного района I мтДНК размером 619 нп до уровня визуализации с помощью окраски этидиумом бромидом. Возможность эффективной наработки такого достаточно протяженного фрагмента обусловлена, вероятно, хорошей сохранностью ДНК в мягких тканях исследованных останков. Высокое качество амплифицированного материала позволило проанализировать нуклеотидную последовательность анализируемого фрагмента как с помощью предварительного клонирования, так и методом прямого секвенирования продукта асимметричной ПЦР.

В табл. 1 приведены позиции, по которым нуклеотидная последовательность контрольного района мтДНК каждого из трех индивидов отличается от используемой в мировой литературе в качестве стандарта Кембриджской последовательности. Все

* Полосьмак Н.В. Научный отчет о раскопках Южно-Алтайского археологического отряда на плоскогорье Укок летом 1994 г. – Архив ИАЭт СО РАН.

Таблица 1. Полиморфные позиции нуклеотидов в контрольном районе мтДНК представителей пазырыкской культуры

Номер митотипа	Полиморфные позиции*										Погребение
	16067	16129	16192	16223	16256	16270	16298	16304	16327	16356	
Кембриджская последовательность	A	G	C	C	C	C	T	T	C	T	
1	G	-	-	-	-	-	-	-	-	C	Ак-Алаха-5 (жен.)
2	-	A	-	T	-	-	C	-	T	-	Верх-Кальджин II, кург. № 1 (муж.)
3	-	-	T	-	T	T	-	C	-	-	Верх-Кальджин II, кург. № 3 (муж.)

Источники см. в табл. 2.

* Проанализированы фрагменты между позициями 16018 и 16384.

нуклеотидные замены являются транзициями. Подробное сравнение каждого из трех пазырыкских вариантов мтДНК с митотипами различных современных этнических групп Евразии опубликовано [Воевода и др., 1998; Воевода, Ситникова, Ромащенко 2000]. Митотип 1 сходен с подавляющей частью европейских вариантов и существенно отличается от основной части монголоидных. Это обстоятельство позволяет рассматривать его как вариант, наиболее специфичный для европеоидного пула мтДНК. По своей структуре митотип 1 соответствует гаплогруппе 1, выделенной в митохондриальном генофонде европейцев [Richards et al., 1996] и занимающей в нем доминирующее место. Родственные митотипу 1 варианты распространены у алтайцев и финно-угров Западной Сибири.

Выраженные особенности, специфичные для ряда современных популяций Северной Азии, обнаружены в случае последовательности митотипа 2. Три из четырех замен, отличающих этот митотип от Кембриджского (16223: C > T; 16298: T > C и 16327: C > T), соответствуют заменам, которые, вероятно, являются характеристическими для митотипов гаплогруппы C, выделенной Д. Воласем и А. Торрони в популяции человека, на основе тотального рестрикционного анализа митохондриального генома [Wallace, Torroni, 1992]. Данная гаплогруппа широко распространена среди коренного населения Северной Азии (преимущественно эвенки, эвены, селькупы) и Америки и в значительно меньшей степени среди жителей Центральной Азии.

При сравнительном анализе митотипа 3 можно отметить, что он соответствует европейской гаплогруппе 5 и характеризуется относительно большей частотой в современных европеоидных популяциях, чем в других обследованных выборках

представителей современного населения Евразии. Обнаружение митотипа 3 в небольшом количестве древних образцов ДНК дает основания предполагать более высокую представленность митотипов гаплогруппы 5 в митохондриальном генофонде пазырыкцев, по сравнению с современными этническими группами как европеоидного, так и монголоидного происхождения.

Небольшая по размеру выборка мтДНК пазырыкцев является в первом приближении информативной с точки зрения определения структуры их генофонда, поскольку входящие в ее состав митотипы принадлежат к разным гаплогруппам, наиболее распространенным в таком наборе только в некоторых популяциях Средней и Центральной Азии, а также аборигенов Западной Сибири. Ставя целью дать интегральную оценку эволюционно-генетических связей имеющейся выборки пазырыкских митотипов с митохондриальными генофондами современного населения Евразии, авторы статьи рассчитали средние попарные внутри- и межпопуляционные нуклеотидные различия для пазырыкцев и описанных в литературе современных этнических групп континента. Данные по средним попарным нуклеотидным различиям были использованы для определения генетических дистанций между отдельными парами анализируемых популяций. В табл. 2 представлены соответствующие матрицы для пазырыкцев, малочисленных народностей различных регионов России, а также для многочисленных народов, населяющих наиболее близкие к ним территории Европы, Восточной, Центральной и Средней Азии (русские, китайцы, монголы и казахи). Матрицы рассчитывали для фрагмента мтДНК между позициями 16090 и 16365, поскольку для него имелись данные во всех сравниваемых выборках. Как следует из табл. 2, величина средних попарных

Таблица 2. Матрицы средних попарных внутри- и межпопуляционных нуклеотидных различий и генетических дистанций между пазырыкцами и некоторыми этническими группами Евразии

Популяция		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
1	Алтайцы	5.52	<u>Средние внутри- и межпопуляционные попарные нуклеотидные различия</u>														
2	Кеты	5.06	4.04														
3	Коряки	7.02	6.47	4.77													
4	Монголы	5.99	5.57	7.17	6.27												
5	Селькупы	4.87	3.94	6.29	5.38	3.76											
6	Финно-угры Западной Сибири	5.13	4.35	6.8	5.53	4.17	3.97										
7	Эскимосы Азии	6.67	6.75	8.16	6.97	6.80	6.88	3.58									
8	Чукчи	6.49	6.39	7.69	6.79	6.35	6.61	4.11	4.42								
9	Эвены	7.18	6.84	6.08	7.64	6.65	7.15	8.55	8.20	6.05							
10	Якуты	6.59	6.08	5.81	6.96	5.94	6.28	7.75	7.56	6.17	5.48						
11	Казахи	6.11	5.60	7.47	6.41	5.39	5.39	7.21	7.03	7.92	7.16	6.44					
12	Китайцы	6.52	6.15	7.84	6.72	5.94	6.03	7.03	7.00	8.01	7.43	6.84	6.79				
13	Русские	5.25	4.32	6.95	5.73	4.13	4.02	7.31	6.97	7.28	6.45	5.53	6.22	4.00			
14	Финно-угры Поволжья	8.79	7.83	10.5	9.27	7.66	7.50	10.8	10.4	10.8	9.94	9.03	9.76	7.42	10.6		
15	Пазырыкцы	5.55	4.40	7.14	6.10	4.39	4.96	7.26	6.93	7.27	6.52	6.10	6.41	4.72	8.17	6.00	
1	Кеты	1.28	<u>Генетические дистанции</u>														
2	Коряки	2.88	3.06														
3	Монголы	1.09	1.41	2.65													
4	Селькупы	1.23	1.04	3.02	1.36												
5	Финно-угры Западной Сибири	1.38	1.34	3.43	1.41	1.30											
6	Эскимосы Азии	3.12	3.94	4.98	3.04	4.13	4.10										
7	Чукчи	2.52	3.16	4.09	2.44	3.26	3.41	1.11									
8	Эвены	2.39	2.79	1.67	2.48	2.74	3.14	4.73	3.96								
9	Якуты	2.09	2.32	1.68	2.08	2.32	2.55	4.22	3.61	1.40							
10	Казахи	1.13	1.36	2.86	1.05	1.29	1.36	3.20	2.60	2.67	2.2						
11	Китайцы	1.36	1.73	1.86	1.19	1.66	1.65	2.84	2.39	2.59	2.29	1.22					
12	Русские	1.49	1.30	3.56	1.59	1.25	1.03	4.52	3.76	3.25	2.71	1.31	1.82				
13	Финно-угры Поволжья	1.69	1.47	3.77	1.79	1.44	1.17	4.67	3.93	3.49	2.86	1.47	2.02	1.08			
14	Пазырыкцы	0.79	0.38	2.76	0.97	0.51	0.98	3.47	2.72	2.25	1.78	0.88	1.02	0.72	0.83		

Примечание. В верхней матрице по диагонали приведены значения внутрипопуляционных попарных нуклеотидных различий. Источники: алтайцы [Shields et al., 1993]; кеты, селькупы [Казаковцева, 1998]; коряки, эвены, якуты [Деренко, Шилдс, 1997]; монголы [Kolman, Sambuughin, Bermingham, 1996]; финно-угры Западной Сибири (Воевода, Шкапенко, неопубликованные данные); эскимосы Азии, чукчи [Воевода и др., 1994]; казахи, киргизы горные, киргизы равнинные, уйгуры [Comas et al., 1998]; китайцы, корейцы, айны [Hogai et al., 1996]; русские [Маларчук, 1997]; карелы, финно-угры Поволжья, Северной Европы, саамы [Sajantila et al., 1995]; испанцы, баски, немцы [Richards et al., 1996]; турки, болгары [Calafell et al., 1996]; Ближний Восток [DiRienzo, Wilson, 1991]; канарцы, индусы-мукри, индусы-хавик [Mountain et al., 1995].

внутрипопуляционных нуклеотидных различий в выборке пазырыкских митотипов близка к регистрируемой в популяциях Центральной и Средней Азии и является более высокой, чем в большинстве этнических групп Северной Азии. Генетические дистанции между пазырыкцами и современными этническими группами, как правило, значительно меньше, чем между современными популяциями. Минимальные генетические дистанции обнаружены между пазырыкцами и кетами, а также северными селькупками. Далее следуют популяции алтайцев, казахов, русских и монголов.

На основе матрицы генетических дистанций для 32 современных этнических групп Евразии и пазырыкцев методом “ближайших соседей” было построено филогенетическое дерево генетических связей их митохондриальных генофондов (см. рисунок). Общая топология генетических взаимоотношений между митохондриальными генофондами рассмот-

ренных групп евразийцев хорошо коррелирует с границами их ареалов. На дереве можно условно выделить два полюса – европейский и восточный (азиатский). Между ними последовательно в направлении запад – восток располагаются популяции Ближнего Востока, Индии (брамины), Средней и Центральной Азии. Ближе всего к восточному полюсу находится популяция китайцев. От него отделяется наиболее удаленный от западного полюса кластер, объединяющий этнические группы Чукотки. Самостоятельный кластер, включающий эвенков, якутов, коряков и айнов, имеет начало на дереве в промежутке между популяциями Центральной и Восточной Азии. От западного полюса радиально расходятся ветви всех европейских и финно-угорских этнических групп. В отдельную ветвь, отходящую от этого полюса, объединены турки и болгары. Другую ветвь составляют карелы, саамы и самодийцы Западной Сибири.



Дерево филогенетических связей между пазырыкцами и современными этническими группами Евразии по результатам анализа разнообразия их митохондриальных генофондов

Вероятно, западный полюс характеризует существование единого предкового пула мтДНК для большинства европейских популяций и ряда неевропеоидных аборигенных этнических групп Европы и Западной Сибири. В целом данная часть филогенетического дерева характеризуется выраженной звездчатой топологией. Узкую группу составляют современные европейские популяции. Радиально, практически от одного узла с ними, расходятся финно-угорские популяции, канарцы, ближневосточные популяции, турки. От этого же узла отходит ветвь, объединяющая пазырыкцев и самодийцев. Пазырыкцы более близки к узлу ветвления по сравнению с современными этническими группами.

Два полюса соединены между собой рядом популяций Средней и Центральной Азии. Из их числа наиболее близкими к пазырыкцам оказались казахи и уйгуры. Однако в целом генетические дистанции между пазырыкцами и самодийскими, а также европейскими и финно-угорскими популяциям несколько меньше, чем между пазырыкцами и популяциями Средней Азии.

Обсуждение

Наблюдаемая топология эволюционно-филогенетических связей между этническими группами Евразии

может являться результатом реализации нескольких эволюционных сценариев происхождения этих групп. В одном из них ведущая роль в формировании генофондов этнических групп в регионах Центральной и Средней Азии отводится метисации между изначально полностью изолированными, независимо сформировавшимися и наиболее отдаленными друг от друга популяциями европеоидов и монголоидов [Comas et al., 1998]. С этих же позиций большинство антропологов и генетиков в настоящее время рассматривают генезис многих современных этнических групп Восточной Европы и Сибири. Другой сценарий предполагает последовательное расселение человека из Юго-Восточной Азии в западные и северные районы континента с формированием в ходе этого процесса современных европеоидов [Turner, 1992; Mountain et al., 1995]. В частности, такой вариант эволюции популяции евразийцев обосновывается результатами филогенетического анализа последовательностей мтДНК и более высоким уровнем их внутривидового разнообразия в восточноазиатских популяциях, по сравнению с европейскими [Mountain et al., 1995].

На основании сравнительного анализа полиморфизма мтДНК современных евразийцев и представителей древнего населения Центральной Азии можно предполагать, что носители всех расовых типов Евразии произошли из единой протопопуляции,

заселявшей территорию предположительно Средней и Центральной Азии. Близкая точка зрения высказывалась российским антропологом В.В. Бунаком [1974, 1980], который считал, что антропологические особенности современных финно-угров, совмещающие в себе черты как монголоидов, так и европеоидов, – результат не метисации, а наследования протоморфных антропологических свойств индивидуумов древней протопопуляции. Можно констатировать, что уже в I тыс. до н.э. в митохондриальном генофонде популяций Центральной Азии были представлены варианты мтДНК, специфичные для современных европеоидов и монголоидов. Такое состояние митохондриального генофонда в этом регионе отмечается и сейчас. Учитывая это, можно однозначно отвергнуть гипотезу Д. Комаса с соавторами [Comas et al., 1998] о преимущественном смещении монголоидных и европеоидных популяций в регионе в эпоху Великого Шелкового пути.

Заключение

Проведенный молекулярно-генетический анализ фрагментов мтДНК из тканей древних пазырыкцев дает основание предполагать, что современные этнические группы Евразии – потомки одной протопопуляции Центральной и Средней Азии. От ее западной или северо-западной части, вероятно, произошли современные европейские, финно-угорские и самодийские популяции. При этом структура митохондриального генофонда пазырыкцев, живших 2,5 тыс. л.н., была намного ближе к таковой протопопуляции западного полюса, по сравнению с генофондами мтДНК любой из современных популяций. Совокупность проанализированных последовательностей мтДНК пазырыкцев наиболее широко представлена в митохондриальных генофондах современных популяций самодийских народностей Западной Сибири.

В заключение отметим, что по мере накопления молекулярно-генетической информации по современным и древним популяциям региона интерпретация данных, вероятно, будет уточнена.

Благодарность

Авторы приносят благодарность П. Франкфурту, К. Ханни, В. Лаудету и Д. Стегелину за предоставленную возможность воспроизведения основных результатов молекулярно-генетического анализа проводившегося в Институте Пастера, г. Лилль.

Список литературы

Бунак В.В. Этнические общности и расовые деления // Расогенетические процессы в этнической истории. – М.: Наука, 1974. – С. 3 – 10.

Бунак В.В. Род Номо, его возникновение и последующая эволюция. – М.: Наука, 1980. – 327 с.

Воевода М.И., Авксентюк А.В., Иванова А.В., Астахова Т.И., Бабенко В.Н., Курилович С.А., Даффи Л.К., Сегал Б., Шилдс Д.Ф. Молекулярно-генетические исследования в популяции коренных жителей Чукотки. Анализ полиморфизма митохондриальной ДНК и генов алкоголь-метаболизирующих ферментов // Сиб. экол. журнал. – 1994. – Т. 1, № 2. – С. 149 – 162.

Воевода М.И., Ситникова В.В., Чикишева Т.А., Ромащенко А.Г., Полосьмак Н.В., Молодин В.И., Деревянко А.П., Шумный В.К. Молекулярно-генетический анализ митохондриальной ДНК представителей пазырыкской культуры Горного Алтая (IV – II вв. до н.э.) // Докл. Академии наук. – 1998. – Т. 358, № 4. – С. 564 – 566.

Воевода М.И., Ситникова В.В., Ромащенко А.Г. Расово- и этноспецифические особенности митохондриальной ДНК представителей пазырыкской культуры Горного Алтая // Феномен алтайских мумий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2000. – С. 224 – 230.

Деренко М.В., Шилдс Ф.Д. Разнообразие нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК в трех группах коренного населения Северной Азии // Молекулярная биология. – 1997. – Т. 31, № 5. – С. 784 – 789.

Казаковцева М.А. Полиморфизм митохондриальной ДНК в популяциях коренного населения Западной Сибири и восточных славян: Дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1998. – 78 с.

Малярчук Б.А. Митохондриальный портрет восточных славян // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 1. – С. 101 – 105.

Молодин В.И. Укок-1995 – новые находки и открытия // III Годовая итоговая сессия Института археологии и этнографии СО РАН. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 1995. – С. 87 – 89.

Наумова О.Ю., Рычков С.Ю., Базалийский В.И., Мамонова Н.Н., Сулержицкий Л.Д., Рычков Ю.Г. Молекулярно-генетическая характеристика неолитической популяции прибайкалья // Генетика. – 1997. – Т. 33, № 10. – С. 1418 – 1425.

Beraud-Colomb E., Roubin R., Martin J., Maroc N., Gardeisen A., Trabuchet G., Goossins M. Human β -globin gene polymorphism characterized in DNA extracted from ancient bones 12,000 years old // Am. J. Hum. Genet. – 1995. – V. 57. – P. 1267 – 1274.

Calafell F., Underhill P., Tolun A., Angelicheva D., Kalaydjieva L. From Asia to Europe: mitochondrial DNA sequence variability in Bulgarians and Turks // Ann. Hum. Genet. – 1996. – V. 60. – P. 35 – 49.

Comas D., Calafell F., Mateu E., Pyrez Lezaun A., Bosch E., Martyne Arias R., Clarimon J., Facchini F., Fiori G., Luiselli D., Pettener D., Bertranpetit J. Trading genes along the silk road: mtDNA sequences and the origin of central Asian populations // Am. J. Hum. Genet. – 1998. – V. 63. – P. 1824 – 1838.

DiRienzo A., Wilson A.C. Branching pattern in the evolutionary tree for human mitochondrial DNA // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1991. – V. 88. – P. 1597 – 1601.

Handt O., Richards M., Trommsdorff M., Kilger C., Simanainen J., Georgiev O., Bauer K., Stone A., Hedges R., Schaffner W. Molecular genetic analysis of the Tyrolean ice man // Science. – 1994. – V. 264. – P. 1775 – 1778.

- Hanni K., Begue A., Laudet V., Stehelin D.** Molecular typing of neolithic human bones // *J. Archaeol. Sci.* – 1995. – V. 22. – P. 649 – 658.
- Horai S., Murayama K., Hayasaka K., Matsubayashi S., Hattori Y., Fucharoen G., Harihara S., Park K.S., Omoto K., Pan I.H.** mtDNA polymorphism in East Asian populations, with special reference to the peopling of Japan // *Am. J. Human. Genet.* – 1996. – V. 59. – P. 579 – 590.
- Hoss M., Paabo S.** DNA extraction from Pleistocene bones by a silica-based purification method. // *Nucl. Acids Res.* – 1993. – V. 21. – № 16. – P. 3913 – 3914.
- Kolman C., Sambuughin N., Bermingham E.** Mitochondrial DNA analysis of Mongolian populations and implications for the origin of New World Founders // *Genetics.* – 1996. – V. 142. – P. 1321 – 1334.
- Krings M., Stone A., Schmitz R., Krainitzki H., Stoneking M., Paabo S.** Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans // *Cell.* – 1997. – V. 90. – P. 19 – 30.
- Kurosaki K., Matsushita T., Ueda S.** Individual DNA identification from ancient human remains // *Am. J. Hum. Genet.* – 1993. – V. 53, N 3. – P. 638 – 643.
- Mountain J., Hebert J., Bhattacharyya S., Underhill P., Ottolenghi C., Gadgil M., Cavalli-Sforza L.** Demographic history of India and mtDNA-sequence diversity // *Am. J. Hum. Genet.* – 1995. – V. 56. – P. 979 – 992.
- Orekhov V., Poltoraus A., Zhivotovsky L.A., Spitsyn V., Ivanov P., Yankovsky N.** Mitochondrial DNA sequence diversity in Russians // *FEBS Lett.* – 1999. – V. 445, N 1. – P. 197 – 201.
- Paabo S.** Molecular genetic investigations of ancient human remains // *Gold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* – 1986. – V. 51. – P. 441 – 446.
- Richards M., Corte-Real H., Forster P., Macaulay V., Wilkinson-Herbots H., Demaine A., Papiha S., Hedges R., Bandelt H., Sykes B.** Paleolithic and neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool // *Am. J. Hum. Genet.* – 1996. – V. 59. – P. 185 – 203.
- Rogan P.K., Salvo J.J.** Molecular genetics of Pre-Columbian South American mummies // *UCLA Symp. Mol. Cell Biol.* – 1990. – V. 122. – P. 223 – 234.
- Sajantila A., Lahermo P., Anttinen T., Lukka M., Sistonen P., Savantans M.-L., Aula P., Backman L., Tranebjaerg L., Gedde-Dahl T., Issel-Tarver L., DiRienzo A., Paabo S.** Genes and languages in Europe: an analysis of mitochondrial lineages // *Genome research.* – 1995. – V. 5. – P. 42 – 52.
- Salo W.L., Aufderheide A.C., Buikstra J., Holcomb T.A.** Identification of *Mycobacterium tuberculosis* DNA in a pre-Columbian Peruvian mummy // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1994. – V. 91. – P. 2091 – 2094.
- Shields G.F., Schmiechen A.M., Frazier B.L., Redd A., Voevoda M.I., Redd J.K., Ward R.H.** mtDNA sequences suggest a recent evolutionary divergence for Beringian and Northern North American populations // *Am. J. Hum. Genet.* – 1993. – V. 53. – P. 549 – 562.
- Turner C.G., II.** Microevolution of East Asian and European populations: a dental perspective // *The Evolution and Dispersal of Modern Humans in Asia* / Eds. T. Akazawa, K. Aoki, T. Kimura. – Tokyo: Holusen-Sha Publishing Company, 1992. – P. 415 – 438.
- Wallace D.C., Torroni A.** American Indian prehistory as written in the mitochondrial DNA: a review // *Hum. Biol.* – 1992. – V. 64. – P. 403 – 416.

Материал поступил в редколлегию 03.07.2000 г.