

А.С. Пилипенко✉, И.В. Пилипенко, С.В. Черданцев,
Р.О. Трапезов

Институт цитологии и генетики СО РАН
Новосибирск, Россия
E-mail: alexpil@bionet.nsc.ru

Генетический состав домашних животных как маркер миграций человека

Реконструкция миграционных процессов является одной из ключевых составляющих исследования генетической истории населения большинства регионов. Помимо непосредственного анализа генетического состава разновременных популяций человека методами физической палеоантропологии и палеогенетики потенциально информативным и независимым маркером миграций человека может быть анализ генетического разнообразия domesticiрованных животных, которые могли сопровождать мигрантов. Хотя этот подход имеет очевидные хронологические и географические ограничения, он позволяет получить независимые данные о ключевых миграционных процессах, протекавших в различных регионах Евразии, включая южные районы Сибири, на протяжении значительной части голоцена: с эпохи неолита – ранней бронзы и до Нового времени. Для того чтобы рассматриваемый подход был информативен, необходимо корректно сформировать серии образцов из групп домашних животных, подлежащих сравнению (синхронные группы из различных регионов или разновременные группы с одной территории, анализируемые в рамках диахронного подхода). Отдельное внимание необходимо уделить выбору информативных генетических маркеров, подлежащих анализу в рамках исследования. При интерпретации данных о динамике генетического состава животных в контексте миграций человека следует учитывать вероятность влияния альтернативных процессов, не связанных с миграциями человека (обмен, торговля и др.). Соблюдение перечисленных критериев возможно только при условии учета особенностей археологического контекста исследуемых палеозоологических материалов, включая их точную культурно-хронологическую атрибуцию. В работе приведены некоторые примеры успешного использования анализа генетического состава домашних животных для реконструкции истории миграций человека на территории Сибири и других регионов. Опыт авторов свидетельствует, что анализ генетического состава domesticiрованных животных в контексте миграций человека наиболее информативен в качестве дополнительного исследования, осуществляемого параллельно анализу генетической структуры населения. Эти два направления позволяют взаимно верифицировать результаты и детализировать полученную картину исследуемых миграционных процессов.

Ключевые слова: миграции человека и животных, домашние животные, палеогенетика, генетическая история популяций.

Aleksandr S. Pilipenko✉, Irina V. Pilipenko, Stepan V. Cherdantsev,
Rostislav O. Trapezov

Institute of Cytology and Genetics SB RAS,
Novosibirsk, Russia
E-mail: alexpil@bionet.nsc.ru

Genetic Composition of Domestic Animals as a Marker of Human Migrations

Reconstruction of migration processes is a key component of the regional genetic history of the human population. Genetic composition of domesticated animals that could accompany humans can be an informative and independent marker of human migrations. In addition to direct analysis of the genetic composition in diachronic human populations by methods of physical paleoanthropology and paleogenetics. Although this approach has obvious chronological and geographic limitations, it allows one to obtain independent data on key migration processes that took place in various regions of Eurasia, including southern regions of Siberia, during a significant part of the Holocene: from the Neolithic and Early Bronze Age to modern

times. To increase the objectivity of this approach, it is necessary to correctly form a series of samples from the groups of domestic animals, which are compared with each other (synchronous groups from different regions or groups of different times from the same territory, analyzed within the diachronic approach). Special attention should be paid to the selection of informative genetic markers analyzed in the study. When interpreting data on animal genetic composition in the context of human migrations, the possibilities of alternative processes (exchange, trade, etc.) should be taken into account. The study will meet the listed criteria only if the features of the archaeological context of the studied paleozoological materials are taken into account, including their cultural and chronological attribution. The paper provides examples of using the analysis of the genetic composition of domestic animals to reconstruct the history of human migration in different regions, both for Siberia and other regions. The authors' experience shows that the analysis of the genetic composition of domesticated animals is the most informative as an additional study for the analysis of the genetic structure of human populations. These two approaches allow mutual verification of the results and detailing of the resulting picture of the migration processes under study.

Keywords: *human and animal migrations, domestic animals, paleogenetics, genetic history of populations.*

Объективная реконструкция миграционных процессов является одной из ключевых составляющих комплексного исследования генетической истории населения большинства регионов. Традиционно миграции человеческих коллективов реконструируются непосредственно на основе анализа изменений их генетического состава, когда исследователи оценивают степень генетической преемственности разновременных групп населения. Такой анализ, в частности, может быть успешно выполнен методами физической палеоантропологии (см., напр.: [Чикишева, 2012; Балабанова, 2016]). Именно этот подход к реконструкции миграций человека доминировал на протяжении длительного времени в составе комплексного археологического исследования и продолжает играть в нем важнейшую роль. Альтернативой и дополнением палеоантропологическому исследованию в последние годы стало непосредственное изучение динамики структуры генофонда популяций человека методами палеогенетики. Наиболее эффективным в этом случае представляется молекулярно-генетическое исследование диахронных выборок, включающих серии представителей разновременных групп населения одной и той же территории, их сравнительный анализ и выявление изменений в генетическом составе популяций (см., напр.: [Molodin et al., 2012; Brandt et al., 2013; Wang et al., 2019; Skourtanioti et al., 2020]).

Помимо непосредственного исследования генофонда популяций человека палеогенетические методы предоставляют в распоряжение исследователей и другие подходы, позволяющие независимо реконструировать и/или верифицировать возможные миграционные потоки населения. Одним из таких подходов является анализ генетического состава domesticiрованных животных, сопровождавших человеческие коллективы в процессе миграций. Задачей данной работы является рассмотрение возможностей и ограничений данного подхода, а также условий его корректного использования.

Поскольку рассматриваемый подход основан на исследовании останков domesticiрованных животных, он имеет очевидные ограничения по географии и хронологии миграционных событий, которые могут быть исследованы с его помощью, т.к. может быть применен только к группам населения, которые на постоянной основе содержали домашних животных. Период первоначальной domestикации многих видов домашних животных и их дальнейшего использования человеком укладывается в пределы голоцена [Frantz et al., 2020]. Единственным исключением является собака, ранние этапы domestикации которой, несомненно, относятся к периоду позднего плейстоцена [Bergström et al., 2020]. С момента одомашнивания в предполагаемых центрах domestикации животные могут рассматриваться в качестве потенциального маркера для реконструкции миграций человеческих коллективов. Примером эффективного использования рассматриваемого подхода является изучение «неолитизации» Европы: ближневосточное происхождение неолитических носителей навыков земледелия и скотоводства во многих районах Юго-Восточной и Центральной Европы наглядно продемонстрировано не только данными анализа генофонда соответствующих популяций человека [Naak et al., 2010; Hofmanova et al., 2016], но и, например, результатами генетического исследования останков крупного рогатого скота [Bollongino et al., 2006; Scheu et al., 2015]. Очевидно, что для большинства регионов планеты хронологический диапазон миграционных событий, которые могут быть реконструированы с помощью генетического анализа домашних животных, начинается еще позже эпохи неолита, с момента распространения в соответствующих регионах первых представителей определенного вида домашних животных. Таким образом, хронологическая информативность рассматриваемого нами подхода имеет ярко выраженную географическую специфику. Так, для южных районов Западной Сибири и Южной Сибири такое исследование с ис-

пользованием останков одомашненных копытных (крупный и мелкий рогатый скот, лошади) возможно лишь с периода ранней и начала развитой бронзы, когда эти виды впервые появляются в данных регионах. Несмотря на очевидные ограничения, необходимо отметить, что, например, для южных районов Сибири доступные для исследования останки domesticiрованных животных находятся в соответствии со всеми крупнейшими миграционными событиями, известными в этих регионах по данным археологии и физической палеоантропологии, включая миграции популяций животноводов из более западных регионов Евразии в эпоху ранней и развитой бронзы, интенсивные миграционные события раннего железного века, раннего и позднего Средневековья. Таким образом, для южных районов Сибири рассматриваемый подход не может быть использован лишь для ранних этапов формирования генетического состава населения в плейстоцене и раннем голоцене.

Для более южных регионов Евразии, например Средней Азии, эта дата удревняется до раннего неолита, а для более северных регионов, включая значительную часть Сибири, наоборот, существенно омолаживается. Там, где практика животноводства так и не получила устойчивого применения, рассматриваемый нами подход полностью неинформативен.

Важным аспектом является выбор вида домашних животных, палеогенетический анализ останков которых будет наиболее информативен для реконструкции конкретного миграционного события. Очевидно, что этот вид должен быть вовлечен в предполагаемый миграционный поток людей. В случае первичного распространения в регионе может быть достаточно доказательств самого факта появления здесь соответствующих домашних животных. Палеогенетические методы в этом случае могут служить существенным дополнением (или методом независимой верификации) традиционных направлений анализа, в частности палеозоологии (морфологический анализ костей). Помимо независимой верификации видовой принадлежности морфологически определимых костей палеогенетика позволяет включить в исследование такую массовую категорию материала, как морфологически неопределимые костные фрагменты. Для многих археологических памятников именно такие останки составляют основу палеозоологической коллекции (в количественном отношении). Кроме того, палеогенетические методы часто помогают отличить останки domesticiрованных животных от морфологически схожих представителей дикой фауны исследуемого региона (особенно когда речь идет о фрагментарных останках).

В случае, когда несколько видов домашних животных потенциально могут быть вовлечены в миграционный поток людей, существуют альтернативные стратегии построения исследования. Можно провести молекулярно-генетическое исследование нескольких видов животных. При явном преимуществе, связанном с потенциально более полной картиной исследуемого процесса, эта стратегия имеет очевидный недостаток, обусловленный высокой трудоемкостью и стоимостью такого мультивидового анализа. Альтернативой, наиболее часто реализуемой на практике, может быть выбор одного наиболее информативного вида. Различная эффективность анализа того или иного вида животных может быть обусловлена следующими факторами.

1. Наличие филогеографической структуры популяций исследуемого вида домашних животных. Животные, сопровождавшие потенциальных мигрантов, должны быть потенциально генетически контрастными по сравнению с животными, представленными у аборигенного населения, предшествовавшего миграционному потоку. Филогеографическая структура популяций домашних животных, при которой их локально-территориальные группы демонстрируют различия в генетическом составе, может быть сформирована в результате отдельного или комбинированного действия таких факторов, как наличие одного или нескольких т.н. бутылочных горлышек в истории исследуемого вида животных, гибридизация домашних животных с локальными популяциями диких представителей предкового вида или близких ему форм, и другими обстоятельствами. Так, популяции лошадей в Евразии характеризуются менее четкой филогеографической структурой по сравнению, например, с овцами и козами.

2. Вторая группа факторов, влияющих на информативность рассматриваемого подхода, связана с наличием адекватных материалов (серий образцов) для выполнения исследования. Для реконструкции динамики генетического состава домашних животных важно иметь возможность: а) выполнить сравнительный анализ групп животных из различных регионов, например животных из исследуемого региона и региона, являющегося потенциальным источником миграционной волны; б) провести сравнительный анализ разновременных популяций животных одной и той же исследуемой территории (по аналогии с диахронными исследованиями генетического состава популяций человека), включая популяции: предшествующую миграции, потенциально непосредственно связанную с мигрантами, и группу животных, относящуюся к периоду после завершения активной фазы миграционного события.

3. Помимо собственно наличия перечисленных выше групп материалов важным фактором, как и в любом палеогенетическом исследовании, является качество выборок. Речь идет, прежде всего, о репрезентативности сравниваемых серий, каждая из которых должна отражать генетический состав всей популяции животных. Кроме того, важно, чтобы в состав серий были включены корректные образцы. Несмотря на то что останки домашних животных зачастую составляют массовую категорию материала из археологических памятников различного типа, далеко не всегда есть возможность определить положение образцов относительно хронологии предполагаемого миграционного потока, чтобы сформировать корректные когорты. Особенно часто проблемы возникают с многослойными комплексами, где тонкая хронологическая атрибуция материалов бывает затруднена. В большей степени эта проблема касается поселенческих комплексов. Опыт авторов данной работы свидетельствует, что выходом из такой ситуации может быть использование останков животных из закрытых погребальных комплексов, имеющих четкую культурно-хронологическую атрибуцию [Пилипенко и др., 2017]. Безусловно, важным критерием может быть прямое датирование останков животных, используемых для анализа. Но и этот подход не снимает всех проблем, учитывая имеющиеся погрешности в датах, связанные с особенностями методов. В любом случае формирование корректных выборок образцов представляется невозможным без досконального учета археологического контекста исследуемых палеозоологических материалов.

Отдельным аспектом, влияющим на информативность исследования, является выбор адекватных генетических маркеров. В некоторых случаях достаточно провести анализ отдельного филогенетически или филогеографически информативного локуса, такого как мтДНК или Y-хромосома. Безусловно, к рассматриваемому подходу применим общий принцип: данные тем более объективны, чем большее число независимых генетических маркеров подвергнуто исследованию. В этом отношении широкие перспективы открывает применение высокопроизводительного секвенирования древней ДНК, позволяющего вывести исследование на геномный уровень, хотя серьезными ограничениями при таком подходе пока являются степень сохранности геномной ДНК и имеющиеся сложности в интерпретации больших объемов геномных данных. Тем не менее этот подход находит все большее применение в исследованиях домашних животных из археологических памятников [Fages et al., 2019; Bergström et al., 2020]. Важно, что увеличение глубины молекулярно-ге-

нетического исследования образцов, достигаемое с помощью высокопроизводительного секвенирования, позволяет увеличивать информативность результатов даже для видов с низким уровнем филогеографической структуры популяций, например для лошадей [Fages et al., 2019].

При использовании анализа генетического состава домашних животных в качестве маркера миграций человека следует учитывать, что изменение генетического состава животных может происходить и по причинам, не связанным непосредственно с масштабными миграциями людей. Домашний скот на протяжении многих эпох представлял большую ценность и являлся предметом обмена и торговли. Поэтому при интерпретации данных об изменении генетического состава домашних животных необходимо учитывать как их возможную связь с миграциями людей, так и другие варианты, включая различные типы экономической деятельности (торговля, обмен), не сопровождаемой миграционными потоками населения. В этом отношении домашние животные аналогичны многим категориям вещевого импорта, обнаружение которого далеко не всегда свидетельствует о наличии миграционных потоков и генетических связей популяций человека. В этом отношении показательны результаты недавнего масштабного исследования древних собак, проведенного на геномном уровне [Bergström et al., 2020]. Одним из его результатов оказалось подтверждение того факта, что изменение генетического состава региональных популяций собак далеко не всегда коррелирует с соответствующими миграциями людей, известными по данным археологии (хотя в значительном числе случаев такая корреляция присутствует) [Там же].

Мы намеренно акцентировали внимание на многочисленных потенциальных затруднениях, которые могут возникать при использовании анализа генетического состава домашних животных в качестве маркера миграционной активности людей. Корректная постановка такого типа исследования представляет собой серьезную задачу, которая может быть выполнена лишь коллективом из специалистов различных областей – палеогенетиков, археологов и палеозоологов. Несмотря на многочисленные возможные сложности, рассматриваемый в данной работе подход успешно применяется для реконструкции особенностей миграций человека в различных регионах и в разные хронологические периоды.

Мы уже упоминали информативность данного подхода при исследовании процессов «неоолитической революции» на территории Европы [Bollongino et al., 2006; Scheu et al., 2015]. Интересным примером является серия исследований, по-

священных генетическому составу домашних свиней в континентальной части Юго-Восточной Азии и на островах южной части Тихого океана, на основе которых удалось независимо проверить и существенно дополнить имевшиеся представления о путях миграций человека при расселении в этом регионе [Larson et al., 2010; Piper et al., 2009].

Для лесостепной зоны Западной Сибири (Барабинская лесостепь) авторам данной работы удалось получить результаты, свидетельствующие об изменении структуры генофонда мтДНК овец, коррелирующие как минимум с двумя миграционными волнами людей в данном регионе: миграцией на юг Сибири носителей андроновской (фёдоровской) культуры в первой половине II тысячелетия до н.э. и притоком в лесостепную зону населения из более южных степных районов Евразии в переходный период от эпохи бронзы к раннему железному веку (материалы городища Чича-1) [Пилипенко и др., 2017]. В обоих случаях были показаны синхронные изменения генетического состава популяций людей [Molodin et al., 2012; Молодин и др., 2013; Пилипенко и др., 2009; Журавлев и др., 2017] и овец [Пилипенко и др., 2017].

Таким образом, анализ генетического состава domesticiрованных животных может быть использован в качестве независимого маркера миграций человека. Необходимо учитывать, что данный подход имеет целый ряд ограничений. Планирование исследования такого типа требует корректного учета археологического контекста изучаемых материалов и строгого отношения к критериям формирования выборок палеозоологических образцов для сравнительного анализа. При интерпретации полученных результатов необходимо учитывать отсутствие прямой обязательной связи между изменениями генетического состава домашних животных и миграциями людей. Наиболее корректным представляется использование данного подхода в дополнение к исследованиям генофонда популяций человека, потенциально связанных с анализируемыми миграционными процессами.

Благодарности

Работа выполнена в рамках гранта РФФИ № 19-09-00474 и частично профинансирована из средств государственного задания ИЦиГ СО РАН, проект № 0259-2019-0010-С-01.

Список литературы

Балабанова М.А. К вопросу о преемственности населения сарматского времени восточно-европейских степей // Вестн. Волгогр. гос. ун-та. Сер. 4: История.

Регионоведение. Международные отношения. – 2016. – № 2. – С. 25–39.

Журавлев А.А., Пилипенко А.С., Молодин В.И., Папин Д.В., Поздняков Д.В., Трапезов Р.О. Генофонд мтДНК и Y-хромосомы андроновского (фёдоровского) и постандоновского населения Южной Сибири // Тр. V (XXI) Всерос. археол. съезда в Барнауле – Белокурихе: сб. науч. ст. – Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2017. – Т. III. – С. 37–39.

Молодин В.И., Пилипенко А.С., Чикишева Т.А., Ромащенко А.Г., Журавлев А.А., Поздняков Д.В., Трапезов Р.О. Мультидисциплинарные исследования населения Барабинской лесостепи V–I тыс. до н.э.: археологический, палеогенетический и антропологический аспекты. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. – 220 с.

Пилипенко А.С., Пилипенко И.В., Папин Д.В., Черданцев С.В., Молодин В.И., Трапезов Р.О. Разнообразие митохондриальной ДНК овец из археологических памятников юга Сибири эпохи бронзы – раннего железного века // Тр. V (XXI) Всерос. археол. съезда в Барнауле – Белокурихе: сб. науч. ст. – Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2017. – Т. III. – С. 57–58.

Пилипенко А.С., Ромащенко А.Г., Молодин В.И., Куликов И.В., Кобзев В.Ф., Поздняков Д.В., Новикова О.И. Особенности структуры генофонда митохондриальной ДНК населения городища Чича-1 (IX–VII вв. до н.э.) в Барабинской лесостепи // Чича – городище переходного от бронзы к железу времени в Барабинской лесостепи. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2009. – Т. 3, гл. 7. – С. 108–127.

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

Bergström A., Frantz L., Schmidt R., Ersmark E., Lebrasseur O., Girdland-Flink L., Lin A.T., Storå J., Sjögren K.G., Anthony D., Antipina E., Amiri S., Bar-Oz G., Bazaliiskii V.I., Bulatović J., Brown D., Carmagnini A., Davy T., Fedorov S., Fiore I., Fulton D., Germonpré M., Haile J., Irving-Pease E.K., Jamieson A., Janssens L., Kirillova I., Horwitz L.K., Kuzmanović-Cvetković J., Kuzmin Y., Losey R.J., Dizdar D.L., Mashkour M., Novak M., Onar V., Orton D., Pasarić M., Radivojević M., Rajković D., Roberts B., Ryan H., Sablin M., Shidlovskiy F., Stojanović I., Tagliacozzo A., Trantalidou K., Ullén I., Villaluenga A., Wapnish P., Dobney K., Götherström A., Linderholm A., Dalén L., Pinhasi R., Larson G., Skoglund P. Origins and genetic legacy of prehistoric dogs // Science. – 2020. – Vol. 370. – P. 557–564.

Bollongino R., Edwards C.J., Alt K.W., Burger J., Bradley D.G. Early history of European domestic cattle as revealed by ancient DNA // Biol. Letters. – 2006. – Vol. 22. – P. 155–9.

Brandt G., Haak W., Adler C.J., Roth C., Szecsenyi-Nagy A., Karimnia S., Moller-Rieker S., Meller H.,

Ganslmeier R., Friederich S., Dresely V., Nicklisch N., Pickrell J.K., Sirocko F., Reich D., Cooper A., Alt K.W., Genographic Consortium. Ancient DNA reveals key stages in the formation of Central European mitochondrial genetic diversity // *Science*. – 2013. – Vol. 342. – P. 257–261.

Fages A., Hanghøj K., Khan N., Gaunitz C., Seguin-Orlando A., Leonardi M., McCrory Constantz C., Gamba C., Al-Rasheid K.A.S., Albizuri S., Alfarhan A.H., Allentoft M., Alquraishi S., Anthony D., Baimukhanov N., Barrett J.H., Bayarsaikhan J., Benecke N., Bernáldez-Sánchez E., Berrocal-Rangel L., Biglari F., Boessenkool S., Boldgiv B., Brem G., Brown D., Burger J., Crubézy E., Daugnora L., Davoudi H., de Barros Damgaard P., Los Angeles de Chorro Y., de, Villa-Ceballos M., de, Deschler-Erb S., Detry C., Dill N., do Mar Oom M., Dohr A., Ellingvåg S., Erdenebaatar D., Fathi H., Felkel S., Fernández-Rodríguez C., García-Viñas E., Germonpré M., Granado J.D., Hallsson J.H., Hemmer H., Hofreiter M., Kasparov A., Khasanov M., Khazaeli R., Kosintsev P., Kristiansen K., Kubatbek T., Kuderna L., Kuznetsov P., Laleh H., Leonard J.A., Lhuillier J., Liesau von Lettow-Vorbeck C., Logvin A., Lõugas L., Ludwig A., Luis C., Arruda A.M., Marques-Bonet T., Matoso Silva R., Merz V., Mijiddorj E., Miller B.K., Monchalov O., Mohaseb F.A., Morales A., Nieto-Espinet A., Nistelberger H., Onar V., Pálsdóttir A.H., Pitulko V., Pitskhelauri K., Pruvost M., Rajić-Sikanjić P., Rapan Papeša A., Roslyakova N., Sardari A., Sauer E., Schafberg R., Scheu A., Schibler J., Schlumbaum A., Serrand N., Serres-Armero A., Shapiro B., Sheikhi Seno S., Shevnina I., Shidrang S., Southon J., Star B., Sykes N., Taheri K., Taylor W., Teegen W.R., Trbojević-Vukičević T., Trixl S., Tumen D., Undrakhbold S., Usmanova E., Vahdati A., Valenzuela-Lamas S., Viegas C., Wallner B., Weinstock J., Zaibert V., Clavel B., Lepetz S., Mashkour M., Helgason A., Stefánsson K., Barrey E., Willerslev E., Outram A.K., Librado P., Orlando L. Tracking Five Millennia of Horse Management with Extensive Ancient Genome Time Series // *Cell*. – 2019. – Vol. 177. – P. 1419–1435.e31.

Frantz L.A.F., Bradley D.G., Larson G., Orlando L. Animal domestication in the era of ancient genomics // *Nature Rev. Genetics*. – 2020. – Vol. 21. – P. 449–460.

Haak W., Balanovsky O., Sanchez J.J., Koshel S., Zaporozhchenko V., Adler C.J., Der Sarkissian C.S., Brandt G., Schwarz C., Nicklisch N., Dresely V., Fritsch B., Balanovska E., Villems R., Meller H., Alt K.W., Cooper A. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities // *PLoS Biol*. – 2010. – Vol. 8:e1000536.

Hofmanova Z., Kreutzer S., Hellenthal G., Sell C., Diekmann Y., Díez-Del-Molino D., van Dorp L., López S., Kousathanas A., Link V., Kirsanow K., Cassidy L.M., Martiniano R., Strobel M., Scheu A., Kotsakis K., Halstead P., Triantaphyllou S., Kyriarissi-

Apostolika N., Urem-Kotsou D., Ziota C., Adaktylou F., Gopalan S., Bobo D.M., Winkelbach L., Blöcher J., Unterländer M., Leuenberger C., Çilingiroğlu Ç., Horejs B., Gerritsen F., Shennan S.J., Bradley D.G., Currat M., Veeramah K.R., Wegmann D., Thomas M.G., Papageorgopoulou C., Burger J. Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans // *Proc. of the Nat. Acad. of Sci. of the United States of America*. – 2016. – Vol. 113 (25). – P. 6886–6891.

Larson G., Liu R., Zhao X., Yuan J., Fuller D., Barton L., Dobney K., Fan Q., Gu Z., Liu X.H., Luo Y., Lv P., Andersson L., Li N. Patterns of East Asian Pig Domestication, Migration, and Turnover Revealed by Modern and Ancient DNA // *Proc. of the Nat. Acad. of Sci. of the United States of America*. – 2010. – Vol. 107. – P. 7686–7691.

Molodin V.I., Pilipenko A.S., Romaschenko A.G., Zhuravlev A.A., Trapezov R.O., Chikisheva T.A., Pozdnyakov D.V. Human migrations in the southern region of the West Siberian Plain during the Bronze Age: Archaeological, palaeogenetic and anthropological data // *Population Dynamics in Pre- and Early History: New Approaches Using Stable Isotopes and Genetics*. – Berlin, Boston: De Gruyter, 2012. – P. 95–113.

Piper P.J., Hung H., Campos F.Z., Bellwood P., Santiago R. A 4000 year-old introduction of domestic pigs into the Philippine Archipelago: implications for understanding routes of human migration through Island Southeast Asia // *Antiquity*. – 2009. – Vol. 83. – P. 686–695.

Scheu A., Powell A., Bollongino R., Vigne J.D., Tresset A., Cakirlar C., Benecke N., Burger J. The genetic prehistory of domesticated cattle from their origin to the spread across Europe // *BMC Genetics*. – 2015. – Vol. 28, N 54.

Skourtanioti E., Erdal Y.S., Frangipane M., Balossi Restelli F., Yener K.A., Pinnock F., Matthiae P., Ozbal R., Schoop U.D., Guliyev F., Akhundov T., Lyonnet B., Hammer E.L., Nugent S.E., Burri M., Neumann G.U., Penske S., Ingman T., Akar M., Shafiq R., Palumbi G., Eisenmann S., D'Andrea M., Rohrlach A.B., Warinner C., Jeong C., Stockhammer P.W., Haak W., Krause J. Genomic History of Neolithic to Bronze Age Anatolia, Northern Levant, and Southern Caucasus // *Cell*. – 2020. – Vol. 181. – P. 1158–1175.e28.

Wang C.C., Reinhold S., Kalmykov A., Wissgott A., Brandt G., Jeong C., Cheronet O., Ferry M., Harney E., Keating D., Mallick S., Rohland N., Stewardson K., Kantorovich A.R., Maslov V.E., Petrenko V.G., Erlikh V.R., Atabiev B.C., Magomedov R.G., Kohl P.L., Alt K.W., Pichler S.L., Gerling C., Meller H., Vardanyan B., Yeganyan L., Rezepkin A.D., Mariaschk D., Berezina N., Gresky J., Fuchs K., Knipper C., Schiffels S., Balanovska E., Balanovsky O., Mathieson I., Higham T., Berezina Y.B., Buzhilova A., Trifonov V., Pinhasi R., Belinskij A.B., Reich D., Hansen S., Krause J., Haak W.

Ancient human genome-wide data from a 3000-year interval in the Caucasus corresponds with eco-geographic regions // Nature Communications. – 2019. – Vol. 10 (1), N 590.

References

Balabanova M.A. On the Succession of Sarmatian Population in the Easteuropean Steppes. *Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 4. Istorija. Regionovedenie. Mezhdunarodnye otnosheniya*, 2016, No. 2, pp. 25–39. doi:10.15688/jvolsu4.2016.2.2. (In Russ.).

Bergström A., Frantz L., Schmidt R., Ersmark E., Lebrasseur O., Girdland-Flink L., Lin A.T., Storå J., Sjögren K.G., Anthony D., Antipina E., Amiri S., Bar-Oz G., Bazaliiskii V.I., Bulatović J., Brown D., Carmagnini A., Davy T., Fedorov S., Fiore I., Fulton D., Germonpré M., Haile J., Irving-Pease E.K., Jamieson A., Janssens L., Kirillova I., Horwitz L.K., Kuzmanović-Cvetković J., Kuzmin Y., Losey R.J., Dizdar D.L., Mashkour M., Novak M., Onar V., Orton D., Pasarić M., Radivojević M., Rajković D., Roberts B., Ryan H., Sablin M., Shidlovskiy F., Stojanović I., Tagliacozzo A., Trantalidou K., Ullén I., Villaluenga A., Wapnish P., Dobney K., Götherström A., Linderholm A., Dalén L., Pinhasi R., Larson G., Skoglund P. Origins and genetic legacy of prehistoric dogs. *Science*, 2020, vol. 370, pp. 557–564. doi:10.1126/science.aba9572.

Bollongino R., Edwards C.J., Alt K.W., Burger J., Bradley D.G. Early history of European domestic cattle as revealed by ancient DNA. *Biology Letters*, 2006, vol. 22, pp. 155–159. doi:10.1098/rsbl.2005.0404.

Brandt G., Haak W., Adler C.J., Roth C., Szecsenyi-Nagy A., Karimnia S., Moller-Rieker S., Meller H., Ganslmeier R., Friederich S., Dresely V., Nicklisch N., Pickrell J.K., Sirocko F., Reich D., Cooper A., Alt K.W., Genographic Consortium. Ancient DNA reveals key stages in the formation of Central European mitochondrial genetic diversity. *Science*, 2013, vol. 342, pp. 257–261. doi:10.1126/science.1241844.

Chikisheva T.A. Dinamika antropologicheskoi differentsiatsii naseleniya yuga Zapadnoi Sibiri v epokhi neolita – rannego zheleza. Novosibirsk: IAET SB RAS Publ., 2012, 468 p. (In Russ.).

Fages A., Hanghøj K., Khan N., Gaunitz C., Seguin-Orlando A., Leonardi M., McCrory Constantz C., Gamba C., Al-Rasheid K.A.S., Albizuri S., Alfarhan A.H., Allentoft M., Alquraishi S., Anthony D., Baimukhanov N., Barrett J.H., Bayarsaikhan J., Benecke N., Bernáldez-Sánchez E., Berrocal-Rangel L., Biglari F., Boessenkool S., Boldgiv B., Brem G., Brown D., Burger J., Crubézy E., Daugnora L., Davoudi H., de Barros Damgaard P., Los Angeles de Chorro Y., de, Villa-Ceballos M., de, Deschler-Erb S., Detry C., Dill N., do Mar Oom M., Dohr A., Ellingvåg S., Erdenebaatar D., Fathi H.,

Felkel S., Fernández-Rodríguez C., García-Viñas E., Germonpré M., Granado J.D., Hallsson J.H., Hemmer H., Hofreiter M., Kasparov A., Khasanov M., Khazaeli R., Kosintsev P., Kristiansen K., Kubatbek T., Kuderna L., Kuznetsov P., Laleh H., Leonard J.A., Lhuillier J., Liesau von Lettow-Vorbeck C., Logvin A., Lóugas L., Ludwig A., Luis C., Arruda A.M., Marques-Bonet T., Matoso Silva R., Merz V., Mijiddorj E., Miller B.K., Monchalov O., Mohaseb F.A., Morales A., Nieto-Espinet A., Nistelberger H., Onar V., Pálsdóttir A.H., Pitulko V., Pitskhelauri K., Pruvost M., Rajić-Sikanjić P., Rapan Papeša A., Roslyakova N., Sardari A., Sauer E., Schafberg R., Scheu A., Schibler J., Schlumbaum A., Serrand N., Serres-Armero A., Shapiro B., Sheikhi Seno S., Shevnina I., Shidrang S., Southon J., Star B., Sykes N., Taheri K., Taylor W., Teegen W.R., Trbojević-Vukičević T., Trixl S., Tumen D., Undrakhbold S., Usmanova E., Vahdati A., Valenzuela-Lamas S., Viegas C., Wallner B., Weinstock J., Zaibert V., Clavel B., Lepetz S., Mashkour M., Helgason A., Stefánsson K., Barrey E., Willerslev E., Outram A.K., Librado P., Orlando L. Tracking Five Millennia of Horse Management with Extensive Ancient Genome Time Series. *Cell*, 2019, vol. 177, pp. 1419–1435.e31. doi:10.1016/j.cell.2019.03.049.

Frantz L.A.F., Bradley D.G., Larson G., Orlando L. Animal domestication in the era of ancient genomics. *Nature Review Genetics*, 2020, vol. 21, pp. 449–460. doi:10.1038/s41576-020-0225-0.

Haak W., Balanovsky O., Sanchez J.J., Koshel S., Zaporozhchenko V., Adler C.J., Der Sarkissian C.S., Brandt G., Schwarz C., Nicklisch N., Dresely V., Fritsch B., Balanovska E., Villems R., Meller H., Alt K.W., Cooper A. Ancient DNA from European early neolithic farmers reveals their near eastern affinities. *PLoS Biology*, 2010, vol. 8:e1000536. doi:10.1371/journal.pbio.1000536.

Hofmanova Z., Kreutzer S., Hellenthal G., Sell C., Diekmann Y., Díez-Del-Molino D., van Dorp L., López S., Kousathanas A., Link V., Kirsanow K., Cassidy L.M., Martiniano R., Strobel M., Scheu A., Kotsakis K., Halstead P., Triantaphyllou S., Kyparissi-Apostolika N., Urem-Kotsou D., Ziota C., Adaktylou F., Gopalan S., Bobo D.M., Winkelbach L., Blöcher J., Unterländer M., Leuenberger C., Çilingiroğlu Ç., Horejs B., Gerritsen F., Shennan S.J., Bradley D.G., Currat M., Veeramah K.R., Wegmann D., Thomas M.G., Papageorgopoulou C., Burger J. Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans. In *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, vol. 113 (25), pp. 6886–6891. doi:10.1073/pnas.1523951113.

Larson G., Liu R., Zhao X., Yuan J., Fuller D., Barton L., Dobney K., Fan Q., Gu Z., Liu X.H., Luo Y., Lv P., Andersson L., Li N. Patterns of East Asian Pig Domestication, Migration, and Turnover Revealed by

Modern and Ancient DNA. In *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, vol. 107, pp. 7686–7691. doi:10.1073/pnas.0912264107.

Molodin V.I., Pilipenko A.S., Chikisheva T.A., Romashchenko A.G., Zhuravlev A.A., Pozdnyakov D.V., Trapezov R.O. The Interdisciplinary Research of Baraba Forest-Steppe Populations (IV–I millennium BC): Archaeological, Paleogenetic and Anthropological Perspectives. Novosibirsk: SB RAS Publ., 2013, 220 p. (In Russ.).

Molodin V.I., Pilipenko A.S., Romashchenko A.G., Zhuravlev A.A., Trapezov R.O., Chikisheva T.A., Pozdnyakov D.V. Human migrations in the southern region of the West Siberian Plain during the Bronze Age: Archaeological, palaeogenetic and anthropological data. In *Population Dynamics in Pre- and Early History: New Approaches Using Stable Isotopes and Genetics*. Berlin, Boston: De Gruyter, 2012, pp. 95–113.

Pilipenko A.S., Pilipenko I.V., Papin D.V., Cherdantsev S.V., Molodin V.I., Trapezov R.O. Raznoobrazie mitokhondrial'noi DNK ovets iz arkeologicheskikh pamyatnikov yuga Sibiri epokhi bronzy – rannego zheleznoogo veka. In *Trudy V (XXI) Vserossiiskogo arkeologicheskogo s"ezda v Barnaule – Belokurikhe: sbornik nauchnykh statei*. Barnaul: Altai State Univ. Press, 2017, vol. III, pp. 57–58. (In Russ.).

Pilipenko A.S., Romashchenko A.G., Molodin V.I., Kulikov I.V., Kobzev V.F., Pozdnyakov D.V., Novikova O.I. Osobennosti struktury genofonda mitokhondrial'noi DNK naseleniya gorodishcha Chicha-1 (IX–VII vv. do n.e.) v Barabinskoi lesostepi. In *Chicha – gorodishche perekhodnogo ot bronzy k zhelezu vremeni v Barabinskoi lesostepi*. Novosibirsk: IAET SB RAS Publ., 2009, vol. 3, chap. 7, pp. 108–127. (In Russ.).

Piper P.J., Hung H., Campos F.Z., Bellwood P., Santiago R. A 4000 year-old introduction of domestic pigs into the Philippine Archipelago: implications for understanding routes of human migration through Island Southeast Asia. *Antiquity*, 2009, vol. 83, pp. 686–695. doi:10.1017/S0003598X00098914.

Scheu A., Powell A., Bollongino R., Vigne J.D., Tresset A., Cakirlar C., Benecke N., Burger J. The genetic

prehistory of domesticated cattle from their origin to the spread across Europe. *BMC Genetics*, 2015, vol. 28, No. 54. doi:10.1186/s12863-015-0203-2.

Skourtanioti E., Erdal Y.S., Frangipane M., Balossi Restelli F., Yener K.A., Pinnock F., Matthiae P., Ozbal R., Schoop U.D., Guliyev F., Akhundov T., Lyonnet B., Hammer E.L., Nugent S.E., Burri M., Neumann G.U., Penske S., Ingman T., Akar M., Shafiq R., Palumbi G., Eisenmann S., D'Andrea M., Rohrlach A.B., Warinner C., Jeong C., Stockhammer P.W., Haak W., Krause J. Genomic History of Neolithic to Bronze Age Anatolia, Northern Levant, and Southern Caucasus. *Cell*, 2020, vol. 181, pp. 1158–1175.e28. doi:10.1016/j.cell.2020.04.044.

Wang C.C., Reinhold S., Kalmykov A., Wissgott A., Brandt G., Jeong C., Cheronet O., Ferry M., Harney E., Keating D., Mallick S., Rohland N., Stewardson K., Kantorovich A.R., Maslov V.E., Petrenko V.G., Erlikh V.R., Atabiev B.C., Magomedov R.G., Kohl P.L., Alt K.W., Pichler S.L., Gerling C., Meller H., Vardanyan B., Yeganyan L., Rezepkin A.D., Mariaschk D., Berezina N., Gresky J., Fuchs K., Knipper C., Schifels S., Balanovska E., Balanovsky O., Mathieson I., Higham T., Berezin Y.B., Buzhilova A., Trifonov V., Pinhasi R., Belinskij A.B., Reich D., Hansen S., Krause J., Haak W. Ancient human genome-wide data from a 3000-year interval in the Caucasus corresponds with eco-geographic regions. *Nature Communications*, 2019, vol. 10 (1), No. 590. doi:10.1038/s41467-018-08220-8.

Zhuravlev A.A., Pilipenko A.S., Molodin V.I., Papin D.V., Pozdnyakov D.V., Trapezov R.O. Genofond mtDNK i Y-khromosomy andronovskogo (fedorovskogo) i postandronovskogo naseleniya Yuzhnoi Sibiri. In *Trudy V (XXI) Vserossiiskogo arkeologicheskogo s"ezda v Barnaule – Belokurikhe: sbornik nauchnykh statei*. Barnaul: Altai State Univ. Press, 2017, vol. III, pp. 37–39. (In Russ.).

Пилипенко А.С. <https://orcid.org/0000-0003-1009-2554>

Пилипенко И.В. <https://orcid.org/0000-0002-8325-6719>

Черданцев С.В. <https://orcid.org/0000-0002-4384-3468>

Трапезов Р.О. <https://orcid.org/0000-0002-0483-530X>