

Р. О. Трапезов¹, С. В. Черданцев¹, А. А. Журавлев¹,
И. В. Пилипенко¹, М. А. Томилин¹, А. С. Федорук²,
Я. В. Фролов², Д. В. Папин^{2,3}, А. С. Пилипенко¹✉

¹ Институт цитологии и генетики СО РАН
Новосибирск, Россия

² Алтайский государственный университет
Барнаул, Россия

³ Институт археологии и этнографии СО РАН
Новосибирск, Россия

E-mail: alexpil@bionet.nsc.ru

Разнообразие митохондриальной ДНК у носителей староалейской культуры из могильников Обские плёсы-2 и Староалейка-2

Работа продолжает цикл статей, посвященных результатам палеогенетического исследования носителей староалейской культуры скифского времени лесостепного Алтая. Полученные ранее данные по генетическому разнообразию носителей староалейской популяции из могильника Фирсово XIV дополнены результатами анализа структуры линий митохондриальной ДНК серий индивидов из памятников Обские плёсы II (средний этап староалейской культуры, синхронен Фирсово XIV, N = 10) и Староалейка II (поздний этап староалейской культуры, N = 5). В результате общая численность староалейской выборки мтДНК выросла более чем вдвое и достигла 28 образцов. Полученные нами данные по могильнику Обские плёсы II позволили рассмотреть структуру генофонда мтДНК староалейского населения на развитом этапе культуры на более репрезентативной выборке, выходящей за пределы одного могильника. При сравнительном анализе с Фирсово XIV были выявлены как схожие черты серий, так и их отличия, что позволяет судить об общепопуляционных признаках генофонда мтДНК и их вариабельности на уровне отдельных могильников соответственно. Новые данные согласуются с нашими прежними предположениями о формировании генофонда мтДНК из двух основных источников – автохтонного для лесостепной зоны Западной Сибири и пришлого, связанного с раннекочевыми популяциями Южной Сибири. Первые данные о вариабельности мтДНК в генофонде носителей позднего этапа староалейской культуры (Староалейка II) выявили сходство состава как минимум части основных компонентов генофонда с населением среднего этапа. Можно предполагать, что резкой смены состава населения (по материнской линии) не происходило, хотя отдельные новые компоненты могли проникать в генофонд мтДНК.

Ключевые слова: староалейская культура, могильники Обские плёсы II и Староалейка II, лесостепной Алтай, палеогенетика, митохондриальная ДНК, скифо-сибирские популяции, междисциплинарные исследования.

R. O. Trapezov¹, S. V. Cherdantsev¹, A. A. Zhuravlev¹,
I. V. Pilipenko¹, M. A. Tomilin¹, A. S. Fedoruk²,
Y. V. Frolov², D. V. Papin^{2,3}, A. S. Pilipenko¹✉

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS
Novosibirsk, Russia

² Altai State University
Barnaul, Russia

³ Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS
Novosibirsk, Russia

E-mail: alexpil@bionet.nsc.ru

Mitochondrial DNA Diversity Among Staroaleisk Culture Individuals from the Obskiye Plyosy-2 and Staroaleika-2 Burial Grounds

This article is a follow-up of a series that discusses the results of a paleogenetic study of the Staroaleisk culture (the Scythian period, forest-steppe Altai). Previous genetic diversity data for the Staroaleisk population from the Firsovo XIV burial ground are

supplemented by the results of mitochondrial DNA lineage analysis from a series of individuals from the Obskiye Plyosy II (middle stage of the Staroaleisk culture, synchronous with Firsovo XIV, N = 10) and Staroaleika II (late stage of the Staroaleisk culture, N = 5) sites. As a result, the total size of the Staroaleisk mtDNA sample increased by more than twice, thus reaching 28 samples. Our data from the Obskiye Plyosy II burial ground allowed us to examine the structure of the population mtDNA gene pool at the middle stage of the Staroaleisk culture using a more representative sample, extending beyond a single ground. A comparative analysis with Firsovo XIV revealed both similarities and differences between the series, allowing assessment of the general population characteristics of the mtDNA gene pool and their variability at the level of individual burial grounds, respectively. These new data are consistent with our previous hypotheses regarding the formation of the mtDNA gene pool from two main sources: one indigenous to the forest-steppe zone of Western Siberia and another derived from early nomadic populations of Southern Siberia. The first data on mtDNA variability in the gene pool of bearers of the late stage of the Staroaleisk culture (Staroaleika II) revealed similarities in the composition of at least some of main components of the gene pool with the population of the middle stage. We can assume that there was no abrupt change in the population composition (maternally), although new individual components may have penetrated the mtDNA gene pool.

Keywords: Staroaleisk culture, Obskiye Plesy II and Staroaleika II burial grounds, forest-steppe Altai, paleogenetics, mitochondrial DNA, Scythian-Siberian populations, interdisciplinary research.

Согласно археологическим данным, в VII–VI вв. до н.э. в лесостепном Приобье происходит трансформация этнокультурных образований: на месте групп, имеющих преимущественно автохтонное происхождение, связанное с популяциями поздней бронзы и переходного периода от бронзы к железу, под влиянием ранних кочевников, проникавших из сопредельных районов степного пояса, формируется ряд культур скифо-сибирского круга, включая староалейскую культуру в Барнаульском Приобье [Фролов, 2007, 2019]. Общие хронологические рамки существования староалейской культуры охватывают VII–IV вв. до н.э. и подразделяются на три этапа: ранний (становление культуры, конец VII – VI в. до н.э.), средний (стабилизация культуры, конец VI – V в. до н.э.) и поздний (трансформация культуры, конец V – IV в. до н.э.). Анализ особенностей материальной культуры староалейского населения позволяет предполагать участие в ее сложении как автохтонных, связанных с населением эпохи поздней бронзы и переходного времени лесостепного Алтая, так и пришлых раннекочевых групп. Связи с ранними кочевниками могли иметь два вектора – западный (современная территория Казахстана через Кулундинскую степь) и восточный – районы Южной Сибири, включая Алтае-Саянскую горную систему и прилегающие территории [Фролов, 2019]. Исследование популяционно-биологических характеристик носителей староалейской культуры в последние годы осуществляется в рамках двух направлений – методами палеоантропологии и палеогенетики. Ранее авторы данной работы выполнили первые исследования генофонда мтДНК староалейского населения из могильника Фирсово XIV, относящегося к среднему этапу существования культуры [Пилипенко и др., 2020; Черданцев и др., 2022], а также получили первые данные о вариантах Y-хромосомы индивидов из этого памятника [Черданцев и др., 2022]. Эти результаты позволили в первом приближении охарактеризовать генетический состав населения и предположить участие компонентов автохтонного (из лесостепной зоны) и пришлого кочевого (южносибирского) про-

исхождения в формировании популяции (по материнской линии). Первый этап палеогенетического исследования показал высокую информативность палеогенетического подхода с использованием маркеров с одnorodительским типом наследования для реконструкции генетической истории староалейского населения. Полученные ранее результаты характеризовались рядом особенностей, которые обусловили необходимость продолжения работ: все результаты были получены лишь для одного могильника (Фирсово XIV), что могло снижать объективность выводов при их интерполяции на всю староалейскую популяцию. При этом все староалейские материалы могильника Фирсово XIV относятся к среднему этапу культуры. Мы целенаправленно выбрали материалы среднего этапа для начальной стадии исследования, чтобы иметь возможность анализировать сначала генофонд популяции в сложившемся виде. Полноценная реконструкция генетической истории носителей культуры подразумевает также анализ материалов, относящихся к периодам ее становления и трансформации (или распада), для чего необходимо расширение хронологических рамок исследуемой выборки. В связи с этим мы приступили к палеогенетическому анализу материалов из нескольких могильников староалейской культуры, которые позволяют увеличить численную и хронологическую репрезентативность полученных результатов.

В статье представлены результаты анализа серий образцов мтДНК из могильников Обские плёсы II и Староалейка II. Памятник Обские плёсы II синхронен могильнику Фирсово XIV, относится к среднему этапу развития культуры. Его исследование потенциально позволяет получить более достоверную картину структуры генофонда староалейской популяции в целом на этапе стабилизации культуры, избегая влияния возможной специфики населения, сформировавшего один могильник, а также за счет увеличения численной репрезентативности выборки для среднего этапа. Первые данные, полученные для могильника Староалейка II, относящегося к заключительному этапу развития староалейской культуры, позволяют

приступить к диахронному анализу генетического состава, т.е. анализу хронологической динамики состава популяции, в частности, при переходе от среднего этапа развития культуры к позднему.

Материалы и методы

Исследованная серия образцов была отобрана из палеоантропологической коллекции Алтайского государственного университета (Барнаул, Россия). Отбор образцов осуществляли совместно палеогенетики (А. С. Пилипенко, Р. О. Трапезов) и археологи (Д. В. Папин, Я. В. Фролов) при участии специалиста антрополога – С. С. Тур. В качестве образцов использовали зубы хорошей степени макроскопической сохранности.

Процедуры деконтаминации материала, получения костного порошка и образцов суммарной ДНК, оценки их качества, анализа структуры образцов мтДНК и Y-хромосомы подробно описаны в наших предшествующих работах [Pilipenko et al., 2018; Пилипенко и др., 2020; Черданцев и др., 2022]. Структуру мтДНК оценивали по последовательности ГВС1 мтДНК. Филогенетический анализ проводили с учетом современной классификации разнообразия мтДНК [van Oven, Kayser, 2009].

Экспериментальные работы выполнены на базе специализированной инфраструктуры межинститутской лаборатории молекулярной палеогенетики и палеогеномики ИЦиГ СО РАН, которая отвеча-

ет всем современным требованиям, предъявляемым к палеогенетическим лабораториям. Меры против контаминации и процедуры верификации результатов описаны в наших предшествующих статьях (см., напр.: [Pilipenko et al., 2018]). Условия проведения исследования, используемые протоколы работы и особенности полученных результатов однозначно свидетельствуют об их высокой достоверности.

Результаты

Были получены данные по последовательности ГВС1 мтДНК для 15 новых образцов мтДНК от носителей староалейской культуры: 10 образцов – из могильника Обские плёсы II и 5 образцов из могильника Староалейка II (табл. 1, 2). Для всех образцов удалось определить филогенетическое положение исследованных вариантов мтДНК. Общая численность староалейской серии мтДНК увеличилась более чем вдвое и достигла 28 образцов.

Так как новые исследованные могильники относятся к разным этапам развития староалейской культуры, целесообразно рассмотреть их последовательно.

Серия мтДНК (N = 10) из могильника Обские плёсы II существенно дополняет выборку из другого памятника развитого этапа культуры – Фирсово XIV (N = 13), опубликованную нами ранее [Пилипенко и др., 2020; Черданцев и др., 2022]. Суммарная серия из 23 образцов мтДНК от носителей развитого этапа

Таблица 1. Результаты анализа структуры исследованных образцов мтДНК носителей староалейской культуры из могильника Обские плёсы II

Код образца/ индивида	Описание образца	Гаплотип ГВС1 мтДНК	Гаплогруппа мтДНК
SA24	Погребение 13	16223T-16242T-16278T-16290T-16319A	A8
SA30	Погребение 15	16223T-16242T-16278T-16290T-16319A	A8
SA73	Погребение 14	16223T-16242T-16278T-16290T-16319A	A8
SA68	Погребение 25	16129C-16223T-16298C-16327T	C
SA71	Погребение 36	16126C-16294T	T
SA75	Погребение 4	16126C-16294T	T
SA26	Погребение 21	16192T-16256T-16270T	U5a
SA29	Погребение 30	16192T-16256T-16270T	U5a
SA69	Погребение 12	16192T-16256T-16270T	U5a
SA71	Погребение 36	16185T-16189C-16223T-16260T-16298C-16300G	Z

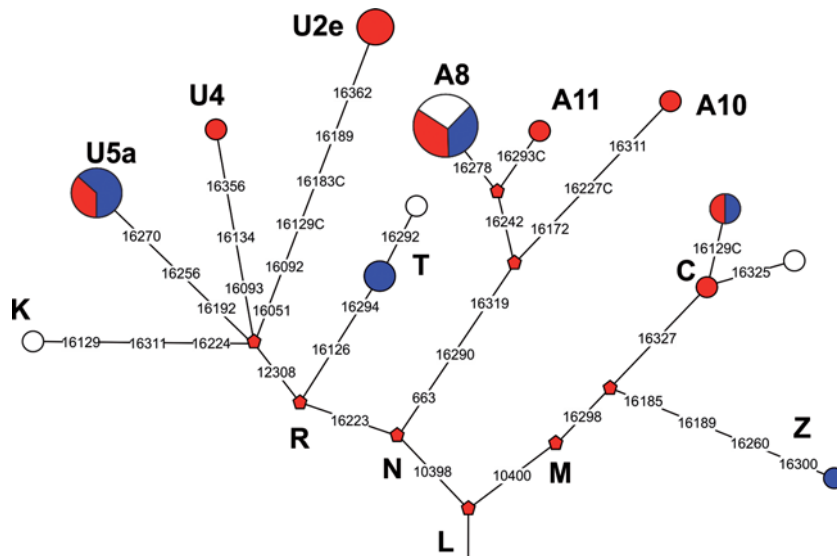
Таблица 2. Результаты анализа структуры исследованных образцов мтДНК носителей староалейской культуры из могильника Староалейка II

Код образца/ индивида	Описание образца	Гаплотип ГВС1 мтДНК	Гаплогруппа мтДНК
SA54	Погребение 45	16223T-16242T-16278T-16290T-16319A	A8
SA64	Погребение 52	16223T-16242T-16278T-16290T-16319A	A8
SA58	Погребение 59	16223T-16298C-16325C-16327T	C
SA65	Погребение 44	16129A-16224C-16311C	K
SA67	Погребение 57	16126C-16292T-16294T	T

староалейской культуры позволяет нам более уверенно судить об основных компонентах генофонда этой популяции. Среди 10 исследованных образцов из памятника Обские плёсы II выявлено пять структурных вариантов, относящихся к западноевразийским (U5a, T) и восточноевразийским (A8, C, Z) гаплогруппам мтДНК. Ранее мы предполагали, что из-за эффекта малой выборки могли выявить на выборке из Фирсово XIV не все компоненты генофонда староалейской популяции. Новые результаты подтвердили это предположение. Некоторые из гаплогрупп новой серии полностью отсутствовали в выборке из Фирсово XIV. Это касается гаплогруппы T западноевразийского кластера и Z – восточноевразийского. В то же

время гаплогруппы U5a, A8, C, присутствующие в Обский плёсах II, уже были выявлены в выборке из Фирсово XIV, что подтверждает их важную роль в генофонде староалейской популяции развитого этапа культуры в целом. Важно отметить, что ряд гаплогрупп, присутствовавших в серии из Фирсово XIV, отсутствует в выборке из Обских плёсов II, в частности западноевразийские гаплогруппы U2e, U4 и восточноевразийские A10, A11. Это может свидетельствовать об их меньшей роли в общепопуляционном генофонде, но необходимо принимать во внимание эффект малой выборки (т.е. случайное искажение состава и соотношения компонентов ввиду низкой численности исследуемых серий образцов). Это заставляет нас опираться, в первую очередь, на установленный факт присутствия компонентов в выборке, а не на их отсутствие или численное соотношение. По нашему опыту, достоверно устанавливать состав и соотношение компонентов в генофонде мтДНК древней популяции позволяют выборки численностью от 50 и выше образцов/индивидов. Достижение такой репрезентативности для староалейской серии является одной из наших ближайших задач.

Важно, что наблюдения, описанные выше на уровне филогенетических кластеров мтДНК (гаплогрупп), подтверждаются и на уровне структурных вариантов (гаплотипов). Так, три из пяти вариантов, выявленных в серии из Обских плёсов II, уже были выявлены в Фирсово XIV – это варианты гаплогрупп A8, U5a и C. Таким образом, для гаплогрупп, уже присутствовавших в серии из Фирсово XIV, разнообразие гаплотипов не изменилось. Наличие идентичных структурных вариантов ряда гаплогрупп еще раз подчеркивает роль соответствующих кластеров мтДНК в качестве важного компонента генофонда популяции в целом.



Филогенетическое дерево вариантов мтДНК, выявленных в суммарной выборке носителей староалейской культуры (N = 28) из могильников Фирсово XIV (красный цвет), Обские плёсы II (синий цвет), Староалейка II (белый цвет).

Суммарно эти варианты составляют семь из 10 образцов новой серии, а в суммарной выборке среднего этапа культуры (N = 23) варианты, общие для двух могильников, составляют почти половину всех образцов (11). В то же время остальные чуть более 50 % серии пока являются специфичными для одного из двух исследованных могильников. Наиболее наглядно разнообразие и филогенетические отношения между выявленными в исследованных к настоящему моменту сериях мтДНК от носителей староалейской культуры можно представить на филогенетическом дереве (см. рисунок).

Таким образом, расширение серии образцов мтДНК от носителей среднего этапа староалейской культуры позволило нам существенно дополнить имевшиеся представления о разнообразии мтДНК в генофонде данной группы населения и предварительно выявить общие и специфичные для каждого из памятников компоненты. Эти наблюдения предстоит проверить путем дальнейшего расширения серии как за счет анализа дополнительных образцов из Фирсово XIV и Обских плёсов II, так и за счет исследования серий из других могильников, относящихся к среднему этапу развития культуры.

Что касается наших предварительных выводов о наличии двух основных источников формирования состава генофонда мтДНК староалейской популяции – автохтонного, происхождение которого связано с популяциями лесостепной зоны Западной Сибири (включая и лесостепное Приобье) эпохи бронзы, и пришлого, связанного с ранними кочевниками Южной Сибири (Алтае-Саянская горная система и прилегающие регионы) [Пилипенко и др., 2020; Черданцев и др., 2022], – то они полностью подтверждаются на расширенной выборке мтДНК. Так, выявленные

на новом могильнике варианты C, U5a и Z гаплогрупп с большой вероятностью можно связывать с группами предшествующего населения Сибири. Про вариант гаплогруппы C с трансверсией G16126C, а также корневой гаплотип кластера U5a мы подробно писали в предыдущих работах [Пилипенко и др., 2020]. Гаплогруппа Z также является важным компонентом генофонда мтДНК населения лесостепной зоны Западной Сибири на протяжении эпохи бронзы: она выявлена в генофонде многих популяций эпохи бронзы в Барабинской лесостепи [Мультидисциплинарные исследования..., 2013], а непосредственно на территории Верхнего Приобья фиксируется уже в составе генофонда елунинского населения (неопубликованные данные авторов). Это типичный компонент генофонда предшествующих групп населения лесостепной зоны. При этом следует отметить, что выявленный нами в образце из Обских плёсов II конкретный структурный вариант гаплогруппы Z, по-видимому, является редким: мы не смогли выявить его в составе имеющихся в нашем распоряжении сравнительных данных по древним и современным популяциям южных районов Сибири и сопредельных территорий Евразии.

Второе направление генетических связей населения староалейской культуры – с ранними кочевниками Алтае-Саянской горной системы и прилегающих территорий – также подтверждается новыми данными: в исследованной серии из Обских плёсов II выявлено три носителя варианта гаплогруппы A8 с дополнительной заменой в позиции 16278 (см. табл. 1), что подтверждает высокую значимость данного компонента в генофонде староалейской популяции в целом. Ранее при исследовании скифо-сибирских популяций Алтае-Саянской горной системы мы отмечали, что данный компонент является одним из наиболее значимых маркеров генетического влияния скифо-сибирских популяций Алтае-Саянского региона на другие группы раннекочевых населения Евразии. Примечательно, что варианты с заменой в позиции 16278 маркируют именно скифо-сибирские популяции и отличают их от популяций других районов степного пояса Евразии, например с территории современного Казахстана [Pilipenko et al., 2018].

Еще один новый компонент, впервые выявленный в серии из памятника Обские плёсы II, – гаплогруппа T – представлен корневым гаплотипом, который к началу раннего железного века был широко распространен в Евразии, включая Западную и Южную Сибирь, и поэтому является филогеографически малоинформативным в рассматриваемом нами контексте.

Таким образом, расширенная серия мтДНК подтвердила основные выводы, полученные на материалах одного могильника, относительно двух векторов генетических связей. При этом третий вектор – с ранними кочевниками более южных степных регионов (современный Казахстан), который явно реконструируется по археологическим данным, так и не находит

пока свидетельств на уровне генофонда мтДНК. Последнему факту можно найти альтернативные объяснения: 1) влияние с данного направления осуществлялось на уровне культурных связей без существенных популяционно-генетических контактов с носителями староалейской культуры; 2) влияние было в большей степени связано с притоком в регион мужского населения, что влияло, главным образом, на генофонд Y-хромосомы. В этом случае пришлые с юго-запада варианты мтДНК могли играть роль минорных в генофонде староалейцев и пока не были зафиксированы в нашей выборке. Решение данного вопроса с помощью анализа репрезентативной серии Y-хромосомы носителей староалейской культуры с одновременным дальнейшим расширением выборки мтДНК является одной из актуальных задач нашего исследования.

Вторая группа новых образцов мтДНК (N = 5, табл. 2), исследованных нами, происходит из могильника Староалейка II (поздний этап существования староалейской культуры) [Фролов, 2019]. Палеогенетическое исследование материалов могильника еще продолжается в направлении увеличения численности образцов мтДНК и анализа вариантов Y-хромосомы. Полученные первые результаты позволяют сделать ряд предварительных выводов.

Как и выборки для среднего этапа, исследованная серия позднего этапа культуры имеет смешанную структуру и состоит из западноевразийских (K, T) и восточноевразийских (A8, C) гаплогрупп мтДНК.

По-видимому, сохраняется высокая роль в генофонде компонентов автохтонного и пришлого происхождения, которые составляли основу исследованной серии мтДНК для предшествующего среднего этапа развития староалейской культуры. Среди пришлых компонентов, которые мы связываем с влиянием ранних кочевников Алтае-Саянского региона, прежде всего это касается высокой доли гаплогруппы A8, представленной в двух из пяти исследованных образцов. Таким образом, доля гаплогруппы A8 в суммарной староалейской серии (N = 28) составляет более четверти выборки (~28,6 %). Насколько нам известно, староалейская популяция характеризуется самой высокой долей гаплогруппы A8 среди всех исследованных к настоящему моменту популяций региона. Второй по данному показателю является популяция носителей тагарской культуры, в которой доля вариантов кластера A8 составляет чуть более 10 % [Pilipenko et al., 2018]. При этом в староалейском генофонде представлен лишь один вариант (с заменой в позиции 16278), в то время как тагарское население Минусинской котловины демонстрирует высокое разнообразие вариантов гаплогруппы A8. Высокая доля A8 в сочетании с низким разнообразием свидетельствует о недавнем эффекте основателя в староалейской популяции. Выявленный вариант гаплогруппы C с заменой в позиции 16325 также может рассматриваться как автохтонный для региона, так как в лесостепной зоне Западной

Сибири он присутствует уже в эпоху бронзы [Мультидисциплинарные исследования..., 2013].

В исследованной серии присутствует новая для староалейской популяции гаплогруппа К. Также в серии выявлен новый вариант гаплогруппы Т, ранее представленной лишь корневым гаплотипом. Нельзя исключить, что их появление в серии маркирует новый этап внешнего влияния на староалейское население. Но при имеющейся численности выборок среднего и особенно позднего этапов делать вывод о влиянии новых миграционных событий преждевременно.

Таким образом, полученные новые результаты позволили увеличить репрезентативность староалейской выборки мтДНК, более детально реконструировать структуру генофонда мтДНК носителей культуры и впервые приступить к предварительному диахронному анализу этапов развития староалейской популяции. В настоящее время коллектив авторов работы продолжает формирование и исследование выборки носителей всех этапов староалейской культуры в отношении маркеров мтДНК и Y-хромосомы, что позволит в ближайшее время реконструировать генетический состав староалейского населения с учетом материнской и мужской линий наследования, а также выявить динамику генетического состава носителей культуры на всех этапах ее существования, полноценно встроив староалейскую популяцию в формируемую диахронную модель населения лесостепного Алтая.

Финансирование

Исследование выполнено по проекту РНФ № 25-18-00775.

Список литературы

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

Пилипенко А. С., Трапезов Р. О., Черданцев С. В., Тур С. С., Федорук А. С., Фролов Я. В., Папин Д. В. Исследование генетического состава носителей староалейской культуры: постановка проблемы и первые результаты анализа вариативности мтДНК // Теория и практика археологических исследований. – 2020. – Т. 32, № 4. – С. 111–134.

Фролов Я. В. К вопросу о формировании староалейской культуры (по данным погребальной обрядности) // Теория и практика археологических исследований. – 2007. – Вып. 3. – С. 16–31.

Фролов Я. В. Староалейская культура // История Алтая. Т. 1: Древнейшая эпоха, древность и средневековье. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та; Белгород: Константа, 2019. – С. 220–233.

Черданцев С. В., Трапезов Р. О., Томилин М. А., Пилипенко И. В., Папин Д. В., Федорук А. С., Тур С. С., Пилипенко А. С. Разнообразие вариантов мтДНК и Y-хро-

мосомы в генофонде носителей староалейской культуры (могильник Фирсово XIV) // Теория и практика археологических исследований. – 2022. – Т. 34, № 1. – С. 125–145.

Pilipenko A. S., Trapezov R. O., Cherdantsev S. V., Babenko V. N., Nesterova M. S., Pozdnyakov D. V., Molodin V. I., Polosmak N. V. Maternal genetic features of the Iron Age Tagar population from Southern Siberia (1st millennium BC) // PLoS ONE. – 2018. – Vol. 13(9): e0204062.

van Oven M., Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation // Human Mutation. – 2009. – Vol. 30. – E386–394.

References

Cherdantsev S. V., Trapezov R. O., Tomilin M. A., Pilipenko I. V., Papin D. V., Fedoruk A. S., Tur S. S., Pilipenko A. S. Diversity of mtDNA and Y-Chromosome Variants in the Gene Pool of the Carriers of the Old Alei Culture (Firsovo-XIV Burial Ground). *Theory and practice of archaeological research*, 2022. Vol. 34, No. 1. P. 125–145. doi:10.14258/tpai(2022)34(1).-07

Frolov Y. V. K voprosu o formirovanii staroaleiskoj kul'tury (po dannym pogrebal'noj obryadnosti). *Theory and Practice of Archaeological Research*, 2007. Iss. 3. P. 16–31.

Frolov Y. V. Staroaleiskaya kultura. In *Istoriya Altaya*. Vol. 1: Drevneishaya epoha, drevnost' i srednevekov'e. Barnaul: Altai State Univ. Press; Belgorod: Konstanta, 2019. P. 220–233.

Molodin V. I., Pilipenko A. S., Chikisheva T. A., Romashchenko A. G., Zhuravlev A. A., Pozdnyakov D. V., Trapezov R. O. Multidisciplinary Studies of the Population of the Baraba Forest-Steppe in the 5th – 1st Millennia BC: Archaeological, Paleogenetic and Anthropological Aspects. Novosibirsk: SB RAS Publ., 2013. 220 p.

Pilipenko A. S., Trapezov R. O., Cherdantsev S. V., Babenko V. N., Nesterova M. S., Pozdnyakov D. V., Molodin V. I., Polosmak N. V. Maternal genetic features of the Iron Age Tagar population from Southern Siberia (1st millennium BC). *PLoS ONE*, 2018. Vol. 13(9): e0204062. doi:10.1371/journal.pone.0204062

Pilipenko A. S., Trapezov R. O., Cherdantsev S. V., Tur S. S., Fedoruk A. S., Frolov Y. V., Papin D. V. The Genetic Composition of the Staroaleisk Culture Population: Statement of the Problem and First Results mtDNA. *Theory and Practice of Archaeological Research*, 2020. Vol. 32, No. 4. P. 111–134. doi:10.14258/tpai(2020)4(32).-08

van Oven M., Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Human Mutation*, 2009. Vol. 30. E386–394. doi:10.1002/humu.20921

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

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

Журавлев А. А. <https://orcid.org/0000-0001-6169-0912>

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

Томилин М. А. <https://orcid.org/0000-0002-2616-8712>

Федорук А. С. <https://orcid.org/0000-0002-9825-1822>

Фролов Я. В. <https://orcid.org/0000-0001-7259-2840>

Папин Д. В. <https://orcid.org/0000-0002-2010-9092>

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

Дата сдачи рукописи: 30.05.2026 г.