

УДК575.86 902

<https://doi.org/10.24852/2587-6112.2024.1.98.115>

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДА ДРЕВНИХ И СРЕДНЕВЕКОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *EQUUS* НА ОСНОВЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ¹

©2024 г. М.А. Куслий, Д.Г. Маликов, И.В. Аськеев, А.М. Клементьев,
Н.В. Воробьева, А.С. Графодатский, А.С. Молодцева

Поскольку одной из особенностей эволюционной истории представителей рода *Equus* (Лошади) является высокое сходство морфологии скелетов разных видов этого рода, морфометрические характеристики не всегда позволяют определить видовую принадлежность обнаруженных костных образцов лошадей. В особенности это касается разрозненных костей и неполных зубов, найденных отдельно от целых скелетов. В такой ситуации важное значение приобретает молекулярно-генетический анализ, который позволяет уточнить видовую принадлежность. Только на основе митогеномных данных сложно определить, относится ли образец к домашней или дикой лошади, для этого необходимо провести полногеномный анализ. Исходя из данных митогеномов, можно достаточно четко отличить разные виды рода *Equus* между собой. В данной работе авторы исследовали 4 костных образца древних лошадей и 1 костный образец средневековой лошади, обнаруженных на территориях Среднего Поволжья и Южной Сибири. Методом целевого обогащения для них были получены митогеномные библиотеки и проведено их высокопроизводительное секвенирование. Вторичный биоинформатический анализ и следующие за ним анализ отдельных прочтений и филогенетические реконструкции на основе полученных нами консенсусных последовательностей митогеномов исследуемых образцов, современных лошадей из разных регионов мира и референсных последовательностей домашней лошади, ленокской лошади, лошади Оводова и кулана показали отнесение исследуемых образцов к перечисленным выше видам рода *Equus*. Данные авторов показали предпочтительность использования для определения видовой принадлежности древних и современных образцов полногеномных последовательностей по сравнению с анализом отдельных генетических маркеров.

Ключевые слова: археозоология, молекулярно-генетический анализ, древняя ДНК, лошадь, *Equus*, филогенетика.

SPECIES IDENTIFICATION OF ANCIENT AND MEDIEVAL REPRESENTATIVES OF THE GENUS *EQUUS* BASED ON GENETIC DATA²

M.A. Kusliy, D.G. Malikov, I.V. Askeyev, A.M. Klementyev,
N.V. Vorobieva, A.S. Grafodatskiy, A.S. Molodtseva

Since one of the peculiarities of the evolutionary history of representatives of the genus *Equus* (horses, asses and zebras) is the high similarity of the morphology of the skeletons of different species of this genus, morphometric characteristics do not always make it possible to determine the species identity of the discovered horse bone samples. This is especially true for scattered bones and incomplete teeth found separately from whole skeletons. In such a situation, molecular genetic analysis becomes important, which makes it possible to more accurately determine the species. On the basis of mitogenomic data alone, it is difficult to determine whether a sample belongs to a domestic or wild horse; this requires genome-wide analysis. Based on the mitogenome data, it is possible to distinguish clearly different species of the genus *Equus* from each other. In this work, the authors studied 4 bone samples of ancient horses and 1 bone sample of a medieval horse, found in the Middle Volga region and Southern Siberia. Using the target enrichment method, mitogenomic libraries were obtained for them and their high-throughput sequencing was carried out. Secondary bioinformatics analysis and subsequent analysis of individual reads and phylogenetic reconstructions based on the consensus sequenc-

1 Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 23-74-10060, <https://rscf.ru/project/23-74-10060/>.

2 The study was supported by RSF (РНФ) grant No. 23-74-10060, <https://rscf.ru/project/23-74-10060/>.

es of the mitogenomes of the studied samples, modern horses from different regions of the world and reference sequences of the domestic horse, Lena horse, Ovodov horse and onager demonstrated the attribution of the studied samples to the above-mentioned species of the genus *Equus*. Authors' data showed the preference for using genome-wide sequences to determine the species identity of ancient and modern samples compared to the analysis of individual genetic markers.

Keywords: archaeozoology, molecular genetic analysis, ancient DNA, horse, *Equus*, phylogenetics

Введение

Как известно из литературных данных, по морфометрическим особенностям изолированных костей и зубов сложно отличить разные виды рода *Equus* (Mashkour, 2002). Несмотря на эту особенность эволюции лошадей, определенные шаги в этом направлении уже были предприняты.

Морфометрические данные показали, что на территории России в позднем плейстоцене и голоцене существовали следующие виды и подвиды рода *Equus*: подрод *Equus* (*Equus latipes* Gromova, 1949, *Equus uralensis* Kuzmina, 1975, *Equus lenensis* Russanov, 1968, *Equus dalianensis* Zhou, 1985, *Equus gmelini* (*Equus ferus ferus*) Antonius, 1912, *Equus ferus caballus* Linnaeus, 1758, ботайская лошадь, *Equus ferus przewalskii* Poljakov, 1881), подрод *Sussemionus* (*Equus ovodovi* Eisenmann & Vasiliev, 2011), подрод *Asinus* (*Equus hemionus hydruntinus* Regalia, 1907), подрод *Hemionus* (*Equus hemionus* Pallas, 1775) (Кузьмина, 1997). Временные рамки их существования и ареалы частично пересекались (Кузьмина, 1997; Пластеева и др., 2019; Титов, 2006; Fages et al., 2019; Plasteeva, 2015; J. Yuan et al., 2020).

Палеозоологи предполагают, что причиной сосуществования на одних и тех же территориях двух форм лошадей: мелкой (осло- или куланоподобной) и крупной (кабаллоидной) – в позднем плейстоцене является разнообразие ландшафтов и разделение местообитаний: лошади грацильных пропорций тела обитали на открытых пространствах, а лошади более плотного телосложения населяли лесостепную местность (Титов, 2006). Далее рассмотрены виды лошадей позднего плейстоцена.

К вымершим видам кабаллоидных лошадей относятся виды *E. latipes* Gromova, 1949 и *E. uralensis* Kuzmina, 1975. Выделение этих видов оспаривается некоторыми исследователями (Косинцев & Пластеева, 2009) на основе морфометрических данных. Однако поскольку молекулярно-генетический анализ костных образцов лошадей, относимых к этим

видам, ещё не был проведен, мы не считаем это окончательным опровержением. По ранним данным (Кузьмина, 1997), в позднем плейстоцене ареал широкопалой лошади был представлен территориями Южного Урала, Восточно-Европейской равнины и Молдавии, уральские лошади в этот период обитали на территории Уральских гор, в раннем голоцене ареалы этих видов включали обширную территорию Восточно-Европейской равнины.

Одна из морфологических форм тарпана, степной тарпан (*E. g. gmelini* Antonius, 1912), обитал в Понтийско-Каспийской степи до XIX в., а также в степной зоне Западной Сибири и Казахстана (Косинцев и др., 2013; Кузьмина, 1997). По мнению некоторых исследователей, они являются предками современных домашних лошадей (*Equus f. caballus*) (Куслий, 2022). Было определено, что по морфологическим особенностям зубов верхней и нижней челюсти, вероятно, одомашненные (Кузьмина, 1993, 1997; Benecke & Von den Driesch, 2003; Outram et al., 2009) лошади энеолитических культур ботайского круга Северо-Восточного Казахстана и юга Западной Сибири близки лошадям Пржевальского (Кузьмина, 1997). Лошади Пржевальского были обнаружены в конце XIX века, с XX века они разводятся в неволе. Ареал диких лошадей Пржевальского включал степи и полупустыни между предгорьями Восточного Тянь-Шаня и Монгольским Алтаем (Der Sarkissian et al., 2015).

К вымершим кабаллоидным лошадям Сибири относится *E. lenensis* (ленская лошадь, или лошадь Черского). По морфометрическим данным и результатам радиоуглеродного датирования, ареал ленской лошади в позднем плейстоцене был представлен территорией Северной Сибири, от полуострова Ямал до бассейна реки Колымы на побережье Северного Ледовитого океана (Nedoluzhko et al., 2020), в раннем и среднем голоцене — Арктической зоной Якутии (к северу от 70-й параллели северной широты) (Voeskorov et al., 2014, 2018).

На территориях севера Китая (долин рек Ляохэ, Сунгуа и Уссури) и Дальнем Востоке России (юг Приморского края) в позднем плейстоцене и голоцене обитал ещё один вымерший вид кабаллоидных лошадей – уссурийская лошадь (*Equus dalianensis*) (Кузьмина, 1997).

Другая, относительно недавно идентифицированная линия некабаллоидных лошадей представлена южносибирским видом *E. ovodovi* (лошадь Оводова). Представители этого вида населяли территории юго-восточной части Западной Сибири в позднем плейстоцене и северо-восточной части Китая в раннем голоцене (Eisenmann & Vasiliev, 2011).

Некоторые исследования показывают, что в конце позднего плейстоцена ареал кулана (*Equus hemionus*), сочетающего в себе черты лошади и осла, включал территории Западной и Центральной Азии, Восточной Азии (Китай, Япония), Северной Азии (юг Западной Сибири, долина реки Енисей, Забайкалье) (Кузьмина, 1997). Более недавний морфологический анализ свидетельствует о сложности реконструирования границ ареала кулана в Сибири и уменьшает территорию его обитания в позднем плейстоцене (Пластеева, 2016). В середине голоцена куланы обитали на территориях Восточной Европы (Болгария, Северное Причерноморье), в зоне пустынь, полупустынь и степей от Забайкалья до Прикаспия (Кузьмина, 1997; Пластеева, 2016; Plasteeva, 2015).

Присутствие европейского плейстоценового осла (*E. hydruntinus*) на территории Сибири ещё не было доказано. Большинство костных образцов этого вида были найдены в южных регионах Западной и Восточной Европы (Кузьмина, 1997), а также на территории Западной Азии (Orlando et al., 2006; Plasteeva, 2015).

Исследователи опубликовали морфометрические параметры, по которым можно различать два вида лошадей грацильного телосложения (род *Equus* s.l.), лошадь Оводова (*E. ovodovi*) и кулана (*E. hemionus*) (Пластеева и др., 2019; Plasteeva, 2015). Считается, что в Западной Сибири до конца MIS 3 (24 тыс. лет назад) обитали лошади Оводова (*Equus ovodovi*), а после него – кулан (*Equus hemionus*) (Plasteeva, 2015). При этом какое-то время эти виды сосуществовали друг с другом на одной территории (юго-восточная часть Западной

Сибири) (Пластеева и др., 2019; Plasteeva, 2015).

Несмотря на то, что в области изучения отличительных морфометрических особенностей разных видов лошадей произошло много новых открытий, остается немало спорных вопросов. В данной ситуации на помощь приходит молекулярно-генетический анализ.

Анализ древней ДНК помог определить филогенетические взаимоотношения и время дивергенции многих видов рода лошадей (Orlando et al., 2009). Филогенетические реконструкции на основе полногеномных (Orlando et al., 2013), митогеномных (Côté et al., 2013; George & Ryder, 1986; Leonard et al., 2005; McCue et al., 2012; Orlando et al., 2009; Price & Bininda-Emonds, 2009; Steiner & Ryder, 2011; Steiner et al., 2012; Weinstock et al., 2005) данных, а также 20,374 последовательностей белок-кодирующих генов (Jónsson et al., 2014) показали, что последний общий предок рода *Equus* s.l. существовал около 4,5–4,0 млн лет назад. Исследователями было выявлено, что гены, ассоциированные с иммунной системой и обонятельными рецепторами, находились под действием непрерывного положительного отбора в течение эволюционной истории рода *Equus* (Orlando et al., 2013). Эти исследования выявили важность использования правильных аутгрупп и генетических маркеров (полные ядерные и митохондриальные геномы вместо фрагментов ядерного и митохондриального генома) для достоверности филогенетических определений.

Более детально полногеномные исследования ботайских лошадей энеолитических поселений Северного Казахстана (Gaunitz et al., 2018), современных и исторических лошадей Пржевальского, а также современных домашних лошадей (Der Sarkissian et al., 2015) выявили предковость ботайских лошадей по отношению к лошадям Пржевальского (Gaunitz et al., 2018), время дивергенции этого подвида и современных домашних лошадей (50–35 тыс. лет назад), поток генов между ними после их расхождения, а также уменьшение гетерозиготности и включение аллелей домашних лошадей в генофонд *E. f. przewalskii* в результате разведения этих животных в неволе (Der Sarkissian et al., 2015).

Недавние полногеномные исследования определили время расхождения генетических линий ленской лошади и домашней лошади

как 130–110 тысяч лет назад, а также расширили ареал этого вида до территории Южной Сибири (Республики Тыва) (Fages et al., 2019). Благодаря генетическому анализу был определен новый вид вымерших лошадей Сибири – лошадь Оводова (Eisenmann & Vasiliev, 2011; Orlando et al., 2009). Филогенетические реконструкции на основе митохондриальных данных показали, что вид *E. ovodovi* наиболее филогенетически близок подроду Зебры (*Hippotigris*) (Druzhkova et al., 2017). Генетическое исследование китайских ученых расширило ареал лошади Оводова до Северо-Восточного Китая и отодвинуло время вымирания этого вида до конца позднего плейстоцена (12,8 тыс. лет назад) (Yuan et al., 2019).

Исследования древней ДНК также определили время существования последнего общего предка уссурийских лошадей (*E. dalianensis*) и кабаллоидных лошадей других генетических линий как 200 тыс. лет назад (Yuan et al., 2020). Вышеприведенные результаты показывают, что анализ древней ДНК является очень полезным инструментом для определения видовой принадлежности древних лошадей, а также степени эволюционного родства между ними.

Основной целью описанного в данной статье исследования являлось разрешение спорного вопроса о видовой принадлежности четырех древних лошадей и одной средневековой лошади, костные образцы которых были обнаружены на территории Южной Сибири и Среднего Поволжья. Поскольку были найдены не целые скелеты, а отдельные кости, палеонтологам и археозоологам было сложно определить их видовую принадлежность. Предполагалось, что обнаруженные костные образцы могут принадлежать дикой или домашней лошади, лошади Оводова или кулану. Для того чтобы сделать генетическое определение вида лошади, нами были получены полные и почти полные последовательности митохондриальных геномов для этих образцов. Результаты биоинформатического анализа позволили уточнить видовую принадлежность исследованных образцов.

Материалы и методы исследования

Информация об остатках лошадей и местонахождениях

OV-1 – почти целый череп лошади из коллекции Хакасского национального музея им. Л.Р. Кызласова (ХНКМ 6339/13). Местона-

хождение – Убей, залив в устье р. Убей, правый берег Красноярского водохранилища (55°03' с. ш., 91°39' в. д.). Костный материал происходит с бечевника, точная информация об обстоятельствах и месте находок отсутствует. Материал представлен различными представителями мамонтовой фауны (мамонт, шерстистый носорог, бизон, горный баран) единообразной сохранности. Возраст фауны не известен, по аналогии с большинством местонахождений региона предполагается сартанский возраст (MIS 2) фауны, ~29–12 т. л. н.

OV-2 – поврежденная плюсневая (metatarsale) кость лошади, коллекция Зоологического музея Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова (ЗМ ХГУ 6380). Местонахождение – Новосёлово аллювиальное, левый берег Красноярского водохранилища (55°05' с. ш., 91°00' в. д.). Костный материал происходит с бечевника и представлен различными представителями мамонтовой фауны позднего плейстоцена. Возраст фауны оценивается на основании ¹⁴C датировок, полученных по двум костям мамонта в интервале 25,125–19,91 т. л. н. (Маликов и др., 2023).

Af2-1 – восстановленная из фрагментов плюсневая (metatarsale) кость лошади, коллекция ООО «Красноярская геоархеология» (АфГП-14-Р24-56 + АфГП-14-Р24-71). Местонахождение – Афонтова Гора II, в черте г. Красноярска, на левом берегу р. Енисей (55°59'38" с. ш., 92°48'25" в. д.). Образец происходит из коллекции палеолитического слоя стоянки, по которому имеются ¹⁴C датировки в пределах 14,980–13,470 т. л. н. (Позднепалеолитическая..., 2021).

Shu-2 – фрагмент пястной кости (Metacarpus III) лошади, зоологическая коллекция лаборатории биомониторинга Института проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан, г. Казань. Костный фрагмент происходит из археозоологической коллекции археологического памятника «Городище «Ройский Шихан». Раскопки Марийской археологической экспедиции (1956 г.), выполнены Г.А. Архиповым под руководством А.Х. Халикова, археозоологическое изучение проведено Т.М. Кулаевой. Общее число диагностированных костных остатков млекопитающих – 942 экз. По количеству остатков доминировали кости: домашней свиньи, крупного рогатого скота и лошади. Археологический памятник «Горо-

дище «Ройский Шихан» относится к периоду раннего железного века, вятско-ветлужской культуре ананьинской культурно-исторической области бассейна р. Вятки и датируется VIII–IV/III вв. до н. э. Городище «Ройский Шихан» располагается в среднем течении р. Вятки, в Уржумском районе Кировской области, в 300 м к юго-востоку от пос. Шишкино.

Im-1 – фрагмент пястной кости (*Metacarpus III*) лошади, зоологическая коллекция лаборатории биомониторинга Института проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан, г. Казань. Костный фрагмент происходит из археозоологической коллекции археологического памятника Именьковско-го городища. Раскопки Куйбышевской археологической экспедиции (1953–1954 гг.) под руководством Н.Ф. Калинина и А.Х. Халикова, археозоологическое изучение проведено В.А. Поповым, Т.М. Кулаевой, И.В. Аськевым и Д.Н. Шаймуратовой. Общее число диагностированных костных остатков млекопитающих – 2187 экз. По количеству остатков доминировали кости: лошади, домашней свиньи и крупного рогатого скота. Археологический памятник Именьковское городище относится к периоду раннего Средневековья, именьковской культуре Среднего Поволжья и датируется IV–VII вв. н. э. Именьковское городище расположено в 1 км к северо-западу от с. Именьково Лаишевского района Республики Татарстан в излучине левого берега р. Брыски.

Выделение древней ДНК из костей и зубов

Подготовка образца перед выделением ДНК включала УФ-облучение образца в течение 30 мин. с каждой стороны, удаление наружной поверхности небольшого участка костного образца путем скольжения по поверхности алмазного диска электродрели (УРАГАН, Россия), отпиливание этого фрагмента образца с очищенной поверхностью и измельчение его пестиком до состояния костного порошка в металлической ступке.

Выделение древней ДНК проводили по методу Янга и соавторов (Yang et al., 1998) со следующими модификациями – Сандерсона, Рэдли, Мейтона (Sanderson et al., 1995): буфер для лизиса содержал $(\text{NH}_4)_4\text{EDTA}$ вместо ЭДТА для уменьшения времени полного лизиса образца, а также следующими незначительными изменениями: использование лаурилсаркозината натрия вместо додецил-

сульфата натрия в качестве детергента в лизирующем буфере; очистка выделенной ДНК на спин-колонках MinElute с силикагелевой мембраной (Qiagen, выход фрагментов ДНК длиной от 70 п. н. до 4 т. п. н.) вместо спин-колонок QIAquick с силикагелевой мембраной (Qiagen, выход фрагментов ДНК длиной от 100 п. н. до 10 т. п. н.); отсутствовал этап инкубации костного порошка в лизирующем буфере при 37 °С.

Приготовление парно-концевых геномных библиотек древней ДНК

Парно-концевые геномные библиотеки древних и средневековых лошадей с двумя или одним индексом готовили с помощью набора TruSeq® Nano DNA Sample Preparation (Illumina) по протоколу производителя со следующими модификациями: этап фрагментации ДНК и селекции фрагментов ДНК определенных размеров был пропущен; библиотеки для секвенирования готовили из 250 нг ДНК; первую очистку фрагментов ДНК проводили с помощью набора MinElute PCR Purification (Qiagen), вторую и третью очистки фрагментов библиотек для секвенирования проводили с помощью Sample Purification Beads (Illumina) (односторонний отбор по размеру, добавление 1 объема частиц для очистки к образцам); на всех стадиях очистки ДНК элюировали в буфере EB (с 0,05% Твин 20) (набор MinElute PCR Purification (Qiagen)).

Целевое обогащение полученных библиотек древней геномной ДНК фрагментами мтДНК

Целевое обогащение полученных библиотек древней геномной ДНК фрагментами мтДНК проводили по протоколу Маричича и соавторов (Maricic et al., 2010) со следующими модификациями: было проведено два раунда обогащения; длинные фрагменты (~4 т. п. н.) митогенома лошади не обрабатывались ультразвуком; иммобилизацию биотинилированных проб на магнитные частицы со стрептавидином проводили в соответствии с протоколом Dynabeads™ Streptavidin Trial с использованием буфера SSC (солевой раствор цитрата натрия) в качестве буфера для связывания и промывки; финальную очистку магнитных частиц после процедуры обогащения проводили в буфере SSC (2X, 0,2X); на заключительных этапах процедуры проводили 20 циклов амплификации обогащенных библиотек.

Отбор фрагментов обогащенных библиотек по размеру

Концентрации (нг/мкл) обогащенных библиотек оценивали с помощью спектрофотометра NanoDrop 2000C (Thermo Fisher Scientific). Фрагменты каждой обогащенной библиотеки (5 мкл, отдельная дорожка в геле) разделяли по размеру с помощью электрофореза в 2% агарозном геле. Диапазон размера фрагментов обогащенных библиотек оценивали по полученной электрофореграмме. На основании полученных концентраций и относительного количества фрагментов разного размера обогащенные библиотеки для секвенирования смешивали так, чтобы фрагменты размером 150–450 п. н. присутствовали в равных количествах, а 30–40 мкл смеси этих фрагментов содержали около 1000 нг объединенной библиотеки. Отбор фрагментов библиотек размером 150–450 п. н. проводили с помощью системы препаративного электрофореза BluePippin (Sage Science) в центре коллективного пользования «Геномика» СО РАН (Новосибирск, Россия).

Количественная оценка и секвенирование обогащенных библиотек с фрагментами нужного размера

Объединенные библиотеки для секвенирования, содержащие только фрагменты размером 150–450 п. н., квантифицировали с помощью ПЦР в реальном времени.

В соответствии с нМ концентрациями, определенными на этапе квантификации, мы нормализовали наши объединенные библиотеки для секвенирования до концентрации 10 нМ, объединяли в равных объемах, разбавляли до 4 нМ концентрации. Этот нормализованный пул библиотек был секвенирован на секвенаторе нового поколения MiSeq (Illumina) с использованием набора реагентов MiSeq v2 (Illumina) (300 циклов, 2×150 п. н.).

Вторичный анализ данных секвенирования

Коллапсирование полученных прочтений и удаление последовательностей адаптеров (используя AdapterRemoval v.2.2.2 (Schubert et al., 2016)), выравнивание обрезанных и объединенных прочтений относительно референсных последовательностей митогеномов *Equus ferus caballus* (регистрационный номер GenBank: NC_001640.1), *Equus ovodovi* (регистрационный номер GenBank: KY114520.1), *Equus asinus* (регистрационный номер

GenBank: NC_001788), *Equus hemionus* (регистрационный номер GenBank: NC_018782.1), *Equus zebra* (регистрационный номер GenBank: NC_020476), *Homo sapiens* (регистрационный номер GenBank: NC_012920.1) (с использованием выравнивателя последовательностей bwa v0.7.15 (Li & Durbin, 2009)), фильтрация ПЦР-дубликатов (команда 'paleomix rmdup_collapsed'), пересчет оценок качества оснований на основе построенной модели повреждений ДНК (с использованием программы MapDamage v2.2.0 (Jónsson et al., 2013)) были выполнены с использованием конвейера PALEOMIX BAM v1.3.2 (Schubert et al., 2014). Прочтения, которые имеют лучшее качество выравнивания относительно референсной последовательности митогенома человека, были удалены из выравнивания прочтений относительно референсной последовательности митогенома лошади с помощью пользовательского скрипта «contam_filter.py» (https://github.com/lca-imcb/lca-ngs/blob/master/contam_filter.py).

В филогенетическом конвейере (часть конвейера PALEOMIX BAM v1.3.2 (Schubert et al., 2014)) на основе полученного файла выравнивания в формате bam были получены консенсусные последовательности митогеномов исследованных древних и средневековых лошадей исходя из минимальной глубины покрытия, равной 2, и селекции оснований по качеству ≥ 30 . Глубину и ширину покрытия митогеномов древних и средневековых лошадей определяли с помощью конвейера PALEOMIX BAM v1.3.2. (Schubert et al., 2014) и подтверждали при помощи биоинформатической программной платформы Geneious Prime v2020.2.4 (<https://www.geneious.com>).

Определение видовой принадлежности по отдельным прочтениям

Последовательности отдельных прочтений нуклеотидных выравниваний, полученных по описанной выше методике, были выровнены на все нуклеотидные последовательности из нуклеотидной базы данных GenBank с помощью онлайн программы Standard Nucleotide BLAST при использовании значений параметров по умолчанию (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi?PROGRAM=blastn&BLAST_SPEC=GeoBlast&PAGE_TYPE=BlastSearch).

Филогенетический анализ

Для построения филогенетического древа были использованы разные эволюционные

модели нуклеотидных замен для каждой из пяти частей, выделенных в митогеноме лошади с помощью программы PartitionFinder v2.1.1 (Lanfear et al., 2012). Программой PartitionFinder v2.1.1 были предложены следующие эволюционные модели для наилучшей схемы разделения митогенома: НКУ + I для вторых кодонов белок-кодирующих генов; НКУ + G + I для генов, кодирующих РНК, первых и третьих кодонов белок-кодирующих генов; и GTR + G + I для гипервариабельных районов. Филогенетический анализ был выполнен в программе MrBayes ver. 3.2.6 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) со следующими значениями параметров: 10 млн поколений Марковской цепи Монте-Карло, частота взятия образцов – 1000, первые 25% деревьев отбрасывались. Визуализацию древа выполняли в программе FigTree v1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

Результаты и их обсуждение

Результаты определения видовой принадлежности по отдельным прочтениям показали, что два костных образца из Южной Сибири принадлежат *E. ferus* (дикий) лошади или *E. f. caballus* (домашней лошади), один костный образец из того же региона происходит от *E. ovodovi* (лошади Оводова), один костный образец из Среднего Поволжья относится к виду *E. ferus* (дикий) лошади или *E. f. caballus* (домашней лошади), а второй костный образец из этого же региона – к виду *E. hemionus* (кулан) или *E. ovodovi* (лошадь Оводова). Принадлежность костных образцов широкопалой или уральской лошади в настоящее время невозможно определить, поскольку генетический анализ костных образцов, однозначно отнесенных к этим видам по морфометрическим показателям, ещё не был проведен, и мы не знаем диапазон митогеномного генетического разнообразия этих видов.

Информация о результатах биоинформатического анализа и определения видовой принадлежности приведены в Таблице 1.

Для подтверждения результатов видовой принадлежности нами были проведены филогенетические реконструкции, включающие полученные нами консенсусные последовательности митогеномов древних и одной средневековой лошади, а также референсные последовательности митогенома домашней лошади, дикой лошади, лошади Оводова, Ленской лошади (Черского) и полные последовательности митогеномов современных домашних лошадей разных пород из статьи Ахилли и соавторов (Achilli et al., 2012).

Результаты филогенетических реконструкций, представленные на рисунке 1, показали, что один древний костный образец из Южной Сибири (Ov-1), скорее всего, принадлежит домашней лошади. Об этом говорит расположение её митохондриального гаплотипа внутри клады современных домашних лошадей (J). Поскольку нет информации о точных обстоятельствах находки, нельзя исключать, что данный череп не связан с основной плейстоценовой ассоциацией, даже несмотря на схожую сохранность костного материала. Возможно, данный образец происходит из геологически более молодых отложений. Один древний костный образец из Южной Сибири (Ov-2), вероятнее всего, происходит от дикой лошади, поскольку ассоциированный с ним гаплотип, также как и гаплотип однозначно дикой ленской лошади (MN187571.1), занимает базальное положение по отношению к гаплогруппам домашних лошадей I, J, K. Один средневековый костный образец из Среднего Поволжья (Im-1), скорее всего, принадлежит домашней лошади, поскольку по митогеному он очень близок домашней лошади из Центральной Европы, которая представляет собой гаплогруппу K. Идентифицированный нами гаплотип расширяет территорию встречаемости этой гаплогруппы до Среднего Поволжья. Однако следует отметить, что более четкое разделение между домашними и дикими лошадьми могут предоставить только филогенетические реконструкции на основе полногеномных данных, как это было показано Либрадо и соавторами в их недавней статье про центры одомашнивания лошади (Librado et al., 2021). Поэтому, исходя только из митогеномных данных, мы можем предполагать отнесение костных образцов к диким лошадям, данный вывод необходимо подтверждать на основе полногеномных данных.

В противоположность предположительному отнесению костных образцов лошадей из памятника Афонтова гора – II по морфологическим данным к кулану (Пластеева и др., 2019), нами было определена их принадлежность лошадям Оводова, что указывает на необходимость некоторой корректировки значений морфометрических параметров,

Таблица 1. Информация про исследованные образцы лошадей и результаты секвенирования их митогеномов
 Table 1: Information about the examined horse samples and the results of sequencing their mitogenomes

№	Название образца	Тип костного образца	Географическое происхождение образца	Датировка образца, лет	Палеонтологическое и археозоологическое определение видовой и подвидовой принадлежности	Название коллекций и руководитель коллекции	Ширина покрытия генома, %	Генетическое определение видовой и подвидовой принадлежности
1	OV-1	Череп	Россия, Южная Сибирь, Красноярский край, залив реки Убей, Красноярское водохранилище, с бечевника	29–12 тыс., спорная датировка (возможен более молодой возраст)	<i>Equus ovodovi</i> <i>Equus ferus</i> <i>Equus caballus</i>	ХНКМ 6339/13	99,99	<i>Equus caballus</i>
2	OV-2	Плосневая кость	Россия, Южная Сибирь, Красноярский край окрестности села Новоселово, Красноярское водохранилище, с бечевника	28,23–16,71 тыс.	<i>Equus ovodovi</i> <i>Equus ferus</i> <i>Equus caballus</i>	ЗМ ХГУ 6380	99,5	<i>Equus caballus Equus ferus</i>
3	Am-1	Плосневая кость	Россия, Южная Сибирь, Красноярский край, город Красноярск, микрорайон Николаевка, стоянка Афонтова Гора II в западной части города, на левом берегу реки Енисей, раскоп 24, слой 0, № 56+71, 2014 год раскопок	15–11 тыс.	<i>Equus hemionus</i> <i>Equus ovodovi</i>	А. М. Клементьев (ИЗК СО РАН)	98,8	<i>Equus ovodovi</i>
4	Shu-2	Пястная кость	Россия, Среднее Поволжье, Кировская область, Уржумский район, городище Ройский шихан, самая северная точка нахождения, комплекс Шурф-II, раскоп II, квадрат 5	2,8–2,3 тыс.	<i>Equus hemionus</i> <i>Equus ferus</i>	И. В. Аськеев (Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан)	87,3	<i>Equus ovodovi Equus hemionus</i>
5	Im-1	Пястная кость	Россия, Среднее Поволжье, Республика Татарстан, Лаишевский район, Именьковское городище	1,6–1,3 тыс.	<i>Equus hemionus</i> <i>Equus ferus</i> <i>Equus caballus</i>	И. В. Аськеев (Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан)	94,3	<i>Equus caballus</i>

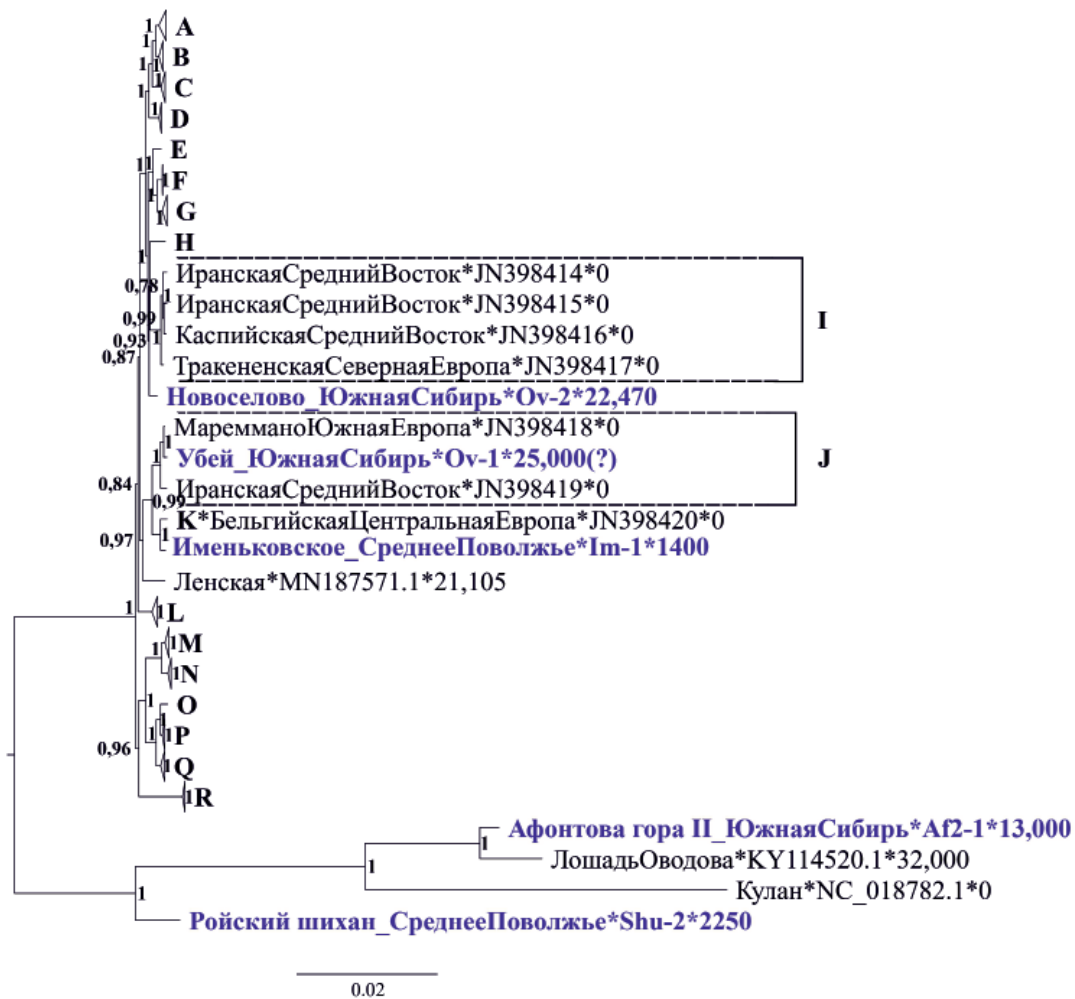


Рис. 1. BEAST филогенетические реконструкции на основе последовательностей митогеномов современных лошадей из разных регионов мира и полученных авторами консенсусных последовательностей 4 древних и 1 средневековой лошадей с территории России, а также референсных последовательностей митогеномов лошади Оводова, ленской лошади и кулана. Названия образцов состоят из следующих частей, разделенных знаком “астериск”: 1) название места географического происхождения соответствующего древнего образца или породы лошадей; 2) регистрационный номер базы данных GenBank или названия образца; 3) возраст образца на основе радиоуглеродного анализа или археологических и палеонтологических данных (X — возраст неизвестен). Буквы А–R — это названия митогрупп по классификации Ахилли и соавторов (Achilli et al., 2012). Названия образцов, выделенные синим цветом, показывают древних и средневековых лошадей, исследованных авторами. Байесовская апостериорная вероятность топологии древа представлена в виде чисел рядом с узлами древа. Внизу рисунка под горизонтальной линией указано кол-во нуклеотидных замен, относящихся к отрезку ветви древа, обозначенному этой линией. Для улучшения визуализации рисунка некоторые клады древа были свернуты.

Fig. 1. BEAST phylogenetic reconstructions based on mitogenome sequences of modern horses from different regions of the world and consensus sequences of 4 ancient and 1 medieval horse from the territory of Russia, as well as reference sequences of mitogenomes of the Ovodov horse, Lena horse and onager obtained by the authors. Sample names consist of the following parts, separated by an asterisk: 1) the place name of the geographical genesis of the corresponding ancient sample or horse breed; 2) the GenBank registration number or sample name; 3) specimen age based on radiocarbon dating or archaeological and paleontological data (X — age unknown). The letters A–R are the names of mitogroups according to the classification of Achilli et al. (Achilli et al., 2012). Specimen names in blue show the ancient and medieval horses the authors examined. Bayesian posterior probability of the tree topology is represented as numbers next to the tree nodes. At the bottom of the figure, under the horizontal line, the number of nucleotide substitutions related to the tree branch segment indicated by this line is shown. For the better visualization of the picture, some tree clades were folded.

ассоциированных с видом *E. ovodovi* или *E. hemionus*.

По данным неглубокого высокопроизводительного секвенирования (ширина покрытия митогенома = 20%), образец Shu-2 из Среднего Поволжья был отнесен к дикой лошади, однако более глубокое секвенирование этого митогенома (ширина покрытия митогенома = 87,3%) и последующие филогенетические реконструкции показали, что он принадлежит кулану или лошади Оводова. Базальное положение этого образца на древе может быть связано с меньшей, чем у всех остальных митогеномов в нуклеотидном выравнивании, шириной покрытия митогенома (87,3%), или с гаплотипом, который характеризует неисследованное ранее митогеномное разнообразие. Нестандартное расположение гаплотипа этого образца на построенном филогенетическом древе затрудняет четкое определение вида этого образца. Поскольку он расположен базально к кладе с лошадьми Оводова и куланами, он может быть отнесен к обоим этим видам. Однако ареал лошади Оводова не включает Среднее Поволжье (Druzhkova et al., 2017), поэтому отнесение данного образца к этому виду кажется менее вероятным. Для более точной идентификации необходимо получить последовательность полного митогенома этого образца и исследовать его ядерные гены. Описанные данные ещё

раз подтверждают уже полученный другими исследователями вывод о том, что наиболее достоверные результаты основываются на полногеномных данных.

Заключение

Проведенный нами молекулярно-генетический анализ позволил более точно определить видовую принадлежность обнаруженных в Среднем Поволжье и Южной Сибири костных образцов лошадей. Было идентифицировано отнесение двух образцов лошадей из Южной Сибири к домашней и дикой лошади, одного древнего образца из Южной Сибири – лошади Оводова, одного средневекового костного образца из Среднего Поволжья – домашней лошади и одного древнего образца из Среднего Поволжья – кулану или лошади Оводова. Наши данные ещё раз подтвердили важность использования полногеномных последовательностей в филогенетическом анализе, а также пользу молекулярно-генетического анализа для разрешения спорных вопросов о видовой принадлежности обнаруженных отдельно от целых скелетов костных образцов древних и средневековых лошадей. Однако следует отметить, что молекулярно-генетический анализ тоже имеет свои ограничения, поэтому для получения наиболее достоверных данных необходимо использовать мультидисциплинарный подход.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимова Е.В., Анойкин А.А., Васильев С.К., Галухин Л.Л., Дроздов Н.И., Дудко А.А., Зольников И.Д., Клементьев А.М., Лысенко Д.Н., Разгильдеева И.И., Славинский В.С., Стасюк И.В., Томилова Е.А., Харевич В.М., Цыбанков А.А. Позднепалеолитическая стоянка Афонтова Гора II: итоги мультидисциплинарных исследований 2014 года. Новосибирск: ИАЭТ СО РАН, 2021. 260 с.
- Косинцев П.А., Пластеева Н.А. Лошади (подрод Equus) Южного Урала в позднем плейстоцене // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 6. С. 161–163.
- Косинцев П.А., Пластеева Н.А., Васильев С.К. Дикие лошади (*Equus* (*Equus*) *sl*) Западной Сибири в голоцене // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 9. С. 1107–1116. 10.7868/S0044513413090092
- Кузьмина И.Е. Лошади Ботая // Проблемы реконструкции хозяйства и технологий по данным археологии / Отв. ред. В.Ф. Зайберт. Петропавловск: Отдел Археология Северного Казахстана ИА НАН РК, 1993. С. 178–188.
- Кузьмина И.Е. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности. СПб.: Зоологический институт РАН, 1997. 223 с.
- Куслий М.А. Генетическое разнообразие древних и современных лошадей Алтая и сопредельных территорий. Дисс. ... канд. биолог. наук. Новосибирск, 2022. 313 с.
- Маликов Д.Г., Святко С.В., Пыряев А.Н., Колобова К.А., Овчинников И.Ю., Маликова Е.Л. Новые данные по распространению и изотопная характеристика остатков мамонта *Mammuthus primigenius* (Proboscidea, Elephantidae) в позднем плейстоцене Минусинской котловины // Зоологический журнал. 2023. Т. 102. № 8. С. 924–938. DOI: 10.31857/S004451342308007X

Плстеева Н.А. Видовой состав и распространение лошадей (род *Equus*) Западной Сибири в позднем плейстоцене // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 11–15 апреля 2016 г. / Ред. Е.В. Антонов и др. Екатеринбург: Гощицкий, 2016. С. 76–83.

Плстеева Н.А., Васильев С.К., Клементьев А.М., Косинцев П.А. Морфологическая дифференциация лошадей (*Equus ovodovi*, *Equus hemionus*) и границы их обитания в Западной Сибири в позднем плейстоцене // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 10. С. 1156–1167. DOI: 10.1134/S0044513419100106

Тумов В.В. О сосуществовании нескольких видов Equidae в плио-плейстоцене Евразии // Современная палеонтология: классические и новейшие методы / Ред. А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, П.Ю. Пархаев. М.: ПИН РАН, 2006. С. 97–102.

Achilli A., Olivieri A., Soares P., Lancioni H., Kashani B.H., Perego U.A., Nergadze S.G., Carossa V., Santagostino M., Capomaccio S., Felicetti M., Al-Achkar W., Penedo M.C.T., Verini-Supplizi A., Houshmand M., Woodward S.R., Semino O., Silvestrelli M., Giulotto E., Pereira L., Bandelt H.-J., Torroni A. Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication // Proc. Natl. Acad. Sci. 2012. V. 109. № 7. P. 2449–2454. 10.1073/pnas.1111637109

Benecke N., den Driesch A. Von. Results of the study on horse bones from Botai (Northern Kazakhstan) // Late prehistoric exploitation of the Eurasian steppe / ed. M. S. Midgley. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, 2003. P. 69–82.

Boeskorov G.G., Potapova O.R., Protopopov A.V., Plotnikov V.V., Maschenko E.N., Shchelchkova M.V., Petrova E.A., Kowalczyk R., van der Plicht J., Tikhonov A.N. A study of a frozen mummy of a wild horse from the Holocene of Yakutia, East Siberia, Russia // Mammal Res. 2018. V. 63. № 3. P. 307–314. DOI: 10.1007/s13364-018-0362-4

Boeskorov G.G., Potapova O.R., Mashchenko E.N., Protopopov A.V., Kuznetsova T.V., Agenbroad L. & Tikhonov A.N. Preliminary analyses of the frozen mummies of mammoth (*Mammuthus primigenius*), bison (*Bison priscus*) and horse (*Equus* sp.) from the Yana-Indigirka Lowland, Yakutia, Russia // Integr. Zool. 2014. V. 9. № 4. P. 471–80. DOI: 10.1111/1749-4877.12079

Côté O., Viel L., Bienzle D. Phylogenetic relationships among Perissodactyla: Secretoglobin 1A1 gene duplication and triplication in the Equidae family // Mol. Phylogenet. Evol. 2013. V. 69. № 3. P. 430–436. DOI: 10.1016/j.ympev.2013.08.012

Druzhkova A.S., Makunin A.I., Vorobieva N.V., Vasiliev S.K., Ovodov N.D., Shunkov M.V., Trifonov V.A., Graphodatsky A.S. Complete mitochondrial genome of an extinct *Equus* (*Sussemionus*) *ovodovi* specimen from Denisova cave (Altai, Russia) // Mitochondrial DNA Part B. 2017. V. 2. № 1. P. 79–81. DOI: 10.1080/23802359.2017.1285209

Eisenmann V., Vasiliev S. Unexpected finding of a new *Equus* species (Mammalia, Perissodactyla) belonging to a supposedly extinct subgenus in late Pleistocene deposits of Khakassia (Southwestern Siberia) // Geodiversitas. 2011. V. 33. № 3. P. 519–530. DOI: 10.5252/g2011n3a5

Equids in Time and Space: papers in honour of Vera Eisenmann (Proceedings of the 9th ICAZ Conference, Durham, 2002) / ed. M. Mashkour. Oxford: Oxbow Books, 2002. 171 p.

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., de los Angeles de Chorro y de Villa-Ceballos M., 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., Granada 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., Mochalov O., Mohaseb F.A., Morales A., Nieto-Espinete A., Nistelberger H., Onar V., Pálisdóttir A.H., Pitulko V., Pitskhelauri K., Pruvost M., Rajic Sikanjic 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. V. 177. № 6. P. 1419–1435. e31. 10.1016/j.cell.2019.03.049

Gaunitz C., Fages A., Hanghøj K., Albrechtsen A., Khan N., Schubert M., Seguin-Orlando A., Owens I.J., Felkel S., Bignon-Lau O., de Barros Damgaard P., Mittnik A., Mohaseb A.F., Davoudi H., Alquraishi S., Alfarhan A.H., Al-Rasheid K.A.S., Crubézy E., Benecke N., Olsen S., Brown D., Anthony D., Massy K., Pitulko V., Kasparov A., Brem G., Hofreiter M., Mukhtarova G., Baimukhanov N., Lõugas L., Onar V., Stockhammer P.W., Krause J., Boldgiv B., Undrakhbold S., Erdenebaatar D., Lepetz S., Mashkour M., Ludwig A., Wallner B., Merz V., Merz I., Zaibert V., Willerslev E., Librado P., Outram A.K., Orlando L. Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses // *Science*. 2018. V. 360. № 6384. P. 111–114. DOI: 10.1126/science.aao3297

George J.M., Ryder O.A. Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus* // *Mol. Biol. Evol.* 1986. V. 3. № 6. P. 535–546. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040414

Ginolhac A., Zhang G., Froese D., Albrechtsen A., Stiller M., Schubert M., Cappellini E., Petersen B., Moltke I., Johnson P.L.F., Fumagalli M., Vilstrup J.T., Raghavan M., Korneliussen T., Malaspina A.-S., Vogt J., Szklarczyk D., Kelstrup C.D., Vinther J., Dolocan A., Stenderup J., Velazquez A.M.V., Cahill J., Rasmussen M., Wang X., Min J., Zazula G.D., Seguin-Orlando A., Mortensen C., Magnussen K., Thompson J.F., Weinstock J., Gregersen K., Røed K.H., Eisenmann V., Rubin C.J., Miller D.C., Antczak D.F., Bertelsen M.F., Brunak S., Al-Rasheid K.A.S., Ryder O., Andersson L., Mundy J., Krogh A., Gilbert M.T.P., Kjær K., Sicheritz-Ponten T., Jensen L.J., Olsen J.V., Hofreiter M., Nielsen R., Shapiro B., Wang J., Willerslev E. Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse // *Nature*. 2013. V. 499. № 7456. P. 74–78. DOI: 10.1038/nature12323

Jónsson H., Ginolhac A., Schubert M., Johnson P. L., & Orlando L. mapDamage2.0: fast approximate Bayesian estimates of ancient DNA damage parameters // *Bioinformatics*. 2013. V. 29. № 13. P. 1682–1684. DOI: 10.1093/bioinformatics/btt193

Lanfear R., Calcott B., Ho S.Y. & Guindon S. PartitionFinder: Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses // *Mol. Biol. Evol.* 2012. V. 29. № 6. P. 1695–1701. DOI: 10.1093/molbev/mss020

Leonard J.A., Rohland N., Glaberman S., Fleischer R.C., Caccone A. & Hofreiter M. A rapid loss of stripes: the evolutionary history of the extinct quagga // *Biol. Lett.* 2005. V. 1. № 3. P. 291–295. DOI: 10.1098/rsbl.2005.0323

Li H., Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. № 14. P. 1754–1760. DOI: 10.1093/bioinformatics/btp324

Librado P., Khan N., Fages A., Kusliy M.A., Suchan T., Tonasso-Calvière L., Schiavinato S., Alioglu D., Fromentier A., Perdereau A., Aury J.-M., Gaunitz C., Chauvey L., Seguin-Orlando A., Der Sarkissian C., Southon J., Shapiro B., Tishkin A.A., Kovalev A.A., Alquraishi S., Alfarhan A.H., Al-Rasheid K.A.S., Seregély T., Klassen L., Iversen R., Bignon-Lau O., Bodu P., Olive M., Castel J.-C., Boudadi-Maligne M., Alvarez N., Germonpré M., Moskal-del Hoyo M., Wilczyński J., Pospula S., Lasota-Kuś A., Tunia K., Nowak M., Rannamäe E., Saarma U., Boeskorov G., Lõugas L., Kyseľ R., Peške L., Bălăşescu A., Dumitraşcu V., Dobrescu R., Gerber D., Kiss V., Szécsényi-Nagy A., Mende B.G., Gallina Z., Somogyi K., Kulcsár G., Gál E., Bendrey R., Allentoft M.E., Sirbu G., Dergachev V., Shephard H., Tomadini N., Grouard S., Kasparov A., Basilyan A.E., Anisimov M.A., Nikolskiy P.A., Pavlova E.Y., Pitulko V., Brem G., Wallner B., Schwall C., Keller M., Kitagawa K., Bessudnov A.N., Bessudnov A.A., Taylor W., Magail J., Gantulga J.-O., Bayarsaikhan J., Erdenebaatar D., Tabaldiev K., Mijiddorj E., Boldgiv B., Tsagaan T., Pruvost M., Olsen S., Makarewicz C.A., Valenzuela Lamas S., Albizuri Canadell S., Nieto Espinet A., Iborra M.P., Lira Garrido J., Rodríguez González E., Celestino S., Olària C., Arsuaga J.L., Kotova N., Pryor A., Crabtree P., Zhumatayev R., Toleubaev A., Morgunova N.L., Kuznetsova T., Lordkipanize D., Marzullo M., Prato O., Bagnasco Gianni G., Tecchiati U., Clavel B., Lepetz S., Davoudi H., Mashkour M., Berezina N.Y., Stockhammer P.W., Krause J., Haak W., Morales-Muñiz A., Benecke N., Hofreiter M., Ludwig A., Graphodatsky A.S., Peters J., Kiryushin K.Y., Iderkhangai T.-O., Bokovenko N.A., Vasiliev S.K., Seregin N.N., Chugunov K.V., Plasteeva N.A., Baryshnikov G.F., Petrova E., Sablin M., Ananyevskaya E., Logvin A., Shevnina I., Logvin V., Kalieva S., Loman V., Kukushkin I., Merz I., Merz V., Sakenov S., Varfolomeyev V., Usmanova E., Zaibert V., Arbuckle B., Belinskiy A.B., Kalmykov A., Reinhold S., Hansen S., Yudin A.I., Vybornov A.A., Epimakhov A., Berezina N.S., Roslyakova N., Kosintsev P.A., Kuznetsov P.F., Anthony D., Kroonen G.J., Kristiansen K., Wincker P., Outram A., Orlando L. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes // *Nature*. 2021. V. 598. № 7882. P. 634–640. DOI: 10.1038/s41586-021-04018-9

Maricic T., Whitten M., Pääbo S. Multiplexed DNA Sequence Capture of Mitochondrial Genomes Using PCR Products // PLoS One. 2010. V. 5. № 11. P. e14004. DOI: 10.1371/journal.pone.0014004

McCue M.E., Bannasch D.L., Petersen J.L., Gurr J., Bailey E., Binns M.M., Distl O., Guérin G., Hasegawa T., Hill E.W., Leeb T., Lindgren G., Penedo M.C.T., Røed K.H., Ryder O.A., Swinburne J.E., Tozaki T., Valberg S.J., Vaudin M., Lindblad-Toh K., Wade C.M., Mickelson J.R. A High Density SNP Array for the Domestic Horse and Extant Perissodactyla: Utility for Association Mapping, Genetic Diversity, and Phylogeny Studies // PLoS Genet. 2012. V. 8. № 1. P. e1002451. DOI: 10.1371/journal.pgen.1002451

Nedoluzhko A.V., Sharko F.S., Boulygina E.S., Tsygankova S.V., Slobodova N.V., Gruzdeva N.M., Rastorguev S.M., Spasskaya N.N., Maschenko E.N. The complete mitochondrial genome of the extinct Pleistocene horse (*Equus cf. lenensis*) from Kotelny Island (New Siberian Islands, Russia) and its phylogenetic assessment // Mitochondrial DNA Part B. 2020. V. 5. № 1. P. 243–245. DOI: 10.1080/23802359.2019.1699877

Orlando L., Mashkour M., Burke A., Douady C.J., Eisenmann V. & Haenni C. Geographic distribution of an extinct equid (*Equus hydruntinus*: Mammalia, Equidae) revealed by morphological and genetical analyses of fossils // Mol. Ecol. 2006. V. 15. № 8. P. 2083–93. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02922.x

Orlando L., Metcalf J.L., Alberdi M.T., Telles-Antune M., Bonjean D., Otte M., Martin F., Eisenmann V., Mashkour M., Morello F., Prado J.L., Salas-Gismondi R., Shockey B.J., Wrinn P.J., Vasil'ev S.K., Ovodov N.D., Cherry M.I., Hopwood B., Male D., Austin J.J., Hanni C., Cooper A. Revising the recent evolutionary history of equids using ancient DNA // Proc. Natl. Acad. Sci. 2009. V. 106. № 51. P. 21754–21759. DOI: 10.1073/pnas.0903672106

Outram A.K., Stear N.A., Bendrey R., Olsen S., Kasparov A., Zaibert V., Thorpe N., Evershed R.P. The Earliest Horse Harnessing and Milking // Science. 2009. V. 323. № 5919. P. 1332–1335. DOI: 10.1126/science.1168594

Plasteeva N.A. *Equus* (*Sussemionus*) *ovodovi* Eisenmann et Vasiliev, 2011 from the Late Pleistocene of Western Siberia // Russ. J. Theriol. 2015. V. 14. P. 187–200.

Price S.A., Bininda-Emonds O.R.P. A comprehensive phylogeny of extant horses, rhinos and tapirs (*Perissodactyla*) through data combination // Zoosystematics Evol. 2009. V. 85. № 2. P. 277–292. DOI: 10.1002/zoos.200900005

Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. № 12. P. 1572–1574. DOI: 10.1093/bioinformatics/btg180

Sanderson C., Radley K., Mayton L. Ethylenediaminetetraacetic Acid in Ammonium Hydroxide for Reducing Decalcification Time // Biotech. Histochem. 1995. V. 70. № 1. P. 12–18. DOI: 10.3109/10520299509108310

Sarkissian C.D., Ermini L., Schubert M., Yang M.A., Librado P., Fumagalli M., Jónsson H., Bar-Gal G.K., Albrechtsen A., Vieira F.G., Petersen B., Ginolhac A., Seguin-Orlando A., Magnussen K., Fages A., Gamba C., Lorente-Galdos B., Polani S., Steiner C., Neuditschko M., Jagannathan V., Feh C., Greenblatt C.L., Ludwig A., Abramson N.I., Zimmermann W., Schafberg R., Tikhonov A., Sicheritz-Ponten T., Willerslev E., Marques-Bonet T., Ryder O.A., McCue M., Rieder S., Leeb T., Slatkin M., Orlando L. Evolutionary Genomics and Conservation of the Endangered Przewalski's Horse // Curr. Biol. 2015. V. 25. № 19. P. 2577–2583. DOI: 10.1016/j.cub.2015.08.032

Schubert M., Ermini L., Sarkissian C.D., Jónsson H., Ginolhac A., Schaefer R., Martin M.D., Fernández R., Kircher M., McCue M., Willerslev E., Orlando L. Characterization of ancient and modern genomes by SNP detection and phylogenomic and metagenomic analysis using PALEOMIX // Nat. Protoc. 2014. V. 9. № 5. P. 1056–1082. DOI: 10.1038/nprot.2014.063

Schubert M., Lindgreen S., Orlando L. AdapterRemoval v2: rapid adapter trimming, identification, and read merging // BMC Res. Notes. 2016. V. 9. № 1. P. 88. DOI: 10.1186/s13104-016-1900-2

Schubert M., Seguin-Orlando A., Ginolhac A., Petersen L., Fumagalli M., Albrechtsen A., Petersen B., Korneliusen T.S., Vilstrup J.T., Lear T., Myka J.L., Lundquist J., Miller D.C., Alfarhan A.H., Alquraishi S.A., Al-Rasheid K.A.S., Stagegaard J., Strauss G., Bertelsen M.F., Sicheritz-Ponten T., Antczak D.F., Bailey E., Nielsen R., Willerslev E., Orlando L. Speciation with gene flow in equids despite extensive chromosomal plasticity // Proc. Natl. Acad. Sci. 2014. V. 111. № 52. P. 18655–18660. DOI: 10.1073/pnas.1412627111

Steiner C.C., Mittelberg A., Tursi R., Ryder O.A. Molecular phylogeny of extant equids and effects of ancestral polymorphism in resolving species-level phylogenies // Mol. Phylogenet. Evol. 2012. V. 65. № 2. P. 573–581. DOI: 10.1016/j.ympev.2012.07.010

Steiner C.C., Ryder O.A. Molecular phylogeny and evolution of the *Perissodactyla* // Zool. J. Linn. Soc. 2011. V. 163. № 4. P. 1289–1303. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2011.00752.x

Weinstock J., Willerslev E., Sher A., Tong W., Ho S.Y.W., Rubenstein D., Storer J., Burns J., Martin L., Bravi C., Prieto A., Froese D., Scott E., Xulong L., Cooper A. Evolution, Systematics, and Phylogeography of Pleistocene Horses in the New World: A Molecular Perspective // *PLoS Biol.* 2005. V. 3. № 8. P. e241. 10.1371/journal.pbio.0030241

Yang D.Y., Eng B., Waye J.S., Dudar J.C., Saunders S.R. Improved DNA extraction from ancient bones using silica-based spin columns // *Am. J. Phys. Anthropol.* 1998. V. 105. № 4. P. 539–543. 10.1002/(SICI)1096-8644(199804)105:4<539::AID-AJPA10>3.0.CO;2-1

Yuan J.-X., Hou X.-D., Barlow A., Preick M., Taron U.H., Alberti F., Basler N., Deng T., Lai X.-L., Hofreiter M., Sheng G.-L. Molecular identification of late and terminal Pleistocene *Equus ovodovi* from northeastern China // *PLoS One.* 2019. V. 14. № 5. P. e0216883. 10.1371/journal.pone.0216883

Yuan J.-X., Sheng G., Preick M., Sun B., Hou X., Chen S., Taron U.H., Barlow A., Wang L., Hu J., Deng T., Lai X., Hofreiter M. Mitochondrial genomes of Late Pleistocene caballine horses from China belong to a separate clade // *Quat. Sci. Rev.* 2020. V. 250. P. 106691. 10.1016/j.quascirev.2020.106691

Информация об авторах:

Куслий Мария Александровна, научный сотрудник, кандидат биологических наук, Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); kusliya.maria@mcb.nsc.ru

Маликов Дмитрий Геннадьевич, старший научный сотрудник, кандидат геолого-минералогических наук, Институт геологии и минералогии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); dgmalikov@igm.nsc.ru

Аськеев Игорь Васильевич, старший научный сотрудник, кандидат биологических наук, доцент, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ (г. Казань, Россия); archaeozoologist@yandex.ru

Клементьев Алексей Михайлович, научный сотрудник, кандидат географических наук, Институт земной коры СО РАН (г. Иркутск, Россия); klem-al@yandex.ru

Воробьева Надежда Валентиновна, старший научный сотрудник, кандидат биологических наук, Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); vorn@mcb.nsc.ru

Графодатский Александр Сергеевич, заведующий лабораторией, доктор биологических наук, профессор, Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); graf@mcb.nsc.ru

Молодцева Анна Сергеевна, научный сотрудник, кандидат биологических наук, Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, Национальный центр научных исследований – Институт археологии и этнографии СО РАН (международная лаборатория «Археозоология в Сибири и Центральной Азии» ZooSCAN, IRL 2013) (г. Новосибирск, Россия); rada@mcb.nsc.ru

REFERENCES

Akimova, E. V., Anoikin, A. A., Vasiliev, S. K., Galukhin, L. I., Drozdov, N. I., Dudko, A. A., Zolnikov, I. D., Klemetyev, A. M., Lysenko, D. N., Razguldeeva, I. I., Slavitsky, V. S., Stasyuk, I. V., Tomilova, E. A., Kharevich, V. M., Taybankov, A. A. 2021. *Pozdnepleisticheskaya stoyanka Afontova Gora II: itogi mul'tidistsiplinarnykh issledovaniy 2014 goda (Late Paleolithic campsite of Afontova Gora II: results of multidisciplinary research in 2014)*. Novosibirsk: Institute of Archaeology and Ethnography of the Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (in Russian).

Kosintsev, P. A., Plasteeva, N. A. 2009. In *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta (Bulletin of the Orenburg State University)* (6), 161–163 (in Russian).

Kosintsev, P. A., Plasteeva, N. A., Vasiliev, S. K. 2013. In *Zoologichesky zhurnal (Russian Journal of Zoology)* 9 (92), 1107–1116. 10.7868/S0044513413090092 (in Russian).

Kuzmina, I. E. 1993. In Zaibert, V. F. (ed.). *Problemy rekonstruktsii khozyaystva i tekhnologiy po dannym arkheologii (Issues of reconstruction of the economy and technologies according to archaeology data)*. Petropavlovsk: Department of Archaeology of Northern Kazakhstan of the Institute of Archaeology of the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan, 178–188 (in Russian).

Kuzmina, I. E. 1997. *Loshadi Severnoy Evrazii ot pliocena do sovremennosti (Horses of North Eurasia from the Pliocene till the present time)*. Saint Petersburg: Zoological Institute, RAS (in Russian).

Kusliy, M. A. 2022. *Geneticheskoe raznoobrazie drevnykh i sovremennykh loshadey Altaya i sopredel'nykh territoriy (Genetic diversity of ancient and modern horses of Altai and adjacent territories)*. Thesis of Diss. of Doctor of Biological Sciences. Novosibirsk (in Russian).

Malikov, D. G., Svyatko, S. V., Pyrayev, A. N., Kolobova, K. A., Ovchinnikov, I. Yu., Malikova, E. L. 2023. In *Zoologicheskyy zhurnal (Russian Journal of Zoology)* 8 (102), 924–938 DOI: 10.31857/S004451342308007X (in Russian).

Plasteeva, N. A. 2016. In Antonov, E. V. et al. (eds.). *Ekologiya: fakty, gipotezy, modeli (Ecology: facts, hypotheses, models)*. Ekaterinburg: “Goshchitsky” Publ., 76–83 (in Russian).

Plasteeva, N. A., Vasiliev, S. K., Klementyev, A. M., Kosintsev, P. A. 2019. In *Zoologicheskyy zhurnal (Russian Journal of Zoology)* 10 (98), 1156–1167 DOI: 10.1134/S0044513419100106 (in Russian).

Titov, V. V. 2006. In Rozanov, A. Yu., Lopatin, A. V., Parkhaev, P. Yu. (eds.). *Sovremennaya paleontologiya: klassicheskie i noveyshie metody (Modern paleontology: classical and new methods)*. Moscow: Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences (in Russian).

Achilli, A., Olivieri, A., Soares, P., Lancioni, H., Kashani, B. H., Perego, U. A., Nergadze, S. G., Carossa, V., Santagostino, M., Capomaccio, S., Felicetti, M., Al-Achkar, W., Penedo, M.C.T., Verini-Supplizi, A., Houshmand, M., Woodward, S. R., Semino, O., Silvestrelli, M., Giulotto, E., Pereira, L., Bandelt, H.-J., Torroni, A. 2012. In *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109 (7), 2449–2454. DOI: 10.1073/pnas.1111637109

Benecke, N., den Driesch, A. Von. 2003. In Midgley, M. S. (ed.). *Late prehistoric exploitation of the Eurasian steppe*. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, 69–82.

Boeskorov, G. G., Potapova, O. R., Protopopov, A. V., Plotnikov, V. V., Maschenko, E. N., Shchelchkova, M. V., Petrova, E. A., Kowalczyk, R., van der Plicht, J., Tikhonov, A. N. 2018. In *Mammal Res.* 63 (3), 307–314. DOI: 10.1007/s13364-018-0362-4.

Boeskorov, G. G., Potapova, O. R., Mashchenko, E. N., Protopopov, A. V., Kuznetsova, T. V., Agenbroad, L. & Tikhonov, A. N. 2014. In *Integr. Zool.* 9 (4), 471–80. DOI: 10.1111/1749-4877.12079.

Côté, O., Viel, L., Bienzle, D. 2013. In *Mol. Phylogenet. Evol.* 69 (3), 430–436. DOI: 10.1016/j.ympev.2013.08.012.

Druzhkova, A. S., Makunin, A. I., Vorobieva, N. V., Vasiliev, S. K., Ovodov, N. D., Shunkov, M. V., Trifonov, V. A., Graphodatsky, A. S. 2017. In *Mitochondrial DNA Part B* 2 (1), 79–81. DOI: 10.1080/23802359.2017.1285209

Eisenmann, V., Vasiliev, S. 2011. In *Geodiversitas* 33 (3), 519–530. DOI: 10.5252/g2011n3a5.

Mashkour, M. (ed.). 2002. *Equids in Time and Space: papers in honour of Vera Eisenmann (Proceedings of the 9th ICAZ Conference, Durham, 2002)*. Oxford: Oxbow Books.

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., de los Ángeles de Chorro y de Villa-Ceballos, M., 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., Granada, 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., Mochalov, O., Mohaseb, F. A., Morales, A., Nieto-Espinete, A., Nistelberger, H., Onar, V., Pálsdóttir, A. H., Pitulko, V., Pitskhelauri, K., Pruvost, M., Rajic Sikanjic, 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. 2019. In *Cell* 177 (6), 1419–1435.e31. DOI: 10.1016/j.cell.2019.03.049.

Gaunitz, C., Fages, A., Hanghøj, K., Albrechtsen, A., Khan, N., Schubert, M., Seguin-Orlando, A., Owens, I. J., Felkel, S., Bignon-Lau, O., de Barros Damgaard, P., Mittnik, A., Mohaseb, A. F., Davoudi, H., Alquraishi, S., Alfarhan, A. H., Al-Rasheid, K. A., S., Crubézy, E., Benecke, N., Olsen, S., Brown, D., Anthony, D., Massy, K., Pitulko, V., Kasparov, A., Brem, G., Hofreiter, M., Mukhtarova, G., Baimukhanov, N., Lõugas, L., Onar, V., Stockhammer, P. W., Krause, J., Boldgiv, B., Undrakhbold, S., Erdenebaatar, D., Lepetz, S., Mashkour, M., Ludwig, A., Wallner, B., Merz, V., Merz, I., Zaibert, V., Willerslev, E., Librado, P., Outram, A. K., Orlando, L. 2018. In *Science* 360 (6384), 111–114. DOI: 10.1126/science.aao3297 (in English).

George, J. M., Ryder, O. A. 1986. In *Mol. Biol. Evol.* 3 (6), 535–546. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040414.

Ginolhac, A., Zhang, G., Froese, D., Albrechtsen, A., Stiller, M., Schubert, M., Cappellini, E., Petersen, B., Moltke, I., Johnson, P. L. F., Fumagalli, M., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Korneliussen, T., Malaspinas, A.-S., Vogt, J., Szklarczyk, D., Kelstrup, C. D., Vinther, J., Dolocan, A., Stenderup, J., Velazquez, A. M. V., Cahill, J., Rasmussen, M., Wang, X., Min, J., Zazula, G.D., Seguin-Orlando, A., Mortensen, C., Magnussen, K., Thompson, J. F., Weinstock, J., Gregersen, K., Røed, K. H., Eisenmann, V., Rubin, C. J., Miller, D. C., Antczak, D. F., Bertelsen, M. F., Brunak, S., Al-Rasheid, K. A. S., Ryder, O., Andersson, L., Mundy, J., Krogh, A., Gilbert, M. T. P., Kjær, K., Sicheritz-Ponten, T., Jensen, L. J., Olsen, J. V., Hofreiter, M., Nielsen, R., Shapiro, B., Wang, J., Willerslev, E. 2013. In *Nature* 499 (7456), 74–78. DOI: 10.1038/nature12323.

Jónsson, H., Ginolhac, A., Schubert, M., Johnson, P. L., & Orlando, L. 2013. In *Bioinformatics* 29 (13), 1682–1684. DOI: 10.1093/bioinformatics/btt193.

Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. & Guindon, S. 2012. In *Mol. Biol. Evol.* 29 (6), 1695–1701. DOI: 10.1093/molbev/mss020.

Leonard, J. A., Rohland, N., Glaberman, S., Fleischer, R. C., Caccione, A. & Hofreiter, M. 2005. In *Biol. Lett.* 1 (3), 291–295. DOI: 10.1098/rsbl.2005.0323.

Li, H., Durbin, R. 2009. In *Bioinformatics* 25 (14), 1754–1760. DOI: 10.1093/bioinformatics/btp324.

Librado, P., Khan, N., Fages, A., Kusliy, M. A., Suchan, T., Tonasso-Calvière, L., Schiavinato, S., Alioglu, D., Fromentier, A., Perdereau, A., Aury, J.-M., Gaunitz, C., Chauvey, L., Seguin-Orlando, A., Der Sarkissian, C., Southon, J., Shapiro, B., Tishkin, A. A., Kovalev, A. A., Alquraishi, S., Alfarhan, A. H., Al-Rasheid, K. A. S., Seregély, T., Klassen, L., Iversen, R., Bignon-Lau, O., Bodu, P., Olive, M., Castel, J.-C., Boudadi-Maligne, M., Alvarez, N., Germonpré, M., Moskal-del Hoyo, M., Wilczyński, J., Pospuła, S., Lasota-Kuś, A., Tunia, K., Nowak, M., Rannamäe, E., Saarma, U., Boeskorov, G., Lõugas, L., Kysely, R., Peške, L., Bălăşescu, A., Dumitrascu, V., Dobrescu, R., Gerber, D., Kiss, V., Szécsényi-Nagy, A., Mende, B. G., Gallina, Z., Somogyi, K., Kulcsár, G., Gál, E., Bendrey, R., Allentoft, M. E., Sirbu, G., Dergachev, V., Shephard, H., Tomadini, N., Grouard, S., Kasparov, A., Basilyan, A. E., Anisimov, M. A., Nikolskiy, P. A., Pavlova, E. Y., Pitulko, V., Brem, G., Wallner, B., Schwall, C., Keller, M., Kitagawa, K., Bessudnov, A. N., Bessudnov, A. A., Taylor, W., Magail, J., Gantulga, J.-O., Bayarsaikhan, J., Erdenebaatar, D., Tabaldiev, K., Mijiddorj, E., Boldgiv, B., Tsagaan, T., Pruvost, M., Olsen, S., Makarewicz, C. A., Valenzuela Lamas, S., Albizuri Canadell, S., Nieto Espinet, A., Iborra, M.P., Lira Garrido, J., Rodríguez González, E., Celestino, S., Olària, C., Arsuaga, J.L., Kotova, N., Pryor, A., Crabtree, P., Zhumatayev, R., Toleubaev, A., Morgunova, N. L., Kuznetsova, T., Lordkipanize, D., Marzullo, M., Prato, O., Bagnasco Gianni, G., Tecchiati, U., Clavel, B., Lepetz, S., Davoudi, H., Mashkour, M., Berezina, N. Y., Stockhammer, P. W., Krause, J., Haak, W., Morales-Muñiz, A., Benecke, N., Hofreiter, M., Ludwig, A., Graphodatsky, A. S., Peters, J., Kiryushin, K. Y., Iderkhangai, T.-O., Bokovenko, N. A., Vasiliev, S. K., Seregin, N. N., Chugunov, K., V. Plasteeva, N. A., Baryshnikov, G. F., Petrova, E., Sablin, M., Ananyevskaya, E., Logvin, A., Shevnina, I., Logvin, V., Kalieva, S., Loman, V., Kukushkin, I., Merz, I., Merz, V., Sakenov, S., Varfolomeyev, V., Usmanova, E., Zaibert, V., Arbuckle, B., Belinskiy, A. B., Kalmykov, A., Reinhold, S., Hansen, S., Yudin, A. I., Vybornov, A. A., Epimakhov, A., Berezina, N. S., Roslyakova, N., Kosintsev, P. A., Kuznetsov, P. F., Anthony, D., Kroonen, G. J., Kristiansen, K., Wincker, P., Outram, A., Orlando, L. 2021. In *Nature* 598 (7882), 634–640. DOI: 10.1038/s41586-021-04018-9.

Maricic, T., Whitten, M., Pääbo, S. 2010. In *PLoS One* 5 (11), e14004. DOI: 10.1371/journal.pone.0014004.

McCue, M. E., Bannasch, D. L., Petersen, J. L., Gurr, J., Bailey, E., Binns, M. M., Distl, O., Guérin, G., Hasegawa, T., Hill, E. W., Leeb, T., Lindgren, G., Penedo, M. C. T., Røed, K. H., Ryder, O. A., Swinburne, J. E., Tozaki, T., Valberg, S. J., Vaudin, M., Lindblad-Toh, K., Wade, C. M., Mickelson, J. R. 2012. In *PLoS Genet.* 8 (1), e1002451. DOI:10.1371/journal.pgen.1002451.

Nedoluzhko, A. V., Sharko, F. S., Boulygina, E. S., Tsygankova, S. V., Slobodova, N. V., Gruzdeva, N. M., Rastorguev, S. M., Spasskaya, N. N., Maschenko, E. N. 2020. In *Mitochondrial DNA Part B* 5 (1), 243–245. DOI: 10.1080/23802359.2019.1699877.

Orlando, L., Mashkour, M., Burke, A., Douady, C. J., Eisenmann, V. & Haenni, C. 2006. In *Mol. Ecol.* 15 (8), 2083–93. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02922.x.

Orlando, L., Metcalf, J. L., Alberdi, M. T., Telles-Antune, M., Bonjean, D., Otte, M., Martin, F., Eisenmann, V., Mashkour, M., Morello, F., Prado, J. L., Salas-Gismondí, R., Shockey, B.J., Wrinn, P. J., Vasiliev, S. K., Ovodov, N. D., Cherry, M. I., Hopwood, B., Male, D., Austin, J. J., Hanni, C., Cooper, A. 2009. In *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106 (51), 21754–21759. DOI: 10.1073/pnas.0903672106.

Outram, A. K., Stear, N. A., Bendrey, R., Olsen, S., Kasparov, A., Zaibert, V., Thorpe, N., Evershed, R. P. 2009. In *Science* 323 (5919), 1332–1335. DOI: 10.1126/science.1168594.

Plasteeva, N. A. 2015. In *Russ. J. Theriol.* (14), 187–200.

Price, S.A., Bininda-Emonds, O. R. P. 2009. In *Zoosystematics Evol.* 85 (2), 277–292. DOI: 10.1002/zoos.200900005.

Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P. 2003. In *Bioinformatics* 19 (12), 1572–1574. DOI: 10.1093/bioinformatics/btg180 (in English).

Sanderson, C., Radley, K., Mayton, L. 1995. In *Biotech. Histochem.* 70 (1), 12–18. DOI: 10.3109/10520299509108310 (in English).

Sarkissian, C. D., Ermini, L., Schubert, M., Yang, M. A., Librado, P., Fumagalli, M., Jónsson, H., Bar-Gal, G. K., Albrechtsen, A., Vieira, F. G., Petersen, B., Ginolhac, A., Seguin-Orlando, A., Magnussen, K., Fages, A., Gamba, C., Lorente-Galdos, B., Polani, S., Steiner, C., Neuditschko, M., Jagannathan, V., Feh, C., Greenblatt, C. L., Ludwig, A., Abramson, N. I., Zimmermann, W., Schafberg, R., Tikhonov, A., Sicheritz-Ponten, T., Willerslev, E., Marques-Bonet, T., Ryder, O. A., McCue, M., Rieder, S., Leeb, T., Slatkin, M., Orlando, L. 2015. In *Curr. Biol.* 25 (19), 2577–2583. DOI: 10.1016/j.cub.2015.08.032.

Schubert, M., Ermini, L., Sarkissian, C. D., Jónsson, H., Ginolhac, A., Schaefer, R., Martin, M. D., Fernández, R., Kircher, M., McCue, M., Willerslev, E., Orlando, L. 2014. In *Nat. Protoc.* 9 (5), 1056–1082. DOI: 10.1038/nprot.2014.063.

Schubert, M., Lindgreen, S., Orlando, L. 2016. In *BMC Res. Notes.* 9 (1), 88. DOI: 10.1186/s13104-016-1900-2.

Schubert, M., Seguin-Orlando, A., Ginolhac, A., Petersen, L., Fumagalli, M., Albrechtsen, A., Petersen, B., Korneliusen, T. S., Vilstrup, J. T., Lear, T., Myka, J. L., Lundquist, J., Miller, D. C., Alfarhan, A. H., Alqurashi, S. A., Al-Rasheid, K. A., S., Stagegaard, J., Strauss, G., Bertelsen, M. F., Sicheritz-Ponten, T., Antczak, D. F., Bailey, E., Nielsen, R., Willerslev, E., Orlando, L. 2014. In *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111 (52), 18655–18660. DOI: 10.1073/pnas.1412627111.

Steiner, C. C., Mittelberg, A., Tursi, R., Ryder, O. A. 2012. In *Mol. Phylogenet. Evol.* 65 (2), 573–581. DOI: 10.1016/j.ympev.2012.07.010.

Steiner, C. C., Ryder, O. A. 2011. In *Zool. J. Linn. Soc.* 163 (4), 1289–1303. DOI:10.1111/j.1096-3642.2011.00752.x.

Weinstock, J., Willerslev, E., Sher, A., Tong, W., Ho, S.Y.W, Rubenstein, D., Storer, J., Burns, J., Martin, L., Bravi, C., Prieto, A., Froese, D., Scott, E., Xulong, L., Cooper, A. 2005. In *PLoS Biol.* 3 (8), e241. 10.1371/journal.pbio.0030241.

Yang, D. Y., Eng, B., Wayne, J. S., Dudar, J. C., Saunders, S. R. 1998. In *Am. J. Phys. Anthropol.* 105 (4), 539–543. 10.1002/(SICI)1096-8644(199804)105:4<539::AID-AJPA10>3.0.CO;2-1.

Yuan, J.-X., Hou, X.-D., Barlow, A., Preick, M., Taron, U. H., Alberti, F., Basler, N., Deng, T., Lai, X.-L., Hofreiter, M., Sheng, G.-L. 2019. In *PLoS One.* 14 (5), e0216883. 10.1371/journal.pone.0216883.

Yuan, J.-X., Sheng, G., Preick, M., Sun, B., Hou, X., Chen, S., Taron, U. H., Barlow, A., Wang, L., Hu, J., Deng, T., Lai, X., Hofreiter, M. 2020. In *Quat. Sci. Rev.* V. 250. P. 106691. 10.1016/j.quascirev.2020.106691.

About the Authors:

Kusliy Maria A. Candidate of Biological Sciences, Institute of Molecular and Cellular Biology SB RAS. Acad. Lavrentiev Ave., 8/2, Novosibirsk, 630090, Russian Federation; kusliy.maria@mcb.nsc.ru

Malikov Dmitry G., Candidate of Geological and Mineralogical Sciences, Institute of Geology and Mineralogy SB RAS. Acad. Koptyuga, 3, Novosibirsk, 630090, Russian Federation; dgmalikov@igm.nsc.ru

Askeyev Igor V., Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Institute of Problems in Ecology and Mineral Wealth, Tatarstan Academy of Sciences, Daurskaya St., 28, Kazan, 420087, Republic of Tatarstan, Russian Federation; archaeozoologist@yandex.ru

Klementyev Alexey M., Candidate of Geographical Sciences, Institute of the Earth's Crust SB RAS. Lermontov, str., 128, Irkutsk, 664033, Russian Federation; klem-al@yandex.ru

Vorobieva Nadezhda V., Candidate of Biological Sciences, Institute of Molecular and Cellular Biology SB RAS Acad. Lavrentiev Ave., 8/2, Novosibirsk, 630090, Russian Federation; vorn@mcb.nsc.ru

Graphodatsky Alexander S., Doctor of Biological Sciences, Professor, Institute of Molecular and Cellular Biology SB RAS. Acad. Lavrentiev Ave., 8/2, Novosibirsk, 630090, Russian Federation; graf@mcb.nsc.ru

Molodtseva Anna S., Candidate of Biological Sciences, Institute of Molecular and Cellular Biology SB RAS. Acad. Lavrentiev Ave., 8/2, Novosibirsk, 630090, Russian Federation; Institute of Archaeology and Ethnography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, “ArchaeoZOOlogy in Siberia and Central Asia” ZooSCAn International Research Laboratory, IRL 2013, Pr. Acad Lavrentiev., str., 17, Novosibirsk, 630090, Russian Federation; rada@mcb.nsc.ru



Статья поступила в журнал 01.12.2023 г.
Статья принята к публикации 01.02.2024 г.
Авторы внесли равноценный вклад в работу.