

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
ТЮМЕНСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СО РАН
РОССИЙСКИЙ ФОНД ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

ЭКОЛОГИЯ ДРЕВНИХ И ТРАДИЦИОННЫХ ОБЩЕСТВ

МАТЕРИАЛЫ
VI МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ

ВЫПУСК 6

Тюмень, 2–6 ноября 2020 г.



Тюмень
ТюмНЦ СО РАН
2020

Археозоологические материалы из поселения Абылай позволили впервые оценить и охарактеризовать роль лошади в хозяйстве населения раннего железного века степной зоны Азии. Это пока единичные данные и результаты исследования новых поселений, возможно, дополнят и уточнят полученную картину.

Список литературы

Акишев К.А. К проблеме происхождения номадизма в аридной зоне древнего Казахстана // Поиски и раскопки в Казахстане. Алма-Ата, 1972. С. 31–46.

Бейсенов А.З. Тасмолинская культура Сарыарки // Казахстан в сакскую эпоху. Алматы, 2017. С. 59–100.

Бейсенов А.З., Гимранов Д.О., Ахияров И.К., Дуйсенбай Д.Б. Поселение сакского времени Абылай в Центральном Казахстане // Теория и практика археологических исследований. 2018. № 2. С. 157–178.

Косинцев П.А. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С. 32–51.

Benecke N. Iron Age economy of the Inner Asian steppe. A bioarchaeological perspective from the Talgar Region in the Ili River Valley (Southeastern Kazakhstan) // Eurasia Antiqua. 2003. № 9. P. 63–84.

**М.А. Куслий^{1,2,3}, А.А. Тишкин², Н. Хан¹, Л. Тонассо-Кальвьер¹, С. Скъявинатто¹,
С. Лю¹, А. Фаж¹, С. Вагнер¹, А.Ю. Березин⁴, Н.С. Березина⁴, Н.А. Боковенко⁵,
С.К. Васильев⁶, М.Ш. Галимова⁷, С.П. Грушин², П.К. Дашковский²,
Т.-О. Идэрхангай⁸, К.Ю. Кирюшин², А.А. Ковалев⁹, П.А. Косинцев¹⁰, С.С. Миняев⁵,
В.И. Молодин⁶, Л.Н. Мыльникова⁶, Д.А. Ненахов⁶, Н.А. Пластеева^{2,10},
Н.Н. Серегин², Н.К. Стефанова¹¹, М.П. Тиунов¹², Т.Г. Филимонова¹³, К.В. Чугунов¹⁴,
Д. Эрдэнэбаатар⁸, А.С. Графодатский³, Л. Орландо¹**

¹Университет Тулузы III, Тулуза, Франция

²Алтайский государственный университет, Барнаул

³Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, Новосибирск

⁴Чувашский государственный институт гуманитарных наук, Чебоксары

⁵Институт истории материальной культуры РАН, Санкт-Петербург

⁶Институт археологии и этнографии СО РАН, Новосибирск

⁷Институт археологии им. А.Х. Халикова АН РТ, Казань

⁸Улаанбаатарский государственный университет, Улаанбаатар, Монголия

⁹Институт археологии РАН, Москва

¹⁰Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

¹¹Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина, Екатеринбург

¹²ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток

¹³Институт истории, археологии и этнографии им. А. Дониша, Душанбе, Таджикистан

¹⁴Государственный Эрмитаж, Санкт-Петербург

kusliy.maria@mcb.nsc.ru, tishkin210@mail.ru, naveedkhan@snm.ku.dk, laure.calviere-tonasso@univ-tlse3.fr, stephanie.schiavinato@univ-tlse3.fr, lxx_caas@163.com, antoine.a.fages@gmail.com, stefwag2002@gmail.com, terra3@inbox.ru, nibo25@yandex.ru, SVasiliev@archaeology.nsc.ru, mgalimova@yandex.ru, gsp142@mail.ru, dashkovskiy@fjn.asu.ru, iderkhangai83@gmail.com, kirill-kirushin@mail.ru, chemurchek@mail.ru, kpa@jpaе.uran.ru, ssmm@yandex.ru, molodin@archaeology.nsc.ru, L.Mylnikova@yandex.ru, nenaxoffsurgut@mail.ru, natalya-plasteeva@yandex.ru, nikolay-seregin@mail.ru, support@urfu.ru, tiunov@biosoil.ru, tatjanafilimonova@mail.ru, chugunovk@mail.ru, ediimaajav@gmail.com, graf@mcb.nsc.ru, orlando.ludovic@gmail.com

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ДРЕВНЕЙ ДНК 170 ОСТЕОЛОГИЧЕСКИХ ОБРАЗЦОВ ОТ ЛОШАДЕЙ, ОБИТАВШИХ В АЗИИ PRELIMINARY ANCIENT DNA ANALYSIS OF 170 HORSE OSTEOLOGICAL REMAINS FROM ASIA

**М.А. Kusliy^{1,2,3}, А.А. Tishkin², N. Khan¹, L. Tonasso-Calvière¹, S. Schiavinato¹, X.
Liu¹, A. Fages¹, S. Wagner¹, A.Y. Berezin⁴, N.S. Berezina⁴, N.A. Bokovenko⁵,
S.K. Vasiliev⁶, M.S. Galimova⁷, S.P. Grushin², P.K. Dashkovskiy², T.-O. Iderkhangai⁸,
K.Y. Kiryushin², A.A. Kovalev⁹, P.A. Kosintsev¹⁰, S.S. Minyaev⁵, V.I. Molodin⁶,
L.N. Mylnikova⁶, D.A. Nenakhov⁶, N.A. Plasteeva^{2,10}, N.N. Seregin², N.K. Stefanova¹¹,
M.P. Tiunov¹², T.G. Filimonova¹³, K.V. Chugunov¹⁴, D. Erdenebaatar⁸,
A.S. Graphodatsky³, L. Orlando¹**

¹University of Toulouse III, Toulouse, France;

²Altai State University, Barnaul

³Institute of molecular and cellular biology SB RAS, Novosibirsk

⁴Chuvash State Institute of Humanities, Cheboksary

⁵Institute of History of Material Culture RAS, St. Petersburg

⁶Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS, Novosibirsk

⁷Institute of Archaeology named after A.Kh. Khalikov of Tatarstan Academy of Sciences, Kazan

⁸Ulaanbaatar State University, Ulaanbaatar, Mongolia

⁹Institute of Archaeology RAS, Moscow

¹⁰Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Yekaterinburg

¹¹Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg

¹²FSC of the East Asia Terrestrial Biodiversity EB RAS, Vladivostok

¹³A. Donish Institute of History, Archeology and Ethnography, Dushanbe, Republic of Tajikistan;

¹⁴State Hermitage Museum, St. Petersburg

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты №19-59-15001 и №18-04-00327) и РНФ (проекты №16-18-10033 и №20-18-00111), а также при финансовой поддержке Initiative d'Excellence Chaires d'attractivité, Университет Тулузы III (OURASI), в ходе реализации исследовательских проектов Villum Fonden miGENEPI и CNRS PRC; тема получила финансирование от Европейского исследовательского совета (the European Research Council (ERC)) в рамках исследовательской и инновационной программы Horizon 2020 Европейского Союза (грантовое соглашение 681605) и выполняется the ERC PEGASUS consortium.

*The abundance of horse osteological assemblages in the Russian and Mongolian steppes opens for large-scale ancient DNA investigations, in a manner that is reminiscent of recent work in ancient human genomics. We screened the endogenous DNA content of a total of 170 skeletal remains from 34 locations and identified a significant number of archaeological sites with exceptional post-mortem DNA preservation levels. Animal sex-ratios were generally found to be unbalanced, most often, but not exclusively, in favour of males. Preliminary analyses of genome-wide patterns of DNA variation in five specimens suggests a lack of geographical and/or temporal differentiation amongst the domestic horses investigated. Further DNA sequencing is, however, required to test whether this pertains to the limited amount of genetic data currently available. Metagenomic sequencing data from a limited number of specimens were tentatively assigned to known horse parasites and/or pathogens. The bacterium *Erysipelothrix rhusiopathie*, which was previously identified in a sample of Przewalski's horse that died in Halle (Germany) at the beginning of the 20th century, was found in investigated ancient horse from the site Monstoy-Nuga (Mongolia). The presence of bacterial pathogen of animals and, occasionally, humans, *Staphylococcus lentus* was detected in the horse population of the site Zoolongiyin am (Mongolia). In the last site and in the site Shohidon (Tajikistan) there were horses infected with the protozoa *Eimeria tenella*. The obtained results are paving the way for a future characterization of ancient horse diseases and epidemics.*

В течение последних лет при помощи анализа древней ДНК произошло переосмысление процесса одомашнивания лошадей с самых ранних этапов и до современности [Orlando, 2020]. Такие исследования показали, что происхождение генетического состава многих популяций остается еще до конца невыясненным. При этом было выявлено неожиданное разнообразие генетических линий лошадей в начальный период одомашнивания [Schubert et al., 2014a; Librado et al., 2015; Librado et al., 2017; Gaunitz et al., 2018; Fages et al., 2019]. Несмотря на то, что уже получено около 200 полных геномов разных лошадей, имеющих данные пока недостаточно для решения ряда научных проблем, так как результаты часто ограничены количеством особей и числом археологических памятников, охватом регионов и/или хронологическими рамками. Такая ситуация, например, актуальна для изучения лошадей пазырыкской культуры раннего железного века. Только для коней из одного археологического комплекса было проведено глубокое геномное исследование (памятник Берель, Восточный Казахстан) [Librado et al., 2017]. Однако количество костных и других останков лошадей, найденных в курганах Алтая скифо-сакского времени [Тишкин, Дашковский, 2003, с. 144–150], является существенным и заслуживает целенаправленных молекулярно-генетических анализов. Чтобы лучше охарактеризовать генети-

ческий состав популяций пазырыкских лошадей, реконструировать возможные эволюционные корни у таких же животных предшествующих периодов, а также определить их возможное наследие после раннего железного века, была собрана обширная коллекция костных остатков от скелетов лошадей из России, Монголии, Китая и Таджикистана. Эти данные в общем виде представлены на рис. 1, там же указано соотношение выявленных полов¹. Хронология комплекса Зоологичнама на данном этапе требует уточнения с помощью радиоуглеродного анализа, поэтому пока конкретные цифры не отмечены, а дается такое обозначение: XX-XX_СЕ. По ряду памятников имеются результаты радиоуглеродного датирования (см., например, [Molodin et al., 2016]). Такая работа будет реализована практически по всем перспективным образцам. Задача данной публикации заключается в том, чтобы продемонстрировать основные направления намеченной и выполняемой программы исследований.

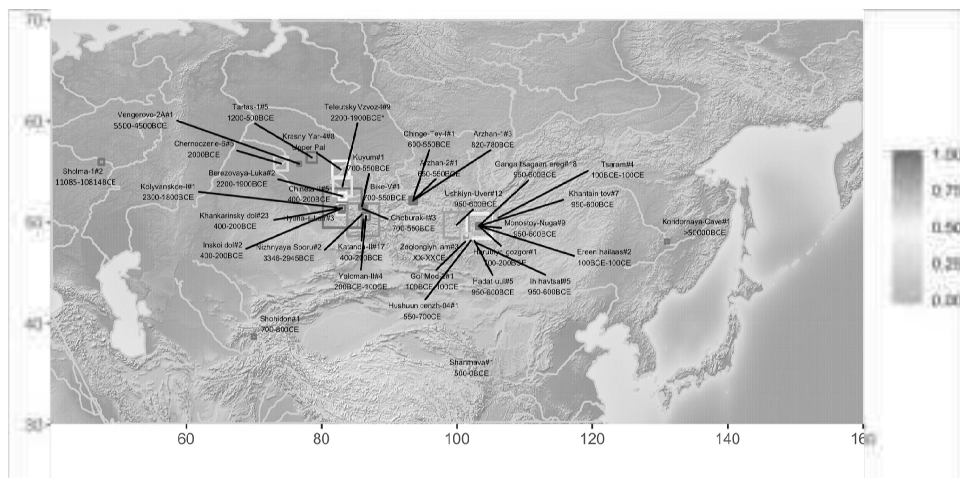


Рис. 1. Расположение 36 исследованных археологических памятников на карте-схеме и соотношение полов исследованных лошадей.

Рассматриваемая коллекция включает в себя 13 различных видов костных остатков от лошадей (рис. 2) и охватывает в общей сложности 36 археологических памятников (рис. 1). Анализ древней ДНК был проведен в Лаборатории молекулярной антропологии и визуализации синтеза AMIS (CNRS UMR 5288, Тулуза, Франция), которая оснащена самым современным оборудованием и имеет все степени защиты от возможных контаминаций. Выделение древней ДНК проводилось по оптимизированному и измененному методу Янга [Gamba et al., 2017]. Выделенная ДНК подвергалась мягкой ферментативной обработке смесью урацил-ДНК-гликозилазы и ДНК гликозилазы-лиазы для частичного устранения влияния посмертного повреждения ДНК на последующие анализы [Rohland et al., 2015]. Были приготовлены библиотеки ДНК с тремя индексами, их парноконцевое неглубокое секвенирование осуществлялось на секвенаторах Illumina. Последовательности ДНК выравнивали на референсный геном лошади EquCab3 [Kalbfleisch et al., 2018], используя программу Paleomix [Schubert et al., 2014a] и оптимальные условия картирования [Schubert et al., 2012]. Фракция последовательностей ДНК, которая может быть уверенно каптирована на референсный геном лошади, предоставила возможность оценить содержание эндогенной ДНК, которая является показателем общего уровня сохранности ДНК (рис. 2). В общей сложности 13 различных видов остеологического материала были подвергнуты неглубокому сек-

¹ Размер нарисованных квадратов пропорционален количеству проанализированных образцов (это число, следующее за знаком #) по каждому обозначенному памятнику, рядом с названием которого представлена информация о датировке в соответствии с археологическим контекстом.

венированию методом дробовика или случайного фрагментирования для оценки содержания эндогенной ДНК. Как и ожидалось, пирамидальные части височной кости показали в целом более высокую степень сохранности ДНК, чем другие костные образцы. Тем не менее некоторые зубы, верхняя челюсть, лучевая и сесамовидная кости также показали отличную сохранность. Содержание эндогенной ДНК в них варьирует в пределах 50–75%. Остеологический материал из отдельных памятников дал исключительно хорошие результаты. Например, среднее содержание эндогенной ДНК в зубах и пирамидальных частях височной кости лошадей из пазырыкского некрополя Ханкаринский дол примерно равно 70,2% (при анализе 23 образцов). Сохранность ДНК в образцах из других памятников является умеренной. Хорошо известно, что на посмертную деградацию ДНК влияют факторы окружающей среды. Данное обстоятельство находит отражение в материалах аржаномайэмирского времени из Монголии. Например, среднее содержание эндогенной ДНК в зубах и пирамидальных частях височных костей лошадей из жертвенников археологического комплекса Ганга цагаан эрэг равно примерно 7,3% (при анализе 18 образцов).

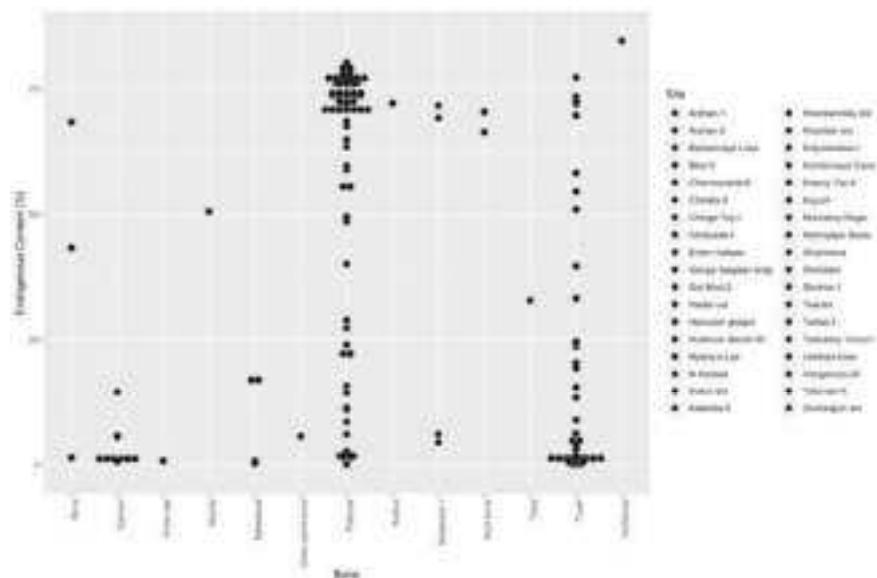


Рис. 2. Содержание эндогенной ДНК в остеологическом материале (количество образцов – 170; различные цвета ассоциированы с 36 различными исследованными археологическими памятниками).

В целом, полученные результаты указывают на многообещающие возможности для дальнейшего геномного анализа остеологических материалов от древних лошадей по всему рассматриваемому региону (рис. 1), поскольку костные образцы из не менее чем 28 памятников имеют содержание эндогенной ДНК, превышающее 25%.

Данные неглубокого секвенирования были подвергнуты конвейерной обработке последовательностей через Zonkey [Schubert et al., 2017]. Получено подтверждение, что все проанализированные образцы принадлежат лошадям. Кроме того, фракция прочтений, выровненных на аутосомы и X-хромосомы, помогла определить пол у 113 особей (рис. 1). Оказалось, что практически во всех условных популяциях преобладали жеребцы (в среднем ~2,6 жеребцов приходилось на одну кобылу). Соотношение полов имело выраженные географические закономерности. Большинство таких памятников, с которых получено существенное количество материалов для палеогенетических исследований, расположены в Монголии (например, Хантайн тов и Монстой-Нуга). Необходима последовательная работа, чтобы детально установить, отражают ли эти результаты конкретные стратегии организации табунов коней или

зафиксированные показатели демонстрируют недостаточную выборку образцов от лошадей из разных памятников. Эти все сведения можно будет сравнивать с наблюдениями археологов и заключениями археозоологов.

Дальнейшее секвенирование генома методом дробовика или случайного фрагментирования было проведено для того, чтобы охарактеризовать полногеномные вариации ДНК у 44 образцов, которые имеют высокое содержание эндогенной ДНК. Полученных данных секвенирования оказалось достаточно для сбора полных геномов лошадей со средней глубиной покрытия (~ 0,25X). Хотя секвенирование ДНК исследуемых образцов еще продолжается, большой объем собранной информации позволяет сделать предварительный вывод о том, что исследуемые лошади не принадлежали к линии *Equus lenensis* (Ленская лошадь). К ней, по уже опубликованным данным, относится образец возрастом примерно 24 тыс. лет из памятника Мерзлый Яр в Туве [Fages et al., 2019]. Это позволяет предположить, что такая древнейшая линия лошадей, вероятно, исчезла к концу эпохи бронзы и началу раннего железного века (рис. 3А). Ни один из указанных образцов не попал в пределы кластера или рядом с данными по другой ныне вымершей древней линии лошадей, существовавшей на Пиренейском полуострове [Fages et al., 2019], или с кластером энеолитических коней из Ботая или Борлы-4 (Казахстан). Таким образом, все исследованные образцы, вероятнее всего, относятся к современной линии одомашненных лошадей. Исходя из полученных данных секвенирования, не было обнаружено сильных географических и/или временных различий (рис. 3В). Это было особенно характерно для образцов от лошадей из памятника Катанда-II [Пластева и др., 2018], результаты исследований которых перекрывают весь диапазон анализа главных компонент, занятого данными по костям из всех других исследованных археологических памятников. Однако это может быть связано с ограниченной разрешающей способностью текущего набора последовательностей. Он включал только 33 из 260 однонуклеотидных полиморфизмов, охватываемых, по меньшей мере, половиной образцов с минимальной частотой аллелей 5%. Прежде чем делать окончательные выводы, необходимо провести дальнейшее секвенирование древней ДНК имеющихся и других образцов из костных остатков пазырыкских лошадей. Наша текущая задача состояла в том, чтобы охарактеризовать последовательности полного генома 44 образцов с минимальной средней глубиной покрытия 1–2 раза. Целевое обогащение участков генома, ассоциированных с разными мастями, размерами корпуса и скоростью бега [Cruz-Davalos et al., 2017], поможет определить ключевые фенотипические признаки лошадей рассматриваемых популяций.

На заключительном этапе уже имеющиеся данные секвенирования подвергались автоматической конвейерной обработке metaBIT, предназначенной для определения метагеномного содержимого выделенной ДНК [Louvel et al., 2016]. Стоит обратить внимание на следующие полученные результаты. Так, для одного зуба лошади из памятника Моностой-Нуга (Монголия) была получена значительная доля прочтений секвенирования, ассоциированных с *Erysipelothrix rhusiopathie*. Данный вид бактерий является хорошо известным патогеном домашних животных и был ранее идентифицирован в образце от лошади Пржевальского, которая погибла в Галле (Германия) в начале XX в. [Der Sarkissian et al., 2015]. Есть сообщения о ряде смертельных случаев от этой бактерии у современных лошадей. Присутствие такого патогена в крови одной лошади из памятника Моностой-Нуга может указывать на то, что к раннему железному веку эта болезнь уже была распространена у домашних животных. Кроме указанного случая, одна таранная кость лошади из памятника Зоолонгийн ам (Монголия) содержала значительное количество *Staphylococcus lentus*, который представляет собой бактериальный патоген для животных и эпизодически для людей. Наконец, *Eimeria tenella* была предварительно идентифицирована в двух других образцах из того же памятника и в одной сесамовидной кости из раннесредневекового некрополя Шохидон [Тишкин и др., 2019]. Этот паразит принадлежит к типу простейших *Apicomplexa phylum*. Он обнаруживается у разных животных, в том числе у лошадей. Установлено, что представители рода *Eimeria* вызывают инфекцию [Dubey, Bauer, 2018, с. 58–70]. Необхо-

дима дальнейшая работа по выяснению того, могли ли выявленные патогены вызвать гибель животных и как их геномы отличаются от геномов современных представителей.

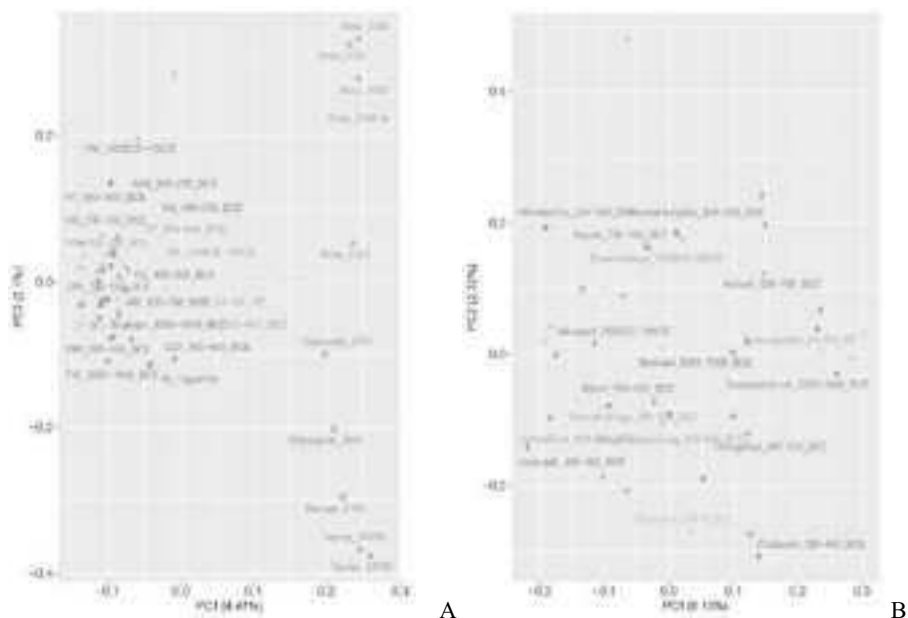


Рис. 3. Анализ главных компонент образцов, для которых получены полные геномы с ~0.25X глубиной покрытия. *A*: различные образцы, подвергающиеся дальнейшему секвенированию, показаны в оттенках оранжевого цвета и сравниваются с ранее опубликованными геномами с понижением выборки до образцов с ~1X средней глубиной покрытия [Schubert et al., 2014b; Librado et al., 2015; Gaunitz et al., 2018; Fages et al., 2019]; минимальная частота аллелей равна 5%, минимальное качество картирования и оснований равны, соответственно, 25 и 20, в то время как транзиции и триаллельные сайты не учитывались; анализ включал в себя 33260 аутосомных участка, которые были покрыты по меньшей мере в 50% образцов; *Equus lenensis* = синий, ботайские лошади = светло-зеленой; архаичные и вымершие иберийские лошади = розовой. Отдельные символы и/или цвета связаны с каждым археологическим объектом и аннотированы только один раз: ARI = Аржан-1, BIV = Бике-V, CHI = Чинге-Тэй-I, EH = Эрээн хайлаас, GT = Ганга цагаан эрэг, KAI = Катанда-II, KD = Ханкаринский дол, KT = Хантайн тов, KU = Куюм, HL = Логово гиены, MN = Моностой-Нуга, SH = Шохидон, TVI = Телеутский Взвоз-I, UR = Ушкийн-Увэр, YAI = Яломан-II, ZA = Зоолонгийн ам; *B*: тот же анализ, ограниченный 44 образцами, которые указаны в исследовании.

Кратко представленные результаты являются только частью большой программы по изучению древних лошадей Алтая и сопредельных территорий.

Список литературы

- Пластева Н.А., Тишкин А.А., Саблин М.В. Лошади из Большого Катандинского кургана (Алтай) // Современные решения актуальных проблем евразийской археологии. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2018. Вып. 2. С. 107–109.
- Тишкин А.А., Дашковский П.К. Социальная структура и система мировоззрений населения Алтая скифской эпохи. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003. 430 с.
- Тишкин А.А., Филимонова Т.Г., Горбунов В.В., Серегин Н.Н. Шохидон – аварийный могильник раннего средневековья в Таджикистане // Сохранение и изучение культурного наследия Алтайского края. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2019. Вып. XXV. С. 304–311.
- Cruz - Dávalos D.I. et al. Experimental conditions improving in-solution target enrichment for ancient DNA // Molecular ecology resources. 2017. Т. 17. №3. С. 508–522.
- Der Sarkissian C. et al. Evolutionary genomics and conservation of the endangered Przewalski's horse // Current Biology. 2015. Т. 25. №19. С. 2577–2583.
- Dubey J.P., Bauer C.A review of Eimeria infections in horses and other equids // Veterinary parasitology. 2018. Т. 256. С. 58–70.
- Fages A. et al. Tracking five millennia of horse management with extensive ancient genome time series // Cell. 2019. Т. 177. №6. С. 1419–1435. e31.

Gamba C. et al. Comparing the performance of three ancient DNA extraction methods for high - throughput sequencing // *Molecular Ecology Resources*. 2016. T. 16. №2. C. 459–469.

Gaunitz C. et al. Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses // *Science*. 2018. T. 360. №6384. C. 111–114.

Kalbfleisch T.S. et al. Improved reference genome for the domestic horse increases assembly contiguity and composition // *Communications biology*. 2018. T. 1. №1. C. 1–8.

Librado P. et al. Tracking the origins of Yakutian horses and the genetic basis for their fast adaptation to subarctic environments // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015. T. 112. №50. C. E6889–E6897.

Librado P. et al. Ancient genomic changes associated with domestication of the horse // *Science*. 2017. T. 356. №6336. C. 442–445.

Louvel G. et al. meta BIT, an integrative and automated metagenomic pipeline for analysing microbial profiles from high - throughput sequencing shotgun data // *Molecular ecology resources*. 2016. T. 16. №6. C. 1415–1427.

Molodin V.I., Mylnikova L.N., and Nesterova M.S. The Vengerovo-2A Neolithic Cemetery, Southwestern Siberia: Results of a Multidisciplinary Study // *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*. 44 (2). 2016. P. 30–46. DOI: 10.17746/1563-0102.2016.44.2.030-046

Orlando L. Ancient Genomes Reveal Unexpected Horse Domestication and Management Dynamics // *BioEssays*. 2020. T. 42. №1. C. 1900164.

Rohland N. et al. Partial uracil–DNA–glycosylase treatment for screening of ancient DNA // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2015. T. 370. №1660. C. 20130624.

Schubert M. et al. Improving ancient DNA read mapping against modern reference genomes // *BMC genomics*. 2012. T. 13. № 1. C. 178.

Schubert M. et al. Characterization of ancient and modern genomes by SNP detection and phylogenomic and metagenomic analysis using PALEOMIX // *Nature protocols*. 2014a. T. 9. № 5. C. 1056.

Schubert M. et al. Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014b. T. 111. №52. C. E5661–E5669.

Schubert M. et al. Zonkey: A simple, accurate and sensitive pipeline to genetically identify equine F1-hybrids in archaeological assemblages // *Journal of Archaeological Science*. 2017. T. 78. C. 147–157.

М.А. Куслий^{1,2,3}, А.А. Тишкин², А. Фаж¹, П. Либрадо¹, Н. Хан¹, Н.А. Боковенко⁴, Т.-О. Идэрхангай⁵, К.В. Чугунов⁶, А.С. Графодатский³, Л. Орландо¹

¹Университет Тулузы III, Тулуза, Франция

²Алтайский государственный университет, Барнаул

³Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, Новосибирск

⁴Институт истории материальной культуры РАН, Санкт-Петербург

⁵Улаанбаатарский государственный университет, Улаанбаатар, Монголия

⁶Государственный Эрмитаж, Санкт-Петербург

kusliy.maria@mcb.nsc.ru, tishkin210@mail.ru, antoine.a.fages@gmail.com, plibradosanz@gmail.com,
naveedkhan@snm.ku.dk, nibo25@yandex.ru, iderkhangai83@gmail.com, chugunovk@mail.ru, graf@mcb.nsc.ru,
orlando.ludovic@gmail.com

ОСОБЕННОСТИ СЕЛЕКЦИИ ЛОШАДЕЙ В АРЖАНО-МАЙЭМИРСКОЕ ВРЕМЯ НА АЛТАЕ, В ТУВЕ И МОНГОЛИИ FEATURES OF HORSE BREEDING IN ARZHAN-MAYEMIR TIME IN ALTAI, TUVA AND MONGOLIA

**М.А. Kusliy^{1,2,3}, А.А. Tishkin², А. Fages¹, P. Librado¹, N. Khan¹, N.A. Bokovenko⁴,
Т.-О. Iderkhangai⁵, К.V. Chugunov⁶, А.S. Graphodatsky³, L. Orlando¹**

¹University of Toulouse III, Toulouse, France

²Altai State University, Barnaul

³Institute of molecular and cellular biology SB RAS, Novosibirsk,

⁴Institute of History of Material Culture RAS, St. Petersburg

⁵Ulaanbaatar State University, Ulaanbaatar, Mongolia

⁶State Hermitage Museum, St. Petersburg

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект №19-59-15001) и Initiative d'Excellence Chaires d'attractivité, Университет Тулузы III (OURASI), в ходе реализации исследовательских проектов Villum Fonden miGENEPI и CNRS PRC; тема также получила