

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
ТЮМЕНСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ВЕСТНИК АРХЕОЛОГИИ, АНТРОПОЛОГИИ И ЭТНОГРАФИИ

Сетевое издание

**№ 3 (66)
2024**

ISSN 2071-0437 (online)

Выходит 4 раза в год

Главный редактор:

Зах В.А., д.и.н., ТюмНЦ СО РАН

Редакционный совет:

Молодин В.И., председатель совета, академик РАН, д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН;
Добровольская М.В., чл.-кор. РАН, д.и.н., Ин-т археологии РАН;
Бауло А.В., д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН;
Бороффа Н., PhD, Германский археологический ин-т, Берлин (Германия);
Епимахов А.В., д.и.н., Ин-т истории и археологии УрО РАН;
Кокшаров С.Ф., д.и.н., Ин-т истории и археологии УрО РАН; Кузнецов В.Д., д.и.н., Ин-т археологии РАН;
Лахельма А., PhD, ун-т Хельсинки (Финляндия); Матвеева Н.П., д.и.н., ТюмГУ;
Медникова М.Б., д.и.н., Ин-т археологии РАН; Томилов Н.А., д.и.н., Омский ун-т;
Хлагула И., Dr. hab., ун-т им. Адама Мицкевича в Познани (Польша); Хэнкс Б., PhD, ун-т Питтсбурга (США);
Чикишева Т.А., д.и.н., Ин-т археологии и этнографии СО РАН

Редакционная коллегия:

Дегтярева А.Д., зам. гл. ред., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Костомарова Ю.В., отв. секретарь, ТюмНЦ СО РАН;
Пошехонова О.Е., отв. секретарь, ТюмНЦ СО РАН; Лискевич Н.А., отв. секретарь, к.и.н., ТюмНЦ СО РАН;
Агапов М.Г., д.и.н., ТюмГУ; Адаев В.Н., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН;
Бейсенов А.З., к.и.н., НИЦИА Бегазы-Тасмола (Казахстан);
Валь Й., PhD, О-во охраны памятников Штутгарта (Германия); Ключева В.П., к.и.н., ТюмНЦ СО РАН;
Крийска А., PhD, ун-т Тарту (Эстония); Крубези Э., PhD, проф., ун-т Тулузы (Франция);
Кузьминых С.В., к.и.н., Ин-т археологии РАН; Перерва Е.В., к.и.н., Волгоградский ун-т;
Печенкина К., PhD, ун-т Нью-Йорка (США); Пинхаси Р., PhD, ун-т Дублина (Ирландия);
Рябогина Н.Е., к.г.-м.н., ТюмНЦ СО РАН; Слепченко С.М., к.б.н., ТюмНЦ СО РАН;
Ткачев А.А., д.и.н., ТюмНЦ СО РАН; Хартанович В.И., к.и.н., МАЭ (Кунсткамера) РАН

Утвержден к печати Ученым советом ФИЦ Тюменского научного центра СО РАН

Сетевое издание «Вестник археологии, антропологии и этнографии»
зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий
и массовых коммуникаций; регистрационный номер: серия Эл № ФС77-82071 от 05 октября 2021 г.

Адрес: 625008, Червишевский тракт, д. 13, e-mail: vestnik.ipos@inbox.ru

Адрес страницы сайта: <http://www.ipdn.ru>

© ФИЦ ТюмНЦ СО РАН, 2024

**FEDERAL STATE INSTITUTION
FEDERAL RESEARCH CENTRE
TYUMEN SCIENTIFIC CENTRE
OF SIBERIAN BRANCH
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**

VESTNIK ARHEOLOGII, ANTROPOLOGII I ETNOGRAFII

ONLINE MEDIA

**№ 3 (66)
2024**

ISSN 2071-0437 (online)

There are 4 numbers a year

Editor-in-Chief

Zakh V.A., Doctor of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Editorial Council:

Molodin V.I. (Chairman of the Editorial Council), member of the RAS, Doctor of History,
Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia)

Dobrovolskaya M.V., Corresponding member of the RAS, Doctor of History,
Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia)

Baulo A.V., Doctor of History, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia)

Boroffka N., PhD, Professor, Deutsches Archäologisches Institut (German Archaeological Institute) (Berlin, Germany)

Chikisheva T.A., Doctor of History, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS (Novosibirsk, Russia)

Chlachula J., Doctor hab., Professor, Adam Mickiewicz University in Poznan (Poland)

Epimakhov A.V., Doctor of History, Institute of History and Archeology Ural Branch RAS (Yekaterinburg, Russia)

Koksharov S.F., Doctor of History, Institute of History and Archeology Ural Branch RAS (Yekaterinburg, Russia)

Kuznetsov V.D., Doctor of History, Institute of Archeology of the RAS (Moscow, Russia)

Hanks B., PhD, Professor, University of Pittsburgh (Pittsburgh, USA)

Lahelma A., PhD, Professor, University of Helsinki (Helsinki, Finland)

Matveeva N.P., Doctor of History, Professor, University of Tyumen (Tyumen, Russia)

Mednikova M.B., Doctor of History, Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia)

Tomilov N.A., Doctor of History, Professor, University of Omsk

Editorial Board:

Degtyareva A.D., Vice Editor-in-Chief, Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Kostomarova Yu.V., Assistant Editor, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Poshekhonova O.E., Assistant Editor, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Liskevich N.A., Assistant Editor, Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Agapov M.G., Doctor of History, University of Tyumen (Tyumen, Russia)

Adaev V.N., Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Beisenov A.Z., Candidate of History, NITSIA Begazy-Tasmola (Almaty, Kazakhstan),

Crubezy E., PhD, Professor, University of Toulouse (Toulouse, France)

Kluyeva V.P., Candidate of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Kriiska A., PhD, Professor, University of Tartu (Tartu, Estonia)

Kuzminykh S.V., Candidate of History, Institute of Archaeology of the RAS (Moscow, Russia)

Khartanovich V.I., Candidate of History, Museum of Anthropology and Ethnography RAS Kunstkamera
(Saint Petersburg, Russia)

Pechenkina K., PhD, Professor, City University of New York (New York, USA)

Pererva E.V., Candidate of History, University of Volgograd (Volgograd, Russia)

Pinhasi R., PhD, Professor, University College Dublin (Dublin, Ireland)

Ryabogina N.Ye., Candidate of Geology, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Slepchenko S.M., Candidate of Biology, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Tkachev A.A., Doctor of History, Tyumen Scientific Centre SB RAS (Tyumen, Russia)

Wahl J., PhD, Regierungspräsidium Stuttgart Landesamt für Denkmalpflege

(State Office for Cultural Heritage Management) (Stuttgart, Germany)

Address: Chervishevskiy trakt, 13, Tyumen, 625008, Russian Federation; mail: vestnik.ipos@inbox.ru

URL: <http://www.ipdn.ru>

АНТРОПОЛОГИЯ

<https://doi.org/10.20874/2071-0437-2024-66-3-10>

УДК 903+572.1/.4+575.8

Шуныков М.В., Козликин М.Б. *

Институт археологии и этнографии СО РАН, просп. Акад. Лаврентьева, 17, Новосибирск, 630090
E-mail: shunkov77@gmail.com (Шуныков М.В.); kmb777@yandex.ru (Козликин М.Б.)

ПАЛЕОЛИТИЧЕСКИЕ ОБИТАТЕЛИ ДЕНИСОВОЙ ПЕЩЕРЫ

На основе палеогенетического анализа антропологических останков из Денисовой пещеры на Алтае была открыта ранее неизвестная популяция ископаемых людей — денисовцев и установлена сложная картина их взаимодействия с неандертальцами. В настоящее время идентифицированы 17 костных останков палеолитических гомининов, обнаруженных в пещере, а также выделены фрагменты древней ДНК человека из ее плейстоценовых отложений. Данная работа посвящена характеристике обитателей Денисовой пещеры на основе комплексного анализа известных на сегодняшний день палеоантропологических и палеогенетических данных. Показано, что древнейшие останки человека на Алтае обнаружены в базальных отложениях Денисовой пещеры. Они принадлежат денисовцам — гомининам, которые имеют с неандертальцами общего предка, но различную популяционную историю. Нижние культуросодержащие слои с находками начальной стадии среднего палеолита содержат фрагменты геномов, отличающихся от денисовских геномов из вышележащих осадков, что указывает на существование двух разных популяций денисовцев. Наиболее ранние свидетельства появления на Алтае неандертальцев обнаружены также в Денисовой пещере. Из фаланги стопы была выделена полная геномная последовательность, которая получила условное наименование «алтайский неандерталец». Между популяциями неандертальцев и денисовцев происходил обмен генетическим материалом.

Ключевые слова: Алтай, Денисова пещера, палеолит, плейстоцен, денисовцы, неандертальцы, палеогенетика, палеоантропология.

Ссылка на публикацию: Шуныков М.В., Козликин М.Б. Палеолитические обитатели Денисовой пещеры // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2024. 3. С. 116–126. <https://doi.org/10.20874/2071-0437-2024-66-3-10>

Введение

В процессе долгосрочного комплексного изучения многослойных палеолитических объектов в долине р. Ануй на Алтае накоплен большой массив фактического материала и получены важнейшие результаты, связанные с воссозданием первоначального заселения Северной Азии человеком и дальнейшего развития палеолитических культурных традиций на этой территории. Работы последних лет позволили выйти на качественно новый уровень исследований. На основе палеогенетического анализа антропологических останков из Денисовой пещеры открыта ранее неизвестная популяция ископаемых гомининов, получивших по месту обнаружения наименование «денисовцы» [Krause et al., 2010; Reich et al., 2010], и установлена сложная картина их взаимодействия с алтайскими неандертальцами [Slon et al., 2018]. В настоящее время идентифицированы 17 костных останков палеолитических гомининов (см. табл.), обнаруженных в Денисовой пещере, а также выделены фрагменты древней ДНК человека из плейстоценовых отложений этой стоянки. Целью работы является систематизация информации о древнейших обитателях пещеры на основе анализа палеоантропологических и палеогенетических данных, хронологической атрибуции образцов.

Материалы исследования

Редкие костные останки человека из плейстоценовой толщи Денисовой пещеры представлены в основном отдельными зубами, а также фрагментами костей посткраниального скелета. Антропологические находки имеют порядковые номера, которые присваивались им по мере обнаружения или идентификации. В приведенный ниже перечень не вошли образцы, требующие дополнительной диагностики, и костные останки, которые сначала по ряду морфологических признаков были предположительно отнесены к человеку, но затем, при более детальном

* Corresponding author.

анализе исключены из этой группы. Значительный объем палеогенетических данных был получен в результате секвенирования фрагментов ДНК человека из рыхлых осадков. Анализ микростратиграфии отложений показал, что ДНК в образцах грунта в основном сконцентрирована в органических включениях — мельчайших фрагментах костей и копролитов, а не распределена равномерно в матрице осадков. То есть — адсорбция свободной внеклеточной ДНК из фекалий, телесных жидкостей или разлагающейся клеточной ткани на минеральной составляющей отложений не играет существенной роли в накоплении древней ДНК млекопитающих [Massilani et al., 2022, p. 8]. Первые результаты [Slon et al., 2017a] показали перспективность дальнейших палеогенетических исследований пещерных отложений. Для детального анализа было отобрано 728 образцов плейстоценовых осадков из центрального зала, восточной и южной галерей пещеры. Фрагменты мтДНК гомининов и млекопитающих обнаружены в 175 и 685 образцах соответственно [Zavala et al., 2021, p. 399]. Несмотря на разную сохранность генетического материала, ДНК млекопитающих удалось извлечь из всех апробированных слоев, в том числе древностью более 290 тыс. лет, что свидетельствует об исключительно продолжительной сохранности ДНК в отложениях Денисовой пещеры.

Антропологические находки

Денисова 2. Центральный зал, слой 22.1. Второй нижний левый молочный моляр (dm_2) [Шпакова, Деревянко, 2000, с. 128] денисовца (рис., 4). Коронка стерта почти до основания, корни отсутствуют. Такие изменения в структуре зуба в современных популяциях характерны для возраста 10 лет \pm 2,5 года. Значительная по размерам, широкая и низко расположенная дистальная контактная фасетка свидетельствует о достаточно длительном и сильном воздействии коронки первого постоянного моляра, не достигшего еще своей максимальной высоты при прорезывании. Этот зуб у современных детей появляется из альвеолы в 6 лет \pm 2 года. С учетом диапазона определяемых возрастных величин для зубов обеих смен в качестве наиболее приемлемого выдвигалось предположение, что ребенку в момент потери зуба было 7–8 лет по современным стандартам [Там же]. По другой оценке, основанной на степени резорбции корней, указывающей на естественное выпадение зуба, возраст индивида на момент потери зуба был эквивалентен 10–12 годам у современных людей [Slon et al., 2017b, p. 1].

Денисова 3. Восточная галерея, слой 11.2. Дистальная фаланга пятого луча кисти денисовца. Для анализа в двух независимых лабораториях кость была разделена на две части. Согласно первичному описанию меньшей по размеру части (рис., 1), выполненному в Институте эволюционной антропологии Макса Планка, образец представлял собой проксимальный фрагмент эпифиза дистальной фаланги пальца кисти с неприросшим эпифизом. Прирастание проксимального эпифиза дистальной фаланги заканчивается в 13,5 года у девочек и в 16 лет у мальчиков, поэтому возраст обладателя фаланги был определен как более молодой. Судя по общим размерам кости, он мог быть около 6–7 лет. Однако точный возраст индивида, которым была женская особь денисовского таксона, и принадлежность фаланги к конкретному лучу на первых этапах исследования определены не были [Reich et al., 2010]. Гистологическая картина формирования стенки диафиза проксимальной части фаланги, определенная неdestructивным методом радиологической микроскопии, также указывала на то, что биологический возраст индивида соответствовал примерно 6–7 годам современного человека [Медникова и др., 2013]. Позднее в Институте Жака Моно в Париже была проведена виртуальная реконструкция дистальной и проксимальной части фаланги (рис., 2) [Bennett et al., 2019]. Анализ восстановленной из фрагментов кости показал, что морфология образца не характерна для несросшейся детской дистальной фаланги. То есть размеры фаланги близки к ее окончательной зрелой морфологии в подростковом возрасте порядка 13,5 года согласно стандартам у современных людей. Асимметрия бугристости фаланги, а также изгиб диафиза с дорсальной стороны указывают, что она является, скорее всего, пятой дистальной фалангой правой кисти.

Денисова 4. Южная галерея, слой 11.1. Левый верхний постоянный второй или третий моляр ($M^{2/3}$) мужчины денисовца [Reih et al., 2010; Viola et al., 2011; Sawyer et al., 2015; Зубова и др., 2017]. Образец хорошо сохранился (рис., 6), имеет три корня — лингвальный, мезиобуккальный и дистобуккальный. Отсутствует только апикальная часть дистально-буккального корня. Зуб очень крупный и массивный, с длинной шейкой и сильно расходящимися в мезиальной и дистальной норме корнями. Износ коронки небольшой.

Денисова 5. Восточная галерея, слой 11.4. Проксимальная фаланга четвертого или пятого луча стопы неандертальца [Медникова, 2011]. На тыльной стороне в проксимальной части

диафиза и основания имеются поверхностные разрушения, дистальный эпифиз почти полностью разрушен, сохранился только левый край головки (рис., 13). Дорсальная поверхность диафиза ровная и прямая, подошвенная поверхность более неровная и изогнутая. Разрушенный дистальный эпифиз не позволяет достоверно определить форму блока головки, по которой можно было бы произвести определение стороны. Эпифизы фаланг стопы у современного человека прирастают в интервале 11–22 лет. Так как и проксимальный, и дистальный эпифизы приросли и следы недавнего синостозирования отсутствуют, предполагается, что кость принадлежала подростку или взрослому индивиду. Края основания не несут следов возрастной дегенерации, поэтому верхний предел возраста может быть определен как зрелый. Плюсневая фасетка ориентирована отчетливо дорсопроксимально, а не проксимально. Этот морфологический вариант соотносится с характерным типом передвижения — «марафонской» ходьбой или бегом, при котором стопа перекачивается с пятки на носок [Там же, с. 138]. Палеогенетические исследования показали, что фаланга принадлежала женской особи [Prüfer et al., 2014].

Денисова 6. Восточная галерея, слой 11.4. Левый нижний молочный резец (di_2) [Бужилова, 2012]. Эмаль коронки сохранилась хорошо (рис., 3). Высота зуба ограничена ввиду стертости коронки. Высота сохранившейся части с лингвальной стороны несколько больше, чем с лабиальной. Резец не лопатовидный, имеет менее выраженное лингвальное утолщение. Степень резорбции корня указывает на возможный возраст индивида в момент потери зуба около 5–6 лет. Генетический анализ не проводился.

Денисова 8. Восточная галерея, граница слоев 11.4 и 12. Левый верхний третий моляр (M^3) мужчины денисовца [Sawyer et al., 2015]. Образец восстановлен из четырех фрагментов, которые хорошо стыкуются между собой (рис., 5). Корневая система зуба разрушена, но рельеф сохранившихся фрагментов позволяет предположить наличие трех корней — лингвального, дистального и мезиального. Медиальная часть коронки изношена, большая часть рельефа удалена. На дистальной части коронки нет износа. Коронка имеет форму округлого пятиугольника с пятью основными вершинами [Зубова и др., 2017, с. 129–130].

Денисова 9. Восточная галерея, слой 12.3. Концевая фаланга предположительно левой кисти, наиболее вероятно, третьего или четвертого луча (рис., 11), принадлежащая взрослому человеку, скорее всего мужчине. По совокупности признаков (удлиненность, большая ширина тела и дистальной бугристости, относительная уплощенность) фаланга близка к соответствующим элементам скелета переднеазиатских и европейских неандертальцев [Медникова, 2013, с. 153]. Фаланга характеризуется массивным диафизом и выраженной гипертрофией дистальной бугристости, отличающей ее от современных аналогов. Методами компьютерной томографии и микрофокусной рентгенографии выявлена чрезвычайная массивность стенок диафиза и аномальное уплотнение костной ткани (склеротизация) [Mednikova, 2020]. Генетические исследования не проводились.

Денисова 11. Восточная галерея, слой 12.3. Неопределимый фрагмент кости (рис., 17), идентифицированный как человеческий методом масс-спектрометрической пептидной дактилоскопии (ZooMS) [Brown et al., 2016]. Образец представляет собой удлиненный подпризматический фрагмент кортикальной части длинной кости, скорее всего, бедренной, большеберцовой или плечевой. Поверхность химически эродирована, возможно, из-за переваривания плотоядными животными. Судя по кортикальной толщине и микроструктуре кости, возраст человека на момент смерти составлял не менее 13 лет. В результате палеогенетического анализа установлено, что кость принадлежала индивиду женского пола, мать которого была неандерталкой, а отец — денисовцем [Slon et al., 2018].

Денисова 13. Южная галерея, предположительно нижняя часть плейстоценовой толщи — слои 18–16. Два стыкующихся фрагмента задней половины левой теменной кости (рис., 18), принадлежащей, согласно данным секвенирования мтДНК, представителю денисовского таксона [Viola et al., 2019].

Остальные образцы представляют собой неопределимые фрагменты диафизов трубчатых костей, идентифицированные как человеческие с помощью метода ZooMS и палеогенетического анализа [Douka et al., 2019; Brown et al., 2022].

Денисова 14 (рис., 14). Восточная галерея, слой 9.3. Сохранность образца не позволяет провести его генетический анализ.

Денисова 15 (рис., 16). Восточная галерея, слой 11.4. Палеогенетический анализ выявил неандертальскую мтДНК.

Денисова 16 (рис., 9). Центральный зал, слой 9.1. Древняя ДНК не сохранилась.

Палеолитические обитатели Денисовой пещеры

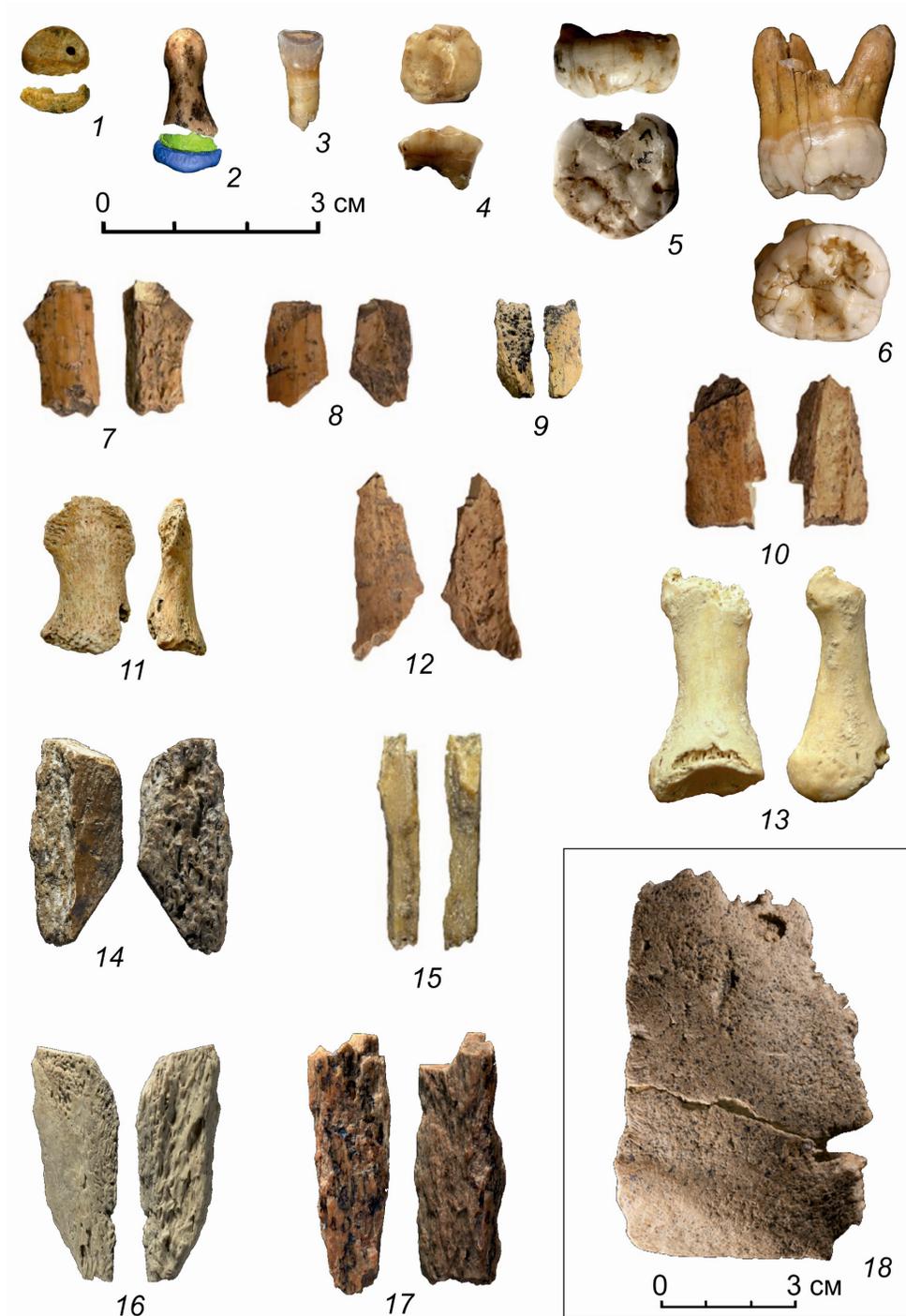


Рис. Антропологические находки из Денисовой пещеры:
 1, 2 * — Денисова 3; 3 — Денисова 6; 4 — Денисова 2; 5 — Денисова 8; 6 — Денисова 4; 7 — Денисова 19; 8 — Денисова 21;
 9 — Денисова 16; 10 — Денисова 18; 11 — Денисова 9; 12 — Денисова 20; 13 — Денисова 5; 14 — Денисова 14; 15 — Денисо-
 ва 17; 16 — Денисова 15; 17 — Денисова 11; 18 — Денисова 13. (1, 3, 9, 14, 16, 17 — по: [Douka et al., 2019]; 2 — по: [Ben-
 nett et al., 2019]; 7, 8, 10, 12, 15 — по: [Brown et al., 2022]; 11 — по: [Медникова, 2013]; 13 — по: [Медникова, 2011]).
 * Зеленым цветом выделен участок дорсальной поверхности проксимальной конечности диафиза фаланги,
 восстановленный по данным мКТ; синим — проксимальная суставная поверхность.

Fig. Anthropological finds from Denisova Cave:
 1, 2 * — Denisova 3; 3 — Denisova 6; 4 — Denisova 2; 5 — Denisova 8; 6 — Denisova 4; 7 — Denisova 19; 8 — Denisova 21;
 9 — Denisova 16; 10 — Denisova 18; 11 — Denisova 9; 12 — Denisova 20; 13 — Denisova 5; 14 — Denisova 14; 15 — Denisova 17;
 16 — Denisova 15; 17 — Denisova 11; 18 — Denisova 13. * The area of the dorsal surface of the proximal extremity
 of the phalanx diaphysis, reconstituted according to mCT scan, is highlighted in green; blue — proximal articular surface.

Денисова 17 (рис., 15). Восточная галерея, слой 12. Выявлена неандертальская мтДНК.

Денисова 18 (рис., 10). Восточная галерея, слой 15. Палеогенетический анализ показал, что образец загрязнен современным генетическим материалом, а древняя мтДНК плохой сохранности.

Денисова 19 (рис., 7). Восточная галерея, слой 15. Выявлена мтДНК денисовца.

Денисова 20 (рис., 12). Восточная галерея, слой 15. Выделена мтДНК денисовского таксона.

Денисова 21 (рис., 8). Восточная галерея, слой 15. Митохондриальная последовательность идентична геному из образца *Денисова 19*, что свидетельствует о принадлежности костных останков одному человеку или родственникам по материнской линии.

Данные палеогенетики

Первая генетическая информация о плейстоценовых обитателях пещеры была получена в результате секвенирования мтДНК из образца *Денисова 3*, последовательность которой показала, что этот гоминин имеет почти в два раза больше отличий от мтДНК современных людей, чем от мтДНК неандертальцев [Krause et al., 2010].

Это открытие поставило ряд фундаментальных вопросов: является ли индивид из Денисовой пещеры представителем группы, отдельной по отношению к неандертальцам и современным людям, что следовало из мтДНК; является ли он представителем сестринской группы по отношению к неандертальцам или современным людям, или он попадает в диапазон вариаций представителей обеих групп. Решение этих вопросов стало возможным после расшифровки ядерной ДНК из образца *Денисова 3* и оценки расхождения между референсной последовательностью его генома с геномом современного человека в виде доли расхождения между ними и общим предком с шимпанзе [Reich et al., 2010]. Результаты исследований показали, что геном индивида из Денисовой пещеры отличается от эталонного генома современного человека на 11,7 %, от генома неандертальца из пещеры Виндия — на 12,2 %. Таким образом, в то время как расхождение мтДНК образца из Денисовой пещеры с мтДНК современного человека в два раза больше, чем с мтДНК неандертальцев, среднее отклонение ядерного генома индивида из Денисовой пещеры по отношению к современным людям такое же, как и по отношению к неандертальцам. Было установлено, что индивид из Денисовой пещеры принадлежит к группе гомининов, которые имеют с неандертальцами общего предка, но различную популяционную историю, т.е. являются сестринской группой для неандертальцев. Новая группа гомининов, получившая название «денисовцы», была выделена на основе только геномных данных, без формальных линнеевских таксономических обозначений, указывавших на статус вида или подвида [Ibid.].

Предполагая, что время эволюционного расхождения человека и шимпанзе составляет 6,5 млн лет, дивергенцию неандертальцев и денисовцев оценили в среднем в 640 тыс. л.н., а современных африканцев и денисовцев — около 800 тыс. л.н. [Ibid; Meyer et al., 2012]. Согласно другим моделям, разделение между современными людьми с одной стороны и неандертальцами и денисовцами с другой произошло в интервале 589–553 или 765–550 тыс. л.н., а между неандертальцами и денисовцами — 473–445 или 381 тыс. л.н. [Prüfer et al., 2014]. Исследования Y-хромосом денисовцев из образцов *Денисова 4* и *Денисова 8* показали, что они отделились около 700 тыс. л.н. от линии, общей для Y-хромосом неандертальцев и современных людей, которые, в свою очередь, разошлись около 370 тыс. л.н. [Petr et al., 2020].

Расшифровка митохондриальной и ядерной ДНК из моляров *Денисова 4* и *Денисова 8* показала, что эти образцы формируют кладу и более тесно связаны с геномом *Денисова 3*, чем с геномом современного человека и неандертальцев, т.е. относятся к денисовскому таксону [Sawyer et al., 2015]. Исходя из количества замен нуклеотидов в митохондриальном геноме всех денисовских индивидов и с учетом скорости мутации мтДНК современного человека предполагается, что моляр *Денисова 8* на 60 тыс. лет старше, чем образцы *Денисова 3* и *Денисова 4*. Разнообразие последовательностей ядерной ДНК у трех денисовцев с одного местонахождения оказалось несколько выше, чем у семи неандертальцев из разных районов Евразии, но ниже, чем у современных людей во всем мире или в Европе. Эти данные свидетельствуют, что популяция денисовцев, скорее всего, была больше по численности и более разнообразна, чем популяция неандертальцев.

Дивергенция мтДНК индивида *Денисова 8* относительно геномов из образцов *Денисова 3* и *Денисова 4* указывает на длительное присутствие денисовцев на Алтае [Ibid.]. Такое заключение подтверждается результатами секвенирования ДНК из образца *Денисова 2* [Slon et al., 2017b]. На филогенетическом дереве мтДНК *Денисова 2* образует кластер с другими тремя денисовцами, имея при этом 29 нуклеотидных отличий от *Денисова 8*, 70 нуклеотидных отличий от *Денисова 4*

Палеолитические обитатели Денисовой пещеры

и 72 — от Денисова 3. Исходя из скорости мутаций предполагается, что образец Денисова 2 древнее, чем Денисова 3, на 99,4–54,2 тыс. лет и древнее на 37,7–20,6 тыс. лет, чем Денисова 8.

Попарные различия и филогенетический анализ показали, что мтДНК трех образцов Денисова 19–21 входит в разнообразие мтДНК денисовцев [Brown et al., 2022]. При этом митохондриальные последовательности образцов Денисова 19 и Денисова 21 идентичны, что указывает на принадлежность останков одному человеку или близким родственникам по материнской линии. Они отличаются от мтДНК Денисова 20 четырьмя заменами. На филогенетическом дереве мтДНК последовательности образцов Денисова 19–21 образуют кладу с Денисова 2 и Денисова 8, от которых они отличаются 20 и 30 заменами соответственно. Согласно относительной хронологической оценке образцы Денисова 19–21 того же возраста или немного древнее, чем Денисова 2, и значительно древнее, чем Денисова 8, Денисова 3 и Денисова 4. Используя оптические определения возраста слоя 15 в качестве калибровочных дат в байесовской модели, просчитали время расхождения мтДНК образцов Денисова 19–21 и Денисова 2, Денисова 8, Денисова 3 и Денисова 4, которое составило 229 тыс. лет (доверительный интервал 252–206 тыс. лет) [Ibid.]. Таким образом, костные находки денисовцев из слоя 15 в настоящее время являются наиболее древними антропологическими останками этой популяции, залегающими в надежном стратиграфическом контексте, соответствующем молекулярно-генетическим и оптическим оценкам возраста.

Антропологические находки из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры

Anthropological finds from Pleistocene deposits of Denisova Cave

Образец	Стратиграфический контекст	Элемент скелета	Таксономическая принадлежность	Рисунок
Денисова 2	Центральный зал, слой 22.1	Второй нижний левый молочный моляр	Денисовец	4
Денисова 3	Восточная галерея, слой 11.2	Пятая дистальная фаланга кисти	»	1, 2
Денисова 4	Южная галерея, слой 11.1	Левый верхний постоянный второй или третий моляр	»	6
Денисова 5	Восточная галерея, слой 11.4	Проксимальная фаланга четвертого или пятого луча стопы	Неандерталец	13
Денисова 6	»	Левый нижний молочный резец	Не установлена	3
Денисова 8	Восточная галерея, граница слоев 11.4 и 12	Левый верхний постоянный третий моляр	Денисовец	5
Денисова 9	Восточная галерея, слой 12.3	Дистальная фаланга третьего или четвертого луча	Неандерталец	11
Денисова 11	»	Неопределимый фрагмент кости	Гибридная особь: мать — неандерталка, отец — денисовец	17
Денисова 13	Южная галерея, слои 18–16 (?)	Фрагмент задней половины левой теменной кости	Денисовец	18
Денисова 14	Восточная галерея, слой 9.3	Неопределимый фрагмент кости	Не установлена	14
Денисова 15	Восточная галерея, слой 11.4	»	Неандерталец	16
Денисова 16	Центральный зал, слой 9.1	»	Не установлена	9
Денисова 17	Восточная галерея, слой 12	»	Неандерталец	15
Денисова 18	Восточная галерея, слой 15	»	Не установлена	10
Денисова 19	»	»	Денисовец	7
Денисова 20	»	»	»	12
Денисова 21	»	»	»	8

Фрагментарность костных останков денисовцев и отсутствие фенотипической информации не позволяют реконструировать облик представителей этой группы. Отдаленно от внешности денисовцев можно судить по обнаруженным в их геноме аллелям, которые у современного человека связаны с темной кожей, каштановыми волосами и карими глазами [Meuер et al., 2012].

Расшифровка митохондриальной и ядерной ДНК из образца Денисова 5 показала, что этот геном образует кладу с геномами неандертальцев и отличается от последовательностей денисовцев и современных людей. Среднее генетическое расхождение между Денисова 5 и неандертальцами из пещер Мезмайская и Виндия составляет треть от расхождения между геномами неандертальцев и денисовцев. Носитель генома, выделенного из образца Денисова 5, получил условное наименование «алтайский неандерталец» [Prüfer et al., 2014]. Протяженные гомозиготные участки в ДНК этого индивида свидетельствуют о близких связях его родителей с родственниками на уровне братьев и сестер, у которых была общая мать, двоюродных братьев или сестер, дяди и племянницы, тети и племянника и т.п.

К неандертальцам отнесены также образцы *Денисова 15* и *Денисова 17*. Молекулярный возраст мтДНК *Денисова 17* оценен в 134 тыс. лет (доверительный интервал 177–94 тыс. лет). Филогенетический анализ показал, что индивид *Денисова 17* несколько отдален от геномов *Денисова 5* и *Денисова 15*, которые, в свою очередь, тесно связаны между собой [Brown et al., 2022].

Первые свидетельства как минимум однократного инбридинга денисовцев и неандертальцев были получены после обнаружения небольшого количества неандертальской ДНК в геноме индивида *Денисова 3* [Prüfer et al., 2014]. Детальнее изучить отношения между этими группами удалось после расшифровки ядерной ДНК из образца *Денисова 11*, в которой 38,6 % фрагментов несли аллели, совпадающие с геномом неандертальца, и 42,3 % — аллели, соответствующие геному денисовца, что является прямым доказательством гибридизации в первом поколении [Slon et al., 2018]. Индивид *Денисова 11* получил денисовские гены от отца, а неандертальские — от матери. Отец индивида *Денисова 11* также имел неандертальские корни. В его генеалогии было более одного предка-неандертальца, возможно, от 300 до 600 поколений назад. Гетерозиготность в неандертальской части генома *Денисова 11* выше, чем на тех же участках ДНК индивида *Виндия 33.19* или алтайского неандертальца *Денисова 5*. Эти данные свидетельствуют, что неандертальцы, оставившие свой след в генетической последовательности отца индивида *Денисова 11*, были из группы, не связанной с его матерью, которая, в свою очередь, была теснее связана с неандертальцами типа *Виндия*. Время отделения популяции матери-неандертальца индивида *Денисова 11* от предков алтайского неандертальца оценивается в 20 тыс. лет, а от предков индивида *Виндия 33.19* — в 40 тыс. лет [Ibid.].

В четырех образцах плейстоценовых отложений покрытие мтДНК составило более 80 % генома, что позволило разместить их на филогенетическом дереве, чтобы установить взаимосвязь с ранее выделенными геномами [Zavala et al., 2021]. Два образца (E202 и E213) из слоя 11.4 в восточной галерее и проба (M65) из слоя 19 в центральном зале заняли позицию в кладе с неандертальскими геномами *Денисова 5* и *Денисова 15*, а также *Мезмайская 1* и *Складина I-4A*. Образец из слоя 20 в центральном зале расположен базально по отношению к денисовским геномам *Денисова 2* и *Денисова 8*. Генетический возраст наиболее полной последовательности мтДНК с покрытием 99 %, принадлежащей неандертальцу из слоя 19 в центральном зале, оценен в 140 тыс. лет (доверительный интервал 181–98 тыс. лет), что хорошо согласуется с оптическим возрастом слоя.

Для 171 образца осадков распределение фрагментов мтДНК по группам гомининов осуществлялось путем подсчета количества фрагментов, поддерживающих линейно-специфические состояния на диагностируемых участках, показывающих различия между мтДНК людей современного типа, неандертальцев и денисовцев [Ibid.]. Были выделены три неандертальские родственные линии: Сима-де-лос-Уэсос возрастом около 430 тыс. л.н., чья мтДНК тесно связана с денисовцами; Холенштайн-Штадель, которая занимает базальное положение относительно всех остальных неандертальских геномов и известна только по индивиду, жившему 124 тыс. л.н. (доверительный интервал 183–62 тыс. л.н.); «типичная» неандертальская мтДНК, известная по геномам всех остальных неандертальцев. Наличие генома древних людей современного типа оценивалось путем анализа только дезаминированных фрагментов для уменьшения эффекта от загрязнения современным генетическим материалом. Денисовская и типичная неандертальская мтДНК содержались в 79 и 47 образцах соответственно, а мтДНК человека современного типа — в 35 образцах. Древнейшая мтДНК человека, определенная как денисовская, была выделена из образца слоя 21 в центральном зале, ОСП-возраст которого составляет 250 ± 44 тыс. л.н. Остальные образцы из отложений с археологическими материалами начальной стадии среднего палеолита содержали фрагменты только денисовских геномов. Исключением стали две пробы с фрагментами мтДНК неандертальцев из верхней части слоя 20 в центральном зале. Другие образцы с неандертальским геномом связаны в основном со средней частью плейстоценовой толщи в центральном зале и в восточной галерее пещеры, в шести пробах — совместно с геномом денисовца. Фрагменты мтДНК людей современного типа содержались только в верхнепалеолитических слоях, причем в ряде случаев одновременно с геномами денисовцев и неандертальцев.

Филогенетический анализ [Ibid.] показал, что нижние культуросодержащие слои с находками ранней стадии среднего палеолита содержат фрагменты геномов, сходные с мтДНК образцов *Денисова 2* и *Денисова 8*, контрастно отличающихся от денисовских геномов, схожих с *Денисова 3* и *Денисова 4*, из вышележащих осадков, что, возможно, указывает на существование разных популяций денисовцев. В образце из слоя 20 в центральном зале была зафиксирована неопознанная библиотека генов, значительно поддерживающих общую ветвь для линий типичной неандертальской

Палеолитические обитатели Денисовой пещеры

мтДНК и индивидов Холенштайн-Штадель, но не относящихся к ним. Время расхождения мтДНК этого образца с типичной неандертальской ветвью оценивается в интервале 45–20 тыс. лет после дивергенции последней с линией Холенштайн-Штадель около 275 тыс. л.н.

Согласно другой модели [Andreeva et al., 2022] филогенетического дерева мтДНК неандертальцев — в его основе древнейшая гаплогруппа NA, которая подразделена на клады NA1 и NA2. Известные в настоящее время представители NA1 обитали в Европе и представляют собой группу ранних неандертальцев — Холенштейн-Штадель и Вальдегоба. Корневая ветвь NA2 представлена геномом D52762 из слоя 14 в центральном зале Денисовой пещеры, и эта клада распадается на ветви NE и NA2a. Ветвь NA2a включает геномы E202, E213 и M65, ветвь NE — геномы как восточных (*Денисова 5* и *Денисова 15*), так и западных (*Складина I-4A*) ранних неандертальцев.

Из трех образцов грунта с наилучшей сохранностью генетического материала удалось выделить фрагменты ядерной ДНК гомининов [Vernot et al., 2021]. Образцы E202 и E213 из слоя 11.4 в восточной галерее и образец D5276 из слоя 14 в центральном зале содержали геномы линии алтайского неандертальца, что согласуется с их стратиграфическим положением. Образец из слоя 15 в восточной галерее дал последовательность денисовского генома типа *Денисова 2* и *Денисова 8*.

Заключение

Анализ имеющихся на сегодняшний день палеоантропологических и палеогенетических данных показал, что древнейшие останки человека на Алтае обнаружены в нижних культуросодержащих слоях Денисовой пещеры. Они принадлежат денисовцам — гомининам, которые имеют с неандертальцами общего предка, но различную популяционную историю, т.е. являются с ними сестринскими группами. Всего на Алтае известно восемь палеоантропологических образцов денисовцев, представленных зубами и фрагментами костей посткраниального скелета из Денисовой пещеры. Помимо костных останков фрагменты мтДНК денисовцев были извлечены из образцов плейстоценовых отложений. Филогенетический анализ показал, что нижние культуросодержащие слои с находками начальной стадии среднего палеолита содержат фрагменты геномов, отличающихся от денисовских геномов из вышележащих осадков, что указывает на существование двух разных популяций денисовцев.

Наиболее ранние свидетельства появления на Алтае неандертальцев обнаружены также в Денисовой пещере. Молекулярный возраст неандертальского генома из неопределимого фрагмента кости оценен примерно в 134 тыс. л.н. Из фаланги стопы была выделена полная геномная последовательность, которая получила условное наименование «алтайский неандерталец». Между популяциями неандертальцев и денисовцев происходил обмен генетическим материалом, не имевший негативных последствий. Таким образом территория Алтая являлась частью зоны гибридизации в относительно стабильных условиях на протяжении нескольких теплых и холодных эпох плейстоцена.

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-18-00069, <https://rscf.ru/project/24-18-00069/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бужилова А.П.* Плейстоценовые находки молочных зубов человека из Денисовой пещеры (Горный Алтай) // КСИА. 2012. № 227. С. 200–207.
- Зубова А.В., Чикишева Т.А., Шуньков М.В.* Морфологическая характеристика постоянных моляров из палеолитических слоев Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2017. № 1. С. 121–134. <https://doi.org/10.17746/1563-0102.2017.45.1.121-134>
- Медникова М.Б.* К антропологии древнейшего населения Алтая: Проксимальная фаланга стопы из раскопок Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2011. № 1. С. 129–138.
- Медникова М.Б.* Концевая фаланга кисти Номо из слоя 12 Денисовой пещеры: Опыт идентификации // Археология, этнография и антропология Евразии. 2013. № 2. С. 146–155.
- Медникова М.Б., Добровольская М.В., Виола Б., Лавренюк А.В., Казанский П.Р., Шкловер В.Я., Шуньков М.В., Деревянко А.П.* Радиологическая микроскопия фаланги руки девочки из Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. 2013. № 3. С. 120–125.
- Шпакова Е.Г., Деревянко А.П.* Интерпретация одонтологических особенностей плейстоценовых находок из пещер Алтая // Археология, этнография и антропология Евразии. 2000. № 1. С. 125–138.
- Andreeva T.V., Manakhov A.D., Gusev F.E., Patrikeev A.D., Golovanova L.V., Doronichev V.B., Shirobokov I.G., Rogaeв E.I.* Genomic analysis of a novel Neanderthal from Mezmaiskaya Cave provides insights into the genetic relationships of Middle Palaeolithic populations // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. Article number 13016. P. 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16164-9>

- Bennett E.A., Crevecoeur I., Viola B., Derevianko A.P., Shunkov M.V., Grange T., Maureille B., Geigl E.-M. Morphology of the Denisovan phalanx closer to modern humans than to Neanderthals // *Science Advances*. 2019. Vol. 5. № 9. P. 1–9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw39>
- Brown S., Higham T., Slon V. et al. Identification of a new hominin bone from Denisova Cave, Siberia using collagen fingerprinting and mitochondrial DNA analysis // *Scientific Reports*. 2016. № 6. Article number 23559. P. 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep23559>
- Brown S., Massilani D., Kozlikin M.B. et al. The earliest Denisovans and their cultural adaptation // *Nature Ecology & Evolution*. 2022. Vol. 6. P. 28–35. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01581-2>
- Douka K., Slon V., Jacobs Z., et al. Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave // *Nature*. 2019. Vol. 565. P. 640–644. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0870-z>
- Krause J., Fu Q., Good J.M., Viola B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Pääbo S. The Complete Mitochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia // *Nature*. 2010. Vol. 464. P. 894–897. <https://doi.org/10.1038/nature08976>
- Massilani D., Morley M.W., Mentzer S.M. et al. Microstratigraphic preservation of ancient faunal and hominin DNA in Pleistocene cave sediments // *PNAS*. 2022. Vol. 119. №. 1. Article number e2113666118. P. 1–10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2113666118>
- Mednikova M.B. Distal manual phalanges of Upper Pleistocene Homo from Altai caves // *Moscow University Anthropology Bulletin*. 2020. № 2. P. 5–25. <https://doi.org/10.32521/2074-8132.2020.2.005-025>
- Meyer M., Kircher M., Gansauge M.-T. et al. A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual // *Science*. 2012. Vol. 338. № 6104. P. 222–226. <https://doi.org/10.1126/science.1224344>
- Petr M., Hajdinjak M., Fu Q. et al. The evolutionary history of Neanderthal and Denisovan Y chromosomes // *Science*. 2020. Vol. 369. № 6511. P. 1653–1656. <https://doi.org/10.1101/2020.03.09.983445>
- Prüfer K., Racimo F., Patterson N. et al. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains // *Nature*. 2014. Vol. 505. P. 43–49. <https://doi.org/10.1038/nature12886>
- Reich D., Green R.E., Kircher M. et al. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova cave in Siberia // *Nature*. 2010. Vol. 468. P. 1053–1060. <https://doi.org/10.1038/nature09710>
- Sawyer S., Renaud G., Viola B., Hublin J.-J., Gansauge M.-Th., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Prüfer K., Kelso J., Pääbo S. Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals // *PNAS*. 2015. Vol. 112. № 51. P. 15696–15700. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519905112>
- Slon V., Hopfe C., Weiß C.L. et al. Neandertal and Denisovan DNA from Pleistocene sediments // *Science*. 2017a. Vol. 356. № 6338. P. 605–608. <https://doi.org/10.1126/science.aam9695>
- Slon V., Viola B., Renaud G. et al. A fourth Denisovan individual // *Science Advances*. 2017b. № 3. Article number e1700186. P. 1–8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1700186>
- Slon V., Mafessoni F., Vernot B. et al. The Genome of the Offspring of a Neandertal Mother and a Denisovan Father // *Nature*. 2018. Vol. 561. P. 113–116. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0455-x>
- Vernot B., Zavala E.I., Gómez-Olivencia A. et al. Unearthing Neanderthal population history using nuclear and mitochondrial DNA from cave sediments // *Science*. 2021. Vol. 372. № 6542. Article number eabf1667. P. 1–14. <https://doi.org/10.1126/science.abf1667>
- Viola B.T., Gunz P., Neubauer S., Slon V., Kozlikin M.B., Shunkov M.V., Meyer M., Pääbo S., Derevianko A.P. A parietal fragment from Denisova Cave // *American Journal of Physical Anthropology*. 2019. Vol. 168. Sup. 68. P. 258.
- Zavala E.I., Jacobs Z., Vernot B., et al. Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave // *Nature*. 2021. Vol. 595. P. 399–403. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03675-0>

Shunkov M.V., Kozlikin M.B. *

Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS
Prosp. Academica Lavrentieva, 17, Novosibirsk, 630090, Russian Federation
E-mail: shunkov77@gmail.com (Shunkov M.V.); kmb777@yandex.ru (Kozlikin M.B.)

Paleolithic inhabitants of Denisova Cave

Based on paleogenetic analysis of anthropological remains from Denisova Cave in Altai Mountains, a previously unknown population of fossil people, the Denisovans, was discovered, and a complex picture of their interaction with Neanderthals was established. Currently, 17 skeletal remains of Paleolithic hominins discovered in the cave have been identified, and fragments of ancient human DNA have been isolated from its Pleistocene deposits. This work is devoted to the characteristics of the Denisova Cave inhabitants based on a comprehensive analysis of currently known paleoanthropological and paleogenetic data. We show that the oldest human remains in Altai were found in the basal deposits of the Denisova Cave. They belong to the Denisovans, hominins that share a common ancestor with Neanderthals but a different population history. The lower culture-bearing layers with finds from the initial stage of the Middle Paleolithic contain fragments of genomes that differ from the Denisovan genomes from the overlying sediments, indicating the existence of two different populations of

* Corresponding author.

Палеолитические обитатели Денисовой пещеры

Denisovans. The earliest evidence of the appearance of Neanderthals in Altai was also found in Denisova Cave. A complete genome sequence was isolated from the phalanx of the foot, which received the conditional name Altai Neanderthal. Between the populations of Neanderthals and Denisovans in Altai, there was a regular exchange of genetic material.

Key words: Altai, Denisova Cave, Paleolithic, Pleistocene, Denisovans, Neanderthals, paleogenetics, paleoanthropology.

Funding. The study was supported by the Russian Science Foundation grant no. 24-18-00069, <https://rscf.ru/project/24-18-00069/>.

REFERENCES

Andreeva, T.V., Manakhov, A.D., Gusev, F.E., Patrikeev, A.D., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Shirobokov, I.G., Rogaev, E.I. (2022). Genomic analysis of a novel Neanderthal from Mezmaiskaya Cave provides insights into the genetic relationships of Middle Palaeolithic populations. *Scientific Reports*, (12), Article number 13016, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16164-9>

Bennett, E.A., Crevecoeur, I., Viola, B., Derevianko, A.P., Shunkov, M.V., Grange, T., Maureille, B., Geigl, E.-M. (2019). Morphology of the Denisovan phalanx closer to modern humans than to Neanderthals. *Science Advances*, 5(9), 1–9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw39>

Brown, S., Higham, T., Slon, V., et al. (2016). Identification of a new hominin bone from Denisova Cave, Siberia using collagen fingerprinting and mitochondrial DNA analysis. *Scientific Reports*, (6), Article number 23559, 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep23559>

Brown, S., Massilani, D., Kozlikin, M.B., et al. (2022). The earliest Denisovans and their cultural adaptation. *Nature Ecology & Evolution*, (6), 28–35. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01581-2>

Buzhilova, A.P. (2012). Pleistocene finds of human milk teeth from the Denisova Cave in the High Altai. *Kratkie soobshcheniya Instituta arkheologii*, (227), 200–207. (Rus.)

Douka, K., Slon, V., Jacobs, Z., et al. (2019). Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave. *Nature*, (565), 640–644. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0870-z>

Krause, J., Fu, Q., Good, J.M., Viola, B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Pääbo, S. (2010). The Complete Mitochondrial DNA Genome of an Unknown Hominin from Southern Siberia. *Nature*, (464), 894–897. <https://doi.org/10.1038/nature08976>

Massilani, D., Morley, M.W., Mentzer, S.M., et al. (2022). Microstratigraphic preservation of ancient faunal and hominin DNA in Pleistocene cave sediments. *PNAS*, 119(1), Article number e2113666118, 1–10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2113666118>

Mednikova, M.B. (2011). A proximal pedal phalanx of a Paleolithic hominin from Denisova Cave, Altai. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, 39(1), 129–138. <https://doi.org/10.1016/j.aeae.2011.06.017>

Mednikova, M.B. (2013). Distal phalanx of the hand of Homo from Denisova Cave stratum 12: A tentative description. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, 41(2), 146–155. <https://doi.org/10.1016/j.aeae.2013.11.014>

Mednikova, M.B. (2020). Distal manual phalanges of Upper Pleistocene Homo from Altai caves. *Moscow University Anthropology Bulletin*, (2), 5–25. <https://doi.org/10.32521/2074-8132.2020.2.005-025>

Mednikova, M.B., Dobrovolskaya, M.V., Viola, B., Lavrenyuk, A.V., Kazansky, P.R., Shklover, V.Y., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P. (2013). A micro computerized tomography (X-ray microscopy) of the hand phalanx of the Denisova girl. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, 41(3), 120–125. <https://doi.org/10.1016/j.aeae.2014.03.015>

Meyer, M., Kircher, M., Gansauge, M.-T., et al. (2012). A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*, 338(6104), 222–226. <https://doi.org/10.1126/science.1224344>

Petr, M., Hajdinjak, M., Fu, Q., et al. (2020). The evolutionary history of Neanderthal and Denisovan Y chromosomes. *Science*, 369(6511), 1653–1656. <https://doi.org/10.1101/2020.03.09.983445>

Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N., et al. (2014). The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, (505), 43–49. <https://doi.org/10.1038/nature12886>

Reich, D., Green, R.E., Kircher, M., et al. (2010). Genetic history of an archaic hominin group from Denisova cave in Siberia. *Nature*, (468), 1053–1060. <https://doi.org/10.1038/nature09710>

Sawyer, S., Renaud, G., Viola, B., et al. (2015). Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *PNAS*, 112(51), 15696–15700. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519905112>

Shpakova, E.G., Derevianko, A.P. (2000). The interpretation of odontological features of Pleistocene human remains from the Altai. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, (1), 125–138.

Slon, V., Hopfe, C., Weiß, C.L., et al. (2017a). Neanderthal and Denisovan DNA from Pleistocene sediments. *Science*, 356(6338), 605–608. <https://doi.org/10.1126/science.aam9695>

Slon, V., Viola, B., Renaud, G., et al. (2017b). A fourth Denisovan individual. *Science Advances*, (3), Article number e1700186, 1–8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1700186>

Slon, V., Mafessoni, F., Vernot, B., et al. (2018). The Genome of the Offspring of a Neanderthal Mother and a Denisovan Father. *Nature*, (561), 113–116. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0455-x>

Vernot, B., Zavala, E.I., Gómez-Olivencia, A., et al. (2021). Unearthing Neanderthal population history using nuclear and mitochondrial DNA from cave sediments. *Science*, 372(6542), Article number eabf1667, 1–14. <https://doi.org/10.1126/science.abf1667>

Viola, B.T., Gunz, P., Neubauer, S., Slon, V., Kozlikin, M.B., Shunkov, M.V., Meyer, M., Pääbo, S., Derevianko, A.P. (2019). A parietal fragment from Denisova Cave. *American Journal of Physical Anthropology*, (168), Sup. 68.

Zavala, E.I., Jacobs, Z., Vernot, B., et al. (2021). Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave. *Nature*, (595), 399–403. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03675-0>

Zubova, A.V., Chikisheva, T.A., Shunkov, M.V. (2017). The Morphology of Permanent Molars from the Paleolithic Layers of Denisova Cave. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, 45(1), 121–134. <https://doi.org/10.17746/1563-0110.2017.45.1.121-134>

Шуныхов М.В., <https://orcid.org/0000-0003-1388-2308>

Козликин М.Б., <https://orcid.org/0000-0001-5082-3345>

Сведения об авторах:

Шуныхов Михаил Васильевич, доктор исторических наук, член-корреспондент РАН, главный научный сотрудник, Институт археологии и этнографии СО РАН, Новосибирск.

Козликин Максим Борисович, кандидат исторических наук, старший научный сотрудник, Институт археологии и этнографии СО РАН, Новосибирск.

About the authors:

Shunkov, M.V., Doctor of Historical Sciences, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Chief Researcher, Institute of Archeology and Ethnography SB RAS, Novosibirsk.

Kozlikin, M.B., Candidate of Historical Sciences, Senior Researcher, Institute of Archeology and Ethnography SB RAS, Novosibirsk.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Accepted: 30.05.2024

Article is published: 15.09.2024