

К ВОПРОСУ ОБ АДАПТАЦИИ К СРЕДЕ И ОБРАЗУ ЖИЗНИ СРЕДНЕГОРНЫХ И РАВНИННЫХ ГРУПП СРЕДНЕВЕКОВЫХ АЛАН ЮГА РОССИИ

© 2025 г. А.А. Перевозчикова^{1,*}, Н.Н. Гончарова^{2,**}, А.А. Крицкий^{3,***}, А.О. Иванова^{3,****}, Е.И. Боцманов^{3,*****}, Т.Р. Щедилина^{3,*****}, А.В. Павлова^{3,*****}, Е.И. Климук^{3,*****}, К.В. Северинов^{3,4,*****}, Н.Я. Березина^{1,*****}

¹Научно-исследовательский институт и музей антропологии
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³ООО “Биотехнологический кампус”, Москва, Россия

⁴Институт биологии гена РАН, Москва, Россия

*E-mail: allarevik@gmail.com

**E-mail: goncharovann@my.msu.ru

***E-mail: akrickiy@biotc.ru

****E-mail: aivanova@biotc.ru

*****E-mail: ebotsmanov@biotc.ru

*****E-mail: tsedilinat@gmail.com

*****E-mail: anastassiyapavl@gmail.com

*****E-mail: eklimuk@biotc.ru

*****E-mail: kseverinov@biotc.ru

*****E-mail: berezina.natalia@gmail.com

Поступила в редакцию 02.07.2024 г.

После доработки 02.07.2024 г.

Принята к публикации 15.10.2024 г.

Признаки на скелете, отражающие степень влияния окружающей среды на организм и его адаптацию к этим воздействиям, получили название маркеров стресса. Один из них – поротическое изменение верхней стенки орбиты (*cribra orbitalia*). Цель настоящей работы – сравнительная оценка частоты *cribra orbitalia* у представителей средневекового населения среднегорья Северного Кавказа и равнинной части Среднерусской возвышенности (преимущественно в группах алансской и салтово-маяцкой археологических культур). Обнаружено, что данная патология встречается в среднем в три раза чаще среди населения равнины, чем у жителей среднегорья, что может свидетельствовать о более интенсивной негативной средовой нагрузке. Увеличение нагрузки у равнинных групп могло быть связано как с климатогеографическими и биотическими параметрами среды, так и со стрессом, сопряженным с недавней миграцией аланского населения с предгорий на равнину. Палеогенетический анализ, проведенный для отдельных индивидов из горных и равнинных групп, выявил наличие ДНК возбудителя малярии *Plasmodium vivax* в образцах зубов двух индивидов из Маяцкого могильника (равнинная территория).

Ключевые слова: Юг России, средневековые аланы, биологическая антропология, палеогенетика, средовое воздействие, физиологический стресс, *cribra orbitalia*, малярия, палеопаразитология.

DOI: 10.31857/S0869606325010075, **EDN:** BGVXAF

Концепция стресса составляет теоретическую основу экологического подхода в палео-антропологии (Бужилова, 2005) и базируется на исследованиях, показавших значительное влияние условий окружающей среды на процессы роста и развития организма (Бужилова, Карасева,

2020). Считается, что ранние этапы жизни человека наиболее уязвимы для внешних воздействий (Facchini et al., 2004; Steckel, 2005). В то же время высокая адаптивность детского организма позволяет реализовать компенсаторную ответную реакцию, которая может выражаться в виде

специфических изменений костной ткани (маркеров физиологического стресса). Одним из таких признаков является *cibra orbitalia* (рис. 1).

Поротические изменения орбитальной части лобной кости (множественные перфорации верхней стенки орбиты) считаются свидетельством протекания активных адаптационных процессов в организме в ответ на неблагоприятное воздействие среды (Бужилова, 2005; Перерва, 2016). Показано, что *cibra orbitalia* чаще всего связана со стрессовыми эпизодами, относящимися к раннему детству (Facchini et al., 2004) и, как правило, указывает на перенесенную индивидом анемию различной этиологии (Rivera, Mirazón Lahr, 2019; Свиркина, Решетова, 2022; Чечёткина, 2022).

Ряд внешних факторов может провоцировать возникновение анемии. К абиотическим факторам относятся климатогеографические и геохимические особенности регионов. Например, зоны, в которых анемия эндемична (Worldwide..., 2008), характеризуются нехваткой железа в окружающей среде (Ершов и др., 2024). К биотическим факторам, помимо прочего, относят специфические диеты, паразитарные инвазии и инфекционные заболевания. К социальным факторам могут относиться, например, неодинаковый доступ к пищевым ресурсам у разных членов группы или вооруженные конфликты (Березина, 2010). В большинстве случаев разделить влияние обсуждаемых причин на возникновение анемии невозможно. Тем не менее современные биоархеологические методы позволяют

в некоторых случаях дифференцировать влияние разных факторов.

Часто *cibra orbitalia* интерпретируется исследователями как частный случай проявления поротического гиперостоза свода черепа – разрастания губчатой ткани с истончением и перфорацией внешней компактной пластинки черепа. Однако в ряде работ авторы обоснованно предлагают разделять *cibra orbitalia* и поротический гиперостоз, аргументируя это различиями в этиологии патологий, а также слабой согласованностью их проявления (Walker et al., 2009; Cole, Waldron, 2019). Отмечается, что *cibra orbitalia* в большей степени сопряжена с влиянием внешних факторов, нежели с генетической предрасположенностью (Blandová et al., 2023), однако есть мнение, что *cibra orbitalia sensu stricto* – или собственно пороз верхней стенки орбиты, может быть отражением нормальных процессов роста костной ткани (Cole, Waldron, 2019). Исследование поротического гиперостоза свода показало, что люди с этой патологией имели генетическую предрасположенность к низкому уровню гемоглобина в крови и низкой минеральной плотности костной ткани (Ferrando-Bernal, 2023). Не исключается, что в ряде случаев гиперостоз глазницы может быть одной из стадий развития *cibra orbitalia*. В данной работе *cibra orbitalia*, или пороз глазницы, представленный в виде множественных перфораций верхней стенки орбиты различного диаметра без образования дополнительной костной ткани, рассматривается в качестве маркера анемии.

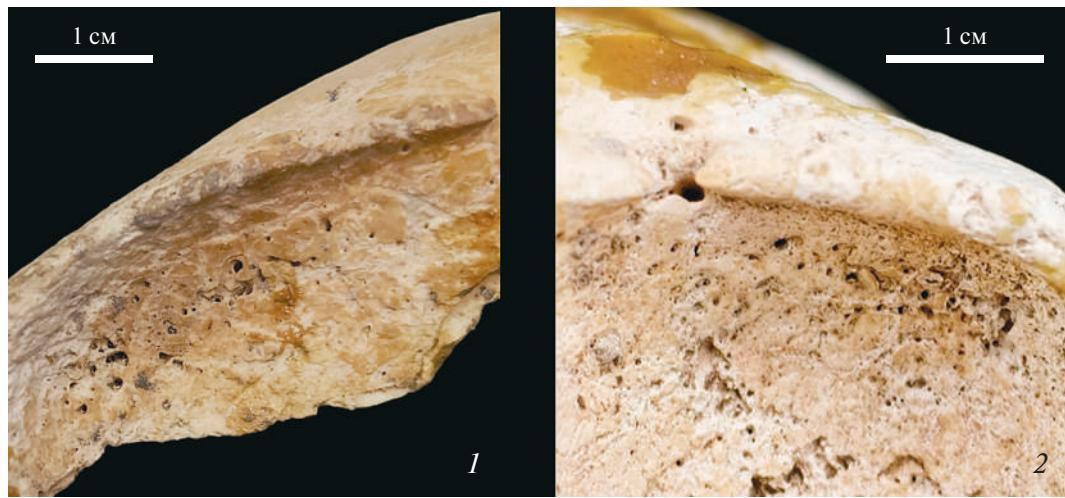


Рис. 1. *Cibra orbitalia* у индивидов ID6 из Маяцкого могильника (КО 348-13, женщина, *adultus I*) (1) и ID54 (КО 348-2, женщина, *adultus*) (2).

Fig. 1. *Cibra orbitalia* in individuals ID6, Mayatskoye burial ground (CI 348-13, female, *adultus I*) (1) and ID54 (CI 348-2, female, *adultus*) (2)

Материалы и методы. В работу вошли средневековые краниологические серии аланского и современного ему автохтонного населения среднегорья Северного Кавказа (могильники Царциат, Задалеск, Верхняя Рутха, Галиат, Чми, Мамисондон, Заюково-3) и равнинной части Среднерусской возвышенности (Маяцкий могильник). Антропологические материалы находятся на хранении в фондах НИИ и музея антропологии им. Д.Н. Анучина. При подборе групп для оценки влияния негативных факторов на биологические особенности была принята гипотеза об относительном генетическом родстве и социокультурной связи аланского и салтovo-маяцкого населения. Этому имеются косвенные подтверждения, основанные на краиометрических (Кондукторова, Сегеда, 1987; Березина и др., 2012), исторических (Карпенко, 2011; Коробов, 2019а), а также палеогенетических данных (Афанасьев и др., 2015; Афанасьев, 2018).

Общее число исследованных индивидов – 281, из которых 167 относились к группе с территорией среднегорья (82 мужчины, 39 женщин и 46 детей), а 114 проживали на равнине (44 мужчины, 59 женщин и 11 детей). В связи с тем, что большая часть серий была представлена только краиологическими материалами, пол и возраст большинства индивидов определялись согласно классической антропологической методике по стандартным параметрам черепа (Алексеев, Дебец, 1964). Наличие *cribra orbitalia* фиксировалось для каждой из орбит. Степень выраженности данной патологии не учитывалась. В работе использован цифровой видеомикроскоп высокого разрешения HIROX RH-2000. Уровень значимости полученных данных проверялся статистическими методами. В частности – для проверки гипотезы о зависимости между частотой *cribra orbitalia* и высотным градиентом, а также для выявления половых и возрастных различий в разных группах использовался хи-квадрат Пирсона.

На небольшой по численности группе (11 индивидов) из горной (могильник Заюково-3, 7 индивидов) и равнинной (Маяцкий могильник, 4 индивида) местности проведены палеогенетические исследования, направленные на выявление и идентификацию малярийного плазмодия. Необходимо отметить, что палеогенетические методы имеют ряд ограничений для идентификации малярийных плазмодиев, ввиду биологических особенностей возбудителей и плохой сохранности их ДНК в останках хозяина (Nerlich, 2016; Schats, 2023). Также для исследованных индивидов определены митохондриальные гаплогруппы.

Все работы по выделению древней ДНК, полногеномному секвенированию и биоинформационному анализу проводились в ООО “Биотехнологический кампус” (г. Москва, Россия). Образцы костей и зубов человека были подготовлены для выделения древней ДНК в соответствии с существующими лабораторными протоколами (Rohland et al., 2018; Fulton, Shapiro, 2019). Поиск генетического материала плазмодиев осуществлялся путем биоинформационического анализа результатов полногеномного секвенирования, полученных на платформе DNBSEQ.

Обработка сырых данных секвенирования проводилась при помощи программы “fastp” (Chen et al., 2018). Таксономическая классификация полученных чтений выполнялась при помощи “Kraken 2” (Wood et al., 2019). Выравнивание чтений на полногеномные нуклеотидные последовательности *Plasmodium falciparum* и *P. vivax*, полученные из базы данных NCBI, осуществляли с использованием программы “Bowtie 2” (Langmead, Salzberg, 2012), последующий анализ проводили при помощи “Qualimap 2” (Okonechnikov et al., 2016).

Определение митохондриальных гаплогрупп осуществлялась путем выравнивания прочтений на референсную последовательность человеческой митохондрии и последующим поиском уникальных одноклостидных замен в дискриминирующих позициях при помощи “Haplocheck” (Weissensteiner et al., 2021).

Результаты. Палеоантропологическое исследование индивидов обеих групп показало, что *cribra orbitalia* обнаруживается в три раза чаще среди мужской части населения равнинной группы и практически в два раза чаще среди женской ($p < 0.05$). Достоверные внутригрупповые половые различия по частоте *cribra orbitalia* не установлены (рис. 2).

Несмотря на то что детская группа оказалась меньшей по количеству и худшей по сохранности, найдены статистически значимые различия, которые совпадали с закономерностями, обнаруженными у взрослого населения: *cribra orbitalia* зафиксирована в 100% случаев у детей, проживавших в условиях равнин (рис. 2). Достоверное и сравнимое увеличение частоты встречаемости *cribra orbitalia* как среди мужчин, так и среди женщин и детей, проживавших в условиях равнин, свидетельствует о наличии сильного и продолжительного стресса, не обусловленного существенными различиями в социокультурном статусе изученных индивидов. В качестве одного из возможных инициаторов возникновения

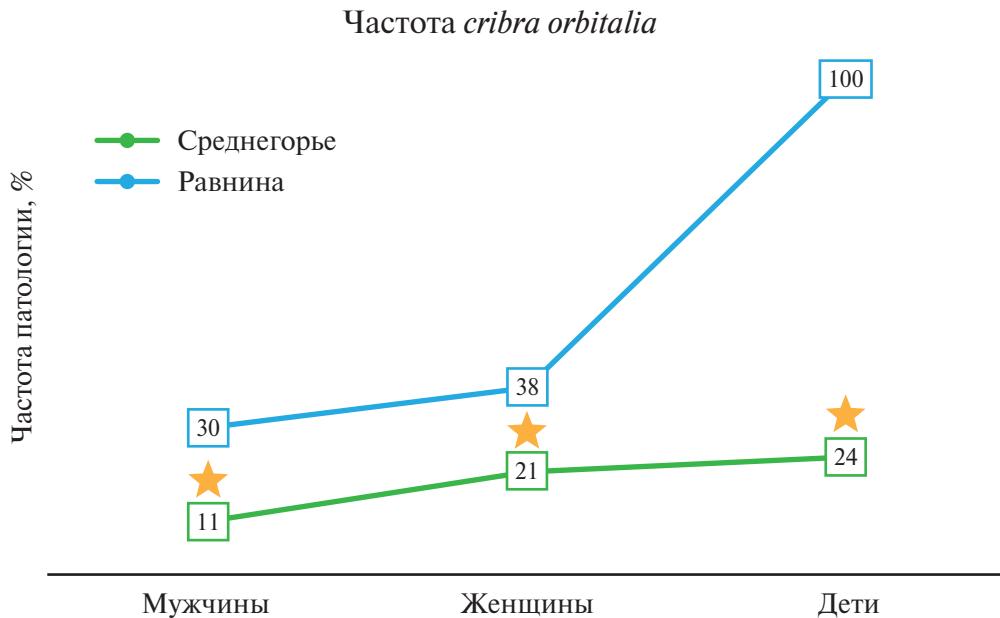


Рис. 2. Частота *cribra orbitalia* в группах с территории среднегорья и равнины (звездочкой отмечены достоверные различия между всеми тремя парами анализируемых подгрупп, $p < 0.05$). Примечание. Среднегорные могильники: Царциат, Задалеск, Верхняя Рутхя, Галиат, Чми, Мамисондон, Заюково-3; равнинные могильники: Маяцкий.

Fig. 2. Frequency of *cribra orbitalia* in the mid-mountains and the plain series (the star indicates significant differences between all three pairs of analyzed subgroups, $p < 0.05$). Note. Mid-mountain burial grounds: Tsartsiat, Zadalsk, Upper Rutkha, Galiat, Chmi, Mamisondon, Zayukovo-3; plain burial ground: Mayatskoye

подобного стресса рассматривается патогенная нагрузка.

Применение метагеномного подхода позволило выявить в двух из четырех образцов равнинной группы значительное количество прочтений ДНК *Plasmodium vivax* – возбудителя трехдневной малярии, широко распространенной на территории Восточно-Европейской равнины в историческое время (Васильев, Сегал, 1960; Афанасьева и др., 2021). Количество прочтений *P. falciparum* и остальных патогенных для человека плазмодиев (*P. knowlesi*, *P. malariae*, *P. ovale*) не превышало пороговых значений. Дальнейшее выравнивание данных секвенирования, полученных из образцов ID6 (музейный номер КО 348-13) и ID54 (музейный номер КО 348-2), на референсные геномы плазмодиев по результатам трех независимых экспериментов позволило идентифицировать 393469 прочтений *P. vivax* для ID6, и 461339 для ID54. Равномерное, хотя и низкое покрытие генома *P. vivax*, а также высокое количество откарированных чтений позволяют с уверенностью говорить о присутствии данного вида плазмодия в исследованных образцах.

Молодая женщина (ID6), в чьих останках обнаружен генетический материал возбудителя

малярии, демонстрирует ряд патологических проявлений на костях скелета, а именно: выраженные изменения внутренней поверхности черепа (рис. 3) и *cribra orbitalia*. Со стороны эндокрана отмечены следы множественных поднадкостничных кровоизлияний, оссифицированный периостит и звездчатые углубленные каналы в местах сосудистых разветвлений. Все это – свидетельства тяжелой хронической воспалительной реакции. Патологические изменения посткраниального скелета этого индивида, а именно – двусторонний сакролеит (Buzhilova, 2023), обсуждается автором исследования в контексте специфических и неспецифических артритов и туберкулеза. Выявленные патологические реакции могли возникнуть на фоне как разновременного, так и одновременного протекания нескольких различных инфекционных заболеваний.

Для сравнения палеогенетических результатов, полученных в процессе изучения населения равнин, исследована небольшая (7 индивидов) серия из горной местности (могильник Заюково-3). Палеогенетический анализ показал, что количество прочтений *Plasmodium spp.* не превышало пороговых значений, что свидетельствует об отсутствии этиологических агентов малярии в данной группе.

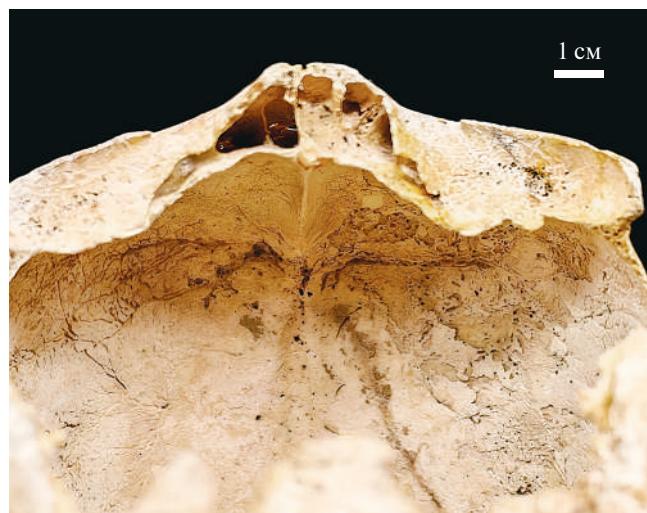


Рис. 3. Поднадкостничные кровоизлияния на эндокраниальной поверхности лобной кости у индивида ID6 (Маяцкий могильник, КО 348-13, женщина, *adultus I*).

Fig. 3. Subperiosteal haemorrhage on the endocranial surface of the frontal bone in individual ID6 (Mayatskoye burial ground, CI 348-13, female, *adultus I*)

Для всех исследованных индивидов определены митохондриальные гаплогруппы H, HV, I, J, K, T, U и X (таблица).

Для изученных индивидов показано значительное генетическое разнообразие митохондри-

альных гаплогрупп, подтверждающее ранее опубликованные данные (Чёз и др., 2012; Коробов и др., 2023). Определенные гаплогруппы относятся к западноевразийским и преобладают среди представителей аланского населения (Коробов и др., 2023).

Обсуждение. *Cribra orbitalia* на данный момент считается неспецифическим патологическим признаком. Этот маркер может выступать как индикатором пищевого стресса, вызванного нехваткой в рационе витаминов (например, B12), макро- и микроэлементов, и железосодержащих продуктов, так и следствием хронической инфекционной или паразитарной нагрузки. По археологическим данным известно, что Маяцкое городище представляло собой порубежную крепость (Михеев, 1985). На территориях, близких к крепости, население занималось земледелием, выращивая зерно, огородные и бахчевые культуры, виноград. Одной из основных отраслей сельского хозяйства, зафиксированных на памятнике, наряду с земледелием, было скотоводство. Археозоологические исследования материалов с Маяцкого археологического комплекса выявили преобладание костей мелкого рогатого скота, в меньшей степени свиней и крупного рогатого скота. Имеются свидетельства различных способов рыбной ловли и охоты (Михеев, 1985). Помимо функции форпоста Маяцкое городище

Идентифицированные митохондриальные гаплогруппы для серии индивидов из могильников Маяцкий и Заюково-3

Mitochondrial haplogroups of individuals from the Mayatskoye and Zayukovo-3 burial grounds

Номер образца БТК	Музейный номер	Пол	Возраст	Могильник	Митохондриальная гаплогруппа
ID6	КО 348-13	Ж	Adultus I	Маяцкий	H1bi
ID54	КО 348-2	Ж	Adultus	—“—	U4c2a
ID55	КО 348-5	М	Adultus	—“—	T1a
ID56	КО 348-15	М=Ж	Infantilis I	—“—	HV0a1
ID1	Погр. 213	Ж	Juvenilis	Заюково-3	J1c3g
ID3	Погр. 258, индивид 1	М>Ж	Juv-Adult	—“—	K1a12a
ID12	Погр. 298, индивид 1	М	Maturus	—“—	K1a3
ID13	Погр. 298, индивид 2	М	Maturus	—“—	T2
ID14	Погр. 298, индивид 3	Ж	Mat-Sen	—“—	I1a1
ID15	Погр. 298, индивид 4	М	Adult-Mat	—“—	K1a3
ID53	Погр. 226, индивид 3	М	Maturus	—“—	X2e2a2

Примечание: БТК – Биотехнологический кампус; пол определялся по морфологическим критериям.

могло служить временной стоянкой на торговых путях, проходящих через равнинные территории Подонья (Винников, Плетнева, 1998), что означало развитие различных ремесел и торговли (Михеев, 1985). Все перечисленное выше противоречит гипотезе бедности пищевого рациона как основной причины высоких показателей анемии среди равнинной группы. Достоверно завышенные показатели частоты *cribra orbitalia* не могут в полной мере объясняться лишь разницей в пищевой ценности потребляемой продукции, как это обсуждалось на примере других серий (Alonso, 2013).

В то же время активные контакты и обмен товарами можно расценивать как дополнительный фактор риска развития инфекционных и паразитарных заболеваний. Нередки примеры, когда караванная торговля приводила к быстрому распространению тяжелых инфекций (Уильям, 2020).

Еще одним потенциальным агентом риска развития анемии среди населения форпоста могли быть природные очаги гельминтозов в совокупности с активным развитием в регионе животноводства, охоты и рыбной ловли. Речная рыба могла входить в привычный рацион кавказских алан (Коробов, 2019а). Это доказывают археологические находки рыболовных снастей, а также результаты изотопного анализа палеоантропологических образцов I тыс. из могильника Клин Яр-3 (Коробов, 2019б). Вероятно, при переселении на равнинные территории Подонья люди продолжили заниматься рыболовством. Рыба играла значительную роль и в жизни населения Хазарского каганата (Михеев, 1985), ее употребляли в пищу и использовали для производства клея. На костяных и металлических предметах салтово-маяцкой археологической культуры Подонья известны изображения рыб, нередки находки разных типов рыболовных крючков, которые также служат доказательством рыбного промысла (Михеев, 1985). Активное развитие рыбной ловли могло привести к увеличению частоты паразитарных инвазий у населения Маяцкого городища. На территории Подонья речная рыба – промежуточный хозяин для нескольких видов паразитов, инфицирующих человека, в их числе – лентец (*Diphyllobothrium sp.*) и кошачья двуустка (*Opistorchis felineus*).

Этот регион и в современное время считается эпидемиологически небезопасным в связи с распространением дифиллотриоза (Головина и др., 2020) и описторхоза (Ромашова, 2015). Медленное течение рек и большое количество заводей создают идеальные условия распространения первых промежуточных хозяев: моллюсков битиний (*Bithynia*

sp.) для описторх и веслоногих раков для лентецов. Вторыми промежуточными хозяевами паразитов становятся рыба семейства карповых для описторх и хищные рыбы (линь, окунь, щука) для лентецов. Хронический описторхоз может быть причиной развития железодефицитной анемии и усугублять ее течение (Евтушенко и др., 2008), в особенности среди беременных женщин (Арапова, Степанова, 2010).

Единственным палеопаразитологическим свидетельством наличия кишечных паразитов на территории Подонья является изучение образцов почвы из сарматских курганных погребений раннего железного века (памятник Ковалевка I). Исследование показало наличие цист кишечных паразитов двух родов *Diphyllobothrium sp.* и *Trichuris sp.* (Slepchenko et al., 2019). Согласно медицинским данным, тяжелое течение дифиллотриоза может приводить к развитию мегалобластной анемии (Гуреев и др., 2021), а трихоцефалез способен вызывать железодефицитную анемию (Бекиш, Зорина, 2014). Таким образом, присутствие этих паразитов в организме человека гипотетически может приводить к повышению частоты *cribra orbitalia*.

Все это делает регион неблагоприятным с точки зрения широко распространенных паразитарных инвазий, оказывающих серьезное влияние на здоровье местного населения. Несмотря на то что палеопаразитологические исследования для хронологически близких серий этих территорий еще не проведены, наличие яиц паразитов на рубеже н.э., с учетом их природных очагов распространения на современном этапе, дает весомые основания предполагать их существование на той же территории в средние века. Как было сказано ранее, паразитическая инвазия может быть одной из причин анемии и завышенной частоты *cribra orbitalia* у равнинных групп.

Население территорий среднегорья при схожей диете и близком образе жизни демонстрирует более низкие показатели этого признака, несмотря на то, что рыба (преимущественно семейства лососевых и осетровых) также составляла важную часть диеты алан среднегорья Северного Кавказа. Вероятно, дело в том, что форель и осетр мало подвержены паразитическим заболеваниям, в то время как для видов, обитающих в реке Дон, гельминтозы частое явление. Быстрое течение горных рек также не способствует распространению промежуточных хозяев гельминтов. Сохранение традиционного промысла при смене местообитания могло привести к распространению паразитических заболеваний среди групп мигрантов.

Территория Подонья упоминается не только в качестве природного очага гельмитозов, но и как регион, для которого малярия была характерной болезнью (Маркова, 2015). Она служит и причиной развития гемолитической анемии (Гуреев и др., 2021), отражением протекания которой в детском возрасте может быть пороз глазницы (Grauer, Roberts, 2019; Wang et al., 2023). Эндемичность малярии зависит от множества факторов, в их числе – высота, широта, микроклимат, ландшафт. Границы распространения плазмодия динамичны и могут изменяться в ответ на перестройки климата и окружающей среды (Michel et al., 2024). Малярия может быть эндемичной не только для равнинных территорий, но и для предгорных регионов и низкогорья. Так, например, территории Северного Кавказа ниже высот в 1200 м над уровнем моря обладают высоким маляриогенным потенциалом (Миронова, Орлов, 2011).

Передача малярийного плазмодия, а, следовательно, возникновение малярийных очагов на территории среднегорья Северного Кавказа от высоты в 1100–1300 м над уровнем моря считается маловероятным, а сам регион обладает средним маляриогенным потенциалом (Миронова, Орлов, 2011) в силу неблагоприятных внешних условий как для самого плазмодия, так и для распространения комаров (Гаджиева, 2019). Холод и засушливость на больших высотах подавляют развитие комаров и паразитов (Siraj et al., 2014). Группы с территории среднегорья, обсуждаемые в данном исследовании, в среднем находятся выше 1200 м над уровнем моря. Так, могильник Галиат располагался на высоте 2025 м над уровнем моря, Мамисондон – 1600–1700, Царциат и Верхняя Рутха – 1676, Задалеск – 1239, Заюково-3 – 1000 и Чми – 916. Такая высотная зональность делает широкое распространение малярии в пределах среднегорья Северного Кавказа маловероятным.

Фактические данные по распространению малярийного плазмодия на равнинных территориях юга Восточно-Европейской равнины ограничены единственным случаем подтвержденного заболевания, вызванного *P. vivax*, относящимся к рубежу IV–III тыс. до н.э., с территории современной Ростовской области (Michel et al., 2024), и историческими свидетельствами, близкими к современности. Так, в Российской империи в конце XIX – начале XX в. в Терских станицах (Георгиевск – 302 м над уровнем моря, Моздок – 130) часто наблюдались эпидемии “лихорадки” (Рубаева, 2016), чему могли способствовать разливы р. Терек, обилие болотистых мест, теплый

и влажный климат, низинное расположение населенных пунктов. Эпидемии малярии на территории современной Воронежской области известны во время Второй Мировой войны (Маркова, 2015). А в более ранний исторический период, в частности в XIX в., Воронежская губерния занимала четвертое место в Российской империи по заболеваемости малярией (Мескина, 2011).

По данным споровопыльцевого анализа, природные условия на территории Воронежской области на момент возникновения Маяцкого городища были более теплыми и сухими, чем в современности (Рябогина и др., 2013). С одной стороны – повышенная аридность не благоприятствует развитию личинок комаров, в связи с пересыханием болот и временных водоемов. С другой стороны – теплый климат и наличие крупных, спокойных равнинных рек способствуют как активному размножению комаров, так и успешному развитию плазмодия внутри комара. Исходя из природно-климатических особенностей регионов, вероятность сохранения и распространения очагов малярийного плазмодия на равнинных территориях Воронежской области остается выше, чем в среднегорье. Более того, биологические особенности возбудителя трехдневной малярии – *P. vivax*, позволяют ему развиваться при относительно низких температурных условиях (Gething et al., 2011; Mordecai et al., 2013) и сохраняться в организме человека не только на протяжении нескольких месяцев, но и лет (Ashley et al., 2018). Возможность для возбудителя пережить холодное время года создает условия сохранения природных очагов *P. vivax* в равнинных регионах юга Восточно-Европейской равнины на протяжении тысячелетий.

Заключение. Достоверное увеличение частоты *cibra orbitalia* у населения равнин в сравнении с жителями горных регионов, вероятно, связано с активным протеканием адаптационных процессов в ответ на агрессивное давление биотических параметров окружающей среды. В первую очередь к ним относятся патогенные микроорганизмы и гельминты, более распространенные на равнине или занесенные туда по торговым путям. Кроме того, возможное повышение плотности населения порубежной крепости и военная угроза со стороны соседей могли быть дополнительными источниками стресса для жителей равнины.

Важнейшим результатом работы стало подтверждение присутствия возбудителя малярии *Plasmodium vivax* в человеческих останках из захоронений Маяцкого могильника палеогенетическими методами. Это доказывает циркуляцию малярийных плазмодиев на территории юга

Восточно-Европейской равнины в период раннего средневековья.

Исследование проведено с использованием оборудования Центра коллективного пользования МГУ “Технологии получения новых наноструктурированных материалов и их комплексное исследование”, приобретенного МГУ по программе обновления приборной базы в рамках национального проекта “Наука”.

Выражаем глубокую признательность и благодарность директору НИИ и музея антропологии им. Д.Н. Анучина МГУ, д-ру ист. наук, акад. РАН А.П. Бужиловой, а также д-ру биол. наук А.И. Козлову за ценные замечания и комментарии, которые учтены в данной работе. Отдельно благодарим канд. ист. наук С.В. Демиденко, а также А.А. Кадиеву за предоставленные для исследования материалы могильника Заюково-3.

Антропологические исследования материалов проведены в рамках плановой темы “Антропология евразийских популяций (биологические аспекты)”, номер ЦТИС: АААА-А19-119013090163-2.

Палеогенетический анализ проведен за счет средств ООО “Биотехнологический кампус” и гранта РНФ № 24-14-00181.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.П., Дебец Г.Ф. Краниометрия. Методика антропологических исследований. М.: Наука, 1964. 128 с.
- Арапова О.Н., Степанова К.Б. Особенности течения описторхозной инвазии у беременных женщин // Здоровье населения и среда обитания. 2010. № 10. С. 39–42.
- Афанасьев Г.Е. Некоторые дополнения к исторической интерпретации новых генетических исследований сармато-аланских образцов // Кавказ в системе культурных связей Евразии в древности и средневековые. XXX “Крупновские чтения” по археологии Северного Кавказа / Отв. ред. У.Ю. Кочкаров. Карабаевск: Карабаево-Черкесский гос. ун-т, 2018. С. 284–289.
- Афанасьев Г.Е., Добровольская М.В., Коробов Д.С., Решетова И.К. Новые археологические, антропологические и генетические аспекты в изучении донских аланс // Краткие сообщения Института археологии. 2015. Вып. 237. С. 64–79.
- Афанасьева А.Э., Вишленкова Е.А., Гатина З.С. и др. История медицины и медицинской географии в Российской империи. М.: Шико, 2021. 388 с.
- Бекиш В.Я., Зорина В.В. Разработка комбинированного метода лечения трихоцефалеза человека // Вестник Витебского государственного медицинского университета. 2014. № 13 (4). С. 78–83.
- Березина Н.Я. Демографические особенности раннесредневекового населения Северной Осетии (по материалам могильника Мамисондон) // Вестник Московского университета. 2010. Серия 23: Антропология. № 4. С. 82–87.
- Березина Н.Я., Бужилова А.П., Решетова И.К. Новые краниологические материалы к вопросу об антропологическом субстрате средневековых аланс // Вестник Московского университета. 2012. Серия 23: Антропология. № 4. С. 18–36.
- Бужилова А.П. *Homo sapiens: История болезни*. М.: Языки славянской культуры, 2005. 321 с.
- Бужилова А.П., Карасева Н.М. Продолжительность жизни и стрессы на ранних этапах онтогенеза на примере арктических групп (экологические аспекты) // Экология древних и традиционных обществ. Вып. 6. Материалы VI Международной научной конференции. Тюмень: Тюменский научный центр Сибирского отд-ния РАН, 2020. С. 378–381.
- Васильев К.Г., Сегал А.Е. История эпидемий в России. М.: Медицинская литература, 1960. 395 с.
- Винников А.З., Плетнева С.А. На северных рубежах Хазарского каганата. Маяцкое поселение. Воронеж: Воронежский гос. ун-т, 1998. 216 с.
- Гаджиева С.С. Гидрологическая характеристика водоёмов Северного Кавказа и распределение преимущественных фаз малярийных комаров по биотопам // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: материалы XXI Междунар. науч. конф. Махачкала: КЕП, 2019. С. 301–304.
- Головина Н.А., Романова Н.Н., Головин П.П., Здрок А.В. Мониторинг качества и безопасности водных биологических ресурсов из водоемов Центрального федерального округа Российской Федерации // Гигиена и санитария. 2020. Т. 99, № 3. С. 246–252.
- Гуреев С.Ю., Богоchanов В.С., Харитонова Е.А. Механизмы возникновения анемий при инвазиях // Тверской медицинский журнал. 2021. Вып. 1. С. 90–93.
- Евтушенко И.Д., Сидорова М.М., Сотникова Л.С., Дыгай А.М. Результаты комплексного лечения железодефицитной анемии у девушки с маточными кровотечениями пубертатного периода на фоне хронического описторхоза // Сибирское медицинское обозрение. 2008. № 3. С. 34–37.
- Ершов Ю.А., Попков В.А., Берлянд А.С. Общая химия. Биофизическая химия. Химия биогенных элементов: в 2-х кн. Кн. 2. 10-е изд., испр. и доп. М.: Юрайт, 2024. 360 с.
- Карпенко А.А. Об имени аланс салтово-маяцкой археологической культуры // Молодежь и наука: сб. материалов VII Всерос. науч.-техн. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых, посвящ. 50-летию первого полета человека в космос. Красноярск: Сибирский федер. ун-т, 2011. С. 4.
- Кондукторова Т.С., Сегеда С.П. Краниологическая и одонтологическая характеристика людей из Маяцкого VIII–IX вв. // Вопросы антропологии. 1987. Вып. 78. С. 69–81.

- Коробов Д.С.* Аланы Северного Кавказа: этнос, археология, палеогенетика. СПб.: Нестор-История, 2019а. 156 с.
- Коробов Д.С.* Ландшафтная археология Кисловодской котловины // Природа. 2019б. № 1. С. 68–77.
- Коробов Д.С., Булыгина Е.С., Слободова Н.В. и др.* Генетическое разнообразие Центрального местного Предкавказья в I тыс. до н.э. – I тыс. н.э. по данным митохондриальной ДНК // Российская археология. 2023. № 1. С. 53–69.
- Маркова С.В.* Вспышка малярии в Воронежской области в годы Великой Отечественной войны // Бюллетень Национального научно-исследовательского института общественного здоровья им. Н.А. Семашко. 2015. № 3. С. 116–118.
- Мескина О.А.* Земская медицина Воронежской губернии в пореформенную эпоху // Медицина России в годы войны и мира: Новые документы и исследования / Отв. ред. и сост. Л.А. Булгакова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 293–299.
- Миронова В.А., Орлов Д.С.* Картографирование маляриогенного потенциала и риска восстановления местной передачи трёхдневной малярии на европейской территории // Энвайронментальная эпидемиология и медицинская география: ежегодник: прил. к журн. “Энвайронментальная эпидемиология”. Харьков, 2011. С. 91–107.
- Мухеев В.К.* Подонье в составе Хазарского каганата. Харьков: Вища школа, 1985. 148 с.
- Перерва Е.В.* Патологический анализ костных останков неполовозрелых индивидов, датирующихся эпохой поздней бронзы, из подкурганных захоронений Нижнего Поволжья и республики Калмыкия // Genesis: исторические исследования. 2016. № 4. С. 176–185.
- Ромашова Е.Н.* Карповые рыбы как источник заражения человека и домашних животных описторхозом в Воронежской области // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2015. № 3. С. 81–88.
- Рубаева Э.М.* Из истории здравоохранительных мероприятий на Северном Кавказе в конце XIX – начале XX в. // Известия Северо-Осетинского института гуманитарных и социальных исследований. 2016. № 19 (58). С. 59–68.
- Рябогина Н.Е., Борисов А.В., Иванов С.Н. и др.* Природные условия на юге Среднерусской возвышенности в хазарское время (IX–X вв.) // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2013. № 3 (22). С. 182–194.
- Свиркина Н.Г., Решетова И.К.* К вопросу о факторах возникновения сибра orbitalia в древних популяциях Восточной Европы // Краткие сообщения Института археологии. 2022. Вып. 269. С. 257–267.
- Уильям М.* Эпидемии и народы // Россия в глобальной политике. 2020. Вып. 18, № 3 (103). С. 10–23.
- Чечёткина О.Ю.* Патологии у детей, погребённых в городских некрополях // Краткие сообщения Института археологии. 2022. Вып. 269. С. 296–311.
- Чёз А., Ланго П., Менде Б.Г.* Археогенетические исследования материалов салтовской и древневенгерской культур (предварительное сообщение) // Старожитності Лівобережного Подніпров'я. Київ; Полтава: Центр пам'ятникознавства Національної академії наук України, 2012. С. 94–101.
- Alonso C.S.* Orbital Lesions in Highland and Lowland Peru: doctoral dissertation / San Francisco State University. San Francisco, CA, 2013. 143 p.
- Ashley E.A., Pyae Phy A., Woodrow C.J.* Malaria // Lancet. 2018. № 391 (10130). P. 1608–1621.
- Bl'andová G., Patlevičová A., Palkovičová J. et al.* Pilot study of correlation of selected genetic factors with cribra orbitalia in individuals from a medieval population from Slovakia // International Journal of Paleopathology. 2023. Vol. 41. P. 1–7.
- Buzhilova A.* Probable cases of tuberculosis in early medieval pastoralists of Eastern Europe // Tuberculosis. 2023. № 143. 102365.
- Chen S., Zhou Y., Chen Y., Gu J.* Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor // Bioinformatics. 2018. Vol. 34, iss. 17. P. 884–890.
- Cole G., Waldron T.* Cribra orbitalia: Dissecting an ill-defined phenomenon // International Journal of Osteoarchaeology. 2019. № 29. P. 613–621.
- Facchini F., Rastelli E., Brasili P.* Cribra orbitalia and cribra cranii in Roman skeletal remains from the Ravenna area and Rimini (I–IV century AD) // International Journal of Osteoarchaeology. 2004. Vol. 14, iss. P. 126–136.
- Ferrando-Bernal M.* Ancient DNA confirms anaemia as the cause for Porotic Hyperostosis in ancient Neolithics together with a genetic architecture for low bone mineral density [Электронный ресурс] // medRxiv. 2023. URL: <https://www.medrxiv.org/content/10.1101/2023.01.11.23284324> (дата обращения: 10.11.2024).
- Fulton T. L., Shapiro B.* Setting Up an Ancient DNA Laboratory // In Ancient DNA. New York: Humana Press, 2019 (Methods in Molecular Biology; 1963). P. 1–13.
- Gething P.W., Van Boeckel T.P., Smith D.L. et al.* Modelling the global constraints of temperature on transmission of *Plasmodium falciparum* and *P. vivax* // Parasites & vectors. 2011. № 4. 92.
- Grauer A.L., Roberts C.A.* Fungal, viral, multicelled parasitic, and protozoan infections // In Ortner's identification of pathological conditions in human skeletal remains. Academic Press, 2019. P. 441–478.
- Langmead B., Salzberg S.L.* Fast gapped-read alignment with Bowtie 2 // Nature methods. 2012. Vol. 9, № 4. P. 357–359.
- Michel M., Skourtanioti E., Pierini F. et al.* Ancient *Plasmodium* genomes shed light on the history of human malaria // Nature. 2024.

- Mordecai E.A., Paaijmans K.P., Johnson L.R. et al.* Optimal temperature for malaria transmission is dramatically lower than previously predicted // *Ecology letters*. 2013. Vol. 16, № 1. P. 22–30.
- Nerlich A.* Paleopathology and Paleomicrobiology of Malaria // *Paleomicrobiology of Humans*. 2016. P. 155–160.
- Okonechnikov K., Conesa A., García-Alcalde F.* Qualimap 2: advanced multi-sample quality control for high-throughput sequencing data // *Bioinformatics*. 2016. Vol. 32, iss. 2. P. 292–294.
- Rivera F., Mirazón Lahr M.* New evidence suggesting a dissociated etiology for *cribra orbitalia* and porotic hyperostosis // *American Journal of Physical Anthropology*. 2019. Vol. 164, iss. 1. P. 76–96.
- Rohland N., Glocke I., Aximu-Petri A., Meyer M.* Extraction of highly degraded DNA from ancient bones, teeth and sediments for high-throughput sequencing // *Nature Protocols*. 2018. Vol. 13. P. 2447–2461.
- Schats R.* Developing an archaeology of malaria. A critical review of current approaches and a discussion on ways forward // *International Journal of Paleopathology*. 2023. Vol. 41. P. 32–42.
- Siraj A.S., Santos-Vega M., Bouma M.J. et al.* Altitudinal changes in malaria incidence in highlands of Ethiopia and Colombia // *Science*. 2014. Vol. 343, № 6175. P. 1154–1158.
- Slepchenko S.M., Pererva E.V., Ivanov S.N., Klepikov V.M.* Archaeoparasitological analysis of soil samples from Sarmatian Burial Ground Kovalevka I, 2nd–1st centuries BCE, Russia // *Journal of Archaeological Science: Reports*. 2019. Vol. 26. 101874.
- Steckel R.H.* Young adult mortality following severe physiological stress in childhood: Skeletal evidence // *Economics & Human Biology*. 2005. Vol. 3, iss. 2. P. 314–328.
- Walker P.L., Bathurst R.R., Richman R. et al.* The causes of porotic hyperostosis and *cribra orbitalia*: A reappraisal of the iron-deficiency-anemia hypothesis // *American Journal of Physical Anthropology*. 2009. Vol. 139, № 2. P. 109–125.
- Wang T., McFadden C., Buckley H. et al.* Paleoepidemiology of *cribra orbitalia*: Insights from early seventh millennium BP Con Co Ngu, Vietnam // *American Journal of Biological Anthropology*. 2023. Vol. 181, iss. 2. P. 250–261.
- Weissensteiner H., Forer L., Fendt L. et al.* Contamination detection in sequencing studies using the mitochondrial phylogeny // *Genome Research*. 2021. Vol. 31, № 2. P. 309–316.
- Wood D.E., Lu J., Langmead B.* Improved metagenomic analysis with Kraken 2 // *Genome biology*. 2019. Vol. 20. 257.
- Worldwide prevalence of anaemia 1993–2005: WHO global database of anaemia / Ed. B. de Benoist et al. Geneva: World Health Organization, 2008. 51 p.

ON THE ADAPTATION OF MEDIEVAL ALAN GROUPS TO THE ENVIRONMENT AND WAY OF LIFE IN SOUTHERN RUSSIA

Alla A. Perevozchikova^{1,*}, Natalia N. Goncharova^{2, **}, Andrey A. Kritsky^{3,***},
 Aleksandra O. Ivanova^{3,****}, Egor I. Botsmanov^{3,*****}, Tatiana R. Tsedilina^{3,*****},
 Anastasia V. Pavlova^{3,*****}, Evgeny I. Klimuk^{3,*****}, Konstantin V. Severinov^{3,4,*****},
 and Natalia Ya. Berezina^{1,*****}

¹Research Institute and Museum of Anthropology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

³“Biotek Kampus” LLC, Moscow, Russia

⁴Institute of Gene Biology RAS, Moscow, Russia

*E-mail: allarevik@gmail.com

**E-mail: goncharovann@my.msu.ru

***E-mail: akrickiy@biotc.ru

****E-mail: aivanova@biotc.ru

*****E-mail: ebotsmanov@biotc.ru

*****E-mail: tsedilinat@gmail.com

*****E-mail: anastassiyapavl@gmail.com

*****E-mail: eklimuk@biotc.ru

*****E-mail: kseverinov@biotc.ru

*****E-mail: berezina.natalia@gmail.com

Stress markers are defined as skeletal signs that reflect the degree of environmental influence and adaptation to this influence. One of the most notable examples is the porotic change of the upper wall of the orbit, which is commonly referred to as *cribra orbitalia*. In this study comparative analysis of the prevalence of *cribra orbitalia* in individuals from medieval populations of the North Caucasus middle mountains and of the plain region of the Central Russian Upland (predominantly in the groups of

Alanian and Saltovo-Mayaki archaeological cultures) was conducted. *Cribra orbitalia* was, on average, three times more frequent in the remains of flatland regions' populations than in the populations of middle mountains. This suggests that the former was subject to a more significant negative environmental impact, which could have included combined stresses related to climatogeographical and biotic environmental parameters, including the recent migration of the Alanian population from the foothills to the plains. Analysis of ancient DNA was conducted on selected individuals from both groups. Two cases of *Plasmodium vivax* infection were identified in teeth samples of two individuals buried in the Mayatskoye burial ground.

Keywords: Southern Russia, Medieval Alans, biological anthropology, paleogenetics, environmental impact, physiological stress, cribra orbitalia, malaria, paleoparasitology.

REFERENCES

- Afanas'ev G.E., 2018. Supplements to the historical interpretation of new genetic studies of Sarmatian-Alan samples. *Kavkaz v sisteme kul'turnykh svyazey Evrazii v drevnosti i srednevekove. XXX "Krupnovskie chteniya" po arkheologii Severnogo Kavkaza* [The Caucasus in the system of cultural ties of Eurasia in ancient times and the Middle Ages. XXX "Krupnov Readings" on the archaeology of the North Caucasus]. U. Yu. Kochkarov, ed. Karachaevsk: Karachaevo-Cherkesskiy gosudarstvennyy universitet, pp. 284–289. (In Russ.)
- Afanas'ev G.E., Dobrovolskaya M.V., Korobov D.S., Reshetova I.K., 2015. New archaeological, anthropological and genetic aspects in the study of the Alans from the Don region. *Kratkie soobshcheniya Instituta arkheologii* [Brief Communications of the Institute of Archaeology], 237, pp. 64–79. (In Russ.)
- Afanas'eva A.E., Vishlenkova E.A., Gatina Z.S. et al., 2021. Iстория медицины и медицинской географии в Российской империи [History of medicine and medical geography in the Russian Empire]. Moscow: Shiko. 388 p.
- Alekseev V.P., Debets G.F., 1964. Kraniometriya. Metodika antropologicheskikh issledovaniy [Craniometry. Methodology of anthropological research]. Moscow: Nauka. 128 p.
- Alonso C.S., 2013. Orbital Lesions in Highland and Lowland Peru: doctoral dissertation. San Francisco State University. San Francisco, CA. 143 p.
- Arapova O.N., Stepanova K.B., 2010. Peculiarities of the opisthorchiasis invasion progression in pregnant women. *Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya* [Population health and habitat], 10, pp. 39–42. (In Russ.)
- Ashley E.A., Pyae Phy A., Woodrow C.J., 2018. Malaria. *Lancet*, 391 (10130), pp. 1608–1621.
- Bekish V.Ya., Zorina V.V., 2014. Development of a combined method for the treatment of human trichuriasis. *Vestnik Vitebskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta* [Bulletin of Vitebsk State Medical University], 13 (4), pp. 78–83. (In Russ.)
- Berezina N.Ya., 2010. Demographic features of the early medieval population of North Ossetia (based on the materials from the Mamisondon burial ground). *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 23: Antropologiya* [Lomonosov Journal of Anthropology], 4, pp. 82–87. (In Russ.)
- Berezina N.Ya., Buzhilova A.P., Reshetova I.K., 2012. New craniological materials on the anthropological substrate of the medieval Alans. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 23: Antropologiya* [Lomonosov Journal of Anthropology], 4, pp. 18–36. (In Russ.)
- Bl'andová G., Patlevičová A., Palkovičová J. et al., 2023. Pilot study of correlation of selected genetic factors with cribra orbitalia in individuals from a medieval population from Slovakia. *International Journal of Paleopathology*, 41, pp. 1–7.
- Buzhilova A., 2023. Probable cases of tuberculosis in early medieval pastoralists of Eastern Europe. *Tuberculosis*, 143, 102365.
- Buzhilova A.P., 2005. Homo sapiens: Iстория болезни [Homo sapiens: Medical record]. Moscow: Yazyki slavyanskoy kul'tury. 321 p.
- Buzhilova A.P., Karaseva N.M., 2020. Life expectancy and stress in the early stages of ontogenesis: the case of Arctic groups (ecological aspects). *Ekologiya drevnikh i traditsionnykh obshchestv* [Ecology of ancient and traditional societies], 6. Materialy VI Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii [Proceedings of the VI International scientific conference]. Tyumen': Tyumenskiy nauchnyy tsentr Sibirskogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk, pp. 378–381. (In Russ.)
- Chechetkina O.Yu., 2022. Pathologies in the children buried in urban cemeteries of the 16th–18th centuries. *Kratkie soobshcheniya Instituta arkheologii. Kratkie soobshcheniya Instituta arkheologii* [Brief Communications of the Institute of Archaeology], 269, pp. 296–311. (In Russ.)
- Chen S., Zhou Y., Chen Y., Gu J., 2018. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, vol. 34, iss. 17, pp. 884–890.
- Chez A., Lango P., Mende B.G., 2012. Archaeogenetic studies of materials from the Saltovo and Old Hungarian cultures (preliminary communication). *Starozhitnosti Livoberezhnogo Podniprov'ya* [Antiquities of the Dnieper Left Bank]. Kiiv; Poltava: Tsentr pamya'tnikoznavstva Natsional'noi akademii nauk Ukrayini, pp. 94–101. (In Russ.)
- Cole G., Waldron T., 2019. Cribra orbitalia: Dissecting an ill-defined phenomenon. *International Journal of Osteoarchaeology*, 29, pp. 613–621.
- Ershov Yu.A., Popkov V.A., Berlyand A.S., 2024. Obshchaya khimiya. Biofizicheskaya khimiya. Khimiya biogennykh elementov [General chemistry. Biophysical chemistry].

- Chemistry of biogenic elements], 2. 10th edition. Moscow: Yurayt. 360 p.
- Evtushenko I.D., Sidorova M.M., Sotnikova L.S., D'yagay A.M.*, 2008. Results of complex treatment of iron deficiency anemia in girls with uterine bleeding during puberty against the background of chronic opisthorchiasis. *Sibirskoe meditsinskoe obozrenie [Siberian medical review]*, 3, pp. 34–37. (In Russ.)
- Facchini F., Rastelli E., Brasili P.*, 2004. Cibra orbitalia and cibra cranii in Roman skeletal remains from the Ravenna area and Rimini (I–IV century AD). *International Journal of Osteoarchaeology*, vol. 14, iss. pp. 126–136.
- Ferrando-Bernal M.*, 2023. Ancient DNA confirms anaemia as the cause for Porotic Hyperostosis in ancient Neolithics together with a genetic architecture for low bone mineral density (Electronic resource). *medRxiv*. URL: <https://www.medrxiv.org/content/10.1101/2023.01.11.23284324>.
- Fulton T. L., Shapiro B.*, 2019. Setting Up an Ancient DNA Laboratory. In *Ancient DNA*. New York: Humana Press, pp. 1–13. (Methods in Molecular Biology, 1963).
- Gadzhieva S.S.*, 2019. Hydrological characteristics of water bodies in the North Caucasus and distribution of preimaginal phases of malaria mosquitoes across biotopes. *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i Yuga Rossii: materialy XXI Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii [Biodiversity of the Caucasus and the south of Russia: Proceedings of the XXI International scientific conference]*. Makhachkala: KEP, pp. 301–304. (In Russ.)
- Gething P.W., Van Boeckel T.P., Smith D.L. et al.*, 2011. Modelling the global constraints of temperature on transmission of Plasmodium falciparum and P. vivax. *Parasites & vectors*, 4, 92.
- Golovina N.A., Romanova N.N., Golovin P.P., Zdrok A.V.*, 2020. Monitoring the quality and safety of aquatic biological resources from water bodies of the Central Federal District of the Russian Federation. *Gigiena i sanitariya [Hygiene and sanitation]*, vol. 99, no. 3, pp. 246–252. (In Russ.)
- Grauer A.L., Roberts C.A.*, 2019. Fungal, viral, multicelled parasitic, and protozoan infections. In *Ortner's identification of pathological conditions in human skeletal remains*. Academic Press, pp. 441–478.
- Gureev S.Yu., Bogochanov V.S., Kharitonova E.A.*, 2021. Mechanisms of anemia development during invasions. *Tverskoy meditsinskiy zhurnal [Tver medical journal]*, 1, pp. 90–93. (In Russ.)
- Karpenko A.A.*, 2011. On the name of the Alans of the Saltovo-Mayatskoye archaeological culture. *Molodezh' i nauka: sbornik materialov VII Vserossiyskoy nauchno-tehnicheskoy konferentsii studentov, aspirantov i molodykh uchenykh, posvyashchennoy 50-letiyu pervogo poleta cheloveka v kosmos [Youth and science: Proceedings of the VII All-Russian scientific and technical conference of students, postgraduates and young researchers to the 50th anniversary of the first manned flight into space]*. Krasnoyarsk: Sibirskiy federal'nyy universitet, p. 4. (In Russ.)
- Konduktorova T.S., Segeda S.P.*, 1987. Craniological and dental characteristics of the Mayatskoye population of the 8th–9th centuries AD. *Voprosy antropologii [Anthropology Issues]*, 78, pp. 69–81. (In Russ.)
- Korobov D.S.*, 2019a. Alans of the North Caucasus: ethnos, archaeology, paleogenetics [Alans of the North Caucasus: ethnos, archaeology, palaeogenetics]. St. Petersburg: Nestor-Istoriya. 156 p.
- Korobov D.S.*, 2019b. Landscape archaeology of the Kislovodsk Depression. *Priroda [Priroda journal]*, 1, pp. 68–77. (In Russ.)
- Korobov D.S., Bulygina E.S., Slobodova N.V. et al.*, 2023. Genetic diversity of the Central Caucasian population in the 1st millennium BC – 1st millennium AD based on mitochondrial DNA. *Rossiyskaya arkheologiya [Russian archaeology]*, 1, pp. 53–69. (In Russ.)
- Langmead B., Salzberg S.L.*, 2012. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nature methods*, vol. 9, no. 4, pp. 357–359.
- Markova S.V.*, 2015. Malaria outbreak in Voronezh Region during the Great Patriotic War. *Byulleten' Natsional'nogo nauchno-issledovatel'skogo instituta obshchestvennogo zdorov'ya imeni N.A. Semashko [Bulletin of N.A. Semashko National Research Institute of Public Health]*, 3, pp. 116–118. (In Russ.)
- Meskina O.A.*, 2011. Zemstvo healthcare of Voronezh Province in the post-reform era. *Meditina Rossii v gody voyny i mira: Noyye dokumenty i issledovaniya [Medicine of Russia during the war and peace: New documents and studies]*. L.A. Bulgakova, ed. St. Petersburg: Nestor-Istoriya, pp. 293–299. (In Russ.)
- Michel M., Skourtanioti E., Pierini F. et al.*, 2024. Ancient Plasmodium genomes shed light on the history of human malaria. *Nature*.
- Mikheev V.K.*, 1985. Podon'e v sostave Khazarskogo kaganata [The Don region as part of the Khazar Khaganate]. Khar'kov: Vishcha shkola. 148 p.
- Mironova V.A., Orlov D.S.*, 2011. Mapping the malariogenic potential and risk of restoration of local transmission of three-day malaria in the European territory. *Environnemental'naya epidemiologiya i meditsinskaya geografiya: ezhegodnik: prilozhenie k zhurnal "Environnemental'naya epidemiologiya" [Environmental Epidemiology and Medical Geography: Yearbook: Supplement to the Journal of Environmental Epidemiology]*. Khar'kov, pp. 91–107. (In Russ.)
- Mordecai E.A., Paaijmans K.P., Johnson L.R. et al.*, 2013. Optimal temperature for malaria transmission is dramatically lower than previously predicted. *Ecology letters*, vol. 16, no. 1, pp. 22–30.
- Nerlich A.*, 2016. Paleopathology and Paleomicrobiology of Malaria. *Paleomicrobiology of Humans*, pp. 155–160.
- Okonechnikov K., Conesa A., García-Alcalde F.*, 2016. Qualimap 2: advanced multi-sample quality control for high-throughput sequencing data. *Bioinformatics*, vol. 32, iss. 2, pp. 292–294.

- Pererva E.V., 2016. Pathological analysis of skeletal remains of immature individuals dating to the Late Bronze Age from burial mounds in the Lower Volga region and the Republic of Kalmykia. *Genesis: istoricheskie issledovaniya* [Genesis: historical studies], 4, pp. 176–185. (In Russ.)
- Rivera F., Mirazón Lahr M., 2019. New evidence suggesting a dissociated etiology for cribra orbitalia and porotic hyperostosis. *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 164, iss. 1, pp. 76–96.
- Rohland N., Glocke I., Aximu-Petri A., Meyer M., 2018. Extraction of highly degraded DNA from ancient bones, teeth and sediments for high-throughput sequencing. *Nature Protocols*, 13, pp. 2447–2461.
- Romashova E.N., 2015. Carp fish as a source of infection of humans and domestic animals with opisthorchiasis in Voronezh Region. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of Voronezh State Agrarian University], 3, pp. 81–88. (In Russ.)
- Rubaeva E.M., 2016. From the history of healthcare measures in the North Caucasus in the late 19th – early 20th century. *Izvestiya Severo-Osetinskogo instituta gumanitarnykh i sotsial'nykh issledovanii* [Bulletin of North Ossetian Institute of Humanities and Social Research], 19 (58), pp. 59–68. (In Russ.)
- Ryabogina N.E., Borisov A.V., Ivanov S.N. et al., 2013. Natural conditions in the south of the Central Russian Upland during the Khazar period (9th–10th centuries AD). *Vestnik arkheologii, antropologii i etnografii* [Vestnik archeologii, antropologii i etnografii], 3 (22), pp. 182–194. (In Russ.)
- Schats R., 2023. Developing an archaeology of malaria. A critical review of current approaches and a discussion on ways forward. *International Journal of Paleopathology*, 41, pp. 32–42.
- Siraj A.S., Santos-Vega M., Bouma M.J. et al., 2014. Altitudinal changes in malaria incidence in highlands of Ethiopia and Colombia. *Science*, vol. 343, no. 6175, pp. 1154–1158.
- Slepchenko S.M., Pererva E.V., Ivanov S.N., Klepikov V.M., 2019. Archaeoparasitological analysis of soil samples from Sarmatian Burial Ground Kovalevka I, 2nd–1st centuries BCE, Russia. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 26, 101874.
- Steckel R.H., 2005. Young adult mortality following severe physiological stress in childhood: Skeletal evidence. *Economics & Human Biology*, vol. 3, iss. 2, pp. 314–328.
- Svirkina N.G., Reshetova I.K., 2022. Revisiting the issue of the predisposing factor of Cribra Orbitalia among past populations of Eastern Europe. *Kratkie soobshcheniya Instituta arkheologii* [Brief Communications of the Institute of Archaeology], 269, pp. 257–267. (In Russ.)
- Uil'yam M., 2020. Epidemics and peoples. *Rossiya v global'noy politike* [Russia in global politics], iss. 18, no. 3 (103), pp. 10–23. (In Russ.)
- Vasil'ev K.G., Segal A.E., 1960. *Istoriya epidemiy v Rossii* [History of epidemics in Russia]. Moscow: Meditsinskaia literatura. 395 p.
- Vinnikov A.Z., Pletneva S.A., 1998. Na severnykh rubezhakh Khazarskogo kaganata. Mayatskoe poselenie [On the northern borders of the Khazar Kaganate. Mayatskoye settlement]. Voronezh: Voronezhskiy gosudarstvennyy universitet. 216 p.
- Walker P.L., Bathurst R.R., Richman R. et al., 2009. The causes of porotic hyperostosis and cribra orbitalia: A re-appraisal of the iron-deficiency-anemia hypothesis. *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 139, no. 2, pp. 109–125.
- Wang T., McFadden C., Buckley H. et al., 2023. Paleoepidemiology of cribra orbitalia: Insights from early seventh millennium BP Con Co Ngua, Vietnam. *American Journal of Biological Anthropology*, vol. 181, iss. 2, pp. 250–261.
- Weissensteiner H., Forer L., Fendt L. et al., 2021. Contamination detection in sequencing studies using the mitochondrial phylogeny. *Genome Research*, vol. 31, no. 2, pp. 309–316.
- Wood D.E., Lu J., Langmead B., 2019. Improved metagenomic analysis with Kraken 2. *Genome biology*, 20, 257.
- Worldwide prevalence of anaemia 1993–2005: WHO global database of anaemia. B. de Benoist, ed. Geneva: World Health Organization, 2008. 51 p.