

Агджоян А.Т.^{1,2*}, Богунова А.А.²⁾, Каменщикова Е.Н.²⁾, Запорожченко В.В.²⁾,
Богунов Ю.В.^{1,2)}, Балановский О.П.^{1,2,3)}, Балановская Е.В.^{2,3)}

¹⁾ *Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,
ул. Губкина, д. 3, ГСП-1, Москва, 119991, Россия;*

²⁾ *Медико-генетический научный центр им. академика Н.П. Бочкова,
ул. Москворечье, д. 1, Москва, 115522, Россия;*

³⁾ *Биобанк Северной Евразии, ул. Котляковская, д. 3, Москва, 115201, Россия*

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОРТРЕТ ЧУКЧЕЙ КАМЧАТКИ (ПО РАЗВЕРНУТОЙ ПАНЕЛИ МАРКЕРОВ Y-ХРОМОСОМЫ)

Чукчи Камчатки являются окраинной группой чукчей, потомков древнейшего коренного населения Северо-Восточной Азии, около двух веков проживающей в иноэтничном окружении, но до сих пор не изученной. Анализу их генофонда, реконструкции потоков генов и датировке основных Y-хромосомных линий посвящено данное исследование.

Материалы и методы. В Олюторском районе Камчатского края были собраны образцы венозной крови мужчин-чукчей (N=54), предки которых не менее чем в трех поколениях проживали в регионе и отнесли себя к чукчам. Выборка изучена по панели 60 SNP и 17 STR локусов Y-хромосомы, анализ проведен методами многомерной статистики, картографии и филогенетики. Для сравнения привлечены собственные и литературные данные по Y-STR и полным последовательностям Y-хромосомы.

Результаты и обсуждение. Для генофонда чукчей Камчатки характерно низкое разнообразие Y-хромосомы с преобладанием двух вариантов гаплогруппы **N3: N3a5b-B202** (57%) и **N3*-M178*** (19%), практически отсутствующих в генофондах других народов Камчатки. Филогенетический анализ Y-STR гаплотипов основных линий выявил сходство чукчей Камчатки, Чукотки и эскимосов. Для гаплогруппы **N3a5b-B202** обнаружено соответствие между известными ранее по полногеномным данным линиям (**N3a5b1-B203**, **N3a5b2-B204**) и выявленными в данной работе кластерами Y-STR гаплотипов: их сравнение позволило получить оценки возраста линий в интервале 0,5-1,5 тыс. лет назад. Гаплотипы гаплогруппы **N3*-M178*** вошли в единый STR-кластер с датировкой около 800 лет, «полногеномный» аналог которого пока не идентифицирован. Не более четверти Y-хромосомных линий чукчей находится за пределами ствола **N**. Среди них наиболее интересны гаплогруппы **C2-M48x(SK1066)** и **Q-M242** (в совокупности менее 15%), обе распространены и в соседних популяциях: у коряков Камчатки, а также у эвенов и эвенков Дальнего Востока.

Заключение. Несмотря на интенсивность межэтнических браков, чукчи Камчатки сохраняют наибольшее сходство с чукчами и эскимосами Чукотки. Датировки трёх ветвей гаплогруппы **N3**, характерных для чукчей, указывают на рост их численности в течение последних 500-1500 лет. Оценка времени и источника происхождения «минорного» компонента генофонда чукчей, сближающего его с другими народами Камчатки – недавний поток генов или же наследие древнего населения Северо-Востока Азии – требует дополнительного исследования аутосомных геномов и древнего населения региона.

Ключевые слова: генофонд; Камчатка; чукчи; эскимосы; коряки; тунгусы, Y-хромосома; филогеография

Введение

Коренное население Чукотки и Камчатки несколько десятилетий остается в фокусе изучения формирования популяций Северной Азии и путей заселения Американского континента. На юге этнического ареала, где материк переходит в Камчатский полуостров, чукчи (луораветлан, лыгъоравэтльэн) проживают в полиэтническом окружении: вместе и с древним населением этого края (коряками), и с прибывшими за последние два века эвенями, и с пришлым более поздним населением [Балановская с соавт., 2020а, 2020б]. Сравнение генофонда чукчей Камчатки с чукчами Чукотки может выявить степень сохранения их генофонда на периферии этнического ареала, а сопоставление с другими малочисленными народами Камчатки – коряками и эвенями – оценить интенсивность потока генов от них.

Генофонд чукчей по однородительским (мтДНК, Y-хромосома) и аутосомным ДНК-маркерам чаще рассматривался в контексте заселения Америки, реже – при реконструкции генетической истории Северной и Восточной Азии. В митохондриальном генофонде чукчей Чукотки [Губина с соавт., 2013; Shields et al., 1993; Torroni et al., 1993; Starikovskaya et al., 1998, 2005; Derenko et al., 2007; Tamm et al., 2007; Volodko et al., 2008] преобладает условно «эскимосский» компонент (в среднем ~73%), представленный гаплогруппами **A2a**, **A2b**, **D2a** с датировками от 2,5 до 4,5 тыс. лет [Gilbert et al., 2008; Dryomov et al., 2015]. Все ветви гаплогруппы **A2**, кроме обнаруженных у чукчей **A2a** и **A2b**, встречаются только в Америке, в то время как **D2a** имеет сестринскую линию **D2b**, распространенную в Сибири и Центральной Азии, а американские линии **D** восходят к иному и более древнему стволу – **D1** [Llamas et al., 2016]. Считается, что гаплогруппа мтДНК **D2a** маркирует предков палеоэскимосов (встречается у представителей палеоэскимосского популяционного пласта – Саккак и Дорсет, а также токаревской культуры Северного Приохотья), а линии **A2a**, **A2b** и **D4b1** маркируют относительно недавнюю неоэскимосскую экспансию [Малярчук, 2020, с. 540]. Оставшаяся четверть митохондриального генофонда чукчей представлена линиями, распространенными в населении Азии, но практически отсутствующими у эскимосов: **G1b** (~11% у

чукчей; встречена как на Камчатке, так и у множества тунгусо-манчжурских популяций Дальнего Востока); **D4b1** и **C5a2** (с частотами ~4%; обе обнаружены у чукчей, но имеют ряд локальных вариантов в Восточной Сибири и Центральной Азии; редки у коряков и эскимосов); **C4b2** (~3% у чукчей; характерна для народов Камчатки и крайне редка у эскимосов и алеутов) [Губина с соавт., 2013; Starikovskaya et al., 2005; Volodko et al., 2008].

Изучение Y-хромосомы у чукчей связано в основном с филогеографией распространенных у них крупных гаплогрупп **C**, **N** и **Q**. Преобладает у чукчей гаплогруппа **N** (54–61%), причем ее наиболее частая ветвь **N3a5b-B202** составляет около половины генофонда (48%). Второе место по частоте занимает гаплогруппа **Q** (12–28%), ее наиболее частая «американская» ветвь **Q-M3** (11–19%) в других регионах Евразии с заметной частотой встречена лишь в Северо-Восточной Сибири. На третьем месте стоит вариант **C3*x(C3c, C3d)** гаплогруппы **C** (15%) [Харьков, 2012; Karafet et al., 1997; Lell et al., 2002; Rootsi et al., 2007; Regueiro et al., 2013; Ilumäe et al., 2016]. В целом соотношение этих гаплогрупп характеризует генетические связи чукчей с населением Северо-Восточной Азии (в том числе и Камчатки) и Восточной Берингией (эскимосами и алеутами).

Полногеномные данные чукчей, эскимосов, коряков и ительменов изучены в ряде недавних работ [Reich et al., 2012; Lazaridis et al., 2014; Mallik et al., 2016; Flegontov et al., 2019; Sikora et al., 2019]. Показано, что общий у современных популяций Северо-Восточной Азии (Чукотка, Камчатка) и популяций коренных американцев генетический компонент унаследован от палеосибирского населения (изученного по геномам из стоянки Дуванный Яр, Колыма, возраст ~10 тыс. лет) [Sikora et al., 2019]. Согласно [Flegontov et al., 2019], генофонд чукчей можно представить как комбинацию двух более поздних (около 2 тыс. лет) предковых компонентов: 2/3 «камчатского» («палеоэскимосского», преобладает в современном населении Камчатки, составляет около четверти генофонда американских эскимосов) и 1/3 «неоэскимосского» (распространен у эскимосов и алеутов, унаследован от населения чукотской древне-берингоморской культуры). Обобщение результатов по разным

генетическим маркерам в контексте миграций древних морских охотников представлено в обзоре [Малярчук, 2020].

Таким образом, разные типы ДНК-маркеров по-разному реконструируют генетическую историю чукчей. По данным материнских линий мтДНК у чукчей Чукотки преобладают «эскимосские» линии, частые в коренных популяциях крайнего севера Америки. По данным отцовских линий Y-хромосомы у чукчей доминирует исключительно редкая у американских эскимосов, но встреченная на Камчатке, гаплогруппа **N**. Полногеномные данные выявляют промежуточный паттерн – вклад одинаковых компонентов, но в разных пропорциях: у чукчей две трети генофонда составляет древний «камчатский» пласт и треть «неоэскимосский», а у эскимосов наоборот — три четверти «неоэскимосский» и четверть более древний «камчатский». Такие различия в реконструкции генетической истории чукчей могут объясняться разным вкладом в генофонд чукчей женского и мужского населения как эскимосов, так и населения Северо-Восточной Азии.

Все имеющиеся данные о чукчах относятся только к ареалу Чукотки – генофонд камчатской группы не изучен ни по одному из типов ДНК маркеров. В свете современной демографической ситуации, когда более половины браков чукчей Камчатки – межэтнические (в основном – с коряками или эвенами [Балановская с соавт., 2020а]), можно было предполагать, что генетический поток к чукчам от других народов Камчатки очень велик. Однако в одной из недавних работ нашего коллектива [Агджоян с соавт., 2019б] была обнаружена значительная отдаленность Y-хромосомного генофонда чукчей Камчатки от своих соседей – коряков и эвенов. Анализ этого феномена, реконструкции генетических потоков и датировке генетических линий и посвящено данное исследование генофонда окраинной группы чукчей, проживающей на Камчатке в иноэтническом окружении.

Материалы и методы

Популяция чукчей была обследована в ходе генетико-демографической экспедиции в Олюторский район Камчатского края (данные о демографической ситуации в поселениях описаны в работах [Балановская с соавт., 2020а, б]). Материалом для

изучения послужили образцы крови (N=54) мужчин, включенные в Биобанк народонаселения Северной Евразии (Биобанк Северной Евразии, Электронный ресурс. URL: <http://xn--80aba1amre.xn--p1ai/>, дата обращения – 06.10.2020) и собранные согласно правилам формирования популяционных выборок Биобанка [Балановская с соавт., 2016]. В число этих правил входит подписание каждым участником письменного информированного согласия, одобренного Этическим комитетом Медико-генетического научного центра им. академика Бочкова. В выборку включались только мужчины, предки которых на протяжении не менее трех поколений относили себя к чукчам.

Выделение ДНК из венозной крови проведено методом фенол-хлороформной экстракции с использованием протеиназы К. Генотипирование 60 SNP-маркеров Y-хромосомы для образцов ДНК чукчей Камчатки проведено на приборе Quant Studio 12k Flex с блоком OpenArray с использованием TaqMan зондов. Фрагментный анализ 17 STR локусов Y-хромосомы проведен на приборе ABI 3130xl (Applied Biosystems) с использованием набора Y-filer PCR Amplification Kit (Applied Biosystems).

Многомерный статистический анализ (расчет генетических расстояний Нея между чукчами Камчатки и популяциями сравнения, визуализация результатов на графике многомерного шкалирования), а также картографический анализ (построение карт-моделей распространения 30 гаплогрупп Y-хромосомы в Северо-Восточной Азии и создание обобщенной карты генетических расстояний Нея от чукчей Камчатки) проведены аналогично описанному в работе [Агджоян с соавт., 2019б] (с использованием программы DJgenetic для расчета генетических расстояний, пакета Statistica [Statistica Software, 2005] – для их визуализации на графике многомерного шкалирования, оригинального ПО GeneGeo – для картографического анализа). В связи с отсутствием опубликованных данных по широкой панели гаплогрупп Y-хромосомы для чукчей и эскимосов Чукотки, коряков Магаданской области многомерный анализ частот гаплогрупп проведен только на основе данных нашего научного коллектива, но при этом данные по STR-гаплотипам этих популяций опубликованы и использованы при построении филогенетических сетей.

Филогенетические сети построены по STR-гаплотипам Y-хромосомы методом «median-joining» в программе Network (версия 10.1.0.0, Fluxus Technology Ltd.) и визуализированы в Network Publisher (версия 2.1.2.5, Fluxus Technology Ltd.). Для создания филогенетических сетей использовано разное число доступных STR-маркеров и образцов: при анализе изменчивости гаплогруппы **N3a5b-B202** – 13 STR-маркеров (**DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS456, DYS19, DYS458, DYS437, DYS438, DYS448, YGATAH4, DYS391, DYS392, DYS439**), 48 образцов; для сети **N3*-M178*** – 14 STR-маркеров (**DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS456, DYS19, DYS458, DYS437, DYS438, DYS448, YGATAH4, DYS391, DYS392, DYS393, DYS439**), 28 образцов.

Возраст филогенетических сетей и кластеров оценен по числу мутационных шагов (ρ -статистика) [Forster et al., 1996] с использованием комбинированной скорости мутирования для выбранного спектра STR-маркеров: для панели 13 STR-маркеров появление одной мутации в одном локусе ожидается каждые 850 лет; для панели 14 STR-маркеров – каждые 825 лет (оба значения рассчитаны усреднением скоростей мутирования для анализируемого спектра маркеров; данные для каждого STR-маркера получены с ресурса YHRD.org (Available at: https://yhrd.org/pages/resources/mutation_rates. Accessed: 25.08.2020).

Результаты

Генофонд чукчей Камчатки отличается малое разнообразие гаплогрупп Y-хромосомы с преобладанием двух вариантов – **N3a5b-B202** (57%) и **N3*-M178*** (19%), в сумме охватывающих две трети генофонда (рис. 1А). Гаплогруппа **N3a5b-B202** среди населения Евразии обнаружена только на ее крайнем северо-востоке: у чукчей и эскимосов Чукотки, у коряков Магаданской области [Ilumäe et al., 2016]. Оставшуюся треть генофонда чукчей Камчатки составляют: 13% – варианты гаплогруппы **C2-M217** (**C2-M48x(SK1066), C2b1a1-F3918, C2*-M217***); 7% – гаплогруппа **Q-M242**; по 2% – гаплогруппы **O-P31** и **I2-P37.2** (рис. 1А). При этом на метисацию с популяциями Европы однозначно указывает только вклад 2% гаплогруппы **I2-P37.2**, что характеризует изученную выборку чукчей Камчатки как надежно представляющую их генофонд.

Анализ генетических расстояний Нея, проведенный по данным о частотах тех 30 гаплогрупп Y-хромосомы, которые по итогам анализа 60 SNP-маркеров соответствуют 1% уровню полиморфизма хотя бы в одной из изученных популяций Северо-Восточной Сибири, выявляет значительное своеобразие чукчей Камчатки. На карте генетических расстояний (рис. 1Б) область наиболее близких генофондов (зеленые и желтые тона) почти не выходит за ареал чукчей. Со всеми популяциями сравнения, представляющими Приамурье, Охотское побережье и Камчатку, у чукчей нет явного генетического сходства по Y-хромосоме. Даже минимальное значение генетических расстояний – между ближайшими к чукчам (и по географии, и языку) коряками Камчатки ($d=0,87$, рис. 1Б) – колоссально: оно почти в 5 раз выше генетического расстояния между коряками Камчатки и восточными эвенками, разделенными тысячами километров [Агджоян с соавт., 2019б]. Это означает, что между генофондами коряков и восточных эвенков, проживающих на огромном расстоянии друг от друга, значительно больше общего, чем между генофондами ближайших соседей – чукчей и коряков Камчатки. Поскольку такой паттерн генетической обособленности чукчей Камчатки задают гаплогруппы **N3a5b-B202** и **N3*-M178***, далее детально рассмотрим их по STR-маркерам Y-хромосомы (быстромутирующие маркеры, или «минутная стрелка эволюции» [Балановская, Балановский, 2007, с. 151]), включив в анализ не только собственные, но и литературные данные о чукчах и эскимосах Чукотки, коряках и эвенках Магаданской области, восточных эвенках, якутах, юкагирах [Ilumäe et al., 2016].

Анализ гаплогруппы **N3a5b-B202**

На филогенетической сети гаплогруппы **N3a5b-B202** выделяется два кластера (рис. 2А). Кластер α включает образцы чукчей Камчатки и Чукотки, коряков Камчатки и Магаданской области и ительмена, обладает выраженным гаплотипом основателя (встречен преимущественно у чукчей). В другом кластере – β – встречены преимущественно чукчи Камчатки, в меньшем числе – чукчи и эскимосы Чукотки, а также единичные образцы коряков (Камчатки и Магаданской области). Гаплотип основателя кластера β (в верхней левой части кластера, рис. 2А) обнаружен у трех образцов –

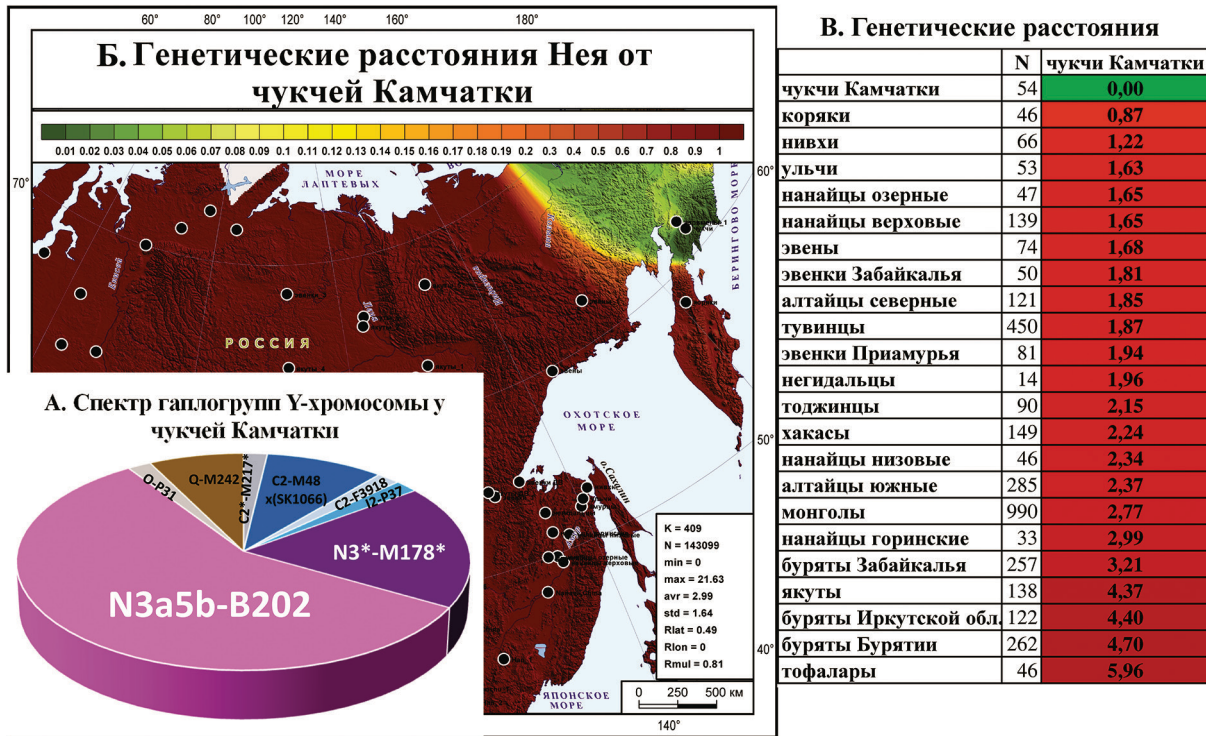


Рисунок 1. Характеристика генофонда чукчей Камчатки по всему спектру гаплогрупп: **А.** Спектр гаплогрупп Y-хромосомы у чукчей Камчатки **Б.** Карта генетических расстояний Нея от чукчей Камчатки в масштабе Северо-Восточной Азии. **В.** Таблица генетических расстояний Нея от чукчей Камчатки до популяций Сибири

Figure 1. Characterization of the Kamchatkan Chukchi gene pool based on the full set of Y-chromosomal haplogroups. **A.** Y-chromosomal haplogroup spectrum in Kamchatkan Chukchi. **B.** Map of Nei's genetic distances from Kamchatkan Chukchi in the North East Asian scale. **V.** Table of Nei's genetic distances from Kamchatkan Chukchi to the Siberian populations

Примечания. **А:** запись C2*-M217* обозначает генотип C2x(C2c1a1a1, C2b1a1, C2b1a3, C2b1a2)-M217 (xM407, F3918, F3791, M48); запись C2-M48x(SK1066) обозначает генотип C2b1a2x(C2b1a2a)-M48x(SK1066); запись N3*-M178* обозначает генотип N3x(N3a1, N3a2, N3a3, N3a4, N3a5a, N3a5b, N3a6) – M178x(B211, M2118, CST10760, Z1936, F4205, B202, B479). **В:** N – объем выборки; переход цветов в столбце с генетическими расстояниями соответствует изменению их значений.

Notes. **A:** C2*-M217* stands for the genotype C2x(C2c1a1a1, C2b1a1, C2b1a3, C2b1a2)-M217 (xM407, F3918, F3791, M48); C2-M48x(SK1066) stands for the genotype C2b1a2x(C2b1a2a)-M48x(SK1066); N3*-M178* stands for the genotype N3x(N3a1, N3a2, N3a3, N3a4, N3a5a, N3a5b, N3a6) - M178x(B211, M2118, CST10760, Z1936, F4205, B202, B479). **V:** N is the sample size; the transition of colors in the column with genetic distances corresponds to a change in their values.

магаданского коряка, чукчи Чукотки и эскимоса, а на расстоянии двух мутационных шагов от него отстоит гаплотип, найденный пока только на Камчатке – преимущественно у чукчей и только у одного коряка (правая часть кластера). Однако, даже привлекая все доступные данные из [Ilumäe et al., 2016], трудно корректно оценить встречаемость разных гаплотипов (рис. 2А–Б) из-за несопоставимого размера некоторых опубликованных выборок: магаданских коряков N=9; юкагиров N=11; азиатских эскимосов N=17; ма-

гаданских эвенов N=24; чукчей Чукотки N=46; эвенков N=57; якутов N=216.

На рисунке 2Б представлена та же самая филогенетическая сеть, только разными цветами обозначено не происхождение гаплотипов из разных популяций (как на рисунке 2А), а принадлежность к ветвям гаплогруппы **N3a5b-B202**, установленная по результатам «полногеномного» анализа Y-хромосом образцов из работы [Ilumäe et al., 2016]. Подразделение гаплогруппы **N3a5b-B202** на две ветви – **N3a5b1-B203** и **N3a5b2-B204** – и их

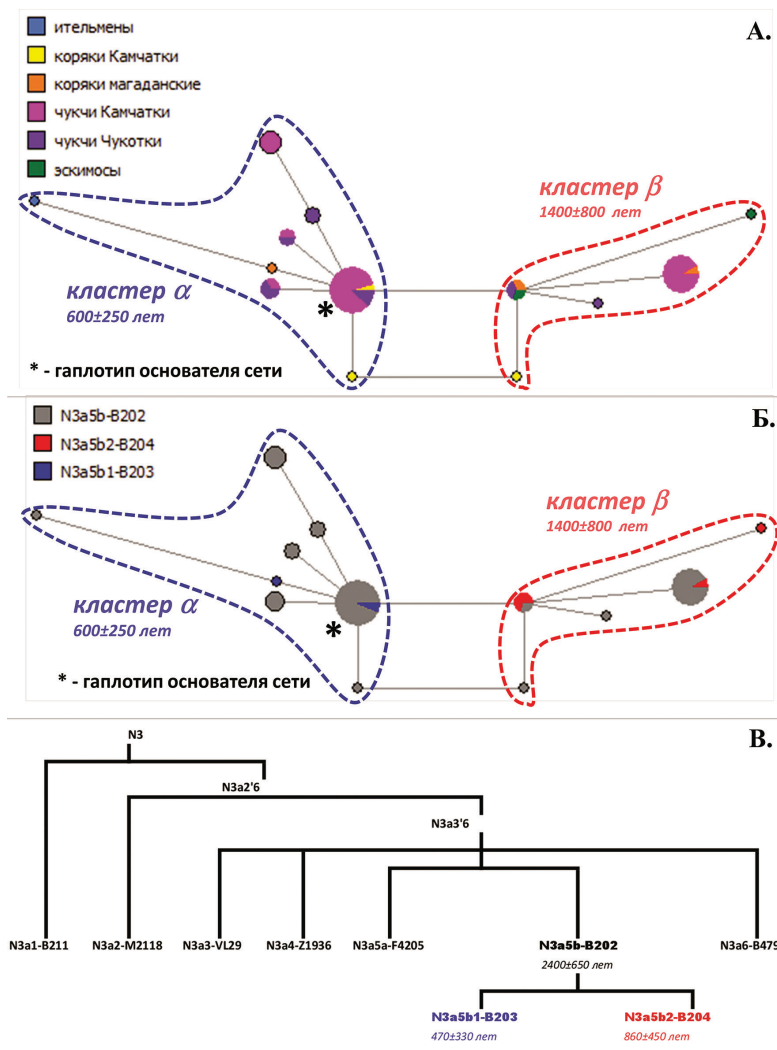


Рисунок 2. Филогенетическая сеть (А, Б) гаплогруппы **N3a5b-B202** и схема гаплогруппы **N3** (В): А. Филогенетическая сеть гаплогруппы **N3a5b-B202**, где разными цветами показаны популяции, откуда происходят носители образцов; Б. Филогенетическая сеть гаплогруппы **N3a5b-B202**, где разными цветами показаны известные SNP-маркеры для тех же самых образцов; В. Филогенетическая схема гаплогруппы **N3** с указанием изученных внутри неё ветвей (приводится по [Ilumäe et al., 2016]), в том числе – линий внутри **N3a5b-B202**

Figure 2. Phylogenetic network (A, B) of haplogroup **N3a5b-B202** and phylogenetic tree (B) of haplogroup **N3**. A. Phylogenetic network of haplogroup **N3a5b-B202**, the source populations for each sample are indicated by different colors. B. Phylogenetic network of haplogroup **N3a5b-B202**, SNP markers for each sample are encoded by different colors. B. Phylogenetic tree of haplogroup **N3** (acc. to [Ilumäe et al., 2016]), this includes lineages within **N3a5b-B202**, the sub-branches being studied are marked

Примечания. Запись генотипа N3a2'6 означает, что образец относится только к филогенетическому узлу, из которого происходят гаплогруппы N3a2, N3a3, N3a4, N3a5a, N3a5b, N3a6, но – ни к одной из них; такая же логика и для определения генотипа N3a3'6. Иными словами, варианты N3a2'6 и N3a3'6 аналогичны N3*-M178*, только для них дополнительно известна и принадлежность к промежуточным филогенетическим уровням N3a2'6 и N3a3'6. Для гаплогруппы N3a5b-B202 и её ветвей приведены датировки по данным полногеномного анализа Y-хромосомы.

Notes. The designation N3a2'6 is used for the parental node of N3a2, N3a3, N3a4, N3a5a, N3a5b and N3a6 haplogroups, excluding all of the above sub-branches, thus it effectively equals to N3a2'6*; the same logic is applied to the use of N3a3'6 in the chart. For haplogroup N3a5b-B202 and its sub-branches, the time estimates employ full sequences of the Y-chromosome.

датировки по [Ilumäe et al., 2016] представлены на рисунке 2В. Отчетливо прослеживается, что образцы ветви **N3a5b1-B203** (рис. 2Б, показаны синим) встречаются на филогенетической сети только в кластере α , а относящиеся к ветви **N3a5b2-B204** – только в кластере β (показаны красным).

Столь четкое и непересекающееся распределение образцов, принадлежащих к уже известным ветвям, между двумя кластерами на сети STR-гаплотипов указывает на совпадение самих кластеров с субгаплогруппами: иными словами, все образцы из кластера α являются носителями **N3a5b1-B203**, а образцы из кластера β – **N3a5b2-B204**. Выявленный паттерн позволяет впервые реконструировать распространение обеих ветвей (в научной литературе нет данных об их частотах).

В целом, филогенетическая сеть позволила разглядеть вариации доминирующей линии Y-хромосомы **N3a5b-B202** у чукчей Камчатки: встречены обе ветви (**N3a5b1-B203** и **N3a5b2-B204**), а в их пределах чукчи являются носителями разных гаплотипов (рис. 2А). Датировка всей сети **N3a5b-B202** – 1500 ± 500 лет, кластера α – 600 ± 250 лет, кластера β – 1400 ± 800 лет.

Анализ гаплогруппы **N3*-M178***

Название второго по частоте у чукчей варианта Y-хромосомы – **N3*-M178***: обозначение «*» указывает, что образец ДНК принадлежит к «стволу» – гаплогруппе **N3-M178**, но не относится ни к одной из известных её ветвей, показанных на рисунке 2В. Следовательно, образцы чукчей Камчатки с генотипом **N3*-M178*** могут принадлежать даже к десяти разным неизвестным ветвям гаплогруппы **N3-M178**: поскольку в изученной выборке мы встретили 10 носителей варианта **N3*-M178***, то потенциально каждый из них может представлять новую ветвь. Прояснить истинную ситуацию можно с помощью филогенетического анализа.

Филогенетическая сеть (рис. 3) включает, во-первых, гаплотипы с вариантом **N3*-M178*** (встречен нами на Камчатке у чукчей, коряков, эвенов), во-вторых, опубликованные в работе [Ilumäe et al., 2016] профили с вариантами **N3a2'6** и **N3a3'6** (рис. 2В). На филогенетической сети (рис. 3А) большинство образцов объединя-

ются в основной кластер γ , включающий образцы чукчей Камчатки и Чукотки, коряка и эвена Камчатки, эвенов Магаданской области, эвенков и юкагиров. При этом все, за исключением одного, образцы из кластера γ являются носителями вариантов **N3*-M178*** и **N3a2'6** (рис. 3Б).

Гаплотип предполагаемого основателя (и кластера γ , и всей сети) встречен в основном у чукчей Камчатки (N=8), также – у коряка и эвена Камчатки (рис. 3А). От гаплотипа основателя отходят четыре близких (на расстоянии одного мутационного шага) гаплотипа: два разных гаплотипа (N=1) встречены у чукчей Камчатки, третий – только у чукчей Чукотки (N=3), четвертый даёт начало цепочке единичных гаплотипов из популяций юкагиров, эвенков и магаданских эвенов (рис. 3А).

Отметим, что на филогенетической сети (рис. 3А) все гаплотипы чукчей Камчатки вошли в состав кластера γ , что на данном уровне анализа означает их принадлежность к одной новой ветви внутри гаплогруппы **N3-M178**. Филогенетическое положение этой ветви на схеме гаплогруппы **N3** (рис. 2В), скорее всего, внутри узла **N3a2'6**, так как около половины образцов из кластера γ именно с таким вариантом (рис. 3Б, показаны светло-розовым цветом). Возраст кластера γ составляет 800 ± 300 лет, а всей сети – 1500 ± 500 лет.

Обсуждение

Выявленные особенности генофонда чукчей Камчатки характерны и для чукчей Чукотки: высокая частота гаплогруппы **N3a5b-B202** (48% на Чукотке [Ilumäe et al., 2016], 57% на Камчатке); наличие у чукчей и Чукотки, и Камчатки обеих ветвей **N3a5b1-B203** и **N3a5b2-B204**; множество идентичных и близких гаплотипов внутри этих ветвей (рис. 2А–Б). Аналогичная картина прослеживается и на филогенетической сети **N3*-M178***, где в кластер γ вошли гаплотипы чукчей и Камчатки, и Чукотки (рис. 3А). Отметим, что среди обследованных нами носителей гаплогрупп **N3a5b-B202** и **N3*-M178*** лишь у 70% деды по отцу родились на Камчатке, а у 30% – на Чукотке или «где-то в тундре». Иными словами, и анкетные данные, и филогенетические сети «мажорной» гаплогруппы **N3** указывают на

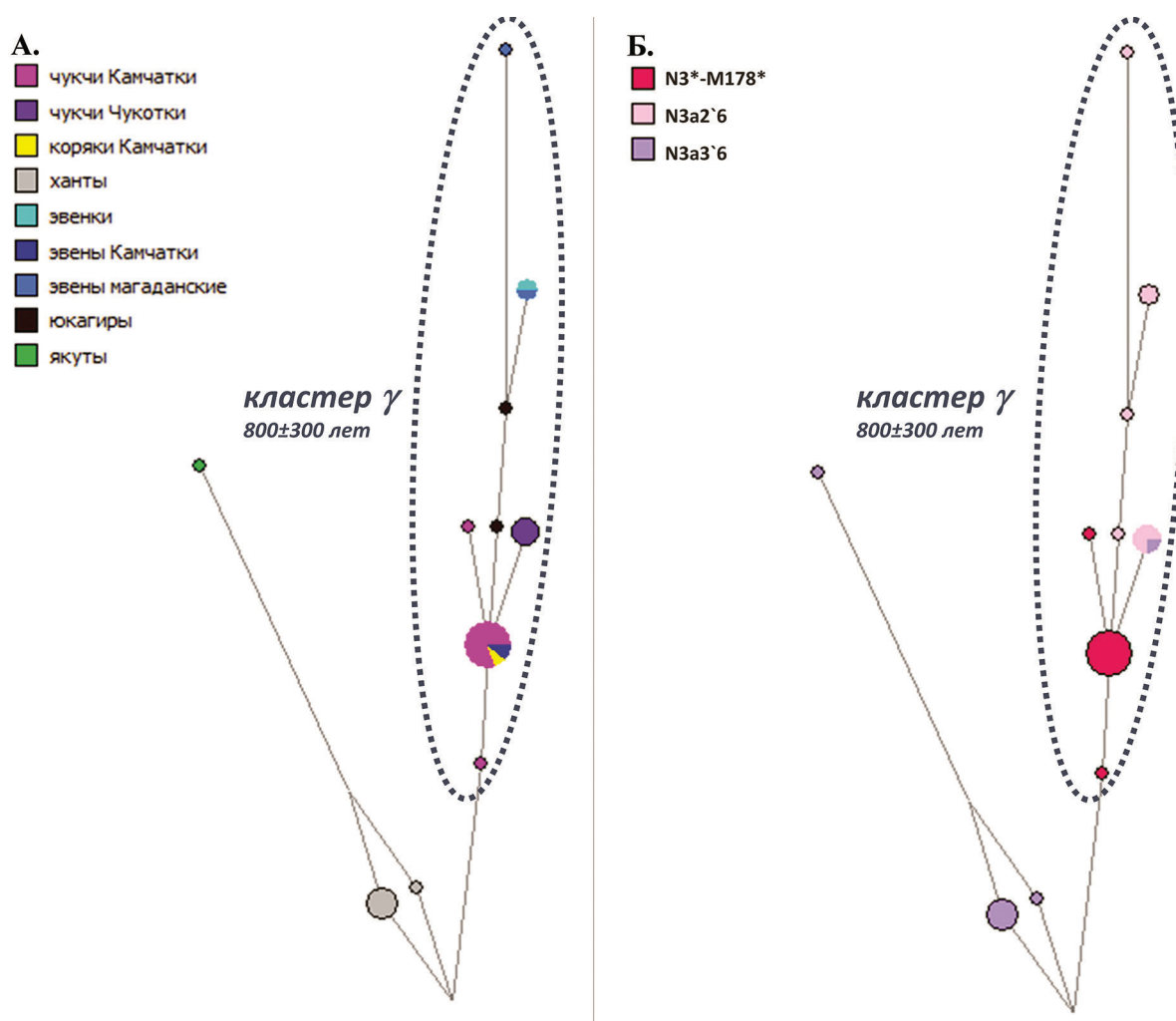


Рисунок 3. Филогенетическая сеть варианта **N3*-M178***: А. Разными цветами показаны популяции, откуда происходят образцы на сети; Б. Разными цветами показаны генотипы для тех же самых образцов по SNP-маркерам

Figure 3. Phylogenetic network of **N3*-M178*** lineage. А. The source populations for each sample on the network are indicated by different colors. Б. For the same samples as above, SNP markers are encoded by different colors

неразрывную связь чукчей Камчатки и Чукотки. И это согласуется с историческими данными: хотя первые миграции чукчей с Чукотки на Камчатку отмечены в середине XVIII века [Балановская с соавт., 2020а], однако переписями они на Камчатке фиксируются лишь с XX века [Балановская с соавт., 2020б].

Важно, что ряд датировок, рассчитанных нами по 13 STR-маркерам, согласуется с датировками по «полногеномным» данным [Ilumäe et

al., 2016]. На сети гаплогруппы **N3a5b-B202** (рис. 2А, Б) датировка кластера α составляет 600 ± 250 лет, а «полногеномная» датировка соответствующей ему ветви **N3a5b1-B203** – 470 ± 330 лет (рис. 2В); возраст кластера β нами оценивается в 1400 ± 800 лет, а «полногеномная» датировка соответствующей ему ветви **N3a5b2-B204** – 860 ± 450 лет [Ilumäe et al., 2016]. Однако при этом резко различаются датировки всей гаплогруппы **N3a5b-B202**: по филогенетической

сети датировка 1500±500 лет (рис. 2А-Б), по «полногеномным» данным гаплогруппа в два раза старше: 2400±700 лет по [Ilumäe et al., 2016]; 2600±900 лет по данным компании Yfull (Available at: <https://www.yfull.com/tree/N-B202/>. Accessed: 25.08.2020). Известно, что датировки по данным анализа полной последовательности Y-хромосомы являются более точными, так как основаны на миллионах относительно стабильных позиций, и потому точнее оценивают филогению и возраст линий внутри гаплогруппы. Однако, как мы видим, для молодых ветвей-кластеров возможно получить датировки, близкие к «полногеномным», если в достаточной степени охватить разнообразие гаплотипов.

Датировки определяют возникновение разных изученных кластеров и субгаплогрупп в течение последних 500-1500 лет, что может быть косвенным указанием на демографический рост популяций чукчей в данный период (и наоборот, ничто не указывает на рост населения в момент разделения гаплогруппы **N3a5b-B202** на две ветви примерно 3000 лет назад). В свою очередь, увеличение численности населения могло сопровождаться его расселением за пределы основного ареала, в том числе на Камчатку. Отметим, что во всех трёх кластерах – α , β , γ – близкие к чукчам или даже идентичные гаплотипы встречены у коряков: и камчатских, и магаданских (рис. 2А и 3А). Эти кластеры-ветви возникли значительно позже (в последние 500-1500 лет), чем разделение языков чукчей и коряков (около 3000 лет назад [Мудрак, 2013]). (Языковая ситуация в Северо-Восточной Азии по данным сравнительно-исторического языкознания. Электронный ресурс. URL: https://starling.rinet.ru/confer/02_Mudrak.ppt, дата обращения – 03.10.2020). Следовательно, появление общих с чукчами гаплотипов у коряков вероятнее является последствием браков между ними, чем наследием предковой чукотско-корякской общности. Иными словами, это выявляет генетический поток от чукчей в генофонд коряков, что согласуется с выводами по текущей демографической ситуации в поселениях коряков на севере Камчатки [Балановская с соавт., 2020б].

Хотя основная часть результатов и их обсуждение посвящены преимущественно «мажорным» компонентам генофонда чукчей Кам-

чатки, стоит отметить и «минорные»: они могут отражать последствия противоположного потока генов – от окружающих популяций в генофонд чукчей. Так, в «минорную» треть генофонда чукчей Камчатки вошла с невысокой частотой 7% гаплогруппа **C2-M48x(SK1066)**, которая преобладает и у коряков Камчатки, и у восточных тунгусов – эвенов и эвенков [Агджоян с соавт., 2019а, 2019б]. Гаплогруппа **Q-M242** (7% у чукчей Камчатки) с такой же или большей частотой обнаружена в популяциях ульчей [Балановская с соавт., 2018], негидальцев, нивхов и коряков Камчатки, а также – как указано во введении – у коренных американцев. Являются ли эти гаплогруппы свидетельством потока генов к чукчам Камчатки от коряков и тунгусов или же субстратом, сохранившимся от древнего населения Северо-Восточной Азии? Корректный ответ на этот вопрос мы надеемся получить в дальнейших исследованиях на основе филогенетических методов, использования широкого набора генетических маркеров, полногеномных данных и древней ДНК.

Заключение

Y-хромосомный генофонд чукчей Камчатки разительно отличается от соседних популяций (коряки, эвены) и ряда дальневосточных групп высокой частотой вариантов гаплогруппы **N3 (N3a5b-B202, N3*-M178***, суммарно 76%). При этом филогенетический анализ доминирующих линий выявляет сходство генофондов чукчей Камчатки и Чукотки (распространение общих кластеров и близких гаплотипов). Такое сходство указывает на неразрывную связь чукчей Камчатки и Чукотки и может быть обусловлено, согласно полученным нами генеалогическим данным, постоянным притоком генов из основного этнического ареала чукчей в северные районы Камчатки.

Филогенетический анализ гаплогруппы **N3a5b-B202** выявляет соответствие между известными по полногеномным данным линиями **N3a5b1-B203, N3a5b2-B204** и выделенными по STR-маркерам кластерам, а также выявляет генетический полиморфизм чукчей Камчатки по числу и ветвей-кластеров, и гаплотипов. Филогения второго «мажорного» у чукчей Камчатки

варианта **N3*-M178***, напротив, представляет отдельную линию-кластер, возникшую около 800 лет назад. Датировки трёх изученных филогенетических кластеров указывают на вероятный рост численности населения в популяциях чукчей в течение последних 500-1500 лет.

«Камчатский» компонент является «мигнорным» в генофонде чукчей Камчатки, однако выяснение времени и источника его происхождения – недавний поток генов от соседних этносов Камчатки или же наследие древнего населения Северо-Востока Азии – требует дополнительных исследований с привлечением полногеномных данных и древней ДНК.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность д.фил.н., член-корр. РАН А.В. Дыбо и д.фил.н. О.А. Мудраку за предоставленные материалы и плодотворные консультации по языковой ситуации в Северо-Восточной Азии, а также к.б.н. Л.С. Бычковой, М.В. Ольковой и Ж.А. Кагазежевой за вклад в проведение пробоподготовки образцов ДНК и генотипирования SNP-маркеров Y-хромосомы.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России при частичной поддержке РФФИ (проект № 17-06-00472_a), организационной поддержке администрации и Министерства здравоохранения Камчатского края.

Библиография

Агджоян А.Т., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Кагазежева Ж.А. с соавт. Генетический портрет охотских и камчатских эвенов // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2019а. № 2. С. 116-125. DOI: 10.32521/2074-8132.2019.2.116-125.

Агджоян А.Т., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Запороженко В.В., с соавт. Мозаика генофонда эвенов: забайкальский и амурский сегменты // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2019б. № 3. С. 67-76. DOI: 10.32521/2074-8132.2019.3.067-076.

Балановская Е.В., Балановский О.П. Русский генофонд на Русской равнине. М.: ООО Луч, 2007. 416 с.

Балановская Е.В., Жабагин М.К., Агджоян А.Т., Чухряева М.И., Маркина Н.В. с соавт. Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы

применения в геногеографии и персонализированной медицине // Генетика, 2016. Т. 52. № 12. С. 1371-1387. DOI: 10.7868/S001667581612002X.

Балановская Е.В., Богунов Ю.В., Каменщикова Е.Н., Балаганская О.А., Агджоян А.Т. с соавт. Демографический и генетический портреты ульчей // Генетика, 2018. Том 54. № 10. С. 1218-1227. DOI: 10.1134/S0016675818100041.

Балановская Е.В., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Чернышенко Д.Н. с соавт. Демографическая ситуация в чукотских селениях севера Камчатки // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2020а. № 1. С. 87-97. DOI: 10.32521/2074-8132.2020.1.087-097.

Балановская Е.В., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Пылёв В.Ю. с соавт. Демографический портрет корякского населения севера Камчатки // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2020б. № 4. с. 111-122. DOI:10.32521/2074-8132.2020.4.111-122.

Губина М.А., Гырголькау Л.А., Бабенко В.Н., Дамба Л.Д., Максимов В.Н. с соавт. Полиморфизм митохондриальной ДНК в популяциях коренных жителей Дальнего Востока // Генетика, 2013. Т. 49. № 7. С. 862-876. DOI: 10.7868/S0016675813070060.

Малярчук Б.А. Генетические маркеры о распространении древних морских охотников в Приохотье // Вавилонский журнал генетики и селекции, 2020. Вып. 24 (5). С. 539-544. DOI: 10.18699/VJ20.646.

Мудрак О.А. Языковая ситуация в Северо-Восточной Азии по данным сравнительно-исторического языкознания. Презентация доклада на международной конференции «Сравнительно-историческое языкознание в XXI веке: проблемы и перспективы (к 60-летию С. А. Старостина)», г. Москва, 20-22 марта 2013 г. Электронный ресурс. URL: https://starling.rinet.ru/confer/02_Mudrak.ppt, дата обращения – 03.10.2020.

Харьков В.Н. Структура и филогеография генофонда коренного населения Сибири по маркерам Y-хромосомы: Автореф. дисс. ... доктора биол. наук, 2012, 45 с.

Сведения об авторах

Агджоян Анастасия Торосовна, к.б.н.,
ORCID ID: 0000-0002-8776-2934; aagdzhoyan@gmail.com;

Богунова Анна Александровна, к.б.н.,
ORCID ID: 0000-0001-9543-1492, ansyach@yandex.ru;

Каменщикова Евгения Николаевна, к.п.н.,
ORCID ID: 0000-0003-1484-0820; mangu_evgenia@mail.ru;

Запороженко Валерий Владимирович,
ORCID ID: 0000-0003-4649-1602; valeryz2001@gmail.com;

Богунов Юрий Васильевич, к.б.н.,
ORCID ID: 0000-0001-7643-3660, forbogunov@inbox.ru;

Балановский Олег Павлович, д.б.н., профессор РАН,
ORCID ID: 0000-0003-4218-6889; balanovskiy@inbox.ru;

Балановская Елена Владимировна, д.б.н., профессор,
ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.

Поступила в редакцию 12.10.2020,
принята к публикации 19.10.2020.

Agdzhoyan A.T.^{2,1)}, Bogunova A.A.²⁾, Kamenshchikova E.N.²⁾, Zaporozhchenko V.V.²⁾,
Bogunov Y.V.^{1,2)}, Balanovsky O.P.^{1,2,3)}, Balanovska E.V.^{2,3)}

¹⁾ Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Gubkina st., 3, GSP-1, Moscow, 119991, Russia;

²⁾ Research Centre for Medical Genetics, Moskvorechie st., 1, Moscow, 115522, Russia;

³⁾ Biobank of Northern Eurasia, Kotlyakovskaya st., 3, Moscow, 115201, Russia

THE CHUKCHI OF KAMCHATKA: A GENETIC PORTRAIT BASED ON THE WIDE ARRAY OF Y-CHROMOSOME MARKERS

The Chukchi of Kamchatka are a frontier group of Chukchi that are the descendants of the ancient indigenous people of Northeast Asia, living for about two centuries in a different ethnic environment, and still not studied. This study is dedicated to the analysis of their gene pool, reconstruction of gene flows and dating of the primary Y-chromosomal lineages.

Materials and methods. Venous blood samples of 54 Chukchi men were collected in the Olyutorsky district of Kamchatka Region. All participants are of local ancestry for at least three generations, with self-identified Chukchi fathers and grandfathers. The sample was genotyped using a panel of 60 SNP and 17 STR loci of the Y-chromosome, and the frequencies of the identified haplogroups were analyzed using multivariate statistics and cartographic methods. Phylogeographic analysis was conducted using median networks, and previously published STR data and full sequences of the Y-chromosome from a number of populations of the region were used for comparison.

Results and discussion. Y-chromosomes of the Kamchatkan Chukchi show a low diversity, being dominated by two variants **N3a5b-B202** (57%) and **N3*-M178*** (19%), both virtually absent in the neighboring groups of Kamchatka. Phylogenetic analysis of the major lineages reveals some similarity with the populations of Chukotka (including Yupik Eskimo) at the level of clusters and closely matching haplotypes. More likely, this similarity can be explained by the gene flow from the Chukchi homeland to the south (i.e. to the northern regions of Kamchatka) over the past two centuries. The phylogenetic analysis of the **N3a5b-B202** haplogroup revealed a correspondence between its two NGS-identified sub-branches (**N3a5b1-B203**, **N3a5b2-B204**) and two clusters found using STR markers. This concordance made it possible to compare the age estimates of these haplogroups obtained by different methods; the ages fell within the interval of 0.5-1.5 thousand years ago. **N3*-M178*** lineage is represented by a single STR-cluster (~800 years old) for which no "full-genome" analogue has yet been identified. The rest of the Chukchi paternal gene pool includes haplogroups **C2-M48x (SK1066)** (7%) and **Q-M242** (7%), which are also present in the neighboring populations, primarily Koryaks, as well as Evens and Evenks.

Conclusions. As expected, due to historical considerations, Chukchi of Kamchatka are most similar in Y-chromosome to the Chukotkan populations. The dating of the major branches of haplogroup N3 found in the Chukchi indicates a likely population growth within the past 0.5-1.5 thousand years. There is also a minor component in Chukchi, shared with the populations of Kamchatka, but its strict dating and origin is still unclear: it can be attributed both to the shared ancient NE Asian ancestry and to a recent admixture with local Kamchatkan groups.

Keywords: gene pool; Kamchatka; Chukchi, Yupik Eskimo, Koryak; Tungusic peoples; Y-chromosome; phylogeography

References

Agdzhoyan A.T., Bogunov Yu.V., Bogunova A.A., Kamenshchikova E.N., Kagazezheva Zh.A. et al. Geneticheskiy portret okhotskikh i kamchatskikh evenov [The genetic portrait of the Okhotsk and the Kamchatka Evens populations]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Anthro-

pologiya], 2019a, 2, pp. 116-125. DOI: 10.32521/2074-8132.2019.2.116-125. (In Russ.).

Agdzhoyan A.T., Bogunov Yu.V., Bogunova A.A., Kamenshchikova E.N., Zaporozhchenko V.V et al. Mozaika genofonda evenkov: zabaikalskii i amurskii segment [The mosaic of the Evens gene pool: Transbaikalian and Amur segments]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Anthropologiya], 2019b, 3, pp. 67–76. DOI: 10.32521/2074-8132.2019.3.067-076. (In Russ.).

- Balanovska E.V., Balanovsky O.P. *Russkij genofond na Russkoj ravnine* [The Russian gene pool on the Russian plain]. Moscow, Luch Publ., 2007. 416 p. (In Russ.)
- Balanovskaya E.V., Zhabagin M.K., Agdzhoyan A.T., CHuhryaeva M.I., Markina N.V. et al. Populyatsionnye biobanki: principy organizatsii i perspektivy primeneniya v genogeografii i personalizirovannoj meditsine [Population biobanks: Organizational models and prospects of application in genegeography and personalized medicine]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2016, 52 (12), pp. 1227-1243. DOI: 10.1134/S1022795416120024. (In Russ.)
- Balanovskaya E.V., Bogunov Yu.V., Kamenshchikova E.N., Balaganskaya O.A., Agdzhoyan A.T. et al. Demograficheskie i geneticheskie portrety ul'chei [Demographic and genetic portraits of Ulchi]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2018, 54 (10), pp. 1218-1227. DOI: 10.1134/S0016675818100041. (In Russ.)
- Balanovska E.V., Bogunov Y.V., Bogunova A.A., Kamenshchikova E.N., Chernishenko et al. Demograficheskaya situatsiya v chukotskikh seleniyah severa Kamchatki [Demographic situation in Chukchi settlements from North Kamchatka]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Anthropologiya], 2020a, 1, pp. 87-97. DOI: 10.32521/2074-8132.2020.1.087-097. (In Russ.)
- Balanovska E.V., Bogunov Y.V., Bogunova A.A., Kamenshchikova E.N., Pylev V.Y. et al. Demograficheskij portret koryakskogo naseleniya severa Kamchatki [Demographic characteristics of Koryaks from Northern Kamchatka] *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Anthropologiya], 2020b. 4. pp. 111-122 (In Russ.). DOI: 10.32521/2074-8132.2020.4.111-122.
- Gubina M., Gyrgolkau L., Babenko V., Damba L., Maksimov V. et al. Polimorfizm mitochondrial'noj DNK v populyatsiyah korennykh zhitel'ej Dal'nego Vostoka [Mitochondrial DNA polymorphism in indigenous populations of the Far East]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2013, 49 (7), pp. 862–876. DOI: 10.7868/S0016675813070060. (In Russ.)
- Malyarchuk B.A. Geneticheskiye markery o rasprostraneni drevnikh morskikh okhotnikov v Priokhot'ye [Genetic markers on the distribution of ancient sea hunters in the Okhotsk region] *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii* [Vavilov journal of genetics and breeding], 2020. 24 (5). pp. 539-544. DOI: 10.18699 / VJ20.646.
- Mudrak O.A. Comparative-historical research on the linguistic situation in Northeast Asia. International Conference Comparative-Historical Linguistics of the XXIst Century: Issues and Perspectives, Moscow, March 20-22, 2013. Available at: https://starling.rinet.ru/confer/02_Mudrak.ppt. Accessed: 03.10.2020.
- Kharkov V.N. *Struktura i filogeografiya genofonda korennogo naseleniya Sibiri po markeram Y-hromosomy* [The structure and phylogeography of the gene pool of the indigenous population of Siberia by Y-chromosome markers] DSci. in Biology Thesis. Tomsk, 2020. 45 p. (In Russ.)
- Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T., Denisova G., Dambueva I. et al. Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in northern Asian populations. *Am. J. Hum. Genet.*, 2007, 81, pp. 1025-1041. DOI: 10.1086/522933.
- Dryomov S., Nazhmidenova A., Shalaurova S., Morozov I, Tabarev A. et al. Mitochondrial genome diversity at the Bering Strait area highlights prehistoric human migrations from Siberia to northern North America. *Europ. J. Hum. Genet.*, 2015, 23, pp. 1399-1404. DOI: 10.1038/ejhg.2014.286.
- Flegontov P., Altınışık N., Changmai P., Rohland N., Mallick S. et al. Palaeo-Eskimo genetic ancestry and the peopling of Chukotka and North America. *Nature*, 2019, 570, pp. 236-240. DOI: 10.1038/s41586-019-1251-y.
- Forster P., Harding R., Torroni A., Bandelt H. J. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a re-appraisal. *Am. J. Hum. Genet.*, 1996, 59 (4), pp. 935-945.
- Gilbert T., Kivisild T., Grønnow B., Andersen P., Metspalu E. et al. Paleo-Eskimo mtDNA Genome Reveals Matrilineal Discontinuity in Greenland. *Science*, 2008, 320, p. 1787. DOI: 10.1126/science.1159750.
- Ilumäe A.M., Reidla M., Chukhryaeva M., Järve M., Post H. et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial Time-Resolved Phylogeography that Cuts across Language Families. *Am. J. Hum. Genet.*, 2016, 99 (1), pp. 163-173. DOI: 10.1016/j.ajhg.2016.05.025.
- Karafet T., Zwgura S., Vuturo-Brady J., Posukh O., Osipova L. et al. Y Chromosome Markers and Trans-Bering Strait Dispersals. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 1997, 102, pp. 301-314.
- Lell J., Sukernik R., Starikovskaya Y., Su B., Jin L et al. The Dual Origin and Siberian Affinities of Native American Y Chromosomes. *Am. J. Hum. Genet.*, 2002, 70, pp. 192-206. DOI: 10.1086/338457.
- Llamas B., Fehren-Schmitz L., Valverde G., Soubrier J., Mallick S. et al. Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. *Sci. Adv.*, 2016, 2 (4), e1501385. DOI: 10.1126/sciadv.1501385.
- Lazaridis I., Patterson N., Mitnik A., Renaud G., Mallick S. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature*, 2014, 513, pp. 409-427. DOI: 10.1038/nature13673.
- Mallick S., Li H., Lipson M., Mathieson I., Gymrek M., et al. The Simons Genome Diversity Project: 300 genomes from 142 diverse populations. *Nature*, 2016, 538, pp. 201-206. DOI: 10.1038/nature18964.
- Reich D., Patterson N., Campbell D., Tandon A., Mazieres S., et al. Reconstructing Native American population history. *Nature*, 2012, 488, pp. 370-374. DOI: 10.1038/nature11258.
- Regueiro M., Alvarez J., Rowold D., Herrera R. On the Origins, Rapid Expansion and Genetic Diversity of Native Americans From Hunting-Gatherers to Agriculturalists. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 2013, 150, pp. 333-348. DOI: 10.1002/ajpa.22207.
- Roots S., Zhivotovsky I., Baldovic M., Kayser M., Kutuev I. et al. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *Eur. J. Hum. Genet.*, 2007, 15, pp. 204-211. DOI: 10.1038/sj.ejhg.5201748.
- Shields G., Schmeichen A., Frazier B., Redd A, Voevoda M. et al. MtDNA sequences suggest a recent evolutionary divergence for Beringian and northern North American populations. *Am. J. Hum. Genet.*, 1993, 53, pp. 549-562.
- Sikora, M., Pitulko, V.V., Sousa, V.C., Allentoft M.E., Vinner L. et al. The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene. *Nature*, 2019, 570, pp. 182-188. DOI: 10.1038/s41586-019-1279-z.
- Starikovskaya Y., Sukernik R., Schurr T., Kogelnik A., Wallace D. mtDNA Diversity in Chukchi and Siberian Eskimos: Implications for the Genetic History of Ancient Ber-

ingia and the Peopling of the New World. *Am. J. Hum. Genet.*, 1998, 63, pp. 1473-1491.

Starikovskaya Y., Sukernik R., Derbeneva O., Volodko N., Ruiz-Pesini E. et al. Mitochondrial DNA Diversity in Indigenous Populations of the Southern Extent of Siberia, and the Origins of Native American Haplogroups. *An. Hum. Genet.*, 2005, 69, pp. 67-89. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2003.00127.x.

Tamm E., Kivisild T., Reidla M., Metspalu M., Smith D. et al. Beringian standstill and spread of Native American founders. *PLoS One*, 2007, 2 (9), e829. DOI: 10.1371/journal.pone.0000829.

Torroni A., Sukernik R., Schurr T., Starikovskaya Y., Cabell M. et al. mtDNA Variation of Aboriginal Siberians Reveals Distinct Genetic Affinities with Native Americans. *Am. J. Hum. Genet.*, 1993, 53, pp. 591-608.

Volodko N., Starikovskaya E., Mazunin I., Eltsov N., Naidenko P. et al. Mitochondrial genome diversity in arctic Siberians, with particular reference to the evolutionary history of Beringia and Pleistocenic peopling of the Americas. *Am. J. Hum. Genet.*, 2008, 82, pp. 1084-1100. DOI: 10.1016/j.ajhg.2008.03.019.

Information about Authors

Agdzhoyan Anastasiya T., *PhD. in Biology*,

ORCID ID: 0000-0002-8776-2934;

aagdzhoyan@gmail.com;

Bogunova Anna A., *PhD. in Biology*,

ORCID ID: 0000-0001-9543-1492, ansyach@yandex.ru;

Kamenshchikova Evgeniya N., *PhD. in Pedagogy*,

ORCID 0000-0003-1484-0820; mangu_evgenia@mail.ru;

Zaporozhchenko Valery V., ORCID ID: 0000-0003-4649-1602;

valeryz2001@gmail.com;

Bogunov Yury V., *PhD. in Biology*,

ORCID ID: 0000-0001-7643-3660, forbogunov@inbox.ru;

Balanovsky Oleg P., *D.Sci. of Biology, Professor RAS*,

ORCID ID: 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru;

Balanovska Elena V., *D.Sci. of Biology, Professor*,

ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.