

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕЛЬКУПОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н.Х. Спицына¹, Л.С. Бычкова², С.В. Макаров², А.С. Самохин², В.А. Спицын²

¹ ФГБУ «Институт этнологии и антропологии им. Н.Н. Миклухо-Маклая» РАН, Москва

² ФГБУ «Медико-генетический научный центр» РАМН, Москва

*В статье представлены результаты популяционно-генетического обследования северных селькупов бассейна р. Таз. По широкому спектру серологических и генетико-биохимических маркеров (ABO, MN, RH, HP, TF, GC, PI, ACP1, PGM1, AK, ESD, GLO1 и LCT) изучены селькупы поселка Красноселькуп. Выявлена высокая частота аллеля AB0*0 (0.7091), а также гаплотипа RH*cDE (0.3457) системы Резус, сближающая их с некоторыми этническими группами Сибири и индейцами Северной и Южной Америки. Выявлено сходство пропорций аллелей HP гаптоглобина с их распределением в европейских популяциях. У селькупов относительно высока частота аллеля GLO* (0.3208), частота аллеломорфа PGM1*1 (0.7101) которая, по-видимому, соотносится с жесткостью климато-географических условий Северной Азии. Возрастающая пропорция PGM*2+, по всей вероятности, связана с длительными процессами циркумполярных миграций и связей, отражающих древние взаимоотношения самодийских и финно-угорских народов. Выявлено сходство высокой частоты аллеля LCT*D с частотой лактазной недостаточности среди монголоидных популяций в целом. Таким образом, селькупы характеризуются рядом генетических особенностей, сближающих их с аборигенами Нового Света, что свидетельствует об отчетливом проявлении признаков остаточного древнего верхнепалеолитического пласта. Обсуждается положение селькупов в рамках этно-антропологической систематики.*

Ключевые слова: селькупы, генетические маркеры, Северо-Западная Сибирь, особенности распределения частот генетических факторов

Введение

Селькупскими национальными административно-территориальными образованиями являются Красноселькупский район и Иванкинское сельское поселение в Колашевском районе Томской области. Северные селькупы живут на востоке Ямало-Ненецкого автономного округа (Красноселькупский район, села Красноселькуп, Ратта, Толька) и севере Красноярского края (Туруханский район). Селькупский язык относится к самодийской группе уральских языков. В своем лингвистическом отношении селькупы несут признаки и самодийских, и угорских языков в равной степени [URL: <http://www.indigenous.ru/odules.php?name=Content&pa=showpage&pid=25>]. Таким образом, в культурологическом отношении селькупы близки и к уграм, и к самодийцам. В соответствии с переписью 1989 г. численность селькупского населения составляла 3612 человек, тогда как общая их численность в РФ по переписи 2002 г. насчитывала 4249 человек [URL: <http://www.raipon.info/narody/narody-severa-sibiri-i-dalnego-vostoka-rf.html>]. В антропологическом плане селькупы от-

носятся к уральской расе. Этногенез селькупов связывается с историей формирования других самодийских народов Западной Сибири в рамках концепции их южносибирского происхождения. Считается, что селькупы в большей мере, чем какой-либо другой самоедоязычный народ, сохранили древнюю самодийскую основу [URL: <http://www.raipon.info/narody/narody-severa-sibiri-i-dalnego-vostoka-rf.html>]. Широкая территория расселения и последующая миграция части селькупов на север в бассейн рек Таз и Турухан привело к интенсивным культурно-хозяйственным контактам с другими народами.

Популяционно-генетические исследования северных селькупов первоначально были приняты кафедрой антропологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова под руководством Ю.Г. Рычкова в 1963 г. (рис. 1). Позднее, с 1973 г. масштабные работы по изучению генофонда селькупов были осуществлены сотрудниками лаборатории молекулярной и эволюционной генетики Института цитологии и генетики СО РАН г. Новосибирска под руководством Л.П. Осиповой.

Материалы и методы

Биологический материал от представителей селькупской национальности коллекционировался в течение ряда лет, начиная с 1989 года, при участии авторов данного сообщения, а также при любезном содействии Л.П. Осиповой (лаборатория молекулярной и эволюционной генетики Института цитологии и генетики СО РАН г. Новосибирска). Место сбора биологического материала – с. Красноселькуп бассейна р. Таз. Все обследованные были обоего пола и репродуктивного возраста; их количество в зависимости от используемых генетических полиморфизмов варьировало от 70 до 155 человек.

При идентификации иммуногематологических (серологических) систем использовались общепринятые стандартные методы определения групп крови АВ0, MN, RH [Dausset, 1958]. Определение полиморфизмов ферментных и других белков крови достигалось посредством зонального электрофореза в агарозном или полиакриламидном гелях (АСР1 – кислая эритроцитарная фосфатаза; ESD – эстераза D; GLO1 – глиоксалаза-1; АК – аденилат киназа), а также при помощи изоэлектрофокусирования (ИЭФ) в агарозном или полиак-

риламидном гелях (TF – трансферрин; PGM1 – фосфоглюкомутаза-1; GC – витамин-D транспортирующий белок или группо-специфический компонент; PI – ингибитор протеиназ [Спицын, 1985; 2008]. Уровень активности фермента лактазы (LCT) идентифицировался посредством применения индикаторных полосок на дисахарид лактозу.

Результаты

Результаты исследования генетической изменчивости селькупов Северо-Западной Сибири представлены в табл. 1, где приведены численности фенотипов и частоты соответствующих аллелей. Во всех случаях соотношения наблюдаемых величин фенотипов соответствует их теоретически ожидаемым значениям согласно правилу Харди-Вайнберга.

Изученной группе селькупов свойственна высокая частота аллеля АВ0*0 (0.7091), а также гаплотипа RH*cDE (0.3457), что сближает их с немногими этническими группами Сибири и с индейцами Северной и Южной Америки [Mourant et al., 1976; Генофонд... 2000]. Пропорция аллелей НР



Рис. 1. Этап полевой работы в с. Красноселькуп Колашевского района Томской области (иммуногенетическое изучение селькупов)

Таблица 1. Распределение фенотипических и аллельных частот серологических и генетико-биохимических систем в популяции северных селькупов бассейна р. Таз

Лocus	Фенотип	Численность		Аллель	Частота аллеля	χ^2_{HW}
		Набл.	Ожид.			
ABO	O	75	74.42			
	A1	46	46.54	ABO*O	0.7091±0.0264	0.0613
	A2	0	0	ABO*A1	0.1949±0.0230	d.f.=1
	B	21	21.50	ABO*B	0.0960±0.071	P>0.05
	A1B	6	5.54			
MN	MM	34	36.59	MN*M	0.5265±0.0307	0.8195
	MN	71	65.81	MN*N	0.4735±0.0307	d.f.=1
	NN	27	29.59			P>0.05
RH	CcDEe	69	64.29	RH*CDe	0.6241±0.0256	2.7923 d.f.=2 P>0.05
	CCDee	56	58.03	RH*cDE	0.3457±0.0286	
	ccDEE	15	17.81	RH*cDe	0.0235±0.0101	
	ccDEe	4	2.41	RH*C ^W De	0.0067±0.0067	
	CcDee	3	4.37			
	CC ^W Dee	2	1.25			
HP	1-1	28	24.44	HP*1	0.4179±0.0295	1.5295
	1-2	61	68.11	HP*2	0.5821±0.0295	d.f.=1
	2-2	51	47.44			P>0.05
TF	C1C1	122	120.78	TF*C1	0.9255±0.0156	2.7807
	C1C2	16	18.51	TF*C2	0.0709±0.0153	d.f.=3
	C2C2	2	0.71	TF*C3	0.0035±0.0035	P>0.05
	C1C3	1	0.93			
GC	1S1S	17	16.01			2.6483 d.f.=3 P>0.05
	1F1S	44	43.93	GC*1F	0.4674±0.0300	
	1F1F	32	30.15	GC*1S	0.0306±0.0285	
	1F2	21	24.77	GC*2	0.1920±0.0237	
	1S2	16	18.05			
	2-2	8	5.09			
PI	M1M1	111	110.34	PI*M1	0.9007±0.0181	0.6599
	M1M2	22	23.42	PI*M2	0.0956±0.0178	d.f.=3
	M1M3	1	0.90	PI*M3	0.0037±0.0037	P>0.05
	M2M2	2	1.24			
	M2M3	0	0.10			
ACP1	B	67	66.47	ACP*A	0.6548±0.0270	0.0360
	AB	69	70.07	ACP*B	0.3452±0.0270	d.f.=1
	A	19	18.47			P>0.05
PGM1	1+1	72	69.59			6.4512 d.f.=6 P>0.05
	1+2+	28	27.70	PGM1*1+	0.7101±0.0273	
	1+1-	18	20.59	PGM1*1-	0.1051±0.0185	
	1+2-	6	8.52	PGM1*2+	0.1413±0.0210	
	1-2+	5	4.10	PGM1*2-	0.0435±0.0123	
	2+2-	4	1.70			
	1-1-	2	1.52			
	1-2-	2	1.26			
	2+2+	1	2.76			
AK	1-1	111	111.02	AK*1	0.8811±0.0191	0.0003
	1-2	30	29.96	AK*2	0.1189±0.0191	d.f.=1
	2-2	2	2.02			P>0.05

Продолжение таблицы 1

Локус	Фенотип	Численность		Аллель	Частота аллеля	χ^2_{HW}
		Набл.	Ожид.			
ESD	1-1	78	77.69	ESD*1 ESD*2	0.7295±0.0260 0.2705±0.0260	0.0173 d.f.=1 P>0.05
	1-2	57	57.63			
	2-2	11	10.69			
GLO1	1-1	12	12.35	GLO1*1 GLO1*2	0.3208±0.0301 0.6792±0.0301	0.0218 d.f.=1 P>0.05
	1-2	53	52.30			
	2-2	55	55.35			
LCT	LCTN	7		LST*N	0.051	
	LCTD	63		LCT*D	0.949	

гаптоглобина в исследованной группе отличается сходством с распределением, характерным для европейских популяций. Целесообразно заметить, что для генов TF, PI и ACP1 не было обнаружено редких аллелей, как следовало бы ожидать, возможно, за счет ограниченности рассматриваемых выборок по данным системам. Распределение факторов GC отражает этногеографическую специфичность, поскольку пропорция GC*1F соответствует частотам этого аллеля, наблюдаемого у типичных монголоидов (Китай, Япония), тогда как значения GC*S сближают селькупов с северными популяциями бурят и эскимосов.

В Восточной Азии отмечается отчетливо выраженный градиент уменьшения пропорции аллеля ESD*2 с юга на север. При этом клин относительно высокой частоты ESD*2 прослеживается из Центральной Азии вплоть до Таймыра, отражая миграционные процессы в древности (рис. 2).

Обращает на себя внимание наличие относительно высокой частоты аллеля GLO*1 среди селькупов (0.3208). Тем не менее, пропорция повышенной частоты этого фактора у селькупов укладывается в его меридиональный картографический градиент (рис. 3).

Высокая частота аллеломорфа PGM1*1+ у селькупов (0.7101), по-видимому, соотносится с жесткостью климато-географических условий Северной Азии [Спицын, 1985, 2008]. Возрастающая пропорция PGM*2+, по всей вероятности, связана с длительными процессами циркумполярных миграций и связей, отражающих древние взаимоотношения самодийских и финно-угорских народов. Наконец, высокая частота аллеля LCT*D, наблюдаемая у селькупов, является проявлением масштабной пропорции лактазной недостаточности среди монголоидных популяций в целом.

Обсуждение

Для разных локусов ряда генов показана иерархическая система последовательности возникновения аллелей (или гаплотипов) в определенных временных интервалах. Для *Homo sapiens* повышенная концентрация наиболее древних «диких» аллелей (гаплотипов), как правило, сосредоточена по периферии ойкумены [Gm(1,2;21), mtDNA(A), Y-хр.(1C, Q), APO E; для генных комплексов HLA, RH]. Таким образом, можно наблюдать глобальную закономерность, проявляющуюся в сходстве (подобии) генофонда периферических, окраинных групп населения, независимо от их этно-антропологической принадлежности. Сходные для них частоты аллелей или гаплотипов достигают максимальных концентраций или отчетливого возрастания их частот по периферии ойкумены, включая индейцев Америки, австралийских аборигенов, бушменов Африки, географически удаленных популяций Северной Евразии. В этой связи наблюдаемую специфику периферического распределения аллельных частот можно объяснить проявлением остаточного древнего верхнепалеолитического пласта в системе групп современного человечества, которое имело место до последующего формирования крупных этно-антропологических общностей с характерным для каждой из них специфическим генофондом (по-видимому, в мезолитическое время порядка 10 000 лет назад). Увеличение численности последних привело к оттеснению на периферию ойкумены более древнего верхнепалеолитического населения и частичное его поглощения более «молодыми» этно-антропологическими общностями. Если изначальное происхождение человека современного вида справедливо связывается с тропическими областями Восточной Африки, то дальнейшее становление его крупных этно-антропологических общностей, включая европеоид-

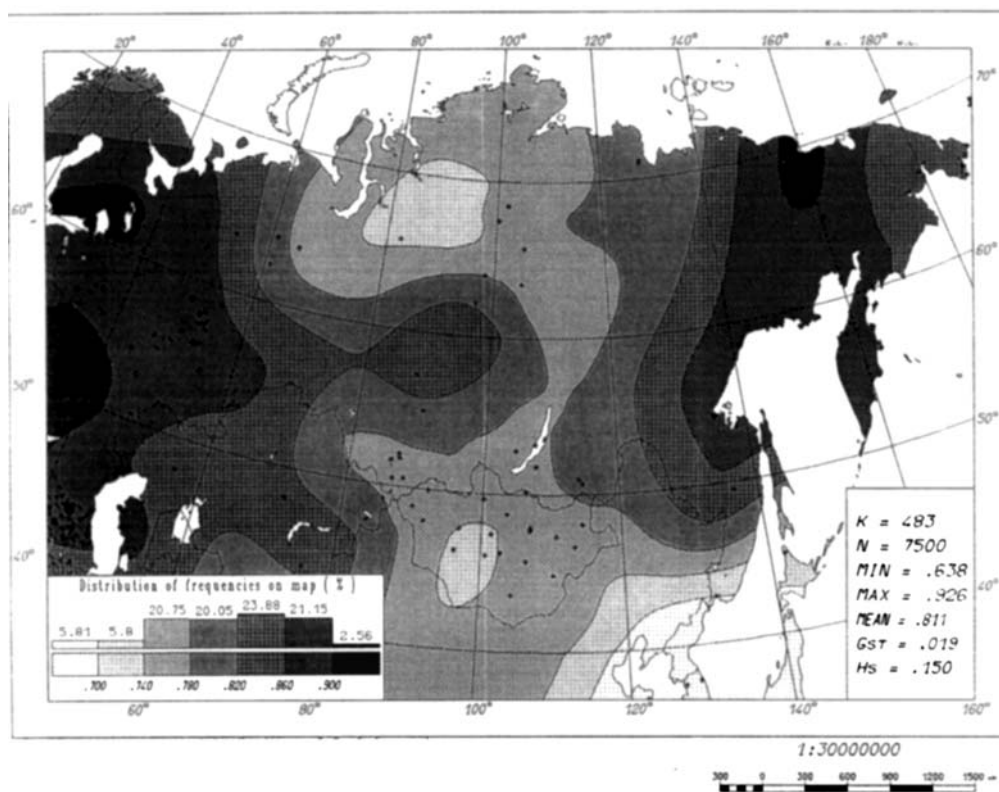


Рис. 2. Распределение частот аллеля ESD*1 эстеразы Д среди населения Северной Евразии

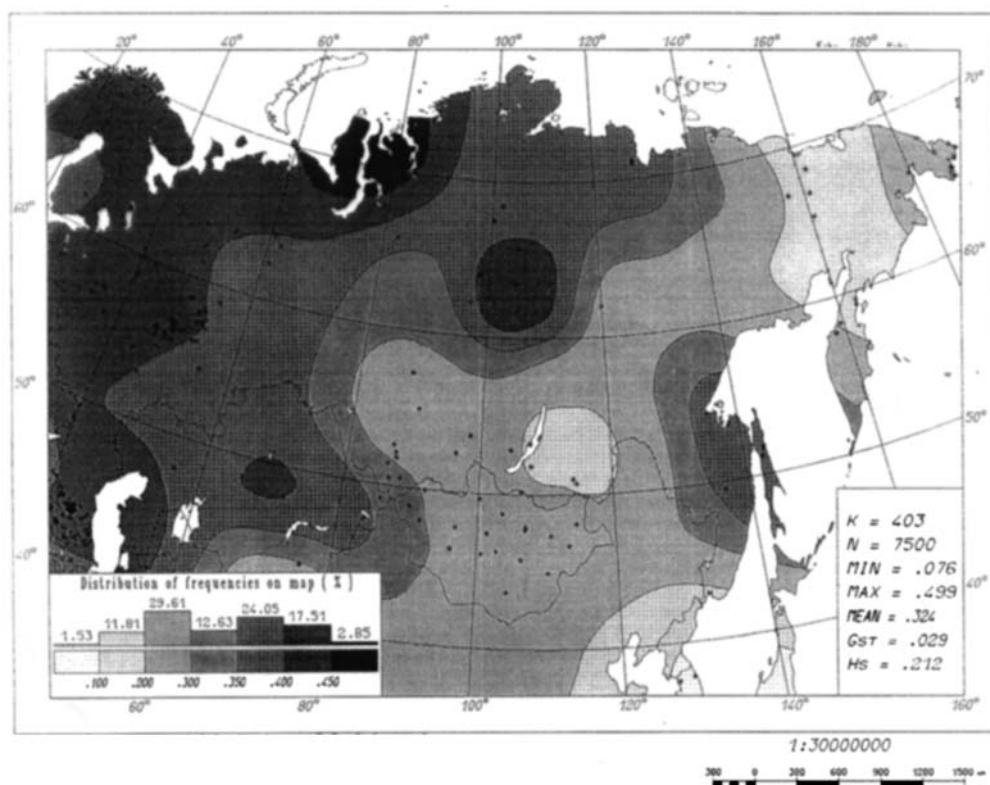


Рис. 3. Распределение частот аллеля GLO1*1 гликосазы-1 среди населения Северной Евразии

ную и монголоидную расы, – с Азиатским континентом.

В настоящее время исследователи располагают обширной базой данных географического распространения хронологически выверенных верхнепалеолитических находок в мире (свыше 120 источников) [Дробышевский, 2010; Зубов, 2012]. Внушительные успехи в области изучения этно-расоспецифических генетических маркеров позволили сформировать базы данных о частотах аллелей или гаплотипов среди мирового родонаселения. Всё это дает основания для выявления закономерностей соотношения мирового распределения частот генетических факторов с палеоантропологическими материалами, соответствующими верхнепалеолитическим находкам.

Время заселения Америки древним человеком оценивается периодом от 12.5 до 13.5-14.7 тыс. лет назад и наиболее вероятной представляется дата не свыше 15 тыс. лет назад (Монте-Верде и другие стоянки). На Огненной Земле люди появились около 11 тыс. лет назад. Коренным жителям Америки свойственны высокие концентрации факторов ABO^*0 , достигающие часто фиксации (100% концентрации), частоты генного комплекса RH^*cDE , нередко превышающие 40% уровень [Mourant et al., 1976; Генофонд... 2000], а также $Gm^*21;1,17$ ($Gm\ g; z, a$) [Salzano et al., 1997, 1998]. Из представленной таблицы 1 следует, что селькупам свойственны «американоидные» пропорции этих факторов. Весьма типичными для америндов представляются гаплогруппы Y-хромосомы Q-M3 и Q-P36 [Карафет с соавт., 2007]. Эти гаплогруппы Y-хромосомы обнаружены по всей территории Америки, от Аляски до Огненной Земли. Линия Q Y-ДНК обнаружена в некоторых индейских племенах с частотой 90-100%, она же с различной пропорцией представлена в ряде регионов Сибири, достигая своего максимума среди селькупов и кетов с соответствующими концентрациями 65% и 90%. Пропорции частот $Gm^*21;1,17$ ($Gm\ g; z, a$) для изученных популяций селькупов достигают высоких величин (около 50%), что также свойственно коренным группам населения Америки [Osipova et al., 1999]. Данные классической физической антропологии однозначно свидетельствуют в пользу этой гипотезы. По мнению М.Г. Левина среди тазовских селькупов выступает наряду с уральским другой компонент, также характеризующийся ослаблением некоторых монголоидных особенностей, но проявляющийся при сравнительно сильной выраженности эпикантуса относительно высоким переносом и выпуклой спинкой носа. В этой связи М.Г. Левин подчеркивает, что к наиболее древнему этапу становления, так называемого енисейского антропологическо-

го типа, относятся ныне встречающийся его вариант в виде отдельных островков среди разных регионов Западной Сибири (кетов, селькупов, ненцев) [Левин, 1951]. Смешение светлых европеоидов и американоидов в эпоху первоначального заселения человеком Северо-Западной Сибири привело к формированию этнического комплекса, который впоследствии вошел в состав селькупов [Дебец, 1947]. Пропорции собственно европейского генного комплекса $Gm^*b;f$ (3;5) среди селькупских популяций относительно невелики (0.037–0.175) [Osipova et al., 1999]. В этой связи расчеты, представленные в данной статье, свидетельствуют о том, что доля европейской примеси среди современных селькупов составляет 18%. Таким образом, полученные популяционно-генетические данные соответствуют данным классической этнической антропологии. Проведенное нами исследование целесообразно завершить мнением Г.Ф. Дебца о том, что в данном случае, как и во многих других вопросах, решающую роль должны сыграть палеоантропологические данные [Дебец, 1947].

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Л.П. Осиповой за содействие в выполнении данной работы, И.В. Перевозчикову за помощь в анализе генных комплексов системы Rh; С.Д. Нурбаеву за помощь в составлении генокарт. Работа была выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ №12-06-00265, №11-06-00419 и РГНФ № 12-01-00063а.

Библиография

- Генофонд и геногеография родонаселения. Т. 1. Генофонд населения России и сопредельных стран / Под общ. ред. Ю.Г. Рычкова. СПб.: Наука, 2000. 611 с.
- Дебец Г.Ф. Селькупы (антропологический очерк) // Труды Ин-та этнографии. Новая серия. Т. II. М., 1947. С. 120–132.
- Дробышевский С.В. Предшественники. Предки. Неантропы верхнего палеолита (Африка, Ближний Восток, Азия) М.: Изд-во ЛКИ, 2010. 302 с.
- Зубов А.А. Колумбы каменного века. Как заселялась наша планета. М.: АСТ-ПРЕСС КНИГА, 2012. 288 с.
- Карафет Т.М., Зегура С.Л., Хаммер М.Ф. Историческое освоение человеком новых территорий: роль древних популяций Азии в заселении Америки // Информационный вестник ВОГиС, 2006. Т. 10. № 1. С. 7–23.
- Левин М.Г. Древние переселения человека в Северной Азии по данным антропологии // Происхождение чело-

века и древнее расселение человечества. М.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 469–496.

Спицын В.А. Биохимический полиморфизм человека. М.: Изд-во МГУ, 1985. 216 с.

Спицын В.А. Экологическая генетика человека. М.: Наука, 2008. 503 с.

Dausset J. Iso-leuco-anticorps // *Acta Haematol* (Basel), 1958. Vol. 20. P. 156.

Goedde H.W., Benkmann H.G., Kriese L. et al. Population Genetic Studies in Three Chinese Minorities // *Amer. J. Physical Anthropol.*, 1984. Vol. 24. P. 277–284.

Ishimoto G., Kuwata M. A Survey of Inherited Blood Protein Variations in Amami Oshima Island. Southernmost Part of Japan // *J. Anthropol. Soc. Nippon*, 1973. Vol. 81 (3). P. 153–158.

Majumder P.P., Laughlin W.S., Ferrell R.E. Genetic Variation of the Pribilof Islands and the Eskimos of Kodiak Island // *Amer. J. Physical Anthropol.*, 1988. Vol. 76. P. 481–488.

Mourant A.E., Kopec A.C., Domaniewska-Sobczak C. The distribution of the Human blood groups and other polymorphisms. London: Oxford Univ. Press, 1976. 1055 p.

Omoto K. Allelic Diversity of Human populations in the Asian-Pacific Area // *Molecular Evolution. Protein Polymorphism and Neutral Theory* / Ed. M. Kimura. Tokyo: Japan Scientific Societies Press & Berlin: Springer-Verlag, 1982. P. 193–214.

Osipova L.P., Posukh O.L., Wiebe V.P. et al. BamHI-SacI RFLP and Gm analysis of the immunoglobulin IGHG genes in the Northern Selkups (West Siberia): new haplotypes

with deletion, duplication and triplication // *Hum. Genet.*, 1999. Vol. 105. P. 530–541.

Salzano F.M., Callegari-Jacques S.M., Weimer T.A. et al. Electrophoretic Protein Polymorphisms in Kaingang and Guarani Indians of Southern Brasil // *Amer. J. Hum. Biol.*, 1997. Vol. 9. P. 505–512.

Salzano F.M., Franco M.H.L.P., Weimer T.A. et al. The Brazilian Xavante Indians Revisited: New Protein Genetic Studies // *Amer. J. Physical Anthropol.*, 1997. Vol. 104. P. 23–34.

Salzano F.M., Mhrenweiser H., Gershowitz H., Neel J.V. New studies on the Macushi Indians of northern Brazil // *Annals of Hum. Biol.*, 1988. Vol. 11. N. 4. P. 337–350.

Salzano, F.M. Weimer T.A., Franco M.H.L.P. et al. Protein Genetic Studies among the Tupi-Monde Indians of the Brazilian Amazonia // *Amer. J. Hum. Biol.*, 1998. Vol. 10. P. 711–722.

URL: <http://www.indigenous.ru/modules.php?name=Content&pa=showpage&pid=25> (дата обращения 03.06.2012).

URL: <http://www.raipon.info/narody/narody-severa-sibiri-idealnego-vostoka-rf.html> (дата обращения 03.06.2012).

URL: http://www.hrono.info/etnosy/etnos_s/selkupy.php (дата обращения 03.06.2012).

Контактная информация:

Спицына Наиля Хаджиевна: e-mail: nailya.47@mail.ru;

Бычковская Любовь Сергеевна: e-mail: ecolab@med-gen.ru;

Макаров Сергей Вячеславович: e-mail: ecolab@med-gen.ru;

Самохин Алексей Сергеевич: e-mail: ecolab@med-gen.ru;

Спицын Виктор Алексеевич: e-mail: spitsyns@yandex.ru.

GENETIC VARIATION AMONGST SELKUPS OF THE NORTH-WESTERN SIBERIA

N.Kh. Spitsyna¹, L.S. Bichkovskaya², S.V. Makarov², A.S. Samokhin², V.A. Spitsyn²

¹ *Federal State Budgetary Institution «Institute of ethnology and anthropology» of the Russian Academy of Sciences, Moscow*

² *Federal State Budgetary Institution «Research Centre for Medical Genetics» of Russian Academy of Medical Sciences, Moscow*

Some specific peculiarities of gene markers distribution among northern Selkups were examined. High frequencies of the AB0*0 allele (0.7091) and the RH*cDE haplotype (0.3457) are typical for Selkups. The values of these markers draw Selkups together with few Siberian ethnic groups and Amerindians. Haptoglobin allele frequencies in studied groups were similar to their distribution among European populations. Rare alleles of TF, PI and ACP1 genes were not observed, possibly due to a small number of studied groups. Distribution of GC factors reflects ethnic and geographic specificity. A decrease of the ESD*2 allele frequency is observed from south to north, from East Asia to the Taymyr Peninsula. High frequency of PGM1*1+ allelomorph (0.7101) in Selkups apparently correlates with the cruelty of climatic conditions of North Asia. An increasing PGM1*2+ proportion apparently is connected with prolonged circumpolar migrations reflecting ancient interrelations between Samodian and Finno-Ugrian peoples. The high LCT*D allele frequency in Selkups is similar to the frequency of lactase deficiency among mongoloid populations in general. Several unusual polymorphisms previously reported in Amerindians were present in northern Selkups. Selkups are characterized by a number of genetic features bringing them together with natives of the New World, which is an evidence of distinctly manifested signs of the residual ancient Upper Palaeolithic layer.

Keywords: Selkups, genetic markers, North-Western Siberia, peculiarities of distribution of gene factors