

Агджоян А.Т.^{1,2)}, Богунов Ю.В.^{2,1)}, Богунова А.А.²⁾, Каменщикова Е.Н.³⁾,
Запорожченко В.В.^{2,1)}, Пылёв В.Ю.²⁾, Короткова Н.А.^{2,4)}, Утриван С.А.^{2,1)}, Схаляхо Р.А.^{1,2,5)}
Кошель С.М.⁶⁾, Балановский О.П.^{1,2,4)}, Балановская Е.В.^{2,4)}

¹⁾ ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН»,
119991, ул. Губкина, д. 3, Москва, Россия;

²⁾ ФГБНУ «Медико-генетический научный центр»,
115522, ул. Москворечье, д. 1, Москва, Россия;

³⁾ Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет, кафедра педагогики
профессионального образования, 681000, ул. Кирова, д. 17, корп. 2, Комсомольск-на-Амуре, Россия;

⁴⁾ АНО «Биобанк Северной Евразии»,

115201, ул. Котляковская, д. 3, Москва, Россия;

⁵⁾ Научный парк Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, 198504;

⁶⁾ МГУ имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра картографии
и геоинформатики, 119991, ГСП-1, Москва, Россия

МОЗАИКА ГЕНОФОНДА ЭВЕНКОВ: ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ И АМУРСКИЙ СЕГМЕНТЫ

Материалы и методы. Генофонд двух групп восточных эвенков – забайкальских ($N=50$) и амурских ($N=81$) – изучен по подробной панели 60 SNP маркеров Y-хромосомы. Анализ частот выявленных гаплогрупп проведен методами многомерной статистики и геогеографии. Образцы венозной крови собраны в ходе экспедиционных обследований 2010–2015 гг. у мужчин, не связанных родственными отношениями, все предки которых на протяжении не менее трех поколений по мужской линии относили себя к данной популяции эвенков и родились в районе обследования. Сбор образцов сопровождался добровольным письменным информированным согласием под контролем Этической комиссии ФГБНУ «МГНЦ».

Результаты и обсуждение. Вопреки значительной географической удаленности ареалов забайкальских и амурских эвенков, сходство их генофондов по Y-хромосоме выражено ярко: более 2/3 их генофондов составляют гаплогруппы **C2-M48(xSK1066)**, **N-M2118** и **R1a-M198**. В многомерном генетическом пространстве Сибири забайкальские и амурские эвенки вместе с звенами Охотского побережья и Камчатки вошли в кластер Приамурья, и при этом значительно удалены от популяций бурят, монголов, якутов и народов Южной Сибири - тувинцев, алтайцев и хакасов. Карты генетических расстояний и от забайкальских, и от амурских эвенков демонстрируют их связь с генофондами Приамурья и Камчатки и значительную отдаленность от генофондов Сибири, Восточной и Центральной Азии. Включение в анализ данных литературных источников позволило выявить различия генофондов западных и восточных эвенков, тяготеющих к разным регионам Сибири: западные эвенки – к якутам и отчасти к народам Южной Сибири, восточные – к популяциям Дальнего Востока.

Заключение. Не выявлены генетические следы ни ассимиляции бурятами эвенкийских родовых групп, ни включения бурятских родовых групп в состав эвенков. Полученные результаты позволяют выдвинуть гипотезу сохранения эвенками Забайкалья и Приамурья «восточнотунгусского» генетического компонента, распространенного между Байкалом и Охотским побережьем и включенного в систему генофондов Дальнего Востока либо в составе более обширного «приамурского» компонента, либо наряду с ним.

Ключевые слова: популяционная генетика человека; генофонд; Дальний Восток; эвенки; Y-хромосома; гаплогруппы

Введение

Эвенки являются не самым многочисленным народом Сибири (в 2010 г. насчитывалось лишь 38 тыс. чел. на территории РФ [Итоги переписи ... 2010]), но определенно – одним из самых широко расселенных: их современный ареал охватывает территории Красноярского края, республик Якутия (Саха) и Бурятия, Забайкальского и Хабаровского краев, Амурской области, а также северные области Монголии и Китая. На всем своем этническом ареале эвенки проживают в близком соседстве со многими другими народами Сибири: якутами, долганами, юкагирами, кетами и селькупамы – вдоль северной полосы ареала, с популяциями Южной Сибири (алтайцами, хакасами, тувинцами, бурятами, монголами) и Приамурья (ульчи, нанайцы, нивхи) – вдоль южной. Ареал эвенков условно подразделяют на западную и восточную части, которые пересекаются по линии р. Лена – оз. Байкал. Исследователи этногенеза эвенков отмечают, что за последние несколько веков прослеживались контакты с кетами и предками энцев, группами тувинцев и бурят, якутами и юкагирами. Одним из следов таких контактов являются аналогичные названия родов у эвенков и соседствующих с ними народов [Этническая история ... 1982].

Широта расселения эвенков не могла не отразиться на разнообразии хозяйственных типов (на севере – оленеводческий, на юге – скотоводческий, также встречались и группы эвенков, «единственным домашним животным которых была собака» [Этническая история ... 1982]) или особенностях языка (в эвенкийском языке – три наречия с большим числом говоров: северное, южное и восточное [Афанасьева, 2010]). Изменчивость внешних признаков у эвенков позволила физическим антропологам включить их в тип «североазиатских монголоидов» [История и культура дальневосточных эвенков ... 2010]. Полиморфизм ряда классических маркеров у западных и восточных эвенков выявляет небольшие (по частотам иммунологических маркеров – групп крови ABO, MN, Lewis) или разительные (по частотам аллелей генов K_m и G_m иммуноглобулинов) различия в частотах аллелей, зачастую приближая генофонд западной группы к популяциям Средней и Южной Сибири, а восточных эвенков – к популяциям северо-востока Азии [Генофонд и геогеография народонаселения... 2000, т.1].

Митохондриальный генофонд эвенков изучается на протяжении последних 25 лет, начиная с работы [Torrioni et al., 1993], как в сравнении с генофондами других народов Сибири и Восточной Азии [Kong et al., 2003; Pakendorf et al., 2006;

Pakendorf et al., 2007; Derenko et al., 2007], так и в связи с вопросом заселения Америки [Starikovskaya et al., 2005; Tamm et al., 2007]. Разнообразие гаплотипов популяций эвенков соответствует географической широте проживания конкретной субпопуляции: например, эвенки Тунгуски накопили разнообразие, сходное с таковым в популяциях якутов, и оно заметно ниже, чем разнообразие более крупных популяций, проживающих южнее (например, бурят и монголов) [Starikovskaya et al., 2005; Pakendorf et al., 2006]. Примечательно взаимное сходство всех изученных групп эвенков. Наиболее близкими к ним по частотам гаплогрупп оказались якутские популяции [Pakendorf et al., 2006], с которыми эвенки разделяют характерную черту – преобладание гаплогрупп **C4a1**, **C4a2**, **C5a**, **D4**, **D5**, которые в совокупности представляют более половины генофонда (в некоторых субпопуляциях – более 70%). Доля западноевразийских гаплогрупп невелика, и представлены они в основном в самой западной части ареала. Невелика и доля линий, характерных для бассейна Амура, например гаплогруппы **Y1** (2%). В следовых количествах обнаруживаются «палеоазиатские» гаплогруппы **D2** и **D3** (4%).

По данным другой гаплоидной системы – маркерам Y-хромосомы – изучены популяции эвенков (N=57) и эвенов (N=24) из республики Якутия (Саха) в работе [Fedorova et al., 2013]. В генофонде изученных групп тунгусов гаплогруппа **N-M178** (по классификации 2013 года – N1c) охватывает более половины разнообразия эвенков и 2/5 генофонда эвенов, вторая по частоте – гаплогруппа **C2-M48** (по классификации 2013 года – C3c) – достигает четверти разнообразия эвенков и 2/5 всех линий у эвенов. Опубликованная в работе [Fedorova et al., 2013] панель маркеров актуальна на 2013 год, однако не позволяет провести сравнение с изученными в данной статье популяциями на современном уровне.

В работе [Fedorova et al., 2013] по результатам анализа широкогеномных панелей маркеров аутосомного генома эвенки на графике главных компонент приближаются к якутам, юкагирам и долганам, в меньшей степени – к нганасанам и популяциям Южной Сибири – хакасам, тувинцам, эвены приближаются к группам Дальнего Востока – орононам и нивхам. Стоит отметить, что положение тунгусских популяций на графике главных компонент в исследовании [Fedorova et al., 2013], похоже, отражает географию сбора образцов для анализа ДНК эвенов и эвенков.

Полные геномы эвенков и эвенов опубликованы в работах [Mallick et al., 2016; Pagani et al., 2016]. В статье [Mallick et al., 2016] на древе родства популяций эвены объединяются в кластер с ульчами,

орочонами и нанайцами Китая, что отражает дальневосточный круг генетических связей. В статье [Paganì et al., 2016] при анализе полных геномов по вкладу различных региональных компонентов у эвенков (популяции из Красноярского края и республики Якутия (Саха) и эвенов (из Якутии и Магаданской области) преобладает компонент, выраженный в популяциях Средней (якуты) и Южной Сибири (алтайцы, тувинцы, буряты), Центральной Азии (монголы). Значительно в меньшей степени у эвенков и эвенов представлен компонент, характерный для коряков, чукчей и эскимосов (у эвенов Магаданской области – четверть генофонда, у эвенков и эвенов Якутии – десятая часть генофонда).

Иными словами, по разным системам генетических маркеров изучены преимущественно эвенки западной части ареала, и по сути – это несколько популяций из Красноярского края и Якутии, образцы из которых проанализированы в ходе нескольких исследований по Y-хромосомным и/или аутосомным (широкогеномные панели маркеров или полногеномное секвенирование) маркерам.

В данной работе рассматривается генофонд двух популяций восточных эвенков – забайкальских и амурских, которые являются практически неизученными по генетическим маркерам как гапloidных систем (мтДНК и Y-хромосомы), так и аутосомного генома. Не претендуя на разрешение широких и давних проблем (например, происхождения и прародины эвенков), данная работа представляет данные о генофонде двух восточных сегментов обширной эвенкийской общности, являющейся важным звеном при реконструкции истории народонаселения Сибири и его связей с соседними регионами.

Материалы и методы

Популяции эвенков были обследованы в Забайкальском крае (пять районов – Каларский, Тунгокоченский, Кыринский, Акшинский и Баунтовский, суммарно N=50) и в Хабаровском крае (Тугуро-Чумиканский и Аяно-Майский районы, N=81). Суммарно материалом для изучения генофонда эвенков послужили образцы крови (N=131) мужчин, включенные в Биобанк народонаселения Северной Евразии [Биобанк Северной Евразии] и собранные согласно правилам формирования популяционных выборок Биобанка, изложенным в работе [Балановская с соавт., 2016]. В выборку включались только мужчины, предки которых на протяжении не менее чем трех поколений (до деда включительно) относили себя или к забайкальским, или к амурским эвенкам.

Выделение ДНК из венозной крови проведено методом фенол-хлороформной экстракции с использованием протеиназы К. Генотипирование 60 SNP-маркеров Y-хромосомы для образцов ДНК эвенков проведено на приборе 7900HT Real-Time PCR System (Applied Biosystems) с использованием TaqMan зондов. Наименования гаплогрупп даны согласно [ISOGG, 2019]. Популяции для сравнения получены из базы данных «Y-base», разработанной под руководством О.П. Балановского [БД Y-base]. Генетические расстояния Нея рассчитаны по панели 30 гаплогрупп Y-хромосомы (C2-M217(xM407,F3918,F3791,M48), C2-M407, C2-F3918, C2-F3791x(F5481), C2-F5481, C2-M48(xSK1066), C2-SK1066, E-M35.1, G-M285, G-P15, I-M253, I-P37.2, J-M267, J-M172, L-M11, N-P43, N-B211, N-M2118, N-VL29, N-Z1936, N-F4205, N-B202, N-B479, O-M122, Q-M242, R1a-M198, R1b-M73, R1b-M269, R2-M124, T-L206) в программе DJgenetic [Balanovsky et al., 2008] и визуализированы методом многомерного шкалирования в программе Statistica [Statistica Software, 2005].

Картографический анализ проведен в программе GeneGeo [Balanovsky et al., 2011; Кошель, 2012]. Карты (модели) распространения 30 гаплогрупп Y-хромосомы (C2-M217x(M407, F3918, F3791, M48), C2-M407, C2-F3918, C2-F3791x(F5481), C2-F5481, C2-M48(xSK1066), C2-SK1066, E-M35, G-M285, G-P15, I-M253, I-P37.2, J-M267, J-M172, L-M11, N-P43, N-B211, N-M2118, N-VL29, N-Z1936, N-F4205, N-B202, N-B479, O-M122, Q-M242, R-M198, R-M73, R-M269, R-M124, T-L206) были построены методом средневзвешенной интерполяции с радиусом влияния 1700 км и значением степени весовой функции 3 [Русский генофонд ... 2007, с. 343-345; Кошель, 2012] по данным о частотах гаплогрупп Y-хромосомы из базы данных «Y-base», разработанной под руководством О.П. Балановского [БД Y-base]. Были созданы две карты генетических расстояний Нея – для обеих групп эвенков, и алгоритм построения каждой карты состоял из двух этапов. На первом этапе для каждой из 30 гаплогрупп была построена карта генетических расстояний от средней частоты этой гаплогруппы в популяции эвенков до интерполированных значений частоты этой гаплогруппы в каждой точке карты. На втором этапе было найдено среднее значение генетических расстояний по всем гаплогруппам для каждой точки карты, и таким образом создана обобщенная карта генетических расстояний от эвенков Забайкалья или Приамурья.

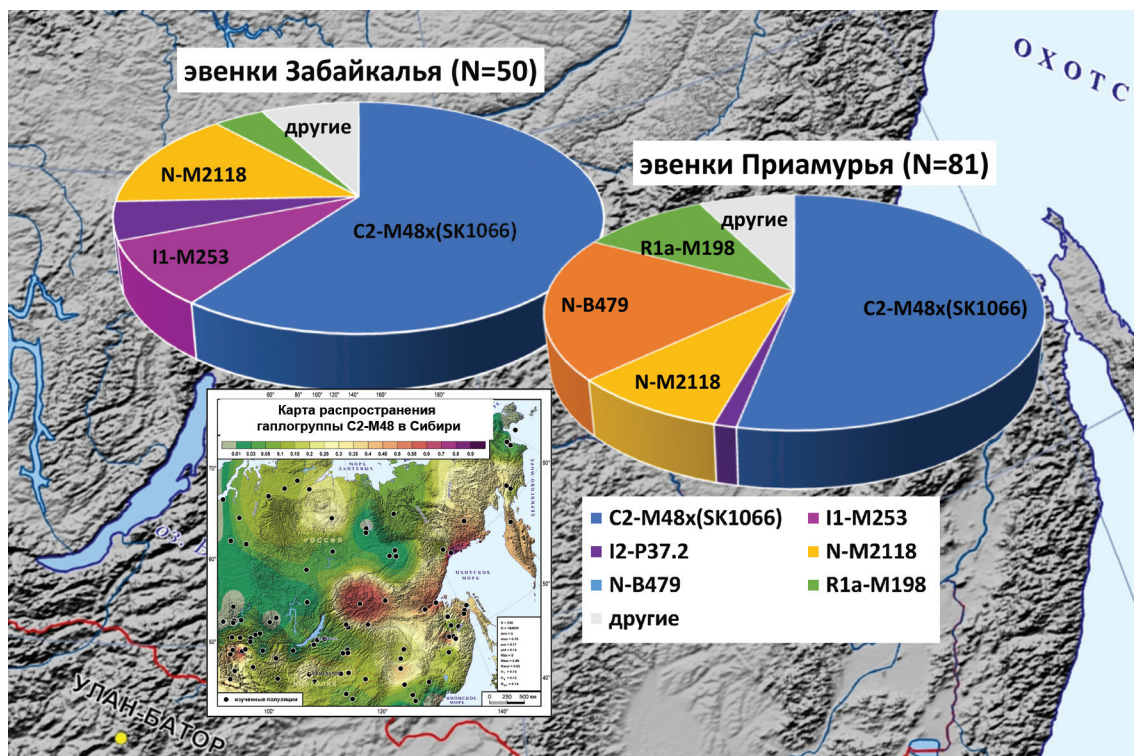


Рисунок 1. Частоты гаплогрупп Y-хромосомы в изученных популяциях эвенков
Figure 1. The frequencies of Y-chromosomal haplogroups in the studied groups of Evenks

Результаты

Спектр гаплогрупп Y-хромосомы в изученных популяциях

Генофонды забайкальских и амурских эвенков оказались удивительно похожи (рис. 1) как по низкому генетическому разнообразию (более 90% генофонда каждой группы представлено лишь пятью гаплогруппами Y-хромосомы), так и по вкладу основных гаплогрупп (**C2-M48(xSK1066)** и **N-M2118**, которые охватывают две трети генофонда каждой группы эвенков и представлены в сходных соотношениях).

Доминирующая у забайкальских и амурских эвенков гаплогруппа **C2-M48** распространена в популяциях Северо-Восточной и Центральной Азии (рис. 1, врезка-карта), появилась около 13 тыс. лет назад и к настоящему времени включает в себя кластер линий с датировками разной хронологической глубины. В генофонде изученных популяций представлен, вероятно, кластер линий внутри гаплогруппы **C2-M48**, за исключением как минимум одной – линии **C2-SK1066** (обнаружена с наибольшей частотой в Центральной Азии в популяциях Западной Монголии, реже – у казахов, узбеков; возраст составляет 1000 ± 300 лет).

Вторая гаплогруппа, определяющая сходство изученных популяций эвенков – **N-M2118**, со-

ставляет в генофонде забайкальских эвенков 14%, а амурских – 9%. Эта гаплогруппа появилась около 4–5 тыс. лет назад и среди современного народонаселения наиболее характерна для популяций Средней Сибири, а пика частоты достигает у якутов [Illumae et al., 2016].

Различия в спектре гаплогрупп Y-хромосомы у изученных популяций (рис. 1) связаны со вкладом двух линий: гаплогрупп **N-B479** и **R1a-M198**. В генофонде амурских эвенков гаплогруппа **N-B479** составляет 20% (у забайкальских – отсутствует), её возраст около 4–5 тыс. лет, а современная география охватывает преимущественно Дальний Восток [Illumae et al., 2016]. У обеих групп эвенков встречается гаплогруппа **R1a-M198**: у амурских эвенков – в 2 раза чаще (10%), чем у забайкальских (4%). Важно отметить, что гаплогруппа **R1a-M198** является одной из наиболее широко распространенных в Евразии и включает в себя кластер линий разной хронологической глубины и с разной географией [Underhill et al., 2014]. Также среди эвенков Забайкалья обнаружено небольшое число индивидов – носителей гаплогрупп **I1-M253** и **I2-P37.2** (рис. 1), что скорее всего является следом метисации с населением из Восточной Европы и Урало-Поволжья, где распространены данные линии Y-хромосомы.

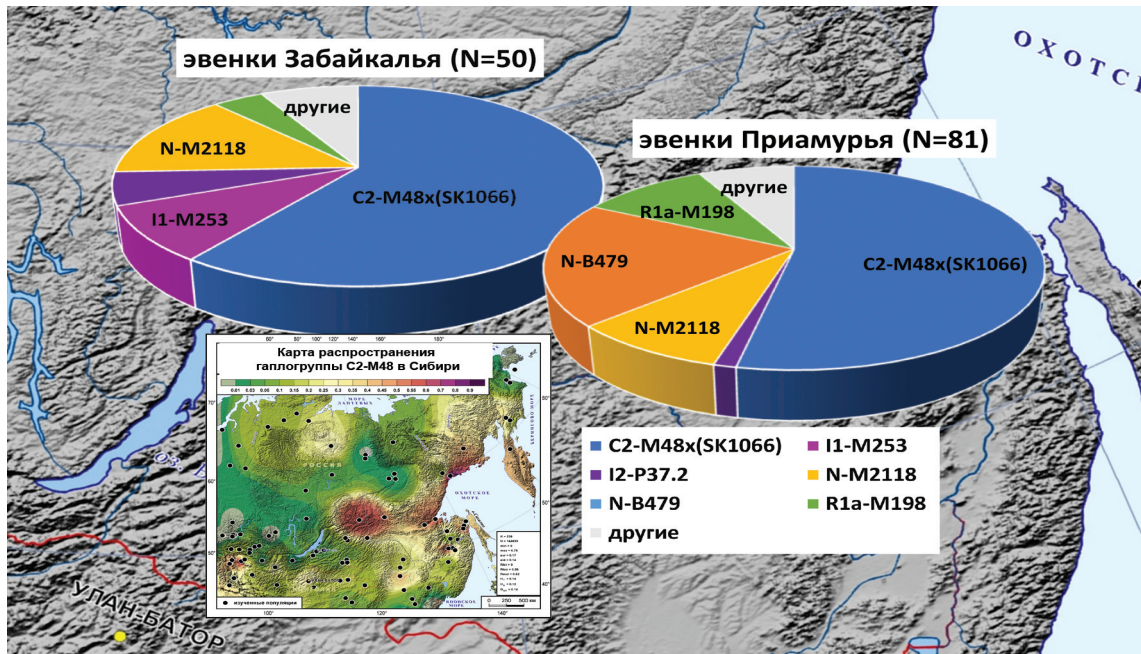


Рисунок 2. Положение эвенков Забайкалья и Приамурья в генетическом пространстве Сибири (график многомерного шкалирования, показатели стресса=0.15, алиенации=0.19)

Figure 2. The position of the Ewenks from Transbaikalia and from Amur Region in the genetic space of Siberia (multidimensional scaling graph, stress = 0.15, alienation = 0.19)

Примечания. Для возможности сравнения по широкой панели 30 гаплогрупп Y-хромосомы в анализ вовлечены только популяции, изученные нашим научным коллективом. В правой части рисунка приведены генетические расстояния Нея от усредненной популяции эвенков (забайкальских и амурских) до каждой из групп сравнения.

Notes. For the comparison on the wide panel of 30 Y chromosomal haplogroups only populations studied by the research team are involved in the analysis. The right side of the figure shows Nei's genetic distances from the average Evenk population (Transbaikalian and Amur) to each of the comparison groups.

Положение эвенков Забайкалья и Приамурья в многомерном генетическом пространстве

Генетические соотношения забайкальских и амурских эвенков в контексте популяций Сибири, учитывающие весь спектр гаплогрупп Y-хромосомы, представлены на рис. 2. Отметим, что в одной из предыдущих работ [Агджоян с соавт., 2019] результат аналогичного анализа в масштабе Северной Азии (26 популяций) по узкой панели маркеров Y-хромосомы (16 гаплогрупп высокого иерархического уровня, «стволов») выявил сходство генофондов эвенков Забайкалья и Приамурья между собой и с популяцией эвенков охотского побережья и Камчатки. В текущей статье многомерный анализ (рис. 2) проведен по иному принципу: меньшее число популяций ($n=21$) изучены по значительно более широкой панели маркеров (30 гаплогрупп Y-хромосомы, включая 6 линий внутри гаплогруппы **C2-M217** и 7 локальных линий внутри гаплогруппы **N-M178**).

В генетическом пространстве популяций Сибири (рис. 2) выделяются три кластера: кластер А

объединяет изученные группы эвенков с популяциями Приамурья и Камчатки, кластер Б включает популяции Южной Сибири – северных и южных алтайцев, хакасов сагайцев, тувинцев и тоджинцев; кластер В – группы бурят Бурятии, Иркутской области и Забайкалья. Отдаленно от указанных кластеров на графике расположились популяции якутов, чукчей Камчатки, монголов, тофалар и хакасов-качинцев.

Внутри кластера А генетические связи между эвенками и другими популяциями неодинаковы (рис. 2, график и врезка). Наиболее близки друг к другу обе группы эвенков ($d=0.02$), к ним максимально тяготеют эвены ($d=0.04$). Промежуточная – в масштабе данного графика (рис. 2) – степень генетического сходства ($0.14 < d < 0.29$) с изученными эвенками прослеживается для ульчей, коряков, нивхов, негидальцев. Генетическое расстояние от эвенков до популяции нанайцев (которая отражает усредненное положение четырех групп нанайцев – низовых, верховых, озерных и горинских)

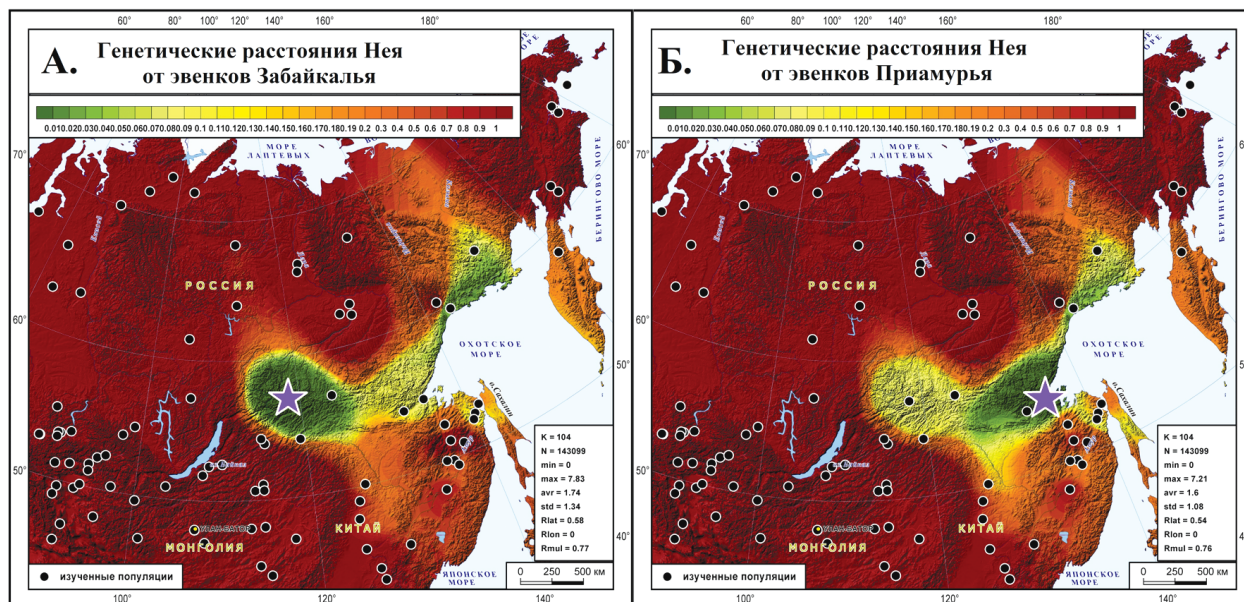


Рисунок 3. Карты генетических расстояний от эвенков Забайкалья (рисунок А) и Приамурья (рисунок Б)
Figure 3. Maps of genetic distances from the Evenks from Transbaikalia (Figure A) and from Amur Region (Figure B)

Примечания. Ареалы популяций, генетически наиболее близких к эвенкам, отражены желто-зелеными тонами и расположены в Приамурье. Карта построена по частотам 30 гаплогрупп Y-хромосомы. Черными точками на карте обозначены популяции сравнения (N=103 популяции), сиреневой звездой – положение изученных популяций эвенков. Коэффициент корреляции Пирсона между картами на рисунках А и Б составляет $r=0.95$. Коэффициенты корреляции карт на рисунках А и Б с картой генетических расстояний от эвенков из работы [Агджоян с соавт., 2019] составляют $r=0.87$ и $r=0.93$ соответственно.

Notes. Areas of populations that are genetically closest to the Evenks are shown in yellow-green tones and are located in the Amur region. The map is based on the frequencies of 30 Y-chromosomal haplogroups. Black dots on the map indicate comparison populations (N = 103 populations), the purple star indicates the position of the studied Evenk population. The Pearson correlation coefficient between the maps in Figures A and B is $r = 0.95$. The correlation coefficients of the maps in Figures A and B with the genetic distance map for Evenks from the paper [Agdzhoyan et al., 2019. In Russian] are $r = 0.87$ and $r = 0.93$.

составляет $d=0.70$, что тем не менее в 2 раза меньше расстояние от эвенков до монголов и в 3 раза меньше аналогичного расстояния до бурят Забайкалья ($d=2.77$) (рис. 2, врезка). Отметим, что генетическое расстояние между ближайшими соседями, столетиями проживающими в одном крае – эвенками и бурятами Забайкалья ($d=2.55$) – в 2,5 раза больше аналогичного показателя между эвенками Забайкалья и нанайцами ($d=1.03$), разделенными расстоянием более 1000 км хребтами гор и долинами рек .

От популяций сравнения за пределами кластера А эвенки Забайкалья и Приамурья расположены на значительном генетическом расстоянии (в интервале $1.46 < d < 3.62$), при этом значительно удалены как от северных групп (якуты $d=1.51$, чукчи $d=1.85$), так и от проживающих южнее (монголы $d=1.46$, южные алтайцы $d=1.94$).

Дальневосточный паттерн эвенков на картах генетических расстояний

Карты генетических расстояний от эвенков Забайкалья (рис. 3А) и Приамурья (рис. 3Б) созданы по такой же широкой панели маркеров, как и график многомерного шкалирования (рис. 2). При этом каждая карта отражает круг связей изученного генофонда с окружающими популяциями Сибири, что дополняет картину, представленную на графике многомерного шкалирования (рис. 2). На рис. 3 наглядно отражено, насколько похожи между собой обе карты: максимальное сходство прослеживается между восточными тунгусскими популяциями – забайкальскими и амурскими эвенками, а также с эвенками Охотского побережья и Камчатки ($d < 0.12$), более слабое сходство – с генофондами Приамурья и севера Камчатки ($0.14 < d < 0.4$, ульчи, нивхи, нанайцы, негидальцы, удэгейцы, коряки севера Камчатки), а также с популяциями правобережья Амура. Значительная генетическая отдаленность от эвенков Забайкалья

и Приамурья ($d > 0.6$) прослеживается для всех остальных популяций сравнения из Сибири и восточной части Центральной Азии.

Обсуждение

Сходство генофондов изученных популяций эвенков как между собой и с эвнами Охотского побережья и Камчатки, так и с широким кругом популяций Дальнего Востока связано, в первую очередь, с высокой долей гаплогруппы **C2-M48(xSK1066)**, которая отмечена с частотой 10–40% среди ульчей, нивхов, нанайцев, коряков и чукчей Камчатки. Значительная доля одного признака может означать последствия дрейфа генов, но это представляется более вероятным событием не для нескольких одновременно, а для одной, но – предковой для многих популяций. С другой стороны, внутри гаплогруппы **C2-M48(xSK1066)** может скрываться комплекс более молодых, чем 4 тыс. лет, линий (субвариантов). Соответственно, в разных популяциях Дальнего Востока может быть представлен как комплекс разных субвариантов в разных долях, так и накопление «своего» локального субварианта в каждой популяции или же накопление у всех одной и той же линии: ответ на эти вопросы может представить только дальнейший анализ филогеографии гаплогруппы **C2-M48(xSK1066)**.

Другой общий для забайкальских и амурских эвенков признак – гаплогруппа **N-M2118** – отражает их связь с популяциями Средней Сибири, что может указывать либо на контакты предков эвенков с якутами, либо на другие источники заимствования изученными группами «среднесибирского» субстрата генофонда.

Истоки третьего общего для изученных групп эвенков признака – гаплогруппы **R1a-M198** (рис. 1) – могут как восходить к палеолиту, так и отражать след ассимиляции мигрантов из европейской части материка за последние несколько столетий. Прояснить этот вопрос может только анализ филогеографии гаплогруппы **R1a-M198**: если у эвенков будут обнаружены ветви с азиатской географией и прародиной – это довод в пользу первого предположения, если с европейской – в пользу второго.

Вклад гаплогруппы **I1-M253** в генофонд эвенков Забайкалья указывает на следы ассимиляции переселенцев из европейской части материка: появилась гаплогруппа **I1-M253** в Европе в неолите и среди современного народонаселения Северной Евразии практически не встречается восточнее Уральских гор.

Паттерн включения трех тунгусских популяций – забайкальских и амурских эвенков, эвнов Охотского побережья и Камчатки – в дальневос-

точный кластер на графике многомерного шкалирования (рис. 2, кластер А) также представлен и в географическом пространстве, на картах генетических расстояний (рис. 3). Довольно неожиданным оказалось столь близкое сходство эвенков Забайкалья с популяциями Дальнего Востока и при этом столь явная их отдаленность от генофондов разных групп бурят (и забайкальских, и прибайкальских, при этом значительно различающихся между собой по спектру гаплогрупп Y-хромосомы). Иными словами, не выявлены генетические следы ни ассимиляции бурятами эвенкийских родовых групп, ни включения бурятских родовых групп в состав эвенков: иначе бы значения генетических расстояний между бурятами и эвенками Забайкалья были бы значительно ниже.

С другой стороны, полученный результат может указывать на более широкую (от Охотского моря до Байкала) географию «приамурского» генетического компонента либо же на выделение в его составе (или наряду с ним) «восточнотунгусского» компонента, наиболее характерного для восточных эвенков и эвнов: по причине неизученности других популяций восточных эвенков и эвнов по современной широкой панели маркеров география этого компонента пока отражается неполностью. Однако в пользу второго предположения свидетельствует некоторый «разрыв» между значениями генетических расстояний в пределах кластера А на графике многомерного шкалирования (рис. 2, график и врезка): среднее генетическое расстояние от усредненной популяции эвенков для группы «эвенки Забайкалья, Приамурья и эвны» составляет 0.03, в группе «ульчи, коряки, нивхи, негидальцы» – 0.22 (рис. 2, врезка). Иными словами, три популяции тунгусов среди заданного круга популяций наиболее близки к генофондам Приамурья и Камчатки. Но сохранится ли такая закономерность и в дальнейшем, при изучении большего числа популяций эвенков и эвнов в пределах восточной части их ареала? Можно предполагать, что при подробной изученности десятка популяций «восточных» эвенков и эвнов на карте или графике могут отразиться два пересекающихся по территории компонента – «амурский» и «восточнотунгусский», включенные в систему генофондов Дальнего Востока.

Согласно опубликованным данным по гаплогруппам Y-хромосомы, широко- и полногеномным маркерам [Fedorova et al., 2013; Pagani et al., 2016], генофонд западных эвенков (популяции из Якутии, Красноярского края, Забайкалья) тяготеет не к Дальнему Востоку, а к соседним популяциям Средней Сибири, т.е. представляет иной сегмент эвенкийского генофонда, чем описанный в данной работе «восточный» сегмент. Похожая ситуация выявлена и для эвнов: популяции из Магаданской

области и Якутии [Fedorova et al., 2013; Mallick et al., 2016; Pagani et al., 2016] занимают промежуточное положение между кластерами Средней Сибири и Северо-Восточной Азии, при этом тяготея к Приамурью (к нивхам в работе [Fedorova et al., 2013]), что также отличается от генетического портрета эвенов Охотского побережья и Камчатки [Агджоян с соавт., 2019], сходного с популяциями восточных эвенов и народов Амура. Результат, сходный с показанным в данной работе, отражен на графике главных компонент по частотам гаплогрупп мтДНК в работе [Derenko et al., 2007], где западные эвенки (представлены популяцией из Красноярского края) объединяются в кластер с алтайцами, тувинцами и якутами, а восточные эвенки (популяция из Забайкалья) располагаются в отдалении от этого кластера и от западных эвенов. Удаленность восточных эвенов на упомянутом графике из [Derenko et al., 2007] связана с меньшей долей второй главной компоненты, которая убывает в направлении запад-восток и, соответственно, может быть связана со вкладом «приамурского» компонента генофонда.

Из сопоставления с литературными данными вытекает заключение о различиях между генофондами эвенов на западном и восточном «полюсах» их ареала. Но можно ли прогнозировать, какими окажутся генофонды эвенов между этими «полюсами»? Если следовать подразделению всех эвенов на три антропологических типа («северо-западный» – в центральной части Средней Сибири, «южный» с примесью «центральноазиатского компонента» – вдоль южных берегов озера Байкал, «восточный» – эвенки Забайкалья и Приамурья) [История и культура дальневосточных эвенов ... 2010, с. 25], то наряду с «западным» и «восточным» следует ожидать как минимум ещё один «полюс» – «южный». Принимая же во внимание масштаб ареалов каждого антропологического типа эвенов и наличие у тунгусов родовых подразделений, можно ожидать и внутреннюю подразделенность на кластеры. Преобладание среди современных эвенов сельского населения (3/4 всех эвенов, или 28 тыс. чел. из 38 тыс.чел. на 2010 год [Итоги переписи ... 2010]) оставляет небольшую надежду на возможность изучить многообразие популяций на всем ареале расселения этой этнической группы, и, возможно, реконструировать не только фрагменты «генетической мозаики» тунгусов, но и важные звенья в древней истории народонаселения Сибири.

Благодарности

Авторы выражают благодарность администрациям Тугуро-Чумиканского и Аяно-Майского районов Хабаровского края и Министерству здравоохранения Хабаровского края, а также администрациям Каларского, Тунгоченского, Кыринского, Акшинского и Баунтовского районов Забайкальского края и Министерству здравоохранения Забайкальского края, при организационной поддержке которых проведено экспедиционное обследование генофондов амурских и забайкальских эвенов.

Авторы выражают глубокую благодарность: к.филос.н., доценту кафедры философии Забайкальского государственного университета Андрею Григорьевичу Букину, Антонине Андреевне Кузнецовой и Алексею Геннадьевичу Балаганскому за активное участие в экспедиционном обследовании и этапах пробоподготовки биологических образцов эвенов Забайкальского края.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФ в рамках научного проекта № 17-14-01345 (в части изучения генофонда эвенов Приамурья) и проекта РФФИ № 18-09-00487 (в части картографического анализа генофонда эвенов Забайкалья). Другие части исследования выполнены в рамках тем Государственного задания Минобрнауки России для ФГБНУ «МГНЦ» и Государственного задания Минобрнауки России для ИОГен РАН.

Библиография

- Агджоян А.Т., Богоунов Ю.В., Богоунова А.А., Каменщикова Е.Н., Кагазежева Ж.А. с соавт. Генетический портрет охотских и камчатских эвенов // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология, 2019. № 2. С. 116-125.
- Афанасьева Е.Ф. Фонология и фонетика эвенкийского языка: учеб. пособие. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. университета, 2010. 116 с.
- Балановская Е.В., Балановский О.П. Русский генофонд на Русской равнине. М.: Луч, 2007. 416 с.
- Балановская Е.В., Жабалин 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.
- БД «Y-base». URL: <http://www.genofond.ru/genofond.ru/default26d8e.html?s=0&p=346>. (дата обращения – 20.06.2019).
- Биобанк Северной Евразии. URL: <http://www.биобанк.рф> (дата обращения – 20.06.2019).
- Генофонд и геногеография народонаселения / Под ред. Ю.Г. Рычкова: Т. 1. Генофонд населения России и сопредельных стран. СПб.: Наука. 2000. 611 с.
- История и культура дальневосточных эвенов: историко-этнографические очерки / Ред. В.А. Тураев. СПб.: Наука, 2010. 334 с.
- Итоги Всероссийской переписи населения 2010 г. Т. 4. Национальный состав и владение языками, гражданство. Электронный ресурс. URL: http://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm. (дата обращения – 20.06.2019).

Кошель С.М. Геоинформационные технологии в геногеографии // Современная географическая картография. М.: Дата+, 2012. С. 158–166.
Этническая история народов Севера / Отв. ред. И.С. Гурвич. М.: Наука, 1982. 269 с.

Сведения об авторах

Агджоян Анастасия Торосовна, к.б.н.;
ORCID ID 0000-0002-8776-2934; aagdzhoyan@gmail.com;
Богунув Юрий Васильевич, к.б.н.; forbogunov@inbox.ru;
Богунова Анна Александровна, к.б.н.; aansyach@yandex.ru;
Каменщикова Елена Николаевна, к.п.н.; mangu_evgenia@mail.ru;
Запорожченко Валерий Владимирович, valeryz2001@gmail.com;
Пылёв Владимир Юрьевич, freetrust@ya.ru;

Короткова Надежда Александровна,
ORCID ID 0000-0003-1760-4700; dargony@mail.ru;
Утриван Сергей Александрович, ORCID ID 0000-0002-4459-7211;
utrivan1@gmail.com;
Схалыхо Роза Арамбиевна, к.б.н.; ORCID ID 0000-0002-4005-1887;
shalyaho.roza@yandex.ru;
Кошель Сергей Михайлович, к.г.н.;
ORCID ID 0000-0002-4540-2922; skoshel@mail.ru;
Балановский Олег Павлович, д.б.н., профессор РАН;
ORCID ID 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru;
Балановская Елена Владимировна, д.б.н., профессор;
ORCID ID 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.

Поступила в редакцию 24.07.2019,
принята к публикации 01.08.2019.

Agdzhoyan A.T.^{1,2}, Bogunov Y.V.^{2,1}, Bogunova A.A.², Kamenshikova E.N.³,
Zaporozhchenko V.V.^{2,1}, Pylev V.Yu.², Korotkova N.A.^{2,4}, Utrivan S.A.^{2,1}, Skhalyakho R.A.^{1,2,5},
Koshel S.M.⁶, Balanovsky O.P.^{1,2,4}, Balanovska E.V.^{2,4}

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

²FSBI «Research Centre for Medical Genetics», Moskvorechie st., 1, Moscow, 115522, Russia;

³Department of Pedagogics and Professional Education, Amur State University of Humanities and Pedagogy,
Kirova st., 17/2, Komsomolsk-on-Amur, 681000, Russia;

⁴Biobank of Northern Eurasia, Kotlyakovskaya st., 3, Moscow, 115201, Russia;

⁵Science Park, St. Petersburg State University, St. Petersburg, 198504;

⁶Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Cartography and Geoinformatics,
GSP 1, Moscow, 119991, Russia

THE MOSAIC OF THE EVENKS GENE POOL: TRANSBAIKALIAN AND AMUR SEGMENTS

Materials and methods. The gene pool of two eastern Evenk groups, Transbaikalian and Amur ones, has been studied using detailed panel including 60 Y-chromosomal SNP markers. The frequencies of haplogroups identified have been analyzed by multidimensional statistics and genegeography methods. The venous blood was sampled in the course of expeditions in 2010-2015 from unrelated males. No less than three generations of male ancestors identified themselves as belonging to the given Evenk population and were born in the studied region. The sampling was performed with the voluntary written informed consent.

Results. In spite of considerable geographic distance between the ranges of Transbaikalian and Amur Evenks there is a pronounced similarity in their Y-chromosomal gene pools: haplogroups **C2-M48(xSK1066)**, **N-M2118** and **R1a-M198** account for more than 2/3 of their gene pools. In the Siberian multidimensional genetic space, Transbaikalian and Amur Evenks, together, with the Evenks of Okhotsk coast and Kamchatka, formed the Amur region cluster, considerably removed from Buryats, Mongols, Yakuts and South Siberian groups – Tuvans, Altaians and Khakass. Maps of genetic distances from both the Transbaikalian and Amur Evenks display their close relation to Amur region and Kamchatka gene pools, and a noticeable remoteness from gene pools of Siberia, East and Central Asia. When the data from literature are included into consideration, the differences become clear between West and East Evenk gene pools, which may be attributed to their geographic position in different regions of Siberia: the West Evenks are closer to Yakuts and partly to South Siberian peoples, and the Eastern Evenks – to populations of the Far East.

Conclusion. No genetic traces of assimilation of Evenk tribes by Buryats, nor Buryat tribe-inclusion into Evenks have been found. The results obtained give grounds for the hypothesis about “East Tungusic” genetic component being preserved in Transbaikalian and Amur Evenks. The component occurs mostly between Baikal Lake and Okhotsk coast and is included to the Far East gene pool system either as a part of a wider “Amur region” constituent, or along with the latter.

Keywords: human population genetics; gene pool; Far East; Evenks; Y-chromosome; haplogroups

References

- Agdzhoyan A.T., Bogunov Yu.V., Bogunova A.A., Kamenshchikova E.N., Kagazezheva Zh.A. et al. Geneticheskiy portret okhotskikh i kamchatskikh evenov [Genetic portrait of the Okhotsk and Kamchatka Evens], *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 23. Antropologiya], 2019, 2, pp. 116-125. (In Russ.).
- Afanas'eva E.F. *Fonologiya i fonetika evenkiiskogo yazyka: ucheb. posobie* [Phonology and phonetics of the Evenki language: studies. allowance]. Ulan-Ude, Buryat State University Publ., 2010. 116 p. (In Russ.).
- Balanovska E.V., Balanovsky O.P. *Russkii genofond na Russkoi ravnine* [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. s soavt. Populyacionnye biobanki: principy organizatsii i perspektivy primeneniya v genogeografii i personalizirovannoy medicine [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.). BD "Y-base". [DB Y-base]. Available at: <http://www.genofond.ru> (Accessed: 20.06.2019). (In Russ.).
- Biobank Severnoj Evrazii. [Biobank of Northern Eurasia]. Available at: www.биобанк.рф. (Accessed: 20.06.2019). (In Russ.).
- Genofond i genogeografiya narodonaseleniya: Tom 1. Genofond naseleniya Rossii i sopredel'nykh stran.* [Gene Pool and Genegeography of population: Gene Pool of population of Russia and contiguous countries] Ed. YU.G. Rychkova. St. Petersburg, Nauka Publ., 2000, 611 p. (In Russ.).
- Istoriya i kul'tura dal'nevostochnykh evenkov: istoriko-etnograficheskie ocherki* [The history and culture of the Far Eastern Evenks: historical and ethnographic essays]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2010. 334 p. (In Russ.).
- Itogi Vserossiiskoi perepisi naseleniya 2010 goda. T. 4. Nacional'nyy sostav i vladenie yazykami, grazhdanstvo.* [The Results of population census in Russia in 2010]. Available at: http://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm. (Accessed: 20.06.2019). (In Russ.).
- Koshel S.M. Geoinformatsionnye tekhnologii v genogeografii [Geoinformation technologies in genogeography]. In: *Sovremennaya geograficheskaya kartografiya* [Modern geographical cartography]. Moscow, Data+ Publ., 2012, pp. 158-166. (In Russ.).
- Etnicheskaya istoriya narodov Severa* [Ethnic history of the peoples of the North]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 269 p. (In Russ.).
- Balanovsky O., Dibirova K., Dybo A. et al. Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus Region. *Mol. Biol. Evol.*, 2011, 28, pp. 2905-2920. DOI: 10.1093/molbev/msr126.
- Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A. et al. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context. *Am. J. Hum. Genet.*, 2008, 82, pp. 236-250. DOI: 10.1016/j.ajhg.2007.09.019.
- 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 (5), pp. 1025-1041. DOI: 10.1086/522933.
- Ilumae 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.
- Kong Q.P., Yao Y.G., Liu M., Shen S.P., Chen C. et al. Mitochondrial DNA sequence polymorphisms of five ethnic populations from northern China. *Hum. Genet.*, 2003, 113 (5), pp. 391-405. DOI: 10.1007/s00439-003-1004-7.
- 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 (7624), pp. 201-206. DOI: 10.1038/nature18964.
- Pagani L., Lawson D.J., Jagoda E., Mörseburg A., Eriksson A. et al. Genomic analyses inform on migration events during the peopling of Eurasia. *Nature*, 2016, 538 (7624), pp. 238-242. DOI: 10.1038/nature19792.
- Pakendorf B., Novgorodov I.N., Osakovskij V.L., Danilova A.P., Protod'jakonov A.P. et al. Investigating the effects of prehistoric migrations in Siberia: genetic variation and the origins of Yakuts. *Hum. Genet.*, 2006, 120 (3), pp. 334-353. DOI: 10.1007/s00439-006-0213-2.
- Pakendorf B., Novgorodov I.N., Osakovskij V.L., Stoneking M. Mating patterns amongst Siberian reindeer herders: inferences from mtDNA and Y-chromosomal analyses. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 2007, 133 (3), pp. 1013-1027. DOI: 10.1002/ajpa.20590.
- Starikovskaya E.B., Sukernik R.I., Derbeneva O.A., Volodko N.V., Ruiz-Pesini E. et al. Mitochondrial DNA diversity in indigenous populations of the southern extent of Siberia, and the origins of Native American haplogroups. *Ann. Hum. Genet.*, 2005, 69 (Pt 1), pp. 67-89. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2003.00127.x.
- Statistica Software, version 7.1. (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA, 2005).
- Tamm E., Kivisild T., Reidla M., Metspalu M., Smith D.G. et al. Beringian standstill and spread of Native American founders. *PLoS One*, 2007, 2 (9), p. e829. DOI: 10.1371/journal.pone.0000829.
- Torrioni A., Sukernik R.I., Schurr T.G., Starikovskaya Y.B., Cabell M.F. et al. mtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans. *Am. J. Hum. Genet.*, 1993, 53 (3), pp. 591-608.
- Underhill P.A., Poznik G.D., Rootsi S., Järve M., Lin A.A. et al. The phylogenetic and geographic structure of Y-chromosome haplogroup R1a. *Eur. J. Hum. Genet.*, 2015, 23 (1), pp. 124-131. DOI: 10.1038/ejhg.2014.50.
- Y-DNA Haplogroup Tree 2019. URL: <https://isogg.org/tree/> (date of the application – 20.06.2019).

Information about Authors

- Agdzhoyan Anastasiya T., PhD in Biology;
ORCID ID 0000-0002-8776-2934; aagdzhoyan@gmail.com;
- Bogunov Yurij V., PhD in Biology; forbogunov@inbox.ru;
- Bogunova Anna A., PhD in Biology; ansyach@yandex.ru;
- Kamenshikova Evgeniya N., PhD in Pedagogy;
mangu_evgenia@mail.ru;
- Zaporozhchenko Valery V., valeryz2001@gmail.com;
- Pylev Vladimir Yu.; ORCID ID: 0000-0001-9541-8319;
freetrust@yandex.ru;
- Korotkova Nadezhda A., ORCID ID 0000-0003-1760-4700;
dargony@mail.ru;
- Utrivan Sergey A., ORCID ID 0000-0002-4459-7211;
utrivan1@gmail.com;
- Skhalyakho Roza A., PhD in Biology;
ORCID ID 0000-0002-4005-1887; shalyaho.roza@yandex.ru;
- Koshel Sergey M., PhD in Geography;
ORCID ID 0000-0002-4540-2922; skoshel@mail.ru;
- Balanovsky Oleg P., Doctor in Biology, Professor RAS;
ORCID ID 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru;
- Balanovska Elena V., Doctor in Biology, Professor;
ORCID ID 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.