

Козлов А.И.¹⁾, Вершубская Г.Г.¹⁾, Лавряшина М.Б.²⁾, Остроухова И.О.³⁾

¹⁾ МГУ имени М.В. Ломоносова, НИИ и Музей антропологии, ул. Моховая, д. 11, Москва, 125009, Россия

²⁾ ФГБОУ ВО Кемеровский государственный медицинский университет,
ул. Ворошилова, 22А, Кемерово, 650056, Россия

³⁾ МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра антропологии,
Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234, Россия

ОТРАЖЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ТРАДИЦИОННОГО ПИТАНИЯ В ГЕНОФОНДАХ НАРОДОВ С ЛЕСО-ТАЁЖНЫМ ТИПОМ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ

Цель – сравнить генотипы не родственных популяций бореальной зоны – шорцев и коми.

Материалы и методы. В анализ включены образцы ДНК 95 шорцев и 235 коми. Проведено тигрирование генов APOE, LCT, TREN, SI, VDR BsmI и FokI. Состав традиционной пищи и источники получения продуктов оценены по этнографическим материалам.

Результаты и обсуждение. Делеций AG гена сахаразы-изомальтазы SI не обнаружено в обеих выборках. Частота аллеля ApoE*ε4 в обеих выборках высока (0,19 – шорцы, 0,18 – коми). Различий в частотах аллелей и распределении генотипов не выявлено. Носительство генотипа CC*LCT у шорцев 0,717, у коми 0,409 ($p < 0,001$), то есть 2/3 взрослых шорцев и 1/3 коми не усваивают цельное молоко. Носительство A*TREN (фенотип – снижение активности трегалазы) в выборке шорцев 0,51, у коми – 0,058 ($p = 0,0000$). Шорцы превосходят коми по частотам *C BsmI VDR ($p = 0,000$) и генотипа CC*FokI ($p = 0,03$) (фенотип – повышенная чувствительность к витамину D), при меньшей доле носителей неблагоприятного генотипа TT*BsmI ($p < 0,05$). Высокая концентрация аллеля ApoE*ε4 и генотипа CC*LCT отражают древние адаптации групп и сохранявшийся до недавнего времени высокий вклад охоты и рыболовства в обеспечение продуктами. Высокое носительство аллеля A*TREN согласуется с редкостью использования в пищу грибов. Вероятно, коми и шорцам были присущи разные стратегии ответа на низкий уровень УФ-облучения. У шорцев ведущим механизмом адаптации стал отбор на повышенную чувствительность тканей к витамину D, у коми – увеличение доли продуктов с высоким содержанием эргокальциферола и кальция.

Заключение. Принадлежность к конвергентно сложившемуся лесо-таёжному варианту хозяйствования отражается в сходстве генофондов коми и шорцев, а результаты молекулярно-генетического исследования согласуются с информацией об их традиционном питании.

Ключевые слова: шорцы; коми; питание; генетика; метаболизм; лактаза; трегалаза; витамин D

Введение

Исследования в области физической антропологии показали, что в близких условиях обитания даже в неродственных популяциях могут конвергентно складываться сходные комплексы морфо-физиологических черт. Подобным же образом, согласно наблюдениям этнографов, в достигших близкого уровня социального и технологического развития группах, в идентичной ландшафтно-экологической среде приобретают конвергентное сходство и хозяйственные комплексы. Накопленные фактического материала и его теоретическое

осмысление привели к формированию концепций адаптивных типов [Алексеева, 1986] и хозяйственно-культурных типов [Левин, Чебоксаров, 1955], занявших место среди базовых положений такого раздела антропологии, как экология человека.

Методы экологической генетики позволяют на современном уровне оценить конвергентное сходство популяций, биологическая и культурно-технологическая адаптация которых протекала в близких по характеристикам биотопах.

Адаптация популяций человека к условиям среды обитания происходила (и происходит) в непрерывном взаимодействии культурных и биоло-

гических факторов. Важнейшую роль в такой адаптации играет формирование традиций питания, которые складываются под влиянием как экологических особенностей среды обитания, так и принятой системы хозяйствования [Козлов, 2005; Чагин, 2017]. Соответственно, анализ сходства популяций по комплексу генов, детерминирующих уровень метаболизма и специфику усвоения ключевых питательных веществ (нутриентов), может существенно пополнить комплекс данных, полученных традиционными морфологическими и физиологическими методами.

Ранее на материале марийской, мордовской, удмуртской, коми-пермяцкой, коми (зырянской) и коми-ижемской выборки мы рассмотрели особенности распределения некоторых связанных с метаболизмом генотипов в зависимости от особенностей природопользования и питания групп [Козлов с соавт., 2009]. Эта работа показала перспективность избранного направления. Однако исследованием были охвачены популяции антропологически родственных пермских и волжских финнов, исторически (эволюционно) обусловленная близость генофондов которых затрудняла оценку влияния экологических факторов.

В предлагаемой статье мы рассматриваем более широкий спектр генов, детерминирующих метаболизм различных нутриентов, в двух не связанных родством этнических группах: коми Северо-восточной Европы и горно-таёжных шорцев Южной Сибири (далее – шорцы).

Авторы сознают, что указанные группы – не оптимальный объект для сравнения. Этнографические материалы позволяют реконструировать основные элементы традиционного природопользования и питания на не столь уж отдалённый период, примерно XV-XVII вв., когда шорцы и коми уже заметно различались по уровню социального и технологического развития. Следовательно, рассматриваемые группы лишь с известной натяжкой можно считать представителями одного хозяйственно-культурного типа. Тем не менее, открыть серию публикаций по данной теме мы хотели бы именно этой статьёй, отдавая должное прозорливости сибирского этнографа Николая Михайловича Ядринцева. Именно он 130 лет назад аргументированно показал причины возникновения сходства природопользования географически удалённых друг от друга обитателей лесо-таёжных регионов – «лесников-инородцев» [Ядринцев, 1891].

Цель настоящего исследования – сравнить генофонды не родственных популяций бореальной зоны (коми и шорцев) с конвергентно сложившимся лесо-таёжным вариантом хозяйствования (хозяйственно-культурным типом).

Обоснование задачи и объектов исследования

Наиболее общие этнографические и медико-антропологические сведения об адаптивных чертах питания коми и шорцев дают публикации [Радлов, 1989; Улагашева, 1997; Хорунжина с соавт., 2008; Козлов с соавт., 2009; Чудова, 2017]. Суммируя приведённые в них данные, можно заключить, что на фоне обусловленных климатическими условиями регионов обитания и уровнем повседневных физических нагрузок повышенных потребностей в энергии и веществе, в целом шорцы и коми в достаточной степени обеспечивали себя животными белками и жирами, сочетая продукцию скотоводства, охоты и рыболовства.

Однако в каждой из этнических групп вклад этих видов деятельности в пополнение «продуктовой корзины» различался. Эти различия требуют рассмотрения, в частности, в плане доступности и состава получаемых жиров. В северных условиях именно жиры являются лимитирующим нутриентом: в условиях сравнительно низких температур их недостаток может быть губительным даже при достаточном поступлении белка и энергии. Сравнительно слабо развитое животноводство не могло обеспечить существенного поступления жиров, наземная северная фауна также сравнительно бедна жирами, как и большинство видов рыб внутренних водоёмов. Уточнив по этнографическим материалам вклад разных видов животной пищи в диету коми и шорцев, можно оценить доступность различных липидов в период формирования и закрепления традиционных кухонь этих народов.

Отгонное скотоводство шорцев было сравнительно слабо развитым и ориентированным на получение мяса, но не молока. Животноводство коми-зырян также являлось вспомогательным видом хозяйствования, и хотя разведение крупного рогатого скота имело большее распространение, чем у шорцев, у коми молоко также не всегда было доступно круглогодично.

Пища растительного происхождения в обеих группах формировалась за счёт комбинации продуктов зерновых (в сравнительно небольших количествах выращивавшихся самостоятельно, но по большей части покупных), овощных культур (более характерно для коми), а также сбора дикоросов. Шорцы грибов в пищу не употребляли, коми использовали умеренно.

Пищевые сахара и сладости были покупными, хотя в умеренном количестве их источником служили ягоды, кедровые орехи и клубневые части дикорастущих растений.

Обе популяции локализовались в сравнительно высоких широтах: коми в среднем на 62°СШ, шорцы

на 52°СШ. По естественным причинам, в этих условиях синтез организмом человека холекальциферола (витамина D3) на протяжении всего года в необходимом объёме невозможен. Следовательно, и для коми, и для шорцев необходимо было получение с пищей витамина, регулирующего минеральный обмен: эргокальциферола D2.

Общее сходство черт традиционного питания рассматриваемых групп могло привести к накоплению в их генофондах сходных генных комплексов, регулирующих обмен ключевых в данных условиях обитания питательных веществ. Исходя из этого предположения, рассмотрим комплекс генов, детерминирующих особенности метаболизма липидов (ген аполипопротеина E – *APOE* rs429358) и углеводов (гены лактазы *LCT* rs4988235; трегалазы *TREH* rs2276064; сахаразы-изомальтазы *SI* rs781470490), а также чувствительность органов-мишеней к витамину D (*VDR BsmI* rs1544410 и *VDR FokI* rs2228570 – син. rs10735810).

Этот выбор обоснован следующими соображениями. Ген *ApoE* расположен на 19 хромосоме и содержит четыре кодирующие синтез белка области (экзона). Замена азотистых оснований в позициях 3937С/Т и 4075С/Т ДНК определяет синтез цистеина или аргинина в позициях 112 и 158 аминокислотной последовательности белка. В результате формируются аллельные варианты апоЕ2 (Cys112, Cys158); апоЕ3 (Cys112, Arg158) и апоЕ4 (Arg112, Arg158) и образуемые ими гомозиготные (e4/e4, e3/e3, e2/e2) и гетерозиготные (e3/e4, e2/e4, e2/e3) генотипы [Utermann et al., 1984]. Кодируемый геном *ApoE* аполипопротеин E (АПОЕ) влияет на метаболизм липидов, осуществляя транспорт жирных кислот к клеткам. Одна из функций АПОЕ заключается в замедлении всасывания холестерина в кишечнике при избыточном поступлении жиров с пищей, причём наиболее выраженный эффект торможения связан с носительством аллеля апоЕ4 [Бойко, Канева, 2009]. Такой вариант метаболизма может дать преимущество при сравнительно редком, но массивном поступлении жиров, характерном для присваивающего хозяйства с элементами охоты и собирательства [Kozlov et al., 2012].

Транскрипция гена лактазы *LCT* регулируется SNP-полиморфизмом, локализованным в 13 интроне гена *MCM6* (rs4988235) [Olds, Sibley, 2003]. В популяциях Центральной и Северо-западной Европы преобладают носители аллеля Т гена *LCT*. Их фенотип, в противоположность гомозиготам *CC*LCT*, обладает стабильной на протяжении жизни продукцией фермента лактазы, позволяющей сохранить «детскую» способность расщеплять молочный сахар. Связанное с молочным животноводством распространение носительства генотипов *ТТ* и *ТС*LCT* позволило расширить пищевую

базу за счёт доступа к молоку и молочным продуктам, являющимся, помимо прочего, дополнительным источником кальция [Козлов, 2019].

Ген *TREH* регулирует продукцию фермента трегалазы, необходимого для усвоения содержащейся в грибах трегалозы (грибного сахара) [Richards et al., 2002]. Замена G→A в локусе rs2276064 гена *TREH* приводит к снижению активности фермента у гетерозигот *AG* вдвое, у гомозигот *AA* – в три раза по сравнению гомозиготами *GG* [Muller et al., 2013]. Распределение генотипов *TREH* в популяциях мира изучено очень слабо, но можно принять, что носительство аллеля *TREH*A* в европейских популяциях близко к 2%, тогда как в группах коренного населения Арктики достигает 30-60% [Малярчук, Деренко, 2017].

Проявления известных к настоящему времени 25 мутаций гена сахаразы-изомальтазы *SI* сводятся к семи фенотипическим вариантам [Cohen, 2016]. Наиболее распространенной мутацией является делеция динуклеотида *AG*: у носителей этого генотипа синтеза фермента не происходит [Nichols et al., 2012]. В результате невозможным становится расщепление столового сахара (сахарозы) на составляющие моносахариды: α-глюкозу и β-фруктозу. Частота делеций *AG* в локусе rs781470490 в популяциях умеренного климата варьирует в пределах 0,05-0,2%, но в группах коренного населения Восточной Сибири и Дальнего Востока (эвенов, коряков) достигает 7,3-14,3% [Малярчук с соавт., 2017].

Ген *VDR* локализован в 12 хромосоме и состоит из 11 экзонов [Suda et al., 2003; Uitterlinden et al., 2004]. В экзоне 2 локализована нуклеотидная последовательность *FokI* (rs2228570), содержащая иницирующий трансляцию полиморфный кодон. Вариант *FokI*, при котором исходное основание тиамин (Т) заменено на цистеин (С), приводит к синтезу в 1,7 раза более активной полипептидной цепи [Ames et al., 1999]. Имеются также сведения о влиянии на метаболизм костной ткани полиморфизма гена *VDR BsmI* (rs1544410). В северных европеоидных группах носительство гомозиготного варианта *ТТ*BsmI* ассоциировано со снижением эффективности абсорбции кальция по сравнению с гомозиготами **CC* и особенно гетерозиготами **CT* [Grundberg et al., 2004; Kozlov et al., 2014; Kozlov et al., 2017].

Учитывая изложенное, можно принять, что включённые в анализ гены детерминируют широкий спектр метаболических реакций организма, позволяющий адекватно реагировать на доступность или недостаток лимитирующих нутриентов: жиров, углеводов и минеральных веществ (в частности, необходимых для поддержания гомеостаза костной ткани кальция и фосфора).

Материалы и методы

Материал для исследования собран в комплексных экспедициях в период с 2008 по 2019 г. С целью максимального охвата этнических ареалов горно-таежных шорцев и коми выборки формировались из представителей различных локальных популяций. Обследованы шорцы, проживающие в административных границах Мысковского городского округа и Таштагольского района Кемеровской области, а также коми Корткеросского и Сыктывдинского районов Республики Коми.

Обследование проводилось на условиях добровольности и информированности. После получения информированного согласия на участие в исследовании, проводился сбор генеалогических данных (информация о предках – со слов обследованного) и забор биологических образцов (кровь, буккальный эпителий). Потомки от смешанных браков из анализируемых подвыборок исключались.

ДНК из биологических материалов выделяли методом фенол-хлороформной экстракции. Концентрацию ДНК промеряли на спектрофотометре NanoDrop 2000C. Генотипирование проводили ПЦР в режиме реального времени на амплификаторе ПЦР Bio-Rad CFX96 Touch. Панель ДНК-маркеров включала *VDR BsmI* rs1544410, *VDR FokI* rs10735810 (синоним rs2228570), *TREH* rs2276064, *LCT* rs4988235 и *SI* rs781470490. Наборы для генотипирования разработаны ООО «СибДНК» (г. Новосибирск) и ООО «ДНК-Синтез» (г. Москва).

В ходе предыдущих исследований по тем же методикам было проведено генотипирование по генам *ApoE e4* (rs429358), *LCT*, *VDR* части образцов выборок шорцев и коми [Козлов с соавт., 2009; Козлов с соавт., 2019]. Предварительная проверка не выявила статистических различий в частотах аллелей и генотипов в подвыборках, полученных в 2008 и 2018 годах, что позволило объединить материалы разных лет исследований. По техническим причинам мы не смогли оценить в выборке шорцев частоту аллелей гена *ApoE*, поэтому в работе использованы данные публикации [Шахтштейн-дер с соавт., 2009].

Итоговый объём выборки составил 330 человек (95 шорцев, 225 коми). Частоты по отдельным аллелям и генотипам приводятся в результирующей таблице (табл.1).

Расчет и последующая обработка результатов осуществлялись при помощи программ Statistica 8.0 и EXCEL. Стандартными методами популяционной генетики рассчитывали генотипические и аллельные частоты. При парном сравнении выборок применяли критерий χ^2 (Хи-квадрат) с поправкой на максимальное правдоподобие. Достоверными считались различия с уровнем значимости меньше 5% ($p < 0,05$).

Результаты

В локусе rs781470490 гена сахаразы-изомальтазы *SI* делеций AG не обнаружено ни в одном из образцов. Различий между выборками шорцев и коми не выявлено.

Распределение в выборках шорцев и коми частот аллелей и генотипов, детерминирующих особенности метаболизма липидов (ген *ApoE* rs429358) и активности ферментов-дисахаридаз (гены лактазы *LCT* и трегалазы *TREH*), а также чувствительность органов-мишеней к витамину D (*VDR BsmI*, *FokI*), представлено в таблице 1.

Значимых различий в частотах аллелей и распределении генотипов по *ApoE* не выявлено. Однако и у шорцев, и у коми обнаружена высокая частота носительства «экономного» аллеля *e4: соответственно, 19 и 18% выборки.

Частота генотипа *CC*LCT*, детерминирующего ограниченную активность лактазы и малую способность к усвоению молока взрослыми, составляет 0,717 у шорцев и 0,409 у коми ($p < 0,001$). На уровне фенотипа это означает, что только треть взрослых шорцев способна усваивать цельное молоко; у коми такими способностями обладают практически 2/3 взрослых.

Доля носителей генотипа *AA*TREH* среди обследованных шорцев равна 0,076, *AG*TREH* – 0,435; частота носительства аллеля *A – 0,294. В группе коми соответствующие частоты ниже: генотип *AA*TREH* не обнаружен, носительство варианта *AG*TREH* равно 0,116, аллеля *TREH*A* – 0,058. Межвыборочные различия и по генотипам, и по частотам аллелей достоверны ($p = 0,0000$).

Доля носителей аллеля *BsmI C*VDR*, ассоциированного с повышенной чувствительностью тканей к витамину D, в выборке шорцев выше, чем у коми (соответственно, 0,798 и 0,624; $p = 0,000$). Также среди шорцев значимо меньше носителей потенциально неблагоприятного генотипа *TT*BsmI* (0,053 против 0,212 у коми; $p < 0,05$).

По частотам аллелей *VDR FokI* выборки шорцев и коми не различаются. При этом, однако, распределение генотипов в группах различается значимо ($p = 0,03$) за счёт повышенной у шорцев доли носителей генотипа *CC*FokI*.

Обсуждение

Рассмотрим, как соотносятся установленные частоты генов (Табл. 1) с особенностями питания и метаболизма шорцев и коми.

Носительство аллеля *ApoE*e4* обнаружено у 19% шорцев и 18% коми. Это высокая концентра-

Таблица 1. Распределение генотипов и аллелей ApoE e4, LCT, TREH, VDR (BsmI, FokI) в выборках шорцев и коми

Table 1. Frequencies of ApoE e4, LCT, TREH, VDR (BsmI, FokI) genotypes and alleles in study groups of Shores and Коми

Ген	Генотипы / аллели	Шорцы		Коми		Результаты сравнения групп		
		N	доля	N	доля	ML_χ ² **	df	p
ApoE e4 rs429358 *	ε2/ε2	0	0,000	0	0,000	2,17	4	0,704
	ε2/ε3	21	0,124	11	0,121			
	ε2/ε4	3	0,018	3	0,033			
	ε3/ε3	88	0,517	51	0,560			
	ε3/ε4	53	0,312	22	0,242			
	ε4/ε4	5	0,029	4	0,044			
	ε2	24	0,071	14	0,077	0,17	2	0,916
	ε3	250	0,735	135	0,742			
LCT rs 4988235	CC	66	0,718	38	0,408	18,45	2	0,000
	CT	21	0,228	42	0,452			
	TT	5	0,054	13	0,140			
	C	153	0,831	118	0,634	18,69	1	0,000
	T	31	0,169	68	0,366			
TREH rs2276064	GG	45	0,489	38	0,884	23,07	2	0,000
	GA	40	0,435	5	0,116			
	AA	7	0,076	0	0,000			
	G	130	0,706	81	0,942	22,63	1	0,000
	A	54	0,294	5	0,058			
VDR (BsmI) rs1544410	CC	61	0,649	39	0,459	12,23	2	0,002
	CT	28	0,298	28	0,329			
	TT	5	0,053	18	0,212			
	C	150	0,798	106	0,623	13,40	1	0,000
	T	38	0,202	64	0,377			
VDR (FokI) rs2228570	CC	39	0,415	34	0,262	6,95	2	0,031
	CT	38	0,404	74	0,569			
	TT	17	0,181	22	0,169			
	C	116	0,617	142	0,546	2,25	1	0,134
	T	72	0,383	118	0,454			

Примечания. * – данные по популяции шорцев: [Шахтшнейдер с соавт., 2009]. ** – критерий Хи-квадрат с поправкой на максимальное правдоподобие.

Notes. * – data source for Shors group: [Shakhtshneyder et al., 2009]. ** – Maximum-Likelihood Chi-square.

ция: в европейских популяциях, относящихся к земледельческим культурам, частота аллеля *e4 варьирует от 0,05 до 0,15 [Козлов, 2005]. Как показали прежние исследования, повышенная частота *e4 наблюдается в популяциях, ориентированных на присваивающие формы хозяйства. Это позволило предположить, что генотип ApoE*e4/e4 мог иметь адаптивные преимущества в условиях неравномерной доступности жиров, как лимитирующего продукта в группах охотников-собирателей. Эффект «липидной бомбы» при внезапной доступности жира после удачных охот у них демпфировался благодаря более эффективному, по сравнению с носителями аллелей *e2 и *e3, замедлению всасывания холестерина. В результате ред-

кое, но обильное поступление животных жиров не оказывало повреждающего действия. В условиях производящего хозяйства с более стабильным доступом к пище в целом и жирам в частности, «экономный генотип» ApoE*e4/e4 утратил адаптивные свойства и стал вытесняться другими вариантами аллелей ApoE [Kozlov et al., 2012]. Значительная концентрация аллеля *e4 в популяциях коми и шорцев отражает древние адаптации групп и сохранявшийся до недавнего времени высокий вклад охоты и рыболовства в обеспечение продуктами.

В условиях невысокой доступности пищевых углеводов в северных регионах, может снижаться давление стабилизирующего отбора в отношении генотипов, регулирующих активность или объём

продукции ферментов-сахаридаз [Козлов, 2019]. Однако мы не обнаружили делеций AG гена *SI*, приводящих к нарушениям усвоения сахарозы. Таким образом, у всех включённых в исследование шорцев и коми отсутствуют генетически детерминированные нарушения активности фермента сахаразы-изомальтазы. Тем не менее, это не означает, что дальнейшие исследования в данном направлении не актуальны: геногеография признака остаётся почти не изученной, а наше исследование в популяции шорцев, по-видимому, первое в популяциях Центральной и Южной Сибири. В группах умеренного климата первичная (генетически детерминированная) мальабсорбция сахарозы встречается редко (от 0,05 до 0,2%), но северные и арктические народы отличаются повышенной частотой носительства указанных делеций: 3,5% в выборке эвенов, 7,3% среди обследованных коряков [Малярчук с соавт., 2017; Козлов, 2019]. Охват других территорий и популяций с исторически разными типами природопользования остаётся важной задачей.

По распределению частот других включённых в исследование генов дисахаридаз (лактазы и трегалазы) шорцы и коми отличаются от групп умеренной климатической зоны с природопользованием, основанным преимущественно на земледелии и оседлом скотоводстве. При этом генетические различия между шорцами и коми-зырянами хорошо согласуются с данными этнографии.

Частота генотипа *CC*LCT* в выборке коми значительно ниже, чем у шорцев (соответственно 0,409 и 0,717; $p < 0,001$). Результаты молекулярно-генетического исследования подтверждают историко-этнографические данные. Полукошачье (отгонное) скотоводство шорцев основывалось на разведении овец и лошадей, от которых получали умеренное количество молока. Глубокие снега горно-таёжного региона исключали возможность зимнего выпаса крупного рогатого скота, из-за чего коровы в шорских хозяйствах оставались редкостью вплоть до 1930-х годов [Потапов, 1950]. Даже в наши дни молоко употребляется шорцами 1-2 раза в месяц либо вообще исключается из рациона [Цыганкова с соавт., 2016].

Мелкостадное скотоводство коми имело мясомолочную направленность. Хотя удои коров были невелики и варьировали в зависимости от сезона года [Козлов с соавт., 2009], молоко и молочные блюда стали устойчивым компонентом питания всех локальных групп коми [Чудова, 2017]. Доля носителей генотипа *CC*LCT* у коми (40,9%) входит в диапазон частот данного признака в различных популяциях русских: 36-56% [Боринская с соавт., 2006]. Это позволяет заключить, что потребление молока зырянами по объёмам и интенсивности примерно

соответствовало характерному для северных групп русского населения.

В целом, различия частот генотипов *LCT* в выборках шорцев и коми отвечают как этнографическим материалам, так и данным нутрициологических исследований.

Генетическая регуляция активности трегалазы установлена только в 2013 году [Muller et al., 2013]. В выборке шорцев доля гомо- и гетерозигот по аллелю *A*TREN* составляет 50,8%, то есть половина обследованных обладает минимальной либо сниженной активностью трегалазы. Наличие *A*TREN* у 29,4% шорцев близко к 31-32% носительства этого аллеля, установленным по данным полноэкзомных анализов представителей центрально- и южносибирских популяций [Pagani et al., 2016; Малярчук, Деренко, 2017].

Несмотря на многочисленные упоминания о важности сбора дикоросов в системе жизнеобеспечения шорцев, упоминаний о наличии грибов в их традиционной кухне мы не обнаружили. С этим фактом корреспондируют данные о высокой концентрации в популяции носителей аллеля *A*TREN*: употребление ими в пищу грибов может сопровождаться болями в области живота и абдоминальными расстройствами [Montalto et al., 2013].

Генетически детерминированная способность усваивать грибной сахар трегалозу снижена примерно у 6% коми: частоты генотипа *AG*TREN* и аллеля *TREN*A* (при отсутствии генотипа *AA**) в выборке зырян значительно ниже по сравнению с шорцами ($p = 0,0000$). По мнению этнографов, в древности коми не считали грибы пригодной для человека пищей в обычной обстановке, допуская их использование только в голодное время [Уляшев, 2011; Чудова, 2012]. Это отношение, по-видимому, менялось под влиянием контактов с соседними народами, что могло повлиять и на распределение генотипов в различных группах коми. Подчеркнём, что носительство аллеля *TREN*A* и у современных коми-зырян следует рассматривать как высокое по сравнению с 1,9% в европейских группах [Малярчук, Деренко, 2017; Козлов с соавт., 2019].

Частоты различных генотипов лактазы (*LCT*) и трегалазы (*TREN*) важны не только в плане оценки метаболизма углеводов. Находящиеся под контролем этих генов ферменты-дисахаридазы определённым образом влияют и на минеральный обмен. Лактаза не только участвует в расщеплении молочного сахара лактозы, но и облегчает всасывание кальция из молочных продуктов [Smith, 2009]. Соответственно, носители аллеля *T*LCT* со стабильной продукцией фермента лактазы получают преимущества в условиях недостатка витамина D, частично компенсируя недостаток регулятора метаболизма повышением количества субстрата – кальция.

Обусловленная активностью фермента трегалазы способность в заметных количествах употреблять в пищу грибы напрямую имеет отношение к D-витаминному статусу, поскольку грибы являются одним из природных источников эргокальциферола D2 [Cardwell et al., 2018]. Включение грибов в состав диеты может в определенной мере способствовать поддержанию гомеореза минерального обмена в кости.

В условиях недостаточного ультрафиолетового облучения и сравнительно малой доступности эргокальциферола D2 с пищей, значительную роль начинает играть чувствительность тканей к витамину. Одним из детерминантов такой чувствительности является ген рецептора витамина D – VDR.

Согласно полученным результатам, шорцы отличаются от коми более высоким носительством ассоциированных с повышенной чувствительностью органов-мишеней к витамину D аллеля *C Bsm1 ($p=0,000$) и генотипа CC*Fok1 VDR ($p=0,03$), при меньшей доле носителей потенциально неблагоприятного генотипа TT*Bsm1 ($p<0,05$).

Поскольку территория Горной Шории расположена практически на 10 географических градусов южнее и характеризуется более высоким уровнем инсоляции по сравнению даже с южными районами Республики Коми [Атлас..., 1995; Антипова, 2001; Антропозология..., 2005], встаёт вопрос: почему у коми, проживающих в экологически менее благоприятных в отношении D-витаминного обмена условиях, слабее действовал отбор «благоприятных» вариантов VDR?

Опираясь на этнографические источники, можно предположить, что достижение необходимого метаболического баланса при традиционном природопользовании коми обеспечивалось компенсаторными механизмами, связанными с питанием.

Рыба являлась важной составляющей традиционных кухонь обоих народов, однако у шорцев основной вклад обеспечивался выловом речной рыбы мелких пород; крупная рыба (щука, хариус, таймень, налим, язь) добывалась и потреблялась в меньших количествах [Потапов, 1936; Улагашева, 1997]. Для коми рыболовство на протяжении веков было одним из важнейших путей пополнения семейной «продуктовой корзины» [Конаков, 1983]. Рыба стала одной из «знаковых» составляющих зырянской кухни, а в традиционных методах её приготовления закрепились приёмы, обеспечивающие специфический ответ на D-витаминную недостаточность [Чудова, 2017]. В частности, вытапливание рыбьего жира позволяло получать продукт с повышенной концентрацией витамина D даже при промысле пресноводных рыб, бедных витамином по сравнению с морскими видами. Упоминаний

о подобных методах кулинарной обработки рыбы в традиционной кухне шорцев мы не обнаружили.

Как отмечено ранее, дополнительное поступление эргокальциферола D2 могло обеспечивать включение в пищу грибов, а более развитое, по сравнению с шорцами, молочное животноводство коми-зырян позволяло получать больше кальция с молоком и молочными продуктами.

Гибкость в достижении гомеореза костной ткани обеспечивается взаимной компенсацией механизмов аутосинтеза холекальциферола D3 под влиянием ультрафиолетового облучения; поступления эргокальциферола D2 и кальция с различными видами пищи; отбором генотипов, определяющих чувствительность органов-мишеней к витамину. Можно заключить, что в популяциях коми и шорцев реализовывались разные адаптивные стратегии: у коми адаптация достигалась преимущественно путём включения в диету продуктов с повышенным содержанием D2 и кальция, тогда как у шорцев – за счёт повышения чувствительности тканей к витамину D, регулятору минерального обмена.

Заключение

Как специфические черты генофондов шорцев и коми, так и межпопуляционные различия этих групп между собой, хорошо согласуются с данными этнографии.

Высокая концентрация «экономного» аллеля ApoE*e4 (0,19 у шорцев, 0,18 у коми) отражает древние адаптации групп и сохранявшийся до недавнего времени высокий вклад охоты и рыболовства в обеспечение продуктами.

Ассоциированных с нарушениями усвоения сахарозы делеций AG гена сахаразы-изомальтазы S1 не выявлено, что может объясняться редкостью такого генотипа (по оценкам, 0,05-0,2% среди европейцев). Однако информация о распространённости этого признака в европейских популяциях скудна, а население Центральной и Южной Сибири, за исключением нашей выборки шорцев, остаётся неисследованным. Поэтому накопление данных и изучение геногеографии признака сохраняют актуальность.

По распределению частот генов лактазы и трегалазы, шорцы и коми однонаправленно отличаются от земледельческих групп умеренной климатической зоны. Шорцы характеризуются очень высоким носительством генотипа CC*LCT (0,717), и хотя в выборке коми он ниже (0,409; $p<0,001$), оба показателя характеризуют группы, либо очень мало, либо весьма умеренно употребляющих молоко в пищу.

Доля гомо- и гетерозигот по аллелю A*TREN в выборке шорцев составляет 50,8%, то есть половина обследованных обладает минимальной либо сниженной активностью фермента трегалазы, что ограничивает возможность к употреблению в пищу грибов. В выборке коми около 6% носителей такого признака, что следует расценивать как высокий показатель по сравнению с европейскими группами (в среднем, менее 2%).

Перечисленные результаты молекулярно-генетического исследования подтверждают историко-этнографическую информацию о традиционной диете шорцев и коми.

По распределению генотипов и аллелей гена рецептора витамина D (*VDR*), шорцы отличаются от коми более высоким носительством ассоциированных с повышенной чувствительностью к витамину D аллеля *C BsmI ($p=0,000$) и генотипа *CC*Fok1* ($p=0,03$), при меньшей доле носителей потенциально неблагоприятного генотипа *TT*BsmI* ($p<0,05$).

Эти различия позволяют заключить, что коми и шорцам были присущи разные стратегии ответа на экологически лимитированную доступность витамина D. У шорцев, населявших регион с более продолжительным периодом УФ-облучения в течение года и повышенным уровнем инсоляции, ведущим механизмом адаптации стал отбор генотипов, регулирующих чувствительность органов-мишеней к витамину D. В популяции коми основным путём стали изменения диетологического характера, увеличение в традиционной кухне доли продуктов и блюд с высоким содержанием эргокальциферола D2 и кальция.

В целом можно заключить, что принадлежность к конвергентно сложившемуся в группах коми и шорцев лесо-таёжному варианту хозяйствования отражается в сходстве генофондов этих не связанных антропологическим родством популяций.

Благодарности

Работа выполнена в рамках НИР «Антропология евразийских популяций (биологические аспекты)» при частичной поддержке гранта РФФИ 18-09-00487.

Библиография

Алексеева Т.И. Адаптивные процессы в популяциях человека. М.: Изд-во МГУ, 1986. 302 с.

- Антипова А.В. География России: эколого-географический анализ территории. М.: МНЭПУ, 2001. 208 с.
- Антропоэкология Центральной Азии / под ред. Т.И. Алексеевой, В.А. Бацевича, Р.М. Мунчаева и др. М.: Научный мир, 2005. 328 с.
- Атлас «Окружающая среда и здоровье населения России». М.: ПАИМС, 1995. 448 с.
- Бойко Е.Р., Канева А.М. Апопротеин Е и его значение в клинической физиологии // Успехи физиол. наук, 2009. Вып. 40. №1. С. 3–15.
- Боринская С.А., Ребриков Д.В., Нефёдова В.В., Кофиади И.А., Соколова М.В., с соавт. Молекулярная диагностика и распространенность первичной гиполактазии в популяциях России и сопредельных стран // Молекулярная биология, 2006. Вып. 40. № 6. С. 1031–1036.
- Козлов А.И. Пища людей. Фрязино, Век 2, 2005. 272 с.
- Козлов А.И. Связанные с потреблением углеводных продуктов нутрициологические и генетические риски развития ожирения у коренных северян // Вопросы питания, 2019. Т. 88. № 1. С. 5–16. DOI: 10.24411/0042-8833-2019-10001.
- Козлов А.И., Вершубская Г.Г., Лисицын Д.В., Санина Е.Д., Атеева Ю.А. Пермские и волжские финны: медицинская антропология в экологической перспективе. Пермь: ПГПУ, 2009. 160 с.
- Козлов А.И., Остроухова И.О., Лавряшина М.Б., Вершубская Г.Г., Ульянова М.В. Антропоэкологическая специфика полиморфизма генов, влияющих на метаболизм костной ткани (на примере популяции шорцев) // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2019. № 2. С. 107–115. DOI: 10.32521/2074-8132.2019.2.107-115.
- Конаков Н.Д. Коми охотники и рыболовы во второй половине XIX – начале XX в. М.: Наука, 1983. 248 с.
- Левин М.Г., Чебоксаров Н.Н. Хозяйственно-культурные типы и историко-этнографические области (к постановке вопроса) // Советская этнография, 1955. № 4. С. 3–17.
- Малярчук Б.А., Деренко М.В. Полиморфизм гена трегалазы (*TREN*) у коренного населения Сибири // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2017. Вып. 21. № 8. С. 964–968.
- Малярчук Б.А., Деренко М.В., Денисова Г.А. Частота неактивного варианта сахаразы-изомальтазы у коренного населения Северо-Восточной Азии // Генетика, 2017. Вып. 53. № 9. С. 1109–1111.
- Потапов Л.П. Очерки по истории Шории. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 260 с.
- Потапов Л.П. Шорцы на пути социалистического развития // Советская этнография, 1950. № 3. С. 123–136.
- Радлов В.В. Из Сибири: страницы дневника. М.: Наука, 1989. 749 с.
- Улагашева И. Пища шорцев // Ежемесячный бюллетень «Ту-ганчер», 1997. №3 (45). Электронный ресурс. URL: <http://tadarlar.ru/pishha-shorcev.html> (дата обращения – 28.10.2018).
- Уляшев О.И. Хроматизм в фольклоре и мифологических представлениях пермских и обскоугорских народов. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 421 с.
- Хорунжина С.И., Шибанова Н.Ю., Зауэрвайн Л.Т. Традиции питания коренных малочисленных народов Кемеровской области. Кемерово: Кузбасс, 2008. 86 с.
- Цыганкова Д.П., Мулерова Т.А., Огарков М.Ю., Саарела Е.Ю., Барбараш О.Л. Основные принципы питания и пищевое поведение у современных жителей Горной Шории // Профилактическая медицина, 2016. № 4. С. 47–51.
- Чагин Г.Н. Традиционная культура русского населения верховьев Печоры и Колвы, как показатель адаптации к природной среде обитания в XIX – первой четверти XX в. // Природные и исторические факторы формирования современных экосистем Среднего и Северного Урала. Якша: Изд-во Печоро-Илычского заповедника, 2017. С. 155–160.
- Чудова Т.И. Дикоросы в структуре питания коми (зырян) // Исторические, философские, политические и юридические науки, культурология и искусствоведение. Вопросы теории и практики. Тамбов: Грамота, 2012. Вып. 8. № 22. Часть 1. С. 230–233.

Чудова Т.И. Модель питания коми (зырян) и ее локальные традиции // Вестник Удмуртского университета, Серия «История и филология», 2017. №1. С. 88–97.

Шахтштейндер Е.В., Воевода М.И., Огарков М.Ю., Барбараш О.Л., Поликутина О.М. с соавт. Полиморфизм гена аполипопротеина Е в популяции коренных жителей Горной Шории и его ассоциация с параметрами углеводного обмена // Атеросклероз, 2009. Вып. 5. № 1. С. 28–32.

Ядринцев Н.М. Сибирские инородцы, их быт и современное положение. СПб.: Издание И.М. Сибирякова, 1891. 308 с.

Сведения об авторах

Козлов Андрей Игоревич, д.б.н.; ORCID ID: 0000-0002-6710-4862; dr.kozlov@gmail.com;

Вершубская Галина Григорьевна; ORCID ID: 0000-0003-2452-1532; ggver@ya.ru;

Лавряшина Мария Борисовна, д.б.н.; ORCID ID: 0000-0003-1593-0676; lmb2001@mail.ru;

Остроухова Ирина Олеговна; ORCID ID: 0000-0002-6657-7350; ostroukhova.95@mail.ru.

Поступила в редакцию 17.05.2020,
принята к публикации 09.06.2020.

Kozlov A.I.¹⁾, Vershubskaya G.G.¹⁾, Lavryashina M.B.²⁾, Ostroukhova I.O.³⁾

¹⁾ Lomonosov Moscow State University, Anuchin Research Institute and Museum of Anthropology, Mokhovaya st., 11, Moscow, 125009, Russia;

²⁾ Kemerovo State Medical University, 650056, Voroshilov st., 22A, Kemerovo, Russia;

³⁾ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Anthropology, Leninskie Gory, 1(12), Moscow, 119234, Russia

GENE POOL REFLECTS TRADITIONAL DIET PECULIARITIES OF ETHNIC GROUPS PRACTICING TAIGA-FOREST TYPE OF ECONOMY

The aim was to compare frequencies of genotypes in unrelated populations of boreal zone – the Shors and Komi.

Materials and methods. DNA samples from 95 ethnic Shors and 235 Komi were analyzed. The genes APOE, LCT, TREH, SI, and VDR BsmI, FokI were typed. Information on traditional food composition and the sources of food products was derived from ethnographic literature.

Results and discussion. There were no dinucleotide AG deletions in SI (sucrase-isomaltase) gene in the samples of both study groups. ApoE*ε4 allele frequencies is high in both groups (0,19 in Shors, 0,18 in Komi). The ApoE allele frequencies and genotype distributions do not differ. The prevalence of CC*LCT genotype is 0,717 in Shors and 0,409 in Komi ($p < 0,001$). That is, 2/3 of adult Shors and 1/3 of Komi cannot digest whole milk. The frequency of A*TREH (a decreased activity of trehalase in the phenotype) is 0,51 in Shors and 0,058 in Komi ($p = 0,0000$). The Shors have higher prevalence ($p = 0,03$) of both *C BsmI allele and CC*FokI genotype (increased vitamin D sensitivity), and lower proportion of TT*BsmI genotype ($p < 0,05$). The high frequencies of ApoE*ε4 allele and CC*LCT genotype reflect ancient adaptations and high, until recently, contribution of hunting and fishing to the diet. The prevalence of A*TREH allele is consistent with rarity of eating mushrooms. Presumably, the Shors and Komi had different adaptive strategies answering to the low levels of UV. The Shors developed higher tissue sensitivity to vitamin D, while the Komi increased consumption of foods rich with ergocalciferol and calcium.

Conclusion. Engagement with the common taiga-forest type of economy reverberates in similarity of gene pools of the Komi and Shors, and the results of molecular genetic analysis are consistent with characteristics of their traditional diet.

Keywords: Shors; Komi; nutrition; genetics; metabolism; lactase; trehalase; vitamin D

References

- Alexeeva T.I. *Adaptivnyye processy v populyatsiyah cheloveka* [Adaptive Reactions in Human Populations]. Moscow, MGU Publ., 1986. 302 p. (In Russ.).
- Antipova A.V. *Geografiya Rossii: ekologo-geograficheskij analiz territorii* [Geography of Russia: ecological and geographical analysis of territory]. Moscow, MNEPU Publ., 2001. 208 p. (In Russ.).
- Antropoekologiya Tsentralnoy Azii* [Anthropological Ecology of Central Asia] / Eds. T.I. Alekseyeva. V.A. Batsevich. R.M. Munchayev et al. Moscow, Nauchny Mir Publ., 2005. 328 p. (In Russ.).
- Atlas «*Okruzhayushchaya sreda i zdorov'e naseleniya Rossii*» [Atlas «Environment and health of the population of Russia»]. Moscow, PAIMS Publ., 1995. 448 p. (In Russ.).
- Bojko E.R., Kaneva A.M. Apoprotein E i ego znachenie v klinicheskoy fiziologii. [Apoprotein E and its role in clinical physiology] *Uspekhi fiziologicheskikh nauk* [Advances in Physiological Sciences], 2009, 40 (1), pp. 3–15. (In Russ.).
- Borinskaya S.A., Rebrikov D.V., Nefedova V.V., Kofiadi I.A., Sokolova M.V. et al. Molekulyarnaya diagnostika i rasprostranennost' pervichnoj gipolaktazii v populyatsiyah Rossii i sopedel'nykh stran [Molecular diagnosis and frequencies of primary hypolactasia in populations of Russia and neighboring countries]. *Molekulyarnaya Biologiya* [Molecular Biology], 2006, 40 (6), pp. 1031–1036. (In Russ.).
- Kozlov A.I. *Pishcha lyudey* [Foods of Humans]. Fryazino, Vek 2 Publ., 2005. 272 p. (In Russ.).
- Kozlov A.I. Svyazannyye s potrebleniem uglevodnykh produktov nutritsiologicheskie i geneticheskie riski razvitiya ozhireniya u korennykh severnyan [Carbohydrate-related nutritional and genetic risks of obesity for indigenous northerners]. *Voprosy Pitaniya* [Problems of Nutrition], 2019, 88 (1), pp. 5–16. (In Russ.). DOI: 10.24411/0042-8833-2019-10001.
- Kozlov A.I., Vershubskaya G.G., Lisitsyn D.V., Sanina E.D., Ateeva Y.A. *Permskiye i Volzhskiy Finny: Meditsinskaya antropologiya v ekologicheskoy perspektive* [Permian and Volga Finns: Medical Anthropology in Ecological Perspective]. Perm, PSPU Publ., 2009. 160 p. (In Russ.).
- Kozlov A.I., Ostroukhova I.O., Lavryashina M.B., Verdubskaya G.G., Ulyanova M.V. Antropoekologicheskaya specifika polimorfizma genov, vliyayushchih na metabolismm kostnoj tkani (na primere populyatsii shorcev). [Anthropological and ecological specificity of polymorphism in genes related to bone tissue metabolism (as exemplified by the Shors people)]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya XXIII Antropologiya], 2019, 2, pp. 107–115. DOI: 10.32521/2074-8132.2019.2.107-115. (In Russ.).
- Konakov N.D. *Komi okhotniki i rybolovy vo vtoroy polovine XIX – nachale XX v.* [Komi Hunters and Fishermen in the Second Half of the 19th – Beginning of the 20th Centuries]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 248 p. (In Russ.).
- Levin M.G., Cheboksarov N.N. Khozyaystvenno-kul'turnyye tipy i istoriko-etnograficheskiye oblasti (k postanovke voprosa). [Economic and cultural types and historical-ethnographic areas (to statement of a question)]. *Sovetskaya etnografiya* [Soviet ethnography], 1955, 4, pp. 3–17. (In Russ.).
- Malyarchuk B.A., Derenko M.V. Polimorfizm gena tregalazy (TREG) u korennykh naseleniya Sibiri [Polymorphism of the trehalase gene (TREG) in native populations of Siberia]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii* [N.Vavilov Journal of Genetics and Selection], 2017, 21 (8), pp. 964–968. (In Russ.).
- Malyarchuk B.A., Derenko M.V., Denisova G.A. Chastota neaktivnogo varianta saharazy-izomal'tazy u korennykh naseleniya Severo-Vostochnoy Azii [The frequency of inactive sucrase-isomaltase variant in indigenous populations of Northeast Asia]. *Genetika* [Russian J Genetics], 2017, 53 (9), pp. 1109–1111. (In Russ.).
- Potapov L.P. *Ocherki po istorii Shorii* [Essays on history of Shoria]. Moscow-Leningrad, AN SSSR Publ., 1936. 260 p. (In Russ.).
- Potapov L.P. Shorcy na puti socialisticheskogo razvitiya [The Shors on the path of Socialist development]. *Sovetskaya etnografiya* [Soviet Ethnography], 1950, 3, pp. 123–136. (In Russ.).
- Radlov V.V. *Iz Sibiri: Stranitsy dnevnika* [From Siberia: Diary pages]. Moscow, Nauka Publ., 1989. 749 p. (In Russ.).
- Ulagasheva I. Pishcha shorцев [Diet of the Shors], *Yezhemesyachnyy byulleten' «Tugancher»* [“Tougancher” Monthly Bulletin], 1997, 3 (45). (In Russ.). Available at: <http://tadarlar.ru/pishha-shorcev.html> (accessed 28.10.2018).
- Ulyashev O.I. *Khromatizm v folklore i mifologicheskikh predstavleniyakh permskikh i obskougorskikh narodov* [Chromatism in Folklore and Mythological Representations of Permian and Ob-Ugric peoples]. Yekaterinburg, Uralian Branch of RAS Publ., 2011. 421 p. (In Russ.).
- Khorunzhina S.I., Shibanova N.YU., Zauervayn L.T. *Traditsii pitaniya korennykh malochislennykh narodov Kemerovskoy oblasti* [Food Traditions of the Indigenous Peoples of the Kemerovo Region]. Kemerovo, Kuzbass Publ., 2008. 86 p. (In Russ.).
- Tsygankova D.P., Mulerova T.A., Ogarkov M.Yu., Saarela E.Yu., Barbarash O.L. Osnovnyye printsiipy pitaniya i pishchevoye povedeniye u sovremennykh zhiteley Gornoy Shorii [Basic principles of diet and nutritional behaviors among contemporary residents of Mountain Shoria]. *Profilakticheskaya meditsina* [Preventive Medicine], 2016, 4, pp. 47–51. (In Russ.).
- Chagin G.N. Traditsionnaya kul'tura russkogo naseleniya verkhov'ye Pechory i Kolvy, kak pokazatel' adaptatsii k prirodnoy srede obitaniya v XIX – pervoy chetverti XX v. [Traditional culture of the Russian population of the Upper Pechora and Kolva, as an indicator of adaptation to the natural habitat in the XIX – first quarter of the XX century]. *Prirodnnyye i istoricheskiye faktory formirovaniya sovremennykh ekosistem Srednego i Severnogo Urala*. [Natural and historical factors in the formation of modern ecosystems in the Middle and Northern Urals]. Yaksha, Publishing House of Pechora-Ilychsky Reserve, 2017, pp. 155–160. (In Russ.).
- Chudova T.I. Dikorosy v strukture pitaniya komi (zyryan) [Wild plants in the nutritional pattern of Komi (Zyryan)]. *Istoricheskiye, filosofskiy, politicheskoye i yuridicheskoye nauki, kul'turologiya i iskusstvovedeniye. Voprosy teorii i praktiki* [Historical, philosophical, political and legal sciences, cultural studies and art history. Problems of theory and practice]. Tambov, Gramota Publ., 2012, 8 (22), Pt. 1, pp. 230–233. (In Russ.).
- Chudova T.I. Model' pitaniya komi (zyryan) i yego lokal'nyye traditsii [The food model of Komi (Zyrian) and its local traditions] *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya «Istoriya i filologiya»* [Bulletin of Udmurt University. “History and Philology” Series], 2017, 1, pp. 88–97. (In Russ.).
- Shakhtshneyder Ye.V., Voyevoda M.I., Ogarkov M.YU., Barbarash O.L., Polikutina O.M. et al. Polimorfizm gena apolipoproteina E v populyatsii korennykh zhiteley Gornoy Shorii i yego assotsiatsiya s parametrami uglevodnogo obmena [Apolipoprotein E gene polymorphism in the indigenous population of Mountain Shoria and its association with carbohydrate metabolism parameters]. *Ateroskleroz* [Atherosclerosis], 2009, 5 (1), pp. 28–32. (In Russ.).
- Yadrintsev N.M. *Sibirskiy inorodtsy, ikh byt i sovremennoye polozheniye* [Non-Slavic Siberian dwellers, their way of life and current situation]. St. Petersburg, I.M. Sibiriyakov Publ., 1891. 308 p. (In Russ.).
- Ames S.K., Ellis K.J., Gunn S.K., Copeland K.C., Abrams S.A. Vitamin D receptor gene Fok1 polymorphism predicts calcium absorption and bone mineral density in children. *J. Bone Mineral Res.*, 1999, 14 (5), pp. 740–746.
- Cardwell G., Bornman J.F., James A.P., Black L.J. A review of mushrooms as a potential source of dietary vitamin D. *Nutrients*, 2018, 10 (10). DOI: 10.3390/nu10101498.
- Cohen S.A. The clinical consequences of sucrase-isomaltase deficiency. *Molecular and Cellular Pediatrics*, 2016, 3 (5). DOI 10.1186/s40348-015-0028-0.
- Grundberg E., Brandstrom H., Ribom E.L., Ljunggren O., Mallmin H. et al. Genetic variation in the human vitamin D receptor is associated with muscle strength, fat mass and body weight in Swedish women. *Eur. J. Endocrinol.*, 2004, 150 (3), pp. 323 A review of mushrooms as a potential source of dietary vitamin D 328.
- Kozlov A.I., Borinskaya S.A., Sanina E.D. The APOE gene e4/e4 “thrifty genotype” and risk of metabolic disorders in populations of the Ural region. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2012, 2 (2), pp. 135–140.

- Kozlov A.I., Vershubsky G.G., Ateeva Yu.A., Orr P., Larcombe L. Association of vitamin D receptor gene with anthropometric measures in Komi ethnic group. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2014, 4 (5), pp. 397–404.
- Kozlov A.I., Vershubskaya G.G., Negasheva M.A. Association between relative bone mass and vitamin D receptor gene polymorphism. *Human Physiology*, 2017, Vol. 43 (3), pp. 320–325.
- Montalto M., Gallo A., Ojetti V., Gasbarrini A. Fructose, trehalose and sorbitol malabsorption. *Eur. Rev. Med. Pharmacol. Sci.*, 2013, 17 (2), pp. 26–29.
- Muller Y.L., Hanson R.L., Knowler W.C., Fleming J., Goswami J., et al. Identification of genetic variation that determines human trehalase activity and its association with type 2 diabetes. *Hum. Genet.*, 2013, 132, pp. 697–707.
- Nichols B.L. Jr, Adams B., Roach C.M., Ma C.X., Baker S.S. Frequency of sucrase deficiency in mucosal biopsies. *J Pediatr Gastroenterol Nutr.*, 2012, 55 (2), pp. 28–30.
- Olds L.C., Sibley E. Lactase persistence DNA variant enhances lactase promoter activity in vitro: functional role as a cis regulatory element. *Hum. Molec. Genet.*, 2003, 12, pp. 2333–2340.
- Pagani L., Lawson D.J., Jagoda E., Mürseburg A., Mitt M., et al. Genomic analyses inform on migration events during the peopling of Eurasia. *Nature*, 2016, 538, pp. 238–242. DOI: 10.1038/nature19792.
- Richards A.B., Krakowka S., Dexter L.B., Schmid H., Wolterbeek A.P., et al. Trehalose: a review of properties, history of use and human tolerance, and results of multiple safety studies. *Food Chem. Toxicol.*, 2002, 40 (7), pp. 871–898.
- Smith G.D., Lawlor D.A., Timpson N.J., Baban J., Kiessling M., et al. Lactase persistence-related genetic variant: population substructure and health outcomes. *Eur. J. Hum. Genet.*, 2009, 17 (3), pp. 357–367.
- Suda T., Ueno Y., Fujii K., Shinki T. Vitamin D and bone. *J. Cell Biochem*, 2003, 88 (2), pp. 259–266.
- Uitterlinden A.G., Fang Y., van Meurs J.B.J., Pols H.A.P., van Leeuwen J.P.T.M. Genetics and biology of vitamin D receptor polymorphisms: Review. *Gene*, 2004, 338 (2), pp.143–156.
- Utermann G., Kindermann I., Kaffarnik H., Steinmetz A. Apolipoprotein E phenotypes and hyperlipidemia. *Hum. Genet.*, 1984, 65, pp. 232–236.

Information about Authors

- Kozlov Andrew I., PhD, D.Sci.; ORCID ID: 0000-0002-6710-4862; dr.kozlov@gmail.com.
- Vershubskaya Galina; ORCID ID: 0000-0003-2452-1532; ggver@ya.ru;
- Lavryashina Maria, PhD, D.Sci.; ORCID ID: 0000-0003-1593-0676; lmb2001@mail.ru;
- Ostrouhova Irina; ORCID ID: 0000-0002-6657-7350; ostrouhova.95@mail.ru.