

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

2) Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, 119991, Россия

ДИВЕРГЕНЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ У АНТРОПОЛОГИЧЕСКИ РОДСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПРИ РАЗНЫХ ТИПАХ ХОЗЯЙСТВОВАНИЯ

Цель – провести оценку полиморфизма генов адаптации в антропологически родственных популяциях коми-пермяков и зырян (коми-ижемцев), освоивших разные варианты хозяйствования.

Материалы и методы. В анализ включены образцы ДНК 127 коми-пермяков и 134 коми-ижемцев. Проведено генотипирование полиморфных локусов генов APOE, LCT, UCP1 и VDR. Состав традиционной пищи оценен по этнографическим материалам.

Результаты. Выборки ижемцев и коми-пермяков различаются ($p < 0,05$) по частотам следующих генотипов и аллелей: APOE* ϵ 4 0,217 vs 0,144; CC*LCT 0,636 vs 0,470; VDR T*Fok1 0,528 vs 0,400; CT*Fok1 0,288 vs 0,549. Недостоверны различия в частотах аллеля A*UCP1-3826 (0,812 vs 0,730).

Обсуждение. Распределение и генетических характеристик, и характера природопользования отвечают экологическим особенностям регионов проживания групп, и обеспечивают адаптивный эффект как по отдельности, так и во взаимодействии.

Повышенное содержание APOE* ϵ 4 у оленеводов-ижемцев отражает белково-липидный характер питания: обеспечиваемое «экономным» аполипопротеином ϵ 4 замедленное всасывание холестерина позволяет полнее усваивать липиды.

Повышение частот аллелей T*LCT и T*Fok1 и генотипа CT*Fok1 VDR у коми-пермяков мы рассматриваем как адаптивный ответ на неблагоприятные для гомеореа костной ткани условия проживания в зоне северных лесов. Диета ижемцев поставляла больше витамина D. Ослабление отбора в пользу указанных аллелей и генотипов привело к снижению их частоты в генофонде ижемцев по сравнению с коми-пермяками.

Заключение. Переход к разным вариантам хозяйствования отразился в различии генофондов связанных антропологическим родством популяций.

Ключевые слова: коми-пермяки; коми-ижемцы; питание; метаболизм; лактаза; APOE; термогенин; UCP; витамин D; VDR

Введение

Согласно положениям концепции антропологических адаптивных типов, обитание в сходных экологических условиях может приводить к формированию конвергентного сходства морфо-физиологических характеристик не связанных родством групп [Алексеева, 1986].

Ранее нами было показано, что конвергентно сложившийся лесо-таёжный вариант биоэкологической адаптации и хозяйствования отразился в сходстве генофондов неродственных народов – коми и шорцев [Козлов с соавт., 2020]. Теперь рассмотрим «зеркальную» ситуацию: дивергенцию генетически закреплённых адаптивных комплексов

у родственных групп, осваивающих разные биотопы и системы жизнеобеспечения. Обратимся к анализу полиморфизма генов в связанных родством, но экологически различных этнических группах: популяциях коми-пермяков и коми-ижемцев.

Языковая и культурная близость коми-пермяков и коми (зырян) даёт основание объединять их в группу пермско-финских народов, а на основе антропологического сходства относить к единому волжско-камскому расовому типу. Археологические и антропологические данные свидетельствуют об автохтонном сложении пермских финнов на основе представителей древних культур, населявших сходные в природном отношении регионы

Приуралья и Европейского Северо-Востока (обзор: [Козлов с соавт., 2009]).

Согласно археологическим данным, этническая группа коми-пермяков сложилась между IX и XIII вв. н.э. на основе древней родановской культуры в регионе Прикамья. Вплоть до начала XX века хозяйственный уклад коми-пермяков оставался типичным для обитателей зоны северных лесов, основанным на совмещении мало продуктивных пашенного земледелия, животноводства, охоты и рыболовства. В силу экстенсивности и низкой специализации, такой комплекс жизнеобеспечения обеспечивал сравнительно равномерную нагрузку на среду, не приводя к её истощению.

Областью сложения этнической группы коми (зырян) считается регион Средней Вычегды. Первоначально расселение зырян происходило преимущественно в широтном направлении. В XVII веке стало складываться северное направление экспансии, в результате которого во второй половине столетия сложилась специфическая региональная группа ижемских коми. К концу XVII века ижемцы освоили приполярные и заполярные области сначала Европейского Севера, а в XIX веке также Кольского полуострова и Северо-Западной Сибири. В результате хозяйственной адаптации к обитанию в высокоширотных регионах, характер природопользования коми-ижемцев сблизился с характерным для коренного населения Арктики – ненцев, саамов, хантов и манси [Конаков, Котов, 1991; Повод, 2006].

Первоначально коми-пермяки и коми (зыряне) населяли экологически сходные территории лесо-таёжной зоны, но по мере переселения одной из групп зырян в северные, а затем и арктические регионы, коми-пермяки и мигрировавшая группа (впоследствии получившая название ижемцев) оказались в разных по экологическим характеристикам условиях. Климат области расселения коми-пермяков по комплексу антропоэкологических факторов характеризуется как слабо комфортный, тогда как территорию проживания и кочевий коми-ижемцев оценивают как переходную от дискомфорта к выраженной дискомфортной зоне [Атлас..., 1995].

Учитывая стабильную и даже возрастающую на протяжении последних столетий численность рассматриваемых этнических групп, можно заключить, что и коми-пермяки, и ижемцы в достаточной степени обеспечивали себя необходимыми питательными веществами и энергией за счёт сочетанного вклада продукции земледелия, скотоводства, охоты и рыболовства. При этом рассматриваемые этнические группы различались как по вкладу этих видов хозяйства в пополнение «продуктовой корзины», так и по составу получаемой пищи.

Можно предположить, что адаптация ижемцев и коми-пермяков к специфике продовольственных ресурсов и климато-экологических условий занимаемых ими территорий связана с полиморфизмом генов, ассоциированных с минеральным обменом (ген рецептора витамина D *VDR FokI* rs2228570 и *VDR BsmI* rs1544410 и ген лактазы *LCT* rs4988235), липидного метаболизма (ген аполипопротеина E – *APOE* rs429358), а также процессов терморегуляции (ген *UCP1*-3826A/G rs1800592).

Ген *VDR* имеет несколько нуклеотидных последовательностей, относительно независимо влияющих на чувствительность рецептора органов-мишеней к витамину D [Uitterlinden et al., 2004]. Замена исходного тиаминина (T) на цистеин (C) в нуклеотидной последовательности *FokI* приводит к синтезу в 1,7 раза более активного рецептора [Ames et al., 1999]. Ряд исследований указывает также на влияние на метаболизм костной ткани полиморфизма гена *BsmI*. В северных европеоидных группах носительство гомозиготного варианта *T/T*BsmI* ассоциировано со снижением эффективности абсорбции кальция по сравнению с гомозиготами **C/C* и особенно гетерозиготами **C/T* [Kozlov et al., 2017].

Полиморфизм, ассоциированный с уровнем экспрессии гена *LCT*, детерминирует особенности продукции фермента лактазы, необходимого для расщепления содержащейся в молоке лактозы. Географическое распределение генотипов *LCT* в популяциях Старого Света и России хорошо изучено [Боринская с соавт., 2006; Enattah et al., 2007]. В популяциях Центральной и Северо-Западной Европы преобладают носители аллеля T, фенотип которых характеризуется персистенцией лактазы, то есть стабильной на протяжении жизни продукцией фермента, и, следовательно, способностью усваивать молоко и молочные продукты – важнейший источник кальция.

Кодируемый геном *APOE* аполипопротеин E (*APOE*) обеспечивает транспорт жирных кислот к клеткам [Utermann et al., 1984]. Одна из функций аполипопротеина заключается в замедлении всасывания холестерина в кишечнике при избыточном поступлении жиров с пищей; наиболее выражен эффект торможения у носителей аллеля *ApoE e4* [Бойко, Канева, 2009]. Такой вариант метаболизма может давать преимущество при сравнительно редком, но массивном поступлении жиров, позволяя усваивать их хотя и медленнее, но полнее [Kozlov et al., 2012].

Характерная для млекопитающих способность к повышению термопродукции в ответ на низкие температуры окружающей среды или ситуационное охлаждение достигается, прежде всего, за счёт выделения тепла при усвоении пищи и

работе мышц. Дополнительное тепло организм получает за счёт разобщения клеточного дыхания и фосфорилирования. Триггером этого процесса служит холодовая активация адипоцитов бурой жировой ткани, содержащих фермент термогенин (uncoupling protein UCP1) [Devlin, 2015; Trayhurn, 2017]. Регулирует активность фермента ген *UCP1*, на уровень транскрипции которого влияет однонуклеотидный полиморфизм в регуляторном участке в позиции -3826A/G (rs1800592) [Esterbauer et al., 1998]. Анализ фенотипических проявлений полиморфизма показал, что носители аллеля А характеризуются меньшим накоплением жировой ткани в организме и повышенной эффективностью несократительного термогенеза [Oppert et al., 1994; Jia et al., 2010; Brondani et al., 2012].

Перечисленные гены детерминируют широкий спектр метаболических реакций, позволяющий адекватно реагировать на доступность или недостаток лимитирующих жиров и минеральных веществ (в частности, необходимого для поддержания гомеостаза костной ткани кальция), а также на обусловленную климатом холодовую нагрузку.

Цель настоящего исследования – провести оценку полиморфизма генов адаптации в антропологически родственных популяциях коми-пермяков и зырян (коми-ижемцев), формировавшихся в географически близких и экологически сходных регионах умеренной климатической зоны, но в ходе своей истории перешедших к разным типам хозяйствования: лесо-таёжному и тундровому арктическому.

Материалы и методы

Биоматериалы для последующего молекулярно-генетического исследования собраны авторами (А.К., Г.В.) в комплексных экспедициях в 2008-2016 гг. Забор образцов проводился с соблюдением принципов информированного согласия.

Коми-пермяки обследованы на территории Кудымкарского р-на Коми-Пермяцкого округа Пермского края, коми-ижемцы – в Ижемском р-не Республики Коми. Этническая принадлежность обследованных устанавливалась по самоопределению. Итоговый объём выборки составил 261 человек (127 коми-пермяков, 134 коми-ижемца).

Исследование включает часть материалов, полученных нами ранее. В публикациях, послуживших источником данных для настоящей работы, приведены описания применённых методов выделения ДНК, типирования генов, а также результаты исследования частот генотипов и аллелей генов рецептора витамина D (*VDR FokI*, *BsmI*)

и аполипопротеина Е (*APOE*) [Боринская с соавт., 2006; Козлов с соавт., 2016; Kozlov et al., 2012].

Результаты типирования гена лактазы (*LCT*) были получены в ходе двух независимых исследований. Выборка коми-пермяков включила биоматериалы 69 индивидов [Боринская с соавт., 2006], но частоты и аллели гена *LCT* у коми-ижемцев были определены всего в 10 образцах [Enattah et al., 2007]. Учитывая малое количество обследованных ижемцев, помимо результатов генетического анализа мы используем данные, полученные в ходе клинико-лабораторных исследований ижемцев (n=56) и коми-пермяков (n=112) [Kozlov, 1995]. Это приемлемый в методическом отношении приём. Ранее нами было показано высокое совпадение генотипа *CC*LCT* с фенотипическим проявлением гиполактазии у взрослых [Соколова с соавт., 2005; Боринская с соавт., 2006]. Кроме того, в ходе настоящего исследования мы сравнили соотношения случаев гиполактазии по клинико-лабораторным наблюдениям и носительства генотипа *CC*LCT* в каждой из этнических выборок. Достоверных различий не обнаружено в обоих случаях ($p=0,230$ для коми-пермяков и $0,646$ для ижемцев). Это даёт основание для объединения генетических и фенотипических данных. Таким образом мы увеличиваем объём выборок и повышаем качество заключения о различиях в частотах гиполактазии в исследуемых группах.

Подчеркнём, что генетическими и клинико-лабораторными методами обследованы разные индивиды, то есть дублирование информации исключено.

Генотипирование полиморфизма *UCP-3826 A/G* проводили с помощью тетрапраймерной аллельспецифичной ПЦР с праймерами, подобранными с помощью программ Primer3 и Primer-BLAST и синтезированными в НПФ «Литех» (Москва). Для аллеля А амплифицируемый фрагмент составлял 171 п.н. (праймеры «Внешний-for» 5' GTGGCTAATGAGAGAATTATGGGA 3' и «Внутренний А» 5' ATGTAGAACACATTAACAAATGCACTT 3'), а для аллеля G – 146 п.н. (праймеры «Внутренний G» - 5' TGATTGACCACAGTTTGTATCg 3' и «Внешний rev» 5' CACAAAGAAGAAGCAGAGAGGTA 3'). Размер общего фрагмента, синтезируемого с внешних праймеров, составил 271 п.н. ПЦР-амплификацию проводили на амплификаторе «Терцик» (ООО «ДНК-Технология», Москва) в следующих условиях: предварительное плавление 5 мин при 95°C, затем 35 циклов амплификации (30 сек плавление при 95°C, 30 сек отжиг праймеров при 63°C, 30 сек синтез при 72°C, 10 мин финальная элонгация при 72°C) в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 0,3 мкл раствора полимеразы SNPdetect («Евроген», 20ед/мкл) и 4 мкл буферного раствора

Таблица 1. Распределение генотипов и аллелей полиморфных локусов генов *VDR*, *APOE*, *UCP1* в выборках коми-ижемцев и коми-пермяков
Table 1. Frequencies of *VDR*, *APOE*, *UCP1* genotypes and alleles of polymorphic loci in study groups of Komi-Izems and Komi-Permyaks

Ген	Генотипы / аллели	Коми-ижемцы		Коми-пермяки		Результаты сравнения		
		кол-во	частота	кол-во	частота	ML_ χ^2 #	df	p
<i>VDR</i> (<i>BsmI</i>) <i>rs1544410</i>	<i>CC</i>	37	0,276	12	0,364	1,39	2	0,499
	<i>CT</i>	62	0,463	15	0,455			
	<i>TT</i>	35	0,261	6	0,182			
	<i>C</i>	136	0,507	39	0,591	1,49	1	0,223
	<i>T</i>	132	0,493	27	0,409			
<i>VDR</i> (<i>FokI</i>) <i>rs2228570</i>	<i>CC</i>	57	0,456	14	0,197	16,95	2	0,0002
	<i>CT</i>	36	0,288	39	0,549			
	<i>TT</i>	32	0,256	18	0,254			
	<i>C</i>	150	0,600	67	0,472	6,01	1	0,014
	<i>T</i>	100	0,400	75	0,528			
<i>UCP1</i> - 3826 A/G <i>rs1800592</i>	<i>AA</i>	46	0,667	31	0,508	3,49	2	0,174
	<i>GA</i>	20	0,290	27	0,443			
	<i>GG</i>	3	0,043	3	0,049			
	<i>A</i>	112	0,812	89	0,730	2,48	1	0,115
	<i>G</i>	26	0,188	33	0,270			
<i>APOE</i> $\epsilon 4$ <i>rs429358</i>	$\epsilon 2/\epsilon 2$	1	0,008	0	0,000	8,67	5	0,123
	$\epsilon 2/\epsilon 3$	20	0,164	7	0,119			
	$\epsilon 2/\epsilon 4$	11	0,090	1	0,017			
	$\epsilon 3/\epsilon 3$	53	0,434	36	0,610			
	$\epsilon 3/\epsilon 4$	32	0,262	14	0,237			
	$\epsilon 4/\epsilon 4$	5	0,041	1	0,017			
	$\epsilon 2$	33	0,135	8	0,068	8,04	2	0,018
	$\epsilon 3$	158	0,648	93	0,788			
	$\epsilon 4$	53	0,217	17	0,144			

Примечания. # – критерий Хи-квадрат с поправкой на максимальное правдоподобие.

Notes. # – Maximum-Likelihood Chi-square.

для неё того же производителя; 1 мкл 50mM MgCl₂ (о.с.ч.), 1,8 мкл стандартной смеси дезоксирибонуклеотидтрифосфатов и 1 мкл смеси всех четырех праймеров, по 7,5 пмоль каждого праймера. Размер фрагментов определяли с помощью электрофореза в полиакриламидном геле.

Обработка результатов осуществлялась при помощи программ Statistica 8.0 и EXCEL. Генотипические и аллельные частоты рассчитывали стандартными методами популяционной генетики. При парном сравнении выборок применяли критерий χ^2 (Хи-квадрат) с поправкой на максимальное правдоподобие. Статистически значимыми считались различия с уровнем меньше 5% ($p < 0,05$).

Результаты

Указанные в таблице 1 частоты аллелей и генотипов гена рецептора витамина D (*VDR FokI* и *VDR BsmI*) и аполипопротеина E (*APOE*) приведены по результатам наших прежних исследований [Боринская с соавт., 2006; Козлов с соавт., 2016; Kozlov et al., 2012]. Частоты аллелей и генотипов гена термогенина (*UCP1* -3826A/G) в выборках коми-пермяков и коми-ижемцев приводятся впервые.

Анализ данных типирования показал, что по частотам аллелей локуса *BsmI* гена *VDR* различий между выборками нет, но они значимо различаются по распределению генотипов и частотам

Таблица 2. Распределение генотипов и аллелей полиморфных локусов гена *LCT* и частоты гиполактазии и персистенции лактазы в выборках коми-ижемцев и коми-пермяков**Table 2. Frequencies of *LCT* genotypes and alleles at polymorphic loci, and phenotypic hypolactasia and lactase persistence variants in Komi-Izem and Komi-Permyak study groups**

Признак		Коми-ижемцы		Коми-пермяки		Результаты сравнения		
		кол-во	частота	кол-во	частота	ML_ χ^2 #	df	p
Генотипы / аллели <i>LCT</i> rs 4988235	CC	7	0,700	29	0,420	4,44	2	0,109
	CT	3	0,300	30	0,435			
	TT	0	0,0	10	0,145			
	C	17	0,850	88	0,640	3,98	1	0,046
	T	3	0,150	50	0,360			
Фенотипы	Гиполактазия	35	0,625	56	0,5	2,37	1	0,124
	Персистенция лактазы	21	0,375	56	0,5			

Примечания. # – критерий Хи-квадрат с поправкой на максимальное правдоподобие.

Notes. # – Maximum-Likelihood Chi-square.

Таблица 3. Частоты гиполактазии и персистенции лактазы в выборках коми-ижемцев и коми-пермяков по объединенным результатам генетических и лабораторных исследований**Table 3. The frequencies of hypolactasia and lactase persistence in Komi-Izem and Komi-Permyak study groups derived from the consolidated data of genetic and laboratory analyses**

Фенотип	Коми-ижемцы, n=66		Коми-пермяки, n=181		Результаты сравнения		
	кол-во	частота	кол-во	частота	ML_ χ^2 #	df	p
Гиполактазия	42	0,636	85	0,470	5,44	1	0,019
Персистенция лактазы	24	0,364	96	0,530			

Примечания. # – критерий Хи-квадрат с поправкой на максимальное правдоподобие.

Notes. # – Maximum-Likelihood Chi-square

аллелей локуса *Fok1* ($p < 0,001$; $p = 0,014$). Коми-пермяки превосходят ижемцев по доле носителей аллеля T**Fok1* и проценту гетерозигот СТ (фенотипическую роль этих признаков мы рассмотрим в следующем разделе).

По распределению частот аллелей гена *LCT* выборки коми-пермяков и ижемцев значимо различаются ($p < 0,05$): ижемцы характеризуются более высоким носительством аллеля C**LCT* (табл. 2). Различия в частотах генотипов достигают лишь 10-процентного уровня значимости ($p = 0,109$). Не значимы и различия между взрослыми коми-пермяками и ижемцами в фенотипическом проявлении активности лактазы (по результатам клиничко-лабораторных тестов).

Поскольку различия между частотами клинически диагностированной гиполактазии в популяциях и частотами генотипа CC**LCT* находятся в пределах статистической ошибки (в частности, для коми-пермяков $p = 0,580$: [Боринская с соавт., 2006]), мы оценили различия в частотах гиполак-

тазии и персистенции лактазы в выборках ижемцев и коми-пермяков по объединенным результатам генетических и лабораторных исследований (табл. 3). Установлено, что коми-ижемцы характеризуются значимо большей частотой гиполактазии ($p = 0,019$).

По распределению генотипов и частотам аллелей гена *UCP1* выборки ижемцев и коми-пермяков значимо не различаются. Можно отметить лишь тенденцию к более высокой концентрации аллеля A**UCP1* у ижемцев (0,812 против 0,730 у коми-пермяков) при сниженной доле носителей аллеля G (соответственно, 0,188 и 0,270).

По частотам генотипов *APOE* ижемцы и коми-пермяки не различаются, но межвыборочные различия в распределении аллелей ApoE *e2, e3 и e4 значимы ($p = 0,018$). Носительство «экономного» аллеля *e4 у ижемцев составляет 21,7% против 14,4% у коми-пермяков.

Обсуждение

В XX веке и в наши дни основной регион расселения коми-пермяков (в среднем 59°СШ) по-прежнему остаётся близким к географической широте региона формирования групп пермских финнов, тогда как наиболее крупные поселения ижемцев (сёла Ижма и Сизябск) располагаются значительно севернее, на 65°СШ, а кочевья их оленеводческих хозяйств охватили территории вплоть до северного побережья Югорского п-ова (69°СШ) [Мурашко, Даллман, 2011]. Существенные различия в географической широтности отражаются в среднегодовых температурах: в основной зоне расселения коми-пермяков они остаются положительными (+1,4°C), тогда как Ижемский р-н современной Республики Коми характеризуется отрицательными (-2,0°C) средними температурами.

Проживание в условиях низких температур требует повышения энергетических затрат на поддержание основного обмена, согревания за счёт сокращения мышц (сократительный термогенез) и несократительного термогенеза, обеспечивающего на клеточном уровне дополнительное выделение тепла при разобщении процессов дыхания и фосфорилирования. Согласно проведённому нами анализу и статистическим данным 1920-х годов, средние энерготраты коми-ижмцев (без учёта пола и возраста) на 7-15% превышали таковые у коми-пермяков: у ижемцев они составляли от 2957 до 3179 ккал/сут, тогда как у коми-пермяков были близки к 2755 ккал/сут [Иванов-Дятлов, 1928; Kozlov et al., 2009]. Компенсация затрат возможна только за счёт калорий, поступающих с пищей. Важнейшим и лимитирующим в северных условиях нутриентом являются жиры: их недостаток может быть губительным даже при повышенном поступлении других питательных веществ. При этом существенными факторами являются как особенности усвоения поступающих липидов, так и их состав.

Охотничий промысел в лесо-таёжной зоне и рыболовство во внутренних водоёмах не могут обеспечить стабильного поступления животных жиров из-за естественных колебаний объёмов добычи. В этих условиях адаптивно выигрышными являются, с одной стороны, наиболее полная утилизация пищевых липидов, а с другой – снижение эффекта «жировой бомбы», который может развиваться при редком, но обильном потреблении большого количества жира. С этих позиций могут иметь значение различия вклада разных видов животной пищи в диеты коми-пермяков и ижемцев, а также доступность различных липидов в традиционных кухнях этих народов.

Характер потребляемых жиров важен и для оценки поступления жирорастворимого витамина D как регулятора минерального обмена. Вследствие низкого уровня ультрафиолетового облучения в широтах проживания рассматриваемых групп, синтез адекватного физиологическим потребностям объёма холекальциферола D3 возможен лишь в летние месяцы [Webb et al., 1988]. На протяжении большей части года этот недостаток мог компенсироваться только за счёт получения с пищей эргокальциферола D2 – витамина, основным источником которого являются жир рыб и северного оленя [Kuhnlein et al., 2006].

Однако поддержание гомеостеза костной ткани обеспечивается не только доступностью витамина D, но и генетически детерминированной чувствительностью к нему клеточных рецепторов (VDR), а также наличием минерального «строительного вещества» – кальция. Компенсаторное изменение вклада каждого из этих компонентов (VDR, витамин, кальций) может обеспечить успешность адаптации к условиям, в целом не оптимальным для успешного развития костной ткани в онтогенезе. При этом, как можно видеть, два элемента указанной триады (доступность витамина D и кальция) обусловлены составом пищи.

Общие этнографические и медико-антропологические сведения об адаптивных чертах питания коми-пермяков и ижемцев приведены в ряде публикаций [Рогов, 1858; Иванов-Дятлов, 1928; Конаков, 1983; Козлов с соавт., 2009; Чудова, 2014, 2017]. Рассмотрим, как соотносятся с особенностями питания и метаболизма ижемцев и коми-пермяков частоты аллелей связанных с питанием генов (табл. 1, 2).

Рецептор витамина D определяет не содержание витамина, а чувствительность к нему тканей. Учитывая это, бессмысленно искать корреляцию генотипа VDR с таким лабильным признаком, как концентрация витамина D в организме. Но при обитании группы в условиях малой доступности D2 и D3, физиологическая роль VDR возрастает: недостаток витамина компенсируется повышением чувствительности к нему органов-мишеней. В таких условиях отбором может подхватываться носительство аллелей VDR, дающих преимущество в отношении костного метаболизма.

С этих позиций мы и рассмотрим выявленные нами различия в частотах аллелей и генотипов VDR Fok1 (табл. 1). Коми-пермяки отличаются от ижемцев повышенным носительством аллеля T*Fok1, ассоциированного с повышенной чувствительностью органов-мишеней к витамину D [Ames et al., 1999], а также вдвое более вы-

сокой долей гетерозигот *CT*Fok1*, для которых показан большой вклад костной ткани в общую массу тела по сравнению с гомозиготами *TT* [Kozlov et al., 2017].

Эти различия согласуются как с материалами, характеризующими традиционный образ жизни и питания коми-пермяков и ижемцев, так и с данными популяционных исследований D-витаминного статуса современных групп.

Традиционная индивидуальная охота обеспечивала коми-пермяков сравнительно небольшим количеством добычи, служившей источником эргокальциферола D2. Это преимущественно лесная дичь (рябчик, тетерев, утка, режее – глухарь) и мелкий лесной зверь (заяц, белка). За исключением утиных, это виды, ткани которых содержат невысокое количество жира и жирорастворимого витамина D. Относительно нечастыми событиями были добыча лося и тем более медведя [Николаев, 2006; Унру, 2016]. Не могла служить источником эргокальциферола и потреблявшаяся в личных хозяйствах птица (куры, гуси, с XIX в – индейки) и домашний скот [Рогов, 1858]. Рыболовство коми-пермяков носило подсобный характер, а вылавливаемая для собственных нужд речная и озёрная рыба имеет относительно невысокое содержание витамина D.

Всё это, в сочетании с географически и природно обусловленным низким уровнем УФ-облучения, вело к дефициту витамина D у коми-пермяков, проживавших на северных залесённых территориях.

Ижемцы, несмотря на высокоширотную локализацию, имели определённые преимущества в плане обеспечения витамином. В значительной мере это было обусловлено спецификой питания, связанной с оленеводством. Ткани различных частей туши северного оленя (*Rangifer tarandus*), в отличие от других представителей наземной фауны северных регионов и домашних животных, содержат значительное количество витамина D [Wiklund, Johansson, 2011]. В образцах печени и почек оленя концентрация витамина достигает 1,1-1,4 мкг на 100 г продукта, что близко к содержанию его в подкожном жире нерпы [Kuhnlein et al., 2006]. Регулярное потребление оленины во время выпаса стад и включение её, пусть в меньших количествах, в рацион остававшихся в сёлах, обеспечивало повышенное получение эргокальциферола D2.

Кроме того, следует учитывать высокий вклад рыбы в диету [Конаков, 1983; Чудова, 2014]. Рыба – одна из центральных составляющих «общезырянской» кухни, но ижемцы превосходят остальные

локальные группы коми по разнообразию способов хранения улова и приготовления рыбных блюд [Чудова, 2017]. Основу промысловой ихтиофауны бассейна р. Печоры, в том числе рек Ижмы и Цильмы, на берегах которых расположены наиболее крупные ижемские сёла, составляют сёмга (*Salmo salar*) и ряпушка (*Coregonus albula*), отличающиеся от других пресноводных видов особенно высоким содержанием витамина D. Хотя уже в XIX в. значительная, а затем и большая часть уловов ценных пород шла на продажу, рыбные блюда оставались важнейшей составляющей рациона ижемцев. Добавим к этому, что ижемцы, наряду с другими локальными группами зырян, применяли такие редкие для кухонь внутриматериковых народов кулинарные приёмы, как вытапливание рыбьего жира или его выделение и смешивание с икрой и другими частями рыбьей тушки [Конаков, 1983; Чудова, 2017]. Это позволяло получать продукт с повышенной концентрацией витамина D.

В результате традиционная диета ижемцев, и в особенности оленеводов, могла обеспечивать значительное поступление эргокальциферола D2 на протяжении всего года. Это подтверждается медико-антропологическими исследованиями в современных группах. Кочующие со стадами оленеводы коми-ижемцы характеризуются удовлетворительным D-витаминным статусом. В феврале-марте среднее содержание витамина в форме 25(OH)D у них составило $68,7 \pm 25,2$ нмоль/л; у 15% выборки выявлена лёгкая форма недостаточности витамина D. Показатели D-витаминного статуса проживающих в сельском регионе коми-пермяков в тот же сезон (март-апрель) ниже: концентрация витамина D $44,7 \pm 6,0$ нмоль/л (при нижней границе нормы 50 нмоль/л), дефицит витамина у 30% [Kozlov, Vershubskaya, 2019].

Разумеется, содержание витамина D в выборках современных ижемцев и коми-пермяков лишь косвенным образом отражает ситуацию, характерную для прежних поколений. Тем не менее, на основании всего комплекса экологических, этнографических и физиологических данных, можно предположить, что доступность витамина D в популяции коми-пермяков оставалась ниже, чем у ижемцев, на протяжении нескольких столетий (если вести отсчёт от освоения коми-ижемцами оленеводства в XVII веке).

Таким образом, более высокую долю носителей вариантов *T*Fok1* и *CT*Fok1* у коми-пермяков можно рассматривать как компенсаторный ответ, позволивший поддержать гомеостаз костной ткани при недостатке регулятора (вит. D) за счёт повышения чувствительности рецептора VDR.

Частота генотипа *CC*LCT* в выборке коми-пермяков составляет 0,42, частота гиполактазии колеблется в пределах 47-50% (табл. 2, 3). Таким образом, примерно половина коми-пермяков является носителями аллеля *T*, у которых продукция лактазы по мере взросления не снижается. У ижемцев персистенция фермента характерна только для 30-36%, то есть доля носителей генотипа *CC*LCT* составляет 0,300-0,364; отличия от коми-пермяков достоверны, $p < 0,05$ (табл. 2, 3). Сравнение с другими популяциями показывает, что доля гомозигот *CC*LCT* среди коми-пермяков находится в диапазоне, описанном в различных группах выборках русских (0,36-0,56) и практически совпадает с частотой этого генотипа у «южных» групп коми-зырян (0,41), тогда как частота генетически обусловленной гиполактазии у коми-ижемцев выше [Боринская с соавт., 2006; Козлов с соавт., 2020].

Рассмотрим данные о частотах носительства аллеля *C*LCT* и фенотипических проявлений гиполактазии в популяциях ижемцев и коми-пермяков в комплексе с материалами о вкладе молока в традиционную диету этих народов.

У коми-ижемцев разнообразие и особенности употребления молочных продуктов определялось спецификой жизненного уклада этой северной группы зырян [Иванов-Дятлов, 1928; Чудова, 2014, 2017]. Цельное молоко относительно регулярно могло включаться в рацион лишь оседлых жителей: тундровики-оленоводы получали к нему доступ только при возвращении в село. Но даже ведущие оседлый образ жизни ижемцы использовали коровье молоко преимущественно для приготовления кисломолочных продуктов, добавляли его в чай или уху, смешивали с ягодами – то есть потребляли в виде блюд, количество лактозы в которых было небольшим либо за счёт расщепления сахара в кислой среде в процессе приготовления, либо вследствие малого объёма добавляемого молока. Следует учитывать и запрет на употребление молока в постные дни, количество которых варьировало от 192 до 216 на протяжении календарного года. В целом этнографы отмечают меньший, чем у других групп зырян, вклад молока в рацион ижемцев.

Специфическим элементом традиционной кухни ижемцев считается употребление оленьего молока [Чудова, 2014]. Однако, как показал наш анализ питания саамов, у которых оленьё молоко служит одной из «визитных карточек» традиционной кухни, потребление этого продукта не могло быть регулярным. Дойка важенок возможна только во время кормления ими оленят, удойность са-

мок северного оленя очень низка (200-400 мл за дойку), а употребляли молоко в основном для «забеливания» чая или разводя его водой. Включение таких количеств молока в рацион возможно даже при гиполактазии [Козлов с соавт., 2008].

Традиционной молочной пищей коми-пермякам, согласно историко-этнографическим данным, служили преимущественно кислое молоко и сыр из высушенного творога [Рогов, 1858], усвоение которых не требует высокой активности лактазы: при приготовлении кисломолочных продуктов значительная часть лактозы расщепляется. Хотя из-за невысокой и нестабильной на протяжении года удойности коров цельное молоко употреблялось коми-пермяками в сравнительно небольших количествах и нерегулярно, доступность его была, по крайней мере, сравнима с той, которую обеспечивали хозяйства «южных» групп зырян [Чудова, 2017].

По сравнению с коми-пермяками, у ижемцев давление отбора в пользу носительства аллеля *T*LCT* было ослаблено как за счёт меньшей доступности цельного молока, так и вследствие не столь высоких потребностей в кальции. Регулятор минерального обмена, витамин D, ижемцы получали с пищей в виде эргокальциферола D₂, а при достаточной инсоляции на открытых пространствах лесотундры – и путём аутосинтеза холекальциферола D₃. При доступности регулятора метаболизма (вит. D) не требовалось компенсаторного повышения чувствительности к нему органов-мишеней (VDR) или увеличенного поступления субстрата метаболизма (кальция, получаемого с молоком).

Таким образом, различия в частотах генотипов и аллелей *LCT* в рассматриваемых популяциях могут отражать не столько активность отбора в пользу фенотипов персистенции лактазы у коми-пермяков, сколько меньшее селективное давление в пользу носителей аллеля *T*LCT* в группе ижемцев.

На фоне других популяций мира, частоту носительства аллеля *A*UCP1* в выборках коми-пермяков и ижемцев (табл. 1) следует расценить как высокую. Это согласуется с данными публикации A. Hapcock et al. [2011], в которой показана ранговая корреляция Спирмена между частотой аллеля -3826A и абсолютными значениями географической широты ($R_{Sp} = 0,62$, $p = 0,01$). Обусловленная носительством аллеля *A*UCP1* повышенная продукция тепла за счёт несократительного термогенеза резонно рассматривается как адаптация к условиям северных регионов [Devlin, 2015].

Широтное распределение аллеля $e4$ гена *APOE* показано рядом исследований [Singh et al., 2006; Eisenberg et al., 2010]. Подтверждена корреляция между $e4^*ApoE$ и географической широтой локализации группы для 72 популяций Евразии ($r=0,71$; $p<0,001$) и 32 российских популяций ($r=0,771$; $p=0,001$), то есть в северных группах носительство $e4$ встречается чаще, чем в южных [Боринская с соавт., 2007]. Этой закономерности отвечают частоты аллеля $e4^*ApoE$ в выборках коми-пермяков и ижемцев: более «северные» ижемцы характеризуются большей долей носителей варианта $*e4$: 21,7% против 14,4% среди коми-пермяков ($p=0,018$).

Помимо географического фактора, следует учитывать и специфику распределения аллелей гена *APOE* в соответствии с принадлежностью группы к тому или иному типу природопользования. Согласно анализу материалов, охвативших 255 популяций мира, сгруппированных по признаку традиционного природопользования, ранговая корреляция Спирмена между типом жизнеобеспечения и частотами аллеля $*e4$ составляет $R_{sp}=0,21$ ($p<0,001$): чем больше вклад в жизнеобеспечение продуктов охоты и животноводства (включая оленеводство) и ниже доля продукции земледелия, тем выше носительство $ApoE\ e4$ [Козлов с соавт., 2009]. Различия между коми-пермяками и ижемцами согласуются и с этой закономерностью.

Причину высокой, относительно других восточно-финских и русских групп, концентрации аллеля $e4$ гена *ApoE* у ижемцев, мы видим в особенностях питания жителей высокоширотного региона. Тундровое оленеводство в сочетании с рыболовством обусловило сдвиг повседневной диеты ижемцев в сторону характерного для северных охотников и скотоводов белково-липидного рациона. При поступлении значительного количества животных жиров обеспечиваемое аполипопротеином $e4$ несколько замедленное всасывание холестерина в кишечнике позволяет полнее усваивать липиды – лимитирующий в высоких широтах нутриент [Kozlov et al., 2012].

Заключение

Связанные общностью происхождения коми-пермяки и ижемские коми (зыряне) в ходе своей истории освоили регионы, различающиеся по географической широте, климату, температурному и световому режимам, доступности и составу пищи.

Адаптация к экологическим условиям лесной зоны и лесотундры потребовала дивергенции систем природопользования: коми-пермяки сохранили исходный низко специализированный земледельческо-промысловый комплекс, тогда как ижемцы перешли к сочетанию тундрового оленеводства и рыболовства при вспомогательном приусадебном хозяйстве в крупных сёлах.

Неблагоприятность для гомеореа к костной ткани условий проживания коми-пермяков в биотопах северной лесной зоны частично компенсировалась повышенным носительством аллелей T^*LCT и $T^*Fok1\ VDR$, а также генотипа $CT^*Fok1\ VDR$ (в фенотипах – стабильная активность лактазы, способствующая получению с молоком кальция, и повышенная чувствительность органов-мишеней к витамину D). Диета ижемцев позволяла получать больше витамина D. Давление отбора в пользу указанных аллелей и генотипов было не столь интенсивным, и их частоты в генофонде ижемцев остались значимо ниже, чем у коми-пермяков (во всех случаях $p<0,05$).

Частота встречаемости аллеля $ApoE^*e4$ у ижемцев (0,217) выше, чем у коми-пермяков (0,144; $p=0,018$), что согласуется с характером традиционного питания. Повседневная диета оленеводов-ижемцев сближалась с белково-липидным рационом северных охотников и скотоводов. Обеспечиваемое «экономным» аполипопротеином $e4$ замедленное всасывание холестерина позволяло ижемцам полнее усваивать липиды – лимитирующий в высоких широтах нутриент.

Сравнительно высокая доля носителей аллеля A гена термогенина *UCP1-3826* в выборках коми-пермяков (0,730) и приарктических ижемцев (0,812) согласуется с заключением о существовании географического (широтного) градиента его распределения [Hancock et al., 2011].

Можно заключить, что переход к разным вариантам хозяйствования отразился в различии генофондов связанных антропологическим родством популяций.

Благодарности

Работа выполнена в рамках НИР «Антропология евразийских популяций (биологические аспекты)» (AAAA-A19-119013090163-2) и при частичной поддержке гранта РФФИ 18-09-00487.

Библиография

- Алексеева Т.И. Адаптивные процессы в популяциях человека. М.: Изд-во МГУ, 1986. 302 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 физиологических наук, 2009. Вып. 40. № 1. С. 3–15.
- Боринская С.А., Кальпина Н.Р., Санина Е.Д., Кожекбаева Ж.М., Веселовский Е.М. с соавт. Полиморфизм гена апополипротеина Е АРОЕ в популяциях России и сопредельных стран // Генетика, 2007. Т. 43. № 10. С. 1434–1440.
- Боринская С.А., Ребриков Д.В., Нефёдова В.В., Кофиади И.А., Соколова М.В., с соавт. Молекулярная диагностика и распространенность первичной гипоплазии в популяциях России и сопредельных стран // Молекулярная биология, 2006. Вып. 40. № 6. С. 1031–1036.
- Иванов-Дятлов Ф.Г. Медицинские наблюдения на Кольском полуострове. Л.: Гос. Рус. Геогр. о-во, 1928. 128 с.
- Козлов А.И., Лисицын Д.В., Козлова М.А., Богоявленский Д.Д., Боринская С.А. с соавт. Кольские саамы в меняющемся мире. М.: Институт Наследия, 2008. 96 с.
- 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., Вершубская Г.Г., Негашева М.А. Полиморфизм гена рецептора витамина D (VDR) в выборках населения Европейской России и Приуралья // Пермский медицинский журнал, 2016. Т. 33. №5. С. 60–66.
- Козлов А.И., Вершубская Г.Г., Лавряшина М.Б., Остроухова И.О. Отражение особенностей традиционного питания в генотипах народов с лесо-таёжным типом природопользования // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2020. № 3. С. 46–56.
- Конаков Н.Д. Коми охотники и рыболовы во второй половине XIX – начале XX в. М.: Наука, 1983. 248 с.
- Конаков Н.Д., Котов О.В. Этноареальные группы коми: Формирование и современное этнокультурное состояние. М.: Наука, 1991. 232 с.
- Мурашко О.А., Даллманн В.К. Трансформации традиционного образа жизни и питания коренного населения Ненецкого автономного округа // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2011. № 4. С. 2–24.
- Николаев Ю.К. Из истории охоты коми-пермяков // Вестник Музея археологии и этнографии Пермского Предуралья, 2006. №1. С. 136–144.
- Повод Н.А. Коми Северного Зауралья (XIX – первая четверть XX в.). Новосибирск: Наука, 2006. 272 с.
- Рогов Н.А. Материалы для описания быта пермяков // Журнал Министерства внутренних дел, 1858. Т. 29. Кн. 4. С.45–126.
- Соколова М.В., Бородин Т.А., Гасемианродсари Ф., Козлов А.И., Гречанина Е.Я., с соавт. Полиморфизм ассоциированного с гипоплазией локуса C/T-13910 гена лактазы LCT у восточных славян и иранцев // Медицинская генетика, 2005. № 11. С. 523–527.
- Унру О.В. Охотничий промысел как фактор социально-экономической стабильности у коми-пермяков в XVI–XX вв. // Вестник НАСА, 2016. №1 (12). С. 54–65.
- Чудова Т.И. Локальная традиция питания ижемских коми // Известия Коми научного центра УрО РАН, 2014, Выпуск 4 (20). С. 66–73.
- Чудова Т.И. Модель питания коми (зырян) и ее локальные традиции // Вестник Удмуртского университета, Серия «История и филология», 2017. №1. С. 88–97.

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;
Боринская Светлана Александровна, д.б.н.; ORCID ID: 0000-0002-9204-2341; borinskaya@vigg.ru.

Поступила в редакцию 02.07.2020,
принята к публикации 23.07.2020.

Kozlov A.I.¹⁾, Vershubskaya G.G.¹⁾, Borinskaya S.A.²⁾

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

2) Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Science, Moscow, 119991 Russia

THE DIVERGENCE OF GENETIC COMPLEXES IN ANTHROPOLOGICALLY RELATED POPULATIONS WITH DIFFERENT TYPES OF MANAGEMENT OF NATURAL RESOURCES

The aim of the study was to assess the polymorphism of adaptive genes in anthropologically related populations of Komi-Permyaks and Komi-Izhems, who have mastered different variants of management of natural resources.

Materials and methods. DNA analysis was conducted on samples from 127 ethnic Komi-Permyaks and 134 Komi Izhems. We genotyped polymorphic loci of APOE, LCT, UCP1, and VDR genes. The information on traditional food composition was obtained from ethnographic literature.

Results. The frequencies of the following genotypes and alleles turned out to be different ($p < 0.05$) in the Komi-Izhem and Komi-Permyak study groups: APOE*e4 0.217 vs 0.144; CC*LCT 0.636 vs 0.470; VDR T*Fok1 0.528 vs 0.400; CT*Fok1 0.288 vs 0.549. The difference between group in A*UCP1-3826 allele frequencies (0.812 vs 0.730) was found insignificant.

Discussion. The genetic features and the variants of husbandry correspond to the ecological environment of the groups and provide an adaptive effect both by itself and in combination.

The higher prevalence of APOE*e4 among Komi-Izhem reindeer herders is in agree with their protein-lipid based traditional diet: the "thrifty" apolipoprotein e4 slows the absorbing of cholesterol and thus promotes a better digestion of lipids.

We regard the higher prevalence of T*LCT, T*Fok1 alleles, and CT*Fok1 VDR genotype in the Komi-Permyaks as an adaptive response to the unfavorable to bone homeorhesis environmental conditions of northern forest. The diet of the Komi-Izhems provided more vitamin D. A weak selection in favor of these alleles and genotype led to a decrease in the number of their carriers among the Komi-Izhems compared to that in the Komi-Permyaks.

Conclusion. The adoption of different variants of natural economies has affected the gene pools of the anthropologically proximal populations.

Keywords: Komi-Permyaks; Komi-Izhems; diet; metabolism; lactase; APOE; thermogenin; UCP; vitamin D; VDR

References

- Alexeeva T.I. *Adaptivnyye processy v populyatsiyah cheloveka* [Adaptive Reactions in Human Populations]. Moscow, MGU Publ., 1986. 302 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., Kal'ina N.R., Sanina E.D., Kozhekbaeva ZH.M., Veselovskij E.M. et al. Polimorfizm gena apolipoproteina E APOE v populyatsiyah Rossii i sopredel'nyh stran [Apolipoprotein E APOE gene polymorphism in populations of Russia and neighboring countries]. *Genetika* [Russian J Genetics], 2007, 43 (10), pp. 1434–1440. (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 sopredel'nyh 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.).
- Ivanov-Dyatlov F.G. *Medicinskie nablyudeniya na Kol'skom poluostrove* [Medical Observations on the Kola Peninsula]. Leningrad, Gos. Rus. Geogr. o-vo Publ., 1928. 128 p.
- Kozlov A.I., Lisicyn D.V., Kozlova M.A., Bogoyavlenskij D.D., Borinskaya S.A., et al. *Kol'skie saamy v menyayushchemsya mire* [Kola Sami in a Changing World]. Moscow, Institut Nasledija Publ., 2008. 96 p. (In Russ.).
- 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., Vershubskaya G.G., Negasheva M.A. Polimorfizm gena receptora vitamina D (VDR) v vyborkah naseleniya Evropejskoj Rossii i Priural'ya [Polymorphism of vitamin D receptor (VDR) gene in samples of European Russia and Cis-Urals populations]. *Perm'skij medicinskij zhurnal* [Perm Medical Journal], 2016, 33 (5), pp. 60–66. (In Russ.).
- Kozlov A.I., Vershubskaya G.G., Lavryashina M.B., Ostroukhova I.O. Otrazhenie osobennostej tradicionnogo pitaniya v genofondah narodov s lesno-tayozhnym tipom prirodopol'zovaniya [Gene pool reflects traditional diet peculiarities of ethnic groups practicing taiga-forest type of economy]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya XXIII Antropologiya], 2020, 3, pp. 46–56. (In Russ.).
- Konakov N.D. *Komi okhotniki i rybolovy vo второй polovine XIX – nachale XX v.* [Komi Hunters and Fishermen in the Second Half of the 19 – Beginning of 20 Centuries]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 248 p. (In Russ.).
- Konakov N.D., Kotov O.V. *Etnoareal'nye gruppy Komi: Formirovanie i sovremennoe etnokul'turnoe sostoyanie* [Ethnic Areal Komi Groups: Formation and Modern Autonomously State]. Moscow, Nauka Publ., 1991. 232 p. (In Russ.).
- Murashko O.A., Dallmann V.K. Transformacii tradicionnogo obraza zhizni i pitaniya korennoho naseleniya Neneckogo avtonomnogo okruga [Transformation of traditional lifestyles and nutrition of indigenous Nenets in Nenets Autonomous District]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya XXIII Antropologiya], 2011, 4, pp. 2–24. (In Russ.).
- Nikolaev Yu.K. Iz istorii ohoty komi-permyakov [From the history of hunting of the Komi-Permyaks]. *Vestnik Muzeya arheologii i etnografii Permskogo Predural'ya* [Bulletin of the Museum of Archeology and Ethnography of the Perm Cis-Urals], 2006, 1, pp. 136–144. (In Russ.).
- Povod N.A. *Komi Severnogo Zaural'ya (XIX – pervaya chetvert' XX v.)* [Komi of the Northern Trans-Urals (19th – the First Quarter of the 20th Centuries)]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2006. 272 p. (In Russ.).
- Rogov N.A. Materialy dlya opisaniya byta permyakov [Materials for describing the life of Permyaks]. In: *Zhurnal Ministerstva vnutrennih del* [Journal of the Ministry of Internal Affairs], 1858, 29 (4), pp. 45–126. (In Russ.).
- Sokolova M.V., Borodina T.A., Gasemianrodsari F., Kozlov A.I., Grechanina E.Ya. et al. Polimorfizm associirovannogo s gipolaktaziej lokusa C/T-13910 gena laktazy LCT u vostochnyh slavyan i irancev [Polymorphism of hypolactasia-associated locus C/T-13910 of the lactase gene LCT in Eastern Slavs and Iranians]. *Meditinskaya genetika* [Medical Genetics], 2005, 11, pp. 523–527. (In Russ.).
- Unru O.V. Ohotnichij promysel kak faktor social'no-ekonomicheskoy stabil'nosti u komi-permyakov v XVI–XX vv [Hunting as a factor of socio-economic stability among Komi-Permyaks in the 16th–20th centuries]. *Vestnik NACA* [NACA Bulletin], 2016, 1 (12), pp. 54–65. (In Russ.).
- Chudova T.I. Lokal'naya tradiciya pitaniya izhemsikh komi [Local tradition of nutrition of Izhma Komi]. *Izvestiya Komi nauchnogo centra UrO RAN*. [Bulletin of the Komi Science Center, Ural Branch of the RAS.], 2014, 4 (20), pp. 66–73. (In Russ.).
- Chudova T.I. Model' pitaniya komi (zyryan) i yeye 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.).
- 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.
- Brondani L.A., Assmann T.S., Duarte G.C., Gross J.L., Canani L.H. et al. The role of the uncoupling protein 1 (UCP1) on the development of obesity and type 2 diabetes mellitus. *Arq. Bras. Endocrinol. Metabol.*, 2012, 56 (4), pp. 215–225.
- Devlin M.J. The "skinny" on brown fat, obesity, and bone. *Yearb. Phys. Anthropol.*, 2015, 156, pp. 98–115.
- Eisenberg D.T., Kuzawa C.W., Hayes M.G. Worldwide allele frequencies of the human apolipoprotein E gene: climate, local adaptations, and evolutionary history. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 2010, 143 (1), pp. 100–111.
- Enattah N.S., Trudeau A., Pimenoff V., Maiuri L., Auricchio S., et al. Evidence for still ongoing convergence evolution of the lactase persistence T-13910 alleles in humans. *Am. J. Hum. Genet.*, 2007, 81, pp. 615–625.
- Esterbauer H., Oberkofler H., Liu Y.M., Breban D., Hell E., et al. Uncoupling protein-1 mRNA expression in obese human subjects: the role of sequence variations at the uncoupling protein-1 gene locus. *J. Lipid Res.*, 1998, 39, pp. 834–844.
- Hancock A.M., Clark V.J., Qian Y., Di Rienzo A. Population genetic analysis of the uncoupling proteins supports a role for UCP3 in human cold resistance. *Mol. Biol. Evol.*, 2011, 28 (1), pp. 601–614.
- Jia J.J., Tian Y.B., Cao Z.H., Tao L.L., Zhang X., et al. The polymorphisms of UCP1 genes associated with fat metabolism, obesity and diabetes. *Mol Biol Rep.*, 2010, 37 (3), pp. 1513–1522. doi: 10.1007/s11033-009-9550-2.
- Kozlov A. The phenocline of primary hypolactasia in Finno-Ugrian populations. *Papers on Anthropology VI*. Tartu, University of Tartu, Centre of Physical Anthropology, 1995. Pp. 111–115.
- 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., Sanina E.D., Vershubskaya G.G., Ateeva Yu.A. Energy demands and the mechanisms of lipid metabolism regulation in Eastern Finns eating the traditional diet. *Human Physiology*, 2009, 35 (6), pp. 765–769.
- Kozlov A.I., Vershubskaya G.G. Systematic review on vitamin D levels in various populations of the Russian North. *Human Physiology*, 2019, 45 (5), pp. 565–575.
- Kozlov A.I., Vershubskaya G.G., Negasheva M.A. Association between relative bone mass and vitamin D receptor gene polymorphism. *Human Physiology*, 2017, 43 (3), pp. 320–325.
- Kuhnlein H.V., Barthet V., Farren, A., Falahi E., Legge D. et al. Vitamins A, D, and E in Canadian Arctic traditional food and adult diets. *J. Food Compos. Anal.*, 2006, 19, pp. 495–506.
- Oppert J.M., Vohl M.C., Chagnon M., Dionne F.T., Cassard-Doulcier A.M., et al. DNA polymorphism in the uncoupling protein (UCP) gene and human body fat. *Int. J. Obes. Relat. Metab. Disord.*, 1994, 18, pp. 526–531.
- Singh P.P., Singh M., Mastana S.S. APOE distribution in world populations with new data from India and the UK. *Ann. Hum. Biol.*, 2006, 33, pp. 279–308.
- Trayhurn P. Origins and early development of the concept that brown adipose tissue thermogenesis is linked to energy balance and obesity. *Biochimie*, 2017, 134, pp. 62–70. doi:10.1016/j.biochi.2016.09.007.
- 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.
- Webb A.R., Kline L., Holick M.F. Influence of season and latitude on the cutaneous synthesis of vitamin D3: exposure to winter sunlight in Boston and Edmonton will not promote vitamin D3 synthesis in human skin. *J. Clin. Endocrinol. Metab.*, 1988, 67, pp. 373–378.
- Wiklund E., Johansson L. Water-holding capacity, color stability and sensory characteristics in meat (*M. longissimus dorsi*) from reindeer fed two different feeds. *Rangifer*, 2011, 31 (1), pp. 49–59.

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;
 Borinskaya Svetlana, PhD, D.Sci.; ORCID ID: 0000-0002-9204-234; borinskaya@vigg.ru.