


Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Генетическая история коряков и эвенов Магаданской области по данным о полиморфизме Y-хромосомы

Б.А. Малярчук , М.В. Деренко

Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия
 malyarchuk@ibpn.ru

Аннотация. Для прояснения истории формирования генофондов коренного населения Северного Приохотья изучен полиморфизм Y-хромосомы у коряков и эвенов Магаданской области. Результаты исследования показали, что мужской генофонд коряков представлен гаплогруппами C-B90-B91, N-B202, Q-B143, распространенными также у других народов Северо-Востока Сибири преимущественно палеоазиатского происхождения. Для эвенов Магаданской области характерна высокая частота гаплогруппы C-B80, свойственной и для других тунгусо-маньчжурских народов. Общим компонентом генофондов коряков и эвенов являются гаплогруппы R-M17 и I-P37.2, унаследованные в результате метисации с пришлым восточноевропейским (преимущественно русским) населением. Высокая частота такого рода гаплогрупп Y-хромосомы у коряков (16.7 %) и эвенов (37.8 %) свидетельствует об интенсивных межэтнических контактах на протяжении последних столетий, и особенно, по всей видимости, в советское время. Причем генетический вклад со стороны европейских мужчин (по Y-хромосоме) существенно преобладает над таковым со стороны женщин (по митохондриальной ДНК). Исследование разнообразия гаплогрупп Y-хромосомы показало, что в генофонде коряков сохранились только относительно молодые филогенетические ветви. Возраст наиболее древнего компонента генофонда коряков (гаплогруппа C-B90-B91) оценивается примерно в 3.8 тыс. лет, возраст более молодых гаплогрупп Q-B143 и N-B202 составляет примерно 2.8 и 2.4 тыс. лет соответственно. Гаплогруппы C-B90-B91 и N-B202 являются сибирскими по происхождению, а гаплогруппа Q-B143, вероятно, унаследована предками коряков (и других палеоазиатских народов) от палеоэскимосов в результате их миграций на Северо-Восток Азии из Америки. Анализ микросателлитных локусов для гаплогруппы Q-B143 у эскимосов Гренландии, Канады и Аляски, а также у представителей коренного населения Северо-Востока Сибири выявил снижение генетического разнообразия с востока на запад, что указывает на направление распространения палеоэскимосского генетического компонента в циркумполярном регионе Америки и Азии. Эвены же появились в Северном Приохотье намного позже (в XVII в.) в результате экспансии тунгусских племен, что подтверждается данными анализа полиморфизма гаплогруппы C-B80.

Ключевые слова: Y-хромосома; полиморфизм; популяции человека; коряки; эвены; генетическая история.

Для цитирования: Малярчук Б.А., Деренко М.В. Генетическая история коряков и эвенов Магаданской области по данным о полиморфизме Y-хромосомы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(1):90-97. DOI 10.18699/vjgb-24-11

Genetic history of the Koryaks and Evens of the Magadan region based on Y chromosome polymorphism data

Б.А. Malyarchuk , M.V. Derenko

Institute of Biological Problems of the North of the Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia
 malyarchuk@ibpn.ru

Abstract. In order to clarify the history of gene pool formation of the indigenous populations of the Northern Priokhotye (the northern coast of the Sea of Okhotsk), Y-chromosome polymorphisms were studied in the Koryaks and Evens living in the Magadan region. The results of the study showed that the male gene pool of the Koryaks is represented by haplogroups C-B90-B91, N-B202, and Q-B143, which are also widespread in other peoples of Northeastern Siberia, mainly of Paleo-Asiatic origin. High frequency of haplogroup C-B80, typical of other Tungus-Manchurian peoples, is characteristic of the Evens of the Magadan region. The shared components of the gene pools of the Koryaks and Evens are haplogroups R-M17 and I-P37.2 inherited as a result of admixture with Eastern Europeans (mainly Russians). The high frequency of such Y chromosome haplogroups in the Koryaks (16.7 %) and Evens (37.8 %) is indicative of close interethnic contacts during the last centuries, and most probably especially during the Soviet period. The genetic contribution of the European males' Y chromosome significantly prevails over that of maternally inherited mitochondrial DNA. The study of the Y chromosome haplogroup diversity has shown that only relatively young phylogenetic branches have been preserved in the Koryak gene pool. The age of the oldest component of the Koryak gene pool (haplogroup C-B90-B91) is estimated to be about 3.8 thousand years, the

age of the younger haplogroups Q-B143 and N-B202 is about 2.8 and 2.4 thousand years, respectively. Haplogroups C-B90-B91 and N-B202 are Siberian in origin, and haplogroup Q-B143 was apparently inherited by the ancestors of the Koryaks and other Paleo-Asiatic peoples from the Paleo-Eskimos as a result of their migrations to Northeast Asia from the Americas. The analysis of microsatellite loci for haplogroup Q-B143 in the Eskimos of Greenland, Canada and Alaska as well as in the indigenous peoples of Northeastern Siberia showed a decrease in genetic diversity from east to west, pointing to the direction of distribution of the Paleo-Eskimo genetic component in the circumpolar region of America and Asia. At the same time, the Evens appeared in the Northern Priokhotye much later (in the XVII century) as a result of the expansion of the Tungusic tribes, which is confirmed by the results of the analysis of haplogroup C-B80 polymorphisms.

Key words: Y chromosome; polymorphism; human populations; the Koryaks; the Evens; genetic history.

For citation: Malyarchuk B.A., Derenko M.V. Genetic history of the Koryaks and Evens of the Magadan region based on Y chromosome polymorphism data. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(1):90-97. DOI 10.18699/vjgb-24-11

Введение

Крайний Северо-Восток Сибири населен чукотско-камчатскими народами (чукчами, коряками, ительменами) и эскимосами, которые характеризуются генетическими особенностями и занимают обособленное положение среди этногеографических групп Северной Евразии (Rasmussen et al., 2010; Fedorova et al., 2013; Cardona et al., 2014; Pagani et al., 2016; Pugach et al., 2016; Gorin et al., 2022). Согласно палеогеномным данным, генетическое своеобразие этих народов связано с сохранившимся у них древним палеосибирским генетическим субстратом, унаследованным отчасти также индейцами Америки (Sikora et al., 2019). Между тем результаты анализа полиморфизма аутосомных локусов у коренного населения Сибири показали, что на востоке этого региона появление аллелей европейского происхождения регистрируется относительно недавно – примерно три-шесть поколений назад, что связано с освоением Сибири начиная с XVII в. и особенно интенсивно в советское время (Cardona et al., 2014). Причем поток европейских генов в генофонды коренного населения Северо-Восточной Сибири осуществлялся преимущественно со стороны мужчин (Балановская и др., 2020а, б; Агджоян и др., 2021; Соловьев и др., 2023). В связи с этим вклад европейских вариантов Y-хромосомы в генофонды коренных народов Северо-Востока Сибири и других регионов Арктики обычно превышает таковой для европейских вариантов митохондриальной ДНК (мтДНК), наследуемой по материнской линии (Bosch et al., 2003; Rubicz et al., 2010; Dulik et al., 2012; Olofsson et al., 2015).

Результаты генетических исследований коренного населения Северного Приохотья – коряков и эвенов Магаданской области, показали, что частота европейских вариантов мтДНК у них очень мала (лишь у эвенов достигает 4 %) (Derenko et al., 2023), а по данным полногеномного анализа частота европейского компонента на Северо-Востоке Сибири существенно выросла лишь за последние примерно сто лет (Cardona et al., 2014). По всей видимости, это может быть связано с усилением европейского вклада со стороны мужчин, и поэтому целью настоящей работы является проведение анализа полиморфизма Y-хромосомы у коренного населения Магаданской области.

Материалы и методы

Исследованы выборки мужчин из числа представителей коренного населения (коряков и эвенов) Магаданской об-

ласти (Приложения 1 и 2)¹. На основании данных анкетирования обследованные коряки ($N = 36$) и эвены ($N = 61$) относили себя к указанным этническим группам на протяжении не менее двух-трех поколений. По результатам анализа полиморфизма мтДНК все обследованные характеризуются гаплотипами северо-восточноазиатского происхождения.

Выделение и очистку геномной ДНК из крови проводили как описано нами ранее (Деренко, Мальярчук, 2010). Для генотипирования 12 микросателлитных (STR) локусов (DYS19, DYS385a, DYS385b, DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS437, DYS438, DYS439) использовали набор реагентов PowerPlex Y System (Promega Corporation, Мэдисон, США). Аллели разделяли и детектировали с помощью капиллярного электрофореза на генетическом анализаторе ABI 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, США). Данные электрофореза анализировали с помощью программ GenScan v. 3.7 и Genotyper v. 3.7 (Applied Biosystems). При проведении статистического анализа не учитывали данные для DYS385, поскольку неизвестен порядок следования локусов DYS385a и DYS385b на Y-хромосоме. Число повторов в локусе DYS389II определяли путем вычитания длины меньшего повтора (DYS389I) из длины большего повтора (DYS389II).

Гаплогруппы Y-хромосомы устанавливали с помощью прямого секвенирования или рестрикционного анализа участков ДНК, содержащих маркеры гаплогрупп, как описано нами ранее (Malyarchuk et al., 2013). Информация об изменчивости в локусах B77, B79, B80, B81, B90, B91, B92, B94, B143, B186, B202, B203, B204, B471 получена ранее в ходе исследования полиморфизма целых Y-хромосом в различных этнических группах, включая некоторых коряков и эвенов Магаданской области (Karmin et al., 2015).

Для оценки внутривидового генетического разнообразия использовали статистику V_p – усредненную дисперсию числа повторов в STR-локусах (Kayser et al., 2001). Эволюционный возраст гаплогрупп рассчитывали, основываясь на анализе среднего числа повторов в локусах и их дисперсии (Zhivotovsky et al., 2004). Использованное в расчетах значение мутационной скорости – $2.79 \cdot 10^{-3}$ замен на локус на поколение, получено в результате усреднения мутационных скоростей для

¹ Приложения 1 и 2 см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2024-28/appx4.pdf>

10 проанализированных локусов Y-хромосомы, согласно (Ballantyne et al., 2010). Для конструирования медианных сетей STR-гаплотипов Y-хромосомы применяли программу Network 10.2 (www.fluxus-engineering.com).

Результаты и обсуждение

Результаты исследования полиморфизма Y-хромосомы показали, что мужской генофонд коряков Магаданской области представлен в основном гаплогруппами С, N и Q (табл. 1). Европейские линии у коряков обнаружены с частотой 16.7 % в виде гаплогрупп R-M17, I-M253, I-P37.2 и J-M314. У эвенов частота европейских линий еще выше – 37.8 %. Они представлены гаплогруппами R-M17, R-M269, I-P37.2, а также N-B186, которая характерна для народов Северо-Восточной Европы (Karmin et al., 2015). Восточноазиатский компонент генофонда эвенов состоит из различных подгрупп гаплогруппы С (суммарно 55.7 %). Кроме того, у эвенов зарегистрированы гаплотипы, относящиеся к гаплогруппе Q-M3, которая распространена у американских индейцев и эскимосов.

Варианты гаплогруппы С у коряков и эвенов значительно различаются. У коряков выявлены подгруппы, маркированные вариантами полиморфизма в локусах В90 и В91, а у эвенов – в локусе В80. По данным полногеномных исследований известно, что маркер В90 специфичен для Y-хромосом коренного населения Северо-Восточной Сибири (коряков, эвенков, ульчей) (Karmin et al., 2015; Балановская и др., 2018), а подгруппа В91 обнаружена только у коряков (Karmin et al., 2015). Ее частота у коряков составляет 27.8 % (см. табл. 1). Согласно результатам молекулярного датирования, основанного на анализе полиморфизма, связанного с однонуклеотидными заменами в Y-хромосомах (ОНП), возраст подгруппы В91 оценивается в 3.8 (3.0–4.7) тыс. лет (Karmin et al., 2015). Возраст вышестоящей подгруппы С-В90 составляет примерно 5.0 (4.2–5.7) тыс. лет. Исходя из сходства STR-профилей, В90-гаплотипы, по всей видимости, распространены преимущественно на Северо-Востоке Сибири, поскольку, кроме коряков, эвенков и ульчей, гомологичные STR-гаплотипы наблюдаются у якутов, юкагиров, ительменов и эвенов². В нашем исследовании у эвенов также обнаружен единичный гомологичный гаплотип, сходный по структуре с В90-гаплотипами, распространенными у коряков.

У эвенов главным образом получила распространение С-подгруппа, маркированная заменой в локусе В80 (см. табл. 1). Известно, что В80-гаплотипы характерны и для других тунгусо-маньчжурских народов (ороченов, эвенков, маньчжуров) (Yu et al., 2023). Эволюционный возраст этой подгруппы по ОНП-данным составляет 1.7 (1.2–2.2) тыс. лет (Karmin et al., 2015). Результаты анализа, проведенного Н.-Х. Yu с коллегами (Yu et al., 2023), показали, что возраст подгруппы В80 оценивается примерно в 2 тыс. лет, а гаплотипы В81 и В471, специфичные для эвенов, возникли в Приамурье и распространились на Северо-Востоке Сибири в результате миграций предков тунгусов в последние примерно 1.5 тыс. лет.

Таблица 1. Частота (в %) гаплогрупп Y-хромосомы у коряков и эвенов Магаданской области

Гаплогруппа	Коряки (N = 36)	Эвены (N = 61)
C-M217-M48-B90-B91-B92	13.9	0
C-M217-M48-B90-B91-B94	13.9	0
C-M217-M48-B90	0	1.6
C-M217-M48-B80-B81	0	16.4
C-M217-M48-B80-B471	0	26.2
C-M217-M48	2.8	11.5
C-M217-B77	2.8	0
C-M217-B79	2.8	0
C-M217	2.8	0
N-B202-B203	5.6	0
N-B202-B204	19.4	0
N-B186	0	3.3
N-M46	0	3.3
Q-B143	16.7	0
Q-M346-M3	0	3.3
O-M122	2.8	0
R-M17	8.3	27.9
R-M269	0	3.3
I-M253	2.8	0
I-P37.2	2.8	3.3
J-M314	2.8	0

Гаплогруппа N у коряков Магаданской области представлена исключительно ветвью N-B202 (25 %). Данная подгруппа преобладает в генофонде чукчей (Karmin et al., 2015; Plumäe et al., 2016; Агджоян и др., 2021), а также встречается у соседних народов – ительменов и эскимосов (Агджоян и др., 2021). Возраст ветви N-B202 составляет примерно 2.4 (1.8–3.1) тыс. лет (Plumäe et al., 2016). Эта гаплогруппа состоит из двух подгрупп – более древней N-B204 (возраст по разнообразию STR-гаплотипов оценивается в ~1.4 тыс. лет) и более молодой N-B203 (~600 лет) (Агджоян и др., 2021). У чукчей обе подгруппы распространены примерно в равной степени, у коряков преобладает более древняя подгруппа N-B204 (см. Приложение 1). У эвенов Магаданской области гаплогруппа N зарегистрирована с небольшой частотой (6.6 %) и представлена разнородными гаплотипами. В этом отношении магаданские эвены похожи на камчатских и отличаются от охотских эвенов, у которых с частотой 10 % выявлена «приамурская» подгруппа N-B479 (Агджоян и др., 2019).

Гаплогруппа Q маркирует собой древнейший компонент генофондов коренного населения Сибири и Америки. Гаплогруппа Q-F903 обнаружена у верхнепалеолитического обитателя Восточной Сибири (стоянка Афонтова гора, возраст ~17 тыс. лет) (Raghavan et al., 2014), а на северо-востоке Сибири (стоянка Дуванный Яр, возраст ~10 тыс. лет) выявлена гаплогруппа Q-B143 (Sikora et

² Адамов Д.С. Сводная таблица Y-STR гаплотипов гаплогруппы C-M48 якутов-саха. 2019. URL: <https://www.researchgate.net/profile/Dmitry-Adamov/publications/> (дата обращения: 05.09.2023).

al., 2019). Эта же гаплогруппа зарегистрирована у представителя палеоэскимосской культуры Саккак, жившего в Гренландии примерно 4 тыс. лет назад (Rasmussen et al., 2010). Сейчас гаплогруппа Q-B143 распространена только среди коренного населения Крайнего Севера Америки, Гренландии и Сибири (Malyarchuk et al., 2011; Karmin et al., 2015; Grugni et al., 2019; Luis et al., 2023). У коряков Магаданской области эта Q-гаплогруппа обнаружена с частотой 16.7 % (см. табл. 1). По косвенным данным (частотам гаплогрупп Q(xM346) и Q-NWT01, а также сходству STR-гаплотипов) гаплогруппа Q-B143 присутствует у коряков Камчатки (с частотой от 6 до 18 %)³ (Karafet et al., 2018), у чукчей (13 %)³, юкагигов (30.8 %) (Pakendorf et al., 2006), а также с высокими частотами (до 50 %) отмечается у эскимосов Аляски, Канады и Гренландии (Dulik et al., 2012; Olofsson et al., 2015; Luis et al., 2023).

Присутствие гаплогруппы Q-B143 на Северо-Востоке Сибири 10 тыс. лет назад и в настоящее время позволяет предположить, что это древнейший сибирский компонент, непрерывно присутствовавший в генофондах палеоазиатских народов и их предков. Археологические данные, а также результаты исследования полиморфизма гаплогруппы Q показали, что около 5 тыс. лет назад носители гаплогруппы Q-B143 (а также не достигшие успеха носители Q-L713 и Q-prcM120) мигрировали из Сибири в Америку, а затем в Гренландию и стали основателями палеоэскимосской культуры (Grugni et al., 2019). Между тем, по результатам датирования гаплотипов Q-B143, возраст этой гаплогруппы у современных коряков составляет всего ~2.8 тыс. лет, что указывает на возможность обратной миграции носителей этих гаплотипов (по всей видимости, палеоэскимосов) из Северной Америки на Северо-Восток Азии (Grugni et al., 2019). Аналогично исследования изменчивости STR-локусов в пределах гаплогруппы Q-B143 у гренландских и североамериканских эскимосов показали, что разнообразие и эволюционный возраст гаплотипов у гренландских эскимосов выше, чем у эскимосов Канады и Аляски, в связи с чем авторы предположили, что гаплогруппа Q-B143 распространялась палеоэскимосами с востока на запад Америки и, более того, стала одним из основных компонентов генофонда неэскимосов, сформировавшихся, скорее всего, на севере Америки примерно 700 лет назад (Olofsson et al., 2015; Luis et al., 2023).

Поскольку J.R. Luis с коллегами (Luis et al., 2023) не изучали гаплотипы Q-B143 у коренного населения Северо-Востока Азии, мы проанализировали разнообразие STR-гаплотипов в выборках эскимосов Гренландии, Канады и Аляски по данным (Dulik et al., 2012; Olofsson et al., 2015; Luis et al., 2023), а также у коряков, юкагигов и эскимосов Чукотки по данным (Pakendorf et al., 2006; Luis et al., 2023), а также настоящей работы. Результаты этого исследования показали, что действительно на Северо-Востоке Азии, в сравнении с Гренландией и Северной Америкой, наблюдается самое низкое разнообразие Q-B143-гаплотипов. Это свидетельствует о том, что они

Таблица 2. Разнообразие и эволюционный возраст STR-гаплотипов Q-B143 у эскимосских и палеоазиатских народов

Регион	N	n	Vp	Возраст, тыс. лет
Северо-Восточная Азия	12	6	0.058	0.747 ± 0.401
Аляска	34	18	0.181	1.842 ± 0.525
Канада	28	20	0.160	1.703 ± 0.769
Гренландия	70	27	0.208	2.456 ± 1.188

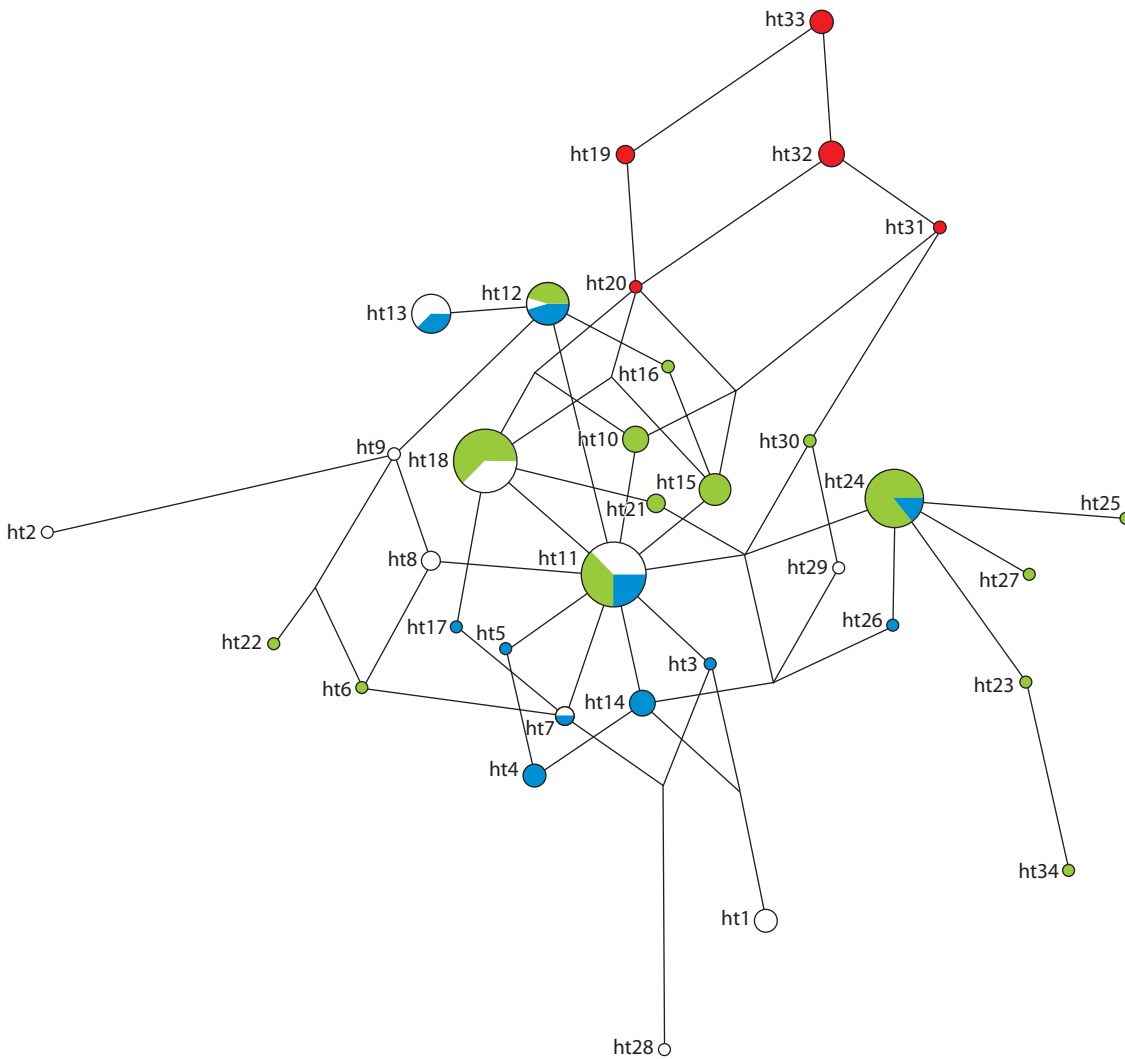
Примечание. N – размер выборки; n – количество STR-гаплотипов; Vp – дисперсия числа повторов в STR-локусах.

появились на Северо-Востоке Азии позже, чем в Северной Америке и Гренландии (табл. 2).

Необходимо отметить несоответствие датировок, полученных по STR-маркерам и по полногеномным ОНП-данным, поскольку эволюционный возраст гаплогруппы Q-B143 у коряков по полногеномным данным (2.8 ± ±0.9 тыс. лет согласно (Grugni et al., 2019)) превышает таковой по STR-данным для коренного населения Северо-Востока Сибири (0.7 ± 0.4 тыс. лет) (см. табл. 2). Это объясняется, скорее всего, очень большим несоответствием числа вариабельных позиций для сравниваемых генетических систем, высокой вероятностью повторных (прямых и обратных) мутаций для быстро эволюционирующих STR-локусов и зависимостью такого рода мутационных событий от возраста гаплогрупп, в связи с чем, по всей видимости, только для молодых ветвей-кластеров возможно получить STR-датировки, близкие к полногеномным (Агджоян и др., 2021). Таким образом, если ориентироваться на полногеномные датировки (как более точные), то можно предположить, что появление гаплогруппы Q-B143 на Северо-Востоке Азии произошло задолго до появления неэскимосов и связано с миграциями палеоэскимосов. О возможности такого рода событий свидетельствуют археологические данные, согласно которым палеоэскимосская культурная традиция появилась на Чукотке примерно 3.0–3.5 тыс. лет назад (стоянки Чертов Овраг на о. Врангеля и поселение Уненен), а также в Северном Приохотье у представителей токаревской культуры (вероятных предков коряков) примерно 2.8 тыс. лет назад (Гребенюк и др., 2019). Низкий уровень разнообразия северо-восточносибирских STR-гаплотипов и их периферийное положение в медианной сети среди всего множества Q-B143-гаплотипов арктических народов указывают на очень малое число успешных (в репродуктивном отношении) миграций палеоэскимосов на азиатское побережье (см. рисунок). По сути, наиболее вероятным предком для остальных гаплотипов, выявленных у коряков и юкагигов, является единственный гаплотип ht20 (см. рисунок).

Низкий уровень гетерогенности Q-B143-гаплотипов у коренного населения Северо-Востока Сибири свидетельствует также о том, что в их генофондах не сохранились те самые древние гаплотипы, на основе которых форми-

³ Харьков В.Н. Структура и филогеография генофонда коренного населения Сибири по маркерам Y-хромосомы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2012.



Медианная сеть STR-гаплотипов, относящихся к гаплогруппе Q-B143 Y-хромосомы, у эскимосов Гренландии (зеленый цвет), Канады (синий цвет), Аляски (белый цвет) и у коренного населения Северо-Востока Сибири (коряки, юкагиры, эскимосы) (красный цвет).

ровались гаплотипы палеоэскимосов на севере Америки и в Гренландии. Это представляется вполне вероятным, учитывая низкую эффективную численность популяций Северо-Востока Сибири и усиливающуюся в этих условиях роль дрейфа генов, а также постоянное давление со стороны соседних сибирских популяций. Известно, что периоды почти полной смены населения происходили не раз на протяжении 35-тысячелетней истории населения Сибири (Sikora et al., 2019).

Следы более поздних контактов между неоэскимосами и палеоазиатскими народами фиксируются с помощью генетических данных очень надежно. Неоэскимосы сформировались на основе двух генетических компонентов – палеоэскимосского и палеоиндейского (Flegontov et al., 2019; Sikora et al., 2019). Причем палеоиндейский компонент неоэскимосов хорошо маркируется гаплогруппами мтДНК (A2a, A2b) и Y-хромосомы (Q-M3). Поэтому по присутствию этих гаплогрупп можно оценить генетический вклад со стороны неоэскимосов. По мтДНК у азиатских эскимосов и чукчей частота гаплогрупп A2a и

A2b очень высока, а из других палеоазиатских народов эти гаплогруппы отмечены только у коряков с частотой от 2.7 до 9.1 %⁴ (Derenko et al., 2023). По Y-хромосоме палеоиндейский вклад, маркируемый гаплогруппой Q-M3, у чукчей и камчатских коряков составляет 11.0 и 6.1 % соответственно⁵. В исследованной нами выборке коряков гаплогруппа Q-M3 не выявлена, однако у эвенов частота этой гаплогруппы составляет 3.3 % (см. табл. 1). Наиболее вероятная причина появления «американской» гаплогруппы Q-M3 у эвенов Магаданской области – межэтнические контакты либо с коряками, либо непосредственно с эскимосами или родственными им племенами, которые, согласно данным археологии, этнографии и лингвистики, могли проживать на Охотском побережье еще в начале 2-го тысячелетия н. э. (Бурыкин, 2001).

⁴ Стариковская Е.Б. Филогеография митогеномов коренного населения Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2016.

⁵ Харьков В.Н. Структура и филогеография генофонда коренного населения Сибири по маркерам Y-хромосомы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2012.

Высокий уровень межэтнической метисации на Северо-Востоке Сибири, отмеченный в ряде исследований (Хаховская, 2003; Балановская, 2020а, б), связан с хозяйственным освоением этого края сначала русскими землепроходцами, а затем, в советское время, многочисленными мигрантами, в основном восточноевропейского происхождения. В настоящей работе нами также обнаружена высокая частота гаплогрупп R, I и J, характерных для восточных европейцев (и русских, в частности) (Derenko et al., 2006; Balanovsky et al., 2008). У коряков их частота составила 16.7 %, а у эвенов – 37.8 % (см. табл. 1). Причем у эвенов разнообразие R-M17-гаплотипов значительно превышает таковое для присущей собственно эвенам гаплогруппы C-M217 ($V_p = 0.225$ и 0.1 соответственно). Между тем изучение полиморфизма наследуемой по материнской линии мтДНК у коряков и эвенов Магаданской области показало, что частота европейских вариантов мтДНК у них очень мала (до 4 % у эвенов) (Derenko et al., 2023). Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о длительности процессов метисации коренного и пришлого населения на территории Магаданской области, а также о том, что со стороны пришлого населения в межэтнических браках участвовали преимущественно мужчины и большинство детей от таких браков записывались, по-видимому, как представители коренных народов, что характерно и для других районов Северо-Восточной Сибири согласно демографическим данным (Хаховская, 2003; Балановская и др., 2020б).

Заключение

Результаты проведенного исследования показали, что мужские генофонды коренного населения Магаданской области – коряков и эвенов – в структурном отношении существенно различаются. У коряков обнаружен специфический набор гаплогрупп Y-хромосомы, сходный с таковым для коренных народов Северо-Востока Азии: C-B90-B91, N-B202, Q-B143, тогда как для эвенов характерна высокая частота гаплогруппы C-B80, распространенной у тунгусо-маньчжурских народов. Общие для коряков и эвенов гаплогруппы, такие как R-M17 и I-P37.2, получены ими от пришлого восточноевропейского населения в результате метисации. Высокая частота такого рода гаплогрупп Y-хромосомы у коренного населения Магаданской области свидетельствует о достаточно интенсивных межэтнических контактах, преимущественно со стороны мужчин восточноевропейского происхождения. Анализ эволюционного возраста аборигенных гаплогрупп Y-хромосомы показал, что генофонды коряков и эвенов представлены относительно молодыми филогенетическими ветвями. У коряков возраст наиболее древнего компонента генофонда (гаплогруппа C-B91) оценивается примерно в 3.8 тыс. лет, позже в генофонде коряков появились гаплогруппы Q-B143 (примерно 2.8 тыс. лет назад) и N-B202 (примерно 2.4 тыс. лет назад). Причем гаплогруппа Q-B143, по всей видимости, унаследована предками коряков (а также других палеоазиатских народов) от палеоэскимосов в результате освоения ими Охотского побережья. Эвены появились в Северном Приохотье намного позже – в XVII в., в ходе экспансии тунгусских племен, что подтверждается результатами анализа полиморфизма гаплогруппы C-B80.

Список литературы / References

- Агджоян А.Т., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Кагазежева Ж.А., Короткова Н.А., Чернышенко Д.Н., Пономарёв Г.Ю., Утриван С.А., Кошель С.М., Балановский О.П., Балановская Е.В. Генетический портрет охотских и камчатских эвенов. *Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. Антропология*. 2019;2: 116-125. DOI 10.32521/2074-8132.2019.2.116-125
- [Agdzhoyan A.T., Bogunov Y.V., Bogunova A.A., Kamenshikova E.N., Kagazezheva Zh.A., Korotkova N.A., Chernyshenko D.N., Ponomarev G.Y., Utrivan S.A., Koshel S.M., Balanovsky O.P., Balanovska E.V. The genetic portrait of the Okhotsk and the Kamchatka Evens population. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria XXIII. Antropologia = Moscow University Anthropology Bulletin*. 2019;2:116-125. DOI 10.32521/2074-8132.2019.2.116-125 (in Russian)]
- Агджоян А.Т., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Запороженко В.В., Богунов Ю.В., Балановский О.П., Балановская Е.В. Генетический портрет чукчей Камчатки (по развернутой панели маркеров Y-хромосомы). *Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. Антропология*. 2021;1:80-92. DOI 10.32521/2074-8132.2021.1.080-092
- [Agdzhoyan A.T., Bogunova A.A., Kamenshchikova E.N., Zaporozhchenko V.V., Bogunov Y.V., Balanovsky O.P., Balanovska E.V. The Chukchi of Kamchatka: a genetic portrait based on the wide array of Y-chromosome markers. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria XXIII. Antropologia = Moscow University Anthropology Bulletin*. 2021;1:80-92. DOI 10.32521/2074-8132.2021.1.080-092 (in Russian)]
- Балановская Е.В., Богунов Ю.В., Каменщикова Е.Н., Балаганская О.А., Агджоян А.Т., Богунова А.А., Схалыхо Р.А., Альборова И.Э., Жабагин М.К., Кошель С.М., Дараган Д.М., Борисова Е.Б., Галахова А.А., Мальцева О.В., Мустафин Х.Х., Янковский Н.К., Балановский О.П. Демографический и генетический портреты улчей. *Генетика*. 2018;54(10):1218-1227. DOI 10.1134/S0016675818100041
- [Balanovska E.V., Bogunov Y.V., Kamenshikova E.N., Balagan-skaya O.A., Agdzhoyan A.T., Bogunova A.A., Skhalyakho R.A., Alborova I.E., Zhabagin M.K., Koshel S.M., Daragan D.M., Borisova E.B., Galakhova A.A., Malteeva O.V., Mustafin Kh.Kh., Yankovsky N.K., Balanovsky O.P. Demographic and genetic portraits of the Ulchi population. *Russian Journal of Genetics*. 2018; 54(10):1245-1253. DOI 10.1134/S1022795418100046]
- Балановская Е.В., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Чернышенко Д.Н., Пылев В.Ю., Балановский О.П., Лавряшина М.Б. Демографическая ситуация в чукотских селениях севера Камчатки. *Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. Антропология*. 2020а;1:87-97. DOI 10.32521/2074-8132.2020.1.087-097
- [Balanovska E.V., Bogunov Y.V., Bogunova A.A., Kamenshchikova E.N., Chernyshenko D.N., Pylev V.Y., Balanovsky O.P., Lavryashina M.B. Demographic situation in Chukchi settlements from North Kamchatka. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria XXIII. Antropologia = Moscow University Anthropology Bulletin*. 2020а; 1:87-97. DOI 10.32521/2074-8132.2020.1.087-097 (in Russian)]
- Балановская Е.В., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Пылев В.Ю., Бычковская Л.С., Балановский О.П., Лавряшина М.Б. Демографический портрет коряков севера Камчатки. *Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. Антропология*. 2020б;4: 111-122. DOI 10.32521/2074-8132.2020.4.111-122
- [Balanovska E.V., Bogunov Y.V., Bogunova A.A., Kamenshchikova E.N., Pylev V.Y., Bychkovskaya L.S., Balanovsky O.P., Lavryashina M.B. Demographic portrait of Koryaks from Northern Kamchatka. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria XXIII. Antropologia = Moscow University Anthropology Bulletin*. 2020б;4:111-122. DOI 10.32521/2074-8132.2020.4.111-122 (in Russian)]
- Бурькин А.А. Следы культуры эскимосов на Охотском побережье по археологическим, этнографическим, фольклорным и лингвистическим данным. *Сибирская заимка*. 2001. URL: <http://zaimka.ru/burykin-eskimos/> (дата обращения: 01.09.2023)

- [Burykin A.A. Traces of Eskimo culture on the coast of the Sea of Okhotsk according to archaeological, ethnographic, folkloristic and linguistic data. *Sibirskaya Zaimka*. 2001. URL: <http://zaimka.ru/burykin-eskimos/> (Reference date: 01.09.2023). (in Russian)]
- Гребенюк П.С., Федорченко А.Ю., Лебединцев А.И., Мальярчук Б.А. Древние культуры Крайнего Северо-Востока Азии и этногенетические реконструкции. *Том. журн. лингвистических и антропологических исследований*. 2019;2(24):110-136. DOI 10.23951/2307-6119-2019-2-110-136
- [Grebenuk P.S., Fedorchenko A.Y., Lebedintsev A.I., Malyarchuk B.A. The ancient cultures of the extreme Northeast Asia and ethnogenetic reconstructions. *Tomskiy Zhurnal Lingvistichekikh i Antropologicheskikh Issledovaniy = Tomsk Journal of Linguistics and Anthropology*. 2019;2(24):110-136. DOI 10.23951/2307-6119-2019-2-110-136 (in Russian)]
- Деренко М.В., Мальярчук Б.А. Молекулярная филогенетика населения Северной Евразии по данным об изменчивости митохондриальной ДНК. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2010
- [Derenko M.V., Malyarchuk B.A. Molecular Phylogeography of Northern Eurasia Populations Based on Mitochondrial DNA Variability Data. Magadan: Far Eastern Scientific Center, Far Eastern Branch of the RAS, 2010 (in Russian)]
- Соловьев А.В., Борисова Т.В., Романов Г.П., Терьютин Ф.М., Пшеничкова В.Г., Никитина С.Е., Алексеев А.Н., Барашков Н.А., Федорова С.А. Генетическая история русских старожилов Арктического побережья Якутии из с. Русское Устье по данным Y-хромосомы и широкогеномного анализа. *Генетика*. 2023; 59(9):1070-1077. DOI 10.31857/S0016675823090114
- [Solovyev A.V., Borisova T.V., Romanov G.P., Teryutin F.M., Pshenichkova V.G., Nikitina S.E., Alekseev A.N., Barashkov N.A., Fedorova S.A. Genetic history of Russian Old-Settlers of the Arctic coast of Yakutia from the settlement of Russkoye Ust'ye inferred from Y chromosome data and genome-wide analysis. *Russian Journal of Genetics*. 2023;59(9):949-955. DOI 10.1134/S1022795423090119]
- Хаховская Л.Н. Камчадалы Магаданской области (история, культура, идентификация). Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2003
- [Khakhovskaya L.N. Kamchadals of Magadan Oblast: history, culture, identification. Magadan: North-Eastern Interdisciplinary Research Institute, Far Eastern Branch of the RAS, 2003 (in Russian)]
- Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A., Kivisild T., Churnosov M., Evseeva I., Pocheshkhova E., Boldyreva M., Yankovsky N., Balanovska E., Vilems R. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context. *Am. J. Hum. Genet.* 2008;82(1):236-250. DOI 10.1016/j.ajhg.2007.09.019
- Ballantyne K.N., Goedbloed M., Fang R., Schaap O., Lao O., Wollstein A., Choi Y., van Duijn K., Vermeulen M., Brauer S., Decorte R., Poetsch M., von Wurmb-Schwark N., de Knijff P., Labuda D., Vézina H., Knoblach H., Lessig R., Roewer L., Ploski R., Dobosz T., Henke L., Henke J., Furtado M.R., Kayser M. Mutability of Y-chromosomal microsatellites: rates, characteristics, molecular bases, and forensic implications. *Am. J. Hum. Genet.* 2010;87(3):341-353. DOI 10.1016/j.ajhg.2010.08.006
- Bosch E., Calafell F., Rosser Z.H., Norby S., Lynnerup N., Hurles M.E., Jobling M.A. High level of male-biased Scandinavian admixture in Greenlandic Inuit shown by Y-chromosomal analysis. *Hum. Genet.* 2003;112(4):353-363. DOI 10.1007/s00439-003-091
- Cardona A., Pagani L., Antao T., Lawson D.J., Eichstaedt C.A., Yngvadottir B., Shwe M.T.T., Wee J., Romero I.G., Raj S., Metspalu M., Vilems R., Willerslev E., Tyler-Smith C., Malyarchuk B.A., Derenko M.V., Kivisild T. Genome-wide analysis of cold adaptation in indigenous Siberian populations. *PLoS One*. 2014;9(5):e98076. DOI 10.1371/journal.pone.0098076
- Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G., Wozniak M., Dambueva I., Dorzhu C., Luzina F., Miscicka-Sliwka D., Zakharov I. Contrasting patterns of Y-chromosome variation in South Siberian populations from Baikal and Altay-Sayan regions. *Hum. Genet.* 2006;118(5): 591-604. DOI 10.1007/s00439-005-0076-y
- Derenko M., Denisova G., Litvinov A., Dambueva I., Malyarchuk B. Mitogenomics of the Koryaks and Evens of the northern coast of the Sea of Okhotsk. *J. Hum. Genet.* 2023;68(10):705-712. DOI 10.1038/s10038-023-01173-x
- Dulik M.C., Owings A.C., Gaieski J.B., Vilar M.G., Andre A., Lennie C., Mackenzie M.A., Kritsch I., Snowshoe S., Wright R., Martin J., Gibson N., Andrews T.D., Schurr T.G., Genographic Consortium. Y-chromosome analysis reveals genetic divergence and new founding native lineages in Athapaskan- and Eskimoan-speaking populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012;109(22):8471-8476. DOI 10.1073/pnas.1118760109
- Fedorova S.A., Reidla M., Metspalu E., Metspalu M., Rootsi S., Tambets K., Trofimova N., Zhadanov S.I., Hooshiar Kashani B., Olivieri A., Voevoda M.I., Osipova L.P., Platonov F.A., Tomsy M.I., Khusnutdinova E.K., Torroni A., Vilems R. Autosomal and uniparental portraits of the native populations of Sakha (Yakutia): implications for the peopling of Northeast Eurasia. *BMC Evol. Biol.* 2013;13:127. DOI 10.1186/1471-2148-13-127
- Flegontov P., Altınışık N.E., Changmai P., Rohland N., Mallick S., Adamski N., Bolnick D.A., Broomandkhoshbacht N., Candilio F., Culleton B.J., Flegontova O., Friesen T.M., Jeong C., Harper T.K., Keating D., Kennett D.J., Kim A.M., Lamnidis T.C., Lawson A.M., Olalde I., Oppenheimer J., Potter B.A., Raff J., Sattler R.A., Skoglund P., Stewardson K., Vajda E.J., Vasilyev S., Veselovskaya E., Hayes M.G., O'Rourke D.H., Krause J., Pinhasi R., Reich D., Schiffels S. Palaeo-Eskimo genetic ancestry and the peopling of Chukotka and North America. *Nature*. 2019;570(7760):236-240. DOI 10.1038/s41586-019-1251-y
- Gorin I., Balanovsky O., Kozlov O., Koshel S., Kostryukova E., Zhabagin M., Agdzhoyan A., Pylev V., Balanovska E. Determining the area of ancestral origin for individuals from North Eurasia based on 5,229 SNP markers. *Front. Genet.* 2022;13:902309. DOI 10.3389/fgene.2022.902309
- Grugni V., Raveane A., Ongaro L., Battaglia V., Trombetta B., Colombo G., Capodiferro M.R., Olivieri A., Achilli A., Perego U.A., Motta J., Tribaldos M., Woodward S.R., Ferretti L., Cruciani F., Torroni A., Semino O. Analysis of the human Y-chromosome haplogroup Q characterizes ancient population movements in Eurasia and the Americas. *BMC Biol.* 2019;17(1):3. DOI 10.1186/s12915-018-0622-4
- Illumäe A.M., Reidla M., Chukhryaeva M., Järve M., Post H., Karmin M., Saag L., Agdzhoyan A., Kushniarevich A., Litvinov S., Ekomasova N., Tambets K., Metspalu E., Khusainova R., Yunusbayev B., Khusnutdinova E.K., Osipova L.P., Fedorova S., Utevska O., Koshel S., Balanovska E., Behar D.M., Balanovsky O., Kivisild T., Underhill P.A., Vilems R., Rootsi S. Human Y chromosome haplogroup N: a non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across language families. *Am. J. Hum. Genet.* 2016;99(1): 163-173. DOI 10.1016/j.ajhg.2016.05.025
- Karafet T.M., Osipova L.P., Savina O.V., Hallmark B., Hammer M.F. Siberian genetic diversity reveals complex origins of the Samoyedic-speaking populations. *Am. J. Hum. Biol.* 2018;30(6):e23194. DOI 10.1002/ajhb.23194
- Karmin M., Saag L., Järve M., Vicente M., Wilson Sayres M.A., Pagan L., DeGiorgio M., Talas U.G., Rootsi S., Illumäe A.M., ... Tyler-Smith C., Underhill P., Willerslev E., Nielsen R., Metspalu M., Vilems R., Kivisild T. A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture. *Genome Res.* 2015; 25(4):459-466. DOI 10.1101/gr.186684.114
- Kayser M., Krawczak M., Excoffier L., Dieltjes P., Corach D., Pascali V., Gehrig C., Bernini L.F., Jespersen J., Bakker E., Roewer L., de Knijff P. An extensive analysis of Y-chromosomal microsatellite haplotypes in globally dispersed human populations. *Am. J. Hum. Genet.* 2001;68(4):990-1018. DOI 10.1086/319510
- Luis J.R., Palencia-Madrid L., Garcia-Bertrand R., Herrera R.J. Bidirectional dispersals during the peopling of the North American Arctic. *Sci. Rep.* 2023;13(1):1268. DOI 10.1038/s41598-023-28384-8

- Malyarchuk B., Derenko M., Denisova G., Maksimov A., Wozniak M., Grzybowski T., Dambueva I., Zakharov I. Ancient links between Siberians and Native Americans revealed by subtyping the Y chromosome haplogroup Q1a. *J. Hum. Genet.* 2011;56(8):583-588. DOI 10.1038/jhg.2011.64
- Malyarchuk B., Derenko M., Denisova G., Khoit S., Wozniak M., Grzybowski T., Zakharov I. Y-chromosome diversity in the Kalmyks at the ethnical and tribal levels. *J. Hum. Genet.* 2013;58(12):804-811. DOI 10.1038/jhg.2013.108
- Olofsson J.K., Pereira V., Børsting C., Morling N. Peopling of the north circumpolar region – insights from Y chromosome STR and SNP typing of Greenlanders. *PLoS One.* 2015;10(1):e0116573. DOI 10.1371/journal.pone.0116573
- Pagani L., Lawson D.J., Jagoda E., Mörseburg A., Eriksson A., Mitt M., Clemente F., Hudjashov G., DeGiorgio M., Saag L., ... Thomas M.G., Manica A., Nielsen R., Villems R., Willerslev E., Kivisild T., Metspalu M. Genomic analyses inform on migration events during the peopling of Eurasia. *Nature.* 2016;538(7624):238-242. DOI 10.1038/nature19792
- Pakendorf B., Novgorodov I.N., Osakovskij V.L., Danilova A.P., Protopopov A.P., Stoneking M. Investigating the effects of prehistoric migrations in Siberia: genetic variation and the origins of Yakuts. *Hum. Genet.* 2006;120(3):334-353. DOI 10.1007/s00439-006-0213-2
- Pugach I., Matveev R., Spitsyn V., Makarov S., Novgorodov I., Osakovskiy V., Stoneking M., Pakendorf B. The complex admixture history and recent southern origins of Siberian populations. *Mol. Biol. Evol.* 2016;33(7):1777-1795. DOI 10.1093/molbev/msw055
- Raghavan M., Skoglund P., Graf K.E., Metspalu M., Albrechtsen A., Moltke I., Rasmussen S., Stafford T.W., Jr., Orlando L., Metspalu E., Karmin M., Tambets K., Rootsi S., Mägi R., Campos P.F., Balanovska E., Balanovsky O., Khusnutdinova E., Litvinov S., Osipova L.P., Fedorova S.A., Voevoda M.I., DeGiorgio M., Sicheritz-Ponten T., Brunak S., Demeshchenko S., Kivisild T., Villems R., Nielsen R., Jakobsson M., Willerslev E. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature.* 2014;505(7481):87-91. DOI 10.1038/nature12736
- Rasmussen M., Li Y., Lindgreen S., Pedersen J.S., Albrechtsen A., Moltke I., Metspalu M., Metspalu E., Kivisild T., Gupta R., ... Brunak S., Sicheritz-Pontén T., Villems R., Nielsen R., Krogh A., Wang J., Willerslev E. Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. *Nature.* 2010;463(7282):757-762. DOI 10.1038/nature08835
- Rubicz R., Zlojutro M., Sun G., Spitsyn V., Dekka R., Young K.L., Crawford M.H. Genetic architecture of a small, recently aggregated Aleut population: Bering Island, Russia. *Hum. Biol.* 2010;82(5-6):719-736. DOI 10.1353/hub.2010.a408138
- Sikora M., Pitulko V., Sousa V., Allentoft M.E., Vinner L., Rasmussen S., Margaryan A., de Barros Damgaard P., de la Fuente Castro C., Renaud G., ... Sajantila A., Lahr M.M., Durbin R., Nielsen R., Meltzer D., Excoffier L., Willerslev E. The population history of north-eastern Siberia since the Pleistocene. *Nature.* 2019;570(7760):182-188. DOI 10.1038/s41586-019-1279-z
- Yu H.-X., Ao C., Zhang X.-P., Liu K.-J., Wang Y.-B., Meng S.-L., Li H., Wei L.-H., Man D. Unveiling 2,000 years of differentiation among Tungusic-speaking populations: a revised phylogeny of the paternal founder lineage C2a-M48-SK1061. *Front. Genet.* 2023;14:1243730. DOI 10.3389/fgene.2023.1243730
- Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Cinnioglu C., Kayser M., Morar B., Kivisild T., Scozzari R., Cruciani F., Destro-Bisol G., Spedini G., Chambers G.K., Herrera R.J., Yong K.K., Gresham D., Tournev I., Feldman M.W., Kalaydjieva L. The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time. *Am. J. Hum. Genet.* 2004;74(1):50-61. DOI 10.1086/380911

ORCID

B.A. Malyarchuk orcid.org/0000-0002-0304-0652
M.V. Derenko orcid.org/0000-0002-1849-784X

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00264 (<https://rscf.ru/project/22-24-00264/>).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 14.09.2023. После доработки 29.11.2023. Принята к публикации 29.11.2023.