



Козлов А.И.^{1, 2, 3)}, Вершубская Г.Г.¹⁾, Малярчук Б.А.⁴⁾,
Литвинов А.Н.⁴⁾, Балановская Е.В.³⁾

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

²⁾ Международная лаборатория исследований социальной интеграции,
Национальный исследовательский университет Высшая школа экономики,
ул. Мясницкая, д.11, каб.529, Москва, 101000, Россия

³⁾ Медико-генетический научный центр, 115522, Москва, ул. Москворечье, д. 1.

⁴⁾ ФГБУН «Институт биологических проблем Севера» ДВО РАН, 685000, Магадан, Россия

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДЕТЕРМИНАНТЫ УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА: ВНУТРИ- И МЕЖЭТНИЧЕСКАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЛАКТАЗЫ *LCT*, ТРЕГАЛАЗЫ *TREN* И САХАРАЗЫ-ИЗОМАЛЬТАЗЫ *SI* У ЭВЕНКОВ И ДРУГИХ КОРЕННЫХ НАРОДОВ СИБИРИ

Введение. Авторы рассматривают популяционные особенности генетических детерминант усвоения сахаров, как следствия адаптации к условиям среды. Цель работы – оценить полиморфизм генов, определяющих активность ферментов-дисахаридаз: лактазы *LCT* (*rs4988235*), трегалазы *TREN* (*rs2276064*) и сахаразы-изомальтазы *SI* (*rs781470490*) в различных этноареальных группах эвенков

Материалы и методы. Проведено генотипирование образцов биоматериалов 1365 неродственных индивидов, представляющих 15 этнотерриториальных групп населения Европейской России, Сибири, Дальнего Востока РФ. «Фокусные» группы: «западные» ($N=65$), «зabayкальские» ($N=50$) и «прихотские» ($N=81$) эвенки (Красноярский край, Северное Забайкалье, Средний Алдан-Прихотье). Остальные выборки позволяют оценить специфику распределения генетических детерминант усвоения дисахаридов в популяциях, различающихся в расовом, антропо-экологическом, хозяйственно-типологическом отношении.

Результаты. Территориальные выборки эвенков не отличаются друг от друга по частотам аллелей и распределению генотипов *LCT* ($p>0,2$) и *TREN* ($p>0,8$). Эвенки оказываются близки по этим показателям к якутам, бурятам, монголам и популяциям Дальнего Востока и Чукотки. Делеции *SI delAG* в выборке западных эвенков не обнаружено.

Обсуждение. Причины сходства таёжных охотников-эвенков со скотоводами бурятами, монголами, якутами в частотах *S*LCT* требуют дальнейших исследований. Они могут быть обусловлены: ослаблением отбора под влиянием традиционной кухни с заменой свежего молока кисломолочными продуктами; высокой активностью специфической кишечной микрофлоры; наличием иных, кроме полиморфизма *LCT*С/Т-13910*, генетических детерминант синтеза лактазы. Остаются неясными эволюционные истоки клинальной изменчивости частот аллелей гена *TREN*, ассоциированной с выраженностью монголоидной предковой компоненты в генофонде популяций Северной Евразии. Представляется важным генетический скрининг популяций коренного населения Дальнего Востока РФ, направленный на оценку распространенности делеции *SI delAG* – детерминанта нарушений активности сахаразы-изомальтазы.

Заключение. Несмотря на значительные географические дистанции между регионами обитания, рассмотренные выборки эвенков близки по частотам аллелей и распределению генотипов *LCT* и *TREN* ($p>0,2$ во всех случаях).

Ключевые слова: коренное население севера; средовые воздействия; мальабсорбция углеводов; генетическая изменчивость; дисахаридазы; дисахаридазные энзимопатии

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-24-2-6

Введение

Коренные северяне, как и другие группы населения мира, переходящие от традиционного к модернизированному образу жизни, находятся в фазе нутриционного перехода, то есть смены характера питания и энерготрат на фоне происходящих в обществе экономических, демографических и эпидемиологических изменений. Характерная черта таких изменений в популяциях высокоширотных и географически удалённых регионов – существенное увеличение в рационе доли углеводных, мучных и крахмалсодержащих продуктов, вклад которых в распространение метаболических нарушений сам по себе сравним со вкладом жиров. Негативным кофактором является носительство генотипов, детерминирующих сниженный уровень или отсутствие продукции сахаразы-изомальтазы, лактазы, трегалазы, панкреатических и слюварной амилаз, характерное для аборигенов Арктики. Экологически и эволюционно обусловленная и закреплённая в генотипе пониженная способность к усвоению сложных углеводов в современных условиях вступает в конфликт с ростом потребления сахаров и крахмалсодержащих продуктов [Малаярчук, 2018; Козлов, Никитин, 2022].

Распространение в группах коренных народов избыточной массы тела, ожирения, сердечно-сосудистых заболеваний вызывает тревогу медиков. Однако для решения фундаментальных вопросов о причинах и факторах этой «эпидемии болезней цивилизации» требуется вклад со стороны специалистов в области экологии и биологии человека, антропологии, генетики.

В частности, недостаточно прояснен вопрос о выраженности внутри- и межгрупповой варибельности генетических регуляторов метаболизма в различных группах коренного населения северных и удалённых территорий. В публикациях медицинского профиля полученные в той или иной популяции данные зачастую рассматриваются как общая характеристика всех «коренных малочисленных народов Севера» [Батулин с соавт., 2017]. При этом антропологический анализ выявляет существенное разнообразие наследственных детерминант ферментативной активности даже в локальных выборках представителей одной этнической группы северян. Это, в частности, показало сравнение частот генотипов лактазы (*LCT*) в выборках лесных, гыданских, ямальских и европейских тундровых ненцев [Козлов с соавт., 2022].

Накопление материалов для оценки выраженности внутриэтнического полиморфизма генетических детерминант метаболизма представляется актуальной задачей. При этом необходимо при выборе объекта исследований ориентироваться на этноареальные группы народов, до недавнего времени сохранявших традиционный образ жизни и при этом освоивших в ходе своей истории разнообразные биотопы и варианты природопользования.

С учётом этих обстоятельств, мы в серии работ рассмотрим полиморфизм генетических детерминант метаболизма на примере трёх локальных групп эвенков, привлекая данные о группах как географически близких, так и населяющих территории на большом удалении от регионов проживания «целевых» в нашем исследовании эвенкийских популяций.

Эвенки – один из самых крупных «малочисленных народов Севера РФ». Согласно переписи 2010 г., на территории России проживало 37 843 эвенков (второе место по численности после ненцев). Кроме того, ещё от одной до двух тысяч этнических эвенков проживает в Монголии, а Всекитайская перепись населения 2010 года зарегистрировала на территории КНР 30 870 представителей этой этнической группы [Ставров, 2013].

При чрезвычайно широкой и экологически разнообразной территории расселения эвенков (от левобережья Енисея на западе до Приамурья и Приохотья на востоке), их контакты с многочисленными соседними народами с неизбежностью привели к формированию в составе единой этнической общности различающихся в антропологическом, диалектном и хозяйственно-культурном отношении локальных групп [Левин, 1958; Василевич, 1969; Туголуков, 1982; Будаева, 1999; Сирина, 2002]. Естественно, что это разнообразие прослеживается и в генетических характеристиках этноареальных субпопуляций эвенков [Генофонд населения..., 2000; Агджоян с соавт., 2019].

В данном исследовании анализируется полиморфизм генов, детерминирующих усвоение организмом человека простых сахаров – лактозы, трегалозы и сахарозы. Усвоение каждого из этих дисахаридов требует участия соответствующего фермента (лактазы, трегалазы и сахаразы-изомальтазы), расщепляющих соответственно лактозу («молочный сахар») на моносахариды глюкозу и галактозу, трегалозу («грибной сахар») – на две молекулы α -глюкозы, сахарозу – на α -глюкозу и β -фруктозу. Каждый из перечисленных ферментов находится под кон-

тролем соответствующего гена. В результате мутаций аллельное состояние генов может изменяться, отражаясь на уровне активности или продукции энзима.

Цель настоящей работы – оценить полиморфизм генов и аллелей, определяющих уровень продукции или активности ферментов-дисахаридаз лактазы *LCT* (rs4988235), трегалазы *TREH* (rs2276064) и сахаразы-изомальтазы *SI* (rs781470490) в различных этноареальных группах эвенков Центральной и Восточной Сибири.

Материалы и методы

В анализ включены данные о 1365 индивидах, представляющих 15 этнических и этно-территориальных групп населения Европейской России, Сибири и Дальнего Востока РФ.

«Фокусными» являются три группы эвенков. В рамках предложенного В.А. Туголуковым деления эвенков на «западную и восточную половины этнического ареала» [Туголуков, 1982, с. 129], включенная в наше исследование выборка эвенков Красноярского края (бывшего Эвенкийского автономного округа) относится к западной части этнического ареала группы (далее в тексте обозначается как «западные эвенки», N= 65), а две других группы являются «восточными», представляя популяции Северного Забайкалья (условно «зabayкальские», N= 50) и Среднего Алдана – Охотского побережья (условно «приохотские эвенки», N= 81).

Выборки, представляющие остальные этнические группы, позволяют оценить специфику распределения генетических детерминант усвоения дисахаридов в популяциях, различающихся в расовом, антропологическом и хозяйственно-типологическом отношении.

В выборки западных эвенков (представлена мужчинами и женщинами) и восточных эвенков (представлена мужчинами) включались не связанные родством индивиды, предки которых на протяжении не менее трех поколений относили себя к эвенкийскому этносу. Поскольку провести генотипирование по интересующим нас аллелям удалось не для всех образцов, объём выборки для каждого гена-детерминанта указан в соответствующих разделах работы.

Сбор биологических образцов проводился на основе добровольного участия и письменного информированного согласия под контролем Этических комиссий Медико-генетического научного центра (г. Москва) и Института биологических проблем Севера ДВО РАН (г. Магадан).

Выделение ДНК из венозной крови проведено методом фенол-хлороформной экстракции с использованием протеиназы К. Генотипирование образцов ДНК проведено с использованием биочипа Infinium iSelect HD Custom BeadChip (Illumina, США) на платформе iScan (Illumina, США). Использовался кастомный биочип индивидуального дизайна, включивший маркеры генов *LCT* и *TREH*: с помощью программного обеспечения PLINK рассчитаны значения частот аллелей rs4988235*С и rs2276064*А в каждой популяции.

Привлечены данные опубликованных ранее результатов молекулярно-генетических исследований выборок ненцев, коми, обских угров (хантов и манси), шорцев [Козлов с соавт., 2020; Козлов с соавт., 2022; Козлов с соавт., 2023]. Концентрацию ДНК в этих образцах измеряли с помощью спектрофотометра NanoDrop 2000С, генотипирование (гены *LCT*, *TREH* и *SI*) проводили полимеразно-цепной реакцией (ПЦР) в режиме реального времени на амплификаторе ПЦР Bio-Rad CFX96 Touch. Хорошая согласованность результатов, полученных разными методами генотипирования, подтверждена нами ранее [Козлов с соавт., 2022].

Совокупность образцов ДНК из анализируемых популяций (за исключением выборок «западных» эвенков) изучена по панелям Illumina4M и Illumina750K. Проведена фильтрация с помощью PLINK 1.9 [Chang et al., 2015]: по качеству прочтения геномов; родственности индивидов (менее 3-й степени по версии программы KING 2.3.0 [Manichaiku et al., 2010]); сцепленности ДНК-маркеров и их мономорфизму. Проведен анализ предковых компонент методом ADMIXTURE с помощью программного обеспечения ADMIXTURE v1.3.0 [Alexander et al., 2009], число моделируемых предковых компонент к варьировало от 2 до 10. Для каждого значения к рассчитана кросс-валидация для его вероятностной оценки. В работе приводится вклад двух предковых компонент при k= 2, которые моделируют соотношение вклада восточно-евразийской (монголоидной) и западно-евразийской (европеоидной) компонент генофондов изученных популяций.

Расчет и последующая обработка результатов осуществлялись при помощи программы Statistica 8.0 и упомянутой программы PLINK для анализа популяционно-генетических данных. Вычисление 95% доверительного интервала проводилось по методу Вальда с коррекцией по Агрести – Коуллу с помощью онлайн-калькулятора (разработка Jeff Sauro, URL:

Таблица 1. Частоты аллелей и генотипов лактазы *LCT* (rs4988235) и трегалазы *TREH* (rs2276064) в популяциях Европейской России, Сибири и Дальнего Востока РФ
Table 1. Lactase *LCT* (rs4988235) and trehalase *TREH* (rs2276064) allele and genotype frequencies in populations of European Russia, Siberia, and Far East

Группа		<i>LCT</i> rs4988235						<i>TREH</i> rs2276064					
		N	TT	CT	CC	T	C	N	AA	GA	GG	A	G
1	Русские	164	0,10	0,54	0,37	0,37	0,63	174	0,01	0,04	0,95	0,03	0,97
2	Коми-пермяки	94	0,14	0,44	0,43	0,36	0,64	75	0,00	0,12	0,88	0,06	0,94
3	Коми (зыряне)	110	0,12	0,45	0,43	0,35	0,65	50	0,00	0,10	0,90	0,05	0,95
4	Обские угры	165	0,02	0,29	0,68	0,17	0,83	183	0,01	0,21	0,78	0,12	0,88
5	Ненцы (Ямал)	54	0,09	0,26	0,65	0,22	0,78	56	0,04	0,45	0,52	0,26	0,74
6	Шорцы	92	0,05	0,23	0,72	0,17	0,83	92	0,08	0,43	0,49	0,29	0,71
7	Якуты	65	0,00	0,15	0,85	0,08	0,92	68	0,10	0,28	0,62	0,24	0,76
8	Буряты	135	0,00	0,07	0,93	0,04	0,96	65	0,08	0,34	0,58	0,25	0,75
9	Монголы	161	0,01	0,05	0,94	0,04	0,96	162	0,12	0,43	0,45	0,33	0,67
10	Эвенки западные	24	0,00	0,08	0,92	0,04	0,96	25	0,12	0,32	0,56	0,28	0,72
11	Эвенки забайкальск.	54	0,02	0,04	0,94	0,04	0,96	54	0,11	0,54	0,35	0,38	0,62
12	Эвенки приохотские	32	0,00	0,13	0,88	0,06	0,94	33	0,12	0,48	0,39	0,36	0,64
13	Эвены	76	0,00	0,04	0,96	0,02	0,98	87	0,17	0,47	0,36	0,41	0,59
14	Нанайцы	79	0,00	0,00	1,00	0,00	1,00	86	0,19	0,52	0,29	0,45	0,55
15	Чукчи, эскимосы	60	0,00	0,02	0,98	0,01	0,99	36	0,17	0,53	0,31	0,43	0,57

<http://www.measuringusability.com/wald.htm>. Дата обращения – 01.04.2024). При сравнении частот делеции *delAG* в гене *S1* в выборках применён точный тест Фишера с поправкой на множественное сравнение по Холму-Бонферрони. Заключение о достоверности различий – на уровне значимости $p < 0,05$. Межгрупповые сравнения частот аллелей и генотипов проводили методом χ^2 с поправкой Холма-Бонферрони на максимальное правдоподобие.

Результаты

Оценки частот аллелей и генотипов *LCT* (rs4988235) и *TREH* (rs2276064) в выборках западных, забайкальских, приохотских эвенков и в сравниваемых популяциях населения Европейской России, Сибири и Дальнего Востока РФ представлены в таблице 1.

По распределению частот аллелей и генотипов лактазы (ген *LCT*) включенные в наше исследование эвенкийские выборки достоверно не различаются между собой ($p > 0,2$ при сравнении как по аллельным частотам, так и по распределению генотипов).

При группировке по частотам аллеля-детерминанта ограниченной активности лактазы *C*LCT* (рис. 1), все три выборки эвенков оказываются близкими к популяциям якутов, бурят,

монголов, эвенов, нанайцев, чукчей. От эвенкийских выборок (рис. 1–В) достоверно отличаются ($p < 0,05$) две группы популяций: А) русских, коми и коми-пермяков; С) обских угров, ямальских ненцев и шорцев.

По распределению частот аллелей и генотипов *TREH* три выборки эвенков (табл. 1) также достоверно не различаются: $p > 0,8$.

По частотам аллелей гена *TREH* (рис. 2) выборки забайкальских и приохотских эвенков близки к дальневосточным популяциям – эвенкам, нанайцам, чукчам и эскимосам (межвыборочные различия не достигают уровня статистической достоверности, $p > 0,2$), но западные эвенки по частоте аллеля *A*TREH* достоверно отличаются от нанайцев ($p = 0,03$). Все эти группы (как эвенкийские, так и дальневосточные) характеризуются наиболее высоким среди всех рассматриваемых выборок носительством детерминирующего сниженную активность трегалазы аллеля *A*TREH*. При этом забайкальские эвенки достоверно отличаются от ненцев, якутов и бурят повышенным носительством аллеля *A*TREH* ($p < 0,05$).

Поскольку активность фермента трегалазы определяется гомо- или гетерозиготностью по аллелю *A*TREH* [Muller et al., 2013], рассмотрим межпопуляционные различия в распределении генотипов. По этому признаку от эвенков

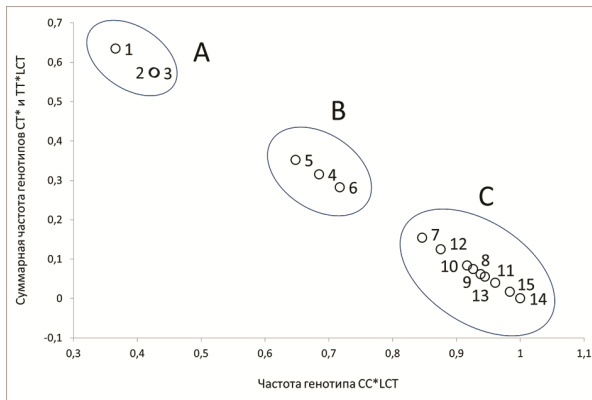


Рисунок 1. Частоты генотипов LCT (rs4988235) в популяциях Европейской России, Сибири и Дальнего Востока РФ
Figure 1. Frequencies of LCT genotypes (rs4988235) in populations of European Russia, Siberia and the Russian Far East

Примечания к рисункам 1 и 2. Цифровые обозначения соответствуют нумерации выборок в Таблице 1.
 Notes for figures 1 and 2. The numerical designations correspond to the numbering of the samples in Table 1.

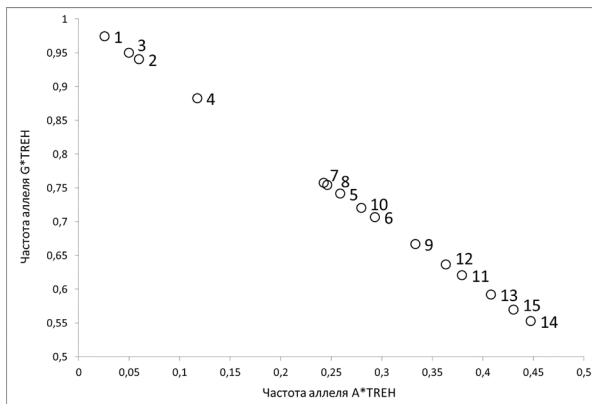


Рисунок 2. Частоты аллелей гена TREH (rs2276064) в популяциях Европейской России, Сибири и Дальнего Востока РФ
Figure 2. Allele frequencies of the TREH gene (rs2276064) in populations of European Russia, Siberia and the Far East of the Russian Federation

достоверно ($p < 0,001$) отличаются близкие друг к другу выборки русских, коми и коми-пермяков. Парное сравнение по частотам генотипов *TREH* всех выборок эвенков, а также каждой эвенкийской выборки с шорцами, эвенками и монголами, значимых отличий не выявило. За счёт более высокой доли гетерозиготного генотипа *GA*TREH*, детерминирующего умеренное сни-

жение активности трегалазы, приохотские эвенки достоверно отличаются от обских угров, а забайкальские – от угров Оби, бурят и якутов ($p < 0,01$ во всех случаях).

Мы располагаем данными о частотах генотипов *SI c.273_274delAG* (rs781470490) и делеции *SI delAG* только в выборке западных эвенков и в некоторых популяциях, привлечённых для сравнения. Как можно видеть из таблицы 2, у эвенков, как и во всех выборках, представляющих популяции, локализованные далее к западу (от шорцев до русских), делеция *SI delAG* не обнаружена. Однако в более восточных, по сравнению с эвенками групп (эвены, чукчи и эскимосы) данная делеция встречается.

Обсуждение

Проведённый ранее анализ генофондов народов Сибири [Агджоян с соавт., 2019] показал, что по Y-хромосоме у забайкальских эвенков прослеживаются генетические связи с якутами и отчасти с народами Южной Сибири, но при этом прямых следов ассимиляции бурятами эвенкийских родовых групп или включения бурятских родовых групп в состав эвенков не выявлено. У амурских эвенков (в нашем исследовании обозначаемых как приохотские) обнаружены связи с популяциями Дальнего Востока, в частности, с эвенками Приохотья и Камчатки. В целом же забайкальские и приохотские эвенки сохраняют черты «восточнотунгусского» генетического компонента, находящегося на значительном удалении от генофондов народов Сибири, Восточной и Центральной Азии [Агджоян с соавт., 2019]. Результаты анализа полиморфизма митохондриальной ДНК, наследуемой по материнской линии, также продемонстрировали общность происхождения западных и восточных эвенков, а также якутов, южных алтайцев и тувинцев [Derenko et al., 2007]. При этом исследованные группы эвенков располагались на разных «полюсах» объединяющего их кластера, что свидетельствует о межгрупповых различиях, которые отчасти могли быть обусловлены адаптацией к факторам среды и особенностями питания.

Всё это даёт основание рассматривать распределение генетических детерминант углеводного метаболизма в этноареальных группах эвенков как адаптивных характеристик, в значительной степени обусловленных характером природопользования групп (хотя, безусловно, генетические контакты локальных популяций с соседними народами свой вклад вносили).

Таблица 2. Распределение частот генотипов сахаразы-изомальтазы *SI* с.273_274delAG (rs781470490) и частота делеции *SI delAG* в популяциях Европейской России, Сибири и Дальнего Востока РФ

Table 2. *SI* rs781470490 genotype frequencies and the prevalence of *SI delAG* deletion in populations of European Russia, Siberia, and Far East t

Популяции	N	Генотипы локуса rs781470490			Частота делеции <i>SI delAG</i>	
		<i>nn</i>	<i>nd</i>	<i>dd</i>	Выявл. частота	95% доверительный интервал
Русские	46	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00 – 0,07
Коми (зыряне)	39	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00 – 0,08
Обские угры	90	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00 – 0,07
Ненцы (Ямал)	114	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00 – 0,03
Шорцы	119	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00 – 0,03
Эвенки западные	65	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00 – 0,05
Эвены	71	0,93	0,07	0,00	0,04	0,01 – 0,09
Чукчи, эскимосы	14	0,71	0,29	0,00	0,14	0,05 – 0,34

Примечания. *n* – нормальный аллель (AG)³; *d* – делеция одного динуклеотида AG (аллель *SI delAG*).
Notes. *n* – normal allele (AG)³; *d* – deletion of one AG dinucleotide (*SI delAG* allele).

Лактаза. С географическими и хозяйственно-типологическими характеристиками рассматриваемых популяций прослеживается связь распределения частот детерминант ограниченной активности лактазы: аллеля *C*LCT* и генотипа *CC*LCT* (табл. 1, рис. 1).

В явно обособленную группу вошли русские, коми и коми-пермяки, то есть народы, в традиционной кухне которых молоко и молочные продукты дополняли рацион, основанный на продукции земледелия (рис. 1–А). Сходство западносибирских групп – обских угров, ненцев и шорцев (рис. 1–В) по частотам аллеля *C*LCT* обусловлено влиянием как минимум двух факторов. Во-первых, это сходство традиционного природопользования шорцев и обских угров – таёжного и таёжно-тундрового вариантов хозяйствования с использованием (хотя и небольшим) молока домашнего скота: коров у манси, оленей у хантов, лошадей и овец у шорцев [Головнёв, 1993; Козлов с соавт., 2020]. Вторым существенным фактором мы считаем генетические связи многих родов ямальских ненцев с северными хантами, за счёт которых, в сочетании даже с минимальным по объёмам использованием оленьего молока, могло поддерживаться умеренное давление в пользу носительства обуславливающего персистенцию лактазы аллеля *T*LCT* [Козлов с соавт., 2020; Козлов с соавт., 2022].

Наибольший интерес представляет третья группа, характеризующаяся самым высоким носительством аллеля *C*LCT* (рис. 1–С). Помимо «фокусных» в рамках нашего исследования эвенков, она включила как исторически не прак-

тиковавшие молочного животноводства народы Дальнего Востока и Чукотки (эвенов, нанайцев, чукчей, эскимосов), так и типичных скотоводов Центральной Азии – якутов, бурят, монголов, для которых ограниченная активность к способности усвоения «молочного сахара» лактозы кажется по меньшей мере странной.

Прежде всего отметим, что наши данные о частотах аллелей и генотипов *LCT* у якутов, бурят и монголов подтверждают результаты других исследований, согласно которым частота генотипа *CC*LCT* у якутов равна 94% [Bersaglieri et al., 2004], у бурят варьирует от 82 до 89% [Сokolova с соавт., 2007; Segurel et al., 2020] а у монголов составляет 87,5% [Segurel et al., 2020]. Можно заключить, что высокая частота первичной гиполактазии действительно присуща скотоводческим народам Центральной Азии и Северной Сибири. В характерном для этих групп диапазоне (82-94%) находится и частота генотипа *CC*LCT* у эвенков (92 и 94% в западной и забайкальской и 88% в приохотской выборках – табл. 1), хотя характерный для эвенков тип природопользования больше ориентирован на охотничье-промысловую деятельность, чем на скотоводство [Василевич, 1969; Будаева, 1999; Сирина, 2002]. Таким образом, в одну группу (рис. 1–С) вошли популяции с разными типами природопользования: арктические оленеводы; кочевые и полуседлые охотники тайги; скотоводы резко континентальной зоны Азии.

С позиций популяционной истории народов Сибири, локализация эвенкийских выборок на рисунке 1 выглядит вполне ожидаемой: на разных

этапах своей истории эвенки периодически контактировали с якутами, бурятами и монголами как в генетическом, так и в культурном плане, что могло вести к сходству в распределении частот генотипов лактазы. Нельзя исключить влияние и многократно отмечавшейся исследователями клинальной изменчивости носительства аллеля C^*LCT , частота которого нарастает от Европы к Дальнему Востоку [Kovalenko et al., 2023].

Для наших выборок реальность такой клины подтверждается высоким значением коэффициента корреляции Пирсона ($R=0,980$; $p<0,01$) между частотой аллеля C^*LCT и вкладом восточно-евразийской (монголоидной) предковой компоненты ADMIXTURE на уровне $K=2$. Причины формирования клинальной изменчивости аллелей гена LCT не ясны. Ряд исследователей указывает на возможную роль миграций древних европейских скотоводческих групп в восточном направлении, в результате которых в популяциях юго-западной Сибири повысилась доля носителей аллеля T^*LCT и, соответственно снизилось носительство предкового аллеля C^*LCT [Irving-Pease et al., 2024].

Наиболее внимательного рассмотрения вошедшие в группу С (рис. 1) выборки заслуживают с позиций антропологии питания.

Согласно распространенной концепции культурно-генетической коэволюции, доля носителей обусловленной генотипом CC^*LCT гиполактазии снижается по мере увеличения продолжительности практики молочного скотоводства [Walker, Thomas, 2019]. Сближение по частотам аллелей и генотипов LCT эвенков с другими группами Дальнего Востока и Чукотки такому взгляду не противоречит.

Оседлые и полуседлые скотоводческие группы эвенков, в разной степени ориентированные на разведение лошадей и крупного рогатого скота, сложились в Прибайкалье и Забайкалье, в Приангарье, на Среднем и Нижнем Вилюе [Туголуков, 1982]. Однако, судя по этнографическим материалам, интенсивность скотоводства, как и употребление молочных продуктов эвенками оставались, в целом, умеренными, а по сравнению с практикой бурят, монголов и якутов – низкими.

По данным этнографов, оленеводство эвенков имеет специфический «таёжный» характер, будучи ориентированным на транспортное (преимущественно верховое и вьючное) использование животных [Василевич, 1969; Сирина, 2002]. При небольших размерах стада это обусловило высокую одомашненность оленей что,

помимо прочего, позволило эвенкам включать в традиционную кухню оленье молоко. Однако объём потребления молока не мог быть значительным. Удойность важенок очень мала: согласно имеющимся оценкам, за один день от 10-15 самок северного оленя можно надоить всего около одного литра молока [Сирина, 2002]. Соответственно, молоко как в скотоводческих, так и в оленеводческих группах эвенков, оставалось умеренно распространенным и спорадически употребляемым продуктом, и давление отбора в пользу носительства необходимого для усвоения поступающей с ним лактозы аллеля T^*LCT не могло быть существенным.

Тем не менее, причины высокой концентрации аллеля C^*LCT в популяциях скотоводческих народов Центральной и Северной Азии окончательно не ясны.

Несомненно, имеют значение особенности традиционной бурятской, монгольской и якутской кухонь, где цельное молоко идёт в пищу реже, чем это обычно представляют: его либо добавляют в небольших количествах в чай, либо потребляют в виде кисломолочных продуктов, при приготовлении которых лактоза расщепляется [Герасимова с соавт., 2000; Сэджав, 2000; Саввин, 2005; Николаев-Сомоготто, 2009]. Из-за малого поступления лактозы с пищей давление отбора в пользу носительства T^*LCT ослабляется, эволюционно древний аллель C^*LCT остаётся преобладающим.

По мнению Л. Сегурел с соавторами [Segurel et al., 2020], существенную роль в адаптации представителей скотоводческих культур к потреблению лактозы могли играть факторы микробиологического характера. Ферментативная обработка молока (сбраживание, ферментация) выступала элементом внешнего, «внеорганизменного» использования бактерий, а формировавшаяся при употреблении кисломолочных блюд специфическая кишечная микрофлора обеспечивала расщепление лактозы, снижая роль фермента лактазы, необходимой для усвоения молочного сахара.

Наконец, нельзя исключить наличие в популяциях бурят, монголов и якутов иных, кроме полиморфизма $LCT^*C/T-13910$, генетических вариантов, определяющих синтез лактазы у взрослых [Соколова с соавт., 2007].

Если предположить влияние перечисленных факторов и на формирование генотипов LCT в популяциях эвенков, яснее становится их отличие от представленных в нашем исследовании выборок

тундровых оленеводов (ненцев Ямала) и таёжных охотников (обских угров, шорцев), отличающихся от эвенков более высоким носительством аллеля T*LCT (табл. 1, рис. 1).

Трегалоза. Учитывая ограниченный набор содержащих трегалозу природных продуктов, единственным заметным источником поступления этого дисахарида для коренного населения высокоширотных регионов следует признать грибы. Но согласно этнографическим данным, в традиционном питании сибирских эскимосов-юпик, чукчей, ненцев, эвенков, грибы отсутствовали, а буряты и монголы максимально избегали не только их употребления (исключая медицинские и ритуальные цели), но и сбора [Василевич, 1969; Жуковская, 1979; Будаева, 1999; Дробышев, Сыртыпова, 2016]. Только во второй половине XX в. коренные северяне, включая эвенков, начали собирать грибы сначала для продажи, а затем в небольших количествах и для собственного употребления [Будаева, 1999; Симонова, Самсонова, 2022; Yamin-Pasternak, 2007]. Таким образом, при традиционных вариантах питания народов субарктической Азии трегалоза в пище либо отсутствовала полностью, либо поступала в незначительных количествах, которые вряд ли могли оказывать влияние на отбор генотипов *TREH*.

Частота носительства аллеля A*TREN в наших выборках (табл. 1, рис. 2) нарастает с запада к востоку, что согласуется с результатами прежних исследований. Подтверждается и выявленная ранее связь между частотой аллеля A*TREN и выраженностью восточно-евразийской (монголоидной) предковой компоненты ADMIXTURE в анализируемых выборках: коэффициент корреляции Пирсона составляет $R = 0,926$ ($p < 0,01$) [Kozlov et al., 2023].

Косвенным образом наличие «монголоидной» клины нарастания частот аллеля A*TREN подтверждают и характеристики эвенкийских выборок. Хотя различия между ними статистически недостоверны ($p > 0,2$ и по частотам аллелей, и по распределению генотипов *TREH*), группа западных эвенков по частотам A*TREN оказывается максимально удалённой от дальневосточных популяций, значимо ($p < 0,05$) отличаться от выборки нанайцев (рис. 2).

Сахароза. Распространённость генетически детерминированной сахарозной энзимопатии изучена слабо, особенно в российских популяциях. Согласно современным взглядам, возникновение динуклеотидной делеции AG в локусе rs781470490 гена сахаразы-изомальтазы *SI* было уникальным событием в популяции

неозскимосов 1,2-2 тыс. лет назад. До последних 150-200 лет в условиях традиционного природопользования и питания арктических охотников-инуитов, неусваиваемость сахарозы, обусловленная носительством делеции, оставалась селективно нейтральным признаком. В результате периодического обмена генами между отдельными группами древних неозскимосов и близких к современности инуитов с коренными народами Чукотки, Камчатки и Приохотья, носительство мутации распространилось в регионе древних и современных контактов коренных народов Азии и Америки [Козлов с соавт., 2023].

В выборке эвенков делеция *SI delAG* не обнаружена. Носительство этой мутации фиксируется только в группе эвенков, имевших более тесные связи с популяциями Северного Приохотья, Камчатки и Чукотки: не включёнными в данную работу коряками [Малярчук с соавт., 2017], а также представленными в Таблице 2 чукчами и эскимосами.

Подчеркнём, что мы располагаем данными секвенирования участка гена *SI* только в одной выборке эвенков, относящейся к наиболее западной части этнического ареала группы. Нельзя исключить носительства делеции и обусловленных ею ферментативных нарушений в более восточных группах, в особенности у приохотских эвенков, на протяжении столетий контактировавших с эвенками Приохотья. Учитывая это, продолжение и расширение исследований распространённости генетических детерминант сахарозной энзимопатии в популяциях коренного населения Дальнего Востока России следует считать актуальной задачей.

Заключение

Несмотря на значительные географические дистанции между регионами обитания, рассмотренные выборки эвенков близки по частотам аллелей и распределению генотипов *LCT* и *TREH* ($p > 0,2$ во всех случаях).

Это отличает эвенков от обследованных ранее ненцев, субэтнические группы которых варьируют по частотам детерминирующего ограниченную продукцию лактазы генотипа *CC*LCT*, носительство которого в локальных группах составляет 0,90 у гыданских и европейских тундровых ненцев, 0,70 у лесных (отличие от европейских $p = 0,06$) и 0,65 у ямальских ненцев (отличие от гыданской и европейской выборок $p < 0,05$) [Козлов с соавт., 2022].

При этом эвенки отличаются от представителей групп с лесо-таёжным типом природопользования (хантов и манси, шорцев, нанайцев) по распределению генотипов *LCT*, сближаясь по частотам детерминирующего ограниченной с возрастом продукцию лактазы аллеля *C*LCT* со скотоводами Центральной Азии.

Причины сходства таёжных охотников-эвенков с бурятами, монголами и в меньшей степени с якутами в частотах *C*LCT* требуют дальнейших исследований. Они могут быть обусловлены как ослаблением отбора в пользу носительства аллеля *T*LCT* под влиянием традиционной кухни с заменой свежего молока кисломолочными продуктами, так и высокой активностью специфической кишечной микрофлоры или иных, кроме полиморфизма *LCT *C/T-13910*, генетических вариантов, определяющих синтез лактазы у взрослых.

Неясны эволюционные истоки формирования клинальной изменчивости частот аллелей генов *LCT* и *TREN*, ассоциированной с выраженностью монголоидной предковой компоненты в генофонде популяций Северной Евразии.

Актуальным остаётся также генетический скрининг популяций коренного населения Дальнего Востока России (включая различные группы эвенков), направленный на оценку распространённости делеции *SI delAG* – детерминанта нарушений активности сахаразы-изомальтазы.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках исследовательской темы Антропология евразийских популяций (AAAA-A19-119013090163-2) НИИ и Музея антропологии МГУ, Государственного задания для ФГБНУ «Медико-генетический научный центр имени академика Н.П. Бочкова» и Института биологических проблем Севера ДВО РАН, а также Программы фундаментальных исследований Национального исследовательского университета «Высшая школа экономики».

Библиография

Агджоян А.Т., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Запороженко В.В., с соавт. Мозаика генофонда эвенков: забайкальский и амурский сегменты // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2019. № 3. С. 67–76. DOI: 10.32521/2074-8132.2019.3.067-076.

Батурин А.К., Сорокина Е.Ю., Вржесинская О.А., Бекетова Н.А., Сокольников А.А., с соавт. Изучение связи генетического полиморфизма rs2228570 гена *VDR* с обеспеченностью витамином D у жителей российской Арктики // Вопросы питания, 2017. Т. 86. № 4. С. 77–84.

Будаева Ц.Б. Экологические традиции коренного населения Байкальского региона (на примере Республики Бурятия). Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 1999. 191 с.

Василевич Г.М. Эвенки. Историко-этнографические очерки (XVIII-начало XX в.). Л.: Наука. 1969. 304 с.

Генофонд населения России и сопредельных стран // Под ред. Ю.Г. Рычкова. Санкт-Петербург: Наука. 2000.

Герасимова К.М., Галданова Г.Р., Очирова Г.Н. Традиционная культура бурят. Улан-Удэ: БЭЛИГ. 2000. 143 с.

Головнев А.В. Историческая типология хозяйства народов Северо-Западной Сибири. Новосибирск: Новосибирский государственный университет. 1993. 204 с.

Дробышев Ю.И., Сыртыпова С.-Х. Дополнительные источники жизнеобеспечения кочевников Центральной Азии // Аридные экосистемы, 2016. Т. 22. № 3 (68). С. 92–98.

Жуковская Н.Л. Пища кочевников центральной Азии // Советская этнография, 1979. № 5. С. 64–75.

Козлов А.И., Вершубская Г.Г., Лавряшина М.Б., Остроухова И.О. Отражение особенностей традиционного питания в генофондах народов с лесо-таёжным типом природопользования // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2020. № 3. С. 46–56. DOI: 10.32521/2074-8132.2020.3.046-056.

Козлов А.И., Лавряшина М.Б., Вершубская Г.Г., Балановская Е.В. Своеобразие субэтнических групп ненцев по генетическим детерминантам метаболизма сахаразы, трегалозы и лактозы // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2022. № 3. С. 63–71. DOI: 10.32521/2074-8132.2022.3.063-071.

Козлов А.И., Малярчук Б.А., Лавряшина М.Б., Вершубская Г.Г. Нарушения усвоения сахаразы подтверждают своеобразие генетической истории эскимосов // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2023. № 2. С. 82–91. DOI: 10.32521/2074-8132.2023.2.082-091.

Козлов А.И., Никитин И.А. Мучные и крахмалосодержащие продукты в питании коренного населения высокоширотных и арктических регионов России традиции и современность // Вестник археологии, антропологии и этнографии, 2022. № 4 (59). С. 209–218.

Левин М.Г. Этническая антропология и проблемы этногенеза народов Дальнего Востока. М.: Тр. Ин-та этнографии АН СССР. Т. XXXVI. 1958. 359 с.

Малярчук Б.А. Долговременные ген-средовые взаимодействия и генетика нарушений метаболизма в популяциях коренного населения Северо-Востока Азии // Экологическая генетика. 2018. Т. 16. № 2. С. 30–35.

Малярчук Б.А., Деренко М.В., Денисова Г.А. Частота неактивного варианта сахаразы-изомальтазы у коренного населения Северо-Восточной Азии // Генетика, 2017. 53 (9). С. 1109–1111.

Николаев-Сомоготто С.И. Народ саха. Якутск: Якутский край. 2009. 300 с.

Саввин А.А. Пища якутов до развития земледелия (опыт историко-этнографической монографии). Якутск: Сахаполиграфиздат. 2005. 274 с.

Симонова В.В., Самсонова И.В. «Неучтенная традиция»: Собирачество как занятие и промысел у эвенков Южной Якутии // Этнография, 2022. № 4 (18). С. 56–83.

Сирина А.А. Катангские эвенки в XX веке: расселение, организация среды жизнедеятельности. Москва-Иркутск: Изд-во Оттиск. 2002. 286 с. (2-е изд.).

Соколова М.В., Васильев Е.В., Козлов А.И., Ребриков Д.В., Сенкеева С.С., с соавт. Полиморфизм *C/T-13910* регуляторного участка гена лактазы *LCT* и распростра-

ненность гиполактазии в популяциях Евразии // Экологическая генетика, 2007. Т. 5. № 3. С. 25–34.

Ставров И.В. Тенденции демографического развития неханьских национальностей Северо-Восточного Китая (начало XXI в.) // Вестник Дальневосточного отделения РАН, 2013. № 4 (170). С. 146–151.

Сэджав Ц. Научные основы переработки продуктов у монголов // Проблемы истории и культуры кочевых цивилизаций Центральной Азии. Улан-Удэ, 2000. Т. 4. С. 169–179.

Туголуков В.А. Эвенки. В кн.: И.С.Гуревич (отв. ред.). Этническая история народов Севера. М., Наука, 1982. с. 129–154.

Информация 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;

Малярчук Борис Аркадьевич, д.б.н., ORCID ID: 0000-0002-0304-0652; malbor@mail.ru;

Литвинов Андрей Николаевич, к.б.н., ORCID ID: 0000-0003-3107-1955; alitvinov92@mail.ru;

Балановская Елена Владимировна, д.б.н., профессор; ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.

Поступила в редакцию 04.04.2024,
принята к публикации 23.04.2024.

Kozlov A.I.^{1,2,3)}, Vershubskaya G.G. 1), Malyarchuk B.A.⁴⁾,
Litvinov A.N.⁴⁾, Balanovska E.V.³⁾

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

²⁾ International Laboratory for Social Integration Studies, National Research University Higher School of Economics, Mysnitskaya st., 11, of. 529, Moscow, 101000, Russia

³⁾ Research Centre of Medical Genetics, Moskvorechje st., 1, Moscow, 115478, Russia

⁴⁾ Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Portovaya st., 18, 685000, Magadan, Russia

GENETIC DETERMINANTS OF CARBOHYDRATE METABOLISM: INTRA- AND INTERETHNIC VARIABILITY OF THE LACTASE *LCT*, TREHALASE *TREH* AND SUCRASE-ISOMALTASE *SI* GENES IN THE EVENKI AND OTHER INDIGENOUS PEOPLES OF SIBERIA

Introduction. The authors consider the features of genetic determinants of disaccharide assimilation as the corollary of adaptation to the environment. The aim of the study was to assess the polymorphism of the genes that determine activity of disaccharidase enzymes lactase (*LCT*, rs4988235), trehalase (*TREH*, rs2276064) and sucrase-isomaltase (*SI*, rs781470490) in different territorial groups of Evenks.

Materials and methods. Biomaterial samples from 1365 unrelated individuals representing 15 ethno-territorial population groups in European Russia, Siberia, and the Far East of the Russian Federation were genotyped. "Focus" groups include "Western" (N=65), "Transbaikal" (N=50), and "Okhotsk" (N=81) Evenks (Krasnoyarsk Krai, Northern Transbaikalia, Okhotsk-Aldan region). The other study groups allow us to assess the specificity of the distribution of genetic determinants of disaccharide assimilation in populations that differ from racial, ecological, and subsistence perspectives.

Results. The Evenki territory subgroups do not differ from each other in terms of allele frequencies and genotype distribution of *LCT* ($p>0.2$) and *TREH* ($p>0.8$) and are similar to Yakuts, Buryats, Mongols, and populations of the Far East and Chukotka. The *SI* delAG deletion was not found in the Western Evenki subgroup.

Discussion. A question of similarity between taiga hunters Evenks to cattle breeders Buryats, Mongols, and Yakuts in terms of C*LCT frequencies requires further elaboration. Possible explanations may include a weakening of selection for the T*LCT allele due to the shift in traditional diet toward replacement of fresh milk with fermented dairy products, high activity of specific intestinal microflora, or the existence of other lactase synthesis genetic determinants, besides LCT*C/T-13910. The evolutionary origins of the clinal variation in the TREH gene allele frequencies, which appears to be associated with the expression of the Mongoloid ancestral component in the gene pool of populations in Northern Eurasia, remain unclear. It seems appropriate to conduct genetic screening in the indigenous populations of the Russian Far East in order to assess the prevalence of SI delAG deletion as an inducer of the sucrase-isomaltase deficiency.

Keywords: indigenous people of the North; environmental influence; carbohydrate malabsorption; genetic variability; disaccharidase; enzyme deficiency

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-24-2-6

References

- Agdzhoyan A.T., Bogunov Y.V., Bogunova A.A., Kamenshikova E.N., et al. Mozaika genofonda evenkov: zabajkal'skij i amurskij segmenty [The mosaic of the evenks gene pool: transbaikalian and amur segments]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seria XXIII. Antropologia], 2019, 3, pp. 67–76. DOI: 10.32521/2074-8132.2019.3.067-076. (In Russ.).
- Baturin A.K., Sorokina E.Yu., Vrzhesinskaya O.A., Beketova N.A., Sokolnikov A.A., et al. Izuchenie svyazi geneticheskogo polimorfizma rs2228570 gena VDR s obespechennost'yu vitaminom D u zhitelej rossijskoj Arktiki [The study of the association between rs2228570 polymorphism of VDR gene and vitamin D blood serum concentration in the inhabitants of the Russian Arctic]. *Vo-prosy pitaniya* [Problems of Nutrition], 2017, 86 (4), pp. 77–84. (In Russ.).
- Budaeva C.B. *Ekologicheskie tradicii korennoego nasele-niya Bajkal'skogo regiona (na primere Respubliki Buryatiya)* [Ecological traditions of the indigenous population of the Baikal region (on the example of the Republic of Buryatia)]. Ulan-Ude, BNC SO RAN Publ., 1999. 191 p. (In Russ.).
- Vasilevich G.M. *Evenki. Istoriko-etnograficheskie ocherki* (XVIII-nachalo XX v.) [Historical and ethnographic sketches (XVIII-early XX c.)]. Leningrad, Nauka, 1969. 304 p. (In Russ.).
- Genofond naseleniya Rossii i sopredel'nyh stran. Pod red. Yu.G. Rychkova* [The gene pool of the population of Russia and neighbouring countries]. St.Petersburg, Nauka Publ., 2000. (In Russ.).
- Gerasimova KM, Galdanova GR, Ochirova GN. *Tradicionnaya kul'tura buryat* [Traditional culture of Buryats]. Ulan-Ude, BELIG Publ., 2000. 143 p. (In Russ.).
- Golovnev A.V. *Istoricheskaya tipologiya hozyajstva narodov Severo-Zapadnoj Sibiri* [Historical typology of the economy of the peoples of North-West Siberia]. Novosibirsk, Novosibirsk State University Publ., 1993, 204 p. (In Russ.).
- Drobyshev Yu.I., Syrtypova S.-Kh. Dopolnitel'nye istochniki zhizneobespecheniya kochevnikov Central'noj Azii [Additional sources of the livelihood of the nomads of inner asia]. *Aridnye ekosistemy* [Arid Ecosystems], 2016, 22, 3 (68), pp. 92–98. (In Russ.).
- Zhukovskaya N.L. Pishcha kochevnikov central'noj Azii [Food of nomads of central Asia]. *Sovetskaya etnografiya* [Soviet Ethnography], 1979, 5, pp. 64–75. (In Russ.).
- Kozlov A.I., Vershubskaya G.G., Lavryashina M.B., Ostroukhova I.O. Otrazhenie osobennostej tradicionnogo pitaniya v genofondah narodov s lesno-tayozhnyim tipom prirodopol'zovaniya [Gene pool reflects traditional diet peculiarities of ethnic groups practicing taigazforest type of economy]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seria XXIII. Antropologia], 2020, 23 (3), pp. 46–56. DOI: 10.32521/2074-8132.2020.3.046-056. (In Russ.).
- Kozlov A.I., Lavryashina M.B., Vershubskaya G.G., Balanovska E.V. Svoebrazie subetnicheskikh grupp nencev po geneticheskim determinantam metabolizma saharozy, tregalozy i laktozy [The peculiarity of sub-ethnic groups of nenets in genetic determinants of the metabolism of sucrose, trehalose and lactose]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seria XXIII. Antropologia], 2022, 23 (3), pp. 63–71. DOI: 10.32521/2074-8132.2022.3.063-071 (In Russ.).
- Kozlov A.I., Malyarchuk B.A., Lavryashina M.B., Vershubskaya G.G. Narusheniya usvoeniya saharozy podtverzhdayut svoebrazie geneticheskoy istorii eskimov [Sucrose malabsorption confirms the distinctive genetic history of the Inuit]. *Lomonosov Journal of Anthropology* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seria XXIII. Antropologia], 2023, 23, (2), pp. 82–91. DOI: 10.32521/2074-8132.2023.2.082-091. (In Russ.).
- Kozlov A.I., Nikitin I.A. Muchnye i krah-malsoderzhashchie produkty v pitanii korennoego nasele-niya vysokoshirotnykh i arkticheskikh regionov Rossii tradicii i sovremennost' [Farinaceous and starchy foods in the diet of the indigenous people of the high-latitude and Arctic regions of Russia: tradition and modernity]. *Vestnik arheologii, antropologii i etnografii* [Bulletin of Archeology, Anthropology, and Ethnography], 2022, 4 (59), pp. 209–218. (In Russ.).
- Levin M.G. Ehtnicheskaya antropologiya i problemy ehtnogeneza narodov Dal'nego Vostoka [Ethnic anthropology and problems of ethnogenesis of the peoples of the Far East]. In *Papers of the Institute of Ethnography of the USSR Academy of Sciences*, 1958. Vol. XXXVI. 359 p. (In Russ.).

- Malyarchuk B.A. Dolgovremennye gen-sredovye vzaimodejstviya i genetika narushenij metabolizma v populyacijah korennoho naseleniya Severo-Vostoka Azii [Long-term gene-environment interactions and genetics of metabolic disorders in aboriginal populations of Northeast Asia]. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological genetics], 2018, 16 (2), pp. 30–35. (In Russ.).
- Malyarchuk B.A., Derenko M.V., Denisova G.A. Chastota neaktivnogo varianta saharazy-izomal'tazy u korennoho naseleniya Severo-Vostochnoj Azii [The frequency of inactive sucrose-isomaltase variant in indigenous populations of Northeast Asia]. *Genetika* [Russian Journal of genetics], 2017, 53 (9), pp. 1109–1111. (In Russ.).
- Nikolaev-Somogotto S.I. *Narod saha* [The Sakha People]. Yakutsk, Yakutskij Kraj Publ., 2009. 300 p. (In Russ.).
- Savin AA. *Pishcha yakutov do razvitiya zemledeliya (opyt istoriko-etnograficheskoj monografii)* [Yakut food before the development of agriculture (experience of historical and ethnographic monograph)]. Yakutsk, Sahapoligrafizdat Publ., 2005. 274 p. (In Russ.).
- Simonova V.V., Samsonova I.V. «Neuchtennaya tradiciya»: Sobiratel'stvo kak zanyatie i promysel u evenkov yuzhnoj yakutii [An "Overlooked Tradition": Gathering as Occupation and Trade Among the Evenkis of South Yakutia]. *Etnografiya* [Ethnography], 2022, 4 (18), pp. 56–83. (In Russ.).
- Sirina AA. *Katangskie evenki v XX veke: rasselenie, organizaciya sredi zhiznedeyatel'nosti* [Katanga Evenks in the XX century: settlement, organisation of living environment]. Moscow-Irkutsk: Ottisk Publ., 2002. 286 p. (2nd edition). (In Russ.).
- Sokolova M.V., Vasil'ev E.V., Kozlov A.I., Rebrikov D.V., Senkeeva S.S., et al. Polimorfizm C/T-13910 reguljatornogo uchastvka gena laktazy LCT i rasprostranennost' gipolaktazii v populyacijah Evrazii [Polymorphism C/T-13910 of the LCT gene regulatory region and lactase deficiency in Eurasian populations]. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological genetics], 2007, 5 (3), pp. 25–34. (In Russ.).
- Stavrov I.V. Tendencii demograficheskogo razvitiya nekan'skih nacional'nostej Severo-Vostochnogo Kitaya (nachalo XXI v.) [The main tendencies of non-han nationalities demographic development in the North-East China (the beginning of XXI century)]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya RAN* [The Bulletin of the RAS North-East Scientific Center], 2013, 4 (170), pp. 146–151. (In Russ.).
- Sedzhav C. Nauchnye osnovy pererabotki produktov u mongolov [Scientific bases of product processing among Mongols]. In *Problemy istorii i kul'tury kochevyh civilizacij Central'noj Azii* [Problems of history and culture of nomadic civilisations of Central Asia]. Ulan-Ude, 2000, 4, pp. 169–179. (In Russ.).
- Tugolukov VA. *Evenki*. In: I.S.Gurevich (ed.) *Etnicheskaya istoriya narodov Severa* [Ewenks. Ethnic history of the peoples of the North], 1982. pp. 129–154. (In Russ.).
- Alexander D.H., Novembre J., Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome research*, 2009, 19 (9), pp. 1655–1664.
- Bersaglieri T., Sabeti P.C., Patterson N., Vanderploeg T., Schaffner S.F., et al. Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene. *Am. J. Hum. Genet.*, 2004, 74 (6), pp. 1111–1120.
- Chang C.C., Chow C.C., Tellier L.C., Vattikuti S., Purcell S.M., et al. Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets. *Gigascience*, 2015, 4 (1), pp. s13742-015-0047–8.
- Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T., Denisova G., Dambueva I. et al. Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in northern Asian populations. *Am. J. Hum. Genet.*, 2007, 81 (5), pp. 1025–1041. DOI: 10.1086/522933.
- Irving-Pease EK, Refoyo-Martínez A, Barrie W, Ingason A, Pearson A, et al. The selection landscape and genetic legacy of ancient Eurasians. *Nature*, 2024, 625, pp. 312–320. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06705-1>
- Kovalenko E., Vergasova E., Shoshina O., Popov I., Ilynskaya A., et al. Lactase deficiency in Russia: multiethnic genetic study. *Europ. J. Clin. Nutr.*, 2023, 77 (8), pp. 803–810.
- Kozlov A., Vershubskaya G., Gorin I., Petrusenko V., Lavryashina M., Balanovska E. Prevalence of genetically determined trehalase deficiency in populations of Siberia and Russian Far East. *Int. J. Circumpolar Health*, 2023, 82 (1). DOI: 10.1080/22423982.2023.2183931 DOI 10.1080/22423982.2023.2183931.
- Manichaikul A., Mychaleckyj J.C., Rich S.S., Daly K., Sale M., et al. Robust relationship inference in genome-wide association studies. *Bioinformatics*, 2010, 26 (22), pp. 2867–2873.
- Muller Y.L., Hanson R.L., Knowler W.C., Fleming J., Goswami J., et al. Identification of genetic variation that determines human trehalase activity and its association with type 2 diabetes. *Human Genetics*, 2013, 132, pp. 697–707.
- Segurel L., Guarino-Vignon P., Marchi N., Lafosse S., Laurent R., Bon C., Fabre A., Hegay T., Heyer E. Why and when was lactase persistence selected for? Insights from Central Asian herders and ancient DNA. *PLoS Biol.*, 2020, 18 (6): e3000742. DOI 10.1371/journal.pbio.3000742.
- Walker C., Thomas M.G. *The evolution of lactose digestion*. In: *Lactose*. Academic Press. 2019. pp. 1–48.
- Yamin-Pasternak S. An ethnomycological approach to land use values in Chukotka. *Études Inuit Studies*, 2007, 31 (1), pp. 121-141.

Information about the 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;

Malyarchuk Boris A., PhD, D.Sci.; ORCID ID: 0000-0002-0304-0652; malbor@mail.ru;

Litvinov Andrey N., PhD, ORCID ID: 0000-0003-3107-1955; alitinov92@mail.ru;

Balanovska Elena, PhD, Prof; ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.

© 2024. This work is licensed under a CC BY 4.0 license