

ВОЗМОЖНОСТЬ СОХРАНЕНИЯ ГЕНОФОНДА В ДИАСПОРЕ НА ПРИМЕРЕ ТВЕРСКИХ КАРЕЛ

© 2018 г. А. Т. Агджоян^{1, 2, *}, Д. М. Дараган², Р. А. Схаляхо², П. П. Реутов²,
Ж. А. Кагазежева^{1, 2}, Г. С. Фрейдин¹, О. П. Балановский^{1, 2, 3, **}, Е. В. Балановская^{2, 3}

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

²Медико-генетический научный центр, Москва, 115478 Россия

³Биобанк Северной Евразии, Москва, 115215 Россия

*e-mail: aagdzhoyan@gmail.com

**e-mail: balanovsky@inbox.ru

Популяция тверских карел сформировалась в XVII–XVIII вв. в результате миграций карел Корельского уезда (географически – Карельский перешеек и Приладожье) на территорию Тверской области и в течение трех веков проживала среди многочисленного русского населения. Проведено изучение генофонда современных тверских карел ($N = 61$) по расширенной панели 49 SNP-маркеров Y-хромосомы в контексте окружающих популяций Восточной Европы и сопредельных регионов. Наибольшая степень генетического сходства тверских карел прослеживается с коренным населением северо-востока Европы (в частности, с южными карелами и вепсами Карелии), к которому, согласно историческим данным, и восходит происхождение изученной популяции. Полученные результаты указывают на сохранение генофонда диаспоры карел Тверской области по прошествии более десяти поколений после ее основания.

Ключевые слова: популяционная генетика, генофонд, диаспора, тверские карелы, Y-хромосома, SNP-маркеры, гаплогруппы, геногеография.

DOI: 10.1134/S0016675818130027

Большинство исследований генетической истории народонаселения Северной Евразии посвящены популяциям в пределах их “исторического” ареала, что позволяет выявить как генетические компоненты, унаследованные от автохтонного населения, так и следы миграционных потоков. Более сложной задачей является реконструкция генетической истории популяций, сменивших ареал, т.е. популяций диаспор, проживающих вдали от основного этнического ареала и оказавшихся среди генетически отличного местного населения, превышающего их по численности. Генофонды диаспор рассмотрены в ряде публикаций, в том числе в работах нашего научного коллектива (для популяций армян [1], евреев [2, 3], греков [4]).

Цель настоящей работы – изучение генофонда диаспоры карел, компактно проживающих в Тверской области и говорящих на диалекте карельского языка. По историческим данным их формирование восходит к XVII–XVIII вв., когда предки тверских карел несколькими волнами мигрировали из Корельского уезда (географически – Карельский перешеек и Приладожье) вследствие политической ситуации в период русско-швед-

ской войны. Предполагаются и более поздние, но незначительные миграции карел. В течение XIX–XX вв. значительно изменялась численность (1834 г. – 83 тыс. чел., 1930 г. – 150 тыс. чел., 1959 г. – 59 тыс. чел., 1989 г. – 23 тыс. чел., 2002 – 14.6 тыс. чел., 2010 г. – 7.4 тыс. чел. [5, 6]), но не ареал тверских карел: основными районами компактного проживания оставались северо-восточные районы Тверской области [5].

По данным дерматоглифики [7] выявлена наибольшая близость тверских карел к вепсам и карелам Карелии. По данным о митохондриальной ДНК [8] также показана их близость к южным карелам и вепсам. По маркерам Y-хромосомы [8] тверские карелы анализировались только в составе общей выборки карел, что не позволяет привлечь эти данные для сравнения даже по панели маркеров, известных в 2008 г. Представленные нами результаты анализа генофонда тверских карел основаны на использовании широкой современной панели маркеров Y-хромосомы, включающей информативные гаплогруппы, неизвестные десятилетие назад.

Экспедиционное обследование (согласно методологии, описанной в [9]) генофонда тверских карел охватило Лихославльский, Спировский и Рамешковский районы Тверской области [10]. В группу обследованных ($N = 61$) включены неродственные между собой мужчины, предки которых (на глубине минимум трех поколений) родились в Тверской области и относили себя к карелам. Обследование проведено на основе письменного информированного согласия и под контролем Этической комиссии ФГБНУ «МГНЦ» [9]. Пробы подготовки образцов ДНК, генотипирование 49 SNP-маркеров Y-хромосомы (включая маркеры наиболее информативных субвариантов гаплогруппы N-M178 [11]) и картографический анализ генетических расстояний Нея проводились соответственно методам, описанным в [12].

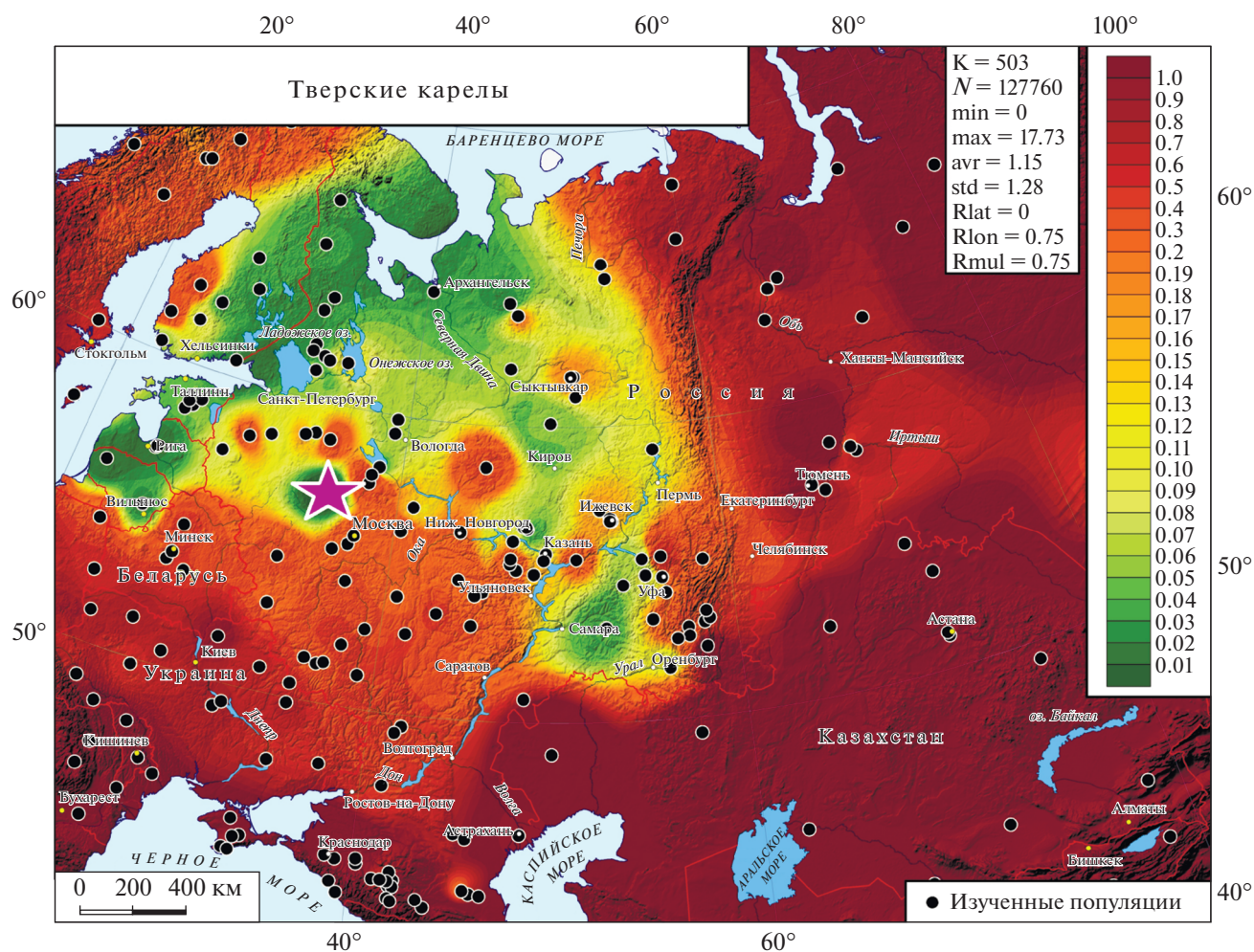
Анализ полиморфизма Y-хромосомы тверских карел выявил в их генофонде 11 гаплогрупп. Наиболее частыми оказались три гаплогруппы: N-Z1936 (31%), R-M198 (xM458) (30%) и N-VL29 (18%). На долю остальных гаплогрупп приходится суммарно около 21%: на I-M253 – 7%, по 3% – E-M78 и R-M458, по 1.6% – I-M223, I-P37.2, J-M12, N-P43 и R-GG400.

Анализ генофонда диаспор – популяций, в течение долгого времени существующих на значительном удалении от основного этнического ареала, – складывается из двух задач: 1) выявления степени генетического сходства с популяциями “исторической прародины”, т.е. степени сохранения исходного генофонда; 2) выявления степени генетического сходства с генофондом их нового окружения, т.е. степени замещения исходного генофонда местными компонентами. Соотношение частот гаплогрупп N-Z1936 и N-VL29 (субвариантов гаплогруппы N-M178) хорошо служит этой цели, поскольку позволяет дифференцировать популяции Русского Севера и остальной массив русских популяций [12, 13]. Для тверских карел это соотношение оказалось таким же, как в популяциях Северо-Восточной Европы [11], а не в центральных русских популяциях, к которым относятся русские Тверской области. Этот результат, основанный на частотах двух высокоинформативных для данной территории гаплогрупп N-Z1936 и N-VL29, позволяет предполагать большее генетическое сходство тверских карел с карелами и вепсами Карелии, чем с тверскими русскими. Однако более надежным является сравнение генофонда тверских карел с окружающими популяциями по всему спектру гаплогрупп Y-хромосомы.

Анализ генетических расстояний Нея от тверских карел до окружающих популяций позволяет количественно оценить степень их сходства на основе всего разнообразия гаплогрупп, а после-

дующее картографирование полученного паттерна дает возможность наглядно проследить закономерности в географическом пространстве. Карта генетических расстояний Нея от тверских карел (рисунок) позволяет оценить положение их генофонда среди широкого спектра популяций Восточной Европы, Урала, Западной Центральной Азии и Кавказа. Она указывает на соответствие генофонда тверских карел генетическому паттерну Северо-Восточной Европы, характерному для популяций северо-западных регионов России (карел и вепсов Карелии, народонаселения Прибалтики и отчасти Приуралья [14]), и на отличия от паттерна, охватывающего массив центральных и южных русских популяций (а также белорусов, украинцев и некоторых других групп славян [14]). Области генетически близких популяций практически совпадают и для тверских карел, и для карел, и для вепсов Карелии (показаны в [14]), что указывает на сходство их происхождения. В частности, генетические расстояния Нея от тверских карел до популяций южных, северных карел и вепсов Карелии входят в интервал минимальных ($d = 0.02-0.03$). Такое сходство возможно либо при сохранении тверскими карелами исходного генофонда и брачной изоляции от русских популяций, либо при условии значительных повторных миграционных потоков из того же источника, что и предковый генофонд. Однако исторические данные о значительных миграциях из Карелии, Финляндии или Прибалтики в Тверскую область за последние двести лет не обнаружены. Следовательно, популяция тверских карел, несмотря на 20-кратное сокращение численности в течение последнего столетия (от 150 до 7.4 тыс. чел.) и проживание среди многочисленного русского населения, на протяжении более десятка поколений сохраняла свой предковый генофонд.

Полученные результаты имеют значение, во-первых, для мониторинга генетико-эпидемиологической ситуации в Тверской области: поскольку резкое сокращение численности могло быть связано с изменением самоидентификации тверских карел и их ассимиляцией русским населением, то в современных популяциях русских Тверской области можно ожидать повышенную долю генетического компонента, характерного для северо-востока Европы (и карел в частности). Во-вторых, полученные результаты важны для фундаментальной науки – как частный пример в рамках общей задачи: по прошествии нескольких веков и при значительном сокращении численности предковый генофонд популяции-диаспоры может сохраняться.



Карта генетических расстояний Нея от тверских карел до окружающих популяций Восточной Европы и сопредельных регионов. Сиреновой звездой показана популяция тверских карел, черными точками – популяции сравнения; расшифровка цветовой шкалы приведена справа: зеленые тона отражают минимальные значения генетических расстояний от тверских карел, желтые – умеренное сходство, красные – значительную генетическую отдаленность.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 16-06-00303), в рамках тем государственного задания ФАНО России для Медико-генетического научного центра и в рамках государственного задания ФАНО России для ИОГен РАН (тема АААА-А16-116111610171-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Balanovsky O., Chukhryaeva M., Zaporozhchenko V. et al.* Genetic differentiation between upland and lowland populations shapes the Y-chromosomal landscape of West Asia // *Hum. Genet.* 2017. V. 136(4). P. 437–450. doi 10.1007/s00439-017-1770-2
2. *Behar D.M., Metspalu M., Baran Y. et al.* No evidence from genome-wide data of a Khazar origin for the Ashkenazi Jews // *Hum. Biol.* 2013. V. 85(6). P. 859–900. doi 10.3378/027.085.0604
3. *Balanovsky O., Gurianov V., Zaporozhchenko V. et al.* Phylogeography of human Y-chromosome haplogroup Q3-L275 from an academic/citizen science collaboration // *BMC Evol. Biology.* 2017. V. 17(Suppl. 1):18. doi 10.1186/s12862-016-0870-2
4. *Агджоян А.Т., Качанов Н.В., Юсупов Ю.М. и др.* Генетическая летопись Крымского полуострова по данным о генофондах караимов, крымских татар и греков // *Вестн. антропологии.* 2017. Т. 39. № 3. С. 91–97.
5. *Головкин А.Н.* История Тверской Карелии. Тверь: Студия-С, 2008. 432 с.
6. *Переписи населения Российской Империи, СССР, 15 новых независимых государств.* Источник: http://www.demoscope.ru/weekly/ssp/census_types.php?ct=6.
7. *Широбоков И.Г.* Проблема формирования антропологического состава населения севера Европей-

- ской части России по данным дерматоглифики // Вестн. МГУ. Серия 23: Антропология. 2010. № 2. С. 77–88.
8. *Lappalainen T., Laitinen V., Salmela E. et al.* Migration waves to the Baltic Sea region // *Ann. Hum. Genet.* 2008. V. 72(Pt 3). P. 337–348. doi 10.1111/j.1469-1809.2007.00429.x
 9. *Балановская Е.В., Жабегин М.К., Агджоян А.Т. и др.* Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы применения в геногеографии и персонализированной медицине // *Генетика.* 2016. Т. 52. № 12. С. 1371–1387.
 10. *Дараган Д., Степанов Г., Схалыхо Р.* Экспедиция в тверские края: к карелам и русским. Источник: http://xn--c1accbaafa1c.xn--p1ai/?page_id=22321.
 11. *Pumäe A.M., Reidla M., Chukhryaeva M. et al.* Human Y chromosome haplogroup N: a non-trivial timeresolved phylogeography that cuts across language families // *Am. J. Hum. Genet.* 2016. V. 99. № 1. P. 163–173. doi 10.1016/j.ajhg.2016.05.025
 12. *Балановская Е.В., Агджоян А.Т., Схалыхо Р.А. и др.* Генофонд новгородцев: между севером и югом // *Генетика.* 2017. Т. 53. № 11. С. 1338–1348.
 13. *Чухряева М.И., Павлова Е.С., Напольских В.В. и др.* Сохранились ли следы финно-угорского влияния в генофонде русского населения Ярославской области? Свидетельства Y-хромосомы // *Генетика.* 2017. Т. 53. № 3. С. 378–389.
 14. *Балановский О.П.* Генофонд Европы. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2015. 338 с.

The Possibility of Gene Pool Preservation in the Diaspora of Tver Karelians

A. T. Agdzhoyan^{a, b, *}, D. M. Daragan^b, R. A. Skhalyakho^b, P. P. Reutov^b, Zh. A. Kagazezheva^{a, b}, G. S. Freydin^a, O. P. Balanovsky^{a, b, c, **}, and E. V. Balanovskaya^{a, c}

^aVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Science, Moscow, 119991 Russia

^bResearch Centre for Medical Genetics, Moscow, 115478 Russia

^cBiobank of Northern Eurasia, Moscow, 115215 Russia

*e-mail: aagdzhoyan@gmail.com

**e-mail: balanovsky@inbox.ru

The Tver Karelians population was formed in the XVII–XVIII centuries owing to migrations of the indigenous peoples of the Karelian uyezd of the Vodskaya Pyatina (geographically – Karelian Isthmus and Ladoga region) into the Tver region. The analysis of gene pool for the modern Tver Karelians ($N = 61$) was carried out on the expanded panel of 49 Y-chromosome SNP markers in the scale of the surrounding populations of Eastern Europe and the neighboring regions. The highest degree of genetic similarity of Tver Karelians is traced with the indigenous population of the northeast of Europe (in particular, with the Southern Karelians and Vepsians of Karelia) to which according to historical data the origin of the studied population also rises. Our results indicate the conservation of the diaspora gene pool for the Tver Karelian during more than ten generations from its foundation.

Keywords: population genetics, gene pool of the diaspora, Tver Karelians, Y-chromosome, SNP markers, haplogroups, genetic distances, the genetic similarity pattern.