

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОРТРЕТЫ УЛЬЧЕЙ

© 2018 г. Е. В. Балановская^{1, *, #}, Ю. В. Богунов^{1, 2, #}, Е. Н. Каменщикова³,
О. А. Балаганская², А. Т. Агджоян^{1, 2}, А. А. Богунова¹, Р. А. Схаляхо^{1, 2}, И. Э. Альборова⁴,
М. К. Жабагин⁵, С. М. Кошель⁶, Д. М. Дараган^{1, 2}, Е. Б. Борисова², А. А. Галахова²,
О. В. Мальцева⁷, Х. Х. Мустафин⁴, Н. К. Янковский^{2, 8}, О. П. Балановский^{1, 2}

¹Медико-генетический научный центр, Москва 115478 Россия

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

³Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет,
кафедра педагогики профессионального образования, Комсомольск-на-Амуре, 681000 Россия

⁴Московский физико-технический университет, Долгопрудный, Московская обл., 141701 Россия

⁵Национальный центр биотехнологии, Астана, 010000 Казахстан

⁶Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра картографии, Москва, 119991 Россия

⁷Институт археологии и этнографии Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия

⁸Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра генетики, Москва, 119991 Россия

*e-mail: balanovska@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2017 г.

Изучены демографические параметры и изменчивость Y-хромосомы в популяции ульчей — коренного народа Хабаровского края. Демографический портрет составлен по данным похозяйственных книг (7521 запись, из них об ульчи — 1562). Структура генофонда охарактеризована по 45 SNP-маркерам Y-хромосомы, проанализировано 52 образца ДНК. Общая численность ульчей в период между переписями 1926–2002 гг. демонстрировала стабильный рост (723–2913 чел.) и несколько снизилась к 2010 г. (2765 чел.). Исследование выявило дисбаланс в соотношении полов (СП = 1 : 1.7) и возрастную структуру, близкую к стационарному типу и обеспечивающую простой тип воспроизводства ульчей. Анализ структуры браков продемонстрировал высокие темпы ассимиляции ульчей русскоязычным населением, доминирующим во всех местах их компактного расселения. Анализ по SNP-маркерам Y-хромосом (обнаружено 23 гаплогруппы) выявил выраженное сходство ульчей с популяциями Приамурья и Охотского побережья и относительную близость к центральноазиатским популяциям, задаваемую гаплогруппой С. Генотипирование пяти новых SNP-маркеров внутри гаплогруппы С и 17 STR-маркеров обеспечило корректный филогенетический анализ гаплогруппы С у ульчей и соседних народов. Он не подтвердил наличие мощного дрейфа генов у ульчей, который ожидался при низкой численности — возможно, ранее ульчи представляли собой подразделенную популяцию, что и позволило сохранить генетическое разнообразие. Однако этот анализ обнаружил следы интенсивного взаимодействия ульчей с народами Дальнего Востока и Центральной Азии за последние одну–три тысячи лет. Поэтому результаты недавнего исследования о сходстве древних геномов Приморья с ульчами указывают не на уникальность ульчей, а на то, что этот древний генофонд сохранился в обширном круге популяций Дальнего Востока, переплетенных потоками генов как друг с другом, так и с популяциями Центральной Азии.

Ключевые слова: ульчи, популяция, демография, половая структура, возрастная структура, генофонд, геногеография, коренные народы, Дальний Восток, Y-хромосома, SNP, STR маркеры.

DOI: 10.1134/S0016675818100041

Ульчи — коренной малочисленный народ Приамурья, язык которого относится к тунгусо-маньчжурской группе алтайской семьи. Сейчас существует единственная популяция ульчей, распределенная по нескольким соседним поселкам Ульчского района Хабаровского края, — только она является хранителем их генофонда. С XIX в.

этнос испытывает мощное демографическое давление со стороны пришлого населения Дальнего Востока. Поэтому серьезную угрозу генофонду ульчей представляет не только сокращение их численности, но и национально-смешанные браки: сохранение генофонда возможно лишь при условии поддержания современного генетически эффективного размера популяции и высокой доли внутриэтнических браков. Однако данные о

Авторы внесли равный вклад в работу.

современной генетико-демографической ситуации в популяции ульчей отсутствуют — ее предварительный анализ стал одной из задач нашего исследования.

Генетические данные об ульчах также крайне скудны. Так, по маркерам Y-хромосомы ульчи совсем не исследованы, хотя для всех других народов Дальнего Востока России данные об изменчивости Y-хромосомы имеются хотя бы по узкой панели маркеров и по малым выборкам. Ликвидация этого досадного пробела стала второй задачей работы.

Изменчивость митохондриальной ДНК ульчей изучена по выборке, достаточной для надежного определения частот гаплогрупп, — 160 образцов по ГВС1, для 11 ульчей есть также данные по полным сиквенсам мтДНК [1]. Выраженное сходство ульчей по мтДНК обнаружено с генофондами нивхов, негидальцев и удэгейцев: их генофонд является промежуточным между “западным” (народы Алтая и Западной Сибири) и “палеоазиатским” (чукчи и эскимосы) [1]. Для митохондриального генофонда ульчей характерна очень высокая (40%) частота гаплогруппы Y1a — относительно молодой ветви (с датировкой около 6000 лет) древней гаплогруппы N9 — и примерно равные (7–8%) частоты гаплогрупп D4o, G1a и C5. Особый интерес к истории гаплогруппы N9 мтДНК вызван дискуссией об ее происхождении на Японских островах: в работе [1] аргументирована версия общего источника японских и приамурских вариантов N9 в противовес гипотезе о происхождении островных вариантов N9 из Юго-Восточной Азии. В целом, на основании изучения мтДНК сделан вывод об относительной изолированности Приамурья на значительном промежутке истории, но отмечаются связи с Сахалином и Хоккайдо.

По полногеномным аутосомным панелям (629000 ДНК-маркеров) изучены 25 ульчей [2], а полное секвенирование геномов проведено тем же коллективом для двух женщин-ульчей [3]. Недавние данные по древней ДНК Приморья (два генома из пещеры “Чертовы ворота” с датировкой около 7700 лет назад [4]) показали их выраженное сходство с полногеномными данными современного генофонда ульчей [2, 3]. Поэтому авторы [4] считают, что именно ульчей можно рассматривать как генетических потомков неолитических охотников-рыболовов-собирателей Приморья и Приамурья. Так что ульчи, сами того не зная, в одночасье стали знамениты в генетическом мире и рассматриваются как чудом сохранившийся осколок неолитической популяции. Такое мнение согласуется с традиционным взглядом физической антропологии и этнографии, что корни популяции ульчей, наряду с другими народами Приамурья и Приморья, уходят к древнему населению Дальнего Востока. Но, во-первых, именно наряду с дру-

гими народами — ульчи ранее не считались редким исключением из них, а во-вторых, в этнической истории ульчей фиксируются контакты не только с другими автохтонными народами Приамурья, но и с мигрантами из более отдаленных регионов Сибири, Маньчжурии, Китая.

Поэтому третьей задачей работы стало выяснение, насколько своеобразен генофонд ульчей в сравнении с другими народами Дальнего Востока, и если в нем прослеживается взаимодействие с окружающими популяциями, то каковы примерные датировки этих влияний. Решение задачи с использованием аутосомных маркеров требует массового широкогеномного генотипирования и будет рассмотрено в отдельной публикации, а пока эта задача решается нами по данным об изменчивости Y-хромосомы.

Немаловажно, что сейчас наблюдается тенденция “растворения” ульчей среди современного населения Дальнего Востока. Поэтому столь остра актуальность изучения их генофонда, исчезающего на наших глазах. В работе представлены первые результаты комплексного исследования генофонда ульчей и их демографической структуры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Источником демографических данных послужили записи похозяйственных книг Ульчского административного района (Хабаровский край) по состоянию на 2016 г. Скопированы не персонализированные данные (пол, возраст, место рождения, этническая принадлежность, браки, число детей и т.д.) для 7521 жителя Ульчского района, из них указаны как ульчи 1562 человека. Использованы также данные официальной статистики — переписи населения 2010 г. [5] и данные Федеральной службы государственной статистики [6]. Первичный статистический материал и родословные были организованы в виде компьютерных баз данных на основе электронных таблиц программ STATISTICA и MapInfo Professional (v. 11.5). Статистическая обработка проводилась стандартными биометрическими и генетико-демографическими методами.

Материалом для изучения генофонда послужили образцы крови ($N = 52$) мужчин, включенных в Биобанк народонаселения Северной Евразии [7] и собранных в соответствии с правилами формирования популяционных выборок Биобанка, изложенными в работе [8]. В выборку включались только мужчины, предки которых на протяжении не менее трех поколений (до деда включительно) относили себя к ульчам. В выборку вошли почти все ныне живущие взрослые мужчины ульчи, соответствующие этому критерию. Поэтому, несмотря на небольшой объем выборки, она является субтотальной — исследованием охвачены практи-

чески все Y-хромосомные линии, существующие в генофонде ульчей.

Генотипирование 45 SNP-маркеров Y-хромосомы проведено на приборе 7900HT Real-Time PCR System (Applied Biosystems) с использованием TaqMan зондов. Наименования гаплогрупп даны согласно [9]. Фрагментный анализ 17 STR локусов проведен на приборе ABI 3130xl (Applied Biosystems) с использованием набора Y-filer PCR Amplification Kit (Applied Biosystems). Популяции для сравнения получены из базы данных “Y-base”, разработанной под руководством О.П. Балановского [10]. Расчет генетических расстояний Нея проведен в программе DJgenetic [11], а их визуализация – в программе Statistica [12].

Филогенетическая сеть гаплогруппы C-F12355 построена в программе Network 5 по данным о 15 STR-маркерах (всем генотипированным, кроме DYS385) [13]. При построении сети разным STR-маркерам были присвоены следующие веса: DYS389a – 51, DYS389b – 45, DYS390 – 50, DYS456 – 46, DYS19 – 51, DYS458 – 44, DYS437 – 58, DYS438 – 59, DYS448 – 53, GATAH4 – 51, DYS391 – 53, DYS392 – 60, DYS393 – 54, DYS439 – 48, DYS635 – 63. Генотипы по двум SNP-маркерам, генотипированным внутри ветви F12355 – B470 и F13686, – также учтены при построении сети с весом 63. Сеть визуализирована в программе Network Publisher [14].

Возраст кластеров гаплотипов оценен по числу мутационных шагов (p-статистика) [15] с использованием длины поколения 31 год [16] и “генеалогической” скорости мутирования 0.027 мутаций на локус на поколение [17, 18]. Анализ данных полногеномного секвенирования Y-хромосомы подтверждает, что для гаплогрупп моложе 7 тыс. лет “генеалогическая” скорость в большинстве случаев дает более корректные датировки, чем “эволюционная” [9, 19, 20].

Картографический анализ проведен в программе GeneGeo [21, 22]. Построены карты распространения 19 гаплогрупп (C3c-M48; C3*-M217(×M48); E2a'd-M35.1; G1-M285; G2a-P15; I1-L118; I2a'c-P37.2; I2d'e-L35; J1-L255; J2-L228; L-M11; N2a1-P43; N3-M46; O3'7-M122; Q-M242; R1a1'5-L120; R1b-L10; R2-L266; T-L20) и рассчитаны генетические расстояния Нея от интерполированных значений в каждом узле карты до частот гаплогрупп у ульчей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Демографический портрет ульчей

Этнический ареал. Ульчский муниципальный район Хабаровского края относится к местам традиционного проживания и традиционной хозяйственной деятельности коренных малочисленных народов Российской Федерации [23].

Административный центр района – село Богородское, образованное в 1856 г. на месте ульчско-го стойбища Тенча, – на сегодняшний день не является местом компактного проживания ульчей.

Характерная особенность ульчей – их малый этнический ареал. С точки зрения генетики ульчи представлены одной популяцией, локализованной в ареале формирования этноса – среднем течении Амура, его притоках и озера Удыль (рис. 1). На территории района ульчи расселены в ряде небольших населенных пунктов, но почти везде составляют меньшую часть от всего населения поселка.

Динамика численности. Первые достоверные сведения о численности ульчей относятся к концу XIX в. Уже в то время она была невысокой, едва превышая 3 тыс. человек, и дальнейшие сведения об их численности колебались в пределах от 700 до 2900 человек: 1897 г. – 1455, 1923 г. – 1414, 1926 г. – 723, 1959 г. – 2049, 1979 г. – 2494, 2002 г. – 2913 человек. По данным переписи 2010 г. численность ульчей составила 2765, из которых в Хабаровском крае проживает 2621 человек (95%) [5]. Пришлось население преобладает во всех поселениях (в том числе в национальном центре ульчей – с. Богородском), исключение составляет лишь самое малочисленное село Монгол, где ульчей более половины его населения. Относительно велика доля ульчей также в поселках Булава (40%), Савинское (30%), Дуди (34%).

Половая и возрастная структуры. В структуре полов ульчей наблюдается дисбаланс – преобладание женщин (соотношение полов – 1 : 1.7), что обычно характерно для городского населения. В возрастной структуре ульчского населения доминируют группы лиц репродуктивного возраста: когорта 21–35 лет – 29.7%; когорта 36–55 лет – 25.1%. Доля детей от 0 до 5 лет составила 5.7%. Отметим, что в ряде сел (Савинское, Монгол) дети данной возрастной категории отсутствуют. Доля детей и подростков (возрастная категория 6–15 лет) достаточно высока – 16.1%. Относительно низка доля лиц пострепродуктивных групп: 56–75 лет – 8.2%, 76–90 лет – 4.6%, 91 год и старше – 2.1%.

В целом анализ возрастной структуры ульчей Ульчского района Хабаровского края выявляет превышение доли населения дорепродуктивной группы (21.8%) над пострепродуктивным (14.9%). Это свидетельствует о возрастной структуре близкой к стационарному типу, обеспечивающей простое воспроизводство исследованной популяции ульчей.

Брачная структура. Интенсивность межэтнических браков ставит существование популяции ульчей под угрозу. Пестрый этнический состав ульчских поселений находит отражение в брачной структуре (рис. 1). Нами выявлено, что доля однонациональных браков ульчей составляет в

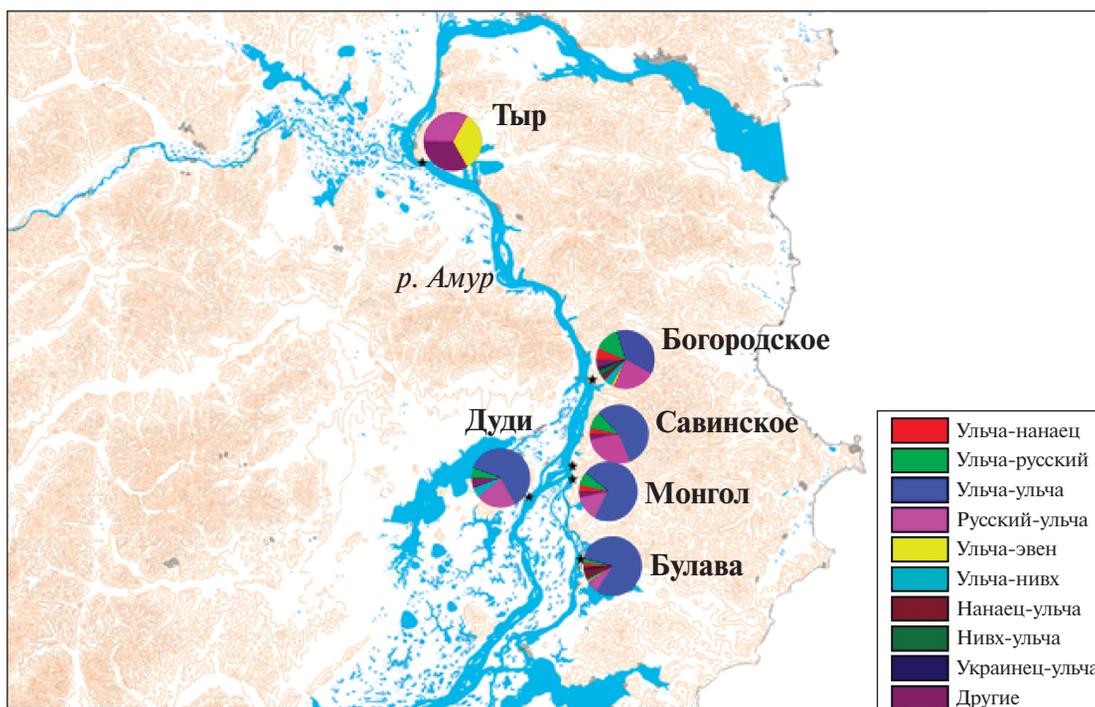


Рис. 1. Брачная структура ульчей в ряде селений их этнического ареала.

среднем 51%. Наибольшее количество таких браков заключается в селе Булава. Браки ульчей с русскими стоят на втором месте. Браки с коренными народами Дальнего Востока — нанайцами, нивхами, эвенками и другими — на третьем. Таким образом, почти половина браков ульчей заключается с представителями других национальностей. Столь значительный уровень межэтнического смешения позволяет говорить об интенсивных процессах ассимиляции данного коренного народа и выдвигает на передний план проблему утраты уникального генофонда ульчей.

Генетический портрет ульчей

Частоты гаплогрупп Y-хромосомы ульчей представлены на рис. 2. Наиболее яркая черта генофонда — преобладание гаплогруппы С (65% генофонда). Достигая своего максимума в населении Центральной Азии, эта гаплогруппа распространена и у других народов, связанных с ним в своем этногенезе: у бурят варианты С достигают 86%, у казахов варьируют от 17 до 81%, у эвенков — до 68%, у киргизов Памира — 22% [10], также она часта у соседних с ульчами народов Амура (29% [24]), у нанайцев и маньчжуров Китая (22–24% [10]). У ульчей половина линий с гаплогруппой С относится к ветви М48, а половина — к другим ветвям гаплогруппы С.

Второй, менее значимый компонент (16% генофонда) представлен различными вариантами

гаплогруппы О, характерной для населения Восточной и Юго-Восточной Азии [25]. Большинство линий этой гаплогруппы у ульчей относятся к варианту О3'7-М122.

Типично североевразийский генетический компонент — варианты гаплогруппы N — в популяции ульчей редок: встречены только три образца, относящиеся к трем разным ветвям гаплогруппы N. Еще три образца относятся к гаплогруппе Q-М242, а западноевразийские гаплогруппы J и I представлены только одним образцом каждая.

Итак, частоты гаплогрупп в популяции ульчей в целом соответствуют их географическому положению: они сходны с другими популяциями Дальнего Востока с небольшим включением гаплогрупп с юга (восточноазиатской О) и севера (североевразийской N). Редкость западноевразийских гаплогрупп свидетельствует, что метисация с русскими на глубине более трех поколений была незначительной и ее влияние на генофонд ульчей не прослеживается. Неожиданным результатом стала ярко выраженная связь с западными соседями — центрально-азиатским регионом, выразившаяся в очень высокой частоте гаплогруппы С.

Эти закономерности в частотах гаплогрупп проявились и на графике многомерного шкалирования (рис. 3). Так, на графике ульчи генетически отдалены от северных соседей — от таких народов Сибири, как якуты (генетическое расстояние $d = 2.30$) и чукчи ($d = 1.49$), и лишь немногим более

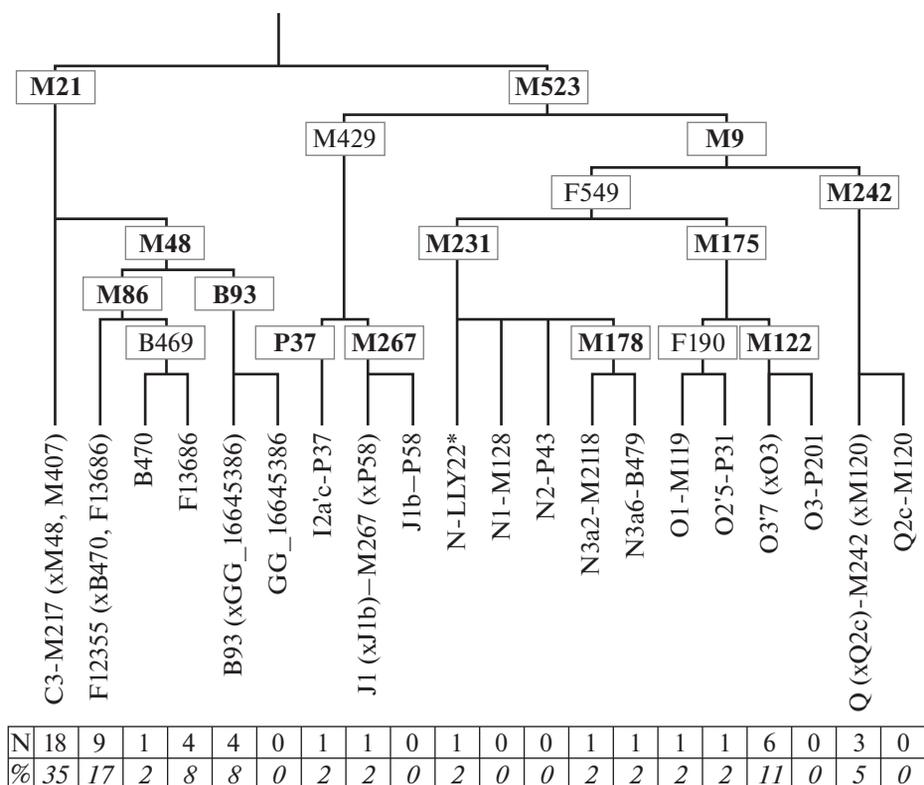


Рис. 2. Частоты гаплогрупп Y-хромосомы в популяции ульчей. Номенклатура гаплогрупп дана согласно [9]. Маркеры, не выделенные жирным шрифтом, не типировались, но являются предковыми для этих узлов.

сходны с популяциями Восточной Азии – китайцами-хань ($d = 1.26$) и вьетнамцами ($d = 1.38$). Наиболее генетически близки к ульчам оказались орочи ($d = 0.03$), негидальцы ($d = 0.05$) и нивхи ($d = 0.07$). Отметим, что в тот же кластер вошла суммарная выборка монголов ($d = 0.08$) благодаря высокой частоте гаплогруппы C3c. Проанализируем эту гаплогруппу подробнее.

Филогенетический анализ мажорной гаплогруппы

Гаплогруппа C (ее ветвь M48) была генотипирована по пяти ее субветвям с маркерами: M86, B470, F13686, B93 и впервые обнаруженным нашим коллективом маркером в позиции 16645386 (GRCh37). Вариант B93 у ульчей редок, а к M86 и его подвариантам относятся 14 образцов (то есть более четверти всего генофонда ульчей, рис. 2). Поэтому мы провели генотипирование STR-маркеров носителей варианта C-M86 для ульчей и соседних популяций Амура и проанализировали взаимоотношения обнаруженных гаплотипов на филогенетической сети (рис. 3, STR-гаплотипы доступны по запросу у авторов).

Филогенетическая сеть (рис. 4) подразделяется на три кластера – “корневой”, соответствующий SNP-генотипу F12355 (xB470, F13686) и два производных кластера, маркируемых SNP B470 и

F13686. Образцы ульчей распределены по всем трем кластерам. Также бросается в глаза отсутствие у ульчей гаплотипов с очень высокими частотами (например, два таких гаплотипа встречаются у верховых нанайцев). Оба этих факта указывают, что на филогенетической сети мы не видим следов недавнего мощного дрейфа генов в популяции ульчей, которого можно было ожидать в столь малой популяции.

На сети отмечается приуроченность разных кластеров к разным популяциям: большинство монголов относятся к F13686, все эвенки Приамурья с этой гаплогруппой формируют субкластер внутри F13686, часть верховых нанайцев является основой кластера B470. Что касается “корневого” кластера, то он делится на два субкластера, обозначенных $\alpha 1$ и $\alpha 2$. Они различаются числом повторов в локусе DYS19: образцы субкластера $\alpha 1$ несут ≥ 17 повторов, а субкластера $\alpha 2$ ≤ 16 повторов. Большинство нанайцев попали в субкластер $\alpha 1$, а все ульчи, кроме одного, – в субкластер $\alpha 2$.

Оценка возраста всей гаплогруппы C-F12355, полученная по данным полногеномного секвенирования семи образцов, составляет 2400 ± 500 лет (О.П. Балановский, неопubl. данные). То есть время жизни общего предка всех изученных представителей самых разных народов с этой гаплогруппой оказывается не таким давним – первое ты-

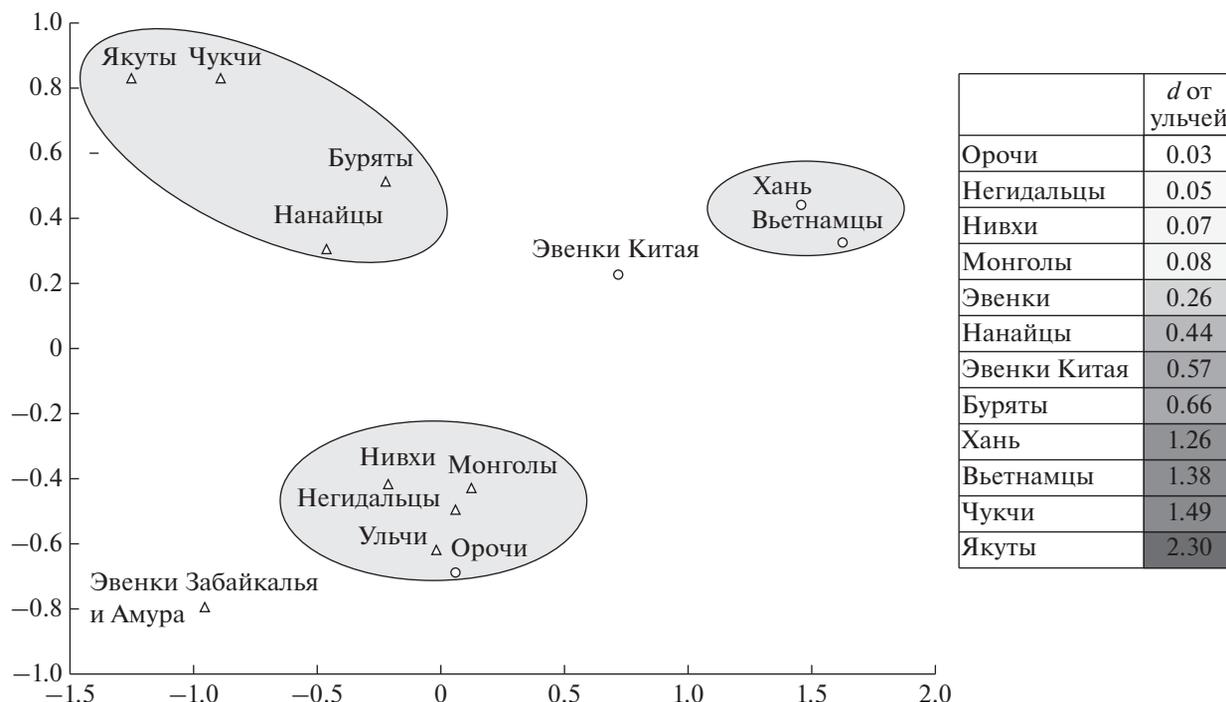


Рис. 3. Генофонд ульчей в контексте окружающих популяций: график многомерного шкалирования и генетические расстояния от ульчей. График многомерного шкалирования построен по частотам 23 гаплогрупп Y-хромосомы в 13 популяциях. Величина стресса 0.085, алиенации 0.059. Треугольники – данные нашего коллектива (буряты, монголы, нанайцы, негидальцы, нивхи, ульчи, эвены Амура и Забайкальского края, якуты) [8], круги – литературные данные: вьетнамцы [26, 27], орочи [26], хань [26, 28], чукчи [29], эвенки Китая [26].

сячелетие до н.э. Время формирования кластера F13686 еще несколько более позднее: 1990 ± 600 лет. Но следует учесть, что эта датировка является верхней оценкой – она получена только по трем образцам ульчей, включенным пока в полногеномное секвенирование, и в будущем возможно обнаружение филогенетически более своеобразных образцов той же гаплогруппы и возможно “удревнение” датировки. “Ульчский” и “нанайский” субкластеры сформировались в течение последних одной-двух тысяч лет: оценки возраста по STR-маркерам (рис. 4) составили для $\alpha 1$ $1000 \pm \pm 300$ лет, а для $\alpha 2$ 1700 ± 700 лет. Итак, по своей наиболее характерной и частой гаплогруппе генофонд ульчей оказывается переплетенным с некоторыми окружающими народами Дальнего Востока и Центральной Азии во временном интервале последних двух тысячелетий.

Ульчи в генетическом и географическом пространстве Северной Азии

Наиболее объективную картину сходства и отличия ульчей от других популяций Восточной Азии можно выявить при картографировании генетических расстояний. Построенная карта проявляет две основные зоны сходства: преобладаю-

щую “локальную” (Приамурье) и “субконтинентальную”, выраженную на карте слабее (рис. 5).

“Субконтинентальный” компонент генофонда ульчей (популяции, ареал которых окрашен в желтые и оранжевые тона умеренных генетических расстояний $0.13 < d < 0.30$) распространен практически во всей Северо-Восточной Азии и тянется узким коридором от Монголии далеко на запад – через Казахстан, ослабевая лишь у дельты Волги. Сравнение с картой распространения гаплогруппы С3с показывает, что ареал этого субконтинентального компонента задается именно этой гаплогруппой.

“Локальный” компонент генофонда ульчей охватывает генетически наиболее близкие популяции (ареал которых окрашен в зеленые и желто-зеленые тона малых генетических расстояний $0.01 < d < 0.07$): нивхов, эвенков и ороченов в Приамурье, эвенов и эвенков на северном побережье Охотского моря (популяции Сахалина, Камчатки и Хоккайдо пока являются лишь областью интерполяции – их коренные народы еще не изучены по современной панели маркеров Y-хромосомы).

Этот “локальный” Y-хромосомный компонент может указывать на сохранение у ульчей и генетически близких к ним народов генетического наследия древнего населения Приамурья (что

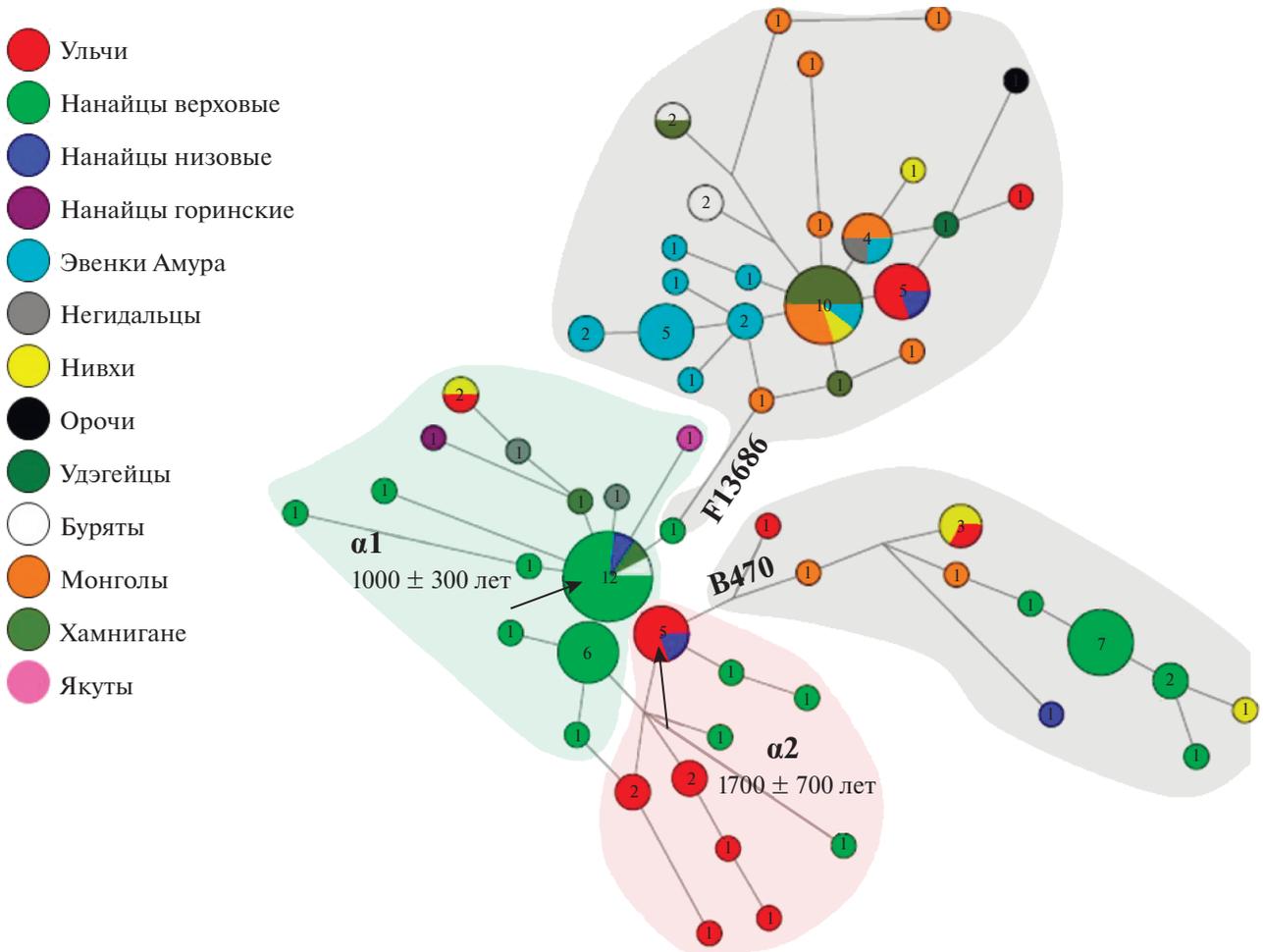


Рис. 4. Филогенетическая сеть гаплогруппы C-F1235 у популяций народов Амура. Кружками показаны STR-гаплотипы, а линиями – их вероятные мутационные переходы. Размер кружка пропорционален числу носителей, цвет обозначает популяции носителей согласно легенде. Серой заливкой показаны кластеры, отличающиеся по SNP (B470 и F13686, их положение на сети подписано крупным шрифтом). Цветной заливкой показаны субкластеры $\alpha 1$ и $\alpha 2$, у каждого указан их рассчитанный возраст, стрелкой показан гаплотип, принятый за основателя при расчете возраста.

было показано и по аутосомным маркерам неолитических геномов из пещеры “Чертовы ворота” [4]). В то же время этот компонент распространен не только в популяции ульчей, но и во многих – хотя и не всех – других популяциях коренного населения Дальнего Востока.

Результаты анализа демографических параметров, значимых для воспроизводства популяции ульчей и сохранения ее генофонда, выявляют ситуацию, присущую большинству коренных народов Сибири и Севера: выявлена тенденция к сокращению общей численности представителей данного народа в РФ в целом и в Хабаровском крае; продемонстрированы высокие темпы процессов ассимиляции за счет межэтнического смешения с представителями пришедшего русскоязычного населения; отмечен дисбаланс в структуре полов. Возрастная структура исследованной популяции ульчей в целом, благодаря сохраняюще-

муся стационарному типу, способна поддерживать простое воспроизводство населения. Однако снижение рождаемости, проявившееся в отсутствии детей возрастной группы от 0 до 5 лет в ряде обследованных населенных пунктов, позволяет прогнозировать дальнейшее снижение общей численности ульчей. Сокращение численности не единственная негативная черта в полученном “демографическом портрете”. Выявленные процессы ассимиляции, несомненно, найдут отражение в генофонде этого народа, что с особой остротой ставит вопрос о необходимости его всестороннего изучения и формировании биобанка для дальнейших исследований.

Субтотальное обследование популяции и формирование выборки мужчин по принципу “трех поколений” позволило собрать всего 52 образца, что иллюстрирует драматический эффект смешанных браков. Анализ этих образцов по широ-

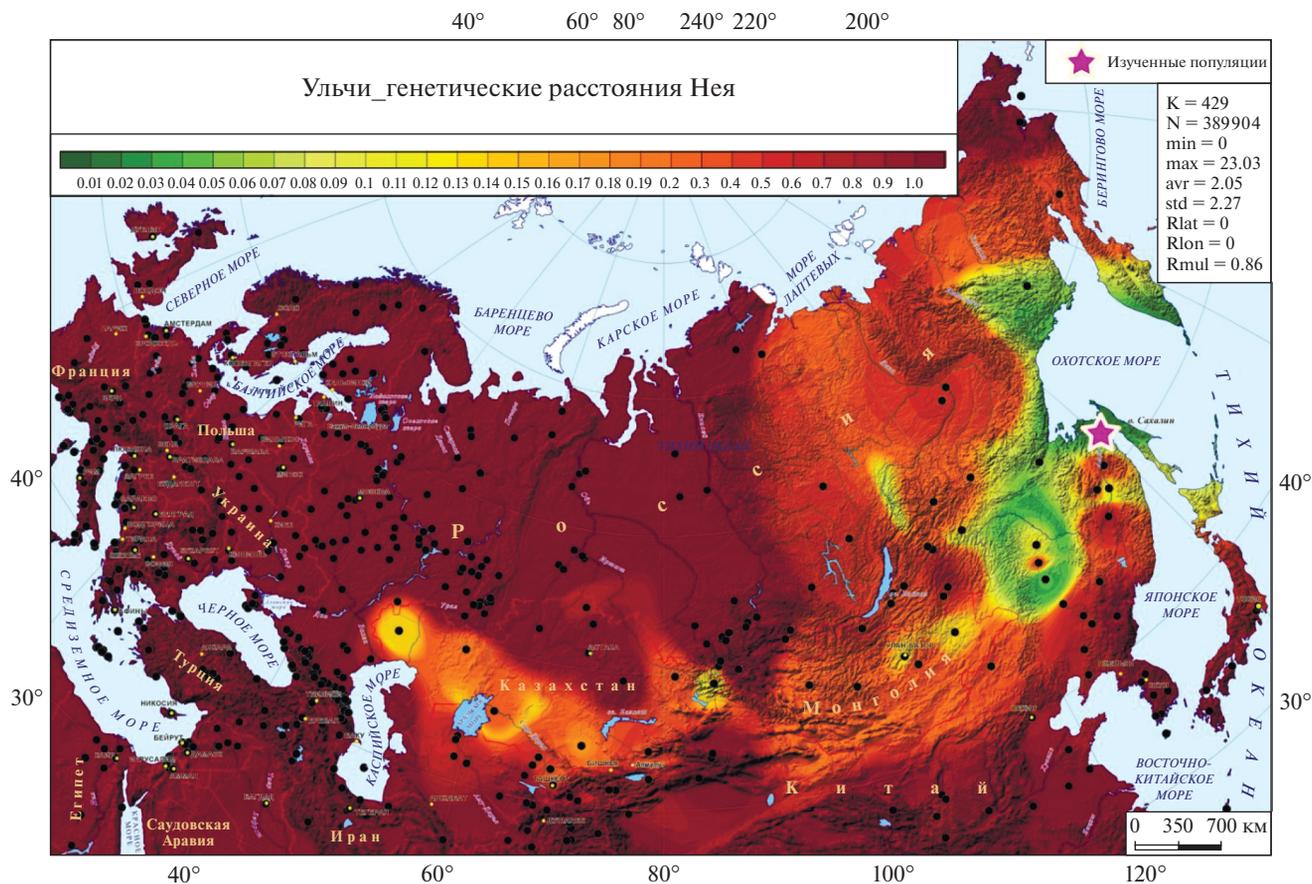


Рис. 5. Карта генетических расстояний от ульчей: ареалы популяций, генетически наиболее близких к ульчам, отражены зелеными тонами и расположены в Приамурье и на северном континентальном побережье Охотского моря. Карта построена по частотам 19 гаплогрупп Y-хромосомы: С3с-M48; С3*-M217(хM48); E2a'd-M35.1; G1-M285; G2a-P15; I1-L118; I2a'c-P37.2; I2d'e-L35; J1-L255; J2-L228; L-M11; N2a1-P43; N3-M46; O3'7-M122; Q-M242; R1a1'5-L120; R1b-L10; R2-L266; T-L20. Черными точками на карте обозначены популяции сравнения ($N = 642$), сиреновой звездой – популяция ульчей.

кой панели маркеров Y-хромосомы, включая новейшие субтипы гаплогруппы С, выявил по частотам всего набора гаплогрупп выраженное сходство ульчей с рядом популяций Дальнего Востока (Приамурья и Охотского побережья, но при этом отличия от популяций Приморья) и меньшее сходство с обширным массивом популяций всей Северо-Восточной и Центральной Азии, задаваемое гаплогруппой С.

Детальный филогенетический анализ гаплогруппы С у ульчей и соседних народов не выявил явных следов мощного дрейфа генов ульчей, который следовало ожидать при столь низкой эффективной численности популяции. Возможно, на протяжении большей части своей истории ульчи представляли собой подразделенную, а не единую панмиксную популяцию, что и позволило их генофонду сохранить широкий спектр гаплогрупп и широкий спектр субтипов гаплогруппы С.

Зато выявлены явные следы взаимодействия генофонда ульчей с соседними и отдаленными

народами Дальнего Востока и Центральной Азии, причем на временном диапазоне последних одной-трех тысяч лет. Это показывает, что результаты работы [4] о сходстве генофонда древних (возрастом 7.5 тыс. лет) неолитических геномов Приморья с ульчами, вероятно, указывают не на уникальность именно ульчей, а на то, что этот древний генофонд сохранился в обширном круге популяций Дальнего Востока, переплетенных потоками генов как друг с другом так и, в меньшей степени, с популяциями Центральной Азии.

Авторы благодарят Администрацию Ульчского муниципального района Хабаровского края и Министерство здравоохранения Хабаровского края, при организационной поддержке которых проведено экспедиционное обследование ульчей.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 17-14-01345) в части генотипирования основной панели SNP маркеров, генотипирования STR-маркеров и статистического анализа дан-

ных. Генотипирование дополнительной панели маркеров гаплогруппы С проведено в рамках финансирования лаборатории исторической генетики МФТИ. Картографический анализ проведен в рамках проекта РФФИ 17-06-00472. Часть исследования выполнена в рамках темы 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. Sukernik R.I., Volodko N.V., Mazunin I.O. et al. Mitochondrial genome diversity in the Tubalar, Even, and Ulchi: contribution to prehistory of native Siberians and their affinities to Native American // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2012. V. 148. № 1. P. 123–138. doi 10.1002/ajpa.22050
2. Lazaridis I., Patterson N., Mittnik A. et al. Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans // *Nature.* 2014. V. 513. № 7518. P. 409–413. doi 10.1038/nature13673
3. Mallick S., Li H., Lipson M., Mathieson I. et al. The Simons Genome Diversity Project: 300 genomes from 142 diverse populations // *Nature.* 2016. V. 538. P. 201–206. doi 10.1038/nature18964
4. Siska V., Jones E.R., Jeon S. et al. Genome-wide data from two early Neolithic East Asian individuals dating to 7700 years ago // *Sci. Advances.* 2017. V. 3. № 2. e1601877. doi 10.1038/nature18964
5. Федеральная служба государственной статистики [Электронный ресурс] URL: <http://www.gks.ru> (дата обращения: 15.05.2017).
6. Федеральная служба государственной статистики. Численность населения Российской Федерации по городам, поселкам городского типа и районам на 1 января 2010 года [Электронный ресурс] URL: http://www.gks.ru/bgd/regl/b10_109/Main.htm (дата обращения: 15.05.2017).
7. Биобанк Северной Евразии [Электронный ресурс] URL: www.биобанк.рф (дата обращения: 13.12.2017).
8. Балановская Е.В., Жабегин М.К., Аджоян А.Т. и др. Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы применения в геогеографии и персонализированной медицине // *Генетика.* 2016. Т. 52. № 12. С. 1371–1387.
9. Karmin M., Saag L., Vicente M. et al. A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture // *Genome Res.* 2015. V. 25. № 4. P. 459–466. doi 10.1101/gr.186684.114
10. БД Y-base [Электронный ресурс] и компьютерная сеть лабораторий популяционной генетики человека МГНЦ. URL: <http://www.genofond.ru/genofond.ru/default26d8e.html?s=0&p=346> (дата обращения: 15.05.2017).
11. Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A. et al. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context // *Am. J. Hum. Genet.* 2008. V. 82. P. 236–250. doi 10.1016/j.ajhg.2007.09.019
12. Statistica Software, version 7.1 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA, 2005).
13. Network 5 <http://www.fluxus-engineering.com/sharen-et.htm> (Fluxus Technology Ltd., 2016).
14. Network Publisher <http://www.fluxus-engineering.com/nwpub.htm> (Fluxus Technology Ltd., 2016).
15. Forster P., Harding R., Torroni A., Bandelt H. Origin and Evolution of Native American mtDNA Variation: A Reappraisal // *Am. J. Hum. Genet.* 1996. V. 59. № 4. P. 935–945.
16. Fenner J.N. Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2005. V. 423. P. 415–423. doi 10.1002/ajpa.20188
17. Burgarella C., Navascue M. Mutation rate estimates for 110 Y-chromosome STRs combining population and father – son pair data // *Eur. J. Hum. Genet.* 2011. V. 19. P. 70–75. doi 10.1038/ejhg.2010.154
18. База данных STR гаплотипов Y-хромосомы, www.yhrd.org (дата обращения: 15.06.2017).
19. Balanovsky O., Zhabagin M., Agdzhoyan A. et al. Deep phylogenetic analysis of haplogroup G1 provides estimates of SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome and reveals migrations of Iranic speakers // *PLoS One.* 2015. V. 10. № 4. doi 10.1371/journal.pone.0122968
20. Balanovsky O. Toward a consensus on SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome // *Human Genet.* 2017. V. 136. P. 575–590. doi 10.1007/s00439-017-1805-8
21. Balanovsky O., Dibirova K., Dybo A. et al. The Geographic Consortium. Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus Region // *Mol. Biol. Evol.* 2011. V. 28. P. 2905–2920. doi 10.1093/molbev/msr126
22. Кошель С.М. Геоинформационные технологии в геогеографии // *Современная географическая картография.* М: Дата+, 2012. С. 158–166.
23. Об утверждении перечня мест традиционного проживания и традиционной хозяйственной деятельности коренных малочисленных народов РФ и перечня видов их традиционной хозяйственной деятельности [Электронный ресурс]: распоряжение Правительства РФ от 8 мая 2009 г. № 631-р <http://base.garant.ru/195535/> (дата обращения: 15.05.2017).
24. Lell J.T., Sukernik R.I., Starikovskaya Y.B. et al. The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 70. P. 192–206. doi 10.1086/338457
25. Kim S.-H., Kim K.-C., Shin D.-J. et al. High frequencies of Y-chromosome haplogroup O2b-SRY465 lineages in Korea: a genetic perspective on the peopling of Korea // *Investigative Genet.* 2011. V. 2. № 10. doi 10.1186/2041-2223-2-10
26. Karafet T., Xu L., Du R. et al. Paternal population history of East Asia: Sources, patterns, and microevolution-

- ary processes // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 69. P. 615–628. doi 10.1086/323299
27. *Rootsi S., Zhivotovsky L.A., Baldovic M. et al.* A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe // *Eur. J. Hum. Genet.* 2007. V. 15. P. 204–211. doi 10.1038/sj.ejhg.5201748
28. *Xue Y., Zerjal T., Bao W. et al.* Male demography in East Asia: A North-South contrast in human population expansion times // *Genetics.* 2006. V. 172. P. 2431–2439. doi 10.1534/genetics.105.054270
29. *Khar'kov V.N., Stepanov V.A., Medvedev O.F. et al.* The origin of Yakuts: analysis of Y-chromosome haplotypes // *Mol. Biol.* 2008. V. 42. № 2. P. 226–237.

Demographic and Genetic Portraits of Ulchi Population

**E. V. Balanovska^{a, *}, Y. V. Bogunov^{a, b}, E. N. Kamenshikova^c, O. A. Balaganskaya^b,
A. T. Agdzhoyan^{a, b}, A. A. Bogunova^a, R. A. Skhalyakho^{a, b}, I. E. Alborova^d,
M. K. Zhabagin^e, S. M. Koshelev^f, D. M. Daragan^{a, b}, E. B. Borisova^b, A. A. Galakhova^b,
O. V. Maltceva^g, Kh. Kh. Mustafin^d, N. K. Yankovsky^{b, h}, and O. P. Balanovsky^{a, b}**

^aResearch Centre for Medical Genetics, Moscow, 115478 Russia

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

^cDepartment of Pedagogics and Professional Education, Amur State University of Humanities and Pedagogy, Komsomolsk-on-Amur, 681000 Russia

^dMoscow Institute of Physics and Technology, Dolgoprudny, Moscow oblast, 141701 Russia

^eNational Center for Biotechnology, Nazarbayev University, Astana, 010017 Kazakhstan

^fDepartment of Cartography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

^gInstitute of Archeology and Ethnography of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

^hDepartment of Genetics, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: balanovska@mail.ru

We studied the demographic parameters and Y-chromosomal variation in the Ulchi population – a small indigenous ethnic group from the Khabarovsk region of Russia. The census size of Ulchi is stable (around two thousand), the portion of persons of the reproductive age is high, but only 51% marriages are within the ethnic group. Thus the endogamy level is around the threshold (50%) below which they would not be considered a biological population. We samples Ulchi subtotally – almost all unrelated indigenous males – and genotyped these 52 samples by SNP markers of 23 haplogroups. The analysis revealed the pronounced affinities to populations of Amur basin and Okhotsk Sea coast and less pronounced affinities with Central Asian populations due to elevated frequencies of haplogroup C. Genotyping of 5 new SNP markers within haplogroup C and 17 STR-markers allowed the phylogenetic analysis of haplogroup C in Ulchi and neighboring populations. The analysis did not reveal traces of strong genetic drift which one might expect from the low effective size – likely because the Ulchi population was subdivided and thus could keep the diversity. The analysis did revealed the interactions between Ulchi and other populations from Far East and Central Asia during last 1–3 thousand years. Thus, the recently reported similarity of the Neolithic genomes from Far East with the Ulchi likely reflects that this ancient gene pool was preserved within large network of the Far Eastern and Central Asian groups, rather than within Ulchi alone.

Keywords: Ulchi, population, gene pool, gene geography, indigenous peoples, Far East, Y-chromosome, SNP, STR markers.