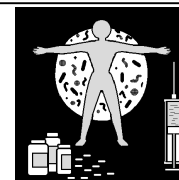


КЛИНИЧЕСКАЯ ИММУНОЛОГИЯ. АЛЛЕРГОЛОГИЯ. ИНФЕКЦИОННЫЕ БОЛЕЗНИ



УДК 575.17

DOI: [https://doi.org/10.34680/2076-8052.2021.3\(124\).51-57](https://doi.org/10.34680/2076-8052.2021.3(124).51-57)

СВОЕОБРАЗИЕ НОВГОРОДСКОГО ГЕНОФОНДА В КОНТЕКСТЕ НАРОДОНАСЕЛЕНИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Е.В.Балановская***, Д.К.Черневский*, О.П.Балановский*****

THE GENETIC PECULIARITY OF THE NOVGOROD POPULATION IN THE CONTEXT OF ETHNIC GROUPS FROM EUROPEAN RUSSIA

E.V.Balanovska***, D.K.Chernevskiy*, O.P.Balanovsky*****

*Медико-генетический научный центр им. акад. Н.П. Бочкова, Москва

**Биобанк Северной Евразии, Москва

***Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва

Исследован генофонд населения Новгородской области по подробной полногеномной панели. Три изученные новгородские популяции (геномы 15 индивидов) сопоставлены с широким кругом популяций европейской части России и Урала (259 геномов из 21 русских популяций и 442 генома 20 других народов). Обнаружено своеобразие генофонда новгородцев: при объективном разделении генофонда на 8 предковых компонент одна из них составляет основную часть (91%) геномов новгородцев, тогда как в других русских популяциях она составляет лишь треть генофонда и отсутствует у большинства других народов. Эта «новгородская» предковая компонента оказалась столь же характерна для популяций Ярославской области, как и для Новгородской: их аутосомные генофонды практически идентичны. Такие же генетические особенности свойственны и ряду жителей Нижегородской области, генеалогии которых содержат информацию о средневековых переселенцах из Новгорода: это подтверждает, что данная предковая компонента отражает генофонд древней Новгородчины. Анализ 677 геномов из других популяций выявил массовый след «новгородской» компоненты еще в трех популяциях: практически у всех русских Ленского района Архангельской области, у большинства коми-пермяков и у половины геномов води. Выдвинута гипотеза, что этот генетический пласт восходит к генофонду ильменских словен, который в свою очередь унаследовал многие генетические черты местного дославянского населения, генетический портрет которого более тяготеет к востоку (волжским и пермским финно-язычным группам), чем к западу (прибалтийским финно-язычным группам). Публикуемые карты распространения трех из восьми компонент генофонда (условно названных «новгородской», «карельской» и «поморской» компонентами) позволяют специалистам гуманитарных наук, не погружаясь в генетическую специфику, самостоятельно анализировать роль этих трех источников формирования генофонда народов европейской части России.

Ключевые слова: население, генофонд, геногеография, полногеномные панели, Новгородская область, русские популяции, европейская часть России, генетическая история населения

Для цитирования: Балановская Е.В., Черневский Д.К., Балановский О.П. Своеобразие Новгородского генофонда в контексте народонаселения европейской части России // Вестник НовГУ. Сер.: Медицинские науки. 2021. №3(124). С.51-57. DOI: [https://doi.org/10.34680/2076-8052.2021.3\(124\).51-57](https://doi.org/10.34680/2076-8052.2021.3(124).51-57)

We studied the gene pool of the Novgorod region of Russia by using the detailed genome-wide Illumina array. Three studied populations from the Novgorod region (15 individual genomes) have been compared with many other groups from European Russia and Ural (259 genomes from 21 ethnic Russian populations and 442 genomes from 20 other ethnic groups). We found the peculiarity of the Novgorod gene pool: when the entire gene pool of European Russia was subdivided into 8 ancestral components, one of these components comprised the vast majority (91%) of the Novgorod gene pool while in other ethnic Russian populations this component comprised only about one third of the gene pool and in most other ethnic groups this component was nearby absent. This "Novgorod" ancestral component was also typical for the populations from Yaroslavl region: the autosomal gene pools of Novgorod and Yaroslavl regions were almost identical. The same genetic peculiarities were also found in genomes of some individuals from the Nizhniy Novgorod, whose genealogical medieval ancestors migrated from the Novgorod. This finding conforms that this ancestral component might reflect the ancient Novgorod gene pool. Analysis of 677 genomes from other populations revealed the presence of this "Novgorod" component in three other populations: in almost all studied individuals from the Lensky district of Archangelsk region, in most Komi-Permyak individuals, and in half of Vod individuals. We hypothesized this genetic strata descended from the Ilmen Slovene tribe's gene pool, which in turn contained the genetic legacy of local pre-Slavonic inhabitants, which seemed to have more eastern (Volga-Finnic and Permian-Finnic speaking) than western (Baltic-Finnic-speaking) affinities. In this study we publish three out of eight ancestral genetic components, which we called "Novgorod", "Karelian", and "Pomor" ones. These maps allow humanitarians to analyze the roles of these three sources of gene pool of European Russia without dealing with the specifically genetic details.

Keywords: population, gene pool, gene geography, genome-wide arrays, Novgorod region, ethnic Russian populations, European Russia, genetic history

For citation: Balanovska E.V., Chernevskiy D.K., Balanovsky O.P. The genetic peculiarity of the Novgorod population in the context of ethnic groups from European Russia // Vestnik NovSU. Issue: Medical Sciences. 2021. №3(124). P.51-57. DOI: [https://doi.org/10.34680/2076-8052.2021.3\(124\).51-57](https://doi.org/10.34680/2076-8052.2021.3(124).51-57)

Введение

Современная популяционная генетика стала признанным историческим источником. Изучение процессов, происходящих в населении, ведется генетиками двумя путями — по древней и по современной ДНК. Но хотя успехи палеогенетики велики, данные о древней ДНК служат лишь вспомогательным источником в реконструкции истории населения, всегда выступая в союзе с анализом современного генофонда. Информативность древней ДНК зависит от двух причин. Во-первых, работая с древней ДНК, мы не знаем, дошли ли потомки данного представителя археологической культуры до нас или канули в вечность, не оставив следа в современном населении. Во-вторых, информативность палеодНК зависит от разных аспектов ее изученности: сколько образцов останков наших предков посчастливилось обнаружить в археологических сайтах, насколько хорошо сохранилась в них ДНК, какие части генома удалось проанализировать и насколько полно. Информативность современной ДНК также, конечно, зависит от размера анализируемых выборок и от панели генетических маркеров. Есть и третий фактор, во многом определяющий информативность современной ДНК — это характер сбора выборки. Если выборка собирается не для того, чтобы сделать мгновенный снимок, который из-за динамичности современного населения изменится через пару лет, а для того, чтобы реконструировать его историю, то должна быть тщательно продумана стратегия сбора такой выборки.

Именно так — для целей реконструкции генетической истории — и собиралась выборка новгородского населения: в тех деревнях и селах трех районов Новгородской области, в которых можно надеяться на сохранение генофонда населения исторической Новгородчины. Причем биологические образцы брались только у тех представителей, которые по всем четырем линиям родства происходят из данной местности: у каждого из них оба деда и обе бабушки родились в этих же районах Новгородской области.

Эти популяции были нами ранее изучены [1] по одной из наиболее информативных генетических систем — Y-хромосоме. Поскольку у «мужской» Y-хромосомы нет пары в геноме, то ей не с кем обмениваться своими фрагментами при кроссинговере (что постоянно происходит с другими хромосомами), и поэтому она изменяется только в результате мутаций, по которым можно восстановить все генеалогическое древо по отцовской линии: отец мужчины—дед—прадед—прапрадед и далее вглубь до Адама. Проведенное исследование Y-хромосом населения Новгородской области выявило две его важные особенности. Во-первых, генофонд современной популяции новгородцев хранит генетическую память о древнем населении Новгородчины. Она отражена в двух аспектах: а) сходство с генофондом того региона Псковской области (Порхов), который входил в состав древнего Новгоро-

да; б) различия между разными популяциями новгородцев оказались связаны с особенностями расселения славян вдоль рек и сохранением следов дославянского генофонда в междуречье. Во-вторых, генофонд Новгорода отличается и от южных, и — что стало неожиданностью — от северных русских популяций. Такое особое положение Y-хромосомного генофонда нашло отражение в самом названии статьи: Новгородская популяция «между севером и югом» [1].

Цель данной работы — детальный анализ новгородского генофонда уже не по Y-хромосоме, а по наиболее обширной из ныне существующих полногеномных панелей, включающей аутосомные ДНК маркеры со всех хромосом генома.

Генофонд популяций Новгородской области ранее систематически изучался только по однородительским маркерам (митохондриальная ДНК и Y-хромосома) в работах [2-4]. Что же касается аутосомных маркеров, то такие работы по населению Новгородской области крайне немногочисленны и касаются микросателлитов [5, 6] и генов пигментации [7]. Поэтому данное исследование позволит впервые охарактеризовать население Новгородской области по маркерам, равномерно охватывающим основную часть генома.

Материалы и методы

Методически исследование населения Новгородской области повторяет нашу работу по населению Тверской области [4], в которой материалы и методы детально описаны, поэтому укажем лишь те моменты, которые важны для понимания результатов.

Если при анализе одного маркера необходима выборка в 100 и более индивидов, то при изучении полногеномных панелей, включающих сотни тысяч ДНК маркеров, адекватной считается выборка в 5-15 образцов. В выборку новгородцев вошли 15 образцов из трех популяций северо-востока Новгородской области. Популяция №1 «Любытино» расположена на слиянии рек Белой и Мсты — судоходной реки, связывающей с Балтикой, которая служила важным военным и торговым путем. Здесь находится самая крупная в этом регионе группа длинных курганов, но также часты и сопки. Эти два типа искусственных насыпей (длинные курганы и сопки) являются маркерами разных археологических культур. Любытино одно время было главным конкурентом Великого Новгорода и в своих отношениях тяготело к нему. Популяция №2 «Кабожа» расположена на притоке Мологи и через Волгу связана с Каспийским бассейном. Хотя от Любытино до Кабожи менее 100 км, но и сейчас это малопроезжая местность с низкой плотностью населения. Здесь также расположены большие группы длинных курганов, а также сопки. Исторически Кабожа тяготеет к Вологодской области, с которой связана водным путем. Популяция №3 «Анциферово» находится между популяциями «Любытино» и «Кабожа», но разительно от них отличается: и по ландшафту — вместо крупных рек множест-

во озер, соединенных в единую систему; и по археологической культуре — отсутствие длинных курганов, а только редкие небольшие «сопки»; и по расселению — вместо крупных поселений небольшие селения около холмов и озер, причем многие названия нынешних селений восходят к 16 веку. Для этой популяции характерна самая низкая плотность населения и очень слабые миграционные потоки. Генетические данные об изученных образцах Новгородской области размещены в базе данных GG-base [8].

Выборка из Нижегородской области (в основном из Павловского и Сосновского районов) включила 8 геномов индивидов, предки которых, согласно их генеалогическим преданиям, происходят из Великого Новгорода. Для сравнения привлечены также образцы из 20 русских популяций (251 геном) и популяций 20 других народов (442 генома) европейской части России и Урала. Суммарно в анализ вошли 716 геномов из 42 популяций, перечисленных в таблице с указанием объема выборки из каждой популяции.

Генотипирование полногеномной панели SNP маркеров выполнено с помощью биочипа Infinium OmniExome BeadChip Kit (Illumina, США) на приборе iScan (Illumina, США). Первичный анализ и оценка качества проведены в программе GenomeStudio v2011.1. Для исследованных образцов показатель CallRate составлял не менее 0,99.

Анализ генотипов всех 716 геномов из 42 популяций проведен методом ADMIXTURE. Этот метод [9] за последние 10 лет стал, наряду с анализом главных компонент, общепризнанным и базовым методом описания генетической структуры популяций по полногеномным данным. Он дает количественную оценку вклада различных предковых компонент в каждый индивидуальный геном, при этом генетический состав каждой компоненты определяется автоматически, исходя из первичных данных (изученных геномов). Таким образом, результаты применения этого метода являются объективными, не зависящими от исследователя, и единственным параметром, задаваемым исследователем, является число предковых компонент k . На практике анализ проводится для набора разных k (обычно от 2 до 20), и рассматривается вся совокупность результатов. При $k = 2$ для каждого проанализированного генома выявляется вклад всего двух предковых компонент. При увеличении k программа для тех же геномов рассчитывает все большее число более дробных предковых компонент (при $k = 3$ три компоненты, при $k = 4$ — четыре компоненты, при $k = 15$ — пятнадцать компонент). Таким образом при большом числе k можно выделить все более «частные» компоненты, характерные для малых групп или даже отдельных популяций. При каждом k программа выдает количественную оценку вклада каждой из предковых компонент в каждый индивидуальный геном. Далее, усредняя вклад данной компоненты в геномы всех индивидов из данной популяции, можно оценить вклад каждой компоненты в генофонд каждой популяции.

Полученные величины вклада той или иной предковой компоненты в каждую изученную популяцию могут быть картографированы. Для реконструкции генетической истории Новгородчины построены

4 карты для трех «предковых компонент»: две карты компоненты, условно названной «новгородской» (при $k = 8$ и при $k = 14$), карта компоненты, условно названной «поморской» (при $k = 8$), и карта компоненты, условно названной «карельской» (при $k = 8$). Карты созданы с помощью картографического пакета «GeneGeo» [10,11] методом средневзвешенной интерполяции с радиусом влияния 700 км и значением весовой функции, равным 3.

Результаты и обсуждение

Мы изучили генофонд коренного населения Новгородской области, проанализировав его методом ADMIXTURE совместно с другими популяциями Восточно-Европейской равнины и Урала. Для каждого из 716 геномов из 22 русских популяций и 20 популяций других этносов (от саамов и карел на западе до обских угров на востоке) анализ ADMIXTURE провели 14 раз, последовательно задавая число «предковых компонент» от $k = 2$ до $k = 15$. В результате получили для каждого из 716 геномов по 119 значений компонент. Их анализ подтвердил, что при многих k выявляется компонента, достигающая максимума в новгородской популяции и редкая в большинстве других групп населения. В частности, при восьми предковых компонентах ($k = 8$) одна из них (8k_5k) достигает максимальных значений именно у новгородцев, составляя почти весь их генофонд (91%). Та же картина повторяется при увеличении числа компонент до 14 (компонента 14k_6k). Значения этих двух «предковых компонент» (8k_5k и 14k_6k) приведены в таблице для всех изученных популяций, а на рис. 1 и 2 приведены результаты их картографирования.

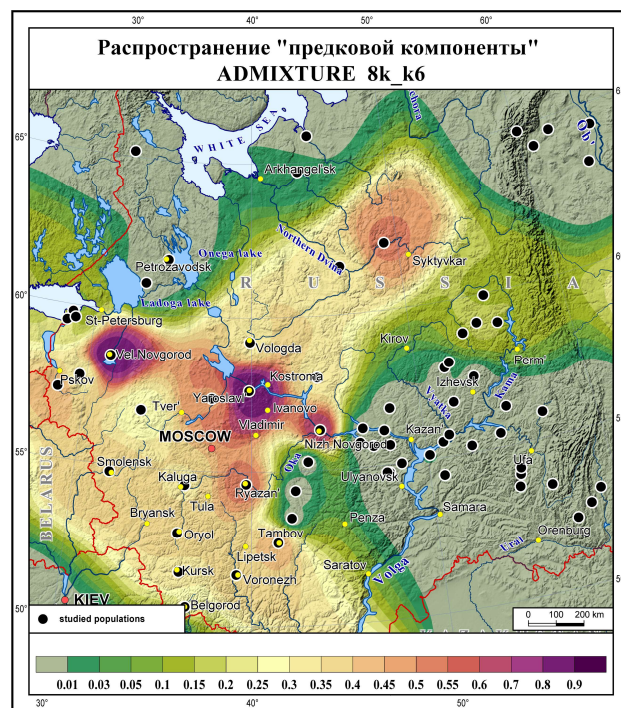


Рис.1. Распространение условно «новгородской» предковой компоненты ADMIXTURE (при $k = 8$ предковых компонент). Высокие значения предковой компоненты обозначены красно-коричневыми тонами, низкие — зелеными, отсутствие — серым цветом, шкала переходов приведена в легенде под картой; изученные популяции обозначены черными кружками

ПОПУЛЯЦИЯ	N (число геномов)	Число предковых компонент k , %					
		$k = 8$			$k = 14$		
		MEAN	MIN	MAX	MEAN	MIN	MAX
РУССКИЕ							
Архангельская обл., Красноборский р-н	15	31	17	59	1	0	6
Архангельская обл., Ленский р-н	9	51	32	68	31	0	62
Архангельская обл., Лешуконский р-н	15	0	0	0	0	0	0
Архангельская обл., Пинежский р-н	20	2	0	21	1	0	24
Белгородская обл.	8	26	0	43	0	0	0
Вологодская обл.	10	34	8	50	0	0	1
Воронежская обл.	10	38	28	53	0	0	0
Казаки кубанские	10	38	28	53	5	0	44
Калужская обл.	10	35	26	43	0	0	0
Костромская обл.	20	34	24	45	0	0	3
Курская обл.	10	34	26	49	0	0	0
Нижегородская обл.	8	67	0	100	54	0	100
Новгородская обл.	15	91	71	100	100	100	100
Орловская обл.	10	38	27	49	0	0	0
Псковская обл., Островский р-н	14	43	35	57	0	0	2
Псковская обл., Порховский р-н	15	30	13	50	2	0	32
Рязанская обл.	10	53	0	100	25	0	100
Смоленская обл.	10	38	28	49	0	0	0
Тамбовская обл.	10	44	39	52	0	0	0
Тверская обл. (юго-запад, центр)	14	27	0	47	1	0	13
Тверская обл. (восток, Кашинский р-н)	15	50	31	100	27	0	100
Ярославская обл.	16	90	43	100	87	0	100
ДРУГИЕ ЭТНОСЫ							
Башкиры	41	0	0	0	0	0	0
Бесермяне	10	3	0	31	3	0	30
Вепсы	10	0	0	0	0	0	0
Водь	6	14	0	43	0	0	0
Ижора	14	1	0	33	0	0	0
Карелы	27	0	0	0	0	0	0
Коми-зыряне	7	0	0	0	0	0	0
Коми-пермяки	47	15	0	35	0	0	0
Литовцы	8	0	0	0	0	0	0
Манси	21	0	0	0	0	0	0
Марийцы	22	0	0	0	0	0	0
Мордва-мокша	11	0	0	0	0	0	0
Мордва-шокша	9	0	0	0	0	0	0
Мордва-эрзя	19	0	0	2	0	0	0
Саамы	3	0	0	0	0	0	0
Татары уральские	41	0	0	6	0	0	2
Удмурты	18	0	0	0	0	0	0
Украинцы	77	0	0	0	0	0	0
Ханты	21	0	0	0	0	0	0
Чуваши	30	0	0	0	0	0	0

Обозначения:

N — число изученных геномов данной популяции; MEAN — средний вклад предковой компоненты в генофонд данной популяции; MIN — минимальное значение предковой компоненты среди изученных геномов данной популяции; MAX — максимальное значение предковой компоненты среди изученных геномов данной популяции.

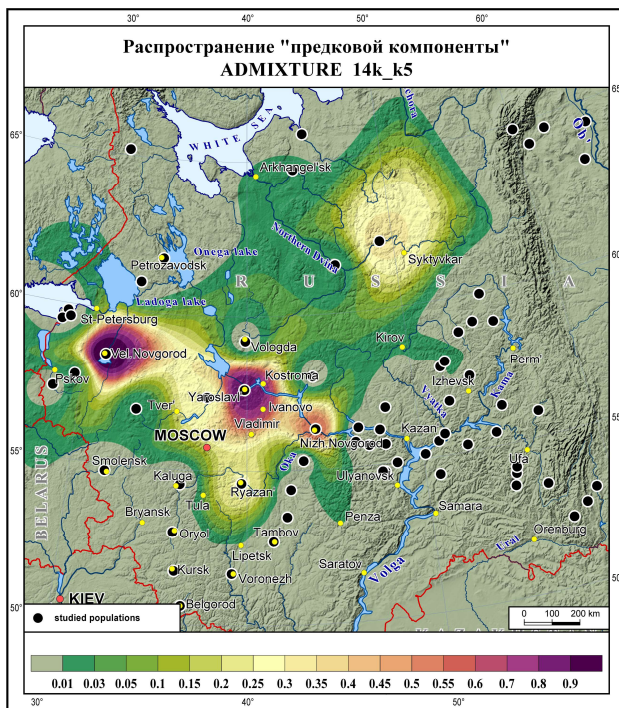


Рис.2. Распространение условно «новгородской» предковой компоненты ADMIXTURE (при $k = 14$ предковых компонент). Высокие значения предковой компоненты обозначены красно-коричневыми тонами, низкие — зелеными, отсутствие — серым цветом, шкала переходов приведена в легенде под картой; изученные популяции обозначены черными кружками

И таблица, и карта (рис.1) подтверждают, что эта компонента была вполне заслуженно названа «новгородской»: оказалось, что она составляет две трети (67%) генофонда тех нижегородцев, генеалогии которых предположительно ведут к Новгороду Великому. При индивидуальном рассмотрении этих геномов выявлено, что у двоих нижегородцев эта компонента вообще отсутствует, у одного на уровне $k = 8$ составляет треть генома (38%), зато у всех остальных пяти нижегородцев эта компонента достигает 99% (см. табл.). На уровне $k = 14$ эта информация уточняется: из этих пяти нижегородцев геномы троих по всем линиям родства восходят к Новгороду Великому (100% генома), у одного — по 81% линиям родства, а еще у одного — наполовину (51%). Иными словами, анализируя индивидуальные геномы, мы можем предполагать, в какой мере они унаследовали тот генетический пласт, к которому принадлежало население древнего Новгорода.

Во всех остальных русских популяциях при $k = 8$ (см. табл.) «новгородская» компонента составляет в среднем треть генофонда (34%). Важное исключение связано с ярославской популяцией, в генофонде которой «новгородская» предковая компонента почти столь же велика (90%), как и в новгородской. Причем в выборку Ярославской области вошли представители самых разных ее субпопуляций [12] — и мологжане, и сицкари, и кацкари, и представители разных районов (Брейтовского, Мышкинского, Угличского). И тем не менее, все они при $k = 8$ несут в своем геноме «новгородскую» предковую компоненту, а при $k = 14$ у 80% ярославцев весь геном (100%) принадлежит к «новгородской» компоненте.

При переходе на большее число предковых компонент ($k = 14$) средний вклад «новгородской» предковой компоненты в русские генофонды резко снижается с 34% до 5%, причем формируется (кроме новгородской и ярославской популяций) за счет только трех популяций (табл.): Ленского района Архангельской области, Кашинского района Тверской области, Михайловского и Спасского районов Рязанской области (при отсутствии данных по смежным районам эти данные могут быть интерполированы и на значительные территории указанных областей). Но при рассмотрении индивидуальных геномов эти три популяции оказываются очень разными.

В Ленском районе Архангельской области все индивиды, кроме одного, несут «новгородскую» предковую компоненту, хотя ни у кого она не достигает 100% (в среднем — 50% генома). Ее присутствие практически во всех геномах говорит о неслучайном сходстве этой популяции с Новгородской, указывая или на массовую миграцию, или же на древний, общий с населением Новгородчины генетический пласт.

В Кашинском районе Тверской области, напротив, «новгородская» предковая компонента обнаружена лишь у трех индивидов, но составляет 80-100% их геномов. Это указывает на включение в популяцию лишь отдельных мигрантов из Новгородских земель, тем более, что в других районах Тверской области она практически отсутствует. Аналогичная небольшая миграция фиксируется в Рязанской области: в двух — 100% «новгородской» компоненты, в одном — 50%.

Таким образом, только в Ленском районе Архангельской области обнаружен массовый след «новгородской» предковой компоненты, но север Тверской области, Рязанская и Нижегородская области вовлечены в сферу влияния Новгородско-Ярославского генофонда (рис.1 и 2).

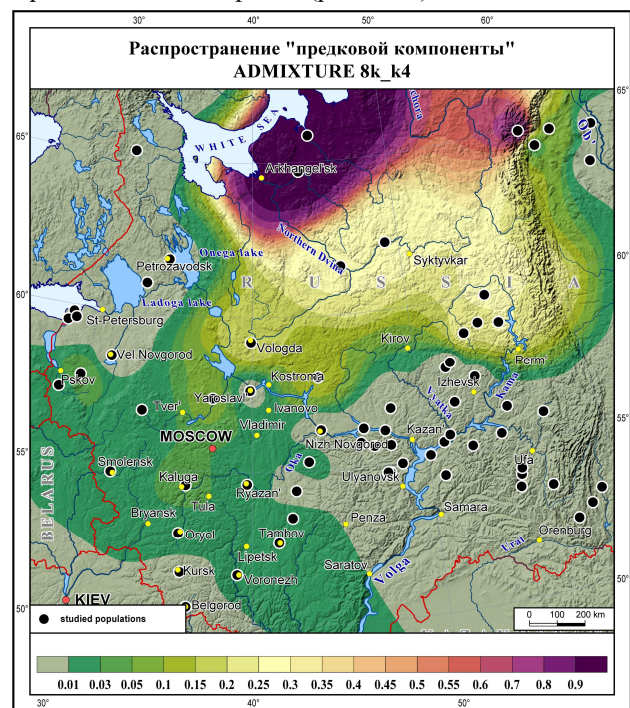


Рис.3. Распространение условно «поморской» предковой компоненты ADMIXTURE (при $k = 8$ предковых компонент). Высокие значения предковой компоненты обозначены красно-коричневыми тонами, низкие — зелеными, отсутствие — серым цветом, шкала переходов приведена в легенде под картой; изученные популяции обозначены черными кружками

Происхождение этого генетического пласта можно объяснять как минимум тремя гипотезами: генетического влияния Новгородчины, генетического наследия ильменских словен и более древнего генетического следа дославянского населения. Для их верификации приведем карты еще двух предковых компонент.

Одна из них (рис.3, условно «поморская») наиболее характерна для северных русских популяций Архангельской области. Она убедительно демонстрирует, что Русский Север генетически отличен от Новгородчины, хотя исторически он очень тесно с ней связан. Таким образом, карта на рис.3 ставит под сомнение первую гипотезу.

Гипотезу влияния ильменских словен проверить сложно, поскольку по их генофонду отсутствуют данные древней ДНК. Но несовпадение ареала «новгородской» компоненты с ареалом расселения новгородских словен значительно ослабляет эту гипотезу.

Для рассмотрения третьей гипотезы отметим, что наиболее вероятным кандидатом на роль дославянского субстрата для Новгородско-Ярославского круга популяций может быть мера. Анализ субстратной топонимии показывает, что языки меры принадлежали в целом к западному кругу финно-угорской лингвистической группы [13-16]. Условно «карельская» карта (рис.4) отражает генетические связи с финноязычным населением северо-запада России — вепсами, водью, ижорой и карелами. Эта карта противоречит третьей гипотезе проявления дославянского финноязычного населения в обнаруженной «новгородской» предковой компоненте, если связывать это дославянское население с народами прибалтийско-финской ветви.

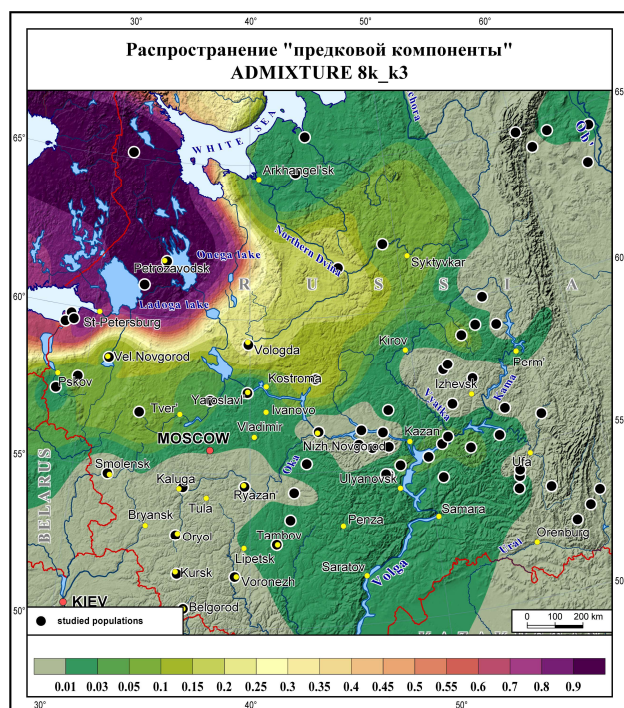


Рис.4. Распространение условно «карельской» предковой компоненты ADMIXTURE (при $k = 14$ предковых компонент). высокие значения предковой компоненты обозначены красно-коричневыми тонами, низкие — зелеными, отсутствие — серым цветом, шкала переходов приведена в легенде под картой; изученные популяции обозначены черными кружками

Не найдя подтверждений трем гипотезам, сформированным на основе исторических данных, обратимся к биологическим и для этого рассмотрим, генофонды каких народов проявили сходство с «новгородской» предковой компонентой (табл.). Среди 10 геномов бесермян оказался лишь один образец с 31% вкладом «новгородской» предковой компоненты, что может быть связано со случайной редкой миграцией. Среди 6 геномов води половина образцов содержит «новгородскую» предковую компоненту (в среднем по 28% генома). Это уже может указывать на стабильную связь с Новгородчиной. Однако из всех изученных народов европейской части России наиболее значительный след «новгородской» предковой компоненты обнаружен у коми-пермяков — почти все изученных геномы (80%) несут в среднем 20% «новгородской» предковой компоненты, причем они в равной мере характерны для всех изученных популяций коми-пермяков. Таким образом, из всех современных народов европейской части России и Урала именно коми-пермяки оказываются наиболее близки к генетической общности новгородской и ярославской популяций.

Заключение

Отметим, что исследование, проведенное по столь обширной полногеномной панели и корректным выборкам, дает устойчивый результат, который не может существенно измениться, а лишь корректироваться при введении новых выборок из других популяций. Поэтому вывод о том, что на уровне восьми предковых компонент всего генофонда народонаселения европейской части России и Урала ярко проявляется «новгородская» компонента, заслуживает внимания. На то, что этот пласт трудно свести к генофонду только Новгородчины, указывает удивительное единство генофондов Новгородских и Ярославских земель: 90% их генофондов составляет «новгородская» предковая компонента. Возможно, такая связь Новгорода и Ярославля лишний раз подтверждает, что Новгородский университет справедливо носит имя Ярослава Мудрого.

Массовый след «новгородской» предковой компоненты обнаружен в трех популяциях: 1) практически у всех русских Ленского района Архангельской области (в среднем 50% генома); 2) у подавляющего большинства коми-пермяков (в среднем 20% генома у этих индивидов); 3) лишь в половине геномов води (в среднем 30% их генома). Этот интригующий результат позволяет выдвинуть рабочую гипотезу, что генетический пласт, объединяющий Новгородчину и Ярославщину, восходит к генофонду ильменских словен, который унаследовал многие генетические черты того местного дославянского населения, генетический портрет которого более тяготеет к восточной (коми), а не к западной ветви финноязычных популяций.

Соблюдение этических стандартов: исследование одобрено Этическим Комитетом Медико-генетического научного центра (протокол №3/1 от 5 сентября 2018 г.), все обследуемые подписали добровольное информированное согласие.

Благодарности: мы благодарим всех доноров образцов, которые принимали участие в данном исследовании, АНО «Биобанк Северной Евразии» за предоставление коллекций ДНК.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и образования РФ (Госконтракт # 011-17 от 26.09.2017) в рамках научно-технической программы Союзного государства «ДНК-идентификация» (работы по генотипированию), Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Медико-генетического научного центра им. акад. Н.П. Бочкова (биоинформатический анализ данных) и гранта РФФИ № 20-09-00479а (картографический анализ, интерпретация результатов, написание текста статьи).

1. 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. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0016675817110029>
2. Lunkina A.V., Denisova G.A., Derenko M.V., Malarchuk B.A. Mitochondrial DNA variation in two Russian populations from Novgorod oblast // Genetika. 2004. T. 40(7). P.975-980.
3. Maliarchuk B.A., Derenko M.V. Gene pool structure of Russian populations from the European part of Russia inferred from the data on Y chromosome haplogroups distribution // Russian Journal of Genetics. 2008. V.44(2). P.187-192. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1022795408020105>
4. Балановский О.П., Горин И.О., Записецкая Ю.С. и др. Взаимодействие генофондов русского и финноязычного населения Тверской области: анализ 4 млн SNP-маркеров // Вестник РГМУ. 2020. №6. С.15-22. DOI: <https://doi.org/10.24075/vrgmu.2020.072>
5. Skakun V.N., Aseev M.V., Shawi A., Baranov V.S. Comparative analysis of allele polymorphism of three short tandem repeats in the Russian, Uzbek and Georgian populations // Genetika. 1999. T. 35(9). P.1280-1288.
6. Popova S.N., Slominsky P.A., Pocheshnova E.A. et al. Polymorphism of trinucleotide repeats in loci DM, DRPLA and SCA1 in East European populations // Eur J Hum Genet. 2001. T.9(11). P.829-835.
7. Maliarchuk B.A., Perkova M.A., Derenko M.V. Polymorphism of pigmentation genes (OCA2 and ASIP) in some populations of Russia // Russian Journal of Genetics. 2009. V.45(3). P.351-355. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1022795409030144>
8. GG-base [Электронный ресурс]. URL: <https://www.gg-base.org/> (дата обращения 27.03.2021).
9. Alexander D.H., Novembre J., Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals // Genome Research. 2009. Vol. 19. P.1655-64. DOI: <https://doi.org/10.1101/gr.094052.109>
10. Кошель С.М. Геоинформационные технологии в геногеографии // Современная географическая картография. М: Дата+, 2012. С.158-166.
11. Ilumae A., Reidla M., Chukhryaeva M. et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial Time-Resolved Phylogeography that Cuts across Language Families // Am J Hum Genet. 2016. Vol. 99. P.163-173. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2016.05.025>
12. 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. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0016675817030043>
13. Хелимский Е.А. Северо-западная группа финно-угорских языков и её субстратное наследие // Вопросы ономастики. 2006. №3. С.38-51.
14. Матвеев А.К. Субстратная топонимия Русского Севера. Ч.III. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. 296 с.
15. Матвеев А.К. Субстратная топонимия Русского Севера. Ч.IV. Топонимия мерянского типа. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. 313 с.

16. Смирнов О.В. «Марийская» гипотеза в исследовании топонимии Оки и Унжи и западные границы древнемарийской топонимии // Вопросы ономастики. 2015. №2(19). С.7-61. DOI: https://doi.org/10.15826/vopr_onom.2015.2.001

References

1. Balanovskaya E.V., Agdzhoian A.T., Skhalyakho R.A., et al. Genofond novgorodtsev: mezhdru severom i yugom [Gene Pool of the Novgorod Population: Between the North and the South]. Genetika, 2017, vol. 53, no.11, pp. 1338-1348. DOI: 10.7868/S0016675817110029
2. Lunkina A.V., Denisova G.A., Derenko M.V., et al. Mitochondrial DNA variation in two Russian populations from Novgorod oblast. Genetika, 2004, vol.40(7), pp.975-80.
3. Maliarchuk B.A., Derenko M.V. Gene pool structure of Russian populations from the European part of Russia inferred from the data on Y chromosome haplogroups distribution. Genetika, 2008, vol.44(2), pp.226-31. DOI: 10.1134/S1022795408020105
4. Balanovskiy O.P., Gorin I.O., Zapisetskaya Yu.S. et al. Vzaimodeystvie genofondov russkogo i finnoyazychnogo naseleniya Tverskoy oblasti: analiz 4 mln SNP-markerov [Interactions between gene pools of Russian and Finnish-speaking population from Tver region: analysis of 4 mln SNP markers]. Vestnik RGMU, 2020, no.6, pp.24-31. DOI: 10.24075/vrgmu.2020.072
5. Skakun V.N., Aseev M.V., Shawi A., et al. Comparative analysis of allele polymorphism of three short tandem repeats in the Russian, Uzbek and Georgian populations. Genetika, 1999, vol. 35(9), pp. 1280-8.
6. Popova S.N., Slominsky P.A., Pocheshnova E.A., et al. Polymorphism of trinucleotide repeats in loci DM, DRPLA and SCA1 in East European populations. Eur J Hum Genet, 2001, vol.9(11), pp.829-35.
7. Maliarchuk B.A., Perkova M.A., Derenko M.V. Polymorphism of pigmentation genes (OCA2 and ASIP) in some populations of Russia. Genetika, 2009, vol. 45(3), pp. 401-5. DOI: 10.1134/S1022795409030144
8. GG-base. Available at: <https://www.gg-base.org/>. (accessed 27.03.2021).
9. Alexander D.H., Novembre J., Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. Genome Research, 2009, vol.19, pp.1655-64. DOI:10.1101/gr.094052.109
10. Koshel' S.M. Geoinformatsionnye tekhnologii v geno-geografii. Sovremennaya geograficheskaya kartografiya [Geoinformation technologies in genogeography: Modern geographic cartography]. Moscow, Data+ Publ., 2012, pp.158-166.
11. Ilumae A., Reidla M., Chukhryaeva M., et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial Time-Resolved Phylogeography that Cuts across Language Families. Am J Hum Genet, 2016, vol.99, pp.163-173. DOI: 10.1016/j.ajhg.2016.05.025
12. Chukhryaeva M.I., Pavlova E.S., Napol'skikh V.V., et al. Sokhranilis' li sledy finno-ugorskogo vliyaniya v genofonde russkogo naseleniya Yaroslavskoy oblasti? Svidetel'stva Y-khromosomy [Is There a Finno-Ugric Component in the Gene Pool of Russians from Yaroslavl Oblast? Evidence from Y Chromosome]. Genetika, 2017, vol.53, no.3, pp.378-389. DOI: 10.7868/S0016675817030043
13. Khelimskiy E.A. Severo-zapadnaya gruppa finno-ugorskikh yazykov i ee substratnoe nasledie [Northwestern group of Finno-Ugric languages and its substrate heritage]. Voprosy onomastiki, Ekaterinburg, 2006, no. 3, pp. 38-51.
14. Matveev A.K. Substratnaya toponimiya Russkogo Severa. Chast' III [Substratum toponymy of the Russian North. Part III]. Ekaterinburg, Uralskii Univ. Publ., 2007. 215 p.
15. Matveev A.K. Substratnaya toponimiya Russkogo Severa. Chast' IV. Toponimiya meryanskogo tipa [Substratum toponymy of the Russian North. Part IV. Meryan type toponymy]. Ekaterinburg, Uralskii Univ. Publ., 2015. 313 p.
16. Smirnov O.V. «Mariyskaya» gipoteza v issledovanii toponimii Oki i Unzhi i zapadnye granitsy drevnemariyskoy toponimii [The "Mari" hypothesis in the study of the Oka and Unzha toponymy and the western boundaries of the ancient Mari toponymy]. Voprosy onomastiki, Ekaterinburg, 2015, no. 2(19), pp. 7-61. doi: 10.15826/vopr_onom.2015.2.001.