

УДК 575.174:599.9

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНОФОНДА ТЕЛЕУТОВ ПО ДАННЫМ МАРКЕРОВ Y-ХРОМОСОМЫ

© 2009 г. В. Н. Харьков¹, О. Ф. Медведева¹, Ф. А. Лузина², А. В. Колбаско³, Н. И. Гафаров², В. П. Пузырев¹, В. А. Степанов¹

¹Научно-исследовательский институт медицинской генетики Томского научного центра Сибирского отделения Российской академии медицинских наук, Томск 634050;
e-mail: vladimir.kharkov@medgenetics.ru

²Научно-исследовательский институт комплексных проблем гигиены и профессиональных заболеваний Сибирского отделения Российской академии медицинских наук, Новокузнецк 654041

³Новокузнецкий государственный институт усовершенствования врачей, Новокузнецк 654005

Поступила в редакцию 12.03.2008 г.

Проведено исследование структуры генофонда телеутов: охарактеризован состав и частоты гаплогрупп Y-хромосомы. В генофонде телеутов обнаружено пять гаплогрупп: C3xM77, N3a, R1b*, R1b3 и R1a1. Оценка генетической дифференциации исследованных выборок с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) по двум системам маркеров (частотам гаплогрупп и микросателлитных гаплотипов Y-хромосомы) показывает равную удаленность бачатских телеутов от южных и северных алтайцев. Исследованы частоты и молекулярная филогения YSTR-гаплотипов в пределах гаплогруппы R1a1 Y-хромосомы в сибирских популяциях. Обнаружено, что телеуты и южные алтайцы характеризуются очень близким и перекрывающимся спектром гаплотипов R1a1. Кластерный анализ популяций по YSTR-гаплотипам R1a1 показывает, что телеуты и южные алтайцы ближе друг другу, чем все остальные сибирские этносы. Результаты филогенетического анализа гаплотипов в пределах гаплогруппы N3a свидетельствуют о специфичности гаплотипов телеутов и близости их к таковым у томских татар. У телеутов обнаружена очень высокая частота гаплогруппы R1b*, характеризующаяся высокоспецифичным спектром YSTR-гаплотипов и большим гаплотипическим разнообразием. Результаты проведенного сравнительного анализа показывают, что генофонд бачатских телеутов, по-видимому, формировался на основе не менее чем двух разнородных генетических составляющих, связанных предположительно с древнетюркским и самодийскими этническими компонентами.

Анализ структуры генофондов популяций человека с применением маркерных систем, имеющих различную природу и механизм передачи в ряду поколений, имеет важное значение для решения фундаментальных и прикладных проблем современной генетики человека. Как правило, наиболее подробно исследованы крупные этносы, в то время как многие малочисленные коренные популяции относительно слабо изучены с привлечением современных ДНК-маркеров. Объясняется это как меньшей медико-прикладной значимостью таких работ, так и значительно большей сложностью сбора материала для исследования. На территории Южной Сибири проживают несколько малочисленных коренных этносов, в числе которых находятся и телеуты. Древнейшие предки телеутов – племена группы “теле” эпохи древних тюрков, расселенные в Центральной Азии, к которым восходит этническое название этого народа. По мнению Л.П. Потапова, телеутам принадлежит исключительная роль в этногенетическом формировании всех групп алтайцев, как северных, так и южных [1, 2]. В русских источниках телеуты упоминаются под именем белых кал-

мыков. В XVII в. телеуты представляли крупное улусное объединение кочевников Верхнего Приобья, игравшее на политической арене южносибирского региона весьма существенную роль. Согласно классификации тюркских языков, телеутский рассматривается в качестве самостоятельного языка или выделяется в качестве одного из южных диалектов в составе алтайского языка южно-сибирской (восточно-тюркской) подгруппы тюркской группы алтайской семьи. До недавнего времени телеутов наряду с теленгитами, телесами, алтай-кижи и маймаларами относили к южным алтайцам, но сейчас они рассматриваются этнографами как самостоятельный этнос. Языковая, культурная и этническая близость телеутов и южных алтайцев при этом сомнений не вызывает.

Общая численность телеутов около 2.5 тыс. человек, в настоящее время проживающих в основном в Кемеровской области, а также в Шебалинском районе Республики Алтай, Чумышском районе Алтайского края и в Новосибирской области. Телеуты преимущественно являются сельскими жителями: почти 2 тыс. человек живут в населенных

пунктах Беково, Челухоево, Верховская, Шанда, Ново-Бачаты и др., на территории Беловского района Кемеровской области. Эту группу называют “бачатские телеуты” по месту основного расположения телеутских улусов на берегах рек бассейна Оби – Большого и Малого Бачатов в отрогах Кузнецкого Алатау [3, 4].

Недавнее исследование демографической структуры бачатских телеутов показало, что в настоящее время наблюдается негативная динамика: увеличивается диспропорция в соотношении полов, возрастная структура близка к регрессивному типу, смертность превышает рождаемость, не происходит простого замещения поколений, отмечены сдвиги в перекрывании поколений. Как итог этих негативных демографических процессов происходит депопуляция телеутского этноса. Кроме этого, в популяции бачатских телеутов активно идут процессы метисации, в основном с русским [5].

Целью настоящего исследования являлась сравнительная характеристика структуры генофондов телеутов, южных алтайцев и других этносов Южной Сибири с помощью двух систем маркеров нерекombинирующей части Y-хромосомы. Работа продолжает начатое нами ранее исследование структуры Y-хромосомного генофонда коренного населения Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужила тотальная ДНК, выделенная из лимфоцитов периферической крови с использованием стандартных методов [6]. Исследовалась популяционная выборка бачатских телеутов общей численностью 35 индивидов. Выборка сформирована из жителей п. Белово и поселков Беловского р-на Кемеровской области Беково, Челухоево, Верховская, Шанда, Ново-Бачаты и др.

Для изучения состава и структуры гаплогрупп Y-хромосомы в рамках данной работы в исследование были включены две системы генетических маркеров: диаллельные локусы, представленные в основном SNP, и микросателлиты (YSTR). Классификация гаплогрупп, определяемых на основании генотипирования диаллельных маркеров, дана в соответствии с предложенной Консорциумом по исследованию Y-хромосомы [7]. С помощью генотипирования набора микросателлитных маркеров определяли для каждого образца его индивидуальный STR-гаплотип.

Диаллельные маркеры. Для выявления гаплогрупп, входящих в состав генофонда телеутов, использовали набор из 37 диаллельных локусов нерекombинирующей части Y-хромосомы: *SRY1532, YAP(M1), 92R7, DYF155S2, I2f2, M3 (DYS199), M9, M15, M17, M20, M25, M46 (Tat), M70, M77, M89, M122, M124, M128, M130 (RPS4Y), M170, M172,*

M173, M174, M175, M178, M201, M207, M217, M223, M242, M253, M269, SRY2627, P25, P31, P37 и P43 (рис. 1). Генотипирование проводили с помощью полимеразной цепной реакции и последующего анализа фрагментов ДНК различными методами, как описано ранее [8–10]. Большинство праймерных последовательностей, кроме специально оговоренных измененных вариантов, описаны в статье по номенклатурной системе гаплогрупп [7].

Микросателлитные маркеры. Анализ STR-гаплотипов проводили с использованием семи микросателлитных маркеров нерекombинирующей части Y-хромосомы (*DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393 и DYS394 (DYS19)*). Использовались флуоресцентно меченые праймеры (применялись красители HEX, FAM и TET), синтезированные Perkin-Elmer Oligo Factory (Вайтерштадт, Германия). Генотипирование микросателлитных маркеров проводили, как описано ранее [11, 12]. Соответствие размеров фрагментов ДНК исследуемых локусов количеству составляющих их tandemных повторов подтверждено секвенированием ПЦР-продуктов всех STR-маркеров с использованием нескольких исследуемых образцов. Секвенирование проводили с обратных праймеров, не несущих флуоресцентной метки. Номенклатура аллелей приведена в соответствии с общепринятой (для *DYS389I* без учета трехкопийного TCTG-повтора) [13, 14].

Статистические методы. Генетические взаимоотношения между популяциями выявляли с помощью факторного анализа и многомерного шкалирования. При проведении факторного анализа использовали метод главных компонент и применяли вращение varimax normalized [15]. Анализ и построение графиков проводили с помощью пакета программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., USA). Оценку генетического разнообразия в исследуемых популяциях, эквивалентную теоретической гетерозиготности для диплоидных данных, вычисляли по формуле Нея [16]. Оценку генетической дифференциации популяций проводили с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) [17]. Использовали коэффициент F_{st} , проводя 10000 пермутаций исходного массива данных. Достоверность межпопуляционных различий по частотам гаплогрупп и YSTR-гаплотипов оценивали при помощи точного теста популяционной дифференциации (количество шагов цепей Маркова равно 10000, количество шагов, не принимаемых в расчет, равно 1000, уровень значимости равен 0.05). Матрицы попарных дистанций Слаткина (F_{st}) рассчитывали, используя 100 пермутаций исходного массива данных. Расчеты проводили в программном пакете ARLEQUIN 2.000 (<http://anthro.unige.ch/arlequin>) [18]. Построение медианных сетей гаплотипов Y-хромосомы проводили в программе Network v.4.2.0.1. (Fluxus Technology

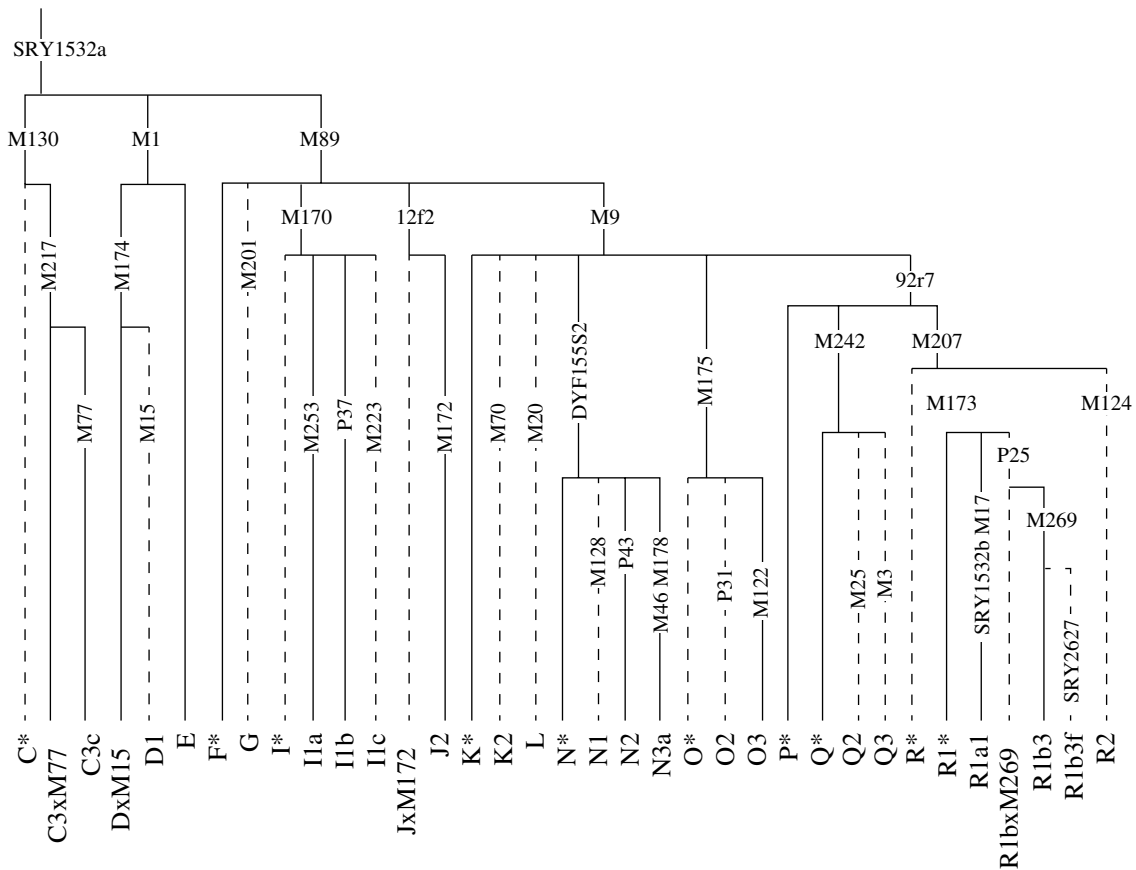


Рис. 1. Филогенетическое древо гаплогрупп Y-хромосомы, использованных в настоящем исследовании.

Ltd.) (www.fluxus-engineering.com) по методу медианных сетей Бандельта, последовательно используя алгоритмы RM (reduced median) и MJ (median-joining) [19, 20] (параметр ϵ принимали равным 0). При построении сетей, для учета разницы в темпах мутирования, каждому из STR-локусов присваивали вес, пропорциональный его вариабельности в пределах исследуемых гаплогрупп (DYS19 : DYS389I : DYS389II : DYS390 : DYS391 : DYS392 : DYS393 = 5 : 2 : 5 : 2 : 2 : 10 : 10). Филогенетические древа популяций строили с помощью алгоритма "объединения ближайших соседей" (neighbour-joining) [21], реализованного в пакете программ PHYLIP [22].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Частоты гаплогрупп Y-хромосомы у телеутов

В результате анализа распределения аллелей выбранных диаллельных маркеров у 35 индивидов, представляющих выборку бачатских телеутов, были выявлены пять гаплогрупп: C3xM77, N3a, R1b*, R1a1, R1b3 (табл. 1). В структуре генофондов телеутов и южных алтайцев, исследованных ранее [10], наблюдаются значительные различия. Во-первых, обращает на себя внимание от-

сутствие у телеутов большинства не только редких гаплогрупп (C3c, E, IIa, IIb, K* и P*), имеющих у южных алтайцев, но и относительно частых линий (J2, N*, N2, O3 и Q*), что может быть связано с относительно небольшим размером выборки телеутов. Во-вторых, частота гаплогруппы N3a достигает у телеутов почти 30%, в то время как у южных алтайцев к ней относятся единичные хромосомы. В-третьих, равная у телеутов по частоте линии R1a1 гаплогруппа R1b* у южных алтайцев ранее на материале трех выборок не выявлена вообще. Сходство между двумя этносами заключается в том, что четыре гаплогруппы телеутов (кроме R1b*) являются общими с южными алтайцами, причем гаплогруппы C3xM77 и R1b3 имеют примерно равные низкие частоты. Наиболее частым вариантом Y-хромосомы среди обеих групп является гаплогруппа R1a1, но у телеутов ее частота почти на 20% ниже, чем у южных алтайцев. У последних частота гаплогруппы R1a1 превышает 53% и следующая по частоте линия (O3) является почти в 7 раз более редкой. У телеутов же три линии (N3a, R1b* и R1a1) имеют примерно равную частоту (около 30%). Это приводит к тому, что генетическое разнообразие телеутов по гаплогруппам превышает таковое для

Таблица 1. Распределение гаплогрупп Y-хромосомы у южных алтайцев и телеутов

Гаплогруппа	Частота встречаемости, % (N)	
	Телеуты (N = 35)	Южные алтайцы (N = 96)
C3xM77	5.71 (2)	2.08 (2)
C3c	–	1.04 (1)
DxM15	–	6.25 (6)
E	–	1.04 (1)
F*	–	4.17 (4)
I1a	–	1.04 (1)
I1b	–	1.04 (1)
J2	–	4.17 (4)
K*	–	1.04 (1)
N*	–	5.21 (5)
N2	–	4.17 (4)
N3a	28.57 (10)	2.08 (2)
O3	–	7.29 (7)
P*	–	1.04 (1)
Q*	–	4.17 (4)
R1b*	31.43 (11)	–
R1a1	31.43 (11)	53.12 (51)
R1b3	2.86 (1)	1.04 (1)
H	0.7378 ± 0.0306	0.6941 ± 0.0518
H YSTR	0.9311 ± 0.0252	0.9554 ± 0.0123

Примечание. H – генное разнообразие по гаплогруппам; H YSTR – генное разнообразие по микросателлитным гаплотипам.

южных алтайцев. Но показатель генетического разнообразия по микросателлитным гаплотипам чуть выше у южных алтайцев (табл. 1).

Генетические взаимоотношения между популяциями

Проведенный факторный анализ частот гаплогрупп методом главных компонент при объединении данных по генотипированию телеутов и шести выборок алтайцев, описанных ранее [10], показывает, что исследуемая выборка телеутов примерно в равной степени удалена и от южных, и от северных алтайцев, не занимая при этом промежуточного положения между ними (рис. 2). Отдельные выборки южных (пос. Бешпельтир и пос. Кулада) и северных (г. Горно-Алтайск и пос. Турочак) алтайцев намного ближе друг другу, чем к телеутам. Первая ГК, объясняющая 62.81% варируемости данных, наиболее эффективно дифференцирует выборки телеутов и южных алтайцев. Результаты многомерного шкалирования матрицы F_{st} -дистанций Слаткина по ча-

стотам YSTR-гаплотипов выявили довольно сходную картину генетических взаимоотношений между этносами – полученный график лишь сближает одну из выборок южных алтайцев с телеутами. Полученные результаты, таким образом, не согласуются с данными этнографии и лингвистики о близости телеутов и южных алтайцев.

Генетическая дифференциация популяций

Оценку генетической дифференциации исследованных выборок с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) [17] проводили по двум системам маркеров. Во-первых, оценивали степень дифференциации по частотам гаплогрупп (табл. 1), во-вторых, по YSTR-гаплотипам (табл. 2) Y-хромосомы. Анализ генетической структуры популяций заключается в вычлениении доли дисперсии за счет внутригрупповых и межгрупповых различий на различных иерархических уровнях. Расчеты проводили с использованием данных генотипирования северных и южных алтайцев, описанных ранее [10]. При объединении исследуемых выборок в три группы – северных, южных алтайцев и телеутов – анализ частот гаплогрупп и YSTR-гаплотипов выявил долю межгрупповых различий 8.11 и 9.92% соответственно, на долю различий между популяциями внутри групп алтайцев приходится 3.53 и 2.82%, доля общей внутривнутрипопуляционной изменчивости – 88.37 и 87.26% соответственно. Несмотря на то, что телеуты до недавнего времени включались в состав южных алтайцев, а значительная дифференциация между северными и южными алтайцами давно известна, полученные значения межгрупповой (межэтнической) дифференциации трех выбранных групп немного превышают таковые при сравнении только северных и южных алтайцев (5.02% по гаплогруппам и 8.97% по YSTR-гаплотипам) [10]. Затем провели аналогичные расчеты, сравнивая только южных алтайцев и телеутов. Результат зафиксировал более высокую долю межпопуляционных различий по гаплогруппам (11.85%), чуть меньшую по гаплотипам (8.82%) и долю внутривнутрипопуляционной изменчивости 86.78 и 88.70% соответственно. Таким образом, анализ структуры генофонда на уровне гаплогрупп показал, что телеуты отличаются от южных алтайцев значительно сильнее (в 2 раза более высокие значения F_{st}), чем южные алтайцы от северных. Анализ молекулярной дисперсии микросателлитных гаплотипов Y-хромосомы выявил примерно равную дифференциацию между этими тремя этносами.

Филогенетический анализ гаплогруппы R1a1 у телеутов

Филогенетический анализ гаплогруппы R1a1 с применением семи YSTR-маркеров позволил

установить ее подробную структуру путем построения древа гаплотипов по методу медианных сетей (рис. 3). В расчеты были включены как собственные (56 образцов южных и 14 северных алтайцев [10]), так и доступные литературные данные по YSTR-гаплотипам гаплогруппы R1a1 (21 телеут и 35 южных алтайцев [23]). Все данные привели к единому обозначению гаплотипов по локусу DYS389. Генотипы по дополнительным YSTR-маркерам (помимо семи маркеров, генотипированных нами для настоящего исследования) в расчеты не включали. Размер круга (узла древа) соответствует числу выявленных образцов, относящихся к данному гаплотипу, а длина отрезка между узлами – числу мутационных шагов между гаплотипами, с обозначениями локусов, в которых произошла мутация, расположенными вдоль ветвей. Цвет узла указывает на этническую принадлежность индивида, к которому относится данный образец.

Из 15 гаплотипов, выявленных у телеутов, десять являются общими с южными алтайцами, отличаясь лишь частотой встречаемости, что свидетельствует о сходстве внутренней гаплотипической структуры гаплогруппы R1a1 у этих двух этносов. Два гаплотипа являются общими и с северными алтайцами и один – только с северными. Наиболее частый гаплотип телеутов (к нему относятся 11 из 33 образцов) отстоит от такового для южных алтайцев на один мутационный шаг и является у южных алтайцев третьим по частоте. Наиболее частый у южных алтайцев гаплотип-основатель у телеутов является вторым по частоте.

С целью проведения сравнительного анализа генетических взаимоотношений сибирских популяций, имеющих в составе своих генофондов гаплогруппу R1a1, была создана база данных по частотам и структуре гаплотипов в сибирских популяциях, включающая, кроме уже упомянутых, доступные опубликованные литературные данные по этой гаплогруппе (22 шорца, 18 хакасов, 15 тувинцев, 7 сойотов и 7 эвенков) [23], а также собственные неопубликованные данные по другим популяциям (46 тувинцев, 16 хантов, 15 томских татар и 5 эвенков). На основании распределения гаплотипов R1a1 среди различных популяций с помощью программы ARLEQUIN 2000 была построена матрица генетических расстояний (F_{st}) по Slatkin). На основании полученной матрицы с помощью программы NEIGHBOR построили генетическое древо популяций (рис. 4). Две различные выборки телеутов близки друг другу, как и две выборки южных алтайцев, формирующие вместе с ними единый общий кластер. Телеуты и южные алтайцы на графике ближе друг другу, чем все остальные популяции к ним и между собой. Это очень примечательный результат, еще раз подчеркивающий очень тесное генетическое родство наиболее весомой по частоте

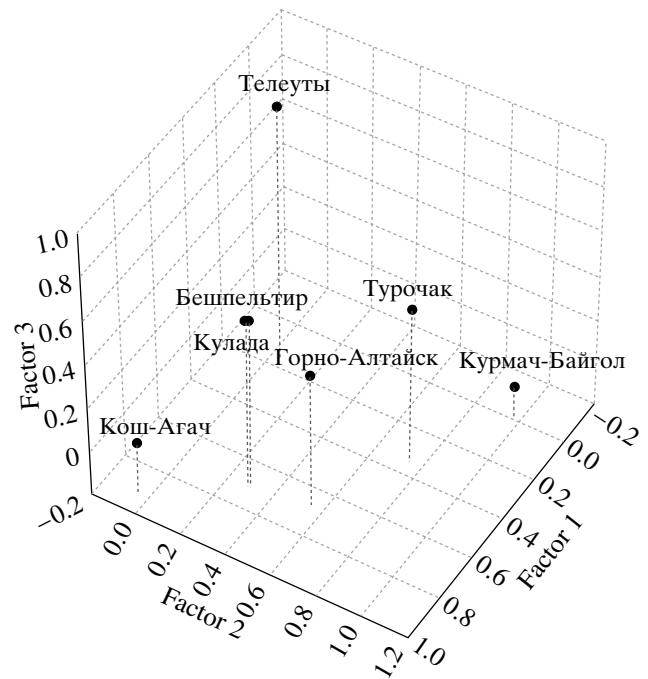


Рис. 2. Положение популяций телеутов и алтайцев в пространстве трех главных компонент по частотам гаплогрупп Y-хромосомы.

составляющей генофонда этих двух этносов, маркируемой гаплогруппой R1a1.

Полученные результаты объясняют существенные различия в оценке степени генетической дифференциации телеутов и южных алтайцев по частотам гаплогрупп и YSTR-гаплотипов: хотя в составе и соотношении гаплогрупп между этими двумя этносами имеются значительные различия, внутренняя молекулярная структура наиболее частой линии является у них довольно сходной.

Филогенетический анализ гаплогрупп R1b* и N3a у телеутов

Если по структуре гаплогруппы R1a1 телеуты и южные алтайцы близки друг другу как ни одни другие сибирские этносы, а результаты факторного, дисперсионного анализа и многомерного шкалирования показывают между ними значительные различия при рассмотрении всего Y-хромосомного пула, то очевидно, что по двум другим основным гаплогруппам телеутов (R1b* и N3a) несовпадения гаплотипов должны быть очень существенны. Для гаплогруппы R1b* таких межэтнических совпадений просто нет, поскольку в исследованных выборках южных алтайцев она не обнаружена. То, что эта линия составляет в генофонде телеутов более 30%, вообще явилось большой неожиданностью. Ее нет и у северных алтайцев, и исходя из собственных результатов по дру-

Таблица 2. Распределение YSTR-гаплотипов Y-хромосомы у телеутов

Гаплотип	DYS 19	DYS 389I	DYS 389II	DYS 390	DYS 391	DYS 392	DYS 393	Гаплогруппа	N
1	15	10	15	23	10	11	14	C3xM77	2
2	14	10	18	23	10	14	14	N3a	7
3	14	10	17	23	10	14	14	N3a	1
4	14	11	16	23	10	14	13	N3a	1
5	15	11	16	23	11	14	14	N3a	1
6	14	10	17	22	11	13	13	R1b*	4
7	15	10	17	22	11	13	13	R1b*	3
8	14	10	17	22	11	14	13	R1b*	1
9	15	10	17	22	12	14	13	R1b*	1
10	15	11	17	22	11	13	13	R1b*	1
11	16	10	17	23	11	13	13	R1b*	1
12	16	11	17	25	11	11	13	R1a1	5
13	16	11	18	24	11	11	13	R1a1	1
14	16	12	17	24	11	11	13	R1a1	1
15	16	12	17	25	11	11	13	R1a1	1
16	17	11	17	26	11	11	13	R1a1	1
17	17	11	18	25	11	11	13	R1a1	1
18	18	12	17	25	11	11	13	R1a1	1
19	14	10	17	24	11	13	12	R1b3	1

гим этносам и данным литературы, частота R1b* не превышает 2–3% во всех обследованных популяциях, а в большинстве из них просто отсутствует. Выявляется эта линия, как правило, при исследовании выборок в сотни образцов. К сожалению, до недавнего времени совместное генотипирование маркеров P25 и M269 Y-хромосомы не проводилось, и из результатов многих опубликованных исследований невозможно полностью исключить присутствия R1b* с относительно значительной частотой в некоторых популяциях, но очевидно, что на данный момент у бачатских телеутов обнаружен мировой пик частоты гаплогруппы R1b*. Это подтверждается и родовым составом телеутов: носители данной гаплогруппы – лица, принадлежащие к *аш-кыштымам*, которые Л.П. Потапов считает телеутскими по происхождению [2].

Интересна эта гаплогруппа прежде всего тем, что является предковой по отношению к линии R1b3, которая очень широко распространена на территории Европы, особенно Западной Европы, где составляет один из основных компонентов мужского генофонда различных популяций. Предполагается, что расселение носителей R1b3 и формирование современного ареала ее распространения произошло в период реколонизации Европы после максимума последнего оледенения из иберийского рефугиума, преимущественно в восточном направлении. Время и место возникновения гаплогруппы R1b* достоверно неизвест-

но. Возможно, она возникла на территории Европы и проникла в Южную Сибирь с какими-то ранними мигрантами по территории евразийских степей, а возможно, и на территории Средней Азии, и является одной из нитей, ведущих к связующему звену между кладами Q и R.

После генотипирования диаллельных маркеров и установления принадлежности всех образцов в выборке бачатских телеутов к различным гаплогруппам нами предполагалось, что высокая частота линии R1b* скорее всего объясняется недавним эффектом основателя и соответственно гаплотипическое разнообразие внутри нее должно быть низким. Однако YSTR-маркеры показали, что 11 образцов, относящихся к R1b*, принадлежат к шести различным гаплотипам. Медианная сеть гаплотипов гаплогруппы R1b* была построена аналогично сети для R1a1 с использованием доступных данных генотипирования – собственных (10 образцов тувинцев, 1 томского татарина, 1 киргиза) и литературных (7 хазарейцев, 6 турков, 4 наси, 3 уйгура, монгол, японца, китаец [24, 25]). Результаты построения древа показывают (рис. 5), что телеуты характеризуются очень специфическим спектром гаплотипов, причем эти гаплотипы расположены вблизи от центра сети и, вероятно, близки к предполагаемому гаплотипу-основателю для данной гаплогруппы. Гаплотипы телеутов не формируют тесной звездообразной филогении с преобладанием одного

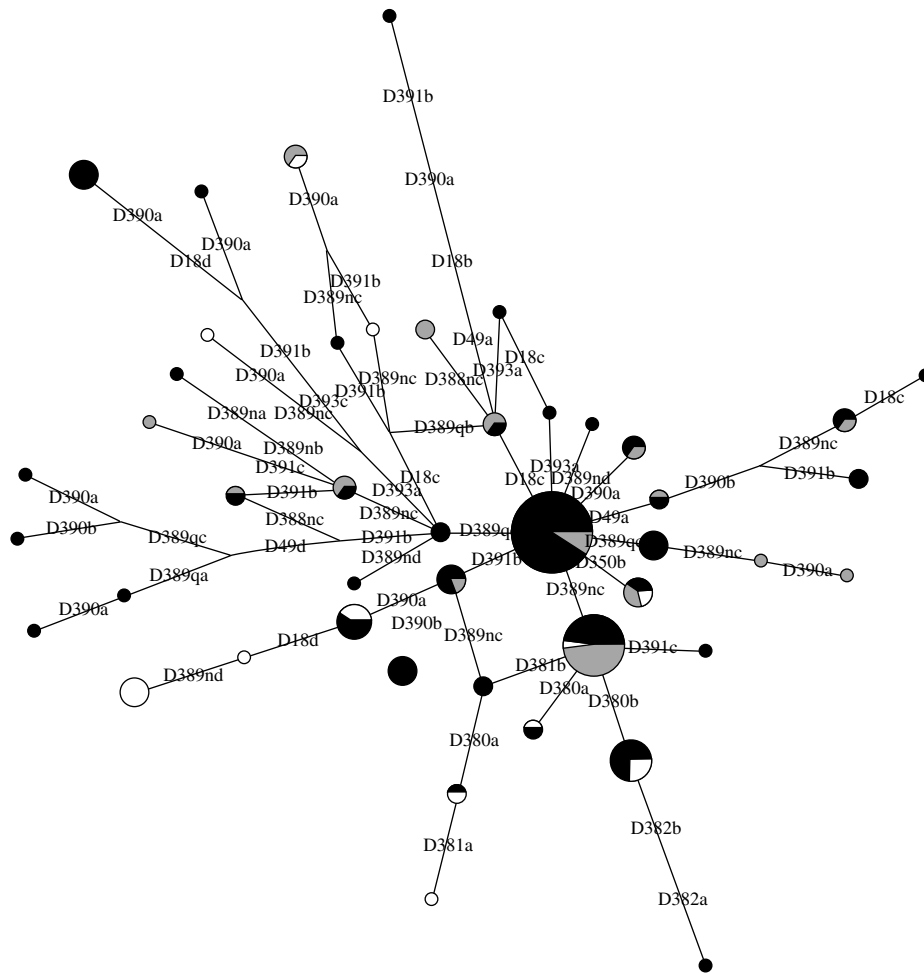


Рис. 3. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы R1a1 у телеутов и алтайцев. Размер узла сети соответствует числу выявленных образцов, относящихся к данному гаплотипу, цвет узла указывает на этническую принадлежность индивида, к которому относится образец: серым цветом обозначены телеутов, черным – южные, белым – северные алтайцы.



Рис. 4. Дендрограмма генетических взаимоотношений между различными коренными сибирскими этносами на основе генетических расстояний по YSTR-гаплотипам гаплогруппы R1a1.

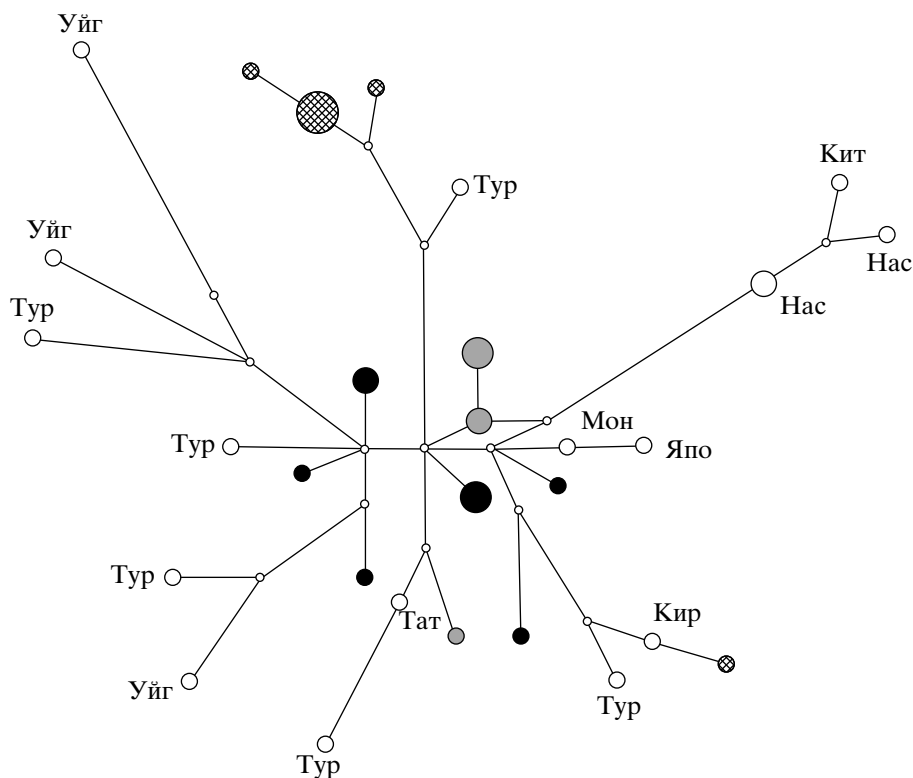


Рис. 5. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы R1b*. Размер узла сети соответствует числу выявленных образцов, относящихся к данному гаплотипу. Черным цветом обозначены телеуты, серым – хазарейцы, заштрихованы тувинцы, Тур – турки, Уйг – уйгуры, Нас – наси, Мон – монгол, Тат – татарин, Кир – киргиз, Япо – японец, Кит – китаец [24, 25]).

гаплотипа, наоборот, расстояние между крайними вариантами составляет семь мутационных шагов. Таким образом, высокая частота гаплогруппы R1b* у бачатских телеутов, очевидно, не является следствием дрейфа генов. Для поддержания такого высокого уровня гаплотипического разнообразия популяция должна иметь значительный размер эффективной численности и высокую долю носителей гаплогруппы R1b* на протяжении, вероятно, нескольких сотен лет. Остальные этносы формируют периферические части медианной сети. Наиболее близки к телеутским гаплотипам гаплотипы хазарейцев из Пакистана – монголоидного этноса, сформировавшегося относительно недавно в результате завоевательных походов монголов. Сами они считают себя прямыми потомками монголов и даже чингизидов, подтверждением чему служит обнаруженный у них мировой максимум частоты предполагаемого гаплотипа Чингисхана и его прямых потомков по мужской линии (относящийся к гаплогруппе C3xM48) [26]. Наиболее географически близкие телеутам тувинцы имеют совершенно иной спектр гаплотипов R1b*, с преобладанием одного, к которому относятся шесть образцов из десяти. Таким образом, можно полагать, что гаплогруппа R1b* имеет центральноазиатское происхождение.

группа R1b* имеет центральноазиатское происхождение.

Аналогичные расчеты для гаплогруппы N3a выявили совершенно другую ситуацию: у телеутов обнаружено только четыре гаплотипа, к одному из которых принадлежат семь из десяти образцов (гаплотип № 2, табл. 2), а еще один отстоит от него на один мутационный шаг. Эти два гаплотипа являются уникальными и не выявляются у других этносов. Это очевидное следствие недавнего эффекта основателя в генетической истории популяции бачатских телеутов. Действительно, это главным образом представители рода *меркит*, который у телеутов занимает по частоте второе место (10.9%), а у алтайцев составляет всего лишь 0.16% [5]. Два оставшихся гаплотипа выявлены также у бурят и тувинцев. Два гаплотипа северных и два южных алтайцев удалены от телеутов наиболее близки три гаплотипа, выявленные у томских татар.

Результаты филогенетического кластерного анализа матрицы F_{st} -дистанций Слаткина по частотам YSTR-гаплотипов гаплогруппы N3a выявили резкое отличие телеутов от других сибирских этносов и их относительную близость к том-

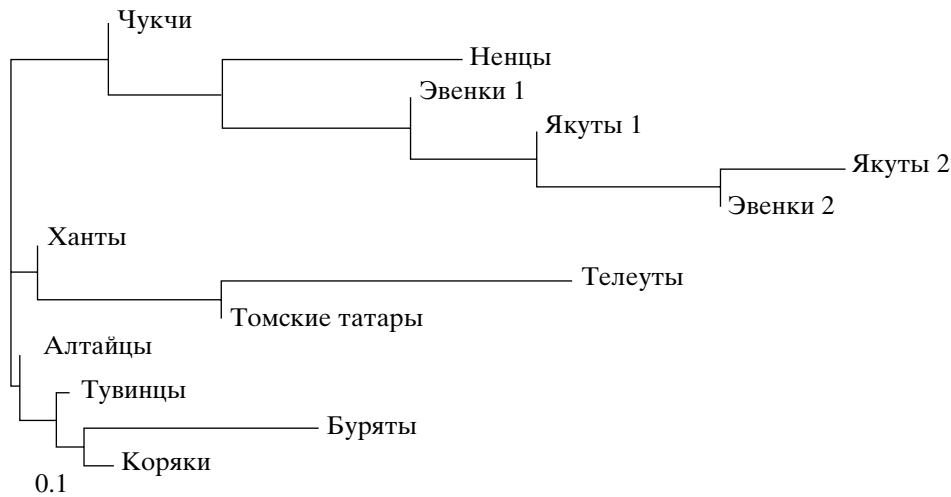


Рис. 6. Дендрогрaмма генетических взаимоотношений между различными сибирскими этносами на основе генетических расстояний по YSTR-гаплотипам гаплогруппы N3a.

ским татарам, с которыми они формируют отдельный кластер. Гаплотипы алтайцев и тувинцев входят в другой популяционный кластер и ближе к гаплотипам хантов и томских татар, чем к телеутским (рис. 6).

Обнаруженная близость телеутов и томских татар по одной из гаплогрупп не является неожиданной, поскольку известно, что основными компонентами в формировании последних наряду с еуштинцами и чатами были и так называемые томские телеуты (калмаки). Томские телеуты составляли одну Телеутскую волость Томского округа, селения которой располагались к югу от Томска, по р. Искитиму, левому притоку Томи, и насчитывали в 1897 г. 713 человек. В свою очередь важным компонентом в формировании телеутов Кемеровской области являлись различные местные тюркоязычные этнические группы, родственные проживающим в Среднем и Томском Приобье, населявшие эту территорию задолго до прихода телеутов из Джунгарии и Алтая. Имеются также данные, что аш-кыштымы — одна из таких тюркских групп — стали одним из основных компонентов в процессе этнообразования бачатских телеутов [27].

В целом результаты проведенного исследования свидетельствуют о формировании генофонда бачатских телеутов на базе как минимум двух разнородных генетических компонент. Первая, маркируемая гаплогруппой R1a1, тесно сближает их с южными алтайцами и, будучи одной из наиболее характерных для южносибирских тюрков, очевидно, присутствовала в составе Y-хромосомного пула предков телеутов очень давно. Условно можно обозначить эту компоненту как древнетюркскую. Вторая, связанная с гаплогруппой N3a, скорее всего отражает вклад местных этни-

ческих групп и приобретена телеутами относительно недавно. В генофонде этих местных групп населения ее появление связано, видимо, с ассимиляцией ранними тюркскими мигрантами еще более древнего самодийского и, возможно, угорского населения. Менее понятна ситуация с очень высокой частотой гаплогруппы R1b*. Либо она изначально присутствовала в генофонде древних тюрков и телеутов (наряду с R1a1) и относительно недавно утеряна южными алтайцами в результате генетического дрейфа, либо, как и N3a, приобретена телеутами относительно недавно. Первый сценарий является, на наш взгляд, более вероятным.

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (06-04-48274, В.С.), грантов Президента Российской Федерации (МД-88.2003.04, В.С., МК-3362.2008, В.Х.), грантов ФЦНТП “Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники (госконтракт 02.512.11.2289, В.С.)”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Потапов Л.П.* Очерки по истории алтайцев. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 55–79.
2. *Потапов Л.П.* Этнический состав и происхождение алтайцев. Л.: Наука, 1969. 196 с.
3. *Лотош Е.А., Колбаско А.В., Дранишников А.К. и др.* Популяционная и медико-генетическая характеристика коренных жителей Горного Алтая // *Вестн. АМН СССР*. 1984. № 7. С. 78–81.
4. *Лузина Ф.А.* Наследственный полиморфизм и генетические процессы в коренном населении Горного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1987. 17 с. 40.
5. *Лузина Ф.А., Лотош О.Е.* Дифференциация и инбридинг телеутов по квазигенетическим марке-

- рам // "Гигиена, организация здравоохранения и профпатология": Матер. XL Межрегиональной научно-практической конф. с международным участием. Новокузнецк, 2005. Т. 1. С. 160–165.
6. *Johns M.B., Pauls-Thomas J.E.* Purification of human genomic DNA from whole blood using sodium perchlorate in place of phenol // *Anal. Biochem.* 1989. V. 180. P. 276–278.
 7. The Y-Chromosome Consortium. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups // *Genome Res.* 2002. V. 12. P. 339–348.
 8. *Харьков В.Н., Степанов В.А., Боринская С.А. и др.* Структура генофонда восточных украинцев по гаплогруппам Y-хромосомы // *Генетика.* 2004. Т. 40. № 3. С. 415–421.
 9. *Харьков В.Н., Степанов В.А., Фещенко С.П. и др.* Частоты диаллельных гаплогрупп Y-хромосомы у белорусов // *Генетика.* 2005. Т. 41. № 8. С. 1132–1136.
 10. *Харьков В.Н., Степанов В.А., Медведева О.Ф. и др.* Различия структуры генофондов северных и южных алтайцев по гаплогруппам Y-хромосомы // *Генетика.* 2007. Т. 43. № 5. С. 675–687.
 11. *Степанов В.А., Пузырев В.П.* Анализ аллельных частот семи микросателлитных локусов Y-хромосомы в трех популяциях тувинцев // *Генетика.* 2000. Т. 36. № 2. С. 241–248.
 12. *Степанов В.А., Пузырев В.П.* Микросателлитные гаплотипы Y-хромосомы демонстрируют отсутствие подразделенности и наличие нескольких компонентов в мужском генофонде тувинцев // *Генетика.* 2000. Т. 36. № 3. С. 377–384.
 13. *Kayser M., Krawczak M., Excoffier L.* An extensive analysis of Y-chromosomal microsatellite haplotypes in globally dispersed human populations // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 68. P. 990–1018.
 14. *Kayser M., Kittler R., Erler A. et al.* A comprehensive survey of human Y-chromosomal microsatellites // *Am. J. Hum. Genet.* 2004. V. 74. P. 1183–1197.
 15. *Ким Дж.О., Мьюллер Ч.У.* Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. С. 5–77.
 16. *Nei M.* Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987.
 17. *Excoffier L., Smouse P., Quattro J.* Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // *Genetics.* 1992. V. 131. P. 479–491.
 18. *Schneider S., Roessli D., Excoffier L.* Arlequin ver. 2.000. A software for population genetics data analysis, 2000.
 19. *Bandelt H.-J., Forster P., Rohl A.* Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 37–48.
 20. *Bandelt H.-J., Forster P., Sykes B.C., Richards M.B.* Mitochondrial portraits of human populations using median networks // *Genetics.* 1995. V. 141. P. 743–753.
 21. *Saitou N., Nei M.* The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* 1987. V. 4. P. 406–425.
 22. *Felsenstein J.* PHYLIP, version 3.5. Washington: Seattle Univ., 1993.
 23. *Derenko M.V., Malyarchuk B.A., Denisova G.A. et al.* Contrasting patterns of Y-chromosome variation in South Siberian populations from Baikal and Altai-Sayan regions // *Hum. Genet.* 2006. V. 118. P. 591–604.
 24. *Cinnioglu C., King R., Kivisild T. et al.* Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia // *Hum. Genet.* 2004. V. 114. P. 127–148.
 25. *Sengupta S., Zhivotovsky L., King R. et al.* Polarity and temporality of high-resolution Y-chromosome distributions in India identify both Indigenous and exogenous expansions and reveal minor genetic influence of Central Asian pastoralists // *Am. J. Hum. Genet.* 2006. V. 78. P. 202–221.
 26. *Zerjal T., Xue Y., Bertorelle G. et al.* The genetic legacy of the Mongols // *Am. J. Hum. Genet.* 2006. V. 72. P. 717–721.
 27. *Батъянова Е.П.* К этнополитической ситуации в Кемеровской области // Исследования по прикладной и неотложной этнологии. М.: ИЭА РАН, 1993.