

ГЕНОМИКА.
ТРАНСКРИПТОМИКА

УДК 575.174:599.9

РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНОФОНДА ХАКАСОВ: ВНУТРИЭТНИЧЕСКАЯ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И СТРУКТУРА ГАПЛОГРУПП Y-ХРОМОСОМЫ

© 2011 г. В. Н. Харьков¹, К. В. Хамина¹, О. Ф. Медведева¹,
О. В. Штыгашева², В. А. Степанов^{1*}

¹Научно-исследовательский институт медицинской генетики Сибирского отделения
Российской академии медицинских наук, Томск, 634050

²Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова, Абакан, 655017

Поступила в редакцию 17.09.2010 г.

Принята к печати 21.09.2010 г.

Исследовали структуру генофонда хакасов по составу и частоте гаплогрупп Y-хромосомы в семи популяционных выборках из трех территориально дистанцированных районов Республики Хакасия из двух основных субэтнических групп – сагайцев и качинцев. В генофонде хакасов обнаружено восемь гаплогрупп: C3, E, N*, N1b, N1c, R1a1a и R1b1b1. Имеются значительные различия между качинцами и сагайцами по спектру гаплогрупп и уровню генетического разнообразия по гаплогруппам и YSTR-гаплотипам. Выборки из группы качинцев характеризуются низким значением генного разнообразия, а уровни разнообразия сагайцев и популяций, представляющих другие южносибирские этносы, сходны. Выборки из группы сагайцев, проживающих в Аскизском районе, очень сходны друг с другом, как и две выборки качинцев из Ширинского района, а выборки сагайцев Таштыпского района существенно отличаются друг от друга. Доля межгрупповых различий между этническими группами очень высока, что свидетельствует о значительной генетической дифференциации коренного населения Хакасии. Генофонд хакасов дифференцирован как по частотам гаплогрупп, так и по YSTR-гаплотипам в пределах гаплогруппы N1b. Определены частоты и изучена молекулярная филогения YSTR-гаплотипов в пределах гаплогрупп N1b, N1c и R1a1 Y-хромосомы. Результаты факторного, кластерного и дисперсионного анализа свидетельствуют о структурированности хакасского генофонда в корреляции с территориально-субэтническим принципом их подразделения.

Ключевые слова: генофонд хакасов, генетическая дифференциация, гаплогруппы Y-хромосомы, YSTR-гаплотипы, территориальное подразделение.

GENETIC DIVERSITY OF KHAKASSIAN GENE POOL: SUBETHNIC DIFFERENTIATION AND THE STRUCTURE OF Y-CHROMOSOME HAPLOGROUPS, by V. N. Kharkov¹, K. V. Khamina¹, O. F. Medvedeva¹, O. V. Shtygashева², V. A. Stepanov^{1*} (¹Research Institute for Medical Genetics, Russian Academy of Medical Sciences, Tomsk, 634050 Russia, *e-mail: vadim.stepanov@medgenetics.ru; ²Khakassian State University, Abakan, 655017 Russia). The structure of Khakass gene pool has been investigated: compositions and frequencies of Y-chromosome haplogroups were described in seven population samples of two basic subethnic groups – Sagays and Kachins from three territorially distanced regions of Khakassia Republic. Eight haplogroups: C3, E, N*, N1b, N1c, R1a1a and R1b1b1 have been determined in Khakass gene pool. Significant differences between Sagays and Kachins were shown in haplogroup spectra and a level of genetic diversity in haplogroups and YSTR-haplotypes. Kachin samples are characterized by a low value of gene diversity, whereas the level of Sagay diversity is similar to that of other South-Siberian ethnoses. Sagay samples from Askizsky region are very similar to each other just as two Kachin samples from Shirinsky region, while Sagay samples from Tashtypsky region greatly differ from each other. A great portion of intergroup differences was determined among different ethnic groups, which testifies to significant genetic differentiation of native populations in Khakassia. Khakass gene pool is greatly differentiated both in haplogroup frequencies and in YSTR-haplotypes within N1b haplogroup. Frequencies and molecular phylogenesis of YSTR-haplotypes were revealed within N1b, N1c and R1a1 haplogroups of Y-chromosome. We carried out comparative analysis of the data obtained. The results of factor, cluster and dispersion analyses are evidence of structuredness of Khakass gene pool according to territorial-subethnic principle.

Keywords: Khakass gene pool, genetic differentiation, Y-chromosome haplogroups, YSTR-haplotypes territorial subdivision.

* Эл. почта: vadim.stepanov@medgenetics.ru

Один из наиболее интересных объектов популяционной генетики человека – коренные этносы Южной Сибири, характеризующиеся сложным этногенезом. Взаимодействия различных групп населения, связанные с миграциями в эпохах бронзы, железа и средневековья, привели к формированию переходных монголоидно-европеоидных популяций в Алтае-Саянах и Хакасско-Минусинской котловине. Процессы слияния и ассимиляции с участием монголоидных и европеоидных групп сыграли главную роль в формировании тюркоязычных популяций Южной Сибири, в частности, хакасов. Они проживают на территории республик Хакасия и Тува, а также на юге Красноярского края, общая их численность, по данным переписи 2002 г., составляет 65,5 тыс. человек. В настоящее время этнос подразделяется на четыре этнические группы: качинцы (хааш, хаас), сагайцы (сагай), которые включают в себя слившихся с ними бельтиров (бельтыров) и бирусинцев, а также кызыльцы (хызыл) и койбалы (хойбал) [1]. Ряд авторов выделяют бельтиров в отдельный субэтнос. В ранних русских документах хакасы упоминались как абаканские (енисейские), ачинские и минусинские татары.

Антропологически хакасы представляют собой варианты переходных форм от уральской расы к южносибирской. При этом удельный вес европеоидной примеси в составе хакасских групп, по данным антропологии, различен: сагайцы и бельтиры ближе к европеоидным группам, чем кызыльцы, койбалы и качинцы [2]. Данные по краниологии населения, проживавшего в период от конце XVIII до начала XIX вв., также свидетельствуют о большем вкладе европеоидных элементов в формирование сагайцев и бельтиров. Комплекс признаков, характерный для южносибирского типа, наиболее полно представлен у качинцев [2]. Хакасский язык относится к уйгуро-огузской группе восточной ветви тюркских языков. Вместе с близкородственными языками шорцев, кумандинцев, тубаларов и челканцев, а также фуюйских кыргызов и сары-уйгуров КНР он входит в особую хакасскую подгруппу [3].

По мнению Алексева [4], Хакасско-Минусинский край представляет собой уникальный регион, где антропологический тип населения коренным образом сменился пять раз. В разное время территории Хакасско-Минусинской котловины и более северных степных районов населяли кетоязычные самодийские и индоевропейские племена. Археологи фиксируют последовательную смену различных культур: афанасьевской, окуневской, андроновской, карасукской, тагарской, таштыкской. Хакасы являются прямыми потомками этого населения.

Начальные этапы этногенеза хакасов датируются гунно-сарматским временем (II век до н.э. – II век н.э.) после прихода на территорию Алтае-Саян из Центральной Азии ряда этнических групп тюркоязычных гянь-гуней и хуннов. В это время происходило их смешивание с прежним “сибирско-скифским” населением тагарской культуры. Этнические процессы в таштыкский период (I в до н.э. –

V в н.э.) привели к сложению древнекыргызского этноса. По мнению антропологов, современные хакасы унаследовали в значительной степени антропологические черты тагарцев и таштыкцев [2].

В средние века этногенез хакасов проходил в два этапа. Первоначальный “кыргызский этап” (VI–XIII вв.) связан с периодом существования кыргызского государства. Енисейские кыргызы стали предками не только хакасов, но и тянь-шаньских кыргызов и частично рассеялись среди других народов Алтае-Саянского региона. Следующий этап (XIV–XVIII вв.) – время формирования и развития этнополитического объединения, известного по концепции Бутанаева (см. [1]) как “Хонгорай”, которое, как предполагают, стало основой для хакасского народа. Ядро объединения – группа кыргызов, которые сплотили вокруг себя различные родоплеменные группы. В 1703 г. значительная часть населения Хакасско-Минусинского края была принудительно переселена в Джунгарию. Это способствовало присоединению Хакасии к России и положило начало новому “российскому” этапу этногенеза (XVIII–XX вв.).

Настоящая работа продолжает серию исследований структуры генофонда коренных этносов Сибири [5–9]. Цель – характеристика структуры генофонда хакасов, его региональной и внутриэтнической подразделенности на основе анализа состава и структуры гаплогрупп Y-хромосомы, определяемых с помощью метода генотипирования SNP- и STR-маркеров ее нерекомбинирующей части. До настоящего времени генофонд хакасов исследован с помощью Y-хромосомных маркеров недостаточно. Отдельных статей, посвященных хакасам нет, а наиболее подробная работа по южносибирским этносам [10] содержит относительно небольшую выборку хакасов ($N = 53$), без указания субэтнической принадлежности. Результаты генотипирования хакасских выборок приводятся также в статьях, посвященных филогеографии и происхождению гаплогрупп клады N [11, 12], но эти данные касаются лишь одной из составляющих хакасского генофонда.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Материал исследования – тотальная ДНК, выделенная из лейкоцитов периферической крови мужчин с использованием стандартных методов. Популяционные выборки общей численностью 251 человек представляют коренное население Республики Хакасия. Обследовано три популяционных группы жителей территориально разобщенных районов: Аскизского (села Усть-Есь, Есино, улус Полтаков, Усть-Чуль и Кызлас, 119 человек), Таштыкского (деревни Матур, Анчуль, Большая Сея и Бутрахты, 81 человек) и Ширинского (села Малый Спирин и Топанов, 51 человек) (рис. 1). Биологический материал получен в ходе научно-практической медицинской экспедиции в 2007–2008 гг. В исследование включены только те образцы ДНК доноров мужчин, которые при опросе отрицали факт метисации по



Рис. 1. Карта Хакасии. Цифрами обозначено местоположение поселков Ширинского (1 – Топанов, 2 – Малый Спирин), Аскизского (3 – Усть-Чуль, 4 – Кызлас, 5 – Полтаков) и Таштыпского (6 – Бутрахты, 7 – Большая Сея, 8 – Матур) районов.

отцовской линии с представителями иных этносов, по крайней мере, в трех поколениях. Исключение составили некоторые жители с. Матур, считающие себя сагайцами, но дедов-прадедов по мужской линии назвавшие шорцами. В ходе сбора образцов соблюдали процедуру информированного согласия доноров. Принадлежность индивида к субэтносу определяли на основании указанной в анкете национальности его предков по мужской линии на глубину трех-четырех поколений. Кровные родственники по отцовским линиям, составляющие относительно небольшую часть от общего числа доноров ДНК, из анализа не исключались.

Состав гаплогрупп изучали по 51 маркеру нерекombинирующей части Y-хромосомы: M1 (YAP), M3 (DYS199), M7, M9, M12, M15, M17, M20, M25, M46 (Tat), M47, M67, M70, M73, M77, M89, M92, M102, M117, M120, M122, M124, M128, M130, M134, M170, M172, M173, M174, M175, M178, M198, M201, M207, M217, M223, M231, M242, M253, M267, M269, M324, M458, SRY1532, 92R7, DYF155S2, 12f2, P25, P31, P37 и P43. Классификация гаплогрупп соответствует предложенной Консорциумом по исследованию Y-хромосомы [13]. Генотипирование проводили при помощи ПЦР и последующего анализа фрагментов ДНК различными способами, как описано ранее [14–17]. Большинство праймерных последовательностей для диаллельных маркеров описаны в статье по номенклатурной системе гаплогрупп [13].

Генотипирование M73 (делеция 2 п.н.) проводили с помощью аллель-специфичной ПЦР. Каждый из двух прямых праймеров строго комплементарен лишь одному из аллельных вариантов и отличается от другого по структуре 3'-конца (F1: 5'-ACT-TCAATTTTCAACTACATTTGGT-3' и F2: 5'-ACT-TCAATTTTCAACTACATTTGGT-3'). Обратный праймер R: 5'-GGATGTTTTTCACTCCTTCA-3'. Фрагмент 308 п.н. или 306 п.н. синтезировали лишь в одном из вариантов ПЦР, при температуре отжига 56°C.

Генотипирование маркера M458, содержащего замену A → G, проводили, используя прямой праймер F (5'-CCC ATT TAG GAC AAG GAA CAA A-3') и модифицированный обратный праймер R (5'-CTT CTT GCT TTG AAA GAC ATT CCT CCT GGC TGA CT-3'), что приводит (в случае аллеля G) к появлению в продукте ПЦР дополнительного сайта для рестриктазы HinfI и к расщеплению фрагмента 251 п.н. на три (148 п.н., 68 п.н. и 35 п.н.). В случае предкового аллеля A исходный продукт амплификации расщепляется только по консервативному сайту на фрагменты длиной 148 п.н. и 103 п.н.

Микросателлитные маркеры. Гаплотипы анализировали с использованием 17 микросателлитных маркеров нерекombинирующей части Y-хромосомы (YSTR) (DYS: 19, 385a, 385b, 388, 389I, 389II, 390, 391, 392, 393, 426, 434, 435, 436, 437, 438, 439). Использовали флуоресцентно меченые праймеры с красителями HEX, FAM и TET, синтезированные в компании “Applied Biosystems” (США). Генотипирование проводили на генетическом анализаторе ABI Prism 310. Последовательности праймеров описаны ранее для DYS: 19, 389I, 389II, 390, 391, 392, 393 [5, 18]; для DYS – 385a, 385b, 388, 426, 438 [19]; и для DYS – 434, 435, 436, 437, 439 [20]. Размер фрагментов определяли, используя программное обеспечение GeneMapper Software. Соответствие между размерами фрагментов ДНК исследуемых локусов и числа составляющих их tandemных повторов подтверждено путем секвенирования ПЦР-продуктов всех STR-маркеров с использованием нескольких исследуемых образцов. Номенклатура аллелей соответствует общепринятой (DYS389I – без учета трехкопийного TCTG-повтора, DYS437 – без учета концевых tandemов [TCTG]2-[TCTA]4).

Статистические методы. Генетические взаимоотношения между популяциями определяли с помощью факторного и кластерного анализа. При проведении расчетов применяли метод главных компонент. При анализе и построении графиков использовали пакет программ STATISTICA 7.0. Генетическое разнообразие оценивали по формуле Нея [21]. Генетическую дифференциацию популяций определяли по величине молекулярной дисперсии (AMOVA) [22]. 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 дифференцировки (число шагов цепей Маркова – 10000, число шагов, не принимаемых в расчет, – 1000, уровень значимости – 0.05). Матрицы попарных дистанций Слаткина (F_{st}) рассчитывали, проводя 100 пермутаций исходного массива данных. Расчеты проводили в программном пакете ARLEQUIN 3.11 (<http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin3>) [23]. Медианные сети гаплотипов Y-хромосомы строили в программе Network v. 4.5.1.6 (www.fluxus-engineering.com) по методу медианных сетей Бандельта, последовательно используя алгоритмы RM (reduced median) и MJ (median-joining) (параметр ϵ принима-

ли равным 0) [24, 25]. При построении сетей, для учета разницы в темпах мутирования, каждому из STR-локусов присваивали вес, пропорциональный его вариабельности в исследуемом массиве гаплогрупп у хакасов в пределах конкретной гаплогруппы (например, для N1b: 19-385-389I-389II-390-390-392-434-439 = 7-5-7-5-10-7-7-10-10).

Филогенетические древа популяций строили с помощью алгоритма “объединения ближайших соседей” (neighbour-joining) [26], реализованного в пакете программ PHYLIP [27], с визуализацией филогенетических деревьев с помощью программы Dendroscope v. 2.4 [28].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Частоты гаплогрупп в популяционных выборках хакасов

В составе генофонда хакасов, представляющих население различных районов, обнаружено восемь гаплогрупп Y-хромосомы, определяемых на основании генотипирования выбранных диаллельных маркеров: C3 (M217xM77), E (M1), N* (M231xP43xM178xM128), N1b (P43), N1c (M178), Q (M242xM3), R1a1a (M17, M198xM458), R1b1b1 (M73) (табл. 1). Только три из них обнаружены практически во всех выборках (N1b, N1c, и R1a1a), составляя в целом более 90% Y-хромосомного генофонда обследованных индивидов. При этом частоты гаплогрупп в разных выборках и разных районах значительно отличаются. Линии C3, E, N* и R1b1b1 представлены единичными образцами. На долю гаплогруппы Q приходится чуть менее 5% от всех образцов.

Выборки практически из всех населенных пунктов анализировали отдельно, за исключением территориально очень близких сел Усть-Есь и Есино (Полтаков) (далее для краткости “Полтаков”) Аскизского района, сел Большая Сея и Бутрахты (далее “Бутрахты”) и сел Матур и Анчуль (далее “Матур”) Таштыпского района. Все доноры из сел Аскизского района при сборе генеалогических данных указали свою принадлежность к сагайцам. Все доноры из Ширинского района указали, что являются качинцами. В Таштыпском районе подавляющее большинство обследованных индивидов отнесли себя к сагайцам, а несколько человек из сел Матур и Анчуль к шорцам. Согласно данным литературы [1], хакасское население долины р. Матура и верхнего течения р. Таштып говорит на шорском диалекте. Это населения формировалось при интенсивном переселении в Хакасию различных шорских сеоков (родов) с запада, с территории современной Кемеровской области, оно является шорским по происхождению, но в настоящее время вошло в состав сагайцев [1]. Большинство доноров из сел Матур и Анчуль, указавших свою принадлежность к сагайцам, уточнили, что разговорным для них является именно шорский диалект.

Точный тест популяционной дифференциации по гаплогруппам показал отсутствие достоверных различий между популяционными выборками, принадлежащими к одному району, за исключением популяций из Таштыпского района. Не наблюдается различий по частотам гаплогрупп между тремя выборками Аскизского района (из сел Полтаков, Усть-Чуль и Кызлас), а также между двумя выборками из Ширинского района (деревни Спири и Топанов). В

Таблица 1. Распределение гаплогрупп Y-хромосомы у хакасов

Гаплогруппа	Частота встречаемости, % (N)							
	Аскизский район			Таштыпский район		Ширинский район		Всего (N = 251)
	(Сагайцы)			(Сагайцы)		(Качинцы)		
	Полтаков (N = 44)	Усть-Чуль (N = 41)	Кызлас (N = 34)	Матур (Сагайцы/Шорцы) (N = 46)	Бутрахты (N = 35)	Спирин (N = 22)	Топанов (N = 29)	
C3 (xM77)	–	–	–	–	–	–	7 (2)	0.8 (2)
E (M1)	–	–	–	–	3 (1)	–	–	0.4 (1)
N* (xP43, M178, M128)	4.5 (2)	–	–	–	–	–	–	0.8 (2)
N1b (P43)	34.5 (15)	56 (23)	50 (17)	15.2 (7)	11 (4)	86.5 (19)	89.5 (26)	44.2 (111)
N1c (M178)	25 (11)	24 (10)	15 (5)	39.2 (18)	14 (5)	4.5 (1)	–	19.9 (50)
Q (xM3)	–	–	–	2.1 (1)	28 (10)	–	3.5 (1)	4.8 (12)
R1a1a (xM458)	36 (16)	20 (8)	32 (11)	43.5 (20)	36 (13)	9 (2)	–	27.9 (70)
R1b1b1 (M73)	–	–	3 (1)	–	6 (2)	–	–	1.2 (3)
H	0.703 ± 0.027	0.602 ± 0.055	0.642 ± 0.052	0.663 ± 0.036	0.765 ± 0.042	0.255 ± 0.116	0.197 ± 0.095	
H YSTR	0.942 ± 0.019	0.931 ± 0.024	0.959 ± 0.021	0.957 ± 0.017	0.985 ± 0.011	0.792 ± 0.086	0.704 ± 0.081	

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

Таштыпском районе выборки из дер. Бутрахты и из с. Матур достоверно отличаются. Имеются достоверные отличия между всеми парами популяционных выборок из различных районов, кроме пары Усть-Чуль—Спирин. Эти результаты свидетельствуют о структурированности генофонда хакасов по территориально-субэтническому принципу и о единстве генофонда популяций сагайцев Аскизского и качинцев Ширинского района соответственно. Отличие выборки из села Матур соответствует данным, свидетельствующим о значительном участии шорских элементов в ее популяционной истории.

Наиболее часто встречающейся гаплогруппой как в суммарной выборке, так и в выборках качинцев Ширинского района является N1b (P43) (44%), к ней относятся подавляющее большинство образцов (86–89%). Это обуславливает очень низкое генетическое разнообразие (H) по гаплогруппам в популяции качинцев. В Аскизском районе на долю N1b приходится около половины исследованных образцов (максимальная частота наблюдается в селе Усть-Чуль), что и определяет отсутствие достоверных различий по частотам гаплогрупп с выборкой из с. Спирин. Эта гаплогруппа распространена на территории Южной и Западной Сибири, а также в Восточной Европе. По данным литературы, наибольшая частота гаплогруппы N1b наблюдается у нганасан (92%) и ненцев (57%) [29]. Частота этой гаплогруппы достаточно велика также у тувинцев (19%), где проявляется сильный эффект основателя по этой линии [12]. Из других сибирских этносов доля N1b существенна, кроме того, у хантов и долганов (12%) [29]. У остальных сибирских этносов частота этой линии не превышает нескольких процентов. В Европе наибольшая частота распространения этой гаплогруппы приходится на Волго-Уральский регион, где она охватывает около 10% Y-хромосом у мари и чувашей, коми (13%) и удмуртов (29%). В западной части ареала N1b она входит в состав генофонда карел и финнов (0.4%), а также вепсов (18%) [11]. Таким образом, N1b представляет собой маркер доисторической связи между сибирскими и европейскими популяциями.

Большая частота этой гаплогруппы у хакасов отражает, вероятнее всего, в их современном генофонде вклад самодийских этносов, заселявших территорию Хакасско-Минусинской котловины ранее. Очевидно, они были включены в состав тюркоязычных групп. Качинцы, таким образом, отличаются на общем фоне хакасов наибольшей долей самодийского по происхождению компонента в их генофонде. Это хорошо согласуется с тем фактом, что качинцы антропологически отличны от других хакасских групп за счет преобладания комплекса признаков, характерных для южносибирского типа [2].

Второй по частоте в суммарной выборке является гаплогруппа R1a1a (M17, M198xM458) (27.9%). Максимальная частота этой линии в выборке из Матура составляет 43.5%, в выборке сагайцев Аскизского района к ней относится около трети всех Y-хромосом. У качинцев эта линия практически отсутствует. В Южной Сибири, кроме хакасов, эта гаплогруппа

наиболее часто встречается у южных алтайцев и телеутов, она выявлена также у сибирских татар, хантов, северных алтайцев и тувинцев [6, 7, 31]. Анализ литературных данных показывает, что большинство относящихся к гаплогруппе R1a1a хромосом южносибирских этносов являются представителями единого генетического массива, резко отличающегося от европейского по составу микросателлитных гаплотипов [31]. Наличие этой гаплогруппы в Сибири можно связать с европеоидным компонентом. Предполагается, что появление гаплогруппы R1a1a у южносибирских этносов связано с их этногенезом в период бронзы, когда происходило расселение на восток ранних индоевропейцев. Известно, что сибирские и восточноевропейские гаплотипы R1a1a имеют совершенно разную структуру, и наличие этой гаплогруппы у коренных жителей Сибири не отражает факта недавней метисации со славянами [31]. Полученные нами результаты также хорошо согласуются с данными антропологических исследований о том, что европеоидная примесь более велика именно у сагайцев — по сравнению с качинцами [2]. Наличие рассматриваемой гаплогруппы у хакасов обусловлено европеоидным компонентом, на основе которого формировался данный этнос. С точки зрения археологических данных, на самом позднем этапе развития носителям этого компонента соответствует тагарская культура, представленная на территории Хакасии многочисленными курганами.

Третьей по частоте у хакасов является гаплогруппа N1c (M178) (19.9%). Наиболее велика ее доля, как и в случае R1a1a, в выборке из с. Матур. В Аскизском районе к этой гаплогруппе относятся около четверти всех образцов, а в Ширинском — только один. Гаплогруппа N1c распространена на территории всей Северной Евразии. Эта линия представлена практически у всех сибирских этносов. Наибольшая частота гаплогруппы N1c характерна для якутов (до 90%) и восточных бурят (до 85%). Значительна ее доля также у шорцев, хантов, манси, ненцев (до 40%), западных бурят и чукчей (до 50%), коряков (до 25%), эвенов и эвенков (15–40%) [29]. Поскольку эти этносы относятся к различным антропологическим типам и языковым семьям, очевидно, что маркируемый этой гаплогруппой генетический компонент (вероятно, связанный с аборигенами таежной зоны) присутствовал в Сибири задолго до того, как упомянутые этносы приобрели присущие им различия.

Следы этой общности, несмотря на дальнейшие различия в истории популяций и контакты с населением сопредельных территорий, отчетливо выявляются в их современных генофондах. Наличие гаплогруппы N1c у хакасов можно связать с двумя элементами: во-первых, с шорским, поскольку ее частота максимальна в выборке из с. Матура; во-вторых, определенная доля этой линии, вероятно, как и гаплогруппа N1b, отражает самодийский этнический субстрат. Известно, что частота N1c у шорцев составляет около 5% [12].

Отличительная особенность выборки из сагайцев дер. Бутрахты Таштыпского района — высокая ча-

стота в ней гаплогруппы Q (M242xM3) (28%), тогда как в других выборках обнаружены еще лишь два таких образца — сагайца в Матуре и качинца в Топанове. При этом 10 человек с этой гаплогруппой в дер. Бутрахты относятся к четырем различным фамилиям, и лишь четверо мужчин образуют две пары, имеющие дальнейшее родство по мужской линии. У восьми образцов родство друг с другом по данным опроса не прослеживается. Гаплогруппа Q распространена на территории Сибири с частотой, варьирующей, в основном, в пределах 5–15% [29, 32, 33]. Эта линия преобладает в генофондах селькупов (66%) [29] и северных алтайцев (22%) [6], а максимальная ее частота отмечается у кетов (94%) [29]. Ее частота достаточно велика также у коренного населения Америки (до 25%), являясь второй по доле в генофонде и уступая лишь своей производной - сублинии Q3 (M3) [32]. Гаплогруппа Q — наиболее древняя на территории Сибири и, вероятно, маркирует продвижение человека по бореальному миграционному пути в палеолитический период [33]. Тот факт, что эта линия (хотя и с небольшой частотой) имеется практически во всех исследованных к настоящему моменту сибирских выборках и преобладает у носителей Q и Q3 на территории Америки, куда они несомненно проникли из Сибири, позволяет предположить, что на ранних этапах освоения человеком северо-востока Азии гаплогруппа Q составляла основную часть Y-хромосомного пула первых мигрантов на территорию Сибири. Линия Q сейчас значительно уступает по частоте другим вариантами Y-хромосомы, принесенными в Северную Азию более поздними мигрантами. В хакасском генофонде эта линия, вероятно, связана как общим для сибирских популяций древним субстратом, так и с вкладом кетозычных племен.

Гаплогруппа R1b1b1 (M73), к которой в нашем исследовании отнесены три образца, — довольно интересный компонент хакасского генофонда. Эта линия практически отсутствует в западной Евразии, но обнаружена у народа хазара на севере Пакистана (32%) (имеющего монгольское происхождение) [35], у тюркоязычных народов Волго-Уральского региона (башкир и татар) [36], а также у анатолийских турок [37]. В некоторых группах башкир ее частота достигает 55% [36]. Общим для этих народов является то, что они имеют в составе своих генофондов центральноазиатскую или южносибирскую генетическую компоненту. В Южной Сибири R1b1b1 характерна для телеутов (30%) [7]. Интересно, что у тувинцев и телеутов выявлены два совершенно различных кластера гаплотипов, довольно сильно отличающихся по структуре [7]. Все хакасские образцы относятся к телеутскому кластеру. Более того, два образца относятся к тому же гаплотипу, что и один из образцов телеутов (гаплотип № 95 табл. 2).

Генетическое разнообразие популяций

Анализ распределения как гаплогрупп, так и YSTR-гаплотипов указывает на заметную неоднородность изученных выборок по степени разнообра-

зия их мужского генофонда. Оценка генетического разнообразия показала высокий его уровень у всех выборок Аскизского и Таштыпского районов по обеим маркерным системам. Значения H (более 0.65 по гаплогруппам и около 0.95 по микросателлитным гаплотипам Y-хромосомы) практически совпадают со значениями, характерными для исследованных ранее других коренных южносибирских этносов — северных (0.75/0.93) и южных алтайцев (0.69/0.95), а также телеутов (0.74/0.93) [6, 7]. У качинцев из Ширинского района разнообразие заметно меньше, чем у сагайцев: разница в значениях показателей генетического разнообразия по частотам гаплогрупп трехкратна (табл. 1). Существенно меньше, чем у сагайцев, и разнообразие YSTR-гаплотипов у качинцев. Таким образом, сагайцы обладают средним для большинства южносибирских этносов внутривнутрипопуляционным генетическим разнообразием в рамках выбранной маркерной системы, в то время как генофонд качинцев характеризуется очень низким разнообразием по Y-хромосомным маркерам. Эти показатели отражают многокомпонентность хакасского генофонда и различия в составе отдельных групп. Несовпадение результатов исследований сагайцев и качинцев является следствием сложных процессов становления хакасского этноса и формирования основных субэтносов на базе различных по происхождению этнических компонент.

Генетические взаимоотношения между популяциями

Факторный анализ частот гаплогрупп методом главных компонент показывает, что наиболее генетически близки друг другу выборки, относящиеся к одному субэтносу в пределах района (рис. 2): близки друг другу две выборки качинцев, а также три выборки сагайцев Аскизского района. Наиболее генетически удалена от других выборка сагайцев из дер. Бутрахты. Сагайцы шорского происхождения из с. Матур занимают промежуточное положение между ними. Это согласуется с результатами точного теста популяционной дифференциации по частотам гаплогрупп.

Генетическая дифференциация популяций

Генетическую дифференциацию исследованных выборок оценивали при помощи анализа молекулярной дисперсии (AMOVA). Математический аппарат AMOVA позволяет вычлнить доли общей дисперсии, приходящиеся на внутривнутригрупповые и межгрупповые различия. При анализе частот гаплогрупп и сравнении всех семи локальных выборок в пределах единой группы хакасов доля различий между ними составила 17.33%. В рамках выбранной маркерной системы (гаплогруппы Y-хромосомы) это очень высокий показатель для внутриэтнического уровня. Для сравнения укажем, что на долю межэтнических различий между телеутами, северными и

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

№	DYS 19	DYS 385a	DYS 385b	DYS 389I	DYS 389II	DYS 390	DYS 391	DYS 392	DYS 393	DYS 426	DYS 434	DYS 436	DYS 437	DYS 438	DYS 439	Гаплогруппа	Аскизский (сагайцы)			Таштыпский (сагайцы и шорцы)		Ширинский (качинцы)	
																	Полтаков	Усть-Чуль	Кызлас	Матур	Бутрахты	Спирин	Топанов
1	16	12	13	11	16	25	10	11	13	11	11	12	8	10	10	C3*							1
2	14	12	13	10	16	23	10	11	13	11	9	12	8	10	11	C3*							1
3	13	16	18	11	17	24	11	11	13	11	9	12	8	10	12	F					1		
4	14	12	13	10	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	Z*	2						
5	13	12	13	11	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b							1
6	14	12	12	10	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b				1	2		
7	14	12	13	10	16	23	10	13	13	11	8	12	8	10	10	N1b				1			
8	14	12	13	10	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b	3	3	1			1	10
9	14	12	13	10	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	11	N1b						1	1
10	14	12	13	10	16	23	10	14	13	11	9	12	8	10	10	N1b	1						
11	14	12	13	10	16	23	10	14	14	11	8	12	8	10	10	N1b							1
12	14	12	13	10	16	23	10	15	13	11	8	12	8	10	11	N1b						1	
13	14	12	13	10	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b		1	2			1	
14	14	12	13	10	17	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b						3	6
15	14	12	13	10	18	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b						1	
16	14	12	13	11	15	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b					1		
17	14	12	13	11	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b	1	3	3			1	
18	14	12	13	13	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b							1
19	14	12	14	10	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b							1
20	14	13	13	10	16	23	9	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b		1					
20	14	13	13	10	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b	7	10	6	3	1		
22	14	13	13	10	16	23	10	14	14	11	8	12	8	10	10	N1b		2				1	
23	14	13	13	10	16	23	10	15	13	11	8	12	8	10	10	N1b			2				
24	14	13	13	10	16	23	10	14	13	11	9	12	8	10	11	N1b					1		
25	14	13	13	10	17	23	10	14	14	11	8	12	8	10	9	N1b		1					
26	14	13	13	10	17	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b		1					
27	14	13	13	10	18	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b	1						
28	14	13	13	11	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b	1		1				
29	15	12	13	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b	1						
30	15	12	13	10	17	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b						1	
31	15	12	13	10	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b						1	
32	15	13	13	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	10	N1b		1					
33	14	11	13	10	16	23	10	15	14	11	8	12	8	11	10	N1c	1	1					
34	14	11	13	10	17	23	10	16	14	11	8	12	8	11	10	N1c			1				
35	14	11	14	10	17	23	10	15	14	11	8	12	8	11	10	N1c		1					
36	14	11	13	11	16	24	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1c					1		
37	14	12	12	10	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c					1		
38	14	12	12	10	18	23	10	14	13	11	8	12	8	10	12	N1c					1		
39	14	12	12	11	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	10	N1c					1		
40	14	12	12	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c						1	
41	15	11	12	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c			1				
42	15	12	12	11	15	23	11	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c					1	2	
43	15	12	12	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c	7	3	1	3	2		
44	15	12	12	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	10	N1c		1					
45	15	12	12	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	12	N1c	2	1					
47	15	12	12	11	16	23	11	15	13	11	8	12	8	10	11	N1c				1			
46	15	12	12	11	16	23	12	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c	1				2	1	
47	15	12	12	11	17	23	11	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c			1				
48	15	12	13	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	9	11	N1c						1	
49	16	12	12	10	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c					8		
50	16	12	12	11	16	23	11	14	13	11	8	12	8	10	11	N1c					1		

Таблица 2. Окончание

№	DYS 19	DYS 385a	DYS 385b	DYS 389I	DYS 389II	DYS 390	DYS 391	DYS 392	DYS 393	DYS 426	DYS 434	DYS 436	DYS 437	DYS 438	DYS 439	Гапло-группа	Аскизский (сагайцы)			Таштыпский (сагайцы и шорцы)		Ширинский (качинцы)	
																	Полтаков	Усть-Чуль	Кызлас	Магур	Бутрахты	Спирин	Топанов
51	16	12	12	11	16	23	10	14	13	11	8	12	8	10	12	N1c						1	
52	13	14	16	10	17	23	10	15	13	12	9	12	7	11	11	Q							
53	13	15	16	10	17	23	10	15	13	12	9	12	7	11	12	Q					1	3	
54	13	15	16	10	17	23	10	14	13	12	9	12	7	11	12	Q						2	
55	13	15	16	10	17	23	10	14	13	12	8	12	7	11	11	Q						1	
56	13	15	16	10	18	23	10	15	13	12	9	12	7	11	12	Q						1	
57	13	15	18	11	17	24	10	14	13	12	9	11	8	11	13	Q						1	
58	13	15	18	11	17	24	10	14	13	12	9	11	8	11	12	Q						1	
59	17	14	18	10	16	24	10	15	13	12	9	12	9	11	12	Q							1
60	14	11	14	10	17	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a					1		
61	14	11	15	10	16	23	11	14	13	12	9	12	8	11	13	R1a1a		1					
62	14	11	15	10	16	24	11	12	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a			1				
63	15	11	15	10	17	24	10	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	1		1		1	1	
64	15	11	15	10	17	24	10	11	13	12	9	12	8	11	12	R1a1a						1	
65	15	11	15	10	17	24	9	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a		1					
66	15	11	15	10	17	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a						1	
67	15	11	15	10	17	23	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a					1		
68	15	11	15	10	18	22	10	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a					1		
69	15	11	16	10	17	25	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a					1		
70	15	12	15	10	17	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	1				4	1	
71	16	11	14	10	16	25	11	12	14	12	9	12	8	11	11	R1a1a			1				
72	16	11	14	10	17	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	2		1			1	
73	16	11	14	10	17	24	12	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	1		1				
74	16	11	14	10	18	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	1						
75	16	11	14	11	15	25	11	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a		1					
76	16	11	14	11	16	25	11	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a	1						
77	16	11	14	11	16	25	10	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a					1		
78	16	11	14	11	16	25	10	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a						1	
79	16	11	14	11	17	25	11	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a	1				1	1	
80	16	11	14	11	18	23	10	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a							1
81	16	11	14	11	18	25	11	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a						1	
82	16	11	15	10	16	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	1		3		1	3	
83	16	11	15	10	16	24	11	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a		2	1			1	
84	16	11	15	10	16	24	11	12	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	1						
85	16	11	15	10	17	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a					1		
86	16	11	15	10	17	24	11	11	13	12	9	12	8	11	8	R1a1a					1		
87	16	11	15	10	17	24	11	11	13	11	8	12	8	11	10	R1a1a					1		
88	16	11	15	10	18	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	2		1		3		
89	17	11	14	10	16	25	10	11	13	12	9	12	8	11	11	R1a1a						1	
90	17	11	15	10	18	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	4	2				1	
91	17	11	16	10	17	25	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a					1		
92	17	12	15	10	18	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a		1					
93	18	11	15	10	18	24	10	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a	1						
94	18	11	15	10	18	24	11	11	13	12	9	12	8	11	10	R1a1a					1		
95	14	13	16	10	17	22	11	13	13	12	9	12	9	10	13	R1b1b1						2	
96	14	13	16	10	17	22	11	14	13	12	9	12	9	10	12	R1b1b1			1				

Примечание. Приведены значения числа повторов только для переменных локусов. DYS388 полностью мономорфен во всех исследованных образцах (12 тандемных повторов), DYS435 также мономорфен (11 повторов).

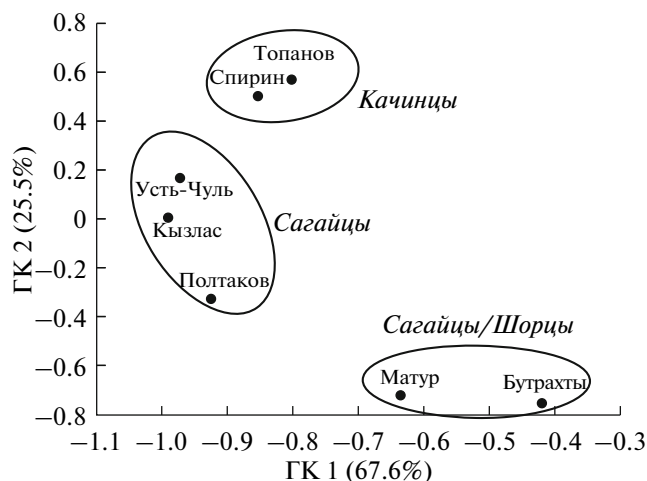


Рис. 2. Положение популяций хакасов в пространстве двух главных компонент (ГК) по частотам гаплогрупп Y-хромосомы.

южными алтайцами приходится около 8% общей варируемости их генофонда [7]. Разделение выборок хакасов по районам позволяет оценить степень различий по территориальному принципу (доля межгрупповых различий между выборками Аскизского, Таштыпского и Ширинского районов 18.59%), при этом различия между популяциями внутри районов очень невелики (2.72%). Эти результаты полностью соответствуют приведенным выше результатам тестирования на достоверность различий. При анализе YSTR-гаплотипов доля межпопуляционных различий между всеми выборками составляет 12.94%, для трех районов доля межгрупповых различий — 13.92%.

Таким образом, результаты дисперсионного анализа выявляют значительную долю межгрупповых различий в общей варируемости хакасского генофонда и свидетельствуют о значительной генетической дифференциации коренного населения Хакасии. При этом, три обследованные выборки сагайцев из Аскизского района очень сходны друг с другом, так же как и две выборки качинцев из Ширинского, а выборки Таштыпского района сильно отличаются друг от друга. Эта информация о существенной генетической дифференциации между субэтническими группами хакасов согласуется с информацией о различиях хакасов по языку, антропологическим характеристикам, родоплеменному составу и другим показателям.

Отдельно следует отметить обнаруженные нами значительные различия между сагайцами Аскизского и Таштыпского районов, что свидетельствует о большой генетической гетерогенности современных сагайцев и формировании их группировки в результате объединения различных по происхождению групп населения.

Существенные различия в оценке степени межгрупповой генетической дифференциации хакасов по частотам гаплогрупп и YSTR-гаплотипов могут быть объяснены следующим образом: хотя в составе

и в соотношении гаплогрупп между выбранными группами имеется существенная разница, внутренняя молекулярная структура одной или двух линий у них довольно сходна. То есть спектр гаплотипов одной из гаплогрупп мало отличается в большинстве выборов. Снижение уровня дифференциации по YSTR-гаплотипам, в сравнении с частотами гаплогрупп, означает, что какой-то компонент генофонда хакасов, их объединяющий, является общим для всех выборок и, очевидно, един по происхождению. Ниже мы рассмотрим это подробнее.

Филогенетический анализ гаплогруппы N1b у хакасов

Поскольку наиболее частой общей гаплогруппой во всех исследованных выборках является N1b, начнем анализ именно с этой линии. Филогенетический анализ гаплогруппы N1b по методу медианных сетей (рис. 3) с применением 17 YSTR-маркеров позволил установить ее детальную структуру у хакасов.

Всего в общей выборке хакасов имелось 111 индивидов, Y-хромосома которых относится к гаплогруппе N1b. Нами обнаружено 28 гаплотипов, образующих два кластера, которые имеют “звездообразную” структуру. Она свидетельствует о локальном эффекте основателя по этой линии у хакасов Аскизского и Ширинского районов. Все гаплотипы, обнаруженные у хакасов, относятся к так называемому азиатскому (А) кластеру гаплотипов N1b [11]. Наиболее частый хакасский гаплотип (№8 в табл. 2), к которому относится 33 из 111 образцов, совпадает с предполагаемым гаплотипом-основателем для всей гаплогруппы N1b. Этот же гаплотип является модальным, т.е. имеющим минимальное евклидово расстояние в числе tandemных повторов до всех остальных гаплотипов в пределах медианной сети. У качинцев наблюдается небольшое разнообразие гаплотипов, два наиболее частых из них включают в себя большинство образцов.

Наиболее частый у сагайцев Аскизского и Таштыпского районов гаплотип (№ 20 в табл. 2) отстоит от модального на один мутационный шаг. Различия в составе гаплотипов между качинцами и сагайцами коррелируют и с точным тестом популяционный дифференциации, который подтверждает также наличие достоверных различий между большинством пар сравнимых выборок по гаплотипам N1b. Не выявлено достоверных отличий только между выборками сагайцев из Усть-Чуля и Полтакова. На основании матрицы генетических различий по YSTR-гаплотипам в пределах этой гаплогруппы построено филогенетическое древо популяций хакасов (рис. 4). Выборки формируют три отдельных кластера в строгом соответствии с их территориальной принадлежностью. Качинцы при этом наиболее генетически удалены от остальных.

Анализ YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1b с помощью AMOVA показывает, что доля межпопуляционных различий между всеми выборками составляет

14.89%. При разделении выборок на две группы – сагайцев и качинцев – доля межгрупповых различий существенно увеличивается (24.41%). Значение внутригрупповой компоненты дисперсии при этом оказалось отрицательным (–0.94%).

Результаты молекулярно-филогенетического, кластерного и дисперсионного анализа по гаплогруппе N1b свидетельствуют о значительной генетической дифференциации между сагайцами и качинцами. Несмотря на то, что линия N1b – самая частая в этих двух группах хакасов и, несомненно, является общим для них генетическим субстратом, данная гаплогруппа все же очень сильно различается по своей внутренней гаплотипической структуре у этих двух субэтносов. Это означает, что сколько-нибудь значительного обмена генами на протяжении последних нескольких сот лет между качинцами и сагайцами не происходило. Таким образом, эти две группы хакасов формировались относительно независимо друг от друга.

Филогенетический анализ гаплогруппы R1a1a у хакасов

Аналогичным образом анализировали и вторую по частоте у хакасов гаплогруппу – R1a1a. Всего из общей выборки – Y-хромосомы 70 индивидов относятся к гаплогруппе R1a1a. У хакасов обнаружено 35 гаплотипов, медианная сеть которых разделена на два отдельных кластера; расстояние между ними составляет несколько мутационных шагов (рис. 5). Но достоверных различий между суммарными выборками Аскизского и Таштыцкого районов не наблюдается. Скорее всего, меньший из кластеров, к которому относятся восемь гаплотипов, возник достаточно давно и не отражает какого-либо недавнего эффекта основателя. В отличие от N1b, гаплогруппа R1a1a не образует ярко выраженных звездообразных группировок гаплотипов с высокой частотой модального гаплотипа-основателя. Это свидетельствует о значительной древности этого компонента хакасского генофонда.

Оценка межпопуляционной дифференциации (без выборок Ширинского района) показала, что доля генетических различий между разными выборками невелика (2.84%). Не обнаружено достоверных различий между выборками из Усть-Чуля, Кызласа и Бутрахты. Отличаются от всех других выборок только выборки из Полтакова и Матура. По гаплогруппе R1a1a значительных различий у хакасов как Аскизского и Таштыцким районов, так и между отдельными выборами, не наблюдается. Европеоидный генетический компонент, маркируемый в хакасском генофонде этой Y-хромосомной линией, является для него общим генетическим субстратом, YSTR-гаплотипы относительно равномерно распределены во всех выборках. Именно за счет сходства по спектру и частотам гаплотипов в пределах этой гаплогруппы дифференциация популяций по суммарному пулу YSTR-гаплотипов оказывается ниже, чем по гаплогруппам. При сравнении гаплотипов

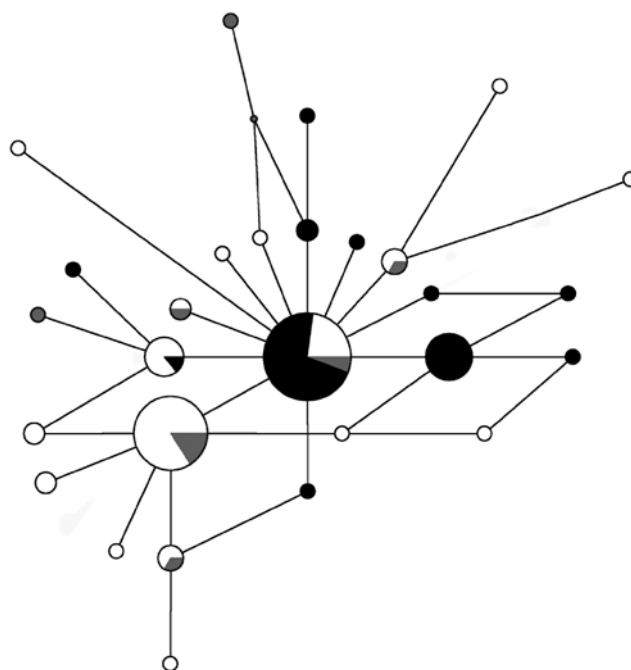


Рис. 3. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1b у хакасов. Диаметр узла дерева соответствует числу выявленных образцов, относящихся к данному гаплотипу. Цвет узла указывает на принадлежность индивида к административному району: белым цветом обозначен Аскизский район (сагайцы), серым Таштыцкий (сагайцы), черным Ширинский (качинцы).

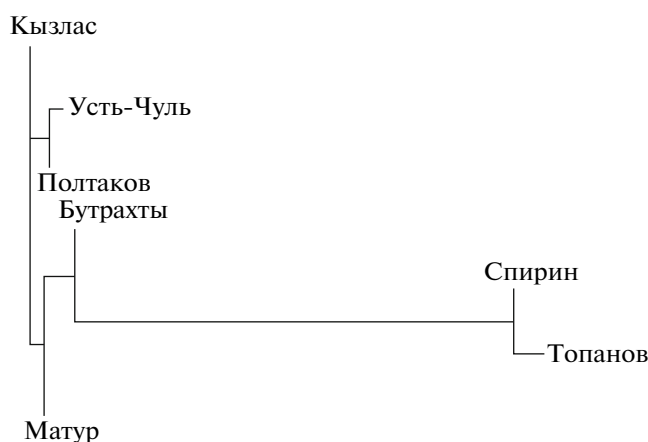


Рис. 4. Дендрограмма генетических взаимосвязей между популяциями хакасов на основе генетических расстояний по YSTR-гаплотипам гаплогруппы N1b, построенная с помощью алгоритма “объединения ближайших соседей” (neighbour-joining).

хакасов и других коренных этносов Южной Сибири [8, 10, наши неопубликованные данные] оказалось, что наибольшим сходством с хакасскими характеризуются гаплотипы шорцев и тувинцев. Тувинские и шорские R1a1a оказались также разделены на два кластера, спектр и частоты гаплотипов в которых во многом совпадают с сагайскими. Это свидетельствует о наличии единого генетического пласта в гено-

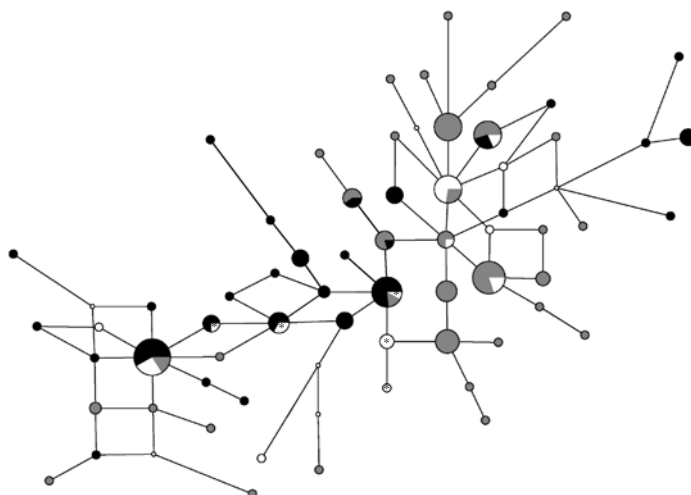


Рис. 5. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы R1a1a. Цвет узла указывает на этническую принадлежность индивида. Серым обозначены хакасы, черным — тувинцы, белым — шорцы, белым со звездочкой — древние образцы из курганных захоронений [39].

фонде этих народов, связанного с древним европеоидным населением, ранее существовавшим на территории Южной Сибири.

Развитие методов молекулярной генетики позволяет исследователям обратиться к новому объекту анализа — древней ДНК. Популяционно-генетические исследования с использованием древней ДНК ориентированы, в основном, на решение проблем заселения территорий, изучение древних миграций и установление генетической преемственности древнего и современного населения. Недавно опубликована работа, посвященная разностороннему генетическому анализу ДНК, выделенной из останков людей, найденных в древних захоронениях на территории Хакасии и Красноярского края [39]. В частности, выяснилось, что большинство генотипированных образцов ДНК останков мужчин, относящихся к андроновской, тагарской и таштыкской культурам, принадлежат к гаплогруппе R1a1a. Мы объединили собственные данные по генотипам хакасов, данные по шорцам [10] и STR-генотипам древних образцов [39]. Результаты построения медианной сети гаплотипов показывают, что древние образцы занимают промежуточное положение между двумя современными кластерами R1a1 хакасов, тувинцев и шорцев, а три гаплотипа совпадают с тувинскими и хакасским (рис. 5). Генетическая близость ископаемых останков древних андроновцев, тагарцев и таштыкцев друг к другу отражает биологическую преемственность носителей археологических культур, сменявших друг друга на протяжении нескольких тысячелетий. Этот результат напрямую свидетельствует также о наличии непосредственной генетической связи между древним европеоидным населением территории Хакасии и современными хакасами.

Филогенетический анализ гаплогруппы N1c у хакасов

Аналогичным образом исследовали гаплотипическую структуру третьей по частоте гаплогруппы у хакасов — N1c. Всего в общей выборке найдено 20 гаплотипов. Медианная сеть гаплогруппы N1c у хакасов отчетливо разделена на два отдельных кластера, расстояние между центрами которых составляет десять мутационных шагов (рис. 6). Большой кластер гаплотипов можно обозначить как “шорский” (гаплотипы № 36–51 в табл. 2). Меньший кластер составляют всего три гаплотипа, к которым относятся четыре образца (гаплотипы № 33–35 в табл. 2). Эта неожиданная картина находит свое объяснение при сравнительном анализе полученных данных с результатами генотипирования других южносибирских этносов. “Шорский” кластер практически полностью пересекается с одним из тувинских кластеров в составе N1c (аналогично результатам по R1a1a), а меньший демонстрирует близость к гаплотипам, найденным у бачатских телеутов и томских татар. Восемь хакасских и один шорский образец, принадлежащие к гаплогруппе N1c [12], относятся к “шорскому” кластеру, причем все три приведенных гаплотипа совпадают с найденными в нашей работе. При этом семь образцов принадлежат к тому же наиболее частому гаплотипу (№ 43). Один хакасский образец объединяется с гаплотипом из меньшего кластера. Таким образом, относительные частоты двух кластеров гаплотипов практически совпадают.

Точный тест популяционный дифференциации (без учета выборок качинцев) показал, что достоверных различий между выборками сагайцев из Усть-Чуля, Кызласа и Бутрахты по гаплотипам N1c нет. Выборки из Полтакова и Матура достоверно отличаются от всех остальных и друг от друга. Полученные результаты по изучению N1c и R1a1a, в основном, совпадают, что еще раз свидетельствует о гене-

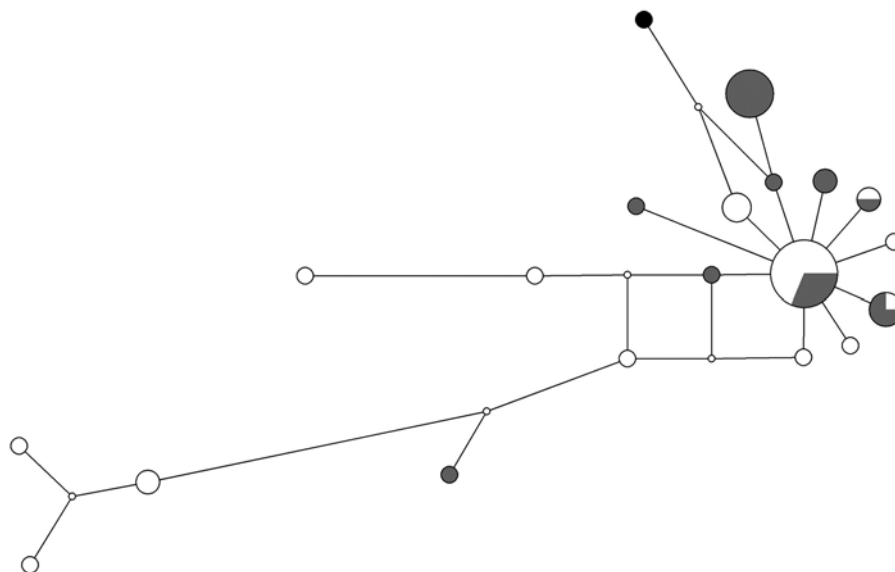


Рис. 6. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1c у хакасов. Цвет узла указывает на принадлежность индивида к административному району: белым обозначен Аскизский район (сагайцы), серым – Таштыпский (сагайцы), черным – Ширинский (качинцы).

тическом своеобразии населения Таштыпского района и об отличии их от остальных хакасов не только по частотам гаплогрупп, но и по структуре гаплотипов в пределах линий N1c и R1a1a. Анализ YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1c при помощи AMOVA показал, что доля межпопуляционных различий между всеми выборками составляет 8.89%. При разделении выборок на две группы – Аскизского и Таштыпского районов – доля межгрупповых различий уменьшается (5.96%). Значение внутригрупповой компоненты дисперсии при этом оказалось довольно высоким (4.86%). Гетерогенность происхождения этого компонента хакасского генофонда (сходно с результатами по гаплогруппе N1b) еще раз подчеркивает всю сложность этногенеза населения Хакасии и участия в его формировании самых разных групп популяций.

Таким образом, нами впервые охарактеризована структура генофонда коренного населения Хакасии с использованием широкого набора диаллельных и 17 микросателлитных маркеров Y-хромосомы, с привлечением нескольких территориально разбросанных выборок, представляющих основные субэтнические группы в составе хакасов. Результаты свидетельствуют о сложном и многокомпонентном составе генофонда хакасов, который содержит в себе практически все основные компоненты, характерные для других коренных этносов Южной Сибири, обладая при этом уникальным соотношением частот гаплогрупп и структуры YSTR-гаплотипов. Показаны значительные различия между качинцами и сагайцами по составу гаплогрупп, уровню генетического разнообразия, по спектру гаплотипов в пределах наиболее частой линии N1b. Внутри группы сагайцев обнаружены значительные различия между выборками Аскизского и Таштыпского районов.

Выявлен высокий уровень генетической дифференциации исследованных выборок хакасов. Оценки коэффициента F_{ST} для хакасских популяций много превышают показатели, характеризующие другие южносибирские этносы. Этот факт служит генетическим подтверждением тому, что хакасский этнос формировался путем объединения разнородных по происхождению групп населения и закономерно отражает сложность этногенеза хакасов. Вместе с тем, значительная генетическая гомогенность и отсутствие достоверных различий между различными выборками качинцев и сагайцев в пределах Аскизского района свидетельствуют о единстве генофонда популяций на субэтническом уровне. Своеобразие состава гаплогрупп Y-хромосомного генофонда хакасов хорошо согласуются с данными об антропологических различиях этнических групп и историческими данными об особенностях их этногенеза.

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (09-04-00143), федеральных целевых программ “Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы” (ГК 02.512.11.2289) и “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы” (ГК 02.740.11.0284 и ГК № П321).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Тюркские народы Сибири*. 2006. Отв. ред. Функ Д.А., Томилов Н.А. Ин-т этнологии и антропологии им. Н.Н. Миклухо-Маклая РАН; Омский филиал Института археологии и этнографии СО РАН. М.: Наука, 678 с.
2. Алексеев В.П. 1989. *Историческая антропология и антропогенез*. М.: Наука, 446 с.

3. Баскаков Н.А. 1969. Введение в изучение тюркских языков. М.: Высшая школа, 383 с.
4. Алексеев В.П., Гохман И.И. 1984. Антропология азиатской части СССР. М.: Наука, 208с.
5. Степанов В.А., Пузырев В.П. 2000. Микросателлитные гаплотипы Y-хромосомы демонстрируют отсутствие подразделения и наличие нескольких компонентов в мужском генофонде тувинцев. *Генетика*. **36**, 377–384.
6. Харьков В.Н., Степанов В.А., Медведева О.Ф. и др. 2007. Различия в структуре генофондов северных и южных алтайцев по гаплогруппам Y-хромосомы. *Генетика*. **43**, 675–687.
7. Харьков В.Н., Медведева О.Ф., Лузина Ф.А. и др. 2009. Сравнительная характеристика генофонда телеутов по данным маркеров Y-хромосомы. *Генетика*. **45**, 1132–1142.
8. Пузырев В.П., Степанов В.А., Голубенко М.В. и др. 2003. Линии мтДНК и Y-хромосомы в популяции якутов. *Генетика*. **39**, 975–981.
9. Stepanov V.A., Puzyrev V.P., Spiridonova M.G. Khitrinskaya I.Y. 1999. Analysis of the Alu insertion polymorphism in urban and rural russian populations of siberia. *Genetika*. **35**, 1138–1143.
10. Derenko M.V., Malyarchuk B.A., Denisova G.A., et al. 2006. Contrasting patterns of Y-chromosome variation in South Siberian populations from Baikal and Altai-Sayan regions. *Hum. Genet.* **118**, 591–604.
11. Rootsi S., Zhivotovsky L.A., Baldovi M., et al. 2007. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *Eur. J. Hum. Genet.* **15**, 204–211.
12. Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G., et al. 2007. Ychromosome haplogroup N dispersals from south Siberia to Europe. *J. Hum. Genet.* **52**, 763–770.
13. Karafet T.M., Mendez F.L., Meilerman M.B., et al. 2008. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Res.* **18**, 830–838.
14. Харьков В.Н., Степанов В.А., Боринская С.А. и др. 2004. Структура генофонда восточных украинцев по гаплогруппам Y-хромосомы. *Генетика*. **40**, С. 415–420.
15. Харьков В.Н., Степанов В.А., Пузырев В.П. и др. 2005. Частоты диаллельных гаплогрупп Y-хромосомы у белорусов. 2005. *Генетика*. **41**, 1132–1136.
16. Харьков В.Н., Степанов В.А., Медведева О.Ф. и др. 2008. Происхождение якутов: анализ гаплотипов Y-хромосомы. *Молекуляр. биология*. **42**, 226–237.
17. Varzari A., Kharkov V., Stephan W., et al. 2009. Searching for the origin of Gagauzes: Inferences from Y-chromosome analysis. *Am. J. Hum. Biol.* **21**, pp. 326–336.
18. Степанов В.А., Пузырев В.П. 2000. Анализ аллельных частот семи микросателлитных локусов Y-хромосомы в трех популяциях тувинцев. *Генетика*. **36**, 241–248.
19. Butler J.M., Schoske R., Vallone P.M., Kline M.C., Redd A.J., Hammer M.F. 2002. A novel multiplex for simultaneous amplification of 20 Y chromosome STR markers. *Forensic Sci Int.* **129**, 10–24.
20. Ayub Q., Mohyuddin A., Qamar R., et al. 2000. Identification and characterisation of novel human Y-chromosomal microsatellites from sequence database information. *Nucl. Acids Res.* **28**, e8.
21. Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. N.Y.: Columbia Univ. Press.
22. Excoffier L., Smouse P., Quattro J. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*. **131**, 479–491.
23. Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinform. Online*. **1**, 47–50.
24. Bandelt H.-J., Forster P., Rohl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* **16**, 37–48.
25. Bandelt H.-J., Forster P., Sykes B.C., Richards M.B. 1995. Mitochondrial portraits of human populations using median networks. *Genetics*. **141**, 743–753.
26. Saitou N., Nei M. 1987. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* **4**, 406–425.
27. Felsenstein J. 1993. *PHYLIP, version 3.5*. Seattle Univ. Washington.
28. Huson D.H., Richter D. C., Rausch C., DeZulian T., Franz M., Rupp R. 2007. Dendroscope – An interactive viewer for large phylogenetic trees. *BMC Bioinformatics*. **8**, 460.
29. Karafet T.M., Osipova L.P., Gubina M.A., et al. 2002. High levels of Y-chromosome differentiation among native Siberian populations and the genetic signature of a boreal hunter-gatherer way of life. *Hum. Biol.* **74**, 761–789.
30. Tambets K., Rootsi S., Kivisild T., et al. 2004. The western and eastern roots of the saami – the story of genetic “Outliers” told by mitochondrial DNA and Y-chromosomes. *Am. J. Hum. Genet.* **74**, 661–682.
31. Underhill P.A., Myres N.M., Rootsi S. 2009. Separating the post-Glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a. *Eur. J. Hum. Genetics*. Advance online publication (<http://www.nature.com/ejhg/journal/vaop/ncurrent/abs/ejhg2009194a.html>)
32. Seielstad M., Yuldasheva N., Singh N., et al. 2003. A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the Americas. *Am. J. Hum. Genet.* **73**, 700–705.
33. Zegura S.L., Karafet T.M., Zhivotovsky L.A., et al. 2004. High-resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of native american Y-chromosomes into the Americas. *Mol. Biol. Evol.* **21**, 164–175.
34. Zerjal T., Xue Y., Bertorelle G., et al. 2003. The genetic legacy of the Mongols. *Am. J. Hum. Genet.* **72**, 717–721.
35. Qamar R., Ayub Q., Mohyuddin A., et al. 2002. Y-chromosomal DNA variation in Pakistan. *Am. J. Hum. Genet.* **70**, 1107–1124.
36. Лобов А.С. Структура генофонда субпопуляций башкир: Автореф. дис... канд. биол. наук . Уфа, 2009. 23 с. (http://ftp.anrb.ru/molgen/Lobov_AS.PDF)
37. Cinnioglu C., King R., Kivisild T., et al. 2004. Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia. *Hum. Genet.* **114**, 127–148.
38. Потапов Л.П. 1957. *Происхождение и формирование хакасской народности*. Абакан: Хакасское книжное изд-во, 307 с.
39. Keyser C., Bouakaze C., Crubezy E., et al. 2009. Ancient DNA provides new insights into the history of south Siberian Kurgan people. *Hum. Genet.* **126**, 395–410.