

Анализ родоплеменной структуры хакасов по маркерам Y-хромосомы

Харьков В.Н.^{1,2}, Новикова Л.М.², Штыгашева О.В.³, Агеева Е.С.³,
Волков В.Г.², Хитринская И.Ю.¹, Степанов В.А.^{1,2}

¹ НИИ медицинской генетики, Томский национальный исследовательский медицинский центр РАН, г. Томск, vladimir.kharkov@medgenetics.ru

² ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Томский государственный университет», г. Томск

³ ФГБОУ ВО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова», г. Абакан

Проведен анализ структуры генофонда хакасских родов (сеоков) по маркерам Y-хромосомы. Результаты анализа частот гаплогрупп и YSTR-гаплотипов свидетельствуют, что хакасские сеоки являются родственными объединениями, в большинстве случаев имеющими одного родоначальника по мужской линии. Показано, что мужская часть генофонда хакасов структурирована, прежде всего, по родовому принципу. Для подавляющего большинства образцов установлена тесная генетическая близость представителей одного сеока.

Ключевые слова: Y-хромосома, генофонд, популяция, генетическое разнообразие, хакасы, сеок, род.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

Исследование выполнено за счет гранта РФФИ (РГНФ) № 16-31-01104/16 и программы поддержки биоресурсных коллекций ФАНО.

Analysis of the tribal structure of Khakass from Y-chromosome markers

Kharkov V.N.^{1,2}, Novikova L.M.², Shtygashева O.V.³,
Ageeva E.S.³, Volkov V.G.², Khitrinskaya I.Y.¹, Stepanov V.A.^{1,2}

¹ Research Institute of Medical Genetics, Tomsk NPMC, Tomsk, Russia

² Tomsk State University, Tomsk, Russia

³ Khakass State University, Abakan, Russia

* Corresponding author: vladimir.kharkov@medgenetics.ru (Vladimir Kharkov)

Genetic structure of Khakass genera (seoks) using Y-chromosome markers was investigated. The results of the analyses of haplogroup frequencies and YSTR-haplotypes indicate that Khakass seoks are related associations, in most cases having the same ancestor in the patrilineage. The gene pool of Khakass, more precisely a part marked by Y-chromosome haplogroups, was shown to be primarily structured on a generic principle. A strong genetic affinity of the seok members was shown for the vast majority of the samples.

Keywords: Y-chromosome, gene pool, population, genetic diversity, Khakass, seok.

Введение

Изучение генетического разнообразия популяций человека по-прежнему является одним из ключевых направлений популяционной генетики. Анализ структуры генофондов популяций человека с использованием диаллельных и микросателлитных маркеров Y-хромосомы является одним из наиболее современных и результативных методов изучения генетического разнообразия популяций человека, позволяет проводить комплексную оценку генофонда человечества в целом, отдельных этносов, выполнять филогенетические реконструкции отдельных линий, филогеографические исследования гаплогрупп, миграционных процессов и ряд других задач. Несмотря на бурное развитие методов, позволяющих анализировать генофонды популяций на уровне полных геномов, использование маркеров Y-хромосомы по-прежнему является актуальным для решения целого ряда вопросов популяционной генетики. Особенностью этнического состава большин-

ства южносибирских народов является наличие родов (сеоков), где счет родства ведется по мужской линии. Такая родовая структура характерна для шорцев, хакасов, северных и южных алтайцев, телеутов. Ранее каждый член рода мог назвать до семи поколений своих предков по мужской линии, но в настоящее время эта традиция уходит в прошлое [1]. Это приводит нас к необходимости рассмотрения организации генофонда коренного народонаселения Южной Сибири помимо этнического и субэтнического уровня также и на уровне родов. Современные методы, применяемые в молекулярно-генетических исследованиях, позволяют проверить, является ли сеок кровнородственным объединением, имеющим одного родоначальника по мужской линии, или осознание такой общности является лишь условностью, и сеок является общностью людей, проживающих на одной территории, но не связанных генетическим родством по отцовским генеалогическим линиям.

Хакасы — тюркоязычный народ, живущий в настоящее время в Южной Сибири на левобережье Хакасско-Минусинской котловины, на территории республик Хакасия и Тува, а также на юге Красноярского края. Хакасы подразделяются на четыре этнографические группы: сагайцы, качинцы, кызылцы, койбалы и более сотни сеоков [1]. Установление родовой принадлежности у хакасов, в большинстве случаев, можно сделать по фамилиям, так как практически все хакаские фамилии приписаны этнографами к конкретному сеоку [2]. Даже если современные жители не относят себя к тому или иному роду, не помнят принадлежности своих предков к конкретному сеоку, более того в настоящее время осознают себя сагайцами, хотя многие поколения их прародителей считали себя бельтирами или бирюсинцами, фамилия человека служит указателем на его происхождение. Особенностью хакасской родовой системы является почти полное отсутствие однофамильцев. Чаще всего они являются родственниками. Это связано с разнообразием используемых хакасами имен, от которых и произошли хакаские фамилии. Родоначальники этих фамилий жили в основном в XVIII веке. Каждая такая фамилия входит в состав сеока: харга, хасха, пилтир, хый, хобый, хыргыс и т.д. [2].

Цель исследования — путём анализа генетической структуры по маркерам Y-хромосомы выяснить, являются ли хакаские сеоки кровнородственными объединениями, имеющими одного родоначальника по мужской линии.

Материалы и методы

Материал исследования составили образцы ДНК неродственных между собой мужчин из различных локальных популяций (N = 292). Забор первичного биологического материала (венозной крови) у доноров производили на основании письменного информированного согласия на проведение исследования. Сбор образцов осуществлялся из локтевой вены в пластиковые вакуумные пробирки с ЭДТА. На каждого донора составлялась анкета с краткой родословной, указанием этнической принадлежности и мест рождения предков. ДНК для генотипирования выделяли методом фенол-хлороформной экстракции из лейкоцитов периферической венозной крови стандартным методом.

В исследование включены только образцы ДНК доноров-мужчин, по результатам анкетирования отрицавших факт метисации по отцовской линии с представителями других этносов минимум в трех поколениях. Индивида относили к данной этнической группе на основании его собственной этнической идентификации, этнической идентификации его родителей, места рождения и принадлежности к определенному сеоку. Выборка мужчин хакасов представляет собой коренное население Республики Хакасия. Обследованы три популяционных группы жителей территориально разобщённых районов:

Аскизского (села Усть-Есь, Есино (улус Полтаков), Усть-Чуль и Кызлас, N = 160), Таштыпского (деревни Матур, Анчуль, Большая Сея и Бутрахты, N = 81) и Ширинского (сёла Малый Спирин и Топанов, N = 51). Материал получен в ходе совместных научно-практических медицинских экспедиций в 2007—2008 и 2016 годах. В обследованной выборке оказались представлены следующие сеоки (в алфавитном порядке): кичин, пилтыр, пурт, сагай, сайын, сарыг, сойыт, сор, сохы, табан, таяс, таяш, тиилек, том, том-сагай, туран, халар, хан, харга, хасха, хахпына, хобый, хызыл хая, хый, хыргыс, чити пур, чыстар, ызыр.

Для изучения состава и структуры гаплогрупп Y-хромосомы в исследование были включены две системы генетических маркеров: диаллельные локусы, представленные SNP, и полиаллельные высоковариабельные микросателлиты (YSTR). С использованием 85 SNP-маркеров определяли принадлежность образцов к той или иной гаплогруппе. Классификация гаплогрупп дана в соответствии с предложенной Консорциумом по исследованию Y-хромосомы [3], с последующими изменениями [4, 5]. На основании данных о составе гаплотипов внутри гаплогрупп выявляли их внутреннее разнообразие и детальные филогенетические взаимоотношения. Генотипирование SNP-маркеров проводили методом ПЦР и последующего анализа фрагментов ДНК путём ПДРФ-анализа. Анализ STR-гаплотипов внутри гаплогрупп проводили с использованием 36 микросателлитных маркеров не-рекомбинирующей части Y-хромосомы (YSTR) (DYS19, 385a, 385b, 388, 389I, 389II, 390, 391, 392, 393, 426, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 442, 444, 445, 448, 456, 458, 461, 504, 505, 525, 531, 537, 552, 635, YCAIIa, YCAIIb, GATA H4.1, Y-GATA-A10, GGAAT1B07). STR-маркеры генотипировали методом капиллярного электрофореза на генетическом анализаторе ABI Prism 3730 в присутствии стандартов длины молекул ДНК с использованием программного обеспечения GeneMapper. Экспериментальные исследования проведены на базе Центра коллективного пользования научно-исследовательским оборудованием «Медицинская геномика» (НИИ медицинской генетики Томского НИМЦ).

Оценку генетического разнообразия в исследуемых популяциях производили по формуле Нея [6]. Генетическую дифференциацию оценивали путём анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) [7]. Использовали коэффициент Fst, проводя 10000 пермутаций исходного массива данных. Статистическую значимость межпопуляционных различий оценивали точным тестом популяционной дифференциации (уровень значимости = 0,05). Матрицы попарных дистанций Слаткина (Fst) рассчитывали, используя 1000 пермутаций исходного массива данных. Расчеты проводили в программном пакете ARLEQUIN 3.5.1.2. [7]. Генетические взаимоотношения между популяциями выявляли методом многомерного шкалирования. Анализ и построение графиков проводили с использованием пакета программ Statistica 7.0.

Результаты и обсуждение

Показателем возможного родства между представителями разных фамилий является принадлежность к одной гаплогруппе. Если два человека принадлежат к разным гаплогруппам, между ними не может быть близкого родства по мужской линии. Если же два человека принадлежат к одной гаплогруппе, то возможность близкого родства между ними существует, но оценить степень этого родства только по принадлежности к гаплогруппе невозможно. Генетическое родство можно определить по близости YSTR-гаплотипов. Это позволяет существенно детализировать генотип конкретного образца и выйти на новый уровень оценки дифференциации генофонда популяций. В частности, внутри отдельных гаплогрупп (например, N1a2b2a2-VL67) у представителей одного этноса мы обнаруживаем существенно различающиеся кластеры YSTR-гаплотипов. Вместе с тем, отдельные кластеры гаплотипов включают в себя образцы, относящиеся к разным этносам. Например, такие общие линии выявлены у хакасов и тувинцев, хакасов и шорцев, сибирских татар и телеутов и т.д. Как правило, они маркируют различные независимые по происхождению миграционные явления на территории Южной Сибири.

Бутанаев В.Я. выделяет 6 этнографических групп хакасов: качинцы, койбалы, сагайцы, бельтиры, бирюсинцы, кызыльцы. В XIX веке основное деление происходило по принадлежности к административным родам. Перечисленные выше сеоки, к которым принадлежат протестированные люди, входили в состав следующих административных родов: Бельтирский (сеоки бельтир, сарыг, табан, хахпына, чыстар), Ближнекаргинский (сайын, харга), Дальнекаргинский (туран), Изушерский (таяс, халар), Мрасско-Изушерский (кечин, таяш), Карачерский (сор, чилей), Казановский (том), Кивинский (хобый), Кийский (хый), Кызыльский (хызыл хая), Кубанов (сохы), Мунгатов (ызыр), Татаров (пурт), Шалошин (хасха), Таражаков (хан), Тубинский (хыргыс) и Сагайский (сагай, сойыт).

По результатам генотипирования удалось выявить в большинстве сеоков основную гаплогруппу, носителей которой среди исследованной выборки образцов этого рода абсолютное большинство. Сравнительный анализ гаплотипов убедительно показал, что представители одного сеока в большинстве не только принадлежат к одной гаплогруппе, но и являются родственниками по мужской линии и чаще всего восходят к одному родоначальнику, жившему в относительно недалеком прошлом. В подавляющем большинстве случаев у представителей одного сеока обнаруживается и общность YSTR-гаплотипов. Для сеоков, количество представителей из которых оказалось не менее пяти, провели оценку дифференциации с использованием AMOVA [7], выявившую огромную долю различий между сравниваемыми единицами (сеоками) $F_{st} = 51\%$. Для внутриэтнического уровня это гигантские различия в рамках

выбранной маркерной системы. Это означает, что генофонд хакаского этноса, а точнее часть, маркируемая гаплогруппами Y-хромосомы, структурирована прежде всего по родовому принципу. Именно этот уровень организации генофонда этноса как единой системы наиболее точно характеризует его популяционную структуру.

Таким образом, результаты генетического анализа доказывают, что сеок является, прежде всего, объединением родственников по отцовской линии. Конечно, не во всех сеоках приписанные к ним образцы принадлежали к одной гаплогруппе и одному кластеру гаплотипов, но это явилось скорее исключением из общего правила. Возможно несколько причин такой генетической неоднородности различных родов. Во-первых, в отдельных случаях возможно наследование фамилии по материнской линии, либо не по линии биологического отца. Во-вторых, может иметь место изначальная небольшая неточность этнографических данных, так, фамилия могла принадлежать другому сеоку или быть представлена в разных. Частично это учитывалось нами: например, фамилия Боргояков представлена в двух сеоках — харга (N1a2b2a2-VL67) и хобый (N1a1a2-B499). В-третьих, возможна исходная генетическая гетерогенность сеока. Рассмотрим подробнее полученные результаты.

Бельтиры. Группа является генетически гетерогенной. Сеоки пилтыр и чыстар представлены в основном образцами гаплогруппы R1a1a1b2-Z93(xZ94), сарыг и табан — N1a2b2a2-VL67, хахпына — Q1b1a3b-YP1102. Это полностью соответствует данным Л.П. Потапова о том, что название «бельтиры» представляло собой, по-видимому, собирательное географическое наименование, означающее в переводе на русский язык «устыинцы» (т.е. живущие в устьях рек). В XVIII в. они представляли собой тюркоязычную группу, довольно смешанную в этническом отношении. Согласно распространенным легендам, бельтиры образовались преимущественно из выходцев из Тувы. Практически все образцы сеока хахпына совпадают по YSTR-гаплотипам с образцами Q1b1a3b-YP1102 найденными у тувинцев (собственные неопубликованные данные), что подтверждает исторические предания.

Бирюсинцы. Разделяются на три группы сеоков по принадлежности к гаплогруппам. Отличительной особенностью сеоков хый и хобый является доминирование по частоте гаплогруппы N1a1a2-B499, что не наблюдается больше не в одном другом хакаском сеоке. Таким образом, эти два сеока объединяют в себе отдельный генетический компонент, не характерный для других хакасов. Дальнекаргинский род: сеок туран — R1a1a1b2-Z93(xZ94). Кызыльский род: хызыл хая — R1a1a1b2-Z93(xZ94). Изушерский род: сеоки таяс, халар и чити пуур — R1a1a1b2-Z93(xZ94). Мрасско-Изушерский род: сеоки кичин и таяш — R1a1a1b2-Z93(xZ94). Карачерский род: сеоки сор и чилей — R1a1a1b2-Z93(xZ94). Казановский род: том —

N1a2b2a2-VL67. Ближнекаргинский род: сеоки сайын и харга — N1a2b2a2-VL67. Кивинский и Кийский роды: сеоки хобый и хый — N1a1a2-B499.

Наличие одинаковых гаплогрупп и близость гаплотипов показывают, что административные рода, на которые делились бирюсинцы в XIX веке, представляют собой объединение родственных друг другу сеоков. Наиболее близкими между собой оказались: Кивинский и Кийский роды (N1a1a2-B499), Изушерский, Мрасско-Изушерский и Карачерский роды (R1a1a1b2-Z93(xZ94)), сеоки харга и сайын Ближнекаргинского рода бирюсинцев (N1a2b2a2-VL67), которые, согласно многочисленным данным, относятся к шорским родам. Даже в названии родов: Изушерский, Мрасско-Изушерский и Карачерский содержится указание на их связь с шорцами (окончание -чер, -шер). Генетически близки к ним бельтирские сеоки пилтыр и чыстар, бирюсинские сеоки туран и хызыл хая.

Сеоки хый и хобый, несмотря на тесное генетическое родство, сильно отличаются по гаплотипическому разнообразию в пределах гаплогруппы N1a1a2-B499. Для хый оно невелико, поскольку имеется всего семь гаплотипов. Для хобый разнообразие значительно выше (18 гаплотипов), что говорит о значительном времени, прошедшем с момента основания этого сеока.

Качинцы. Кубанов род (сеок соххы), Мунгатов род (сеок ызыр), Татаров род (сеок пурт), Шалошин род (сеоки пурт и хасха) выделяются тем, что практически все сеоки полностью состоят из носителей гаплогруппы N1a2b2a2-VL67 с весьма специфическим спектром YSTR-гаплотипов. Результаты сравнительного анализа

убедительно свидетельствует о близком родстве между сеоками хасха и соххы. Несколько удалены от них сеоки ызыр и пурт. Полученные результаты не противоречат общепринятым версиям этногенеза хакасского народа, но заставляют по-новому взглянуть на этот процесс.

Результаты генетического анализа доказывают, что хакасские сеоки являются, прежде всего, объединением родственников по отцовской линии. Для подавляющего большинства образцов показана тесная генетическая близость представителей одного сеока.

Список литературы

1. Тюркские народы Сибири / отв. ред. Д.А. Функ, Н.А. Томилов; Ин-т этнологии и антропологии им. Н.Н. Миклухо-Маклая РАН; Омский филиал Института археологии и этнографии СО РАН. 2006. М.: Наука, 678с.
2. Бутанаев В.Я. Происхождение хакасов по данным этнонимике // Проблемы археологии и этнографии. — Л., 1983. — Вып. 2. — С. 68-73.
3. The Y-Chromosome Consortium. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups // Genome Research. 2002. V. 12. P. 339-348.
4. <http://www.isogg.org/>
5. Ilumae A.-M., Reidla M., Chukhryaeva M. et al. Human Y-chromosome haplogroup N: a non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across language families // Am.J.Hum.Genet. 2016. V. 99. P.163-173.
6. Nei M. Molecular evolutionary genetics / New York: Columbia Univ. Press. 1987.
7. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. // Evolutionary Bioinformatics Online. 2005. V. 1. P. 47-50.