Генетические портреты охотников-оленеводов Южной Сибири – тофалар и тоджинцев

Елена Балановская

Сравнение генофондов популяций, сохранивших уклад, веками господствовавший на обширных пространствах Евразии, может пролить свет на особенности генетических процессов у древнего населения. Поэтому две соседние популяции, сохранившие древний уклад охотников-оленеводов – тофалар и тувинцев-тоджинцев – были исследованы по широкой идентичной панели Y-хромосомы. Оказалось, что генофонды обеих популяций сохранили генетические древние пласты, роднящие их с населением Забайкалья и современных самодийцев Сибири. Еще более древний палеосибирский генетический пласт, отраженный гаплогруппой Q-M242, обнаружен только у тоджинцев. Выдвинута гипотеза, что предковые генофонды и тоджинцев, и тофалар обладали умеренной частотой Q-M242, а современные различия между их генофондами являются следствием мощного дрейфа генов и длительной изоляции малочисленной популяции тофалар.

Народы, традиционный хозяйственно-культурный уклад которых связан с охотой и оленеводством, могут служить моделью для реконструкции генетической истории популяций, на протяжении веков населявших просторы Сибири и Северной Европы. Обычно численности популяций охотников-оленеводов крайне малы. При этом их ареалы огромны, обеспечивая охоту и полукочевой образа жизни оленеводов. Такие особенности демографии и изолированность создают простор для эффекта дрейфа генов, но родовая структура и брачные контакты с другими популяциями сдерживают его. В южносибирский и монгольский оленеводческий комплекс входили сойоты (запад Бурятии), цаатаны (северо-запад Монголии) и южные горно-таежные тувинцы (Тере-Хольский кожуун Тувы), ныне полностью утратившие оленеводство, а также тофалары и тоджинцы, во многом сохранившие хозяйственно-культурный уклад охотников-оленеводов. Поэтому именно их генофонды и диалекты были изучены коллективами Медико-генетического научного центра, Института общей генетики РАН и Института языкознания РАН. Статья с результатами их работы опубликована в журнале «Вестник МГУ, серия Антропология».

Тофалары сохранили многие черты уклада древних охотников-оленеводов. Хотя при советской власти их переселили в три поселка в центре Тофаларии, где проживало русские, и усиленно стремились перевести на оседлый образ жизни, все же традиционный уклад охотников-оленеводов остался основным у тофалар. Конечно, внешние воздействия были немалыми – настолько, что побудили их сменить не только традиционное жилище, но и этноним: с 1934 года карагасы официально стали тофаларами, а Карагасия – Тофаларией. Предполагается, что этноним «карагасы» принадлежал одному из родов, имя которого перешло на весь этнос. Из восьми родов тофалар пять сохранились и сейчас. Все три популяции тофалар до сих пор крайне изолированы: единственным постоянным видом транспорта служат вертолеты, и лишь зимой возможно очень трудное сообщение по замерзшим рекам. Территория Тофаларии, расположившейся в горно-таежной зоне Восточного Саяна, обширна (больше Израиля или Словении), но численность тофалар с XVII по XX век колебалась в пределах 400-500 человек и лишь в начале XXI века незначительно возросла до 762 человек.

Тувинцы-тоджинцы – географические соседи тофалар – освоили ту же горно-таежную зону и сохранили уклад охотников-оленеводов. Однако их этническая история во многом отлична от истории тофалар. Тоджинцы воспринимают себя как часть тувинцев, и их брачная структура ориентирована на тувинцев, а не на соседей-тофалар. По языку тоджинцы ближе к тувинцам, чем к тофаларам. В хозяйственном укладе современных тоджинцев оленеводство играет меньшую роль (число оленей у них около двух тысяч), чем у тофалар. Различны векторы их «административной» истории: тофалары уже с XVII века были в составе России, а Тува в XVIII веке вошла в состав маньчжурской империи Цин, затем в состав Монголии и только в 1944 г. — в состав СССР, а затем России. И численность тоджинцев заметно больше: ее оценки колеблются от 4442 до 1858 человек. Однако различия по плотности населения не столь велики, поскольку современный ареал тоджинцев (45 тыс. км^2) в полтора раза больше Тофаларии (27 тыс. км^2). А если еще учесть, что численность предков тоджинцев – племени соян – на XVII век оценивается не более 360 человек, то можно предполагать, что на протяжении веков генетико-демографическая структура тоджинцев и тофалар была сходной. Предполагается, что сояны говорили на самодийских языках и проживали не только в Тодже, но также на западе и юге Тувы.

Тофаларский и тувинский языки входят в тобасскую (саянскую) группу тюркских языков. Их особое сходство ограничивается общим пластом лексики, относящейся к оленеводческому хозяйству, — никаких других существенных языковых признаков, выделяющих тоджинский на фоне других тувинских диалектов и при этом объединяющих его с тофаларским, пока не обнаружено.

По данным антропологии тофалары и тоджинцы близки – они относятся к катангскому варианту байкальского антропологического типа. При этом тоджинцы отличаются от других групп тувинцев: у западных тувинцев тенденцию к ослаблению монголоидности связывают с древней европеоидной примесью, а тувинцы степных районов относятся к саянскому варианту центральноазиатского типа, возникшему на основе контактов местного катангского варианта байкальской

расы с пришлым населением центральноазиатского типа.

Y-хромосомные генофонды тоджинцев и тофалар изучались рядом авторов, но выборки были невелики, не охватывали весь ареал и опирались на малоинформативные узкие панели маркеров. В данной работе генофонды тофалар и тоджинцев анализируются по широкой панели SNP и STR маркеров Y- хромосомы, причем в контексте генофондов многих народов Сибири и Центральной Азии, изученных по той же панели маркеров. Суммарная выборка N=135 собрана Л.Д. Дамба под руководством проф. Е.В. Балановской согласно правилам Биобанка Северной Евразии: 45 образцов венозной крови тофалар были собраны во всех трех поселках Тофаларии (Иркутская область), 90 образцов венозной крови тувинцев-тоджинцев собраны в четырех селах Тоджинского кожууна Республики Тува. В выборку включали только неродственных между собой мужчин, все предки которых на протяжении не менее трех поколений относили себя к данной группе и родились на данной территории. Все образцы генотипированы по единой панели 63 SNP и 17 STR маркеров Y-хромосомы.

Генетические портреты тофалар и тоджинцев

Генетические портреты тофалар и тоджинцев в сравнении с соседними популяциями тувинцев, хакасов, алтайцев и бурят.

Генетические портреты тофалар и тоджинцев оказались очень разными. Основную часть генофонда тофалар (82%) составляют варианты североевразийской гаплогруппы **N,** а у тоджинцев они составляют лишь треть генофонда (37%). При этом более половины генофонда тоджинцев (52%) приходится на палеосибирскую гаплогруппу **Q**, не обнаруженную у тофалар.

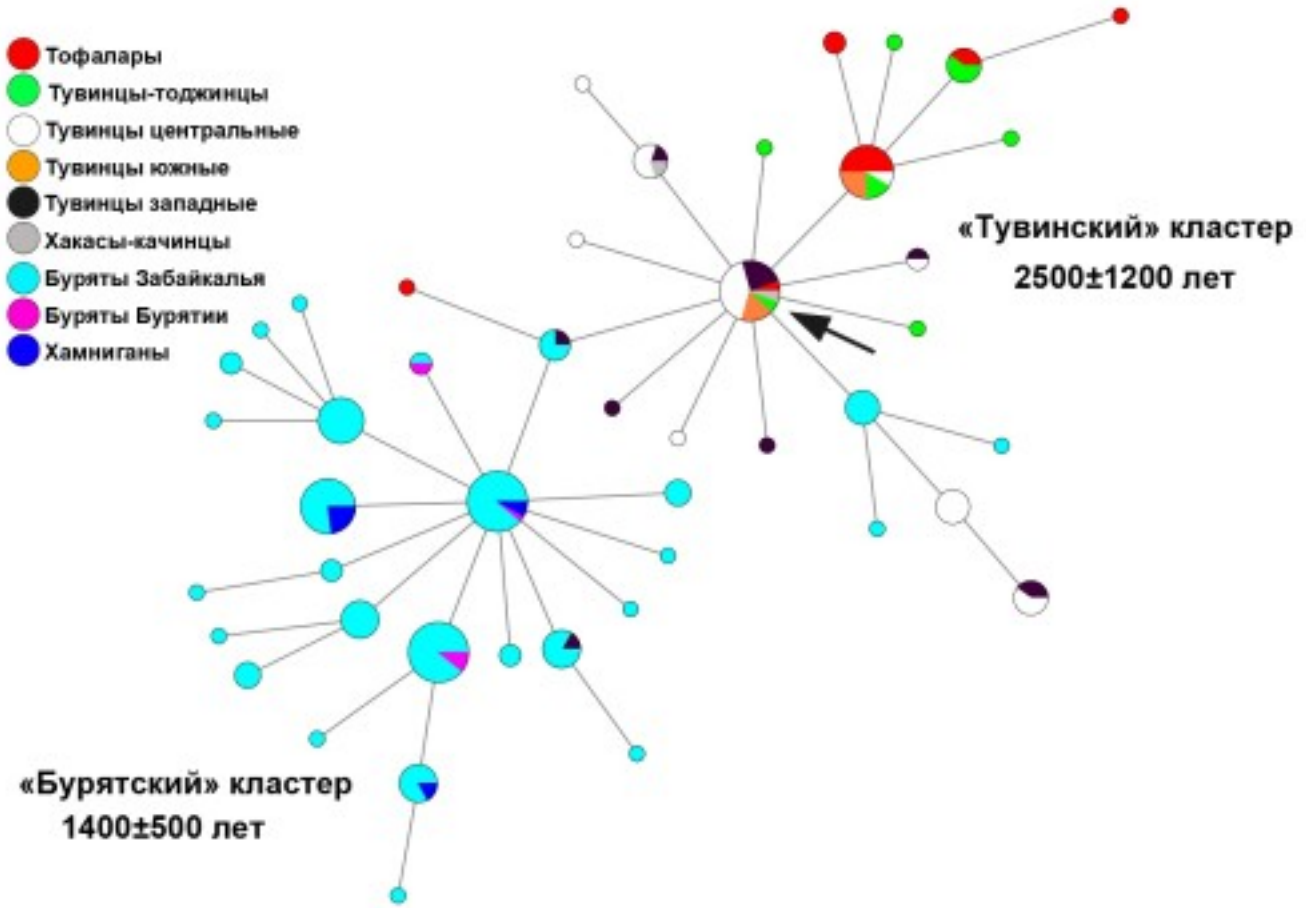
Поэтому важно решить, являются ли эти различия результатом интенсивного дрейфа генов или же свидетельствуют о разном происхождении тоджинцев и тофалар?

Для ответа на этот вопрос важно обратить внимание, что в обеих популяциях гаплогруппа **N** представлена двумя частыми ветвями **– N-L666** и **N3a5a**, а остальные ветви **N** крайне редки. То, что различия генофондов тофалар и тоджинцев проявляется только в частотах одних и тех же ветвей, может указывать на дрейф генов в популяциях, единых по происхождению.

Ветвь **N-L666 (**45% у тофалар и 21% у тоджинцев) встречается с высокими частотами в популяциях Западной и Южной Сибири (у нганасан, энцев, тундровых ненцев, хакасов-качинцев) и может отражать вклад самодийского компонента в генофонд охотников-оленеводов.

Ветвь **N3a5a** (31% у тофалар и 12% у тоджинцев) с наибольшей частотой отмечается у географически далеких хоринских

бурят Забайкалья, крайне редка у соседних популяций бурят Иркутской области и с невысокими частотами распространена в популяциях тувинцев. Филогенетическая сеть STR-гаплотипов **N3a5a** делится на два кластера – «тувинский», включающий и тофалар, и «бурятский». «Тувинский» кластер указывает на два этапа: на более раннем — длительная общая генетическая история тофалар и всех групп тувинцев; на более позднем – общая история охотников-оленеводов, то есть тофалар (красные тона) и тоджинцев (зеленые тона). Оценка возраста ветвления гаплогруппы **N3a5a** по данным полногеномного секвенирования составляет 2800±400 лет, датировка «тувинского» кластера STR-гаплотипов — 2500±1200 лет. Это может служить подтверждением гипотезы экспансии ветви **N3a5a** около 3 тысяч лет назад в бассейне верхнего Енисея и северного Китая.



Филогенетическая сеть STR-гаплотипов гаплогруппы N3a5a-F4205 для популяций Южной Сибири. Размер кружка пропорционален числу носителей данного STR-гаплотипа, цвет указывает популяции носителей (см. легенду), линии – наиболее вероятные мутационные связи. Стрелкой обозначен гаплотип, принятый за «основателя» при датировке тувинского кластера.

Но если гаплогруппа **N** фиксирует сходство соседних популяций охотников-оленеводов, то гаплогруппа **Q-M242** указывает на их различия: у тоджинцев она составляет половину генофонда (52%), а у тофалар отсутствует. И это очень важная гаплогруппа – считается, что она отражает генетический вклад палеосибирских племен: ареал **Q-M242** охватывает Среднюю Сибирь, достигая высокой частоты у кетов (94%) и селькупов (66%). Она не обнаружена ни к западу, ни к востоку от Средней Сибири, но ее ареал тянется на юг к Алтае-Саянскому нагорью и исчезает в степях Центральной Азии. На филогенетической сети **Q-M242** сибирские популяции образуют два кластера примерно одинакового возраста (2400±800 лет): «алтайский» и «тувинский». Этноспецифичность этих кластеров близка к 100%, что говорит о самостоятельном пути микроэволюции алтайцев и тувинцев и о крайне слабом обмене генами между ними. Но вот кеты и селькупы полноправно входят в оба кластера, что указывает на их близость к прапопуляции и большую древность.

В целом, генетические портреты тофалар и тоджинцев указывают на преобладание в их генофондах пластов автохтонного населения, восходящего к самодийскому и палеосибирскому населению. Наиболее правдоподобной выглядит гипотеза, что значительные современные различия между генофондами тофалар и тоджинцев могли возникнуть в результате мощного дрейфа генов, вызванного крайне малым размером их популяций. Однако предковые генофонды их могли быть весьма сходными и эволюционировать параллельно при взаимообмене генов между ними, на что указывают филогенетические сети

гаплотипов.

Генофонды тофалар и тоджинцев в генетическом пространстве

Положение тофалар и тоджинцев в генетическом пространстве Сибири и Центральной Азии указано среди популяций, изученных нашим коллективом по той же широкой панели 63 SNP маркеров Y-хромосомы, что и популяции охотников-оленеводов. На рисунке приведена и часть матрицы генетических расстояний, послужившей основой для данного графика многомерного шкалирования. На нем выделились четыре кластера. В «южносибирском» кластере тофалары и тоджинцы расположились рядом вместе со всеми популяциями тувинцев, хакасов, алтайцев и шорцев. Огромный размах генетических различий между популяциями бурят отразился в формировании двух разных бурятских кластеров. «Восточнобурятский» более близок к тофаларам и тоджинцам благодаря высокой частоте гаплогруппы **N3a5a** у хамниган и бурят Забайкалья. «Западнобурятский» кластер генетически далек от тофалар и тоджинцев из-за высокой частоты восточноевразийской гаплогруппы **C2-M217**, отсутствующей в популяциях охотников-оленеводов. В «центральноазиатский» кластер вошли монголы и тюрки Центральной Азии.

	Среднее		Тофалары		Тоджинцы
Тувинцы центр	0,4	Тофалары	0,0	Тоджинцы	0,0
Тоджинцы	0,4	Качинцы	0,2	Челканцы	0,1
Тофалары	0,4	Тувинцы запад	0,2	Койбалы	0,3
Тувинцы запад	0,5	Тувинцы центр	0,3	Тувинцы южные	0,3
Качинцы	0,5	Хамниганы	0,5	Тувинцы центр	0,5
Тувинцы южные	0,5	Буряты Забайкалья	0,5	Тувинцы запад	0,7
Челканцы	0,8	Тувинцы южные	0,8	Тофалары	0,8
Койбалы	0,9	Тоджинцы	0,8	Качинцы	0,9
Хамниганы	0,9	Сагайцы	0,8	Тубалары	0,9
Буряты Забайкалья	1,0	Буряты Бурятии	1,4	Каракалпаки	1,1
Сагайцы	1,2	Челканцы	1,5	Хамниганы	1,4
Тубалары	1,6	Койбалы	1,5	Буряты Забайкалья	1,5
Алтай-кижи	1,7	Теленгиты	1,8	Сагайцы	1,5
Монголы	1,7	Кумандинцы	1,8	Алтай-кижи	1,6
Буряты Бурятии	1,9	Монголы	1,8	Монголы	1,7
Теленгиты	1,9	Алтай-кижи	1,9	Теленгиты	2,1
Каракалпаки	1,9	Шорцы	1,9	Буряты Бурятии	2,3
Кумандинцы	2,1	Тубалары	2,3	Шорцы	2,4
Шорцы	2,2	Казахи	2,6	Кумандинцы	2,5
Казахи	2,8	Каракалпаки	2,7	Казахи	3,0
Киргизы	3,1	Буряты Иркутской обл	2,9	Киргизы	3,0
Буряты Иркутской обл	3,2	Киргизы	3,2	Буряты Иркутской обл	3,5

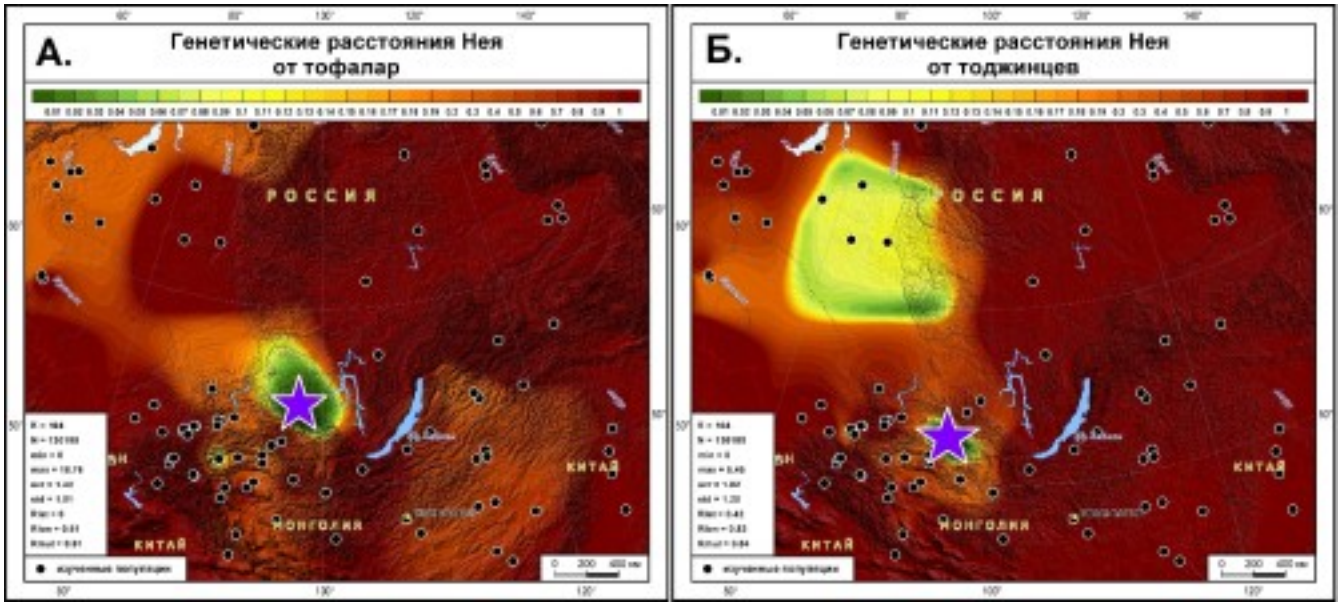
График многомерного шкалирования (слева) и генетические расстояния от тофалар и тоджинцев (справа) в контексте популяций Южной Сибири и Центральной Азии (по частотам 63 маркеров Y-хромосомы).

При сравнении матриц генетических, географических и лингвистических расстояний связь между генетикой и лингвистикой оказывается очень высокой (r=0.80) — она значительно выше, чем влияние географических расстояний (r=0.64). Причем основной вклад в высокую связь генетики и лингвистики вносят тофалары (r=0.9). Это позволяет выдвигать гипотезу, что генетические различия между тофаларами и тоджинцами связаны с их историей и определяются высокой изолированностью тофалар в течение длительного периода времени.

Карты генетических расстояний от тофалар, и от тоджинцев ярко отражают как различия между их генофондами, так и их

сходство, которое проявляется в умеренной близости обеих популяций охотников-оленеводов к генофондам народов Южной и Западной Сибири, хотя и к разным популяциям этих регионов. Тофалары наиболее генетически сходны с западными тувинцами; умеренно сходны с тоболо-иртышскими татарами, обскими уграми (хантами и манси), селькупами и ненцами Западной Сибири, с бурятами Забайкалья, с хакасами-качинцами Южной Сибири. Тоджинцы наиболее близки к генофондам Средней Сибири (селькупам, ненцам, кетам) и Южной Сибири (к северным алтайцам); умеренно сходны с тоболо-иртышскими татарами Западной Сибири, центральными и юго-восточными тувинцами Южной Сибири.

Различия между картами и графиком многомерного шкалирования связаны с тем, что самодийцы и кеты изучены другими авторами по узкой панели гаплогрупп Y-хромосомы и потому не включены в график шкалирования.



Карты генетических расстояний от тофалар (А) и тоджинцев (Б). Географическое положение популяций тофалар и тоджинцев обозначены звездами. Ареалы наибольшего генетического сходства с ними обозначены зелеными и желтыми тонами (см. шкалу).

Итак, по результатам изучения Y-хромосомного разнообразия в двух географически соседних популяциях охотников-оленеводов – тофалар и тоджинцев – можно сделать такие выводы.

- У обеих групп сохраняется генетический пласт, роднящий их с населением Забайкалья. Этот пласт маркирует гаплогруппа **N3a5a**, возникшая около 3 тысяч лет назад и затем распространившаяся в бассейне верхнего Енисея и северного Китая.
- У обеих групп сохраняется более древний генетический пласт. Он отражен гаплогруппой **N-L666**, распространенной у народов, сохранивших самодийские языки (нганасан, энцев, тундровых ненцев). Она возникла 14-17 тысяч лет назад, а по данным о древней ДНК уже присутствовала в населении раннего неолита южного Прибайкалья (стоянка Шаманка, 5-7 тыс. лет назад).
- В генофонде тоджинцев отражен еще более древний палеосибирский генетический пласт, сближающий их с самодийцами и кетами. Он отражен гаплогруппой **Q-M242**, возникшей 29-32 тыс. лет назад в регионе Южной Сибири и Центральной Азии. Возможно, что **Q-M242** есть и у тофалар с такими же невысокими частотами, как у западных тувинцев, но не обнаружена из-за меньшей выборки тофалар. Сравнение тоджинцев с другими популяциями тувинцев позволяло выдвинуть гипотезу, что обе соседние популяции охотников-оленеводов – и тоджинцы, и тофалары – имели ранее в генофондах умеренную частоту палеосибирской гаплогруппы **Q-M242**. Но в результате дрейфа генов, мощного в малых популяциях охотников-оленеводов, а также длительной изоляции тофалар, современные частоты **Q-M242** у них столь различны.

Исходя из всего объема полученных данных более правдоподобной версией происхождения тофалар и тоджинцев видится не гипотеза их разных предков, а гипотеза интенсивного дрейфа генов, действующего на исходно генетически родственные, но малочисленные популяции охотников-оленеводов.

Источник:

Балановская Е.В.[1], Дамба Л.Д.[1,2], Агджоян А.Т. и др. Генофонд охотников-оленеводов Южной Сибири: тофалары и тоджинцы // Вестник МГУ, серия 23 Антропология. 2019. №4.