

Генетические портреты охотников-оленоводов 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-оленоводов – 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-оленоводов крайне малы. При этом их ареалы огромны, обеспечивая охоту и полукочевой образ 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-оленоводов. 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-оленоводов. 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-оленоводов 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-оленоводов. 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. км²) в полтора раза больше Тофаларии (27 тыс. км²). 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.

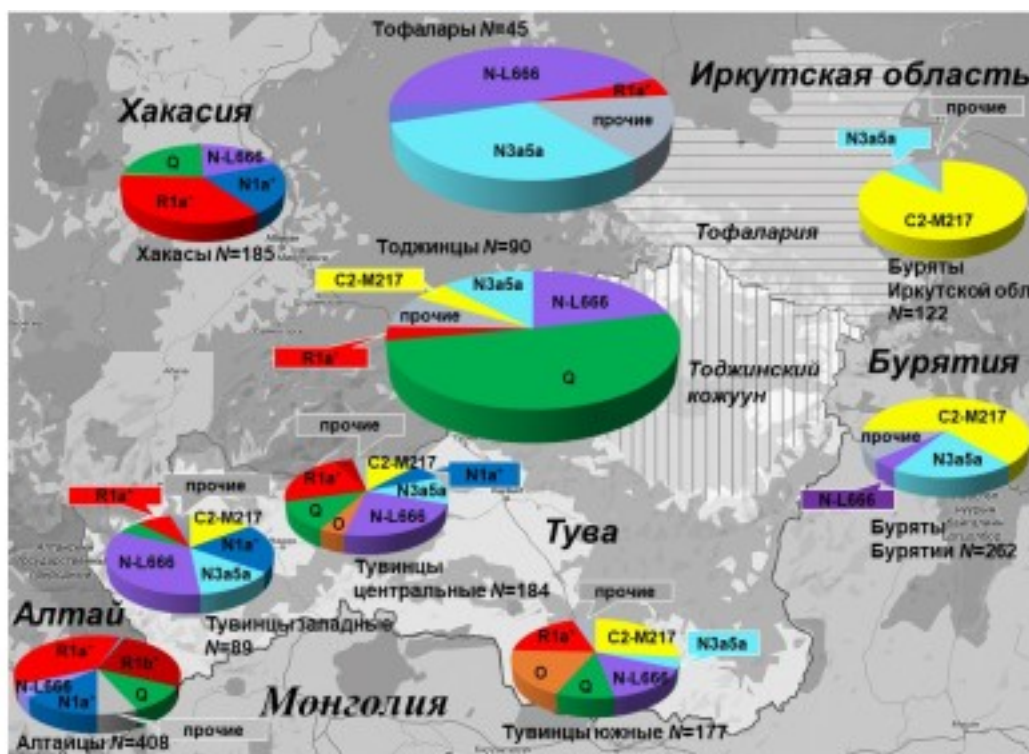
Тофаларский и тувинский языки входят в тобасскую (саянскую) группу тюркских языков. Их особое сходство ограничивается общим пластом лексики, относящейся к оленеводческому хозяйству, — никаких других существенных языковых признаков, выделяющих тоджинский на фоне других тувинских диалектов и при этом объединяющих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

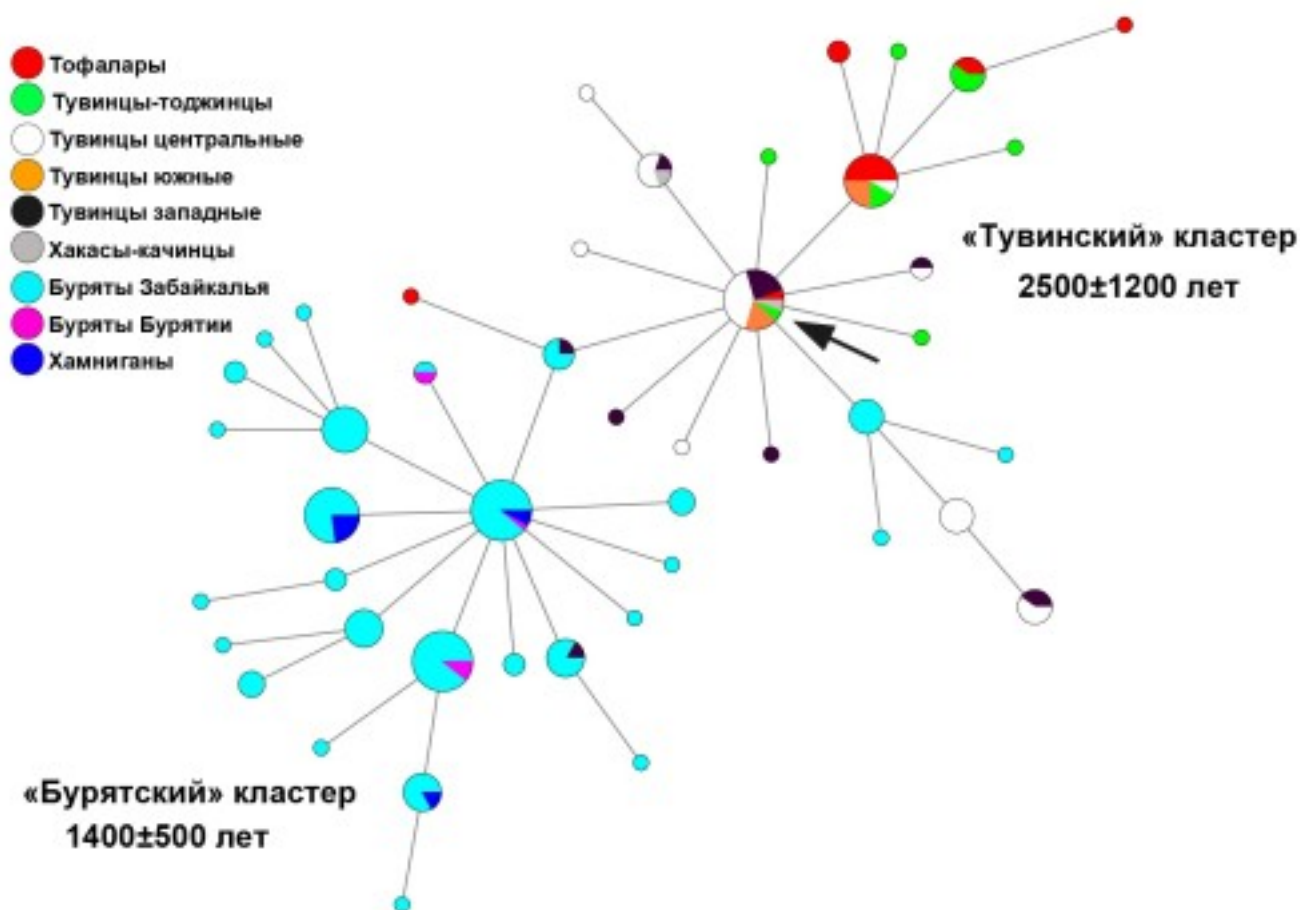
Поэтому важно решить, являются ли эти различия результатом интенсивного дрейфа генов или же свидетельствуют о разном происхождении тоджинцев и тофалар?

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 нгансан, энцев, тундровых ненцев, хакасов-качинцев) и может отражать вклад самодийского компонента в генофонд охотников-оленьеводов.

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-оленоводоов, 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-оленоводоов, 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». Этнспецифичность 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

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-оленовдов. 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-оленовдов. В «центральноазиатский» кластер вошли монголы и турки Центральной Азии.

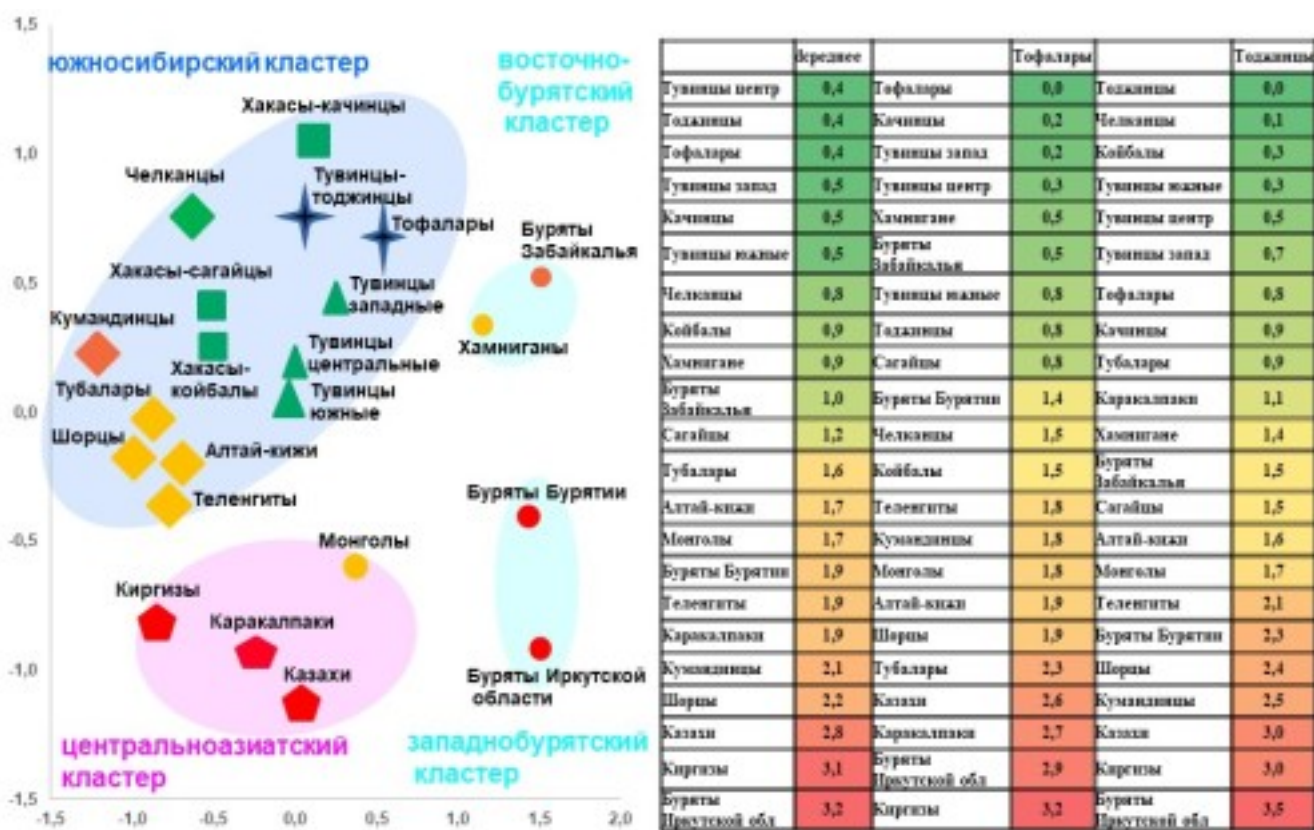


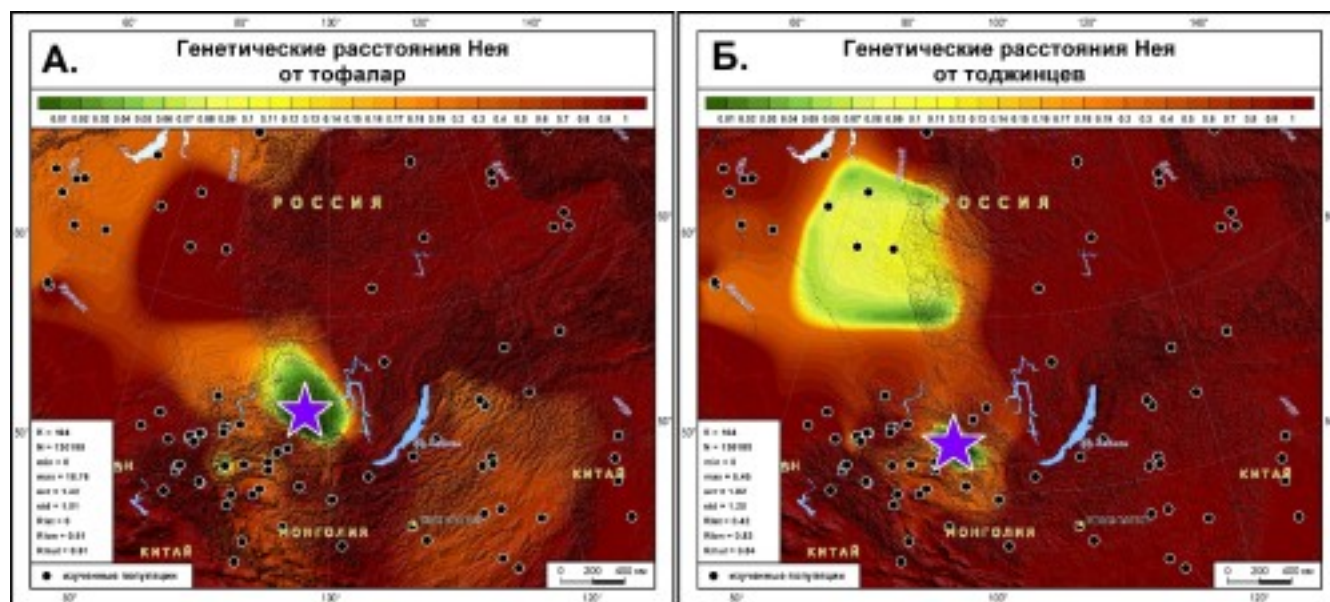
График многомерного шкалирования (слева) и генетические расстояния от тофалар и тоджинцев (справа) в контексте популяций Южной Сибири и Центральной Азии (по частотам 63 маркеров Y-хромосомы).

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-оленьеводов 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), селькупам 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. Арёалы 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-оленьеводов – 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 кетам. 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-оленьеводов – и тоджинцы, и тофалары – имели ранее в генофондах умеренную частоту палеосибирской гаплогруппы **Q-M242**. Но в результате дрейфа генов, мощного в малых популяциях охотников-оленьеводов, 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-оленьеводов.

Источник:

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