

ГЕНОМИКА.
ТРАНСКРИПТОМИКА

УДК 575.174.015.3

ГЕНОФОНД СИБИРСКИХ ТАТАР:
ПЯТЬ СУБЭТНОСОВ – ПЯТЬ ПУТЕЙ ЭТНОГЕНЕЗА

© 2016 г. А. Т. Агджоян^{a, b, *}, Е. В. Балановская^b, А. Д. Падюкова^c, Д. О. Долинина^c,
М. А. Кузнецова^b, В. В. Запорожченко^{a, b}, Р. А. Схаляхо^{a, b}, С. М. Кошель^d, М. К. Жаблагин^e,
Ю. М. Юсупов^f, Х. Х. Мустафин^g, М. В. Ульянова^c, З. А. Тычинских^h,
М. Б. Лавряшина^c, О. П. Балановский^{a, b}

^aИнститут общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

^bМедико-генетический научный центр, Москва, 115478 Россия

^cКемеровский государственный университет, Кемерово, 650043 Россия

^dМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^eNational Laboratory Astana, Назарбаев Университет, Астана, 010017 Казахстан

^fИнститут стратегических исследований, Уфа, 450008 Россия

^gМосковский физико-технический институт (Государственный университет),
Долгопрудный, Московская область, 141700 Россия

^hТобольский педагогический институт им. Д.И. Менделеева,
филиал Тюменского государственного университета, Тобольск, 626152 Россия

*e-mail: aagdzhojan@gmail.com

Поступила в редакцию 30.03.2016 г.

Принята к печати 25.04.2016 г.

Сибирские татары – наиболее многочисленный тюркоязычный этнос Западной Сибири – представляет собой сложную иерархическую популяционную систему, отмеченную высоким этнографическим разнообразием. Изучение по панели 50 SNP-маркеров Y-хромосомы пяти субэтносов тоболо-иртышских сибирских татар ($N = 388$) выявило чрезвычайно высокий уровень генетических различий между ними ($F_{ST} = 21\%$): по степени гетерогенности генофонд сибирских татар лидирует среди народов Сибири и Центральной Азии. Все виды используемого нами анализа свидетельствуют о том, что пути этногенеза пяти изученных субэтносов сибирских татар были совершенно различны. Так, генофонд искеро-тобольских татар сложился на основе местного сибирского субстрата и более позднего и мощного потока генов из Северо-Восточной Европы. Генофонд ялutorовских татар определяется переднеазиатским компонентом. Татары-бухарцы наиболее близки к генофонду народонаселения Западного Кавказа. Иштыско-токузские татары сохранили палеосибирическое генетическое наследие, связывающее их с популяциями Южной, Западной и Восточной Сибири. Генофонд наиболее изолированных заболотных татар близок к генофондам угров Западной Сибири и самодийцев Северного Урала. Генетическое сходство с народами, носящими этноним “татары”, выявлено лишь для двух субэтносов сибирских татар: искеро-тобольского – с казанскими татарами, а ялutorовского – с крымскими татарами. В целом генофонды сибирских татар не подтверждают гипотезу “общетатарского мира” – генетического единства народов, носящих этноним “татары”. Данные полного секвенирования Y-хромосомы выявили лишь слабый след (2% генофонда) миграций из Центральной Азии, датируемых периодом около 900 лет назад, что позволяет отвергнуть “монгольскую” версию этногенеза сибирских татар.

Ключевые слова: генофонд, геногеография, Y-хромосома, гаплогруппа, тоболо-иртышские сибирские татары, субэтнические группы, палеосибирический компонент, миграции, этногенез

DOI: 10.7868/S0026898416060021

Сибирские татары – наиболее многочисленный тюркоязычный этнос Западной Сибири – представляет собой сложную иерархическую систему популяций. По данным антропологии, этнографии и лингвистики, их характеризует значительное разнообразие [1–3], возникшее в процессе смешения угорских, самодийских и тюркских пле-

мен и народностей. По рекам бассейна Оби и по степям Западной Сибири проходили древние и средневековые торговые пути. Первоначально тюрки проникали в Западную Сибирь из Минусинской котловины, Средней Азии и Алтае-Саян, а с начала с XVI века началась интенсивная миграция тюрков Приуралья (казанские татары,

мишари). Этногенез сибирских татар – настолько сложный, многокомпонентный и многоэтапный процесс, проходивший на огромной территории их расселения, что разные популяции могли сформироваться в результате разных путей миграций [4]. Поэтому важно не только выяснить положение сибирских татар в генетическом пространстве Северной Евразии, но и составить “генетические портреты” их отдельных субэтносов – в надежде, что они могут стать ключом к пониманию путей формирования всей популяционной системы сибирских татар.

Несмотря на большое число исследований по истории, археологии, этнографии и лингвистике сибирских татар, научные представления о путях их формирования и об их современной структуре крайне дискуссионны. Не обнаружено объективных признаков общности, в особенности общности происхождения, различных групп сибирских татар. Множество гипотез высказано относительно происхождения отдельных этнотерриториальных групп (которые далее для краткости будем называть субэтнотами), хотя пока нет ответов даже на основные вопросы: кто такие сибирские татары, являются ли они устойчивой этнической общностью или их выделение этнографами основано лишь на территориальном признаке. Действительно, до сих пор классификация сибирских татар базируется на принципе их территориального расселения. Это не только сам этнос, но и три основных его подразделения: томские, барабинские и тоболо-иртышские татары, которые подразделяются, в свою очередь, на многие субэтноты. Самая многочисленная популяция сибирских татар – тоболо-иртышская – по наиболее популярной классификации содержит пять ветвей, подразделенных на пятнадцать субэтнотов (рис. 1).

Генофонд пяти из этих субэтнотов исследован в данной работе по маркерам Y-хромосомы – наиболее информативной генетической системе в арсенале современной популяционной генетики. Ранее при параллельном анализе результатов использования трех основных генетических систем маркеров – Y-хромосомы, митохондриальной ДНК и широкогеномных панелей аутосомных маркеров – убедительно показана не только согласованность их результатов, но и более высокая информативность маркеров Y-хромосомы [5–9]. Эта система позволяет в наибольшей степени улавливать межпопуляционное разнообразие, а также фиксировать разнообразие и источники миграционных потоков. К тому же, в отличие от более дорогостоящих широкогеномных панелей, панели маркеров Y-хромосомы позволяют охарактеризовать большие по объему выборки и большой круг популяций.

Несмотря на многочисленность сибирских татар и широкий ареал расселения, их генофонд

практически не изучен. Имеются лишь данные по митохондриальному генофонду ряда популяций [10], согласно которым основной вклад в формирование тоболо-иртышских татар дает угорский генетический компонент; достаточно отчетливо выражен вклад тюркских (кыпчакских) и несолько меньше – самодийских и монгольских популяций. Маркеры Y-хромосомы изучены в небольшой выборке ($N = 47$) томских сибирских татар [11], которые, по этим данным, оказались близки к тюркам Южной Сибири. Эта же популяция исследована по пяти аутосомным ДНК-маркерам [12] и по десяти X-хромосомным маркерам [13]. И только в последние годы генофонд сибирских татар стали систематически изучать в рамках тесного сотрудничества научных коллективов Москвы (Медико-генетический научный центр, Институт общей генетики РАН) и Сибири (Кемеровский государственный университет, Тобольский пединститут) при помощи разных систем маркеров – Y-хромосомы [14, 15], аутосомных классических [16] и аутосомных ДНК-маркеров [17]. Результаты исследований [16, 17] полиморфизма генов биотрансформации этанола и эритроцитарных систем групп крови показали, что наблюдается межпопуляционная подразделенность сибирских татар (G_{ST} 3.6 и 1.8% соответственно) и их генетическая близость с народами Южной Сибири (алтайцами, хакасами, шорцами и другими). В этих работах обнаружена также значительная генетическая отдаленность бухарской и ялutorовской популяций тоболо-иртышских татар от трех других групп.

Цель данной работы – выявить общие и особенные черты в генофондах пяти субэтнотов сибирских татар, рассмотрев их в широком Евразийском контексте. Актуальность такой задачи определяется не только тем, что генофонды Западной Сибири, без которых нельзя понять формирование населения Северной Евразии в целом, исследованы крайне недостаточно. Изучение генетической структуры сибирских татар становится насущной необходимостью, поскольку в настоящее время происходит интенсивная ассимиляция их другими этносами, что ставит под угрозу сохранение уникальных черт их генофондов.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Материалы. Обследовали генофонды пяти субэтнотов сибирских татар ($N = 388$) – искеротобольских ($N = 68$), ялutorовских ($N = 86$), бухарских ($N = 79$), иштякско-токузских ($N = 69$) и заболотных ($N = 86$) – в ходе комплексных экспедиций Медико-генетического научного центра, Института общей генетики, Кемеровского государственного университета и Тобольского пединститута в Тюменскую область в 2012–2014 гг. (рис. 1). Генеалогическую информацию и био-

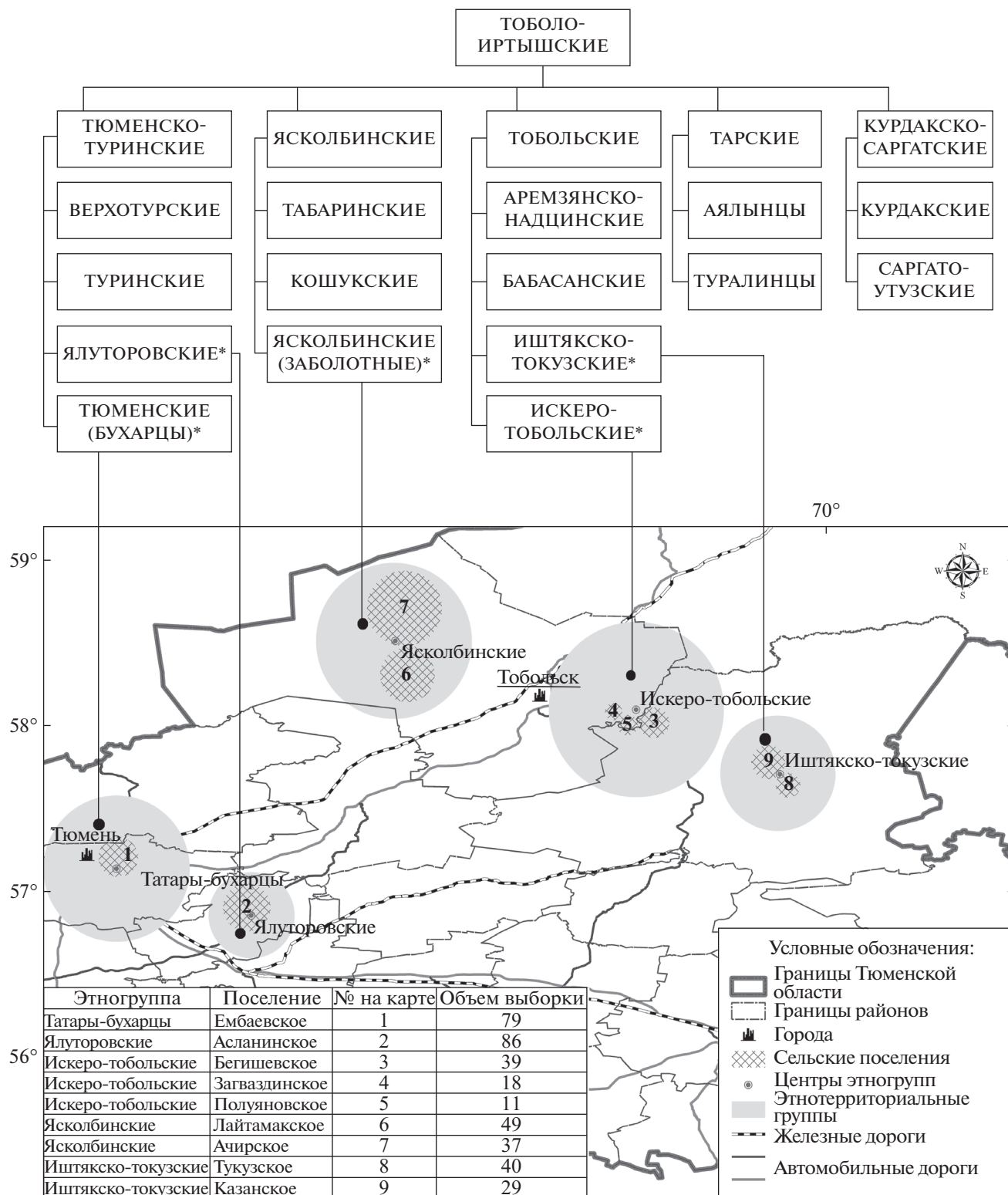


Рис. 1. Схема иерархии этнических дефиниций тоболо-иртышских сибирских татар и карта обследованных популяций Тюменской области. Схема составлена по данным Валеева и Томилова [3]. Символом * на схеме отмечены изученные популяции. В таблице на карте дана информация о локальных выборках.

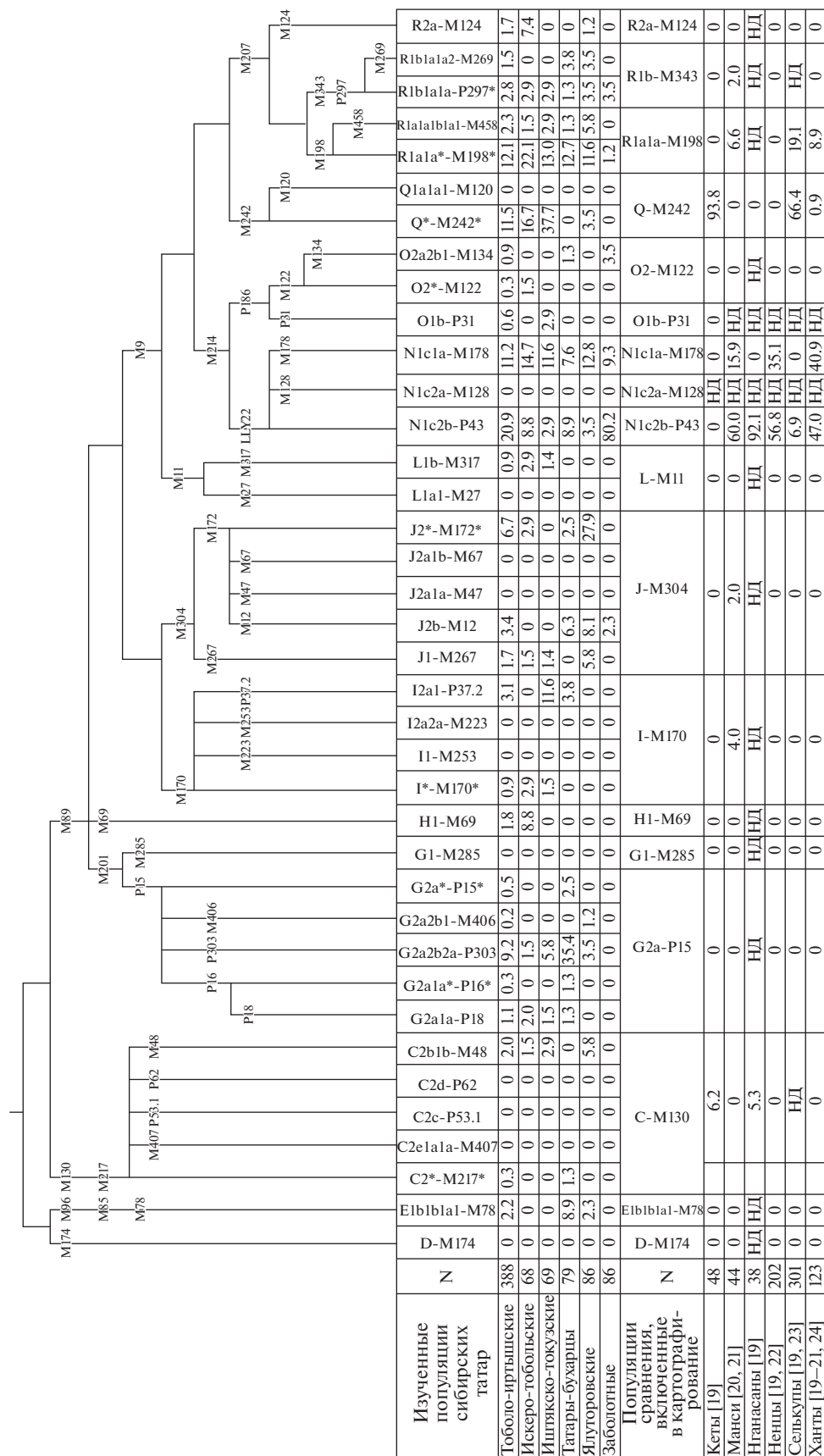


Рис. 2. Филогенетическое дерево и таблица частот гаплогрупп Y-хромосомы в изученных нами популяциях сибирских татар и по литературным данным для северных народов Евразии. Символ * в названии гаплогруппы означает принадлежность к предковому маркеру и отсутствие мутаций во всех изученных внутренних гаплогруппах. НД – нет данных. Ссылка на опубликованные популяции соответствует номеру в списке литературы. Принадлежность образцов ДНК к гаплогруппе N1c2b-P43 определяли производным состоянием маркера LLY22 и предковым состоянием маркеров M178 и M128, а также подтверждали анализом STR-маркеров.

логические образцы (венозная кровь) от участников обследования получали на добровольной основе (письменное информированное согласие под контролем Этической комиссии ФГБНУ “МГНЦ”). Участники – неродственные между собой мужчины, все предки которых (на протяжении не менее трех поколений) относили себя к сибирским татарам и проживали в ареале данного субэтноса.

Результаты по генофондам сибирских татар сравнивали с результатами изучения других популяций Северной Евразии по маркерам Y-хромосомы, используя базу данных “Y-base”, разработанную под руководством О.П. Балановского [18].

Методы. Геномную ДНК выделяли из венозной крови при помощи экстракции смесью фенола и хлороформа после обработки протеиназой К. Генотипирование по 50 SNP-маркерам ДНК Y-хромосомы у 388 изученных тоболо-иртышских татар проводили методом ПЦР в реальном времени, применяя TaqMan-зонды, на амплификаторе ABI7900HT (“Applied Biosystems”, США). Перечень и филогенетические соотношения использованных SNP-маркеров представлены на рис. 2; используется классификация ISOGG 2016 г. [25]. Генотипирование 17 STR-маркеров образцов ДНК сибирских татар с гаплогруппой C2-M217 проводили при помощи набора AmpFLSTR® Yfiler® PCR Amplification Kit на приборе ABI 3130xl Genetic Analyzer (“Applied Biosystems”, США).

Генетические расстояния d (по Нею [26]) рассчитывали, используя программу DJgenetic [27]. Этот метод позволяет анализировать только популяции, охарактеризованные по идентичной панели гаплогрупп Y-хромосомы, поэтому некоторые мало изученные народы Северо-Западной Сибири из анализа пришлось исключить. Визуализацию генетических расстояний проводили методом многомерного шкалирования с использованием программы Statistica 7.0 (StatSoft, США). Картографический анализ проводили на основе программы “GeneGeo” [28], разработанной под руководством О.П. Балановского. При этом использовали данные по всем изученным популяциям, поскольку картографирование позволяет рассчитывать частоты всех гаплогрупп в одних и те же узлах сеточной (цифровой) модели карты, даже если в исходных данных представлены разные гаплогруппы по разным популяциям. Для анализа иерархической изменчивости (AMOVA) по частотам гаплогрупп использовали программу Arlequin 3.5.2 [29]. Средние генетические расстояния получали путем усреднения попарных расстояний между популяциями субэтноса.

Для филогенетического анализа использовали программное обеспечение ПО “Phylomurka” (автор В.В. Запороженко [30]) по данным о STR- и SNP-полиморфизме Y-хромосомы. Оформле-

ние филогенетической сети выполнено в программе Network Publisher 2.0.0.1 (“Fluxus Technology”, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Своеобразие генофондов пяти субэтносов сибирских татар

Наиболее яркая черта генофонда тоболо-иртышских сибирских татар – чрезвычайно высокие генетические различия между его субэтносами. Выявленные 26 гаплогрупп Y-хромосомы создают пять уникальных генетических портретов (рис. 2, 3, 4): для каждого субэтноса характерна собственная мажорная гаплогруппа.

Искеро-тобольские татары: древний генофонд Сибири и миграции из Европы

Единственное исключение из правила “мажорной гаплогруппы” представляют искеро-тобольские татары, у которых более половины генофонда составлено тремя гаплогруппами – R1a1a-M198 (24%), Q-M242 (16%), N1c1a-M178 (15%). Такая гетерогенность этого субэтноса определяется, видимо, поздними этапами его истории, когда наблюдался мощный поток генов из Восточной Европы. По сведениям этнологов, искеро-тобольские татары составляли “элиты” сибирских татар и потому “впитали” потоки генов не только из разных групп сибирских татар, но и из популяций казанских татар, мигрировавших в XVI в. в Сибирь после взятия русскими войсками Казани [31]. Из пяти изученных субэтносов только у искеро-тобольских татар обнаруживается некоторая генетическая близость к казанским татарам (генетическое расстояние $d = 0.31$), но и эта близость относительна: например, мишари и башкиры Приуралья ($d = 0.19$) или карангайцы прикавказских степей ($d = 0.20$) генетически намного ближе к искеро-тобольским татарам, чем казанские татары (табл. 1). На западе зона близких к искеро-тобольским татарам генофондов очень обширна (рис. 4a), охватывая левобережье Волги, Русский Север и Прибалтику. Такой генетический ландшафт определяется высоким суммарным вкладом (38%) в генофонд искеро-тобольских татар гаплогрупп R1a1a-M198 и N1c1a-M178 (рис. 2, 3, 4).

Величина генетического сходства, не меньшая, чем на западе, обнаружена и на востоке – у народов Южной Сибири, важных для понимания этногенеза сибирских татар (рис. 4a, табл. 1): у хакасов-сагайцев и шорцев ($d = 0.21$), тубаларов ($d = 0.26$), алтай-кижи ($d = 0.31$) и теленгитов ($d = 0.35$). С ними искеро-тобольских татар сближает высокая суммарная частота гаплогрупп N1c2b-P43 (9%) и Q-M242 (16%). В той степени, в какой Q-M242 отражает вклад древнего населения За-

Таблица 1. Матрица генетических расстояний Нея от пяти исследованных субэтносов сибирских татар до народов Северной Евразии

Сибирские татары	Искеро-тобольские	Татары-бухарцы	Ялutorовские	Заболотные	Иштякско-токузские	В среднем
Сибирские татары искеро-тобольские	0	0.74	0.66	1.09	0.34	0.71
Сибирские татары-бухарцы	0.74	0	0.81	1.37	1.12	1.01
Сибирские татары ялutorовские	0.66	0.81	0	1.75	1.26	1.12
Сибирские татары заболотные	1.09	1.37	1.75	0	1.96	1.54
Сибирские татары иштякско-токузские	0.34	1.12	1.26	1.96	0	1.17
Абазины	0.53	0.09	0.65	3.19	0.81	1.05
Абхазы	1.22	0.15	0.4	3.85	1.53	1.43
Балкарцы	0.58	0.12	0.38	3.54	0.84	1.09
Кабардинцы	0.92	0.07	0.59	3.92	1.13	1.33
Карачаевцы	0.5	0.17	0.72	5.22	0.94	1.51
Черкесы	0.83	0.06	0.53	2.61	1.16	1.04
Греки	1.32	0.85	0.61	4.22	1.67	1.73
Крымские татары	0.44	0.32	0.17	1.98	0.8	0.74
Турки	1.13	0.64	0.2	2.32	1.52	1.16
Башкиры	0.19	0.73	0.53	0.96	0.88	0.66
Караногайцы	0.2	0.66	0.29	0.63	0.73	0.50
Ногайцы кубанские	0.31	0.71	0.73	1.77	0.87	0.88
Казанские татары	0.31	0.81	0.67	0.9	0.9	0.72
Мишари Татарстана	0.19	0.69	0.39	1.14	0.89	0.66
Чуваши Татарстана	0.5	0.87	0.22	0.96	1.27	0.76
Казахи	1.51	2.04	1.27	2.45	1.67	1.79
Киргизы Памира	0.41	1.02	0.84	0.83	1.05	0.83
Киргизы Киргизии	0.64	1.3	0.92	4.11	1.16	1.63
Каракалпаки	0.57	1.07	0.68	1.77	0.84	0.99
Монголы	1.86	2.34	1.6	2.39	1.98	2.03
Алтайцы северные кумандинцы	0.81	1.53	1.3	0.82	1.48	1.19
Алтайцы северные тубалары	0.26	1.02	0.81	1.39	0.44	0.78
Алтайцы северные челканцы	0.64	1.79	1.6	0.96	0.16	1.03
Алтайцы южные алтай-кижи	0.31	1.04	0.71	2.12	0.8	1.00
Алтайцы южные теленгиты	0.35	1.07	0.72	1.88	0.95	0.99
Хакасы качинцы	1.21	1.41	2.12	0.03	1.86	1.33
Хакасы сагайцы	0.21	0.93	0.78	0.43	0.96	0.66
Шорцы горные	0.21	0.99	0.72	1.63	0.92	0.89

В таблице ячейки с максимальными генетическими расстояниями (наиболее различающиеся генофонды) показаны темно-серым, с минимальными – белым или светло-серым (наиболее сходные генофонды).

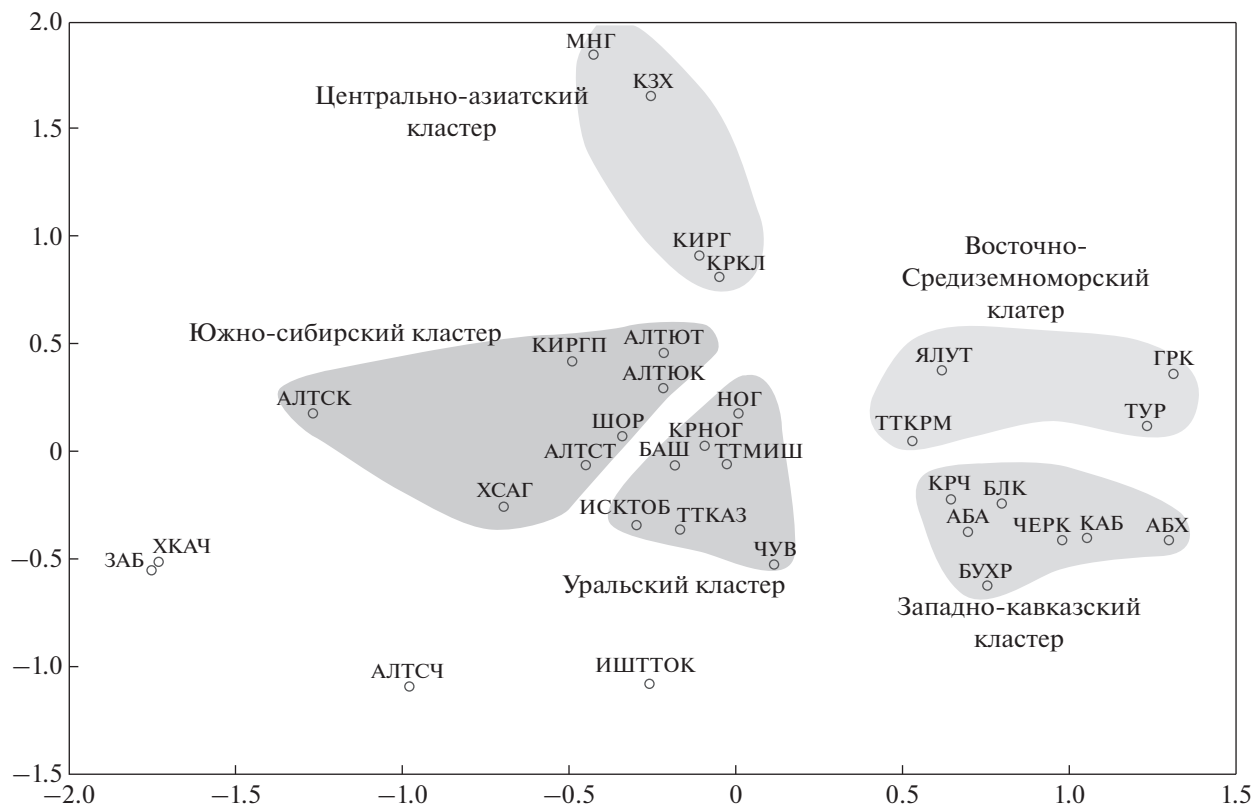


Рис. 5. Положение пяти изученных групп сибирских татар в масштабе Северной Евразии. График многомерного шкалирования построен по частотам 20 гаплогрупп в 33 популяциях. Величина стресса – 0.167, алиенации – 0.182. Обозначения популяций сибирских татар: БУХР – сибирские татары-бухарцы; ЗАБ – сибирские татары заболотные; ИСКТОБ – сибирские татары искеро-тобольские; ИШТТОК – сибирские татары иштякско-токузские; ЯЛУТ – сибирские татары ялutorовские. Южно-сибирский кластер: АЛТСК – алтайцы северные кумандинцы [32]; АЛТСЧ – алтайцы северные челканцы [32]; АЛТЮТ – алтайцы южные теленгиты [32]; АЛТЮК – алтайцы южные алтайкижи [32]; КИРГП – киргизы Памира [33]; ШОР – шорцы горные [32]; ХСАГ – хакасы сагайцы [32]; ХКАЧ – хакасы качинцы [32]. Центрально-азиатский кластер: МНГ – монголы [18]; КЗХ – казахи [18]; КИРГ – киргизы Киргизии [18]; КРКЛ – каракалпаки [18]. Уральский кластер: НОГ – ногайцы кубанские [34]; КРНОГ – караногайцы [34]; БАШ – башкиры [18]; ТТМИШ – мишари Татарстана [18]; ТТКАЗ – казанские татары [18]; ЧУВ – чуваша Татарстана [18]. Восточно-средиземноморский кластер: ГРК – греки [35, 36]; ТТКРМ – крымские татары [18]; ТУР – турки [37]; Западно-кавказский кластер: АБА – абазинцы [38]; АБХ – абхазы [38]; БЛК – балкарцы [34]; КАБ – кабардинцы [38]; КРЧ – карачаевцы [34]; ЧЕРК – черкесы [38].

падной и Средней Сибири (сохранившийся в наибольшей степени у кетов и селькупов), восточный шлейф генетического сходства (рис. 4а) указывает на исходный генофонд искеро-тобольских татар, сформировавшийся на основе древнего населения Сибири, но позднее перекрытый миграциями с запада.

*Сибирские татары-бухарцы:
неожиданные кавказские предки*

Вопреки историческим преданиям о том, что татары-бухарцы – потомки бухарских купцов, отцовские линии их генофонда (а именно они должны были зафиксировать “купеческие” миграции) не обнаруживают даже отдаленного сходства с генофондами разных групп узбеков, в том числе с генофондом населения Бухары (рис. 4б). Неожиданно

оказалось, что генофонд сибирских татар-бухарцев имеет четкие связи лишь с генофондами народов Западного Кавказа (рис. 3, табл. 1), генетические расстояния (d) до которых очень малы: до черкесов ($d = 0.06$), кабардинцев ($d = 0.07$), абазин ($d = 0.09$), абхазов ($d = 0.15$), балкарцев ($d = 0.12$) и до карачаевцев ($d = 0.17$). Такой круг родственных генофондов отражается и на графике многомерного шкалирования (рис. 5).

С генофондами Западного Кавказа татар-бухарцев сближает высокая частота гаплогруппы G2a-P15 (41%, рис. 2, 3, 4) и, в особенности, ее субварианта G2a2b2a-P303 (35%, рис. 2), наиболее характерного для Западного Кавказа [38]. Но этим “юго-западный” облик генофонда татар-бухарцев не исчерпывается: пятую часть их генофонда составляют еще три “южные” гаплогруппы J2-M172 (9%), E1b1b1a1-M78 (8%), I2a1-P37 (3%)

(рис. 2, 3). Видимо, именно на Западном Кавказе следует искать источник происхождения генофонда татар-бухарцев. Проверить эту версию этногенеза планируется в ближайшем будущем на основе скрининга по маркерам Y-хромосомы “полногеномной эры” популяций и татар-бухарцев, и народов Западного Кавказа.

*Ялutorовские сибирские татары:
“переднеазиатские” корни*

Генетические связи ялutorовских сибирских татар не менее удивительны: они устремлены на юго-запад Евразии (рис. 4в), и в них обнаруживается сходство не только с крымскими татарами ($d = 0.17$) и карангайцами Дагестана ($d = 0.29$), но и с представителями Анатолии ($d = 0.20$), Закавказья и Ирана (табл. 1, рис. 4в). Генетическое родство ялutorовских татар с представителями такого спектра популяций южных регионов, который невозможно было предвидеть заранее, во многом определяется высокой частотой в их генофонде гаплогруппы J2-M172 (36%, рис. 2, 3, 4). Прародина этой гаплогруппы находится в Передней Азии, но ее максимальные частоты характерны для народов Восточного Кавказа [39]. При этом “юго-западный” облик генофонда ялutorовских татар не исчерпывается лишь одной гаплогруппой: с суммарной частотой 13% у них обнаружены еще три гаплогруппы со “средиземноморско-кавказским” ареалом распространения: E1b1b1a1-M78, G2a-P15 и J1-M267 (рис. 2, 3). В итоге, почти половину генофонда ялutorовских сибирских татар (49%) составляет генетический вклад, полученный, как можно предполагать, в ходе миграций с юго-запада Евразии – Восточного Средиземноморья, Кавказа или же Передней Азии (рис. 4в). Это предположение подтверждается и положением ялutorовских татар в многомерном генетическом пространстве (рис. 5). Некоторое генетическое сходство ялutorовских татар с популяциями Южной Сибири, обусловленное гаплогруппами N1c2b-P43 и Q-M242, может маркировать следы палеосибирского генофонда [40].

*Иштыяско-токузский субэтнос:
наследие палеосибирского населения*

Если основные корни генофондов одного субэтноса сибирских татар ведут на Алтай, второго – на Западный Кавказ, третьего – в Переднюю Азию, то карта генетических расстояний от иштыяско-токузских сибирских татар (рис. 4г) обнаруживает следы самодийского и палеосибирского населения: несомненно тесное генетическое сходство только с популяциями селькупов и кетов. Шлейф умеренно близких генофондов (рис. 4г) тянется в Южную Сибирь к северным алтайцам – челканцам ($d = 0.16$) и тубаларам ($d = 0.44$). С по-

пуляциями и Средней, и Южной Сибири иштыяско-токузских татар объединяет высокая частота гаплогруппы Q-M242 (38%, рис. 2, 3), маркирующая генетический след палеосибирского населения: максимальной частоты Q-M242 достигает у кетов (94%) и селькупов (66%, рис. 2), а у алтайцев (челканцев и тубаларов) она составляет от половины до четверти генофонда [32].

Анализ генетических расстояний не выявляет даже умеренной близости к другим регионам Евразии, хотя около 60% генофонда иштыяско-токузских татар составляют гаплогруппы, распространенные в населении и Восточной Европы (R1a1a-M198, R1b1a1a-P297, N1c1a-M178), и юго-запада Евразии (I2a1-P37, G2a-P15, J1-M267), и Центральной Азии (C2-M217, O1b-P31). Однако частоты этих гаплогрупп у иштыяско-токузских татар невысоки и не образуют комплексов, указывающих на значимые миграции. Поэтому основная гипотеза их этногенеза – сохранение значительной степени наследия палеосибирского населения вопреки многим ветрам миграций.

*Заболотные татары:
от Северного Урала до Южной Сибири*

Заболотные сибирские татары представляют собой изолят, поскольку по болотам дорога есть только в зимнее время, в остальное время года к ним можно добраться лишь вертолетами. Поэтому резкое увеличение в их генофонде частоты гаплогруппы N1c2b-P43 (80%, рис. 2, 3) можно было бы связать с эффектами дрейфа генов. Однако этнологи указывают на сохранение заболотными татарами культуры угорского и самодийского населения: до середины XX века их ближайшими соседями была южная группа хантов [31]. Эта связь заболотных татар подтверждается и свойствами их генофонда (рис. 4д), которые свидетельствуют о генетической близости к хантам, манси и лесным ненцам. Прослеживается вторая, не столь ярко выраженная, область генетического сходства с хакасами Южной Сибири.

По доле гаплогруппы N1c2b-P43 (80%) заболотные сибирские татары уступают лишь нгансанам (92%), но опережают ненцев (57%), хантов (47%) и манси (60%). В Южной Сибири по частоте N1c2b-P43 лидируют хакасы-качинцы (80%) [32], а в Восточной Сибири с гораздо меньшей частотой – тофалары (43%) [41]. Именно высокая частота гаплогруппы N1c2b-P43 связывает заболотных татар с народами и арктической полосы, и Южной Сибири: вероятно, она маркирует их общее наследие от древнего населения Северной Евразии.

Пять генофондов сибирских татар в генетическом пространстве Северной Евразии

Яркие различия генофондов пяти субэтносов проявляются и в показателях генетической гетерогенности тоболо-иртышских татар (табл. 2): уровень их межпопуляционного разнообразия ($F_{ST} = 21.4\%$) занимает второе место после хакасов ($F_{ST} = 30.3\%$) и близок к показателям наиболее гетерогенных народов Сибири и Центральной Азии – северных алтайцев ($F_{ST} = 20.0\%$) и казахов ($F_{ST} = 19.4\%$). Еще ярче гетерогенность генофонда отражают средние генетические расстояния. Этот показатель у тоболо-иртышских татар ($\bar{d} = 1.03$) выше, чем у народов Южной Сибири и Центральной Азии: казахов ($\bar{d} = 0.99$), хакасов ($\bar{d} = 0.85$) и северных алтайцев ($\bar{d} = 0.80$) (табл. 2). Таким образом, по масштабу межпопуляционной изменчивости тоболо-иртышские татары находятся на лидирующих позициях – даже по сравнению с наиболее гетерогенными генофондами народов Южной Сибири и Центральной Азии.

Настолько высокая гетерогенность отражает генетическую реальность субэтносов всех трех популяционных систем Сибири – сибирских татар, хакасов и алтайцев. Ранее отмечалось [32, 37], что существование столь гетерогенных популяционных систем в Западной и Южной Сибири указывает на искусственность объединения слагающих их субэтносов под чисто территориальным экзонимом (“хакасы”, “алтайцы”, “сибирские татары”), отражая взаимодействие генетически контрастных групп.

При многомерном статистическом анализе генофондов сибирских татар в контексте Северной Евразии (рис. 5) выявляется пять кластеров и че-

тыре популяции вне кластеров – заболотные и иштыяско-токузские сибирские татары, хакасы-качинцы, алтайцы-челканцы. Кластеризация популяций в целом следует географическим закономерностям. Исключение составляют, во-первых, субэтносы сибирских татар, рассеянные в разных областях графика; во-вторых, крымские татары, близкие к народам Восточного Средиземноморья [42]; в-третьих, ногайцы и караногайцы, которые в данном контексте наиболее близки к популяциям Урало-Поволжья [34]; и, наконец, киргизы Памира.

Многомерный статистический анализ подтверждает выявленные (см. выше) особенности генофонда сибирских татар: все пять субэтносов генетически далеки друг от друга. Кластеризация трех субэтносов сибирских татар с популяциями трех столь разных регионов – Урало-Поволжья, Кавказа и Средиземноморья – свидетельствует о вероятности потока генов из этих трех регионов в Западную Сибирь. Однако в генетическом окружении иштыяско-токузских, заболотных и, отчасти, искеро-тобольских сибирских татар прослеживаются и следы генофонда древнего населения Западной Сибири.

О центрально-азиатском влиянии на генофонд сибирских татар

В дискуссиях об этногенезе этносов с этнонимом “татары” широко обсуждается возможность их центрально-азиатского происхождения, поэтому данная версия этногенеза требует специального анализа.

В пестрой палитре гаплогрупп тоболо-иртышских татар суммарная доля “центрально-азиат-

Таблица 2. Генетическая гетерогенность тоболо-иртышских сибирских татар в контексте народов Южной Сибири и Центральной Азии

Объединения популяций	Средние генетические расстояния между популяциями \bar{d}	Межпопуляционное разнообразие (AMOVA) F_{ST}	Источник данных
Тоболо-иртышские сибирские татары	1.03	0.214	Данная работа
Северные алтайцы	0.80	0.200	[32]
Южные алтайцы	0.07	0.032	[32]
Шорцы	0.09	0.047	[32]
Хакасы	0.85	0.303	[32]
Казахи	0.99	0.194	[32, 40]
Киргизы	0.15	0.051	[32]
Монголы	0.05	–	[40]

Номера ссылок на источники данных соответствуют номерам в списке литературы. Для анализа использовали 30 гаплогрупп Y-хромосомы: C2*-M217(xM48, M407, P53.1, P62), C2b1b-M48, D-M174, E1b1b1*-M35(xM78), E1b1b1a1-M78, G1-M285, G2a*-P15(xP16, P303, M406), G2a1a*-P16(xP18), G2a1a-P18, G2a2b1-M406, G2a2b2a-P303, H1-M69, I1-M253, I2a1-P37.2, J1-M267, J2-M172, L1a1-M27, L1b-M317, N1*-(xM128, P43, M178), N1c2a-M128, N1c2b-P43, N1c1a-M178, O1b-P31, O2-M122, Q*-M242(xM120), R1a1a-M198, R1b1a1a1-M73, R1b1a1a2-M269, T1a-M70, R2a-M124.

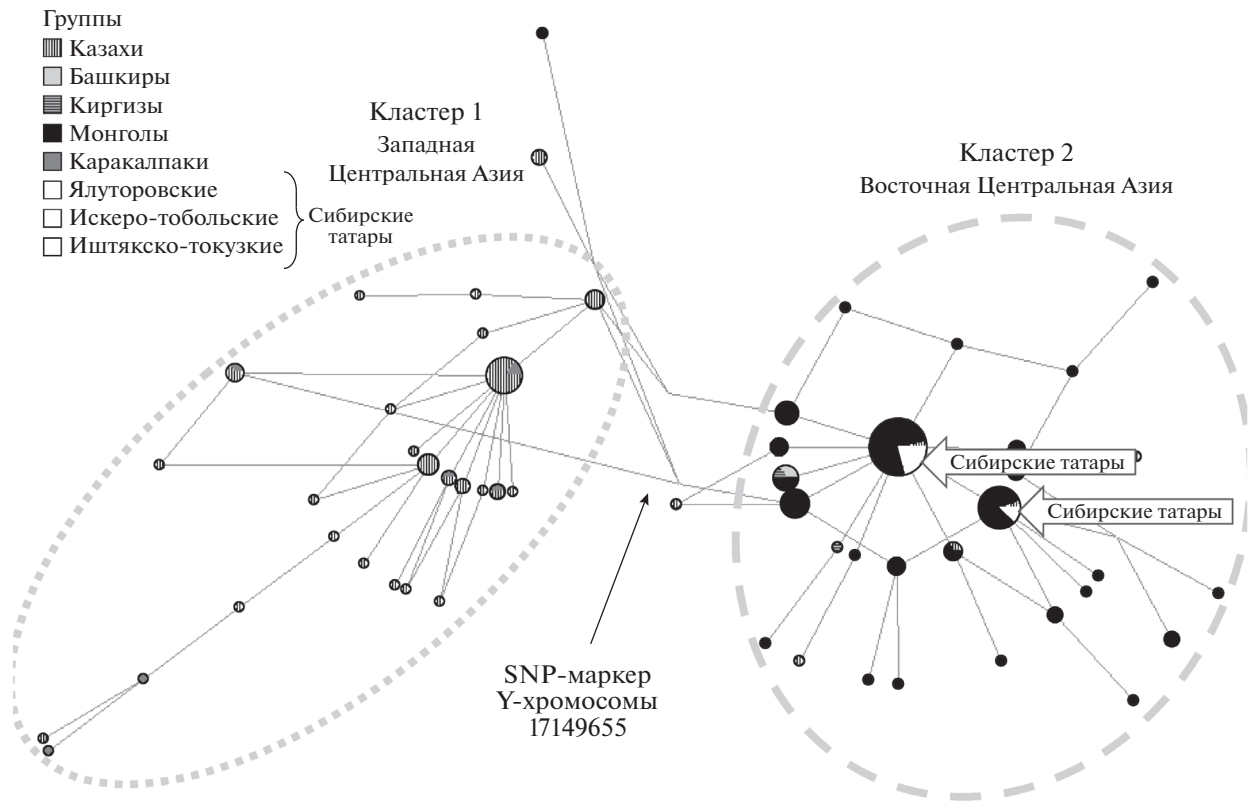


Рис. 6. Филогенетическая сеть гаплогруппы C2b1b-M48, построенная по панели 17 STR-маркеров с учетом данных о внутренних субгаплогруппах. Образцы из кластера 1 относятся к предковой субгаплогруппе, образцы из кластера 2 принадлежат “дочерней” субгаплогруппе с мутацией 17149655.

ских” гаплогрупп очень мала (лишь 4% составляют суммарно гаплогруппы C2-M217, O1b-P31 и O2-M122, рис. 2). Это свидетельствует об очень слабом взаимодействии предков изученных сибирских татар с населением Центральной Азии. Однако остается открытым вопрос о времени этого влияния.

Нашим коллективом – по данным полного секвенирования Y-хромосомы разных народов Северной Евразии – проведен глубокий анализ гаплогруппы C2-M217: открыты ее новые субгаплогруппы (ветви), рассчитаны ориентировочные даты их возникновения и проведен скрининг их частоты для широкого круга популяций. Показано, что практически все тоболо-иртышские татары с гаплогруппой C2-M217 принадлежат лишь к одной ветви, маркируемой заменой в позиции 17149655 Y-хромосомы.

Мы провели филогенетический анализ STR-гаплотипов в пределах этой ветви. В результирующей сети (рис. 6, цветную версию рисунка см. на Web-site http://www.molecbio.ru_Agdzhoyan_6_2016) кластер 1 включает популяции западных регионов Центральной Азии (казахов и каракалпаков), а кластер 2 (ветвь, маркируемая мутацией 17149655) – популяции восточных регионов

(монголов и киргизов) и всех трех групп сибирских татар. Структура кластера 2 – звездчатая, с хорошо выраженным гаплотипом-основателем в центре, который вместе с монголами включает представителей искеро-тобольских и ялуторовских сибирских татар (рис. 6). Иштыакско-токузские татары вместе с другими монголами отстают на один мутационный шаг от гаплотипа-основателя. Иными словами, все образцы сибирских татар с центрально-азиатской гаплогруппой C2 характеризуются близостью к монголам. Возраст возникновения ветви 17149655 – по данным полного секвенирования Y-хромосомы – составляет около 900 лет.

Этот анализ позволяет сделать вывод, что центрально-азиатские популяции оказали лишь очень слабое влияние на формирование генофонда сибирских татар, в котором фиксируется лишь незначительный и недавний (второе тысячелетие нашей эры) поток генов из восточных регионов Центральной Азии (предположительно, из Монголии).

Подводя итог, необходимо отметить, что, конечно же, изучение лишь пяти из множества субэтносов сибирских татар не может дать исчерпывающей характеристики их генофонда. Можно

надеясь, что запланированное изучение барабинских и томских сибирских татар, а также анализ по новым маркерам Y-хромосомы, позволят в дальнейшем уточнить ареалы сходных генофондов и датировать основные пути миграций. Однако итоги данной работы уже позволили выявить важнейшие черты генофонда сибирских татар. Наиболее показательно то, что он характеризуется очень высоким уровнем генетических различий между субэтнотами сибирских татар. Изучена лишь одна ветвь сибирских татар — тоболо-иртышских, — но даже этот генофонд уже можно отнести к числу наиболее гетерогенных генофондов Сибири и Центральной Азии. Столь высокие различия между генофондами субэтнотосов сибирских татар показывают, что классификация генетическая не соответствует классификации этнографической, и обуславливают необходимость комплексного подхода к изучению проблемы, основанного на данных и гуманитарных, и естественных наук (в данном случае — популяционной генетики) при создании классификаций разных групп тюрков Сибири.

Вторая важная особенность — наличие в генофондах сибирских татар двух генетических пластов. В генофонде каждого субэтнотоса выделяется как наиболее древний генетический пласт (“субстрат”), который принадлежит исконному населению Западной Сибири, так и более поздний генетический пласт (“суперстрат”), принесенный разными потоками миграций. Примечательно, что и “субстрат”, и “суперстрат”, и их соотношение в каждом из изученных субэтнотосов сибирских татар весьма своеобразны. Это служит дополнительным аргументом, указывающим на важность комплексного исследования этногенеза народов Западной Сибири.

Итоги изучения генофонда сибирских татар позволяют также подвергнуть сомнению две наиболее популярные версии их этногенеза — и версию их принадлежности к “общетатарскому миру”, и версию их происхождения от племени татар “монгольского мира”. В версии “общетатарского мира” заставляет усомниться то, что лишь один из субэтнотосов обнаруживает некоторую генетическую близость к казанским татарам. Однако именно этот субэтнотос (искеро-тобольский) в наибольшей степени “впитал” в себя поздние миграции из Приуралья. Поэтому такого типа сходство, вероятнее всего, является конвергентным и никак не может свидетельствовать об общности происхождения генофондов сибирских и казанских татар. Другой субэтнотос (ялutorовский) генетически сходен с крымскими татарами лишь потому, что оба впитали потоки генов из Передней Азии. Еще три субэтнотоса сибирских татар генетически крайне далеки не только друг от друга, но и от других народов с этнонимом “татары”. Поэтому имеющиеся в настоящее время сведения о генофондах си-

бирских, поволжских и крымских татар указывают на отсутствие их генетической общности и общности происхождения. Иными словами, данные о генофондах народов с этнонимом “татары” не поддерживают гипотезу “общетатарского” мира.

Исходя из версии “монгольского мира” (как источника происхождения всех татар — крымских, казанских, сибирских), можно было бы ожидать, что монгольский генетический след окажется наиболее явным именно у сибирских татар, ареал которых наиболее близок к Монголии. Однако среднее генетическое расстояние (табл. 1) от сибирских татар до монголов ($d = 2.0$) больше, чем до греков ($d = 1.7$) или черкесов ($d = 1.0$). Лишь специально проведенное нами исследование позволило выявить монгольский след в генофонде сибирских татар, но и он слишком слаб (2% генофонда), чтобы лечь в основу “монгольской” версии их этногенеза.

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (16-06-00303, 14-06-00272), Российского научного фонда (14-14-00827) и Программно-целевого финансирования Министерства образования и науки Республики Казахстан (0114РК00492).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бромлей Ю.В. 1988. *История первобытного общества. Эпоха классового образования*. М.: Наука.
2. Багашев А.Н. 1993. *Этническая антропология тоболо-иртышских татар*. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма.
3. Валеев Ф.Т., Томилов Н.Н. 1996. *Татары Западной Сибири: История и культура*. Новосибирск: Наука.
4. *Очерки культурогенеза народов Западной Сибири*. 1998. Отв. ред. Багашев А.Н. Т. 4. Расогенез коренного населения. Томск: Изд-во Том. ун-та. 354.
5. Kushniarevich A., Utevska O., Chuhryaeva M., Agdzhoian A., Dibirova K, Uktverye I, Möls M., Mula-hasanovic L., Pshenichnov A., Frolova S., Shanko A., Metspalu E., Reidla M., Tambets K., Tamm E., Koshel S., Zaporozhchenko V., Atramentova L., Kučinskis V., Davydenko O., Tegako L., Evseeva I., Churnosov M., Pocheshchova E., Yunusbaev B., Khusnutdinova E., Marjanović D., Rudan P., Rootsi S., Yankovsky N., Endicott Ph., Kassian A., Dybo A., The Genographic Consortium, Tyler-Smith C., Balanovska E., Metspalu M., Kivisild T., Villems R., Balanovsky O. 2015. Genetic heritage of the Balto-Slavic speaking populations: a synthesis of autosomal, mitochondrial and Y-chromosomal data. *PLoS One*. **10**, e0135820.
6. Agdzhoian A., Lukianova E., Atramentova L., Balanovska E., Villems R., Balanovsky O. 2015. Between seas and steppes: the genetic legacy of ancient Greeks and medieval Mongols in population of Crimea peninsula. *Abstracts of papers European Human Genetics Conference* (Glasgow, Scotland, United Kingdom, 2015, June 6–9), Glasgow. **23**, 471.
7. Yunusbayev B., Metspalu M., Järve M., Kutuev I., Rootsi S., Metspalu E., Behar D.M., Varendi K., Sahakyan H., Khusainova R., Yepiskoposyan L., Khusnutdinova E.K., Underhill P.A., Kivisild T., Villems R.

2011. The Caucasus as an asymmetric semipermeable barrier to ancient human migrations. *Mol. Biol. Evol.* **9**, 359–365.
8. Cristofaro J.D., Pennarun E., Mazières S., Myres N.M., Lin A.A., Temori S.A., Metspalu M., Metspalu E., Witzel M., King R.J., Underhill P.A., Villems R., Chiaroni J. 2013. Afghan Hindu Kush: where Eurasian sub-continent gene flows converge. *PLoS One*. **8**, e76748.
 9. Kovacevic L., Tambets K., Ilumäe A., Kushniarevich A., Yunusbayev B., Solnik A., Bego T., Primorac D., Skaro V., Leskovic A., Jakovski Z., Drobnic K., Tolk H., Kovacevic S., Rudan P., Metspalu E., Marjanovic D. 2014. Standing at the Gateway to Europe – the genetic structure of Western Balkan populations based on autosomal and haploid markers. *PLoS One*. **9**, e105090.
 10. Наумова О.Ю., Рычков С.Ю., Морозова И.Ю., Хаят С.Ш., Семиков А.В., Жукова О.В. 2008. Разнообразие митохондриальной ДНК у тоболо-иртышских сибирских татар. *Генетика*. **44**, 257–268.
 11. Харьков В.Н., Степанов В.А. 2014. Эволюция и филогеография линий Y-хромосомы в популяции Сибири. В: *Генетика человека и патология. Проблемы эволюционной медицины: сборник научных трудов*. Томск: Изд-во “Печатная мануфактура”. **10**, 73–79.
 12. Borinskaya S., Kal’ina N., Marusin A., Faskhutdinova G., Morozova I., Kutuev I., Koshechkin V., Khusnutdinova E., Stepanov V., Puzyrev V., Yankovsky N., Rogaev E. 2009. Distribution of alcohol dehydrogenase ADH1B*47His allele in Eurasia. *Am. J. Hum. Genet.* **84**, 89–92.
 13. Вагайцева К.В., Харьков В.Н., Черпинская К.В., Хитринская И.Ю., Степанов В.А. 2014. Вариативность X-сцепленных STR-маркеров в популяциях Евразии. В: *Генетика человека и патология. Проблемы эволюционной медицины: сборник научных трудов*. Томск: Изд-во “Печатная мануфактура”. **10**, 40–43.
 14. Падюкова А.Д., Лавряшина М.Б., Ульянова М.В., Тычинских З.А., Кузнецова М.А., Агджоян А.Т., Схаляхо Р.А., Балановский О.П. 2014. Изучение генофонда ясколбинских тоболо-иртышских татар по данным STR-маркеров Y-хромосомы. *Вестник Кемеровского гос. ун-та*. **3**, 20–25.
 15. Агджоян А.Т., Падюкова А.Д., Жабагин М., Тычинских З.А., Лавряшина М.Б., Кузнецова М.А., Схаляхо Р.А., Чухряева М.И., Балановская Е.В., Балановский О.П. 2015. *Своеобразие генофонда. История и культура татар Западной Сибири*. Монография. Казань: Институт истории им. Ш. Марджани АН РТ, 30–36.
 16. Руденко И.Н., Долинина Д.О., Падюкова А.Д. 2014. Исследование особенностей генетической структуры субпопуляций тоболо-иртышских сибирских татар. *Материалы XXI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. Ломоносов – 2014*. Москва, Россия. М.: Изд. Московского ун-та. 97 с.
 17. Долинина Д.О., Шрейбер Е.И., Падюкова А. Д. 2015. Исследование полиморфизма генов репарации ДНК и биотрансформации ксенобиотиков в популяции татар-бухарцев Тюменской области. *Образование, наука, инновации: вклад молодых исследователей – материалы IX (XLI) Международной научно-практической конференции. Кемеровский государственный университет*. Кемерово. **16**, 227–231.
 18. <http://www.genofond.ru/genofond.ru/default26d8e.html?s=0&p=346>.
 19. Tambets K., Rootsi S., Kivisild T., Help H., Serk P., Loogväli E.L., Tolk H.V., Reidla M., Metspalu E., Pliss L., Balanovsky O., Pshenichnov A., Balanovska E., Gubina M., Zhadanov S., Osipova L., Damba L., Voevoda M., Kutuev I., Bermisheva M., Khusnutdinova E., Gusar V., Grechanina E., Parik J., Pennarun E., Richard C., Chaventre A., Moisan J.P., Barac L., Pericic M., Rudan P., Terzic R., Mikerezi I., Krumina A., Baumanis V., Koziel S., Rickards O., De Stefano G.F., Anagnou N., Pappa K.I., Michalodimitrakis E., Ferak V., Füredi S., Komel R., Beckman L., Villems R. 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.
 20. Pimenoff V.N., Comas D., Palo J.U., Vershubsky G., Kozlov A., Sajantila A. 2008. Northwest Siberian Khanty and Mansi in the junction of West and East Eurasian gene pools as revealed by uniparental markers. *Eur. J. Hum. Genet.* **16**, 1254–1264.
 21. Raitio M., Lindroos K., Laukkanen M., Pastinen T., Sistonen P., Sajantila A., Syvänen A.C. 2001. Y-chromosomal SNPs in Finno-Ugric-speaking populations analyzed by minisequencing on microarrays. *Genome Res.* **11**, 471–482.
 22. Wells R.S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R., Underhill P.A., Evseeva I., Blue-Smith J., Jin L., Su B., Pitchappan R., Shanmugalakshmi S., Balakrishnan K., Read M., Pearson N.M., Zerjal T., Webster M.T., Zholoshvili I., Jamarjashvili E., Gambarov S., Nikbin B., Dostiev A., Aknazarov O., Zalloua P., Tsoy I., Kitaev M., Mirrakhimov M., Chariev A., Bodmer W.F. 2001. The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **98**, 10244–10249.
 23. Karafet T., Zegura S.L., Vuturo-Brady J., Posukh O., Osipova L., Wiebe V., Romero F., Long J.C., Harihara S., Jin F., Dashnyam B., Gerelsaikhan T., Omoto K., Hammer M.F. 1997. Y chromosome markers and Trans-Bering Strait dispersals. *Am. J. Phys. Anthropol.* **102**, 301–314.
 24. Mirabal S., Regueiro M., Cadenas A.M., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A., Verbenko D.A., Limborska S.A., Herrera R.J. 2009. Y-chromosome distribution within the geo-linguistic landscape of northwestern Russia. *Eur. J. Hum. Genet.* **17**, 1260–1273.
 25. http://isogg.org/tree/ISOGG_YDNATreeTrunk.html.
 26. Nei M. 1975. *Molecular Evolutionary Genetics*. Amsterdam. 278.
 27. Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A., Kivisild T., Churnosov M., Evseeva I., Pocheshkhova E., Boldyreva M., Yankovsky N., Balanovska E., Villems R. 2008. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context. *Am. J. Hum. Genet.* **82**, 236–250.
 28. Кошель С.М. 2012. Геоинформационные технологии в геногеографии. В кн.: *Современная географическая картография*. Под ред. Лурье И.К., Кравцова В.И. М: Дата+, 158–166.
 29. Excoffier L., Lischer H.E. L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Res.* **10**, 564–567.
 30. <http://phylomurka.sourceforge.net>.
 31. Томилов Н.А. 1981. *Тюркоязычное население Западно-Сибирской равнины в конце XVI–первой четверти XIX вв.* Томск: Изд-во Томского университета.

32. Балаганская О.А., Лавряшина М.Б., Кузнецова М.А., Романов А.Г., Дибирова Х.Д., Фролова С.А., Кузнецова А.А., Захарова Т.А., Баранова Е.Е., Теучеж И.Э., Ромашкина М.В., Сабитов Ж., Таджигулова И., Нимадава П., Балановская Е.В., Балановский О.П. 2011. Генетическая структура по маркерам Y хромосомы народов Алтая (России, Казахстана, Монголии). *Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология.* **2**, 25–39.
33. Балановская Е.В., Балаганская О.А., Дамба Л.Д., Дибирова Х.Д., Агджоян А.Т., Богунов Ю. В., Жабегин М.К., Исакова Ж.Т., Лавряшина М.Б., Балановский О.П. 2014. Влияние природной среды на формирование генофонда тюркоязычного населения гор и степных предгорий Алтае-Саян, Тянь-Шаня и Памира. *Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология.* **2**, 46–55.
34. Схаляхо Р.А., Почешхова Э.А., Теучеж И.Э., Дибирова Х.Д., Агджоян А.Т., Утевская О.М., Юсупов Ю.М., Дамба Л.Д., Исакова Ж.Т., Момыналиев К.Т., Тагирли Ш.Г., Кузнецова М.А., Коньков А.С., Фролова С.А., Балановская Е.В., Балановский О.П. 2013. Тюрки Кавказа: сравнительный анализ генофондов по данным о Y-хромосоме. *Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология.* **2**, 34–48.
35. King R.J., Ozcan S.S., Carter T., Kalfoglu E., Atasoy S., Triantaphyllidis C., Kouvatsi A., Lin A.A., Chow C.E., Zhivotovsky L.A., Michalodimitrakis M., Underhill P.A. 2008. Differential Y-chromosome Anatolian influences on the Greek and Cretan Neolithic. *Ann. Hum. Genet.* **72**, 205–214.
36. King R.J., Di Cristofaro J., Kouvatsi A., Triantaphyllidis C., Scheidel W., Myres N.M., Lin A.A., Eissautier A., Mitchell M., Binder D., Semino O., Novelletto A., Underhill P.A., Chiaroni J. 2011. The coming of the Greeks to Provence and Corsica: Y-chromosome models of archaic Greek colonization of the western Mediterranean. *BMC Evol. Biol.* **11**, 69.
37. Cinnioglu C., King R., Kivisild T., Kalfoglu E., Atasoy S., Cavalleri G.L., Lillie A.S., Roseman C.C., Lin A.A., Prince K., Oefner P.J., Shen P., Semino O., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A. 2003. Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia. *Ann. Hum. Genet.* **114**, 127–148.
38. Теучеж И.Э., Почешхова Э.А., Схаляхо Р.А., Дибирова Х.Д., Агджоян А.Т., Утевская О.М., Кузнецова М.А., Богунов Ю.В., Шанько А.В., Коньков А.С., Чиковани Н.Н., Епископосян Л.М., Балановская Е.В., Балановский О.П. 2013. Генофонды абхазо-адыгских народов, грузин и армян в евразийском контексте. *Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология.* **2**, 49–62.
39. Balanovsky O., Dibirova K., Dybo A., Mudrak O., Frolova S., Posheshnikova E., Haber M., Platt D., Schurr T., Haak W., Kuznetsova M., Radzhabov M., Balanovskaya O., Romanov A., Sakharova T., Soria Hermans D.F., Zalloua P., Koshel S., Ruhlen M., Renfrew C., Wells R.S., Tyler-Smith C., Balanovska E. The Geographic Consortium. 2011. Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus Region. *Mol. Biol. Evol.* **28**, 2905–2920.
40. Балаганская О.А., Балановская Е.В., Лавряшина М.Б., Исакова Ж.Т., Сабитов Ж.М., Фролова С.А., Романов А.Г., Дибирова Х.Д., Кузнецова М.А., Захарова Т.А., Солопекин Н.В., Уралин В.М., Балаганский А.Г., Питччиппан Р., Баранова Е.Г., Балановский О.П. 2011. Полиморфизм Y хромосомы у тюркоязычного населения Алтае-Саян, Тянь-Шаня и Памира в контексте взаимодействия генофондов Западной и Восточной Евразии. *Медицинская генетика.* **10**, 12–22.
41. Derenko M. 2007. Y-chromosome haplogroup N dispersals from south Siberia to Europe. *Ann. Hum. Genetics.* **52**, 763–770.
42. Агджоян А.Т., Чухряева М.И., Дибирова Х.Д., Утевская О.М., Кушнеревич Е.И., Атраментова Л.А., Виллемс Р., Балановская Е.В., Балановский О.П. 2014. Генофонд народов Крыма по данным анализа Y-хромосомы, мтДНК и полногеномных панелей маркеров. VI Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Ростов-на-Дону. 86.

THE Gene Pool of Siberian Tatars: Five Ways of Origin for the Five Subethnic Groups

A. T. Agdzhoyan^{1,2,*}, E. V. Balanovska², A. D. Padyukova³, D. O. Dolinina³,
M. A. Kuznetsova², V. V. Zaporozhchenko^{1,2}, R. A. Skhalyaho^{1,2}, S. M. Koshel⁴,
M. K. Zhabagin⁵, Y. M. Yusupov⁶, Kh. Kh. Mustafin⁷, M. V. Ulyanova³,
Z. A. Tychinskih⁸, M. B. Lavryashina³, O. P. Balanovsky^{1,2}

¹Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, 119991

²Research Centre for Medical Genetics, Moscow, Russia, 115478

³Kemerovo State University, Kemerovo, Russia, 650043

⁴Moscow State University, Moscow, Russia, 119991

⁵National Laboratory Astana, Nazarbayev University, Astana, 010017

⁶Institute for Strategic Studies of the Republic of Bashkortostan, Social Cultural and Anthropology Center, Ufa, Russia, 450008

⁷Moscow Institute of Physics and Technology (State University), Dolgoprudny, Moscow Region, 141700

⁸D.I. Mendeleev Tobolsk Pedagogical Institute, branch Tyumen State University, Tobolsk, 626152

*e-mail: aagdzhoyan@gmail.com

The Siberian Tatars form largest Turkic-speaking ethnic group in West Siberia. The group has a complex hierarchical system of ethnographically diverse populations. We analyzed five subethnic groups of Tobolo-Irtys Siberian Tatars ($N = 388$ samples) by 50 informative Y-chromosomal SNPs. We revealed the extremely

high genetic diversity ($F_{ST} = 21\%$) between subethnic groups, similar to that of the most differentiated Siberian populations. This and other results indicate that different subethnic groups have had different origin, at least from their paternal side. The gene pool of the first studied population – Iskero-Tobolsk Tatars – was shaped by local Siberian substratum and intensive relatively recent gene flow from Northeast Europe. The second gene pool of Yalutorovsky Tatars is defined by the West Asian genetic component with the traces of interactions with population from Volga-Ural region. The third population of Bukhar Tatars is closest to the gene pool of Western Caucasus. The fourth, Ishtyaksko-Tokuzsky Tatars kept the genetic legacy of Paleo-Siberians which connects them with populations from the South, West, and Central Siberia. The fifth gene pool of the most isolated Yaskolbinsky (Zabolotny) Tatars is closest to Ugric peoples of Western Siberia and Samoyeds of Northern Urals. Only two out of the five studied Siberian Tatars populations show partial genetic similarity with other populations calling themselves “Tatars”: Iskero-Tobolsky Siberian Tatars are to some degree similar to the Kazan Tatars and Yalutorovsky Siberian Tatars are partly similar to the Crimean Tatars. The approach based on the full sequencing of the Y-chromosome revealed a weak (2%) and relatively recent late (about 900 years ago) Central Asian genetic trace in the Siberian Tatar gene pool and, therefore, does not support Mongolian hypothesis of the origin of Tatars.

Keywords: gene pool, gene geography, Y-chromosome, haplogroup, Tobolo-Irtysh Siberian Tatars, subethnic groups, Paleo-Siberian component, migrations, ethnogenesis

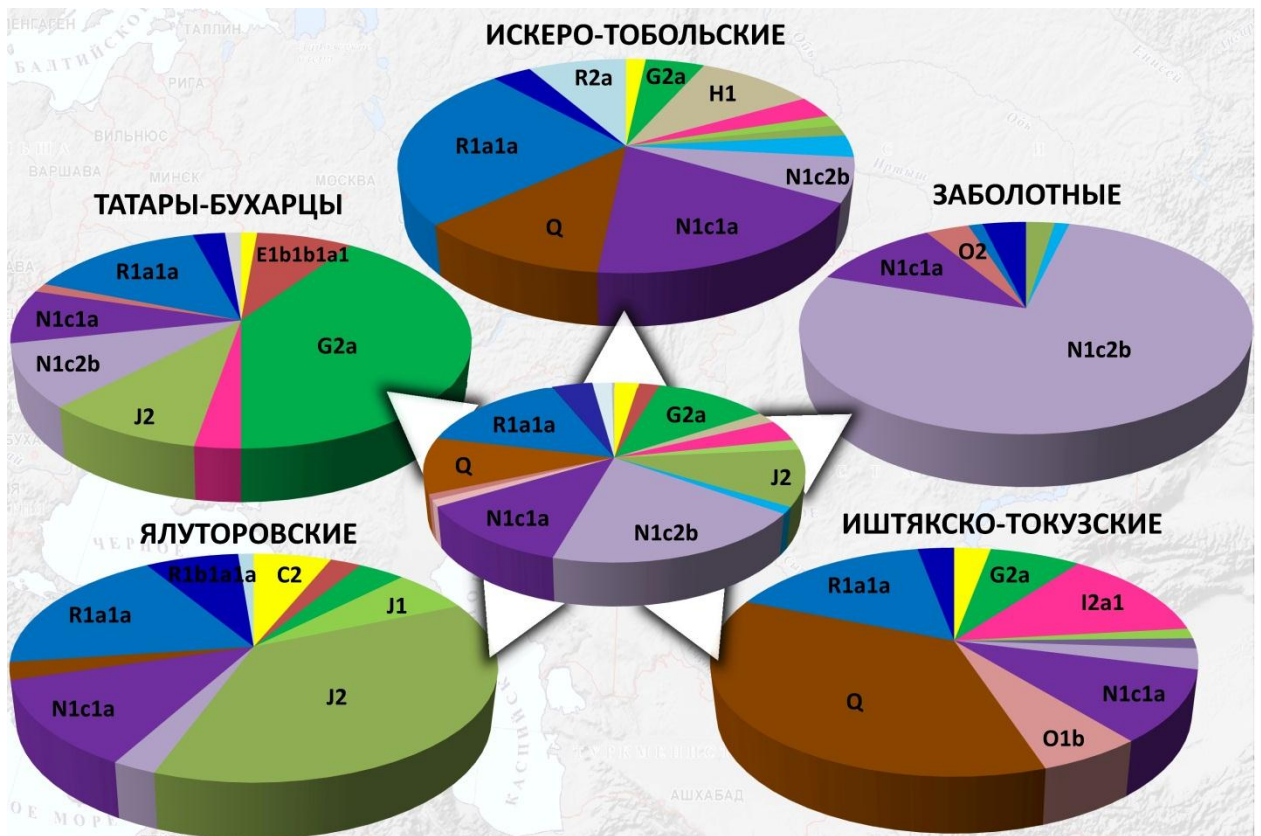


Рис. 3. “Генетические портреты” тоболю-иртышских сибирских татар, в целом (диаграмма в центре), и каждого из пяти субэтнoсов. Приведены наиболее частые гаплогруппы Y-хромосомы. Частоты гаплогрупп C2-M217, G2a-P15, J2-M172, O2-M122, R1a1a-M198 и R1b1a1a-P297 представляют собой суммы частот более дробных субгаплогрупп, показанных на филогенетическом дереве (рис. 2).

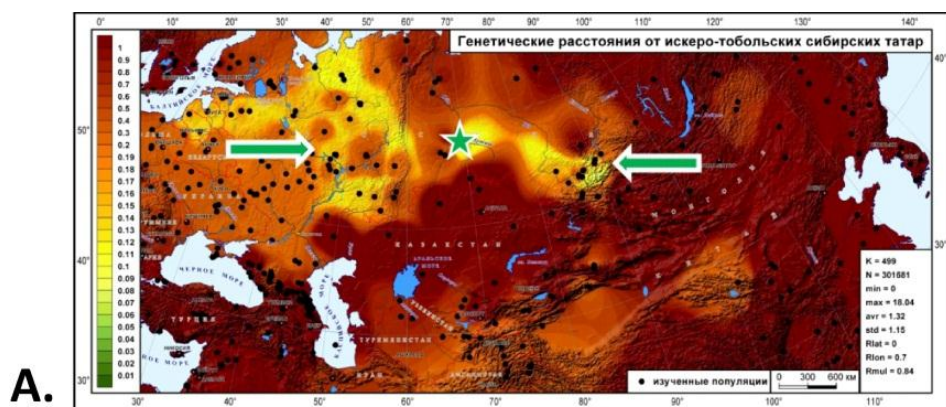


Рис. 4. Карты генетических расстояний от пяти популяций сибирских татар: а) искеро-тобольских. Стрелки указывают на ареалы популяций, генетически наиболее близких к субэтнoсу, отмеченному звездочкой.

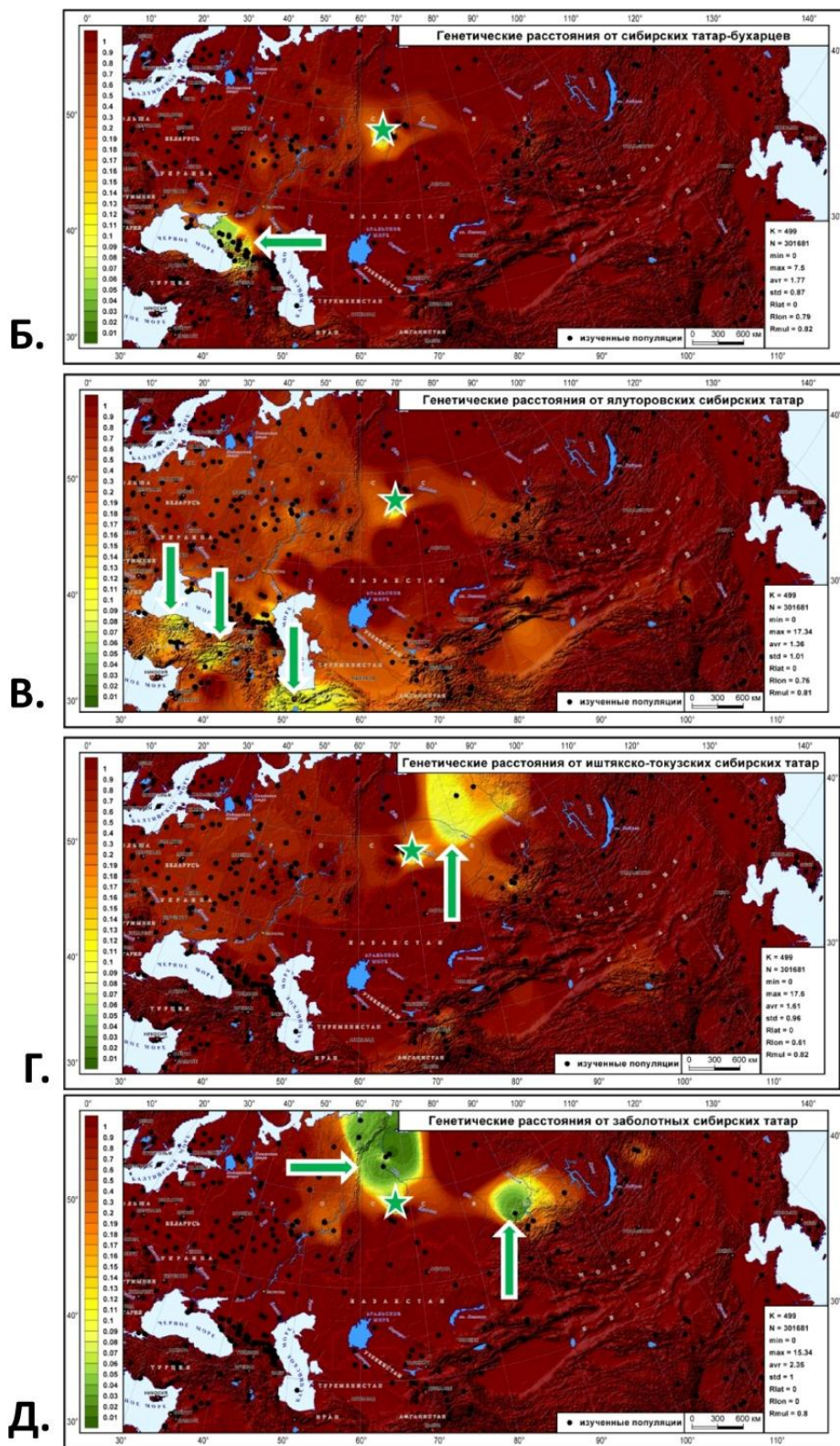


Рис. 4. – Продолжение. Карты генетических расстояний от пяти популяций сибирских татар: б) татар-бухарцев; в) ялуторовских; г) иштякско-токузских; д) заблотных татар. Стрелки указывают на ареалы популяций, генетически наиболее близких к субэтносу, отмеченному звездочкой.