

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ВЗАИМОСВЯЗЬ ЧУЛЫМСКИХ ТЮРКОВ С ХАКАСАМИ И КЕТАМИ ПО ДАННЫМ АУТОСОМНЫХ SNP И ГАПЛОГРУППАМ Y-ХРОМОСОМЫ

© 2022 г. Л. В. Валихова¹ *, В. Н. Харьков¹, А. А. Зарубин¹, Н. А. Колесников¹,
М. Г. Сваровская¹, И. Ю. Хитринская¹, О. В. Штыгашева², В. Г. Волков¹, В. А. Степанов¹

¹Научно-исследовательский институт медицинской генетики, Томский национальный исследовательский
медицинский центр Российской академии наук, Томск, 634050 Россия

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

*e-mail: Larisa_Ermizova9@mail.ru

Поступила в редакцию 04.04.2022 г.

После доработки 16.05.2022 г.

Принята к публикации 18.05.2022 г.

Исследована структура генофонда чулымских тюрков в сравнении с другими сибирскими популяциями по полногеномной панели аутосомных однонуклеотидных полиморфных маркеров и маркерам Y-хромосомы. Результаты анализа частот аутосомных SNP различными методами, сходства по составу гаплогрупп Y-хромосомы и YSTR-гаплотипов свидетельствуют, что генофонд чулымцев формировался при расселении тюркских групп с территории Хакасии и их смешении с местным автохтонным населением. Две доминирующие гаплогруппы Y-хромосомы у чулымцев и кластеры гаплотипов демонстрируют эффект основателя. Возраст их формирования полностью согласуется с данными об этногенезе чулымцев. Анализ состава генетических компонент и IBD-блоков на аутосомах свидетельствуют об их генетической близости с кетами, хакасами и томскими татарами. Совокупность полученных данных подтверждает представления о формировании генофонда чулымцев в результате смешения пришлого и коренного населения бассейна Чулыма.

Ключевые слова: генофонд, популяция, генетическое разнообразие, генетические компоненты, Y-хромосома, чулымцы, хакасы, кеты.

DOI: 10.31857/S0016675822100113

Чулымские тюрки (чулымцы, или томские карагасы) — это один из малочисленных коренных народов Сибири, проживающий в Томской области и Красноярском крае в бассейне р. Чулым, по которой они и получили свое название, и ее притоков Яи и Кии. Общая численность чулымцев в России по переписи 2010 г. составила 355 человек (240 в Тегульдетском районе Томской области и 115 в Тухтетском районе Красноярского края) [1].

По данным археологов культура енисейских кыргызов проникает в Причулымье в X в. Предки чулымских тюрков стали активно переселяться в район их нынешнего ареала начиная с XIV–XV вв. К появлению русских они занимали обширные территории бассейна Чулыма, от верхнего течения в районе северных предгорий Саян до устья при впадении в Обь. На момент завершения этнической консолидации чулымцев в их культуре прослеживалось влияние хакасов-кызыльцев, селькупов, томских татар и кетов. По классификации Н.А. Баскакова чулымский язык относится к хакасской подгруппе уйгуро-огузской группы во-

сточно-хуннской ветви тюркских языков. Родственные языки — хакасский и шорский [2].

По данным лингвистики язык тюрков Чулыма, проживающих по побережьям Кии и выше ее устья по системе Чулыма, связан с кызыльским наречием хакасского языка и свидетельствует о том, что заселение Чулыма тюрками или продвижение тюркского языка на Чулым происходило из бассейна р. Абакан [3]. По данным антропологии, чулымцев среднего Чулыма по степени выраженности монголоидных особенностей сближают с эвенками [4], население нижнего Чулыма менее монголоидно, и по сумме краниологических признаков профилирования лица и выступления носа не более монголоидно, чем ханты, манси, ненцы. Но относительно нарымских селькупов, телеутов, шорцев, хакасов чулымцы имеют более уплощенный лицевой скелет [5]. В целом хакасы и чулымцев относят к разным антропологическим типам, но хакасы-кызыльцы таксономически занимают промежуточное положение между чулымцами и хакасами, что подтверждает исто-

рически тесные связи с чулымцами. Наибольшим антропологическим сродством чулымцы связаны с селькупам низовья Чулыма и томскими татарами. Предки современных томских татар, жившие в XVI–XVII вв., с полным правом могут быть отнесены к чулымскому антропологическому типу [6–8].

К настоящему времени генофонд чулымских тюрок не изучался. В последние десятилетия чулымцы как отдельное этно-социокультурное образование лишаются своих отличительных черт и стремительно ассимилируются в другие сообщества, проживающие на близлежащих территориях. Численность чулымцев составляла в XVII в. от 830 до 1040 человек, в XVIII — около 1500 человек, в начале XIX в. — 4050 человек, в начале XX в. — 1161 человек, в 1996 г. — 742 человека, в 2002 г. — 656 человек, в 2010 г. — 355–370 человек [2, 9–12].

Различия в статистике связаны не с резким сокращением популяции, а с ассимиляцией пришедшим населением и причислением себя к русским. Предполагается, что к 2040 г. произойдет полная ассимиляция чулымцев.

Развитие новых технологий масштабного генотипирования и технологий биоинформационного анализа за последние несколько лет позволили перейти на более высокую ступень изучения генетической структуры популяций человека, проводить высокоразрешающие исследования и сравнительный анализ генетического разнообразия популяций человека.

Изучение генетического разнообразия населения Южной и Центральной Сибири в последние годы активно ведется нами и рядом других исследовательских групп [13–15], однако эти работы не включали выборки чулымских тюрок.

Цель настоящего исследования — комплексный анализ структуры генофонда чулымцев и реконструкция их происхождения в контексте генетического разнообразия коренного населения Южной и Западной Сибири. Для решения вопросов генетической близости чулымцев с другими коренными народами было выполнено генотипирование широкого геномного набора аутосомных маркеров с помощью высокоплотных биочипов, а также расширенного набора SNP- и STR-маркеров Y-хромосомы у различных этнических групп: чулымцев, хакасов, тувинцев, южных алтайцев, сибирских татар (тюркская языковая семья), кетов (енисейская языковая семья) и хантов (финно-угорская языковая семья). Это позволило достаточно точно охарактеризовать структуру генофонда исчезающей группы чулымских тюрок и их родство с окружающими этносами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал исследования составили образцы ДНК мужчин и женщин из различных локальных популяций чулымцев ($N = 107$). Забор первичного биологического материала (венозной крови) у доноров производили с соблюдением процедуры письменного информированного согласия на проведение исследования. На каждого донора составлялась анкета с краткой родословной, указанием этнической принадлежности и мест рождения предков. Индивида относили к данной этнической группе на основании его собственной этнической идентификации, его родителей и места рождения.

Выборка чулымцев представляет две популяционные группы жителей Тегульдетского (п. Тегульдет, д. Новошумилово, д. Куяновская Гарь) ($N = 56$) и Тюхтетского (д. Пасечное, д. Чиндат) ($N = 51$) районов. Материал был собран в ходе экспедиций в 2018 г. и депонирован в биоресурсную коллекцию “Биобанк населения Северной Евразии”. Ранее это население относилось к Тугальской и Мелесской волостям. В выборку не включены современные ассимилированные потомки чулымцев, предки которых числились в других волостях. Это может влиять на определение возраста изучаемой популяционной группы.

Популяции коренного населения Сибири представлены: чулымцами ($N = 22$), хакасами (сагайцами Таштыпского р-на, $N = 29$ и качинцами Ширинского р-на, $N = 26$), южными алтайцами (с. Бешпельтир Чемальского р-на, $N = 24$ и с. Кулада Онгудайского р-на, $N = 25$), кетами (п. Келлог Туруханского р-на Красноярского края, $N = 15$), томскими татарами (п. Черная Речка, п. Эушта и п. Тахтамышево Томского р-на, $N = 20$), тувинцами (с. Тээли Бай-Тайгинского кожууна, $N = 28$), хантами (с. Казым Белоярского р-на, $N = 30$ и д. Русскинская Сургутского р-на, $N = 26$). Данные широкогеномного генотипирования были получены с использованием микрочипов Infinium Multi-Ethnic Global-8 (Illumina) для SNP генотипирования, включающего свыше 1.7 млн маркеров.

Для анализа Y-хромосомных гаплогрупп были использованы 29 образцов мужчин чулымцев. Выборка мужчин хакасов представляет три популяционные группы жителей территориально разобщенных 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 (села Малый Спирин и Топанов, $N = 51$). Выборка мужчин кетов представлена 25 образцами, южных алтайцев — 134 образцами, томских татар — 153 образцами, хантов — 129 образцов из тех же поселков. Тувинцы представлены 422 образцами мужчин из п. Тээли ($N = 44$), п. Кунгуртуг ($N = 47$), п. Тоора-Хем ($N = 35$) и г. Кызыл ($N = 296$).

Кластеризация массива генотипов аутосомных SNP и контроль качества выполнялись с использованием протокола, разработанного Guo et al. [16] с использованием GenomeStudio [17] (модуль генотипирования v2.0.3), программного пакета, который компания Illumina разработала для различных геномных анализов. Для фильтрации, нормализации и расчета стандартных геномных статистик и показателей оптимальным показал себя стандартный набор программ, включающий vcftools, bcftools и plink. Для анализа идентичных по происхождению блоков сцепления использовали алгоритм Refined IBD [18], показывающий более точные результаты по сравнению с встроенными в plink алгоритмами. Предварительно генотипы были фазированы с использованием программного обеспечения Beagle 5.1 [19]. Для сравнения популяций были получены суммы средних длин идентичных по происхождению блоков (сегментов IBD – Identical by descent) – между парами индивидов.

Для анализа генетических взаимоотношений между популяциями использовали метод главных компонент (PCA – Principal components analysis) [20, 21]. Для анализа компонентного состава и количества примесей у отдельных индивидов и популяций была использована методика NGS-Admix [22] и программа Admixture [23, 24].

Для изучения состава и структуры гаплогрупп Y-хромосомы в исследование были включены две системы генетических маркеров: диаллельных локусов, представленных SNP, и полиаллельных высоковариабельных микросателлитов (YSTR). С помощью 138 SNP-маркеров определяли принадлежность образцов к различным гаплогруппам. Классификация гаплогрупп дана в соответствии с данными Международного общества генетической генеалогии [25]. Анализ STR-гаплотипов внутри гаплогрупп проводили с использованием 45 микросателлитных маркеров нерекombинирующей 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, 449, 456, 458, 460, 461, 481, 504, 505, 518, 525, 531, 533, 537, 552, 570, 576, 635, 643, YCAIIa, YCAIIb, GATA H4.1, Y-GATA-A10, GGAAT1B07). STR-маркеры генотипировали с помощью капиллярного электрофореза на генетическом анализаторе ABI Prism 3730. Генотипирование SNP-маркеров проводили с помощью ПЦР и последующего анализа фрагментов ДНК с помощью ПДРФ-анализа. Экспериментальные исследования проведены на базе Центра коллективного пользования научно-исследовательским оборудованием “Медицинская геномика” (НИИ медицинской генетики Томского НИМЦ). Построение медианных сетей гаплотипов Y-хромосомы проводили с использованием программы Network v. 10.2.0.0 (Fluxus Technology Ltd.; www.fluxus-engineering.com) по методу медиан-

ных сетей Бандельта [26]. Оценку возраста генерации наблюдаемого разнообразия гаплотипов в гаплогруппах проводили методом ASD [27], на основании средних квадратичных отличий в числе повторов между всеми маркерами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Генетические взаимоотношения чулымцев с другими популяциями Южной Сибири

При анализе массива данных по частотам аутосомных SNP с помощью метода PCA на уровне отдельных образцов (рис. 1) показано, что чулымцы, кеты и томские татары более гетерогенны по сравнению с хантами, хакасами, южными алтайцами и тувинцами. У чулымцев и кетов это связано с их метисацией на протяжении последних поколений, что подтверждено расчетом долей вклада различных популяций Восточной Европы в их генофонд методом NGS-Admix на уровне отдельных индивидов. У томских татар это объясняется разнородным составом предковых групп жителей трех поселков, которые представляют как автохтонное население, так и различных переселенцев. Расположение образцов из всех популяций на графике хорошо коррелирует с их географической локализацией. Чулымцы занимают примерно равноудаленное положение между кетами, хакасами и томскими татарами. Хакасы-сагайцы из Таштыпского р-на при этом ближе к ним, чем хакасы-качинцы. В состав этой территориальной группы хакасов помимо сагайцев вошли и абаканские шорцы, что было ранее показано при исследовании генетического профиля их родов по маркерам Y-хромосомы [28].

Компонентный состав генофонда популяций

Современные методы, применяемые в геномных исследованиях, и новые биоинформационные подходы позволяют достоверно выявлять предковые генетические компоненты разного происхождения в составе генофонда различных народов и отдельных людей. Моделирование с помощью Admixture в последнее время является одним из основных методов анализа при исследовании генофондов современных и древних популяций человека, позволяя анализировать одни и те же данные на разных иерархических уровнях. При задании числа предковых компонент 8 в большинстве южносибирских популяций выявляется специфичный для них генетический компонент (табл. 1), наиболее отчетливо проявляющийся на анализируемом массиве популяционных выборок при $K = 10$, который можно интерпретировать как “енисейский” генетический пласт в генофонде современных популяций.

Его максимальное значение (92%) показано именно у чулымцев. Существенную долю этот

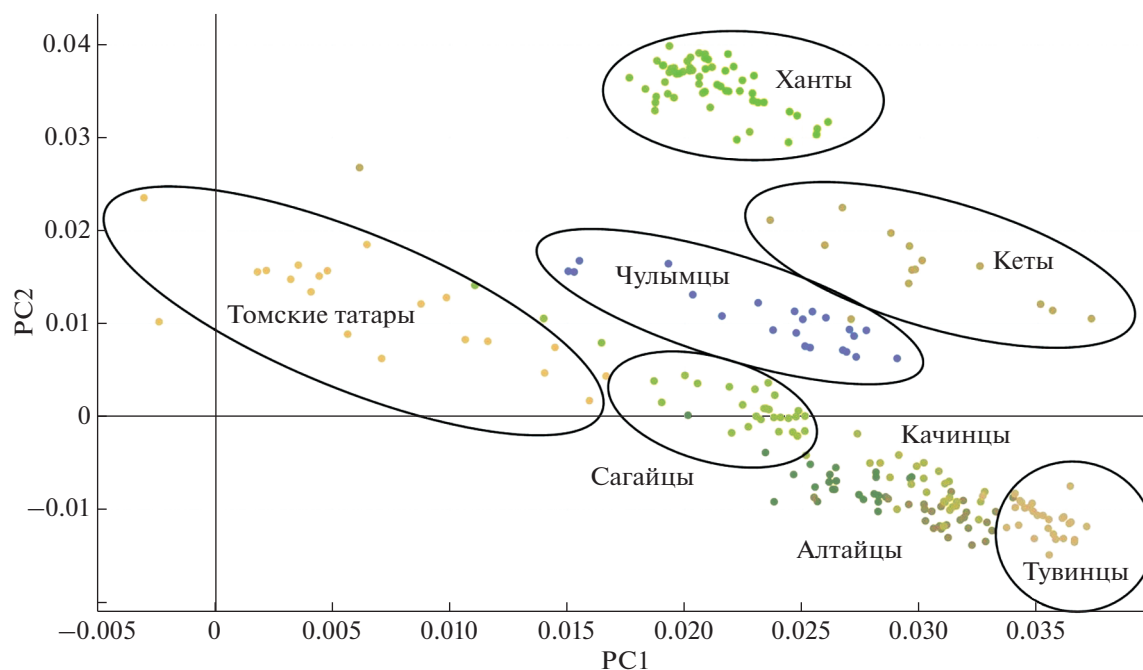


Рис. 1. Положение исследованных популяций в пространстве главных компонент по частотам аллелей 1.7 млн SNP.

компонент занимает также у кетов (64.7%). Вероятно, ассимиляция чулымцев проходила медленнее, чем кетов, значительно более метисированных за последние несколько поколений. Однако, несмотря на значительную примесь европеоидного происхождения, кеты сохранили значительную часть собственного енисейского генетического компонента. Практически все остальные доли различных генетических компонент кетов являются европейскими по происхождению по результатам расчетов Admixture и NGS-Admix. В отличие от кетов ассимиляция чулымцев проходила значительно медленнее, тем самым позволяя сохранять их генофонду.

Максимальная близость выборок чулымцев и кетов по компонентному составу подтверждает вклад в их генофонд местного автохтонного насе-

ления. Практически полное доминирование этого компонента у чулымцев не отрицает наличия генетических связей с хакасами, поскольку он присутствует у всех южносибирских народов с разной частотой. У хакасов-качинцев доля этого компонента составляет 24%. Изменение частот аллелей, которое привело к максимальной доле этого компонента именно у чулымцев, может быть объяснено не только смешением с местным кетским населением, но и генетико-демографическими событиями, такими как значительное увеличение численности относительно небольшой группы тюркских переселенцев и возможное влияние инбридинга.

Идентичные по происхождению блоки сцепления

В результате биоинформатической обработки данных генотипирования высокоплотных биочипов различных сибирских популяций был проведен анализ совпадения общих по происхождению фрагментов ДНК между популяциями и отдельными индивидами. Сегмент, имеющий идентичные нуклеотидные последовательности, является IBD у двух или более лиц, если они унаследовали его от общего предка без рекомбинации, т.е. у этих людей сегмент имеет общее происхождение. Ожидаемая длина сегмента IBD зависит от количества поколений с момента появления последнего общего предка. Одним из применений анализа общих по происхождению участков генома является количественная оценка степени родства между индивидами, что также может дополнить

Таблица 1. Доля енисейского компонента в популяциях

Популяция	Доля енисейского компонента
Чулымцы	0.92176
Кеты	0.64735
Тувинцы	0.28398
Хакасы-качинцы	0.24578
Южные алтайцы	0.158742
Томские татары	0.09209
Хакасы-сагайцы	0.01658
Ханты	0.01257

информацию о генетических связях популяций [29]. Выборка чулымцев показала максимальное совпадение по IBD-блокам с выборкой кетов (11%), далее с хакасами-качинцами (10%), тувинцами (9%), хантами (8%) и хакасами-сагайцами (7%). Степень совпадения IBD-блоков позволяет более точно судить о генетическом родстве чулымцев с другими народами, по сравнению с анализом их компонентного состава. Эти результаты хорошо совпадают с данными PCA и Admixture по распределению в этих популяциях частот аллелей и общих генетических компонент.

Гаплогруппы Y-хромосомы

Несмотря на активное развитие геномных методов анализа, иерархический анализ гаплогрупп, определяемых на основании генотипирования SNP- и STR-маркеров ДНК Y-хромосомы, по-прежнему является одним из наиболее современных и результативных методов изучения популяционно-генетического разнообразия различных популяций человека. Высокие показатели межпопуляционного разнообразия Y-хромосомных линий делают их применение наиболее дифференцирующими из всех маркеров, применяемых в этногеномных исследованиях, и подчеркивают эффективность анализа гаплотипов Y-хромосомы для выявления различий между популяциями и при изучении миграций [30–32].

Все 29 образцов мужчин из Тюхтетского р-на и 21 образец мужчин из Тегульдетского р-на были прогенотипированы на SNP- и STR-маркеры Y-хромосомы. Принадлежность образцов к различным гаплогруппам полностью совпала с данными их анкет о происхождении по мужской линии. У 11 мужчин из Тюхтетского р-на и 6 мужчин из Тегульдетского р-на были подтверждены европейские гаплогруппы, демонстрирующие степень метисации с различной глубиной поколений (R1a1a1g2, R1b1a1b1a1, I2a1b2, N1a1a1a1a, N1c1a1a2, N1a2b2a1). Гаплотипы этих образцов очень близки к образцам из европейских выборок, кроме одного образца N1a2b2a1, который очень близок к образцам ненцев и коми. По данным анкеты дед этого индивида по отцовской линии записан как “русский”. Вероятно, он был коми по мужской линии, но при анкетировании упомянут как русский. К ненцам эта европейская сублиния N1a2b2a1 попала при их метисации с недавно переселившимися на Ямал коми. По результатам генотипирования на маркеры Y-хромосомы эти образцы были исключены из списка для анализа с помощью микрочипов.

Все остальные образцы мужчин чулымцев принадлежат к двум сибирским гаплогруппам — Q1b1a3b1a (11 образцов из Томской области, 2 образца из Красноярского края) и N1a2b1b1 (4 образца из Томской области, 16 образцов из Красно-

ярского края). Значительное различие в частоте этих двух гаплогрупп между выборками из двух районов может быть связано: а) с небольшой численностью чулымцев и возможными колебаниями числа сыновей у носителей этих двух линий из поколения в поколение и б) различием вклада пришлого тюркского и автохтонного населения в генофонд разных поселков.

Чулымская сублиния Q1b1a3b1a-BZ94, BZ99, BZ110 (xYР1691, В30) не обнаружена нами в других исследованных популяциях. По гаплотипам эта линия наиболее близка к образцам хакасских сеоков хахпына и пилтир из Таштыпского р-на Хакасии, принадлежащим к сестринской сублинии Q1b1a3b3-Y12691. Другие сублинии Q1b1a3b, распространенные у кетов, тувинцев, южных алтайцев и хантов, значительно отличаются от чулымской и хакасской веток и по терминальным SNP, и по гаплотипам.

Различные сублинии этой гаплогруппы маркируют в генофондах современных популяций Южной и Западной Сибири енисейский генетический компонент, являющийся наиболее древним в этом регионе. Наиболее вероятно, что ее присутствие у чулымцев связано не с недавним заимствованием у местного аборигенного населения (кетов и селькупов), а с тем, что она уже входила в состав расселявшейся по Чулыму тюркоязычной предковой группы. В генофонде хакасов, шорцев, алтайцев, хантов и тувинцев она связана с ассимиляцией различных кетоязычных и родственных им народов, говорящих на языках енисейской семьи. Это, конечно, не отрицает возможного вклада местного самодийского и кетского населения в генофонд чулымцев не только по женским, но и мужским линиям, которые могли быть утрачены через несколько веков после их ассимиляции.

Сублиния N1a2b1b1 у чулымцев мутантна по терминальным SNP-маркерам VL65, Z35095, Z35099, Z35102 и является наиболее близкой к сестринской ей линии N1a2b1b1 у хакасов-качинцев с дополнительными мутациями по маркерам Z35093, Z35097, Z35103 (ранее описанной нами как N1a2b2a2-VL67 [33]). Медианная сеть гаплотипов (рис. 2) демонстрирует у чулымцев звездообразную филогению с недавним эффектом основателя и доминированием по частоте предкового гаплотипа. Существенных различий по гаплотипам между чулымцами Томской области и Красноярского края не обнаружено. Кластер чулымских гаплотипов равноудален от всех качинских сеоков. Возраст этого кластера у чулымцев составил 667 лет (SD = 194 года), что достаточно хорошо совпадает с предположительным временем расселения предков чулымцев на север и возрастом формирования аналогичных стар-кластеров для качинских сеоков хасха — 487 лет (SD = 153 года), ызыр — 501 год (SD = 203 года) и соххы — 585 лет (SD = 215 лет)

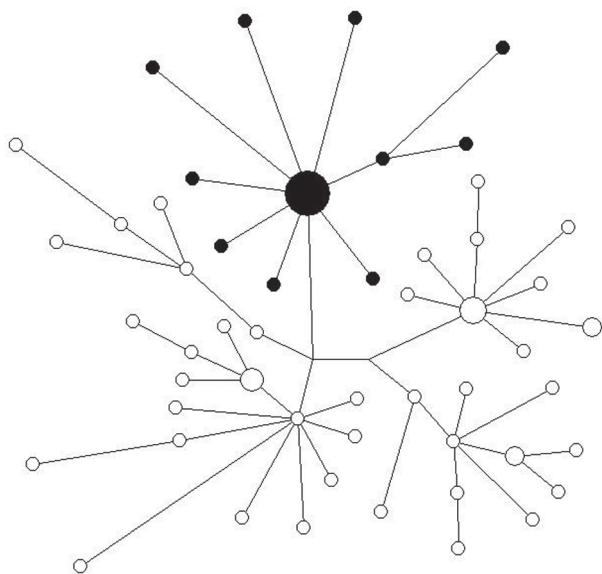


Рис. 2. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1a2b1b1 у чулымцев и хакасов-качинцев. Черным цветом обозначены чулымцы, белым — хакасы.

[33]. Все остальные образцы мужчин из различных западно- и южносибирских популяций (ненцев, энцев, хантов, хакасов-сагайцев, бельтиров, бирюсинцев, шорцев, челканцев и тувинцев) относятся к другим сублиниям гаплогруппы N1a2.

Таким образом, чулымцы, как и качинцы и сагайцы, по мужской линии также имеют прямую генетическую связь с народами самодийской языковой группы. Гаплогруппа N1a2b наиболее распространена именно у современных самодийских народов: ненцев, энцев, нганасан, а также у южносибирских хакасов и тувинцев, для которых самодийский компонент является частью их генофонда [34, 35].

Расширенный состав терминальных SNP для выявленных гаплогрупп позволил детально охарактеризовать и проанализировать различия в гаплотипической структуре отдельных этноспецифичных сублиний, определить их родство, следы экспансии численности в генофонде чулымцев и их соседей. Результаты сравнительного анализа образцов мужчин свидетельствуют о близком генетическом родстве между чулымцами и качинцами по линии N1a2b1b1, а также с таштыпскими сагайцами по Q1b1a3b. К сожалению, у нас отсутствуют образцы кызыльцев, с которыми чулымцы имеют максимальную близость по языку. Не исключено, что хакасы-кызыльцы окажутся ближе к чулымцам, чем качинцы и сагайцы. Специфичность гаплотипов и отсутствие полных совпадений между чулымцами и хакасами свидетельствуют о том, что недавних брачных контактов и миграций между ними не было. После переселения на север предков современных чулымцев, судя по всему,

не происходило последующих волн расселения с территории современной Хакасии и обмена генами на протяжении последних нескольких сотен лет.

Данные по линиям Y-хромосомы у чулымцев и других популяций хорошо согласуются с итогами анализа частот аутомсомных SNP методами PCA, Admixture и IBD. Полученные результаты не противоречат общепринятым версиям этногенеза чулымцев, но заставляют по-новому взглянуть на этот процесс. Основным фактором формирования генофонда чулымцев была их генетическая изоляция от родственных хакасских групп и смешение с местным кетоязычным и возможно селькупским коренным населением. Новая информация о структуре генофонда чулымцев является важным дополнением к существующим антропологическим, археологическим, этнологическим и лингвистическим данным о их формировании и родственных связях с другими народами.

Таким образом, генофонд чулымцев представляет собой разнородный набор составляющих, в который вошли как местный автохтонный кетский и возможно селькупский компоненты, так и наследие пришлого тюркского населения, которое включало фрагменты енисейского и самодийского генофонда, показывающие их связь с различными группами современных хакасов и другими популяциями Южной Сибири.

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (Федеральная научно-техническая программа развития генетических технологий на 2019–2027 гг., соглашение № 075-15-2021-1061, РФ 193021X0029).

Все процедуры, выполненные в исследовании с участием людей, соответствуют этическим стандартам институционального и/или национально-го комитета по исследовательской этике и Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующим изменениям или сопоставимым нормам этики.

От каждого из включенных в исследование участников было получено информированное добровольное согласие.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Всероссийская перепись населения 2010 URL: <http://www.perepis-2010.ru>
2. Функ Д.А., Томилов Н.А. Тюркские народы Сибири. М.: Наука, 2006. С. 125–168.
3. Дульзон А.П. Поздние археологические памятники Чулыма и проблема происхождения чулымских татар // Уч. зап. ТГПИ. Томск, 1953. С. 127–334.
4. Лебец Г.Ф. Селькупы (Антропологический очерк) // Труды Ин-та этнографии АН СССР. Нов. серия. Т. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 103–145.

5. *Розов Н.С.* Антропологические исследования коренного населения Западной Сибири // Вопросы антропологии. 1961. Вып. 6. С. 71–91.
6. *Дремов В.А.* Антропологический состав и внешние связи чулымских тюрков по данным краниологии // Этническая история тюркских народов Сибири и сопредельных территорий. Омск: Омский ун-т, 1984. С. 27–30.
7. *Дремов В.А.* Материалы по краниологии тюркоязычного населения Томского Приобья // Антропология и историческая этнография Сибири. Омск: Омский ун-т, 1990. С. 52–72.
8. *Дремов В.А.* Краниометрия // Тюрки таежного Причулымья: популяция и этнос. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1991. С. 166–199.
9. *Долгих Б.О.* Родовой и племенной состав населения Сибири в XVII в. М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 55. С. 94–104.
10. *Потанов Л.П.* О национальной консолидации народов Сибири // Вопр. истории. 1955. № 10. С. 59–67.
11. *Емельянов Н.Ф.* Чулымцы в феодальную эпоху // Археология Прииртышья. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1989. С. 161–170.
12. *Кузнецов-Красноярский И.П.* Заметки о древних обитателях южной части Енисейской губернии // Сиб. наблюдатель. Кн. 5, 6, 7. Томск, 1902. С. 2–38.
13. *Лавряшина М.Б.* Комплексное исследование динамики демографических процессов и структуры генофонда коренных народов Южной Сибири: Дис. ... докт. биол. наук. М.: Мед.-генет. науч. центр РАМН, 2012. 406 с.
14. *Лавряшина М.Б., Ульянова М.В., Толочко Т.А. и др.* Шорцы: сходство и различие территориальных групп по данным фонда фамилий и аутосомных ДНК маркеров // Вестн. Московского ун-та. Антропология. Серия 23. 2011. № 2. С. 66–77.
15. *Агджоян А.Т., Балановская Е.В., Падюкова А.Д. и др.* Генофонд сибирских татар: пять субэтносов – пять путей этногенеза // Мол. биология. 2016. Т. 50. № 6. С. 978–991.
<https://doi.org/10.7868/S0026898416060021>
16. *Guo Y., He J., Zhao S. et al.* Illumina human exome genotyping array clustering and quality control // Nat. Protocols. 2014. V. 9. P. 2643–2662.
<https://doi.org/10.1038/nprot.2014.174>
17. Illumina. GenomeStudio. URL: https://emea.support.illumina.com/array/array_software/genomestudio/downloads.html (accessed 18 October 2021).
18. *Browning B.L., Browning S.R.* Improving the accuracy and efficiency of identity-by-descent detection in population data // Genetics. 2013. V. 194. № 2. P. 459–471.
<https://doi.org/10.1534/genetics.113.150029>
19. *Browning S.R., Browning B.L.* Rapid and accurate haplotype phasing and missing-data inference for whole-genome association studies by use of localized haplotype clustering // Am. J. Hum. Genet. 2007. V. 81. № 5. P. 1084–1097.
<https://doi.org/10.1086/521987>
20. *Patterson N., Price A.L., Reich D.* Population structure and eigenanalysis // PLoS Genet. 2006. V. 2. № 12. P. 2074–2093.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020190>
21. *Menozi P., Piazza A., Cavalli-Sforza L.* Synthetic maps of human gene frequencies in Europeans // Science. 1978. V. 201. № 4358. P. 786–792.
<https://doi.org/10.1126/science.356262>
22. *Skotte L., Korneliussen T., Albrechtsen A.* Estimating individual admixture proportions from next generation sequencing data // Genetics. 2013. V. 195. № 3. P. 693–702.
<https://doi.org/10.1534/genetics.113.154138>
23. *Alexander D.H., Novembre J., Lange K.* Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals // Genome Res. 2009. V. 19. № 9. P. 1655–1664.
<https://doi.org/10.1101/gr.094052.109>
24. *Alexander D.H., Lange K.* Enhancements to the ADMIXTURE algorithm for individual ancestry estimation // BMC Bioinformatics. 2011. V. 12. P. 212–246.
<https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-246>
25. International Society of Genetic Genealogy. URL: <http://www.isogg.org/>
26. *Bandelt H.J.* Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
27. *Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Cinnioglu C. et al.* On the effective mutation rate at Y-chromosome STRs with application to human population divergence time // Am. J. Hum. Genet. 2004. V. 74. P. 50–61.
<https://doi.org/10.1086/380911>
28. *Харьков В.Н., Новикова Л.М., Штыгашева О.В. и др.* Генофонд хакасов и шорцев по маркерам Y-хромосомы: общие компоненты и генетическая структура родов // Генетика. 2020. Т. 56. № 7. С. 826–833.
<https://doi.org/10.31857/S0016675820070073>
29. *Gusev A., Kenny E., Salit J. et al.* DASH: A method for identical-by-descent haplotype mapping uncovers association with recent variation // Am. J. Hum. Genet. 2011. V. 88. P. 706–717.
<https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2011.04.023>
30. *Ballantyne N., Keerl V., Wollstein A. et al.* A new future of forensic Y-chromosome analysis: Rapidly mutating Y-STRs for differentiating male relatives and paternal lineages // Forensic Sci. Int. Genet. 2011.
<https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2011.04.017>
31. *Kayser M., Kittler R., Erler A. et al.* A Comprehensive survey of human Y-chromosomal microsatellites // Am. J. Hum. Genet. 2004. V. 74. P. 1183–1197.
<https://doi.org/10.1086/421531>
32. *Burgarella C., Navascues M.* Mutation rate estimates for 110 Y-chromosome STRs combining population and father-son pair data // Eur. J. Hum. Genet. 2011. V. 19. P. 70–75.
<https://doi.org/10.1038/ejhg.2010.154>
33. *Харьков В.Н., Хамина К.В., Медведева О.Ф. и др.* Разнообразие генофонда хакасов: внутриэтническая дифференциация и структура гаплогрупп Y-хромосомы // Мол. биология. 2011. Т. 45. № 3. С. 446–458.
34. *Iumäe 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.
<https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2016.05.025>
35. *Харьков В.Н., Хамина К.В., Медведева О.Ф. и др.* Структура генофонда тувинцев по маркерам Y-хромосомы // Генетика. 2013. Т. 49. № 12. С. 1416–1425.
<https://doi.org/10.7868/S0016675813120035>

Genetic Interrelation of the Chulym Turks with Khakass and Kets according to Autosomal SNP Data and Y-Chromosome Haplogroups

L. V. Valikhova^{a, *}, V. N. Kharkov^a, A. A. Zarubin^a, N. A. Kolesnikov^a, М. Г. Сваровская^a,
I. Yu. Khitrinskaya^a, O. V. Shtygasheva^b, V. G. Volkov^a, and V. A. Stepanov^a

^a*Tomsk National Research Medical Center of the Russian Academy of Sciences,
Research Institute of Medical Genetics, Tomsk, 634050 Russia*

^b*Katanov Khakassian State University, Abakan, 655017 Russia*

**e-mail: Larisa_Ermizova9@mail.ru*

The structure of the gene pool of the Chulym Turks, Kets, Khakass and other South Siberian populations was studied using microarrays and Y-chromosome markers. The results of the analysis of the frequencies of autosomal SNPs by various methods, the similarity in the composition of the Y-chromosome haplogroups and YSTR haplotypes indicate that the gene pool of the Chulyms was formed during the resettlement of Turkic groups from the territory of Khakassia and their mixing with the local autochthonous population. Two dominant Y-chromosome haplogroups in the Chulyms and haplotype clusters demonstrate the founder effect, the formation age of which is fully consistent with the data on their ethnogenesis. Analysis of the composition of the genetic components and IBD blocks demonstrates their genetic affinity with the Kets, Khakass, and Tomsk Tatars. This confirms the information about the formation of their gene pool as a result of the mixing of alien and indigenous populations of the Chulym basin.

Keywords: gene pool, population, genetic diversity, genetic components, Y-chromosome, Chulyms, Khakass, Kets.