

ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНОФОНДА ТЮРКОЯЗЫЧНОГО НАСЕЛЕНИЯ ГОР И СТЕПНЫХ ПРЕДГОРИЙ АЛТАЕ-САЯН, ТЯНЬ-ШАНЯ И ПАМИРА

Е.В. Балановская¹, О.А. Балаганская^{2,1}, Л.Д. Дамба^{1,3}, Х.Д. Дибирова^{1,2}, А.Т. Агджоян^{2,4}, Ю.В. Богунов^{2,5}, М.К. Жабагин^{6,1}, Ж.Т. Исакова^{7,2}, М.Б. Лавряшина^{8,2}, О.П. Балановский^{2,1}

¹ ФГБУ «Медико-генетический научный центр» РАМН, Москва, Россия

² ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

³ Научно-практический медицинский центр республики Тыва, Кызыл, Россия

⁴ Харьковский госуниверситет, Харьков, Украина

⁵ ФГБОУ ВПО «Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет», Комсомольск-на-Амуре, Россия

⁶ Университет Назарбаева, Центр наук о жизни, Астана, Казахстан

⁷ НИИ молекулярной биологии и медицины МЗ КР, Бишкек, Кыргызская Республика

⁸ ФГБОУ ВПО «Кемеровский государственный университет», Кемерово, Россия

Цель исследования – выявление роли горного рельефа в формировании генофондов горных и предгорных популяций Алтая, Саян, Тянь-Шаня, Памира. Спектр гаплогрупп Y-хромосомы в анализируемых тюркоязычных популяциях был представлен ранее, что позволило в данной работе сосредоточиться на анализе закономерностей в распределении гаплогрупп. Проблема роли природной среды в формировании генофонда населения гор и предгорий не сводится только к вопросу адаптации – горы могут быть много более мощным фактором, выступая как регулятор направлений и интенсивности миграций. Анализ именно этого аспекта и является целью исследования.

Генофонд народов тюркской группы алтайской языковой семьи изучен на территории Алтай-Саян, Тянь-Шаня и Памира. На Алтае охвачены практически все коренные народы: шорцы горные, челканцы, кумандинцы, тубалары, алтай-кижи, теленгиты, казахи южных предгорий Алтая. В Саянах изучены хакасы – качинцы, сагайцы, койбалы и кызыльцы, а также абаканские шорцы. Киргизы представлены двумя популяциями: Тянь-Шаня и Памира. В итоге собственным исследованием охвачено 12 больших и малых тюркоязычных этнических групп четырех стран – России, Казахстана, Киргизии и Таджикистана, суммарная выборка составила 1100 образцов. Генотипирование всех ДНК образцов проведено по единой широкой панели маркеров Y-хромосомы: 40 SNP-маркеров и 17 STR-маркеров. Для сравнительного анализа использованы литературные данные из базы данных «Y-base», созданной под рук. О.П. Балановского. Расчет и визуализация генетического сходства популяций и анализ главных компонент проведены с помощью программ DJGenetic и Statistica 6.0.

В противоположность компактному расположению в географическом пространстве, в генетическом пространстве Евразии изученные популяции заняли различное положение, отражая тем самым чрезвычайно большое разнообразие их генофондов (корреляция матриц генетических и географических расстояний равна 0). Анализ главных компонент показал, что основной вклад в тяготение к генофонду Западной Евразии внесли гаплогруппы **I, R1b1b2, J, E**. Своеобразие центральноазиатского региона задано повышенными частотами гаплогрупп **D, C и O**. Для генофонда Северной Азии основная часть нагрузки пришлась на гаплогруппы **Q, N1b, R1b1b1, N1c1**. Генофонды исследованных популяций характеризуются различным соотношением западно-евразийских, центральноазиатских и северо-евразийских компонентов. Древние западно-евразийский и северо-евразийский компоненты лучше сохранились в горах, чем в степях и предгорьях. Цепь хребтов Алтай-Саян послужила барьером на пути распространения центральноазиатского компонента.

По маркерам Y-хромосомы в генофонде тюркоязычных популяций Алтай-Саян выявляются три главных направления потока генов: западно-евразийское (маркируемое гаплогруппой **R1a1a**), центральноазиатское (**C, D, O**) и северо-евразийское (**N1b, N1c1, Q**). При этом древний западно-евразийский (палеоевропеоидный) субстрат лежит в основе генофонда, а древний северо-евразийский компонент восходит к автохтонному населению Западной Сибири. Основная тенденция в форми-

ровании генофондов изученных тюркоязычных популяций состояла в постепенном замещении западно-евразийского (палеоевропеоидного) компонента центральноазиатским (монголоидным) компонентом. Это монголоидное влияние более выражено в степных и пограничных со степью районах, чем в горах, которые сыграли двойную роль – барьера и рефугиума.

Ключевые слова: *генофонд, тюрки, горы, Y-хромосома, барьер, рефугиум*

Введение

При решении вопросов этногенеза населения Северной, Восточной и Центральной Азии ключевое значение приобретает пограничная область, их разделяющая, – горные системы Алтая-Саян, Тянь-Шаня и Памира. Эти территории с прилегающими к ним степями и предгорьями на протяжении тысячелетий являлись ареной взаимодействия различных племен и народов двух крупнейших рас – европеоидной и монголоидной [Багашев, 2000; Чикишева, 2010]. Формирование народонаселения происходило в результате сложного и длительного процесса дробления, расхождения и повторного смешения различных племен [Потапов, 1947, 1953, 1968 а, б, 1969] на фоне взаимопроникновения культур запада и востока Евразийского материка. Такие области интенсивных межэтнических контактов являются важным объектом популяционных исследований [Рычков, 1969; Рычков и др., 1969; Степанов, 2002; Алтухов, 2003; Степанов и др., 2003, 2006; Харьков и др. 2007, 2009; Харьков, Степанов, 2005].

Зачастую горный рельеф служил мощным барьером для активных миграций степных народов. Однако при этом он мог играть и иную важнейшую роль – рефугиума: именно в горных системах могли сохраниться «реликтовые» формы генофондов, хранящие генетическую память о древних этапах истории народонаселения Евразии. В связи с этим проблема роли природной среды в формировании генофонда населения гор и предгорий не сводится только к проблеме адаптации населения – горы могут быть намного более мощным фактором, выступая как регулятор направления и интенсивности миграций. Именно этот аспект является целью исследования данной работы.

Изучению антропологического состава древнего и современного населения Южной Сибири посвящен значительный массив работ [Ярхо, 1947; Дебец, 1948; Потапов, 1969; Ким, 1978; Алексеев, 1989, 1961; Дремов, 1990; Поздняков, 2004; Багашев, 2000; Чикишева, Поздняков, 2000; Чикишева, 2000, 2010; Антропология тюркских на-

родов Сибири, 2006], позволяющий заключить, что территория Южной Сибири была заселена человеком современного типа не позднее верхнего палеолита [Деревянко, Шуньков, 2005], а современное коренное население Южной Сибири сложилось на основе трех антропологических компонентов:

- а) **европеоидного** пласта, представленного населением тагарской и других археологических культур;
- б) **монголоидного северного таежного** пласта (в составе таштыкской культуры), который связывают с уралоязычным населением (самодийцами и уграми);
- в) **южного монголоидного** пласта (центральноазиатского происхождения), который связывают с тюркоязычным миром.

По мнению ряда исследователей, киргизы Тянь-Шаня и высокогорного Памира имеют южносибирское происхождение, являясь потомками енисейских киргизов [Потапов, 1968]. Формирование генофонда киргизского народа происходило на основе тагарской культуры в результате смешения местного населения Минусинской котловины и пришлого гуннского населения Центральной Азии [Алексеев, 1989]. Образовавшаяся таштыкская культура способствовала формированию на Енисее единого этноса «древних хакасов» или «енисейских киргизов», распространившихся на запад до восточных склонов Тянь-Шаня и Памира.

В целом, по заключению Т.А. Чикишевой [Чикишева, 2010], вариации комплексов антропологических признаков в среде ранних кочевников Средней Азии, Казахстана, Южной Сибири и Центральной Азии были связаны не с изначальной дифференциацией субстратных морфологических пластов, а с историей расселения племен и народностей скифо-сибирской историко-культурной общности.

Значительная часть коренного тюркоязычного населения Южной Сибири в настоящее время проживает среди преобладающего по численности иноэтничного окружения (главным образом пришлого славянского населения) и подвергается

воздействию со стороны других народов и культур [Октябрьская, 2002; Садовой, 2003; Скобелев, 1998]. Напротив, влияние иноэтничного окружения на генофонд киргизов незначительно [Спицына, 2004]. Можно предполагать, что высокогорное плато Памира сохранило древний палеоевропейский компонент в генофонде киргизов незатронутым потоками недавних миграций. Поэтому для данной работы были отобраны те генофонды алтайцев, шорцев, хакасов, казахов и киргизов, которые этногенетически и географически связаны с формированием тюркоязычного населения гор и предгорий Южной Сибири.

Многокомпонентный состав, дисперсность расселения, малочисленность населения, высокий уровень метисации и несовершенство этнических классификаций вызывают множество научных дискуссий. Их разрешение требует новых источников информации, одним из которых является современная популяционная генетика, и в частности, ее на сегодняшний день наиболее эффективный инструмент исследования – полиморфизм Y-хромосомы.

Материалы и методы

Генофонд народов тюркской группы алтайской языковой семьи изучен нами на территории Алтая-Саян, Тянь-Шаня и Памира по широкой панели маркеров Y-хромосомы (SNP и STR). Суммарно изучены 1100 представителей 12 этнических групп: алтайцы и хакасы представлены 9 малыми этническими группами, киргизы и шорцы – двумя территориальными популяциями, из изученных нами групп казахов для данного исследования привлечена популяция из предгорий Алтая (табл. 1).

На Алтае исследованием охвачены практически все коренные народы: **шорцы** горные (Кемеровская область, Таштагольский район); **северные алтайцы** – челканцы (Республика Алтай, Турочакский район), кумандинцы (Алтайский край, Солтонский район), тубалары (Республика Алтай, Турочакский и Чойский районы); **южные алтайцы** – алтай-кижи (Республика Алтай, Онгудайский, Улаганский, Чойский районы), теленгиты (Республика Алтай, Онгудайский, Улаганский, Кош-Агачский, Турочакский район); **казахи южных предгорий Алтая** (Казахстан, Восточно-Казахстанская область, Катон-Карагайский район).

В Саянах (Республика Хакасия) изучены **хакасы** – качинцы (Орджоникидзевский, Таштыпский, Ширинский районы), сагайцы (Аскизский,

Бейский, Орджоникидзевский, Таштыпский, Ширинский районы), койбалы и кызыльцы (Бейский, Таштыпский, Ширинский районы) и абаканские **шорцы** (Таштыпский район).

Киргизы представлены двумя популяциями: Тянь-Шаня (Нарынский и Таласский районы Киргизии) и киргизы Памира (Мургабский район Таджикистана).

В итоге собственным исследованием охвачено 12 больших и малых тюркоязычных этнических групп четырех стран – России, Казахстана, Киргизии и Таджикистана. Каждая этническая и субэтническая группа представлена несколькими локальными популяциями, позволяя максимально охватить их генетическое разнообразие.

Для сравнительного анализа также привлечена обширная информация международного проекта «The Genographic Project» о генофондах этнических групп центрального Казахстана, Западной Монголии и Индии.

Для оценки вклада западно-евразийского, центральноазиатского и северо-евразийского компонентов использованы литературные данные из создаваемой под руководством О.П. Балановского базы данных «Y-base», которая в настоящее время является наиболее обширной в мире по полноте представленной информации о полиморфизме гаплогрупп Y-хромосомы. Благодаря базе данных «Y-base» оказалось возможным отобрать только наиболее репрезентативную информацию. В результате в сравнительный анализ включено около 36 000 образцов из популяций Западной и Восточной Европы, Волго-Уральского региона, Кавказа, Передней, Центральной, Южной, Восточной Азии, автохтонного населения Западной, Центральной, Южной и Восточной Сибири (табл. 1).

Анализ SNP маркеров проведен на RealTime ПЦР амплификаторе ABI 7900 флюоресцентным сканированием методом TaqMan (Applied Biosystems). Благодаря генотипированию единой обширной панели SNP маркеров Y-хромосомы в анализируемых популяциях тюрков Алтае-Саян, Тянь-Шаня и Памира выявлено 40 гаплогрупп Y-хромосомы (номенклатура согласно ISOGG [www.isogg.org]).

Многомерное шкалирование, наглядно показывающее степень сходства изученных народов между собой и с различными регионам Евразии, проведено на основе генетических расстояний M. Нея [Nei, 1975] с помощью программ DJgenetic (www.genofond.ru) и Statistica 6.0.

Таблица 1. Изученные народы, регионы и размеры выборок

Регионы, крупные народы, этнические объединения	Народы, малые народности, региональные популяции	Объем выборки N
Северные алтайцы	Кумандинцы	55
	Челканцы	66
	Тубалары	81
Южные алтайцы	Алтай-кижи	76
	Теленгиты	131
Шорцы	Шорцы горные	107
	Шорцы абаканские	32
Хакасы	Качинцы	82
	Сагайцы	69
	Другие группы (койбалы, кызыльцы)	34
Казахи	Казахи Алтая	122
Киргизы	Киргизы Тянь-Шаня	140
	Киргизы Памира	106
Южная Сибирь*	Алтайцы, шорцы, хакасы, тувинцы, телеуты	1643
Восточная Сибирь*	Буряты, долганы, эвенки, якуты	1518
Западная и Центральная Сибирь*	Кеты, манси, селькупы, ханты	327
Волго-Уральский регион*	Башкиры, коми, коми-пермяки, мордва, татары, удмурты, чуваш	1957
Восточная Европа*	Белорусы, украинцы, русские	6000
Западная Европа*	Албанцы, баски, боснийцы, венгры, греки, испанцы, итальянцы, македонцы, португальцы, словенцы, французы	12000
Центральная Азия*	Казахи, каракалпаки, киргизы, монголы, узбеки, уйгуры	2300
Восточная Азия*	Китайцы, манчжуры, мяо, нанайцы, тибетцы, хань, хуэй, ше	970
Южная Азия*	Индийцы, непальцы, пакистанцы	2000
Передняя Азия*	Арабы, иракцы, иранцы, курды, талыши, турки	5000
Кавказ*	Абхазы, аварцы, даргинцы, ингуши, кайтагцы, кубачинцы, лезгины, осетины, чеченцы, черкесы, шапсуги	2000

Примечание: *использована информация базы данных «Y-base», созданной под рук. О.П. Балановского

Результаты

Спектр выявленных гаплогрупп, сравнительный анализ частот гаплогрупп и закономерности их распределения в генофондах народов Алтае-Саянского нагорья Тянь-Шаня и Памира рассмотрены нами ранее [Балаганская и др., 2011 а, б]. Предметом данной работы является выявление роли горного рельефа в формировании генетической структуры тюрков Алтае-Саян, Тянь-Шаня, Памира, для чего необходимо рассмотреть положение изученных тюркоязычных популяций среди региональных генофондов Евразии (рис. 1). На графике многомерного шкалирования, демонстрирующем положение в Евразийском генофонде пяти крупных этнических общностей – алтайцев, хакасов, шорцев, казахов и киргизов – обнаруживаются два основных кластера:

- 1) **западно-евразийский**, включивший популяции Западной и Восточной Европы, Волго-Уральского региона, Кавказа, Передней и Южной Азии;
- 2) **восточно-евразийский** кластер, включивший популяции Восточной и Центральной Азии, Западной, Центральной, Южной и Восточной Сибири.

При этом из изученных нами народов только казахи степных предгорий оказались максимально приближены к центральноазиатскому региону. Не только все южносибирские народы (алтайцы и хакасы), но даже киргизы Тянь-Шаня и Памира близки к обобщенному генофонду народов Южной Сибири и находятся на самой периферии восточно-евразийского кластера, приближаясь к западно-евразийскому. При этом шорцы уже практически входят в западно-евразийский кластер, что согласуется с антропологическими данными, согласно которым среди всех изученных нами народов именно у шорцев в наибольшей степени выражен европеоидный компонент [Народы России, 1994].

Таким образом, в противоположность компактному расположению в географическом пространстве, в генетическом пространстве Евразийских генофондов крупные этнические общности – шорцы, хакасы, алтайцы, киргизы и казахи – занимают различное положение, отражая тем самым чрезвычайно большое разнообразие их генофондов.

Однако все изученные этнические общности являются подразделенными популяциями. Анализ расположения составляющих их четырнадцати малых народностей и территориальных популяций (рис. 2) обнаруживает высокие генетические различия между ними даже в масштабе генетического пространства евразийских генофондов. При этом наиболее генетически различны народности, включаемые в состав этно-территориальных

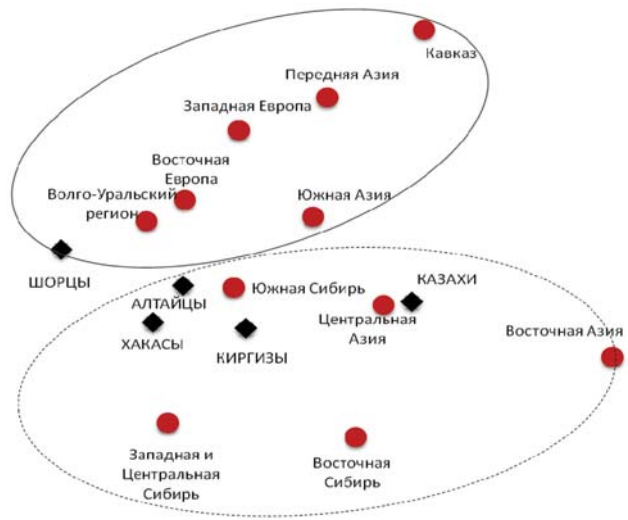


Рис. 1. Положение изученных народов в генетическом пространстве Евразийских генофондов

Примечание: график многомерного шкалирования, величина стресса $S_0 = 0.129$, величина алиенации = 0.159

- – западно-евразийский кластер
- – восточно-евразийский кластер
- ◆ – изученные народы
- – регионы для сравнения



Рис. 2. Положение изученных малых народностей и популяций в генетическом пространстве Евразийских генофондов

Примечание: график многомерного шкалирования, величина стресса $S_0 = 0.16$, величина алиенации = 0.14

- – западно-евразийский кластер
- – восточно-евразийский кластер
- ◆ – изученные народы
- – регионы для сравнения

объединений северных алтайцев и хакасов. Более гомогенны генофонды этно-территориальных объединений южных алтайцев, шорцев и киргизов.

Важно подчеркнуть, что если на рис. 1 объединенные группы хакасов и алтайцев относились к восточно-евразийскому кластеру, то при анализе составляющих их народностей (рис. 2) койбалы и кызыльцы, в генофонде которых преобладает местный самодийский компонент (представленный гаплогруппой **Q**) [Балаганская и др., 2011] тяготеет к западно-евразийскому кластеру. Сагайцы расположены вблизи основного массива южносибирских популяций, а качинцы тяготеют к генофонду Западной и Центральной Сибири. Хотя и у сагайцев, и у качинцев в генофонде преобладают северо-евразийские гаплогруппы **N1b** и **N1c1**, однако, у сагайцев наряду с северо-евразийскими гаплогруппами треть генофонда составляет западно-евразийская гаплогруппа **R1a1a**, а у качинцев частоты смещены в сторону преобладания **N1b**. Алтай-кижи и теленгиты, относящиеся к этно-территориальному объединению южных алтайцев, обособлены от других групп алтайцев и близки к обобщенному портрету народов Южной Сибири, тогда как кумандинцы и тубалары, относящиеся к северным алтайцам, наряду с абаканскими и горными шорцами вошли в состав западно-евразийского кластера и далеки от южносибирских народов. Челканцы – единственная народность северных алтайцев, которая может быть отнесена к восточно-евразийскому кластеру. Тем не менее, как и другие две народности северных алтайцев, они значительно отдалены от обобщенного генофонда южносибирской общности.

Однако в целом диаграммы многомерного шкалирования показывают, что ставшее традиционным дихотомическое деление Евразийского генофонда на западный (европеоидный) и восточный (монголоидный) стволы является слишком условным для описания генетической изменчивости Северной Евразии. Поэтому важно, что анализ главных компонент выявил три комплекса гаплогрупп Y-хромосомы – западно-евразийский, центральноазиатский и северо-евразийский. Первая главная компонента отделяет западно-евразийские генофонды от восточно-евразийских, в котором вторая компонента отделяет Центральную и Восточную Азию от Северной Азии. Основная часть изученных нами этносов расположилась именно на этой границе. Исключение составляют шорцы, тяготеющие к Волго-Уральскому региону, и казахи Алтая, обнаруживающие генетическое сходство с генофондами Центральной Азии.

При этом основной вклад в тяготение к генофонду Западной Евразии вносят гаплогруппы **I**,

R1b1b2, J, E. Своеобразие центральноазиатского региона задается повышенными частотами гаплогрупп **D, C** и **O**. Для генофонда Северной Азии основная часть нагрузки приходится на гаплогруппы **Q, N1b, R1b1b1, N1c1**. Гаплогруппа **R1a1a**, обладающая уникально широким евразийским ареалом, располагается на стыке западно- и восточно-евразийского генофондов.

Генофонды исследованных нами популяций характеризуются различным соотношением западно-евразийских, центральноазиатских и северо-евразийских линий Y-хромосомы (рис. 3).

Средняя доля западно-евразийских гаплогрупп составляет 45%. Поскольку основная нагрузка приходится на две гаплогруппы – **R1a1a** и **R1b1b1**, происхождение которых вызывает много споров, то корректнее будет называть этот пласт генофонда не «западным», а европеоидным. При этом анализ палеодНК представителей андроновской и тагарской культур на территории Южной Сибири обнаружил гаплогруппу **R1a1a** [Молодин и др., 2004]. Столь же мощный пласт – 38% – составляют в генофонде изученных нами этносов северо-евразийские гаплогруппы. Наименьшую долю – лишь 17% – составляют центральноазиатские гаплогруппы, маркирующие миграции из Центральной Азии, причем они присутствуют в основном у казахов южных отрогов Алтая.

Наибольший вклад западно-евразийских гаплогрупп прослеживается в популяциях северо-западных районов предгорий Алтая: у шорцев и у двух малых народностей северных алтайцев – кумандинцев и тубаларов. У представителей южных алтайцев – алтай-кижи, проживающих в более высокогорных районах Алтая, наблюдается высокая доля западно-евразийских гаплогрупп за счет высоких частот гаплогруппы **R1a1a**, отражающая палеоевропеоидный компонент. Возможно, ее накопление у алтай-кижи (более монголоидных по данным антропологии, чем шорцы и северные алтайцы) может быть связано с дрейфом генов, а последующее увеличение численности населения титульного этноса Республики Алтай могло привести к сохранению высоких частот этой гаплогруппы.

В генофондах большинства этнических групп горных систем Алтая-Саян прослеживается существенный вклад северо-евразийского компонента (рис. 3), в распределении которого наблюдается снижение частоты в направлении север-юг от максимальных значений (93%) у хакасов-качинцев до минимальных значений (14%) у представителей южных алтайцев – теленгитов. В популяциях казахов вклад северо-евразийских гаплогрупп незначителен (2–3%), в то время как у киргизов Пами-



Рис. 3. Распределения вклада трех основных компонентов – западно-евразийского, центрально-азиатского (восточно-евразийского) и северо-евразийского – в генофонды изученных популяций

ра вклад северо-евразийских гаплогрупп велик (25%), что может служить косвенным подтверждением южносибирского происхождения киргизов. При этом высокогорные районы плато Памира были менее подвержены центральноазиатскому влиянию и поэтому в большей степени сохранили северо-евразийскую составляющую в своем генофонде, тогда как альпийские луга Тянь-Шаня в меньшей степени препятствовали замещению северо-евразийских гаплогрупп центральноазиатскими.

Наиболее четкие тренды наблюдаются в распространении центральноазиатских гаплогрупп. В горных системах Алтая-Саян они практически отсутствуют, за исключением южных районов горной системы Алтая, составляя у теленгитов и алтай-кижи 37% и 18% соответственно. Максимальные значения приходятся на популяции казахов степных предгорий Алтая. Однако продвигаясь далее к югу, к горным системам Тянь-Шаня и Па-

мира, доля центральноазиатских гаплогрупп опять снижается. Принимая во внимание отсутствие центральноазиатских линий в генофонде шорцев, северных алтайцев и хакасов, можно считать территорию юга Алтайских гор и южный склон горного хребта Западных Саян северной границей массового распространения центральноазиатского влияния.

Выявленную закономерность подтверждает и расчет корреляций между матрицами генетических и географических расстояний, в который, кроме представленных в данной публикации популяций, включены еще две казахские и четыре монгольские популяции с целью наиболее равномерного покрытия географического пространства. Коэффициент корреляции Пирсона оказался равным 0,05, Спирмена – 0,14, то есть корреляция практически нулевая и недостоверная. Отсутствие достоверной связи между изменчивостью частот гаплогрупп Y-хромосомы и географическим про-

странством, которая обнаруживается в большинстве изученных популяций мира [Rosser et al., 2000; Balanovsky et al., 2011; Харьков, 2012], достигая в населении Европы величины 0.4, в у народов Кавказа – 0.6 [Балановский, 2012]. Отсутствие корреляций между матрицами генетических и географических расстояний в популяциях тюркоязычных популяций изучаемого региона может указывать на различную роль горного пояса – как барьера для миграций, так и рефугиума, отчасти сохраняющего черты древних генофондов.

Таким образом, можно отметить, что предковый «европеоидный» генофонд в максимально сохранен в горных районах, а в более степных произошло замещение западно-евразийского («палеоевропеоидного») и северо-евразийского компонентов центральноазиатским («южным монголоидным») компонентом. Центральноазиатское влияние более выражено в степных и пограничных со степью районах, чем в горах, которые сыграли роль «барьера», и в генофонде которых сохранился вклад протоуральских и палеоазиатских племен. Подтверждением этой интерпретации может служить генофонд киргизов, который сформировался на основе южносибирского генетического субстрата, а под воздействием различных природных условий трансформировался: изолированные популяции высокогорного плато Памира лучше сохранили сибирскую компоненту в своем генофонде, а более пологие горные системы Тянь-Шаня способствовали тому, что генофонд киргизов впитал «монголоидные» гаплогруппы.

Выводы

1. По маркерам Y-хромосомы в генофонде тюркоязычных популяций Алтая-Саян, Тянь-Шаня и Памира выявлены три главных направления потока генов: западно-евразийское (маркируемое гаплогруппой **R1a1a**), центральноазиатское (гаплогруппы **C, D, O**) и северо-евразийское (**N1b, N1c1** и **Q**).
 2. В основе генофонда лежит древний западно-евразийский (палеоевропеоидный) субстрат. Древний северо-евразийский компонент восходит к автохтонному населению Западной Сибири и Урала.
 3. Основная тенденция в формировании генофондов изученных тюркоязычных популяций состояла в постепенном замещении западно-евразийского (палеоевропеоидного) субстрата центральноазиатским (монголоидным) компонентом.
4. Монголоидное влияние более выражено в степных и пограничных со степью районах, чем в горах, которые сыграли двойную роль – барьера и рефугиума. Влияние горного рельефа на направление миграций нашло отражение в отсутствии связи между матрицами генетическими и географическими популяциями, в то время как в других регионах эта связь велика (0.4-0.6).

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 14-14-00827.

Библиография

- Алексеев В.П.* Палеоантропология Алтае-Саянского нагорья в эпоху неолита и бронзы // Антропологический сборник. М., 1961. Вып. 3. С. 107–206.
- Алексеев В.П.* Историческая антропология и антропогенез. М.: Наука, 1989. 446 с.
- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 2003. 431 с.
- Антропология тюркских народов Сибири // Тюркские народы Сибири. Т. 1. М.: Наука. 2006. С. 11–25.
- Багашев А.Н.* Палеоантропология Западной Сибири: лесостепь в эпоху раннего железа. Новосибирск: Наука, 2000. 374 с.
- 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., Pitchappan R., Урасин В.М., Балаганский А.Г., Баранова Е.Г., Балановский О.П.* Полиморфизм Y-хромосомы у тюркоязычного населения Алтае-Саян, Тянь-Шаня и Памира в контексте взаимодействия генофондов западной и восточной Евразии // Медицинская генетика, 2011а. № 3. С. 12–22.
- Балаганская О.А., Балановский О.П., Лавряшина М.Б., Кузнецова М.А., Романов А.Г., Дибирова Х.Д., Фролова С.А., Захарова Т.А., Баранова Е.Е., Сабитов Ж., Нумадава П., Балановская Е.В.* Генетическая структура по маркерам Y-хромосомы народов Алтая (России, Казахстана, Монголии) / Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2011б. № 2. С. 25–36.
- Балановский О.П.* Изменчивость генофонда в пространстве и времени: синтез данных о геногеографии митохондриальной ДНК и Y-хромосомы : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ФГБУ «Медико-генетический научный центр» РАМН, 2012. 45 с.
- Дебец Г.Ф.* Палеоантропология СССР. М., 1948. 392 с.
- Деревянко А.П., Шуньков М.В.* Раннепалеолитическая стоянка Карамы на Алтае: первые результаты исследований // Археология, этнография и антропология Евразии. 2005. № 3 (23). С. 52–69.

Дремов В.А. Антропологический состав населения андроновской и андронидных культур Западной Сибири // *Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия истории, филологии и философии.* Новосибирск: Наука, 1990. Вып. 2. С. 56–62.

Ким А.Р. Материалы к краниологии телеутов // *Вопросы археологии и этнографии Сибири.* Томск, 1978. С. 151–163.

Молодин В.И., Новиков А.В., Богданов Е.С. и др. Археологические памятники плоскогорья Укок (Горный Алтай). Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2004. 255 с. Народы России: энциклопедия / Под ред. В.А. Тишкова. М.: Большая Российская энциклопедия. 1994. 479 с.

Октябрьская И.В. Основные тенденции современных миграционных процессов на юге Сибири в контексте этнокультурной безопасности // *Миграция и опыт взаимодействия регионов по усилению этнополитической стабильности в Евразии.* Новосибирск: Изд-во АртИнфоДата, 2002. С. 98–101.

Поздняков Д.В. Антропологический состав населения Западной и Южной Сибири во второй половине 1 тыс. н.э. – первой половине II тыс. н.э. : Дисс. канд. истор. наук: 07.00.06. Новосибирск, 2004. 333 с.

Поталов Л.П. Этнический состав сагайцев. // *Советская этнография, 1947.* № 3. С. 103–127.

Поталов Л.П. Очерки по истории алтайцев. / Отв. ред. С.В. Киселев. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 444 с.

Поталов Л.П. Енисейские киргизы // *История Сибири с древнейших времен.* Л., 1968 а. т. I. С. 377–379.

Поталов Л.П. Из этнической истории кумандинцев // *История, археология и этнография Средней Азии.* М., 1968 б. С. 316–323.

Поталов Л.П. Этнический состав и происхождение алтайцев. Историко-этнографический очерк. Л.: Наука, 1969. 196 с.

Рычков Ю.Г. Некоторые популяционно-генетические подходы к антропологии Сибири // *Вопросы антропологии, 1969.* Вып. 33. С. 16–33.

Рычков Ю.Г., Перевозчиков И.В., Шереметьева В.А., Волкова Т.В., Башлай А.Г. К популяционной генетике коренного населения Сибири. Восточные Саяны. (Материалы Сибирской антрополого-генетической экспедиции) // *Вопросы антропологии.* 1969. Вып. 31. С. 3–32.

Садовой А.Н. Реформы конца XIX – начала XX вв. и их социально-экономические последствия для коренного населения // *Шорский национальный природный парк: природа, люди, перспективы / Кемерово, 2003.* С. 137–143.

Скобелев С.Г. Демография коренных народов Сибири в XVII–XX вв. Колебания численности и их причины // *Сибирская заимка, архив 1998–1999.* www.zaimka.ru
Спицына Н.Х. Проблемы воспроизводства в популяциях России и сопредельных территорий. Антропогенетический анализ : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ им. Ломоносова, 2004. 45 с.

Степанов В.А. Этногеомика населения Северной Евразии. Томск. Изд-во «Печатная мануфактура», 2002.
Степанов В.А., Харьков В.Н., Пузырев В.П. Эволюция и филогеография линий Y-хромосомы человека // *Вестник ВОГиС, 2006.* Т. 10. № 1. С. 57–73.

Степанов В.А., Харьков В.Н., Пузырев В.П., Спиридонова М.Г. 2003. Генетическое разнообразие линий Y-хромосомы у народов Сибири // *Генофонд населения Сибири.* Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии СО РАН. С. 147–152.

Харьков В.Н. Структура и филогеография генофонда коренного населения Сибири по маркерам Y-хромосомы : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск: Ин-т медицинской генетики, 2012. 45 с.

Харьков В.Н., Медведева О.Ф., Лузина Ф.А., Колбаско А.В., Гафаров Н.И., Пузырев В.П., Степанов В.А. Сравнительная характеристика генофонда телеутов по данным маркеров Y-хромосомы // *Генетика, 2009.* Т. 45. № 8. С. 1132–1142

Харьков В.Н., Степанов В.А. Формирование генофонда коренного населения Сибири по данным Y-хромосомы // *Медицинская генетика, 2005.* Т. 4. № 6. С. 282–283.
Харьков В.Н., Степанов В.А., Медведева О.Ф., Спиридонова М.Г., Воевода М.И., Тадинова В.Н., Пузырев В.П. Различия структуры генофондов северных и южных алтайцев по гаплогруппам Y-хромосомы // *Генетика, 2007.* Т. 43. № 5. С. 675–687.

Чикишева Т.А. Новые данные об антропологическом составе населения Алтая эпохи неолита-бронзы // *Археология, этнография и антропология Евразии, 2000 а.* № 1. С. 139–148.

Чикишева Т.А., Поздняков Д.В. Антропология населения Горного Алтая в гунно-сарматское время // *Археология, этнография и антропология Евразии, 2000 б.* № 3. С. 116–131.

Чикишева Т.А. Динамика антропологической дифференциации населения юга Западной Сибири в эпохи неолита–раннего железного века : Автореф. дис. ... д-ра ист. наук. Новосибирск: Ин-т археологии и этнографии СО РАН, 2010. 50 с.

Ярхо А.И. Алтае-Саянские тюрки. Абакан, 1949. 148 с.
Balanovsky O., Dibirova Kh., Dybo A., Mudrak O., Frolova S., E. Pocheshkhova, Haber M., Platt D., Schurr T., Haak W., Kuznetsova M., Radzhabov M., Balaganskaya O., Romanov A., Zakharova T., Baranova E., Hernanz D. F. S., Zalloua P., Koshel S., Ruhlen M., Renfrew C., Wells R. S., Tyler-Smith Ch., Balanovska E. The Genographic Consortium. Parallel Evolution of Genes and Languages in the Caucasus Region // *Molecular biology and evolution, 2011.* Vol. 28(10). P. 2905–2920.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics, 1978.* Vol. 89. P. 583–590.

Rosser Z.H., Zerjal T., Hurler M.E., Adojaan M., Alavantic D., Amorim A., Amos W., Armenteros M., Arroyo E., Barbujani G., Beckman G., Beckman L., Bertranpetit J., Bosch E., Bradley D.G., Brede G., Cooper G., Corte-Real H.B., de Knijff P., Decorte R., Dubrova Y.E., Evgrafov O., Gilissen A., Glisic S., Golge M., Hill E.W., Jeziorowska A., Kalaydjieva L., Kayser M., Kivisild T., Kravchenko S.A., Krumina A., Kucinskis V., Lavinha J., Livshits L.A., Malaspina P., Maria S., McElreavey K., Meitinger T.A., Mikelsaar A.V., Mitchell R.J., Nafa K., Nicholson J., Nurby S., Pandya A., Parik J., Patsalis P.C., Pereira L., Peterlin B., Pielberg G., Prata M.J., Previdere C., Roewer L., Roots

S., Rubinsztein D.C., Saillard J., Santos F.R., Stefanescu G., Sykes B.C., Tolun A., Villems R., Tyler-Smith C., Jobling M.A.. Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language // *Am. J. Hum. Genet.*, 2000. Vol. 67. P. 1526–1543.

Дамба Лариса Доржуевна: e-mail: larissa_damba@mail.ru;
Дибирова Хадижат Дибировна: e-mail: hadizha-dibirova@mail.ru;
Агджоян Анастасия Торосовна: e-mail: athora@mail.ru;
Богунов Юрий Васильевич: e-mail: forbogunov@inbox.ru;
Жабагин Максат Кизатович: e-mail: patriotkz88@gmail.ru;
Исакова Жайнагуль Толоновна: e-mail: jainagul@mail.ru;
Лавряшина Мария Борисовна: e-mail: lmb2001@mail.ru;
Балановский Олег Павлович: e-mail: balanovsky@inbox.ru.

Контактная информация:

Балановская Елена Владимировна: e-mail: balanovska@mail.ru.

Балаганская Ольга Алексеевна: e-mail: olga.vasinskaja@mail.ru;

IMPACT OF THE ENVIRONMENT ON THE GENE POOL OF TURKIC-SPEAKING POPULATIONS OF MOUNTAINS AND STEPPES IN ALTAY, SAYAN, TIEN SHAN AND PAMIR

E.V. Balanovska¹, O. Balaganskaya^{2,1}, L. Damba^{1,3}, Kh. Dibirova^{1,2}, A. Agdzhoyan^{2,4}, Yu. Bogunov^{2,5}, M. Zhabagin^{6,1}, J. Isakova^{7,2}, M. Lavryashina^{8,2}, O. Balanovsky^{2,1}

¹ *Research Centre for Medical Genetics, Russian Academy of Medical Sciences, Russia, Moscow*

² *Vavilov Institute for General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

³ *Scientific-practical Medical Center of republic of Tuva, Kyzyl, Russia*

⁴ *Kharkov State University, Kharkov, Ukraine*

⁵ *Amur State University of Humanities and Pedagogy, Komsomolsk-on-Amur, Russia*

⁶ *Center for Life Sciences, Nazarbayev University; Astana, Kazakhstan*

⁷ *Institute of Molecular Biology and Medicine, Bishkek, Kyrgyzstan*

⁸ *Kemerovo State University, Kemerovo, Russia*

This study aims to reveal the role which mountainous landscape plays in shaping the genetic structure of the Turkic speaking groups. This role could be more important than adaptation: mountains might serve as factor shaping the pattern of migrations.

Turkic speakers were samples at Altay, Sayan, Tien Shan and Pamir areas, including both, mountains and lowlands. In Altay, we studied Mountain Shors, Chelkans, Kumandins, Tubalars, Altay-Kizhi, Telengits, and Kazakhs. In Sayan we studied Khakassians (including Kachins, Sagays, Koibal, and Kyzils) as well as Abakan Shors. Kirghiz were represented by two populations, sampled in Tian Shan and Pamir mountains. The total set of 1100 samples was genotyped by 40 SNP and 17 STR Y-chromosomal markers. Our Y-base database was used for comparative analysis. Genetic similarities between popyultions were calculated and visualized by DJgenetic and Statistica 6.0 software.

In contrast to their close geographic localization the studied groups occupy different positions in the genetic space. Similarity to the Western Eurasian gene pool is explained by haplogroups I, R1b1b2, J, and E. The peculiarity of the Central Asian populations is formed by haplogroups D, C and O. High frequencies of haplogroups Q, N1b, R1b1b1, N1c1 put some populations to the Northern Asian cluster.

Three main directions of the gene flow to the studied populations were Western Eurasian, Central Asian and North Eurasian influences. The ancient Western Eurasia component was basic for the gene pool, and ancient North Eurasian component is linked to the Western Siberian populations. The Central Asian (Mongoloid-like) component partly replaced the previous components in the historical times. This Mongoloid influence is more pronounced in steppes rather than in mountains which served as both, barrier and refuge.

Keywords: gene pool, Turkic, mountains, Y-chromosome, barrier, refuge