

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОРТРЕТЫ ХАНТОВ И МАНСИ ПО ГАПЛОГРУППАМ Y-ХРОМОСОМЫ В КОНТЕКСТЕ ГЕНОФОНДОВ РОССИИ

Г. Ю. Пономарёв ✉, А. Т. Агджоян, А. Ю. Потанина, Д. С. Адамов, Е. В. Балановская

Медико-генетический научный центр имени академика Н. П. Бочкова, Москва, Россия

Ханты и манси — коренные малочисленные народы Западной Сибири с уникальными культурными, антропологическими и лингвистическими особенностями. Изучение их генофонда позволяет реконструировать генетическую структуру населения, говорившего на угорских языках, от которого в современности сохранились только ханты, манси, а также венгры, в чьем генофонде присутствуют следы средневековой миграции угорязычных мадьяр. Детальная характеристика генофонда хантов и манси важна для реконструкции угорских популяций и генетической истории региона. Целью исследования было изучить репрезентативные выборки хантов ($n = 83$) и манси ($n = 74$) на основе базовой панели из 60 SNP-маркеров и углубленной панели 74 SNP-маркеров Y-хромосомы статистическими и картографическими методами в контексте коренного народонаселения Урала и Западной Сибири. Выявлены различия генофондов хантов и манси и по базовой панели гаплогрупп Y-хромосомы, и по ветвям гаплогрупп N2 и N3a4. Основная часть генофонда хантов равномерно распределена между N2-Y3195 (26%), N2-VL67 (23%) и N3a4-Z1936 (23%). В генофонде манси резко преобладает «западная» ветвь N2-Y3195 (69%). В многомерном генетическом пространстве манси тяготеют к популяциям Урало-Поволжья. Ханты по базовой панели Y-гаплогрупп сближаются с популяциями Западной и Южной Сибири. Анализ ветвей N3a4 показал, что ханты занимают промежуточное положение между «уральским» и «сибирским» кластерами: при движении предков хантов из Приуралья на северо-восток они включили оба генетических компонента. Геногеографические карты 10 ветвей гаплогруппы N3a4 в популяциях Урала и Западной Сибири отражают динамику генофонда в период от 4 до 2 тыс. лет назад.

Ключевые слова: ханты, манси, генофонд, Y-хромосома, SNP, гаплогруппа, N3a4-Z1936, N2-Y3195, N2-VL67

Финансирование: государственное задание Министерства науки и высшего образования РФ для Медико-генетического научного центра имени академика Н. П. Бочкова

Благодарности: авторы благодарят всех участников экспедиционного обследования (доноров образцов) и АНО «Биобанк Северной Евразии» (за предоставление коллекций ДНК).

Вклад авторов: Е. В. Балановская — руководство; А. Т. Агджоян — участник экспедиционного обследования обских угров; Г. Ю. Пономарёв — генотипирование Y-SNP маркеров; Г. Ю. Пономарёв, А. Ю. Потанина, Д. С. Адамов — статистический и картографический анализ, оформление статьи; Е. В. Балановская, Г. Ю. Пономарёв — дизайн исследования и написание статьи.

Соблюдение этических стандартов: исследование одобрено этическим комитетом Медико-генетического научного центра имени Н. П. Бочкова (протокол № 1 от 29 июня 2020 г.).

✉ Для корреспонденции: Георгий Юрьевич Пономарёв
ул. Москворечье, д. 1, 115522, г. Москва, Россия; st26i900@gmail.com

Статья получена: 09.09.2024 Статья принята к печати: 01.10.2024 Опубликовано онлайн: 28.10.2024

DOI: 10.24075/vrgmu.2024.044

GENETIC PORTRAITS OF KHANTY AND MANSI BASED ON THE Y CHROMOSOME HAPLOGROUPS IN THE CONTEXT OF GENE POOLS OF RUSSIA

Ponomarev GYu ✉, Agdzhoyan AT, Potanina AYu, Adamov DS, Balanovska EV

Research Centre for Medical Genetics, Moscow, Russia

Khanty and Mansi are small indigenous peoples of Western Siberia with the unique cultural, anthropological, and linguistic characteristics. The study of their gene pool will make it possible to reconstruct the genetic structure of the Ugric-speaking population, of which in modern times only Khanty and Mansi remain, along with Hungarians, in whose gene pool there are traces of medieval migration of the Ugric-speaking Magyars. The detailed characterization of the gene pool of Khanty and Mansi is important for reconstruction of Ugric populations and genetic history of the region. The study was aimed to assess representative samples of Khants ($n = 83$) and Mansi ($n = 74$) based on the standard panel of 60 SNP markers and the extended panel of 74 Y-chromosomal SNP markers by statistical and cartographic methods in the context of indigenous population of Urals and Western Siberia. The differences between the gene pools of Khanty and Mansi have been revealed based on both standard panel of Y chromosome haplogroups and branches of haplogroups N2 and N3a4. Most of the Khanty gene pool is evenly distributed between N2-Y3195 (26%), N2-VL67 (23%), and N3a4-Z1936 (23%). The “Western” branch N2-Y3195 predominates in the Mansi gene pool (69%). Mansi gravitate towards populations of the Urals-Volga region in the multidimensional genetic space. Based on the standard panel of Y haplogroups, Khanty are close to the populations of Western and South Siberia. However, the analysis of branches N3a4 has shown that Khanty are intermediate between the “Uralic” and “Siberian” clusters: when the ancestors of Khanty moved from the Ural region to the northeast, these acquired both genetic components. The gene geographic maps of 10 haplogroup N3a4 branches in the populations of Urals and Western Siberia reflect the dynamic changes of the gene pool that took place 4–2 kyr.

Keywords: Khanty, Mansi, gene pool, Y-chromosome, SNP, haplogroup, N3a4-Z1936, N2-Y3195, N2-VL67

Funding: State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation for the Research Centre for Medical Genetics.

Acknowledgements: the authors would like to thank all participants of the expedition survey (donors of samples) and Biobank of North Eurasia for access to DNA collections.

Author contribution: Balanovska EV — management; Agdzhoyan AT — contribution to the expedition survey of Ob Ugrians; Ponomarev GYu — Y-SNP marker genotyping; Ponomarev GYu, Potanina AYu, Adamov DS — statistical and cartographic analysis, manuscript formatting; Balanovska EV, Ponomarev GYu — study design and manuscript writing.

Compliance with ethical standards: the study was approved by the Ethics Committee of the Research Centre for Medical Genetics (protocol No. 1 dated 29 June 2020).

✉ Correspondence should be addressed: Georgy Yu. Ponomarev
Moskvorechie, 1, 115522, Moscow, Russia; st26i900@gmail.com

Received: 09.09.2024 Accepted: 01.10.2024 Published online: 28.10.2024

DOI: 10.24075/brsmu.2024.044

Большинство представителей обских угров — ханты и манси — проживают в Ханты-Мансийском автономном округе Югра Тюменской области (далее ХМАО). Согласно переписи 2010 г., численность манси составляет 11 614 человек, хантов — 29 277 человек. Они говорят на языках угорской ветви уральской языковой семьи. Из современных народов на них говорят еще только венгры, унаследовавшие незначительный генетический след от средневековых мадьяр [1]. Обские угры обладают уникальным комплексом антропологических признаков, выделяемых в отдельную «уральскую расу» [2], а их культура включает два компонента: древний северный охотничий таежный (унаследованный от автохтонного населения) и южный скотоводческий (связанный с миграцией населения, говорившего на индоиранских языках) [3]. Популяционная структура обских угров формировалась в I тыс. н. э. по обе стороны Уральских гор — от Прикамья до бассейна Оби. С XIV–XV вв. их ареал постепенно сокращался и смещался на восток под давлением коми, мигрировавших из-за экспансии русского населения.

У манси выделялись четыре этнографические группы, которые отличались высоким уровнем эндогамии: в XVIII–XIX вв. доля эндогамных браков в них составляла в среднем более 80%. Позднее часть южных манси была ассимилирована татарами и русскими, а западные манси влились в северную и восточную группы манси. Наиболее многочисленная северная группа манси включила в себя популяции западных и южных манси, а также хантов; брачные контакты с ненцами добавили монголоидных черт в их генетический портрет. Восточные манси сохранили антропологический тип, близкий к финноязычным народам Урало-Поволжья [2].

У хантов диалекты трех этнографических групп настолько различались, что их приравнивали к самостоятельным языкам, а средний уровень эндогамии в них в XVIII–XIX вв. достигал 90% [2]. Культура северных хантов наиболее близка к северным манси и ненцам, восточных хантов — к селькупам. Южная группа к настоящему времени исчезла, но предполагается, что «угорский» субстрат в культуре [4, 5] и генофонде [6] заболотных сибирских татар унаследован от южных групп манси и хантов.

В Y-генофонде обских угров выявляются оба генетических компонента — западноевразийский и восточноевразийский [1, 7–14], причем преобладает восточный (у хантов — 77%, у манси — 89%), происхождение которого связывают с верхнепалеолитической миграцией из Южной Сибири и Центральной Азии [10]. По данным мтДНК фиксируется обратный тренд: максимальная доля западноевразийского компонента (у хантов — 59%, у манси — 69%) [10]. Показана генетическая связь хантов с коми-зырянами и самодийскими народами (энцами, тундровыми и лесными ненцами, нганасанами) на фоне генетических отличий обских угров от большинства народов Сибири (алтайцы, буряты, кеты, селькупы, эвенки, долгане, якуты) и Центральной Азии [15].

В исследовании филогеографии гаплогруппы N и моделей экспансии ее носителей данные об обских уграх представлены лишь по сумме гаплогрупп N2 и N3 [9] (по номенклатуре гаплогруппы N, введенной в исследованиях [12]). Позднее было показано, что в Западной Сибири частота гаплогруппы N2 с севера на юг убывает, а гаплогруппы N3, напротив, возрастает [12]. Анализ субвариантов N3a4 в генофонде венгров [1, 12] позволил установить, что предки обских угров и мадьяр разделились около 2700–2900 лет назад.

У хантов, возможно, сохраняются значительные генетические различия между этнографическими группами: если в северной группе частоты N2 и N3 равны (по 38%) [7], то в южной частота N3 почти в 2 раза выше (64%) [10], хотя эти различия могут быть связаны с малыми выборками: $n = 47$ в северной и $n = 28$ в южной группах.

Недавно проведенное исследование генофонда хантов и манси по базовой панели 60 маркеров Y-хромосомы указало на наличие трех компонентов в генофонде обских угров: сибирского, уральского и североευропейского [16]. Преобладает сибирский компонент (80%), в котором доминирует гаплогруппа N2, а второе место делят N3a4 (североευропейский компонент) и N3a1 (уральский). Выявленные различия между генофондами манси и хантов [16] могут отражать в себе разные аспекты генетической истории угров и требуют более детального анализа.

В данном исследовании мы значительно расширили спектр изучаемых популяций и уровень генотипирования, максимальное внимание уделив геногеографии разных вариантов гаплогрупп N2 и N3a4. Доминирующая у обских угров N2 распространена от Поволжья до Дальнего Востока, и анализ генетического ландшафта разных ветвей этой гаплогруппы может дать новую информацию о генетической истории угров. Не менее важна гаплогруппа N3a4, частота которой у обских угров выше, чем у большинства других популяций Урала и Сибири. Хотя современный ареал N3a4 сосредоточен на севере Восточно-Европейской равнины, ее происхождение связывают с Западной Сибирью [1, 11, 12]. Поэтому создание подробных генетических портретов обских угров в контексте широкого ряда окружающих популяций необходимо для понимания генетической истории обширного массива коренных народов России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Популяционные выборки хантов ($n = 83$) и манси ($n = 74$) изучены в рамках экспедиционного обследования по проекту РФФИ № 16-06-00303а при участии Биобанка Северной Евразии и охватили обширный спектр локальных популяций (рис. 1). Несмотря на наблюдаемые генетические различия между локальными группами хантов (рис. 1), для целей данного исследования мы объединили их в одну выборку на основании общей этнической принадлежности и культурной идентичности. Такое объединение позволяет провести статистический анализ, отражающий генетические характеристики хантов как единой этнической популяции. В исследование включены только неродственные мужчины (минимум до третьего поколения), чьи отцы и деды родились в изучаемых популяциях данного этноса. Данные о группах сравнения предоставлены Биобанком Северной Евразии.

Выделение ДНК из образцов венозной крови проводили на автоматической станции для выделения и очистки нуклеиновых кислот Qiagen QIASymphony SP, генотипирование — методом OpenArray на амплификаторе QuantStudio 12 Flex (Thermo Fisher Scientific; США). Базовый анализ провели по 60 SNP-маркерам Y-хромосомы, наиболее характерным для народонаселения Северной Евразии: D-M174, E-M35, E-M78, C-M217, C-F3791, C-F5481, C-F3918, C-M48, C-SK1066, C-M407, G-M201, G1-M285, G2-P15, G2-FGC595, G2-M406, G2-P303, H-M69, I-M170, I-M253, I-P37.2, I-M223, J1-M267, J1-P58, J2-M172, J2-M12, J2-M67, J2-M9, L-M20, L-M317, T-M70, N-M231, N-M128, N2-Y3205, N-M178, N3a1-B211, N3a2-M2118,

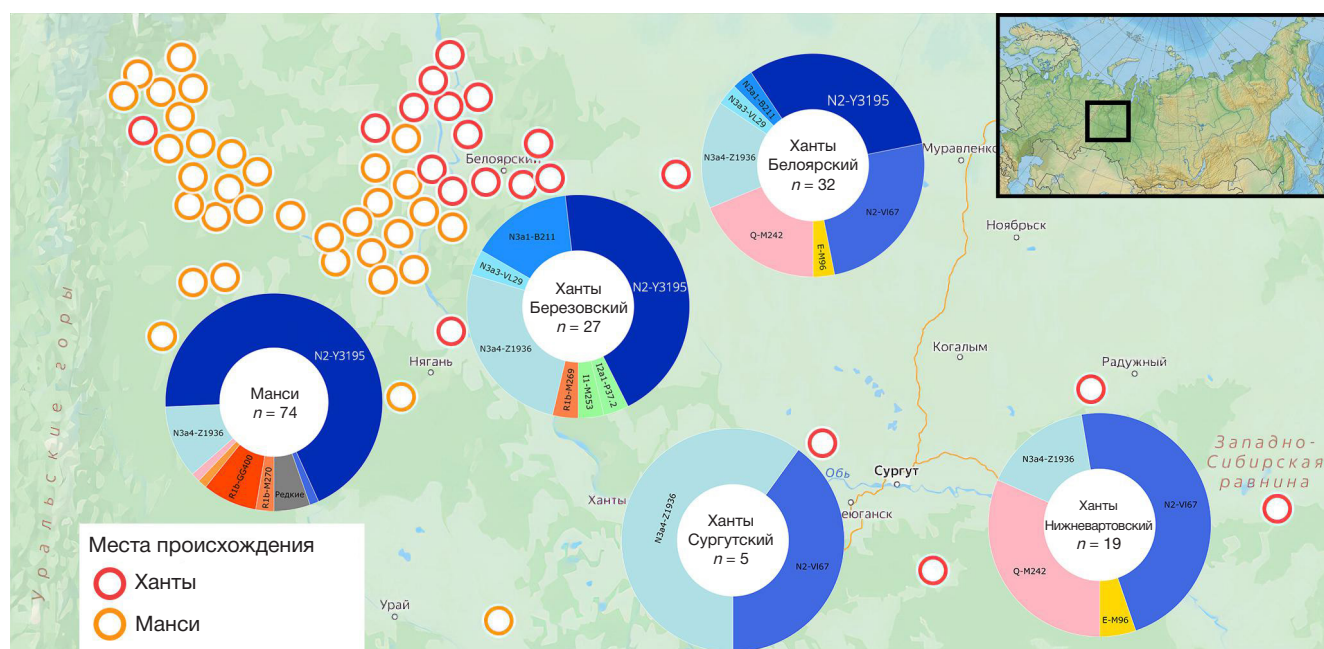


Рис. 1. Состав генофондов и карта мест происхождения образцов манси и разных групп хантов. Северные манси обследованы в Берёзовском районе ХМАО и его окрестностях вдоль рек Сосьва и Ляпин (предки по прямой мужской линии родились в поселениях Берёзово, Сосьва, Ванзетур, Карым, Кимкьясуй, Ломбовож, Верхние, Новинская, Няксимволь, Саранпауль, Хулимсунт, Патрасуй, Рахтынья, Сартынья, Ханглытур, Щёкурья, Ясунт, Уньюган, а также в местах мансийских стойбищ). Ханты обследованы в Белоярском ($n = 32$), Берёзовском ($n = 27$), Сургутском ($n = 5$) и Нижневартовском ($n = 19$) районах ХМАО

N3a3-CTS10760, N3a4-Z1936, N3a5a-F4205, N-B202, N-B479, O-P186, O-M119, O-P31, O-M122, O-P201, O-M134, Q-M242, R1a-M198, R1a-PF6202, R1a-Y2395, R1a-CTS1211, R1a-Z92, R1a-Z93, R1b-M343, R1b-Y13887, R1b-M269, R1b-L51, R1b-Z2105, R2-M124.

Специально для данного исследования образцы дополнительно генотипировали еще по 14 ветвям: гаплогруппы N2 (Y3195, VL67) и N3a4 (CTS1223, Y13850, Y24370, Y24360, L1034, L1442, Y28540, Y28544, Z1924, YP5259, Z35275, Z1928).

Генетические связи и датировки происхождения гаплогрупп были приведены по древу Y-хромосомы ресурса YFull [17], если не указано иначе. Эволюционный возраст ветвей основан на анализе TMRCA (время от последнего общего предка до современности) с предоставлением 95%-х доверительных интервалов (CI, Confidence Interval). Статистический анализ проводили с помощью Statistica 7.0 (StatSoft; США), генетические расстояния Нея рассчитывали в Dajenetic [18]. Геногеографические карты создавали в оригинальной программе GeneGeo [19] методом обратных взвешенных расстояний Шепарда со степенью весовой функции $K = 2$ и радиусом влияния 1100 км.

Для картографирования гаплогруппы N2 использовали цветовую шкалу с максимумом 60% частоты, для N3a4 — с 30%. Формирование выборок для сравнительного анализа основывалось на цели изучения генетической структуры хантов и манси в широком масштабе Западной Сибири и Уральского региона. В связи с этим определение степени

градации каждой популяции было продиктовано сочетанием факторов обширности ареала популяции и ее гетерогенности, поскольку для построения детальных и достоверных карт распространения гаплогрупп необходимо обеспечить максимальное географическое покрытие. Данные Биобанка Северной Евразии дополнены информацией из ранее опубликованных работ [1, 11–14, 20–23].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Генетические портреты обских угров в контексте окружающих их народов

В генофондах обских угров выявлено 13 вариантов гаплогрупп Y-хромосомы (табл. 1, рис. 1, 2), которые показывают, что генофонды хантов и манси, несмотря на географическую и лингвистическую близость, весьма различны. Хотя в обеих популяциях преобладает гаплогруппа N2, у манси ее частота значительно выше (70%), чем у хантов (49%); а частота N3a4 в два раза выше у хантов (23%) по сравнению с манси (11%). Редкие гаплогруппы присутствуют у манси и хантов в разных пропорциях. Особо стоит отметить повышение у хантов частоты Q (14%), а у манси — R1b (11%).

Преобладающие в генетических портретах обских угров гаплогруппы N2 и N3a широко распространены в коренном народонаселении Приуралья и Западной Сибири (рис. 2): они доминируют во многих популяциях региона,

Таблица 1. Частоты (%) гаплогрупп Y-хромосомы в генофондах хантов и манси

Популяция	Размер выборки	C-M217 (xM48, M407)	E-M96	I1-M253	I2a1-P37.2	N2		N3a1-B211	N3a3-VL29	N3a4-Z1936	Q-M242	R1a-M198 (xM458, Z93)	R1b	
						Y3195	VL67						GG400	M269(xGG400)
Манси	74	1,35	0	1,35	1,35	68,92	1,35	1,35	0	10,81	1,35	1,35	8,11	2,7
Ханты	83	0	2,38	1,19	1,19	26,19	22,62	5,95	2,38	22,62	14,29	0	1,19	0

Примечание: красно-розовыми оттенками отмечен градиент от наименьших частот к наибольшим: чем интенсивнее окраска ячейки, тем выше частота

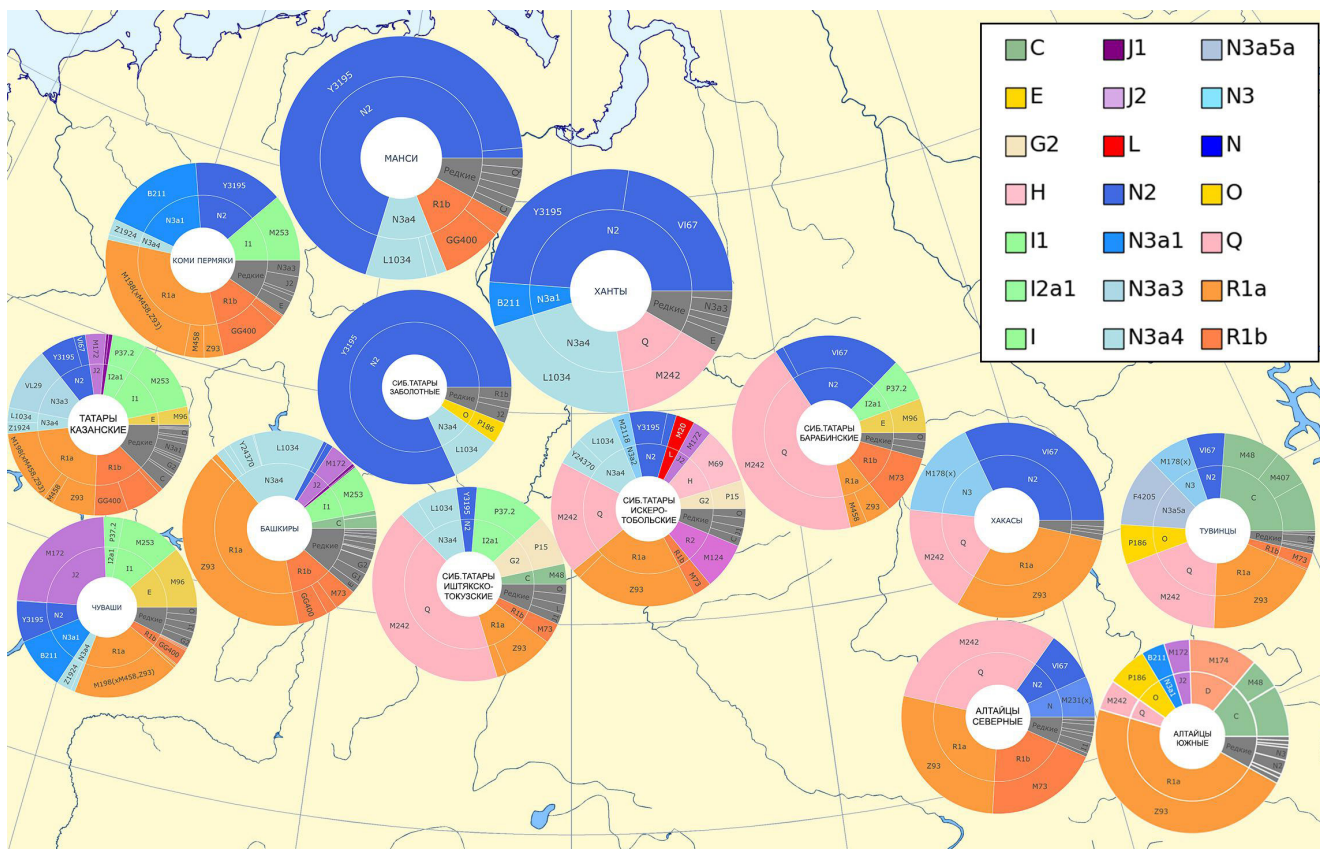


Рис. 2. Генетические портреты обских угров и окружающих коренных народов Приуралья и Западной Сибири. Во внутреннем кольце указано название гаплогруппы, во внешнем кольце — маркеры, ее определяющие; разделение секторов внешних колец отражает частоту встречаемости субгаплогруппы в популяции. В легенде указан цвет каждой гаплогруппы Y-хромосомы

свидетельствуя о схожих исторических процессах и миграционных путях.

Паттерн с доминированием гаплогруппы N2 и значительным присутствием N3a4, характерный для обских угров и многих коренных народов региона, указывает на значимость восточноевразийского генетического компонента в их генофондах и, возможно, отражает древние миграционные волны из Сибири или Центральной Азии.

Своеобразие генофонда манси проявляется в высокой частоте гаплогруппы R1b (11%), а именно ее ветви GG400 (8%). Наиболее близким к генетическому портрету манси оказываются заболотные сибирские татары, отличающиеся от них лишь наличием восточноазиатской гаплогруппы O. Среди приуральских популяций к манси наиболее близки коми-пермяки, но у них более значительное западноевразийское влияние отражено в увеличении частот R1a, N3a1 и I1.

Особенностью генофонда хантов, помимо высокой доли гаплогрупп N2 и N3a4, является высокая частота гаплогруппы Q, отражающей значительное восточноевразийское влияние. Гаплогруппа Q присутствует у алтайцев, хакасов, тувинцев, у большинства групп сибирских татар и может отражать генетические связи обских угров с населением, мигрировавшим из Центральной и Восточной Азии.

Геногеография гаплогрупп N2 и N3a4

Для ветвей гаплогрупп N2 и N3a4, наиболее характерных для обских угров, проведен картографический анализ (рис. 3, 4). Он позволяет выявлять пространственные закономерности даже при неполноте данных о частотах

Y-хромосомы в окружающих популяциях, что позволяет включить в опубликованные данные о гаплогруппах N2 и N3a4. Несмотря на разную историю происхождения, эти гаплогруппы «современники»: они возникли около 4,5 (5,1–3,8) тыс. лет назад и начали филогенетический рост.

Гаплогруппа N2 разделяется на западную ветвь Y3195 (рис. 3А) и восточную ветвь VL67 (рис. 3Б). Восточная ветвь достигает высокой частоты у восточных хантов (60%) и гыданских ненцев (72%) Тазовского района Ямало-Ненецкого автономного округа, сохранивших традиционную социальную структуру [14]. Наши результаты свидетельствуют об ином диапазоне частот: максимальная частота VL67 (42%) характерна для тофаларов, второе место делят ханты и хакасы (22%). Однако при выделении восточных хантов (Сургутского и Нижневартовского районов) частота VL67 повышается до 43%, а в нашей небольшой выборке лесных ненцев достигает 61%.

У манси, напротив, восточная ветвь N2 обнаружена с минимальной частотой (1%), а все разнообразие N2 представлено западной ветвью Y3195 (69%). Максимальной частоты она достигает у заболотных сибирских татар (81%), а со средними частотами распространена у марийцев (32%), хантов (26%), удмуртов (17%) и коми-пермяков (14%).

Распределение обеих ветвей имеет четко выраженную географическую корреляцию и общую область пересечения на территории бассейнов рек Обь и Иртыш.

Гаплогруппа N3a4 представлена двумя основными ветвями Y13850 и Z1924 в наиболее важном для генетической истории угров ареале Западной Сибири и Приуралья: на древе гаплогруппы N3a4 (рис. 4) ветвь Y13850 обозначена синим фоном, ветвь Z1924 —

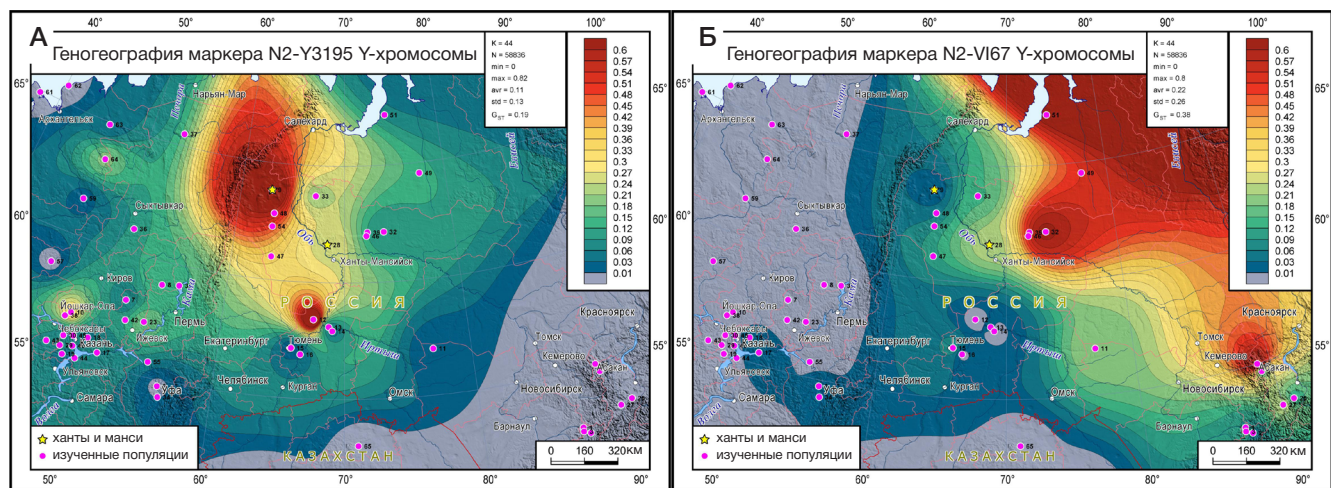


Рис. 3. Геногеография основных ветвей гаплогруппы N2 Y-хромосомы: западной ветви Y3195 гаплогруппы N2 (А) и восточной ветви VL67 гаплогруппы N2 (Б)

зеленым. Ветвь Y13850 возникла около 4,1 (4,8–3,4) тыс. лет назад [1, 14, 23] и дала начало урало-сибирскому кластеру линий Y-хромосомы. Вторая ветвь Z1924 возникла примерно в то же время (4,8–3,4 тыс. лет назад) и распространилась в западных регионах Северной Евразии, встречаясь с невысокой частотой в Приуралье, где ареалы обеих ветвей (Y13850 и Z1924) пересекаются. В изученных нами популяциях обских угров основная масса образцов относится к большому урало-сибирскому кластеру Y13850. Исключение составляет лишь один образец манси с маркером Z35275, относящимся к западному кластеру Z1924 (рис. 4).

Основная ветвь Y13850 (рис. 5А) важна как связующая нить между народами угорской языковой семьи — обскими уграми и средневековыми мадьярами (одними из предков венгров) [11, 13]. В генофонде обских угров линия Y13850 достигает частоты 23% у хантов и 8% у манси. Она делится на две субветви: Y24370 (не обнаружена у обских угров) и L1034, к которой относятся почти все изученные образцы хантов и манси с гаплогруппой N3a4 (рис. 5Б). Субветвь L1034 также дает начало двум дочерним линиям: L1442 (не обнаружена у обских угров) и Y28540, которая возникла 3,6 (4,5–2,7) тыс. лет назад, полностью включила в себя всех носителей N3a4 среди хантов (23%) и большую часть

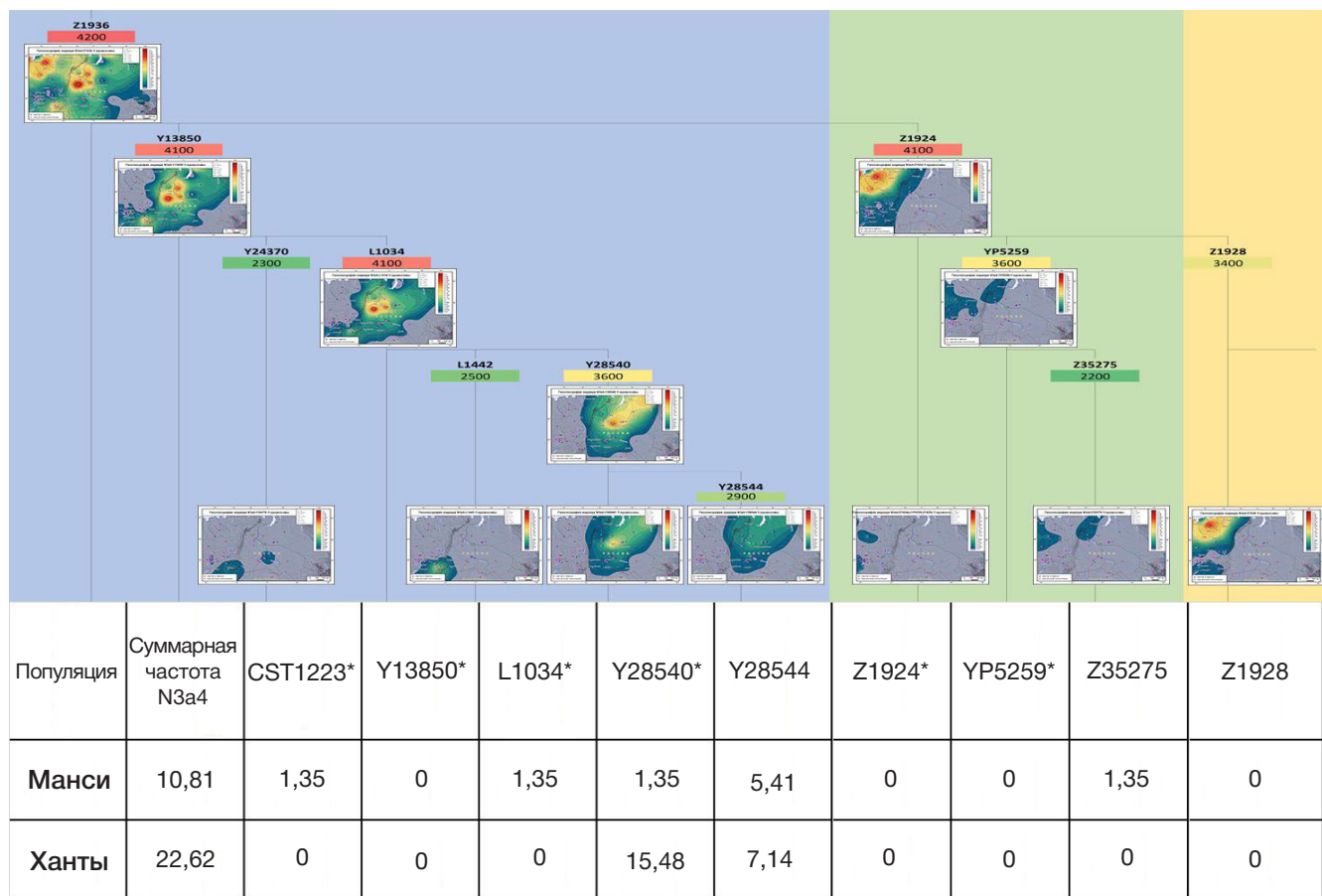


Рис. 4. Филогенетическая структура урало-сибирского кластера N3a4 и частота встречаемости отдельных линий в популяциях хантов и манси. Числа под наименованием ветвей показывают их датировки в тысячах лет назад (кya); 95%-е доверительные интервалы приведены в тексте

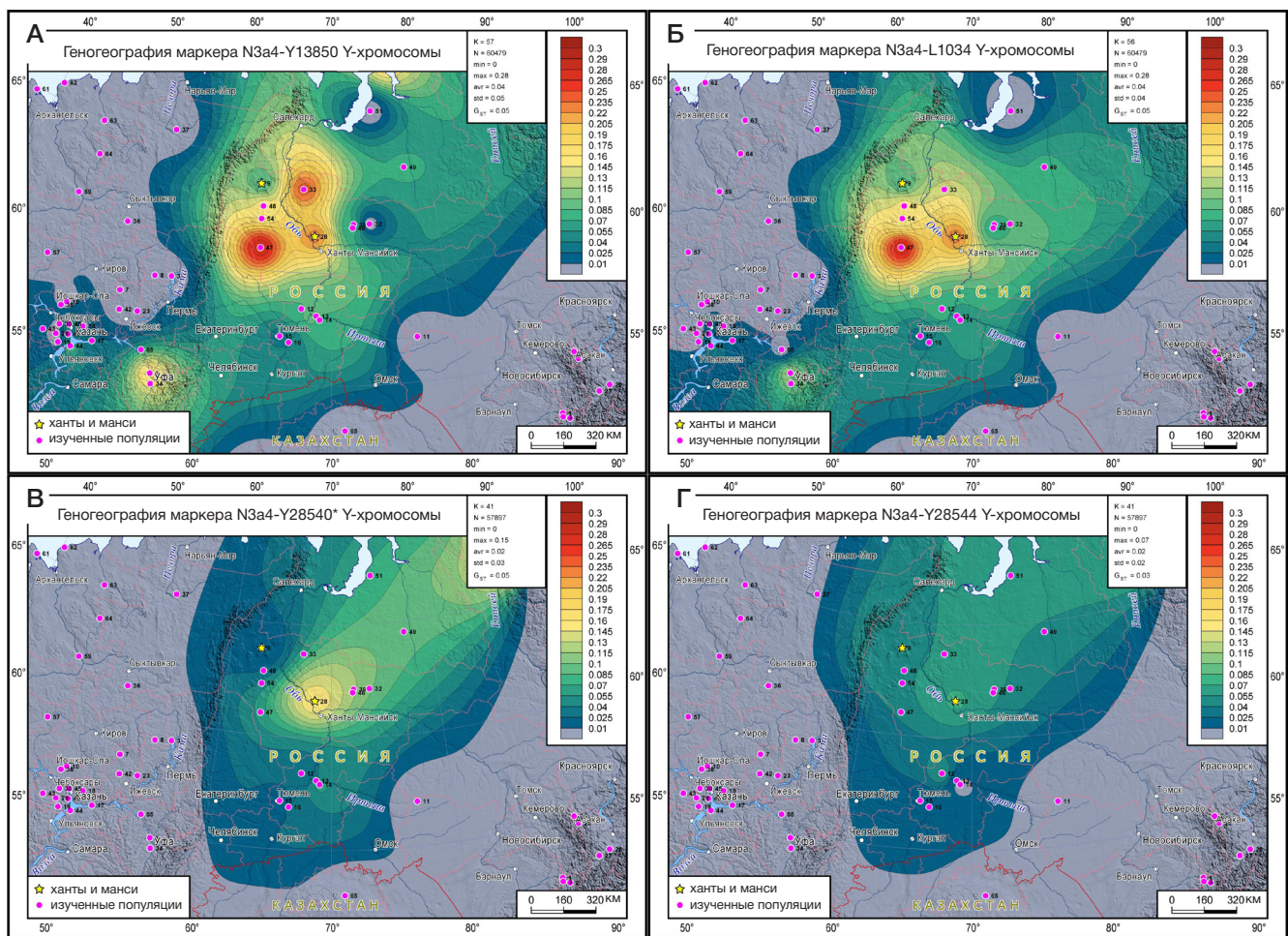


Рис. 5. Географическое распространение и частота встречаемости субветвей гаплогруппы N3a4. **А.** Геогеография ветви Y13850 гаплогруппы N3a4. **Б.** Геогеография ветви L1034 гаплогруппы N3a4. **В.** Геогеография ветви Y28540 гаплогруппы N3a4. **Г.** Геогеография ветви Y28544 гаплогруппы N3a4

манси (7%). Ветвь Y28540 вновь делится на два варианта (рис. 4): дочерняя Y28544 (рис. 5Г) возникла 2,9 (3,9–2,1) тыс. лет назад и примерно с равной частотой встречается у хантов и манси; а непосредственно корневой вариант Y28540(xY28544) (рис. 5В) преобладает у хантов (15%) и редок у манси (1%).

За высокой частотой корневого варианта у хантов, скорее всего, скрываются несколько дочерних линий, обнаружить которые позволит полногеномное секвенирование. Вероятнее всего, обе ветви (Y28544 и прикорневая Y28540(xY28544)) унаследованы хантами и манси от общих предков, но ханты сохранили высокую частоту корневого варианта благодаря большей численности и обширности ареала расселения разных эндогамных этнографических групп.

Картографирование ветви L1034 демонстрирует ее широкое распространение в Западной Сибири и Урало-Поволжье, а также два всплеска частоты. Один максимум L1034 наблюдается у хантов данного исследования (~23% частоты), а второй — у южных манси (~27% частоты), впервые опубликованных в работе [13] и упоминающихся в других работах [1, 24]. Столь высокие значения у южных манси резко отличаются как от нашей выборки северных манси (8%), представленной в данном исследовании, так и от выборки [11] (15%). Различия по частоте ветви L1034 между географически отдаленными субпопуляциями внутри хантов и манси могут быть объяснены влиянием генетического дрейфа и малым объемом выборки, в итоге сместившими соотношения частот гаплогрупп.

Положение обских угров в генетическом пространстве коренных народов России

Анализ положения угров в генетическом пространстве методом многомерного шкалирования проведен дважды: 1) по стандартной панели из 38 Y-SNP-маркеров, позволившей включить опубликованные данные о ненцах и восточных хантах [14, 23] (табл. 2, рис. 6А); 2) анализ популяций нашего коллектива по расширенной панели 48 Y-SNP-маркеров (табл. 2, рис. 6Б), которая дополнительно включила 10 субветвей гаплогруппы N3a4, играющих ключевую роль в разделении генетических ландшафтов Сибири и Европы. Анализ, впервые проведенный на столь детализированном уровне, позволяет проследить динамику генофонда во времени. Анализ по стандартной панели 38 Y-SNP-маркеров учитывает паттерн генетических связей, которые начали формироваться ранее 4 тыс. лет назад (до подразделения гаплогруппы N3a4 на субветви). Анализ по панели 48 Y-SNP-маркеров, расширенной за счет субтипирования гаплогруппы N3a4, отражает особенности населения изучаемой территории в более поздний период.

Анализ по стандартной панели 38 Y-SNP-маркеров. График многомерного шкалирования по стандартной панели выявил два кластера популяций (рис. 6А). Уральский кластер включил финно-угорские и тюркские популяции Уральского региона; к этому кластеру близки манси вместе с заболотными сибирскими татарами. Сибирский кластер включил, кроме тюркоязычных народов Сибири,

Таблица 2. Паттерн генетических расстояний от обских угров до окружающих народов России

Панель генотипирования		Стандартная панель			Расширенная панель *		
Этносы и субэтноты	Размер выборки (чел.)	38 SNP			48 SNP		
		Манси	Ханты	Обские угры	Манси	Ханты	Обские угры
Манси	74	0,00	0,41	0,05	0,00	0,41	0,05
Сибирские татары заболотные	83	0,01	0,45	0,07	0,01	0,43	0,06
Обские угры	157	0,05	0,14	0,00	0,05	0,15	0,00
Марийцы	316	0,26	0,61	0,29	0,25	0,54	0,27
Ханты	84	0,41	0,00	0,14	0,41	0,00	0,15
Коми-пермяки	367	0,79	1,15	0,83	0,79	1,09	0,81
Татары казанские	432	1,20	1,24	1,13	1,25	1,35	1,20
Удмурты	260	1,22	1,23	1,14	1,22	1,17	1,12
Сибирские татары искеро-тобольские	64	1,47	0,74	1,04	1,58	0,95	1,21
Чуваши Татарстана	80	1,47	1,57	1,42	1,49	1,50	1,41
Чуваши Чувашии	419	1,52	1,90	1,57	1,52	1,84	1,54
Татары мишари	158	1,84	2,03	1,82	1,85	1,97	1,81
Татары кряшены	66	1,91	2,06	1,88	1,91	2,00	1,85
Бесермяне	49	2,00	1,53	1,70	1,99	1,47	1,68
Сибирские татары иштякско-токузские	59	2,18	0,88	1,38	2,32	0,88	1,44
Башкиры	943	2,57	1,54	1,95	3,31	3,20	3,18
Сибирские татары ялуторовские	77	2,57	2,12	2,28	2,66	2,24	2,40
Сибирские татары барабинские	70	2,90	0,68	1,38	2,90	0,62	1,36
Тоджинцы	69	3,88	1,16	1,92	3,87	1,10	1,90
Сибирские татары тюменские	59	3,90	1,97	2,62	4,21	2,04	2,76
Тофалары	42	3,91	0,89	1,68	3,91	0,83	1,65
Хакасы	178	3,92	0,82	1,61	3,93	0,76	1,59
Тувинцы	390	3,95	1,31	2,06	3,95	1,25	2,04
Алтайцы северные	161	4,02	1,18	1,95	4,03	1,12	1,93
Алтайцы южные	175	4,63	2,67	3,33	4,63	2,61	3,30
Ханты Казыма [14]	54	0,72	0,15	0,37	—	—	—
Ханты Русскинская [14]	64	1,85	0,56	1,06	—	—	—
Ненцы гыданские [23]	322	2,23	0,43	1,06	—	—	—

все популяции хантов и ненцев. Популяции Южной Сибири (тоджинцы, тофалары, тувинцы, хакасы) генетически близки к хантам и значительно отличаются от манси (рис. 6А, табл. 2). «Географический принцип» нарушают популяции ялуторовских сибирских татар, тяготеющих к Уральскому кластеру, и башкиры, максимально близко подошедшие к Сибирскому кластеру.

Анализ по расширенной панели 48 Y-SNP-маркеров. Положение обских угров в генетическом пространстве уточняется при сравнении графиков многомерного шкалирования (рис. 6А и рис. 6Б) благодаря делению информативной гаплогруппы N3a4 на субветви. Очевидно, что Сибирский и Уральский кластеры приобретают более четкие различия и дальше расходятся друг от друга в генетическом пространстве. При этом ханты выходят из Сибирского кластера и приближаются к

Уральскому. Башкиры, напротив, еще больше удаляются и от Уральского кластера, и от хантов: при переходе к расширенной панели их генетические расстояния от хантов возрастают в два раза: от $d = 1,5$ до $d = 3,2$ (табл. 2) благодаря весоному вкладу гаплогруппы N3a4 в их генофонд. Манси вместе с заболотными сибирскими татарами, хантами и финноязычными популяциями Приуралья (марийцами, $d = 0,2$; коми-пермяками, $d = 0,8$; удмуртами, $d = 1,2$) образуют новый Протоуральский кластер (рис. 6Б).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В продолжение исследования угорских народов нами значительно уточнены и расширены выводы, сделанные в предыдущей публикации [16].

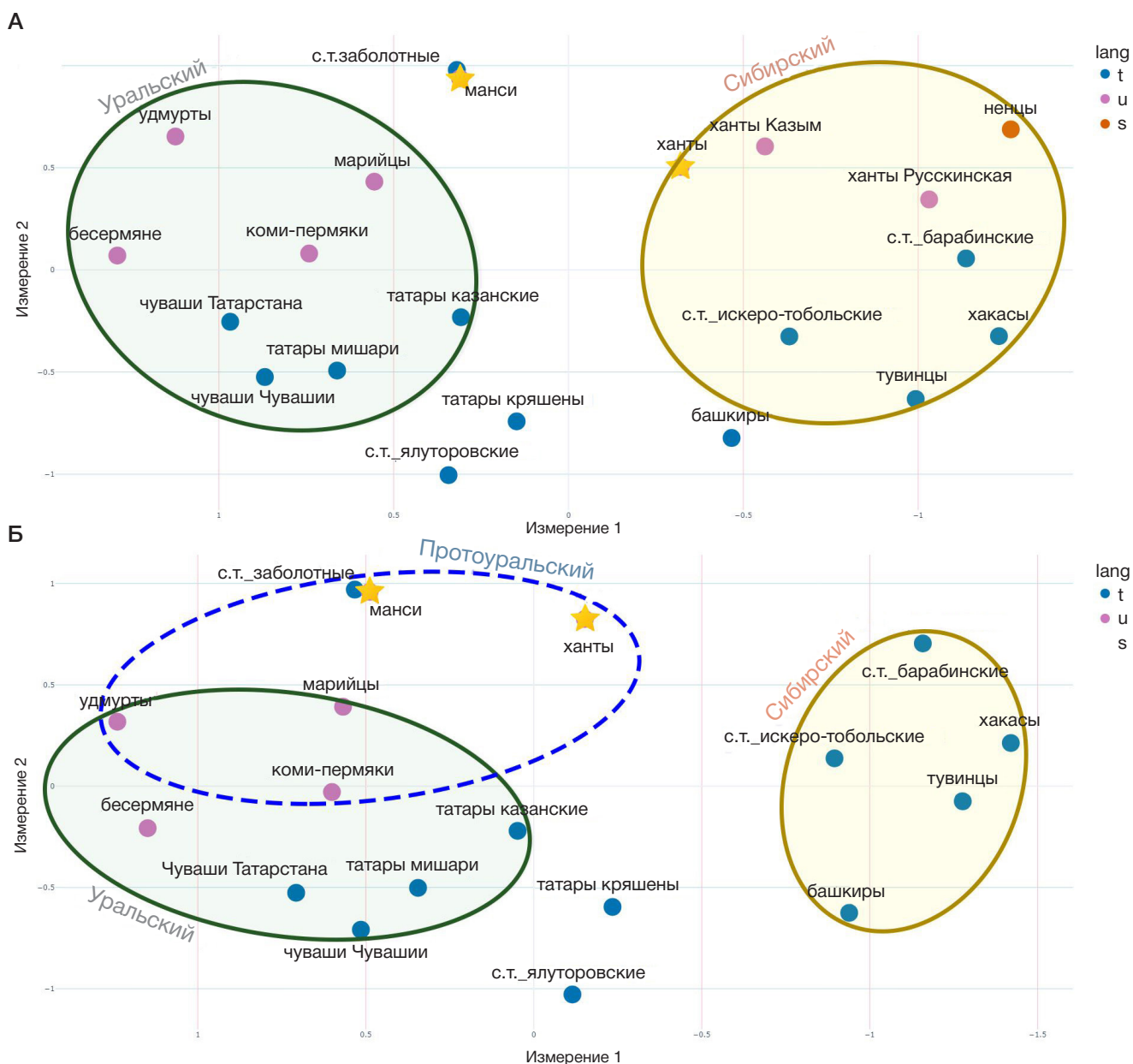


Рис. 6. Положение обских угров в генетическом пространстве окружающих народов России. **А.** График многомерного шкалирования по стандартной панели 38 маркеров Y-хромосомы (коэффициент стресса = 0,14; коэффициент алиенации = 0,16). **Б.** График многомерного шкалирования по расширенной панели 48 маркеров Y-хромосомы (коэффициент стресса = 0,16; коэффициент алиенации = 0,17). Розовым цветом обозначены народы, говорящие на языках уральской лингвистической семьи (u); синим цветом — принадлежность к тюркской ветви алтайской языковой семьи (t)

Дополнительный анализ субветвей N2 и N3a4 и положения обских угров в генетическом пространстве по расширенной панели маркеров Y-хромосомы подтвердил доминирующее влияние восточноевразийского компонента на их генофонды. Однако геногеография ветвей N2 выявила значительные различия: у хантов восточная VI67 и западная Y3195 ветви представлены примерно с равными частотами (около четверти генофонда каждая); у манси западная ветвь составляет уже две трети всего их Y-генофонда, а восточная ветвь практически отсутствует. С учетом истории миграций мансийского населения это может указывать, что в период формирования субветвей N2 протомансийские популяции находились намного западнее современного ареала, и поэтому влияние восточноевразийского компонента мало. Это подтверждает и положение манси в генетическом пространстве: наиболее генетически близки к ним финно-угорские народы Поволжья.

Реконструкция генетической истории хантов выглядит проблематичнее. Учитывая широкий ареал распространения и равный вклад восточноевразийского и уральского компонентов, можно предложить несколько гипотез о формировании их генофонда. Возможно, предки хантов первоначально проживали на территории Приуралья и при продвижении на северо-восток ассимилировали местное население, в генофонде которых значительный вес имела гаплогруппа Q. Такая гипотеза основана на равном вкладе обеих ветвей N2 и высокой частоте восточной ветви N2 у северных и восточных хантов, а также повышении частоты N3a4. График многомерного шкалирования подтверждает данную гипотезу, демонстрируя сближение хантов с народами финно-угорского Поволжья именно за счет вклада гаплогруппы N3a4 у хантов. Согласно другой гипотезе, протохантыйские популяции изначально обладали и обеими ветвями N2, и уральским кластером N3a4, и сибирской гаплогруппой Q.

Эта гипотеза основана на том, что разные группы хантов имеют схожий спектр доминирующих гаплогрупп несмотря на широкий этнографический ареал.

Однозначно можно сказать, что генетические связи обских угров, обусловленные гаплогруппой N3a4, имеют давнее происхождение и важны для реконструкции генофонда угров наравне с ветвями гаплогруппы N2. Таким образом, наше исследование впервые демонстрирует, как филогенетическая структура гаплогрупп N3a4 и N2 четко разделяет генофонды Сибири и Европы, что является важным шагом в понимании популяционной истории региона.

ВЫВОДЫ

Осуществлен комплексный анализ генофондов хантов и манси по широкому спектру гаплогрупп Y-хромосомы в

контексте коренного народонаселения Западной Сибири и Урала. Подробное изучение филогенетической структуры восточного кластера гаплогруппы N3a4 позволило уточнить временные рамки и направления миграционных процессов в регионе. Определено положение обских угров среди коренных народов Сибири и Урала: манси генетически близки к популяциям Урало-Поволжья; ханты занимают промежуточное положение между уральским и сибирским кластерами, что отражает сложные исторические взаимодействия и смешение генетических компонентов. Таким образом, цель исследования успешно достигнута; полученные результаты расширяют понимание генетической истории обских угров и подчеркивают значимость детального анализа субветвей гаплогрупп Y-хромосомы для реконструкции исторических процессов в регионе.

Литература

- Post H, Németh E, Klíma L, Flores R, Fehér T, Türk A, et al. Y-chromosomal connection between Hungarians and geographically distant populations of the Ural Mountain region and West Siberia. *Scientific Reports*. 2019; 9 (1): 7786.
- Гемуев И. Н. и др., редакторы. Народы Западной Сибири: Ханты. Манси. Селькупы. Ненцы. Энцы. Нганасаны. Кеты. М.: Наука, 2005; 804 с.
- Соколова З. П. Ханты и манси. Взгляд из XXI века. М.: Наука, 2009; 755 с.
- Томилов Н. А. Тюркоязычное население Западно-Сибирской равнины в конце XVI первой четверти XIX вв. Изд-во ТГУ. Томск, 1981; 276 с.
- Бакиева Г. Т., Квашин Ю. Н. Тюрки, самодийцы и угры в Тобольском Прииртыше (к вопросу об этногенезе заболотных татар). Больше, чем этнограф. Сборник научных статей, посвященных памяти профессора В. В. Пименова. М.: Изд-во МГУ, 2015.
- Агджоян А. Т., Балановская Е. В., Падукова А. Д., Долинина Д. О., Кузнецова М. А., Запорожченко В. В. и др. Генофонд сибирских татар: пять субэтносов — пять путей этногенеза. *Молекулярная биология*. 2016; 50 (6): 978–91.
- Karafet TM, Osipova LP, Gubina MA, Posukh OL, Zegura SL, Hammer MF. High Levels of Y-Chromosome Differentiation among Native Siberian Populations and the Genetic Signature of a Boreal Hunter-Gatherer Way of Life. *Human Biology*. 2002; 74 (6): 761–89.
- Karafet TM, Osipova LP, Savina OV, Hallmark B, Hammer MF. Siberian genetic diversity reveals complex origins of the Samoyedic-speaking populations. *American Journal of Human Biology*. 2018; 30 (6): e23194.
- Rootsi S, Zhivotovsky LA, Baldovici M, Kayser M, Kutuev IA, Khusainova R, et al. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *European Journal of Human Genetics*. 2007; 15 (2): 204–11.
- Pimenoff VN, Comas D, Palo JU, Vershubsky G, Kozlov A, Sajantila A. Northwest Siberian Khanty and Mansi in the junction of West and East Eurasian gene pools as revealed by uniparental markers. *European Journal of Human Genetics*. 2008; 16 (10): 1254–64.
- Fehér T, Németh E, Vándor A, Kornienko IV, Csáji LK, Pamjav H. Y-SNP L1034: limited genetic link between Mansi and Hungarian-speaking populations. *Molecular Genetics and Genomics*. 2015; 290 (1): 377–86.
- Illumäe AM, Reidla M, Chukhryaeva M, Järve M, Post H, Karmin M, et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial Time-Resolved Phylogeography that Cuts across Language Families. *The American Journal of Human Genetics*. 2016; 99 (1): 163–73.
- Dudás E, Vágó-Zalán A, Vándor A, Saypasheva A, Pomozi P, Pamjav H. Genetic history of Bashkirian Mari and Southern Mansi ethnic groups in the Ural region. *Molecular Genetics and Genomics*. 2019; 294 (4): 919–30.
- Харьков В. Н., Колесников Н. А., Валихова Л. В., Зарубин А. А., Сваровская М. Г., Марусин А. В. и др. Связь генофонда хантов с народами Западной Сибири, Предуралья и Алтая-Саян по данным о полиморфизме аутосомных локусов и Y-хромосомы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023; 27 (1): 46–54.
- Karafet TM, Mendez FL, Meilerman MB, Underhill PA, Zegura SL, Hammer MF. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Research*. 2008; 18 (5): 830–38.
- Агджоян А. Т., Пономарев Г. Ю., Сальникова А. Д., Лавряшина М. Б., Пылёв В. Ю., Балановская Е. В. Генофонд обских угров в контексте народонаселения северной Евразии: геногеография ветвей гаплогруппы N Y-хромосомы. Культурное наследие народов Западной Сибири: угры. В сборнике: Материалы IX Всероссийского симпозиума «Культурное наследие народов Западной Сибири: угры»; 8–9 декабря 2022 г.; Киров: Изд-во МЦИТО, 2023; с. 31–36.
- Tree YTree v12.03.00 (cited 31 august 2024) Available from: <https://www.yfull.com/sc/tree/>
- Balanovsky O, Rootsi S, Pshenichnov A, Kivisild T, Churnosov M, Evseeva I, et al. Two Sources of the Russian Patrilineal Heritage in Their Eurasian Context. *The American Journal of Human Genetics*. 2008; 82 (1): 236–50.
- Кошель С. М. Геоинформационные технологии в геногеографии. В книге: И. К. Лурье, В. И. Кравцова, редакторы. Современная географическая картография. М.: Дата+, 2012; с. 158–66.
- Tambets K, Yunusbayev B, Hudjashov G, Illumäe AM, Rootsi S, Honkola T, et al. Genes reveal traces of common recent demographic history for most of the Uralic-speaking populations. *Genome Biology*. 2018; 19 (1): 139.
- Triska P, Chekanov N, Stepanov V, Khusnutdinova EK, Kumar GPA, Akhmetova V, et al. Between Lake Baikal and the Baltic Sea: genomic history of the gateway to Europe. *BMC Genetics*. 2017; 18 (S1): 110.
- Wong EHM, Khrunin A, Nichols L, Pushkarev D, Khokhrin D, Verbenko D, et al. Reconstructing genetic history of Siberian and Northeastern European populations. *Genome Research*. 2017; 27 (1): 1–14.
- Харьков В. Н., Валихова Л. В., Яковлева Е. Л., Сереброва В. Н., Колесников Н. А., Петелина Т. И. и др. Реконструкция происхождения гыданских ненцев на основе генетического анализа их родовой структуры с помощью нового набора YSTR-маркеров. *Генетика*. 2021; 57 (12): 1403–14.
- Pamjav H, Dudás E, Krizsán K, Galambos A. A Y-chromosomal study of mansi population from Konda River Basin in Ural. *Forensic Science International: Genetics Supplement Series*. 2019; 7 (1): 602–03.

References

- Post H, Németh E, Klima L, Flores R, Fehér T, Türk A, et al. Y-chromosomal connection between Hungarians and geographically distant populations of the Ural Mountain region and West Siberia. *Scientific Reports*. 2019; 9 (1): 7786.
- Gemuev IN, i dr., redaktory. *Narody Zapadnoj Sibiri: Hanty. Mansi. Sel'kupy*. Nency. Jency. Nganasany. Kety. M.: Nauka, 2005; 804 s. Russian.
- Sokolova ZP. *Hanty i mansi. Vzgljad iz XXI veka*. M.: Nauka, 2009; 755 s. Russian.
- Tomilov NA. *Tjurkojazychnoe naselenie Zapadno-Sibirskoj ravniny v konce XVI pervoj chetverti XIX vv. Izd-vo TGU*. Tomsk, 1981; 276 s. Russian.
- Bakieva GT, Kvashnin YuN. *Tjurki, samodijcy i ugray v Tobol'skom Priirtysh'e (k voprosu ob jetnogeneze zabolotnyh tatar)*. Bol'she, chem jetnograf. Sbornik nauchnyh statej, posvjashhennyh pamjati professora V. V. Pimenova. M.: Izd-vo MGU, 2015. Russian.
- Agdzhoyan AT, Balanovska EV, Padyukova AD, Dolinina DO, Kuznetsova MA, Zaporozhchenko VV, et al. Gene pool of Siberian Tatars: Five ways of origin for five subethnic groups. *Molecular biology*. 2016; 50: 860–73.
- Karafet TM, Osipova LP, Gubina MA, Posukh OL, Zegura SL, Hammer MF. High Levels of Y-Chromosome Differentiation among Native Siberian Populations and the Genetic Signature of a Boreal Hunter-Gatherer Way of Life. *Human Biology*. 2002; 74 (6): 761–89.
- Karafet TM, Osipova LP, Savina OV, Hallmark B, Hammer MF. Siberian genetic diversity reveals complex origins of the Samoyedic-speaking populations. *American Journal of Human Biology*. 2018; 30 (6): e23194.
- Rootsi S, Zhivotovsky LA, Baldovitch M, Kayser M, Kutuev IA, Khusainova R, et al. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *European Journal of Human Genetics*. 2007; 15 (2): 204–11.
- Pimenoff VN, Comas D, Palo JU, Vershubsky G, Kozlov A, Sajantila A. Northwest Siberian Khanty and Mansi in the junction of West and East Eurasian gene pools as revealed by uniparental markers. *European Journal of Human Genetics*. 2008; 16 (10): 1254–64.
- Fehér T, Németh E, Vándor A, Kornienko IV, Csáji LK, Pamjav H. Y-SNP L1034: limited genetic link between Mansi and Hungarian-speaking populations. *Molecular Genetics and Genomics*. 2015; 290 (1): 377–86.
- Ilumäe AM, Reidla M, Chukhryaeva M, Järve M, Post H, Karmin M, et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial Time-Resolved Phylogeography that Cuts across Language Families. *The American Journal of Human Genetics*. 2016; 99 (1): 163–73.
- Dudás E, Vágó-Zalán A, Vándor A, Saypasheva A, Pomozi P, Pamjav H. Genetic history of Bashkirian Mari and Southern Mansi ethnic groups in the Ural region. *Molecular Genetics and Genomics*. 2019; 294 (4): 919–30.
- Kharkov VN, Kolesnikov NA, Valikhova LV, Zarubin AA, Svarovskaya MG, Marusin AV, Khitrinskaya IY, Stepanov VA, i dr. Svjaz' genofonda hantov s narodami Zapadnoj Sibiri, Predural'ja i Altaja-Sajan po dannym o polimorfizme avtosomnyh lokusov i Y-hromosomy. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. 2023; 27 (1): 46–54. Russian.
- Karafet TM, Mendez FL, Meilerman MB, Underhill PA, Zegura SL, Hammer MF. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Research*. 2008; 18 (5): 830–38.
- Agdzhoyan AT, Ponomarev GYu, Salnikova AD, Lavryashina MB, Pylev VYu, Balanovskaya EV. Genofond obskih ugray v kontekste narodonaselenija severnoj Evrazii: genogeografija vetvej gaplogruppy N Y-hromosomy. *Kul'turnoe nasledie narodov Zapadnoj Sibiri: ugray*. V sbornike: Materialy IX Vserossijskogo simpoziuma «Kul'turnoe nasledie narodov Zapadnoj Sibiri: ugray»; 8–9 dekabrya 2022 g.; Kirov: Izd-vo MCITO, 2023; s. 31–36. Russian.
- Tree YTree v12.03.00 (cited 31 august 2024) Available from: <https://www.yfull.com/sc/tree/>
- Balanovsky O, Rootsi S, Pshenichnov A, Kivisild T, Churnosov M, Evseeva I, et al. Two Sources of the Russian Patrilineal Heritage in Their Eurasian Context. *The American Journal of Human Genetics*. 2008; 82 (1): 236–50.
- Koshel SM. *Geoinformacionnye tehnologii v genogeografii*. V knige: I. K. Lur'e, V. I. Kravcova, redaktory. *Sovremennaja geograficheskaja kartografija*. M.: Data+, 2012; s. 158–66. Russian.
- Tambets K, Yunusbayev B, Hudjashov G, Ilumäe AM, Rootsi S, Honkola T, et al. Genes reveal traces of common recent demographic history for most of the Uralic-speaking populations. *Genome Biology*. 2018; 19 (1): 139.
- Triska P, Chekanov N, Stepanov V, Khusnutdinova EK, Kumar GPA, Akhmetova V, et al. Between Lake Baikal and the Baltic Sea: genomic history of the gateway to Europe. *BMC Genetics*. 2017; 18 (S1): 110.
- Wong EHM, Khrunin A, Nichols L, Pushkarev D, Khokhrin D, Verbenko D, et al. Reconstructing genetic history of Siberian and Northeastern European populations. *Genome Research*. 2017; 27 (1): 1–14.
- Kharkov VN, Valihova LV, Yakovleva EL, Serebrova VN, Kolesnikov NA, Petelina TI, i dr. Rekonstrukcija proishozhdenija gydanskih nencev na osnove geneticheskogo analiza ih rodovoj struktury s pomoshh'ju novogo nabora YSTR-markerov. *Genetika*. 2021; 57 (12): 1403–14. Russian.
- Pamjav H, Dudás E, Krizsán K, Galambos A. A Y-chromosomal study of mansi population from konda River Basin in Ural. *Forensic Science International: Genetics Supplement Series*. 2019; 7 (1): 602–03.