

Дамба Л.Д.^{1, 2)}, Балановская Е.В.²⁾, Агджоян А.Т.^{3, 2)}, Короткова Н.А.^{2, 4)}, Олькова М.В.²⁾,
Утриван С.А.^{2, 3)}, Пылёв В.Ю.²⁾, Айбыжы Е.В.⁶⁾, Доржу Ч.М.⁶⁾, Монгуш Б.Б.⁷⁾, Лавряшина М.Б.⁵⁾,
Кошель С.М.⁸⁾, Балановский О.П.^{3, 4)}

¹⁾ ГБУ «НИИ медико-социальных проблем и управления Республики Тыва»,
667003, ул. Кечил-оола, д. 2А, Кызыл, Россия;

²⁾ ФГБНУ «Медико-генетический научный центр», 115522, ул. Москворечье, д.1, Москва, Россия;

³⁾ ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН», 119991, ул. Губкина, д. 3, Москва, Россия;

⁴⁾ АНО «Биобанк Северной Евразии», 115201, ул. Котляковская, д. 3, Москва, Россия;

⁵⁾ ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный медицинский университет»,
650056, ул. Ворошилова, д. 22а, Кемерово, Россия;

⁶⁾ ФГБОУ ВО «Тувинский государственный университет», 667000, ул. Ленина, д. 36, Кызыл, Россия;

⁷⁾ ГБУ «Центр развития тувинской традиционной культуры и ремесел»,
667000, ул. Ленина, д. 7, Кызыл, Россия;

⁸⁾ МГУ имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра картографии и геоинформатики,
ГСП-1, Москва, 119991, Россия

ГЕНОФОНД ТРЕХ ВОСТОЧНЫХ РОДОВ ТУВИНЦЕВ ПО ДАННЫМ ПОЛИМОРФИЗМА Y-ХРОМОСОМЫ

Материалы и методы. Впервые изучен генофонд трех тувинских родов кол, оюн и хертек по широкой панели SNP-маркеров Y-хромосомы. На основе частот гаплогрупп проведен многомерный статистический анализ, построены карты генетических расстояний, отразившие положение трех тувинских родов в географическом пространстве Сибири и Центральной Азии. Выборки были сформированы из мужчин, не связанных родственными отношениями, все предки которых относились к данному роду и проживали на данной территории на протяжении не менее трех поколений. Сбор образцов (венозная кровь) сопровождался добровольным письменным информированным согласием под контролем Этической комиссии ФГБНУ «Медико-генетический научный центр».

Результаты. В генофонде северо-восточного рода кол преобладают две крупные ветви **Q** и **N**, причем на гаплогруппу **Q-M242** приходится более половины, а **N1a2-L666** – около четверти генофонда. Основу генофонда рода оюн составили три гаплогруппы: **R1a1a(xM458)** – чуть менее половины, **N1a2-L666** – около четверти и **R1b-M343** – менее четверти генофонда рода оюн. Гаплогруппы **Q-M242** и **N1a2-L666**, так же, как и у рода кол, доминируют в генофонде рода хертек, но с равной частотой, составляя каждая около трети генофонда. У рода хертек обнаружен тот же вариант гаплогруппы **Q**, что и у рода кол – **Q-M242**, а ветвь **N** представлена двумя вариантами **N1a2-L666** и **N3a5-F4205**. Таким образом, в генетических портретах родов кол и хертек основную роль играет «североевразийский» компонент, представленный гаплогруппами **Q-M242**, **N1a2-L666** и **N3a5-F4205**, а основные черты генетического портрета рода оюн создают «паневразийские» гаплогруппы.

Заключение. Полученные результаты – «генетические портреты» трех родов, матрицы генетических расстояний, дендрограмма и картографический анализ – показали, что ко всему кругу популяций Хакасии и Алтая генетически близок род оюн, в то время как рода хертек и кол генетически более своеобразны. Из окружающих популяций наиболее генетически далекими оказались северо-восточные соседи тувинцев – буряты: между общим кругом генетически сходных популяций Хакасии, Алтая, Тувы и бурятами проходит генетический разлом. Анализ генофонда тувинцев через призму родовой структуры демонстрирует свою высокую эффективность: на фоне кажущейся гомогенности генофондов географических популяций тувинцев именно генетические особенности тувинских родов позволяют внести новый вклад в реконструкцию их этногенеза.

Ключевые слова: этногенез; родовая структура; род; генофонд; Y-хромосома; SNP-маркеры; гаплогруппа

Введение

Комплексное изучение генофондов через призм их родовой структуры создает новые возможности для реконструкции этногенеза и генетической истории народов. Поэтому оно интенсивно развивается для многих народов мира, сохранивших родовую структуру, в том числе для целого ряда народов Урала, Сибири, Дальнего Востока и Центральной Азии [Юсупов с соавт., 2017, 2018; Жабегин с соавт., 2017, 2018; Богунов с соавт., 2017; Дамба с соавт., 2018]. Основным инструментом при этом служат маркеры Y-хромосомы, наследующейся так же, как и родовое имя – по отцовской линии, и отличающейся высоким полиморфизмом, позволяя отслеживать миграционные потоки. В данной работе продолжено изучение связи генофонда и родовой структуры одного из народов Южной Сибири – тувинцев – по маркерам Y-хромосомы.

Общая численность тувинцев – немногим более 270 тысяч человек. Из них в 2010 году 263 934 человека, включая 1 858 тувинцев-тоджинцев, проживали в Республике Тува [Всероссийская перепись населения, 2010], более 5 тысяч тувинцев – на северо-западе Монголии [Перепись населения Монголии, 2010] и более 4 тысяч – в Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая [Тувинцы Китая, 2000].

В Туве, расположенной в верхнем течении Енисея, горные системы занимают более 80% всей территории, а остальная небольшая часть приходится на межгорные котловины: центральную сухостепную Тувинскую, южную полупустынную Убсу-Нурскую, таежно-лесные Тоджинскую и Тере-Хольскую котловины. Центр республики представляет собой группу межгорных котловин, окруженную с запада, севера и востока высокими горными хребтами Восточного и Западного Саяна, а с юга – хребтами Западного и Восточного Танну-Ола. В историко-культурном отношении тувинцы делятся на две группы, совпадающие с природными зонами Тувы. Ареал «западной» группы тувинцев находится преимущественно в горно-степных районах западной Тувы, в степях Тувинской котловины и полупустынях Убсу-Нурской котловины. Ареал «восточной» группы охватывает горно-таежную зону: на северо-востоке Тувы Тоджинскую котловину, на юго-востоке – Тере-Хольскую котловину.

Тувинцы неоднократно изучались антропологами – в разных районах республики проведены исследования по классической расоведческой программе, этнической одонтологии, дерматогли-

фике, темпам физического развития и старения, типам телосложения и степени минерализации скелета, адаптивным к природной среде физиологическим показателям, краниологии, что позволило реконструировать антропологические процессы с эпохи энеолита-бронзы до современности [Аксянова, 2009]. Также изучен генофонд территориальных групп тувинцев по STR и SNP-маркерам Y-хромосомы, митохондриальной ДНК и по некоторым аутосомным маркерам [Голубенко с соавт., 1998, 2001; Деренко с соавт., 1999; Степанов с соавт., 2000а, 2000б, 2001; Харьков с соавт., 2013].

Однако родовая структура тувинцев пока оставалась вне пристального внимания этнографов, лингвистов, антропологов и генетиков. Сложность изучения родовой структуры тувинцев во многом связана с системой административно-территориального устройства в период господства Цинской империи в Туве (1757–1912 гг.) [Маннай-оол, 2007]. Установленные маньчжурами военно-административные единицы хошунов и сумонов были образованы по территориальному признаку, в их состав входило множество родов. Однако это не привело к исчезновению родовой организации тувинцев [Дулов, 1956]. До недавнего времени тувинцы не имели ни фамилий, ни отчеств. При вступлении Тувы в состав СССР (1944 г.) для паспортизации вводились фамилии, и, чтобы избежать огромного числа однофамильцев, относящихся к одному роду в селе, было рекомендовано, напротив, в качестве фамилии использовать имя человека, а в качестве имени – его родоплеменное название. Поскольку значительная часть тувинских фамилий была образована от имен, а не родов, то обычная процедура определения родовой принадлежности по фамилии для тувинцев мало пригодна. Поэтому в случае незнания обследуемым своей родословной основную помощь оказывали информанты, помнящие родовую принадлежность его семьи.

В предыдущих исследованиях для выявления следа монгольской экспансии в генофонде тувинцев были впервые изучены генофонды двух самых многочисленных тувинских родов (*монгуш* и *ооржак*), для которых по данным гуманитарных наук ожидался наибольший вклад центральноазиатского компонента, связываемого с монгольской экспансией. Однако все полученные результаты – «генетические портреты», матрица генетических расстояний, дендрограмма и график многомерного шкалирования, отражающие генетические связи тувинских родов с популяциями Южной Сибири и Центральной Азии, – указали на значительное генетическое сходство этих тувинских родов с по-

пуляциями не Монголии, а Хакасии и Алтая, что позволило сделать вывод о формировании тувинских родов *монгуш* и *ооржак* на основе автохтонного населения (предположительно – местного самодийско-кетского субстрата) и констатировать, что на их генофонд монгольская экспансия не оказала значимого влияния [Дамба с соавт., 2018а, 2018б].

Ареалы родов *монгуш* и *ооржак* изучены в западной части Тувы, поэтому цель данного исследования – изучение генофонда трех тувинских родов, охватывающих ареал восточной части Тувы от севера до юга: родов *кол* Тоджинского кожууна (северо-восток Тувы), *оюн* Тандынского кожууна (центр Тувы) и *хертек* Тере-Хольского кожууна (юго-восток Тувы).

В родовое объединение *кол* тувинцев-тоджинцев входило множество небольших родов, этнонимы которых указывают на участие самодийских, кетоязычных, монгольязычных и тюркоязычных компонентов [Вайнштейн, 1961]. В середине XX века С.И. Вайнштейн выделял только 3 основных рода тувинцев-тоджинцев: *Ак* (*Ак-Чооду*), *Бараан* (*Кара-Чооду*) и *Кол*, – причем все три рода предположительно происходили из одного «прарода» *чооду* [Вайнштейн, 1961]. В начале XXI века в Тоджинском районе были зафиксированы семь родовых групп: *Ак*, *Балыкчы*, *Бараан*, *Кол*, *Соян*, *Урат*, *Хой-юк*, – но большинство тоджинцев относилось к родам *Ак* и *Кол* [Айыжы, Конгу, 2013].

Родовое объединение *оюн* является потомком так называемых «лесных племен», названия которых зафиксированы средневековыми письменными источниками [Татаринцев, 2009]. Хотя ныне они проживают в центральных степных районах Тувы, но ранее они обитали в лесной местности [Сердобов, 1971].

Род *хертек* слабо изучен этнографами и лингвистами [Потанин, 1883; Потапов, 1969]. Он также, как и род *кол*, населяет горно-таежные районы Тувы, но в отличие от рода *кол*, расположен на юго-востоке Тувы.

Изучение генофонда трех тувинских родов, охватывающих ареал восточной части Тувы от севера до юга по широкой панели SNP-маркеров Y-хромосомы позволяет оценить степень сходства их генофондов, сравнить с генофондами народов Южной Сибири и Центральной Азии в контексте этногенеза тувинцев и оценить роль природных факторов в формировании их генофонда.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужила геномная ДНК, выделенная из образцов венозной крови методом фенол-хлороформной экстракции. Суммарный объем выборки $N=80$: образцы представителей рода *кол* собраны в Тоджинском кожууне ($N=25$), рода *оюн* в Тандынском кожууне ($N=26$) и рода *хертек* в Тере-Хольском кожууне ($N=29$) Республики Тува. В выборку включены только неродственные между собой тувинцы, все предки которых относились к данному роду и проживали на данной территории на протяжении не менее трех поколений. Сбор образцов сопровождался письменным информированным согласием обследуемых под контролем Этической комиссии Медико-генетического научного центра (г. Москва).

Генотипирование SNP-маркеров проведено методом ПЦР в реальном времени на приборах StepOnePlus и 7900HT (Applied Biosystems, США) с использованием технологии Taqman (Applied Biosystems) по 59 SNP-маркерам: M130, M217, F2613, F2386, F1788, F3918, F3830, M86, F5485, SK1066, F3791, F11899, F5481, F11791, F14768, F3960, P53.1, CTS4021, M407, Z12266, M174, M69, M170, M253, M223, P37, M304, M267, M172, M47, M67, M92, M12, M9, M20, M231, LLY22g, M178, L708, L666, B211, M2118, VL29, Z236, F4205, P31, M122, M242, M120, M378, M207, M198, M458, M343, M73, M269, M124, M70, chrY:15310670 T>C. Номенклатура гаплогрупп дана согласно дереву Y-хромосомы ISOGG 2018 [URL: <https://isogg.org/tree/ISOGGYDNATreeTrunk.html> (дата обращения – 20.12.2018)], названия недавно открытых маркеров, подразделяющих гаплогруппу **N3** на субветви **N3a1**, **N3a2**, **N3a3**, **N3a4**, **N3a5**, даны согласно работе [Ilumäe et al., 2016].

По частотам гаплогрупп в популяциях рассчитаны генетические расстояния Нея [Nei, 1975] по программе DJgenetic [URL: www.genofond.ru (дата обращения – 20.12.2018)]. Многомерные методы анализа проведены в программе Statistica 7.0 (StatSoft. Inc., 2004) с применением метода Уорда (Ward's method). Карты генетических расстояний от трех тувинских родов построены на основе частот гаплогрупп в программе GeneGeo [Кошель, 2012; Balanovsky et al., 2011]. Для сравнения использованы неопубликованные данные о частотах гаплогрупп Y-хромосомы в популяциях Сибири и Центральной Азии из базы данных Y-base, разработанной под руководством О.П. Балановского [URL: www.genofond.ru (дата обращения – 20.12.2018)].

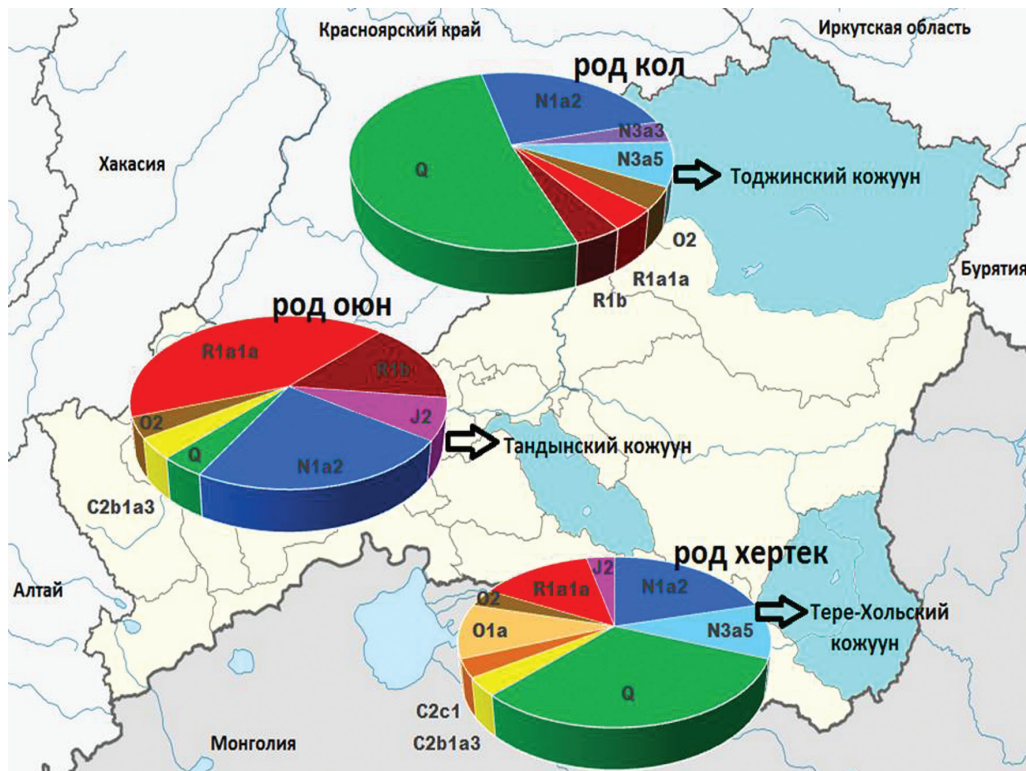


Рисунок 1. Спектр гаплогрупп Y-хромосомы в генофондах тувинских родов *кол*, *оюн* и *хертек*.

Секторы на диаграммах отражают долю гаплогрупп в генофонде

Figure 1. Y-chromosome haplogroup spectrum in the gene pools of the Tuvan clans *kol*, *oyun* and *khertek*.

Diagram sectors reflect the haplogroup proportion of the gene pool

Результаты и обсуждение

«Генетические портреты» тувинских родов *кол*, *оюн* и *хертек*

Хотя в генофонде северо-восточного рода *кол* выявлено 7 гаплогрупп, но резко преобладают только две крупные ветви: **Q** и **N**, составляя 88% генофонда (рис. 1). Гаплогруппа **Q-M242** составила более половины генофонда, а **N1a2-L666** – около четверти генофонда. Остальные пять гаплогрупп (**N3a3-VL29**, **N3a5-F4205**, **R1a1a(xM458)**, **R1b-M343**, **O2-M122**) встречены у единичных представителей рода *кол*.

В генофонде рода *оюн*, находящегося в центре Тувы, также выявлено 7 гаплогрупп, но совсем иного спектра и уровня разнообразия (рис. 1). Основу генофонда (81%) составляют не две, а три гаплогруппы: **R1a**, **N1** и **R1b**. Мажорная гаплогруппа **R1a1a(xM458)** достигает 42%, **N1a2-L666** – около четверти генофонда (как и у рода *кол*), **R1b-M343** – 15%. Остальные гаплогруппы встречены у одного-двух носителей (**J2-M172**, **Q-M242**, **C2b1a3-F3791**, **O2-M122**).

В генофонде юго-восточного рода *хертек* выявлено 9 гаплогрупп. Причем основу его генофон-

да (62%) составили те же гаплогруппы, что и для северо-восточного рода *кол* – **Q** и **N** (рис. 1), но у *хертек* они распространены с равными частотами 31%. Вариант гаплогруппы **Q** у *хертек* обнаружен тот же, что и у *кол* (**Q-M242**), а вот гаплогруппа **N** представлена у *хертек* двумя вариантами (**N1a2-L666**, **N3a5-F4205**). Для гаплогруппы **R1a1a(xM458)** и **O1a-M119** обнаружено по два носителя, а для гаплогрупп **C2b1a3-F3791**, **C2c1-M407**, **O2-M122**, **J2-M172** – по одному носителю.

Таким образом, в генетических портретах родов *кол* и *хертек* основную роль играет «северо-евразийский» компонент, представленный гаплогруппами **Q-M242**, **N1a2-L666**, **N3a5-F4205**, а основные черты генетического портрета рода *оюн* создают «пан-евразийские» гаплогруппы. Рассмотрим подробнее ареалы основных гаплогрупп, встреченных у трех «восточных» тувинских родов.

Гаплогруппа Q. Основной ареал распространения гаплогруппы **Q** – Западная и Южная Сибирь. Максимальных частот гаплогруппа **Q** достигает [www.genofond.ru] в генофонде кетов (84%), селькупов (66%), северных алтайцев (более половины генофонда челканцев), койбалов и кызыльцев Хакасии (44%) [Балаганская с соавт., 2011]. Поэтому наличие гаплогруппы **Q** в генофон-

де тувинских родов может отражать генетический вклад самодийских и палеосибирских племен. Однако составляя основу генофонда родов *кол* и *хертек*, гаплогруппа **Q** встречена лишь у одного носителя из рода *оюн*.

Гаплогруппа N, распространенная по всему северу Евразии от Скандинавии до Дальнего Востока [Rootsi et al., 2007], в работе по полному секвенированию Y-хромосомы с участием нашего коллектива [Ilumäe et al., 2016] подразделена на ряд ветвей со своими ареалами. В генофондах изученных нами родов тувинцев она представлена тремя ветвями – **N1a2**, **N3a3**, **N3a5**. Но у тувинцев резко преобладает лишь одна ветвь – **N1a2**, которая максимальной частоты достигает в популяциях Западной Сибири (92 % у нганасан) и Южной Сибири (34% у хакасов, 25% у тофаларов) [www.genofond.ru]. В генофондах всех трех родов гаплогруппа **N1a2** распространена примерно с равной частотой – от четверти генофонда до пятой его части. Предполагается, что гаплогруппа **N1a2** может отражать вклад самодийского компонента в генофонд тувинских родов [Харьков с соавт., 2013].

Гаплогруппа R1a1a. В пределах пан-евразийской гаплогруппы **R1a1a** выделяют две крупные субгаплогруппы: «европейскую» (маркер M458) и «азиатскую» (маркер Z93), с наибольшей частотой встречающуюся в Южной Сибири и в северном Индостане [Балановский, 2015]. В Алтае-Саянском регионе «азиатская» ветвь **R1a1a** с высокими частотами встречается у многих народностей: шорцев, тубаларов, алтай-кижи, теленгитов, сагайцев, кызыльцев, койбалов, телеутов [URL: www.genofond.ru (дата обращения – 20.12.2018); Харьков с соавт., 2009]. Есть предположение, что гаплогруппа **R1a1a** маркирует палеоевропеоидный компонент в генофондах народов Южной Сибири [Балановская с соавт., 2014]. Максимальной частоты в генофондах изученных трех родов тувинцев гаплогруппа **R1a1a** достигает в генофонде рода *оюн* – 42%, в генофонде рода *хертек* составляет лишь 14%, а у рода *кол* встречен лишь один носитель этой гаплогруппы.

Центральноазиатские гаплогруппы представлены в генофонде трех тувинских родов гаплогруппами **C2b1a3-F3791**, **C2c1-M407**, **O1a-M119** и **O2-M122**. Но даже у самого юго-восточного рода *хертек*, для которого можно было бы ожидать мощное влияние соседей из Центральной Азии, суммарная частота этих четырех гаплогрупп составляет только 19%. В других двух родах встречены лишь единичные носители центральноазиатских гаплогрупп: **O2-M122** у рода *кол*; **C2b1a3-F3791** и **O2-M122** у рода *оюн*.

Положение тувинских родов в генетическом пространстве Южной Сибири и Центральной Азии

Степень генетического сходства тувинских родов и их ближних и дальних соседей отражена в дендрограмме (рис. 2а), построенной на основе матрицы генетических расстояний (рис. 2б) от генофондов трех тувинских родов до популяций Южной Сибири и Центральной Азии.

Дендрограмма однозначно указывает на генетическую близость к тувинским родам большинства народов Хакасии (койбалы, сагайцы, качинцы) и Алтая (челканцы, алтай-кижи, тубалары, теленгиты). Буряты Забайкалья, Бурятии, Иркутской области и центральноазиатские популяции монголов, казахов, киргизов, объединившихся в отдельный кластер, оказались генетически далеки от тувинских родов.

Поскольку дендрограмма – лишь один из многих вариантов визуализации матрицы генетических расстояний (рис. 2б), рассмотрим ее для уточнения степени генетического сходства популяций. Во-первых, из всех пяти изученных нами тувинских родов наиболее генетически сходными оказались два восточных рода *кол* и *хертек* ($d=0,1$), а наиболее различающимися – *кол* и *оюн* ($d=1,1$). Во-вторых, при этом род *оюн* близок к генофондам основного массива южносибирских популяций (d варьирует от 0,2 до 0,9 при $d_{\text{среднее}}=0,4$) и разграничивает народы Южной Сибири от народов Центральной Азии. В-третьих, буряты, которые географически относятся к народам Южной Сибири, генетически резко отличаются от них. Еще более впечатляют не только значительные отличия тувинских родов от всех групп бурят, но и то, что максимальные различия обнаружены от бурят именно Иркутской области, являющихся непосредственными географическими соседями тувинцев (генетическое расстояние от рода *оюн* достигает $d=5,3$). Это говорит о том, что на границе Саянских гор проходит мощный генетический барьер, отделяющий популяции Тувы, Алтая и Хакасии от бурят, в генофонде которых преобладает центральноазиатский компонент [Харьков, 2014].

Рассмотреть генетическое сходство изученных тувинских родов с самым широким кругом популяций по всему спектру гаплогрупп позволяют карты генетических расстояний от генофонда каждого из родов.

Карта генетических расстояний от тувинского рода *кол* (рис. 3а) обнаруживает генетическое сходство с популяциями кетов и селькупов Средней и Западной Сибири, обусловленное высокой частотой (52%) у рода *кол* гаплогруппы **Q-M242**,

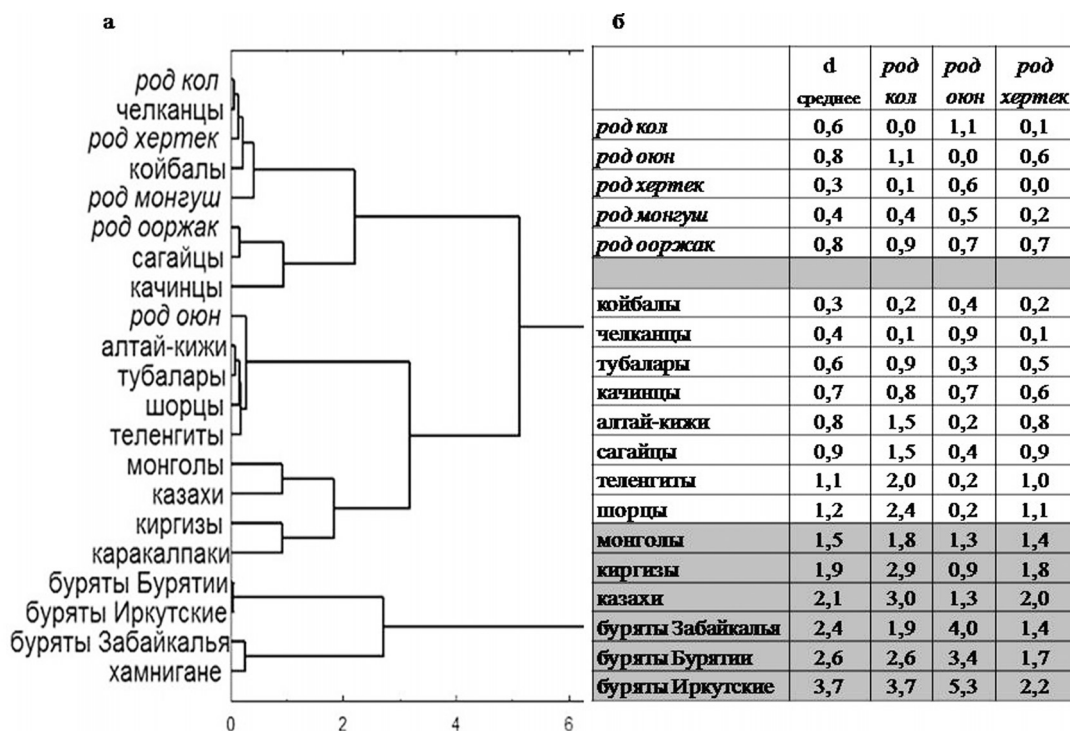


Рисунок 2. Дендрограмма генетического взаимоотношения (а) и матрица генетических расстояний (б) от трех тувинских родов *кол*, *оюн* и *хертек* до популяций Сибири и Центральной Азии

Figure 2. The genetic relation dendrogram (a) and the genetic distances matrix (b) from the three Tuvan clans *kol*, *oyun* and *khertek* to the populations of Siberia and Central Asia

маркирующей палеосибирский след. Шлейф близких генофондов тянется по Южной Сибири с пиком высокой частоты у северных алтайцев-челканцев. Карта указывает, что палеосибирский компонент, представленный гаплогруппой **Q-M242**, сохранился в генофондах популяций Средней, Западной и Южной Сибири.

Карта генетических расстояний от тувинского рода *хертек* (рис. 3б) в основных чертах близка к предыдущей карте. Однако генетическое сходство *хертек* с кетами и селькупамы Средней и Западной Сибири выражено слабее, чем у рода *кол*, за счет более низкой частоты у *хертек* (31%) гаплогруппы **Q-M242**. Как и род *кол*, род *хертек* обнаруживает генетическое сходство с популяциями Южной Сибири (северными алтайцами-челканцами, хакасами-койбалами). Но ареал популяций с умеренным генетическим сходством (желтые и оранжевые тона) у *хертек* более обширен, чем у рода *кол* – на запад он простирается вплоть до Среднего Приобья и охватывает север Сибири до Таймыра. Также генофонд рода *хертек* более близок к генофондам других тувинских родов, чем генофонд рода *кол*. Отчасти такой генетический ландшафт задается и гаплогруппой **N1a2-L666**, составляющей основу генофонда большинства са-

модийских народов (у ненцев 57%, у нганасан 92%, у южных селькупов 38%), занимающих территорию от Белого моря до Таймыра на Севере, а также Среднее и Нижнее Приобье [Волков, 2013; 2015]. У всех трех тувинских родов эта гаплогруппа составляет примерно пятую часть их генофондов (от 20 до 24 %).

Карта генетических расстояний от тувинского рода *оюн* (рис. 3в) отражает иной генетический ландшафт. Она выявляет много большее генетическое сходство рода *оюн* с популяциями Хакасии и Алтая, чем с тувинскими родами *кол* и *хертек*. Это сходство возникает за счет высокой частоты (42%) у рода *оюн* пан-евразийской гаплогруппы **R1a1a**, маркирующей, как можно предполагать, «палеоевропейский» компонент в генофондах народов Южной Сибири. Именно в этом регионе локализованы популяции с наибольшим генетическим сходством с родом *оюн*: алтай-кижи, шорцы, хакасы-качинцы. Зона умеренного генетического сходства (оранжевые тона) обнаруживается в Средней Сибири (Таймыр), Западной Сибири, Урале и севере Европы. На юге ареал популяций с умеренным генетическим сходством тянется от Южной Сибири через северо-западный Китай до Киргизии.

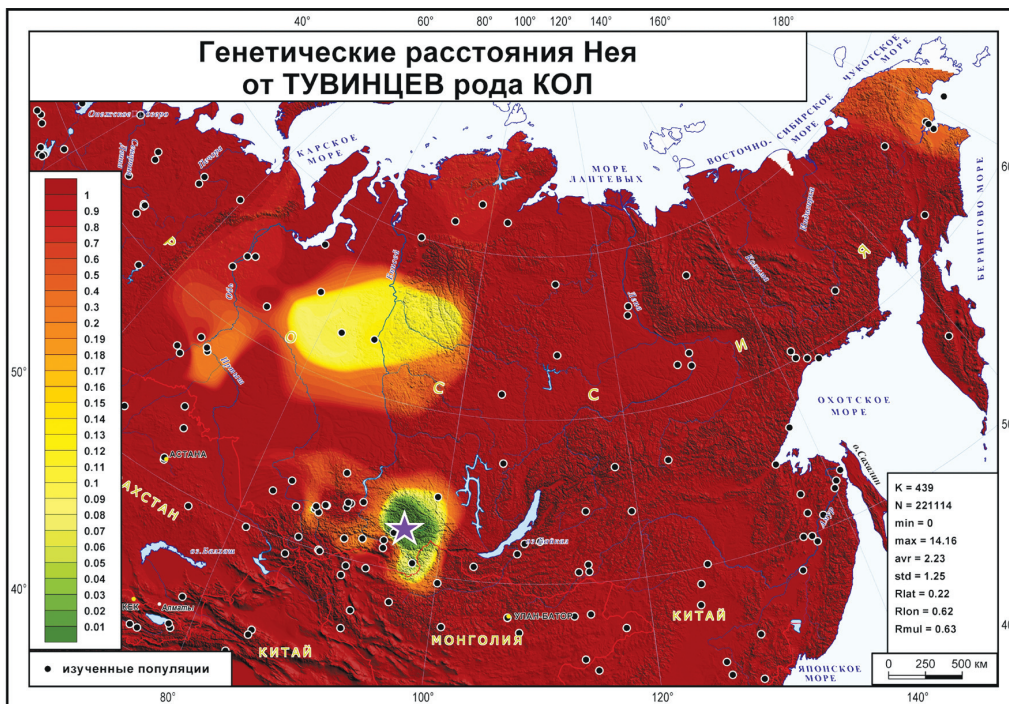


Рисунок 3а. Карта генетических расстояний для тувинского рода кол. Звездочкой обозначен тувинский род кол, черными точками – популяции сравнения. Ареал популяций, генетически близких к тувинским родам, выделен зеленым цветом

Figure 3a. Genetic distance map for the Tuva clan kol. The asterisk indicates the Tuva clan kol, black dots represent populations compare. The populations that are genetically close to the Tuva clans are highlighted in green

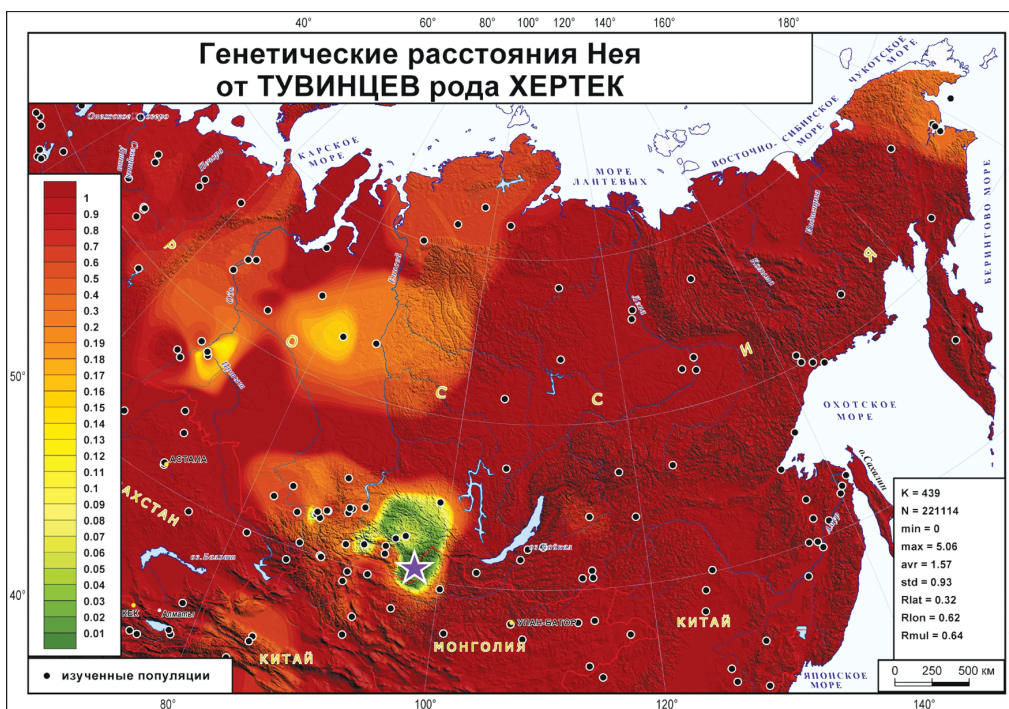


Рисунок 3б. Карта генетических расстояний для тувинского рода хертек. Звездочкой обозначен тувинский род хертек, черными точками – популяции сравнения. Ареал популяций, генетически близких к тувинским родам, выделен зеленым цветом

Figure 3b. Genetic distance map for the Tuva clan khertek. The asterisk indicates the Tuva clan khertek, black dots represent populations compare. The populations that are genetically close to the Tuva clans are highlighted in green

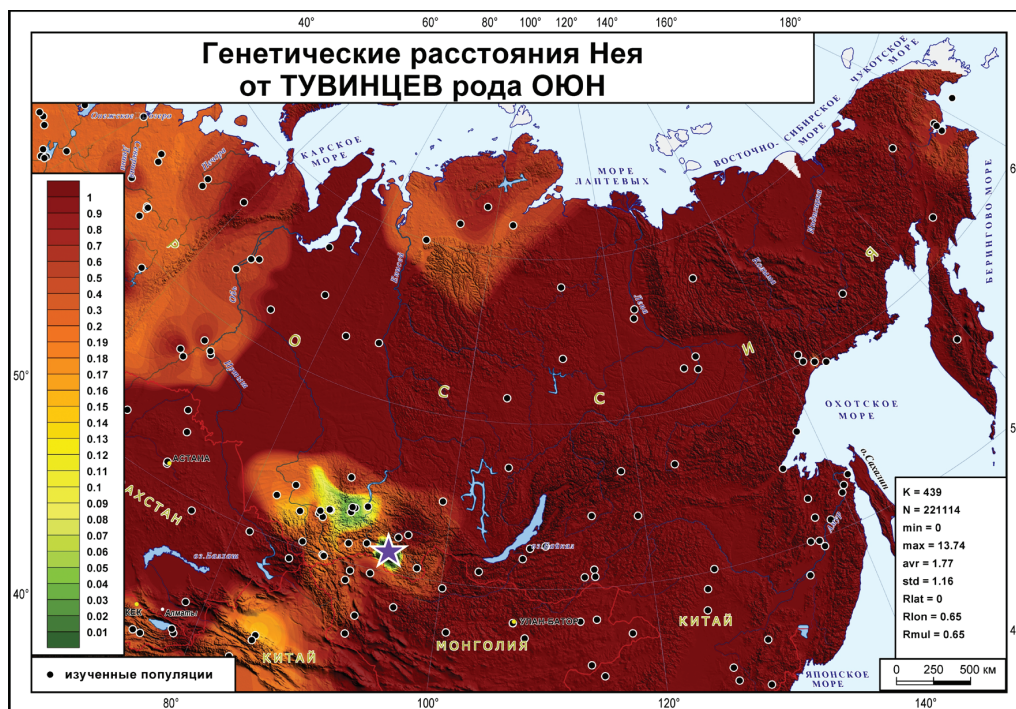


Рисунок 3в. Карта генетических расстояний для тувинского рода *оюн*. Звездочкой обозначен тувинский род *оюн*, черными точками – популяции сравнения. Ареал популяций, генетически близких к тувинским родам, выделен зеленым цветом

Figure 3c. Genetic distance map for the Tuva clan *oyun*. The asterisk indicates the Tuva clan *oyun*, black dots represent populations compare. The populations that are genetically close to the Tuva clans are highlighted in green

Заключение

Впервые изученные по обширной панели 59 SNP-маркеров Y-хромосомы генофонды трех восточных тувинских родов (*кол*, *оюн*, *хертек*) оказались сходными с генофондами народов Хакасии и Алтая.

В условиях географической изоляции горно-таежных районов Тувы в генофондах родов *кол* и *хертек* в большей степени сохранился древний североевразийский компонент. Генофонд рода *оюн* из центрального степного района Тувы, резко отличается от них за счет преобладания «паневразийских» гаплогрупп. Однако ко всему кругу популяций Хакасии и Алтая генетически близок именно род *оюн* ($d_{\text{среднее}}=0.4$), в то время как рода *хертек* ($d_{\text{среднее}}=0.7$) и *кол* ($d_{\text{среднее}}=1.2$) генетически более своеобразны.

Предполагаемое по данным гуманитарных наук сходство с популяциями Центральной Азии по данным генетики не прослеживается. Оно практически отсутствует у родов *кол* и *оюн*, и лишь у самого юго-восточного рода *хертек* достигает 19%, указывая, что монгольская экспансия могла оказать незначительное влияние только на наиболее южные группы тувинцев.

Наиболее генетически далекими оказались северо-восточные соседи тувинцев – буряты, обнаружив генетический разлом между бурятами и общим кругом генетически сходных популяций Хакасии, Алтая и Тувы.

Анализ генофонда тувинцев через призму родовой структуры демонстрирует свою высокую эффективность: на фоне гомогенности генофондов географических популяций тувинцев именно генетические особенности родов тувинцев позволяют выявить новые аспекты в реконструкции их этногенеза. Это вновь указывает, что сложные проблемы в изучении родовой структуры можно эффективно решать в рамках комплексных исследований историков, этнографов, лингвистов и генетиков.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ № 17-1401345; в разделе определения родовой принадлежности – гранта РФФИ № 19-012-00073\19.

Библиография

- Аксанова Г.А. Основные результаты расогенетических исследований в Туве в XX столетии // Археология, этнография и антропология Евразии, 2009. № 4 (40). С. 137-144.
- Айыжы Е.В., Конгу А.А. Родоплеменные группы тувинцев Тоджинского района республики Тува на современном этапе (по материалам полевых исследований) // Вестник ЧГПУ им. И.Я. Яковлева, 2013. № 4 (80). С. 3-10.
- Балаганская О.А., Лавряшина М.Б., Кузнецова М.А., Романов А.Г., Дибирова Х.Д. с соавт. Генетическая структура по маркерам Y-хромосомы народов Алтая (России, Казахстана, Монголии) // Вестник Московского университета, Серия XXIII. Антропология, 2011. № 2. С. 25-36.
- Балановская Е.В., Балаганская О.А., Дамба Л.Д., Дибирова Х.Д., Агджоян А.Т. с соавт. Влияние природной среды на формирование генофонда тюркоязычного населения гор и степных предгорий Алтае-Саян, Тянь-Шаня и Памира // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2014. № 2. С. 46-55.
- Балановский О.П. Генофонд Европы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 354 с.
- Бозунов Ю.В., Мальцева О.В., Бозунова А.А., Балановская Е.В. Нанайский род самар: структура генофонда по данным маркеров Y-хромосомы // Археология, этнография и антропология Евразии, 2015. № 43 (2). С. 146-152. DOI: 10.17746/1563-0102.
- Вайнштейн С.И. Тувинцы-тоджинцы. М.: Издательство восточной литературы, 1961. 222 с.
- Волков В.Г. Древние миграции самодийцев и енисейцев в свете генетических данных // Томский журнал лингвистических и антропологических исследований (Tomsk Journal of Linguistics and Anthropology), 2013. Т. 1. № 1. С. 79-69.
- Волков В.Г. Генофонд южных селькупов в контексте исторических и археологических данных // Томский журнал лингвистических и антропологических исследований (Tomsk Journal of Linguistics and Anthropology), 2015. Т. 4. № 10. С. 109-122.
- Голубенко М.В. Полиморфизм митохондриальной ДНК у коренного населения республики Тува: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1998. 22 с.
- Голубенко М.В., Пузырев В.П., Салюков В.Б., Кучер А.Н., Санчат Н.О. Анализ распространенности «монголоидных» гаплогрупп митохондриальной ДНК среди коренного населения Тувы // Генетика, 2001. Т. 37. № 6. С. 831-839.
- Дамба Л.Д., Балановская Е.В., Жабагин М.К., Юсупов Ю.М., Бозунов Ю.В. с соавт. Оценка вклада монгольской экспансии в генофонд тувинцев // Вавилонский журнал генетики и селекции, 2018а. Т. 22. № 5. С. 611-619. DOI: 10.18699/VJ18/402.
- Дамба Л.Д., Айыжы Е.В., Монеуш Б.Б., Жабагин М.К., Юсупов Ю.М. с соавт. Комплексный подход в изучении родовой структуры тувинцев Республики Тыва на примере родов *монеуш* и *ооржак* // Вестник Тувинского государственного университета, 2018б. № 2. С. 37-44.
- Деренко М.В., Дамбуева И.К., Малярчук Б.А. Доржу Ч.М., Захаров И.А. Структура и разнообразие митохондриального генофонда коренного населения Тувы и Бурятии по данным о рестрикционном полиморфизме // Генетика, 1999. Т. 35. № 12. С. 1706-1712.
- Дулов В.И. Социально-экономическая история Тувы (XIX – начало XX в.). М.: Издательство Академии наук СССР, 1956. 611 с.
- Жабагин М.К., Сабитов Ж.М., Агджоян А.Т., Юсупов Ю.М., Бозунов Ю.В. с соавт. Генезис крупнейшей родоплеменной группы казахов – Аргынов – в контексте популяционной генетики // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2016. № 4. С. 59-68.
- Жабагин М.К., Балановский О.П., Сабитов Ж.М., Темиргалиев А.З., Агджоян А.Т. с соавт. Реконструкция структуры генофонда казахов по данным об их родорасселении // Вавилонский журнал генетики и селекции, 2018. Т. 22. № 7. С. 895-904. DOI: 10.18699/VJ 18/431.
- Итоги всероссийской переписи населения 2010 года. URL: http://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm. (дата обращения – 20.12.2018).
- Кошель С.М. Геоинформационные технологии в геногеографии // Современная географическая картография. М.: Дата+, 2012. С. 158-166.
- Маннай-оол М.Х. Тувинцы. Происхождение и формирование этноса. Новосибирск: Наука, 2004. 164 с.
- Потанин Г.Н. Очерки северо-западной Монголии. СПб.: Типография Кирхбаума, 1883. 1054 с.
- Поталов Л.П. Очерки народного быта тувинцев. М.: Наука, 1969. 203 с.
- Перепись населения Монголии, 2010. URL: <http://unstats.un.org/unsd/census2010.htm> (дата обращения – 20.12.2018).
- Сердобов Н.А. История формирования тувинской нации. Кызыл: Тувинское книжное издательство, 1971. 482 с.
- Степанов В.А., Пузырев В.П. Анализ аллельных частот семи микросателлитных локусов Y-хромосомы в трех популяциях тувинцев // Генетика, 2000а. Т. 36. № 2. С. 241-248.
- Степанов В.А., Пузырев В.П. Микросателлитные гаплотипы Y-хромосомы демонстрируют отсутствие подразделенности и наличие нескольких компонентов в мужском генофонде тувинцев // Генетика, 2000б. Т. 36. № 3. С. 377-384.
- Степанов В.А., Хитринская И.Ю., Пузырев В.П. Генетическая дифференциация населения Тувы по полиморфным Alu-инсерциям // Генетика, 2001. Т. 37. № 4. С. 563-569.
- Татаринцев Б.И. Избранные научные труды // О некоторых тувинских этнонимах. Кызыл: Тываполиграф, 2009. С. 164-169.
- Тувинцы Китая, 2000. URL: <http://tuvaculture.ru/index.php> (дата обращения – 20.12.2018).
- Харьков В.Н., Хамина К.В., Медведева О.Ф., Симонова К.В., Хитринская И.Ю. с соавт. Структура генофонда тувинцев по маркерам Y-хромосомы // Генетика, 2013. Т. 49. № 12. С. 1418-1420. DOI: 10.7868/S0016675813120035.
- Харьков В.Н., Хамина К.В., Медведева О.Ф., Симонова К.В., Еремичева Е.Р. с соавт. Генофонд бурят: клинальная изменчивость и территориальная подразделенность по маркерам Y-хромосомы // Генетика, 2014. Т. 50. № 2. С. 203-213. DOI: 10.7868/S0016675813110088.
- Юсупов Ю.М., Балановская Е.В., Сабитов Ж.М., Балановский О.П. Комплексные исследования этногенеза: союз геногеографии и этнологии // Вестник антропологии, 2017. № Т. 38. № 2. С. 28-35.
- Юсупов Ю.М., Балановская Е.В., Жабагин М.К., Асылгузин Р.Р., Султанова Г.Д. с соавт. Генофонд юго-западных башкир по маркерам Y-хромосомы: опыт междисциплинарного анализа // Генетика, 2018. № 54 (12). С. 1418-1420. DOI: 10.1134/S0016675818130222.

Сведения об авторах

- Дамба Лариса Доржуевна, ORCID ID: 0000-0003-1736-9210; larissa_damba@mail.ru;
- Балановская Елена Владимировна, д.б.н., профессор, ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru;
- Агджоян Анастасия Торосовна, к.б.н., ORCID ID: 0000-0002-8776-2934; aagdzhoyan@gmail.com;
- Короткова Надежда Александровна, ORCID ID: 0000-0003-1760-4700; dargony@mail.ru;
- Олькова Марина Викторовна, ORCID ID: 0000-0002-2322-6817; genetics@inbox.ru;
- Утриван Сергей Александрович, ORCID ID: 0000-0002-4459-7211; utrivan1@gmail.com;
- Пылёв Владимир Юрьевич, ORCID ID: 0000-0001-9541-8319; freetrust@yandex.ru;
- Айыжы Елена Валерьевна, ORCID ID: 0000-0002-4289-3543; к.и.н., aiygy@mail.ru;
- Доржу Чодураа Михайловна, к.б.н.; ORCID ID: 0000-0003-3083-3516; choduraa2003@mail.ru;
- Монеуш Борис Борбак-оолович, ORCID ID: 0000-0003-3718-159X; bagyr69@mail.ru;
- Лавряшина Мария Борисовна, д.б.н. профессор; ORCID ID: 0000-0003-1593-0676; lmb2001@mail.ru;
- Кошель Сергей Михайлович, к.г.н.; ORCID ID: 0000-0002-4540-2922; skoshel@mail.ru;
- Балановский Олег Павлович, д.б.н. профессор; ORCID ID: 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru.

Damba L.D.^{1, 2)}, Balanovskaya E.V.²⁾, Agdzhoyan A.T.^{3, 2)}, Korotkova N.A.^{2, 4)}, Olkova M.V.²⁾, Utrivan S.A.^{2, 3)}, Pylev V.Yu.²⁾, Aiyzhy E.V.⁶⁾, Dorzhu Ch.M.⁶⁾, Mongush B.B.⁷⁾, Lavryashina M.B.⁵⁾ Koshel S.M.⁸⁾, Balanovsky O.P.^{3, 4)}

¹⁾ *Research Institute of Medical and Social Problems and Control of the Healthcare Department, Kechil-ool st., 2A, Kyzyl, 667003, Russia;*

²⁾ *FSBI «Research Centre for Medical Genetics», Moskvorechie st., 1, Moscow, 115522, Russia;*

³⁾ *Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Gubkina st., 3, Moscow, 119991, Russia;*

⁴⁾ *Biobank of Northern Eurasia, Kotlyakovsayast., 3, Moscow, Russia;*

⁵⁾ *Kemerovo state medical University, Voroshilova str., 22A, Kemerovo, 650056, Russia;*

⁶⁾ *Tuvan State University, Lenin st., 36, Kyzyl, 667000, Russia;*

⁷⁾ *Center for the development of Tuvan traditional culture and crafts, Lenin st., 7, Kyzyl, 667000, Russia;*

⁸⁾ *Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Cartography and Geoinformatics, GSP 1, Moscow, 119991 Russia*

GENE POOL OF THREE EASTERN TUVAN CLANS ACCORDING TO Y-CHROMOSOME POLYMORPHISM

Materials and methods. For the first time the gene pool of three Tuvan clans kol, oyun and khertek was studied on the wide SNP panel of Y-chromosome markers. The multidimensional statistical analysis was carried out based on haplogroup frequencies. The maps of genetic distances reflecting the position of three Tuvan clans in the geographical space of Siberia and Central Asia were constructed. The samples were formed from unrelated men, all the ancestors of whose belonged to a specific clan and lived within this territory for at least three generations. The collection of samples (venous blood) was accompanied by a voluntary written informed consent.

Results. In the gene pool of the northeastern clan kol two large **Q** and **N** haplogroups dominate, moreover the **Q-M242** branch constitutes more than one half, and **N1a2-L666** about a quarter of the gene pool. The basis of the oyun clan gene pool is comprised by three haplogroups: **R1a1a (xM458)** – under one half, **N1a2-L666**-about a quarter and **R1b-M343**-less than a quarter of the oyun clan gene pool. Haplogroups **Q-M242** and **N1A2-L666**, similarly to the kol clan, dominate in the gene pool of the khertek clan; they are found with equal frequency and make up about one third of the gene pool. **Q-M242** haplogroup – as encountered in the kol clan variant of the haplogroup **Q** – was also found in the khertek; the **N** haplogroup was represented by two variants **N1a2-L666** and **N3a5-F4205**. Thus, the “North Eurasian” component represented by the haplogroups **Q-M242**, **N1a2-L666**, **N3a5-F4205** plays the main role in the formation of the genetic portraits of the kol and khertek clans, while the “pan-Eurasian” haplogroups form the main features of the genetic portrait of the oyun clan.

Conclusion. The results produced the “genetic portraits” of three clans. It was shown that the oyun clan is genetically close to the populations of Khakassia and Altai, while the khertek and kol clans are more genetically peculiar. The analysis of the Tuvan gene pool through the clan structure shows high efficiency. Due to the apparent homogeneity of the geographic populations of the Tuvans, the genetic characteristics of the Tuvan clans become instrumental to make reconstruction of their ethnogenesis a possibility.

Keywords: ethnogenesis; clan structure; clan; genepool; Y-chromosome; SNP-markers; haplogroup

References

- Aksyanova G.A. Osnovnye rezul'taty rasogeneticheskikh issledovaniy v Tuve v XX stoletii [The main results of physical anthropological studies in Tuva in XX century]. *Arkheologiya, Etnografiya i Antropologiya Eurasii* [Archeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia], 2009, 4 (40), pp. 137-144. (In Russ.).
- Aiyzhy E.V., Kongu A.A. Rodoplemennye grupy tuvintsev Todzhinskogo raiona respubliki Tuva na sovremennom etape (po materialam polevykh issledovaniy) [Today's Tuvan tribal groups of the Todzha Region of the republic of Tuva (based on field studies)]. *Vestnik Chuvashskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. I.Y.Yakovleva* [Yakovlev Chuvash State Pedagogical University Bulletin], 2013, 4 (80), pp. 3-10. (In Russ.).
- Balaganskaya O.A., Lavryashina M.B., Kuznetsova M.A., Romanov A.G., Dibirova Kh.D. et al. Geneticheskaya struktura po markeram Y-khromosomy narodov Altaya (Rossii, Kazakhstana, Mongolii) [Genetic structure of Altai people (Russia, Kazakhstan, Mongolia)]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya* [Moscow University Anthropology Bulletin], 2011, 2, pp. 25-36. (In Russ.).
- Balanovskaya E.V., Balaganskaya O.A., Damba L.D., Dibirova Kh.D., Agdzhoian A.T., et al. Vliyaniye prirodnoi sredy na formirovaniye genofonda tyurkoyazychnogo naseleniya gor i stepnykh predgorii Altae-Sayan, Tyan'-Shanya i Pamira [Impact of the environment on the gene pool of Turkic-speaking populations of mountains and steppes in Altai, Sayan, Tyan-Shan and Pamir]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya* [Moscow University Anthropology Bulletin], 2014, 2, pp. 46-55. (In Russ.).
- Balanovsky O.P. *Genofond Evropy* [The Gene Pool of Europe]. Moscow, KMK Publ., 2015. 354 p. ISBN 978-5-9907157-0-7. (In Russ.).
- Bogunov Y.V., Maltseva O.V., Bogunova A.A., Balanovskaya E.V. Nanaiskii rod Samar: struktura genofonda po dannym markerov Y-khromosomy [The Nanai clan Samar: Structure of gene pool based on Y-chromosome markers]. *Arkheologiya, Etnografiya i Antropologiya Eurasii* [Archeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia], 2015, 43 (2), pp. 146-152. DOI: 10.17746/1563-0102. (In Russ.).
- Vainshtein S.I. *Tuvinty-todzhinty* [Tuvans-Todzhans]. Moscow, Izdatel'stvo vostochnoi literatury Publ., 1961. 222 p. (In Russ.).
- Volkov V.G. Drevnie migratsii samoditsey i eniseitsev v svete geneticheskikh dannyykh [Ancient migrations of Samoyeds and Yeniseians in light of genetic data]. *Tomskii zhurnal lingvisticheskikh i antropologicheskikh issledovaniy* [Tomsk Journal of Linguistics and Anthropology], 2013, 1 (1), pp. 79-96. (In Russ.).
- Volkov V.G. Genofond yuzhnykh sel'kupov v kontekste istoricheskikh i arheologicheskikh dannyykh [Gene pool of south selkups in a historical context]. *Tomskii zhurnal lingvisticheskikh i antropologicheskikh issledovaniy* [Tomsk Journal of Linguistics and Anthropology], 2015, 4 (10), pp. 109-122. (In Russ.).
- Golubenko M.V. *Polimorfizm mitokhondrial'noi DNK u korenogo naseleniya respubliki Tuva* [The polymorphism mitochondrial DNA of the indigenous population of the Republic of Tuva]. Thesis PhD in Biology. Tomsk, 1998. 22 p. (In Russ.).
- Golubenko M.V., Puziryov V.P., Salukov V.B., Kutcher A.N., Santchat N.O. Analisrasprostrannynosti "mongoloidnih" gaplogrupp mitokhondrialnoy DNK sredi korenogo naseleniya Tuvi [Analysis of distribution of "mongoloid" haplogroups mtDNA in indigenous people of Tuva]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2001, 37(6), pp. 831-839. (In Russ.).
- Damba L.D., Balanovskaya E.V., Zhabagin M.K., Yusupov Y.M., Bogunov Y.V. et al. Otsenka vklada mongol'skoi ekspansii v genofond tuvintsev [Estimating the impact of Mongol expansion on gene pool of Tuvans]. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding], 2018 a, 22 (5), pp. 611- 619. DOI: 10.18699/VJ18.402. (In Russ.).
- Damba L.D., Aiyzhy E.V., Mongush B.B., Zhabagin M.K., Yusupov Y.M. et al. Kompleksnyi podkhod v izuchenii rodovoi struktury tuvintsev Respubliki Tyva na primere rodov mongush i oorzhak [Complex approach in tribal structure of Tuvans by the example of tribal groups Oorzhak and Mongush]. *Vestnik Tuvinskogo gosuniversiteta* [Bulletin of Tuvan State University], 2018b, pp. 37-44. (In Russ.).
- Derenko M.V., Dambueva I.K., Malyarchuk B.A., Dorzhu Ch.M., Zakharov I.A. Struktura i raznoobrazie mitokhondrial'nogo genofonda korenogo naseleiya Tuvy i Buryatii po dannym o restriksionnom polimorfizme [Structure and diversity of the mitochondrial gene pool in indigenous populations of Tuva and Buryatia based on restriction polymorphism data]. *Genetika* [Russian journal of Genetics], 1999, 35 (12), pp. 1706-1712. (In Russ.).
- Dulov V.I. *Sotsial'no-ekonomicheskaya istoriya Tuvy (XIX - nachalo XX v.)* [Social and economic history of Tuva (the 19th – early 20th cent.)]. Moscow, Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR Publ., 1956, 611 p. (In Russ.).
- Zhabagin M.K., Sabitov Z.M., Agdzhoian A.T., Yusupov Y.M., Bogunov Y.V. et al. Genezis krupneishei rodoplemennoi grupy kazakhov – Argynov – v kontekste populyatsionnoi genetiki [Genesis of the largest tribal – clan group of Kazakhs – Argyns – in the context of population genetics]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya* [Moscow University Anthropology Bulletin], 2016, 4, pp. 59-68. (In Russ.).
- Zhabagin M.K., Balanovsky O.P., Sabitov Z.M., Temirgaliev A.Z., Agdzhoian A.T. et al. Rekonstruktsiya struktury genofonda kazakhov po dannym ob ikh rodorasselenii [Reconstructing the genetic structure of the Kazakh from clan distribution data]. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding], 2018, 22 (7), pp. 895-904. DOI: 10.18699/VJ18.431. (In Russ.).
- Itogi Vserossiiskoi perepisi naseleniya 2010 goda* [The Results of population census in Russia in 2010]. Available at: https://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm (Accessed 20.12.2018). (In Russ.).
- Koshel S.M. Geoinformatsionnye tekhnologii v genogeografii [Geoinformation technology in Genographic]. In *Sovremennaya geograficheskaya kartografiya [Modern geographic mapping]*, Moscow, Data+Publ., 2012, pp. 158-166. (In Russ.).
- Mannay-ool M.Kh. *Tuvintsi. Proishozhdenie i formirovaniye etnosa [Tuvans. The origin and formation of ethnos]*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2004. 164 p. (In Russ.).
- Potantin G.N. *Ocherki severno-zapadnoy Mongolii*. [Essays of north-west Mongolia]. St.Peterburg, Tipografiya Kirkhbauma Publ., 1883. 1054 p. (In Russ.).
- Potapov L.P. *Ocherki narodnogo bita tuvintsev* [Essays of Tuvanian life]. Moscow: Nauka Publ., 1969. 203 p. (In Russ.).
- Perepis naseleniya Mongolii* [The population census of Mongolian people], 2010. Available at: <http://unstats.un.org/unsd/census2010.htm>. (Accessed 20.12.2018). (In Russ.).
- Serdobov N.A. *Istoriya formirovaniya tuvinskoi natsii* [The History of Formation of Tuvan People]. Kyzyl, Tuvinskoye Knizhnoye Izdatelstvo Publ., 1971. 482 p. (In Russ.).
- Stepanov V.A., Puzyrev V.P. Analiz allel'nykh chastot semi mikrosatelitnykh lokusov Y-khromosomy v trekh populyatsiyakh tuvintsev [Analysis of the Allele Frequencies of Seven Y-chromosome Microsatellite Loci in Three Tuvanian Populations]. *Genetika* [Russian journal of Genetics], 2000, 36 (2), pp. 241-248. (In Russ.).
- Stepanov V.A., Puziryov V.P. Mikrosatelitniye haplotipi Y-khromosomi demonstriruyut otsutstviye podrazdelenosti i nalichie neskolkikh komponentov v muzhskom genofonde tuvintsev [Microsatellite haplotypes of Y-chromosome demonstrate no division and several components in the male gene pool of Tuvans] // *Genetika* [Russian journal of Genetics], 2000b, 36(3). pp. 377-384. (In Russ.).

- Stepanov V.A., Khitrinskaya I.Y., Puzyrev V.P. Geneticheskaya differentsiatsiya naseleniya Tuvy po polimorfnyam Alu-insertsiyam [Genetic differentiation of the Tuva population with respect to the Alu-insertion]. *Genetika* [Russian journal of Genetics], 2001, 37(4), pp. 563-569. DOI: 10.1023/A:1016623030663. (In Russ.).
- Tatarintsev B.I. *Izbrannye nauchnye trudy. O nekotorykh tuvinskikh etnonimakh* [Selected Scientific Works. About the Some Tuvan Ethnonyms]. Kyzyl, Tyvapoligraf Publ., 2009, 287 p. (In Russ.).
- Tuvinty Kitaya* [Tuvans of China], 2000. Available at: <http://tuvaculture.ru/index.php>. (Accessed 20.12.2018). (In Russ.).
- Kharkov V.N., Khamina K.V., Medvedeva O.F., Simonova K.V., Khitrinskaya I.Y. et al. Struktura genofonda tuvintsev po markeram Y-khromosomy [Gene-Pool Structure of Tuvinians Inferred from Y-chromosome Marker Data]. *Genetika* [Russian journal of Genetics], 2013, 49 (12), pp. 1418-1420. DOI: 10.7868/S0016675813120035. (In Russ.).
- Kharkov V.N., Khamina K.V., Medvedeva O.F., Simonova K.V., Eremina E.R. et al. Genofond buryat: klinal'naya izmenchivost' i territorial'naya podrazdelenost' po markeram Y-khromosomy [Gene Pool of Buryats: Clinal Variability and Territorial Subdivision Based on Data of Y-chromosome Markers]. *Genetika* [Russian journal of Genetics], 2014, 50 (2), pp. 203-213. DOI: 10.7868/S0016675813110088. (In Russ.).
- Yusupov Y.M., Balanovskaya E.V., Sabitov Z.M., Balanovsky O.P. Kompleksnye issledovaniya etnogeneza: soyuz genogeografii i etnologii [The complex studies of ethnogenesis: collaboration of gene geography and ethnography]. *Vestnik Antropologii* [Vestnik of Anthropology], 2017, 38 (2), pp. 28-35. (In Russ.).
- Yusupov Y.M., Balanovskaya E.V., Zhabagin M.K., Asylguzhin R.R., Sultanova G.D. et al. Genofond yugo-zapadnykh Bashkir po markeram Y-khromosomy: opyt mezhdistsiplinarnogo analiza [Y-Chromosome Gene Pool of Southwest Bashkirs: The Experience of Interdisciplinary Analysis]. *Genetika* [Russian journal of Genetics], 2018, 54 (12), pp. 95-98. DOI: 10.1134/S0016675818130222. (In Russ.).
- Balanovsky O., Dibirova Kh., Dybo A., Mudrak O., Frolova S. et al. Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus Region. *Mol. Biol. Evol.*, 2011, 28, pp. 2905-2920. DOI: 10.1093/molbev/msr126.
- Illumäe A.M., Reidla M., Chukhryaeva M., Järve M., Post H. et al. Human Y chromosome haplogroup N: A non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across language families. *Am. J. Hum. Genet.*, 2016, 99, pp.163-173. DOI: 10.1016/j.ajhg.2016.05.025.
- Nei M. *Molecular Population Genetics and Evolution*. Amsterdam. North-Holland Publ. Co., 1975.
- Roots S., Zhivotovsky L.A., Baldovic M., Kayser M., Kutuev I.A. et al. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *Eur. J. Hum. Genet.*, 2007, 15(2), pp. 204-211. DOI: 10.1038/si.eihg.5201748.

Information about Authors

- Damba Larissa D.*, Researcher; ORCID ID: 0000-0003-1736-9210; larissa_damba@mail.ru;
- Balanovskaya Elena V.*, Doctor of Biology, professor; ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru;
- Agdzhoyan Anastasiya T.*, PhD of Biology; ORCID ID: 0000-0002-8776-2934; aagdzhoyan@mail.ru;
- Korotkova Nadezhda A.*; ORCID ID: 0000-0003-1760-4700; dargony@mail.ru;
- Olkova Marina V.*; ORCID ID: 0000-0002-2322-6817; genetics@inbox.ru;
- Utrivan Sergey A.*; ORCID ID: 0000-0002-4459-7211; utrivan1@gmail.com;
- Pylev Vladimir Yu.*; ORCID ID: 0000-0001-9541-8319; freetrust@yandex.ru;
- Aiyzhy Elena V.*, PhD of Historical Sciences; ORCID ID: 0000-0002-4289-3543; aiygy@mail.ru;
- Dorzhu Choduraa M.*, PhD of Biology; ORCID ID: 0000-0003-3083-3516; choduraa2003@mail.ru;
- Mongush Boris B.*, Researcher; ORCID ID: 0000-0003-3718-159X; bagyr@yandex.ru;
- Lavryashina Mariya B.*, PhD, DSc., professor; ORCID ID: 0000-0003-1593-0676; lmb2001@mail.ru;
- Koshel Sergey M.*, PhD of Geographical Sciences, ORCID ID: 0000-0002-4540-2922; skoshel@mail.ru;
- Balanovsky Oleg P.*, DSc. of Biology, professor RAS; ORCID ID: 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru.