

Балановская Е.В.¹⁾, Дамба Л.Д.^{1,2)}, Агджоян А.Т.^{3,1)}, Жабагин М.К.⁴⁾, Олькова М.В.¹⁾, Кагазежева Ж.А.^{3,1)}, Утриван С.А.¹⁾, Кошель С.М.⁵⁾, Дыбо А.В.^{6,7)}, Балановский О.П.^{3,1,8)}

¹⁾ ФГБНУ «Медико-генетический научный центр им. академика Н.П. Бочкова», 115522, ул. Москворечье, д. 1, Москва, Россия;

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

³⁾ ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН», 119991, ул. Губкина, д. 3, ГСП-1, Москва, Россия;

⁴⁾ РГП «Национальный центр биотехнологии», 010000, Кургальжинское шоссе, здание 13/5, Астана, Казахстан;

⁵⁾ МГУ имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра картографии и геоинформатики, 119991, ГСП-1, Москва, Россия;

⁶⁾ ФГУН «Институт языкознания РАН», 125009, Большой Кисловский пер., д. 1, стр. 1, Москва, Россия;

⁷⁾ Томский государственный университет, лаборатория лингвистической антропологии, 634050, пр. Ленина, 36, Томск, Россия;

⁸⁾ АНО «Биобанк Северной Евразии», 115201, ул. Котляковская, д. 3, Москва, Россия

ГЕНОФОНД ОХОТНИКОВ-ОЛЕНЕВОДОВ ЮЖНОЙ СИБИРИ: ТОФАЛАРЫ И ТОДЖИНЦЫ

Материалы и методы. Генофонды охотников-оленевонов – тофалар ($N=45$, 3 популяции) и тоджинцев ($N=90$, 3 популяции) – изучены по обширной панели 63 SNP и 17 STR-маркеров Y-хромосомы в контексте народов Сибири и Центральной Азии. В выборки включены только неродственные между собой тофалары и тоджинцы, все предки которых на протяжении не менее трех поколений относили себя к данному этносу.

По частотам гаплогрупп (SNP-маркеры) созданы генетические портреты, график многомерного шкалирования и карты генетических расстояний, оценены корреляции между матрицами генетических, лингвистических и географических расстояний; по STR-гаплотипам мажорных гаплогрупп построены филогенетические сети.

Результаты. Общими для генофондов тофалар и тоджинцев оказались североевразийские гаплогруппы **N3a5a** и **N-L666**: они преобладают у тофалар и составляют более четверти генофонда тоджинцев. Различия между изученными генофондами определяются преобладанием в генофонде тоджинцев гаплогруппы **Q-M242** и ее отсутствием у тофалар. На карте генетических расстояний от тофалар высокие частоты **N3a5a** и **N-L666** в их генофонде задают области их умеренного сходства с генофондами Западной Сибири и Забайкалья. На карте генетических расстояний от тоджинцев преобладание у них гаплогруппы **Q-M242** определяет их близкое сходство с генофондами популяций Средней Сибири, для которых характерны максимальные для Северной Евразии частоты **Q-M242**. Корреляционный анализ матриц генетических, лингвистических и географических расстояний выявил более мощное сходство генетики и лингвистики ($r=0.80$) по сравнению с географией ($r=0.63$). График многомерного шкалирования фиксирует близость генофондов тофалар и тоджинцев к популяциям Южной Сибири. Филогенетическая сеть гаплогруппы **N3a5a** указывает на длительную общую генетическую историю тофалар и всех групп тувинцев, а на более поздних этапах – общую историю тофалар и тоджинцев.

Закключение. В генофондах тофалар и тоджинцев сохранились древние генетические пласты, маркируемые гаплогруппами **N3a5a** и **N-L666**, роднящие их с современными самодийцами и населением Забайкалья. Гаплогруппа **Q-M242** отражает еще более древний палеосибирский генетический пласт, сближающий их с самодийцами и кетами. Выдвинута гипотеза, что предковые генофонды тоджинцев и тофалар обладали умеренной частотой палеосибирской **Q-M242**, а современные различия между их генофондами являются следствием мощного дрейфа генов и длительной изоляции тофалар от тоджинцев.

Ключевые слова: геногеография; популяционная генетика человека; Y-хромосома; гаплогруппы; гаплотипы; SNP; STR

Введение

Внимание генетиков и антропологов всегда привлекают народы, традиционный хозяйственно-культурный уклад которых связан с охотой и оленеводством, поскольку их генофонды могут служить моделью для реконструкции генетической истории популяций, на протяжении тысячелетий населявших просторы Сибири и Северной Европы. Обычно численности популяций охотников-олeneводо-в крайне малы, в то время как их ареалы охватывают значительные пространства, необходимые для охоты и полукочевого образа жизни, связанного с оленеводством. Такие демографические особенности и изолированность создают простор для эффекта дрейфа генов, но родовая структура и брачные контакты с другими популяциями сдерживают его. Кроме тофалар и тоджинцев – предмета исследования данной работы – в южно-сибирский и монгольский оленеводческий комплекс входили сойоты (запад Бурятии), цаатаны (северо-запад Монголии) [Монгуш, 2017] и южные горно-таежные тувинцы (Тере-Хольский кожуун Тувы) [Вайнштейн, 1961], ныне полностью утратившие оленеводство.

Тофалары сохранили многие черты этой модели. Хотя при советской власти их переселили в три поселка в центре Тофаларии (Алыгджер, Верхняя Гутара, Нерха Иркутской области), где они проживают совместно с русским населением, и усиленно стремились перевести на оседлый образ жизни, все же традиционный уклад охотников-олeneводо-в остался у них основным. Территория Тофаларии, расположенной в горно-таежной зоне Восточного Саяна, обширна (больше Израиля или Словении), но численность тофалар с XVII по XX век колебалась в пределах 400-500 человек и лишь в начале XXI века незначительно возросла до 762 человек [Всероссийская перепись населения, 2010]. Все популяции тофалар до сих пор крайне изолированы: единственным постоянным видом транспорта служат вертолеты, и лишь зимой возможно также трудное сообщение по замерзшим рекам. Устойчивость демографических параметров тофалар и изолированность позволяют рассматривать их как адекватную модель для изучения охотников-олeneводо-в. Конечно, внешние воздействия были немалыми – настолько, что побудили их сменить не только традиционное жилище, но и этноним: с 1934 года карагасы официально стали тофаларами, а Карагасия – Тофаларией. Предполагается, что этноним «карагасы» принадлежал одному из родов, распространившись потом на весь этнос. Этнография зафиксировала у тофалар восемь родов, из которых пять дошли до нашего времени [Вайнштейн, 1980; Рассадин, 2018].

Тувинцы-тоджинцы – географические соседи тофалар – освоили ту же горно-таежную зону и уклад охотников-олeneводо-в. Однако их этническая история во многом отлична от тофалар. Во-первых, тоджинцы воспринимают себя как часть тувинского этноса (и ныне расселены в Тоджинском кожууне Тувы), поэтому и их брачная структура более ориентирована на тувинцев, чем на соседей – тофалар. Во-вторых, велики различия по языку: тоджинцы лингвистически ближе к остальным тувинцам, чем к тофаларам. В-третьих, у современных тоджинцев оленеводство играет меньшую роль, чем у тофалар. В-четвертых, различны векторы их «административной» истории: тофалары с XVII века находились в составе России, а Тува в XVIII веке вошла в состав маньчжурской империи Цин, затем в состав Монголии и только в 1944 г. – в состав СССР, а затем России. В-пятых, численность тоджинцев больше, чем тофалар: ее оценки колеблются от 4442 человек [Всероссийская перепись населения, 2002] до 1858 человек [Всероссийская перепись населения, 2010]. Однако различия по плотности населения не столь велики, поскольку территория Тоджинского кожууна (45 тыс. км²) в полтора раза больше Тофаларии (27 тыс. км²) [URL: www.nuradm.ru – (дата обращения 19.07.2019)]. Если учесть, что численность предков тоджинцев – племени соян – на XVII век оценивается не более 360 человек, то можно предполагать, что на протяжении многих веков генетико-демографическая структура тоджинцев и тофалар была сходной. По данным разных источников, сояны говорили на самодийских языках [Долгих, 1960] и обитали не только в Тодже, но и в западной Туве, а также южном горно-таежном Тере-Хольском кожууне Тувы [Потапов, 1969], также входившем в оленеводческий комплекс.

На генеалогическом древе тюркских языков тофаларский и тувинский языки входят в тобаскую (или саянскую) группу тюркских языков. Она выделяется из общетюркского состояния (второе разделение тюркских языков, после отделения чувашской/булгарской ветви), обнаруживая локальные изоглоссы с якутско-долганской группой (неясно, по происхождению или в результате взаимодействия языков). Кроме тувинцев и тофалар, живущих на территории РФ, а также недавно перешедших на бурятский язык сойотов Бурятии [Рассадин, 2010, 2012], к этой саянской группе принадлежат идиомы на территории Монголии и Китая, обычно классифицируемые как диалекты зарубежных тувинцев. По последним данным тувинской диалектологии [Бавуу-Сюрюн, 2018], тувинские диалекты делят на внутренние диалекты (центральный, западный, тере-хольский и тоджинский)

и зарубежные (алтайский, близкий к западному, и цагаан-нурский, близкий к тоджинскому). Уйгуро-урянхайский язык туха, живущих в Монголии, близок к тофаларскому языку [Бавуу-Сюрюн, 2018; Ragagnin, 2011]. В тофаларском языке выделяются два говора – алыгджерский и гутаринский [Рассадин, 1971, 1978].

Среди тюркологов бытует мнение о специфической близости между тофаларским языком и тоджинским диалектом тувинского языка. Реальная основа этого воззрения, по-видимому, состоит в наличии общего пласта лексики, относящейся к оленеводческому хозяйству, и захватывающему также тере-хольский диалект, носители которого были оленеводами. Никаких других существенных языковых признаков, выделяющих тоджинский на фоне других тувинских диалектов и при этом объединяющих его с тофаларским, пока не обнаружено.

По данным антропологии и тофалары, и тоджинцы относятся к катангскому варианту байкальского антропологического типа [Левин, 1956], причем выявленная на западе Тувы тенденция к ослаблению монголоидности связывается с древней европеоидной примесью [Богданова, 1986; Аксянова, 2009]. Тувинцы степных районов относятся к иному – саянскому варианту центральноазиатского типа, возникшему на основе контактов местного катангского варианта байкальской расы с пришлым населением центральноазиатского типа [Алексеева, 1984].

Изучение генофонда населения Восточного Саяна по классическим генетическим маркерам [Рычков с соавт., 1964] привело к заключению, что он сформировался в результате действия двух факторов: дрейфа генов и направленной миграции из Тувы через Тоджу в Тофаларию. На ранних этапах этногенеза саянских народов предполагается существование трех генетически разобщенных групп, следы которых сохраняются в характеристиках северной группы тофалар, тоджинцев и степных тувинцев [Рычков с соавт., 1964].

Генофонды тоджинцев и тофалар изучались рядом авторов по различным панелям SNP и STR маркеров Y-хромосомы.

Небольшие выборки тоджинцев ($23 \leq N \leq 46$) исследовались в работах [Степанов с соавт., 2000а, 2000б; Деренко с соавт., 2007; Харьков с соавт., 2013; Derenko et al., 2007; Malyarchuk et al., 2011; Balinova et al., 2019], причем сбор биоматериала проводился в основном в близлежащих к центру Тоджинского кожууна поселениях Тоора-Хем, Ий и Адыр-Кежиг. В нашем исследовании выборка тоджинцев значительно больше ($N=90$) и охватывает также труднодоступную популяцию Сыстыг-Хем. В предыдущих исследованиях, проведенных по узким панелям маркеров,

томским научным коллективом у тоджинцев обнаружены гаплогруппы **Q-M346** (30%), **R1a1a-M17** (26%), **N1c-M178** (17%), **N1b-P43** (13%) ([Харьков с соавт., 2013], выборка $N=23$); магаданским научным коллективом ([Derenko et al., 2006], выборка $N=36$); [Деренко с соавт., 2007], выборка $N=26$); [Malyarchuk et al., 2011], выборка $N=26$) – гаплогруппы **Q-M346** (38%), **R1a1** (31%), **P*** (22%), **N3** (11%), **K*** (14%). При изучении генофонда тоджинцев по панели маркеров Y-хромосомы, наиболее сопоставимой с нашей ([Balinova et al., 2019] выборка $N=46$), обнаружены гаплогруппы **Q2a-M25** (50%), **N3a5a** (15%) и **N2a1-B478** (13%), **R1a2-Z93** (9%). Тоджинцы рассматриваются как наиболее своеобразная группа тувинцев из-за высокой частоты гаплогруппы **Q-M242** [Харьков, 2013].

Небольшая выборка тофалар ($N=32$), изученная по узкой панели SNP-маркеров Y-хромосомы [Derenko et al., 2006] выявила линии **N*** (более трети) и **N3** (более четверти генофонда). В эту выборку вошло только население наиболее доступного с. Алыгджер. В нашем исследовании выборка ($N=45$) равномерно охватывает все три изолированных поселения тофалар (Алыгджер, Верхняя Гутара, Нерха).

Целью данной работы является сравнительное изучение генофондов охотников-оленьеводов – тофалар и тоджинцев – по широкой панели SNP и STR маркеров Y-хромосомы в контексте генофондов других народов Сибири и Центральной Азии.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужила генетическая ДНК, выделенная из образцов венозной крови методом фенол-хлороформной экстракции. Суммарная выборка $N=135$ собрана Л.Д. Дамба под руководством Е.В. Балановской согласно правилам Биобанка Северной Евразии [Балановская с соавт., 2016] в экспедиционных обследованиях 2015-2017 гг. Образцы венозной крови тофалар ($N=45$) собраны в поселениях Алыгджер ($N=16$), Верхняя Гутара ($N=16$), Нерха ($N=13$) Нижнеудинского района Иркутской области. Образцы венозной крови тувинцев-тоджинцев ($N=90$) собраны в селах Тоора-Хем ($N=17$), Адыр-Кежиг ($N=30$), Ий ($N=32$), Сыстыг-Хем ($N=11$) Тоджинского кожууна Республики Тува. В выборки включены только неродственные между собой тофалары или тувинцы-тоджинцы, все предки которых на протяжении не менее трех поколений относили себя к данному этносу и родились на данной территории. Сбор образцов сопровождался письменным информированным согласием обследуемых под контролем

Этической комиссии Медико-генетического научного центра (г. Москва).

Все образцы генотипированы по единой панели 63 SNP-маркеров Y-хромосомы (M217, F3830, F11899, F11791, SK1064, SK1066, Z40445, Z32859, F5481, F3918, F3791, F3960, F14768, M86, CTS4021, Z12266, M407, M174, P37.1, M78, M123, M285; P18, P303, M69, M253, P37.2, M267, P58, M172, M12, M47, M67, M317, M231, M178, M128, L666, L708, B211, M2118, CTS6967; VL29, Z1936, F4205, M119, P31, M122, M134, M201, M242, M17, M198, M458, L23, M343, L23, L51, Z2103, M73, M269, M124, M70) методом ПЦР в реальном времени на приборах StepOnePlus и 7900HT (Applied Biosystems, США) с использованием технологии TaqMan (Applied Biosystems, США). Ветвь N-L666 включает ветвь N-P43 и очень редкую ветвь M128. Номенклатура гаплогрупп дана согласно [Ilumäe et al., 2016; URL: https://isogg.org/tree/ISOGG_YDNA_Tree_Trunk.html (дата обращения – 27.06.2019)].

Фрагментный анализ 17 STR-локусов проведен на приборе ABI 3130xl (Applied Biosystems) с использованием набора Y-filer PCR Amplification Kit (Applied Biosystems). Для сравнительного анализа использованы 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 – 27.06.2019)]. По частотам гаплогрупп в популяциях рассчитаны генетические расстояния Нея [Nei, 1975] с помощью программы DJgenetic [URL: www.genofond.ru (дата обращения – 27.06.2019)], визуализация проведена методом многомерного шкалирования в программе Statistica 7.0 (StatSoft. Inc., 2004) с применением метода Уорда (Ward's method). Филогенетические сети гаплогрупп N-F4205 и Q-N242 построены в программе Network 5.0.1.0. [URL: <http://www.fluxus-engineering.com> (дата обращения – 23.06.2019)] по данным о 15 STR-маркерах (всем генотипированным, кроме DYS385) и визуализированы в программе Network Publisher [URL: <http://www.fluxus-engineering.com> (дата обращения – 23.06.2019)]. Возраст кластеров гаплотипов оценен по числу мутационных шагов (ρ -статистика) [Forster et al., 1996] с использованием длины поколения 31 год [Fenner, 2005] и «генеалогической» скорости мутирования 0.027 мутаций на локус на поколение.

Картографический анализ проведен в программе GeneGeo [Кошель, 2012; Balanovsky et al., 2011]. Карты (модели) распространения 30 гаплогрупп Y-хромосомы (C2-M217x(M407,F3918,F3791,M48), C2-M407, C2-F3918, C2-F3791x(F5481), C2-F5481, C2-M48x(SK1066), C2-SK1066, E-M35, G-M285,

G-P15, I-M253, I-P37.2, J-M267, J-M172, L-M11, N-P43, N-B211, N-M2118, N-VL29, N-Z1936, N-F4205, N-B202, N-B479, O-M122, Q-M242, R-M198, R-M73, R-M269, R-M124, T-L206) были построены методом средневзвешенной интерполяции с радиусом влияния 1700 км и значением степени весовой функции 3 [Русский генофонд ... 2007; Кошель, 2012] по данным о частотах гаплогрупп Y-хромосомы из базы данных «Y-base», разработанной под руководством О.П. Балановского [БД Y-base]. Созданы две карты генетических расстояний Нея – от тофалар и от тоджинцев. Алгоритм построения каждой карты состоял из двух этапов. На первом этапе для каждой из 30 гаплогрупп была построена карта генетических расстояний от частоты этой гаплогруппы у тофалар или тоджинцев до интерполированных значений частоты этой гаплогруппы в каждой точке карты. На втором этапе для каждой серии карт было найдено среднее по всем гаплогруппам значение генетических расстояний для каждой точки карты, и таким образом созданы две обобщенные карты генетических расстояний – одна от тофалар, другая – от тоджинцев. Расчет лингвистических расстояний выполнен в программе Starling методом Starling NJ [Бурлак, Старостин 2005].

Результаты и обсуждение

Генетические портреты тофалар и тоджинцев

Генетические портреты тофалар и тоджинцев (рис. 1, крупные диаграммы) представлены в сравнении с другими популяциями тувинцев, хакасов, алтайцев и бурят (рис. 1, диаграммы меньшего размера), изученными нами по идентичной панели SNP маркеров Y-хромосомы. Мы видим резкие генетические различия между двумя популяциями охотников-оленоводо-вод: если основную часть генофонда тофалар (82%) составляют варианты североевразийской гаплогруппы N, то у тоджинцев они составляют лишь треть генофонда (37%), а более половины их генетической изменчивости (52%) приходится на палеосибирскую гаплогруппу Q, не обнаруженную у тофалар. Поэтому встает вопрос, являются ли эти различия результатом интенсивного дрейфа генов или же свидетельствуют о разных источниках происхождения их генофондов?

Прежде всего, обратим внимание, что в обеих популяциях гаплогруппа **N** представлена в основном двумя ветвями – **N-L666** и **N3a5a**, а остальные ветви **N** крайне редки. Такое сходство в структуре

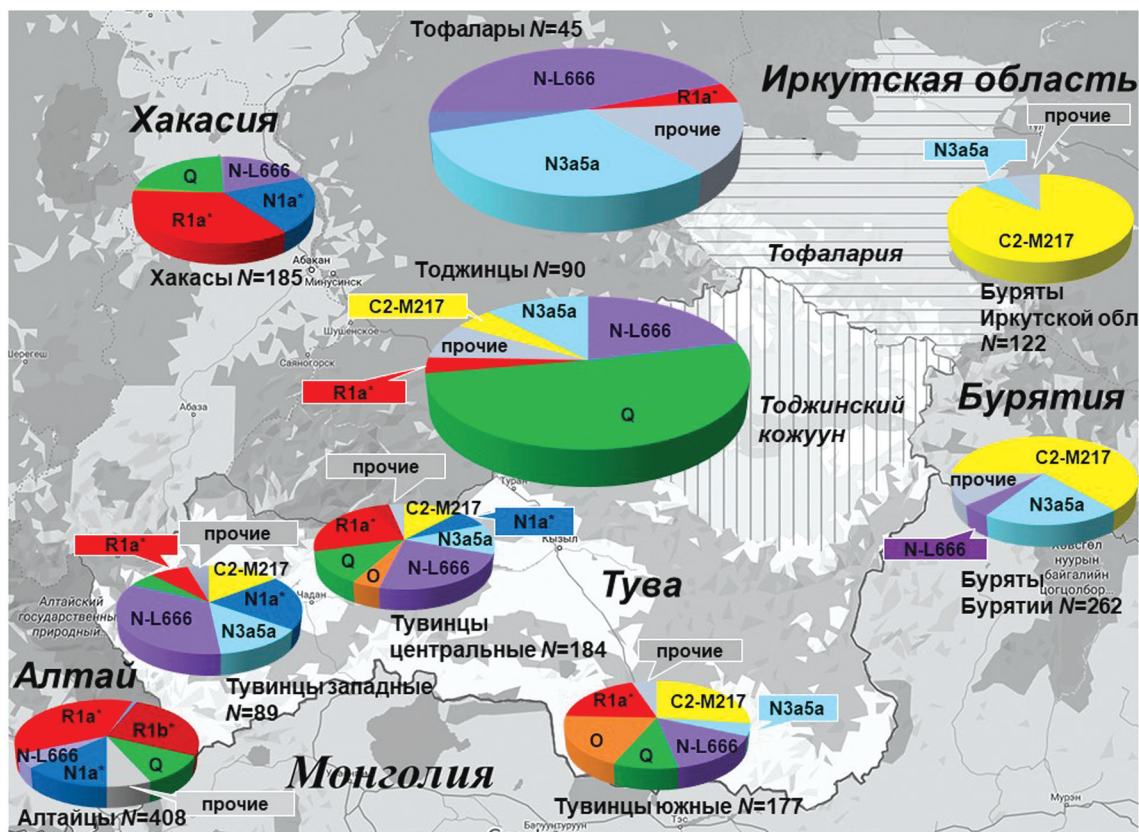


Рисунок 1. Генетические портреты тофалар и тоджинцев в сравнении с другими популяциями тувинцев, хакасов, алтайцев и бурят. Все популяции изучены по идентичной панели SNP-маркеров Y-хромосомы
 Figure 1. Genetic portraits of Tofalars and Todzhins in comparison with other populations of Tuvans, Khakasses, Altaians and Buryats. All populations were studied using an identical panel of Y-SNP markers

генофондов тофалар и тоджинцев, проявляющиеся только в различии частот одних и тех же вариантов гаплогрупп, может указывать на дрейф генов при сходстве происхождения популяций.

Ветвь **N-L666** (достигающая частоты 45% у тофалар и 21% у тоджинцев) с очень высокими частотами встречается в популяциях Западной и Южной Сибири – у нганасан 92%, у энцев 78%, у тундровых ненцев 74%, у хакасов-качинцев 79% [www.genofond.ru]. Предполагается, что эта гаплогруппа может отражать вклад самодийского компонента в генофондах южносибирских популяций, в том числе тофалар и тоджинцев [Харьков с соавт., 2013].

Ветвь **N3a5a** (достигающая частоты 31% у тофалар и 12% у тоджинцев) с наибольшей частотой (82%) зафиксирована у географически далеких хоринских бурят Забайкалья, но крайне редка (7%) у соседних популяций бурят Иркутской области. С невысокими частотами она встречается во всех популяциях тувинцев: от 2-7% у южных и до 13-15% у западных и центральных тувинцев. В популяциях других народов Южной Сибири – северных и юж-

ных алтайцев, хакасов (за исключением единичных представителей качинцев), шорцев – ветвь **N3a5a** вообще не обнаружена [www.genofond.ru].

Филогенетическая сеть гаплогрупп **N3a5a** (рис. 2) выявила четкое деление на два кластера – «тувинский», характерный и для тофалар, и «бурятский». Высокое накопление частоты **N3a5a** у бурят Забайкалья принято объяснять дрейфом генов [Karmin et al., 2015; Ilumäe et al., 2016]. Анализ STR-гаплогрупп сети (рис. 2) указывает на длительную общую генетическую историю тофалар и всех групп тувинцев, а на более поздних этапах – общую историю обеих групп охотников-оленовцов: тофалар (красные тона) и тоджинцев (зеленые тона). Оценка возраста ветвления гаплогруппы **N3a5a** по данным полногеномного секвенирования составляет 2800 ± 400 лет [Karmin et al., 2015; Ilumäe et al., 2016]. Датировка «тувинского» кластера гаплогрупп на филогенетической сети (гаплогрупп-«основатель» тувинского кластера на рис. 3 обозначен стрелкой) оказалась немногим моложе – 2500 ± 1200 лет. Это может служить подтверждением гипотезы экспансии ветви **N3a5a**

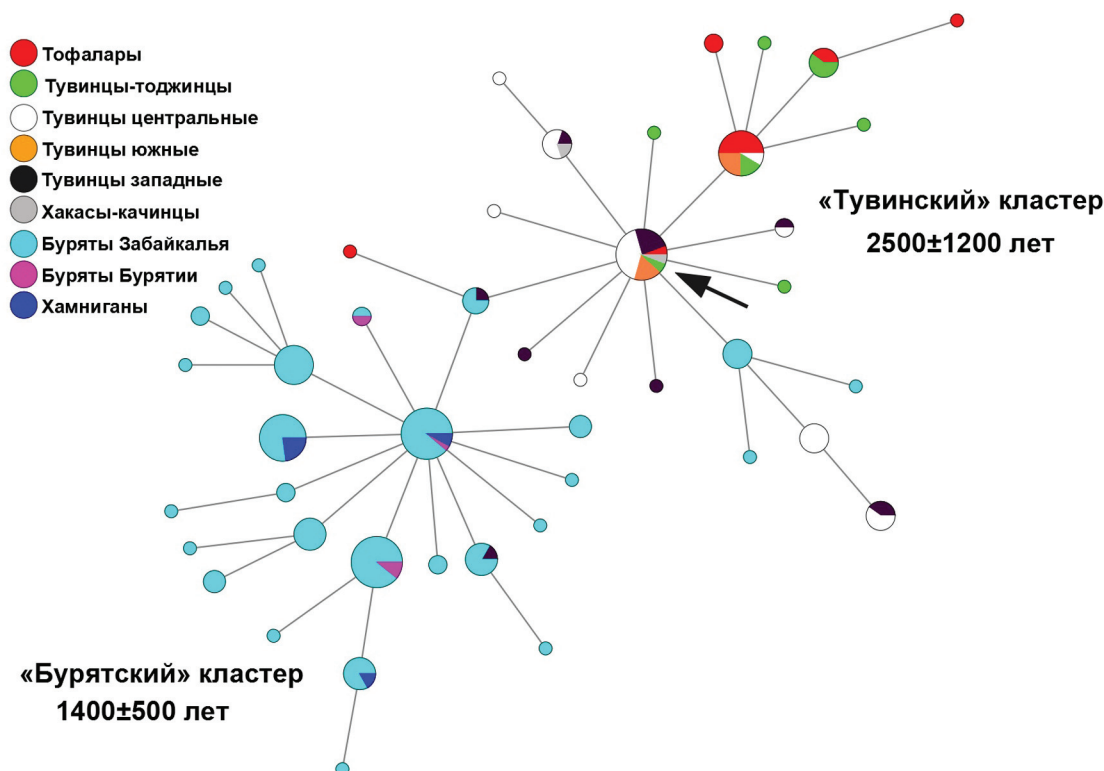


Рисунок 2. Филогенетическая сеть STR-гаплотипов гаплогруппы N3a5a-F4205 для популяций Южной Сибири
Figure 2. Phylogenetic network of STR-haplotypes of N3a5a-F4205-haplogroup for Southern Siberian populations

Обозначения: Размер кружка пропорционален числу носителей данного STR-гаплотипа, цвет указывает популяции носителей согласно легенде, линии – наиболее вероятные мутационные связи. Стрелкой обозначен гаплотип-«родитель», принятый за «основателя» при датировке «тувинского» кластера.

Symbols: The size of the circle is proportional to the number of STR-haplotype carriers, the color indicates carrier populations according to legend, lines are the most likely mutational bonds. The arrow indicates the “parent” haplotype, taken for the “founder” of “Tuvan” cluster.

около 3 тыс. лет назад в бассейне верхнего Енисея и северного Китая [Ilumäe et al., 2016].

Однако очевидны и различия между генофондами соседних популяций охотников-оленоводо- у тофалар не встречена гаплогруппа **Q-M242**, которая обнаружена во всех популяциях тувинцев, а у тоджинцев составляет половину их генофонда (52%). Основной ареал распространения гаплогруппы **Q-M242** охватывает Среднюю Сибирь, достигая высокой частоты у кетов (94%) и селькупов (66%). Она не обнаружена ни к западу, ни к востоку от этой территории, но ее ареал тянется на юг к Алтае-Саянскому нагорью составляя около половины генофонда челканцев и койбалов и около четверти генофонда тубалар и исчезая в степях Центральной Азии (у монголов – 3%) [Балаганская с соавт., 2011; URL: <http://www.genofond.ru/genofond.ru/default26d8e.html?s=0&p=346>. (дата обращения – 10.06.2019)]. Считается, что наличие **Q-M242** отражает генетический вклад палеосибирских племен.

На филогенетической сети **Q-M242** сибирские популяции образуют два кластера примерно одинакового возраста (2400±800 лет): «алтайский» и «тувинский» (включающий тоджинцев наравне с другими группами Тувы). Причем этноспецифичность кластеров близка к 100%, что говорит о самостоятельном пути микроэволюции алтайцев и тувинцев и о крайне слабом обмене генами между ними. Но вот кеты и селькупы полноправно входят в оба кластера, что указывает на их близость к прапопуляции и большую древность.

В целом, генетические портреты тофалар и тоджинцев указывают на преобладание в их генофондах пластов автохтонного населения, восходящего к самодийскому и палеосибирскому населению. Наиболее правдоподобной выглядит гипотеза, что значительные современные различия между генофондами тофалар и тоджинцев могли возникнуть в результате мощного дрейфа генов, вызванного крайне малым генетически эффективным размером их популяций. Однако предковые

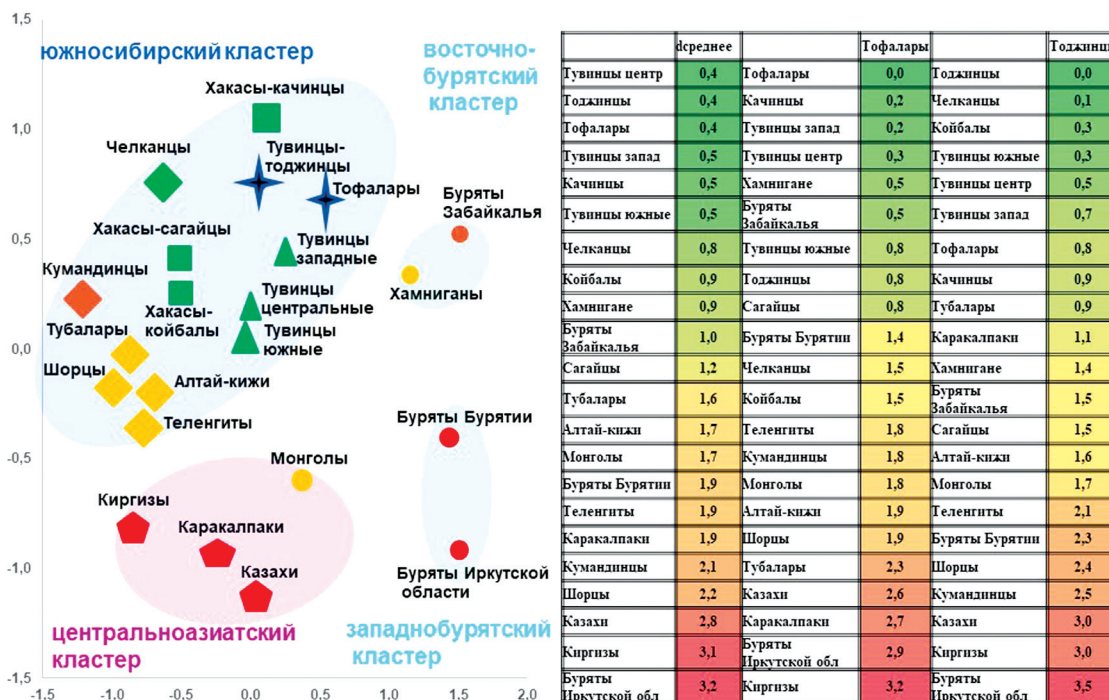


Рисунок 3. График многомерного шкалирования (слева) и генетические расстояния от тофалар и тоджинцев (справа) в контексте популяций Южной Сибири и Центральной Азии (по частотам 63 гаплогрупп Y-хромосомы, стресс 0.14, алиенация 0.17)

Figure 3. Multidimensional scaling graph (left) and genetic distances from Tofalars and Todzhins (right) in the context of populations of Southern Siberia and Central Asia (at frequencies of 63 Y-chromosome haplogroups, stress 0.14, alienation 0.17)

Обозначения. Цветовые обозначения на диаграмме взяты по $d_{\text{среднее}}$. Цвет отражает генетическую близость к тофаларам и тоджинцам: зеленый – наибольшее сходство с их генофондами, желтый – меньшее сходство, оранжевый и красный – генофонды более далекие от тофалар и тоджинцев. Значками обозначены: звездочками – тофалары и тоджинцы, треугольниками – остальные группы тувинцев, квадратами – хакасы, ромбами – алтайцы и шорцы, многоугольниками – тюркоязычные народы Центральной Азии, кругами – монгольскоязычные популяции Сибири и Центральной Азии.

Symbols: Color codes on the diagram is based on d_{average} . The color reflects genetic affinity for Tofalars and Todzhins: green is the most similar to their gene pools, yellow is the less similar, orange and red are the more distant from the Tofalars and Todzhins. Icons: stars – Tofalars and Todzhins, triangles – the remaining groups of Tuvans, squares – Khakassas, rhombs – Altaians and Shorians, polygons – Turkophone peoples of Central Asia, circles – Mongolian-speaking populations of Siberia and Central Asia.

генофонды их могли быть весьма сходными и эволюционировать параллельно при взаимообмене генов между ними, на что указывают филогенетические сети гаплотипов.

Генофонды тофалар и тоджинцев в генетическом пространстве

Положение генофондов тофалар и тоджинцев в генетическом пространстве популяций Сибири и Центральной Азии определено на основании матрицы генетических расстояний и визуализировано с помощью многомерного шкалирования (рис. 3). Для сравнения в матрице использованы

популяции, изученные нашим коллективом по той же широкой панели SNP маркеров Y-хромосомы, что и популяции охотников-оленовладельцев. Генетическое расстояние между тофаларами и тоджинцами составило $d=0.8$. К тофаларам генетически ближе, чем тоджинцы ($d<0.8$), оказались хакасы-качинцы, почти все группы тувинцев, хамниганы и буряты Забайкалья. К тоджинцам генетически ближе, чем тофалары ($d<0.8$), оказались алтайцы-челканцы, хакасы-койбалы и все группы тувинцев. Географически соседние популяции бурят Иркутской области оказались максимально удалены и от тофалар ($d=2.9$), и от тоджинцев ($d=3.5$), в то время как географически далекие буряты Забайкалья обнаруживают сходство с их генофондами ($d_{\text{mean}}=1.0$).

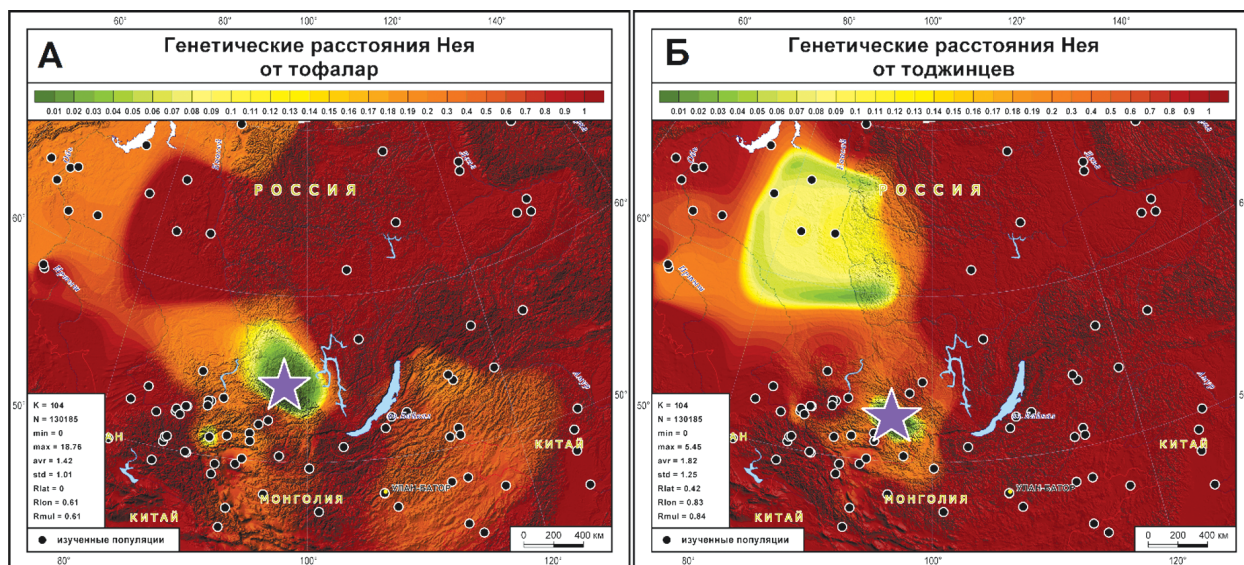


Рисунок 4. Карты генетических расстояний от тофалар (рисунок А) и тоджинцев (рисунок Б)

Figure 4. Maps of genetic distances from the Tofalars (Figure A) and Todzhins (Figure B)

Примечания. Ареалы популяций, генетически наиболее близких к тофаларам (рис. А) и к тоджинцам (рис. Б), отражены желто-зелеными тонами. Карты построены по частотам 30 гаплогрупп Y-хромосомы. Черными точками на карте обозначены популяции сравнения (N=103 популяции), сиреневой звездой – положение изученных популяций тофалар и тоджинцев.

Notes. Areas of populations genetically similar to Tofalars/Todzhins are shown by yellow-green colors. The map is based on the frequencies of 30 Y-chromosomal haplogroups. Black dots on the map indicate comparison populations (N = 103 populations), the purple star indicates the position of the studied populations (Tofalars and Todzhins).

В целом, к популяциям охотников-оленоводов наиболее генетически близки южносибирские тюрки ($d_{\text{mean}}=0.9$) – исключением являются лишь генофонды теленгитов ($d_{\text{mean}}=1.9$), кумандинцев ($d_{\text{mean}}=2.1$) и шорцев ($d_{\text{mean}}=2.2$). Видимо, за счет мощного дрейфа генов они оказались почти столь же генетически далеки от охотников-оленоводов, как и монгользычные популяции ($d_{\text{mean}}=2.3$) и тюрки Центральной Азии ($d_{\text{mean}}=2.6$).

На графике многомерного шкалирования (рис. 3) выделились 4 кластера. В «южносибирском» кластере тофалары и тоджинцы расположились рядом вместе со всеми популяциями тувинцев, хакасов, алтайцев и шорцев. Огромный размах генетических различий между популяциями бурят отразился в формировании двух бурятских кластеров. «Восточнобурятский» более близок к тофаларам и тоджинцам благодаря высокой частоте гаплогруппы **N3a5a** у хамниган и бурят Забайкалья. «Западнобурятский» кластер генетически далек от тофалар и тоджинцев из-за высокой частоты восточноевразийской гаплогруппы **C2-M217**, отсутствующей в популяциях охотников-оленоводов. В «центральноазиатский» кластер вошли монголы и тюрки Центральной Азии.

Картографический анализ генетических расстояний Нея от тофалар (рисунок 4А) и от тоджинцев (рисунок 4Б) ярко отражает как различия между

их генофондами, так и их сходство, которое проявляется в умеренной близости обеих популяций охотников-оленоводов к генофондам народов Южной и Западной Сибири, хотя и к разным популяциям этих регионов. Тофалары (рис. 4А) наиболее генетически сходны с западными тувинцами ($d=0.10$); умеренно сходны ($0.21 < d < 0.32$) с тоболо-иртышскими татарами, обскими уграми (ханты и манси), селькупам и ненцами Западной Сибири, с бурятами Забайкалья ($d=0.21$), с хакасами-качинцами ($d=0.26$) Южной Сибири. Тоджинцы наиболее близки ($0.07 < d < 0.11$) к генофондам Средней Сибири (селькупам, ненцам, кетам) и к северным алтайцам ($d=0.08$) Южной Сибири; умеренно сходны с тоболо-иртышскими татарами ($d=0.20$) Западной Сибири, центральными и юго-восточными тувинцами ($0.26 < d < 0.27$) Южной Сибири.

Паттерн карт генетических расстояний (рис. 4) в целом сходен с графиком многомерного шкалирования (рис. 3). Различия между ними связаны с тем, что самодийцы и кеты изучены другими авторами по более узкой панели гаплогрупп Y-хромосомы и потому не могут быть включены в график шкалирования, требующий, в отличие от картографирования, идентичного набора гаплогрупп для всех популяций. Популяции «близкого» и «умеренного» круга родства на геногеографических картах (рис. 4) определяются в основном

Таблица 1. Генетические, лингвистические и географические расстояния от тофалар до четырех популяций тувинцев

Table 1. Genetic, linguistic and geographical distances from Tofalars to four Tuvan populations

Расстояния от тофалар_	Генетические (Nei)	Лингвистические	Географические (км)
Тоджинцы	0,88	0,12	149
Тувинцы_Тере-Хол	1,25	0,15	360
Тувинцы_Нарын	0,89	0,13	425
Тувинцы_Эрзин	0,70	0,13	429

Таблица 2. Показатели множественной и частной корреляции генетических, лингвистических и географических расстояний между популяциями тофалар и тувинцев

Table 2. Multiple and partial correlation of genetic, linguistic and geographical distances between populations of Tofalars and Tuvans

Матрицы	Коэффициент корреляции	P-value
Генетика и Лингвистика	0,80	0,06
Генетика и География	0,64	0,07
География и Лингвистика, когда География константная	0,67	0,12
Генетика и География, когда Лингвистика константная	0,28	0,17

соотношением трех гаплогрупп Y-хромосомы (**N-L666**, **N3a5a** и **Q-M242**). Высокая частота у тофалар двух ветвей макрогаплогруппы **N** – **N-L666** (45%) и **N3a5a** (33%) – определяет области умеренного сходства тофалар с популяциями Западной Сибири и Забайкалья на карте генетических расстояний (рис. 4А). Преобладание гаплогруппы **Q-M242** (52%) в генофонде тоджинцев определяет их генетическую близость к популяциям Средней Сибири, для которых характерны наибольшие частоты этой гаплогруппы в Северной Евразии (у селькупов – 66%, у кетов – 94%).

Сравнение генетических, лингвистических и географических расстояний

Данные и по лингвистике и по изменчивости Y-хромосомы имеются для тофалар (Нерха) и для четырех популяций тувинцев (тоджинцев, юго-восточных тувинцев Тере-Хольского кожууна, двух популяций (Нарын и Эрзин) соседнего более южного Эрзинского кожууна). Это дает возможность оценить, насколько генетические различия между этими пятью популяциями определяются их историей (отраженной в лингвистике) или же они задаются чисто географической удаленностью.

В таблице 1 для краткости приведена лишь одна часть матриц – генетические, лингвистические и географические расстояния от тофалар до тоджинцев и до трех других популяций тувинцев, а в таблице 2 указаны коэффициенты корреляции между всеми тремя матрицами. Связь между генетикой и лингвистикой оказывается очень высокой ($r=0.80$) и значительно превышающей влияние географических расстояний ($r=0.64$). Если исключить взаимодействие между тремя южными популяциями тувинцев и рассмотреть только интересующие нас корреляции для матриц расстояний от тофалар (табл. 1) и от тоджинцев, то оказывается, что основной вклад в высокую связь генетики и лингвистики вносят тофалары: их частная корреляция между этими параметрами достигает 0.9. Это позволяет выдвигать гипотезу, что генетические различия между тофаларами и тоджинцами связаны с их историей и определяются высокой изолированностью тофалар в течение длительного периода времени.

Заключение

Результаты изучения полиморфизма Y-хромосомы в двух географически соседних популяциях

охотников-оленеводов – тофалар и тоджинцев – позволяют выдвинуть следующие гипотезы.

Во-первых, у обеих групп сохраняется генетический пласт, роднящий их с населением Забайкалья. Этот пласт маркирует гаплогруппа **N3a5a** (31% у тофалар и 12% у тоджинцев), возникшая около 3 тысяч лет назад и затем распространившаяся в бассейне верхнего Енисея и северного Китая [Ilumäe et al., 2016].

Во-вторых, у обеих групп оленеводов сохраняется более древний генетический пласт, отраженный в их генофондах вкладом гаплогруппы **N-L666** (45% у тофалар и 21% у тоджинцев), распространенной у народов, сохранивших самодийские языки (у нганасан 92%, у энцев 78%, у тундровых ненцев 74%). Гаплогруппа **N-L666** по данным Yfull [URL: <https://www.yfull.com/tree/N-L666/> (дата обращения – 27.07.2019)] возникла 14-17 тысяч лет назад, а по данным о древней ДНК уже присутствовала в населении раннего неолита южного Прибайкалья (стоянка Шаманка, 5-7 тыс. лет назад) [Damgaard et al., 2018].

В-третьих, в генофонде тоджинцев отражен еще более древний палеосибирский генетический пласт, сближающий их с самодийцами и кетами и отраженный вкладом гаплогруппы **Q-M242**. Она возникла по данным Yfull [URL: <https://www.yfull.com/tree/Q/> (дата обращения – 27.07.2019)] около 29-32 тыс. лет в регионе Южной Сибири и Центральной Азии [Huang et al., 2017]. Ее частота у тоджинцев (52%) намного выше, чем в других группах тувинцев: у юго-восточных тувинцев (Тере-Хол) – 26%, у центральных (Чаа-Холь) – 20%, у южных – 12%, а у западных и центральных (Танды) тувинцев падает до 4-6%. Поэтому можно предполагать, что и высокая частота **Q-M242** у тоджинцев, и отсутствие этой гаплогруппы у тофалар (впрочем, возможно она встречается у тофалар с такими же невысокими частотами, как у западных тувинцев, но не обнаружена из-за меньшей выборки тофалар) является проявлением одного и того же фактора микроэволюции – дрейфа генов, столь мощного в малых популяциях охотников-оленеводов. Сравнение тоджинцев с другими популяциями тувинцев позволяет выдвинуть гипотезу, что обе соседние популяции охотников-оленеводов – и тоджинцы, и тофалары – имели ранее в генофондах умеренную частоту палеосибирской гаплогруппы **Q-M242**.

Поэтому, отвечая на вопрос об источниках различий между генофондами тофалар и тоджинцев, наиболее оправданной представляется не версия разных источников их происхождения, а гипотеза интенсивного дрейфа генов, действующего на исходно генетически родственные, но малочисленные популяции охотников-оленеводов, в

совокупности с длительной изоляцией тофалар от тоджинцев.

Эту гипотезу косвенно подтверждает и сравнение с данными лингвистики. Языки тувинцев и тофалар близки и входят в одну лингвистическую ветвь (саянскую). Но при этом язык тоджинцев ближе к остальным тувинским группам, а с тофаларами тоджинцев объединяет «оленеvodческая» лексика. Сходную картину мы видим на филогенетической сети STR-гаплотипов **N3a5a**, фиксирующей длительную общую генетическую историю тофалар и всех групп тувинцев, а на более поздних этапах – общую историю тофалар и тоджинцев. Высокая корреляция генетики (по другой панели Y-хромосомы – SNP-маркеров) и лингвистики ($r=0.80$) вновь подтверждает это сходство и гипотезу исходного родства прагенофондов тофалар и тувинцев, а на более поздних этапах – тофалар и тоджинцев, разделенных мощным дрейфом генов и изоляцией друг от друга.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках темы Государственного задания ФАНО России для Медико-генетического научного центра и в рамках Государственного задания ФАНО России для ИОГен РАН. Сбор материала для определения лингвистических расстояний между тувинскими и тофаларскими диалектами и его анализ проведен в рамках проекта «Языковая и этнокультурная вариативность Южной Сибири в синхронии и диахронии: языковые и культурные взаимодействия» (грант Правительства РФ 14.Y26.31.0014); «Language and ethno-cultural variability of Southern Siberia in synchrony and diachrony: language and culture interaction» (the RF Government grant No. 14.Y26.31.0014).

Библиография

- Аксянова Г.А. Основные результаты расогенетических исследований в Туве в XX столетии // Археология, этнография и антропология Евразии, 2009. № 4 (40). С. 137-144.
Алексеева Т.И. Антропологические особенности современных тувинцев. Кефалометрия и кефалоскопия // Антропо-экологические исследования в Туве. М.: Наука, 1984. С. 75-114.
Бауу-Сюрюн М.В. История формирования диалектов и говоров тувинского языка: Автореф. дисс. ... д-ра филол. наук. Новосибирск, 2018. 51 с.
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 23. Антропология, 2011. № 2. С. 25-36.
- Балановская Е.В., Балановский О.П.* Русский генофонд на Русской равнине. М.: Луч, 2007. 416 с.
- Балановская Е.В., Жаблагин М.К., Агджоян А.Т., Чухряева М.И., Маркина Н.В. с соавт.* Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы применения в геногеографии и персонализированной медицине // Генетика, 2016. Т. 52. № 12. С. 1371-1387. DOI: 10.7868/S001667581612002X. БД «Y-base». URL: <http://www.genofond.ru/genofond.ru/default26d8e.html?s=0&p=346>. (дата обращения – 10.06.2019).
- Богданова В.И.* Антропологический состав и вопросы происхождения тувинцев // Проблемы антропологии древнего и современного населения Советской Азии. Новосибирск: Наука, 1986. С. 108-162.
- Бурлак С.А.* Сравнительно-историческое языкознание: Учебник для студентов высших учебных заведений / С. А. Бурлак, С. А. Старостин. М.: Издательский центр «Академия», 2005, 432 с. ISBN 5-7695-1445-0.
- Вайнштейн С.И.* Происхождение саянских оленеводов (Проблема этногенеза тувинцев-тоджинцев и тофаларов) // Этногенез народов Севера. М.: Наука, 1980. С. 68-90.
- Вайнштейн С.И.* Тувинцы-тоджинцы. М.: Издательство восточной литературы, 1961. 222 с.
- Деренко М.В., Малярчук Б.А., Возняк М., Денисова Г.А., Дамбуева И.К. с соавт.* Распространенность мужских линий «чингизидов» в популяциях Северной Евразии // Генетика, 2007. Т. 43. № 3. С. 422-426.
- Долгих Б.О.* Родовой и племенной состав народов Сибири в XVII в. М.: Издательство АН СССР, 1960. 662 с.
- Итоги Всероссийской переписи населения 2002 года. Т. 4. Национальный состав и владение языками, гражданство. URL: <http://www.perepis2002.ru/index.html?id=17>. (дата обращения – 19.06.2019).
- Итоги Всероссийской переписи населения 2010 года. Т. 4. Национальный состав и владение языками, гражданство. URL: http://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm. (дата обращения – 19.06.2019).
- Кошель С.М.* Геоинформационные технологии в геногеографии // Современная географическая картография. М.: Дата+, 2012. С. 158-166.
- Левин М.Г.* Народы Сибири. М.: Издательство АН СССР, 1956. 1114 с.
- Монгуш М.В.* Тувинцы-тоджинцы: особенности образа жизни // Российские регионы: взгляд в будущее, 2017. № 1. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/tuvintsy-todzhintsy-osobennosti-obraza-zhizni>. (дата обращения – 10.06.2019).
- Поталов Л.П.* Очерки народного быта тувинцев. М.: Наука, 1969. 401 с.
- Рассадин В.И.* Морфология тофаларского языка в сравнительном освещении. М.: Наука, 1978. 288 с.
- Рассадин В.И.* Фонетика и лексика тофаларского языка. Улан-Удэ: Бурятское книжное издательство, 1971. 252 с.
- Рассадин И.В.* Особенности оленеводства у народов Саянской горной страны в прошлом и настоящем // Вестник НГУ. Серия История, филология, 2018. Т. 17. № 3: Археология и этнография. С. 136-141.
- Рычков Ю.Г., Перевозчиков И.В., Шереметьева В.А., Волкова Т.В., Башлай А.Г.* К популяционной генетике коренного населения Сибири. Восточные Саяны (Материалы Сибирской антрополого-генетической экспедиции) // Вопросы антропологии, 1969. Вып. 31. С. 3-32.
- Степанов В.А., Пузырев В.П.* Анализ аллельных частот семи микросателлитных локусов Y-хромосомы в трех популяциях тувинцев // Генетика, 2000. 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, 2000. Т. 36. № 3. С. 377-384.
- Тобаская группа. [Введение]. Глава в коллективной монографии // Сравнительно-историческая грамматика тюркских языков. Региональные реконструкции / Отв. ред. Э.Р. Тенишев. М.: Наука, 2002. С. 600-603.
- 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. 1416-1425. DOI: 10.7868/S0016675813120035.

Сведения об авторах

- Балановская Елена Владимировна*, д.б.н., профессор; ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru;
- Дамба Лариса Доржуевна*; ORCID ID: 0000-0003-1736-9210; larissa_damba@mail.ru.
- Агджоян Анастасия Торосовна*, к.б.н.; ORCID ID: 0000-0002-8776-2934; aagdzhojan@gmail.com;
- Жаблагин Максат Кизатович*, к.б.н.; ORCID ID: 0000-0003-3414-0610; mzhabagin@gmail.com;
- Олькова Марина Викторовна*, ORCID ID: 0000-0002-2322-6817; genetics@inbox.ru;
- Кагазежева Жанета Аслановна*; ORCID ID: 0000-0003-1666-0380; janetka0001@bk.ru.
- Утриван Сергей Александрович*; ORCID ID: 0000-0002-4459-7211; utrivan1@gmail.com;
- Кошель Сергей Михайлович*, к.г.н.; ORCID ID: 0000-0002-4540-2922; skoshel@mail.ru;
- Дыбо Анна Владимировна*, д. филол. наук, член-корр. РАН; ORCID ID: 0000-0002-6077-7183; adybo@mail.ru.
- Балановский Олег Павлович*, д.б.н., профессор РАН; ORCID ID: 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru.

Поступила в редакцию 19.08.2019,
принята к публикации 23.09.2019.

Balanovska E.V.¹⁾, Damba L.D.^{1,2)}, Agdzhoyan A.T.^{3,1)}, Zhabagin M.K.⁴⁾, Olkova M.V.¹⁾, Kagazheva Zh.A.^{1,3)}, Utrivan S.A.¹⁾, Koshel S.M.⁵⁾, Dybo A.V.^{6,7)}, Balanovsky O.P.^{3,1,8)}

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

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

³⁾ Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Gubkina st., 3, GSP-1, Moscow, 119991, Russia;

⁴⁾ RSE «National Center for Biotechnology», Kurgalzhynskoye road, 13/5, Astana, 010000, Kazakhstan;

⁵⁾ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Cartography and Geoinformatics, GSP-1, Moscow, 119991, Russia;

⁶⁾ Institute of Linguistics, RAS, Bolshoy Kislouky lane, 1, 1, Moscow, 125009, Russia;

⁷⁾ Tomsk State University, Laboratory of linguistic anthropology, 634050, Lenin Ave., 36, Tomsk, Russia;

⁸⁾ Biobank of Northern Eurasia, Kotlyakovskaya st., 3, Moscow, 115201, Russia

THE GENE POOL OF HUNTERS-REINDEER HERDERS OF SOUTHERN SIBERIA: TOFALARS AND TODZHINS

Materials and methods. The gene pools of hunters-reindeer herders Tofalars and Todzhins were studied using a panel of 63 SNP and 17 STR Y-chromosome. The samples include only unrelated Tofalars or Todzhins. The haplogroup frequencies have created population genetic portraits, a graph of multidimensional scaling and maps of genetic distances. Correlations between matrices of genetic, linguistic and geographical distances were evaluated. Phylogenetic networks were built on the basis of STR-haplotypes of major haplogroups.

Results. Northern Eurasian haplogroups N-L666 and N3a5a predominate in the Tofalar gene pool and represent for more than one quarter in Todzhins. By contrast the haplogroup Q-M242 is prevalent in Todzhins and absent in Tofalars. On the map of genetic distances from Tofalars, the high frequencies N-L666 and N3a5a in their gene pool define areas of their moderate similarity with Western Siberia and Transbaikalia gene pools. A similar study for Todzhins demonstrated their close resemblance with populations of Central Siberia (predominance of haplogroup Q-M242). The correlation analysis of matrices of genetic, linguistic and geographical distances showed a more noticeable linguistic influence ($r = 0.80$) compared with geography ($r = 0.63$). The graph of multidimensional scaling fixes the proximity of Tofalar and Todzhin gene pools to the Southern Siberia populations. The haplogroup N3a5a phylogenetic network indicates a long common genetic history of Tofalars and Tuvans, and later stages are characterized by shared history of Tofalars and Todzhins.

Conclusion. The ancient genetic strata in Tofalars and Todzhins gene pools (haplogroups N-L666 and N3a5a) makes related them to modern Samoyeds and Transbaikalia populations. The haplogroup Q-M242 links the studied peoples with Samoyeds and Kets. The hypothesis is that ancestral Todzhin and Tofalar gene pools possessed a moderate frequency of Paleosiberian Q-M242, and current differences between them are the result of genetic drift and long-term isolation of Tofalar and Todzhin peoples.

Keywords: gene geography; human population genetics; Y-chromosome; haplogroups; haplotypes; SNP; STR markers

References

- Aksyanova G.A. Osnovnye rezul'taty rasogeneticheskikh issledovaniy v Tuve v XX stoletii [The main results of rasogenetic studies in Tuva in the XX century]. *Arkheologiya, Etnografiya i Antropologiya Evrazii* [Archeology, Ethnography and Anthropology of Eurasia], 2009, 4 (40), pp. 137-144. (In Russ.).
- Alekseeva T.I. Antropologicheskie osobennosti sovremennykh tuvintsev. Kefalometriya i kefaloskopiya [Anthropological features of modern Tuvans. Cephalometry and cephaloscopy]. In: *Antropo-ekologicheskie issledovaniya v Tuve* [Anthropo-ecological studies in Tuva]. Moscow, Nauka Publ., 1984, pp. 75-114. (In Russ.).
- Bavuu-Syuryun M.V. *Istoriya formirovaniya dialektov i govorov tuvinskogo yazyka* [The history of the formation of dialects of the Tuvan language]: Thesis Doctor in Philology. Novosibirsk, 2018. 51 p. (In Russ.).
- Balaganskaya O.A., Lavryashina M.B., Kuznetsova M.A., Romanov A.G., Dibirova K.H.D. et al. Geneticheskaya struktura po markeram Y-khromosomy narodov Altaya (Rossii, Kazakhstana, Mongolii) [Genetic structure by Y-chromosome markers of the peoples of Altai (Russia, Kazakhstan, Mongolia)]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya], 2011, 2, pp. 25-36. (In Russ.).
- Balanovskaya E.V., Balanovskij O.P. *Russkij genofond na Russkoj ravnine* [Russian gene pool on the Russian Plain]. Moscow, Luch Publ., 2007. 416 p. (In Russ.).
- Balanovskaya E.V., Zhabagin M.K., Agdzhoyan A.T., Chuhryaeva M.I., Markina N.V. et al. Populyatsionnye biobanki: principy organizatsii i perspektivy primeneniya v geneogeografii i personalizirovannoj meditsine [Population biobanks: Organizational models and prospects of application in geneogeography and personalized medicine]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2016, 52 (12), pp. 1227-1243. DOI: 10.1134/S1022795416120024. (In Russ.).
- BD «Y-base» [Y-base database]. Available at: <http://www.genofond.ru/genofond.ru/default26d8e.html?s=0&p=346>. (Accessed: 10.06.2019). (In Russ.).
- Bogdanova V.I. Antropologicheskij sostav i voprosy proiskhozhdeniya tuvintsev [Anthropological composition and questions of the origin of Tuvans]. In: *Problemy antropologii drevnego i sovremennogo naseleniya Sovetskoj Azii* [Problems of anthropology of the ancient and modern population of Soviet Asia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1986, pp. 108-162. (In Russ.).
- Burlak S.A. *Cravnitel'no-istoricheskoe yazy'koznanie: Uchebnik dlya studentov vy'sshix uchebny'x zavedenij*. [A comparative-historical linguistics: a Textbook for students of higher educational institutions. Eds. S.A. Burlak, S.A. Starostin] Moscow, Academy Publ. 2005, 432 p. ISBN 5-7695-1445-0. (In Russ.).
- Vajnshtejn S.I. Proiskhozhdenie sayanskikh olenevodov (Problema etnogeneza tuvintsev-todzhintsev i tofalarov) [The origin of Sayan reindeer herders (The problem of ethnogenesis of Tuvans-Todzhins and Tofalars)]. In: *Etnogenez narodov Severa* [Ethnogenesis of the peoples of the North]. Moscow, Nauka Publ., 1980, pp. 68-90. (In Russ.).
- Vajnshtejn S.I. *Tuvinty-todzhinty* [Tuvans-Todzhins]. Moscow, Vostochnoj Literaturnoj Publ., 1961. 222 p. (In Russ.).
- Derenko M.V., Malyarchuk B.A., Voznyak M., Denisova G.A., Dambueva I.K. et al. Rasprostranennost' muzhskikh linij «chingizidov» v populyatsiyakh Severnoj Evrazii [The prevalence of male lines of «genghisides» in populations of Northern Eurasia]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2007, 43 (3), pp. 422-426. (In Russ.).
- Dolgikh B.O. *Rodovoj i plemennoj sostav narodov Sibiri v XVII v.* [Generic and tribal composition of the peoples of Siberia in the XVII century]. Moscow, AS USSR Publ., 1960. 662 p. (In Russ.).
- Itogi Vserossijskoj perepisi naseleniya 2002 goda. T. 4. Natsional'nyj sostav i vladenie yazykami, grazhdanstvo* [The Results of Population Census in Russia in 2002. Vol. 4. National composition and language skills, citizenship]. Available at: <http://www.perepis2002.ru/index.html?id=17>. (Accessed: 19.06.2019). (In Russ.).
- Itogi Vserossijskoj perepisi naseleniya 2010 goda. T. 4. Natsional'nyj sostav i vladenie yazykami, grazhdanstvo* [The Results of Population Census in Russia in 2010. Vol. 4. National composition and language skills, citizenship]. Available at: http://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm. (Accessed: 19.06.2019). (In Russ.).
- Koshel S.M. Geoinformatsionnye tekhnologii v geneogeografii [Geoinformation technologies in geneogeography]. In: *Sovremennaya geograficheskaya kartografiya* [Modern geographical cartography]. Moscow, Data+ Publ., 2012, pp. 158-166. (In Russ.).
- Levin M.G. *Narody Sibiri* [The peoples of Siberia]. Moscow, AS USSR Publ., 1956. 1114 p. (In Russ.).
- Mongush M.V. Tuvinty-todzhinty: osobennosti obraza zhizni [The Tuvans-Todja People: Peculiarities of Their Life Style]. *Rossijskie regiony: vzglyad v budushchee* [Russian regions: a look into the future], 2017, 1. Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/tuvinty-todzhinty-osobennosti-obraza-zhizni>. (Accessed: 10.06.2019). (In Russ.).
- Potapov L.P. *Ocherki narodnogo byta tuvintsev* [Essays on Tuvinian folk life]. Moscow, Nauka Publ., 1969. 401 p. (In Russ.).
- Rassadin I.V. Osobennosti olenevodstva u narodov Sayanskogo gornoj strany v proshlom i nastoyashchem [Features of reindeer husbandry in the peoples of the Sayan mountain country in the past and present]. *Vestnik NGU. Seriya Istoriya, filologiya* [Bulletin of NSU. Series History, Philology], 2018, 17 (3): Arkheologiya i etnografiya [Archeology and Ethnography], pp. 136-141. (In Russ.).
- Rassadin V.I. *Morfologiya tofalarskogo yazyka v sravnitel'nom osveshchenii* [Morphology of the Tofalar language in comparative coverage]. Moscow, Nauka Publ., 1978. 288 p. (In Russ.).
- Rassadin V.I. *Fonetika i leksika tofalarskogo yazyka* [Phonetics and vocabulary of the Tofalar language]. Ulan-Ude, Buryat book Publ., 1971. 252 p. (In Russ.).
- Rychkov YU.G., Perevozchikov I.V., SHERemet'eva V.A., Volkova T.V., Bashlaj A.G. K populyatsionnoj genetike koren'nogo naseleniya Sibiri. Vostochnye Sayany (Materialy Sibirskoj antropologicheskoy ekspeditsii) [To the population genetics of the indigenous population of Siberia. Eastern Sayan Mountains (Materials of the Siberian anthropological and genetic expedition)]. *Voprosy antropologii* [Problems of Anthropology], 1969, 31, pp. 3-32. (In Russ.).
- Stepanov V.A., Puzyrev V.P. Analiz allel'nykh chastot semi mikrosatelitnykh lokusov Y-khromosomy v trekh populyatsiyakh tuvintsev [Analysis of the allelic frequencies of seven Y-chromosome microsatellite loci in three Tuvinian populations]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2000, 36 (2), pp. 241-248. (In Russ.).
- Stepanov V.A., Puzyrev V.P. Mikrosatelitnye gaplotipy Y-khromosomy demonstriruyut otsutstvie podrazdelenosti i nalichie neskol'kikh komponentov v muzhskom genofonde tuvintsev [Microsatellite haplotypes of Y-chromosome demonstrate the lack of subdivision and the presence of several components in the male Tuvinian gene pool]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2000, 36 (3), pp. 377-384. (In Russ.).
- Tobaskaya gruppa. [Vvedenie]. Glava v kollektivnoj monografii [Toba group. [Introduction]. Chapter in a collective monograph]. In: *Sravnitel'no-istoricheskaya grammatika tyurkskikh yazykov. Regional'nye rekonstruktsii* [Comparative historical grammar of Turkic languages. Regional reconstructions]. Moscow, Nauka Publ., 2002, pp. 600-603. (In Russ.).
- Khar'kov V.N., Khamina K.V., Medvedeva O.F., Simonova K.V., Khitrinskaya I.YU. 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. 1236-1244. DOI: 10.1134/S102279541312003X. (In Russ.).
- Balanovsky O., Dibirova K., Dybo A., Mudrak O., Frolova S. et al. 3 Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus Region. *Mol. Biol. Evol.*, 2011, 28, pp. 2905-2920. DOI: 10.1093/molbev/msr126.

Balinova N., Post H., Kushniarevich A., Flores R., Karmin M. et al. Y-chromosomal analysis of clan structure of Kalmyks, the only European Mongol people, and their relationship to Oirat-Mongols of Inner Asia. *Eur. J. Hum. Genet.*, 2019, Sep;27(9), 1466-1474. DOI: <http://doi.org/10.1038/s41431-019-0399-0>.

Damgaard P., Martiniano R., Kamm J., Moreno-Mayar V., Kroonen G. et al. The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia. *Science*, 2018, 360. DOI: 10.1126/science.aar7711.

Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G. et al. Contrasting patterns of Y-chromosome variation in South Siberian population from Baikal and Altai Sayan regions. *Hum. Genet.*, 2006, 118, pp. 591-604. DOI: 10.1007/s00439-005-0076-y.

Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G., Wozniak M., Grzybowski T. et al. Y-chromosome haplogroup N dispersals from south Siberia to Europe. *J. Hum. Genet.*, 2007, 52 (9), pp. 763-770. DOI: 10.1007/s10038-007-0179-5.

Fenner J.N. Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 2005, 423, pp. 415-423. DOI: 10.1002/ajpa.20188.

Forster P., Harding R., Torroni A., Bandelt H. Origin and Evolution of Native American mtDNA Variation: A Reappraisal. *Am. J. Hum. Genet.*, 1996, 59 (4), pp. 935-945.

Huang Y.Z., Pamjav H., Flegontov P., Stenzl V., Wen Sh.Q. et al. Dispersals of the Siberian Y-chromosome haplogroup Q in Eurasia. *Molecular Genetics and Genomics*, 2018, 293. DOI: 10.1007/s00438-17-1363-8.

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 (1), pp. 163-173. DOI: 10.1016/j.ajhg.2016.05.025.

Karmin M., Saag L., Vicente M. et al. A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture. *Genome Res.*, 2015, 25 (4), pp. 459-466. DOI: 10.1101/gr.186684.114.

Malyarchuk B., Derenko M., Denisova G., Maksimov A., Wozniak M. et al. Ancient links between Siberians and Native Americans revealed by subtyping the Y chromosome haplogroup Q1a. *J. Hum. Genet.*, 2011, 56 (8), pp. 583-588. DOI: 10.1038/jhg.2011.64.

Nei M. *Molecular Population Genetics and Evolution*. Amsterdam, North-Holland Publ. Co., 1975. 288 p.

Ragagnin E. *Dukhan, a Turkic variety of Northern Mongolia: Description and Analysis*. Wiesbaden, Harrassowitz Verlag, 2011. XIII, 290 p. DOI: 10.2307/j.ctvbnm29k.

Rassadin V.I. *Soyotica*. ed. by B.Kempf. Szeged: University Department of Altaic Studies, 2010, 229 p. ISBN 978-963-306-027-8.

Information about Authors

Balanovska Elena V., Doctor in Biology, Professor; ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.

Damba Larissa D.; ORCID ID: 0000-0003-1736-9210; larissa_damba@mail.ru.

Agdzhoyan Anastasiya T., PhD in Biology; ORCID ID: 0000-0002-8776-2934; aagdzhoyan@gmail.com.

Zhabagin Maksat K., PhD in Biology; ORCID ID: 0000-0003-3414-0610; mzhabagin@gmail.com.

Olkova Marina V.; ORCID ID: 0000-0002-2322-6817; genetics@inbox.ru.

Kagazezheva Zhaneta A., ORCID ID: 0000-0003-1666-0380; janetka0001@bk.ru;

Utrivan Sergey A., ORCID ID: 0000-0002-4459-7211; utrivan1@gmail.com;

Koshel Sergey M., PhD in Geography; ORCID ID: 0000-0002-4540-2922; skoshel@mail.ru;

Dybo Anna V., Doctor in Philology, Corresponding member of RAS; ORCID ID: 0000-0002-6077-7183; adybo@mail.ru.

Balanovsky Oleg P., Doctor in Biology, Professor RAS; ORCID ID: 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru.