

<https://doi.org/10.25557/2073-7998.2024.01.40-51>

Структура генофонда тувинской родовой группы монгуш по данным о полиморфизме Y-хромосомы

Дамба Л.Д.¹, Пылёв В.Ю.^{2,3}, Пономарёв Г.Ю.², Балановская Е.В.²

1 – ГБУ Научно-исследовательский институт медико-социальных проблем и управления Республики Тыва 667003, Республика Тыва, г. Кызыл, ул. Улуг-Хемская, д.17

2 – ФГБНУ Медико-генетический научный центр имени академика Н.П. Бочкова 115522, г. Москва, ул. Москворечье, д.1

3 – АНО Биобанк хранения и научного исследования биологических образцов народонаселения Северной Евразии 115201, г. Москва, ул. Котляковская, д.3, стр. 12

В дискуссиях о происхождении наиболее многочисленной родовой группы тувинцев монгуш (57 тыс. чел.) преобладают две альтернативные гипотезы. Монгольская версия возводит их этногенез к монголам (или к пришлому населению из Центральной Азии). Тюркская гипотеза связывает их происхождение с местным автохтонным населением, перешедшим на тюркский язык. Цель данной работы по детальной структуре Y-хромосомы в увеличенной выборке изучить генофонд двух подгрупп монгуш (центральных и западных), определить степень их генетического сходства между собой, с генофондами других тувинских родов, популяций Южной Сибири и Монголии. Геногеографический анализ 187 представителей 4 родовых групп тувинцев (монгуш, ооржак, хертек, сат) по панели 60 SNP-маркеров Y-хромосомы включил создание карт распространения наиболее информативных гаплогрупп Y-хромосомы; расчет генетических расстояний между родами тувинцев и народонаселением Южной Сибири и Монголии; создание карт генетических расстояний от каждой родовой группы тувинцев.

В генофондах 4 тувинских родов выявлено 13 информативных гаплогрупп Y-хромосомы: «северо-евразийских» N, Q; «западно-евразийской» R1a; «восточно-евразийских» C2, D, O; «прочих» R2a, R1b, J2. Во всех родовых группах и «западно-евразийские», и «восточно-евразийские» гаплогруппы не превышают 13-20% генофонда. «Северо-евразийские» гаплогруппы составляют основную часть (60-68%) генофондов всех родов, но в разных пропорциях. Гаплогруппа N максимальна представлена у ооржак (2/3 генофонда), 42% – у монгуш и 1/3 генофонда – у родов сат и хертек. Обратная тенденция у гаплогруппы Q: 30% генофондов у сат и хертек, 16% у монгуш, 7% у ооржак. В генетическом пространстве Южной Сибири выявлены тувинско-тофаларский, алтайский и хакасский кластеры, демонстрирующие три предковых источника генофонда региона.

Картографический атлас выявил сходство западных и центральных монгуш с другими тувинскими родами, указывающее на единство происхождения четырех тувинских родовых групп. Преобладание в генофондах обеих групп монгуш «северо-евразийских» гаплогрупп N и Q подтверждает гипотезу их формирования на самодийско-кетском пласте (VI-III тыс. лет до н.э.) и «тюркскую» гипотезу этногенеза с крайне слабым влиянием монголоязычного компонента на тувинский этнос.

Ключевые слова: тувинцы, генофонд, геногеография, родовая структура, Y-хромосома, картографический атлас.

Для цитирования: Дамба Л.Д., Пылёв В.Ю., Пономарёв Г.Ю., Балановская Е.В. Структура генофонда тувинской родовой группы монгуш по данным о полиморфизме Y-хромосомы. *Медицинская генетика* 2024; 23(1): 40-51.

Автор для корреспонденции: Дамба Л.Д.; e-mail: larissa.damba@gmail.com

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22-18-20113 «Комплексные этногенетические, лингво-антропологические исследования родовых групп Тувы: универсальность, локальность, трансграничность» (сбор биологического материала, написание статьи) и Государственного задания для Медико-генетического научного центра имени академика Н.П. Бочкова (картографический анализ, написание статьи).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила: 20.12.2023

The structure of the gene pool of the Tuvan tribal group Mongush according to data on Y-chromosome polymorphism

Damba L.D.¹, Pylev V.Y.^{2,3}, Ponomarev G.Y.², Balanovska E.V.²

1 – Research Institute of Medical and Social Problems and Control of the Healthcare Department
17, Ulug-Khemskaia st., Kyzyl, 667003, Russian Federation

2 – Research Centre for Medical Genetics, Moscow, Russia
1, Moskvorechye st., Moscow, 115522, Russian Federation

3 – Biobank of North Eurasia, Moscow,
3-12, Kotlyakovskaya st., Moscow, 115201, Russian Federation

In discussions about the origin of the largest tribal group of Tuvans, the Mongush (57 thousand people), two alternative hypotheses prevail. The «Mongolian» version traces their ethnogenesis back to the Mongols (or to the newcomer population from Central Asia). The «Turkic» hypothesis connects their origin with the local autochthonous population who switched to the Turkic language.

The purpose of this work is to study the gene pool of two subgroups of the Mongush (central and western) using the detailed structure of the Y-chromosome and an enlarged sample, to determine the degree of their genetic similarity to each other, with the gene pools of other Tuvan tribal groups, populations of Southern Siberia and Mongolia.

Genogeographic analysis of 187 individuals of 4 tribal groups of Tuvans (Mongush, Oorzhak, Khertek, Sat) using a panel of 60 SNP markers of the Y chromosome included the creation of distribution maps of the most informative haplogroups of the Y chromosome; calculation of genetic distances between the tribal groups of Tuvans and the population of Southern Siberia and Mongolia; creation of maps of genetic distances from each tribal group of Tuvans.

In the gene pools of 4 Tuvan tribal groups, 46 informative Y-chromosome haplogroups were identified: «North Eurasian» N, Q; «Western Eurasian» R1a; «East Eurasian» C2, D, O; «other» R2a, R1b, J2. In all tribal groups, both «Western Eurasian» and «East Eurasian» haplogroups do not exceed 13-20% of the gene pool. «North Eurasian» haplogroups make up the bulk (60-63%) of the gene pools of all genera, but in different proportions. Haplogroup N is maximum in Oorzhak and Mongush (western) – 2/3 of the gene pool and 1/3 of the gene pool of the Mongush (central), Sat and Khertek tribal groups. The opposite trend is observed for haplogroup Q: 30% of the gene pools are Sat and Khertek, 20% Mongush (central), 7% Oorzhak and Mongush (western). In the genetic space of Southern Siberia, Tuvan-Tofalar, Altai and Khakass clusters have been identified, demonstrating three ancestral sources of the gene pool of the region.

The cartographic atlas revealed the similarity of the western and central Mongush with other Tuvan tribal groups, indicating the unity of origin of the four Tuvan tribal groups. The predominance of «North Eurasian» haplogroups N and Q in the gene pools of both groups of Mongush confirms the hypothesis of their formation on the Samoyed-Ket layer (VI-III YBC) and the «Turkic» hypothesis of ethnogenesis with an extremely weak influence of the Mongol-speaking component on Tuvan ethnicity.

Keywords: Tuvans, Gene Pools, genogeography, tribal groups structure, Y-chromosome, cartographic atlas.

For citation: Damba L.D., Pylev V.Y., Ponomarev G.Y., Balanovska E.V. Association of The structure of the gene pool of the Tuvan tribal group Mongush according to data on Y-chromosome polymorphism. *Medical genetics [Medicinskaya genetika]* 2024; 23(1): 40-51. (In Russ.)

Corresponding author: Damba L.D.; e-mail: larissa.damba@gmail.com

Funding. The work was carried out with the financial support of the Russian Science Foundation, grant No. 22-18-20113 (collection of biological material, article writing) and a government assignment for the Research Centre for Medical Genetics (cartographic analysis, article writing).

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Accepted: 20.12.2023

Введение

Территория Тувы с древнейших времен являлась своеобразным перекрестком миграционных путей и входила в состав таких крупных этнополитических объединений, как Древнетюркский, Уйгурский, Древнекыргызский каганаты и Монгольская империя. Эти объединения сыграли огромную роль в консолидации племен, сформировав на их основе единый тувинский этнос. Особый интерес представителей гуманитарных и естественных наук вызывает роль монголоязычных племен в формировании тувинцев,

поскольку именно у тувинцев выявляется наиболее яркое монгольское влияние: тувинцы с давних пор имели тесные хозяйственно-бытовые и этнокультурные связи с монголоязычными племенами Центральной Азии [1], именно у тувинцев наиболее ярко выражен монголоидный антропологический тип [2], тувинский язык по количеству монголизмов занимает первое место среди всех тюркских языков [3].

При изучении структуры генофонда и истории его формирования одним из наиболее перспективных яв-

ляется комплексное изучение родовой структуры этноса и его генетической структуры по данным о полиморфизме Y-хромосомы [4, 5]. И родовая принадлежность, и Y-хромосома наследуются по отцовской линии, что создает принципиально новые возможности для анализа этногенеза: их совместное исследование позволяет вскрывать пласты генетической памяти этноса и детально проследивать его взаимодействие с другими популяциями [6-9]. Поэтому для решения проблем этногенеза тувинцев важным направлением становится исследование не только их территориальных подразделений, но и их родовых групп. Наиболее эффективным инструментом изучения структуры генофонда тувинцев через призму родовой структуры служит Y-хромосома: она обладает огромным разнообразием, позволяя реконструировать миграционные волны и датировать события генетической истории.

Генофонд территориальных групп тувинцев изучался рядом исследователей по STR и SNP-маркерам Y-хромосомы, митохондриальной ДНК и некоторым аутосомным маркерам [10-14], однако родовая структура тувинцев изучена слабо.

Одна из причин сложности в изучении родоплеменной структуры тувинцев связана с системой административно-территориального устройства в период господства Цинской империи в Туве (1757-1912 гг.). Установленные маньчжурами военно-административные единицы хошунов и сумонов были образованы по территориальному признаку, включив в свой состав множество родов. Однако это не привело к исчезновению памяти о родовой организации тувинцев [15, 16]. После вхождения Тувы в 1944 г. в состав СССР при паспортизации в качестве фамилии записывали не рода, а имена, чтобы избежать огромного числа однофамильцев в селе. Поэтому имена тувинцев стали фамилиями, что привело к частичному забвению молодыми тувинцами своей принадлежности к родовой группе [9]. Но связь поколений все еще сохраняется, и старейшины родовых групп являлись информантами при проведении наших исследований генофондов родовых групп.

Численность тувинцев по данным переписи населения 2021 года составила 336 651 человек. Из них основная часть – 279 789 человек (83,11%) – проживает в Республике Тыва [17]. Часть тувинцев (около 5000 чел.) проживает в северо-западной (цэнгелские и кобдосские тувинцы) и северо-восточной частях Монголии (тувинцы-тухалар, которых монголы называют цаатанами, т.е. «владеющие оленями») [18, 19]). Часть тувинцев (около 3500 чел.) сохраняется в Синь-

цзян-Уйгурском автономном районе Китая (тувинцы-тыва, которых китайцы называют кок-мончаками [19,20]. Основные работы генетиков, историков, лингвистов антропологов посвящены изучению тувинцев в целом или их территориальных подразделений. Этногенез родовых групп, на основе которых сформировался тувинский этнос, изучен слабо. Впервые данные о родовом составе, расселении и численности родовых групп тувинцев были представлены полвека назад в трудах Н.А. Сердобова [21]. Но, к сожалению, в Туве после 1970-х гг. не проводились комплексные историко-этнографические и лингвистические исследования по расселению и численности тувинских родов [5].

Наиболее многочисленная родовая группа тувинцев *монгуш* (57,5 тыс. чел.) в настоящее время проживает во всех кожуунах Тувы, но их автохтонной территорией была центральная и западная Тува [21]. На сегодняшний день нет единого мнения как о научной этимологии названия родовой группы *монгуш*, так и об ее этногенезе. Существуют две взаимоисключающие гипотезы – монгольская и тюркская, интерпретирующие данные этнографии, истории и лингвистики.

Монгольская гипотеза. Наиболее популярна версия монгольского происхождения этнонима «*монгуш*», которое напрямую сопоставляется с этнонимом «*монгол*». У древних монголов этноним «*монгол*» имел форму «*монгус*» (*mongus*), и известный синолог Н.Ц. Мункуев считал ее не только одной из транскрипций этнонима «*монгол*», но и его особой формой [23].

Тюркская гипотеза. По мнению тюрколога-тувиноведа Б.И. Татаринцева, этноним *монгуш* может иметь тюркское происхождение, как и этноним «*тува*». Б.И. Татаринцев допускает вхождение монголоязычного компонента в состав тувинского этноса, но считает, что его влияние могло быть минимальным и не найти прямого отражения в тувинской этнонимии и этногенезе тувинских родов [22].

Впервые комплексный анализ родовой структуры тувинцев и изменчивости их генофонда по современной панели маркеров Y-хромосомы был проведен для двух наиболее распространенных родов тувинцев *монгуш* (N=98) и *ооржак* (N=28), у которых предполагался значительный вклад «монгольского» компонента [5]. Выявление их генетических связей с народами Сибири и Центральной Азии позволило дать в итоге «верхнюю оценку монгольского влияния» на генофонд тувинцев в целом и комплексную (антропологическую, историко-этнографическую, лингвистическую, генетическую) характеристику этих родов.

Цель исследования: по детальной структуре Y-хромосомы в увеличенной выборке изучить генофонд двух подразделений *монгуш* (центральных и западных), определить степень их генетического сходства между собой, с генофондами других тувинских родов, популяций Южной Сибири и Монголии.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужила геномная ДНК, выделенная из образцов венозной крови методом фенол-хлороформной экстракции. В выборку (суммарно N=187) включены образцы 98 представителей родовых групп *монгуш* (71 центральных, 27 западных) а также *ооржак* (N=28), *хертек* (N=30), *сат* (N=31). Учитывая тот факт, что у территориальных групп тувинцев наблюдается клинальная изменчивость генофонда по маркерам Y-хромосомы с запада на восток: уменьшение частот «восточно-евразийских» гаплогрупп [14], в выборку были включены территориально дистанцированные родовые группы. Согласно требованиям технологии популяционно-генетического обследования [23], в анализ включены образцы неродственных между собой мужчин, чьи предки до третьего поколения идентифицировали себя тувинцами родовых групп *монгуш*, *сат*, *ооржак* и *хертек*. Сбор образцов сопровождался письменным информированным согласием обследуемых под контролем Этической комиссии Медико-генетического научного центра имени академика Н.П. Бочкова (г. Москва).

Генотипирование панелей ДНК-маркеров Y-хромосомы, информативных для геногеографического изучения популяций Республики Тыва, проведено методом ПЦР в реальном времени с использованием технологии TaqMan (Applied Biosystems) на приборах 7900 HT (Applied Biosystems, США) и QuantStudio 12KFlex (Applied Biosystems, США) с использованием технологии OpenArray (Applied Biosystems). Панель генотипирования включала 60 SNP-маркеров Y-хромосомы: D-M174, E-M35, E-M78, C-M217, C-F3791, C-F5481, C-F3918, C-M48, C-SK1066, C-M407, G-M201, G1-M285, G2-P15, G2-FGC595, G2-M406, G2-P303, H-M69, I-M170, I-M253, I-P37.2, I-M223, J1-M267, J1-P58, J2-M172, J2-M12, J2-M67, J2-M9, L-M20, L-M317, T-M70, N-M231, N-M128, N-Y3205, N-M178, N-B211, N-M2118, N-CST10760, N-Z1936, N-F4205, N-B202, N-B479, O-P186, O-M119, O-P31, O-M122, O-P201, O-M134, Q-M242, R1a-M198, R1a-PF6202, R1a-Y2395, R1a-CTS1211, R1a-Z92,

R1a-Z93, R1b-M343, R1b-Y13887, R1b-M269, R1b-L51, R1b-Z2105, R2-M124.

Анализ (статистический и картографический) проведен на основе данных генотипирования с привлечением для сравнения информации о генофондах как территориальных групп тувинцев, так и окружающих популяций Южной Сибири.

Анализ спектра гаплогрупп Y-хромосом проведен для каждой из родовых групп тувинцев с акцентом на геногеографии наиболее частых гаплогрупп.

Многомерный статистический анализ включал расчёт генетических расстояний Нея [24] в программе Djgenetic (<http://www.genofond.ru>) на основе частот гаплогрупп для всех рассмотренных популяций. Визуализация многомерной матрицы на графике проведена методом многомерного шкалирования в программе Statistica 7.0 (StatSoft. Inc., 2001).

Картографический анализ включал создание карт распространения отдельных признаков (гаплогрупп) и карт генетических расстояний Нея. Карты распространения гаплогрупп строили по частотам из базы данных «Y-base» (разработанной под руководством О.П. Балановского) методом средневзвешенной интерполяции с радиусом влияния 500 км и третьей степенью весовой функции [25]. Алгоритм построения каждой карты генетических расстояний включал два этапа. На первом этапе для каждой из 30 гаплогрупп строили карту генетических расстояний от одной из анализируемых родовых групп тувинцев до интерполированных значений в каждой точке карты. На втором этапе по совокупности этих 30 карт рассчитывали средние генетические расстояния от данной родовой группы до каждой точки карты. В результате для родов тувинцев *монгуш*, *сат*, *ооржак* и *хертек* созданы карты, где показана степень генетического сходства каждой родовой группы с каждой из популяций сравнения.

Результаты

1. Генетические портреты тувинских родовых групп

В генофондах четырех рассматриваемых родовых групп — *монгуш*, *сат*, *хертек* и *ооржак* — выявлено 46 гаплогрупп Y-хромосомы (рис. 1, табл. 1). Сектора на диаграммах рис. 1 отражают долю гаплогрупп в генофонде каждой родовой группы. Геногеография основных гаплогрупп представлена на картах их распространения в Южной Сибири (рис. 2). Традиционно гаплогруппы подразделяются на три блока в соответ-

ствии с их основным ареалом: к «северо-евразийским» гаплогруппам отнесены N и Q; к «западно-евразийским» – R1a; к «восточно-евразийским» – C2, D, O; к «прочим» – R2a, R1b, J2.

Сходство генофондов четырёх родов тувинцев нашло отражение в сходной доле (13–20%) и «западно-евразийских», и «восточно-евразийских» гаплогрупп. Остальная часть генофонда родовых групп тувинцев (60–70%) представлена «северо-евразийскими» гаплогруппами N и Q, но вклад их в генофонды родов значительно варьирует.

«Северо-евразийская» ветвь N (карты её основных вариантов – N1a1a-M178 и N1a2-P43 представлены на рис. 2В, 2Г) преобладает в основном у всех 4 родов тувинцев. Максимальной частоты (около 60%) ветвь N достигает у тувинцев рода *ооржак* и *монгуш* (западных), снижается от 37–30% у *монгуш* (центральных), *сат* и *хертек*. Другая «северо-евразийская» гаплогруппа Q максимальной частоты около 30% достигает у родовых групп *хертек* и *сат*, у *монгуш* (центральных) составила 20% и минимальна у тувинцев *ооржак* и *монгуш* (западных) – 7% (рис. 1).

2. Генофонды родовых групп тувинцев в контексте популяций Южной Сибири

Положение популяций в генетическом пространстве Южной Сибири представлено по расширенному спектру 56 информативных гаплогрупп Y-хромосомы на графике многомерного шкалирования (рис. 3). На основе попарных генетических расстояний (табл. 2) выделены четыре кластера: «хакасский», «алтайский», «тувинский» и «тофаларский».

«Хакасский» кластер сформировали популяции койбалов и сагайцев, популяция хакасов-качинцев расположилась в отдалении от остальных групп и кластеров, но наиболее тяготеет к хакасскому кластеру.

«Алтайский» кластер объединил и южных (алтай-кижи, теленгиты), и северных (тубалары, кумандинцы) алтайцев. Представители северных алтайцев тубалары на графике оказались очень близки к южным алтайцам (алтай-кижи и теленгиты), что согласуется с их географическим положением, поскольку тубалары живут на границе с южными алтайцами и переняли у них множество элементов языка, культуры, быта.

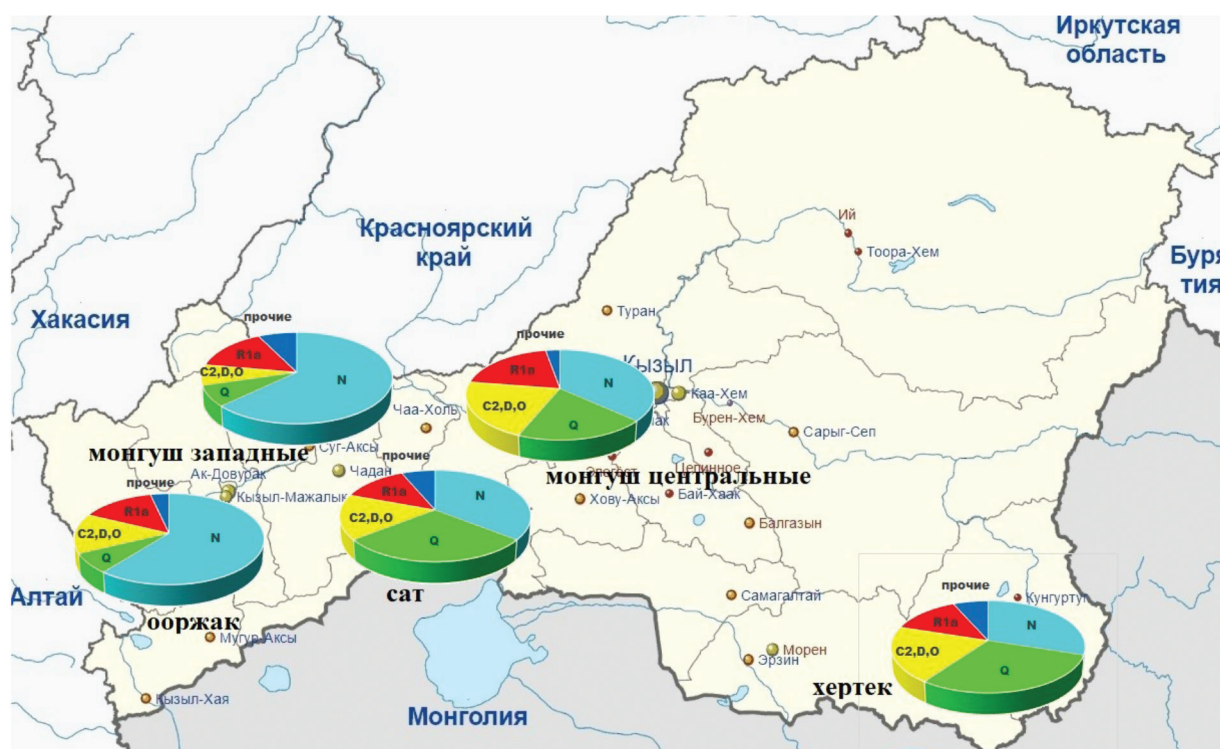


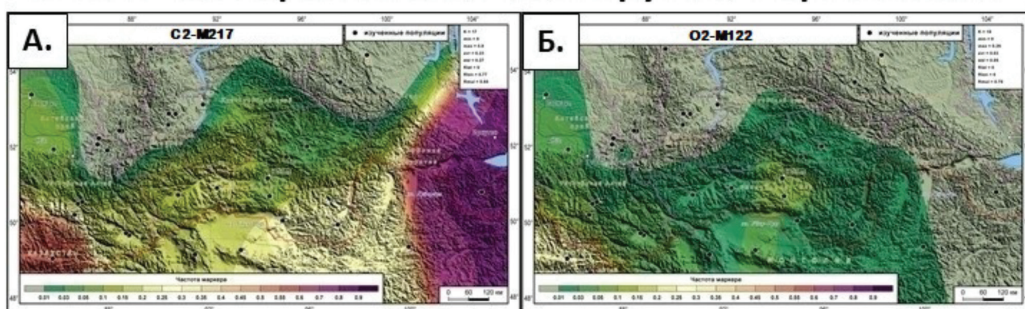
Рис. 1. Спектр гаплогрупп Y-хромосомы в генофонде тувинцев родов *монгуш*, *ооржак*, *сат* и *хертек*.

Fig. 1. Spectrum of Y-chromosome haplogroups in the gene pool of Tuvans tribal groups Mongush, Oorzhak, Khertek, Sat.

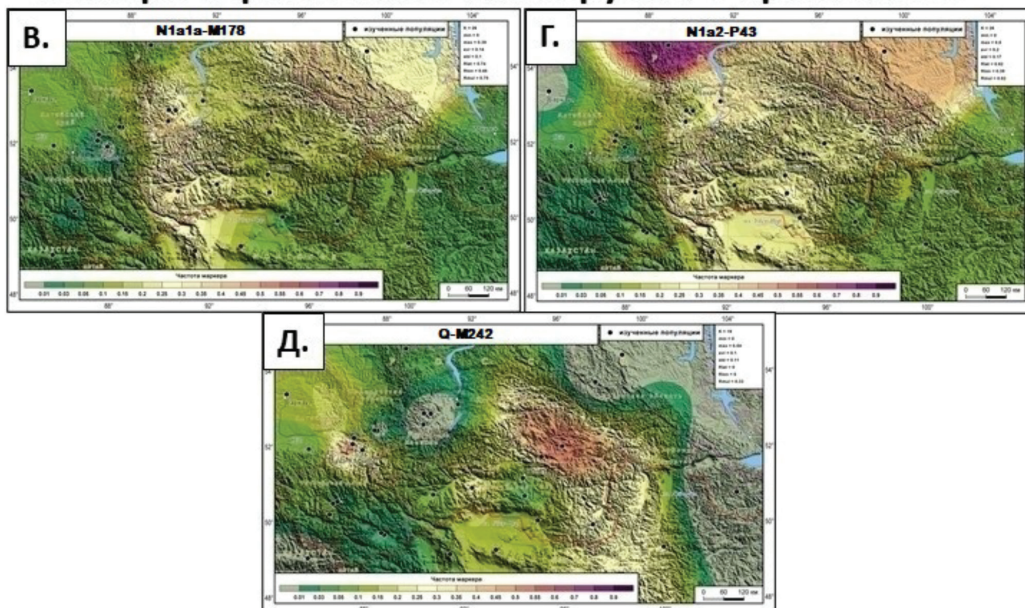
Таблица 1. Частоты встречаемости гаплогрупп Y-хромосомы в генофонде тувинцев**Table 1.** Frequencies of Y-chromosome haplogroups in the Tuvan gene pool

гаплогруппа Y-хромосомы	SNP-маркер	монгуш центральные	монгуш западные	ооржак	сам	хертек
		N=71	N=27	N=28	N=31	N=30
C2	M217	0	0	0	0	0
C2a1a1	F3918	0	0	0	0,03	0
C2a1a1b1a	F3830	0	0	0	0	0
C2a1a2a1a1	Z32859	0	0	0	0	0
C2a1a2a	M86	0,17	0,07	0,04	0,13	0
C2a1a3	F3791	0	0	0,07	0	0,03
C2a1a3a1h	F3960	0	0	0	0	0
C2b1a	CTS4021(xM407)	0	0	0	0	0
C2b1a1a1a	M407	0	0	0	0	0,03
C2b1b	Z12266	0	0	0	0	0
D1	M174	0	0	0	0	0
I1	M253	0	0	0	0	0,03
H1a	M69	0	0	0	0,03	0
N1a1a	M178	0	0,04	0	0	0
N1a1a1a1a1a	VL29	0	0	0	0	0
N1a1a1a1a4	M2118	0	0	0	0	0
N1a1a1a1a2	Z1936	0	0	0	0	0
N1a1a1a1a3a	F4205	0,13	0,11	0,14	0,06	0,1
N1a1a2	B187 (B499)	0,08	0,11	0,32	0	0
N1a2	L666	0,14	0,37	0,14	0,03	0,2
N1a2b	Y3205/P43	0,01	0	0	0,26	0
N1a2b2a2a	VL63	0	0	0	0	0
N1a2b1b1	Z35091	0	0	0	0	0
O1a	M119	0	0	0	0	0,1
O2	M122	0,04	0	0,04	0	0,03
Q	M242	0,01	0,04	0	0,16	0,03
Q1b1a3b	YP1102	0,03	0	0	0	0
Q1b1a3b1	BZ99(xZ35990,YP1691)	0,03	0	0	0	0
Q1b1a3b1a	YP1691	0,13	0,04	0,07	0,13	0,27
Q1a1a	Y661(xB143,Y558)	0	0	0	0	0
R1a1a	M198	0	0,04	0,04	0	0
R1a1a1b2e	YP1506	0,01	0,04	0	0,03	0
R1a1a1b2e	YP1522 (eq.YP1518)	0	0	0,04	0	0
R1a1a2	Z93	0	0	0	0,1	0,07
R1a1a2	Y39884	0,15	0,04	0,04	0	0
R1a1a1b2a2a1b	Y47	0	0,04	0	0	0
R1a1a1b2a2a1d5	Y874(xY151896)	0	0	0	0	0
R1a1a1b2a2a3b1a	YP1543	0,03	0	0,04	0	0,07
R2a	M124	0,01	0	0	0	0
R1b	M343(xM269)	0,01	0,07	0,04	0	0
R1b1a1	P297	0	0	0	0	0
R1b1a1a	Y13887(eq.M73)	0	0	0	0,03	0
R1b1a1b	M269	0	0	0	0	0
R1b1a1b1a	L51	0	0	0	0	0
R1b1a1a1b	Y20773	0	0	0	0	0
J2	M172(xM12,M47,M67)	0	0	0	0	0,03
«Восточно-евразийские»	C2, D, O	0,21	0,07	0,14	0,16	0,2
«Северо-евразийские»	N	0,37	0,63	0,6	0,35	0,3
	Q	0,2	0,07	0,07	0,29	0,3
«Западно-евразийские»	R1a-Z93	0,2	0,15	0,14	0,13	0,13
Прочие	R2a, R1b, J2	0,03	0,07	0,04	0,06	0,07

«Восточно-евразийские» гаплогруппы Y-хромосомы



«Северо-евразийские» гаплогруппы Y-хромосомы



«Западно-евразийские» гаплогруппы Y-хромосомы

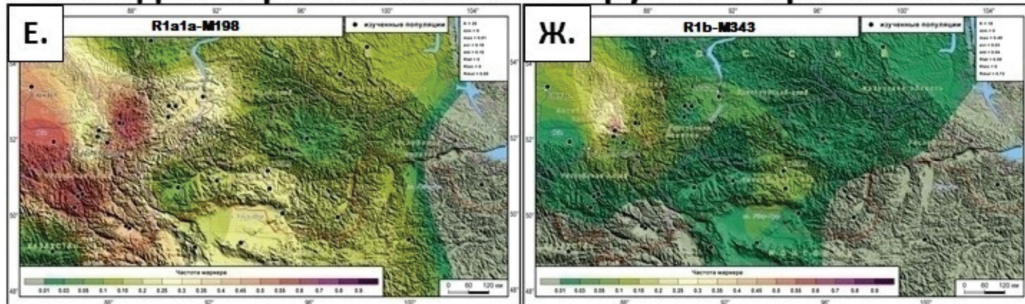


Рис. 2. Геногеография частот гаплогрупп Y-хромосомы, наиболее частых в генофонде родов тувинцев монгуш, сат, ооржак и хертек
А – гаплогруппа C2-M217; Б – O2-M122; В – гаплогруппа N1a1a-M178; Г – гаплогруппа N1a2-P43; Д – гаплогруппа Q-M242; Е – гаплогруппа R1a1a-M198; Ж – гаплогруппа R1b-M343.

Fig. 2. Genogeography of frequencies of Y-chromosome haplogroups, the most common in the gene pool of the Tuvans tribal groups Mongush, Sat, Oorzhak and Khertek

A – haplogroup C2-M217; Б – O2-M122; В – haplogroup N1a1a-M178; Г – haplogroup N1a2-P43; Д – haplogroup Q-M242; Е – haplogroup R1a1a-M198; Ж – haplogroup R1b-M343.

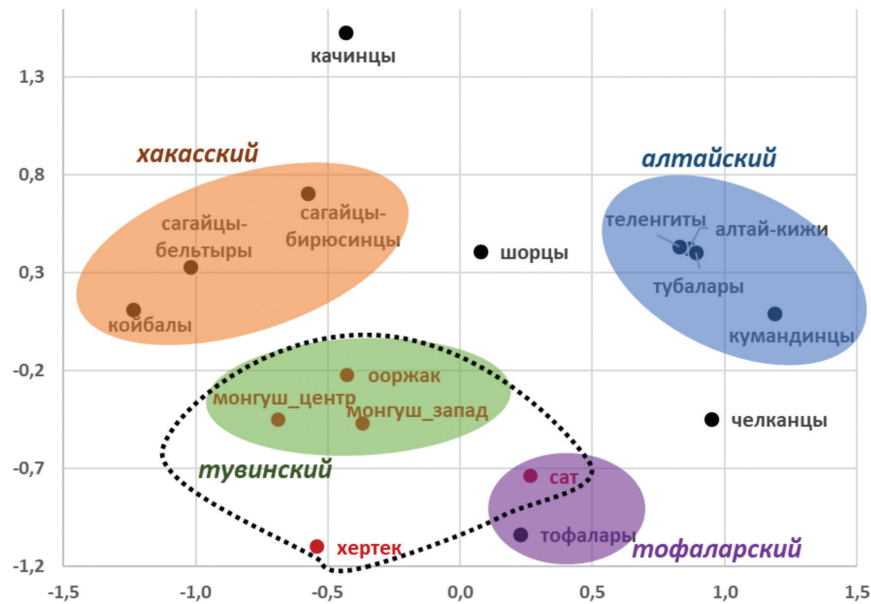


Рис. 3. График многомерного шкалирования популяций Южной Сибири

Примечание: график построен по частотам 56 гаплогрупп Y-хромосомы, показатель стресса – 0.16, алиенации – 0.21.

Fig. 3. Graph of multidimensional scaling of populations of Southern Siberia

Note: the graph is based on the frequencies of 56 haplogroups of the Y-chromosome, the stress indicator is 0.16, alienation is 0.21.

Таблица 2. Генетические расстояния между родовыми группами тувинцев и популяциями народов Южной Сибири

Table 2. Genetic distances between the tribal groups of Tuvans and populations of Southern Siberia

	монгуш (суммарно)	монгуш (центральные)	монгуш (западные)	ооржак	сат	хертек
Тувинцы						
монгуш (суммарно)	0	0,19	0,19	0,42	1,10	
монгуш (центральные)	0,19	0	0,37	0,44	0,82	0,51
монгуш (западные)	0,19	0,37	0	0,41	1,39	0,53
ооржак	0,42	0,44	0,41	0	1,64	0,82
сат	1,10	0,82	1,39	1,64	0	0,88
хертек	0,52	0,51	0,53	0,82	0,88	0
Популяции Южной Сибири						
Шорцы	1,17	1,03	1,32	0,89	2,44	5,00
Сагайцы-бирюсинцы	1,28	1,15	1,41	0,43	5,00	5,00
Сагайцы-бельтыры	1,50	0,82	2,18	1,68	2,38	5,00
Тофалары	1,71	1,45	1,96	1,65	0,44	1,93
Койбалы	1,86	1,01	2,72	2,51	2,48	1,84
Алтай-кижи	2,58	2,96	2,20	2,29	2,00	4,18
Челканцы	2,65	3,02	2,27	3,78	0,56	2,49
Теленгиты	2,70	3,05	2,36	2,03	2,02	3,62
Тубалары	3,11	4,05	2,17	2,52	1,69	3,25
Качинцы	3,85	3,79	3,91	3,63	3,79	4,75
Кумандинцы	3,98	4,81	3,15	3,20	2,19	5,00

Одна из популяций северных алтайцев — челканцы — тяготеет к данному кластеру, хотя и находится вне его.

Популяция шорцев и географически, и генетически занимает промежуточное положение между хакасами и алтайцами.

«Тувинский» кластер оказался наиболее близок к «хакасскому» и включил представителей двух родовых групп тувинцев — *монгуш* (западных и центральных) и *ооржак*. Представители родовой группы *сам* вошли в «тофаларский» кластер. Тувинцы *хертек* на графике расположились между «тофаларским» и «тувинским» кластерами.

Несмотря на положение четырех родов тувинцев в разных кластерах и вне их, данные группы разместились в одной части графика (не рассеяны среди всех групп), то есть занимают определенное место в генетическом пространстве. В целом, в структуре графика многомерного шкалирования (рис.3) выделяются три вектора: тувинско-тофаларский, алтайский и хакасский, что может указывать на три предковых источника генофонда Южной Сибири.

3. Картографический анализ генетических расстояний

Карты генетических расстояний Нея (рис. 4) отражают обобщенный паттерн сходства по всем гаплогруппам Y-хромосомы каждой родовой группы с окружающими популяциями народов Южной Сибири. На каждой карте зелеными цветами показаны территории, где проживают наиболее генетически близкие популяции, а красно-оранжевыми — наиболее генетически отличающиеся от данной родовой группы тувинцев.

Для родовой группы *монгуш* анализ приведен в трёх вариантах: карта генетических расстояний от западной подгруппы (рис. 4А), карта генетических расстояний от центральной подгруппы (рис. 4Б), карта генетических расстояний от *монгуш* в целом (рис. 4В), которая представляет собой объединение паттернов генетического ландшафта западных и центральных подгрупп *монгуш*.

Западная подгруппа рода *монгуш* наиболее генетически сходна (рис. 4А) с другими западными ($d=0,04$), центральными тувинцами (Тандынского кожууна, $d=0,09$), а также близка к тофаларам ($d=0,12$) и хакасам-сагайцам ($d=0,22$), но отдалена от монголов дурвэд ($d=0,43$) и тувинцев-тоджинцев ($d=0,58$) и ещё в большей степени от остальных популяций сравнения. Паттерн сходства с генофондом центральных *монгуш* (рис. 4Б) смещен на восток: наиболее близкие генофонды — тувинцы Чаа-Хольского кожууна и монголы

дурвэд ($d=0,20$), тувинцы западные и южные ($d=0,28$), тоджинцы ($d=0,30$) и монголы баяд ($d=0,31$), юго-восточные тувинцы ($d=0,37$), хакасы-сагайцы ($d=0,43$) и тофалары ($d=0,49$). Суммарный паттерн сходства *монгуш* (рис. 4В) западных (а) и центральных (б) охватывает западные, центральные и, отчасти, южные кожууны Тувы и в меньшей степени распространяется на популяции тофаларов, хакасов, тоджинцев, шорцев и монголов.

Область сходства с *хертек* (рис. 4Г) охватывает тоджинцев ($d=0,08$) и тувинцев всех региональных групп ($0,14 < d < 0,37$). Генетически удалены ($d > 0,5$) *хертек* от хакасов, тофаларов, шорцев, монголов и алтайцев.

Ооржак (рис. 4Д) генетически близки к центральным и западным тувинцам ($0,12 < d < 0,26$), тофаларам ($d=0,20$) и в меньшей степени к хакасам ($d=0,30$).

Паттерн наибольшего генетического сходства с группой *сам* (рис. 4Е) прослеживается для центральных тувинцев и тоджинцев ($d=0,08$ и $d=0,14$ соответственно), в меньшей степени — для остальных территориальных групп тувинцев ($0,19 < d < 0,37$), а также тофаларов, хакасов, монголов ($0,38 < d < 0,6$).

Обсуждение

Различия в частоте «восточно-евразийских» гаплогрупп (от минимального у западных и максимально у центральных *монгуш*) позволяют предположить, что на Y-генофонд западной родовой группы *монгуш* в меньшей степени оказали влияние монголоязычные племена Центральной Азии. Максимальная частота «восточно-евразийских» гаплогрупп у центральных *монгуш* согласуется с данными историков, археологов, антропологов и сделанным нами ранее выводом, что «восточно-евразийские» гаплогруппы «привнесены в их Y-генофонд не ранее 1100 лет носителями, мигрировавшими или переселенными в городища для несения службы, военно-пахотные поселения для хозяйственного обеспечения монгольских феодалов, их войск и ассимилированными аборигенным населением Тувы» [26]. Преобладание в генофондах обеих групп *монгуш* «северо-евразийских» гаплогрупп (N, Q) позволяет предположить, что их генофонд был сформирован на самодийско-кетском пласте, возможно, с VI–III тысячелетия до н.э. В целом данные генетики подтверждают «тюркскую» гипотезу этнолога Б.И. Татаринцева о крайне слабом влиянии монголоязычного компонента на тувинский этнос [22].

В данной работе изучен только Y-генофонд тувинских родовых групп. Более полная картина формиро-

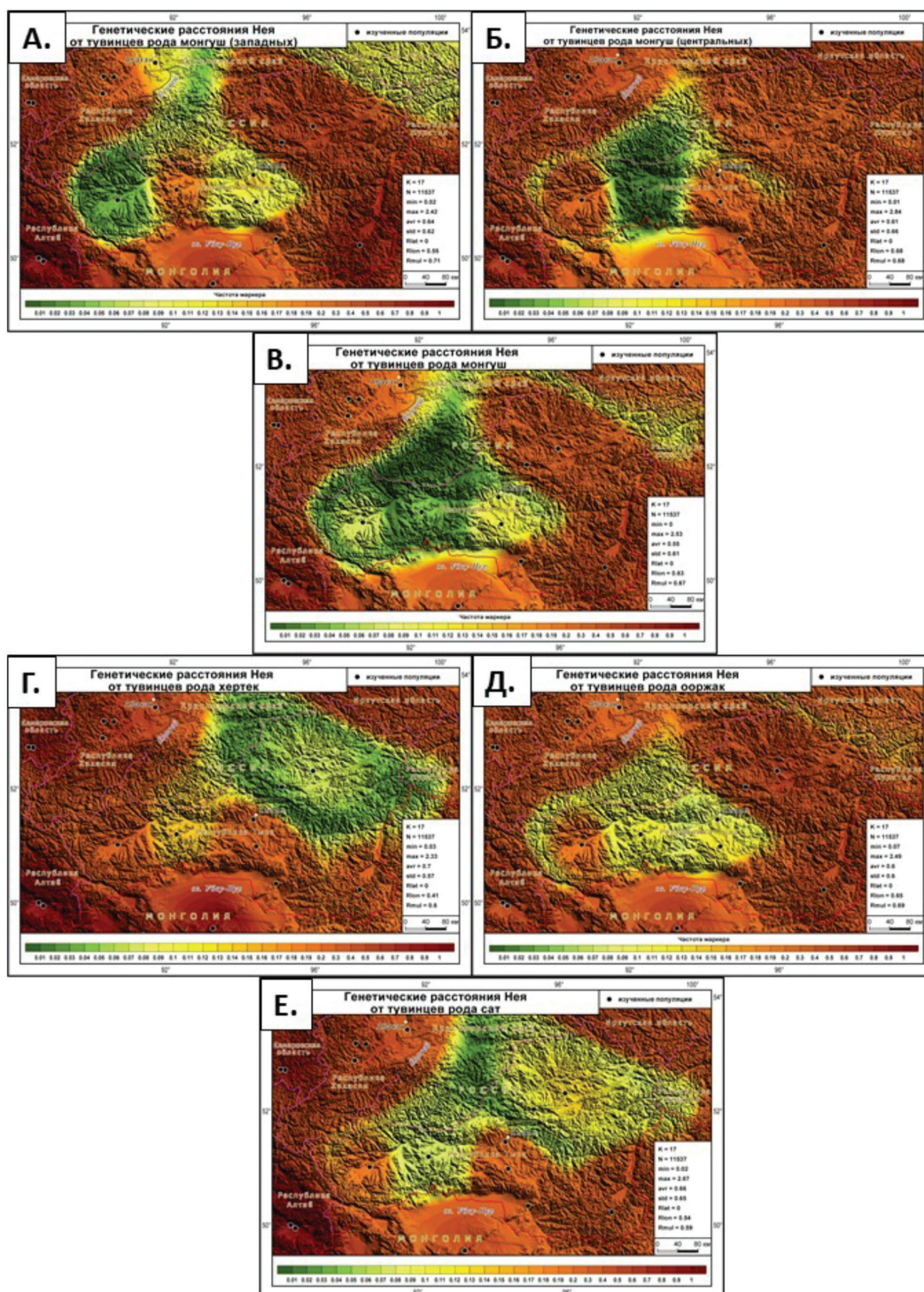


Рис. 4. Карты генетических расстояний Ней от тувинцев родовой группы *монгуш* западных (А), *монгуш* центральных (Б), обобщенной родовой группы *монгуш* (В), родовой группы *хертек* (Г), *ооржак* (Д), *сат* (Е).

Fig. 4. Maps of genetic distances of Ney from the Tuvans of the Western Mongush (A), the Central Mongush (B), the general Mongush (C), the Khertek (Г), Oorzhak (D), Sat (E).

вания тувинских родовых групп и реконструкция их взаимодействия с населением Южной Сибири и Центральной Азии требует привлечения дополнительных данных по широкогеномным панелям аутосомных маркеров и проведения комплексного популяционно-генетического, лингвистического и историко-этнографического исследования родовой структуры тувинцев.

Литература

1. Маннай-оол М.Х. Тувинцы. Происхождение и формирование этноса. Новосибирск: Наука. 2004;99-166.
2. Аксянова Г.А. Основные результаты расогенетических исследований в Туве в XX столетии (обзор литературных источников). Археология, этнография и антропология Евразии. 2009;4(40):137-144.
3. Исхаков В.Г., Пальмбах А.А. Грамматика тувинского языка. Фонетика и морфология. Москва: Издательство восточной литературы. 1961.
4. Балановская Е.В., Юсупов Ю.М., Схаляхо Р.А. и др. Генетические портреты семи кланов северо-западных башкир: вклад финно-угорского компонента в генофонд башкир. Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2017;3: 94-103.
5. Дамба Л.Д., Балановская Е.В., Жабагин М.К. и др. Оценка вклада монгольской экспансии в генофонд тувинцев. Вавилонский журнал генетики и селекции. 2018;22(5):611-619.
6. Жабагин М.К., Дибирова Х.Д., Фролова С.А. и др. Связь изменчивости Y-хромосомы и родовой структуры: генофонд степной аристократии и духовенства казахов. Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2014;1: 96-101.
7. Жабагин М.К., Сабитов Ж.М., Агджоян А.Т. и др. Генезис крупнейшей родоплеменной группы казахов — Аргынов — в контексте популяционной генетики. Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2016;(4):59-68.
8. Юсупов Ю.М., Схаляхо Р.А., Агджоян А.Т. и др. Анализ генофонда юго-восточных башкир в контексте их родовой структуры (по данным о полиморфизме Y-хромосомы). Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2019;4:54-66.
9. Дамба Л.Д., Айыжы Е.В., Монгуш Б.Б. и др. Комплексный подход в изучении родовой структуры тувинцев Республики Тыва на примере родов *монгуш* и *ооржак*. Вестник тувинского государственного университета. 2018;2:37-44.
10. Голубенко М.В., Пузырев В.П., Салюков В.Б. и др. Анализ распространенности «монголоидных» гаплогрупп митохондриальной ДНК среди коренного населения Тувы. Генетика. 2001;37(6):831-839.
11. Деренко М.В., Дамбуева И.К., Малярчук В.А. и др. Структура и разнообразие митохондриального генофонда коренного населения Тувы и Бурятии по данным о рестрикционном полиморфизме. Генетика. 1999;35(12):1706-1712.
12. Степанов В.А., Пузырев В.П. Анализ аллельных частот семи микросателлитных локусов Y-хромосомы в трех популяциях тувинцев. Генетика. 2000;36(2):241-248.
13. Степанов В.А., Пузырев В.П. Микросателлитные гаплотипы Y-хромосомы демонстрируют отсутствие подразделенности и наличие нескольких компонентов в мужском генофонде тувинцев. Генетика. 2000;36(3):377-384.
14. Харьков В.Н., Хамина К.В., Медведева О.Ф. и др. Структура генофонда тувинцев по маркерам Y-хромосомы. Генетика. 2013;49(12):1418-1420.
15. Дулов В.И. Социально-экономическая история Тувы (XIX-начало XX в.). Москва: Издательство Академии Наук СССР. 1956.
16. Ламажаа Ч.К. Основные проблемы исследования родства и родственных групп современных тувинцев: паспортизация, терминология и поддержание родства. Новые исследования Тувы. 2021;4:6-21.
17. Итоги Всероссийской переписи населения 2020. <http://www.krasstat.gks.ru>
18. Сувандии Н.Д., Куулар Е.М. Этнические тувинцы сумона Цагаан-Нуур Монголии: исследовательские проблемы. Новые исследования Тувы. 2017;1:58-72.
19. Айыжы Е.В., Конгу А.А. Тувинцы Синьцзян-Уйгурского автономного района Китая (по материалам этнографической экспедиции в Синьцзян-Уйгурский, автономный район Китая). Вестник Кемеровского государственного университета. 2013;3(55):23-27.
20. Монгуш М.В. У тувинцев Синьцзяна: двадцать лет спустя. Новые исследования Тувы. 2012;4:130-147.
21. Сердобов Н.А. История формирования тувинской нации. Тувинское книжное издательство. 1971.
22. Татаринцев Б.И. Проблемы изучения тувинской этнонимии (на примере некоторых предполагаемых этнонимов монгольского происхождения). Исследования по тувинской филологии. 1986;64-86.
23. Балановская Е.В., Жабагин М.К., Агджоян А.Т. и др. Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы применения в геногеографии и персонализированной медицине. Генетика. 2016;52(12):1371-1387.
24. Nei M. Molecular population genetics and evolution. North-Holland Publishing Company. 1975.
25. Кошель С.М. Геоинформационные технологии в геногеографии. Современная географическая картография. Москва: Дата+. 2012;158-166.
26. Дамба Л.Д., Запороженко В.В., Балановская Е.В. Филогенетический анализ Y-хромосомной гаплогруппы C2a1a2a2a-SK1066 в генофонде тувинских родовых групп в контексте центральноазиатских популяций. Вестник Тувинского государственного университета. Естественные и сельскохозяйственные науки. 2021;4(85):6-17.

References

1. Mannay-ool M.Kh. Tuvincy: Proisshozhdenie i formirovanie jetnosa [Tuvan People. The Origin and Formation of the Ethnos]. Novosibirsk: Nauka [Novosibirsk: Science]. 2004;99-166. (In Russ.)
2. Aksjanova G.A. Osnovnye rezul'taty rasogeneticheskikh issledovanij v Tuve v XX stoletii (obzor literaturnyh istochnikov) [The main results of racial genetic research in Tuva in the 20th century (review of literary sources)]. Arheologija, jetnografija i antropologija Evrazii [Archeology, ethnography and anthropology of Eurasia]. 2009;4(40):137-144. (In Russ.)
3. Ishakov V.G., Pal'mbah A.A. Grammatika tuvinskogo jazyka. Fonetika i morfologija [Grammar of the Tuvan language. Phonetics and morphology]. Moskva: Izdatel'stvo vostochnoj literatury [Moscow: Publishing house of Eastern literature]. 1961. (In Russ.)
4. Balanovska E.V., Yusupov Y.M., Shalyaho R.A. at al. Geneticheskie portrety semi klanov severo-zapadnyh bashkir: vklad finno-ugorskogo komponenta v genofond Bashkir [Genetic portraits of seven clans of north-western Bashkirs: contribution of the Finno-Ugric genetic component to the Bashkirian gene pool]. Vestnik Moskovskogo uni-

- versiteta. Seriya XXIII. Antropologija [Moscow University Anthropology Bulletin]. 2017;3: 94-103. (In Russ.)
5. Damba L.D., Balanovska E.V., Zhabagin M.K. at al. Ocenka vклада mongol'skoj jekspansii v genofond tuvincev [Estimating the impact of the Mongol expansion upon the gene pool of Tuvans]. Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii [Vavilov Journal of Genetics and Breeding]. 2018;22(5):611-619. (In Russ.)
 6. Zhabagin M.K., Dibirova H.D., Frolova S.A. at al. Svjaz' izmenchivosti Y-hromosomy i rodovoj struktury: genofond stepnoj aristokratii i duhovenstva kazahov [The relation between the Y-chromosomal variation and the clan structure: the gene pool of the steppe aristocracy and the steppe clergy of the Kazakhs]. Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya XXIII. Antropologija [Moscow University Anthropology Bulletin]. 2014;1: 96-101. (In Russ.)
 7. Zhabagin M.K., Sabitov Zh.M., Agdzhojan A.T. at al. Genezis krupnejšej rodoplemennoj gruppy kazahov – Argynov – v kontekste populacionnoj genetiki [Genesis of the largest triba-clan group of Kazakhs – Argyns – in the context of population genetics]. Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya XXIII. Antropologija [Moscow University Anthropology Bulletin]. 2016;(4):59-68. (In Russ.)
 8. Yusupov Y.M., Shalyaho R.A., Agdzhojan A.T. at al. Analiz genofonda jugo-vostochnyh bashkir v kontekste ih rodovoj struktury (po dannym o polimorfizme Y-hromosomy) [Analysis of the gene pool of the south-eastern Bashkirs in the context of their clan structure (according to the Y-chromosome polymorphism)]. Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya XXIII. Antropologija [Moscow University Anthropology Bulletin]. 2019;4:54-66. (In Russ.)
 9. Damba L.D., Ajzyhy E.V., Mongush B.B. at al. Kompleksnyj podhod v izuchenii rodovoj struktury tuvincev Respubliki Tyva na primere rodov mongush i oorzhak [Complex approach in clan structure of Tuvans by the example of clans Mongush and Oorzhak]. Vestnik tuvinskogo gosuniversiteta [Bulletin of the Tuvan State University]. 2018;2:37-44. (In Russ.)
 10. Golubenko M.V., Puzyrev V.P., Saljukov V.B. at al. Analiz rasprostranennosti «mongoloidnyh» gaplogrupp mitohondrial'noj DNK sredi korennoho naselenija Tuvy [Analysis of the prevalence of «Mongoloid» haplogroups of mitochondrial DNA among the indigenous population of Tuva]. Genetika [Genetics]. 2001;37(6):831-839. (In Russ.)
 11. Derenko M.V., Dambueva I.K., Maljarchuk V.A. at al. Struktura i raznoobrazie mitohondrial'nogo genofona korennoho naselenija Tuvy i Burjatii po dannym o restrikcionnom polimorfizme [Structure and diversity of the mitochondrial gene pool of the indigenous population of Tuva and Buryatia according to data on restriction polymorphism]. Genetika [Genetics]. 1999;35(12):1706-1712. (In Russ.)
 12. Stepanov V.A., Puzyrev V.P. Analiz allel'nyh chastot semi mikrosatelitnyh lokusov Y-hromosomy v treh populacijah tuvincev [Analysis of allelic frequencies of seven microsatellite loci of the Y chromosome in three Tuvan populations]. Genetika [Genetics]. 2000;36(2):241-248. (In Russ.)
 13. Stepanov V.A., Puzyrev V.P. Mikrosatelitnye gaplotipy Y-hromosomy demonstrirujut otsutstvie podrazdelenosti i nalichie neskol'kih komponentov v muzhskom genofonde tuvincev [Microsatellite haplotypes of the Y chromosome demonstrate the absence of subdivision and the presence of several components in the male gene pool of Tuvinians]. Genetika [Genetics]. 2000;36(3):377-384. (In Russ.)
 14. Har'kov V.N., Hamina K.V., Medvedeva O.F. at al. Struktura genofonda tuvincev po markeram Y-hromosomy [GenePool Structure of Tuvinians Inferred from Y-chromosome Marker Data]. Genetika [Genetics]. 2013;49(12):1418-1420. (In Russ.)
 15. Dulov V.I. Social'no-jekonomicheskaja istorija Tuvy (XIX-nachalo XX v.) [Socio-economic history of Tuva (XIX-early XX centuries)]. Moskva: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR [Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences]. 1956. (In Russ.)
 16. Lamazhaa Ch.K. Osnovnye problemy issledovanija rodstva i rodstvennyh grupp sovremennyh tuvincev: pasportizacija, terminologija i podderzhanie rodstva [The Main Issues of the Study of Kinship and Kin Groups of Contemporary Tuvans: Passportization, Terminology and Maintenance of Kinship]. Novye issledovanija Tuvy [New studies of Tuva]. 2021;4:6-21. (In Russ.)
 17. Itogi Vserossijskoj perepisi naselenija 2020. <http://www.krasstat.gks.ru>
 18. Suvandii N.D., Kuular E.M. Jetnicheskie tuvincy sumona Cagaan-Nuur Mongolii: issledovatel'skie problem [Ethnic Tuvans in Tsagaan-Nuur sumon, Mongolia: Research issues]. Novye issledovanija Tuvy [New studies of Tuva]. 2017;1:58-72. (In Russ.)
 19. Ajzyhy E.V., Kongu A.A. Tuvincy Sin'czjan'-Ujgurskogo avtonomnogo rajona Kitaja (po materialam jetnograficheskoi jekspedicii v Sin'czjan-Ujgurskij, avtonomnyj rajon Kitaja) [The Tuvans of Xinjiang Uygur autonomous region of China (the materials of an ethnographic expedition to Xinjiang Uygur Autonomous Region of China)]. Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta [Bulletin of Kemerovo State University]. 2013;3(55):23-27. (In Russ.)
 20. Mongush, M.V. U tuvincev Sin'czjana: dvadcat' let spustja [At Xinjiang Tuvans: twenty years later]. Novye issledovanija Tuvy [New studies of Tuva]. 2012;4:130-147. (In Russ.)
 21. Serdobov N.A. Istorija formirovanija tuvinskoj nacii [History of the formation of the Tuvan nation]. Tuvinskoe knizhnoe izdatel'stvo [Tuvan book publishing house]. 1971. (In Russ.)
 22. Tatarincev B.I. Problemy izuchenija tuvinskoj jetnonimii (na primere nekotoryh predpolagaemyh jetnonimov mongol'skogo proishozhdenija) [Problems of studying Tuvan ethnonymy (using the example of some supposed ethnonyms of Mongolian origin)]. Issledovanija po tuvinskoj filologii [Research on Tuvan philology]. 1986;64-86. (In Russ.)
 23. Balanovska E.V., Zhabagin M.K., Agdzhojan A.T. at al. Populacionnye biobanki: principy organizacii i perspektivy primenenija v genogeografii i personalizirovannoj medicine [Population Biobanks: Organizational Models and Prospects of Application in Gene Geography and Personalized Medicine]. Genetika [Genetics]. 2016;52(12):1371-1387. (In Russ.)
 24. Nei M. Molecular population genetics and evolution. North-Holland Publishing Company. 1975.
 25. Koshel' S.M. Geoinformacionnye tehnologii v genogeografii. Sovremennaja geograficheskaja kartografija [Geoinformation technologies in gene geography. Modern geographic cartography]. Moskva: Data+ [Moscow: Date+]. 2012;158-166. (In Russ.)
 26. Damba L.D., Zaporozhchenko V.V., Balanovska E.V. Filogeneticheskij analiz Y-hromosomnoj gaplogruppy S2a1a2a2a-SK1066 v genofonde tuvinskih rodovych grupp v kontekste central'noaziatskih populacij [Phylogenetic analysis of Y-chromosomal haplogroup C2a1a2a2a-sk1066 in the general pool of Tuvan general groups in the context of central Asian populations]. Vestnik Tuvinskogo gosudarstvennogo universiteta. Estestvennye i sel'skohozjajstvennye nauki [Bulletin of Tuva State University. Natural and agricultural sciences]. 2021;4(85):6-17. (In Russ.)