



Published in the Russian Federation
Oriental Studies (Previous Name: Bulletin of the Kalmyk Institute
for Humanities of the Russian Academy of Sciences)
Has been issued as a journal since 2008
ISSN: 2619-0990; E-ISSN: 2619-1008
Vol. 15, Is. 5, pp. 1064-1076, 2022
Journal homepage: <https://kigiran.elpub.ru>



УДК / UDC 39+575.174


DOI: 10.22162/2619-0990-2022-63-5-1064-1076

Междисциплинарный подход к изучению этногенеза: геногеография и филогеография тувинских родовых групп

*Лариса Доржуевна Дамба^{1, 2}, Владимир Юрьевич Пылев^{3, 4}, Елена Владимировна
Балановская⁵*

¹ Тувинский государственный университет (д. 36, ул. Ленина, 667000 Кызыл, Российская Федерация)
научный сотрудник

² НИИ медико-социальных проблем и управления Республики Тыва (д. 2А, ул. Кечил-оола, 667003
Кызыл, Российская Федерация)
старший научный сотрудник

 0000-0003-1736-9210. E-mail: larissa.damba@gmail.com

³ Медико-генетический научный центр им. акад. Н. П. Бочкова (д. 1, ул. Москворечье, 115522
Москва, Российская Федерация)
научный сотрудник

⁴ Автономная некоммерческая организация «Биобанк хранения и научного исследования
биологических образцов народонаселения Северной Евразии» (д. 3, ул. Котляковская, Москва,
115201, Москва, Российская Федерация)
научный сотрудник, директор

 0000-0001-9541-8319. E-mail: freetrust@yandex.ru

⁵ Медико-генетический научный центр им. акад. Н. П. Бочкова (д. 1, ул. Москворечье, 115522
Москва, Российская Федерация)

доктор биологических наук, профессор, заведующая, главный научный сотрудник

 0000-0002-3882-8300. E-mail: balanovska@mail.ru

© КалмНЦ РАН, 2022

© Дамба Л. Д., Пылев В. Ю., Балановская Е. В., 2022

Аннотация. *Введение.* Территория Южной Сибири исторически являлась перекрестком древних миграционных путей. Сложный процесс этногенеза в регионе требует междисциплинарного изучения содружеством историков, этнографов, антропологов, лингвистов и генетиков. *Цель* исследования — обосновать возможность комплексного изучения генофондов через призму родовой структуры. *Материалы и методы.* Наиболее эффективным инструментом для этого служит Y-хромосома: она наследуется, как и родовое имя, по отцовской линии, обладает огромным разнообразием, позволяет реконструировать миграционные волны, дает возможность датировать генетическую историю. Эти особенно-

сти Y-хромосомы позволяют ей стать дополнительным историческим источником в рамках комплексных этнографических, исторических, лингвистических, антропологических и генетических исследований родовых групп у народов, у которых еще сохранилась память о родовой структуре. *Результаты.* С начала XXI в. началось активное изучение Y-генофонда тувинцев. Однако сложность учета родовой структуры тувинцев обусловлена целым рядом причин: системой административно-территориального устройства в период господства Цинской империи в Туве (1757–1912 гг.), паспортизацией населения Тувы (1945–1947 гг.), при которой в фамилию превращались имена, а не род; увеличением числа гражданских браков, нарушающих систему патрилинейности. Последние исследования Y-генофонда наиболее многочисленных тувинских родовых групп монгуш и ооржак показали, что основу их генофонда составляют североазиатские гаплогруппы (N*, N1a2, N3a, Q), связываемые с автохтонным населением современного ареала тувинцев. При этом центральноазиатские гаплогруппы (C2, O2) составляют менее пятой части — 17 % их генофондов. Прицельный анализ наиболее частой центральноазиатской гаплогруппы C2a1a2a2a2-SK1066 показал, что она возникла около 900 лет назад на территории северо-восточной Монголии, а в Туву могла попасть не ранее XI–XII вв. Данные антропологов также указывают на позднее появление центральноазиатского пласта в этногенезе тувинцев и их родовых групп. В структуре генофондов других родовых групп кол, оюн, хертек североазиатские гаплогруппы столь преобладают, что доля центральноазиатских гаплогрупп падает до 3 %. *Выводы.* В целом результаты показывают, что монгольская экспансия не оказала заметного воздействия на Y-генофонд родовых групп Тувы в отличие от этнокультурного, хозяйственного и лингвистического влияния.

Ключевые слова: тувинцы, родовые группы тувинцев, этногенез, Y-генофонд, геногеографический и филогенетический анализ, SNP-, STR-маркеры, гаплогруппы, гаплотипы

Благодарность. Исследование выполнено при финансовой поддержке Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Медико-генетического научного центра им. акад. Н. П. Бочкова (работы по генотипированию, филогенетический анализ, интерпретация результатов); гранта РНФ № 22-18-20113 (экспедиционное обследование популяций). Авторы выражают благодарность всем донорам образцов, которые принимали участие в данном исследовании, и АНО «Биобанк Северной Евразии» за предоставление коллекций ДНК.


Для цитирования: Дамба Л. Д., Пылев В. Ю., Балановская Е. В. Междисциплинарный подход к изучению этногенеза: геногеография и филогеография тувинских родовых групп // *Oriental Studies*. 2022. Т. 15. № 5. С. 1064–1076. DOI: 10.22162/2619-0990-2022-63-5-1064-1076

Multidisciplinary Approach to the Study of Ethnogenesis: Genogeography and Phylogeography of Tuvan Tribal Groups

Larissa D. Damba^{1,2}, Vladimir Yu. Pylev^{3,4}, Elena V. Balanovska⁵


¹ Tuvan State University (36, Lenin St., 667000 Kyzyl, Russian Federation)
Research Associate


² Institute for the Study of Medico-Social Problems and Administration (2A, Kechil-ool St., 667003 Kyzyl, Russian Federation)
Senior Research Associate

 0000-0003-1736-9210. E-mail: larissa.damba@gmail.com

³ Research Centre for Medical Genetics (1, Moskvorechye St., 115522 Moscow, Russian Federation)
Research Associate

⁴ Biobank of North Eurasia (3, Kotlyakovsaya St., 115201 Moscow, Russian Federation)
Director

 0000-0001-9541-8319. E-mail: freetrust@yandex.ru

⁵ Research Centre for Medical Genetics (1, Moskvorechye St., 115522 Moscow, Russian Federation)
Dr. Sc. (Biology), Professor, Head of Laboratory, Chief Research Associate
 0000-0002-3882-8300. E-mail: balanovska@mail.ru

© KalmSC RAS, 2022

© Damba L. D., Pylev V. Yu., Balanovska E. V., 2022

Abstract. *Introduction.* The territory of South Siberia has historically been a crossroads of ancient migration routes. So, the complex process of ethnogenesis across the region requires multidisciplinary insights of historians, ethnographers, anthropologists, linguists, and geneticists. *Goals.* The work aims to substantiate the possibility of a comprehensive study of Tuvan tribal groups on the basis of the latter's gene pools and structures. *Materials and methods.* The most efficient tool thereto is the Y chromosome since it is inherited — like the clan/tribal name proper — paternally, has a high variety, makes it possible to reconstruct migration waves, and may yield genetic dates. These properties of the Y chromosome make it an additional historical source within comprehensive ethnographic, historical, linguistic, anthropological, and genetic studies of ancestral groups among peoples to have retained the memory of clan/tribal structures. *Results.* The early 21st century has witnessed an intensive research of the Tuvan Y-chromosomal gene pool — with no sufficient data on corresponding tribal groups mentioned. The analysis of Tuvan tribal structures is complicated by a number of factors, such as the administrative/territorial system of the Qing Empire in Tuva (1757–1912), introduction of a passport system in Tuva (1945–1947) when not clan/tribal names but rather personal ones were registered as surnames, and an increase in unmarried cohabitation that violates the patrilineal system. Y-chromosomal analyses of the largest Tuvan tribal groups Mongush and Oorzhak show that the bulk of their gene pool are North Eurasian haplogroups (N*, N1a2, N3a, Q) associated with the autochthonous population of the area nowadays inhabited by Tuvans. At the same time, Central Asian haplogroups (C2, O2) make up less than a fifth (17 %) of the gene pool. A targeted analysis of the most frequent branch (C2a1a2a2a2-SK1066) of the Central Asian haplogroup C2 shows it had originated about 900 years ago in the territory of Northeast Mongolia, and thus could not have reached Tuva before the 11th–12th centuries AD. Anthropological data also attest to the late admixture of the Central Asian cluster into the Tuvans and their tribal groups. The North Eurasian haplogroups completely dominate within the gene pool of tribal groups Kol, Oyun, and Khertek, which results in that the share of Central Asian lineages drops to 3%. *Conclusions.* In general, the paper shows the Mongolian expansion had no essential genetic impacts on the Y-chromosomal gene pool of Tuvan tribal groups, but — in contrast — did overwhelmingly influence ethnocultural, economic, and linguistic spheres.

Keywords: Tuvans, Tuvan tribal groups, ethnogenesis, Y-chromosomal gene pool, genogeographical and phylogenetic analyses, SNP and STR markers, haplogroups, haplotypes

Acknowledgements. The study was funded by government assignment (from Ministry of Science and Higher Education of Russia to Medical Genetics Research Centre; genotyping, phylogenetic analysis, interpretation of results) and granted by Russian Science Foundation (project no. 22-18-20113; expeditionary surveys of populations). The authors express gratitude to all sample donors involved, and to Biobank of North Eurasia for the submitted DNA collections.

For citation: Damba L. D., Pylev V. Yu., Balanovska E. V. Multidisciplinary Approach to the Study of Ethnogenesis: Genogeography and Phylogeography of Tuvan Tribal Groups. *Oriental Studies*. 2022; 15(5): 1064–1076. (In Russ.). DOI: 10.22162/2619-0990-2022-63-5-1064-1076



Введение

Этногенез народов Южной Сибири протекал на стыке сибирской тайги и центральноазиатских степей, на пересечении миграционных потоков самодийских, кетоязычных, тюркских и монгольских этнических групп. На территории современной

Тувы, входившей в эту зону, происходили интенсивные процессы смешения местных и пришлых племен, когда одни народы ассимилировались, перенимая язык и культуру пришельцев, а другие племена уходили со своих мест обитания [Вайнштейн 1961: 20–36]. Этот сложный процесс требует ме-

ждисциплинарного изучения содружеством историков, этнографов, антропологов, лингвистов и генетиков.

Особый интерес вызывает исследование структуры генофонда популяций Южной Сибири через призму их родовой структуры. Наиболее эффективным инструментом для этого служит Y-хромосома: она наследуется, как и родовое имя, по отцовской линии; обладает огромным разнообразием, позволяя реконструировать миграционные волны; дает возможность датировать события генетической истории.

Самые первые сведения о народах, проживавших на территории Тувы, содержатся в династических китайских летописях, в текстах памятников древнетюркского рунического письма и в средневековых письменных источниках на монгольском, арабском и персидском языках. Начиная с XVIII в. активное исследование народов Сибири, в том числе и тувинцев, включило в себя изучение этнографических особенностей, этногенеза, языка, родоплеменной структуры тувинцев, палеоантропологии [Маннай-оол 2004: 11–20]. Антропология современных тувинцев изучена подробно: у тувинцев выделяется преобладающий саянский вариант центральноазиатского типа и катангский вариант байкальского типа у тоджинцев [Аксанова 2009: 137].

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 [Дулов 1956: 611].

Не менее важной причиной оказалось то, что 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 незнанию молодыми тувинцами своей принадлежности к родовой группе [Дамба и др. 2019: 74–85].

Важным фактором стало и резкое увеличение числа гражданских браков: согласно статистическим данным, с 1980-х гг. они стали распространенной формой в Туве. В результате увеличилось число случаев, когда детям присваивается фамилия матери или молодые люди указывают материнскую родовую линию как свою, что противоречит универсальному в тюрко-монгольских обществах принципу патрилинейности [Степанов 2009: 130–144].

Цель исследования — обосновать возможность комплексного исследования родовых групп тувинцев на основе изучения их генофондов по маркерам Y-хромосомы.

Материалы и методы

Основные источники — публикации по исследованию генофонда тувинцев и их родовых групп. Проведен анализ степени изученности генофонда тувинцев и их родовых групп по SNP- и STR-маркерам Y-хромосомы. Материалом для исследования служила геномная ДНК, выделенная из образцов венозной крови. Суммарный объем выборки тувинцев $N=382$: образцы представителей родовых групп *монгуш* ($N=98$) собраны в Чаа-Хольском, Барун-Хемчикском, Тандынском и Эрзинском кожуунах; *ооржак* ($N=28$) — в Барун-Хемчикском, *оюн* ($N=29$) — в Тандынском, *кыргыс* ($N=46$) — в Тере-Хольском, *кыргыс* ($N=60$) — в Эрзинском, *хертек* ($N=30$) — в Тере-Хольском и Барун-Хемчикском, *кол* ($N=25$) — в Тоджинском кожуунах Республики Тыва. В выборку включены только неродственные между собой тувинцы, все предки которых относились к данному роду тувинцев и проживали на данной территории на протяжении не менее трех поколений. Сбор образцов сопровождался письменным информированным согласием обследуемых под контролем Этической комиссии Медико-генетического научного центра (г. Москва).

Анализ включал 53 SNP-маркера: B143; B187; B499; BZ99; CTS4021; F3791; F3830; F3918; F3960; F4205; L51; L666; M12; M47; M67; M69; M86; M119; M122; M124; M172; M174; M178; M198; M217; M242; M253; M269; M343; M407; M2118; P297; VL29; VL63; Y47; Y558; Y661; Y874; YP1102; YP1506; YP1522; YP1543; YP1691; Y3205/P43; Y13887; Y20773; Y39884; Y151896; Z93; Z1936; Z12266; Z32859; Z35091. Но-

менклатура гаплогрупп дана согласно дереву Y-хромосомы ISOGG 2019–2020 [Y-DNA Haplogroup Tree 2019–2020].

Анализ 17 STR-локусов проведен с использованием набора Y-filer PCR Amplification Kit (Applied Biosystems). Для сравнения привлечены гаплотипы популяций из базы данных Y-base, разработанной под руководством О. П. Балановского [Y-base]. Филогенетические сети построены по данным о 15 STR-маркерах (DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS456, DYS19, DYS458, DYS437, DYS438, DYS448, GATAH4, DYS391, DYS392, DYS393, DYS439, DYS635). Возраст филогенетических сетей и кластеров оценен по числу мутационных шагов (ρ -статистика) с использованием длины поколения 31 года и «генеалогической» скорости мутирования 0,027 мутаций на локус на поколение. Номенклатура гаплогрупп дана согласно ISOGG-Tree 2019–2020 [Дамба 2021: 6–17].

Комплексный анализ изменчивости Y-хромосомы и родовой структуры

Существуют различные гипотезы об этногенезе тувинцев и происхождении их родовых групп, в том числе и взаимоисключающие друг друга: «монгольская» и «тюркская» версии этногенеза различно интерпретируют названия тувинских родов и их генезис. Это связано в первую очередь с тем, что у тувинцев и в антропологическом, и в лингвистическом, и этнокультурном, и хозяйственно-бытовом отношении ярко выражено «монгольское» влияние: четко выражены монголоидные черты в антропологическом типе; в тувинском языке выявлено наибольшее количество монголизмов среди тюркских языков; присутствуют давние устоявшиеся хозяйственно-бытовые и этнокультурные связи тувинцев с монголами [Маннай-оол 2004: 80–85].

Генетика как важный исторический источник тоже внесла свой вклад в решение вопроса об этногенезе тувинцев [Рычков 1965: 18–32; Рычков и др. 1969: 3–32; Рычков 2000: 23–26; Спицын и др. 1984: 185–194; Сартакова и др. 1998: 973–978; Голубенко 1998: 1–153; Пузырев 1999: 75–203; Степанов и др. 2001: 563–569; Хитринская и др. 2002: 226–234], а с 2000-х гг. генетики начали активно изучать генофонд тувинцев по маркерам Y-хромосомы.

Маркеры Y-хромосомы

Y-хромосома, самая маленькая в геноме человека, имеет размер около 60 Mb. Хромосомы человека представляют собой двухцепочечную молекулу ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) в виде двойной спирали из азотистых оснований, несущей всю наследственную информацию и белков — гистонов, позволяющих удерживать определенную структуру в ядре клетки. Длину молекулы ДНК выражают в количестве азотистых пар оснований (англ. *basepair*), что дает такие единицы измерения длины генома: килобаза (Кб) — тысяча пар оснований, мегабаза (Мб) — миллион пар и гигабаза (Гб) — миллиард пар оснований. Примерно 95 % Y-хромосомы является нерекombинирующей областью (NRY — Non Recombinant Region Y-chromosome), обуславливающая самый высокий уровень полиморфизма среди всех хромосом человека [Hammer, Zegura 2002: 303–321].

Нерекombинирующая область (NRY) Y-хромосомы так называется потому, что она не подвергается рекомбинации (обмену участками с X-хромосомой в процессе деления клетки) и передается от отца к сыновьям без изменений. Генетическая вариабельность нерекombинирующей области (NRY) Y-хромосомы определяется только мутационным процессом. Отцовские линии (наследование от отца к сыновьям и так далее во всем ряду поколений) представляют собой последовательную «запись» мутационных событий в продолжительном ряду поколений (от «Адама» до современности). Мутации, возникшие в нерекombинирующей области Y-хромосомы, сохраняются и передаются единым блоком от отца к сыновьям. Исследуются два взаимодополняющих тиара генетических маркеров (NRY): STR (short tandem repeats) и однонуклеотидные полиморфизмы — SNP (single nucleotide polymorphisms) [Hammer, Zegura 2002: 303–321].

SNP называют биаллельными маркерами, так как этот тип маркера может существовать только в двух вариантах. Он характеризуется относительно низкой скоростью мутирования (2×10^{-8} на локус на поколение), что позволяет изучать не только современные, но и древние популяции [Jobling, Pandya, Tyler-Smith 1997: 598–612; Zhivotovsky et al. 2004: 50–61].

В настоящее время общепринятой классификацией гаплогрупп является номенклатура, принятая на консорциуме по Y-хромосоме в 2002 г. [Y-Chromosome Consortium 2002: 339–348].

Согласно этой классификации на филогенетическом древе Y-хромосомы современного человека выделено 20 основных гаплогрупп, обозначаемых буквами латинского алфавита от А до Т и огромным множеством иерархически организованных ветвей в пределах каждой гаплогруппы, маркеры которых обновляются ежегодно [Степанов, Харьков, Пузырев 2006: 57–73].

В отличие от SNP, у STR-маркеров скорость мутирования выше (в среднем $6,9 \times 10^{-4}$ на локус на поколение для анализируемых нами STR-маркеров) [Jobling, Pandya, Tyler-Smith 1997: 118–124; Mountain et al. 2002: 1766–1772; Gusmao et al. 2003: 172–179; Zhivotovsky et al. 2004: 50–61; Balanovsky 2017: 575–590], что позволяет датировать более поздние события.

Высокое разнообразие позволило STR-маркерам стать полезным инструментом и в криминалистике, и при анализе разнообразия гаплотипов внутри гаплогрупп, и при датировке событий генетической истории. Однако информативность и надежность результатов чрезвычайно зависит от числа используемых STR-маркеров. В течение последних лет основным стандартом в криминалистике и популяционной генетике было использование 17 STR-маркеров панели Yfiler. Сейчас планируется переход на панель 38 STR-маркеров, причем сохраняется необходимость дополнять STR-маркеры изучением SNP-маркеров, поскольку одни и те же STR-маркеры могут присутствовать в разных гаплогруппах. Наиболее перспективным считается использование совокупности широких панелей и SNP-, и STR-маркеров, где они выступают как часовая и минутная стрелки микроэволюции.

Наследование по отцовской линии, межпопуляционная изменчивость Y-хромосомы и возможность датировки генетической истории позволяют проводить комплексные этнографические, исторические, лингвистические, антропологические и генетические исследования родовых групп у народов, у которых еще сохранилась память о родовой структуре. Такие работы проведены по народам Дальнего Востока [Богу-

нов и др. 2018: 99–102; Агджоян и др. 2019: 116–125; Балановская и др. 2020: 111–122], Казахстана [Жабагин и др. 2016: 59–68], Башкирии [Балановская и др. 2017: 94–103; Юсупов и др. 2018: 94–97], Калмыкии, Монголии [Balinova et al. 2019: 1466–1474].

Изменчивость Y-хромосомы в территориальных популяциях тувинцев

Впервые анализ Y-STR в трех популяциях тувинцев (западный — Бай-Тайгинский (N=36), северо-восточный — Тоджинский (N=30), юго-восточный — Тере-Хольский (N=47) проведен В. А. Степановым с использованием узкой панели 7 STR-маркеров [Степанов, Пузырев 2000: 241–248].

Отмечено, что высокий уровень генетического разнообразия внутри популяций (H=0,935) сочетается с низким уровнем различий между популяциями, несмотря на их различия по демографическим, этнографическим и антропологическим характеристикам. Проведя анализ Y-STR по родовым группам и фамилиям тувинцев, авторы указывают, что «такой анализ может быть затруднен особенностями брачных традиций и репродуктивного поведения тувинцев. Так, в Туве широкое распространение получили добрачные рождения детей: 22–43 % женщин в обследованных популяциях имели детей до вступления в брак. При регистрации брака в большинстве случаев добрачные дети регистрируются как совместные и получают фамилию мужа, которая тем самым может не отражать действительное происхождение Y-хромосомы» [Степанов, Пузырев 2000: 241–248].

В работе [Wells et al. 2001: 10244–10249] среди 49 популяций Евразии приведены данные и о 42 тувинцах, изученных по 7 Y-STR и 23 Y-SNP маркерам с показателем генетического разнообразия внутри популяций H=0,842.

В работе М. В. Деренко и соавторов [Derenko et al. 2002: 1196–1202] по данным о 5 Y-SNP маркерах изучены тюрки Алтае-Саян (тувинцы, сойоты, шорцы, хакасы, алтай-кижи). Выборка тувинцев (N=64) представлена родами Иргит, Монгуш, Ондар, Ооржак, Оюн, Саая, Сат, Хертек. Попытка анализа корреляции родовых и вариантов Y-хромосомы не удалась из-за небольших выборок. Также дана характеристика генофондов тувинцев (N=113)

и тоджинцев ($N=36$) по 17 SNP-маркерам [Derenko et al. 2006: 466–470; Pakendorf et al. 2003: 211–244].

В статье Дж. Лелла и Д. Уоллеса [Lell, Wallace 2002: 192–206] при анализе населения Сибири и Америки по 12 Y-SNP изучена выборка тувинцев ($N=40$), представленная студентами Тувинского государственного университета.

Наиболее детально — по 60 SNP- и 17 STR-маркерам — изучены территориальные группы тувинцев в работе В. Н. Харькова с соавторами: западные тувинцы ($N=169$), центральные ($N=179$), юго-восточные ($N=48$), северо-восточные ($N=23$) [Харьков и др. 2013: 1416–1425], но их изучение проведено без учета родовой структуры.

Анализ генофонда тувинцев через призму родовой структуры

Впервые комплексный анализ родовой структуры тувинцев и изменчивости современной панели маркеров Y-хромосомы был проведен для двух наиболее распространенных родов тувинцев — *монгуш* ($N=64$) и *ооржак* ($N=27$). Их изучение по широкой панели 59 Y-SNP-маркеров позволило рассмотреть их в контексте генофондов других популяций Южной Сибири и Центральной Азии и дать комплексную (антропологическую, историко-этнографическую, лингвистическую, генетическую) характеристику этих родов [Дамба и др. 2018: 611–619].

Генетические портреты этих двух тувинских родов оказались сходными. В среднем две трети их генофондов (63 %) составляют североевразийские гаплогруппы (N^* , $N1a2$, $N3a$, Q), связываемые с автохтонным населением современного ареала тувинцев, тогда как центральноазиатские гаплогруппы ($C2$, $O2$) составляют менее пятой части (17 %) их генофондов. Полученные данные позволили сделать вывод о незначительном вкладе монгольской экспансии в генофонды родов *монгуш* и *ооржак*. Этот вывод был подтвержден данными полногеномного секвенирования центральноазиатской гаплогруппы $C2-M217$: она оказалась представлена лишь одной из множества линий этой гаплогруппы ($C2a1a2a2a2-SK1066$). Филогенетический анализ этой линии позволил определить ее возраст (около 900 лет) и определить

северо-восточную Монголию как регион ее происхождения. Эта датировка в совокупности с историко-этнографическими данными показала, что данная гаплогруппа привнесена в генофонд тувинцев не ранее XI–XII вв. [Дамба и др. 2021: 6–17; Дамба и др. 2022: 77–85].

Кроме наиболее распространенных родовых групп — *монгуш* и *ооржак*, были охарактеризованы генофонды родовых групп *оюн*, *кол* и *хертек*. Большинство родовых групп тувинцев являются родовыми объединениями, включившими множество небольших родов [Дамба и др. 2019: 74–85].

Родовое объединение *оюн* включает «лесные племена», что указывает на то, что ранее они проживали в лесной местности [Татаринцев 2009: 166; Сердобов 1971: 207, 387]. Основу генофонда данной родовой группы составила гаплогруппа $R1a1a-M98(x458)$, которая, возможно, маркирует палеоевропеоидный компонент.

Родовое объединение *кол*, объединяющее нескольких мелких родов по названию сумона, предположительно произошло, как и другие два рода тувинцев-тоджинцев, (*ак* и *бараан*), от одного «прарода» *чооду* [Вайнштейн 1961: 20].

Тувинцев-тоджинцев как субэтническую группу тувинцев стали выделять в 1996 г., а в 2000 г. тоджинцев причислили к коренным малочисленным народам Российской Федерации. Антропологически тоджинцы относятся к катангскому варианту байкальского типа. Лингвисты определяют язык тоджинцев как диалект современного тувинского языка. «Генетические портреты» тоджинцев, в частности, родовой группы *кол*, показали, что преобладающим компонентом в их генофонде является североевразийский компонент, маркируемый гаплогруппами N и Q . Центральноазиатские гаплогруппы ($C2$, $O2$) в генофонде родовой группы *кол* не выявлены, в отличие от родовых групп *оюн* и *хертек*, что, возможно, обусловлено географической отдаленностью от основных путей миграционного потока центральноазиатских племен.

Этногенез юго-восточной родовой группы *хертек* наименее изучен, но по данным генетических исследований можно предположить, что генофонд данной родовой группы, преобладающими компонентами которого являются североевразийские гаплогруппы

группы, сформирован на самодийско-кетском субстрате. Небольшие «вкрапления» центральноазиатских гаплогрупп (C2, O1 и O2), до 2 % в генофонде родовой группы *хертек*, обусловлены географическим положением и возможными контактами с носителями центральноазиатских гаплогрупп.

Заключение

Данные геногеографического и филогенетического анализов показывают, что монгольская экспансия не оказала значительного генетического влияния на Y-генофонд тувинских родовых групп *монгуш*, *ооржак*, *кол*, *оюн*, *хертек*, в отличие от этнокультурного, хозяйственного, лингвистического, антропологического влияния. Эти результаты подтверждают данные антропологов о более позднем центральноазиатском пласте в этногенезе тувинцев и их родовых групп.

Литература

- Агджоян и др. 2019 — *Агджоян А. Т., Богунов Ю. В., Богунова А. А., Каменщикова Е. Н., Кагазежева Ж. А., Короткова Н. А., Чернышенко Д. Н., Пономарев Г. Ю., Утриван С. А., Кошель С. М., Балановский О. П., Балановская Е. В.* Генетический портрет охотских и камчатских эвенов // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2019. № 2. С. 116–125.
- Аксянова 2009 — *Аксянова Г. А.* Основные результаты расогенетических исследований в Туве в XX столетии // Археология, этнография и антропология Евразии. 2009. № 4 (40). С. 137–144.
- Балановская и др. 2017 — *Балановская Е. В., Юсупов Ю. М., Схалыхо Р. А., Степанов Г. Д., Асылгужин Р. Р., Жабагин М. К., Балаганская О. А., Султанова Г. Д., Борисова Е. Б., Дараган Д. М., Балановский О. П.* Генетические портреты семи кланов северо-западных башкир: вклад финно-угорского компонента в генофонд башкир // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2017. № 3. С. 94–103.
- Балановская и др. 2020 — *Балановская Е. В., Богунов Ю. В., Богунова А. А., Каменщикова Е. Н., Пылев В. Ю., Бычковская Л. С., Балановский О. П., Лавряшина М. Б.* Демографический портрет коряков севера Камчатки // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2020. № 4. С. 111–122.
- Богунов и др. 2018 — *Богунов Ю. В., Жабагин М. К., Богунова А. А., Каменщикова Е. Н., Мальцева О. В., Беленикин М. С., Короткова Н. А., Дамба Л. Д., Юсупов Ю. М., Янковский Н. К., Балановский О. П., Балановская Е. В.* Генофонд коренных народов Дальнего Востока: генетическая реконструкция происхождения нанайских родов (бельды и самар) // Генетика. 2018. Т. 54. № 13. С. 99–102.
- Вайнштейн 1961 — *Вайнштейн С. И.* Тувинцы-тоджинцы. М.: Вост. лит., 1961. 215 с.
- Голубенко 1998 — *Голубенко М. В.* Полиморфизм митохондриальной ДНК у коренного населения республики Тува: дисс. ... канд. биол. наук. Томск, 1998. 153 с.
- Дамба и др. 2018 — *Дамба Л. Д., Балановская Е. В., Жабагин М. К., Юсупов Ю. М., Богунов Ю. В., Сабитов Ж. М., Агджоян А. Т., Короткова Н. А., Лавряшина М. Б., Монгуш Б. Б., Кавай-оол У. Н., Балановский О. П.* Оценка вклада монгольской экспансии в генофонд тувинцев // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. Т. 22. № 5. С. 611–619. DOI: 10.18699/VJ18.402
- Дамба и др. 2019 — *Дамба Л. Д., Балановская Е. В., Агджоян А. Т., Короткова Н. А., Олькова М. В., Утриван С. А., Пылев В. Ю., Айыжы Е. В., Доржу Ч. М., Монгуш Б. Б., Лавряшина М. Б., Кошель С. М., Балановский О. П.* Генофонд трех восточных родов тувинцев по данным полиморфизма Y-хромосомы // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2019. № 1. С. 74–85.

- Дамба и др. 2021 — Дамба Л. Д., Запороженко В. В., Балановский О. П., Балановская Е. В. Филогенетический анализ Y-хромосомной гаплогруппы C2a1a2a2a2-SK1066 в генофонде тувинских родовых групп в контексте центральноазиатских популяций // Вестник Тувинского государственного университета. Вып. 2. Естественные и сельскохозяйственные науки. 2021. № 4 (85). С. 6–17.
- Дамба и др. 2022 — Дамба Л. Д., Айыжы Е. В., Балановский О. П., Маркина Н. В., Жабагин М. К., Балановская Е. В. Центральноазиатский компонент в генофонде тувинской родоплеменной группы *монгуш*: к вопросу о монгольском вкладе в этногенез тувинцев // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2022. № 1. С. 77–85.
- Дулов 1956 — Дулов В. И. Социально-экономическая история Тувы. М.: АН СССР, 1956. 604 с.
- Жабагин и др. 2016 — Жабагин М. К., Сабитов Ж. М., Агджоян А. А., Юсупов Ю. М., Богунов Ю. В., Лавряшина М. Б., Тажигулова И. М., Акильжанова А. Р., Жумадилов Ж. Ш., Балановский О. П., Балановская Е. В. Генезис крупнейшей родоплеменной группы казахов — аргынов — в контексте популяционной генетики // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология. 2016. № 4. С. 59–68.
- Маннай-оол 2004 — Маннай-оол М. Х. Тувинцы. Происхождение и формирование этноса. Новосибирск: Наука, 2004. 166 с.
- Пузырев и др. 1999 — Пузырев В. П., Эрдыниева Л. С., Кучер А. Н., Назаренко Л. П. Генетико-эпидемиологическое исследование населения Тувы Томск: STT, 1999. 256 с.
- Рычков 1965 — Рычков Ю. Г. Особенности серологической дифференциации народов Сибири // Вопросы антропологии. 1965. Вып. 21. С. 18–32.
- Рычков 1969 — Рычков Ю. Г., Перевозчиков И. В., Шереметьева В. А., Волкова Т. В., Башлай А. Г. К популяционной генетике коренного населения Сибири. Восточные Саяны // Вопросы антропологии. 1969. Вып. 31. С. 3–32.
- Рычков 2000 — Рычков Ю. Г. Генофонд и геногеография народонаселения. Генофонд населения России и сопредельных стран. СПб.: Наука, 2000. 611 с.
- Сартакова, Коненков, Прокофьев 1998 — Сартакова М. Л., Коненков В. И., Прокофьев В. Ф. Полиморфизм гена HLA-DRB1 04 у жителей Тувы // Генетика. 1998. Т. 34. № 7. С. 973–978.
- Сердобов 1971 — Сердобов Н. А. История формирования тувинской нации. Кызыл: Тув. кн. изд-во, 1971. 473 с.
- Спицын, Боева, Филиппов 1984 — Спицын В. А., Боева С. Б., Филиппов И. К. Генетико-антропологическое изучение коренного населения Алтае-Саянского нагорья // Антропо-экологические исследования в Туве / под ред. Т. И. Алексеевой, Л. И. Урысона. М.: Наука, 1984. С. 185–194.
- Степанов, Пузырев 2000 — 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 и др. 2001 — Степанов В. А., Хитринская И. Ю., Пузырев В. П., Ондар Э. А. Генетическая дифференциация населения Тувы по полиморфным Alu-инсерциям // Генетика. 2001. Т. 37. № 4. С. 563–569.
- Степанов, Харьков, Пузырев 2006 — Степанов В. А., Харьков В. Н., Пузырев В. П. Эволюция и филогеография линий Y-хромосомы человека // Вестник Вавиловского общества генетиков и селекционеров. 2006. Т. 10. № 1. С. 57–73.
- Степанов 2009 — Степанов В. А. Метаморфозы родства у тувинцев // Этнографическое обозрение. 2009. № 4. С. 129–145.
- Татаринцев 2009 — Татаринцев Б. И. Избранные научные труды. Научное издание. Кызыл: Тываполиграф, 2009. 281 с.
- Харьков и др. 2013 — Харьков В. Н., Хамина К. В., Медведева О. Ф., Симонова К. В., Хитринская И. Ю., Степанов В. А. Структура генофонда тувинцев по маркерам Y-хромосомы // Генетика. 2013. № 49(12). С. 1418–1420. DOI: 10.7868/S0016675813120035.
- Хитринская, Степанов, Спиридонова 2002 — Хитринская И. Ю., Степанов В. А., Спиридонова М. Г. Анализ генетического своеобразия населения Сибири и Средней Азии по данным аутосомных маркеров: сборник научных трудов. Генетика человека и патология / под ред. В. П. Пузырева. Вып. 6. Томск: Печатная мануфактура, 2002. С. 226–234.
- Юсупов и др. 2018 — Юсупов Ю. М., Балановская Е. В., Жабагин М. К., Асылгужин Р. Р., Султанова Г. Д., Сабитов Ж. М., Богунов Ю. В., Кагазежева Ж. А., Маркина Н. В., Агджоян А. Т., Балановский О. П. Генофонд юго-западных башкир по маркерам Y-хромосомы: опыт междисциплинарного анали-

- за // Генетика. 2018. Т. 54. С. 95–98.
- Balanovsky 2017 — *Balanovsky O.* Toward a consensus on SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome // *Human Genetics*. 2017. Vol. 136. Is. 5. Pp. 575–590. DOI: 10.1007/s00439-017-1805-8
- Balinova et al. 2019 — *Balinova N., Post H., Kushniarevich A., Flores R., Karmin M., Sahakyan H., Reidla M., Metspalu E., Litvinov S., Dzhaubermezov M., Akhmetova V., Khusainova R., Endicott Ph., Khusnutdinova E., Orlova K., Bakaeva E., Khomyakova I., Spitsina N., Zinchenko R., Villems R., Rootsi S.* Y-chromosomal analysis of clan structure of Kalmyks, the only European Mongol people, and their relationship to Oirat-Mongols of Inner Asia // *European Journal of Human Genetics*. 2019. Vol. 27. Pp. 1466–1474.
- Derenko et al. 2002 — *Derenko M. V., Mal'yarchuk B. A., Denisova G. A., Dambueva I. K., Kakpakov V. T., Dorzhu Ch. M., Luzina F. A., Lotosh E. A., Ondar U. N., Kaplina M. I., and Zakharov I. A.* Molecular Genetic Differentiation of the Ethnic Population of South and East Siberia Based on Mitochondrial DNA Polymorphism // *Russian Journal of Genetics*. 2002. Vol. 38. No. 10. Pp. 1196–1202.
- Derenko et al. 2006 — *Derenko M. V., Mal'yarchuk B. A., Wozniak M., Dambuyeva I. K., Dorzhu C. M., Luzina F. A., Lee H. K., Miscicka-Sliwka D., Zakharov I. A.* The Diversity of Y-Chromosome Lineages in Indigenous Population of South Siberia // *Doklady Biological Sciences*. 2006. Vol. 411. Pp. 466–470.
- Zhivotovsky et al. 2004 — *Zhivotovsky L. A., Underhill P. A., Cinniog C. I., Kayser M., Morar B., Kivisild T., Scozzari R., Cruciani F., Destro-Bisol G., Spedini G., Chambers G. K., Herrera R. J., Yong K. K., Gresham D., Tournev I., Feldman M. W., Kalaydjieva L.* The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time // *American Journal of Human Genetics*. 2004. Vol. 74. Pp. 50–61.
- Hammer, Zegura 2002 — *Hammer M. F., Zegura S. L.* The human Y chromosome haplogroup tree: Nomenclature and phylogeography of its major divisions // *Annual Review Anthropology*. 2002. No. 31. Pp. 303–321.
- Jobling, Pandya, Tyler-Smith 1997 — *Jobling M. A., Pandya A., Tyler-Smith C.* The Y chromosome in forensic analysis and paternity testing // *International Journal of Legal Medicine*. 1997. Vol. 110. Is. 3. Pp. 118–124. DOI: 10.1007/s004140050050
- Jobling, Tyler-Smith 2003 — *Jobling M. A., Tyler-Smith C.* The human Y chromosome: An evolutionary marker comes of age // *Nature Review Genetics*. 2003. Vol. 4. Is. 8. Pp. 598–612.
- Jobling, Tyler-Smith 2004 — *Jobling M. A., Tyler-Smith C.* Human evolutionary genetics: Origins, peoples & disease. London: Garland Science, 2004. 458 p.
- Lell, Wallace 2000 — *Lell J. T., Wallace D. C.* The Peopling of Europe from the Maternal and Paternal Perspectives // *American Journal of Human Genetics*. 2000. Vol. 67. Pp. 1376–1381.
- Lell et al. 2002 — *Lell J. T., Sukernik R. I., Starikovskaya Y. B., Su B., Jin L., Schurr T. G., Underhill P. A., Wallace D. C.* The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes. *American Journal of Human Genetics* V. 70. Issue 1. 2002. Pp. 192–206. DOI: 10.1086/338457
- Mountain et al. 2002 — *Mountain J. L., Knight A., Jobin M., Gignoux Ch., Miller A., Lin A. A., Underhill P. A.* SNP STRs: empirically derived, rapidly typed, autosomal haplotypes for inference of population history and mutational processes // *Genome Research*. 2002. № 12(11). Pp. 1766–1772.
- Gusmao et al. 2003 — *Gusmao L., Sanchez-Diz P., Alves C., Belezza S., Lopes A., Carracedo A., Amorim A.* Grouping of Y-STR haplotypes discloses European geographic clines // *Forensic Science International*. 2003. Vol. 134. Pp. 172–179.
- Pakendorf et al. 2003 — *Pakendorf B., Wiebe V., Tarskaia L. A., Spitsyn V. A., Soodyall H., Rodewald A., Stoneking M.* Mitochondrial DNA evidence for admixed origins of central Siberian populations // *American Journal of Physical Anthropology*. 2003. No. 120. Pp. 211–224.
- Wells et al. 2001 — *Wells R. S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R., Underhill P. A., Evseeva I., Blue-Smith J., Jin L., Su B., Pitchappan R., Shanmugalakshmi S., Balakrishnan K., Read M., Pearson N. M., Zerjal T., Webster M. T., Zholoshvili I., Jamarjashvili E., Gambarov S., Nikbin B., Dostiev A., Aknazarov O., Zalloua P., Tsoy I., Kitaev M., Mirrakhimov M., Chariev A., Bodmer W. F.* The Eurasian Heartland: A continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001. Vol. 98. No. 18. Pp. 10244–10249.
- Y-Chromosome Consortium 2002 — *Y-Chromosome Consortium.* A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups // *Genome Research*. 2002. No. 12. Pp. 339–348.

- Y-DNA Haplogroup Tree 2019–2020 — Y-DNA Haplogroup Tree 2019–2020 [электронный ресурс] // International Society of Genetic Genealogy. URL: <http://www.isogg.org/tree> (дата обращения: 12.09.2022).
- Y-base — Y-base [электронный ресурс] // Лаборатория геногеографии Genofond.ru. URL: <http://www.genofond.ru/genofond.ru/index.html> (дата обращения: 12.09.2022).

References

- Agdzhoyan A. T., Bogunov Y. V., Bogunova A. A., Kamenshikova E. N., Kagazezheva Zh. A., Korotkova N. A., Chernyshenko D. N., Ponomarev G. Y., Utrivan S. A., Koshel S. M., Balanovsky O. P., Balanovska E. V. The genetic portrait of the Okhotsk and the Kamchatka Evens population. *Moscow University Anthropology Bulletin*. 2019. No. 2. Pp. 116–125. (In Russ.)
- Aksyanova G. A. Principal findings of the 20th-century population studies in Tuva. *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*. 2009. No. 4 (40). Pp. 137–144. (In Russ.)
- Balanovska E. V., Bogunov Y. V., Bogunova A. A., Kamenshchikova E. N., Pylev V. Y., Bychkovskaya L. S., Balanovsky O. P., Lavryashina M. B. Demographic portrait of Koryaks from Northern Kamchatka. *Moscow University Anthropology Bulletin*. 2020. No. 4. Pp. 111–122. (In Russ.)
- Balanovska E. V., Yusupov Y. M., Shalyaho R. A., Stepanov G. D., Asilgugin R. R., Zhabagin M. K., Balaganskaya O. A., Sultanova G. D., Borisova E. B., Daragan D. M., Balanovsky O. P. Genetic portraits of seven clans of north-western Bashkirs: Contribution of the Finno-Ugric genetic component to the Bashkirian gene pool. *Moscow University Anthropology Bulletin*. 2017. No. 3. Pp. 94–103. (In Russ.)
- Balanovsky O. Toward a consensus on SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome. *Human Genetics*. 2017. Vol. 136. No. 5. Pp. 575–590. DOI: 10.1007/s00439-017-1805-8 (In Eng.)
- Balinova N., Post H., Kushniarevich A., Flores R., Karmin M., Sahakyan H., Reidla M., Metspalu E., Litvinov S., Dzhaubermesov M., Akhmetova V., Khusainova R., Endicott Ph., Khusnutdinova E., Orlova K., Bakaeva E., Khomyakova I., Spitsina N., Zinchenko R., Vilems R., Rootsi S. Y-chromosomal analysis of clan structure of Kalmyks, the only European Mongol people, and their relationship to Oirat-Mongols of Inner Asia. *European Journal of Human Genetics*. 2019. Vol. 27. Pp. 1466–1474. (In Eng.)
- Bogunov Y. V., Zhabagin M. K., Bogunova A. A., Kamenshikova E. N., Maltseva O. V., Belenikin M. S., Korotkova N. A., Damba L. D., Yusupov Y. M., Yankovsky N. K., Balanovsky O. P., Balanovskaya E. V. Gene pool of the indigenous peoples of the Far East: The genetic reconstruction of the origin for the two Nanai clans (Beldy and Samar). *Russian Journal of Genetics*. 2018. Vol. 54. No. 13. Pp. 99–102. (In Russ.)
- Damba L. D., Aiygy E. V., Balanovsky O. P., Markina N. V., Zhabagin M. K., Balanovskaya E. V. The Central Asian component in the gene pool of the Tuvan tribal group Mongush: on the question of the Mongolian contribution to the ethnogenesis of the Tuvans. *Moscow University Anthropology Bulletin*. 2022. No. 1. Pp. 77–85. (In Russ.)
- Damba L. D., Balanovskaya E. V., Agdzhoyan A. T., Korotkova N. A., Olkova M. V., Utrivan S. A., Pylev V. Yu., Aiyzhy E. V., Dorzhu Ch. M., Mongush B. B., Lavryashina M. B., Koshel' S. M., Balanovsky O. P. Gene pool of three Eastern Tuvan clans according to Y-chromosome polymorphism. *Moscow University Anthropology Bulletin*. 2019. No. 1. Pp. 74–85. (In Russ.)
- Damba L. D., Balanovskaya E. V., Zhabagin M. K., Yusupov Y. M., Bogunov Y. V., Sabitov Z. M., Agdzhoyan A. T., Korotkova N. A., Lavryashina M. B., Mongush B. B., Kawai-ool U. N., Balanovsky O. P. Estimating the impact of the Mongol expansion upon the gene pool of Tuvans. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018. Vol. 22. No. 5. Pp. 611–619. DOI: 10.18699/VJ18.402 (In Russ.)
- Damba L. D., Zaporozhchenko V. V., Balanovskiy O. P., Balanovska Ye. V. Phylogenetic analysis of Y-chromosomal haplogroup C2a1a2a2a2-SK1066 in the general pool of Tuvan general groups in the context of Central Asian populations. *Vestnik of Tuvan State University. Issue 2. Natural and Agricultural Sciences*. 2021. No. 4 (85). Pp. 6–17. (In Russ.)
- Derenko M. V., Malyarchuk B. A., Denisova G. A., Dambueva I. K., Kakpakov V. T., Dorzhu Ch. M., Luzina F. A., Lotosh E. A., Ondar U. N., Kaplina M. I., Zakharov I. A. Molecular ge-

- netic differentiation of the ethnic population of South and East Siberia based on mitochondrial DNA polymorphism. *Russian Journal of Genetics*. 2002. Vol. 38. No. 10. Pp. 1196–1202. (In Eng.)
- Derenko M. V., Malyarchuk B. A., Wozniak M., Dambuyeva I. K., Dorzhu C. M., Luzina F. A., Lee H. K., Miscicka-Sliwka D., Zakharov I. A. The diversity of Y-chromosome lineages in indigenous population of South Siberia. *Doklady. Biological Sciences*. 2006. Vol. 411. Pp. 466–470. (In Eng.)
- Dulov V. I. Tuva: A Socioeconomic History. Moscow: USSR Academy of Sciences, 1956. 604 p. (In Russ.)
- Golubenko M. V. Mitochondrial DNA Polymorphisms in Tuva's Indigenous Population. Cand. Sc. (biology) thesis. Tomsk, 1998. 153 p. (In Russ.)
- Gusmao L., Sanchez-Diz P., Alves C., Beleza S., Lopes A., Carracedo A., Amorim A. Grouping of Y-STR haplotypes discloses European geographic clines. *Forensic Science International*. 2003. Vol. 134. Pp. 172–179. (In Eng.)
- Hammer M. F., Zegura S. L. The human Y chromosome haplogroup tree: Nomenclature and phylogeography of its major divisions. *Annual Review of Anthropology*. 2002. No. 31. Pp. 303–321. (In Eng.)
- Jobling M. A., Pandya A., Tyler-Smith C. The Y chromosome in forensic analysis and paternity testing. *International Journal of Legal Medicine*. 1997. Vol. 110. No. 3. Pp. 118–124. DOI: 10.1007/s004140050050 (In Eng.)
- Jobling M. A., Tyler-Smith C. Human Evolutionary Genetics: Origins, Peoples & Disease. London: Garland Science, 2004. 458 p. (In Eng.)
- Jobling M. A., Tyler-Smith C. The human Y chromosome: An evolutionary marker comes of age. *Nature Reviews Genetics*. 2003. Vol. 4. No. 8. Pp. 598–612. (In Eng.)
- Kharkov V. N., Khamina K. V., Medvedeva O. F., Simonova K. V., Khitrinskaya I. Yu., Stepanov V. A. Gene-pool structure of Tuvians inferred from Y-chromosome marker data. *Russian Journal of Genetics*. 2013. Vol. 49. No. 12. Pp. 1418–1420. DOI: 10.7868/S0016675813120035 (In Russ.)
- Khitrinskaya I. Yu., Stepanov V. A., Spiridonova M. G. Populations of Siberia and Central Asia: Analyzing autosomal markers for genetic diversity. In: Puzyrev V. P. (ed.) *Human Genetics and Pathology. Collected papers*. Vol. 6. Tomsk: Pechatnaya Manufaktura, 2002. Pp. 226–234. (In Russ.)
- Lell J. T., Wallace D. C. The peopling of Europe from the maternal and paternal perspectives. *American Journal of Human Genetics*. 2000. Vol. 67. Pp. 1376–1381. (In Eng.)
- Lell J. T., Sukernik R. I., Starikovskaya Y. B., Su B., Jin L., Schurr T. G., Underhill P. A., Wallace D. C. The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes. *American Journal of Human Genetics* V. 70. Issue 1. 2002. Pp. 192–206. DOI: 10.1086/338457 (In Eng.)
- Mannay-ool M. Kh. The Tuvans: Origins and Ethnogenesis. Novosibirsk: Nauka, 2004. 166 p. (In Russ.)
- Mountain J. L., Knight A., Jobin M., Gignoux Ch., Miller A., Lin A. A., Underhill P. A. SNP STRs: empirically derived, rapidly typed, autosomal haplotypes for inference of population history and mutational processes. *Genome Research*. 2002. No. 12(11). Pp. 1766–1772. (In Eng.)
- Pakendorf B., Wiebe V., Tarskaia L. A., Spitsyn V. A., Soodyall H., Rodewald A., Stoneking M. Mitochondrial DNA evidence for admixed origins of central Siberian populations. *American Journal of Physical Anthropology*. 2003. No. 120. Pp. 211–224. (In Eng.)
- Puzyrev V. P., Erdynieva L. S., Kucher A. N., Nazarenko L. P. Tuva's Population: A Study in Genetics and Epidemiology. Tomsk: STT, 1999. 256 p. (In Russ.)
- Rychkov Yu. G. Gene Pool and Genogeography. Gene Pool of Russia and Neighboring Countries. St. Petersburg: Nauka, 2000. 611 p. (In Russ.)
- Rychkov Yu. G. Peculiarities of serological differentiation in Siberian peoples. *Voprosy antropologii*. 1965. No. 21. Pp. 18–32. (In Russ.)
- Rychkov Yu. G., Perevozchikov I. V., Sheremetyeva V. A., Volkova T. V., Bashlay A. G. Population genetics of Siberia's indigenous population revisited: The Eastern Sayan. *Voprosy antropologii*. 1969. No. 31. Pp. 3–32. (In Russ.)
- Sartakova M. L., Konenkov V. I., Prokofiev V. F. Polymorphism of HLA-DRB1 04 in Tuva's population. *Russian Journal of Genetics*. 1998. Vol. 34. No. 7. Pp. 973–978. (In Russ.)
- Serdobov N. A. Ethnogenesis of the Tuvans. Kyzyl: Tuva Book Publ., 1971. 473 p. (In Russ.)
- Spitsyn V. A., Boeva S. B., Filippov I. K. The Altai-Sayan uplands: Genetic and anthropological surveys of the indigenous population reviewed. In: Alekseeva T. I., Uryson L. I. (eds.) *Anthropological and Ecological Studies in Tuva*. Moscow: Nauka, 1984. Pp. 185–194. (In Russ.)
- Stepanoff C. Metamorphoses of kinship among the Tuvan. *Etnograficheskoe obozrenie*. 2009. No. 4. Pp. 129–145. (In Russ.)

- Stepanov V. A., Khitrinskaya I. Yu., Puzyrev V. P., Ondar E. A. Genetic differentiation of the Tuva population with respect to the Alu insertions. *Russian Journal of Genetics*. 2001. Vol. 37. No. 4. Pp. 563–569. (In Russ.)
- Stepanov V. A., Kharkov V. N., Puzyrev V. P. Evolution and phylogeography of human Y-chromosomal lineages. *Vestnik VOGiS (Vavilov Journal of Genetics and Breeding)*. 2006. Vol. 10. No. 1. Pp. 57–73. (In Russ.)
- Stepanov V. A., Puzyrev V. P. Analysis of allele frequencies of seven Y-chromosome microsatellite loci in three Tuvanian populations. *Russian Journal of Genetics*. 2000. Vol. 36. No. 2. Pp. 241–248. (In Russ.)
- Tatarintsev B. I. Selected Scholarly Works. Kyzyl: Tyvapoligraf, 2009. 281 p. (In Russ.)
- Vainshtein S. I. Tozhu Tuvans. Moscow: Oriental Literature Press, 1961. 215 p. (In Russ.)
- Wells R. S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R., Underhill P. A., Evseeva I., Blue-Smith J., Jin L., Su B., Pitchappan R., Shanmugalakshmi S., Balakrishnan K., Read M., Pearson N. M., Zerjal T., Webster M. T., Zholoshvili I., Jamarjashvili E., Gambarov S., Nikbin B., Dostiev A., Aknazarov O., Zalloua P., Tsoy I., Kitaev M., Mirrakhimov M., Chariev A., Bodmer W. F. The Eurasian Heartland: A continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001. Vol. 98. No. 18. Pp. 10244–10249. (In Eng.)
- Y-base. On: GENOFOND.RU Genogeographic Laboratory. Available at: <http://www.genofond.ru/genofond.ru/index.html> (accessed: 12 September 2022). (In Eng.)
- Y-Chromosome Consortium. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups. *Genome Research*. 2002. No. 12. Pp. 339–348. (In Eng.)
- Y-DNA Haplogroup Tree 2019–2020. On: International Society of Genetic Genealogy. Available at: <http://www.isogg.org/tree> (accessed: 12 September 2022). (In Eng.)
- Yusupov Y. M., Balanovskaya E. V., Zhabagin M. K., Asilguzhin R. R., Sultanova G. D., Sabitov Zh. M., Bogunov Yu. V., Kagazheseva Zh. A., Markina N. V., Agdzhoyan A. T., Balanovsky O. P. Y-chromosome gene pool of southwest Bashkirs: The experience of interdisciplinary analysis. *Russian Journal of Genetics*. 2018. Vol. 54. No. 13. Pp. 95–98. (In Russ.)
- Zhabagin M. K., Sabitov Zh. M., Agdzhoyan A. A., Yusupov Y. M., Bogunov Y. V., Lavryashina M. B., Tazhigulova I. M., Akilzhanova A. R., Zhumadilov Zh. Sh., Balanovsky O. P., Balanovska E. V. Genesis of the largest tribal-clan group of Kazakhs – Argyns – in the context of population genetics. *Moscow University Anthropology Bulletin*. 2016. No. 4. Pp. 59–68. (In Russ.)
- Zhivotovsky L. A., Underhill P. A., Cinnioglu C., Kayser M., Morar B., Kivisild T., Scozzari R., Cruciani F., Destro-Bisol G., Spedini G., Chambers G. K., Herrera R. J., Yong K. K., Gresham D., Tournev I., Feldman M. W., Kalaydjieva L. The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time. *American Journal of Human Genetics*. 2004. Vol. 74. Pp. 50–61. (In Eng.)

