



БИОЛОГИЧЕСКАЯ АНТРОПОЛОГИЯ

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

¹⁾ ГБУ «Научно-исследовательский институт медико-социальных проблем и управления Республики Тыва», ул. Улуг-Хемская, д.17, Кызыл, 667003, Россия

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

³⁾ Автономная некоммерческая организация «Биобанк хранения и научного исследования биологических образцов народонаселения Северной Евразии», ул. Котляковская, д.3, стр. 12, Москва, 115201, Россия

СТРУКТУРА ГЕНОФОНДА ЮЖНЫХ РОДОВЫХ ГРУПП ТУВИНЦЕВ

Введение. Впервые изучен Y-генофонд южных родовых групп соян и чооду Республики Тува в сравнении с родовыми группами кыргыс (юго-восток Тувы) и ооржак (запад Тувы) и в общем контексте генофондов коренных народов Южной Сибири. Цель исследования: определить генетический статус родовых групп соян, чооду в рамках генетического ландшафта коренного населения Южной Сибири.

Материалы и методы. В анализ включены биообразцы (суммарно N=150) представителей родовых групп ооржак (N=42), соян (N=29), кыргыс (N=46) и чооду (N=33). Генотипирование проведено по 60 SNP-маркерам Y-хромосомы, характерных для народонаселения Северной Евразии. По совокупности частот всех Y-гаплогрупп рассчитаны генетические расстояния между родами тувинцев и народонаселением Южной Сибири, проведен многомерный статистический анализ и построены карты генетических расстояний, отражающие положение изученных тувинских родовых групп в генетическом пространстве Южной Сибири.

Результаты. В генофондах исследованных родовых групп выявлено 27 ветвей 7 крупных гаплогрупп (C2, J2, N1, O, Q, R1a, R1b) Y-хромосомы. Основу генофондов чооду, ооржак, соян составили «северо-евразийские» гаплогруппы (N1, Q). В генофонде кыргыс преобладают «восточно-евразийские» гаплогруппы C2 и O. «Западно-евразийские» гаплогруппы (в основном R1a1a-Z93) составляют менее четверти генофонда всех четырех исследованных родов и не имеют четкого географического тренда. В генетическом пространстве популяций Южной Сибири соян, чооду и кыргыс вошли вместе с другими родовыми группами тувинцев в тувинско-тофаларский кластер. Выявленные три крупных кластера – тувинско-тофаларский, алтайский, хакасский – указывают на три источника генофонда коренного народонаселения Южной Сибири. Карты генетических расстояний от родовых групп тувинцев до популяций Южной Сибири демонстрируют большее сходство соян и чооду с остальными тувинскими родовыми группами, чем с другими популяциями Южной Сибири. Но карта генетических расстояний от кыргыс выявляет иной паттерн: ареал генетически сходных популяций более обширен, охватывая южную и юго-восточную Туву, Монголию, западную Бурятию.

Заключение. Преобладание в генофондах изученных родовых групп тувинцев «северо-евразийских» гаплогрупп и данные историков, этнографов, лингвистов и генетиков позволяют предположить, что генофонд изученных групп сформирован на самодийско-кетском генетическом пласте (VI-III вв. до н.э.), а накопление центральноазиатского компонента в генофонде кыргыс произошло на более позднем этапе (предположительно в XII-XVIII вв.). Анализ генофонда тувинцев через призму родовой структуры дает важную дополнительную информацию для реконструкции этногенеза тувинских родовых групп.

Ключевые слова: этногенез; тувинские родовые группы; Y-генофонд; гаплогруппы; картографический анализ

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-24-3-8

Введение

Юго-восточная Тува, объединяющая Тере-Хольский, Тес-Хемский, Эрзинский кожууны и граничащая с северо-западной Монголией (с аймаками Хувсугул, Завхан, Увс), является «перекрестком бурных историко-культурных и этнических процессов, происходивших на данной территории с древних времен и с сохранившимся там тувинско-монгольским двуязычием, что обусловило своеобразный менталитет населения и яркий колорит его локальной культуры» [Донгак, 2018, с. 128-129]. В настоящее время представители тувинских родовых групп юго-восточной Тувы – *кыргыс*, *чооду*, *соян* – характеризуются как носители монгольского языка, но своим родным языком считают тувинский язык [Донгак, 2018, с.130-131].

Кыргыс. Ареал родовой группы *кыргыс* охватывает юго-восточную Туву (Эрзинский, Тере-Хольский кожууны), центральную Туву (Улуг-Хемский кожуун) и северо-западную Монголию, причем *кыргысы* центральной Тувы не владеют монгольским языком [Донгак, 2018, с.130]. По мнению большинства историков и этнографов, родовая группа *кыргыс* восходит к енисейским кыргызам, внесшим вклад в этногенез тувинцев: «ведет свое происхождение от древних кыргызов IX–XI вв.» [Сердобов, 1971, с. 106-107]. Однако Е. Д. Прокофьева сообщает, что «родная земля *Кыргысов*, по словам тувинцев — хребты Хан-Хухей в западной части Монголии. Оттуда они пришли в Туву. Загнали их в Туву войны» [Прокофьева, 2011, с. 111]. Это согласуется с данными историков о «переносе ставки правителя енисейских кыргызов в нынешнюю Северо-Западную Монголию южнее гор Танну-Ола» [История Тувы, 2014, с.133] после разгрома Уйгурского каганата в 840 г. енисейскими кыргызами.

Соян. Родовая группа *соян*, компактно проживающая в сс. Ак-Эрик и Кызыл-Чыраа Тес-Хемского и частично в Эрзинском кожуунах, утратила монгольский язык во-многом из-за административных мер по запрету общения на монгольском языке [Донгак, 2018, с. 131–132]. Вайнштейн отмечает, что этноним *Соян* (в различных фонетических вариантах) известен не только на юге и западе Тувы, но также у алтайцев, хакасов, киргизов, халха-монголов и др., что указывает на древность этнонима [Вайнштейн, 1959, с. 80–81]. Существуют предания: 1) родовая группа *соян* происходит от мальчика, оставшегося живым в результате страшного бедствия; 2) *сояны* жили на территории современной Монголии и затем

разделились на «степных» и «лесных», причем «лесные» приручили оленей [Вайнштейн, 1961, с. 23–24]. Данные историков, этнографов и лингвистов указывают, что родиной тувинских *соян* может быть территория современной северо-западной Монголии, где на сегодняшний день компактно проживают этнические тувинцы, у которых сохранилась родовая группа *соян*, причем с подразделением на подгруппы (*ак-соян*, *кезек-соян*, *кара-соян* и др.).

Чооду. Представители родовой группы *чооду* ранее проживали в северной, южной и юго-восточной Туве, но теперь они преобладают в южной (Эрзинский и Тес-Хемский кожууны) и юго-восточной (Тере-Хольский кожуун) Туве. В северо-западной Монголии (аймаки Хувсугул и Баян-Ульгий) у тувинцев зафиксированы этнонимы *ак-чооду*, *кара-чооду*, *сарыг-чооду*, *чооду-иргит*. Этноним *чооду* известен также в составе тофаларов (*кара-чооду*), алтайцев, хакасов и шорцев [Маннай-оол, 2004, с. 89]. В период коллективизации (40-е гг. XX в.) и в связи с организацией Тоджинского кожууна, родовые группы *ак-чооду* и *кара-чооду* были отнесены к разным сумонам, и родовая группа *чооду* разделилась на группы Ак и Бараан по названию сумонов [Прокофьева, 2011, с. 106–107]. Наиболее многочисленная северная группа *чооду* была выселена с мест проживания: *чооду*, переместившиеся в Тере-Хольский кожуун, сохранили оленеводство, но *чооду*, ушедшие в Монголию, утратили оленеводство и позднее возвратились в Эрзинский кожуун Тувы как скотоводы [Прокофьева, 2011, с. 108].

Y-генофонд территориальных популяций тувинцев изучался многими научными коллективами [Степанов, Пузырев, 2000; Харьков с соавт., 2013; Wells et al., 2001; Derenko et al., 2002; Lell et al., 2002; Pakendorf et al., 2006]. Но родовая структура тувинцев оставалась вне поля зрения генетиков. В данной работе впервые был изучен Y-генофонд южных родовых групп тувинцев (*соян* и *чооду*), характеризующихся, по данным этнографов и лингвистов, как одни из самых древних родовых групп Южной Сибири. А также дополнена представленная ранее нами информация об Y-генофондах родовых групп *кыргыс* и *ооржак* [Дамба с соавт., 2018; 2019б].

Материалы и методы

Родовые группы тувинцев *соян* и *чооду* изучены на основе популяционных выборок, сформированных в результате экспедиционных обследований коренного населения Тес-Хемского кожууна

Республики Тыва (с. Самагалтай, с. Ак-Эрик, с. Белдир-Арыг); родовая группа *кыргыз* – коренного населения Тере-Хольского кожууна (с. Кунгуртуг); родовая группа *ооржак* – коренного населения Сут-Хольского кожууна (с. Суг-Аксы, с. Алдан-Маадыр). Экспедиционные обследования проводились по единой технологии [Балановская с соавт., 2016], коллекции биологических образцов для данных выборок изучены АНО «Биобанк Северной Евразии».

Материалом для исследования послужила геномная ДНК, выделенная из образцов венозной крови методами фенол-хлороформной экстракции и экстракции магнитными частицами. В выборку (суммарно N=150) включены образцы ДНК представителей родовых групп *ооржак* (N=42), *соян* (N=29), *кыргыз* (N=46) и *чооду* (N=33). Согласно требованиям технологии [Балановская с соавт., 2016], в обследование включены образцы неродственных между собой мужчин, чьи предки до третьего поколения идентифицировали себя тувинцами родовых групп *ооржак*, *соян*, *кыргыз* и *чооду*. Сбор биологического материала (венозная кровь) осуществлялся при письменном информированном согласии обследуемого под контролем Этической комиссии ФГБНУ «Медико-генетический научный центр имени академика Н.П. Бочкова».

Пробоподготовка образцов включала в себя отбор образцов из коллекций Биобанка Северной Евразии, приготовление аликвот, промер концентрации ДНК в подготовленных аликвотах с помощью флуориметра Qubit 4.0 и корректировку аликвот (при низкой концентрации). «Рабочие» аликвоты были приготовлены в объеме 20–30 мкл и с концентрацией в диапазоне 30–50 нг/мкл. 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, характерных для народонаселения Северной Евразии: D-M174, E-M35, E-M78, C-M217, C-F3791, C-F5481, C-F3918, C-M48, C-SK1066, C-M407, G-M201, G1-M285, G2-P15, G2-FGC595, G2-M406, G2-P303, H-M69, I-M170, I-M253, I-P37.2, I-M223, J1-M267, J1-P58, J2-M172, J2-M12, J2-M67, J2-M9, L-M20, L-M317, T-M70, N-M231, N-M128, 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 данных (статистический и картографический) проведен на основе данных генотипирования с привлечением для сравнения информации о генофондах как других групп тувинцев, так и окружающих популяций Южной Сибири. Многомерный статистический анализ включил расчёт генетических расстояний Нея [Nei, 1975] в программе Degenetic (Лаборатория геногеографии, Электронный ресурс. URL: <https://www.genofond.ru/genofond.ru/index.html>, дата обращения – 20.02.2024) на основе частот гаплогрупп и визуализацию многомерной матрицы методом многомерного шкалирования в программе Statistica 7.0 (StatSoft. Inc., 2001).

Картографический анализ включил создание карт распространения отдельных признаков (гаплогрупп) и карт генетических расстояний Нея. Карты распространения гаплогрупп строили по частотам базы данных «Y-base» (разработанной под руководством О.П. Балановского) методом средневзвешенной интерполяции с радиусом влияния 580 км и третьей степенью весовой функции [Кошель, 2012]. Алгоритм создания карт генетических расстояний включал два этапа. На первом этапе для каждой из 60 гаплогрупп строили карту генетических расстояний от одной из анализируемых родовых групп тувинцев до каждой точки карты. На втором этапе по совокупности этих 60 карт рассчитывали средние генетические расстояния от данной родовой группы до каждой точки карты. В результате для родов тувинцев *ооржак*, *соян*, *кыргыз* и *чооду* созданы карты, выявляющие степень генетического сходства каждой родовой группы с каждой из популяций сравнения.

Результаты

«Генетические портреты» тувинских родовых групп

В генофондах четырех исследованных родовых групп – *кыргыз*, *ооржак*, *соян* и *чооду* – выявлено 27 ветвей 7 крупных гаплогрупп (C2, J2, N1, O, Q, R1a, R1b) Y-хромосомы (табл. 1). Традиционно гаплогруппы подразделяются на три блока в соответствии с их основным ареалом: к «северо-евразийским» гаплогруппам отнесены N1 и Q; к «восточно-евразийским» – C2, O; к «западно-евразийским» – R1a; к «прочим» – R1b, J2 (табл. 1).

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

Гаплогруппа		кыргыз	ооржак	соян	чооду	в среднем
		N=46	N=42	N=29	N=33	
C2*	M217	0,02	0,00	0,04	0,00	0,02
C2a1a1	F3918	0,00	0,00	0,08	0,00	0,02
C2a1a1b1a	F3830	0,00	0,00	0,04	0,00	0,01
C2a1a2a	M86	0,02	0,05	0,00	0,03	0,03
C2a1a3	F3791 (xF5481)	0,09	0,05	0,04	0,06	0,06
C2b1a1a1a	M407	0,30	0,00	0,00	0,06	0,09
C2	суммарно	0,43	0,10	0,20	0,15	0,23
J2	M172	0,02	0,00	0,00	0,00	0,01
J2a1a1a2b2	M67(xM92)	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01
J2	суммарно	0,02	0,00	0,00	0,03	0,01
N1a1a	M178	0,00	0,10	0,00	0,00	0,03
N1a1a1a1a3a	F4205	0,04	0,13	0,00	0,06	0,06
N1a2	L666	0,09	0,10	0,13	0,15	0,12
N1a2b	Y3205(eq.P43)	0,00	0,05	0,21	0,12	0,09
N1a1a1a	L708	0,00	0,23	0,00	0,00	0,06
N1	суммарно	0,13	0,6	0,33	0,33	0,35
O1a	M119	0,11	0,00	0,04	0,03	0,05
O2	M122	0,02	0,03	0,00	0,03	0,02
O2a2b1	M134	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01
O	суммарно	0,13	0,05	0,04	0,06	0,07
Q	M242	0,02	0,00	0,08	0,18	0,07
Q1b1a3b	YP1102	0,07	0,00	0,04	0,00	0,03
Q1b1a3b1a	YP1691(xZ35990)	0,07	0,05	0,04	0,15	0,08
Q	суммарно	0,15	0,05	0,17	0,33	0,18
R1a1a	M198(xM458)	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01
R1a1a1b2e	YP1506(xF17329)	0,02	0,00	0,08	0,00	0,03
R1a1a1b2e	YP1522(eq.YP1518)	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01
R1a1a1b2	Z93	0	0,05	0,08	0,06	0,05
R1a1a2	Y39884	0,04	0,03	0,04	0,00	0,03
R1a1a1b2a2a3b1a	YP1543	0,07	0,03	0,04	0,03	0,04
R1a	суммарно	0,13	0,15	0,25	0,09	0,16
R1b	M343(xM269)	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01
R1b1a1a	Y13887	0	0,03	0,00	0,00	0,01
R1b	суммарно	0,00	0,05	0,00	0,00	0,01
"Северо-евразийские"	N1, Q	0,28	0,65	0,50	0,67	0,52
"Восточно-евразийские"	C2, O	0,56	0,15	0,25	0,21	0,29
"Западно-евразийские"	R1a	0,13	0,15	0,25	0,09	0,16
Прочие	R1b, J2	0,02	0,05	0,00	0,03	0,03

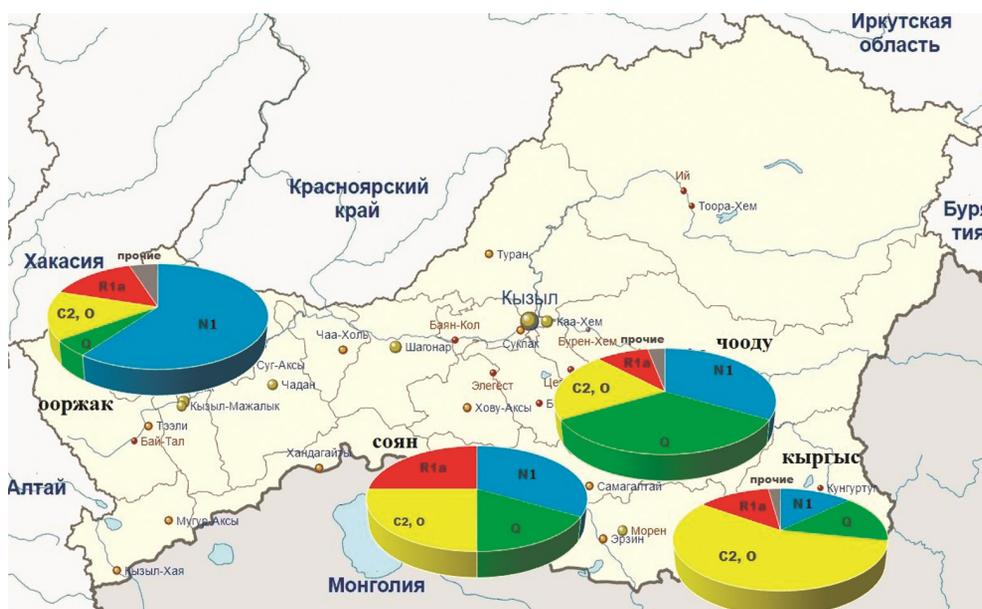


Рисунок 1. Спектр гаплогрупп Y-хромосомы в генофонде тувинцев родов кыргыс, ооржак, соян и чооду. Секторы на диаграммах отражают долю групп гаплогрупп в генофонде каждой родовой группы: C2 и O – «восточно-евразийские», N1 и Q – «северо-евразийские», R1a – «западно-евразийские», прочие – R1b и J2

Figure 1. Y-chromosome haplogroup spectrum in the gene pools of the Tuva tribal groups kyrgys, oorzhak, soyan and choodu. Diagram sectors reflect the haplogroup proportion of the gene pool of each groups: C2 and O – «East Eurasian», N1 and Q – «North Eurasian», R1a – «West Eurasian», others – R1b and J2

В генофондах изученных родовой группы наблюдается клинальная изменчивость уменьшения частоты «северо-евразийской» гаплогруппы N1 с запада на восток. Максимальная частота выявлена у западной родовой группы ооржак (60%), минимальная – в генофонде юго-восточной родовой группы кыргыс (13%). В генофондах соян и чооду гаплогруппа N1 представлена с одинаковой промежуточной частотой 33% (рис. 1, табл. 1). Изменчивость другой «северо-евразийской» гаплогруппы Q имеет противоположный вектор: падения частоты с востока на запад (табл. 1, рис. 1). Максимальная частота обнаружена у чооду (33%), промежуточные высокие частоты – у соян (17%) и кыргыс (15%), минимальная частота на западе – у ооржак (5%). В результате противоположности векторов изменчивости «северо-евразийских» гаплогрупп N1 и Q суммарно они составляют от половины до двух третей генофонда и у западных, и восточных родов: 50% у соян, 65% у ооржак, 67% у чооду.

Для генофонда юго-восточной родовой группы кыргыс характерна совсем иная картина: «северо-евразийские» гаплогруппы составляют меньше трети генофонда (28%), а преобладают «восточно-евразийские» гаплогруппы C2 и O (56%). У остальных

трех родов «восточно-евразийские» гаплогруппы составляют не более четверти генофонда: 25% у соян и 21% у чооду на юго-востоке и лишь 15% у ооржак на юго-западе.

«Западно-евразийские» гаплогруппы, в основном представленные субгаплогруппой R1a1a-Z93, составляют не более четверти генофонда в каждой из исследованных групп (25% у соян, 15% у ооржак, 13% у кыргыс, 9% у чооду) не обнаруживая четкого географического тренда. Прочие гаплогруппы (R1b, J2) встречены лишь у единичных представителей в родовых группах ооржак (5%), чооду (3%), кыргыс (2%).

Генофонды родовой группы тувинцев в генетическом пространстве популяций Южной Сибири

Положение популяций в генетическом пространстве Южной Сибири, определенное по совокупности 57 гаплогрупп Y-хромосомы, выявленных в коренном населении Южной Сибири, представлено на графике многомерного шкалирования (рис. 2). В основе графика лежит матрица генетических расстояний между 7 родовыми группами тувинцев и 11 популяциями коренных народов Южной Сибири (табл. 2): алтайцев (алтай-кижи, кумандинцы, теленгиты, тубалары,

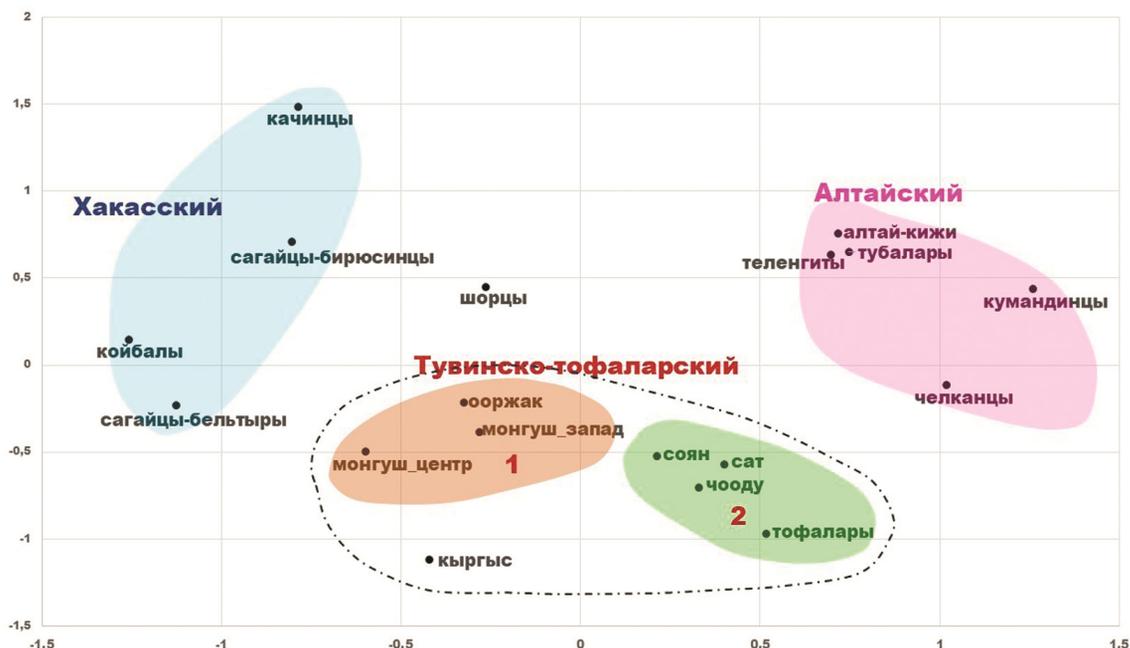


Рисунок 2. Генофонд тувинских родовых групп (кыргыс, ооржак, соян и чооду) в контексте популяций Южной Сибири

Figure 2. Gene pool of Tuvan tribal groups (kyrgys, oorzhak, soyan and choodu) in the context of the population of South Siberia

Примечания. график построен по частотам 57 гаплогрупп Y-хромосомы, показатель стресса 0.16, алиенации 0.21.

Notes. Multidimensional scaling plot by frequencies of 57 Y-chromosomal haplogroups, stress value – 0.16, alienation – 0.21.

челканцы), тофаларов, хакасов (бельтиры, би-рюсинцы, качинцы, койбалы), шорцев. На графике выделились три крупных кластера: «хакасский», «алтайский» и «тувинско-тофаларский».

Наиболее компактным оказался «алтайский» кластер. Он объединил и южных (алтай-кижи, теленгиты), и северных (тубалары, кумандинцы) алтайцев. При этом тубалары, которых этнография относит к северным алтайцам, генетически оказались очень близки к южным алтайцам (алтай-кижи и теленгитам), что согласуется с их географическим положением: тубалары живут на границе ареала южных алтайцев и переняли у них множество элементов языка, культуры, быта, что, видимо, привело к значительному сближению генофондов. Другие две популяции северных алтайцев – кумандинцы и челканцы – находятся на втором полюсе «алтайского» кластера.

«Хакасский» кластер не столь компактен, как «алтайский»: все четыре популяции (бельтиры, бирюсинцы, качинцы, койбалы) занимают в

кластере собственное положение, не объединяясь в субкластеры.

Популяция шорцев и географически, и генетически занимает промежуточное положение между хакасами и алтайцами. Считается, что генофонд шорцев ближе к северным алтайцам, но детальное изучение родовой структуры тувинцев и популяционной структуры хакасов демонстрирует наибольшую близость шорцев к сагайцам-бирюсинцам и западным родовым группам тувинцев (ооржак и западных монгуш).

Самый большой «тувинско-тофаларский» кластер включил представителей всех родовых групп тувинцев и генетически близких к ним тофаларов. Несмотря на положение родовых групп тувинцев в разных частях «тувинско-тофаларского» кластера, они занимают четко определенное место в генетическом пространстве. Он подразделяется на два субкластера. Субкластер 1 можно назвать «западным»: он включил представителей ооржак, западных и центральных монгуш. Субкластер 2 можно назвать «восточным»: он объединил юго-

Таблица 2. Генетические расстояния между родовыми группами тувинцев и популяциями Южной Сибири
Table 2. Genetic distances from the Tuvan tribal groups to the populations South Siberia

	<i>соян</i>	<i>чооду</i>	<i>кыргызс</i>	<i>ооржак</i>	<i>монгуш_центр</i>	<i>монгуш_запад</i>	<i>сам</i>
<i>соян</i>	0	0,34	1,26	1,12	1,08	0,89	0,29
<i>чооду</i>	0,34	0	0,74	0,87	0,65	0,62	0,26
<i>кыргызс</i>	1,26	0,74	0	1,53	1,12	1,28	1,91
<i>ооржак</i>	1,12	0,87	1,53	0	0,45	0,44	1,05
<i>монгуш_центр</i>	1,08	0,65	1,12	0,45	0	0,37	0,82
<i>монгуш_запад</i>	0,89	0,62	1,28	0,44	0,37	0	1,39
<i>сам</i>	0,29	0,26	1,91	1,05	0,82	1,39	0
сагайцы-бельтыры	1,58	3,01	2,27	1,68	0,82	2,18	2,38
сагайцы-бирюсинцы	3,31	6	3,43	0,50	1,15	1,41	6,00
качинцы	3,42	4,43	4,30	3,56	3,79	3,91	3,79
койбалы	2,21	2,27	2,32	2,64	1,01	2,72	2,48
алтай-кижи	2,48	2,23	3,95	2,27	2,96	2,20	2,03
теленгиты	2,19	2,31	2,89	1,97	3,04	2,35	2,18
кумандинцы	2,23	2,83	6,00	2,79	4,81	3,15	2,19
челканцы	0,88	0,51	2,91	2,81	3,02	2,27	0,56
тубалары	2,12	1,49	3,76	2,58	4,05	2,17	1,69
тофалары	0,63	0,94	2,76	1,09	1,45	1,96	0,44
шорцы	1,58	3,43	2,53	0,93	1,03	1,32	2,44

восточные родовые группы *соян* и *чооду* с северо-восточными популяциями тофаларов. Географическое деление на восток и запад нарушает родовая группа *сам*: вопреки тому, что ее представители в основном проживают в западных районах, генофонд *сам* оказался близок не к западным, а к восточным родовым группам, вошедшим в субкластер 2. Такое положение генофонда *сам* требует дальнейшего специального анализа ее генетической истории, приведшей к «восточному вектору» их генофонда.

Родовая группа *соян* наиболее генетически сходна (табл. 2) с *сам*, *чооду* и западными *монгуш*, а из популяций Южной Сибири близка к тофаларам ($d=0,63$) и челканцам ($d=0,88$), но отдалена от центральных *монгуш* ($d=1,08$), *ооржак* ($d=1,12$) и *кыргызс* ($d=1,26$) и еще в большей степени от других популяций сравнения. В отличие от группы *соян*, *чооду* генетически близки ко всем 7 изученным тувинским родовым группам, челканцам ($d=0,51$), тофаларам ($d=0,94$), но отдалены от генофондов других популяций сравнения.

Родовая группа *кыргызс* генетически удалена от всех изученных тувинских родовых групп

и популяций Южной Сибири, кроме *чооду* ($d=0,74$). Особое положение *кыргызс* как в «тувинско-тофаларском» кластере (рис. 2), так и во всем генетическом пространстве Южной Сибири (рис. 2, табл. 2) обусловлено значительным вкладом «восточно-евразийских» гаплогрупп в их генофонд. Важно подчеркнуть, что они не приближаются генетически ни к хакасам, ни к алтайцам, что указывает на необходимость искать источник генетического своеобразия *кыргызс* за пределами Южной Сибири.

Геногеография родовых групп тувинцев в контексте Южной Сибири

Карты генетических расстояний позволяют рассмотреть положение генофонда каждой из четырех родовых групп тувинцев по совокупности гаплогрупп Y-хромосомы в контексте остальных популяций Южной Сибири. Красные тона отражают большие генетические расстояния, то есть генофонды, не похожие на генофонд той родовой группы, от которой рассчитаны генетические расстояния. Зеленые тона малых генетических расстояний указывают на ареалы тех популяций, которые генетически

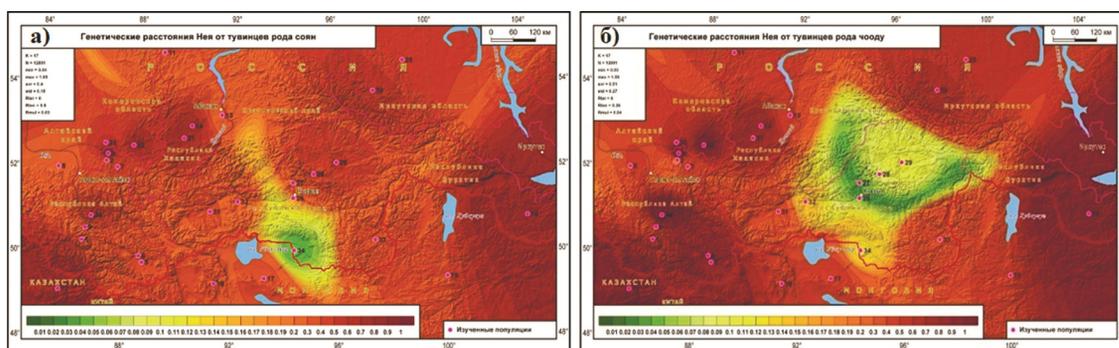


Рисунок 3. Карта генетических расстояний от тувинской родовой группы соян (а) и чооуду (б) до популяций Южной Сибири по совокупности гаплогрупп Y-хромосомы Южной Сибири
 Figure 3. Genetic distance map from Tuvan tribal groups soyan (a) and choodu (b) to the populations South Siberia according to frequencies of Y-chromosomal haplogroups of populations of South Siberia

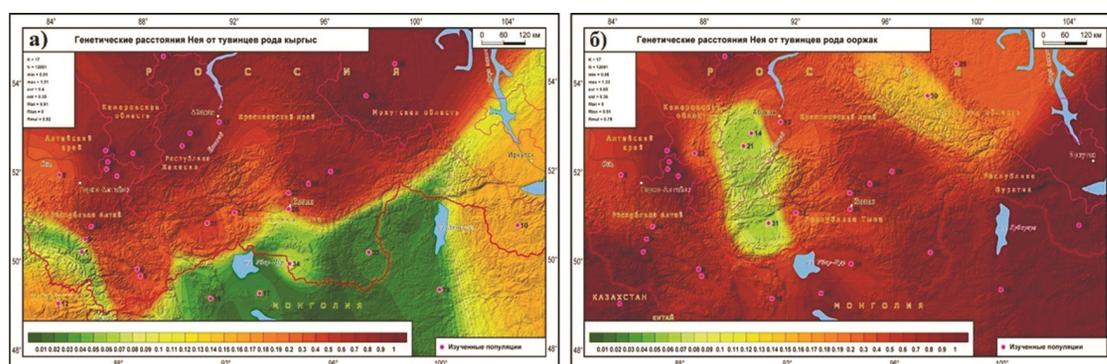


Рисунок 4. Карта генетических расстояний от тувинской родовой группы кыргыз (а) и ооржак (б) до популяций Южной Сибири по совокупности гаплогрупп Y-хромосомы Южной Сибири

Figure 4. Genetic distance map from Tuvan tribal groups kyrgys (a) and oorzhak (b) to the populations South Siberia according to frequencies of Y-chromosomal haplogroups of populations of South Siberia

сходны с генофондом той родовой группы, от которой рассчитаны генетические расстояния.

Карты генетических расстояний от родовых групп тувинцев соян и чооуду (рис. 3) показали, что их генофонды более близки к другим тувинским родам, чем к популяциям Южной Сибири. Но геногеография кыргыз (рис. 4а) демонстрирует иной генетический ландшафт: ареал популяций с генетическим сходством кыргыз более обширен и охватывает южную и юго-восточную Туву, Монголию, Бурятию. Родовая группа ооржак генетически (рис. 4б) сходна с другими тувинскими родовыми группами (чооуду, монгуш центральными и западными), а из популяций Южной Сибири – с сагайцами-бирюсинцами и шорцами (табл. 2), что отражает и карта генетических расстояний от ооржак, где ареал генетически близких к ооржак популяций охватывает Хакасию и западную часть Иркутской области (рис. 4б).

Обсуждение

В работах [Степанов, Пузырев, 2000; Харьков с соавт., 2013] Y-генофонд территориальной группы юго-восточных тувинцев в целом (Тере-Хольский кожуун) характеризуется преобладанием гаплогрупп Q и N (50%) при невысокой частоте центральноазиатской гаплогруппы C2 (19%). Изучение генетической структуры родовых групп в этом регионе (Тере-Хольский кожуун) выявляет наличие очень сложной структуры и истории генофонда юго-восточных тувинцев. В генофонде родовой группы кыргыз частота центральноазиатской гаплогруппы C2 очень высока (43%), причем суммарно восточно-евразийские гаплогруппы C2 и O составляют больше половины генофонда кыргыз (56%). Для другой родовой группы юго-восточных тувинцев – хертек – характерна прямо

противоположная ситуация: в генофонде *хертек* преобладают северо-евразийские гаплогруппы (N1, Q) с частотой около 60%, частота гаплогруппы C2 мала (7 %), а суммарная частота C2 и O у *хертек* – 20% [Дамба с соавт., 2019a]. Высокую частоту центральноазиатской гаплогруппы C2 у *кыргыс* можно объяснить влиянием популяций степного пояса Евразии и ассимиляцией степных племен, в том числе и монголоязычных [Дамба с соавт., 2019b], что отражено на карте генетических расстояний от родовой группы *кыргыс*, где ареал генетически сходных популяций охватывает юг Тувы, Бурятию и Монголию (рис. 4а).

Анализ генофондов родовых групп тувинцев позволил уточнить соотношение в генетическом пространстве многих популяций Южной Сибири (рис. 2). Все популяции, кроме шорцев, объединились в три крупных кластера – тувинско-тофаларский, алтайский, хакасский. Эти три основных вектора южносибирского генофонда указывают на три предковых источника генофонда коренного народонаселения Южной Сибири.

Полученная в данной работе структура генофонда родовых групп юго-восточных тувинцев дают важную дополнительную информацию для реконструкции этногенеза тувинцев и других популяций Южной Сибири, благодаря переходу к рассмотрению генофонда через призму родовой структуры родовых групп.

Заключение

Впервые изученные генофонды тувинских родовых групп *соян*, *чооду* оказались сходными с генофондами других тувинских родовых групп, но генетически отдалены от всех иных популяций Южной Сибири (алтайцы, хакасы, шорцы) за исключением тофаларов. Преобладание в генофонде *соян*, *чооду* «северо-евразийских» гаплогрупп и данные историков, этнографов, лингвистов и генетиков позволяют предположить, что их генофонд сформирован на самодийско-кетском пласте (VI–III вв. до н.э.). Этот же генетический пласт составлял основу генофондов *ооржак* и *кыргыс*. Накопление центральноазиатского компонента в генофонде *кыргыс* произошло на более позднем этапе формирования их генофонда, предположительно, с XII–XVIII вв. Анализ генофонда тувинцев через призму родовой структуры вносит значительный вклад в реконструкцию этногенеза тувинских родовых групп, наряду с данными антропологов, историков, этнографов и лингвистов.

Благодарности

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

Библиография

- Балановская Е.В., Жабагин М.К., Агджоян А.Т., Чухряева М.И., Маркина Н.В. с соавт.* Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы применения в геногеографии и персонализированной медицине // *Генетика*, 2016. № 12. С. 1371–1387.
- Вайнштейн С.И.* Род и кочевая община у восточных тувинцев (XIX – начало XX в.) // *Советская этнография*, 1959. С. 80–86.
- Вайнштейн С.И.* Тувинцы-тоджинцы. М.: Изд-во Восточной литературы. 1961. 222 с.
- Дамба Л.Д., Балановская Е.В., Жабагин М.К., Юсупов Ю.М., Богунов Ю.В. с соавт.* Оценка вклада монгольской экспансии в генофонд тувинцев // *Вавилонский журнал генетики и селекции*, 2018. № 22 (5). С. 611–619. DOI: 10.18699/VJ18/402.
- Дамба Л.Д., Балановская Е.В., Агджоян А.Т., Короткова Н.А., Олькова М.В. с соавт.* Генофонд трех восточных родов тувинцев по данным полиморфизма Y-хромосомы // *Вестник Московского университета. Антропология*, 2019а. №1. С. 74–85.
- Дамба Л.Д., Короткова Н.А., Чернышенко Д.Н., Утриван С.А., Пылев В.Ю. с соавт.* Восточно-евразийский компонент в генофонде родоплеменной группы кыргыс южной Тувы по данным о полиморфизме Y-хромосомы // *Современные этнические процессы на территории Центральной Азии: проблемы и перспективы*, 2019б. №1. С. 31-33.
- Донгак А.С.* Топонимические предания и легенды Юго-Восточной Тувы // *Новые исследования Тувы*, 2018. №3. Электронный ресурс. URL: <https://nit.tuva.asia/nit/article/view/793> (дата обращения - 18.03.2024). DOI: 10.25178/nit.2018.3.9.
- История Тувы.* Ред. С. И. Вайнштейн, М.Х. Маннай-оол. Кызыл: ОАО «Тываполиграф». 2014. 368 с.
- Кошель С.М.* Геоинформационные технологии в геногеографии. Современная географическая картография: К 80-летию кафедры картографии и геоинформатики. М.: Издательство Московского государственного университета, 2012. С. 158-166.
- Маннай-оол М.Х.* Тувинцы: происхождение и формирование этноса. Новосибирск: Наука. 2004. 166 с.
- Прокофьева Е.Д.* Процесс национальной консолидации тувинцев. СПб.: Наука. 2011. 535 с.
- Сердобов Н.А.* История формирования тувинской нации. Кызыл: Тувинское книжное издательство. 1971. 482 с.
- 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). С. 377–384.

Харьков В.Н., Хамина К.В., Медведева О.Ф., Симонова К.И., Хитринская И.Ю. с соавт. Структура генофонда тувинцев по маркерам Y-хромосомы // Генетика, 2013. № 49 (12). С. 1416–1425.

Информация об авторах

Дамба Лариса Доржуевна, ORCID ID: 0000-0003-1736-9210; larissa.damba@gmail.com;

Пономарев Георгий Юрьевич, ORCID ID: 0000-0002-0643-4374; st26i900@gmail.com,

Пылев Владимир Юрьевич, ORCID ID: 0000-0001-9541-8319; freetrust@yandex.ru;

Балановская Елена Владимировна, проф., д.б.н., ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.

Поступила в редакцию 02.04.2024,
принята к публикации 29.04.2024.

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

¹⁾ *Research Institute of Medical and Social Problems and Control of the Healthcare Department, Ulug-Khemskaia St., 17, Kyzyl, 667003, Russia*

²⁾ *Research Centre for Medical Genetics, Moskvorechye St., 1, Moscow, 115522, Russia*

³⁾ *ANO "Biobank of North Eurasia", Kotlyakovskaya St., 3(12), Moscow, 115201, Russia*

THE STRUCTURE OF THE GENE POOL OF THE SOUTHERN TRIBAL GROUPS OF TUVANS

Introduction. *The Y-gene pool of the southern Tuvan tribal groups – Soyan and Choodu – was first studied and their comparative analysis with representatives of Kyrgys (south-east of Tuva) and Oorzhak (west of Tuva) tribal groups was carried out. Purpose of the study: to determine the genetic status of the Soyan and Choodu tribal groups within the genetic landscape of the population of Southern Siberia.*

Materials and methods. *The sample (total N=150) included samples from representatives of Oorzhak (N=42), Soyan (N=29), Kyrgys (N=46) and Choodu (N=33) tribal groups. The genotyping panel included 60 SNP-markers of Y-chromosome, characteristic of the populations of Northern Eurasia.*

Results. *In the gene pools of studied tribal groups, 27 branches of 7 large haplogroups (C2, J2, N1, O, R1a, R1b) of Y-chromosome were identified. The main part of Choodu, Oorzhak, Soyan gene pools is represented by "North Eurasian" haplogroups (N1, Q) and Kyrgys gene pool is dominated by "East Eurasian" haplogroups C2 and O. The "West-Eurasian" haplogroups, mainly represented by subhaplogroup R1a1a-Z93, account for less than a quarter of the gene pool of all four studied groups, without revealing a clear geographical trend. In the genetic space of the population of Southern Siberia the Soyan, Choodu and Kyrgys, together with other of Tuvan tribal groups, formed the Tuvan-Tofalar cluster. Tuvan-Tofalar, Altai and Khakass clusters indicate three sources of gene pool of the indigenous population of Southern Siberia. Maps of genetic distances showed greater similarity of the Soyan and Choodu with the rest of Tuvan tribal groups than with other populations of Southern Siberia. But the map of genetic distances from Kyrgyz reveals a different pattern: areal of genetically similar populations is more extensive, covering southern and southeastern Tuva, Mongolia and western Buryatia.*

Conclusion. *The prevalence of "North-Eurasian" haplogroups in the gene pools of the studied Tuvan tribal groups and data of historians, ethnographers, linguists and geneticists suggest that their gene pool was formed at the Samoyed-Ket layer (VI-III centuries BC), and the accumulation of Central Asian component in the gene pool of Kyrgys occurred at a later stage of Kyrgys gene pool formation, presumably from the XII-XVIII centuries. Analysis of the gene pool of Tuvans through their tribal groups structure makes a significant contribution to the reconstruction of the ethnogenesis of Tuvan tribal groups, along with the data of anthropologists, historians, ethnographers and linguists.*

Keywords: ethnogenesis; Tuvan tribal group; Y-gene pool; haplogroups; cartographic analysis

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-24-3-8

References

- Balanovska E.V., Zhabagin M.K., Agdzhoyan A.T., Chukhryaeva M.I., Markina N.V. et al. Populyatsionnye biobanki: printsipy organizatsii i perspektivy primeneniya v genogeografii i personalizirovannoi meditsine [Population biobanks: organizational models and prospects of application in gene geography and personalized medicine]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2016, 12, pp. 1371–1387. (In Russ.).
- Vainshtein S.I. Rod i kochevaya obshchina u vostochnykh tuvintsev (XIX – nachalo XX v.) [The Clan and nomadic community of the Eastern Tuvans]. In *Sovetskaya etnografiya* [Soviet ethnography], 1959, pp.80-86 (In Russ.).
- Vainshtein S.I. *Tuvintsy-todzhintsy* [Tuvans-todzhintsy]. Moscow, Izd-vo Vostochnoi literatury, 1961. 222 p. (In Russ.).
- Damba L.D., Balanovskaya E.V., Zhabagin M.K., Yusupov Y.M., Bogunov Y.V. et al. Otsenka vkladov mongol'skoi ekspansii v genofond tuvintsev [Estimating the impact of Mongol expansion on gene pool of Tuvans]. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding], 2018, 22 (5), pp. 611–619. (In Russ.). DOI: 10.18699/VJ18/402.
- Damba L.D., Balanovskaya E.V., Agdzhoyan A.T., Korotkova N.A., Olkova M.V. et al. Genofond trekh vostochnykh rodov tuvintsev po dannym polimorfizma Y-khromosomy [Gene pool of three eastern Tuvan clans according to polymorphism Y-chromosome]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Antropologiya* [Moscow University Anthropology Bulletin], 2019a, 1, pp. 74-85. (In Russ.).
- Damba L.D., Korotkova N.A., Chernyshenko D.N., Utrivan S.A., Pylev V.Yu. et al. Vostochno-evraziiskii komponent v genofonde rodoplemennoi gruppy kyrgys yuzhnoi Tuvy po dannym o polimorfizme Y-khromosomy [East Eurasian component in the gene pool of clan kyrgys of southern Tuva according to Y-chromosome polymorphism]. *Sovremennye etnicheskie protsessy na territorii Tsentral'noi Azii: problem i perspektivy* [Modern ethnic processes in Central Asia: problems and prospects], 2019b, 1, pp.31-33. (In Russ.).
- Dongak A.S. Toponimicheskie predaniya i legendy Yugo-Vostochnoi Tuvy [Toponimic Legends of South-Eastern Tuva]. *Novye issledovaniya Tuvy* [The New Research of Tuva], 2018, 3. Available at: <https://nit.tuva.asia/nit/article/view/793>. Accessed 18.03.2024. DOI: 10.25178/nit.2018.3.9.
- Istoriya Tuvy* [The History of Tuva]. Eds. V.A. Weinstein, M.Kh. Mannai-ool. Kyzyl, OAO «Tyvapoligraf», 2004. 366 p. (In Russ.).
- Koshel' S.M. Geoinformatsionnye tekhnologii v genogeografii [Geoinformation technologies in genogeography]. In *Sovremennaya geograficheskaya kartografiya: K 80-letiyu kafedry kartografii i geoinformatiki* [Modern geographical cartography: on the 80th anniversary of the Department of Cartography and Geoinformatics]. Moscow, Moscow University Press, 2012. pp. 158-166. (In Russ.).
- Mannai-ool M. Kh. *Tuvintsy: proiskhozhdenie i formirovaniye tuvinskogo etnosa* [Tuvans: the origin and formation of the Tuvan ethnos]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2004. 166 p. (In Russ.).
- Prokof'eva E.D. *Protsess natsional'noi konsolidatsii tuvintsev* [The process of national consolidation of Tuvans]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2011. 535 p. (In Russ.).
- Serdobov N.A. *Istoriya formirovaniya tuvinskoi natsii* [The history of the formation of the Tuvan nation]. Kyzyl, Tuvinskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1971. 482 p. (In Russ.).
- Stepanov V.A., Puzyrev V.P. Mikrosatellitnye gaptotipy Y-khromosomy demonstriruyut otsutstvie podrazdelenosti i nalichie neskol'kikh komponentov v muzhskom genofonde tuvintsev [Microsatellite haplotypes of Y-chromosome demonstrate no division and several components in the male gene pool of Tuvans]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2000, 36 (3), pp. 377–384. (In Russ.).
- Khar'kov V.N., Khamina K.V., Medvedeva O.F., Simonova K.I., Khitrinskaya I.Yu. et al. Struktura genofonda tuvintsev po markeram Y-khromosomy [Gene-Pool Structure of Tuvinsians Inferred from Y-chromosome Marker Data]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2013, 49 (12), pp. 1416–1425. (In Russ.).
- Derenko M.V., Malyarchuk V.A., Denisova G.A., Dorzhu Ch.M., Karamchakova O.N. et al. Polymorphism of the Y-chromosome Dialelic Loci in Ethnic Groups of the Altai-Sayan region. *Russian Journal of Genetics*, 2002, 38 (3), pp. 393–399.
- Lell J.T., Sukernik R.I., Starikovskaya Y.B., Su B., Jin L. et al. The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes. *Am. J. Hum. Genet.*, 2002, 70 (1), pp. 192-206. DOI: 10.1086/338457.
- Nei M. *Molecular population genetics and evolution*. Amsterdam, Oxford, New-York, North Holland Publ. Co., Amer. Elsevier Publ. Co., Inc., 1975. 288 p.
- Pakendorf B., Novgorodov I., Osakovskij V., Danilova A.P., Protod'jakonov A.P. et al. Investigating the effects of prehistoric migration in Siberia: genetic variation and the origins of Yakuts. *Hum. Genet.*, 2006, 120 (3), pp. 334–353. DOI: 10.1007/s00439-006-0213-2.
- Wells R.S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R., Underhill P., Evseeva I. et al. The Eurasian Heartland: A continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 2001, 98 (18), pp.10244–10249. DOI: 10.1073/pnas.171305098.

Information about the authors

Damba Larissa D., ORCID ID: 0000-0003-1736-9210; larissa.damba@gmail.com;

Pylev Vladimir Yu., ORCID ID: 0000-0001-9541-8319; freetrust@yandex.ru;

Ponomarev Georgy Yu., ORCID ID: 0000-0002-0643-4374; st26i900@gmail.com,

Balanovskaya Elena V., professor, PhD, DSc., ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru.

© 2024. This work is licensed under a CC BY 4.0 license