



Балановская Е.В.¹⁾, Дамба Л.Д.^{1, 2)}, Адамов Д.С.¹⁾,
Пономарев Г.Ю.¹⁾, Потанина А.Ю.¹⁾, Почешхова Э.А.^{1, 3)}

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

²⁾ ГБУ «Научно-исследовательский институт медико-социальных проблем
и управления Республики Тыва», ул. Улуг-Хемская, д.17, Кызыл, 667003, Россия

³⁾ ФГБОУ ВО «Кубанский государственный медицинский университет»
Министерства здравоохранения Российской Федерации,
ул. Митрофана Седина, д. 4, Краснодар, 350063, Россия

РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНОФОНДОВ ДВЕНАДЦАТИ РОДОВЫХ ГРУПП ТУВИНЦЕВ (ПО ДАННЫМ О ГАПЛОГРУППАХ Y-ХРОМОСОМЫ)

Введение. Изучение этногенеза тувинцев через призму генофондов их родовых групп позволяет осветить проблему монгольского влияния на формирование их генофонда: для тувинцев характерны тесные этнокультурные связи с монголоязычными племенами Центральной Азии; у тувинцев увеличен вклад монголоидного антропологического варианта; тувинский язык по количеству монголизмов занимает первое место среди тюркских языков.

Материалы и методы. Суммарная выборка представителей 12 тувинских родовых групп (N=498) исследована по 60 SNP-маркерам Y-хромосомы, характерным для народонаселения Северной Евразии. В генофонде тувинцев выявили 24 Y-гаплогруппы. Проведено сравнение генетических различий между родами и между территориальными группами тувинцев. Создан обобщенный антропологический портрет тувинских родовых групп донгак и сат. Проведен многомерный статистический анализ 12 тувинских родовых групп в генетическом пространстве Южной Сибири и Центральной Азии.

Результаты. «Палеосибирская» гаплогруппа Q1b-L56 характеризуется клинальной изменчивостью увеличения частоты с запада на восток; направление изменчивости гаплогруппы N1-F963 противоположно – ее частота растет с востока на запад. Максимальные частоты «центрально-азиатских» гаплогрупп C2-M217, O1-F492 и O2-M122 выявлены у южных родовых групп тувинцев, а минимальные – у западных и северо-восточных родовых групп. Положение тувинских родовых групп в генетическом пространстве популяций Южной Сибири и Центральной Азии демонстрирует многокомпонентный характер формирования генофондов тувинских родовых групп на едином самодийско-кетском пласте, связывающем их с другими популяциями Южной Сибири. Взаимодействия с монголоязычными племенами отражено в генофонде только отдельных тувинских родов (максимально – у рода кыргыс). Обобщенные антропологические портреты родовых групп донгак и сат согласуются с результатами анализа Y-хромосомы: «центральноазиатские» черты ярче выражены у сат. Различия между генофондами родовых групп значительнее, чем между территориальными группами тувинцев.

Заключение. Проведенный анализ генофондов 12 родовых групп показал, что для этносов, сохранивших память о родовой структуре, наиболее информативным является изучение генофондов их родовых групп, а не территориальных образований.

Ключевые слова: тувинцы; родовые группы; этногенез; Y-хромосома; SNP-маркеры; гаплогруппы

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-25-3-5

Введение

Изучение этногенеза тувинцев через призму генофондов их родовых групп служит новым инструментом, позволяющим осветить генетическую историю коренного населения Южной Сибири. Территория современной Тувы была своеобразным «перекрестком дорог», через который в разные исторические периоды проносились волны кочевников из степей Центральной Азии. Особый интерес вызывает роль монголоязычных племен, так как среди народов Южной Сибири именно у тувинцев наиболее ярко выражено монгольское влияние: тувинцы с давних пор имели тесные этнокультурные связи с монголоязычными племенами Центральной Азии; именно у тувинцев увеличен вклад монголоидного антропологического варианта; тувинский язык по количеству монголизмов занимает первое место среди тюркских языков [Сердобов, 1971; Татаринцев, 1986; Маннай-оол, 2004].

Первые письменные сведения о тувинских племенах содержатся в свидетельствах авторов средневековья [Козин, 1941]. В XVIII в. ряд исследований затрагивает вопросы этногенеза тувинцев [Катанов, 1893; Грумм-Гржимайло, 1926]. В XX в. изучение населения Тувы этнографами, историками, лингвистами привело к выводу о преобладании в этногенезе тувинцев тюркского компонента при участии монгольских, самодийских, кетских и тунгусских влияний [Вайнштейн, 1959]. Территория современной Тувы входила в состав различных государственных образований – империи хунну, древнетюркского, уйгурского, кыргызского каганатов, монгольской империи Чингизидов, маньчжурской империи Цин, использовавших административные ресурсы для разобщения тувинских племен [Маннай-оол, 2004]. Но даже проведенное Цинской империей «распределение и закрепление по хошунам и сумонам, созданным по военно-территориальному и податному принципу, не могли полностью исключить из жизни тувинцев старого родоплеменного разделения» [Потапов, 1969, с. 44-45]: оно сохранилось по сегодняшний день, и изучение генофондов родовых групп тувинцев может внести новый вклад в реконструкцию тувинского этногенеза.

Проведенное нашим коллективом изучение Y-генофондов отдельных родовых групп тувинцев выявило ряд закономерностей [Дамба с соавт., 2018; 2019 а, б; 2022; 2024; Балановская с соавт., 2019; Жабагин с соавт., 2020; Агджоян с соавт., 2021 а, б]. По данным гуманитарных наук

наибольший вклад центральноазиатского компонента ожидался у самых многочисленных родовых групп *монгуш* и *ооржак*, но данные генетики не подтвердили эту гипотезу: Y-генофонд *монгуш* и *ооржак* на две трети (63%) представлен «североевразийскими» гаплогруппами N1a и Q, связываемыми с автохтонным населением Южной Сибири (предположительно самодийско-кетским), а «центральноазиатские» гаплогруппы C2 и O составили менее пятой части (17%) генофонда [Дамба с соавт., 2018].

Основа Y-генофондов тувинских родовых групп *кол*, *оюн*, *хертек* также сформирована «североевразийскими» гаплогруппами (N1 и Q – 88%). Предполагаемое по данным гуманитарных наук сходство этих родов с популяциями Центральной Азии не прослеживается: «центральноазиатские» гаплогруппы практически отсутствуют у родов *кол* и *оюн*; у *хертек* они составляют 19%, фиксируя незначительное влияние монгольской экспансии на южные группы тувинцев [Дамба с соавт., 2019 а, б]. В Y-генофондах южных родовых групп тувинцев – *соян* и *чооду* – «центральноазиатские» гаплогруппы (C2 и O) составили около четверти их генофондов. Вопреки их территориальной близости к Монголии, в их Y-генофонде преобладает древний «североевразийский» пласт (N1 и Q): у *соян* 50%, у *чооду* 68% [Дамба с соавт., 2024].

И лишь у родовой группы *кыргыз* Терехольского (юго-восток Тувы) и Эрзинского (юг) кожуунов Тувы три четверти Y-генофонда составляет гаплогруппа C2. Геногеографический и филогенетический анализ фиксируют накопление центральноазиатского компонента на позднем этапе формирования генофонда *кыргыз* (XII–XVIII вв.) [Дамба с соавт., 2019 а, б]. В генофонды родов *донгак*, *кужугет*, *монгуш*, *саая*, *хомушку* центральноазиатский компонент также был привнесен из северо-восточной Монголии не ранее XI–XII вв. [Дамба с соавт., 2022].

Максимальные суммарные частоты «североевразийской» (N1) и «палеосибирской» (Q) гаплогрупп (86–88%) выявлены у северо-восточных родовых групп тувинцев – тоджинцев (*ак*, *бараан*, *кол*) [Балановская с соавт., 2019; Агджоян с соавт., 2021а, б]. Ветви «североевразийской» гаплогруппы N1 присутствуют у всех изученных родовых групп тувинцев (13–65%), причем выявлена специфическая «тувинская» ветвь N1 (с датировкой около 1 тыс. лет), определяющая самодийский пласт в Y-генофонде тувинцев [Агджоян с соавт., 2021].

Данная работа включила итоги изучения еще двух важных родовых групп (*донгак* и *сам*), что позволило перейти к общей характеристике генофондов двенадцати основных родовых групп тувинцев в связи с проблемой тувинского этногенеза.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужила геномная ДНК, выделенная из образцов венозной крови методом фенол-хлороформной экстракции. В суммарную выборку N=498 включены образцы представителей 14 популяций 12 родовых групп тувинцев: *ак* (N=23), *бараан* (N=21), *донгак* (N=35), *кол* (N=25), *кыргыз* юго-восточные (N=46), *кыргыз* южные (N=60), *монгуш* центральные (N=71), *монгуш* западные (N=27), *ооржак* (N=40), *оюн* (N=33), *сам* (N=31), *соян* (N=24), *хертек* (N=30), *чооду* (N=32).

Согласно требованиям технологии популяционно-генетического обследования [Балановская с соавт., 2016] в анализ включены образцы только неродственных между собой мужчин, чьи предки до третьего поколения относились к данной родовой группе. Сбор образцов сопровождался письменным информированным согласием обследуемых под контролем Этической комиссии Медико-генетического научного центра (г. Москва).

Генотипирование SNP-маркеров Y-хромосомы проведено методом ПЦР в реальном времени с использованием технологии TaqMan (Applied Biosystems) на приборах 7900 HT (Applied Biosystems, США) и QuantStudio 12K Flex (Applied Biosystems, США) с использованием технологии OpenArray (Applied Biosystems, США). Панель генотипирования включала 60 SNP-маркеров Y-хромосомы, характерных для народонаселения Северной Евразии: C-M217, C-F3791, C-F5481, C-F3918, C-M48, C-SK1066, C-M407, D-M174, E-M35, E-M78, 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-M92, L-M20, L-M317, 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, T-M70.

Статистический анализ проведен с привлечением данных о популяциях Южной Сибири и Центральной Азии, полученных Биобанком

Северной Евразии [Балановская с соавт., 2016]. Многомерное шкалирование (MDS) осуществлено в программе Statistica 7.0 [StatSoft Inc., 2001] по матрице генетических расстояний Нея [Nei, 1975], рассчитанных в программе DJgenetic [Balanovsky et al., 2008] по данным о 60 SNP-маркерах Y-хромосомы. Оценка генетической дифференциации популяций (F_{ST}) проведена на разных уровнях популяционной иерархии методом AMOVA в программе ARLEQUIN 3.5.1.3 [Excoffier, 2010]: на межэтническом уровне анализировались популяции Южной Сибири (алтайцы, буряты, тофалары, хакасы, шорцы) и Центральной Азии (казахи, киргизы, монголы); на внутриэтническом уровне территориальные (западные, северо-восточные, центральные, юго-восточные и южные) и 12 родовых групп тувинцев.

Антропологические фотографии родов *сам* и *донгак* изучены методом обобщенного портрета с помощью наложения фотографий 30 индивидов по реперным точкам с соблюдением принципа равенства вклада каждого индивида [Беликов, 2014] в программе Adobe Photoshop.

Результаты

Генетические и антропологические портреты родовых групп донгак и сам

Происхождение рода *донгак* связывают с ветвью племени керейтов: большинство исследователей предполагает их монголоязычность, но керейты могли быть и тюркоязычным племенем, кочевавшим на территории Восточных Саян и Монголии [Сердобов, 1971]. Этногенез рода *сам* – один из наименее изученных. Первые упоминания указывают на присутствие *сам* на западе современной Тувы [Катанов, 1893, с. 15]; другие исследователи связывают их с «лесными народами», покоренными Джучи в 1207 году [Грумм-Гржимайло, 1926, с. 16]. Этноним *сам* сопоставляется со схожими этнонимами, обозначающими «татарин, мусульманин, магометанин» у сибирских татар, хакасов и шорцев [Татаринцев, 2009, с. 249], что может указывать на их принадлежность к тюркоязычным племенам.

В Y-генофондах родовых групп *донгак* и *сам* выявлен широкий спектр гаплогрупп: «палеосибирской» Q1b-L56, «североевразийской» N1-F963, «центральноазиатских» гаплогрупп C2-M217, O1a-M119 и O2-M122, «западноевразийских» гаплогрупп R1a1a2-Z93 и R1b-M343 (табл. 1). Однако по частотам этих гаплогрупп рода *донгак* и *сам* значительно различаются. В генофонде рода *донгак* преобладают (65%) линии «североевразийской»

Таблица 1. Частоты встречаемости Y-гаплогрупп в генофондах 12 родовых групп тувинцев
Table 1. Frequency of Y-haplogroups in the gene pools of 12 Tuvan tribal groups

Гаплогруппы \ Родовые группы	дк	бурян	донгак	сам	кол	кыргыз юго-восток	кыргыз юг	монгуш центр	монгуш запад	ооржак	оюн	совн	хертек	чооду	в среднем
	N=23	N=21	N=35	N=31	N=25	N=46	N=60	N=71	N=27	N=40	N=33	N=24	N=30	N=32	
C2-M217*	0	0	0	0	0	0	0,02	0,01	0	0	0	0	0	0	0,00
C2a1a1-F3918	0	0	0	0,03	0	0	0,03	0	0	0	0	0,13	0	0	0,00
C2a1a2a1-F11120(eq.Z40444)	0	0	0	0	0	0	0,07	0	0	0	0	0	0	0,03	0,02
C2a1a2a1-Y12792	0,04	0,05	0,09	0,13	0	0,02	0	0,15	0,07	0,05	0	0	0	0	0,02
C2a1a3-M504	0	0	0	0	0	0,11	0,12	0,01	0	0,05	0,06	0,04	0,03	0,06	0,03
C2b1-F2613	0	0	0	0	0	0,30	0,10	0	0	0	0	0,04	0,03	0,06	0,03
C2	0,04	0,05	0,09	0,17	0	0,43	0,33	0,18	0,07	0,10	0,06	0,21	0,07	0,16	0,10
O1a1a1a1a1a1-F492	0	0	0	0	0	0,11	0,03	0	0	0	0	0,04	0,10	0,03	0,02
O2-M122	0	0	0	0	0,04	0,02	0,02	0,03	0	0,05	0,03	0	0,03	0,03	0,02
O	0	0	0	0	0,04	0,13	0,05	0,03	0	0,05	0,03	0,04	0,14	0,06	0,03
N1-F963*(eq.N-P43)	0	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0,00
N1a1a1a1a1a1a1-CST10760(eq.VL29)	0	0,05	0	0	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
N1a1a1a1a3a-Y16223	0,13	0,14	0,18	0,07	0,08	0,04	0,03	0,13	0,11	0,13	0	0	0,10	0,06	0,10
N1a1a2-Y24317(xB499)	0	0	0,09	0	0	0	0,02	0,08	0,14	0,33	0	0	0	0	0,00
N1a2b-Y3205(eq.P43)	0,22	0,24	0,38	0,3	0,24	0,09	0,20	0,15	0,36	0,15	0,27	0,33	0,17	0,28	0,25
N1	0,35	0,43	0,65	0,36	0,36	0,13	0,27	0,37	0,61	0,60	0,27	0,33	0,28	0,34	0,35
Q1b1a3b-YP1102	0	0	0	0	0	0,09	0,02	0,03	0	0	0	0,04	0	0	0,00
Q1b1a3b1-BZ99	0	0	0	0	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0	0	0,00
Q1b1a3b1a-YP1691*	0,52	0,43	0,18	0,27	0,52	0,07	0,07	0,14	0,07	0,05	0,03	0,13	0,31	0,34	0,43
Q1b	0,52	0,43	0,18	0,27	0,52	0,15	0,08	0,20	0,07	0,05	0,03	0,17	0,31	0,34	0,43
R1a1a2-Z93	0,04	0,05	0,09	0,13	0,04	0,13	0,20	0,20	0,14	0,15	0,42	0,25	0,14	0,09	0,07
R1b-M343	0	0,05	0	0,03	0,04	0	0,02	0,01	0,11	0,05	0,12	0	0	0	0,00
R1a, R1b	0,04	0,10	0,09	0,17	0,08	0,13	0,22	0,21	0,25	0,20	0,55	0,25	0,14	0,09	0,07
D1-M174	0	0	0	0	0	0	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0,00
H1a-M69	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
I1a1b1-L22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03	0	0,00
J2-M172*	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0,06	0	0,03	0	0,00
R2a2b1b2b-L295	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0,00
T1a2b-Y6033	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02
Прочие	0,04	0	0	0,03	0	0,02	0,05	0,01	0	0	0,06	0	0,07	0	0,02
"Центральноазиатские" C2, O	0,04	0,05	0,09	0,17	0,04	0,57	0,38	0,21	0,07	0,15	0,09	0,25	0,21	0,22	0,13
"Североазиатские" N1	0,35	0,43	0,65	0,37	0,36	0,13	0,27	0,37	0,61	0,60	0,27	0,33	0,28	0,34	0,35
"Палеосибирские" Q1b	0,52	0,43	0,18	0,27	0,52	0,15	0,08	0,20	0,07	0,05	0,03	0,17	0,31	0,34	0,43
"Западноазиатские" R1a, R1b	0,04	0,10	0,09	0,17	0,08	0,13	0,22	0,21	0,25	0,20	0,55	0,25	0,14	0,09	0,07
Прочие	0,04	0	0	0,03	0	0,02	0,05	0,01	0	0	0,06	0	0,07	0	0,02

гаплогруппы N1-F963, которые у рода *сам* встречаются почти в два раза реже (37%). «Палеосибирская» гаплогруппа Q-M242, напротив, более характерна для *сам* (27%), чем для *донгак* (18%). Суммарная частота «центральноазиатских» гаплогрупп C2-M217, O1a-M119 и O2-M122 у *сам* (16%) почти в 2 раза выше, чем

у *донгак* (9%). Вклад «западноазиатских» гаплогрупп R1a1a2-Z93 и R1b-M343 также различен: 9% у *донгак* и 17% у *сам*. Полученные результаты указывают, что Y-генофонды *донгак* и *сам* сформировались на основе разных по происхождению генетических компонентов (табл. 1).

Обобщенный антропологический портрет родовой группы *sat* оказался более «размытым», чем обобщенный портрет *донгак* (при том, что в каждом портрете по 30 фотографий, рис. 1), свидетельствуя о большей неоднородности в морфологии лица у *sat*, в особенности в нижней части лица. Популяция *sat* характеризуется более темной пигментацией кожи в сравнении с *донгак*, лицо на портрете визуально длиннее, а также визуально меньше выступание скул, что можно связать с большей выраженностью центральноазиатского варианта у *sat* по сравнению с *донгак*. Обобщенный портрет *донгак* обладает сравнительно коротким лицом, визуально сильнее выступание скул, сравнительно светлее пигментация кожи. Данные антропологии согласуются с результатами анализа Y-хромосомы: повышение частоты «центральноазиатских» гаплогрупп отмечено именно у *sat*.

Генетические портреты 12 родовых групп тувинцев

В суммарном генофонде 12 изученных родовых групп тувинцев (табл. 1) преобладают ветви «палеосибирской» гаплогруппы Q1b-L56 (43%) и «североевразийской» гаплогруппы N1-F963 (35%); малы вклады «центральноазиатских» гаплогрупп (10% C2-M217; 3% гаплогруппы O) и условно «западноевразийских» гаплогрупп (13% R1a1a2-Z93; 7% R1b-M343).

Анализ генофондов 12 родовых групп (*ак, бараан, донгак, кол, кыргыз, монгуш, ооржак, оюн, sat, соян, хертек, чооду*) показывает, что, в отличие от территориального деления, межродовая дифференциация выражена ярче: частота «палеосибирской» гаплогруппы Q1b-L56 максимальна у северо-восточных родовых групп (*ак, бараан, кол*); относительно «умеренные» частоты (15–34%) наблюдаются у юго-восточных (*кыргыз*), южных (*соян, хертек* и *чооду*), центральных (*монгуш*) и западных (*донгак* и *sat*) родовых групп; минимум частоты (3–8%) выявлен у центральной группы *оюн* и западных групп – *монгуш* и *ооржак*. Противоположная картина наблюдается по условно «западноевразийским» гаплогруппам R1a1a2-Z93 и R1b-M343: они составляют более половины генофонда (55%) центральной родовой группы *оюн* и падают до минимума (4–10%) у северо-восточных родов *ак, бараан* и *кол*. «Центральноазиатские» гаплогруппы (C2-M217, O1a-M119, O2-M122) достигают максимума (38–57%) у южных и юго-восточных *кыргыз*, а минимума (4–9%) у северо-восточных (*ак, бараан, кол*), западных (*донгак* и *монгуш*) и центральных (*оюн*) родовых групп тувинцев (табл. 1).

Более высокая дифференциация родовых групп по сравнению с территориальным делением тувинцев подтверждается показателями



Рисунок 1. Обобщенные портреты двух тувинских родовых групп: А – *sat* (N=30); Б – *донгак* (N=30)

Figure 1. Generalized portraits of two Tuvan tribal groups: A – *sat* (N=30); B – *dongak* (N=30)

межпопуляционного разнообразия F_{ST} (рис. 2): дифференциация родовых групп выше ($F_{ST}=32\%$), чем территориальных групп тувинцев ($F_{ST}=23\%$). И общий уровень генетической изменчивости тувинских популяций высок: он выше, чем генетические различия по этому же набору гаплогрупп на межэтническом уровне ($F_{ST}=21\%$) народов Южной Сибири и Центральной Азии.

Генофонды тувинских родовых групп в генетическом пространстве коренного населения Южной Сибири и Центральной Азии

Положение популяций 12 родовых групп тувинцев в генетическом пространстве по 60 вариантам Y-хромосомы представлено на графике многомерного шкалирования (рис. 3а), построенного на основе матрицы генетических расстояний (рис. 3б), отражающей различия между 12 родовыми группами тувинцев и коренными народами Южной Сибири и Центральной Азии: алтайцами северными (кумандинцы, тубалары, челканцы), алтайцами южными (алтай-кижи, теленгиты), бурятами (Бурятия, Забайкалья и Иркутской области), казахами, киргизами, монголами, тофаларами, хакасами (сагайцы-бельтеры, сагайцы-бирюсинцы, качинцы, койбалы) и шорцами.

Матрица генетических расстояний (рис. 3б), представленная генетическими расстояниями (d) от средних характеристик генофонда тувинцев до 12 изученных родовых групп

и популяций Южной Сибири и Центральной Азии, отражает количественно положение тувинских родов в генетическом пространстве Южной Сибири и Центральной Азии. В группу генетически близких ($d < 1$) популяций вошли все тувинские рода (кроме *оюн* с $d=1,18$), а также челканцы ($d=0,06$), койбалы ($d=0,12$), тубалары ($d=0,85$), качинцы ($d=0,85$) и тофалары ($d=0,87$). Группа генетически удаленных популяций ($d > 1$) включает народы Южной Сибири и Центральной Азии, из которых генетически ближе к тувинским родовым группам оказались монголы ($d=1,04$), что может быть результатом тесных взаимоотношений тувинцев и монголоязычных племен, начиная с XIII в.

На графике (рис. 3а) можно выделить 4 кластера: «алтайский» и «тувинский» кластеры объединили основной массив популяций Южной Сибири; в «бурятский» вошли буряты Бурятии и Иркутской области; «монгольский» кластер включил казахов и монголов. В «тувинский» кластер не вошли три рода: род *соян* ($d=0,47$) занимает промежуточное положение между «алтайским» и «тувинским» кластерами; юго-восточная популяция *кыргыз* ($d=0,72$) тяготеет к бурятам; род *оюн* ($d=1,18$) входит в «алтайский» кластер. К алтайцам (алтай-кижи, теленгитам, тубаларам) присоединились также сагайцы-бельтеры ($d=1,37$), шорцы горные ($d=2,22$) и киргизы ($d=2,43$) за счет накопления «западноевразийской» гаплогруппы R1a-M198(x458).



Рисунок 2. Генетическая дифференциация тувинцев при территориальной и родовой организации популяций

Figure 2. Genetic differentiation of Tuvans in the territorial and tribal organization of populations

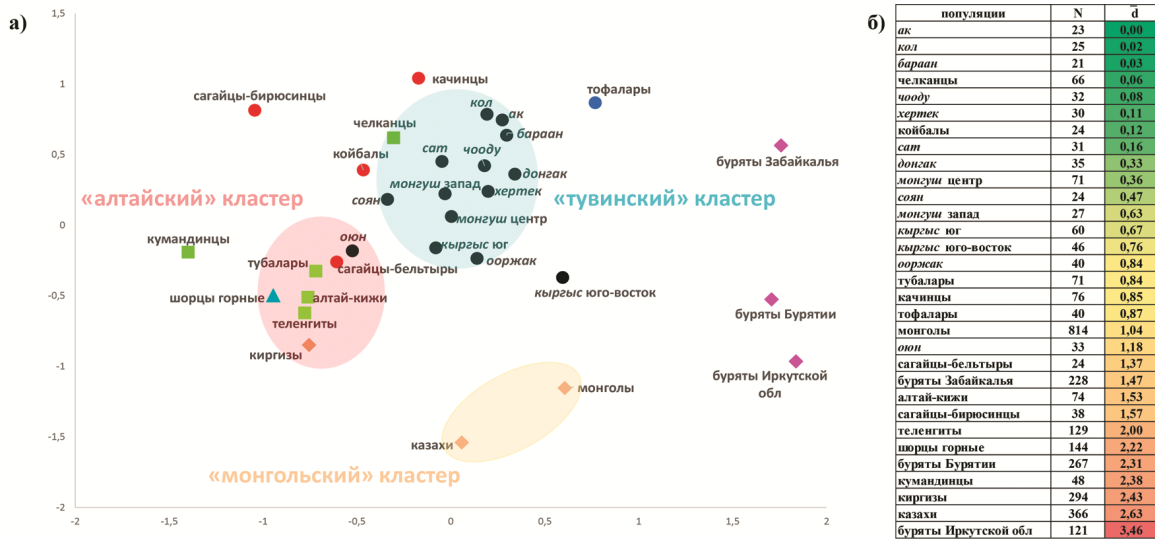


Рисунок 3. Положение тувинских родовых групп в генетическом пространстве популяций коренного населения Южной Сибири и Центральной Азии (а) и матрица генетических расстояний Нея (б) от средних характеристик (d) генофонда тувинцев до 12 изученных родовых групп и популяций Южной Сибири и Центральной Азии (а) и Генетические расстояния (d) от средних характеристик (d) генофонда тувинцев до 12 изученных родовых групп и популяций Южной Сибири и Центральной Азии (б)

Примечания. ● тувинские родовые группы; ■ алтайцы; ◆ буряты; ● тофалары; ● хакасы; ▲ шорцы горные; ◆ центральноазиатские популяции (казахи, киргизы, монголы). Примечание: показатель стресса 0.16, алиенации 0.18.

Notes. ● Tuvan tribal groups; ■ Altaians; ◆ Buryats; ● Tofalars; ● Khakass; ▲ Shors mountain; ◆ population of Central Asian (Kazakhs, Kyrgys, Mongols). Stress index – 0.16, alienation index – 0.18.

К «тувинскому» кластеру близки челканцы ($d=0,06$), койбалы ($d=0,12$), качинцы ($d=0,85$) и тофалары ($d=0,87$). Возможно, Y-генофонды челканцев, койбалов, тофалар и тувинских родовых групп сформировались на едином самодийско-кетском пласте: древний генетический пласт, представленный ветвями гаплогруппы Q-M242, преобладает в генофонде челканцев (60%), койбалов (58%) и всех тувинских родовых групп (43%), однако отсутствует в генофонде тофалар. Можно предположить, что в генофонде тофалар гаплогруппа Q-M242 имела умеренную частоту, но в результате длительной изоляции и мощного дрейфа генов появились их отличия от генофонда тувинцев [Балановская с соавт., 2019].

Обсуждение

SNP-маркеры нерекombинирующей части Y-хромосомы (NRY) являются одной из наиболее информативных систем при анализе генетической истории этносов. Их использование при анализе родовой системы тувинцев позволило вывести изучение этногенеза тувинцев на новый уровень. Исследования генофондов территориальных групп

тувинцев показали, что они сформированы на основе трех разных по происхождению генетических компонентов: «североевразийской» гаплогруппы N1-F963 с падением частоты с запада на восток; «палеосибирской» гаплогруппы Q1b-L56 с противоположным направлением клинальной изменчивости; «центральноазиатской» гаплогруппы C2-M217, наиболее частой у южных, юго-восточных и центральных тувинцев. Переход на родовой уровень при изучении генетической истории тувинцев оказывается более информативным, чем при территориальном подходе: межпопуляционные различия на уровне родов выше ($F_{ST}=32$), чем на уровне территориальных групп ($F_{ST}=23$).

Анализ генетической структуры тувинских родов выявил значительную гетерогенность, отражающую сложную историю формирования этноса. Например, юго-восточные *кыргыс*, характеризующиеся преобладанием «центральноазиатских» гаплогрупп, генетически удалены от других тувинских родов, что связано с более поздними миграциями монгольских или других центральноазиатских групп, повлиявших на генофонды отдельных тувинских родов. Полученные данные позволяют

пролить свет на возможные сценарии иных взаимодействий тувинцев. Генетическая близость к некоторым тувинским родам челканцев, койбалов и тофаларов, Y-генофонд которых обогащен «палеосибирскими» и «североевразийскими» линиями, указывает на возможные древние связи и генетические миграции. Этот факт подкрепляет гипотезу смешения различных генетических компонентов, принесенных разными волнами миграций в генофонд тувинцев. Практически на всем протяжении формирования тувинского этноса происходило взаимодействие с популяциями самодийского, тюркского и монголоязычного происхождения [Вайнштейн, 1957; Сердобов, 1971; Маннай-оол, 2004].

Генетические данные предоставляют независимый источник информации, который может служить инструментом верификации гипотез, основанных на лингвистических и исторических данных. В частности, выявленное преобладание «североевразийского» и «палеосибирского» генетических компонентов в родовых группах *донгак* и *сам*, несмотря на гипотезы об их монгольском происхождении, свидетельствует о сложной истории ассимиляции различных этнических групп на территории Тувы. Созданные «обобщенные портреты» родовых групп *донгак* и *сам* согласуются с результатами анализа Y-хромосомы: повышение частоты характерных «центральноазиатских» гаплогрупп отмечено именно у *сам*.

Полученные результаты подчеркивают важность комплексного подхода к изучению этногенеза, учитывающего данные из различных дисциплин, включая генетику, лингвистику, археологию и историю. Анализ антропологических характеристик дал возможность установить положение тувинцев в рамках сибирской монголоидной расы и дифференцировать местные расовые типы внутри тувинской популяции. Тем не менее, внутригрупповое исследование собранных данных осуществлялось в масштабе крупных регионов, таких как восточная, западная, центральная и южная части Тувы. А.И. Ярхо, М.Г. Левин и Т.И. Алексеева подчеркивали выраженную географическую привязанность фамилий у тувинцев, обусловленную древними родовыми делениями [Ярхо, 1947; Левин, 1954; Алексеева, 1984]. Однако с учетом родовой структуры тувинцы никогда не исследовались, очень слабо изучен вопрос сложения их морфотипа на протяжении средневековья и нового времени [Вагнер-Сапухина, Пежемский, 2022].

В целом, изучение SNP-маркеров NRY тувинцев на родовом уровне позволяет получить

более детальное представление об их этногенезе и связях с другими народами Южной Сибири и Центральной Азии. Дальнейшие исследования с использованием филогенетических сетей Y-STR маркеров и аутосомных данных позволят уточнить картину генетической истории тувинцев.

Выводы

1. Сложная и многокомпонентная структура генофонда тувинцев сложилась в результате взаимодействия различных популяций в разное время.

2. Три основных компонента сформировали Y-генофонд тувинцев: «североевразийская» гаплогруппа N1-F963; «палеосибирская» гаплогруппа Q1b-L56; «центральноазиатская» гаплогруппа C2-M217.

3. Генетическое разнообразие тувинцев более определяется родовыми связями, чем географическим положением: различия между родами ($F_{ST}=32$) значительней, чем между территориальными группами тувинцев ($F_{ST}=23$).

4. Важность родовой структуры для понимания генетической истории тувинцев указывает на сохранение роли родовой принадлежности в формировании их генофонда.

5. К тувинцам генетически близки челканцы, койбалы и тофалары.

6. Отличия от других народов Сибири во многом связаны с присутствием в генофонде тувинцев «центральноазиатских» гаплогрупп, недавнее происхождение (XII–XVIII вв.) которых указывает на относительно позднее генетическое влияние монгольских племен.

7. Относительно поздние генетические контакты с центральноазиатскими популяциями играли незначительную роль в формировании современного генофонда тувинцев.

Благодарности

Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России для Медико-генетического научного центра им. академика Н.П. Бочкова.

Библиография

Агджоян А.Т., Дамба Л.Д., Запорожченко В.В., Балановский О.П. К вопросу о самодийском субстрате в генофонде коренного населения Южной Сибири: филогеография Y-хромосомной гаплогруппы N-L666 // Вестник Московского университета. Серия XXIII: Антропология, 2021 а. № 2. С. 75–86.

Агджоян А.Т., Дамба Л.Д., Гурьянов В.М., Запорожченко В.В., Балановский О.П. Филогенетический

анализ южносибирской гаплогруппы Q-YP1102 по данным о Y-SNP- и Y-STR-маркерах у тувинцев и окружающих популяций // Генетика, 2021 б. № 12. С. 1386–1395.

Алексеева Т.И. Антропологические особенности современных тувинцев. Кефалометрия и кефалоскопия // Антропо-экологические исследования в Туве. М.: Наука. 1984. С. 75–114.

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.

Балановская Е.В., Дамба Л.Д., Агджоян А.Т., Жабагин М.К., Олькова М.В. с соавт. Генофонд охотников-оленоводо- Южной Сибири: тофалары и тоджинцы // Вестник Московского университета. Серия XXIII: Антропология, 2019. № 4. С. 67–80.

Беликов А.В., Гончаров И.А., Гончарова Н.Н. Алгоритм использования оцифрованных изображений для создания обобщенного фотопортрета // Вестник Московского университета. Серия 23: Антропология, 2014. № 1. С. 74–83

Вагнер-Сапухина Е.А., Пежемский Д.В. Этническая антропология тувинцев: история и перспективы развития. Часть 1 // Oriental Studies, 2022. № 15 (6). С. 1308–1324.

Вайнштейн С.И. Археологические исследования в Туве в 1955 г. // Ученые записки Тувинского НИИЯЛИ, 1957. Вып. IX. С. 36–38.

Вайнштейн С.И. Род и кочевая община у восточных тувинцев (XIX – начало XX в.) // Советская этнография, 1959. С. 80–86.

Грум-Гржимайло Г.Е. Западная Монголия и Урянхайский край. Л.: Государственное Русское Географическое общество. 1926. 412 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 // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2018. № 22 (5). С. 611–619.

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. Серия XXIII: Антропология, 2019 а. №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 *кыргыз* южной Тувы по данным о полиморфизме Y-хромосомы // Современные этнические процессы на территории Центральной Азии: проблемы и перспективы, 2019 б. № 1. С. 31–33.

Дамба Л.Д., Айыжи Е.В., Балановский О.П., Маркина Н.В., Жабагин М. К. с соавт. Центральноеазиатский 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.

Дамба Л.Д., Пономарев Г.Ю., Пылев В.Ю., Балановская Е.В. Структура генофонда южных родо-вых групп тувинцев // Вестник Московского университета. Серия XXIII: Антропология, 2024. № 3. С. 91–101.

Жабагин М.К., Дамба Л.Д., Короткова Н.А., Чернышенко Д.Н., Утриван С.А. с соавт. Анализ родоплеменной структуры тувинцев по маркерам Y-хромосомы // Генетика, 2020. № 6. С. 732–738.

Катанов Н.Ф. Записки Императорской академии наук. Письма из Сибири и Восточного Туркестана. Санкт-Петербург: Императорская Академия наук. 1893. 114 с.

Козин С.А. Сокровенное сказание. Монгольская хроника 1240 г. под названием *Monggol-un niġiġa tobġiyan*. Юань чао би ши. Монгольский обыденный сборник. М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, 1941. 619 с.

Левин М.Г. К антропологии Южной Сибири (Предварительный отчет о работе антропологического отряда Саяно-Алтайской экспедиции 1952 г.) // Краткие сообщения института этнографии, 1954. № 21. С. 17–26.

Маннай-оол М.Х. Тувинцы. Происхождение и формирование этноса. Новосибирск: Наука. 2004. 164 с.

Потапов Л.П. Очерки народного быта тувинцев. М.: Наука. 1969. 203 с.

Сердобов Н.А. История формирования тувинской нации. Кызыл: Тувинское книжное издательство. 1971. 473 с.

Татаринцев Б.И. Проблемы изучения тувинской этнонимии (на примере некоторых предполагаемых этнонимов монгольского происхождения) // Исследования по тувинской филологии. Кызыл: 1986. С. 64–86.

Татаринцев Б.И. Избранные научные труды. Кызыл: Тываполиграф. 2009. 285 с.

Ярхо А.И. Алтае-Саянские тюрки (антропологический очерк). Абакан: Хакасское областное национальное издательство. 1947. 148 с.

Информация об авторах

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

Дамба Лариса Доржуевна, ORCID ID: 0000-0003-1736-9210; larissa_damba@mail.ru;

Адамов Дмитрий Семенович, к.ф.-м.н., ORCID ID: 0009-0009-3527-4195; nimissin@mail.ru;

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

Потанина Анна Юрьевна, ORCID ID: 0009-0000-7911-4673; potaninaanna@gmail.com;

Почешхова Эльвира Аслановна, проф., д.м.н., ORCID ID: 0000-0002-8991-7194; eapocheshkhova@mail.ru.

Поступила в редакцию 14.05.2025, принята к публикации 22.05.2025

Balanovska E.V.¹⁾, Damba L.D.^{1, 2)}, Adamov D.S.¹⁾,
Ponomarev G. Yu.¹⁾, Potanina A. Yu.¹⁾, Pocheshkhova E.A.^{1, 3)}

¹⁾ *Research Centre of Medical Genetics, Moskvorechye, 1,
Moscow, 115522, Russia*

²⁾ *Research Institute of Medical and Social Problems and Management of the Republic of Tyva,
Ulug-Khemsкая, 17, Kyzyl, 667003, Russia*

³⁾ *Kuban State Medical University, Ministry of Health of the Russian Federation,
Mitrofana Sedina str., 4, Krasnodar, 350063, Russia*

DIVERSITY OF GENE POOLS IN TWELVE TUVAN TRIBAL GROUPS (BASED ON Y-CHROMOSOME HAPLOGROUP DATA)

Introduction. Studying the ethnogenesis of Tuvans through the prism of the gene pools of their ancestral groups makes it possible to highlight the problem of the Mongolian influence on the formation of their gene pool: Tuvans are characterized by close ethno-cultural ties with Mongol-speaking tribes of Central Asia; Tuvans have an increased contribution of the Mongoloid anthropological variant; the Tuvan language ranks first among Turkic languages in terms of the number of Mongolian loanwords.

Materials and methods. A total sample of representatives of 12 Tuvan tribal groups (N=498) was studied using 60 SNP markers of the Y chromosome, characteristic of Northern Eurasian populations. 24 Y-haplogroups have been identified in the Tuvan gene pool. A comparison of the genetic differences between the tribal groups and between the territorial groups of Tuvans has been carried out. A generalized anthropological portrait of the Tuvan tribal groups Dongak and Sat has been created. A multidimensional statistical analysis of 12 Tuvan tribal groups in the genetic space of South Siberia and Central Asia was carried out.

Results. The «Paleosiberian» haplogroup Q1b-L56 is characterized by a clinal variability of increasing frequency from west to east; the direction of variability of haplogroup N1-F963 is opposite – its frequency increases from east to west. The maximum frequencies of the «Central Asian» haplogroups C2-M217, O1-F492, and O2-M122 were found in the southern Tuvan tribal groups, while the minimum frequencies were found in the western and northeastern tribal groups. The position of Tuvan tribal groups in the genetic space of the populations of Southern Siberia and Central Asia demonstrates the multicomponent nature of the formation of the gene pools of Tuvan tribal groups on a single Samoyed-Ket substrate connecting them with other populations of Southern Siberia. Interaction with Mongolian-speaking tribes is reflected in the gene pool of only individual Tuvan clans (most strongly in the tribal group Kyrgys). Generalized anthropological portraits of the Dongak and Sat ancestral groups are consistent with the results of Y-chromosome analysis: the increased frequency of "Central Asian" haplogroups is characteristic of the Sat. The differences between gene pools of tribal groups are more significant than between territorial groups of Tuvans.

Conclusion. The analysis of gene pools in 12 tribal groups has shown that for ethnic groups preserved the memory of the ancestral structure, the most informative is a study of gene pools of their tribal groups, rather than territorial entities.

Keywords: Tuvans; tribal groups; ethnogenesis; Y-chromosome; SNP markers; haplogroups

DOI: 10.55959/MSU2074-8132-25-3-5

Acknowledgments

The work was carried out within the framework of the State assignment of the Ministry of Education and Science of Russia for the Research Centre for Medical Genetics.

References

Agdzhoyan A.T., Damba L.D., Zaporozhchenko V.V., Balanovskii O.P. In addressing the question about the

Samoyedic substrate in the South Siberian populations: the phylogeography of Y-chromosome haplogroup N-L666. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya], 2021 a, 2, pp. 75-86. (In Russ.). DOI: 10.32521/2074-8132.2021.2.075-086.

Agdzhoyan A.T., Damba L.D., Gur'yanov V.M., Zaporozhchenko V.V., Balanovskii O.P. Phylogenetic Analysis of the South Siberian Haplogroup Q-YP1102 from Y-SNP and Y-STR-Data on Tuvanian and Surrounding Populations. *Russian Journal of Genetics*, 2021 b, 12, pp. 1386-1395. (In Russ.). DOI: 10.1134/S1022795421120024.

- Alekseeva T.I. Anthropological particularities of contemporary Tuvans: Cephalometry and cephaloscopy. In *Anthropo-ecological research in Tuva*. Moscow, Nauka Publ., 1984, pp. 75–114. (In Russ.)
- Balanovska E.V., Zhabagin M.K., Agdzhoyan A.T., Chukhryaeva M.I., Markina N.V. et al. Population biobanks: organizational models and prospects of application in gene geography and personalized medicine. *Russian Journal of Genetics*, 2016, 12, pp. 1371–1387. (In Russ.). DOI: 10.7868/S001667581612002X.
- Balanovskaya E.V., Damba L.D., Agdzhoyan A.T., Zhabagin M.K., Ol'kova M.V. et al. The gene pool of hunter-reindeer herders of Southern Siberia: Tofalars and Todzhins. *Moscow University Anthropology Bulletin [Vestnik Moscovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya]*, 2019, 4, pp. 67–80. (In Russ.). DOI: 10.32521/2074-8132.2019.4.067-080.
- Belikov A.V., Goncharov I.A., Goncharova N.N. The methods of using digitized images in creating composite photograph. *Moscow University Anthropology Bulletin [Vestnik Moscovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya]*, 2014, 1, pp. 74–83. (In Russ.).
- Vagner-Sapukhina E.A., Pezhemsky D.V. Tuvan Physical Anthropology: History and Development Prospects. Part One. *Oriental Studies*, 2022, 15 (6), pp. 1308–1324. (In Russ.). DOI: 10.22162/2619-0990-2022-64-6-1308-1324.
- Vainshtein S.I. Archaeological research in Tuva in 1955. *Scientific Notes of the Tuva Research Institute of Language, Literature and History*, 1957, IX, pp. 36–38. (In Russ.).
- Vainshtein S.I. The Clan and nomadic community of the Eastern Tuvans. *Soviet ethnography*, 1959, pp. 80–86 (In Russ.).
- Grumm-Grzhimailo G.E. Western Mongolia and Urianhai region. Leningrad, Gosudarstvennoe Russkoe Geograficheskoe obshchestvo Publ., 1926. 412 p. (In Russ.).
- Damba L.D., Balanovskaya E.V., Zhabagin M.K., Yusupov Y.M., Bogunov Y.V. et al. Estimating the impact of Mongol expansion on gene pool of Tuvans. *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. Gene pool of three eastern Tuvan clans according to polymorphism Y-chromosome. *Moscow University Anthropology Bulletin [Vestnik Moscovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya]*, 2019 a, 1, pp. 74–85. (In Russ.). DOI: 10.32521/2074-8132.2019.1.074-085.
- Damba L.D., Korotkova N.A., Chernyshenko D.N., Utrivan S.A., Pylev V.Yu. et al. East Eurasian component in the gene pool of clan kyrgys of southern tuva according to Y-chromosome polymorphism. *Modern ethnic processes in Central Asia: problems and prospects*, 2019b, 1, pp. 31–33. (In Russ.). DOI: 10.24411/9999-021A-2019-00004.
- Damba L.D., Aiyzhy E.V., Balanovskii O.P., Markina N.V., Zhabagin M. K. et al. 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 [Vestnik Moscovskogo Universiteta. Seriya XXIII. Antropologiya]*, 2022, 1, pp. 77–85. (In Russ.). DOI: 10.32521/2074-8132.2022.1.077-085.
- Damba L.D., Ponomarev G.Yu., Pylev V.Yu., Balanovska E.V. The structure of the gene pool of the Southern tribal groups of Tuvans. *Lomonosov Journal of Anthropology [Moscow University Anthropology Bulletin]*, 2024, 3, pp. 91–101. (In Russ.). DOI: 10.55959/MSU2074-8132-24-3-8.
- Zhabagin M.K., Damba L.D., Korotkova N.A., Chernyshenko D.N., Utrivan S.A. et al. Analysis of Clan Structure of Tuvans by Y-Chromosome Markers. *Russian Journal of Genetics*, 2020, 6, pp. 732–738. (In Russ.). DOI: 10.32521/2074-8132.2021.2.075-086.
- Katanov N.F. Notes of the Imperial Academy of Sciences. Letters from Siberia and East Turkestan. St. Petersburg, Akademiya nauk Publ., 1893. 114 p. (In Russ.).
- Kozin S.A. The Secret Story. The Mongolian Chronicle of 1240 Under the Name Mongrol-un Niruca tobciyan. Yuan Chao Bi Shi. Mongolian Mundane Collection. Moscow, Leningrad, 1941. 619 p. (In Russ.).
- Levin M.G. Towards the Anthropology of Southern Siberia (Preliminary report on the work of the anthropological detachment of the Sayano-Altai expedition in 1952). *Short reports of the Institute of Ethnography*, 1954, 21, pp. 17–26. (In Russ.).
- Mannai-ool M. Kh. *Tuvans: the origin and formation of the Tuvan ethnoses*. Novosibirsk, , 2004. 164 p. (In Russ.).
- Potapov L.P. *Essays on the folk life of Tuvans*. Moscow, Nauka Publ., 1969. 203 p. (In Russ.).
- Serdobov N.A. *The history of the formation of the Tuvan nation*. Kyzyl, Tuvinskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1971. 473 p. (In Russ.).
- Tatarintsev B.I. The problems of investigation of Tuvan ethnonyms (the case of some ethnonyms of presumed mongol origin). *The Research of Tuvan Philology*, 1986, pp. 64–86. (In Russ.).
- Tatarintsev B.I. *Selected Scientific Works*. Kyzyl, Tyvapoligraph Publ., 2009. 285 p. (In Russ.).
- Yarkho A.I. *Altai-Sayan Turks (an anthropological essay)*. Abakan, Hakasskoe oblastnoe nacional'noe izdatel'stvo, 1947. 148 p. (In Russ.).
- Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A., Kivisild T., Churnosov M. et al. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context. *American Journal of Human Genetics*, 2008, 82 (1), pp. 236–250. DOI: 10.1016/j.ajhg.2007.09.019.
- Excoffier L., Lischer H.E. Arlequin suite ver. 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 2010, 10, pp. 564–567. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.
- Nei M. *Molecular Population Genetics and Evolution*. Amsterdam, North-Holland Publ. Co., 1975. 288 p.

Information about the authors

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

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

Adamov Dmitry S., PhD, ORCID ID: 0009-0009-3527-4195; nimissin@mail.ru;

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

Potanina Anna Yu., ORCID ID: 0009-0000-7911-4673; potaninaaanna@gmail.com;

Pocheshkhova Elvira A., professor, PhD, DSc., ORCID ID: 0000-0002-8991-7194; eapocheshkhova@mail.ru

© 2025. This work is licensed under a CC BY 4.0 license