


# Оценка вклада монгольской экспансии в генофонд тувинцев


Л.Д. Дамба<sup>1,2</sup>, Е.В. Балановская<sup>2,3</sup>, М.К. Жабагин<sup>4</sup>, Ю.М. Юсупов<sup>5</sup>, Ю.В. Богунов<sup>2,6</sup>, Ж.М. Сабитов<sup>7</sup>, А.Т. Агджоян<sup>2,6</sup>, Н.А. Короткова<sup>2,3</sup>, М.Б. Лаврышина<sup>8</sup>, Б.Б. Монгуш<sup>9</sup>, У.Н. Кавай-оол<sup>10</sup>, О.П. Балановский<sup>3,6</sup> 

- <sup>1</sup> НИИ медико-социальных проблем и управления Республики Тыва, Кызыл, Россия  
<sup>2</sup> Медико-генетический научный центр, Москва, Россия  
<sup>3</sup> АНО «Биобанк Северной Евразии», Москва, Россия  
<sup>4</sup> Национальный центр биотехнологии, Астана, Казахстан  
<sup>5</sup> Институт стратегических исследований Республики Башкортостан, Уфа, Россия  
<sup>6</sup> Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия  
<sup>7</sup> Евразийский национальный университет им. Л.Н. Гумилева, Астана, Казахстан  
<sup>8</sup> Кемеровский государственный университет, Кемерово, Россия  
<sup>9</sup> Тувинский институт гуманитарных и прикладных социально-экономических исследований, Кызыл, Россия  
<sup>10</sup> Тувинский государственный университет, Кызыл, Россия

Для выявления следа монгольской экспансии в генофонде тувинцев впервые изучены генофонды двух самых многочисленных тувинских родов, для которых по данным гуманитарных наук ожидается наибольший вклад центральноазиатского компонента, связываемого с монгольской экспансией. При таком подходе результаты исследования могут служить верхней оценкой «монгольского влияния» на генофонд тувинцев в целом. По данным о 59 SNP-маркерах Y-хромосомы спектры гаплогрупп генофондов этих тувинских родов (монгуш,  $N = 64$ ; ооржак,  $N = 27$ ) 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 %) генофонда изученных тувинских родов. Для монголов наблюдается прямо противоположное соотношение: 10 % «североевразийских» и 75 % «центральноазиатских» гаплогрупп. Все полученные результаты – «генетические портреты», матрица генетических расстояний, дендрограмма и график многомерного шкалирования, отражающие генетические связи тувинских родов с популяциями Южной Сибири и Центральной Азии, свидетельствуют о значительном сходстве генофондов тувинских родов с популяциями Хакасии и Алтая и позволяют сделать вывод о формировании тувинских родов монгуш и ооржак на основе автохтонного населения (предположительно – местного самодийско-кетского субстрата). Малый вклад в генофонд этих родов «центральноазиатских» гаплогрупп позволяет считать, что и на генофонд тувинцев в целом монгольская экспансия не оказала значимого влияния.

Ключевые слова: Y-хромосома; SNP-полиморфизм; гаплогруппа; этногенез; род; тувинцы.

## Estimating the impact of Mongol expansion on gene pool of Tuvans

L.D. Damba<sup>1,2</sup>, E.V. Balanovskaya<sup>2,3</sup>, M.K. Zhabagin<sup>4</sup>, Y.M. Yusupov<sup>5</sup>, Y.V. Bogunov<sup>2,6</sup>, Z.M. Sabitov<sup>7</sup>, A.T. Agdzhoyan<sup>2,6</sup>, N.A. Korotkova<sup>2,3</sup>, M.B. Lavryashina<sup>8</sup>, B.B. Mongush<sup>9</sup>, U.N. Kawai-ool<sup>10</sup>, O.P. Balanovsky<sup>3,6</sup> 

- <sup>1</sup> Research Institute of Medical and Social Problems and Control of the Healthcare Department, Kyzyl, Russia  
<sup>2</sup> Research Centre for Medical Genetics, Moscow, Russia  
<sup>3</sup> Biobank of Northern Eurasia, Moscow, Russia  
<sup>4</sup> National Center for Biotechnology, Astana, Kazakhstan  
<sup>5</sup> Institute for Strategic Studies of the Republic of Bashkortostan, Ufa, Russia  
<sup>6</sup> Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, Russia  
<sup>7</sup> L.N. Gumilyov Eurasian National University, Astana, Kazakhstan  
<sup>8</sup> Kemerovo State University, Kemerovo, Russia  
<sup>9</sup> Tuvan Institute of Humanitarian and Applied Socio-Economic Studies, Kyzyl, Russia  
<sup>10</sup> Tuvan State University, Kyzyl, Russia

With a view to trace the Mongol expansion in Tuvan gene pool we studied two largest Tuvan clans – those, in which – according to data of humanities – one could expect the highest Central Asia ancestry, connected with the Mongol expansion. Thus, the results of Central Asian ancestry in these two clans component may be used as upper limit of the Mongol influence on the Tuvan gene pool in a whole. According to the data of 59 Y-chromosomal SNP markers, the haplogroup spectra in these Tuvan tribal groups (Mongush,  $N = 64$ , and Oorzhak,  $N = 27$ ) were similar. On average, two-thirds of their gene pools (63 %) are composed by North Eurasian haplogroups ( $N^*$ ,  $N1a2$ ,  $N3a$ ,  $Q$ ) connected with autochthonous populations of modern area of Tuvans. The Central Asian haplogroups ( $C2$ ,  $O2$ ) composed less than fifth part (17 %) of gene pool of the clans studied. The opposite ratio was revealed in Mongols: there were 10 % North Eurasian haplogroups and 75 % Central Asian haplogroups in their gene pool. All the results derived – “genetic portraits”, the matrix of genetic distances, the dendrogramme and the multidimensional scaling plot, which mirror the genetic connections between Tuvan clans and populations of South Siberia and East Asia, demonstrated the prominent similarity of the Tuvan gene pools with populations from and Khakassia and Altai. It could be therefore assumed that Tuvan clans *Mongush* and *Oorzhak* originated from autochthonous people (supposedly from

the local Samoyed and Kets substrata). The minor component of Central Asian haplogroups in the gene pool of these clans allowed to suppose that Mongol expansion did not have a significant influence on the Tuvan gene pool at a whole.

Key words: Y-chromosome; SNP-polymorphism; haplogroup; ethnogenesis; tribal group; Tuvans.

**КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:**

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;22(5):611-619. DOI 10.18699/VJ18.402

**HOW TO CITE THIS ARTICLE:**

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., Kavai-ool U.N., Balanovsky O.P. Estimating the impact of Mongol expansion on gene pool of Tuvans. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(5):611-619. DOI 10.18699/VJ18.402

Республика Тыва (Тува) расположена в самом сердце Азии – ее географическом центре, среди гор и предгорий Алтае-Саян. Через Тыву проходили и древние миграционные пути, и более поздние, в том числе Великий шелковый путь, соединявший восток и запад Евразии. Этим объясняется сложность культурогенеза коренного населения региона, где в течение длительного времени шло смешение и формирование различных племен, смена языков (сейчас тувинцы говорят на одном из тюркских языков), смена культурных парадигм (тувинцы исповедуют буддизм, но сохраняется и традиционный шаманизм), – все эти процессы могли оставить значимый след в генофонде тувинцев. Но одной из наиболее актуальных проблем в изучении их этногенеза остается степень монгольского влияния.

Историческая судьба надолго объединяла тувинские и монгольские племена, входившие в рамках Внешней Монголии в состав Китая (империи Цин). В результате Монгольской национальной революции 1911 г. и последующих событий Монголия приобрела независимость от Китая, а тувинский народ, входивший в состав Внешней Монголии, обрел независимость, образовав в 1926 г. Тувинскую народную республику. В 1944 г. республика вошла в состав СССР. Переплетения исторических судеб тувинских и монгольских племен могли оставить значимый след в генофонде современных тувинцев, и наиболее корректный путь выявить значимость монгольской экспансии в формировании генофонда тувинцев – это изучить те тувинские роды, для которых это влияние предполагается наиболее значимым.

Тувинцы, численность которых по переписи 2010 г. составила 249 тыс. человек (Итоги Всероссийской переписи населения 2010 года), подразделяются на 26 родов (Сердобов, 1971). К сожалению, по данным этнографов Тувинского института гуманитарных и прикладных социально-экономических исследований, в Тыве с 1970-х гг. не проводились комплексные историко-этнографические и лингвистические исследования по расселению и численности тувинских родов. Однако для семи из 26 родов (монгуш, ооржак, оюн, кужугет, хертек, салчак, донгак) этнографы предполагают значительное влияние монгольской экспансии. Суммарно эти семь родов составляют около половины численности всех тувинцев, к ним относятся и два самых многочисленных рода – монгуш и ооржак, на долю которых приходится треть (33 %) всей численности тувинцев. Поэтому для оценки степени монгольского

влияния на генофонд тувинцев мы изучили генофонд двух самых многочисленных родов из тех семи, для которых и предполагается наибольшее монгольское влияние (для любого другого из пяти малочисленных родов этой семерки сложно собрать репрезентативную выборку). Полученная оценка будет «верхней оценкой монгольского влияния» на генофонд тувинцев в целом, поскольку для остальной половины тувинского народа степень монгольского влияния этнографами, историками и лингвистами предполагается незначимой.

Автохтонной территорией родов монгуш и ооржак являются Западная и частично Центральная Тыва (Сердобов, 1971), но в настоящее время представители рода монгуш (около 57.5 тыс. чел.) проживают во всех кожуунах Тывы, а рода ооржак (около 25 тыс. чел.) – в основном в Западной Тыве (Барун-Хемчикский и Дзун-Хемчикский кожууны). На сегодняшний день нет единого мнения как о научной этимологии названий этих родов, так и об их этногенезе. Существуют две взаимоисключающие гипотезы их происхождения – «монгольская» и «тюркская», интерпретирующие различные совокупности данных этнографии, истории и лингвистики. Они подробно освещены нами в работе (Дамба и др., 2018), что позволяет дать здесь самые краткие сведения.

**«Монгольская» гипотеза.** Наиболее популярна версия монгольского происхождения этнонима «монгуш», который напрямую сопоставляется с этнонимом «монгол». У древних монголов этноним «монгол» имел форму «монгус» (*mongus*), и известный синолог Н.Ц. Мункуев считал ее не только одной из транскрипций этнонима «монгол», но и его особой формой (Татаринцев, 1980).

Этноним «ооржак» считается средневековым монголизмом и сопоставляется со старописьменным монгольским «огурчак» (брошенный, покинутый, одинокий) и современным монгольским «оорцог» (обособленный, отдельный).

**«Тюркская» гипотеза.** По мнению тюрколога-тувиноведа Б.И. Татаринцева (1986), этнонимы «ооржак» и «монгуш» имеют тюркское происхождение, как и этноним «тува». Большинство историков согласны с тем, что впервые данный этноним зафиксирован в китайских источниках VII в. Племя «дубо» входило в состав телеских племен наряду с древними уйгурами (Бичурин, 1950). Племя «туба» (тубас) также упоминается в монгольском источнике XIII в. «Сокровенное сказание монголов» как племя, покоренное в 1207 г. (Сокровенное сказание, 1941).

Предполагается, что род ооржак получил свое современное название «ооржак»-«огурчак» от монголов не позднее XIII–XIV вв. во время монгольской военной экспансии, так как в современном монгольском языке произошла замена слова «огурчак» на «оорцог» (Татаринцев, 1986). Огурские племена известны в письменных источниках V–VII вв. Часть их ушла на запад, дав начало народам хазаро-булгарской подгруппы тюркских языков. С другой стороны, по мнению большинства тюркологов этноним «уйгур» происходит от этнонима «огур», а кочевые уйгуры доминировали на территории современной Монголии и близлежащих территориях более века (745–847 гг. н. э.). Таким образом, этноним «ооржак» может восходить к тюркскому этнониму «огур» (Кляшторный, Савинов, 2005). Позже термином «огурчак» монголы называли племена, которые откочевывали из родных мест, спасаясь от завоевателей. Известно, что в XVII в. ооржаки кочевали вместе с другими родами по Горному Алтаю и Верхнему Приобью за пределами современной Тувы (Сердобов, 1971). Б.О. Долгих (1960) считал ооржаков в XVII–XVIII вв. монголоязычными, но в то же время приводил документ 1652 г., в котором ооржаки относятся к тюркоязычным родам.

Этимологию названия «монгуш» Б.И. Татаринцев предпочитал искать в южносибирских и древнетюркских языках. В тюркской этнонимии «монгуш» имеет соответствия с киргизским «*муңгуш*», башкирским «*мунаш*», чувашским «*моң*», якутским «*муң*» и древнетюркским «*muṅqas*» (Древнетюркский словарь, 1969). Б.И. Татаринцев допускает вхождение монголоязычного компонента в состав тувинского этноса, но считает, что результат этого процесса был минимальным и потому мог не найти прямого отражения в тувинской этнонимии и этногенезе тувинских родов (Татаринцев, 1986).

Таким образом, в отношении обоих наиболее многочисленных родов тувинцев существуют две альтернативные версии их происхождения: одна возводит их этногенез к монголам или в целом к пришлому населению из Центральной Азии, вторая версия связывает их происхождение с местным тюркоязычным населением – с тем автохтонным населением, которое позднее перешло на тюркский язык.

Цель данной работы – впервые по широкой панели SNP-маркеров Y-хромосомы изучить структуру генофонда наиболее многочисленных тувинских родов монгуш и ооржак, для которых предполагается значительный вклад «монгольского» компонента, выявить их генетические связи с народами Сибири и Центральной Азии и дать «верхнюю оценку монгольского влияния» на генофонд тувинцев в целом.

## Материалы и методы

Материалом для исследования послужила геномная ДНК, выделенная из образцов венозной крови методом фенол-хлороформной экстракции.

Суммарный объем выборки  $N = 91$ : образцы представителей рода монгуш собраны в Чаа-Хольском кожууне ( $N = 64$ ), а рода ооржак – в Барун-Хемчикском кожууне ( $N = 27$ ) Республики Тыва (рис. 1). В выборке представлены образцы крови только тех мужчин-тувинцев, которые

не состояли друг с другом в пределах третьей степени родства и все предки которых относились к данному роду 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).

Генотипирование SNP-маркеров проведено методом ПЦР в реальном времени на приборах StepOnePlus и 7900HT (Applied Biosystems, США) с использованием технологии Taqman (Applied Biosystems) по 59 SNP-маркерам: M130, M217, F2613, F2386, F1788, F3918, F3830, M86, F5485, SK1066, F3791, F11899, F5481, F11791, F14768, F3960, P53.1, CTS4021, M407, Z12266, M174, M69, M170, M253, M223, P37, M304, M267, M172, M47, M67, M92, M12, M9, M20, M231, LLY22g, M178, L708, L666, B211, M2118, VL29, Z236, F4205, P31, M122, M242, M120, M378, M207, M198, M458, M343, M73, M269, M124, M70 и chrY:15310670 T>C. Номенклатура гаплогрупп в таблице частот (см. таблицу) дана согласно дереву Y-хромосомы ISOGG 2018 ([https://isogg.org/tree/ISOGG\\_YDNA\\_Tree\\_Trunk.html](https://isogg.org/tree/ISOGG_YDNA_Tree_Trunk.html)), названия недавно открытых маркеров, подразделяющих гаплогруппу N3 на субветви N3a1, N3a2, N3a3, N3a4, N3a5, даны согласно (Puumäe et al., 2016).

По частотам гаплогрупп в популяциях рассчитаны генетические расстояния Нея (Nei, 1975). Расчет проведен в программе DJgenetic ([www.genofond.ru](http://www.genofond.ru)), созданной Ю.А. Серегиним и Е.В. Балановской. Многомерные методы анализа проведены в программе Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2001) с применением метода Уорда (Ward's method). Для сравнения использованы неопубликованные данные о частотах гаплогрупп Y-хромосомы в популяциях Сибири и Центральной Азии из базы данных Y-base, разработанной под руководством О.П. Балановского ([www.genofond.ru](http://www.genofond.ru)).

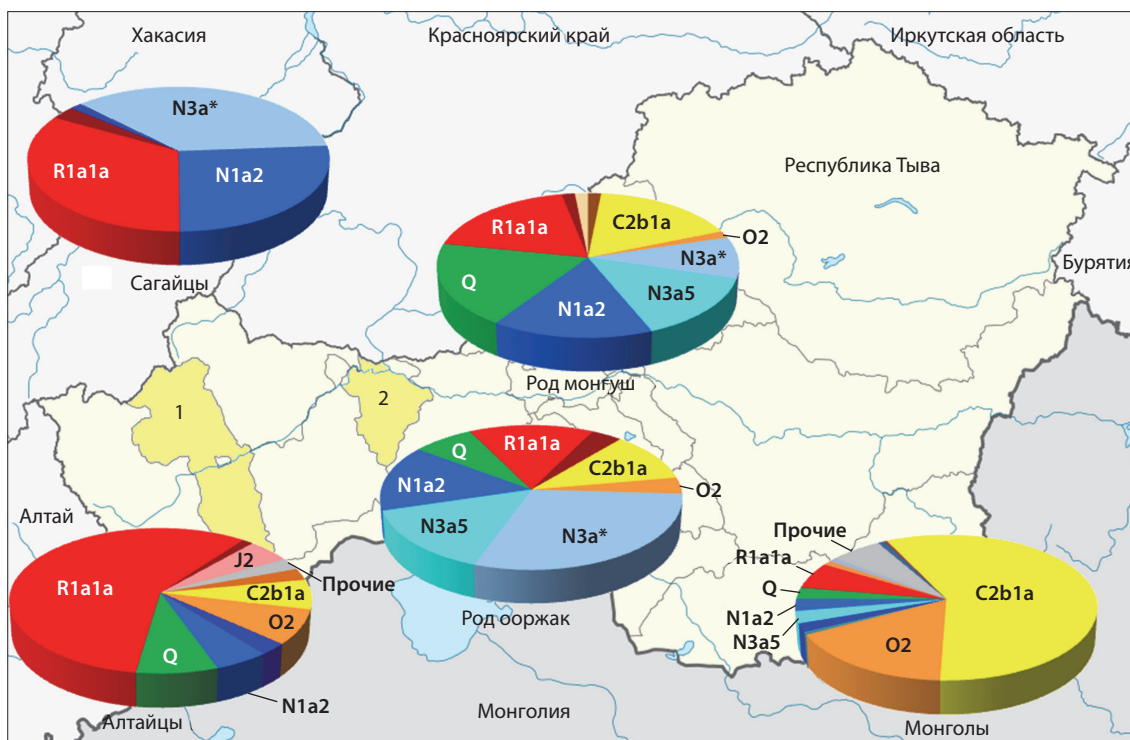
## Результаты исследования и обсуждение

### «Генетические портреты» родов монгуш и ооржак

В генофонде рода монгуш выявлено 10 гаплогрупп (см. рис. 1 и таблицу). Три наиболее частые гаплогруппы, составляющие более половины генофонда, – C2, Q, R1a1a – встречены с равными частотами (19 %). Более трети генофонда (39 %) составили субветви гаплогруппы N. Остальные гаплогруппы (суммарно 6 %) – O2, R2a, R1b – встречены у единичных представителей рода монгуш.

В генофонде рода ооржак выявлено 9 гаплогрупп (см. рис. 1 и таблицу). С наибольшей частотой (30 %) встречена гаплогруппа N3a, с равными частотами (15 %) – гаплогруппы N1a2, N3a5, R1a1a. Более редки (7 %) гаплогруппы Q и C2b1a3. Остальные гаплогруппы (суммарно 12 %) – C2b1a2a, O2, R1b – встречены у единичных представителей рода ооржак.

В целом генофонды двух изученных нами родов характеризуются сходным спектром гаплогрупп, хотя и различаются по их частотам (одной из причин может быть более чем двукратное различие объемов выборок). Две трети Y-генофондов обоих родов (в среднем 63 %) представлены «североевразийскими» гаплогруппами N и Q (см. таблицу), тогда как «центральноазиатские» гаплогруппы C2



**Рис. 1.** Спектры гаплогрупп Y-хромосомы в генофондах тувинских родов ооржак, монгуш и соседних популяций Южной Сибири и Центральной Азии.

Секторы на диаграммах отражают долю гаплогрупп в генофонде. 1 – Барун-Хемчикский кожуун (место сбора образцов представителей рода ооржак); 2 – Чаа-Хольский кожуун (место сбора образцов представителей рода монгуш).

Частоты (в %) гаплогрупп Y-хромосомы в генофондах тувинских родов ооржак, монгуш и соседних популяций Южной Сибири и Центральной Азии

Гаплогруппа Y-хромосомы	SNP-маркер	Род ооржак (N = 27)	Род монгуш (N = 64)	Монголы (N = 852)	Сагайцы (N = 69)	Алтайцы (N = 76)
D	M174	0	0	0.8	0	2.6
C2*	M217	0	1.6	0.4	0	0
C2b1a1	F3918	0	0	4.0	0	0
C2b1a3	F3791	7.4	0	17.5	0	2.6
C2b1a2a	M86	3.7	17.2	26.6	0	3.9
C2c1	F2613	0	0	9.6	0	0
O2	M122	3.7	1.6	16.7	0	7.9
N*	M231	0	0	1.8	1.4	2.6
N3a	L708	29.6	9.4	0	36.2	0
N3a5	F4205	14.8	14.1	2.7	0	0
N1a2	L666	14.8	15.6	2.7	26.1	5.3
Q	M242	7.4	18.8	2.6	0	7.9
R1a1a	M198(xM458)	14.8	18.8	5.9	33.3	57.9
R1b	M343(xM269)	3.7	1.6	1.1	2.9	1.3
R2a	M124	0	1.6	0.9	0	0
J2	M172	0	0	0.7	0	5.3
Прочие		0	0	6.1	0	2.6
Суммарные значения (%)						
«Североевразийские»	N и Q	67	58	10	64	16
«Центральноазиатские»	C и O	15	20	75	–	14

Примечание. Символ «\*» в названии гаплогрупп означает наличие предкового маркера и отсутствие мутаций всех изученных дочерних гаплогрупп. В категорию «прочие» включены гаплогруппы с частотой менее 1%.



и О в генофондах тувинских родов, напротив, занимают весьма скромное место – в среднем 17 %.

Рассмотрим детальнее распространение гаплогрупп, встречающихся в генофондах тувинских родов.

**Гаплогруппа С2** достигает максимума в Центральной Азии (Wells et al., 2001; Zerjal et al., 2003), хотя ее варианты распространены и у других народов Сибири и Дальнего Востока. Например, у родоплеменной группы бурят Иркутской области – эхиритов – гаплогруппа С2 встречается с частотой 88 % (Y-base), у казахов разных областей Казахстана суммарная частота вариантов гаплогруппы С2 варьирует от 17 до 81 % (Abilev et al., 2012; Жабагин и др., 2013, 2014; Zhabagin et al., 2017), у популяций бассейна Амура (нанайцы, негидальцы, нивхи, ульчи) – от 40 до 65 %, у эвенков – до 68 % (Y-base), у киргизов Памира – до 22 %, среди тюрков Алтая она встречается с относительно высокой частотой (16 %) только у теленгитов (Балановская и др., 2014; Балаганская и др., 2011а, 2016). У изученных тувинских родов частота гаплогруппы С2 невелика – 19 % у монгуш и 11 % у ооржак, в то время как у монголов она составляет почти две трети генофонда и состоит из различных генетических линий (субгаплогрупп).

**Гаплогруппа О**, которую также можно считать характерной для популяций Центральной Азии, у тувинских родов редка: и у рода монгуш, и у рода ооржак обнаружено лишь по одному носителю этой гаплогруппы, тогда как у монголов она является второй по частоте (см. таблицу и рис. 1), достигая 17 % их генофонда.

Таким образом, условно «центральноазиатские» гаплогруппы С и О, составляющие три четверти генофонда монголов (75 %, см. таблицу), являются минорными в генофонде даже тех тувинских родов, для которых предполагается максимальная связь с монгольской экспансией. Поэтому для генофонда тувинцев в целом можно ожидать, что их частота будет существенно ниже (исходя из соотношения численности родов, для которых предполагается влияние монгольской экспансии, и тех родов, для которых это влияние исключается). Дальнейший анализ распространения в Евразии новых субветвей гаплогрупп С и О, выявляемых благодаря полногеномным исследованиям Y-хромосомы и массовому скринингу по новым субветвям популяций коренного народонаселения Евразии, позволит уточнить этногенетические связи тувинцев с другими популяциями. Однако полученные данные позволяют считать, что невысокая доля «центральноазиатского» компонента в генофонде тувинских родов отражает небольшой генетический пласт, предположительно маркирующий следы монгольской экспансии. Тем не менее необходима проверка и иных гипотез. Одно из ответвлений Великого шелкового пути – караванной дороги, соединявшей Восточную Азию со Средиземноморьем за 15 веков до монгольской экспансии, проходило через Тыву и также могло привести центральноазиатские генофонды. Территория современной Тывы входила в сферу культурного влияния хунну (сюнну), которое могло сопровождаться и одной из наиболее ранних волн генетического взаимодействия центральноазиатских и южносибирских популяций.

**Гаплогруппа N**, распространенная по всему северу Евразии от Скандинавии до Дальнего Востока (Rootsi et al., 2007), в работе по полному секвенированию Y-хромосомы

с участием нашего коллектива (Pumäe et al., 2016) была подразделена на ряд ветвей со своими ареалами. В генофонде изученных нами тувинцев она представлена двумя ветвями – N1a2 и N3a.

**Ветвь N1a2** максимальной частоты достигает в популяциях Западной Сибири (92 % у нганасан) и Южной Сибири (34 % у хакасов, 25 % у тофаларов) (Y-base). У тувинцев ее частота достигает 15.6 % у рода монгуш и 15 % у рода ооржак, тогда как у монголов ее частота в три раза меньше (5 %). Предполагается, что гаплогруппа N1a2 может отражать вклад самодийского компонента в генофонд тувинских родов (Харьков и др., 2013).

**Ветвь N3a** является мажорной для рода ооржак, составляя почти половину его генофонда (45 %), и представлена двумя субветвями – N3a\* и N3a5. Эти же субветви характерны для рода монгуш, хотя и встречены с меньшими частотами: N3a\* – 9 %, N3a5 – 14 % (см. таблицу). Гаплогруппа N3a5 с высокой частотой обнаружена, например, у хоринских бурят Забайкалья – 82 % (Харьков и др., 2014), в то время как у монголов она редка (6 %). Гаплогруппа N3a\* обнаружена только в популяциях Южной Сибири, высокой частоты (до 40 %) достигая у хакасов-сагайцев и шорцев (Pumäe et al., 2016) (Y-base).

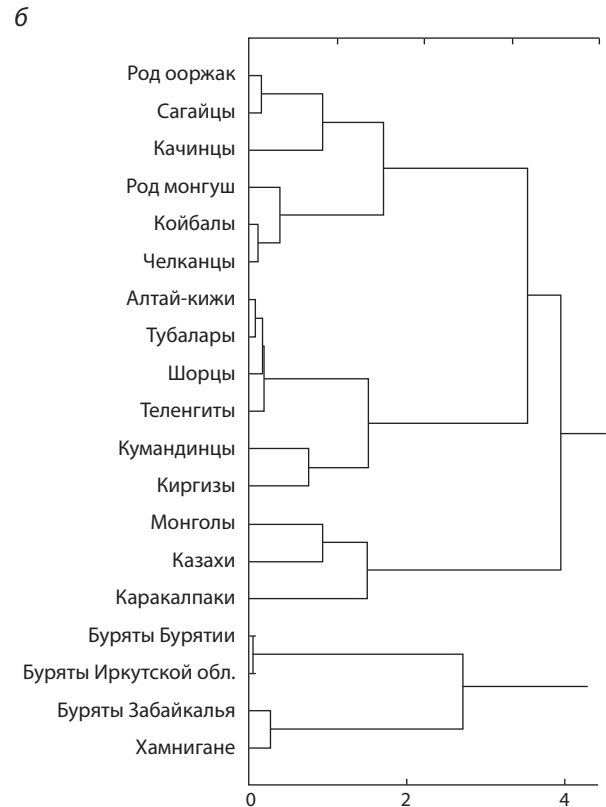
**Гаплогруппа Q**. Основной ареал распространения гаплогруппы Q – Западная и Южная Сибирь. Максимальных частот гаплогруппа Q достигает (Y-base) в генофонде кетов (84 %), селькупов (66 %), северных алтайцев (более половины генофонда челканцев), койбалов и кызыльцев Хакасии (44 %) (Балаганская и др., 2011б). Гаплогруппа Q составляет пятую часть генофонда рода монгуш, тогда как у монголов она встречена с частотой лишь 3 %. Наличие гаплогруппы Q в генофонде тувинских родов может отражать генетический вклад самодийских и палеосибирских племен.

Таким образом, в генофонде тувинских родов ооржак и монгуш, для которых предполагается наибольшее влияние монгольской экспансии, две трети генофонда представлены типичными «североевразийскими» гаплогруппами (58 % у монгуш и 67 % у ооржак). Это подтверждает гипотезу о значительном автохтонном компоненте в генофондах тувинских родов, тем более что N3a\* пока нигде нами не встречена, кроме популяций Южной Сибири.

**Гаплогруппа R1a1a**. В пределах панъевразийской гаплогруппы R1a1a выделяют две крупные генетические линии (субгаплогруппы): «европейскую» (маркер M458) и «азиатскую» (маркер Z93), почти отсутствующую на территории Европы (Балановский, 2015) и с наибольшей частотой встречающуюся в Южной Сибири и в северном Индостане. В Алтае-Саянском регионе «азиатская» ветвь с высокими частотами встречается у многих народностей – шорцев, тубаларов, алтай-кижи, теленгитов, сагайцев, кызыльцев, койбалов, телеутов (Y-base) (Харьков и др., 2009). Она составляет ощутимую часть генофондов тувинских родов (19 % у монгуш, 15 % у ооржак); у монголов ее частота значительно ниже (6 %). Это также свидетельствует в пользу гипотезы преобладания автохтонного компонента даже в генофонде тувинских родов, потенциально в наибольшей степени подвергшихся монгольскому влиянию. Если «североевразийские» гаплогруппы дополнить вариантами R1a1a, то на долю та-

**а**

Популяции	$\bar{d}$ (среднее)	Род ооржак	Род монгуш
Род ооржак	0.28	0	0.28
Род монгуш	0.28	0.28	0
Сагайцы	0.31	0.16	0.45
Койбалы	0.47	0.68	0.26
Шорцы	0.53	0.48	0.57
Тубалары	0.69	0.92	0.46
Алтай-кижи	0.70	0.89	0.51
Челканцы	0.72	1.05	0.40
Качинцы	0.79	0.85	0.73
Теленгиты	0.80	0.95	0.65
Буряты Забайкалья	0.98	0.99	0.97
Монголы	1.01	1.36	0.65
Хамнигане	1.02	1.03	1.01
Кумандинцы	1.44	1.56	1.32
Каракалпаки	1.49	1.75	1.22
Киргизы	1.57	1.75	1.39
Казахи	1.70	1.71	1.70
Буряты Бурятии	1.86	1.88	1.84
Буряты Иркутской области	3.32	3.37	3.26



**Рис. 2.** Матрица генетических расстояний ( $d$ ) от генофондов тувинских родов ооржак и монгуш до популяций Сибири и Центральной Азии (**а**) и дендрограмма их генетического взаиморасположения (**б**).

кого «не-центральноазиатского» компонента придется в среднем четыре пятых генофонда тувинских родов (монгуш – 77 %, ооржак – 81 %), в то время как у монголов – всего лишь 16 % их генофонда, что явно противоречит гипотезе значительной роли монгольской экспансии в формировании генофонда тувинцев.

**Положение тувинских родов в генетическом пространстве Сибири и Центральной Азии**

Количественную оценку того, какое место по совокупности всех гаплогрупп занимают изученные нами тувинские роды монгуш и ооржак в генетическом пространстве других народов Сибири и Центральной Азии, дает матрица генетических расстояний ( $d$ ), где представлены популяции, изученные по той же широкой панели SNP-маркеров, что и тувинцы (рис. 2). В первом столбце матрицы расстояний представлены средние генетические расстояния ( $\bar{d}$ ) по обоим родам. Затем все популяции ранжированы по степени их средней генетической близости к тувинским родам и формально подразделены на два класса – популяций, генетически близких к тувинским родам ( $\bar{d} < 1$ ) и генетически далеких ( $\bar{d} > 1$ , отмечены на рис. 2, **а** серым фоном).

Прежде всего отметим, что хакасы-сагайцы почти в два раза генетически ближе к роду ооржак ( $d = 0.16$ ), чем тувинские роды друг к другу ( $d = 0.28$ ), а другие группы хакасов – койбалы и кызыльцы – столько же генетически близки к роду монгуш ( $d = 0.26$ ), как и сами тувинские роды друг к другу ( $d = 0.28$ ). В целом к тувинским родам

наиболее генетически близки популяции хакасов, шорцев, северных алтайцев (за исключением крайне своеобразных кумандинцев, на дендрограмме присоединившихся к киргизам) и южных алтайцев. Буряты Забайкальского края ( $\bar{d} = 0.98$ ) фактически столь же генетически далеки от тувинцев, как и монголы ( $\bar{d} = 1.01$ ). Большее сходство с тувинцами забайкальских бурят по сравнению с географически соседними бурятами Иркутской области ( $d = 3.37$ ) и Республики Бурятия ( $d = 1.88$ ) связано с очень высокой частотой в Забайкалье «североевразийской» гаплогруппы N3a5 (82 %), составляющей у тувинских родов около 15 %.

Монголы открывают список популяций, генетически удаленных от тувинских родов ( $\bar{d} > 1$ ), однако род монгуш в два раза генетически ближе к монголам ( $d = 0.65$ ), чем род ооржак ( $d = 1.36$ ). Та же тенденция наблюдается и для генетических расстояний до каракалпаков ( $d = 1.22$  для монгуш,  $d = 1.75$  для ооржак) и до киргизов ( $d = 1.39$  для монгуш,  $d = 1.75$  для ооржак). Это указывает на относительно больший генетический вклад «центрально-азиатского» компонента в генофонд рода монгуш, что согласуется с данными этнографии. Однако по абсолютной величине этот вклад остается малым по сравнению с генетическим вкладом автохтонного населения региона, что отражено на дендрограмме (см. рис. 2, **б**). Род ооржак вошел в генетический кластер с сагайцами и качинцами Хакасии, а род монгуш – в кластер с койбалами Хакасии и челканцами Северного Алтая. В соседний кластер вошли шорцы и другие группы алтайцев с присоединившимися

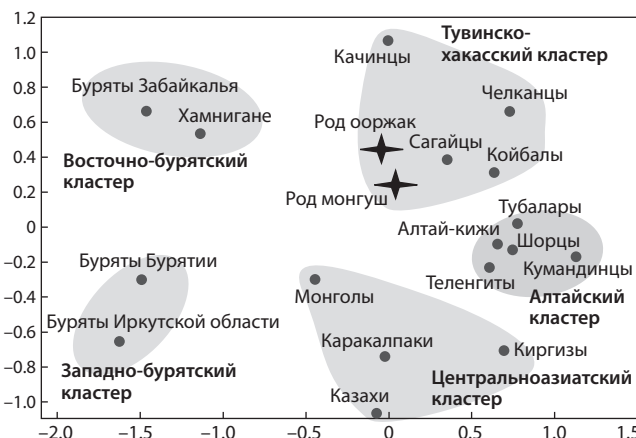
к ним киргизами. Монголы же объединились вместе с казахами и каракалпаками в отдаленный от тувинцев кластер. Буряты и хамнигане образовали еще более генетически далекий кластер. Таким образом, дендрограмма хорошо иллюстрирует вывод о преобладании в генофонде тувинцев компонента, унаследованного от автохтонного населения, генетически сходного с западными соседями – современным населением Хакасии и Алтая, но генетически далекого от современных южных и восточных соседей – монголов и бурят.

Более точным и информативным является график многомерного шкалирования (рис. 3), на котором выделились пять кластеров. Огромное генетическое разнообразие популяций бурят отразилось в наличии двух четко отличающихся кластеров – западно-бурятского и восточно-бурятского. Ближе, чем восточные соседи тувинцев (буряты Бурятии и Иркутской области), расположились южные соседи – монголы, но они образовали вместе с другими народами Центральной Азии (каракалпаками, казахами и киргизами) собственный центральноазиатский кластер. Наиболее близки друг к другу в генетическом пространстве Сибири и Центральной Азии тувинско-хакасский и компактный алтайский кластеры. В целом рис. 3 вновь подтверждает уже полученную картину – наибольшую генетическую близость обоих тувинских родов к популяциям Хакасии и Алтая, и слабый, но более явный след центральноазиатского компонента у рода монгуш, нежели у рода ооржак.

### Заключение

Генофонды двух самых крупных родов тувинцев оказались сходными по спектру гаплогрупп Y-хромосомы, что указывает на единство их происхождения. Различия в частотах гаплогрупп могут быть вызваны, прежде всего, небольшими выборками. Однако проявившаяся несколько большая генетическая близость рода монгуш к монгольским популяциям может указывать на то, что они испытали большее влияние своих южных соседей. Речь здесь идет о довольно слабом генетическом следе населения Центральной Азии. Можно ли связывать его только с поздней монгольской экспансией (проявившей себя в этнониме монгуш) или с более ранними и постоянными миграциями из Центральной Азии, остается вопросом, на который можно искать ответ при дальнейшем выявлении новых субветвей Y-хромосомы и скрининге населения Северной, Центральной и Восточной Азии по SNP-маркерам этих новых субветвей.

Как бы ни решился вопрос об источнике небольшого «центральноазиатского» генетического пласта, проведенное исследование однозначно указывает, что основная часть генофонда тувинских родов, наиболее уверенно связываемых этнографами с монгольской экспансией, унаследована от автохтонного населения Алтае-Саянского нагорья. Преобладание в их генофонде «североевразийских» гаплогрупп Q, N1a2, N3a позволяет предположить, что он сформировался на основе самодийско-кетских племен, населявших территорию современной Тывы с эпохи неолита (VI–III тысячелетия до н. э.). Вывод об относительно невысокой доле восточноевразийских гаплогрупп в генофонде тувинских родов монгуш и ооржак, отражающих более



**Рис. 3.** Генофонды тувинских родов монгуш и ооржак в контексте популяций Южной Сибири и Центральной Азии.

Популяции тувинцев: род ооржак, род монгуш; народности Хакасии: качинцы, сагайцы, койбалы; северных алтайцев: челканцы, тубалары, кумандинцы; южных алтайцев: алтай-кижи, теленгиты. График многомерного шкалирования построен по частотам 75 гаплогрупп Y-хромосомы в 19 популяциях Южной Сибири и Центральной Азии. Величина стресса – 0.13, алиенации – 0.15.

поздний и менее значимый генетический пласт, согласуется с данными антропологии о том, что южносибирский пласт в этногенезе тувинцев является более ранним и более значимым по сравнению с южным центральноазиатским (Аксанова, 2009). Следует подчеркнуть, что данные генетики и антропологии свидетельствуют только о биологическом следе миграций, их демографического интенсивности и вклада в генофонд, но ничего не говорят об интенсивности культурных влияний, оценка которых целиком находится в области этнографии и истории.

Данное исследование специально проведено именно по отцовским линиям Y-хромосомы, наследующимся так же, как этнонимы родов, однако в настоящее время ведется анализ генофондов народов Южной Сибири и Центральной Азии по большим (широкогеномным) панелям аутомомных маркеров. Таким образом, эта работа является первым шагом в реконструкции взаимодействия коренного населения Южной Сибири и Центральной Азии. Лишь комплексное популяционно-генетическое и историко-этнографическое исследование родовой структуры тувинцев и родовой структуры монголов (поскольку в состав современных монголов вошли племена различного этногенеза) и других народов Центральной Азии и Сибири может открыть некоторые страницы истории населения в самом центре Азии – крупнейшей части света как по территории, так и по численности населения.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность коллективам Барун-Хемчикской и Чаа-Хольской центральных кожуунных больниц за неоценимую помощь при сборе биологического материала, а также информанту Олегу Константиновичу Тамдыну за предоставление данных о численности тувинских родов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект



№ 17-06-00472\_a, в рамках темы государственного задания ФАНО России для Медико-генетического научного центра и в рамках государственного задания ФАНО России для ИОГен РАН (тема АААА-А16-116111610171-1).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Список литературы / References

Аксьянова Г.А. Основные результаты расогенетических исследований в Туве в XX столетии. Археология, этнография и антропология Евразии. 2009;4(40):137-144. [Aksyanova G.A. The main results of physical anthropological studies in Tuva in XX century. Archeologiya, Etnografiya i Antropologiya Eurasii = Archeology, Ethnography and Anthropology of Eurasia. 2009;4(40):137-144. (in Russian)]

Балаганская О.А., Балановская Е.В., Лавряшина М.Б., Исакова Ж.Т., Сабитов Ж.М., Фролова С.А., Романов А.Г., Дибирова Х.Д., Кузнецова М.А., Захарова Т.А., Урашин В.М., Балаганский А.Г., Питччипан Р., Баранова Е.Г., Балановский О.П. Полиморфизм Y-хромосомы у тюркоязычного населения Алтае-Саян, Тянь-Шаня и Памира в контексте взаимодействия генофондов Западной и Восточной Евразии. Мед. генетика. 2011a;10(3):12-22. [Balaganskaya O.A., Balanovskaya E.V., Lavryashina M.B., Isakova Z.T., Sabitov Z.M., Frolova S.A., Romanov A.G., Dibirova Kh.D., Kuznetsova M.A., Zakharova T.A., Urasin V.M., Balagansky A.G., Pitchappan R., Baranova E.G., Balanovsky O.P. Y-chromosomal polymorphism in Turkic-speaking populations from Altai-Sayan, Tien-Shan and Pamir mountains in context of the interaction between western and eastern Eurasian gene pools. Meditsynskaya Genetika = Medicine Genetics. 2011a;10(3):12-22. (in Russian)]

Балаганская О.А., Лавряшина М.Б., Кузнецова М.А., Романов А.Г., Дибирова Х.Д., Фролова С.А., Кузнецова А.А., Захарова Т.А., Баранова Е.Е., Теучез И.Э., Ромашкина М.В., Сабитов Ж., Тажигулова И., Нимадава П., Балановская Е.В., Балановский О.П. Генетическая структура по маркерам Y-хромосомы народов Алтая (Россия, Казахстана, Монголии). Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. Антропология. 2011b;2:25-39. [Balaganskaya O.A., Lavryashina M.B., Kuznetsova M.A., Romanov A.G., Dibirova Kh.D., Frolova S.A., Kuznetsova A.A., Zakharova T.A., Baranova E.E., Teutchez I.E., Romashkina M.V., Sabitov Z., Tazhigulova I., Nimadava P., Balanovskaya E.V., Balanovsky O.P. Genetic structure of Altai people (Russia, Kazarhstan, Mongolia). Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria XXIII. Antropologia = Vestnik of Moscow University. Ser. XXIII. Anthropology. 2011b;2: 25-39. (in Russian)]

Балаганская О.А., Дамба Л.Д., Жабагин М.К., Агджоян А.Т., Юсупов Ю.М., Сабитов Ж.М., Богунов Ю.В., Балаганский А.Г., Султанова Г.Д., Долинина Д.О., Падюкова А.Д., Схалыхо Р.А., Маркина Н.В., Букин А.Г., Лавряшина М.Б., Балановская Е.В., Баранова Е.Г., Балановский О.П. Монгольский след в генофонде народов вдоль степной полосы Евразии. Соврем. проблемы науки и образования. 2016;4:211. [Balaganskaya O.A., Damba L.D., Zhabagin M.K., Agdzhoyan A.T., Yusupov Y.M., Sabitov Z.M., Bogunov Y.V., Balaganskiy A.G., Sultanova G.D., Dolinina D.O., Padyukova A.D., Shalyaho R.A., Markina N.V., Bukin A.G., Lavryashina M.B., Balanovskaya E.V., Baranova E.G., Balanovsky O.P. Mongolian trace in gene pool of populations along the steppe of Eurasia. Sovremennyye Problemy Nauki i Obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education. 2016;4:211. (in Russian)]

Балановская Е.В., Балаганская О.А., Дамба Л.Д., Дибирова Х.Д., Агджоян А.Т., Богунов Ю.В., Жабагин М.К., Исакова Ж.Т., Лавряшина М.Б., Балановский О.П. Влияние природной среды на формирование генофонда тюркоязычного населения гор и степных предгорий Алтае-Саян, Тянь-Шаня и Памира. Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. Антропология. 2014;2:46-55. [Bala-

novskaya E.V., Balaganskaya O.A., Damba L.D., Dibirova Kh.D., Agdzhoyan A.T., Bogunov Y.V., Zhabagin M.K., Isakova Z.T., Lavryashina M.B., Balanovsky O.P. Impact of the environment on the gene pool of Turkic-speaking populations of mountains and steppes in Altay, Sayan, Tien Shan and Pamir. Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria XXIII. Antropologia = Vestnik of Moscow University. Ser. XXIII. Anthropology. 2014;2:46-55. (in Russian)]

Балановский О.П. Генофонд Европы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. [Balanovsky O.P. The Gene Pool of Europe. Moscow: KMK Publ., 2015. (in Russian)]

Бичурин Н.Я. [Иакинф]. Собрание сведений о народах, обитавших в Средней Азии в древние времена. М.; Л.: АН СССР; Ин-т этнографии им. Миклухо-Маклая, 1950;302-317. [Bitchurin N.Y. [Iakinf]. The Collection of Information about the Peoples Inhabiting Central Asia in Ancient Times. Moscow; Leningrad: AN SSSR; Mikluho-Maklay Institute of Ethnography, 1950;302-317. (in Russian)]

Дамба Л.Д., Айыжы Е.В., Монгуш Б.Б., Жабагин М.К., Юсупов Ю.М., Богунов Ю.В., Сабитов Ж.М., Агджоян А.Т., Маркина Н.В., Доржу Ч.М., Балановская Е.В., Балановский О.П. Комплексный подход в изучении родовой структуры тувинцев на примере родов *ооржак* и *монгуш*. Вестн. Тув. гос. ун-та. 2018;2. [Damba L.D., Aiyzhy E.V., Mongush B.B., Zhabagin M.K., Yusupov Y.M., Bogunov Y.V., Sabitov Z.M., Agdzhoyan A.T., Markina N.V., Dorzhu C.M., Balanovskaya E.V., Balanovsky O.P. Complex approach in tribal structure of Tuvars by the example of tribal groups *Oorzhak* and *Mongush*. Vestnik Tuvinskogo Gosudarstvennogo Universiteta = Bulletin of Tuvan State University. 2018;2. (in Russian)]

Долгих Б.О. Родовой и племенной состав народов Сибири в XVII в. М.: Изд-во АН СССР, 1960. [Dolgikh B.O. The Clan and Tribal Composition of Siberian Ethnic Groups in 17th Century. Moscow: AN SSSR Publ., 1960. (in Russian)]

Древнетюркский словарь. Л.: Наука, 1969:120-364. [Old Turkic Vocabulary. Leningrad: Nauka Publ., 1969;120-364. (in Russian)]

Жабагин М.К., Дибирова Х.Д., Фролова С.А., Сабитов Ж.М., Юсупов Ю.М., Утевская О.М., Тарлыков П.В., Тажигулова И.М., Балаганская О.А., Нимадава П., Захаров И.А., Балановский О.П. Связь изменчивости Y-хромосомы и родовой структуры: генофонд степной аристократии и духовенства казахов. Вестн. Моск. ун-та. Сер. XXIII. Антропология. 2014;1:96-101. [Zhabagin M.K., Dibirova Kh.D., Frolova S.A., Sabitov Z.M., Yusupov Y.M., Utevskaia O.M., Tarlikov P.V., Tazhigulova I.M., Balaganskaya O.A., Nimadava P., Zakharov I.A., Balanovsky O.P. The relation between the Y-chromosomal variation and the clan structure: the gene pool of the steppe aristocracy and the steppe clergy of the Kazakhs. Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria XXIII. Antropologia = Vestnik of Moscow University. Ser. XXIII. Anthropology. 2014;1:96-101. (in Russian)]

Жабагин М.К., Сабитов Ж., Балаганская О., Богунова А., Фролова С., Тажигулова И., Нимадава П., Захаров-Гезехус И.А., Балановский О.П. Возможная роль социального отбора в распространении мажорных гаплотипов Y-гаплогруппы С3\* у народов Центральной Азии. 5-я Международ. конф. «Алексеевские чтения» памяти академиков Т.И. Алексеевой и В.П. Алексеева. М., 2013. [Zhabagin M.K., Sabitov Z., Balaganskaya O., Bogunova A., Frolova S., Tazhigulova I., Nimadava P., Zakharov-Gezehus I.A., Balanovsky O.P. The possible role of social selection in the distribution of major haplotypes of Y-haplogroup C\* in the people of Central Asia. 5th Int. conf. "Alexeev reading" on the memory of T.I. Alexeeva and V.P. Alexeev. Moscow, 2013. (in Russian)]

Итоги Всероссийской переписи населения 2010 года. Доступно на [http://www.gks.ru/free\\_doc/new\\_site/perepis2010/croc/perepis\\_itogi1612.htm](http://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm). [The Results of population census in Russia in 2010. Available at [http://www.gks.ru/free\\_doc/new\\_site/perepis2010/croc/perepis\\_itogi1612.htm](http://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/croc/perepis_itogi1612.htm) (in Russian)]

Кляшторный С.Г., Савинов Д.Г. Степные империи древней Евразии. СПб.: Филол. ф-т С.-Петербурга. ун-та, 2005. [Klyashtorny S.G.,



- Savinov D.G. *Steppe Empires of Ancient Eurasia*. St. Petersburg: Faculty of Philology of St. Petersburg State University, 2005. (in Russian)]
- Маннай-оол М.Х. Тувинцы. Происхождение и формирование этноса. Новосибирск: Наука, 2004;99-166. [Mannai-ool M.Kh. *Tuvan People. The Origin and Formation of the Ethnos*. Novosibirsk: Nauka Publ., 2004;99-166. (in Russian)]
- Сердобов Н.А. История формирования тувинской нации. Кызыл: Тув. кн. изд-во, 1971. [Serdobov N.A. *The History of Formation of Tuvan People*. Kyzyl: Tuvinskoye Knizhnoye Izdatelstvo, 1971. (in Russian)]
- Сокровенное сказание. Монгольская хроника 1240 г. под названием Mongrol-un Nirucatobcayan. Юань Чао Би Ши (пер. С.А. Козина). Монгольский обыденный сборник. М.; Л., 1941. [The Secret Story. *The Mongolian Chronicle of 1240 Under the Name Mongrol-un Nirucatobcayan*. Yuan Chao Bi Shi (translated by S.A. Kozin). *Mongolian Mundane Collection*. Moscow; Leningrad, 1941. (in Russian)]
- Татаринцев Б.И. О некоторых тувинских этнонимах. Новейшие исследования по археологии Тувы и этногенезу тувинцев. Кызыл: ТНИИЯЛИ, 1980;144-145. [Tatarintsev B.I. *About the Some Tuvan Ethnonyms. The New Research of Tuva Archeology and Ethnogenesis of Tuvan People*. Kyzyl: TNIYALI Publ., 1980;144-145. (in Russian)]
- Татаринцев Б.И. Проблемы изучения тувинской этнонимии (на примере некоторых предполагаемых этнонимов монгольского происхождения). Исследования по тувинской филологии. Кызыл, 1986;64-86. [Tatarintsev B.I. *The Problems of Investigation of Tuvan Ethnonymics (The Case of Some Ethnonyms of Presumed Mongol Origin)*. *The Research of Tuvan Philology*. Kyzyl, 1986;64-86. (in Russian)]
- Харьков В.Н., Медведева О.Ф., Лузина Ф.А., Колбаско А.В., Гафаров Н.И., Пузырев В.П., Степанов В.А. Сравнительная характеристика генофонда телеутов по данным маркеров Y-хромосомы. Генетика. 2009;45(8):1132-1142. [Kharkov V.N., Medvedeva O.F., Luzina F.A., Kolbasko A.V., Gafarov N.I., Puzyrev V.P., Stepanov V.A. *Comparative characteristics of the gene pool of Teleuts inferred from Y-chromosomal marker data*. *Russ. J. Genet.* 2009; 45(8):994-1003. DOI 10.1134/S1022795409080158.
- Харьков В.Н., Хамина К.В., Медведева О.Ф., Симонова К.В., Еремина Е.Р., Степанов В.А. Генофонд бурят: клинальная изменчивость и территориальная подразделенность по маркерам Y-хромосомы. Генетика. 2014;50(2):203-213. DOI 10.7868/S0016675813110088. [Kharkov V.N., Khamina K.V., Medvedeva O.F., Simonova K.V., Eremina E.R., Stepanov V.A. *Gene pool of Buryats: Clinal variability and territorial subdivision based on data of Y-chromosome markers*. *Russ. J. Genet.* 2014;50(2):180-190. DOI 10.1134/S1022795413110082.]
- 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):1418-1420. DOI 10.7868/S0016675813120035. [Kharkov V.N., Khamina K.V., Medvedeva O.F., Simonova K.V., Khitrinskaya I.Yu., Stepanov V.A. *Gene-pool structure of Tuvans inferred from Y-chromosome marker data*. *Russ. J. Genet.* 2013;49(12):1236-1244. DOI 10.1134/S102279541312003X.
- Abilev S., Malyarchuk B., Derenko M., Wozniak M., Grzybowski T., Zakharov I. The Y-chromosome C3\* star-cluster attributed to Genghis Khan's descendants is present at high frequency in the Kerey clan from Kazakhstan. *Hum. Biol.* 2012;84(1):79-89. DOI 10.3378/027.084.0106.
- Illumäe A.M., Reidla M., Chukhryaeva M., Järve M., Post H., Karmin M., Saag L., Agdzhoyan A., Kushniarevich A., Litvinov S., Ekomasova N., Tambets K., Metspalu E., Khusainova R., Yunusbayev B., Khusnutdinova E.K., Osipova L.P., Fedorova S., Utevska O., Koshel S., Balanovska E., Behar D.M., Balanovsky O., Kivisild T., Underhill P.A., Villems R., Rootsi S. Human Y chromosome haplogroup N: A non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across language families. *Am. J. Hum. Genet.* 2016;99:163-173. DOI 10.1016/j.ajhg.2016.05.025.
- Nei M. *Molecular Population Genetics and Evolution*. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 1975.
- Rootsi S., Zhitovitsky L.A., Baldovic M., Kayser M., Kutuev I.A., Khusainova R., Bermisheva M.A., Gubina M., Fedorova S.A., Illumäe A.M., Khusnutdinova E.K., Voevoda M.I., Osipova L.P., Stoneking M., Lin A.A., Ferak V., Parik J., Kivisild T., Underhill P.A., Villems R. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *Eur. J. Hum. Genet.* 2007;15(2):204-211. DOI 10.1038/si.eihg.5201748.
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2001;98(18):10244-10249. DOI 10.1073/pnas.171305098.
- Zerjal T., Xue Y., Bertorelle G., Wells R.S., Bao W., Zhu S., Qamar R., Ayub Q., Mohyuddin A., Fu S., Li P., Yuldasheva N., Ruzibakiev R., Xu J., Shu Q., Du R., Yang H., Hurler M.E., Robinson E., Gerel-saikhan T., Dashnyam B., Mehdi S.Q., Tyler-Smith C. The genetic legacy of the Mongols. *Am. J. Hum. Genet.* 2003;72(3):717-721. DOI 10.1086/367774.
- Zhabagin M., Balanovska E., Sabitov Zh., Kuznetsova M., Agdzhoyan A., Balaganskaya O., Chukhryaeva M., Markina N., Romanov A., Skhalyakho R., Zaporozhchenko V., Saroyants L., Dalimova D., Davletchurin D., Turdikulova Sh., Yusupov U., Tazhigulova I., Akilzhanova A., Tyler-Smith C., Balanovsky O. The connection of the genetic, cultural and geographic landscapes of Transoxiana. *Sci. Rep.* 2017;7(1):3085. DOI 10.1038/s41598-017-03176-z.