



Представления о популяционной генетике и филогеографии *Mycobacterium tuberculosis*

Б.А. ТХОРЕНКО¹, А.В. МЕЙЕР¹, Т.В. ПЬЯНЗОВА¹, А.В. ЛЯМИН², М.Б. ЛАВРЯШИНА¹

¹ ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный медицинский университет» МЗ РФ, г. Кемерово, РФ

² ФГБОУ ВО «Самарский государственный медицинский университет» МЗ РФ, г. Самара, РФ

В обзоре обобщены современные представления о популяционной генетике и генетической классификации *Mycobacterium tuberculosis*. Источником информации послужили статьи, аккумулированные в научных библиотеках Elibrary и PubMed. По ключевым словам найдено и проанализировано более 100 публикаций за период с 2009 по 2023 гг., 35 из которых включены в материалы статьи. Согласно современным представлениям, *M. tuberculosis* представлена девятью линиями (суперсемейства L1-L9), каждая из которых обладает различными характеристиками эволюционного статуса, генетического разнообразия, трансмиссивности, лекарственной устойчивости, латентности и эффективности вакцины.

Ключевые слова: *Mycobacterium tuberculosis*, популяционная генетика, генетические линии, сублинии, субклады, филогеография.

Для цитирования: Тхоренко Б.А., Мейер А.В., Пьянзова Т.В., Лямин А.В., Лавряшина М.Б. Представления о популяционной генетике и филогеографии *Mycobacterium tuberculosis* // Туберкулез и болезни лёгких. – 2024. – Т. 102, № 5. – С. 91–98. <http://doi.org/10.58838/2075-1230-2024-102-5-91-98>

Insights into Population Genetics and Phylogeography of *Mycobacterium tuberculosis*

Б.А. TKHORENKO¹, А.В. MEYER¹, Т.В. PYANZOVA¹, А.В. LYAMIN², М.Б. LAVRYASHINA¹

¹ Kemerovo State Medical University, Russian Ministry of Health, Kemerovo, Russia

² Samara State Medical University, Russian Ministry of Health, Samara, Russia

The review summarizes the current understanding of population genetics and genetic classification of *Mycobacterium tuberculosis*. Articles accumulated in Elibrary and PubMed were used as a source of information. Using keywords, more than 100 publications were found and analyzed for the period from 2009 to 2023, 35 of which were included in the review. According to the current concept, *M. tuberculosis* is represented by nine lineages (superfamilies L1-L9), each of which has different characteristics of evolutionary status, genetic diversity, transmissibility, drug resistance, latency, and vaccine effectiveness.

Key words: *Mycobacterium tuberculosis*, population genetics, genetic lineages, sublineages, subclades, phylogeography.

For citation: Tkhorenko B.A., Meyer A.V., Pyanzova T.V., Lyamin A.V., Lavryashina M.B. Insights into population genetics and phylogeography of *Mycobacterium tuberculosis*. *Tuberculosis and Lung Diseases*, 2024, vol. 102, no. 5, pp. 91–98. (In Russ.) <http://doi.org/10.58838/2075-1230-2024-102-5-91-98>

Для корреспонденции:
Тхоренко Борис Александрович
E-mail: tba2008@mail.ru

Correspondence:
Boris A. Tkhorenko
Email: tba2008@mail.ru

Введение

Возбудитель туберкулеза *Mycobacterium tuberculosis* относится к бактериям микобактериального туберкулезного комплекса (МВТс, *M. tuberculosis* complex), который возник по меньшей мере 70 тыс. лет назад и, сопровождая миграцию из Африки человека современного типа, начал ускоренно распространяться в период неолитической демографической революции [11].

Являясь облигатным патогеном, бактерия *M. tuberculosis* на протяжении десятков тысячелетий реализует эволюционную стратегию, обеспечивающую, как минимум, поддержание своей распространенности в человеческой популяции. По сути, речь идет о коэволюции «хозяин – патоген», которая возможна лишь при условии, что эволюционным изменениям в патогене, повышающим вирулентность, противодействуют эволюционные изменения в «хозяине», повышающие устойчивость к инфек-

ции. Этим процессом управляют такие составляющие, как инфекционность патогена и устойчивость восприимчивого организма, которые оказывают взаимно антагонистические эффекты на приспособленность каждого; вариации инфекционности патогена и устойчивости хозяина генетически детерминированы, по крайней мере частично, и результат взаимодействий между партнерами определяется генотипическими особенностями [13]. Все вышеперечисленное характерно для взаимоотношений *M. tuberculosis* и организма человека.

Исследовательский интерес в отношении *M. tuberculosis* в настоящее время в значительной мере смещен в область популяционной генетики, филогеографии и сравнительной геномики [6, 13, 24, 31] со следующими ключевыми направлениями: 1 – реконструкция эволюционных событий; 2 – изучение популяционной структуры; 3 – поиск новых механизмов иммунной эвазии и резистентности. Поступающие в научный оборот данные вызывают быструю трансформацию существующих классификационных схем. На сегодняшний день MBTc включает в себя 10 видов, отличающихся друг от друга по ряду свойств. Помимо основного представителя – *M. tuberculosis*, в комплекс входят: *M. bovis* (дикий тип и Bacillus Calmette-Guerin (BCG)), *M. africanum*, *M. caprae*, *M. microti*, *M. canettii*, *M. pinnipedii*, *M. mungi*, *M. orygis*, *M. suricattae*. Некоторые из представителей MBTc отличаются по ареалу распространения (*M. africanum* – Африканский континент, *M. caprae* – некоторые страны Европы), другие – по основному резервуару в природе (*M. microti* – грызуны, *M. pinnipedii* – ластоногие, *M. mungi* – мангусты, *M. orygis* – антилопы) [42, 43]. Однако еще в 2018 г. была предложена новая классификация микобактерий, основанная на филогеномике и сравнительных геномных исследованиях, которая разделяет род *Mycobacterium* на четыре новых рода, а виды MBTc относит к «*Tuberculosis-Simiae*» кладе, что еще больше затрудняет анализ литературных данных и требует более глубоких исследований, посвященных данной теме [25]. При этом скрининг статей по фтизиатрии, эпидемиологии, микробиологии и иным направлениям, опубликованным в российских журналах, выявляет неоднозначность используемых классификаций. Поэтому целью нашей обзорной статьи стало обобщение современных представлений о популяционной генетике и генетической классификации *M. tuberculosis*.

Материалы и методы

Источником информации послужили статьи, аккumulированные в научных библиотеках Elibrary и PubMed. По ключевым словам было найдено и проанализировано более 100 публикаций за период с 2009 по 2023 гг., 44 из которых вошли в материалы данного обзора. Критериями включения в анализ было соответствие публикации требова-

ниям поиска по ключевым словам: популяционная генетика, филогеография, *Mycobacterium tuberculosis*, а также указание о применении метода генотипирования.

Результаты и обсуждение

Общие сведения о генетической структуре *M. tuberculosis*. Полный геном *M. tuberculosis* (H37Rv) впервые был опубликован в 1998 г. [16], а первая достаточно полная аннотация (2058 генов из 3995 известных на тот момент) появилась спустя четыре года [14]. Согласно базе данных TubercuList (<http://tuberculist.epfl.ch/>) на момент подготовки статьи, в геноме *M. tuberculosis* H37Rv содержится 4173 открытых рамок считывания, для части которых (около 25%) функция установлена, для другой – предположена. Расшифровка генома *M. tuberculosis* H37Rv и иных референсных штаммов (*M. tuberculosis* 18b и других) способствовала развитию методов генотипирования ДНК микобактерий, которые хотя и различались по дискриминационной силе [36], но, тем не менее, способствовали построению филогении микобактерий и, следовательно, совершенствованию методологии и практики эпидемиологических исследований.

Основа разнообразия *M. tuberculosis* – изменчивость генома, темпы и специфика которого свидетельствуют о выраженной консервативности генетической структуры данного вида бактерии. Консервативность генома и низкие темпы изменчивости позволяют достаточно успешно реализовывать исследовательские подходы филогенетики и филогеографии *M. tuberculosis*. В работах такого плана не только решаются вопросы популяционной генетики данного инфекционного агента, но и осуществляется экстраполяция полученных данных на генетику популяции человека – выявляются миграционные потоки, оценивается интенсивность контактов населения отдельных регионов [38].

Популяционная генетика и классификация *M. tuberculosis*. Согласно современным данным, *M. tuberculosis* представлена девятью линиями (L1–L9) [27], адаптированными к человеку. Эта номенклатура базируется на применении WGS (Whole-Genome Sequencing) и штрих-кода SNP (Single Nucleotide Polymorphism) – специфичных SNP для представителей основных филогенетических линий. Последний подход был введен относительно недавно – первая публикация с применением штрих-кода SNP относится к 2014 г. [17].

Основные линии *M. tuberculosis* подразделяют на сублинии, данные о которых постоянно пополняются. Так, в 2014 г. [17] сообщалось о 53 сублиниях линий L1 – L4. В том числе о семи для L1, шести для L2, четырех для L3 и 36 для L4. В исследовании 2021 г. [24] появляется информация еще о 22 новых сублиниях древней Индоокеанской L1 и современной Центральноазиатской L3, а также L2 и L4. При-

мечательно, что исследования географии и трансмиссивности отдельных сублиний свидетельствуют о том, что они обладают специфическим спектром патогенных стратегий, заражая преимущественно людей определенной популяции или происхождения [39, 7].

Линия L1 считается наиболее «древней» и, по-видимому, генетически разнообразной. L2, L3 и L4 с позиций географии распространения могут быть охарактеризованы как универсальные – встречаются практически во всех популяциях человека. Предполагается, что эта их особенность связана с делецией геномной области TbD1 (*Mycobacterium tuberculosis deletion 1 region*, 2153 п.н.), содержащей гены *mmpS6* и *mmpL6*, кодирующие соответственно мембранный белок *MmpS6* и трансмембранный транспортный белок *MmpL6*. Данные белки выполняют разнообразные функции, в том числе транспорт липидов, поглощение питательных веществ, усвоение железа или экстрюзию токсичных соединений [28]. Результатом данной делеции стало обретение *M. tuberculosis* повышенной устойчивости к гипоксии, окислительному стрессу и повышенной вирулентности. Все эти свойства у генетических линий L2 – L4 более выражены по сравнению с линиями интактными по TbD1, такими, как предковые L1 и L7 [12], а также L5 – L9. Вероятно поэтому в контексте распространенности география линий L5 – L9 гораздо уже – их ареал ограничен отдельными регионами.

Предковая линия L1 (*EAI, East African-Indian*) охватывает популяции человека, расселенные на территории Восточной Африки, Южной и Юго-Восточной Азии, а также на Филиппинах. В ее составе выделяют три ветви – L1.1 – L1.3 и семь основных сублиний [33]. L2 является одной из глобальных линий с высокой распространенностью в Азии. Регионом ее возникновения, вероятно, является Юго-Восточная Азия. Возникнув в данном регионе, *M. tuberculosis* L2 распространились на территорию Китая и далее, с максимумами в Центральной Азии, Восточной Европе и Восточной Африке.

Линия L2 вызывает особый исследовательский интерес, так как включает восточноазиатский вариант L2-Beijing [37, 9]. Для многих представителей этого варианта характерна высокая трансмиссивность и множественная лекарственная устойчивость [29, 8]. Филогеография и генетическая классификация линий и сублиний L2 активно обсуждаются и дорабатываются [33]. В общем смысле в качестве базовых в линии L2 выделяют две ветви – L2.1 (proto-Beijing) и L2.2 (Beijing), которые объединяют множество сублиний. Именно к сублиниям Beijing относятся *M. Tuberculosis*, наиболее распространенные в России [2]. Они представлены в основном типами 100-32 и 94-32 (и родственными им вариантами) и составляют до 80% всех изолятов данной линии, циркулирующих на территории Западной Сибири [3].

Еще одна основная линия – L3 (*Delhi/CAS, Central Asian*) имеет южноазиатское происхождение и широкую распространенность. Согласно последним данным, она выявляется в образцах, полученных от пациентов из Северной и Восточной Африки, а также Центральной и Западной Азии [18]. Тем не менее, анализ литературы свидетельствует о все еще недостаточной исследованности МТВс L3 как с позиций распространенности в регионах с высоким бременем туберкулеза, так и в отношении структуры ее генетических вариантов и сублиний. В работе [38] анализируется глобальная популяционная структура, филогенетические корни и география распространения этой линии. Исследовав образцы из 38 стран пяти континентов, авторы описывают пять клональных комплексов, объединяющих различные субклады. Характеризуя особенности филогеографии L3, они сообщают, что в Южной Азии, Северной и Восточной Африке наблюдается доминирование определенных сублиний, в то время как Европа демонстрирует более высокое разнообразие, а Австралия и Северная Америка по паттерну напоминают распределение L3 Южной Азии.

Следующая широко распространенная линия L4 (*Euro-American*) включает в себя 10 сублиний, объединяющих в своем составе различные варианты. Для этой линии подтверждена повышенная вирулентность и трансмиссивность, хотя и со значительными вариациями между различными сублиниями [20]. К наиболее частым относятся универсальные L4.1.2/Haarlem, L4.3/LAM и L4.10/PGG3, выявляемые во всем мире в высоких пропорциях [39]. L4.1.3, L4.5, L4.6.1 и L4.6.2 характеризуются узким ареалом распространенности – для каждого типа свой регион. Есть сублинии промежуточного по филогеографии типа. К часто встречающимся на территории России относятся L4.et3/LAM – от 8 до 17%. L4.et3/LAM демонстрируют высокую трансмиссивность, однако уступают L2/Beijing по этому качеству [23].

Понимание геномного разнообразия микобактерий туберкулеза и их эволюции в Африке, особенно в отношении линий L5 и L6, отстает от уровня исследованности других линий, распространенных в Европе, Северной Америке и Азии. Линии L5 и L6 вместе с L1, в отличие от «современных» L2, L3 и L4, считаются «наследственными/ предковыми». Распространенность L5, L6 (*Mycobacterium africanum var. africanum*) и L7 в значительной степени ограничены Западной и Восточной Африкой. Причины такого географического ограничения остаются неясными. Возможно, оно определяется адаптацией бактерий к конкретным человеческим популяциям [26]. L5 (*M. africanum West African 1*) является эндемичной в регионе, расположенном в южной и центральной части Западной Африки [21]. L6 (*M. africanum West African 2*) – ближайшим родственником линий МТВс животных. Она

эндемична в Западной Африке, где вызывает до трети случаев туберкулеза легких [21, 41]. В L6 выделяют не менее трех сублиний L6.1 – L6.3. Сообщается, что туберкулез, вызванной линией L6, прогрессирует медленнее. Линия L7 (*Aethiops vetus*) была идентифицирована примерно десять лет назад среди *M. tuberculosis*, происходящих из Эфиопии (Восточная Африка) [10]. Эта линия вызывает значительный интерес с точки зрения эволюционных исследований, поскольку она представляет собой филогенетическую ветвь, промежуточную между древней и современной линиями микобактерий туберкулеза. Бактерии L7 содержат большое количество мутаций в генах, участвующих в транспорте и метаболизме углеводов, транскрипции и производстве энергии [44].

В 2020 г. [34] появились данные о существовании еще одной линии – L8, обнаруженной в Восточной Африке в районе Великих озер. Используя основанную на геноме филогенетическую реконструкцию, авторы исследования показали, что L8 является близкой к известным линиям МТВс. По результатам сравнения с другими полными геномами микобактерий авторы указывают, что дивергенция L8 предшествовала потере области генома *cobF (precorrin-6A synthase)*, участвующей в синтезе кобаламина/витамина B12, и прерыванию работы генов у последующего предка, общего для всех других известных линий МТВс. В 2021 г. вышла в свет публикация [20], в которой авторы сообщают о выявлении в Восточной Африке еще одной линии бактерий – L9, предполагая общего предка этой линии с африканскими L5 и L6. В исследованиях, выполненных с применением WGS, описаны характеристики и атрибуты разных линий *M. tuberculosis*, которые могут играть важную роль в патогенезе туберкулеза [19]. Например, пекинский генотип L2 часто приобретает лекарственную устойчивость. Микобактерии линий L2, L3 и L4 вызывают менее активную раннюю воспалительную реакцию

по сравнению с линиями L1 и L6 [15]. L3 обладает более выраженным противовоспалительным фенотипом по сравнению с L4 [34]. L6 приобретает лекарственную устойчивость с меньшей частотой, чем евро-американская L4 [5]. Все это свидетельствует о том, что, несмотря на тесную генетическую связь, вирулентность и, в частности, трансмиссивность различных линий и сублиний, *M. tuberculosis* существенно различается.

Заключение

В настоящее время достигнуты значительные успехи в понимании генетического разнообразия *M. tuberculosis* и их географического распространения [32]. Согласно современным представлениям, *M. tuberculosis* представлена несколькими линиями, каждая из которых обладает различными характеристиками эволюционного статуса, трансмиссивности и лекарственной устойчивости. Продолжение исследований линий МТВс может дать представление о том, где, когда и как эволюционировала *M. tuberculosis*, а также о том, какое влияние на ее эволюцию оказал человек. Все это необходимо для лучшего понимания адаптации микобактерии к «хозяину», а также способностей бактерии ускользать от иммунной системы человека.

Проведенный анализ статей, опубликованных в отечественной и зарубежной литературе, продемонстрировал необходимость проведения работ не только по совершенствованию классификационных схем генетических линий, но и по унификации терминологии, используемой в обозначении конкретных классификационных категорий. На данный момент используемая терминология (клады, субклады, линии, сублинии, группы, подгруппы, семейства, геноварианты и прочее) может быть охарактеризована как неустойчивая, что существенно затрудняет анализ и систематизацию поступающей научной информации.

Материал подготовлен за счет средств гранта Российского научного фонда № 22-25-20209, <https://rscf.ru/project/22-25-20209> и Министерства науки и высшего образования Кузбасса.

This research was funded by Russian Science Foundation Grant No. 22-25-20209, <https://rscf.ru/project/22-25-20209> and the Ministry of Science and Higher Education of Kuzbass.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

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

ЛИТЕРАТУРА

1. Васильева И.А., Тестов В.В., Стерликов С.А. Эпидемическая ситуация по туберкулезу в годы пандемии COVID-19 – 2020-2021 гг. // Туберкулез и болезни легких. – 2022. – Т. 100, № 3. – С. 6-12. <https://doi.org/10.21292/2075-1230-2022-100-3-6-12>
2. Вязовая А.А., Мокроусов И.В., Журавлев В.Ю., Соловьева Н.С., Оттен Т.Ф., Маничева О.А., Вишневский Б.И., Нарвская О.В. Молекулярная характеристика мультирезистентных штаммов *Mycobacterium tuberculosis*, выделенных на Северо-западе России // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. – 2016. – Т. 34, № 1. – С. 30-33. <https://doi.org/10.18821/0208-0613-2016-34-1-30-33>

REFERENCES

1. Vasilyeva I.A., Testov V.V., Sterlikov S.A. Tuberculosis situation in the years of the COVID-19 pandemic – 2020-2021. *Tuberculosis and Lung Diseases*, 2022, vol. 100, no. 3, pp. 6-12. (In Russ.) <https://doi.org/10.21292/2075-1230-2022-100-3-6-12>
2. Vyazovaya A.A., Mokrousov I.V., Zhuravlev V.Yu., Solovyova N.S., Otten T.F., Manicheva O.A., Vishnevsky B.I., Narvskaya O.V. Molecular characteristics of multidrug-resistant strains of *Mycobacterium tuberculosis* strains in the North-West Russia. *Molekulyarnaya Genetika, Mikrobiologiya i Virusologiya*, 2016, vol. 34, no. 1, pp. 30-33. (In Russ.) <https://doi.org/10.18821/0208-0613-2016-34-1-30-33>

3. Вязовая А.А., Пасечник О.А., Герасимова А.А., Мокроусов И.В. Структура популяции генетического семейства Beijing *Mycobacterium tuberculosis* на территории Западной Сибири // Туберкулез и болезни легких. – 2020. – Т. 98, № 5. – С. 32–36. <https://doi.org/10.21292/2075-1230-2020-98-5-32-36>
4. Москалев А.В., Сбойчаков В.Б., Апчел А.В., Цыган В.Н. Современная характеристика биологии и перспективы диагностики штаммов *M. tuberculosis* // Вестник Российской Военно-медицинской академии. – 2018. – Т. 20, № 4. – С. 214–222. <https://doi.org/10.17816/brmma12368>
5. Albanna A.S., Reed M.B., Kotar K.V., Fallow A., McIntosh F.A., Behr M.A., Menzies D. Reduced transmissibility of East African Indian strains of *Mycobacterium tuberculosis* // PLoS One. – 2011. – Vol. 6, № 9. – P. e25075. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025075>
6. Barbier M., Wirth T. The Evolutionary History, Demography, and Spread of the *Mycobacterium tuberculosis* Complex // Microbiol Spectr. – 2016. – Vol. 4, № 4. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.TBTB2-0008-2016>
7. Bespiatykh D., Bespiatykh J., Mokrousov I., Shitikov E. A Comprehensive Map of *Mycobacterium tuberculosis* Complex Regions of Difference // mSphere. – 2021. – Vol. 6, № 4. – P. e0053521. <https://doi.org/10.1128/mSphere.00535-21>
8. Bespiatykh J., Shitikov E., Bespiatykh D., Guliaev A., Klimina K., Veselovsky V., Arapidi G., Dogonadze M., Zhuravlev V., Ilina E., Govorun V. Metabolic Changes of *Mycobacterium tuberculosis* during the Anti-Tuberculosis Therapy // Pathogens. – 2020. – Vol. 9, № 2. – P. 131. <https://doi.org/10.3390/pathogens9020131>
9. Bespiatykh J., Smolyakov A., Guliaev A., Shitikov E., Arapidi G., Butenko I., Dogonadze M., Manicheva O., Ilina E., Zgoda V., Govorun V. Proteogenomic analysis of *Mycobacterium tuberculosis* Beijing B0/W148 cluster strains // J Proteomics. – 2019. – № 192. – P. 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2018.07.002>
10. Blouin Y., Hauck Y., Soler C., Fabre M., Vong R., Dehan C., Cazajous G., Massoure P.L., Kraemer P., Jenkins A., Garnotel E., Pourcel C., Vergnaud G. Significance of the identification in the Horn of Africa of an exceptionally deep branching *Mycobacterium tuberculosis* clade // PLoS One. – 2012. – Vol. 7, № 12. – P. e52841. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052841>
11. Bocquet-Appel J.P. When the world's population took off: the springboard of the Neolithic Demographic Transition // Science. – 2011. – Vol. 333, № 6042. – P. 560–561. <https://doi.org/10.1126/science.1208880>
12. Bottai D., Frigui W., Sayes F., Di Luca M., Spadoni D., Pawlik A., Zoppo M., Orgeur M., Khanna V., Hardy D., Mangenot S., Barbe V., Medigue C., Ma L., Bouchier C., Tavanti A., Larrouy-Maumus G., Brosch R. Tbd1 deletion as a driver of the evolutionary success of modern epidemic *Mycobacterium tuberculosis* lineages // Nat Commun. – 2020. – Vol. 11, № 1. – P. 684. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14508-5>
13. Brites D., Gagneux S. Co-evolution of *Mycobacterium tuberculosis* and *Homo sapiens*. // Immunol Rev. – 2015. – Vol. 264, № 1. – P. 6–24. <https://doi.org/10.1111/imr.12264>
14. Camus J.C., Pryor M.J., Médigue C., Cole S.T. Re-annotation of the genome sequence of *Mycobacterium tuberculosis* H37Rv // Microbiology (Reading). – 2002. – № 10. – P. 2967–2973. <https://doi.org/10.1099/00221287-148-10-2967>
15. Chacón-Salinas R., Serafin-López J., Ramos-Payán R., Méndez-Aragón P., Hernández-Pando R., Van Soolingen D., Flores-Romo L., Estrada-Parra S., Estrada-García I. Differential pattern of cytokine expression by macrophages infected in vitro with different *Mycobacterium tuberculosis* genotypes // Clin Exp Immunol. – 2005. – Vol. 140, № 3. – P. 443–449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2249.2005.02797.x>
16. Cole S.T., Brosch R., Parkhill J., Garnier T., Churcher C., Harris D., Gordon S.V., Eiglmeier K., Gas S., Barry C.E. 3rd, Tekai F., Badcock K., Basham D., Brown D., Chillingworth T., Connor R., Davies R., Devlin K., Feltwell T., Gentles S., Hamlin N., Holroyd S., Hornsby T., Jagels K., Krogh A., McLean J., Moule S., Murphy L., Oliver K., Osborne J., Quail M.A., Rajandream M.A., Rogers J., Rutter S., Seeger K., Skelton J., Squares R., Squares S., Sulston J.E., Taylor K., Whitehead S., Barrell B.G. Deciphering the biology of *Mycobacterium tuberculosis* from the complete genome sequence // Nature. – 1998. – Vol. 393, № 6685. – P. 537–544. <https://doi.org/10.1038/31159>
17. Coll F., McNeerney R., Guerra-Assunção J.A., Glynn J.R., Perdigão J., Viveiros M., Portugal I., Pain A., Martin N., Clark T.G. A robust SNP barcode for typing *Mycobacterium tuberculosis* complex strains // Nat Commun. – 2014. – № 5. – P. 4812. <https://doi.org/10.1038/ncomms5812>
18. Conceição E.C., da Conceição M.L., Marcon D.J., Loubser J., Andrade G.L., Silva S.P.D., Cruz A.C.R., Sharma A., Suffys P., Lima K.V.B. Genomic Diversity of the Rarely Observed Genotype of the *Mycobacterium tuberculosis* Central Asian (CAS) Lineage 3 from North Brazil // Microorganisms. – 2023. – Vol. 11, № 1. – P. 132. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11010132>
3. Vyazovaya A.A., Pasechnik O.A., Gerasimova A.A., Mokrousov I.V. The population structure of Beijing family of *Mycobacterium tuberculosis* in Western Siberia. *Tuberculosis and Lung Diseases*, 2020, vol. 98, no. 5, pp. 32–36. (In Russ.) <https://doi.org/10.21292/2075-1230-2020-98-5-32-36>
4. Moskalev A.V., Sboychakov V.B., Apchel A.V., Tsygan V.N. The modern characteristic of biology and diagnostics prospect *M. tuberculosis*. *Bulletin of the Russian Military Medical Academy*, 2018, vol. 20, no. 4, pp. 214–222. (In Russ.) <https://doi.org/10.17816/brmma12368>
5. Albanna A.S., Reed M.B., Kotar K.V., Fallow A., McIntosh F.A., Behr M.A., Menzies D. Reduced transmissibility of East African Indian strains of *Mycobacterium tuberculosis*. *PLoS One*, 2011, vol. 6, no. 9, pp. e25075. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025075>
6. Barbier M., Wirth T. The Evolutionary History, Demography, and Spread of the *Mycobacterium tuberculosis* Complex. *Microbiol. Spectr.*, 2016, vol. 4, no. 4. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.TBTB2-0008-2016>
7. Bespiatykh D., Bespiatykh J., Mokrousov I., Shitikov E.A. Comprehensive map of *Mycobacterium tuberculosis* complex regions of difference. *mSphere*, 2021, vol. 6, no. 4, pp. e0053521. <https://doi.org/10.1128/mSphere.00535-21>
8. Bespiatykh J., Shitikov E., Bespiatykh D., Guliaev A., Klimina K., Veselovsky V., Arapidi G., Dogonadze M., Zhuravlev V., Ilina E., Govorun V. Metabolic changes of *Mycobacterium tuberculosis* during the anti-tuberculosis therapy. *Pathogens*, 2020, vol. 9, no. 2, pp. 131. <https://doi.org/10.3390/pathogens9020131>
9. Bespiatykh J., Smolyakov A., Guliaev A., Shitikov E., Arapidi G., Butenko I., Dogonadze M., Manicheva O., Ilina E., Zgoda V., Govorun V. Proteogenomic analysis of *Mycobacterium tuberculosis* Beijing B0/W148 cluster strains. *J. Proteomics*, 2019, no. 192, pp. 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2018.07.002>
10. Blouin Y., Hauck Y., Soler C., Fabre M., Vong R., Dehan C., Cazajous G., Massoure P.L., Kraemer P., Jenkins A., Garnotel E., Pourcel C., Vergnaud G. Significance of the identification in the Horn of Africa of an exceptionally deep branching *Mycobacterium tuberculosis* clade. *PLoS One*, 2012, vol. 7, no. 12, pp. e52841. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052841>
11. Bocquet-Appel J.P. When the world's population took off: the springboard of the Neolithic Demographic Transition. *Science*, 2011, vol. 333, no. 6042, pp. 560–561. <https://doi.org/10.1126/science.1208880>
12. Bottai D., Frigui W., Sayes F., Di Luca M., Spadoni D., Pawlik A., Zoppo M., Orgeur M., Khanna V., Hardy D., Mangenot S., Barbe V., Medigue C., Ma L., Bouchier C., Tavanti A., Larrouy-Maumus G., Brosch R. Tbd1 deletion as a driver of the evolutionary success of modern epidemic *Mycobacterium tuberculosis* lineages. *Nat. Commun.*, 2020, vol. 11, no. 1, pp. 684. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14508-5>
13. Brites D., Gagneux S. Co-evolution of *Mycobacterium tuberculosis* and *Homo sapiens*. *Immunol Rev.*, 2015, vol. 264, no. 1, pp. 6–24. <https://doi.org/10.1111/imr.12264>
14. Camus J.C., Pryor M.J., Médigue C., Cole S.T. Re-annotation of the genome sequence of *Mycobacterium tuberculosis* H37Rv. *Microbiology (Reading)*, 2002, no. 10, pp. 2967–2973. <https://doi.org/10.1099/00221287-148-10-2967>
15. Chacón-Salinas R., Serafin-López J., Ramos-Payán R., Méndez-Aragón P., Hernández-Pando R., Van Soolingen D., Flores-Romo L., Estrada-Parra S., Estrada-García I. Differential pattern of cytokine expression by macrophages infected in vitro with different *Mycobacterium tuberculosis* genotypes. *Clin. Exp. Immunol.*, 2005, vol. 140, no. 3, pp. 443–449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2249.2005.02797.x>
16. Cole S.T., Brosch R., Parkhill J., Garnier T., Churcher C., Harris D., Gordon S.V., Eiglmeier K., Gas S., Barry C.E. 3rd, Tekai F., Badcock K., Basham D., Brown D., Chillingworth T., Connor R., Davies R., Devlin K., Feltwell T., Gentles S., Hamlin N., Holroyd S., Hornsby T., Jagels K., Krogh A., McLean J., Moule S., Murphy L., Oliver K., Osborne J., Quail M.A., Rajandream M.A., Rogers J., Rutter S., Seeger K., Skelton J., Squares R., Squares S., Sulston J.E., Taylor K., Whitehead S., Barrell B.G. Deciphering the biology of *Mycobacterium tuberculosis* from the complete genome sequence. *Nature*, 1998, vol. 393, no. 6685, pp. 537–544. <https://doi.org/10.1038/31159>
17. Coll F., McNeerney R., Guerra-Assunção J.A., Glynn J.R., Perdigão J., Viveiros M., Portugal I., Pain A., Martin N., Clark T.G. A robust SNP barcode for typing *Mycobacterium tuberculosis* complex strains. *Nat. Commun.*, 2014, no. 5, pp. 4812. <https://doi.org/10.1038/ncomms5812>
18. Conceição E.C., da Conceição M.L., Marcon D.J., Loubser J., Andrade G.L., Silva S.P.D., Cruz A.C.R., Sharma A., Suffys P., Lima K.V.B. Genomic diversity of the rarely observed genotype of the *Mycobacterium tuberculosis* Central Asian (CAS) lineage 3 from North Brazil. *Microorganisms*, 2023, vol. 11, no. 1, pp. 132. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11010132>

19. Coscolla M., Gagneux S. Consequences of genomic diversity in *Mycobacterium tuberculosis*. // *Semin Immunol.* – 2014. – Vol. 26, № 6. – P. 431- 444. <https://doi.org/10.1016/j.smim.2014.09.012>
20. Coscolla M., Gagneux S., Menardo F., Loiseau C., Ruiz-Rodriguez P., Borrell S., Otchere I.D., Asante-Poku A., Asare P., Sánchez-Busó L., Gehre F., Sanoussi C.N., Antonio M., Affolabi D., Fyfe J., Beckert P., Niemann S., Alabi A.S., Grobusch M.P., Kobbe R., Parkhill J., Beisel C., Fenner L., Böttger E.C., Meehan C.J., Harris S.R., de Jong B.C., Yeboah-Manu D., Brites D. Phylogenomics of *Mycobacterium africanum* reveals a new lineage and a complex evolutionary history. // *Microb. Genom.* – Vol. 7, № 2. – P. 000477. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000477>
21. de Jong B.C., Antonio M., Gagneux S. *Mycobacterium africanum*-review of an important cause of human tuberculosis in West Africa // *PLoS Negl Trop Dis.* – 2010. – Vol. 4, № 9. – P. e744. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000744>
22. Dheda K., Gumbo T., Maartens G., Dooley K.E., McNERNEY R., Murray M., Furin J., Nardell E.A., London L., Lessem E., Theron G., van Helden P., Niemann S., Merker M., Dowdy D., Van Rie A., Siu G.K., Pasipanodya J.G., Rodrigues C., Clark T.G., Sirgel F.A., Esmail A., Lin H.H., Atré S.R., Schaaf H.S., Chang K.C., Lange C., Nahid P., Udwadia Z.F., Horsburgh C.R. Jr., Churchyard G.J., Menzies D., Hesselting A.C., Nuermberger E., McIlleron H., Fennelly K.P., Goemaere E., Jaramillo E., Low M., Jara C.M., Padayatchi N., Warren R.M. The epidemiology, pathogenesis, transmission, diagnosis, and management of multidrug-resistant, extensively drug-resistant, and incurable tuberculosis // *Lancet Respir. Med.* – 2017. – Vol. S2213-2600, № 17. – P. 30079-30086. [https://doi.org/10.1016/S2213-2600\(17\)30079-6](https://doi.org/10.1016/S2213-2600(17)30079-6)
23. Dymova M.A., Kinsht V.N., Cherednichenko A.G., Khrapov E.A., Svistelnik A.V., Filipenko M.L. Highest prevalence of the *Mycobacterium tuberculosis* Beijing genotype isolates in patients newly diagnosed with tuberculosis in the Novosibirsk oblast, Russian Federation // *J. Med. Microbiol.* – 2011. – Vol. 60, № 7. – P. 1003-1009. <https://doi.org/10.1099/jmm.0.027995-0>
24. Freschi L., Vargas R. Jr., Husain A., Kamal S.M.M., Skrahina A., Tahseen S., Ismail N., Barbova A., Niemann S., Cirillo D.M., Dean A.S., Zignol M., Farhat M.R. Population structure, biogeography and transmissibility of *Mycobacterium tuberculosis* // *Nat Commun.* – 2021. – Vol. 12, № 1. – P. 6099. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26248-1>
25. Gupta R. S. Phylogenomics and Comparative Genomic Studies Robustly Support Division of the Genus *Mycobacterium* into an Emended Genus *Mycobacterium* and Four Novel Genera // *Front Microbiol.* – 2018. – № 9. – P. 67. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00067>
26. Intemann C.D., Thye T., Niemann S., Browne E.N., Amanua Chinbuah M., Enimil A., Gyapong J., Osei I., Owusu-Dabo E., Helm S., Rüsch-Gerdes S., Horstmann R.D., Meyer C.G. Autophagy gene variant IRGM -261T contributes to protection from tuberculosis caused by *Mycobacterium tuberculosis* but not by *M. africanum* strains // *PLoS Pathog.* – 2009. – Vol. 5, № 9. – P. e1000577. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000577>
27. Jones R.C., Harris L.G., Morgan S., Ruddy M.C., Perry M., Williams R., Humphrey T., Temple M., Davies A.P. Phylogenetic Analysis of *Mycobacterium tuberculosis* Strains in Wales by Use of Core Genome Multilocus Sequence Typing To Analyze Whole-Genome Sequencing Data // *J Clin Microbiol.* – 2019. – Vol. 57, № 6. – P. e02025-18. <https://doi.org/10.1128/JCM.02025-18>
28. Ma R., Farrell D., Gonzalez G., Browne J.A., Nakajima C., Suzuki Y. The TbD1 Locus Mediates a Hypoxia-Induced Copper Response in *Mycobacterium bovis* // *Front Microbiol.* – 2022. – № 13. – P. 817952. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.817952>
29. Mokrousov I., Shitikov E., Skiba Y., Kolchenko S., Chernyaeva E., Vyazovaya A. Emerging peak on the phylogeographic landscape of *Mycobacterium tuberculosis* in West Asia: Definitely smoke, likely fire // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2017. – Vol. 116. – P. 202-212. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.09.002>
30. Morales-Arce A.Y., Sabin S.J., Stone A.C., Jensen J.D. The population genomics of within-host *Mycobacterium tuberculosis* // *Heredity (Edinb.)* – 2021. – Vol. 126, № 1. – P. 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-00377-7>
31. Morey-León G., Andrade-Molina D., Fernández-Cadena J.C., Berná L. Comparative genomics of drug-resistant strains of *Mycobacterium tuberculosis* in Ecuador // *BMC Genomics.* – 2022. – Vol. 23, № 1. – P. 844. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-09042-1>
32. Mutayoba B.K., Michael Hoelscher, Heinrich N., Joloba M.L., Lyamuya E., Kilale A.M., Range N.S., Ngowi B.J., Ntinginya N.E., Mfaume S.M., Wilfred A., Doulla B., Lyimo J., Kisonga R., Kingalu A., Kabahita J.M., Guido O., Kabugo J., Adam I., Luutu M., Namaganda M.M., Namutebi J., Kasule G.W., Nakato H., Byabajungu H., Lutaaya P., Musisi K., Oola D., Mboowa G., Pletschette M. Phylogenetic lineages of tuberculosis isolates and their association with patient demographics in Tanzania // *BMC Genomics.* – 2022. – Vol. 23, № 1. – P. 561. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08791-3>
19. Coscolla M., Gagneux S. Consequences of genomic diversity in *Mycobacterium tuberculosis*. *Semin Immunol.*, 2014, vol. 26, no. 6, pp. 431- 444. <https://doi.org/10.1016/j.smim.2014.09.012>
20. Coscolla M., Gagneux S., Menardo F., Loiseau C., Ruiz-Rodriguez P., Borrell S., Otchere I.D., Asante-Poku A., Asare P., Sánchez-Busó L., Gehre F., Sanoussi C.N., Antonio M., Affolabi D., Fyfe J., Beckert P., Niemann S., Alabi A.S., Grobusch M.P., Kobbe R., Parkhill J., Beisel C., Fenner L., Böttger E.C., Meehan C.J., Harris S.R., de Jong B.C., Yeboah-Manu D., Brites D. Phylogenomics of *Mycobacterium africanum* reveals a new lineage and a complex evolutionary history. *Microb. Genom.*, vol. 7, no. 2, pp. 000477. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000477>
21. de Jong B.C., Antonio M., Gagneux S. *Mycobacterium africanum*-review of an important cause of human tuberculosis in West Africa. *PLoS Negl. Trop. Dis.*, 2010, vol. 4, no. 9, pp. e744. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000744>
22. Dheda K., Gumbo T., Maartens G., Dooley K.E., McNERNEY R., Murray M., Furin J., Nardell E.A., London L., Lessem E., Theron G., van Helden P., Niemann S., Merker M., Dowdy D., Van Rie A., Siu G.K., Pasipanodya J.G., Rodrigues C., Clark T.G., Sirgel F.A., Esmail A., Lin H.H., Atré S.R., Schaaf H.S., Chang K.C., Lange C., Nahid P., Udwadia Z.F., Horsburgh C.R. Jr., Churchyard G.J., Menzies D., Hesselting A.C., Nuermberger E., McIlleron H., Fennelly K.P., Goemaere E., Jaramillo E., Low M., Jara C.M., Padayatchi N., Warren R.M. The epidemiology, pathogenesis, transmission, diagnosis, and management of multidrug-resistant, extensively drug-resistant, and incurable tuberculosis. *Lancet Respir. Med.*, 2017, vol. S2213-2600, no. 17, pp. 30079-30086. [https://doi.org/10.1016/S2213-2600\(17\)30079-6](https://doi.org/10.1016/S2213-2600(17)30079-6)
23. Dymova M.A., Kinsht V.N., Cherednichenko A.G., Khrapov E.A., Svistelnik A.V., Filipenko M.L. Highest prevalence of the *Mycobacterium tuberculosis* Beijing genotype isolates in patients newly diagnosed with tuberculosis in the Novosibirsk oblast, Russian Federation. *J. Med. Microbiol.*, 2011, vol. 60, no. 7, pp. 1003-1009. <https://doi.org/10.1099/jmm.0.027995-0>
24. Freschi L., Vargas R. Jr., Husain A., Kamal S.M.M., Skrahina A., Tahseen S., Ismail N., Barbova A., Niemann S., Cirillo D.M., Dean A.S., Zignol M., Farhat M.R. Population structure, biogeography and transmissibility of *Mycobacterium tuberculosis*. *Nat. Commun.*, 2021, vol. 12, no. 1, pp. 6099. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26248-1>
25. Gupta R.S. Phylogenomics and comparative genomic studies robustly support division of the genus *mycobacterium* into an emended genus *mycobacterium* and four novel genera. *Front Microbiol.*, 2018, no. 9, pp. 67. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00067>
26. Intemann C.D., Thye T., Niemann S., Browne E.N., Amanua Chinbuah M., Enimil A., Gyapong J., Osei I., Owusu-Dabo E., Helm S., Rüsch-Gerdes S., Horstmann R.D., Meyer C.G. Autophagy gene variant IRGM -261T contributes to protection from tuberculosis caused by *Mycobacterium tuberculosis* but not by *M. africanum* strains. *PLoS Pathog.*, 2009, vol. 5, no. 9, pp. e1000577. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000577>
27. Jones R.C., Harris L.G., Morgan S., Ruddy M.C., Perry M., Williams R., Humphrey T., Temple M., Davies A.P. Phylogenetic analysis of *Mycobacterium tuberculosis* strains in Wales by use of core genome multilocus sequence typing to analyze whole-genome sequencing data. *J. Clin Microbiol.*, 2019, vol. 57, no. 6, pp. e02025-18. <https://doi.org/10.1128/JCM.02025-18>
28. Ma R., Farrell D., Gonzalez G., Browne J.A., Nakajima C., Suzuki Y. The TbD1 Locus mediates a hypoxia-induced copper response in *Mycobacterium bovis*. *Front Microbiol.*, 2022, no. 13, pp. 817952. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.817952>
29. Mokrousov I., Shitikov E., Skiba Y., Kolchenko S., Chernyaeva E., Vyazovaya A. Emerging peak on the phylogeographic landscape of *Mycobacterium tuberculosis* in West Asia: Definitely smoke, likely fire // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2017, vol. 116, pp. 202-212. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.09.002>
30. Morales-Arce A.Y., Sabin S.J., Stone A.C., Jensen J.D. The population genomics of within-host *Mycobacterium tuberculosis*. *Heredity (Edinb.)*, 2021, vol. 126, no. 1, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-00377-7>
31. Morey-León G., Andrade-Molina D., Fernández-Cadena J.C., Berná L. Comparative genomics of drug-resistant strains of *Mycobacterium tuberculosis* in Ecuador. *BMC Genomics*, 2022, vol. 23, no. 1, pp. 844. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-09042-1>
32. Mutayoba B.K., Michael Hoelscher, Heinrich N., Joloba M.L., Lyamuya E., Kilale A.M., Range N.S., Ngowi B.J., Ntinginya N.E., Mfaume S.M., Wilfred A., Doulla B., Lyimo J., Kisonga R., Kingalu A., Kabahita J.M., Guido O., Kabugo J., Adam I., Luutu M., Namaganda M.M., Namutebi J., Kasule G.W., Nakato H., Byabajungu H., Lutaaya P., Musisi K., Oola D., Mboowa G., Pletschette M. Phylogenetic lineages of tuberculosis isolates and their association with patient demographics in Tanzania. *BMC Genomics*, 2022, vol. 23, no. 1, pp. 561. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08791-3>

33. Netikul T, Thawornwattana Y, Mahasirimongkol S, Yanai H., Maung H.M.W., Chongsuvivatwong V, Palittapongarnpim P. Whole-genome single nucleotide variant phylogenetic analysis of *Mycobacterium tuberculosis* Lineage 1 in endemic regions of Asia and Africa // *Sci Rep.* – 2022. – Vol. 12, № 1. – P. 1565. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05524-0>
34. Ngabonziza J.C.S., Loiseau C., Marceau M., Jouet A., Menardo F, Tzfadia O., Antoine R., Niyigena E.B., Mulders W., Fissette K., Diels M., Gaudin C., Duthoy S., Ssengooba W., André E., Kaswa M.K., Habimana Y.M., Brites D., Affolabi D., Mazarati J.B., de Jong B.C., Rigouts L., Gagneux S., Meehan C.J., Supply P. A sister lineage of the *Mycobacterium tuberculosis* complex discovered in the African Great Lakes region // *Nat Commun.* – 2020. – Vol. 11, № 1. – P. 2917. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16626-6>
35. Portevin D., Gagneux S., Comas I., Young D. Human macrophage responses to clinical isolates from the *Mycobacterium tuberculosis* complex discriminate between ancient and modern lineages // *PLoS Pathog.* – 2011. – Vol. 7, № 3. – P. e1001307. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1001307>
36. Roetzer A., Diel R., Kohl T.A., Rückert C., Nübel U., Blom J., Wirth T., Jaenicke S., Schuback S., Rüsche-Gerdes S., Supply P., Kalinowski J., Niemann S. Whole genome sequencing versus traditional genotyping for investigation of a *Mycobacterium tuberculosis* outbreak: a longitudinal molecular epidemiological study // *PLoS Med.* – 2013. – Vol. 10, № 2. – P. e1001387. <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1001387>
37. Shitikov E., Kolchenko S., Mokrousov I., Bespyatykh J., Ischenko D., Ilina E., Govorun V. Evolutionary pathway analysis and unified classification of East Asian lineage of *Mycobacterium tuberculosis* // *Sci Rep.* – 2017. – Vol. 7, № 1. – P. 9227. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10018-5>
38. Shuaib Y.A., Utpatel C., Kohl T.A., Barilar I., Diricks M., Ashraf N., Wieler L.H., Kerubo G., Mesfin E.A., Diallo A.B., Al-Hajjaj S., Ndung'u P., Fitzgibbon M.M., Vaziri F., Sintchenko V., Martinez E., Viegas S.O., Zhou Y., Azmy A., Al-Amry K., Godreuil S., Varma-Basil M., Narang A., Ali S., Beckert P., Dreyer V., Kabwe M., Bates M., Hoelscher M., Rachow A., Gori A., Tekwu E.M., Sidze L.K., Jean-Paul A.A., Beng V.P., Ntouni F., Frank M., Diallo A.G., Mboup S., Tessema B., Beyene D., Khan S.N., Diel R., Supply P., Maurer F.P., Hoffmann H., Niemann S., Merker M. Origin and Global Expansion of *Mycobacterium tuberculosis* Complex Lineage 3 // *Genes (Basel)* – 2022. – Vol.13, № 6. – P. 990. <https://doi.org/10.3390/genes13060990>
39. Stucki D., Brites D., Jeljeli L., Coscolla M., Liu Q., Trauner A., Fenner L., Rutaihiwa L., Borrell S., Luo T., Gao Q., Kato-Maeda M., Ballif M., Egger M., Macedo R., Mardassi H., Moreno M., Tundo Vilanova G., Fyfe J., Globan M., Thomas J., Jamieson F., Guthrie J.L., Asante-Poku A., Yeboah-Manu D., Wampande E., Ssengooba W., Joloba M., Henry Boom W., Basu I., Bower J., Saraiva M., Vaconcellos S.E.G., Suffys P., Koch A., Wilkinson R., Gail-Bekker L., Malla B., Ley S.D., Beck H.P., de Jong B.C., Toit K., Sanchez-Padilla E., Bonnet M., Gil-Brusola A., Frank M., Penlap Beng V.N., Eisenach K., Alani I., Wangui Ndung'u P., Revathi G., Gehre F., Akter S., Ntouni F., Stewart-Isherwood L., Ntinginya N.E., Rachow A., Hoelscher M., Cirillo D.M., Skenders G., Hoffner S., Bakonyte D., Stakenas P., Diel R., Crudu V., Moldovan O., Al-Hajjaj S., Otero L., Barletta F., Jane Carter E., Diero L., Supply P., Comas I., Niemann S., Gagneux S. *Mycobacterium tuberculosis* lineage 4 comprises globally distributed and geographically restricted sublineages // *Nat Genet.* – 2016. – 48, № 12. – P.1535–1543. <https://doi.org/10.1038/ng.3704>
40. Thawornwattana Y., Mahasirimongkol S., Yanai H., Maung H.M.W., Cui Z., Chongsuvivatwong V., Palittapongarnpim P. Revised nomenclature and SNP barcode for *Mycobacterium tuberculosis* lineage 2 // *Microb Genom.* – 2021. – Vol. 7, № 11. – P. 000697. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000697>
41. Traore B., Diarra B., Dembele B.P., Somboro A.M., Hammond A.S., Siddiqui S., Maiga M., Kone B., Sarro Y.S., Washington J., Parta M., Coulibaly N., M'baye O., Diallo S., Koita O., Tounkara A., Polis M.A. Molecular strain typing of *Mycobacterium tuberculosis* complex in Bamako, Mali // *Int J Tuberc Lung Dis.* – 2012. – Vol. 16, № 7. – P. 911–916. <https://doi.org/10.5588/ijtld.11.0397>
42. van Ingen J., Rahim Z., Mulder A., Boeree M.J., Simeone R., Brosch R., van Soolingen D. Characterization of *Mycobacterium orygis* as *M. tuberculosis* complex subspecies // *Emerging Infectious Diseases.* – 2012. – Vol.18, № 4. – P. 653–655. <https://doi.org/10.3201/eid1804.110888>
43. Vaconcellos S.E., Huard R.C., Niemann S., Kremer K., Santos A.R., Suffys P.N., Ho J.L. Distinct genotypic profiles of the two major clades of *Mycobacterium africanum* // *BMC Infectious Diseases.* – 2010. – № 10. – P. 80. <https://doi.org/10.1186/1471-2334-10-80>
44. Yimer S.A., Namouchi A., Zegeye E.D., Holm-Hansen C., Norheim G., Abebe M., Aseffa A., Tønnum T. Deciphering the recent phylogenetic expansion of the originally deeply rooted *Mycobacterium tuberculosis* lineage 7 // *BMC Evol Biol.* – 2016. – Vol. 16, № 1. – P.146. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0715-z>
33. Netikul T, Thawornwattana Y, Mahasirimongkol S, Yanai H., Maung H.M.W., Chongsuvivatwong V, Palittapongarnpim P. Whole-genome single nucleotide variant phylogenetic analysis of *Mycobacterium tuberculosis* lineage 1 in endemic regions of Asia and Africa. *Sci. Rep.*, 2022, vol. 12, no. 1, pp. 1565. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05524-0>
34. Ngabonziza J.C.S., Loiseau C., Marceau M., Jouet A., Menardo F, Tzfadia O., Antoine R., Niyigena E.B., Mulders W., Fissette K., Diels M., Gaudin C., Duthoy S., Ssengooba W., André E., Kaswa M.K., Habimana Y.M., Brites D., Affolabi D., Mazarati J.B., de Jong B.C., Rigouts L., Gagneux S., Meehan C.J., Supply P. A sister lineage of the *Mycobacterium tuberculosis* complex discovered in the African Great Lakes region. *Nat. Commun.*, 2020, vol. 11, no. 1, pp. 2917. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16626-6>
35. Portevin D., Gagneux S., Comas I., Young D. Human macrophage responses to clinical isolates from the *Mycobacterium tuberculosis* complex discriminate between ancient and modern lineages. *PLoS Pathog.*, 2011, vol. 7, no. 3, pp. e1001307. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1001307>
36. Roetzer A., Diel R., Kohl T.A., Rückert C., Nübel U., Blom J., Wirth T., Jaenicke S., Schuback S., Rüsche-Gerdes S., Supply P., Kalinowski J., Niemann S. Whole genome sequencing versus traditional genotyping for investigation of a *Mycobacterium tuberculosis* outbreak: a longitudinal molecular epidemiological study. *PLoS Med.*, 2013, vol. 10, no. 2, pp. e1001387. <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1001387>
37. Shitikov E., Kolchenko S., Mokrousov I., Bespyatykh J., Ischenko D., Ilina E., Govorun V. Evolutionary pathway analysis and unified classification of East Asian lineage of *Mycobacterium tuberculosis*. *Sci. Rep.*, 2017, vol. 7, no. 1, pp. 9227. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10018-5>
38. Shuaib Y.A., Utpatel C., Kohl T.A., Barilar I., Diricks M., Ashraf N., Wieler L.H., Kerubo G., Mesfin E.A., Diallo A.B., Al-Hajjaj S., Ndung'u P., Fitzgibbon M.M., Vaziri F., Sintchenko V., Martinez E., Viegas S.O., Zhou Y., Azmy A., Al-Amry K., Godreuil S., Varma-Basil M., Narang A., Ali S., Beckert P., Dreyer V., Kabwe M., Bates M., Hoelscher M., Rachow A., Gori A., Tekwu E.M., Sidze L.K., Jean-Paul A.A., Beng V.P., Ntouni F., Frank M., Diallo A.G., Mboup S., Tessema B., Beyene D., Khan S.N., Diel R., Supply P., Maurer F.P., Hoffmann H., Niemann S., Merker M. Origin and global expansion of *Mycobacterium tuberculosis* Complex Lineage 3. *Genes (Basel)*, 2022, vol. 13, no. 6, pp. 990. <https://doi.org/10.3390/genes13060990>
39. Stucki D., Brites D., Jeljeli L., Coscolla M., Liu Q., Trauner A., Fenner L., Rutaihiwa L., Borrell S., Luo T., Gao Q., Kato-Maeda M., Ballif M., Egger M., Macedo R., Mardassi H., Moreno M., Tundo Vilanova G., Fyfe J., Globan M., Thomas J., Jamieson F., Guthrie J.L., Asante-Poku A., Yeboah-Manu D., Wampande E., Ssengooba W., Joloba M., Henry Boom W., Basu I., Bower J., Saraiva M., Vaconcellos S.E.G., Suffys P., Koch A., Wilkinson R., Gail-Bekker L., Malla B., Ley S.D., Beck H.P., de Jong B.C., Toit K., Sanchez-Padilla E., Bonnet M., Gil-Brusola A., Frank M., Penlap Beng V.N., Eisenach K., Alani I., Wangui Ndung'u P., Revathi G., Gehre F., Akter S., Ntouni F., Stewart-Isherwood L., Ntinginya N.E., Rachow A., Hoelscher M., Cirillo D.M., Skenders G., Hoffner S., Bakonyte D., Stakenas P., Diel R., Crudu V., Moldovan O., Al-Hajjaj S., Otero L., Barletta F., Jane Carter E., Diero L., Supply P., Comas I., Niemann S., Gagneux S. *Mycobacterium tuberculosis* lineage 4 comprises globally distributed and geographically restricted sublineages. *Nat. Genet.*, 2016, 48, no. 12, pp. 1535–1543. <https://doi.org/10.1038/ng.3704>
40. Thawornwattana Y., Mahasirimongkol S., Yanai H., Maung H.M.W., Cui Z., Chongsuvivatwong V., Palittapongarnpim P. Revised nomenclature and SNP barcode for *Mycobacterium tuberculosis* lineage 2. *Microb. Genom.*, 2021, vol. 7, no. 11, pp. 000697. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000697>
41. Traore B., Diarra B., Dembele B.P., Somboro A.M., Hammond A.S., Siddiqui S., Maiga M., Kone B., Sarro Y.S., Washington J., Parta M., Coulibaly N., M'baye O., Diallo S., Koita O., Tounkara A., Polis M.A. Molecular strain typing of *Mycobacterium tuberculosis* complex in Bamako, Mali. *Int. J. Tuberc. Lung Dis.*, 2012, vol. 16, no. 7, pp. 911–916. <https://doi.org/10.5588/ijtld.11.0397>
42. van Ingen J., Rahim Z., Mulder A., Boeree M.J., Simeone R., Brosch R., van Soolingen D. Characterization of *Mycobacterium orygis* as *M. tuberculosis* complex subspecies. *Emerging Infectious Diseases*, 2012, vol. 18, no. 4, pp. 653–655. <https://doi.org/10.3201/eid1804.110888>
43. Vaconcellos S.E., Huard R.C., Niemann S., Kremer K., Santos A.R., Suffys P.N., Ho J.L. Distinct genotypic profiles of the two major clades of *Mycobacterium africanum*. *BMC Infectious Diseases*, 2010, no. 10, pp. 80. <https://doi.org/10.1186/1471-2334-10-80>
44. Yimer S.A., Namouchi A., Zegeye E.D., Holm-Hansen C., Norheim G., Abebe M., Aseffa A., Tønnum T. Deciphering the recent phylogenetic expansion of the originally deeply rooted *Mycobacterium tuberculosis* lineage 7. *BMC Evol. Biol.*, 2016, vol. 16, no. 1, pp. 146. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0715-z>

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ:

ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный медицинский университет» МЗ РФ
650056, Россия, г. Кемерово, ул. Ворошилова, д. 22а
Тел.: + 7 (3842) 52-10-18

Тхоренко Борис Александрович

Инженер-исследователь кафедры молекулярной и клеточной биологии
E-mail: tba2008@mail.ru

Мейер Алина Викторовна

Доцент кафедры молекулярной и клеточной биологии
E-mail: shapo-alina@yandex.ru

Пьянзова Татьяна Владимировна

Заведующая кафедрой фтизиатрии
E-mail: tatyana_vvezhnina@mail.ru

Лавряшина Мария Борисовна

Заведующая кафедрой молекулярной и клеточной биологии
E-mail: Lmb2001@mail.ru

ФГБОУ ВО «Самарский государственный медицинский университет»

443099, Россия, г. Самара, ул. Чапаевская, д. 89
Тел.: + 7 (846) 374-91-00

Лямин Артем Викторович

Директор научно-образовательного профессионального центра генетических и лабораторных технологий
E-mail: a.v.lyamin@samsmu.ru

INFORMATION ABOUT AUTHORS:

Kemerovo State Medical University,
Russian Ministry of Health
22A Voroshilova St., Kemerovo, Russia, 650056
Phone: + 7 (3842) 52-10-18

Boris A. Tkhorenko

Engineer and Researcher of Molecular and Cellular Biology Department
Email: tba2008@mail.ru

Alina V. Meyer

Associate Professor of Molecular and Cellular Biology Department
Email: shapo-alina@yandex.ru

Tatiana V. Pyanzova

Head of Phthisiology Department
Email: tatyana_vvezhnina@mail.ru

Mariya B. Lavryashina

Head of Molecular and Cellular Biology Department
Email: Lmb2001@mail.ru

Samara State Medical University,
89 Chapaevskaya St., Samara, Russia, 443099
Phone: + 7 (846) 374-91-00

Artem V. Lyamin

Director of Scientific and Educational Professional Center for Genetic and Laboratory Technologies
Email: a.v.lyamin@samsmu.ru

Поступила 13.04.2024

Submitted as of 13.04.2024