

Д.С. Адамов, А.Н. Алексеев, С.А. Федорова

ДАТИРОВКА ВРЕМЕНИ БЛИЖАЙШЕГО ОБЩЕГО ПРЕДКА САХА (ЯКУТОВ) С ГАПЛОГРУППОЙ N3A2-M1982 Y-ХРОМОСОМЫ: НОВЫЕ ЭТНОГЕНЕТИ- ЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ

DOI 10.25789/УМЖ.2024.86.21

УДК 575.174

Определено время ближайшего общего предка (TMRCA) мужчин саха с гаплогруппой N3a2-M1982 Y-хромосомы по 23 STR-маркерам с использованием рассчитанной нами константы интенсивности мутаций Y-STR-локусов. Полученные значения TMRCA указывают на период ~1300-1400 лет назад (VI-VII вв.н.э), связанный с первичной экспансией численности популяции. На основании генетических данных и анализа текстов древних китайских летописей выдвинута гипотеза о связи предковой популяции саха с народом юйчжэ, поставившим мамонтовую кость в Китай.

Ключевые слова: TMRCA, STR, Y-хромосома, якуты, гаплотипы.

Time to the most recent common ancestor (TMRCA) of Sakha men with haplogroup N3a2-M1982 of the Y chromosome was evaluated by 23 STR markers using the mutation rate constant of Y-STR loci that we had previously calculated. The obtained TMRCA values indicate a period of ~1300-1400 years ago (VI-VII centuries AD), associated with the primary expansion of the population. Based on genetic data and analysis of texts from ancient Chinese chronicles, a hypothesis has been put forward about the connection of the ancestral Sakha population with the Yuzhe people, who supplied mammoth ivory to China

Keywords: TMRCA, STR, Y-chromosome, Yakuts, haplotypes.

Введение. Наиболее яркой особенностью генофонда якутского этноса является доминирование мужчин с редкой гаплогруппой N3a2-M1982 Y-хромосомы (>80%), распространенной вследствие эффекта основателя. При использовании панели из 17 STR-локусов среди них выделяются носители трех STR-гаплотипов - Ht1, Ht2 и Ht3 [20, 43]. Более высокие частоты в якутской популяции имеет гаплотип Ht1, иначе называемый «линией Тыгын Дархана/Эллэя», носителями которого является большая часть мужчин – 33% центральных, 40% северных и 13% вилюйских якутов [20, 21, 43]. На втором месте по частоте находится Ht2, условно называемый «линией Омогоя», распространенный в большей степени в Центральной Якутии (30%), в меньшей на Вилюе (8%) [20, 43], у северных якутов он обнаружен с частотой 3% [19]. Гаплотип Ht3 более характерен для вилюйских якутов (20%), в центральной и северной Яку-

тии его частоты составляют 4% и 5% соответственно [20, 43].

Определение времени появления ближайшего общего предка TMRCA (time to the most recent common ancestor) для мужчин с гаплогруппой N3a2-M1982 представляет большой интерес для этногенетических реконструкций, т.к. его значение связано с началом формирования особенностей генофонда якутской популяции, отличающих ее от других этнических групп. Время, в течение которого возникло все наблюдаемое разнообразие N3-гаплотипов якутов, рассчитанное в работе Б. Пакендорф по скорости мутирования 9 STR-маркеров, первоначально было оценено в ~880±440 лет назад [34]. Намного большие значения TMRCA были предложены В.Н. Харьковским при использовании 7 STR-маркеров ~4,45 ± 1,96 тыс. лет назад [17] и С.А. Федоровой по 6 STR-маркерам ~1540±580 лет назад [19, 27]. Следует отметить, что столь сильные различия в значениях времени генерации «якутских» N3-гаплотипов в ранних работах генетиков определялись главным образом использованием авторами разных наборов STR-маркеров и различных констант скорости возникновения мутаций в STR-локусах. Средняя скорость возникновения STR-мутаций в Y-хромосоме в работе Б. Пакендорф была принята равной ~0,003 мутации на locus на

поколение (согласно Kayser et al., 2000 [29]), а в работах В.Н.Харькова и С.А.Федоровой ~0,00069 (согласно Zhivotovsky et al., 2004 [42]).

Значение константы скорости возникновения STR-мутаций в Y-хромосоме, в свою очередь, зависит от длины мужского поколения, которая в ранних исследованиях была принята равной 25 годам [17, 19, 27, 42]. Между тем величина межгенерационного интервала может сильно варьировать вследствие различий в брачных традициях и демографических параметрах у различных народов. Поэтому значение данного показателя для якутской популяции было уточнено по генеалогическим данным 712 семей, восстановленным по ревизским сказкам от 1768, 1795, 1816, 1858 гг., церковным метрическим книгам за период с 1768 по 1918 гг. и материалам переписи 1917 г. [9]. Длина мужского поколения у якутов оказалась в среднем равной 35,7 года, что намного выше усредненных общепопуляционных значений, использованных ранее в генетических исследованиях при расчете времени генетической дивергенции по Y-хромосоме [9].

Для более точного определения скорости мутирования в Y-STR локусах в якутской популяции, нами также был применен редкий подход, основанный на построении филогенетического дерева N3a2-M1982 Y-хромосомы по данным массового параллельного сек-

АДАМОВ Дмитрий Семенович – к.ф.-м.н., администратор геногеографического проекта SiberiaTransbaikalia СВФУ им. М.К. Аммосова, Якутск; **АЛЕКСЕЕВ Анатолий Николаевич** – д.и.н., проф. научный руководитель ИГиПМНС ФИЦ ЯНЦ СО РАН, Якутск; **ФЕДОРОВА Сардана Аркадьевна** – д.б.н., гл.н.с. СВФУ им. М.К. Аммосова, с.н.с. ЯНЦ КМП, sardanaafedorova@mail.ru.

венирования, ставшего более доступным в последнее десятилетие [2]. Скорость мутирования 23-х STR-маркеров Y-хромосомы была откалибрована по радиоуглеродной датировке древнего образца носителя «якутской» N3a2-M1982-гаплогруппы, найденного в нижнем течении р.Яна в арктической зоне Якутии. Костный образец этого средневекового мужчины Yana Young, возрастом ~800 лет, был найден местными жителями при разработке Янского мамонтового кладбища [46]. Полученная нами откорректированная оценка константы интенсивности STR-мутаций для 23-маркерных STR-гаплотипов якутов оказалась равной 0,0024 мутации на локус на поколение [2], что намного отличается от значений этого показателя, использованных в ранних публикациях [17, 19, 34].

Целью данной работы было уточнение времени появления ближайшего общего предка по мужской линии для «якутских» N3a2-M1982-гаплотипов с использованием рассчитанной нами константы интенсивности мутаций 23-маркерных Y-STR-локусов и реконструкция генетической истории народа саха по обновленным данным.

Материалы и методы. Для расчета TMRCA был отобран 51 образец мужчин с гаплогруппой N3a2-M1982, жителей Якутии, из опубликованных ранее работ. Из них 29 образцов имели данные по 23 STR-маркерам: [25] – 16, [37] – 5, [26] – 4, [39] – 2, [49] – 1, [3] – 1. В 22 образцах из работы [45] был генотипирован 21 STR-локус из панели PowerPlex Y23, в них отсутствуют данные для локусов с относительно низкой скоростью мутаций DYS549 и DYS643.

Возраст ближайшего общего предка T рассчитывался с использованием метода ASD (average squared distance) или определения средней среднеквадратичной дистанции [36, 42] по формуле:

$$T = \frac{1}{L\mu} \sum_{k=1}^L \frac{1}{N_k} \sum_{i=1}^{N_k} [A_k(i) - A_k(0)]^2,$$

где $L = 23$ – число STR локусов в гаплотипах выборки;

μ – константа интенсивности мутаций на один локус, усредненная по всем STR локусам;

N_k – количество образцов, в которых известны аллели в STR локусе k ;

$A_k(i)$ – величина аллеля STR локуса k в образце i ;

$A_k(0)$ – значение предкового аллеля STR локуса k .

Константа интенсивности мута-

ций для 23-маркерных гаплотипов PowerPlex Y23, прокалиброванная в работе [2] по радиоуглеродной датировке образца древнего человека Yana Young, возрастом ~800 лет до настоящего времени (н.в.), равна 0,0024 мутации на локус на поколение. Средний интервал одного мужского поколения, рассчитанный ранее на основании анализа генеалогических данных якутов XVIII-XIX вв., принят равным 35,7 года [9]. Описание метода расчета погрешности оценки TMRCA приведено в Приложении.

Возраст ближайшего общего предка оценивался также путем построения филогенетической сети сформированной выборки гаплотипов ($n=51$) методом p -статистики. Расчет TMRCA встроен в программу для построения филогенетических сетей по алгоритму median-joining [28] Network v.10.2.0.0. Вес для всех STR локусов был принят равным 10, с параметром $\epsilon = 0$.

Результаты и обсуждение. Возраст ближайшего общего предка мужчин в исследованной выборке, рассчитанный методом ASD, составил 1380 ± 460 лет до н.в. или до 1950 г. (*Примечание.* Для отсчета от настоящего времени (н.в.) в науках, использующих радиоуглеродное датирование, выбран 1950 г. Доноры образцов ДНК, использованных для расчета TMRCA, родились во второй половине XX века,

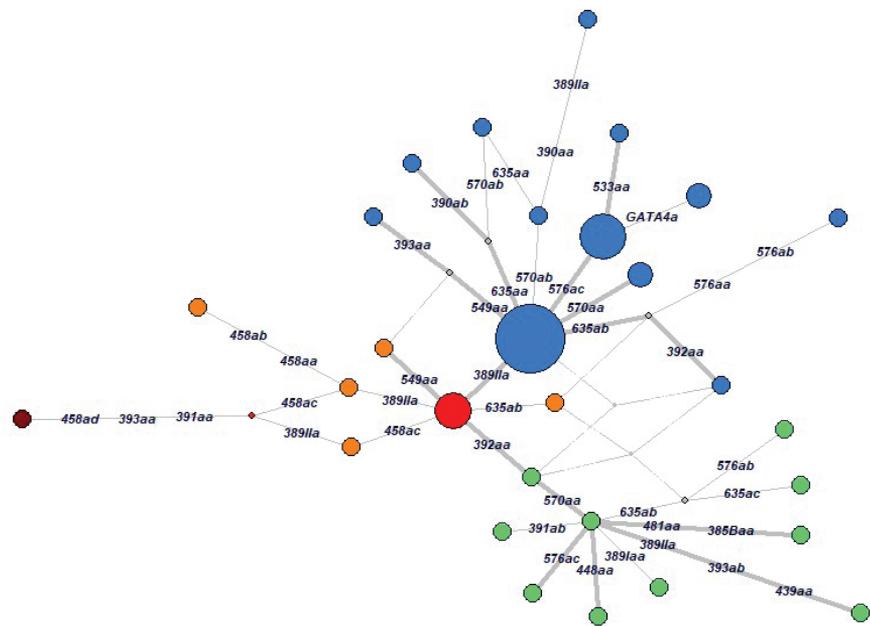
поэтому небольшой поправкой пересчета на 1950 г. можно пренебречь).

Предковый гаплотип, выбранный как усредненный 23-маркерный вариант, в формате записи локусов DYS19, DYS385a, DYS385b, DYS389I, DYS389B, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS437, DYS438, DYS439, DYS448, DYS456, DYS458, DYS481, DYS533, DYS549, DYS570, DYS576, DYS635, DYS643, GATA H4 совпадает с гаплотипом Ht3 и выглядит следующим образом:

14-11-13-14-17-23-11-16-14-14-11-10-19-14-16-20-11-12-19-16-22-12-12.

На рисунке приведена медианная сеть, построенная по 51 образцу гаплогруппы N3a2-M1982. К ним были добавлены в качестве аутлаеров для определения корня филогенетического дерева 3 образца N-F23218 бурят из Хулун Буира (Китай, [41]). Оценка TMRCA по медианной сети методом p -статистики составила 1260 ± 460 лет до н.в. (*Примечание.* Более низкое значение TMRCA при использовании этого метода, в сравнении с ASD, объясняется тем, что программа Network не учитывает обратные мутации в локусе DYS389II для двух образцов HGDP00945 и HGDP00969, включенных в выборку).

Согласно структуре филогенетической сети (рисунок) и расчетам TMRCA (табл. 1), в период первичного увели-



Филогенетическая медианная сеть 23-маркерных STR-гаплотипов мужчин ($n=51$) с гаплогруппой N3a2-M1982. Красным цветом выделен предковый гаплотип, синим - Ht1 и его производные, зеленым - Ht2 и его производные, оранжевым - производные Ht3, коричневым - 17-маркерный STR-гаплотип бурят из Хулун Буира (Китай). Жирным выделены ветви филогенетического дерева гаплогруппы N3a2-M1982, реконструированные по данным полного секвенирования 23 образцов мужчин в работе [2]

Таблица 1

Сводные данные о TMRCA гаплогруппы N3a2-M1982 Y-хромосомы

TMRCA, лет	Генетические маркеры	n	Метод оценки возраста	Ссылка
1380 ± 460	23 STRs	51	ASD	Настоящая работа
1260 ± 460	23 STRs	51	ρ-статистика	Настоящая работа
1300 ± 500	17 STRs	237	ASD	[3]
880 ± 440	9 STRs	162	ρ-статистика	[34]
4450 ± 1960	7 STRs	97	ASD	[17]
1540 ± 580	6 STRs	215	ASD	[19, 27]
1270 ± 250	SNPs в области combBED (8.5 Mbp)	23	подсчет Y-SNP мутаций	[3]
1350 95 % ДИ 900-1800	SNPs в области combBED (8.5 Mbp)	17	подсчет Y-SNP мутаций	[48]
1737 95 % ДИ 919-2609	SNP мутации в области 6.2 Mbp	4	подсчет Y-SNP мутаций	[33]
1589 95 % ДИ 821-2580	SNP мутации в области 9.8 Mbp	4	подсчет Y-SNP мутаций	[26]

чения численности популяции ~1300-1400 лет до н.в. от линии ближайшего общего предка (Ht3), распространенной в большей степени на Вилюе, отделилась линия, ведущая к характерному для центральных якутов гаплотипу Ht2. Вторичное увеличение численности популяции началось намного позже ~900 лет назад, по-видимому, вследствие очередного притока мигрантов из южных регионов [2,3,21]. В это же время произошло дальнейшее расщепление Ht3 на линию, ведущую к Ht1. Таким образом, в VI-VII вв. н.э. в предковой популяции, очевидно, присутствовали мужчины с гаплотипами Ht3 и Ht2, тогда как доминирующий в современности гаплотип Ht1 («линия Эллэя») возник намного позднее, в ~XI в., и его дивергенция началась в период резкого увеличения численности популяции начиная с ~XIV века [3, 21]. Территориальное распределение эволюционно более древних гаплотипов Ht3 и Ht2 может указывать на первоначальное заселение предками якутов региона Вилюя и затем центральной Якутии, что соответствует концепции известного якутского историка и этнографа Г.В. Ксенофонтова [12,13]. Однако археологические находки последних лет указывают на то, что скотоводческие группы появились на р. Олекма в Южной Якутии в III-IV вв. [4], поэтому заселение Лено-Амгинского междуречья могло происходить и через Олекму. Решение этого вопроса требует дополнительных археологических и филогеографических исследований распределения частот гаплотипов в современных и древних популяциях. Датировка ~1300-1400 лет до н.в. не противоречит археологическим материалам, согласно которым группы южных скотоводов появились на территории Якутии в III-IV вв. н.э. [4], т.к. указывает на наиболее вероятное время появления ближайшего общего N3a2-предка в период первичной экспансии численности народа саха.

Полученные нами значения TMRCA ближайшего общего N3a2-M1982-предка в сравнении с данными других авторов обобщены в табл. 1. С учетом доверительных интервалов, оценки TMRCA в настоящей работе согласуются с результатами исследований [3, 19, 26, 27, 34] и группы YFull [48]. В целом, следует отметить, что значения TMRCA, рассчитанные в последние годы по выборкам гаплотипов с большим числом STR локусов и расширенным выборкам полностью секвенированных образцов, практически все указывают на интервал времени

~1300-1400 лет до н.в. Небольшое завышение TMRCA в работах [26, 33] частично объясняется использованием авторами других констант интенсивности Y-SNP мутаций – $0,74 \cdot 10^{-9}$ и $0,76 \cdot 10^{-9}$, вместо $0,82 \cdot 10^{-9}$ на сайт в год в работе [3] и расчетах YFull [48].

Рассчитанный нами возраст ближайшего общего предка якутов по N3a2-хромосоме соответствует периодам Первого и Второго Тюркских каганатов, – кочевых государств орхонских тюрков (или кок-тюрков), существовавших в 552 – 744 годах н.э. Основная политика тюрков в то время заключалась в завоевании зоны евразийских степей и контроле маршрутов Великого Шелкового пути [18]. К северу от территории кок-тюрков кочевали многочисленные племена теле. В творческом переводе фрагмента текста «Синь Таншу» (1060 г.), сделанном Иакинфом Бичуриным, отмечено, что «Они [теле] считались подданными тукюеского Дома. Тукюесцы их силами геройствовали в пустынях севера» [6], т.е. подразумевается, что кок-тюрки нанимали теле для представления своих интересов на севере. В тексте более поздней китайской исторической энциклопедии «Вэньсянь Тункао» (1273-1317 гг.) записано, что «Когда государство Туцзюэ вело карательные походы на восток и запад, то [оно] всегда пользовалось их [теле] услугами для обуздания северной степи» [14]. (Упомянутые тексты китайских хроник общедоступны на сайтах

<https://chinesenotes.com/xintangshu/xintangshu217a.html>, <https://ctext.org/wiki.pl?if=gb&chapter=681264&remap=gb>, их современный перевод показывает, что речь действительно идет о подкупе или найме). Самым северным из племен теле были курыканы. Б.Б. Дашибалов полагал, что «...через курыкан тюрки осуществляли поборы с таежного населения Восточной Сибири, курыканы являлись поставщиками пушнины, скота, железа» [8].

Любопытно то, что костный образец средневекового мужчины Yana Young, возрастом ~800 лет, носителя «якутской» N3a2-M1982-гаплогруппы, был найден местными жителями при разработке Янского мамонтового кладбища. Анализ SNP-мутаций Y-хромосомы показал, что линия Yana Young находится на ветви, ведущей к Ht1, доминирующей среди мужских линий современных саха, но эволюционно возникла раньше «линии Эллэя» [2,3,46]. Более поздние мутации (M1988 и Y25011) в древнем образце Yana Young отсутствуют [2,3]. В современной популяции линия Y-хромосомы человека Yana Young не сохранилась. Митохондриальная ДНК этого средневекового мужчины относится к ветви гаплогруппы D4o2 [47], которая часто встречается в настоящее время у центральных якутов [27], возраст ветви, по данным YFull MTree, составляет ~1350 лет (95% ДИ 3800-325 лет). При РС-анализе SNP-данных образец Yana Young входит в кластер совре-

Таблица 2

Сведения китайских летописей династии Тан о странах, поставлявших рог хуту (gǔduō 骨咄)

Источник	Год издания	Цзюань	Страна поставщик gǔduō 骨咄	Примечания
Тундянь	801	200	Юйчжэ	
Танхуэяо	961	98	Юйчжэ	Написано gǔtū 骨吐
Тайпин Хуаньюйцзи	976-983	198	Юйчжэ	
Тайпин Хуаньюйцзи	976-983	199	Кыргызы	
Цэфу Юаньгуй	1005-1013	961		Нет сведений о 骨咄
Синь Таншу	1060	217b	Кыргызы	
Синь Таншу	1060	39	Мохэ	Написано 骨骨出

менных якутов [32]. Анализ компонентного состава генома по алгоритму ADMIXTURE (K=7) также показывает генетическую близость человека Yana Young к современным якутам [44]. Таким образом, результаты полногеномных исследований показали, что древний человек Yana Young, найденный на мамонтовом кладбище, генетически не отличался от современных якутов. Соответственно, можно предположить, что саха издавна были поставщиками мамонтовой кости в Китай и средневековые мусульманские страны [1, 7, 23]. Основные мировые запасы ископаемой мамонтовой кости находятся на территории Якутии, общие ресурсы оцениваются от 34000 до 450000 тонн [16]. В этой связи любопытно проследить упоминания о мамонтовой кости и странах, откуда она поставлялась, в древних письменных источниках.

В обширной историографии средневековых европейских легенд об единороге упоминается кость неизвестного происхождения, называемая «рог хуту» [31]. В средние века «рог хуту» (وحج, khutū, khutu, chutu) высоко ценился у тюркских народов, на мусульманском Востоке и в Китае [22,35], т.к. был редок и использовался при изготовлении престижных вещей – рукояток ножей, ножен, шкатулок, накладок на пояса и пр. Считалось, что он обладает способностью обнаруживать и нейтрализовать яды. Из-за высокой цены «рог хуту» стал атрибутом дипломатических подарков между правителями Средней Азии [38]. В представлениях средневековых тюрков, отраженных Махмудом Кашгари в «Диван лугат ат-тюрк» (1074 г.), «рог хуту» – это кость (рог, ус) морской рыбы или корень дерева, привозимый из Китая [15,30,31]. Следуя этому нарративу, великий ученый-энциклопедист Бируни расспрашивал о его происхождении послы из империи киданей Ляо (около 1027 г.). Послы отвечали, «что это – лобная кость быка; то же говорится в книгах, но с добавлением, что этот бык водится в земле хирхизов» (енисейских кыргызов) [1]. Очевидно, послы ссылались на китайские письменные издания того времени. Само слово «хуту», будучи сибирским по происхождению, пришло к мусульманам через китайские иероглифы gǔduō 骨咄 (произносятся в русской транскрипции как «куто»). Использование иероглифов gǔduō для обозначения этого поделочного материала отмечено со времен китайской династии Тан (VII-X вв.). В табл. 2 приведена информация о странах – поставщиках gǔduō.

Сунские ученые начали составление сборника «Синь Таншу» в 1044 г., т.е. позже встречи Бируни с послами киданей. Тем не менее, текст о стране кыргызов, в котором упоминается зверь хуту, был известен ранее. Из сохранившихся документов эта же запись содержится в энциклопедии «Тайпин Хуаньюйцзи», составленной в 976-983 гг., где также воспроизведен более древний текст о стране Юйчжэ, откуда поставлялась кость. Таким образом, сведения «Тайпин Хуаньюйцзи» носят промежуточный характер в представлениях о происхождении gǔduō в X в. В более поздней энциклопедии «Цэфу Юаньгуй» (1005-1013) упоминание о gǔduō из описания страны Юйчжэ уже исключено. Здесь следует заметить, что торговые и иные связи енисейских кыргызов начали расширяться после разгрома древних уйгуров в 840 г. Стратегически выгодное географическое расположение территории кыргызов на стыке степи и сибирской тайги позволяло им перехватить у курыкан доступ к северным богатствам, в том числе и к мамонтовой кости. Судя по данным китайских летописей, начиная с X в., кыргызы выполняли роль ключевых посредников в поставках материала мамонтового сырья, в частности бивня, а до этого времени источником кости была страна Юйчжэ (табл. 2).

Самые ранние сведения о gǔduō содержатся в энциклопедии «Тундянь» (801 г.). Это сообщение в энциклопедии «Тайпин хуаньюйцзи» в переводе Н.В. Кюнера выглядит таким образом: «Государство Юйцзя находится на восток от государства Цзюй в 15 днях езды. Эта страна обширная, густо населена. Обычаи одинаковы с Байегу. Мало коров и лошадей, много соболей и гуду» [14]. О том же напи-

сано и в «Тан хуэйяо» (961 г.), но хуту обозначается несколько иначе (gǔtū 骨吐) [14]. Сообщение о стране Юйчжэ включено в энциклопедию «Тундянь» из неизвестного дорожника середины VII века, оригинал которого не сохранился [10].

Отсчет дней пути из Китая до северных стран Юйчжэ, Цзюй, Дамо, Гуши начинался с земель байырку, одного из племен теле. Страна байырку по памяткам дарасунской культуры располагалась в южной части Забайкалья и севера Монголии и называлась Байегу [11]. Страна оленеводов Цзюй находилась на северо-востоке от страны Байегу, а Юйчжэ располагалась в 15 днях пути на восток от страны Цзюй [14]. Но в определении расстояния от страны Байегу до страны Цзюй источники расходятся: «Тун дьянь» и «Тан хуэйяо» дают 6 дней пути (500 ли), а «Тайпин хуаньюйцзи» – 50 дней пути. Север в китайских источниках смещен к северо-западу [5], из-за ориентации на восход солнца в летний период. С учетом этого страна оленеводов Цзюй согласно «Тайпин хуаньюйцзи» находилась где-то в нижнем течении Олекмы и соотносится с предками эвенков, а страна Юйчжэ – в Центральной Якутии и, возможно, связана с предками саха.

Заключение. Таким образом, полученная датировка TMRCA для «якутских» N3a2-M1982-гаплотипов ~1300-1400 лет позволяет по-новому взглянуть на сведения танских хроник VII-X вв. о народе юйчжэ. Народ юйчжэ занимался разведением лошадей и крупного рогатого скота, имел сходные обычаи с одним из племен теле байырку, на его земле было много diāoshǔ (соболя) и gǔduō (мамонтовой кости). Добыча бивней на мамонтовых кладбищах могла быть традиционным

промыслом для предков якутов еще с VII в. н.э. Немногочисленный род или племя, в котором родился ближайший общий предок якутской ветви N3a2-M1982, возможно, относилось не к прибайкальским курыканам, а к народу, называемому в китайских источниках «юйчжэ».

Работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (FSRG-2023-0003) «Генетические особенности населения Северо-Востока России: реконструкция генетической истории, механизмы адаптации и старения, возраст-зависимые и наследственные заболевания».

Литература

- Абу-р-Райхан Мухаммед ибн Ахмед Бируни. Собрание сведений для познания драгоценностей (Минералогия). Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 526 с.
- Abu-r-Rayhan Muhammad ibn Ahmed al-Biruni. Collection of information for knowledge of jewelry (Mineralogy). L.: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1963. 526 pp.
- Адамов Д.С., Федорова С.А. Оценка скорости возникновения мутаций в STR-локусах Y-хромосомы в якутской популяции // Генетика. 2024. Т. 60. № 4. С. 547-556.
- Adamov D.S., Fedorova S.A. Y-chromosomal STRs mutation rates in the Yakut population // Russian Journal of Genetics. 2024. V. 60. № 4. pp. 547-556. doi.10.1134/S1022795424040021
- Адамов Д.С. Якутская ветвь игрек-хромосомы в составе гаплогруппы N-M2016 // Сибирские исследования. 2022. Т. 2. № 8. С. 6-14.
- Adamov D.S. The Yakut branch of Y-chromosome as a part of the haplogroup N-M2016 // Siberian Research. 2022. V. 2. № 8. pp. 29-36.
- Алексеев А.Н., Бравина Р.И. Хунно-сяньбийский пласт в культуре якутов // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2022. № 1(56). С. 115-121.
- Alexeev A.N., Bravina R.I. Xiongnu-Xianbei layer in the Yakut Culture // Bulletin of archeology, anthropology and ethnography. 2022. № 1 (56). pp. 115-121.
- Бернштам А.Н. Заметки по этногенезу народов Северной Азии // Советская этнография. 1947. № 2. С. 60-66.
- Bernstam A.N. Notes on the ethnogenesis of the peoples of North Asia // Soviet ethnography. 1947. No 2. pp. 60-66.
- Бичурин Н.Я. Собрание сведений о народах, обитавших в Средней Азии в древние времена / Отв. ред. С.П. Толстов. Том 1. М. - Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1950. 471 с.
- Bichurin N.Ya. Collection of information about the peoples who lived in Central Asia in ancient times / Rep. ed. S.P. Tolstov. V. 1. M. - L.: Publishing house Acad. Sciences of the USSR, 1950. 471 pp.
- Бравина Р.И. Сбор мамонтовой кости как традиционный промысел коренного населения восточносибирской Арктики (XVII - НАЧАЛО XX в.) // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2023. № 1 (60). С. 161-173.
- Bravina R.I. Mammoth bone collecting as a traditional occupation of the indigenous population of the East Siberian Arctic (17th — early 20th c.) // Vestnik arheologii, antropologii i etnografii. 2023. No 1 (60). С. 161-173.
8. Дашибалов Б.Б. Курыканы (курумчинская культура Прибайкалья и юга Средней Сибири): Автореф. дис. канд. ист. наук. М.: Институт археологии АН СССР. 1990. 23 с.
- Dashibalov B.B. Kurykans (Kurumchi culture of the Baikal region and the south of Central Siberia): Author's abstract. dis. Ph.D. ist. Sci. M.: Institute of Archeology of the USSR Academy of Sciences. 1990. 23 pp.
9. Длина поколения в якутской популяции в XVIII-XIX вв. / С.А. Федорова, С.А. Попова, М.Л. Мордосова, М.И. Старостина // Якутский медицинский журнал. 2023. Т. 3 (83). С. 21-24.
- Generation length in the Yakut population in 18th-19th centuries / S.A. Fedorova, S.A. Popova, M.L. Mordosova, M.I. Starostina // Yakut Medical Journal. 2023. V.3 (83). pp. 19-22. doi.10.25789/YMJ.2023.83.05
10. Зуев Ю.А. Из древнетюркской этнонимии по китайским источникам (бома, гуй, яньмо) // Труды Института истории, археологии и этнографии им. Ч.Ч. Валиханова. 1962. Т. 15. С. 104-122.
- Zuyev Yu.A. From ancient Turkic ethnonyms according to Chinese sources (boma, gui, yanmo) // Proceedings of the Institute of History, Archeology and Ethnography named after Ch.Ch. Valikhanov. 1962. V. 15. pp. 104-122.
11. Ковычев Е.В. Дарасунская археологическая культура: к истории раннего средневековья Забайкалья // Забайкалье историческое. Материалы IX Межрегиональной научно-практической конференции (Чита, 27.11.2020). Отв. ред. Д.Н. Беспалько. 2020. С. 16-21.
- Kovychev E.V. Darasun Archaeological Culture: to the History of the Early Middle Ages of Transbaikalia. Transbaikalia history. Materials of the IX Interregional Scientific and Practical Conference (Chita, November 27, 2020). Rep. ed. D.N. Bepalko.
12. Ксенофонтов Г.В. Ураангхай-сахалар: Очерки по древней истории якутов. Иркутск, 1937. 576 с. Ksenofontov G.V. Uraanghaisakhalar: Essays on the ancient history of the Yakuts. Irkutsk, 1937. 576 pp.
13. Ксенофонтов Г.В. Ураангхай-сахалар: Очерки по древней истории якутов: В 2 кн. Якутск: Нац. книжное изд-во Республики Саха (Якутия), 1992.
- Ksenofontov G.V. Uraanghaisakhalar: Essays on the ancient history of the Yakuts. In 2 V. Yakutsk National book publishing house of the Republic of Sakha (Yakutia), 1992.
14. Кюннер Н.В. Китайские известия о народах Южной Сибири, Центральной Азии и Дальнего Востока. М.: Издательство восточной литературы, 1961. 391 с.
- Kuner N.V. Chinese news about the peoples of Southern Siberia, Central Asia and the Far East. M.: Publishing House of Eastern Literature. 1961. 391 pp.
15. Махмуд ал-Кашгари. Диван Лугат ат-Турк. Перевод, предисловие и комментарии З.-А. М. Ауэзовой. Индексы составлены Р. Эрмерсом. Алматы: Дайк-Пресс. 2005. 1288 с. + 2 с. вкл.
- Mahmud al-Kashgari. Diwan Lughat at-Turk. Almaty: Daik-Press. 2005. 1288 pp.
16. Петрова Т.Н., Ботвин Г.В., Петухова Е.С. Подходы к классификации, методы поиска и обнаружения ископаемой мамонтовой кости на территории Республики Саха (Якутия) // Актуальные направления фундаментальных и прикладных исследований. North Charleston, USA, 27-28 августа 2019 г. Материалы XX международной научно-практической конференции. LuluPress, Inc. 2019; 92 с.
- Petrova T.N., Botvin G.V., Petukhova E.S. Approaches to classification, methods of search and discovery of fossil mammoth ivory in the territory of the Republic of Sakha (Yakutia) // Actual directions of fundamental and applied research. North Charleston, USA, Aug. 27-28, 2019. Proceedings of the XX international scientific-practical conference. LuluPress, Inc. 2019; 92 pp. in Russian
17. Происхождение якутов: анализ гаплогрупп Y-хромосомы / В.Н. Харьков, В.А. Степанов, О.Ф. Медведева [и др.] // Молекулярная биология. 2008. Т. 42. № 2. С. 226-237.
- The origin of Yakuts: analysis of Y-chromosome haplotypes / V.N. Kharkov, V.A. Stepanov, O.F. Medvedeva [et al.] // Mol. Biol. (Mosk). 2008. V. 42, № 2, pp. 226-237.
18. Савинов Д.Г. Археологические материалы о южном компоненте в культурогенезе якутов // Северо-Восточный гуманитарный вестник. 2013. 2(7). С. 59-72.
- Savinov D.G. Archaeological materials about the southern component in the cultural genesis of the Yakuts // North-Eastern Humanitarian Bulletin. 2013. V.2(7). pp. 59-72.
19. Федорова С.А. Генетические портреты народов Республики Саха (Якутия): анализ линий митохондриальной ДНК и Y-хромосомы. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2008. 235 с.
- Fedorova S.A. Genetic portraits of the peoples of the Republic of Sakha (Yakutia): analysis of mitochondrial DNA and Y-chromosome lineages. Yakutsk: Publishing house YaSC SB RAS, 2008. 235 pp.
20. Федорова С.А., Звенигороски В., Алексеев А.Н. Сравнительный анализ линий Y-хромосомы у древних и современных саха (якутов) // Генетика. 2023. Т. 59. № 6. С. 544-550.
- Fedorova S.A., Zvenigoroski V., Alekseev A.N. The Y-Chromosome lineage variation in ancient and modern populations of the Sakha (Yakuts) // Russian Journal of Genetics. 2023. V. 59. № 6. pp. 633-639. doi.10.1134/S1022795423060054
21. Федорова С.А., Хуснутдинова Э.К. Особенности структуры генофонда и генетическая история саха (якутов) // Генетика. 2022. Т. 58. № 12. С. 1349-1366.
- Fedorova S.A., Khusnutdinova E.K. Genetic structure and genetic history of the Sakha (Yakuts) Population // Russian Journal of Genetics. 2022. V. 58. № 12. pp. 1409-1426. doi.10.1134/S1022795422120031
22. Цю Ихао 邱铁皓. "骨咄"新考: 对内陆亚洲物质交流的一个考察 // 社会科学战线. 物质文化史. 2018. 2期. 129-142.
- Qiu Y. New Examination of the "Guduo": A survey of material exchange in Inland Asia // Shehui kexue zhanxian, 2018. V. 2. pp. 129-142 in Chinese.
23. Шефер Э. Золотые персики Самарканда. Книга о чужеземных диковинах в империи Тан. М.: Наука, 1981. 608 с.
- Shafer E. The Golden Peaches of Samarkand: A Study of Tang Exotics. Berkeley, 1963. 399 pp.
24. An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci / Goldstein D.B., Ruiz Linares A., Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W. // Genetics. 1995. V.139(1). pp. 463-471. doi: 10.1093/genetics/139.1.463.
25. A new future of forensic Y-chromosome analysis: rapidly mutating Y-STRs for differentiating male relatives and paternal lineages / Ballantyne K.N., Keerl V., Wollstein A. [et al.] // Forensic Sci. Int. Genet. 2012. V. 6. № 2. pp. 208-218. doi: 10.1016/j.fsigen.2011.04.017.
26. A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture / Karmin M., Saag L., Vicente M. [et al.]

// Genome Res. 2015. V. 25. pp. 459–466. doi: 10.1101/gr.186684.114.

27. Autosomal and uniparental portraits of the native populations of Sakha (Yakutia): implications for the peopling of Northeast Eurasia / Fedorova S.A., Reidla M., Metspalu E. [et al.] // BMC Evol. Biology. 2013. V. 13:127. doi: 10.1186/1471-2148-13-127.

28. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16(1). pp. 37–48. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036.

29. Characteristics and frequency of germline mutations at microsatellite loci from the human Y chromosome, as revealed by direct observation in father/son pairs / Kayser M., Roewer L., Hedman M. [et al.] // Am. J. Hum. Genet. 2000. V. 66. pp. 1580–1588. doi: 10.1086/302905.

30. Dankoff R. A note on khutū and chatuq // Journal of the American Oriental Society. 1973. V. 93. pp. 542–543.

31. Ettinghausen R. Studies in Muslim Iconography I: The Unicorn // Freer Gallery of Art occasional papers. 1950. V. 1(3). pp. 111–142.

32. Human population dynamics and Yersinia pestis in ancient northeast Asia / Kılınc G.M., Ka shuba N., Koptekin D. [et al.] // Sci. Adv. 2021. V. 7(2). eabc4587.

33. Human Y chromosome haplogroup N: A non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across language families / Ilumäe A.M., Reidla M., Chukhryaeva M. et al. // Am. J. Hum. Genet. 2016. V. 99. pp. 163–173. doi: 10.1016/j.ajhg.2016.05.025.

34. Investigating the effects of prehistoric migrations in Siberia: genetic variation and the origins of Yakuts / Pakendorf B., Novgorodov I.N., Osakovskij V.L. [et al.] // Hum. Genet. 2006. V. 120. pp. 334–353. doi: 10.1007/s00439-006-0213-2.

35. King A. Early Islamic Sources on the Kitan Liao: The Role of Trade // Journal of Song-Yuan Studies. 2013. V. 43. pp. 253–271.

36. Origins of Old Testament priests / Thomas M.G., Skorecki K., Ben-Ami H. [et al.] // Nature. 1998. V. 394(6689). pp. 138–140. doi: 10.1038/28083.

37. Phylogenetic analysis and forensic characteristics of 12 populations using 23 Y-STR loci / Gao T., Yun L., Gu Y. [et al.] // Forensic Sci. Int. Genet. 2015. V. 19. pp. 130–133. doi: 10.1016/j.fsigen.2015.07.006.

38. Qiu Y. Gift-Exchange in Diplomatic Practices during the Early Mongol Period // Eurasian Studies. 2019. V. 17(2). pp. 202–227. doi: https://doi.org/10.1163/24685623-12340073.

39. Reconstructing genetic history of Siberian and Northeastern European populations / Wong E., Khrunin A., Nichols L. [et al.] // Genome Res. 2015. V. 27. № 1. pp. 1–14. doi: 10.1101/gr.202945.115.

40. Slatkin M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies // Genetics. 1995. 139(1). pp. 457–462. doi: 10.1093/genetics/139.1.457.

41. The dichotomy structure of Y chromosome Haplogroup N / Hu K., Yan S., Liu K. [et al.] // 2015. arXiv:1504.06463 [q-bio.PE].

42. The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time / Zhivotovskiy L.A., Underhill P.A., Cinnioglu C. [et al.] // Am. J. Hum. Genet. 2004. № 1. pp. 50–61. doi: 10.1086/380911.

43. The genetic legacy of legendary and historical Siberian chieftains / Zvenigorosky V., Duchesne S., Romanova L. [et al.] // Communication Biology. 2020. V. 3(1):581. doi: 10.1038/s42003-020-01307-3.

44. The genetic origin of Huns, Avars, and conquering Hungarians / Maróti Z., Neparáczki E., Schützt O. [et al.] // Curr. Biol. 2022. V. 32(13). pp. 2858–2870.e7. doi: 10.1016/j.cub.2022.04.093.

45. The genetics of kinship in remote human groups / Zvenigorosky V., Crubézy E., Gibert M. [et al.] // Forensic Sci. Int. Genet. 2016. V. 25. pp. 52–62. doi: 10.1016/j.fsigen.2016.07.018.

46. The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene / Sikora M., Pitulko V., Sousa V. [et al.] // Nature. 2019. V. 570(7760). pp. 182–188. doi: 10.1038/s41586-019-1279-z.

47. YFull MTREE, 2023. <https://www.yfull.com/mtree/>

48. YFull YTree v11.04.00. 2023. <https://www.yfull.com/tree/>

49. Y-STR loci diversity in native Alaskan populations / Davis C., Ge J., Chidambaram A. [et al.] // Int. J. Legal Med. 2011. V. 125. № 4. pp. 559–563. doi: 10.1007/s00414-011-0568-3.

Приложение

Вклад ковариации в погрешность оценки TMRCA методом ASD. Предполагается, что STR мутации происходят случайным образом по распределению Пуассона. Для простоты рассмотрим случай одномаркерных гаплотипов, т.е. один STR локус. В модели одношаговых STR мутаций (SMM, stepwise mutational model) вклад ковариации в общую дисперсию оценки TMRCA методом средней квадратичной дистанции (ASD) описывается формулой:

$$D_{cov} = \mu \bar{t} + 2\mu^2 \bar{t}^2, \quad (1)$$

где μ – константа интенсивности мутаций («скорость мутаций»); \bar{t} – средний возраст общих ветвей для всех пар изучаемой выборки STR гаплотипов, т.е. средний временной интервал от ближайшего общего предка всей выборки до общего предка наугад выбранной пары гаплотипов; \bar{t}^2 – средний квадрат

возраста общих ветвей для всех пар изучаемой выборки STR гаплотипов.

Как правило, величина \bar{t} существенно меньше оцениваемого возраста ближайшего общего предка T , а квадратичным членом в формуле (1) можно пренебречь. Для этого случая

$$D_{cov} \cong \mu \bar{t} = \frac{2\mu}{N(N-1)} \sum_i \sum_{i < j} (T - T(i, j)), \quad (2)$$

где $T(i, j)$ – возраст предка пары гаплотипов i и j , N – количество образцов в выборке. Суммирование производится по всем парам гаплотипов, всего их $N(N-1)/2$.

Введем обозначение для среднего возраста общего предка наугад выбранной пары выборки STR гаплотипов:

$$T^* = \frac{2}{N(N-1)} \sum_i \sum_{i < j} T(i, j). \quad (3)$$

Оценка возраста пары гаплотипов для метода ASD [24, 40]:

$$T_{ij} = \frac{(A(i) - A(j))^2}{2\mu}, \quad (4)$$

где $A(i)$, $A(j)$ – значения аллелей STR гаплотипов i и j соответственно. Тогда

$$T^* = \frac{1}{\mu N(N-1)} \sum_i \sum_{i < j} (A(i) - A(j))^2 = \frac{1}{\mu N(N-1)} \sum_i \sum_{i < j} [(A(i) - \bar{A}) - (A(j) - \bar{A})]^2,$$

где $\bar{A} = \frac{1}{N} \sum_i A(i)$ – среднее значение STR аллеля по выборке. С учетом его свойств

$$T^* = \frac{1}{\mu N} \sum_i (A(i) - \bar{A})^2. \quad (5)$$

Подставляя полученное выражение в формулу (2), окончательно получаем:

$$D_{cov} = \mu(T - T^*) = \frac{1}{N} \sum_i (A(i) - A(0))^2 - \frac{1}{N} \sum_i (A(i) - \bar{A})^2, \quad (6)$$

где $A(0)$ – предковый аллель.

Общая относительная погрешность оценки TMRCA методом ASD рассчитывается по формуле:

$$\frac{\sigma}{\mu T} = \sqrt{\frac{1+2\mu T}{N\mu T} + \frac{T-T^*}{\mu T^2}}. \quad (7)$$