

## ЯКУТСКАЯ ВЕТВЬ ИГРЕК-ХРОМОСОМЫ В СОСТАВЕ ГАПЛОГРУППЫ N-M2016

АДАМОВ Д.С.

УДК 575.17

<http://doi.org/10.33384/26587270.2022.08.02.01r>

**Аннотация.** По данным массового параллельного секвенирования игрек-хромосомы построено генеалогическое дерево гаплогруппы N-M2016, на котором располагается ветвь большинства мужчин якутов-саха N-M1982. Определены возрасты узлов ветвления дерева.

Возраст ближайшего общего предка (TMRCA)  $970 \pm 210$  лет до нашего времени (1950 г.) одной из основных якутских мужских линий N-M1991 подтверждается датировкой методом ускорительной масс-спектрометрии образца древнего человека Yana Young [1], умершего около 766 лет до н.в.

Резкий рост численности предков якутов-саха, наблюдаемый на якутской ветви N-M1982 в составе гаплогруппы N-M2016, начался с  $1320 \pm 100$  года нашей эры. Сроки наблюдаемого демографического взрыва согласуются с радиоуглеродной датировкой памятников кулун-атахской археологической культуры.

**Ключевые слова:** якуты (саха), генеалогическое дерево, Y-хромосома, гаплогруппа N-M2016, N-M1982, TMRCA

**Для цитирования:** Адамов Д.С. Якутская ветвь игрек-хромосомы в составе гаплогруппы N-M2016. 2022. 2(8). С. 6 – 14 . <http://doi.org/10.33384/26587270.2022.08.02.01r>

*Поступила 30 сентября 2022 г., принята к публикации 19.11.2022 г., опубликована 15 декабря 2022 г.*

**Введение.** Мужская популяция якутов-саха является уникальной по своей однородности. Исследования в области популяционной генетики показали, что около 90 % мужчин имеют игрек-хромосому, образующую обособленный кластер Y-STR гаплотипов в составе гаплогруппы N-Tat/M178 [2-9]. Кластер маркируется однонуклеотидными (SNP) мутациями M2019, M2118 [10-13].

Кроме якутов, линии гаплогруппы N-M2019/M2118 наблюдаются с низкой частотой в других современных евразийских популяциях [13, 14]. Образцы N-M2019/M2118 обнаружены в захоронениях древних кочевников в Монголии [15, 16], аваров и ранних венгров в Венгрии [17,

18]. По данным о Y-STR локусах древних образцов наличие гаплогруппы N-M2019/M2118 предполагается у хунну [19], у хазаров [20].

Благодаря данным, получение которых обеспечивает технология массового параллельного секвенирования, удастся выявить структуру якутской ветви игрек-хромосомы, а также ветви ближайших родственников якутов-саха по мужской линии.

**Материалы и методы.** Одним из основных источников генетической информации в свободном доступе является база данных HGDP (Human Genome Diversity Project [21]). В базе данных собраны генетические образцы от 1050 человек из 52 популяций.

Якуты-саха представлены образцами 18 мужчин и 7 женщин. Для дальнейших исследований демографии человеческих популяций, установления связей и происхождения популяций ученые-генетики осуществили массовое параллельное секвенирование образцов HGDP с высоким качеством прочтения – с помощью секвенатора Illumina X10 [21]. Из 18 мужских образцов якутов-саха панели HGDP гаплогруппа N-M2019/M2118 обнаруживается в 16 образцах.

Также были использованы данные, опубликованные ранее в научной литературе:

- образцы якутов YakK3, YakS8, YakM1, образец эвена EvenS2 из работы [12];

| Генетический образец        | n  | Исследование (тест) | Среднее покрытие, X раз | Средняя длина прочтения участков combBED, Mbp |
|-----------------------------|----|---------------------|-------------------------|---|
| HGDP009XX (кроме HGDP00951) | 15 | [21]                | 17                      | 8.4   |
| HGDP00951                   | 1  | [25]                | 22                      | 8.4   |
| YakM1, YakS8, YakK3, EvenS2 | 4  | [12]                | >40                     | 8.4   |
| SRR1822287, SRR1822619      | 2  | [22]                | 19                      | 8.4   |
| HLB-061, HLB-102            | 2  | [23]                | 9                       | 6.2   |
| YF01684                     | 1  | настоящая работа    | 48                      | 7.8   |
| 496828                      | 1  | настоящая работа    | 50                      | 7.3   |
| Yana Young (ERR3351001)     | 1  | [1]                 | ~1                      | не применимо                                  |

Таблица 1. Сведения о качестве чтения Y-хромосомы.

- образец эвенка Evenk (SRR1822287) и эвена Even (SRR1822619) из работы [22];

- двух образцов бурятов из Хулун-Буира, Автономный район Внутренняя Монголия, Китай [23];

Новые образцы, использованные в работе: образец каракалпака из Узбекистана и образец автора, протестированные в коммерческой лаборатории FTDNA.

Для проверки корректности оценки возраста ветвей были использованы данные по игрек-хромосоме и радиоуглеродной датировке древнего образца Yana Young, опубликованные в работе [1].

Данные о покрытии чтения последовательностей игрек-хромосомы использованных образцов приведены в таблице 1. В таблице также содержатся сведения о длине прочитанных участков combBED (“combined BED”). Для расчета возраста ветвей выбираются те участки нуклеотидной последовательности игрек-хромосомы, в которых SNP мутации надежно идентифицируются.

В границы участков combBED включаются нуклеотидные последовательности из областей эухроматина X-degenerated и, в меньшей степени, ampliconic [24].

Для выявления однонуклеотидных (SNP) мутаций использовались данные о прочтении (ридах) нуклеотидных последовательностей игрек-хромосомы, записанные в PILEUP или VCF файлах. В части образцов эти файлы отсутствовали. В таких случаях с помощью пакета программ Samtools обрабатывался BAM файл с созданием соответствующего PILEUP файла. Просмотр BAM файлов осуществлялся с помощью программы BamView.

Кандидатуры на предмет SNP мутаций были обработаны с помощью метода, разработанного автором совместно с участниками проекта YFull [24]. Метод позволяет эффективно выявлять истинные мутации среди различных ошибок чтения, маппирования и других сбоев.

Возрасты отдельных ветвей рассчитывались по методу, изложенному в работе [24]:

$$T = \frac{N_{SNP}}{\mu B},$$

где  $T$  – оцениваемый возраст ветви,

$N_{SNP} = \sum_i N_i$  – общее число наблюдаемых мутаций, образовавшихся с момента образования ветви до нашего времени,  $N_i$  – число мутаций в каждом образце  $i$ ,

$B = \sum_i B_i$  – общий размер прочитанных нуклеотидных последовательностей образцов ветви внутри границ области combBED [24].  $B_i$  – длина прочитанных нуклеотидных последовательностей каждого образца  $i$ ,

$\mu$  – константа интенсивности SNP мутаций, принята равной  $8.2 \cdot 10^{-9}$  мутаций в год на одну пару нуклеотидных оснований [24].

Возраст отсчитывается в календарных годах от нашего времени (сокращенно - н.в.), принятого по международной традиции равным 1950 году, в прошлое. Образцы панели HGDP, составляющие большинство выборки, были собраны в 90-х годах XX века, а доноры родились в 50-60-х годах.

Расчет погрешности оценки возраста основывается предположении о пуассоновском характере процесса SNP мутаций [10]. Дисперсия рассчитывается с учетом ковариации:

$$D = \frac{1}{n^2} [\sum_i N_i + 2 \sum_i \sum_{j>i} N_{ij}],$$

где  $N_i$  – число мутаций в каждом образце  $i$ ,

$N_{ij}$  – число мутаций, общих для образцов  $i$  и  $j$ ,

$n$  – количество образцов в ветви.

Оценка относительного среднеквадратичного отклонения производилась с учетом погрешности калибровки константы интенсивности мутаций  $\sigma_\mu = 7.3\%$ , проведенной в работе [24]:

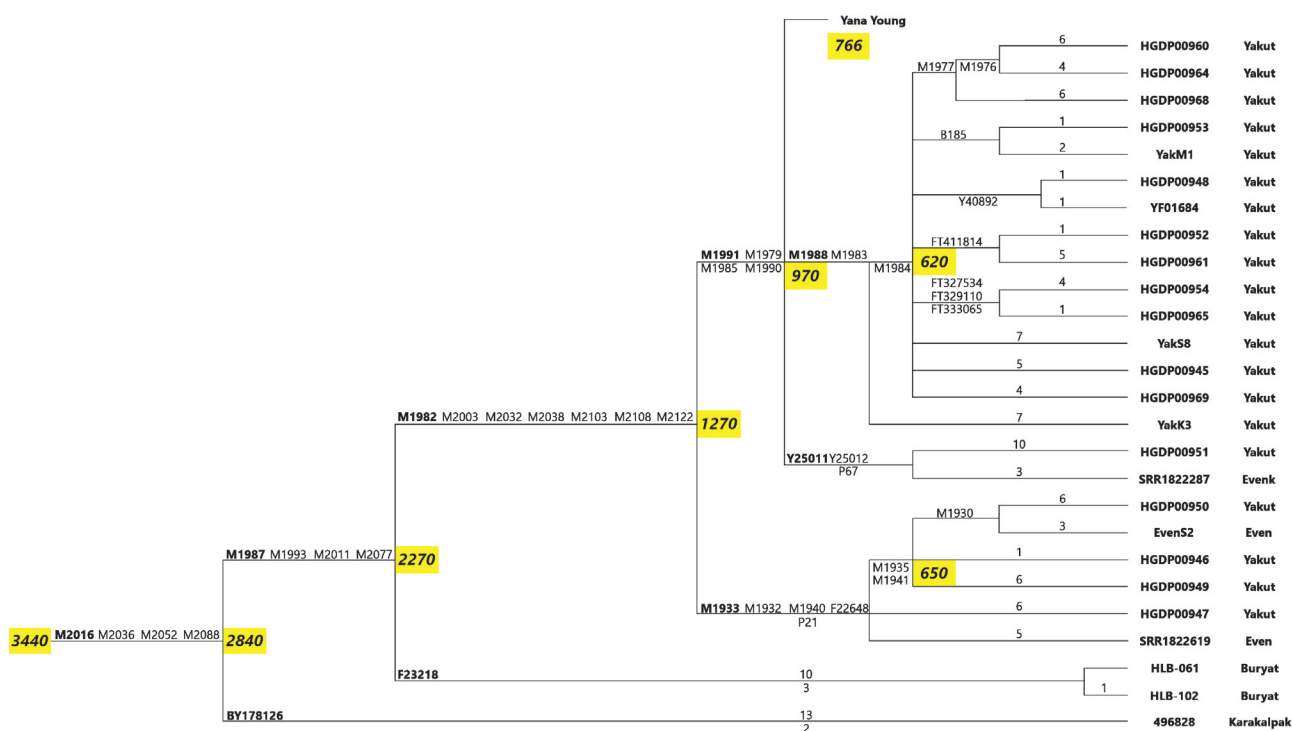


Рис.1. Генеалогическое дерево гаплогруппы N-M2016.

Построено по данным о массовом параллельном секвенировании игрек-хромосомы. Желтым фоном выделены возрасты ветвления в годах до нашего времени. Поверх линий указаны мутации, попадающие в участки combBED, снизу линий указаны мутации вне области combBED. В конечных (приватных) ветвях указаны числа обнаруженных мутаций

$$\sigma = \sqrt{\frac{D}{N_{SNP}^2} + \sigma_{\mu}^2}$$

Расчет возраста ближайшего общего предка (TMRCA) по выборке из Y-STR гаплотипов производился методом ASD<sub>0</sub> с предварительным определением значений предковых аллелей [26].

$$ASD_0 = \frac{1}{L} \sum_{j=1}^L \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (A_j(i) - A_j(0))^2,$$

$N$  – объем выборки,  $L$  – число STR локусов гаплотипов выборки,  $A_j(i)$  – значение аллеля (числа тандемных повторов) в локусе  $j$  гаплотипа  $i$ ,  $A_j(0)$  – значение предкового аллеля.

Оценка TMRCA проводится по формуле

$$\tilde{T} = \frac{ASD_0}{\bar{\mu}},$$

где  $\bar{\mu} = \frac{1}{L} \sum_{j=1}^L \mu_j$  – среднее значение константы интенсивности

мутаций,  $\mu_j$  – константа интенсивности мутаций в STR локусе  $j$ .

Выборка 17-маркерных Y-STR гаплотипов составлена из 237 образцов якутов (см. таблицу S1 Приложения). Среднее значение константы интенсивности STR мутаций была принята равной 0.0026 на локус на поколение длиной 31.5 лет [27, 28]. Предковый гаплотип в последовательности локусов DYS19, DYS389I, DYS389B, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS385a, DYS385b, DYS438, DYS439, DYS437, DYS448, DYS456, DYS458, DYS635, GATAH4 был определен следующим образом:

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

**Результаты.** Генеалогическое дерево гаплогруппы игрек-хромосомы, получившей название N-M2016, построено по данным

массового параллельного секвенирования 26 образцов, в соответствии с иерархией наблюдаемых SNP мутаций. Дерево гаплогруппы N-M2016 приведено на рис.1. Выявленные в исследуемых образцах SNP мутации сведены в таблице S2 Приложения. Отражены все мутации, которые произошли в позициях игрек-хромосомы внутри области combBED [24], а также некоторая часть мутаций, прочитанных за пределами области combBED.

Образцы якутов, эвенков и эвенков образуют отдельную ветвь N-M1982 [12] в составе гаплогруппы N-M2016. Однозначно подтверждается эффект основателя, предположенный ранее по данным об Y-STR гаплотипах [3, 4, 7]. Отдельные ветви образуют образцы бурятов из Хулун-Буира (N-F23218) и образец каракалпака

| Ветвь   | n  | TMRCА,<br>лет до<br>н.в. | Данные<br>других<br>работ,<br>лет до н.в. |
|---------|----|--------------------------|---|
| N-M2058 | 26 | 3340±630                 |   |
| N-M2016 | 26 | 2840±540                 |   |
| N-M1987 | 25 | 2270±450                 |   |
| N-M1982 | 23 | 1270±250                 | ~1600 [29]<br>880±440 [4]                 |
| N-M1991 | 17 | 970±210                  |   |
| N-M1984 | 14 | 620±100                  | ~900 [29]                                 |
| N-M1935 | 4  | 650±170                  | ~900 [29]                                 |

**Таблица 2.** TMRCА ветвей генеалогического дерева гаплогруппы N-M2016 по данным о SNP полиморфизме игрек-хромосомы

(N-BY178126).

Для основных узлов генеалогического дерева проведены расчеты возраста (TMRCА) по числу мутаций в нуклеотидных последовательностях участков combBED, результаты расчетов приведены в таблице 2.

Расчет TMRCА якутской ветви N-M1982 независимым методом ASD0 по Y-STR гаплотипам якутов дал оценку 1300±500 лет до нашего времени.

**Обсуждение.** Гаплогруппа N-M2016 возникла в результате разделения гаплогруппы N-M2058 (это основная ветвь гаплогруппы N-M2019/M2118) на две параллельные ветви: изучаемую N-M2016 и братскую N-B508/A9408 ([13], не указана на рис.1). Гаплогруппа N-B508/A9408 редка, но широко распространена вдоль степного пояса Евразии и в Китае. Возникновение ветви N-M2016 оценивается автором в 3440±630 лет до нашего времени. Полученная датировка соответствует времени перехода охотников-собирателей монгольской степи на молочное скотоводство в процессе культурной передачи от более западных кочевников [30].

Приблизительно 2840 ± 540 лет до н.в. от общей ветви N-M2016 отделилась ветвь N-BY178126, представленная образцом каракалпака из рода кандекли (Каракалпакстан, Узбекистан). Эта ветвь показывает характерное сочетание тандемных повторов 10-13 в двойном Y-STR локусе DYS385, в то время как в других родственных ветвях гаплогруппы N-M2019/M2118 в основном наблюдается предковое сочетание 11-13. Ветвь не выявлена в Европе, наблюдается в Центральной Азии среди монголов Внешней и Внутренней Монголии, казахского племени жалайыр, хазарейцев, уйгуров. По-видимому, гаплогруппа N-BY178126 имеет монгольское происхождение. Данные о Y-STR гаплотипах приведены в таблице S1 Приложения.

Ветви N-M1982 и N-F23218 образовались в составе гаплогруппы N-M1987 2270±450 лет до н.в. (таблица 2, рис.1). Ветвь N-F23218 представлена на генеалогическом дереве (рис.1) двумя образцами бурятов из Хулун-Буира (Внутренняя Монголия, Китай). Авто-

ры работы [31], опубликовавшие Y-STR гаплотипы этих образцов, называют бурятами, по-видимому, новых баргутов Хулун-Буира. Ветвь очень редка в настоящее время. Тщательный поиск кандидатур по Y-STR гаплотипам в научной литературе и мировых базах данных выявил несколько образцов, предположительно, относящихся к ветви N-F23218 (таблица S1 Приложения). Обсуждаемая ветвь наиболее близка к собственно якутской ветви N-M1982. Время разделения ветвей приходится на начало эпохи хунну (сюнну).

Образцы якутов формируют отдельную ветвь, маркируемую мутацией M1982. На ветви N-M1982 находятся также образцы игрек-хромосомы эвенков, эвенов, долган [29, 32-34].

Якутская гаплогруппа N-M1982 изучена к настоящему времени достаточно подробно. Возраст ближайшего общего предка якутов-саха с игрек-хромосомой N-M1982 определяется по точке ветвления на гаплогруппы N-M1991 и N-M1933. По

| Ветвь    | Наименование SNP мутации | Наблюдаемый аллель образца Yana Young |
|----------|--------------------------|---------------------------------------|
| N-M1991  | M1991                    | производный (derived)                 |
|          | M1979                    | производный (derived)                 |
|          | M1985                    | производный (derived)                 |
|          | M1990                    | не прочитано (no call)                |
| N-M1988  | M1988                    | предковый (ancestral)                 |
|          | M1983                    | предковый (ancestral)                 |
|          | BY83221                  | предковый (ancestral)                 |
| N-Y25011 | Y25011                   | не прочитано (no call)                |
|          | Y25012                   | предковый (ancestral)                 |
|          | P67                      | не прочитано (no call)                |
|          | MF256101                 | предковый (ancestral)                 |
| N-M1984  | M1984                    | предковый (ancestral)                 |

**Таблица 3.** Аллели игрек-хромосомы древнего образца Yana Young



числу SNP мутаций в 23 образцах TMRCA оценивается в  $1270 \pm 250$  лет до н.в. (таблица 2). Календарная дата -  $680 \pm 250$  год н.э. В оцениваемый временной интервал попадают последовательно Жужаньский каганат, Тюркские каганаты, а также Уйгурский каганат.

С.А. Федорова с соавторами оценивают TMRCA якутской ветви по 6-маркерным Y-STR гаплотипам приблизительно в 1600 лет [29]. Оценка группы Б. Пакендорф, по 9-маркерным гаплотипам, примерно в два раза моложе [4]. Между этими датировками располагается результат расчета автора по 17-маркерным гаплотипам  $1300 \pm 500$  лет до н.в.

TMRCA (возраст разделения) доминирующей якутской ветви N-M1991 оценивается в  $970 \pm 210$  лет до н.в. Есть уникальные данные о древнем образце Yana Young, опубликованные в работе [1]. Образец был найден на реке Яна местными жителями, разрабатывающими в коммерческих целях Янское кладбище мамонтов. Возраст образца Yana Young был измерен методом ускорительной масс-спектрометрии как  $14C \ 862 \pm 26$  лет. С учетом калибровочной таблицы авторы дают образцу возраст около 766 календарных лет до н.в. Игрек-хромосома человека Yana Young относится к доминирующей среди современных якутов ветви N-M1991 [1].

В таблице 3 приведены сведения об аллелях образца Yana Young по позициям SNP полиморфизма, определенные по BAM файлу.

Из данных таблицы 3 видим, что образец Yana Young имеет мутации уровня M1991. При этом более молодые мутации уровней M1988 и Y25011, характеризующие две современные мужские

линии якутов-саха, в древнем образце отсутствуют. Отметим, что радиоуглеродная датировка указывает на дату смерти мужчины Yana Young. Показатель TMRCA по генетическим данным, наоборот, относится к мейозу, т.е. моменту рождения. Человек Yana Young родился около 1150 года н.э. Таким образом, дата разделения гаплогруппы N-M1991 на ветви N-M1988 и N-Y25011 ( $970 \pm 210$  лет до н.в.) прекрасно согласуется с временем жизни человека Yana Young (800 лет до н.в.). Очевидно, человек Yana Young относился к одной из вымерших ветвей гаплогруппы N-M1991. Подавляющее большинство древних мужских линий не дожило до нашего времени. Основных причин элиминации мужских линий три. Первая, это так называемые «бутылочные горлышки» - резкие краткосрочные снижения численности популяций, связанные с эпидемиями, войнами, голодом и другими катаклизмами. Вторая причина имеет глобальный характер и действует постоянно. Вероятность рождения девочки вместо мальчика близка к 0.5. Математические модели, основанные на теории ветвящихся процессов, предсказывают высокую вероятность вырождения большинства мужских линий. Кроме того, существует направленный, социальный отбор. Современные мужчины являются потомками ограниченного числа наиболее успешных или «везучих» древних мужчин. Проведенный сравнительный анализ результатов двух методов - радиоуглеродной датировки и метода молекулярно-генетических часов, - дает основания полагать, что расчеты TMRCA по Y-SNP полиморфизму, проведенные в настоящей работе, корректны.

Характерной особенностью построенного генеалогического дерева (рис.1) является резкий рост генетического разнообразия ветвей N-M1984 и N-M1935 в составе гаплогруппы N-M1982. Возраст ближайшего общего предка (TMRCA) ветви N-M1984 оценивается по 14 образцам, как  $620 \pm 100$  лет до нашего времени. Ветвление ветви N-M1935, самой многочисленной в составе гаплогруппы N-M1933, произошло  $650 \pm 170$  лет до н.в. В пределах погрешности датировки TMRCA линий игрек-хромосомы N-M1984 и N-M1935 хорошо согласуются друг с другом. Нарастание генетического разнообразия отражает быстрый рост численности популяции. Разумно предположить, что рост численности мужчин с мутациями M1984 и M1935 происходил одновременно, внутри одной и той же этнической общности предков якутов-саха. Исходя из этого предположения, отсчет резкого роста численности следует вести по арифметическому среднему, то есть с  $630 \pm 100$  лет до нашего времени. Календарная дата:  $1320 \pm 100$  год нашей эры.

Впервые резкий рост численности предков якутов-саха был обнаружен С.А. Федоровой и соавторами [29]. По оценке якутских генетиков, рост численности предков якутов-саха («вторая экспансия») начался около 900 лет назад, совпадая «с предполагаемым временем миграции последней, наиболее обширной волны тюркоязычных предков якутов в бассейн средней Лены» [35].

Проведенная в настоящей работе датировка начала резкого роста популяции предков якутов-саха с гаплогруппой игрек-хромосомы N-M1982 соответствует времени кулун-атах-

ской археологической культуры [36]. Радиоуглеродная датировка памятников кулун-атахской культуры по культурному слою третьего раскопа поселения Кулун-Атах  $1415 \pm 40$  г. н.э., по культурному слою поселения Уганья  $1370 \pm 50$  г. н.э. [36]. Даты, полученные двумя разными методами - радиоуглеродным методом и методом молекулярно-генетических часов, - не противоречат друг другу. Разрешающая способность датировки узлов генеалогического дерева определяется средним временным интервалом возникновения одной SNP мутации. Для примененного в настоящей работе метода разрешающая способность составляет около 150 лет, т.е. 5 мужских поколений. За пять поколений предков якутов-саха образовалось множество мужских линий, из которых большинство к настоящему времени пресекалось. Сколько линий выжило, пока точно неизвестно.

Эффект основателя подтверждается также по аутосомным данным якутов. По расчетам авторов работы [37] рост численности якутов начался  $19 \pm 1$  поколений до н.в., то есть около 1400 года н.э.

Кость древнего человека Yana Young прямо указывает на присутствие мужчин с игрек-хромосомой якутской линии N-M1991 на территории Якутии уже в XII веке н.э., за два столетия до экспансии кулун-атахской культуры. Новые радиоуглеродные датировки образцов кулун-атахской культуры методом масс-ускорительной спектрометрии удревнили начальные этапы кулун-атахской культуры [38]. Календарный возраст образца пищевого нагара из поселения Уганья определен с вероятностью 95.4 % в интервале 962 – 1289 гг., поселения Нэ-

лэгэр I – в интервале 1040 – 1253 гг. Можно предположить, что вследствие каких-то событий малочисленная популяция предков якутов-саха испытала демографический взрыв. Материально демографический бум был обусловлен быстрым освоением предками якутов-саха пустующих сенокосных угодий (кыстык) и пастбищ (сайылык) в алаазах и по долинам рек. Разведение лошадей и крупного рогатого скота представляло собой более прогрессивный производящий способ хозяйствования предков якутов-саха по сравнению с присваивающим способом более ранних обитателей. В народных преданиях об Элэе говорится о новых приемах, примененных им в ведении скотоводческого хозяйства.

Генетическая преемственность населения кулун-атахской культуры и современных якутов-саха убедительно доказана в работах совместной франко-русской группы генетиков [39-41]. В таблице S1 Приложения дополнительно приведены данные по Y-STR гаплотипам образцов из раннеякутских погребений. Археологические датировки приведены из обзорной статьи Бравиной и Дьяконова [42]. Сравнение аллелей STR гаплотипов древних образцов и современных образцов якутов показывает, что в XV-XVII веках н.э. в генетическом пуле игрек-хромосомы предков якутов-саха доминировали те же две основные мужские линии - N-M1991 и N-M1933. Вывод основывается на том, что в локусе DYS392 гаплотипов ветви N-M1991, как правило, 16 tandemных повторов, а в гаплотипах ветви N-M1933 – 15 повторов.

**Выводы.** На основании данных массового параллельного секвенирования образцов га-

плогруппы игрек-хромосомы N-M2016 можно сделать следующие выводы.

1. На построенном в соответствии с иерархией SNP мутаций генеалогическом дереве (рис.1) наблюдаются три основные ветви:

- 1) якутская ветвь N-M1982;
- 2) ветвь N-F23218, наиболее близкая к якутской ветви;
- 3) монгольская по происхождению ветвь N-BY178126, с 10 tandemными повторами в Y-STR локусе DYS385a.

Якутская ветвь N-M1982 доминирует в образцах мужчин якутов-саха, другие две ветви очень редки.

2. Корректность примененного метода датировки узлов генеалогического дерева подтверждается сравнением TMRCA ветви N-M1991  $970 \pm 210$  лет до н.в. с генетическими данными древнего образца человека Yana Young [1], умершего около 766 лет до нашего времени (определено по методу ускорительной масс-спектрометрии).

3. На генеалогическом дереве отчетливо виден резкий рост численности предков якутов-саха, прежде всего в ветвях N-M1984 и N-M1935. Рост начался с  $1320 \pm 100$  года нашей эры. Датировка согласуется с возрастом памятников кулун-атахской археологической культуры, измеренным радиоуглеродным методом [36, 38].

ЛИТЕРАТУРА

1. Sikora M., Pitulko V., Sousa V., Allentoft M., Vinner L., Rasmussen S. et al. The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene. *Nature*. 2019; 570(7760): 182-188. doi: 10.1038/s41586-019-1279-z.
2. Zerjal T., Dashnyam B., Pandya A., Kayser M., Roewer L., Santos F.R. et al. Genetic relationships of Asians and Northern Europeans, revealed by Y-chromosomal DNA analysis. *Am. J. Hum. Genet.* 1997; 60(5): 1174-1183.
3. Пузырев В.П., Степанов В.А., Голубенко М.В., Пузырев К.В., Максимова Н.Р., Харьков В.Н. и др. Линии мтДНК и Y-хромосомы в популяции якутов. *Генетика*. 2003; 39, № 7: 975–981. [Puzyrev V.P., Stepanov V.A., Golubenko M.V., Kharkov V.N., Spiridonova M.G., Puzyrev K.V. et al. mtDNA and Y-chromosome lineages in the Yakut population. *Russian Journal of Genetics*. 2003; 39, No 7: 816-822]
4. Pakendorf B., Novgorodov I., Osakovskij V., Danilova A., Protod'jakonov A., Stoneking M. Investigating the effects of prehistoric migrations in Siberia: genetic variation and the origins of Yakuts. *Hum.Genet.* 2006; 120: 334-353.
5. Tambets K., Rootsi S., Kivisild T., Help H., Serk P., Loogväli E.-L. et al. The western and eastern roots of the Saami - the story of genetic "outliers" told by mitochondrial DNA and Y chromosomes. *Am. J. Hum. Genet.* 2004; 74(4): 661-682.
6. Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G., Wozniak M., Grzybowski T., Dambueva I. et al. Y-chromosome haplogroup N dispersals from south Siberia to Europe. *J.Hum.Genet.* 2007; 52: 763-770.
7. 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 Republic of Sakha (Yakutia): analysis of mitochondrial DNA and Y-chromosome lineages. Yakutsk: YaNC SO RAN. 2008; 235 pages (in Russian)]
8. Харьков В.Н., Степанов В.А., Медведева О.Ф., Спиридонова М.Г., Максимова Н.Р., Ноговицына А.Н. и др. Происхождение якутов: анализ гаплотипов Y-хромосомы. *Молекулярная биология*. 2008; 42, № 2: 226-237. [Kharkov V.N., Stepanov V.A., Medvedeva O.F., Spiridonova M.G., Puzyrev V.P., Maksimova N.R. et al. The origin of Yakuts: analysis of the Y-chromosome haplotypes. *Molecular Biology*. 2008; 42, No 2: 198-208]
9. Theves C., Balaesque B., Evdokimova L., Timofeev V., Alekseev A., Sevin A. et al. Population genetics of 17 Y-chromosomal STR loci in Yakutia. *Forensic Sci. Int. Genet.* 2010; 4(5): e129-e130.
10. Poznik D., Henn B., Yee M.-C., Sliwerska E., Euskirchen G., Lin A. et al. Sequencing Y chromosomes resolves discrepancy in time to common ancestor of males versus females. *Science*. 2013; 341(6145): 562-565.
11. Lippold S., Xu H., Ko A., Li M., Renaud G., Butthof A. et al. (2014) Human paternal and maternal demographic histories: insights from high-resolution Y chromosome and mtDNA sequences. *Investig. Genetics*. 2014; 5:13. doi: 10.1186/2041-2223-5-13.
12. Karmin M., Saag L., Vicente M., Wilson Sayres M., Järve M., Gerst Talas U. et al. A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture. *Genome Res*. 2015; 25(4): 459-466. doi:10.1101/gr.186684.114.
13. Ilumäe A.M., Reidla M., Chukhryaeva M., Järve M., Post H., Karmin M. et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial Time-Resolved Phylogeography that Cuts across Language Families. *Am. J. Hum. Genet.* 2016; 99(1): 163-173.
14. Hallast P., Batini C., Zadik D., Delser P.M., Wetton J., Arroyo-Pardo E. et al. The Y-Chromosome Tree Bursts into Leaf: 13,000 High-Confidence SNPs Covering the Majority of Known Clades. *Mol. Biol. Evol.* 2015; 32(3): 661-673.
15. Wang C.-C., Yeh H.-Y., Popov A., Zhang H.-Q., Matsumura H., Sirak K. et al. Genomic insights into the formation of human populations in East Asia. *Nature*. 2021; 591(7850): 413-419.
16. Jeong C., Wang K., Wilkin S., Taylor W.T.T., Miller B., Bemmman J. et al. A Dynamic 6,000-Year Genetic History of Eurasia's Eastern Steppe. *Cell*. 2020; 183(4): 890-904.e29.
17. Fóthi E., Gonzalez A., Fehér T., Gugora A., Fóthi Á., Biró O. et al. Genetic analysis of male Hungarian Conquerors: European and Asian paternal lineages of the conquering Hungarian tribes. *Archaeological and Anthropological Sciences*. 2020; 12: 31. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12520-019-00996-0>.
18. Maroti Z., Neparáczki E., Schütz O., Maár K.,

- Varga G., Kovács B. et al. Whole genome analysis sheds light on the genetic origin of Huns, Avars and conquering Hungarians. *Curr. Biol.* 2022; 32(13): 2858-2870.e7. doi: 10.1016/j.cub.2022.04.093.
19. Keyser-Tracqui C., Crubézy E., Ludes B. Nuclear and mitochondrial DNA analysis of a 2,000-year-old necropolis in the Egyin Gol Valley of Mongolia. *Am. J. Hum. Genet.* 2003; 73(2): 247-260.
  20. Корниенко И.В., Фалеева Т.Г., Шурп Т.Г., Арамова О.Ю., Очир-Горяева М.А., Батиева Е.Ф. и др. Y-гаплогруппы костных останков из курганных погребений хазарского времени на территории юга России. *Генетика.* 2021; 57, № 4: 464-477. [Kornienko I.V., Faleeva T.G., Aramova O.Y., Ochir-Goryaeva M.A., Kukanova V.V., Sidorenko Y.S. et al. Y-Chromosome Haplogroup Diversity in Khazar Burials from Southern Russia. *Russian Journal of Genetics.* 2021; 57, No. 4: 477-488]
  21. Bergström A., McCarthy S., Hui R., Almarri M., Ayub Q., Danecek P. et al. Insights into human genetic variation and population history from 929 diverse genomes. *Science.* 2020; 367(6484): eaay5012. doi:10.1126/science.aay5012.
  22. Wong E., Khrunin A., Nichols L., Pushkarev D., Khokhrin D., Verbenko D. et al. Reconstructing genetic history of Siberian and Northeastern European populations. *Genome Res.* 2015; 27(1): 1-14. doi:10.1101/gr.202945.115.
  23. Wei L.-H., Wang L.-X., Wen S.-Q., Yan S., Canada R., Gurianov V. et al. Paternal origin of Paleo-Indians in Siberia: insights from Y-chromosome sequences. *Eur. J. Hum. Genet.* 2018; 26: 1687-1696.
  24. Adamov D., Guryanov V., Karzhavin S., Tangankin V., Urasin V. Defining a New Rate Constant for Y-Chromosome SNPs based on Full Sequencing Data. *The Russian Journal of Genetic Genealogy (RE).* 2015; 7, No 1: 68-89. [https://www.researchgate.net/publication/273773255\\_Defining\\_a\\_New\\_Rate\\_Constant\\_for\\_Y-Chromosome\\_SNPs\\_based\\_on\\_Full-Sequencing\\_Data](https://www.researchgate.net/publication/273773255_Defining_a_New_Rate_Constant_for_Y-Chromosome_SNPs_based_on_Full-Sequencing_Data).
  25. Mallick S., Li H., Lipson M., Mathieson I., Gymrek M., Racimo F. et al. The Simons Genome Diversity Project: 300 genomes from 142 diverse populations. *Nature.* 2016; 538(7624): 201-206.
  26. Balanovsky O. Toward a consensus on SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome. *Hum. Genet.* 2017; 136(5): 575-590.
  27. YHRD database (2022) [https://yhrd.org/pages/resources/mutation\\_rates](https://yhrd.org/pages/resources/mutation_rates)
  28. Fenner J. Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies. *Am. J. Phys. Anthropol.* 2005; 128(2): 415-423.
  29. Fedorova S., Reidla M., Metspalu E., Metspalu M., Rootsi S., Tambets K. et al. Autosomal and uniparental portraits of the native populations of Sakha (Yakutia): implications for the peopling of Northeast Eurasia. *BMC Evol. Biol.* 2013; 13:127. doi:10.1186/1471-2148-13-127.
  30. Jeong C., Wilkin S., Amgalantugs T., Bouwman A., Taylor W.T.T., Hagan R. et al. Bronze Age population dynamics and the rise of dairy pastoralism on the eastern Eurasian steppe. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2018; 115(48): E11248-E11255.
  31. Hu K., Yan S., Liu K., Ning C., Wei L.-H., Li S.-L. et al. The dichotomy structure of Y chromosome Haplogroup N. 2015; arXiv:1504.06463 [q-bio.PE].
  32. Karafet T., Osipova L., Savina O., Hallmark B., Hammer M. Siberian genetic diversity reveals complex origins of the Samoyedic-speaking populations. *Am. J. Hum. Biol.* 2018; 30(6): e23194.
  33. Агджоян А.Т., Богунов Ю.В., Богунова А.А., Каменщикова Е.Н., Запорожченко В.В., Пылёв В.Ю. и др. Мозаика генофонда эвенков: забайкальский и амурский сегменты. *Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология.* 2019; № 3: 67-76. [Agdzhojan A.T., Bogunov Yu.V., Bogunova A.A., Kamenshikova E.N., Zaporozhchenko V.V., Pylev V.Yu. The mosaic of the Evenks gene pool: Transbaikalian and Amur segments. *Moscow University Anthropology Bulletin. Anthropology.* 2019; No. 3: 67-76 (in Russian)]
  34. Харьков В.Н., Зарубин А.А., Вагайцева К.В., Раджабов М.О., Новикова Л.М., Валихова Л.В. и др. Y-хромосома как инструмент для ДНК-идентификации и определения популяционной принадлежности. *Генетика.* 2020; 56, № 9: 1065-1074. [Kharkov V.N., Zarubin A.A., Vagaitseva K.V., Novikova L.M., Valikhova L.V., Khitrinskaya I.Y. et al. Y-chromosome as a tool for DNA identification and determination of ethnoterritorial origin. *Russian Journal of Genetics.* 2020; 56, № 9: 1109-1117]
  35. Федорова С.А. Происхождение якутов: молекулярно-генетические реконструкции в сравнении с гипотезами историков. *Якутский*



- медицинский журнал. 2017; № 3(59): 60-64. [Fedorova S.A. Origin of the Yakuts: molecular-genetic reconstructions in comparison with the hypotheses of historians. Yakut Medical Journal. 2017; No 3(59): 60-64]
36. Гоголев А.И. Якуты (проблемы этногенеза и формирования культуры). Якутск. Издание журнала «Илин». 1993; 200 с. [Gogolev A.I. Yakuts (problems of ethnogenesis and the formation of culture). Yakutsk. Edition of the "Ilin" Journal. 1993; 200 p. in Russian]
37. Tournebize R., Chu G., Moorjani P. Reconstructing the history of founder events using genome-wide patterns of allele sharing across individuals. PLoS Genet. 2022; 18(6): e1010243. doi:10.1371/journal.pgen.1010243.
38. Алексеев А.Н., Бравина Р.И. Формирование якутского народа. История Якутии. Новосибирск: Изд-во Наука. 2020; Том 1: 223-230. [Alexeev A.N., Bravina R.I. Formation of the Yakut people. History of Yakutia. Novosibirsk: Nauka. 2020; Vol. 1: 223-230 in Russian]
39. Crubézy E., Amory S., Keyser C., Bouakaze C., Bodner M., Gibert M. et al. Human evolution in Siberia: from frozen bodies to ancient DNA. BMC Evol. Biol. 2010; 10: 25. doi: 10.1186/1471-2148-10-25.
40. Keyser C., Hollard C., Gonzalez A., Fausser J.-L., Rivals E., Alexeev A.N. et al. The ancient Yakuts: a population genetic enigma. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 2015; 370(1660): 20130385. doi: 10.1098/rstb.2013.0385.
41. Zvéngorosky V., Duchesne S., Romanova L., Gérard P., Petit C., Petit M. et al. The genetic legacy of legendary and historical Siberian chieftains. Commun. Biol. 2020; 3(1): 581.
42. Бравина Р.И., Дьяконов М.В. Раннеякутские средневековые погребения XIV–XVII вв.: совокупность отличительных признаков. Северо-Восточный гуманитарный вестник. 2015; № 3(12): 27-32. [Bravina R.I., Dyakonov M.V. Early Yakut medieval burials of XIV-XVII centuries: distinctive features. North-Eastern Journal of the Humanities. 2015; No 3(12): 27-32 in Russian]

**Приложения к статье Адамова Д. "Якутская ветвь ипрек-хромосомы в составе гаплогруппы N-M2016"  
Таблица S1. Y-STR гаплотипы гаплогруппы N-M2016**

| Образец                                   | Страна, регион                  | Местность                         | Популяция     | Ветвь, определенная в наст. работе | DYS19 | DYS389I | DYS389B | DYS390 | DYS391 | DYS392 | DYS393 | DYS385a | DYS385b | DYS438 | DYS439 | DYS437 | DYS448 | DYS456 | DYS458 | DYS635 | GATAH4 | DYS76 | DYS481 | DYS49 | DYS53 | DYS70 | DYS643 | Источник данных |
|---|---------------------------------|-----------------------------------|---------------|------------------------------------|-------|---------|---------|--------|--------|--------|--------|---------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-------|--------|-------|-------|-------|--------|-----------------|
| <b>Гаплогруппа N-M1982, ветвь N-M1991</b> |                                 |                                   |               |                                    |       |         |         |        |        |        |        |         |         |        |        |        |        |        |        |        |        |       |        |       |       |       |        |                 |
| HGDP00960                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1976                              | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| HGDP00964                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1976                              | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| HGDP00968                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1977                              | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 17    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| HGDP00953                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | B185                               | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| YakM1                                     | Россия, Магаданская обл.        | Сеймчан                           | якуты-сахха   | B185                               | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 18    | 12     | [3]             |
| HGDP00948                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | Y40892                             | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| YF01684                                   | Россия, Якутия, Хангалаский у.  | Нуочаха                           | якуты-сахха   | Y40892                             | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 13     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 13    | 11    | 19    | 12     | [1]             |
| HGDP00952                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | FТ411814                           | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| HGDP00961                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | FТ411814                           | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| HGDP00954                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | FТ327534                           | 14    | 14      | 19      | 23     | 11     | 15     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 23     | 12     | 16    | 20     | 12    | 19    | 12    | [2]    |                 |
| HGDP00965                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | FТ327534                           | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| YakS8                                     | Россия, Якутия, Чурапчинский у. | н.д.                              | якуты-сахха   | M1984                              | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 17    | 20     | 12    | 12    | 19    | 12     | [3]             |
| HGDP00945                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1984                              | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| HGDP00969                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1984                              | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| YakK3                                     | Россия, Красноярский край       | Ессей                             | якуты-сахха   | M1988                              | 14    | 14      | 18      | 24     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 21     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [3]             |
| HGDP00951                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | Y25011                             | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 13    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| SRR1822287                                | Россия, Якутия                  | н.д.                              | эвенки        | Y25011                             | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 22     | 12     | 16     | 20    | 12     | 11    | 19    | 12    | [4]    |                 |
| Djoussou Len                              | Россия, Якутия, Чурапчинский у. | Джуусулен<br>1440-1660 гн.э.      | древние якуты |                                    | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 17    | 20     | 12    | 11    | 19    | [5]    |                 |
| YAKa80                                    | Россия, Якутия, Тагтинский у.   | Нэлэгэр<br>1440-1660 гн.э.        | древние якуты |                                    | 14    | 14      | 18      | 24     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     |       |        |       |       |       | [6]    |                 |
| YAKa86                                    | Россия, Якутия, Чурапчинский у. | Тит Балпыт<br>1440-1660 гн.э.     | древние якуты |                                    | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     |       |        |       |       |       | [6]    |                 |
| Ouhogai                                   | Россия, Якутия, Амгинский у.    | Суопай Осуорай<br>1640-1690 гн.э. | древние якуты |                                    | 14    | 14      | 18      | 23     | 11     | 16     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 20    | 12     | [5]             |
| <b>Гаплогруппа N-M1932, ветвь N-M1933</b> |                                 |                                   |               |                                    |       |         |         |        |        |        |        |         |         |        |        |        |        |        |        |        |        |       |        |       |       |       |        |                 |
| HGDP00950                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1930                              | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 15     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 17    | 20     | 12    | 11    | 18    | 12     | [2]             |
| Evens2                                    | Россия, Якутия                  | Томгор                            | эвенки        | M1930                              | 14    | 14      | 16      | 23     | 11     | 15     | 15     | 11      | 13      | 11     | 11     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 18    | 12     | [3]             |
| HGDP00946                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1935                              | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 15     | 14     | 11      | 14      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 21     | 12    | 11    | 18    | 12     | [2]             |
| HGDP00949                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1935                              | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 15     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 18    | 12     | [2]             |
| HGDP00947                                 | Россия, Якутия                  | н.д.                              | якуты-сахха   | M1933                              | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 15     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 19    | 12     | [2]             |
| SRR1822619                                | Россия, Якутия                  | н.д.                              | эвенки        | M1933                              | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 15     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 18     | 14     | 16     | 22     | 12     | 16    | 20     | 12    | 11    | 12    | [4]    |                 |
| YAKa78                                    | Россия, Якутия, Тагтинский у.   | Буогарыма I<br>1420-1470 гн.э.    | древние якуты |                                    | 14    | 14      | 17      | 23     | 11     | 15     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 20     | 14     | 16     | 22     | 12     |       |        |       |       |       | [6]    |                 |
| YAKa65                                    | Россия, Якутия, Тагтинский у.   | Улахан Алаас<br>1420-1470 гн.э.   | древние якуты |                                    | 14    | 14      |         | 23     | 10     | 15     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     |       |        |       |       |       | [4]    |                 |
| Oтa                                       | Россия, Якутия, Тагтинский у.   | Орто Арыы<br>1420-1470 гн.э.      | древние якуты |                                    | 14    | 14      | 17      | 23     | 10     | 15     | 14     | 11      | 13      | 11     | 10     | 14     | 19     | 14     | 16     | 22     | 12     |       |        |       |       |       | [5]    |                 |





















24. Харьков В.Н. Частное сообщение. 2015.

25. SMGF Sorenson Molecular Genealogy Foundation. В настоящее время база данных удалена. <https://dna-explained.com/2015/05/15/grp-sorenson-a-crushing-loss/>.

26. Erdenechimeg Ts. et al. Population Northern Mongolia, Mongolia [Khalkh, Darkhad, Uriankhai]. YHRD. 2012; YA003734.

27. Kwak K.D. et al. Y-chromosome STR haplotype profiling in the Mongolian population. Leg. Med. (Tokyo). 2006; 8(1): 58-61.

28. Kim W. et al. Population Ulaanbaatar, Mongolia [Mongolian]. YHRD. 2015; YA004127.

29. Zhong M. Master thesis. Zhengzhou University, China. 2014. [In Chinese]

30. Adnan A. et al. Population data of 23 Y STRs from Manchu population of Liaoning Province, Northeast China. Int. J. Legal Med. 2018; 133(3): 785-788.

31. Shi M. Population Hulun Buir, China [Han]. YHRD. 2018; YA004487.

32. Adnan A. Population Anshan, China [Han]. YHRD. 2019; YA004573.

33. Theves C. et al. Population genetics of 17 Y-chromosomal STR loci in Yakutia. Forensic Sci.Int.Genet. 2010; 4(5): e129-e130.

34. Xu H. et al. Inferring population structure and demographic history using Y-STR data from worldwide populations. Mol. Genet. Genomics. 2015; 290(1): 141-150.

35. Rootsi S. et al. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. Eur. J. Hum. Genet. 2007; 15: 204-211.

36. Zvenigorosky V. et al. The genetics of kinship in remote human groups. Forensic Sci.Int.Genet. 2016; 25: 52-62.

37. Ilumäe A.M. et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial Time-Resolved Phylogeography that Cuts across Language Families. Am. J. Hum. Genet. 2016; 99(1): 163-173.

38. Zvenigorosky V. et al. The genetic legacy of legendary and historical Siberian chieftains. Commun. Biol. 2020; 3(1): 581.

Таблица S2. Y-Snp мутации в образцах гаплогруппы N-M2016

| Позиция hg19 | Позиция hg38 | Прекровый аллель | Прозвиный аллель | Наименование мутации | compBED: внутри (+), вне (-) | Положение на дереве (ветвь) | Образец   | Позиция hg19 | Позиция hg38 | Прекровый аллель | Прозвиный аллель | Наименование мутации | compBED: внутри (+), вне (-) | Положение на дереве (ветвь) | Образец    |
|--------------|--------------|------------------|------------------|----------------------|------------------------------|-----------------------------|-----------|--------------|--------------|------------------|------------------|----------------------|------------------------------|-----------------------------|------------|
| 8680947      | 8812906      | A                | C                | M2016                | +                            | M2016                       |           | 23425388     | 21263502     | A                | C                | F26053               | +                            | приватный                   | HGDP00961  |
| 15353997     | 13242116     | C                | T                | M2036                | +                            | M2016                       |           | 8392823      | 8524782      | G                | A                | FT327534             | +                            | FT327534                    |            |
| 17055492     | 14943612     | C                | A                | M2052                | +                            | M2016                       |           | 14199448     | 12078742     | T                | A                | FT329110             | +                            | FT327534                    |            |
| 19475422     | 17363542     | T                | C                | M2088                | +                            | M2016                       |           | 8323511      | 8455470      | A                | G                | FT333065             | -                            | FT327534                    |            |
| 17890586     | 15778706     | T                | A                | M1987                | +                            | M1987                       |           | 17956802     | 15844922     | A                | G                | FT330635             | +                            | приватный                   | HGDP00954  |
| 2778794      | 2910753      | A                | G                | M1993                | +                            | M1987                       |           | 22570914     | 20409028     | A                | G                | FT331986             | +                            | приватный                   | HGDP00954  |
| 7961868      | 8093827      | C                | G                | M2011                | +                            | M1987                       |           | 22699411     | 20537525     | C                | G                | FT332040             | +                            | приватный                   | HGDP00954  |
| 18674973     | 16563093     | G                | T                | M2077                | +                            | M1987                       |           | 22749387     | 20587501     | T                | G                | FGC23321             | +                            | приватный                   | HGDP00954  |
| 7194653      | 7326612      | G                | A                | M1982                | +                            | M1982                       |           | 15449738     | 13337858     | G                | A                | FT329617             | +                            | приватный                   | HGDP00965  |
| 7391875      | 7523834      | T                | V                | M2003                | +                            | M1982                       |           | 28762104     | 26615957     | G                | A                | Y315761              | -                            | приватный                   | HGDP00965  |
| 14313189     | 12192483     | T                | A                | M2032                | +                            | M1982                       |           | 7983020      | 8114979      | C                | T                | BY14352              | +                            | приватный                   | YakS8      |
| 15648650     | 13536770     | G                | A                | M2038                | +                            | M1982                       |           | 8472869      | 8604855      | T                | F                | B184                 | +                            | приватный                   | YakS8      |
| 22110057     | 199448171    | V                | T                | M2103                | +                            | M1982                       |           | 15924000     | 13812120     | G                | A                | F20277               | +                            | приватный                   | YakS8      |
| 22733684     | 20571798     | G                | A                | M2108                | +                            | M1982                       |           | 17414804     | 15302924     | C                | T                | ZS3400               | +                            | приватный                   | YakS8      |
| 23487406     | 21325520     | G                | A                | M2122                | +                            | M1982                       |           | 18585771     | 16473891     | C                | A                | F22695               | +                            | приватный                   | YakS8      |
| 21622553     | 19460667     | A                | C                | M1991                | +                            | M1991                       |           | 18788125     | 16676245     | A                | G                | F22911               | +                            | приватный                   | YakS8      |
| 6762374      | 6894333      | T                | C                | M1979                | +                            | M1991                       |           | 21390656     | 19228770     | C                | G                | F24256               | +                            | приватный                   | YakS8      |
| 16425894     | 14314014     | A                | G                | M1985                | -                            | M1991                       |           | 8419850      | 8551809      | G                | C                | FT327545             | +                            | приватный                   | HGDP00945  |
| 21337742     | 19175856     | G                | A                | M1990                | -                            | M1991                       |           | 8853757      | 8985716      | C                | G                | FT327704             | +                            | приватный                   | HGDP00945  |
| 18046330     | 15934450     | G                | C                | M1988                | +                            | M1988                       |           | 9002819      | 9165210      | T                | C                | FT327797             | +                            | приватный                   | HGDP00945  |
| 9062749      | 9225140      | G                | T                | M1983                | +                            | M1988                       |           | 15469897     | 13358017     | T                | C                | FT329628             | +                            | приватный                   | HGDP00945  |
| 10034679     | 10197070     | G                | A                | BY83221              | -                            | M1988                       |           | 24473308     | 22327161     | G                | A                | FT332849             | +                            | приватный                   | HGDP00945  |
| 14679379     | 12567445     | T                | C                | M1984                | -                            | M1984                       |           | 2767127      | 2899086      | C                | F                | FT315373             | +                            | приватный                   | HGDP00969  |
| 17145231     | 15033351     | G                | A                | M1977                | +                            | M1977                       |           | 8556508      | 8688467      | C                | A                | MF244779             | +                            | приватный                   | HGDP00969  |
| 15761464     | 13649584     | C                | G                | M1976                | -                            | M1976                       |           | 14186783     | 12066077     | G                | C                | FT329101             | +                            | приватный                   | HGDP00969  |
| 9858709      | 10021100     | G                | A                | M1953                | +                            | приватный                   | HGDP00960 | 17092389     | 14980509     | C                | T                | MF7228               | +                            | приватный                   | HGDP00969  |
| 18647987     | 16536107     | C                | T                | FT330942             | +                            | приватный                   | HGDP00960 | 17377885     | 15266005     | G                | A                | FT330377             | -                            | приватный                   | HGDP00969  |
| 18936970     | 16825090     | A                | G                | FT331095             | +                            | приватный                   | HGDP00960 | 8904746      | 9036705      | G                | A                | B183                 | +                            | приватный                   | YakK3      |
| 19004347     | 16892467     | C                | T                | M1961                | +                            | приватный                   | HGDP00960 | 15066458     | 12954549     | G                | A                | F19521               | +                            | приватный                   | YakK3      |
| 21237819     | 19075933     | C                | G                | FT331450             | +                            | приватный                   | HGDP00960 | 15723219     | 13614339     | A                | C                | F20063               | +                            | приватный                   | YakK3      |
| 21492014     | 19330128     | T                | G                | M1962                | +                            | приватный                   | HGDP00960 | 16595177     | 14483297     | A                | T                | F20875               | +                            | приватный                   | YakK3      |
| 6988411      | 7120370      | G                | T                | M1966                | +                            | приватный                   | HGDP00964 | 16665994     | 14554114     | G                | T                | F20937               | +                            | приватный                   | YakK3      |
| 8826647      | 8958606      | C                | G                | Y315708              | -                            | приватный                   | HGDP00964 | 17552891     | 15441011     | G                | A                | F21886               | +                            | приватный                   | YakK3      |
| 14321386     | 12200680     | T                | A                | M1968                | +                            | приватный                   | HGDP00964 | 18700750     | 16588870     | T                | G                | F22818               | +                            | приватный                   | YakK3      |
| 15032073     | 12920161     | T                | A                | M1969                | +                            | приватный                   | HGDP00964 | 6794786      | 6926745      | C                | G                | Y25011               | +                            | Y25011                      |            |
| 15583469     | 13471589     | C                | T                | 1970M                | +                            | приватный                   | HGDP00964 | 6883523      | 7015482      | A                | C                | Y25012               | +                            | Y25011                      |            |
| 16676021     | 14564141     | G                | A                | FT330067             | -                            | приватный                   | HGDP00964 | 5685908      | 5817867      | T                | G                | MF256101             | -                            | Y25011                      |            |
| 21898566     | 19736680     | G                | T                | FT331800             | +                            | приватный                   | HGDP00968 | 9613591      | 8745550      | C                | T                | SK1490               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 2854622      | 2986581      | A                | T                | FT315394             | +                            | приватный                   | HGDP00968 | 9170920      | 9333311      | A                | T                | Y64915               | -                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 14047898     | 11927192     | G                | A                | FT329018             | +                            | приватный                   | HGDP00968 | 14397387     | 12276683     | T                | G                | Y66641               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 14257451     | 12136745     | C                | T                | Y183120              | -                            | приватный                   | HGDP00968 | 14412626     | 12291923     | G                | A                | F18931               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 19466680     | 17354800     | T                | A                | MF245203             | +                            | приватный                   | HGDP00968 | 15705567     | 13593687     | A                | C                | F20042               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 21248491     | 19086605     | C                | T                | MF736385             | -                            | приватный                   | HGDP00968 | 15898802     | 13786922     | G                | C                | Y69079               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 22775368     | 20613482     | T                | C                | FT37804              | +                            | приватный                   | HGDP00968 | 17058984     | 14947104     | T                | G                | MF244539             | -                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 23026527     | 20864641     | T                | A                | Y255699              | +                            | приватный                   | HGDP00968 | 17147578     | 15035698     | T                | C                | F21430               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 17949655     | 15837775     | G                | T                | B185                 | +                            | B185                        |           | 18389062     | 16277182     | G                | A                | Y73452               | -                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 16362334     | 14250454     | A                | G                | FT329947             | +                            | приватный                   | HGDP00953 | 19269419     | 17157539     | G                | A                | Y75007               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 18613200     | 16501320     | A                | G                | F22724               | +                            | приватный                   | YakM1     | 22663103     | 20501217     | G                | A                | Y78451               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 21132896     | 18971010     | T                | C                | F23923               | +                            | приватный                   | YakM1     | 22936846     | 20774960     | T                | A                | F25610               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 15250546     | 13138632     | A                | T                | Y40892               | -                            | Y40892                      |           | 23868599     | 21706713     | T                | A                | F26486               | +                            | приватный                   | HGDP00951  |
| 17167209     | 15055329     | A                | G                | FT330281             | +                            | приватный                   | HGDP00948 | 9019459      | 9181850      | G                | A                | Y64745               | +                            | приватный                   | SRR1822287 |
| 16946404     | 14834524     | T                | C                | A9359                | +                            | приватный                   | YF01684   | 14892955     | 12781021     | G                | T                | Y67401               | +                            | приватный                   | SRR1822287 |
| 13248748     | 11093072     | A                | T                |                      | -                            | приватный                   | YF01684   | 14930936     | 12819001     | G                | T                | Y67460               | +                            | приватный                   | SRR1822287 |
| 26252111     | 24105964     | G                | A                |                      | -                            | приватный                   | YF01684   | 8539256      | 9671215      | A                | C                | M1933                | +                            | M1933                       |            |
| 2712924      | 2844883      | C                | T                | FT411814             | +                            | FT411814                    |           | 7628732      | 7760691      | A                | C                | M1932                | +                            | M1933                       |            |
| 15885620     | 13773740     | C                | T                | C102864              | -                            | приватный                   | HGDP00952 | 17960291     | 15848411     | A                | G                | M1940                | +                            | M1933                       |            |
| 18144942     | 16033062     | T                | C                | SK1491               | +                            | приватный                   | HGDP00952 | 18554412     | 16442532     | G                | T                | F22648               | +                            | M1933                       |            |
| 14931996     | 12820061     | A                | G                | FT329443             | +                            | приватный                   | HGDP00961 | 13911921     | 11791215     | G                | T                | M1935                | -                            | M1935                       |            |
| 16830158     | 14718278     | C                | A                | SK1492               | +                            | приватный                   | HGDP00961 | 18131055     | 16019175     | T                | C                | M1941                | -                            | M1935                       |            |
| 17764842     | 15642962     | T                | C                | FT330560             | +                            | приватный                   | HGDP00961 | 6657311      | 6789270      | C                | T                | M1930                | +                            | M1930                       |            |
| 21297044     | 19135158     | C                | T                | FGC91362             | -                            | приватный                   | HGDP00961 | 7287464      | 7419423      | C                | T                | M1931                | +                            | приватный                   | HGDP00950  |
| 21884839     | 19722953     | T                | C                | FT182269             | +                            | приватный                   | HGDP00961 | 7947911      | 8079870      | T                | G                |                      | +                            | приватный                   | HGDP00950  |



| Позиция hg19 | Позиция hg38 | Предковый аллель | Проводный аллель | Наименование мутации | compBED: внутри (+), вне (-) | Положение на дереве (ветвь) | Образец    |
|--------------|--------------|------------------|------------------|----------------------|------------------------------|-----------------------------|------------|
| 13895048     | 11774342     | C                | T                | M1934                | +                            | приватный                   | HGDP00950  |
| 15377711     | 13265831     | G                | A                | M1936                | -                            | приватный                   | HGDP00950  |
| 15602958     | 13491078     | C                | T                | M1937                | +                            | приватный                   | HGDP00950  |
| 17204596     | 15092716     | G                | A                | MF244827             | +                            | приватный                   | HGDP00950  |
| 17635495     | 15523615     | T                | C                | M1939                | -                            | приватный                   | HGDP00950  |
| 18766659     | 16654779     | C                | A                | FT331003             | +                            | приватный                   | HGDP00950  |
| 2887956      | 3019915      | C                | T                | F15003               | +                            | приватный                   | EvenS2     |
| 6768596      | 6900555      | T                | C                | F15313               | +                            | приватный                   | EvenS2     |
| 19343075     | 17231195     | C                | T                | F23591               | +                            | приватный                   | EvenS2     |
| 16305344     | 14193464     | C                | G                | FT329924             | +                            | приватный                   | HGDP00946  |
| 19019713     | 16907833     | A                | G                | FT390585             | -                            | приватный                   | HGDP00946  |
| 8243914      | 8375873      | T                | C                | FT327486             | +                            | приватный                   | HGDP00949  |
| 9097601      | 9259992      | G                | C                | FT327823             | +                            | приватный                   | HGDP00949  |
| 14055044     | 11934338     | T                | C                | MF245427             | +                            | приватный                   | HGDP00949  |
| 15901359     | 13789479     | T                | C                | FT329795             | +                            | приватный                   | HGDP00949  |
| 16390783     | 14278903     | A                | G                | FT329953             | +                            | приватный                   | HGDP00949  |
| 16791052     | 14679172     | T                | G                | FT330108             | +                            | приватный                   | HGDP00949  |
| 7158374      | 7290333      | G                | A                | FT327180             | +                            | приватный                   | HGDP00947  |
| 19251290     | 17139410     | C                | A                | FT331231             | +                            | приватный                   | HGDP00947  |
| 22741417     | 20679531     | C                | A                | FT332099             | -                            | приватный                   | HGDP00947  |
| 24441136     | 22294989     | G                | C                | FT332843             | +                            | приватный                   | HGDP00947  |
| 18116193     | 16004313     | G                | A                | FT330744             | +                            | приватный                   | HGDP00947  |
| 22895982     | 20734096     | A                | G                | FT332129             | +                            | приватный                   | HGDP00947  |
| 23043329     | 20881443     | C                | A                | FT332173             | +                            | приватный                   | HGDP00947  |
| 7853891      | 7985850      | C                | T                | Y62698               | +                            | приватный                   | SRR1822619 |
| 8236651      | 8368610      | G                | A                | Y63350               | -                            | приватный                   | SRR1822619 |
| 8706272      | 8838231      | A                | C                | Y64365               | +                            | приватный                   | SRR1822619 |
| 15391116     | 13279236     | C                | T                | Y68159               | +                            | приватный                   | SRR1822619 |
| 17626942     | 15515062     | G                | T                | Y72034               | -                            | приватный                   | SRR1822619 |
| 21080734     | 18918848     | G                | A                | Y75767               | +                            | приватный                   | SRR1822619 |
| 21446429     | 19284543     | G                | C                | Y76498               | +                            | приватный                   | SRR1822619 |
| 7518621      | 7650580      | T                | C                | FT411801             | -                            | F23218                      |            |
| 8784016      | 8915975      | C                | T                | F8438                | +                            | F23218                      |            |
| 14192249     | 12071543     | T                | C                | FT411802             | +                            | F23218                      |            |
| 14364122     | 12243417     | G                | A                | FT179969             | +                            | F23218                      |            |
| 14513097     | 12401302     | G                | A                | FT9304               | -                            | F23218                      |            |
| 14785260     | 12673330     | T                | G                | FT411803             | -                            | F23218                      |            |
| 15153006     | 13041093     | C                | G                | FT411807             | +                            | F23218                      |            |
| 15254111     | 13142197     | C                | G                | FT411808             | +                            | F23218                      |            |
| 15929561     | 13814681     | A                | G                | FT411809             | +                            | F23218                      |            |
| 17014217     | 1492337      | C                | Y                | FT411810             | +                            | F23218                      |            |
| 19048415     | 16936535     | A                | G                | F23218               | +                            | F23218                      |            |
| 21469881     | 19307995     | A                | T                | FT411804             | +                            | F23218                      |            |
| 23760125     | 21598239     | G                | C                | FT411805             | +                            | F23218                      |            |
| 23384563     | 21222677     | G                | A                | F26008               | +                            | приватный                   | HLB-102    |
| 7665958      | 7797917      | A                | G                | BY178126             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 8139352      | 8271311      | G                | A                | Z7170                | +                            | приватный                   | 496828     |
| 8203288      | 8335247      | G                | T                | BY178250             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 8883680      | 9015639      | C                | T                | BY178413             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 13473587     | 11317911     | G                | A                | BY210331             | -                            | приватный                   | 496828     |
| 17422350     | 15310470     | G                | A                | BY179180             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 18088165     | 15976285     | G                | A                | BY179314             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 19003527     | 16891647     | T                | C                | BY179470             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 19046133     | 16934253     | C                | T                | ZS11261              | +                            | приватный                   | 496828     |
| 21414447     | 19252561     | A                | C                | BY179669             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 21777647     | 196115761    | A                | G                | BY179738             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 2271657      | 20109771     | A                | G                | BY215233             | -                            | приватный                   | 496828     |
| 23050182     | 20888296     | T                | C                | Y169611              | +                            | приватный                   | 496828     |
| 23774188     | 21612302     | C                | T                | BY180083             | +                            | приватный                   | 496828     |
| 23806937     | 21645051     | T                | C                | BY180090             | +                            | приватный                   | 496828     |