

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ГЕНОФОНДА И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ САХА (ЯКУТОВ)

© 2022 г. С. А. Федорова^{1, 2, *}, Э. К. Хуснутдинова^{1, 3}

¹Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск, 677013 Россия

²Якутский научный центр комплексных медицинских проблем, Якутск, 677000 Россия

³Институт биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, 450054 Россия

*e-mail: sardaanafedorova@mail.ru

Поступила в редакцию 09.09.2021 г.

После доработки 30.04.2022 г.

Принята к публикации 11.05.2022 г.

В обзоре суммированы результаты молекулярно-генетических исследований структуры генофонда и генетической истории народа саха (якутов) в контексте данных по антропологии, лингвистике, истории и археологии. Описаны характерные особенности генетической структуры якутской популяции по линиям Y-хромосомы, митохондриальной ДНК и данным полногеномного анализа аутосомных локусов. Рассмотрены состав и соотношения компонентов генофонда различного происхождения и генетические взаимоотношения саха с народами Якутии и соседних регионов. Реконструкция генетической истории популяции позволила ответить на ряд вопросов, касающихся этногенеза якутов.

Ключевые слова: генетическая история, Y-хромосома, мтДНК, полногеномный анализ, якуты (саха).

DOI: 10.31857/S0016675822120037

Изучение формирования народов Сибири, генетические портреты которых имеют уникальные черты, сложившиеся при длительном развитии в условиях относительной изоляции, представляет особый интерес для специалистов в области популяционной генетики. Исследования структуры генофонда и генетических взаимоотношений саха (якутов) с другими народами Сибири были предприняты нами начиная с 2002 г. в сотрудничестве с коллегами из Эстонского биоцентра (Тарту, Эстония) и Университета Поля Сабатье (Тулуза, Франция) [1–17]. К детальному изучению генетической структуры якутского этноса одновременно с нами приступили две группы ученых: 1) из Института медицинской генетики (г. Томск) [18–20]; 2) из Института эволюционной антропологии Общества Макса Планка (Лейпциг, Германия) совместно с Институтом здоровья АН РС(Я) (Якутск, Россия) [21–27]. В обзоре приведены результаты наших исследований в сравнении с данными других групп ученых и представлениями об этногенезе якутов, предложенными ранее антропологами, лингвистами, историками и археологами.

ЭТНОГЕНЕЗ НАРОДА САХА (ЯКУТОВ)

Саха (якуты) – тюркоязычный народ, освоивший субарктические и арктические территории

северо-востока Евразии. Общепринято считать, что формирование народа саха на территории современной Якутии происходило путем постепенного смешения тюркоязычных племен, переселившихся с южных регионов на Среднюю Лену, с местными племенами в течение длительного периода времени [28–39]. В отличие от соседних народов Восточной Сибири (тундровые юкагиры, чукчи, кочевые коряки, эвенки, эвены, долганы, нганасаны), занимающихся оленеводством, традиционным занятием для якутов является коневодство и разведение крупного рогатого скота.

По антропологическим показателям саха отличаются от других народов Арктики – юкагиров, эвенов и эвенков (байкальский антропологический тип), чукчей, эскимосов и коряков (арктический антропологический тип) и объединяются вместе с северными бурятами Иркутской области в ангаро-ленский локальный тип центральноазиатской группы североазиатских монголоидов [40, 41]. Согласно исследованиям Л.Ф. Томтосовой по антропологическим признакам с якутами наиболее сходны западные буряты, затем монголы, тункинские буряты и тувинцы [42].

В научной литературе уже давно утвердилось мнение о раннем отделении и обособлении якутского языка от основного тюркского языкового ствола. Предлагаются различные датировки этого размежевания: от II до VIII в. н. э. [30, 32, 43–47].

Известный российский тюрколог А.В. Дыбо считает, что отделение языка саха от общетюркского ствола, вероятно, произошло вскоре после начала нашей эры (примерно во II в. н. э.) [45]. Анализ основного словарного фонда якутского и древнетюркского языков, проведенный Г.Г. Левиным, позволил предположить, что расхождение якутского с древними тюркскими языками началось в IV–V вв., а окончательное отделение от языка орхоно-енисейских памятников датируется началом VIII в. [32]. Согласно расчетам А. Савельева и М. Робитс, якутская ветвь отделилась от пратюркского субстрата ~1500 лет назад [47]. Из современных тюркских языков как более близкие к якутскому рассматриваются “сибирские тюркские языки” (алтайский, хакасский, шорский, сарыг-югурский, тувинский, тофаларский) и киргизский [43–46]. По одной из более поздних лингвистических классификаций якутский язык, наряду с долганским, наиболее близок к подгруппе, включающей хакасский, тувинский, тофаларский и шорский языки [46].

Из нетюркских компонентов в якутском языке отмечается значительный вклад слов монгольского происхождения [30]. Кроме того, в языке народа саха присутствует большой пласт слов, не имеющих соответствий ни в каких современных языках [48], что позволило исследователям предположить существование неизвестного народа, оставившего заметный след в якутском языке. Эвенкийских слов, по мнению А.М. Певнова, специалиста в области документирования и сравнительно-исторического изучения тунгусо-маньчжурских языков, в якутском языке чрезвычайно мало, самодийские, кетские и юкагирские заимствования если и есть, то их и того меньше [48].

По вопросу о времени миграции тюркоязычных предков саха на север во мнениях историков и археологов имеются значительные расхождения. Г.В. Ксенофонов считал, что саха представляют собой народ смешанного происхождения, включивший в себя три волны тюркоязычных переселенцев. По его представлению, заселение предками народа саха бассейна р. Вилюй началось в конце I в. н. э., вторая волна переселилась на Вилюй и западную половину бассейна Лены из Приангарья начиная с VII–VIII вв. н. э.; наконец, последний этап переселения был вызван падением уйгурского ханства в середине IX в. и усилением монгольских племен, вытеснивших предков саха из прибайкальских степей [28]. “В эпоху возвышения монголов Чингисхана “саха”-якутов в Приангарском крае уже не было. Очевидно, якуты Тыгына переселились в пределы отдаленного Якутского округа незадолго до появления Чингисхана” [28]. А.П. Окладников предполагал два “решающих этапа” в расселении южных предков якутов на север: первый, начавшийся в раннем железном веке, заканчивается к X–XI вв., второй

этап относится к XV–XVI вв. [33]. По мнению археолога И.В. Константинова переселение предков саха с Прибайкалья произошло в XV в. в виде компактной группы, представлявшей вполне сложившуюся этническую общность [34]. А.И. Гоголев считает, что массовое переселение тюркоязычных южных предков саха на север произошло в начале II тыс. н. э. и документируется появлением в XIII в. поселений культуры “малых домов”, которую позднее сменила кулун-атахская археологическая культура XIV–XVI вв. [35]. На поселениях кулун-атахцев археологи в большом количестве находят кости крупного рогатого скота и лошадей. Однако археологические исследования последних лет показывают, что эпизодические проникновения скотоводческих групп на Олекму начались гораздо раньше – с III–IV вв. н. э. и в X–XVI вв. в бассейне Средней Лены существовала уже сложившаяся, адаптированная к местным условиям культура кочевников, успешно разводивших лошадей и крупный рогатый скот [38].

До сих пор в академической среде общепринятым является представление, что непосредственными южными тюркоязычными предками народа саха были прибайкальские курыканы [33, 34]. Впервые теория о расселении курыкан из Прибайкальской области на север, вниз по р. Лене и участие их в формировании якутской народности выдвинута А.П. Окладниковым [33]. Курыканы были самым дальним и самым северным из телеских племен, проживавших на окраине древнетюркских каганатов, отдельные упоминания о которых зафиксированы в древнетюркских и китайских летописях [33, 49]. С курыканами связывают курумчинскую культуру циркумбайкальского региона (V–XIV вв.), называемую иначе культурой “курумчинских кузнецов” из-за большого количества предметов железодельного производства, обнаруженных в их поселениях [33, 35, 49]. Помимо курумчинцев, как гипотетических южных предков народа саха позднее стали также рассматривать носителей усть-таькинской культуры Прибайкалья XII–XIV вв. [50, 51].

Долгое время среди исследователей господствовало сформированное историографией середины XIX в. мнение, что автохтонные племена, с которыми встретились южные предки якутов, были представлены предками современных юкагиров и тунгусов, хотя лингвистические данные указывают на слабое влияние эвенкийского и юкагирского языка на якутский [30–32, 48]. В настоящее время существуют иные точки зрения, согласно которым кроме указанных этносов наиболее древний аборигенный пласт в этногенезе якутов могли составлять прасамодийские и другие протоазиатские племена, этнонимы которых неизвестны [36, 38, 52]. Археолог А.Н. Алексеев считает, что в становление генофонда якутского народа значительный вклад был внесен древним

дотунгусским населением Якутии, отуреченным в конечном счете в результате миграции полиэтнических групп южных скотоводов [36, 38]. Исторические предания свидетельствуют о достаточном разнообразии аборигенного и мигрировавшего населения той эпохи [53].

Таким образом, при рассмотрении этногенеза народа саха специалистами в области гуманитарных наук недостаточно изученными являются вопросы о времени миграции тюркоязычных предков саха на север, количестве миграционных волн, соотношении пришлых и автохтонных элементов в генофонде якутов, идентификации племен, принимавших участие в сложении якутского народа и степени генетического родства с другими современными этносами Сибири. Наиболее перспективным подходом для решения некоторых из этих вопросов являются исследования в области этногеномики (популяционной геномики), позволяющие реконструировать генетическую историю этноса на основе изучения полиморфизма генома человека в различных популяциях.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ГЕНОФОНДА ЯКУТОВ ПО ЛИНИЯМ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК И Y-ХРОМОСОМЫ

Пристальное внимание генетиков к истории якутского этноса было вызвано прежде всего уникальными особенностями генофонда, обнаруженными в 1997 г. английской исследовательницей Татьяной Зерджал [54]. Т. Зерджал впервые показано необычайно высокое содержание гаплогруппы N3 Y-хромосомы (86%) у якутов в небольшой выборке из 21 человека. В дальнейшем исследователями НИИ медицинской генетики (г. Томск) было обнаружено, что к гаплогруппе N3 относится 87% Y-хромосом мужчин из п. Чэриктэй Усть-Алданского улуса Центральной Якутии ($n = 46$) [18, 19]. Доминирование гаплогруппы N3 для якутского этноса в целом было установлено в работах Б. Пакендорф (Лейпциг, Германия) и соавт. [21, 23] на расширенной выборке якутов из девяти улусов РС(Я) ($n = 184$). Одновременно с Б. Пакендорф нами был проведен анализ линий Y-хромосомы коренных жителей 16 улусов РС(Я) ($n = 216$), который подтвердил высокие частоты гаплогруппы N3 в центральной (86%), вилюйской (93%) и северной (71%) этногеографических группах [5]. В филогенетической сети N3-линий, построенной на основе анализа шести STR-маркеров (DYS19-DYS388-DYS390-DYS391-DYS392-DYS393), выделялся доминантный гаплотип 14-12-23-11-16-14 (Ht1), частота которого в изученной нами выборке составила 64%, что позволило распространить утверждение об эффекте основателя у мужчин п. Чэриктэй Усть-Алданского улуса, впервые высказанное В.А. Степановым в 2002 г.,

на структуру этноса в целом [5]. Частоты гаплогрупп Y-хромосомы в различных этногеографических группах якутов в сравнении с данными двух других групп ученых приведены в табл. 1 [5, 8, 20, 23]. Помимо доминирующей N3, в мужском генофонде якутов были обнаружены в меньшем количестве и другие азиатские гаплогруппы: N2 (характерна для самодийцев Западной Сибири – нганасан, ненцев, энцев), C3* и C3c (распространены в большей степени среди тунгусоязычных народов) и C3d (обнаружена у народов Южной Сибири – бурятов, телеутов, тувинцев, сойотов, монголов, хамниган). Линии преимущественно европейского происхождения R1a1*, R1a1a7, R1b1b2, J и I1 выявлены у якутов в небольшом количестве: их общая доля составляет от 2 до 11% в различных популяционных выборках [5, 8, 20, 23] (табл. 1).

Параллельно с изучением линий Y-хромосомы нами были проведены исследования митохондриального генофонда у коренных жителей 25 улусов РС(Я) ($n = 191$) и впервые обнаружено, что спектр линий мтДНК якутов имеет достаточно высокие показатели генетического разнообразия [1]. Установлено, что более 90% мт-линий якутов относятся к азиатским гаплогруппам A, B, C, D, F, G, M7, M13a, Y, Z, остальные – к европейским кластерам H, HV1, J, T, U, W [1]. Характерной особенностью пула митохондриальной ДНК якутов является преобладание двух гаплогрупп – C и D, широко распространенных в Северной Азии. При этом ~18% якутов из центральной и вилюйской группы улусов являются потомками женщины с линией D5a2a2 [1, 5, 8]. Суммарная частота линий митохондриального генофонда якутов, совпадающих с мт-линиями тюркоязычных народов Средней Азии (казахи, киргизы и уйгуры) и монголов, составила 56%, что указывает на существование общего генетического субстрата, сложившегося до формирования этих этносов [1]. При сравнении с соседними палеоазиатскими народами северо-востока Сибири (чукчи, коряки, ительмены) было установлено, что всего три линии гаплогрупп A8 и C у якутов суммарной частотой 9% пересекаются с линиями митохондриального генофонда коряков. Таким образом, сравнительный анализ показал близкое генетическое родство саха с народами Средней Азии и монголами и дистанцированность от соседних народов Чукотки и Камчатки. При изучении генетических взаимоотношений якутов с народами Средней Азии, Южной Сибири и Камчатки Б. Пакендорф и соавт. пришли к тем же выводам [22, 23]. Частоты гаплогрупп мтДНК в трех этногеографических группах якутов в сравнении с данными двух других групп ученых приведены в табл. 2 [5, 8, 19, 20, 23].

Субпопуляции якутов отличаются низкой генетической гетерогенностью: хотя северные якуты в большей степени отличаются от централь-

Таблица 1. Частоты гаплогрупп Y-хромосомы у центральных (ЦЯ), вилюйских (ВЯ) и северных (СЯ) якутов

Гаплогруппа	Популяции							
	ЦЯ ¹ <i>n</i> = 109	ЦЯ ² <i>n</i> = 49	ЦЯ ³ <i>n</i> = 47	ЦЯ ⁴ <i>n</i> = 92	ВЯ ⁵ <i>n</i> = 56	ВЯ ⁶ <i>n</i> = 58	СЯ ⁷ <i>n</i> = 32	СЯ ⁸ <i>n</i> = 66
N3 (TAT)	89	93.9	93.6	85.9	98.2	93.1	87.5	71.2
N2 (P43)	2.8	2.0	0	2.2	0	0	0	10.6
N* (DYF155S2)	0.9	0	0	0	0	0	0	0
C3* (M217)	1.8	2.0	2.1	0	0	0	3.1	3.0
C3c (M48)	1.8	0	0	0	0	3.4	3.1	6.1
C3d (M407)	0	0	0	1.1	0	0	0	4.5
Q (P36)	0	0	0	0	0	0	3.1	0
I1 (M253)	0	0	0	2.2	0	1.7	0	0
J (12f2)	0	0	0	0	1.8	0	0	0
R1a1* (M198)	3.7	2.0	4.3	4.3	0	1.7	3.1	4.5
R1a1a7 (M458)	0	0	0	2.2	0	0	0	0
R1b1b2 (M269)	0	0	0	2.2	0	0	0	0

Примечание. ¹ Центральные якуты Усть-Алданского улуса (п. Бээди, п. Чэриктэй, п. Дупсээ) [20]; ² центральные якуты “акающие”; ³ центральные якуты “окающие”, пробы собраны в Намском, Таттинском, Чурапчинском, Мегино-Кангаласском, Алданском улусах [23]; ⁴ центральные якуты Амгинского, Горного, Кобяйского, Мегино-Кангаласского, Намского, Таттинского, Усть-Алданского, Хангаласского, Чурапчинского улусов [5, 8]; ⁵ вилюйские якуты Сунтарского, Нюрбинского, Вилюйского улусов [23]; ⁶ вилюйские якуты Верхневилуйского, Вилюйского, Мирнинского, Нюрбинского, Сунтарского улусов [5, 8]; ⁷ северные якуты Верхоянского улуса [23]; ⁸ северные якуты Абыйского, Верхнеколымского, Верхоянского, Жиганского, Момского, Среднеколымского, Томпонского улусов [5, 8]. Гаплогруппы азиатского происхождения выделены серым цветом. Обозначения ветвей гаплогруппы N соответствуют филогенетической номенклатуре, использованной в работе Karmin et al., 2015 [11], которая была далее преобразована в Plumäe et al., 2016 [12].

ных и вилюйских, степень межпопуляционных различий между тремя группами саха по Y-хромосоме составляет 4.1%, по мтДНК всего 0.5% [9].

На следующем этапе с целью решения вопроса о соотношении южного и автохтонного компонентов анализ линий мтДНК был проведен на расширенных выборках якутов (*n* = 423) в сравнении с соседними этносами (эвенками, эвенками и юкагирами) [5, 8]. По спектру гаплогрупп мтДНК якуты оказались более близки к эвенкам и отдалены от юкагиров и эвенов [5, 8]. С помощью более глубокого филогенетического анализа было установлено, что в отличие от автохтонов более характерными для якутов являются азиатские субкластеры C4a1c, C4a2, C5b1b, D5a2a2, G2a5, Z3, а также большее разнообразие линий европейского и ближневосточного происхождения [8]. Доля типичных для якутов субкластеров мтДНК (D5a2a2, C4a1c, C4a2, C5b1b, G2a, Z3, H20a, HV1a1a, U4d2) у центральных и вилюйских якутов составляет ~48% [8], у северных якутов, генетически более близких к автохтонам, ~38%.

К линиям, более характерным для локальных популяций, относятся C4b3a, C4b7, C5d1, Z1a, распространенные у юкагиров и эвенов, а также “корякские” A8, C4b2, C5a2a, G1b и “эвенкийские”

C4b9. К автохтонным также, очевидно, относятся линии R1b, D4b1c, A4b, C4b*, выявленные у семи индивидов из древних погребений Якутии, датированных временем от 16.9 до 3.1 тыс. лет назад: Хайыргас, Онньес, Кердюген, Каменка, Помазкино [4, 56]. Все эти линии были, по-видимому, привнесены в митохондриальный генофонд якутского этноса в результате браков мужчин-саха с женщинами из соседних племен на территории Якутии.

Таким образом, в генетических исследованиях было установлено, что отличительной особенностью якутской популяции являются низкое разнообразие линий Y-хромосомы и высокое разнообразие линий митохондриальной ДНК. Как в мужском, так и в женском генофонде якутов наблюдаются эффекты основателя. Сравнительный анализ линий мтДНК якутов с линиями южных народов (казахи, киргизы, уйгуры, монголы) и территориально соседних этносов (эвенки, эвены, юкагиры, чукчи, коряки, ительмены) позволил нам предположить, что около половины мт-линий прибыли на современную территорию проживания народа саха вместе с южными предками, а другая половина имеет автохтонное происхождение.

Таблица 2. Частоты гаплогрупп митохондриальной ДНК у центральных (ЦЯ), вилюйских (ВЯ) и северных (СЯ) якутов

Гаплогруппа	Популяции							
	ЦЯ ¹ n = 83	ЦЯ ² n = 45	ЦЯ ³ n = 46	ЦЯ ⁴ n = 164	ВЯ ⁵ n = 32	ВЯ ⁶ n = 111	СЯ ⁷ n = 55	СЯ ⁸ n = 148
A	1.2	2.2	2.2	2.4	7.3	3.6	0	0
B	3.6	4.4	4.3	0.6	3.6	0	9.4	2.7
C	48.2	40	37	45.7	32.7	36.0	46.9	40.5
D	32.5	33.4	32.6	33.0	34.5	29.7	15.7	25.7
F	3.6	4.4	8.7	3.7	3.6	5.4	15.6	4.7
G	3.6	4.4	2.2	4.9	5.5	3.6	6.3	6.8
M	1.2	2.2	0	1.8	1.8	2.7	0	8.2
Y	0	4.4	0	1.2	0	2.7	0	0
Z	0	0	2.2	0	0	0	0	2.7
R1b	0	0	2.2	0	0	0	0	1.4
H	2.4	2.2	0	3.7	3.6	6.3	3.1	1.4
HV1	0	0	0	0	0	1.8	0	2.0
T	0	0	2.2	0.6	1.8	3.6	0	0
J	1.2	2.2	0	0.6	0	2.7	0	1.4
U	2.4	0	4.3	0.6	0	0.9	0	0.7
W	0	0	2.2	1.2	1.8	0.9	0	2.0
Н.о.	0	0	0	0	3.6	0	3.1	0

Примечание. ¹ Якуты Усть-Алданского улуса (п. Чэриктэй) [19]; ² центральные якуты “окающие”; ³ центральные якуты “акающие”, пробы собраны в Намском, Таттинском, Чурапчинском, Мегино-Кангаласском, Алданском улусах [23]; ⁴ центральные якуты Амгинского, Горного, Кобяйского, Мегино-Кангаласского, Намского, Таттинского, Усть-Алданского, Хангаласского, Чурапчинского улусов [5, 8]; ⁵ вилюйские якуты Сунтарского, Нюрбинского, Вилюйского улусов [23]; ⁶ вилюйские якуты Верхневилуйского, Вилюйского, Мирнинского, Нюрбинского, Сунтарского улусов [5, 8]; ⁷ северные якуты Верхоянского улуса [23]; ⁸ северные якуты Абыйского, Верхнеколымского, Верхоянского, Жиганского, Момского, Среднеколымского, Томпонского улусов [5, 8]. Гаплогруппы азиатского происхождения выделены серым цветом. Н.о. – гаплогруппы не определены. При обозначении гаплогрупп мтДНК использована номенклатура согласно <http://www.phyloftree.org/> и Van Oven, Kayser, 2009 [55].

Низкий уровень разнообразия линий Y-хромосомы, как правило, наблюдается у народов, имеющих небольшую численность [57]. Высокая частота одной N3-гаплогруппы (в среднем 83%) и, более того, одного N3-гаплотипа (Ht1, 64%) в мужском генофонде якутов – необычное явление для достаточно многочисленного этноса. По данным Всероссийской переписи 2010 г. численность якутов в РФ составляет 478085 человек [58]. К генетическим процессам, которые могут определять высокие частоты отдельных гаплотипов Y-хромосомы и мтДНК в генофонде этноса, помимо эффекта основателя также относят эффект бутылочного горлышка, который подразумевает значительное снижение численности популяции из-за неблагоприятных условий (эпидемии, войны, голод) с уменьшением уровня генетического разнообразия и преимущественного “выживания” некоторых гаплотипов. Многочисленные эпидемии и войны в истории народа саха [38, 59], таким образом, могли даже способствовать увеличению доли

N3-хромосом в генофонде популяции за счет эффекта генетического дрейфа в том случае, если в исходной малочисленной предковой популяции доминировали мужчины с гаплогруппой N3¹.

Кроме этих факторов, не исключено также влияние естественного отбора отдельных линий Y-хромосомы, обуславливающих генетическое преимущество для выживания мужчин в условиях холодного климата. В пользу данного предположения свидетельствует преимущественное распространение носителей гаплогруппы N3 в северных широтах Евразийского континента [3]. Однако принимая во внимание то, что в других северных популяциях, соседних с якутами (эвенки, эвены, юкагиры, долганы), частота гаплогруппы N3 не достигает столь высоких значений (26–33%) [5, 8], мы считаем, что этот фактор не мог быть определяющим.

¹ Численность якутов по данным ясачной переписи составляла в конце XVII в. 28.5 тыс. человек [60].

По нашему мнению, на формирование особенностей структуры современного генофонда якутов в большей степени повлияли брачные традиции народа саха: патрилинейность якутских кланов, строгая экзогамия (выбор жены из другого рода, из отдаленного региона) и ограничения в притоке линий в мужской генофонд популяции от соседних этносов. В этнографических исследованиях отмечалось, что мужчины-якуты часто и охотно женились на тунгусках, в то время как женщины-саха редко выходили замуж за тунгусов [61]. Эта же тенденция сохраняется по настоящее время: в исследованиях А.Н. Кучер и А.Л. Даниловой при анализе структуры браков в трех улусах со смешанным национальным составом было отмечено, что мужчины-якуты чаще вступают в межнациональные браки с представителями других коренных национальностей, чем женщины-якутки [62, 63]. Проведенный нами сравнительный анализ показал, что с тунгусязычными эвенками и эвенами совпадают от 51% мт-линий у центральных якутов до 66% у северных [5], тогда как в мужском генофонде саха наблюдается низкое содержание линий, характерных для тунгусов (С* и С3с), — от 2% у центральных якутов до 9% у северных [5, 8]. Поток генов от тунгусов к якутам, по видимому, происходил главным образом через заключение смешанных браков мужчин-саха с женщинами-тунгусками, тогда как в направлении от якутов к тунгусам перенос генов через женщин был незначителен из-за строгих национальных брачных традиций, ограничивающих браки женщин-саха с мужчинами из других этносов [61, 62].

Низкая частота линий Y-хромосомы западно-евразийского происхождения в мужском генофонде якутов также указывает на незначительный процент браков между женщинами-саха и европейцами. Общее содержание линий Y-хромосомы, имеющих недавнее, в рамках эволюционного времени, происхождение вследствие метисации с европейцами (I1, R1b1b2, R1a1a7), в изученной нами выборке составляет всего 3%. В генетико-демографических исследованиях населения административных центров пяти улусов РС(Я), проведенных А.Н. Кучер и соавт., отмечается, что по настоящее время межнациональные браки в большинстве случаев заключаются между представителями коренных национальностей Республики Саха (Якутия) — якутами, эвенками и эвенками, тогда как браки между пришлым и коренным населением не нашли широкого распространения [63, 64].

Следует также отметить значительный разрыв в показателях смертности мужчин и женщин-саха, который, по-видимому, был характерен для населения Якутии до начала XX в. По данным переписи 1926 г. смертность женщин в возрастных группах от 15–50 лет была в 1.5–2 раза выше, чем у мужчин, в возрасте от 20–29 лет — более чем в 2 раза [65] соответственно было больше мужчин,

которые женились в течение жизни несколько раз. Возможно, этот фактор в какой-то степени внес вклад в значимые различия по разнообразию линий Y-хромосомы и мтДНК в генофонде народа саха.

Помимо вышеперечисленных, нельзя также исключить вклад такого фактора, как многоженство, хотя этнографами отмечалось, что “...Фактически многоженство было доступно очень немногим и никогда не могло стать преобладающей у якутов формой брака” вследствие высоты калыма [61]. На основании изучения архивных материалов установлено, что в XIX–начале XX в. у якутов преобладала моногамная форма семьи. Для внутреннего строя якутской семьи было характерно господство патриархальных традиций, регулировавших весь уклад семейной жизни [66].

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СПЕЦИФИЧЕСКИХ N3-ЛИНИЙ (M46, TAT) Y-ХРОМОСОМЫ ЯКУТОВ

Происхождение специфических N3-линий Y-хромосомы якутов является наиболее интригующим вопросом в изучении генетической истории народа саха. На начальном этапе решение данного вопроса было крайне затруднительно, так как гаплогруппа N3 встречается по всей территории Северной Евразии, в том числе во всех популяциях Якутии [3, 5, 57, 67–69], в Средней Азии [57, 70], Скандинавии, Северном Китае, Японии [3] и на Кавказе [71, 72].

В ранних исследованиях изучение происхождения N3-линий якутов проводилось главным образом путем анализа филогенетических сетей микросателлитных STR-гаплотипов. К недостаткам данного подхода относится то, что структура филогенетической сети может сильно варьировать в зависимости от использованных для построения сети популяционных выборок и наборов STR-маркеров, что затрудняет определение наиболее близких предковых гаплотипов по отношению к “якутским”. Определение времени происхождения наименее древнего общего предка (TMRCA — time of the most recent common ancestor), в свою очередь, зависит от правильного выбора предкового гаплотипа и метода определения скорости возникновения мутаций в использованных STR-локусах. Структура сети также усложняется гомоплазией и обратными мутациями, однако этот подход до сих пор является актуальным в силу своей относительной простоты и дешевизны, а также широкого использования STR-наборов в судебной медицине.

На основании сравнения STR-линий якутов с восточными эвенками, бурятами и тувинцами учеными НИИ медицинской генетики (г. Томск) было сделано заключение, что N3-линии якутов

наиболее близки к таковым у восточных эвенков [18, 19]. Авторы предположили, что мужской генофонд якутов сложился на базе автохтонного компонента, а тюркский язык был приобретен в результате культурного доминирования тюркоязычной элиты, не оставившей значительного следа в пуле Y-хромосом. Позднее, на основе более глубокого филогенетического анализа N3-линий из 18 популяций Северной и Восточной Европы, Чукотки, Западной и Южной Сибири, и оценки времени генерации N3-линий в якутской популяции в 4.45 ± 1.96 тыс. лет В.Н. Харьковым и др. было высказано мнение, что эти линии были приобретены якутами опосредованно через эвенков от еще более древних автохтонных племен (возможно, протоюкагиров или других палеоазиатских племен), проживавших ранее на территории современной Якутии и ассимилированных тунгусами [20]. Необычайно высокую частоту N3-линий в мужском генофонде якутов (89%), в отличие от эвенков (15–40%), авторы объяснили значительным увеличением численности якутов за последние века, которое привело к случайному резкому увеличению частот отдельных линий с преобладанием гаплотипа-основателя в популяции. Таким образом, при интерпретации полученных данных исследователи Института медицинской генетики (г. Томск) склонились к версии автохтонного происхождения N3-линий якутов и незначительности вклада южного тюркского компонента в генофонд современных якутов.

В работе Б. Пакендорф и соавт. было установлено, что в филогенетической сети STR-гаплотипов русских, латвийцев, финнов, саами, хантов, манси, карелов, марийцев, бурятов, юкагиров, западных эвенков и тувинцев N3-линии якутов образуют отдельную ветвь и перекрываются только с линиями эвенков [21, 23]. Время генерации микросателлитного разнообразия N3-гаплотипов якутов по оценке Б. Пакендорф и соавт. – 880 ± 440 лет, что по утверждению авторов, соответствовало гипотезе о вытеснении якутов на север в XII в. из региона оз. Байкал под давлением монголов. С точки зрения Б. Пакендорф и соавт. полученные результаты свидетельствовали о южном происхождении якутского этноса и незначительном смешении пришлых тюркоязычных племен с автохтонными [23]. Авторы отметили загадочность происхождения N3-линий якутов, не похожих на N3-линии других исследованных ими популяций за исключением эвенков.

В наших исследованиях N3-линии якутов были рассмотрены в сравнении с 27 популяциями Южной и Западной Сибири, Северной и Восточной Европы, Чукотки и Камчатки [8]. В структуре расширенной филогенетической сети N3-линии якутов формировали отдельную ветвь, что соответствовало данным других авторов, но результаты филогенетического анализа получили другую ин-

терпретацию. Структура “якутской” N3-ветви, в которой доминировали два гаплотипа (более древний Ht2 и более “молодой” Ht1, отличающийся от первого мутацией по маркеру DYS392), по нашему мнению, свидетельствовала о двух последовательных экспансиях численности якутской популяции (рис. 1). Дивергенция более древнего гаплотипа Ht2, рассчитанная нами по скорости мутирования STR-маркеров, началась ~1600 лет назад, а гаплотипа Ht1 ~900 лет назад [8]. При этом если в IV в. в предковом племени, очевидно, доминировали мужчины с гаплотипом Ht2, то в популяции якутов, увеличение численности которой началось ~900 лет назад, существовали носители обоих доминантных гаплотипов (Ht1 и Ht2). В отличие от В.Н. Харькова и соавт. [20] мы считаем более вероятным возникновение “якутской” N3-ветви в Восточно-Саянском регионе, чем на территории современной Якутии, так как близкие к якутским STR-гаплотипы присутствуют у народов, проживающих к западу от Байкала, – тувинцев, тофаларов и сойотов.

N3-линии якутов действительно перекрываются с N3-линиями эвенков, что было показано в параллельных работах двух других групп исследователей [18–20, 23], и кроме того с N3-линиями тунгусоязычных эвенков и тюркоязычных долган [8], но основываясь на данных этнографов и на изучении брачных традиций, мы не можем согласиться с утверждением, что “мужской генофонд якутов сложился на базе локального (эвенкийского) компонента” [18–20] и считаем более вероятным обратный процесс – перенос генов от якутов к эвенкам, эвенкам и долганам.

Более поздние исследования позволили в значительной степени уточнить структуру филогенетического дерева Y-хромосомы [11, 12] и в какой-то мере прояснить вопрос о происхождении N3-линий якутов. На основе анализа полных последовательностей Y-хромосом у 94 индивидов из различных популяций Евразии в гаплогруппе N3 было выделено три ветви, каждая из которых имеет специфическое территориальное распределение: N3a имеет наиболее широкое распространение в Северной Евразии – от Скандинавии до Чукотки, N3b – в Южной Сибири и Монголии, N3c – в Японии, Китае и других регионах Восточной Азии. В свою очередь N3a разделяется на шесть субгаплогрупп (N3a1–N3a6), возникших в период ~3.3–8.3 тыс. лет назад. Субгаплогруппа N3a1 встречается у народов Волго-Уральского региона, в Южной и Западной Сибири, N3a2 – в Якутии, Южной и Западной Сибири, Средней Азии и на Кавказе, N3a3 и N3a4 – в Северо-Восточной Европе, Волго-Уральском регионе и Западной Сибири, N3a5 – на Чукотке, Камчатке, в Южной Сибири, Монголии, Средней Азии и на Кавказе, N3a6 – на Дальнем Востоке (у нанайцев).

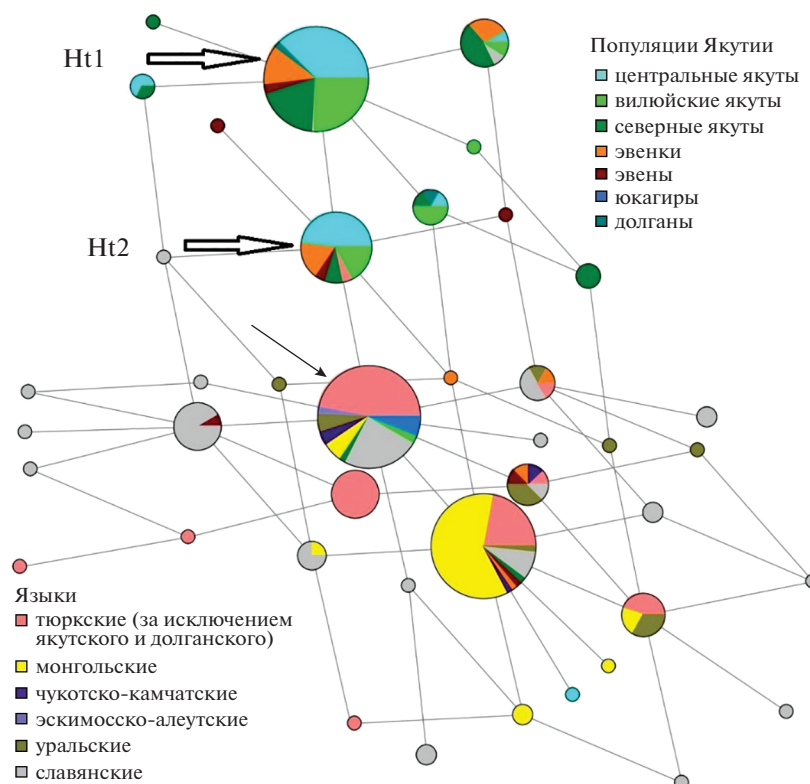


Рис. 1. Филогенетическая сеть N3-гаплотипов Y-хромосомы народов Якутии и соседних регионов на основе 5 STR-маркеров [8]. Кругами обозначены микросателлитные гаплотипы, площадь круга и секторов внутри круга пропорциональна частоте гаплотипа. Доминантные “якутские” гаплотипы Ht1 и Ht2 обозначены стрелками. Черной стрелкой указан корневой гаплотип (Root).

Филогеографический анализ структуры и распространения ветвей гаплогруппы N3 показал, что линии якутов относятся к субгаплогруппе N3a2 и не являются эволюционными производными от линий, доминирующих у монголов и бурятов (N3a5-F4205), чукчей, эскимосов и коряков (N3a5-B202), нанайцев (N3a6), японцев (N3c), а также отличны от N3-линий народов Волго-Уральского региона, Западной Сибири, Восточной Европы и Скандинавии (N3a1, N3a3 и N3a4).

Субгаплогруппа N3a2, в состав которой входят линии якутов, отделилась от кластера N3a2'6 ~7.1 тыс. лет назад [11, 12]. Самая древняя ее ветвь N3a2-B508, возраст которой ~4.5 тыс. лет, включает линии индивидов из Ливанской Республики и Китая. N3a2-линии были обнаружены также у отдельных индивидов из Турции и Королевства Бутан, расположенного между Индией и КНР [73]. Единичные N3a2-линии были выявлены в популяциях сибирских татар, тувинцев, шорцев, монголов, казахов, узбеков, караногайцев, каракапачков, хантов и манси [12]. Таким образом, эта субгаплогруппа, возникшая в эпоху неолита, имеет очень широкий ареал распространения, включает представителей народов разных языковых семей и помимо Сибири, Средней Азии и

Кавказа встречается также на Ближнем Востоке и в Южной Азии.

“Якутская” ветвь субгаплогруппы N3a2 определяется маркерами M1982, M1993, M1987, M2032, M2077, M2103, M2108, M2011, M2122 и имеет относительно небольшой возраст. Время дивергенции этой ветви, обозначенной как N3a2-M1982, по данным полного секвенирования Y-хромосом четырех мужчин составило $\sim 1.7 \pm 0.8$ тыс. лет [11, 12], что вполне соответствовало нашим расчетам, проведенным до этого на основе анализа STR-локусов ($\sim 1.6 \pm 0.6$ тыс. лет) [5, 8]. По последним данным, доступным в настоящее время из базы <https://www.yfull.com/tree/>, “якутская” N3a2-1982-ветвь сформировалась ~2300 лет назад (95% ДИ 3000–1500 лет назад). При этом время возникновения наименее древнего общего предка, рассчитанное на основе полного секвенирования Y-хромосом 20 мужчин-саха, составляет ~1.4 тыс. лет (95% ДИ 2100–850 лет назад), что в пределах доверительного интервала соответствует полученным нами ранее значениям. Эти генетические датировки, очевидно, будут скорректированы в ближайшем будущем с увеличением количества полных сиквенов N3-M1982-хромосом, что позволит уменьшить границы доверительного интервала и определить

TMRCА с большей точностью. В период увеличения численности якутской популяции (~1.4 тыс. лет назад) N3a2-M1982-ветвь делится на две крупные подветви, определяемые мутациями M1932 и M1991. Судя по комбинациям STR у мужчин саха, опубликованным в базе данных <https://www.yfull.com/tree/>, более древний гаплотип Ht2 соотносится с подветвью M1932, а гаплотип Ht1 — с подветвью M1991. Дальнейшая дивергенция этих подветвей происходит начиная с XI в., при этом значимое вторичное увеличение численности популяции якутов с наибольшей вероятностью приходится на период 450–500 лет назад.

Таким образом, время дивергенции N3-линий якутов, рассчитанное на основе микросателлитного разнообразия STR-гаплотипов и по доступным в настоящее время данным полного секвенирования N3a2-1982-хромосом, указывает на IV–VII вв. как наиболее вероятный период первичной экспансии предковой популяции, за которым последовала вторичная экспансия в период с XI по XX в. с наиболее усиленным ростом численности якутов начиная с XVI в.

Любопытно то, что дата первой экспансии численности популяции (IV–VII вв.) соответствует времени расхождения якутского языка с древними тюркскими языками (в IV–V вв.) по Г.Г. Левину [32], А. Савельеву и М. Робитс [47] и археологическим данным, указывающим на появление скотоводческих групп в Южной Якутии в III–IV вв. [38]. Вторая дата (~900 лет назад) совпадает с предполагаемым временем миграции последней, наиболее обширной волны тюркоязычных предков якутов в бассейн Средней Лены по Г.В. Ксенофонову [28]. Основываясь на времени дивергенции гаплотипов Ht2 и Ht1, связанных с последовательными увеличениями численности популяции, нами было выдвинуто предположение, что южные предки якутов могли перекачаться на Север несколькими волнами, первая из которых произошла в период распада империи хуннов, а вторая — чуть раньше создания империи Чингисхана [14]. Косвенным подтверждением раннего обособления и переселения южных предков якутов на Север до возникновения Монгольской империи может служить тот факт, что у якутов не обнаружена так называемая “С3-линия чингизидов”, распространенная на территориях, находившихся под властью Чингисхана [8]. Следует также отметить, что по глоттохронологическим датировкам язык предков саха сформировался примерно 1500–1800 лет назад [32, 45, 47], а все сохранившееся разнообразие монгольской группы языков сложилось всего около 1000 лет назад [46] и соответственно язык саха намного древнее любого из известных современных монгольских языков. Присутствие монгольского компонента в якутском языке, таким образом, может объясняться не

столько поздними заимствованиями, сколько намного более древним его происхождением.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЗАПАДНОЕВРАЗИЙСКИХ ЛИНИЙ В ГЕНОФОНДЕ ЯКУТОВ

Проведенный нами анализ спектра линий Y-хромосомы показал, что западноевразийский компонент генофонда якутов представлен гаплогруппами I1, R1a1*, R1a1a7, R1b1b2 [5, 8] (табл. 1). Кроме них, единичные линии гаплогруппы J были обнаружены у вилюйских якутов в исследованиях Б. Пакендорф и соавт. [23]. Общее содержание линий Y-хромосомы западноевразийского происхождения для объединенной выборки численностью 509 мужчин составляет в среднем 7% (табл. 1) [5, 8, 20, 23].

Гаплогруппа I1 предположительно возникла в Северо-Западной Европе, распространилась с максимальной частотой в странах Скандинавии и далее проникла на территории восточных славян [74]. Гаплогруппа R1b1b2 более характерна для Западной Европы и Ближнего Востока [75]. Учитывая тот факт, что у славян гаплогруппы I1 и R1b1b2 встречаются повсеместно с умеренными частотами [69, 74, 76], можно утверждать, что происхождение этих линий в генофонде якутов связано с процессами метисации с русскими и, возможно, другими восточноевропейскими этносами (украинцы, белорусы, татары), заселившими территорию Якутии начиная со времени вхождения в состав Российской империи в XVII в.

Гаплогруппа R1a1a7 распространена главным образом в популяциях Центральной, Восточной и Северной Европы [69, 77, 78]. Анализ разнообразия микросателлитов гаплогруппы R1a1a7 показал наибольшее значение в популяции поляков, что предполагает возникновение данной гаплогруппы на территории современной Польши [77]. Линии гаплогруппы R1a1a7 обнаружены нами у двух центральных и одного вилюйского якута. Происхождение этих линий в генофонде якутов, возможно, связано с событиями переселения в Якутию ссыльных поляков [79].

Что касается линии R1a1*, которая встречается с небольшими частотами во всех изученных субпопуляциях якутов, и гаплогруппы J, обнаруженной помимо якутов у долган и эвенов, предполагается более древнее происхождение этих линий из южных регионов Алтае-Саянского нагорья. Линии R1a1* Y-хромосомы широко распространены в популяциях Южной Сибири и Монголии — у алтайцев, хакасов, шорцев, сойотов, тувинцев, тофаларов, бурятов, уйгуров, монголов [57, 67–69], гаплогруппа J встречается у алтайцев-кижи, телеутов, уйгуров, монголов, казахов, узбеков, тувинцев [57, 67–69]. Присутствие

этих линий в генофонде народов Южной Сибири и Монголии объясняется существованием древнего потока генов с запада на восток по степному поясу Евразии. Анализ ДНК древних популяций указывает на то, что в бронзовом и железном веках европеоиды проживали в Южной Сибири, в том числе на Алтае [80–82], а индоевропейская миграция достигала даже Северо-Восточной Монголии [83].

Таким образом, содержание западноевразийских линий Y-хромосомы, имеющих недавнее, в рамках эволюционного времени, происхождение со времени вхождения территории Якутии в состав Российской империи в XVII в. (I1, R1b1b2, R1a1a7), в изученной нами выборке составляет всего 3%. Доля линий Y-хромосомы древнего европейского происхождения (R1a1*, J), очевидно мигрировавших из Южной Сибири вместе с южными предками якутов, в среднем ~4%.

Анализ мтДНК показал, что западноевразийский компонент митохондриального генофонда якутов представлен единичными линиями гаплогрупп H*, H1*, H1a, H20a, U4d2, U5b1b1a, HV1a1a, J1c5, T2, W суммарным содержанием 9% от общей выборки ($n = 423$) [5, 8]. Источником большинства этих митохондриальных линий (H*, H1*, H1a, U5b1b1a, T2, W) были, по-видимому, русские и, возможно, другие восточноевропейские этносы, так как они распространены у восточных славян и народов Волго-Уральского региона [84–87]. Суммарная частота этих линий у якутов составляет 6%. Из исторических данных известно, что численность женщин русской национальности в Якутии в XVII–XVIII вв. была крайне низкой [88]. Русское население в Якутии в XVII в. составляли главным образом мужчины, которые брали в жены местных женщин. Только с конца XVIII в. началось более массовое переселение в Якутскую губернию семей крестьян-земледельцев и почтовых работников, обслуживающих ямщицкие тракты [89]. Численность русского населения росла до XX в. очень медленно: по данным Первой всеобщей переписи Российской империи 1897 г., русские Якутской области составляли 30807 человек, или 11.4% от общей численности населения [90].

Меньшая часть линий митохондриального генофонда якутов (H20a, U4d2, HV1a1a, J1c5) имеет, по-видимому, более древнее происхождение, не связанное с переселением русских женщин на территорию Якутии начиная с XVIII в. Гаплогруппа J мтДНК была обнаружена в останках из якутского погребения начала XVII в. [91], задолго до миграций семей русских крестьян в Якутию в XVIII в. [89]. Происхождение линий H20a и HV1a1a у якутов также предполагает поток генов не от русских, потому что эти гаплогруппы редки (H20a) или даже отсутствуют (HV1a1a) у них [84,

85, 92–94], но распространены у южносибирских народов, а также на Кавказе, Ближнем и Среднем Востоке [94–97]. Кроме того, ГВСI-линии H20a и HV1a1a якутов в точности совпадают с гаплотипами бурят из Республики Бурятия [95]. Линия U4d2, обнаруженная нами у одного вилюйского якута, возможно, имеет западносибирское происхождение, так как U4d2-линии в большей степени характерны для народов Западной Сибири и данная ГВСI-линия (16189–16356) выявлена у нганасан и манси [98, 99]. Соответственно, общая доля митохондриальных линий древнего западноевразийского происхождения (H20a, U4d2, HV1a1a, J1c5) в генофонде якутов составляет всего ~3%.

СТРУКТУРА ГЕНОМА ЯКУТОВ ПО ДАННЫМ ПОЛНОГЕНОМНОГО АНАЛИЗА

Полногеномный анализ более чем 600 тыс. SNPs у 25 якутов в числе 938 человек из различных этнических групп Европы, Азии, Африки и Америки впервые был проведен в работе J.Z. Li и соавт. (2008) [100]. Результаты первого полногеномного исследования показали преобладание азиатского (>90%) и низкое содержание европейского компонента (<10%) в геноме якутов, что полностью коррелировало с данными, полученными ранее при изучении спектра линий Y-хромосомы и мтДНК [1, 5, 18–20, 23].

В 2010 г. в исследованиях генома древнего палеоэскимоса из Гренландии возрастом ~4000 лет с целью поиска генетически близких к нему индивидов из современных популяций Евразии был осуществлен анализ структуры генома других народов Якутии – эвенков, долган и юкагиров [6]. При этом было отмечено генетическое сходство саха с эвенками и глубокие отличия якутов от народов крайнего Северо-Востока Евразии (чукчей и коряков), что также коррелировало с результатами исследовательских работ, осуществленных ранее с применением гаплоидных генетических систем [1, 5, 23].

Далее для более детального изучения генетической истории заселения северо-востока Евразии нами был проведен полногеномный анализ 758 человек из 55 популяций [8]. Помимо 40 новых образцов из популяций Якутии, Южной и Западной Сибири, в выборку были включены опубликованные к тому времени данные по популяциям Европы, Азии и Америки из работы D. Li et al. (2008) [100]. При изучении генетических взаимоотношений между народами Якутии и соседних регионов были использованы РС-анализ и алгоритм ADMIXTURE, который дает количественные оценки различных генетических компонентов при определении происхождения от предполагаемого числа K предковых популяций. Установлено, что главной особенностью генома якутов является доминирование центрально-сибирского компо-

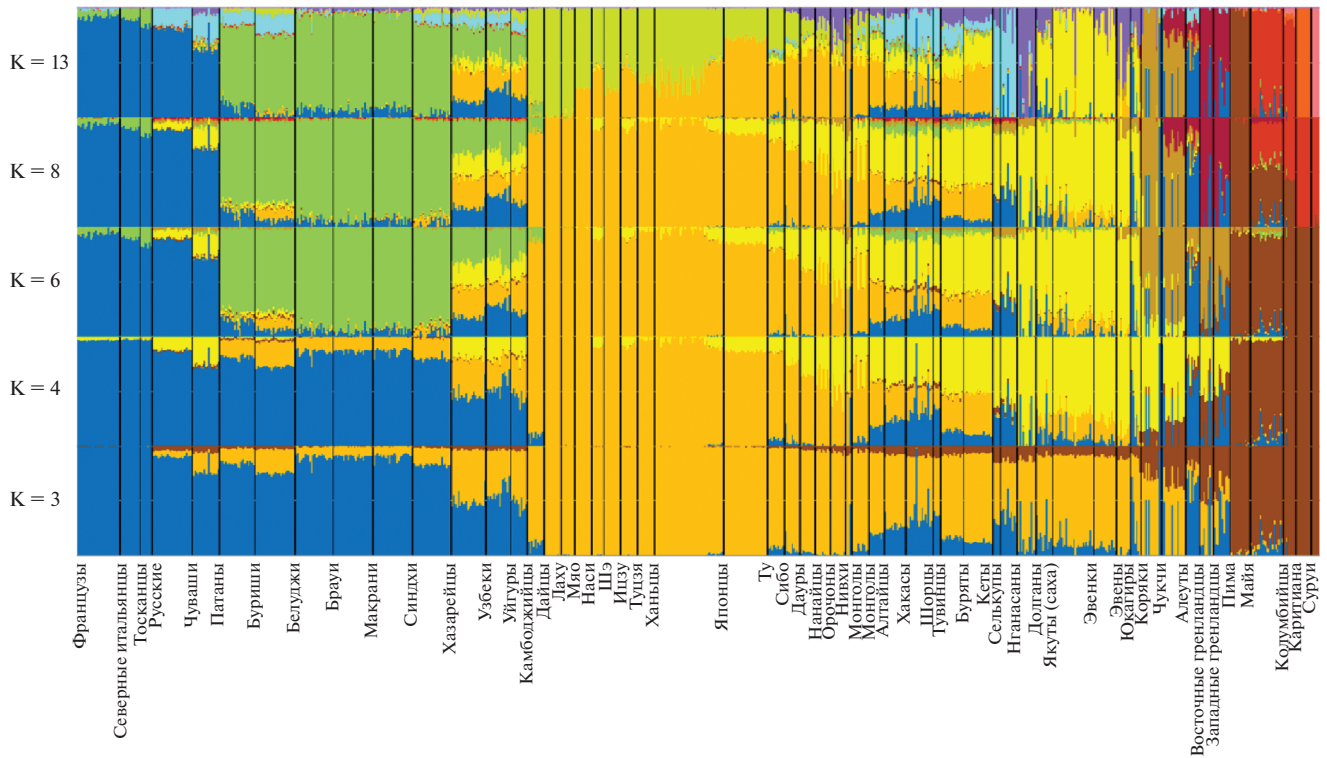


Рис. 2. Соотношение генетических компонентов у 758 индивидов из 55 популяций с использованием программы ADMIXTURE при предполагаемом числе предковых популяций $K = 3$, $K = 4$, $K = 6$, $K = 8$, $K = 13$ [8].

нента, объединяющего их, в первую очередь, с долганами Таймыра и эвенками (рис. 2). Другие сибирские генетические компоненты, ярко представленные у народов арктической зоны Якутии и Красноярского края – эвенов, юкагиров, нганасан, кетов и селькупов, едва присутствуют у якутов. В геноме якутов также почти не выражены “палеоазиатский” компонент, общий с коряками и чукчами. Результаты исследования показали тесное генетическое родство якутов с долганами и эвенками Якутии, меньшее сходство с эвенками, юкагирами и нганасанами, отдаленность от кетов и селькупов Западной Сибири и глубокие генетические отличия от соседних палеоазиатских народов Камчатки и Чукотки (рис. 2) [8].

Генетическая близость тюркоязычных якутов и долган неудивительна: долганы – один из самых молодых этносов Сибири, который сформировался в период летописной истории в течение XVII–XIX вв., вобрав линии якутов, эвенков и русских старожилов, а также энцев и ненцев [101]. К приходу русских в Восточную Сибирь такой народности не существовало: в XVII в. по Лене, Вилюю и побережью Охотского моря были встречены лишь отдельные тунгусские роды с названием Долган. Но к концу XIX в. по данным переписи 1897 г. численность этноса составляла 2633 человек [101]. Долганский язык является древним языком якутов в период их продвижения на север

и активного взаимодействия с тунгусами, поэтому долгое время рассматривался как один из диалектов якутского [101].

Генетическое сходство якутов с эвенками, по видимому, объясняется не только процессами смешения территориально близких этносов в Якутии в течение длительного периода времени, но и происхождением из общего южносибирского генетического субстрата (причем если происхождение народа саха по генетическим данным связано с регионами западнее Байкала, то тунгусов – с территориями восточнее Байкала). Точка зрения о местонахождении прародины тунгусов к востоку от Байкала поддерживается многими учеными, в том числе археологическими, лингвистическими и генетическими исследованиями [27, 102–104]. Анализируя материалы археологических памятников Забайкалья, Приамурья и особенно среднего Амура (ныне район Благовещенска), а также Приморья, археологи пришли к выводу, что характерные для тунгусской культуры таежные черты сложились в этом регионе на границе тайги и степи [102]. Анализ “диагностической” лексики названий лиственных деревьев (в частности, ясеня и дуба), лососевых рыб, потамонимов (названия рек) и домашних животных, проведенный лингвистом А.М. Певновым, позволил предположить, что “родина языковых предков тунгусо-маньчжурских народов находилась не в

равнинных районах бассейна Среднего Амура, а в гористой местности с хвойно-широколиственными лесами” (возможно, южная часть Буреинского хребта и Малый Хинган, параллельно р. Амур) [103]. Результаты генетических исследований коррелируют с данными археологов и лингвистов: анализ структуры генома эвенков Таймыра и Подкаменной Тунгуски, а также эвенков из других этногеографических групп Якутии и Камчатки [27] свидетельствует в пользу гипотезы о местонахождении прародины тунгусов в бассейне р. Амур. С помощью комплексного подхода, объединяющего лингвистические, археологические и генетические данные, было установлено, что прародина тунгусоязычных этносов, вероятнее всего, находится на правом берегу нижнего течения р. Амур [104].

Любопытно, что у эвенков Якутии нами был обнаружен “гаплотип Чингисхана” [8], встречающийся иногда у народов, бывших под властью чингизидов [105], что указывает на относительно недавний поток генов через мужчин от монголов к эвенкам. Полученные генетические аргументы свидетельствуют в пользу гипотезы о сравнительно недавнем (в начале II тыс. н. э.) появлении тунгусов на территории Якутии, поддерживаемой А.Н. Алексеевым [36]. Масштабные экспансии тунгусов Забайкалья и тюркоязычных якутов Прибайкалья по территории Восточной Сибири в пределах последних 2000 лет, по-видимому, привели к ассимиляции и/или вытеснению древнего населения на еще более северные территории. Поэтому неудивительно, что по сравнению с эвенками Якутии народы Арктического побережья (юкагиры, эвены и нганасаны) в большей степени отличаются от саха по составу компонентов генофонда и содержанию специфических линий мтДНК и Y-хромосомы [5, 8].

Из современных народов, проживающих в соседних с Якутией регионах, по степени генетической близости к якутам оказались более близки буряты и тувинцы, а также алтайцы, монголы и хакасы [8]. Полногеномные исследования, проведенные позднее на расширенных выборках из популяций Сибири, подтвердили полученные нами данные [27, 106, 107]. При сопоставлении якутов с алтайцами, тувинцами и бурятами с помощью IBD-анализа было показано более близкое генетическое сходство якутов с бурятами [27]. С другой стороны, согласно данным M. Robbeets et al. (2021) по генетическим дистанциям к якутам более близки тюркоязычные тувинцы, чем монголоязычные буряты [104]. В отличие от вышеперечисленных народов Южной Сибири геном якутов более однороден и “обеднен” по составу компонентов, что еще раз подтверждает малочисленность предковой популяции, отделившейся от генетического субстрата, общего с южными тюркоязычными народами [8].

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ПРАРОДИНЫ ЯКУТОВ

К настоящему времени в результате исследований древних популяций Южной Сибири и Восточной Азии получены новые сведения, касающиеся географического расположения прародины саха. В недавних исследованиях E.H.M. Wong и соавт. (2017) [108], P.V. Damgaard и соавт. (2018) [109], C. Jeong и соавт. (2020) [110], G.M. Kilinc и соавт. (2021) [56] и M. Robbeets и соавт. (2021) [104] были проанализированы геномы более чем 300 индивидов из древних погребений Южной Сибири, Монголии, Китая, Кореи и Японии, датированных в широком интервале времени — от неолита до средневековья. По полногеномным данным к современным саха оказались более близки древние индивиды глазковской культуры бронзового века из могильника Шаманка II, расположенного на южной оконечности о. Байкал (Иркутская область), а также из некоторых погребений хунну железного века, локализованных в Бурятии и Монголии, и монголов средневековья [56, 104, 109, 110]. Эти данные полностью коррелируют с результатами проведенных ранее краниологических исследований, сближающих якутов с глазковцами Приангарья и древними хунну [42].

Но при этом следует отметить, что изученные к настоящему времени древние популяции хунну отличаются от якутов по спектру линий Y-хромосомы преобладанием гаплогрупп R1a и Q [110, 111]. Частота N3-линий у древних хунну из 29 погребений, дисперсно расположенных на территории Монголии, — 3% ($n = 29$) [110], из могильника Тамирын-Улан-Хошу Центральной Монголии — 8% ($n = 25$) [111]. Сравнительный анализ N3-линий хунну с другими древними популяциями показал их сходство с STR-гаплотипами древних аварцев из нескольких погребений VII–VIII вв. на территории Венгрии и одного якута из погребения Сергеляхское шоссе (XV–XVI вв.). Однако по комбинации STR-маркеров N3-линии древних хунну и аварцев более близки между собой и отличаются от N3-линии средневекового конного воина-саха [111]. Стоит также подчеркнуть, что N3-линия индивида из погребения Сергеляхское шоссе ближе к корневому гаплотипу и не является филогенетически близкой к гаплотипам Ht1 и Ht2, доминирующим в якутской популяции [8, 16]. Соответственно, утверждение о прямой связи саха с хунну по отцовским линиям является преждевременным и скорее всего ошибочным.

Линии Y-хромосом охотников и рыболовов бронзового века из погребения Шаманка II, останки которых датированы периодом 4000–3800 лет назад, относятся к гаплогруппе Q [109]. Несоответствие данных по Y-хромосоме с результатами полногеномного анализа, указывающими на генетическое сходство якутов с индивидами

глазковской культуры, возможно определяется присутствием автохтонного компонента, содержание которого в геноме современных саха, по нашему предположению, составляет около 50%. К тому же следует учесть, что в палеогенетических исследованиях до сих пор не были проанализированы останки древних индивидов из могильников курумчинской и усть-галькинской археологических культур, непосредственно связываемых с южными предками народа саха, и оценка степени генетической близости современных якутов с древними глазковцами и хунну является предварительной из-за ограниченного числа исследованных археологических культур Южной Сибири. Расширенный ДНК-анализ древних популяций Прибайкалья и Алтае-Саянского нагорья позволит в будущем более точно локализовать географическое расположение прародины саха. Результаты полногеномных исследований современных и древних популяций Сибири полностью согласуются с идеей, что предки якутов жили когда-то в непосредственной близости от предков бурят и тувинцев на берегах оз. Байкал.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно генетическим реконструкциям, в предковой популяции якутов доминировали мужчины с гаплогруппой N3a2-M1982, преимущественно одного рода (Ht1), и существовало достаточно высокое разнообразие линий женщин, среди которых преобладал род с гаплогруппой D5a2a2. На формирование особенностей структуры современного генофонда якутов, очевидно, повлияли брачные традиции народа саха — экзогамия (выбор супруги из другого рода и/или отдаленного региона), браки с женщинами из соседних автохтонных племен и ограниченность притока линий от соседних народов в мужской генофонд популяции. Сравнительный анализ линий мтДНК якутов с линиями южных народов (казахи, киргизы, уйгуры, монголы) и территориально соседних этносов (эвенки, эвены, юкагиры, чукчи, коряки, ительмены) позволяет предположить, что около половины мт-линий прибыли на современную территорию проживания народа саха вместе с южными предками, а другая половина имеет автохтонное происхождение. В отличие от других групп генетиков, преувеличивающих долю автохтонного [18, 19] или южного тюркоязычного [23] компонента, мы считаем, что их соотношение в генофонде центральных и виллюйских якутов примерно равное. У северных якутов доля автохтонного компонента несколько повышена (до ~60% по линиям мтДНК).

Содержание европейского компонента в генофонде якутов по данным всех трех генетических систем (Y-хромосома, мтДНК, полногеномный анализ SNP-маркеров) ≤10%. Генетические ис-

следования доказали двойственное происхождение этого компонента [5, 8]: часть линий была привнесена в генофонд якутов относительно недавно со времени вхождения Якутии в состав Российской империи, 3–4% линий имеют более древнее происхождение, не связанное с миграцией русскоязычного населения в Сибирь начиная с XVII в. Происхождение древних западноевразийских линий в генофонде якутского этноса, по-видимому, связано с доэтническим этапом формирования якутов как отдельного народа. Некоторые из этих линий возникли на Ближнем Востоке, мигрировали по степному евразийскому коридору через Среднюю Азию в Южную Сибирь и появились на территории Якутии, по нашему предположению, с южными тюркоязычными предками якутов [8].

Результаты генетических исследований соответствуют версиям историков о более тесном взаимодействии якутов с эвенками, чем с юкагирами, эвенами и нганасанами, и указывают на незначительность вклада соседних палеоазиатских (чукчи, коряки) и западносибирских (кеты, селькупы) племен в генофонд якутов [5, 8]. По составу генетических компонентов якуты наиболее близки к эвенкам Центральной Якутии, что обусловлено, по-видимому, как общим происхождением из древнего южносибирского генетического субстрата, так и достаточно интенсивным обменом генов между соседними народами, преимущественно через женщин. Обмен генов между соседними популяциями якутов и эвенков привел к стиранию генетических различий между ними, что особенно ярко проявляется по линиям мтДНК и результатам полногеномного анализа, в то же время отмечается высокая степень генетических различий по линиям Y-хромосомы. Из народов соседних с Якутией регионов по своим генетическим характеристикам к якутам более близки народы Южной Сибири — прежде всего буряты и тувинцы, а также алтайцы, хакасы и монголы.

Анализ географического распределения линий Y-хромосомы и мтДНК и результаты полногеномного анализа указывают на южносибирское происхождение якутов к западу от Байкала в Восточно-Саянском регионе [8, 27, 104, 109, 110], что соответствует традиционным представлениям историков, лингвистов и этнографов об этногенезе народа саха. Результаты генетических исследований в целом хорошо согласуются и с антропологическими данными, указывающими на сходство якутов с тувинцами, бурятами Иркутской области и монголами, а также на близость якутов к древним глазковцам и хунну [40–42].

Следует отметить, что время возникновения (~2300 лет назад) и дивергенции специфических “якутских” линий Y-хромосомы, по-видимому,

отражает реальные факты демографической истории популяции. Время дивергенции N3-M1982-линий якутов, рассчитанное на основе микросателлитного разнообразия и полного секвенирования Y-хромосом, указывает на первичное увеличение численности предковой популяции в IV–VII вв., за которым последовала вторичная экспансия в период с XI по XX в. с наиболее усиленным ростом численности начиная с XVI в.

На основании того, что у якутов не была обнаружена так называемая “С3-линия чингизидов” [8], ранее нами было выдвинуто предположение, что тюркоязычные предки якутов перекочевали на Север задолго до создания империи Чингисхана [14]. Это предположение подтверждается археологическими данными, полученными в последние годы. Наиболее ранние следы проникновения скотоводов на Среднюю Лену были датированы III–IV вв. Исследования археологических памятников раннего этапа кулун-атахской культуры последних лет показали, что в X–XIV вв. в бассейне Средней Лены существовала уже сложившаяся, адаптированная к местным условиям культура кочевников, успешно разводивших лошадей и крупный рогатый скот [38].

Обобщая вышеизложенное, отметим, что к настоящему времени на основе данных этногеномики (популяционной геномики) определены генетические особенности, состав компонентов генофонда и генетические взаимоотношения саха (якутов) с народами Якутии и соседних регионов. Полученные данные позволили частично реконструировать генетическую историю и ответить на ряд вопросов, касающихся этногенеза народа саха. Генетические данные подтверждают версию о местонахождении прародины тюркоязычных предков якутов к западу от Байкала в Восточно-Саянском регионе, но окончательный ответ на этот вопрос может дать в дальнейшем только сравнительный анализ древней ДНК носителей курумчинской (V–XIV вв.), усть-талькинской (XII–XIV вв.) и других археологических культур циркумбайкальского региона с линиями современных саха. Вопрос о точном времени появления “якутских” N3a2-M1982-линий на северных территориях также остается открытым, пока не будет проведен ДНК-анализ древних останков из погребений Якутии от неолита до раннего средневековья.

Из предложенных ранее гипотез по этногенезу народа саха наиболее обоснованными нам представляются версии этнографа Г.В. Ксенофонтова: колонизация Ленского края южными предками якутов с начала I тыс. н. э., существование нескольких волн миграций, переселение южных предков народа саха на Среднюю Лену до создания империи Чингис-хана, тесное взаимодействие с тунгусами [28], а также археологов А.Н. Алексеева и Р.И. Бравиной: проникновение скотоводческих групп на

Среднюю Лену в первой половине I тыс. н. э., присутствие тюркоязычных носителей кулун-атахской культуры в бассейне Средней Лены в X–XIV вв. [38] и лингвистов А.В. Дыбо, Г.Г. Левина, А.В. Савельева и М. Роббитс: отмежевание якутского языка от основного пратюркского языкового ствола в IV–V вв. [32, 47] или даже ранее — во II в. [45].

Следует подчеркнуть, что одним из центральных направлений в современной медицинской геномике является поиск полигенных шкал риска предрасположенности прежде всего к распространенным мультифакториальным, а также к редким заболеваниям. Адекватное знание генетической структуры населения имеет важное значение не только для решения вопросов происхождения и генетической истории этноса, но и является основой для молекулярной эпидемиологии наследственных и мультифакториальных болезней.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (FSRG-2020-0016) “Широкогеномные исследования генофонда коренного населения арктического побережья Якутии”, НИР ЯНЦ КМП “Изучение генетической структуры и груза наследственной патологии в популяциях Республики Саха (Якутия)”, а также при поддержке гранта РФФИ (№ 20-015-00328_А).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Федорова С.А., Бермишева М.А., Виллемс Р. и др. Анализ линий митохондриальной ДНК в популяции якутов // Мол. биология. 2003. Т. 37. № 4. С. 643–653.
2. Федорова С.А., Хусаинова Р.И., Кутуев И.А. и др. Полиморфизм СТГ-повторов гена миотонин-протеинкиназы в популяциях Республики Саха (Якутия) и Средней Азии // Мол. биология. 2005. Т. 39. № 3. С. 385–393.
3. Rootsi S., Zhivotovsky L.A., Baldovic M. et al. A counter clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe // Eur. J. Hum. Genet. 2007. V. 15. P. 204–211. <https://doi.org/10.1038/sj.ejhg.5201748>
4. Федорова С.А., Степанов А.Д., Адоаян М. и др. Анализ линий древней митохондриальной ДНК в Якутии // Мол. биология. 2008. Т. 42. № 3. С. 445–453.
5. Федорова С.А. Генетические портреты народов Республики Саха (Якутия): анализ линий мито-

- хондриальной ДНК и Y-хромосомы. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2008. 235 с.
6. *Rasmussen M., Li Y., Lindgreen S. et al.* Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo // *Nature*. 2010. V. 463. P. 757–762. <https://doi.org/10.1038/nature08835>
 7. *Федорова С.А.* Якуты: генетические реконструкции в сравнении с историческими // *Этногенез и культурогенез в Байкальском регионе / Под ред. Коновалова П.Б. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2011. С. 151–176.*
 8. *Fedorova S.A., Reidla M., Metspalu E. et al.* Autosomal and uniparental portraits of the native populations of Sakha (Yakutia): implications for the peopling of Northeast Eurasia // *BMC Evol. Biology*. 2013. V. 13:127. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-127>
 9. *Федорова С.А., Барашков Н.А., Ушницкий В.В. и др.* Этнотерриториальные группы якутов: особенности генетической структуры // *Якутский мед. журн.* 2014. № 2. С. 28–31.
 10. *Yunusbayev B., Metspalu M., Metspalu E. et al.* The genetic legacy of the expansion of Turkic-speaking nomads across Eurasia // *PLoS Genet*. 2015. V. 11(4): e1005068. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005068>
 11. *Karmin M., Saag L., Vicente M. et al.* A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture // *Genome Res*. 2015. V. 25. P. 459–466. <https://doi.org/10.1101/gr.186684.114>
 12. *Illumäe A.M., Reidla M., Chukhryaeva M. et al.* Human Y chromosome haplogroup N: A non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across language families // *Am. J. Hum. Genet*. 2016. V. 99. P. 163–173. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2016.05.025>
 13. *Zvéni gorosky V., Crubézy E., Gibert M. et al.* The genetics of kinship in remote human groups // *Forensic Sci. Int. Genet*. 2016. V. 25. P. 52–62.
 14. *Федорова С.А.* Происхождение якутов: молекулярно-генетические реконструкции в сравнении с гипотезами историков // *Якутский мед. журн.* 2017. № 3(59). С. 60–64.
 15. *Zvéni gorosky V., Nikolaeva D., Romanov G. et al.* Persistence and disappearance of traditional patrilocality: matrimonial strategies and post-nuptial residence patterns in two Eastern Siberian communities of the twenty-first century // *Sibirica*. 2019. V. 18. Issue 1. P. 53–70. <https://doi.org/10.3167/sib.2019.180104>
 16. *Zvéni gorosky V., Duchesne S., Romanova L. et al.* The genetic legacy of legendary and historical Siberian chieftains // *Communication Biology*. 2020. V. 3(1): 581. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01307-3>
 17. *Zvéni gorosky V., Sabbagh A., Gonzalez A. et al.* The limitations of kinship determinations using STR data in ill-defined populations // *Intern. J. Legal Med*. 2020. V. 134(6). P. 1981–1990. <https://doi.org/10.1007/s00414-020-02298-w>
 18. *Степанов В.А.* Этногеномика населения Северной Евразии. Томск: Печатная мануфактура, 2002. 243 с.
 19. *Пузырев В.П., Степанов В.А., Голубенко М.В. и др.* Линии мтДНК и Y-хромосомы в популяции якутов // *Генетика*. 2003. Т. 39. № 7. С. 975–981.
 20. *Харьков В.Н., Степанов В.А., Медведева О.Ф. и др.* Происхождение якутов: анализ гаплотипов Y-хромосомы // *Мол. биология*. 2008. Т. 42. № 2. С. 226–237.
 21. *Pakendorf B., Morar B., Tarskaia L.A. et al.* Y-chromosomal evidence for a strong reduction in male population size of Yakuts // *Hum. Genet*. 2002. V. 110. P. 198–200. <https://doi.org/10.1007/s00439-001-0664-4>
 22. *Pakendorf B., Wiebe V., Tarskaia L.A. et al.* Mitochondrial DNA evidence for admixed origins of Central Siberian populations // *Am. J. Phys. Anthropol*. 2003. V. 120. P. 211–224. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10145>
 23. *Pakendorf B., Novgorodov I.N., Osakovskij V.L. et al.* Investigating the effects of prehistoric migrations in Siberia: genetic variation and the origins of Yakuts // *Hum. Genet*. 2006. V. 120. P. 334–353. <https://doi.org/10.1007/s00439-006-0213-2>
 24. *Тарская Л.А., Мелтон Ф.* Сравнительный анализ митохондриальной ДНК якутов и других монголоидных популяций // *Генетика*. 2006. Т. 42. № 12. С. 1703–1711.
 25. *Тарская Л.А., Гоголев А.И., Ельчинова Г.И. и др.* Этническая геномика якутов (народа саха). М.: Наука, 2009. 271 с.
 26. *Zlojutro M., Tarskaia L.A., Sorensen M. et al.* Coalescent simulations of Yakut mtDNA variation suggest small founding population // *Am. J. Phys. Anthropol*. 2009. V. 139(4). P. 474–482. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21003>
 27. *Pugach I., Matveev R., Spitsyn V. et al.* The complex admixture history and recent southern origins of Siberian populations // *Mol. Biol. Evol*. 2016. V. 33(7). P. 1777–1795. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw055>
 28. *Ксенофонтов Г.В.* Ураангхай-сахалар: Очерки по древней истории якутов. Иркутск: ОГИЗ Восточносибирское областное изд-во, 1937. Т. I. 576 с.
 29. *Бетлингк О.Н.* О языке якутов. Новосибирск: Наука, 1989. 646 с.
 30. *Убрятова Е.И.* Якутский язык в его отношении к другим тюркским языкам, а также к языкам монгольским и тунгусо-маньчжурским. М.: Вост. лит-ра, 1960. 13 с.
 31. *Новгородов И.Н.* Якутско-эвенкийские языковые взаимосвязи: Дис. ... докт. филол. наук. Казань: КГУ, 2009. 582 с.
 32. *Левин Г.Г.* Исторические связи якутского языка с древними тюркскими языками VII–IX вв. (в сравнительно-сопоставительном аспекте с восточно-тюркскими и монгольскими языками). Якутск: Изд-во СВФУ, 2013. 439 с.
 33. *Окладников А.П.* История Якутской АССР. В 3-х томах. Т. 1: Якутия до присоединения к русскому государству. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 432 с.
 34. *Константинов И.В.* Происхождение якутского народа и его культуры // *Якутия и ее соседи в древности*. Якутск, 1975. С. 106–173.

35. *Гоголев А.И.* Якуты: проблемы этногенеза и формирования культуры. Якутск: Национальное изд-во РС(Я), 1993. 136 с.
36. *Алексеев А.Н.* Древняя Якутия. Железный век и эпоха средневековья. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 1996. 95 с.
37. *Уиницкий В.В.* Проблема происхождения народа саха // Народ саха — от века к веку. Новосибирск: Наука, 2003. С. 39–61.
38. *Алексеев А.Н., Бравина Р.И.* Формирование якутского народа // История Якутии. Новосибирск: Изд-во Наука, 2020. Т. 1. С. 223–230.
39. *Боякова С.И.* Традиционная экономика и система жизнеобеспечения // Якуты. Саха. Серия. “Народы и культуры”. М.: Наука, 2013. С. 141–150.
40. *Левин М.Г.* Антропологические типы Сибири и Дальнего Востока // Сов. этнография. 1950. № 2. С. 53–64.
41. *Аксянова Г.А.* Антропология якутов // Якуты (Саха). Серия “Народы и культуры”. М.: Наука, 2012. С. 64–78.
42. *Томтосова Л.Ф.* Новые материалы по краниологии современных якутов // Исследования по палеоантропологии и краниологии СССР: Сб. МАЭ. Л.: Наука, 1980. Т. 36. С. 121–129.
43. *Мудрак О.А.* Классификация тюркских языков и диалектов с помощью методов глоттохронологии на основе вопросов по морфологии и исторической фонетике. Серия “Orientalia и Classica”. Вып. 23. М.: РГГУ, 2009. 186 с.
44. *Широбокова Н.Н.* Отношение якутского языка к тюркским языкам Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 2005. 269 с.
45. *Дыбо А.В.* Хронология тюркских языков и лингвистические контакты ранних тюрков. М.: Академия, 2004. 811 с.
46. *Robbeets M., Bouckaert R.* Bayesian phylolinguistics reveals the internal structure of the Transeurasian family // J. Language Evol. 2018. V. 3(2). P. 145–162. <https://doi.org/10.1093/jole/lzy007>
47. *Savelyev A., Robbeets M.* Bayesian phylolinguistics infers the internal structure and the time-depth of the Turkic language family // J. Language Evol. 2020. V. 5(1). P. 39–53. <https://doi.org/10.1093/jole/lzz010>
48. *Певнов А.М.* Лингвистические свидетельства истории народов Якутии // История Якутии. Т. 1. Новосибирск: Наука, 2020. С. 273–280.
49. *Дашибалов Б.Б.* Археологические памятники курьян и хори. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 1995. 189 с.
50. *Николаев В.С.* Средневековые погребальные комплексы по обряду захоронения человека и коня в Предбайкалье и проблема этногенеза якутов // Этноистория и археология Северной Евразии: теория, методология и практика исследования. Иркутск; Эдмонтон: ИрГТУ, 2007. С. 156–163.
51. *Бравина Р.И., Дьяконов В.М., Николаев Е.Н. и др.* Комплексное исследование раннеякутского Сергеляхского погребения середины XV–начала XVI в. // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2016. № 4(35). С. 90–109.
52. *Савинов Д.Г.* Дотюркский пласт в палеоэтнографии якутов // Сибирский сборник. СПб.: МАЭ РАН, 2010. С. 68–81.
53. *Эргус Г.У.* Исторические предания и рассказы якутов: в 2 частях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Ч. 1. 322 с.
54. *Zerjal T., Dashnyam B., Pandya A. et al.* Genetic relationships of Asians and Northern Europeans, revealed by Y-chromosomal DNA analysis // Am. J. Hum. Genet. 1997. V. 60. P. 1174–1183.
55. *Van Oven M., Kayser M.* Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation // Hum. Mutat. 2009. V. 30. E386–E394. <https://doi.org/10.1002/humu.20921>
56. *Kilinc G.M., Kashuba N., Koptekin D. et al.* Human population dynamics and *Yersinia pestis* in ancient northeast Asia // Sci. Adv. 2021. V. 7. eabc4587. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abc4587>
57. *Karafet T.M., Osipova L.P., Gubina M.A. et al.* High levels of Y-chromosome differentiation among native Siberian populations and the genetic signature of a boreal hunter-gatherer way of life // Hum. Biol. 2002. V. 74. P. 761–789. <https://doi.org/10.1353/hub.2003.0006>
58. Информационные материалы об окончательных итогах Всероссийской переписи населения 2010 года http://www.gks.ru/free_doc/new_site/perepis2010/perepis_itogi1612.htm
59. *Dabernat H., Thèves C., Bouakaze C. et al.* Tuberculosis epidemiology and selection in an autochthonous Siberian population from the 16th–19th century // PLoS One. 2014. V. 9(2): e89877. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089877>
60. *Долгих Б.О.* Родовой и племенной состав народов Сибири в XVII веке. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 622 с.
61. *Серошевский В.Л.* Якуты. Опыт этнографического исследования. Т. 1. Санкт-Петербург: Типография Главного Управления Уделов, 1896. 720 с.
62. *Брагина Д.Г.* Об этнической идентичности якутов в Республике Саха (Якутия) // The Scientific Heritage. 2021. № 76. P. 59–62.
63. *Кучер А.Н., Данилова А.Л., Конева Л.А., Ноговицина А.Н.* Структура браков в якутских популяциях: национальный состав и инбридинг по изонимии // Генетика. 2010. Т. 46. № 3. С. 408–416.
64. *Данилова А.Л.* Генетико-демографическое исследование народонаселения Республики Саха (Якутия): Дис. ... канд. биол. наук. Томск: НИИ медицинской генетики, 2009. 198 с.
65. *Игнатьева В.Б.* Этногеографические группы. Демография и территориальное расселение якутов // Якуты. Саха. Серия “Народы и культуры”. М.: Наука, 2013. С. 20–31.
66. *Слепцов П.А.* Семья и семейная обрядность у якутов (XIX–начало XX века): Дис. ... канд. ист. наук. Ленинград: ЛГУ, 1984. 238 с.
67. *Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G.A. et al.* Contrasting patterns of Y-chromosome variation in South Siberian populations from Baikal and Altai-Sayan regions // Hum. Genet. 2006. V. 118(5). P. 591–604. <https://doi.org/10.1007/s00439-005-0076-y>

68. *Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G. et al.* Y-chromosome haplogroup N dispersals from south Siberia to Europe // *J. Hum. Genet.* 2007. V. 52(9). P. 763–770.
<https://doi.org/10.1007/s10038-007-0179-5>
69. *Харьков В.Н.* Структура и филогеография генофонда коренного населения Сибири по маркерам Y-хромосомы: Дис. ... докт. биол. наук. Томск: НИИ мед. генетики, 2012. 440 с.
70. *Wells R.S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R. et al.* The Eurasian heartland: A continental perspective on Y-chromosome diversity // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2001. V. 98. P. 10244–10249.
<https://doi.org/10.1073/pnas.171305098>
71. *Кутуев И.А.* Генетическая структура и молекулярная филогеография народов Кавказа. Дис. ... докт. биол. наук. Уфа, 2010. 305 с.
72. *Yunusbayev B., Metspalu M., Järve M. et al.* The Caucasus as an asymmetric semipermeable barrier to ancient human migrations // *Mol. Biol. Evol.* 2012. V. 29(1). P. 359–365.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msr221>
73. *Hallast P., Batini C., Zadik D. et al.* The Y-chromosome tree bursts into leaf: 13000 high-confidence SNPs covering the majority of known clades // *Mol. Biol. Evol.* 2015. V. 32 (3). P. 661–673.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu327>
74. *Rootsi S., Magri C., Kivisild T. et al.* Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe // *Am. J. Hum. Genet.* 2004. V. 75(1). P. 128–137.
<https://doi.org/10.1086/422196>
75. *Semino O., Passarino G., Oefner P.J. et al.* The genetic legacy of Paleolithic *Homo sapiens* in extant Europeans: a Y-chromosome perspective // *Science.* 2000. V. 290. P. 1155–1159.
<https://doi.org/10.1126/science.290.5494.1155>
76. *Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A. et al.* Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context // *Am. J. Hum. Genet.* 2008. V. 82(1). P. 236–250.
<https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.09.019>
77. *Underhill P.A., Myres N.M., Rootsi S. et al.* Separating the post-Glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a // *Eur. J. Hum. Genet.* 2010. V. 18 (4). P. 479–484.
<https://doi.org/10.1038/ejhg.2014.50>
78. *Кушнеревич Е.И., Сивицкая Л.Н., Богачева А.В. и др.* Гаплогруппа R1a1a7 (M-458) Y-хромосомы современных белорусов и миграции предков славян на территории Беларуси // *Генетика популяций и эволюция.* 2011. Т. 9(1). С. 44–52.
79. *Казарян П.Л.* Итоги и задачи исследования пребывания поляков в якутской ссылке (XVII–начало XX вв.) // *Ссылные поляки в Якутии: итоги, задачи, исследование пребывания.* Сб. науч. трудов. Якутск: ИГИ АН РС(Я), 1999. С. 6–30.
80. *Keyser C., Bouakaze C., Crubézy E. et al.* Ancient DNA provides new insights into the history of south Siberian Kurgan people // *Hum. Genet.* 2009. V. 126(3). P. 395–410.
<https://doi.org/10.1007/s00439-009-0683-0>
81. *González-Ruiz M., Santos C., Jordana X. et al.* Tracing the origin of the east-west population admixture in the Altai region (Central Asia) // *PLoS One.* 2012. V. 7(11). e48904.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048904>
82. *Pilipenko A.S., Trapezov R.O., Cherdantsev S.V. et al.* Maternal genetic features of the Iron Age Tagar population from Southern Siberia (1st millennium BC) // *PLoS One.* 2018. V. 13(9): e0204062.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204062>
83. *Kim K., Brenner C.H., Mair V.H. et al.* A western Eurasian male is found in 2000-year-old elite Xiongnu cemetery in Northeast Mongolia // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2010. V. 142(3). P. 429–440.
<https://doi.org/10.1002/ajpa.21242>
84. *Malyarchuk B., Grzybowski T., Derenko M. et al.* Mitochondrial DNA variability in Poles and Russians // *Ann. Hum. Genet.* 2002. V. 66. P. 261–283.
<https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2017.06.003>
85. *Malyarchuk B., Derenko M., Grzybowski T. et al.* Differentiation of mitochondrial DNA and Y-chromosomes in Russian populations // *Hum. Biol.* 2004. V. 76. P. 877–900.
<https://doi.org/10.1353/hub.2005.0021>
86. *Бермишева М.А., Тамбетс К., Виллемс Р., Хуснутдинова Э.К.* Разнообразие гаплогрупп митохондриальной ДНК у народов Волго-Уральского региона // *Мол. биология.* 2002. Т. 36. С. 802–812.
87. *Belyaeva O., Bermisheva M., Khrunin A. et al.* Mitochondrial DNA variations in Russian and Belorussian populations // *Hum. Biol.* 2003. V. 75. P. 647–660.
<https://doi.org/10.1353/hub.2003.0069>
88. *Фишер И.* Сибирская история с самого открытия Сибири до завоевания сей земли Российским оружием. СПб.: Имперская Акад. наук, 1774. 632 с.
89. *Сафронов Ф.Г.* Распространение земледелия на северо-востоке Сибири в XVII–начале XX века // *Исторические связи народов Якутии с русским народом: Сб. науч. трудов.* Якутск: Якутское кн. изд-во, 1987. С. 28–39.
90. *Романов И.Г.* Формирование русского населения Якутии (1917–1941 гг.). Якутск: Изд-во ИГИ АН РС(Я), 1998. 217 с.
91. *Ricaud F.-X., Kolodetsnikov S., Keyser-Tracqui C. et al.* Molecular genetic analysis of 400-year-old human remains found in two yakut burial sites // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2006. V. 129. P. 55–63.
<https://doi.org/10.1002/ajpa.20195>
92. *Grzybowski T., Malyarchuk B.A., Derenko M.V. et al.* Complex interactions of the Eastern and Western Slavic populations with other European groups as revealed by mitochondrial DNA analysis // *Forensic Sci. Int. Genet.* 2007. V. 1. P. 141–147.
<https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2007.01.010>
93. *Morozova I., Evsyukov A., Kon'kov A. et al.* Russian ethnic history inferred from mitochondrial DNA diversity // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2012. V. 147(3). P. 341–351.
<https://doi.org/10.1002/ajpa.21649>
94. *Loogvali E.-L., Roostalu U., Malyarchuk B.A. et al.* Disuniting uniformity: A pied cladistic canvas of mtDNA haplogroup H in Eurasia // *Mol. Biol. Evol.* 2004.

- V. 21. P. 2012–2021.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msh209>
95. *Derenko M., Malyarchuk B., Grzybowski T. et al.* Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in Northern Asian populations // *Am. J. Hum. Genet.* 2007. V. 81. P. 1025–1041.
<https://doi.org/10.1086/522933>
96. *Roostalu U., Kutuev I., Loogväli E.L. et al.* Origin and expansion of haplogroup H, the dominant human mitochondrial DNA lineage in West Eurasia: the Near Eastern and Caucasian perspective // *Mol. Biol. Evol.* 2007. V. 24(2). P. 436–448.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msl173>
97. *Behar D.M., Metspalu E., Kivisild T. et al.* Counting the founders: the matrilineal genetic ancestry of the Jewish Diaspora // *PLoS One.* 2008. V. 3(4): e2062.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002062>
98. *Derbeneva O.A., Starikovskaya E.B., Wallace D.C., Sukernik R.I.* Traces of Early Eurasians in the Mansi of Northwest Siberia revealed by mitochondrial DNA analysis // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 70. P. 1009–1014.
<https://doi.org/10.1086/339524>
99. *Гольцова Т.В., Осипова Л.П., Жаданов С.И., Вилемс Р.* Влияние брачной миграции на генетическую структуру популяции нганасан Таймыра: генеалогический анализ по маркерам митохондриальной ДНК // *Генетика.* 2005. Т. 41. № 7. С. 954–965.
100. *Li J.Z., Absher D.M., Tang H. et al.* Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation // *Science.* 2008. V. 319. P. 1100–1104.
<https://doi.org/10.1126/science.1153717>
101. *Долгих Б.О.* Происхождение долган // *Сиб. этнографический сборник.* 1963. Т. 5. С. 92–141.
102. *Окладников А.П., Деревянко А.П.* Далекое прошлое Приморья и Приамурья. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1973. 440 с.
103. *Певнов А.М.* Лингвистические пути решения тунгусо-маньчжурской проблемы // *Вопр. языкознания.* 2008. № 5. С. 64–81.
104. *Robbeets M., Bouckaert R., Conte M. et al.* Triangulation supports agricultural spread of the Trans Eurasian languages // *Nature.* 2021. V. 599. P. 616–621.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-04108-8>
105. *Zerjal T., Xue Y., Bertorelle G.* The genetic legacy of the Mongols // *Am. J. Hum. Genet.* 2003. V. 72(3). P. 717–721.
<https://doi.org/10.1086/367774>
106. *Cardona A., Pagani L., Antao T. et al.* Genome-wide analysis of cold adaptation in indigenous Siberian populations // *PLoS One.* 2014. V. 9(5): e98076.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098076>
107. *Zhernakova D.V., Brukhin V., Malov S. et al.* Genome-wide sequence analyses of ethnic populations across Russia // *Genomics.* 2020. V. 112(1). P. 442–458.
<https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2019.03.007>
108. *Wong E.H.M., Khrunin A., Nichols L. et al.* Reconstructing genetic history of Siberian and Northeastern European populations // *Genome Res.* 2017. V. 27(1). P. 1–14.
<https://doi.org/10.1101/gr.202945.115>
109. *Damgaard P.B., Martiniano R., Kamm J. et al.* The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia // *Science.* 2018. V. 360(6396): eaar7711.
<https://doi.org/10.1126/science.aar7711>
110. *Jeong C., Wang K., Wilkin S. et al.* A dynamic 6000-year genetic history of Eurasia's Eastern steppe // *Cell.* 2020. V. 183(4). P. 890–904.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2020.10.015>
111. *Keyser C., Zvenigorosky V., Gonzalez A. et al.* Genetic evidence suggests a sense of family, parity and conquest in the Xiongnu Iron Age nomads of Mongolia // *Hum. Genet.* 2020. V. 140(2). P. 349–359.
<https://doi.org/10.1007/s00439-020-02209-4>

Population Genetic Structure and Genetic History of the Sakha (Yakuts)

S. A. Fedorova^{a, b, *} and E. K. Khusnutdinova^{a, c}

^a*Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677013 Russia*

^b*Yakut Science Center of Complex Medical Problems, Yakutsk, 677000 Russia*

^c*Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, 450054 Russia*

**e-mail: sardanaafedorova@mail.ru*

The review summarizes the results of molecular genetic studies of genetic structure and genetic history of the Sakha (Yakuts) in the context of data on anthropology, linguistics, history and archaeology. The features of the genetic structure of the Yakut population by Y-chromosome lineages, mitochondrial DNA, and genome-wide SNP data are described. The composition and ratio of the components of the gene pool and the genetic relationships of the Sakha with populations of Yakutia and neighboring regions are considered. The reconstruction of genetic history of the population made it possible to answer a number of questions concerning the ethnogenesis of the Yakuts.

Keywords: genetic history, Y-chromosome, mtDNA, genome-wide SNP analysis, Yakuts (Sakha).