Вавиловский журнал генетики и селекции
Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2025;29(5):711-721

doi 10.18699/vjgb-25-78

Особенности генофондов лесных и тундровых ненцев по гаплогруппам Y-хромосомы

В.Н. Харьков [1], Л.В. Валихова[1], Д.С. Адамов[2], А.А. Зарубин [1], И.Ю. Хитринская [1], В.А. Степанов [1]

[1] Научно-исследовательский институт медицинской генетики Томского национального исследовательского медицинского центра Российской академии наук, Томск, Россия
[2] Медико-генетический научный центр им. академика Н.П. Бочкова, Москва, Россия
vladimir.kharkov@medgenetics.ru

Аннотация. Исследованы лесные и тундровые ненцы из различных районов Ямало-Ненецкого автономного округа по маркерам Y-хромосомы. Представлены результаты генетической структуры ненецких родов по 44 STR-маркерам Y-хромосомы с учетом их принадлежности к субэтносам (тундровые и лесные ненцы), а также к фратриям Харючи («настоящие ненцы») и Вануйто («иноплеменники»). Количество ненцев (*N* = 606) делится на тундровых (*N* = 536) и лесных (*N* = 70). Для родов, принадлежащих к фратрии Харючи, специфична сублиния N1a2b1b1a~-B170, а для родов фратрии Вануйто – N1a2b1b1b-B172. У большинства родов, относящихся к субэтносу лесных ненцев, присутствует гаплогруппа N1a2b1-B478. Все мужчины рода Пяк, доминирующего у лесных ненцев, принадлежат к специфичной гаплогруппе N1a1a1a1a2a1c1~. Результаты работы свидетельствуют о том, что родовые объединения ненцев, как правило, имеют общего предка по мужской линии, для них характерен недавний эффект основателя. Каждый ненецкий род имеет свой специфичный кластер гаплотипов, равноудаленных друг от друга. Структура гаплотипов и гаплогрупп Y-хромосомы в составе ненецкого генофонда демонстрирует наследие ненцев от хантов и энцев. Для многих образцов из этих выборок показаны индивидуальные редкие гаплотипы, которые отсутствуют в базах данных и значительно отличаются от других гаплотипов, обнаруженных в этих популяциях. Они относятся к различным редким ветвям гаплогрупп Y-хромосомы, обнаруженным только в этих выборках. Часть образцов формирует отдельные варианты гаплотипов, которые не были описаны ранее, и позволяет более подробно охарактеризовать филогению этих линий. Лесные и тундровые ненцы существенно различаются по составу гаплогрупп, что полностью соответствует данным этнологов и лингвистов о происхождении этих популяций. У лесных ненцев преобладают гаплогруппа N1a1a1a1a2a1c1~-Y13850, Y13852, Y28540 CTS9108 (xY24219,Y24375) и с небольшой частотой гаплогруппа N1a2b1-B478, Z35080, Z35081, Z35082, Z35083, Z35084 (xB169). У тундровых ненцев доминируют три гаплогруппы, N1a2b1b1a~-B170 (xZ35104), N1a1a1a1a2a1c~-Y13850, Y13852, Y13138, PH3340 (xY24219,Y24365) и N1a2b1b1b-B172, Z35108.

Ключевые слова: генофонд; популяции человека; генетическое разнообразие; Y-хромосома; ненцы

Для цитирования: Харьков В.Н., Валихова Л.В., Адамов Д.С., Зарубин А.А., Хитринская И.Ю., Степанов В.А. Особенности генофондов лесных и тундровых ненцев по гаплогруппам Y-хромосомы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(5):711-721. doi 10.18699/vjgb-25-78

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-64-00060, https://rscf.ru/project/22-64-00060/

The Forest and Tundra Nenets: differences in Y-chromosome haplogroups

V.N. Kharkov [1], L.V. Valikhova[1], D.S. Adamov[2], A.A. Zarubin [1], I.Yu. Khitrinskaya [1], V.A. Stepanov [1]

[1] Research Institute of Medical Genetics, Tomsk National Research Medical Center of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia
[2] Bochkov Research Centre for Medical Genetics, Moscow, Russia
vladimir.kharkov@medgenetics.ru

Abstract. The Forest and Tundra Nenets in different areas of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug were studied using Y-chromosome markers. The results of analyzing the genetic structure of Nenets clans using 44 STR markers of the Y chromosome are presented, taking into account their presence in subethnoses (Tundra and Forest Nenets), as well as to the Kharyuchi ("true Nenets") and Vanuito ("foreigners") phratries. The number of the Nenets (*N* = 606) includes the Tundra (*N* = 536) and Forest (*N* = 70) Nenets. Sublineage N1a2b1b1a~-B170 is specific for the clans in the Kharyuchi phratry, and sublineage N1a2b1b1b-B172, for the clans in the Vanuito phratry. Most Forest Nenets clans have haplogroup N1a2b1-B478. All males of the Pyak clan, which is prevalent in the Forest Nenets, have a specific haplogroup, N1a1a1a1a2a1c1~. The results of the study suggest that the Nenets clan associations typi-

© Харьков В.Н., Валихова Л.В., Адамов Д.С., Зарубин А.А., Хитринская И.Ю., Степанов В.А., 2025
Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

cally have a common ancestor in the male line and are characterized by a recent founder effect. Each Nenets clan has its own specific cluster of haplotypes, equidistant from each other. The structure of Y-chromosome haplotypes and haplogroups in the Nenets gene pool includes the Nenets heritage from the Khanty and Enets. Many samples from these sample sets were shown to have rare haplotypes that were absent from the baseline data and to differ significantly from the other haplotypes found in the populations. They belong to various rare branches of the Y-chromosome haplogroups found only in these sample sets. Some samples form haplotype variants that have not been described previously and allow us to characterize the phylogeny of these lineages in more detail. The Forest and Tundra Nenets differ greatly in the composition of haplogroups, which is fully consistent with ethnological and linguistic data on the origin of these populations. The predominant haplogroups are N1a1a1a1a2a1c1~-Y13850, Y13852, Y28540 CTS9108 (xY24219, Y24375) and N1a2b1-B478, Z35080, Z35081, Z35082, Z35083, Z35084 (xB169) in the Forest Nenets, and N1a2b1b1a~-B170 (xZ35104), N1a1a1a1a2a1c~-Y13850, Y13852, Y13138, PH3340 (xY24219, Y24365) and N1a2b1b1b-B172, Z35108 in the Tundra Nenets.
Key words: gene pool; human populations; genetic diversity; Y chromosome; Nenets

For citation: Kharkov V.N., Valikhova L.V., Adamov D.S., Zarubin A.A., Khitrinskaya I.Yu., Stepanov V.A. The Forest and Tundra Nenets: differences in Y-chromosome haplogroups. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(5):711-721. doi 10.18699/vjgb-25-78

Введение

Ненцы – коренной народ северных территорий Западной Сибири и восточно-европейской части Приуралья. По данным Всероссийской переписи 2021 г. их насчитывалось 49 646 человек. Они делятся на европейских и сибирских. Европейские ненцы проживают в Ненецком автономном округе Архангельской области, сибирские – в Ямало-Ненецком автономном округе (ЯНАО) Тюменской области и Долгано-Ненецком Таймырском муниципальном районе Красноярского края. Очень небольшая часть ненцев проживает в Ханты-Мансийском автономном округе, в Мурманской области и Республике Коми. Вместе с энецким, нганасанским и селькупским языками ненецкий язык входит в самодийскую группу уральской языковой семьи. По антропологическим признакам ненцы относятся к монголоидам.

Ненцы делятся на лесных, живущих в районе рек Таз и Пур Пуровского района ЯНАО, и тундровых, населяющих северное Приобье Ямальского, Тазовского и Надымского районов. Численность лесных ненцев очень небольшая и составляет примерно 1500 человек. По имеющимся данным, лесные ненцы сохранили архаичные черты ненецкой общности. В фенотипе лесных ненцев ярче выражен монголоидный компонент: меньше развита борода, наличие эпикантуса, более плоское лицо, ниже переносье, но при этом эти признаки сочетаются с признаками европеоидов: светлоглазость, поднятый кончик носа и основание носа. Узкий нос сближает лесных ненцев с тунгусо-маньчжурскими народностями Сибири и юкагирами, типологически сходными между собой. Исходя из этих данных, некоторые антропологи предполагают, что именно родственные юкагирам аборигенные племена были предшественниками самодийцев на современной территории, заселенной ненцами (Алексеева и др., 1972).

Самодийские языки делятся на две группы: северосамодийские (ненецкий, энецкий, нганасанский) и южносамодийские (селькупский и языки саянского нагорья) (Майтинская, 1966). Внутри ненецкого языка выделяются два диалекта: тундровый, на котором говорят 95 % ненцев, и лесной. Тундровый диалект, в свою очередь, подразделяется на три говора: западный, восточный и большеземельский, который лег в основу литературного ненецкого языка (Терещенко, 1956; Хомич, 1976). Лесной диалект используется у ненцев, населяющих таежную зону. Понимание между ненцами, владеющими тундровым и лесным диалектом, очень затруднено, так как в двух диалектах имеются значительные различия в области фонетики. Некоторые особенности фонетики тундрового диалекта могут быть связаны с сохранением этих звуков из уральского праязыка или они появились вторично, благодаря языку аборигенов, проживающих на тундровых территориях. В пользу второго варианта свидетельствует то, что подобные звуки встречаются также в языках чукчей, коряков, эскимосов (UNESCO, 2010).

Такая значительная разница в двух ненецких диалектах по фонетическим, лексическим и морфологическим особенностям может быть объяснена более тесной связью лесных ненцев с представителями энецкого, нганасанского диалектов, а также некоторые особенности диалекта лесных ненцев сближают его с хантыйским языком. Это еще раз подтверждает, что лесные ненцы – более ранняя автохтонная группа ненцев.

Родовая структура ненцев хорошо изучена антропологами и этнографами (Волжанина, 2017). Браки у ненцев всегда были строго экзогамными. У тундровых ненцев роды объединялись в две фратрии. Первая их них – Харючи («настоящие ненцы»), в которую вошли все роды самодийского происхождения. Вторая фратрия – Вануйто («иноплеменники»), состоящая из родов, восходящих к коренному населению этих территорий, а также включенных в нее родов энецкого и хантыйского происхождения (Хомич, 1976).

Различия по составу и частотам гаплогрупп Y-хромосомы между этими двумя фратриями показаны в нашей предыдущей статье (Харьков и др., 2021), в которой выявлены особенности частот гаплогрупп между двумя ненецкими фратриями и родами тундровых ненцев, которые имели происхождение от самодийцев, энцев и хантов.

Задачи данной статьи – увеличение выборок тундровых ненцев и их сравнение с новыми выборками лесных ненцев по гаплогруппам Y-хромосомы.

Изучение структуры генофондов популяций человека – одно из ключевых направлений современной генетики. В последние годы произошел настоящий прорыв в популяционной генетике, связанный с широким внедрением методов секвенирования, как для полногеномного

генотипирования образцов, так и для поиска новых информативных SNP-маркеров в различных гаплогруппах Y-хромосомы. Это позволяет анализировать различия генофондов тундровых и лесных ненцев ЯНАО, помимо этнического и субэтнического уровня, также на уровне родов. Если два человека принадлежат к разным гаплогруппам, между ними не может быть родства по мужской линии. Генетическое родство определяется по схожести других показателей – гаплотипов с увеличением числа YSTR для более подробной детализации различий между ними.

Основной проблемой до недавнего времени оставался дефицит информативных SNP-маркеров для детального анализа филогенетической структуры и происхождения различных гаплогрупп. Новые базовые и терминальные SNP Y-хромосомы извлекаются из данных полных геномов для более детального анализа разделения специфичных линий этих гаплогрупп. Количество SNP, обнаруженных за последние годы, достигает многих тысяч. Многие SNP подтверждены на ограниченном наборе образцов, и данные о частотах определяемых ими сублиний в реальных этнических группах отсутствуют или являются весьма приблизительными в силу нерепрезентативности исследованных выборок.

Подробный анализ гаплогрупп на основе генотипирования SNP и STR Y-хромосомы – один из самых эффективных методов изучения генетического разнообразия популяций человека. Он позволяет более точно реконструировать происхождение отдельных сублиний внутри гаплогрупп, рассчитывать их возраст и эффекты основателя, а также описывать демографический рост популяций и филогению конкретных вариантов всех гаплогрупп Y-хромосомы. Данный метод обеспечивает более высокий уровень географической дифференциации среди вариантов Y-хромосомы по сравнению с митохондриальной ДНК (мтДНК) и аутосомами. Эти данные могут быть использованы для изучения миграционных событий и истории этнических групп (Underhill et al., 2000; Адамов и др., 2024; Adamov, Fedorova, 2024). Для ДНК-маркеров Y-хромосомы показан самый высокий уровень генетической дифференциации между популяциями по сравнению с любыми другими генетическими системами.

Целью этого исследования стал комплексный анализ частот гаплогрупп и различий по гаплотипам Y-хромосомы в популяциях лесных и тундровых ненцев. Для решения вопросов различий между ними определена структура азиатских гаплогрупп N1a1 и N1a2 и получены данные по YSTR для уточнения возраста и взаимосвязи между различными ветвями этих гаплогрупп.

Материалы и методы

Материал исследования составили образцы ДНК мужчин из различных популяций тундровых (N = 536) и лесных ненцев (N = 70). За последние несколько лет нами была увеличена численность выборок лесных и тундровых ненцев, которая включила в их состав дополнительные небольшие по численности роды, не входившие в популяционную выборку, которая была опубликована в прошлой статье (Харьков и др., 2021). Увеличение количества образцов для различных популяционных выборок коренного населения России вносит существенный вклад в изучение особенностей специфики их генофондов по Y-хромосомным гаплогруппам. Образцы тундровых ненцев были собраны в поселках Тазовский, Антипаюта, Гыда, Самбург, Аксарка, Белоярск, Яр-Сале, Сюнай-Сале, Надым. Образцы лесных ненцев собраны в поселках Тарко-Сале и Харампур. Во фратрию Харючи входят самодийские роды Адер, Анагуричи, Вора, Вылко, Евай, Лапсуй, Ненянг, Окотэтто, Сусой, Сэротэтто, Тадибе, Талеев, Тогой, Тэсида, Худи, Хэно, Ядне, Яндо, Яптунай. Во фратрию Вануйто входят самодийские роды Вануйто, Вэнго, Пуйко, Яр, Яптик, Яунгад; энецкие роды Марьик, Оковай, Тёр; хантыйские роды Вэхо, Неркаги, Пурунгуй, Салиндер, Тибичи. Европейские роды ненцев Лаптандер, Пырырко, Сядай, Тайбери не входят в состав фратрии Харючи и Вануйто. В состав лесных ненцев входят основной род Пяк, самодийский род Вэлло, Сегой; энецкие роды Айваседо, Няч, Тёр (Квашнин, 2011).

Материал получен в ходе совместных научно-практических медицинских экспедиций с 2019 по 2024 г. и депонирован в биоресурсной коллекции «Биобанк населения Северной Евразии». Забор первичного биологического материала (венозной крови) у доноров производили с соблюдением процедуры письменного информированного согласия на проведение исследования. На каждого донора составлялась анкета с его родословной, указанием этнической принадлежности и мест рождения предков. В исследование включены только образцы ДНК доноров-мужчин, по результатам анкетирования отрицавших факт метисации по отцовской линии с представителями других этносов минимум в трех поколениях.

Для изучения состава и структуры гаплогрупп Y-хромосомы в исследование были включены две системы генетических маркеров: диаллельные локусы, представленные SNP, и полиаллельные высоковариабельные микросателлиты (YSTR). С помощью 357 SNP-маркеров определяли принадлежность мужчин к различным гаплогруппам. Часть из них формирует основные базовые линии гаплогрупп, остальные терминальные SNP присутствуют в специфичных сублиниях у разных родственных друг другу родов.

Генотипирование терминальных SNP-маркеров проводили с применением полимеразной цепной реакции и последующего анализа фрагментов ДНК с помощью ПДРФ-анализа (полиморфизм длин рестрикционных фрагментов). Для специфичных терминальных SNP по отдельным сублиниям проводилось генотипирование небольшого количества образцов по данным их YSTR-гаплотипов и результатам NGS-секвенирования Y-хромосомы. Обозначение гаплогрупп приводится с привязкой к ISOGG 2019 Y-DNA Haplogroup Tree.

Анализ STR-гаплотипов внутри гаплогрупп выполняли с использованием 44 STR-маркеров нерекомбинирующей части Y-хромосомы (DYS19, 385a, 385b, 388, 389I, 389II, 390, 391, 392, 393, 426, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 442, 444, 445, 448, 449, 456, 458, 460, 461, 481, 504, 505, 518, 525, 531, 533, 537, 552, 570, 576, 635, 643, YCAIIa, YCAIIb, GATA H4.1, Y-GATA-A10, GGAAT1B07). STR-маркеры генотипировали с помощью капиллярного электрофореза на приборах ABI Prism 3730 и Нанофор-05.

Экспериментальные исследования осуществлены на базе Центра коллективного пользования научно-исследовательским оборудованием «Медицинская геномика» (НИИ медицинской генетики Томского НИМЦ). Построение медианных сетей гаплотипов Y-хромосомы выполняли с использованием программы Network v.10.2.0.0 (Fluxus Technology Ltd; www.fluxus-engineering.com) по методу медианных сетей Бандельта (Bandelt et al., 1999). Оценку возраста генерации наблюдаемого разнообразия гаплотипов в гаплогруппах проводили методом ASD (Zhivotovsky et al., 2004) на основании среднеквадратичных различий в числе повторов между всеми маркерами. При расчете возраста родов по отдельным гаплогруппам исключались единичные образцы, которые значительно выбивались из общего кластера гаплотипов. Расчеты выполняли для родовых групп численностью не менее пяти образцов. Возраст поколения принимался равным 30 годам, темп мутирования – 0.0033 на локус на поколение (Balanovsky, 2017).

Отбор производных вариантов YSNP для оценки возраста гаплогрупп осуществлялся по координате референсной последовательности hg38, попадающей в пределы регионов combBED, примерно соответствующих последовательностям эухроматина X-degenerated. Последовательность combBED состоит из 857 участков Y-хромосомы, общей длиной 8.47 Мб (Adamov et al., 2015). Расчет погрешности оценки возраста основывается на предположении о пуассоновском характере процесса SNP-мутаций (Poznik et al., 2013). Эти позиции SNP извлечены из данных секвенирования полных геномов у 54 образцов мужчин ненцев.

Результаты и обсуждение

После генотипирования SNP-маркеров Y-хромосомы и YSTR-маркеров было показано сильное различие между лесными и тундровыми ненцами по составу гаплогрупп.

Роды лесных ненцев принадлежат к двум основным гаплогруппам – N1a1a1a1a2a1c1~-Y13850, Y13852, Y28540 CTS9108 (xY24219,Y24375) и N1a2b1-B478, Z35080, Z35081, Z35082, Z35083, Z35084 (xB169), доминирующим у них по частоте, и всего три образца, принадлежащие к гаплогруппе N1a2b1b1-B170, относятся к роду Сегой. У тундровых ненцев набор гаплогрупп более разнообразен. Самыми частыми являются гаплогруппы N1a2b1b1a~-B170 (xZ35104), N1a1a1a1a2a1c~-Y13850, Y13852, Y13138, PH3340 (xY24219,Y24365) и N1a2b1b1b-B172, Z35108, остальные гаплогруппы с меньшей частотой приведены в табл. 1. Лесные и тундровые ненцы не совпадают по частотам гаплогрупп Y-хромосомы, и их роды существенно отличаются по гаплотипам различных сублиний.

Гаплогруппа Y-хромосомы N1a2b-P43 (ранее обозначавшаяся как N1b и N2), доминирующая у тундровых ненцев (69.8 %), встречается с неравномерным распределением среди восточноазиатских, сибирских и восточноевропейских популяций. Наибольшая доля присутствует в популяциях Западной Сибири у нганасан (92 %), энцев (78 %) и ненцев (57 %) (Karafet et al., 2002; Tambets et al., 2004; Derenko et al., 2007; Rootsi et al., 2007; Mirabal et al., 2009; Ilumäe et al., 2016; Харьков и др., 2021).

Две ветви гаплогруппы Y-хромосомы N1a1a1a1a2-Z1936 присутствуют у родов тундровых ненцев (Лаптандер, Неркаги, Салиндер, Тибичи и Яр), и параллельная им ветвь этой гаплогруппы есть у лесных ненцев рода Пяк.

Гаплогруппа Q1b1a3b1-BZ99 обнаружена только у трех мужчин из рода Анагуричи ямальских ненцев. Она имеет южносибирское происхождение, но очень низкую частоту в большинстве популяций Сибири, поэтому сопоставить ее наследие у ненцев с аборигенным или пришлым самодийским населением пока не представляется возможным. В полногеномных данных, полученных с использованием метода Admixture, практически полностью отсутствуют сведения о составе Y-гаплогрупп древнего аборигенного населения этих территорий с названием Сихиртя. По данным этнографов, пришлые самодийцы брали себе в жены их дочерей (Народы Западной Сибири…, 2005). Численность мужчин этого аборигенного населения существенно сократилась из-за столкновений с предками ненцев и распространения различных инфекционных заболеваний за последние несколько сотен лет. Они были охотниками, схожими с юкагирами, и их численность не увеличивалась из поколения в поколение, так как они не освоили оленеводство (Хомич, 1970).

Популяционные выборки гыданских и ямальских ненцев полностью совпадают по составу гаплогрупп, но значительно различаются по их частоте (табл. 2). У тазовских ненцев максимальная частота характерна для

Таблица 1. Частота встречаемости гаплогрупп Y-хромосомы у тундровых и лесных ненцев

Гаплогруппы	Ненцы	
	тундровые	лесные
N1a2b1-B478, Z35080, Z35081, Z35082, Z35083, Z35084 (xB169)	6.8 % (36)	18.6 % (13)
N1a2b1b1a~-B170 (xZ35104)	45.8 % (243)	4.2 % (3)
N1a2b1b1b-B172, Z35108	14.1 % (75)	–
N1a2b2a1-VL97, Y3185 (xZ35049,Z35070)	3.1 % (16)	–
N1a1a1a1a2-Z1936 (xL1034, CTS9925, PF967.2)	10.7 % (57)	–
N1a1a1a1a2a1c~-Y13850, Y13852, Y13138, PH3340 (xY24219,Y24365)	18.8 % (100)	–
N1a1a1a1a2a1c1~-Y13850, Y13852, Y28540 CTS9108 (xY24219,Y24375)	–	77.2 % (54)
Q1b1a3b1-BZ99 (xB30)	0.7 % (4)	–

Таблица 2. Распределение гаплогрупп Y-хромосомы у ямальских, гыданских и тазовских ненцев

Род	Гаплогруппы								
	N1a2b1-B478, Z35080, Z35081, Z35082, Z35083, Z35084 (xB169)	N1a2b1b1a~ -B170 (xZ35104)	N1a2b1b1b-B172, Z35108	N1a2b2a1-VL97, Y3185 (xZ35049, Z35070)	N1a1a1a1a2-Z1936 (xL1034, CTS9925, PF967.2)	N1a1a1a1a2a1c~ -Y13850, Y13852, Y13138, PH3340 (xY24219, Y24365)	N1a1a1a1a2a1c1~ -Y13850, Y13852, Y28540 CTS9108 (xY24219, Y24375)	Q1b1a3b1-BZ99 (xB30)	Общее число
Адер	–	6 ~440 лет (SD = 172)	–	–	1	–	–	–	7
Агичев	–	–	–	–	–	–	1	–	1
Айваседо	10 ~520 лет (SD = 159)	1	–	–	–	–	1	–	12
Анагуричи	–	–	–	–	–	–	–	3	3
Вануйто	–	–	58 ~110 лет (SD = 19)	–	–	–	–	–	58
Вора	3	–	–	–	–	2	–	–	5
Вылко	4	–	–	–	–	–	–	–	4
Вэлло	–	6 ~460 лет (SD = 164)	2	–	–	–	–	–	8
Вэнго	–	1	1	5	–	–	–	–	7
Вэхо	–	–	–	1	–	–	–	–	1
Евай Явай	–	7 ~420 лет (SD = 135)	–	–	–	–	–	–	7
Лапсуй	–	55 ~310 лет (SD = 140)	–	–	–	2	–	–	57
Лаптандер	–	–	–	–	31 ~110 лет (SD = 41)	–	–	–	31
Ледков	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Марьик	6 ~230 лет (SD = 115)	–	–	–	–	–	–	–	6
Ненянг	–	4	–	–	–	–	–	–	4
Неркаги	–	–	–	–	–	10 ~280 лет (SD = 117)	–	–	10
Няч	8 ~400 лет (SD = 210)	1	–	–	–	1	–	–	10
Оковай	2	–	–	–	–	–	–	–	2
Окотэтто	–	4	1	–	–	–	–	–	5
Пуйко	–	–	4	–	–	–	–	–	4
Пурунгуй	–	–	6 ~140 лет (SD = 74)	–	–	–	–	–	5
Пырырко	1	–	–	–	–	–	–	–	1
Пяк	–	–	–	–	–	–	52 ~560 лет (SD = 183)	–	52

Окончание табл. 2

Род	Гаплогруппы								
	N1a2b1-B478, Z35080, Z35081, Z35082, Z35083, Z35084 (xB169)	N1a2b1b1a~ -B170 (xZ35104)	N1a2b1b1b-B172, Z35108	N1a2b2a1-VL97, Y3185 (xZ35049, Z35070)	N1a1a1a1a2-Z1936 (xL1034, CTS9925, PF967.2)	N1a1a1a1a2a1c~ -Y13850, Y13852, Y13138, PH3340 (xY24219, Y24365)	N1a1a1a1a2a1c1~ -Y13850, Y13852, Y28540 CTS9108 (xY24219, Y24375)	Q1b1a3b1-BZ99 (xB30)	Общее число
Салиндер	–	–	–	–	–	56 ~600 лет (SD = 230)	–	–	56
Сегой	–	6 ~450 лет (SD = 189)	–	–	–	–	–	–	6
Сусой	–	7 ~80 лет (SD = 45)	–	–	–	–	–	–	7
Сэротэтто	–	6 ~110 лет (SD = 84)	–	–	–	–	–	–	6
Сядай	2	–	–	–	–	–	–	–	2
Тадибе	–	2	–	–	–	–	–	–	2
Тайбери	–	–	–	1	4	2	–	–	7
Талеев	2	–	–	–	2	–	–	–	4
Тёр	5	3	–	–	–	–	–	–	8
Тибичи	–	3	–	–	–	14 ~160 лет (SD = 71)	–	–	17
Тогой	–	4	–	–	–	3	–	–	7
Тоголя	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Тэдидо	–	–	–	–	–	1	–	–	1
Тэсида	–	21 ~70 лет (SD = 41)	–	–	–	–	–	–	21
Хардю	1	–	–	–	–	–	–	–	1
Худи	1	8 ~90 лет (SD = 48)	–	–	–	–	–	–	9
Хэно	1	–	–	–	–	1	–	–	2
Ядне	–	53 ~160 лет (SD = 85)	–	1	–	2	–	–	56
Яндо	–-	19 ~180 лет (SD = 86)	–	–	–	–	–	–	19
Яптик	3	1	–	–	–	–	–	–	4
Яптунай	–	25 ~230 лет (SD = 92)	–	–	–	–	–	–	25
Яр	–	11 ~160 лет (SD = 94)	2	13 ~520 лет (SD = 111)	17 ~581 год (SD = 240)	6 ~33 года (SD = 35)	–	–	49
Яунгат	–	–	1	–	–	–	–	–	1

N1a2b1b1-B170, что соответствует доле мужчин, принадлежащих к фратрии Харючи. У ямальских ненцев более трети по частоте занимает гаплогруппа N1a1a1a1a2-Z1936, к которой относятся практически все представители рода Лаптандер и часть рода Яр, являющиеся потомками европейских ненцев Тысия (Квашнин, 2011).

Гаплогруппа N1a2b1b1-B170. Максимальной по частоте у тундровых ненцев является именно эта гаплогруппа. Для ненцев характерно ее разделение на специфические варианты гаплотипов, которые практически полностью совпадают с разделением их на роды. Она полностью доминирует во фратрии Харючи, которая включает в себя роды Адер, Евай (Явай), Лапсуй, Ненянг, Сегой, Сусой, Сэротэтто, Тэсида, Худи, Ядне, Яндо, Яптунай (см. табл. 2). Возраст данной линии, оцененный нами по YSTR-маркерам, составляет ~500 лет (SD = 111). Возраст ее, по данным секвенирования YSNP, из полногеномных данных образцов ненцев ~1030 лет, в ранних исследованиях был определен в ~1650 лет (Ilumäe et al., 2016). Эта гаплогруппа также обнаружена у нескольких мужчин рода Вэлло, относящихся к лесным ненцам, он формально не входит в состав фратрии Харючи. Еще один род, который не входит в данную фратрию, но принадлежит к данной сублинии, – Яр (входит во фратрию Вануйто).

Медианная сеть N1a2b1b1a-B170, в которую входят мужчины фратрии Харючи, имеет типичную звездообразную структуру, с явно выделяющимся центральным гаплотипом, от которого берут начало все остальные гаплотипы. Включение практически всех родов фратрии в эту гаплогруппу подтверждает теорию об общности и единстве происхождения тундровых ненцев от общего мужского предка по отцовским линиям. Возраст этой гаплогруппы, оцененный по SNP-маркерам (~1030 лет), не совсем совпадает с примерным временем основной миграции самодийских племен с территории Кулайской культуры на Крайний Север (Народы Западной Сибири…, 2005). Их переселение началось в III–II вв. до н. э., а общий предок всех мужчин фратрии Харючи по мужской линии сформировался около 1000 лет назад.

Расчет возраста ненецких родов, которые относятся к этой гаплогруппе по YSTR, указан в табл. 2. Время общего предка для каждого отдельного рода приблизительно совпадает с данными этнографов. Род Адер (~440 лет) является одним из самых древних родов среди ненцев фратрии Харючи, и предки этого рода одними из первых стали осваивать территорию к востоку от Ямала. Впервые он был зафиксирован в ясачной книге 1695 г. (Квашнин, 2001). Род Лапсуй (~310 лет) отделился от третьей ватаги Харючи в середине XIX в., а род Сусой (~80 лет, в свою очередь отделился от рода Окотетто в 20-е годы XX в. (Квашнин, 2001). Возраст второго по численности рода Ядне ~160 лет. На рис. 1 и 2 приведены медианные сети самых больших по количеству мужчин родов Лапсуй $N = 55$ (см. рис. 1) и Ядне $N = 53$ (см. рис. 2).

Гаплогруппа N1a2b1b1b-B172, Z35108. Для фратрии тундровых ненцев Вануйто характерна другая параллельная линия – N1a2b1-B172. Ее носители принадлежат к родам Вануйто, Вэлло, Пурунгуй, Пуйко, Яр и Яунгат. Время формирования этой более древней ненецкой ветви по YSNP ~1420 лет. Возраст этих родов также указан в

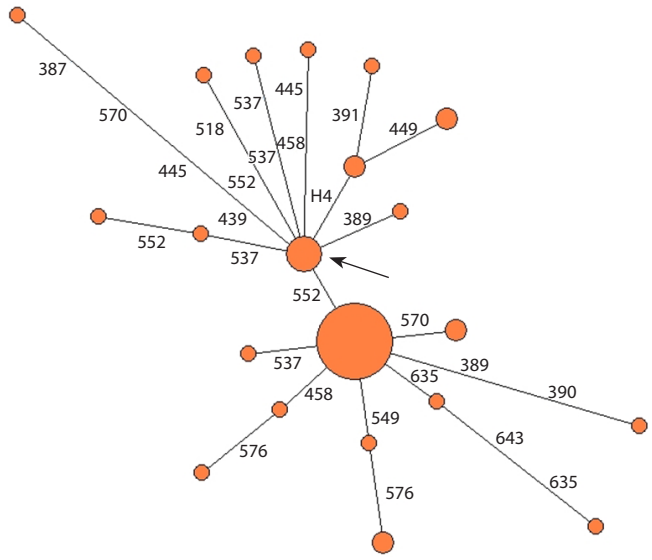

Рис. 1. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1a2b1b1a-B170 у рода Лапсуй.

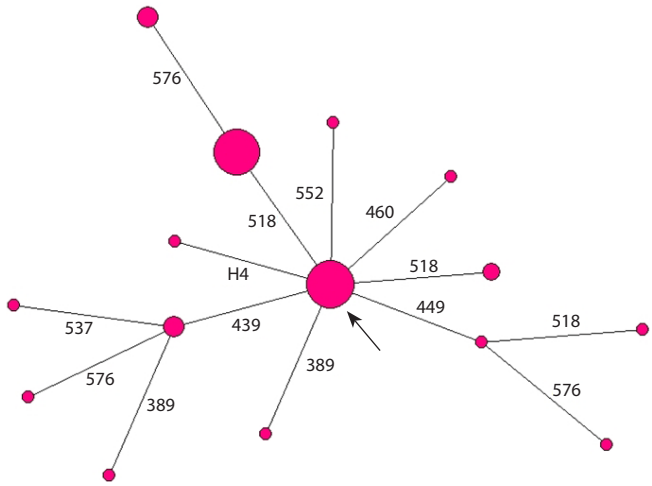

Рис. 2. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1a2b1b1a-B170 у рода Ядне.

табл. 2. Общий возраст родов Пурунгуй, Пуйко, Вэлло и Яр составил ~240 лет (SD = 71). Так же, как и для фратрии Харючи, возраст данных родов совпадает со временем их происхождения. Впервые эти роды зафиксированы в материалах Сургутской церкви в 1880 г., а род Вэлло – в 1860 г. (Квашнин, 2001). Эта линия, присутствующая у ненцев, унаследована ими от предков хантов по мужской линии. Практически каждый из этих родов ненцев характеризуется полным доминированием специфичной субветви N1a2b1b1b-B172, Z35108 с терминальными SNP и со специфичным спектром гаплотипов, подчеркивающим недавний эффект основателя. На севере ханты вступали в контакт с ненцами, часть их была ассимилирована ими, что подтверждается этнографическими данными, а также нашим исследованием родовой структуры гыданских ненцев по маркерам Y-хромосомы (Харьков и др., 2021).

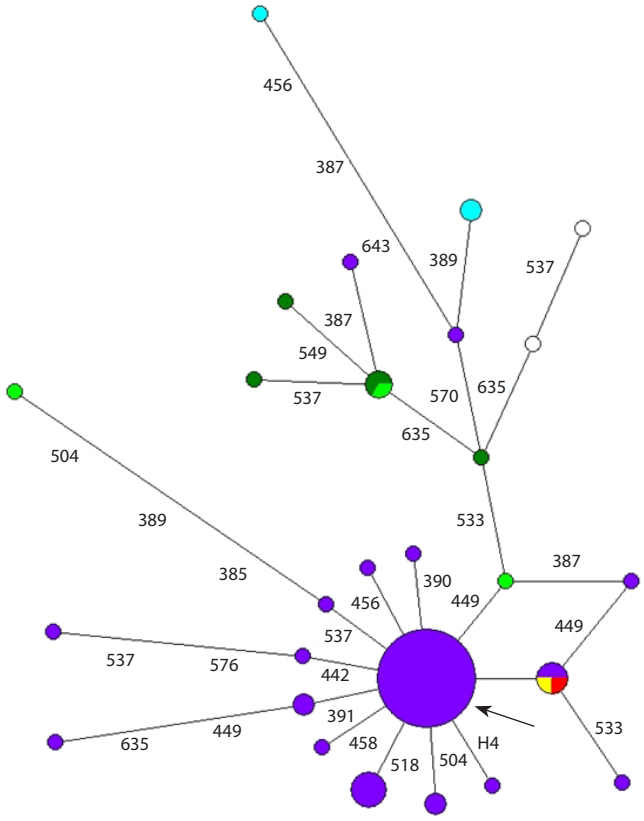

Рис. 3. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1a2b1b1a-B170 у родов Вануйто, Пурунгуй, Яр, Пуйко, Вэлло, Окотэтто и Яунгат.

Сиреневым цветом обозначен род Вануйто, темно-зеленым – Пурунгуй, светло-зеленым – Яр, голубым – Пуйко, белым – Вэлло, красным – Окотэтто, желтым – Яунгат.

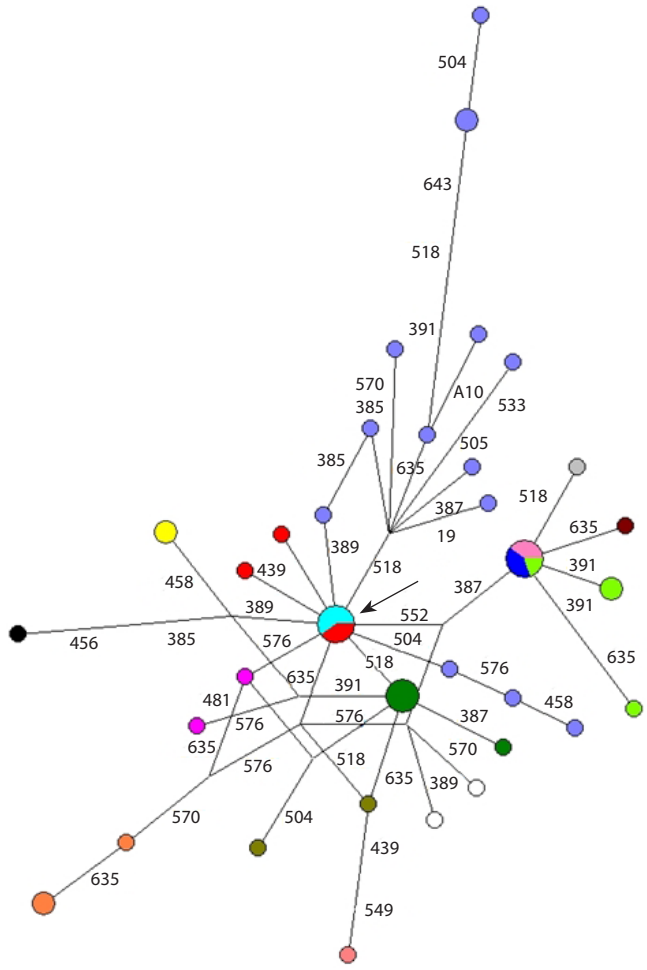

Рис. 4. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1a2b1-B478.

Светло-синим цветом обозначен род Айваседо, темно-зеленым – Няч, светло-зеленым – Вылко, синим – Сядай, розовым – Талеев, голубым – Марьик, красным – Яптик, желтым – Оковай, коричневым – Худи, черным – Хардю, серым – Пырырко, белым – Хэно.

Медианная сеть этой гаплогруппы (рис. 3) имеет отчетливо видимый преобладающий гаплотип, но сама сеть состоит из двух кластеров и, в отличие от медианной сети фратрии Харючи, является более разрозненной. Такая разница между двумя фратриями легко объясняется происхождением этих фратрий. Вануйто сложилась на местном аборигенном субстрате, а также включает в себя роды энецкого и хантыйского происхождения, в отличие от Харючи – носителей южносибирского самодийского компонента (Прокофьев, 1940). Высокая частота этого основного гаплотипа медианной сети у многих мужчин доказывает сильный демографический рост этих родов за последние двести лет с увеличением числа сыновей в несколько раз из поколения в поколение.

Гаплогруппа N1a2b1-B478, Z35080, Z35081, Z35082, Z35083, Z35084 (xB169). Эта линия является специфичной для родов энцев, вошедших в состав ненцев. Она входит в состав тундровых и лесных ненцев с частотой 6.8 и 18.6 % соответственно (см. табл. 1). В частности, N1a2b1-B478 обнаружена у родов Марьик, Няч, Оковай и Тёр – энецких родов, вошедших в состав тундровых ненцев. У родов лесных ненцев Айваседо, Няч и Тёр, которые являются ответвлением энецкого рода Муггади и относятся к фратрии Вануйто, также присутствует эта гаплогруппа. Общий возраст гаплогруппы N1a2b1-B478, по YSTR, составил ~680 лет (SD = 202), по данным YSNP их полных геномов она намного старше, чем другие гаплогруппы у ненцев, – ~3430 лет.

Данные по YSTR, по-видимому, определяют возраст их разделения с общим предком по мужской линии. Данные SNP определяют время возникновения этих мутаций за несколько тысяч лет до демографического роста самодийских народов на тундровой территории. В медианной сети, построенной для этих родов (рис. 4), можно заметить отсутствие доминирующего гаплотипа, как было характерно для фратрии Харючи и Вануйто. Демографический рост родов, принадлежащих к этой гаплогруппе, из поколение в поколение намного меньше, по сравнению с другими родами фратрии Харючи и Вануйто. Скорее всего, это связано с военными столкновениями энцев с ненцами, небольшим числом потомков энецких родов, а также их смертностью от инфекционных заболеваний.

Разделение этой медианной сети на небольшие кластеры может говорить о гетерогенности происхождения группы лесных ненцев. Например, род Айваседо образовался, включив в себя компоненты тундровых ненцев (род Чор), при их взаимодействии с лесными энцами (Васильев,

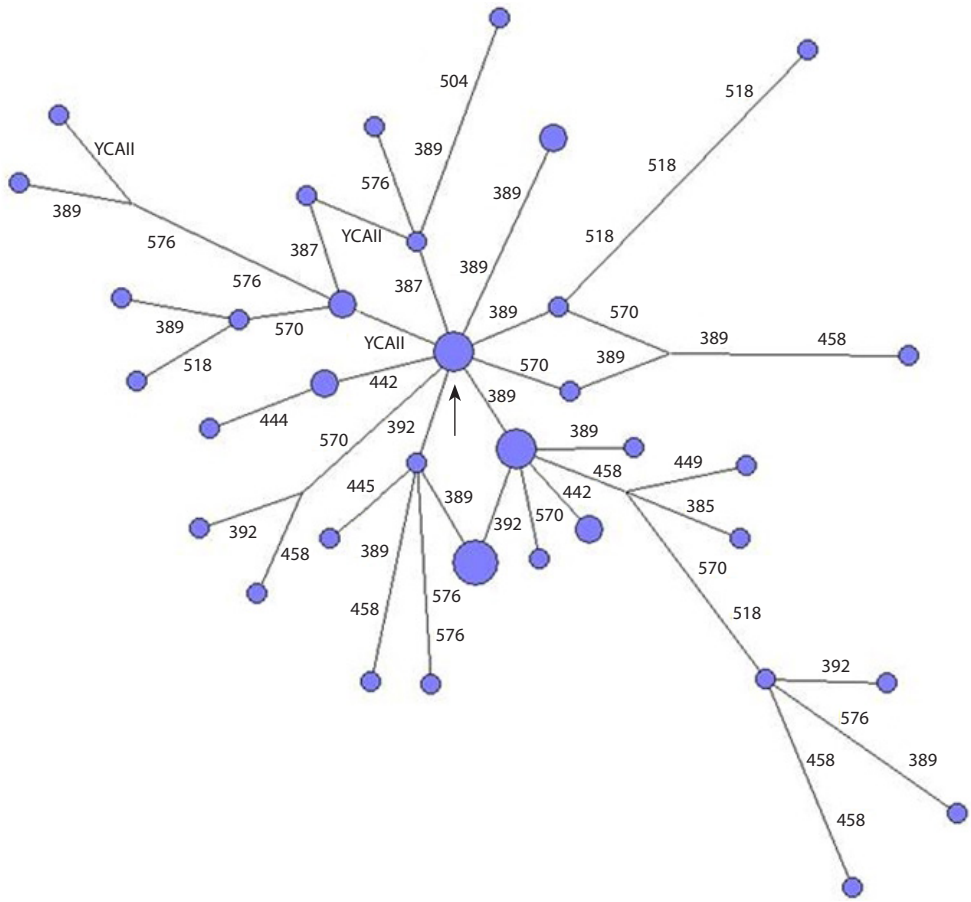

Рис. 5. Медианная сеть YSTR-гаплотипов гаплогруппы N1a1a1a1a2a1c1~-Y13850 рода Пяк.

1973). О происхождении рода Няч среди этнографов до сих пор происходят споры (Вербов, 1939; Долгих, 1960). По первой версии этот род – один из основополагающих родов лесных ненцев неизвестного происхождения, по иной версии – род не лесных, а тундровых ненцев, известный в тундре под названием «Няць». Все эти энецкие роды были ассимилированы ненцами и вошли в состав фратрии Вануйто и лесных ненцев. Они являются потомками местного коренного населения этих территорий, относящихся к самодийской группе языков, которые освоили эти районы задолго до прихода фратрии Харючи – потомков более поздней второй волны самодийцев из Южной Сибири (Васильев, 1975).

Гаплогруппа N1a1a1a1a2a1c1~-Y13850, Y13852, Y28540 CTS9108 (xY24219,Y24375). У лесных ненцев полностью доминирует эта гаплогруппа, к которой принадлежат все мужчины рода Пяк (рис. 5). По данным YSNP, в сравнении с расчетом общего предка по YSTR (~560 лет) ее возраст оказался намного более древним – ~2680 лет. В медианной сети отсутствует явно выделяющийся доминирующий гаплотип. Род Пяк – один из наиболее старых родов, впервые упоминающийся еще в 1627 г., состоит из множества подразделений (Васильев, 1973). У тундровых ненцев эта гаплогруппа не обнаружена.

Гаплогруппа N1a1a1a1a2a1c~-Y13850, Y13852, Y13138, PH3340 (xY24219,Y24365) – сестринская к гаплогруппе рода Пяк. Ее возраст по YSTR ~1405 лет (SD = 374). Она встречается у родов тундровых ненцев Салиндер, Тибичи, Неркаги, Тайбери, Вора, Яр, Лар, Тогой, Лапсуй.

Гаплогруппа N1a2b2a1-VL97, Y3185 (xZ35049, Z35070) – клада европейской ветви N1a2b, которая, возможно, унаследована лесными ненцами от хантов или коми. Описание этой линии приводится в нашей статье (Харьков и др., 2023). Она присутствует в родах Яр и Вэнго с небольшой частотой. Общий возраст этой гаплогруппы у ненцев составил ~1110 лет (SD = 185).

Для каждого из вышеперечисленных родов характерно наличие доминирующего гаплотипа, а также ярко выраженной генетической близости к принадлежащим к нему индивидам, что свидетельствует об эффекте основателя для каждого отдельного рода и о биологическом родстве мужчин каждого рода по мужской линии. У всех образцов, относящихся к различным сублиниям, наблюдается выраженный эффект основателя. Для них специфична звездообразная филогения медианных сетей, образующих отдельные группы по родам. Их предки по мужской линии достаточно давно разделились с южносибирскими популяциями и ушли на север на тундровую территорию.

Результаты генетического анализа доказывают, что все роды ненцев, прежде всего, – объединение родственников по отцовской линии. Эти данные свидетельствуют о близком родстве между всеми родами, относящимися к одной из фратрий. За единичными исключениями, каждая фратрия имеет свой специфичный кластер гаплотипов,

равноудаленных друг от друга. Большинство родов лесных и тундровых ненцев отличается полным доминированием одной гаплогруппы со специфичным спектром гаплотипов, подчеркивающим недавний эффект основателя. Две фратрии ненцев значительно различаются по генетической структуре родов по маркерам Y-хромосомы, что подтверждает их формирование на основе различных предковых компонент от автохтонного и пришлого населения. У всех образцов, относящихся к различным сублиниям, наблюдается выраженный эффект основателя.

Показаны кардинальные различия лесных и тундровых ненцев по гаплогруппам Y-хромосомы. В этногенезе ненцев приняли участие три этнические группы – самодийский, местный аборигенный и хантыйские по происхождению роды. В результате их взаимодействия, по мнению Б.О. Долгих (1960), сформировались две фратрии ненцев. Одна восходит к самодийцам (Харючи), а другая – к аборигенам (Вануйто). Наши результаты по распределению различных гаплогрупп Y-хромосомы у ненецких родов полностью соответствуют этим данным. Выявлена родовая структура лесных и тундровых ненцев внутри их субпопуляций.

Заключение

Ненецкие роды хантыйского и энецкого происхождения по составу Y-хромосомных гаплогрупп полностью отличаются друг от друга и от самодийской по происхождению фратрии Харючи. Возраст YSTR-гаплотипов по гаплогруппам Y-хромосомы совпадает с началом демографического роста смешанных популяций. Данные, полученные в этой работе, дополняют информацию о различиях лесных и тундровых ненцев. Они хорошо согласуются с накопленным массивом знаний из других дисциплин, изучающих популяции Сибири, – лингвистики, археологии, антропологии. Это дает возможность более детально описать историю формирования генофонда лесных и тундровых ненцев. В ходе работы был подобран и использован расширенный набор YSTR-маркеров, что позволило перейти на принципиально новый уровень детализации молекулярно-филогенетической структуры гаплогрупп и дифференциации выборок.

Список литературы / References

Адамов Д.С., Алексеев А.Н., Федорова С.А. Датировка времени ближайшего общего предка саха (якутов) с гаплогруппой N3A2-M1982 Y-хромосомы: новые этногенетические реконструкции. *Якутский медицинский журнал*. 2024;2:88-93. doi 10.25789/YMJ.2024.86.21
[Adamov D.S., Alekseev A.N., Fedorova S.A. Dating the time to the most recent common ancestor of the Sakha (Yakuts) with Y chromosomal haplogroup N3A2-M1982: new ethnogenetic reconstructions. *Yakutskiy Meditcinskiy Zhurnal = Yakut Med J*. 2024;2:88-93. doi 10.25789/YMJ.2024.86.21 (in Russian)]

Алексеева Т.И., Волков-Дубровин В.П., Голубчикова З.А., Павловский О.М., Смирнова Н.С., Спицын В.А. Антропологическое изучение лесных ненцев (морфология, физиология и популяционная генетика). Ч. II. *Вопросы антропологии*. 1972;42:31-54
[Alekseeva T.I., Volkov-Dubrovin V.P., Golubchikova Z.A., Pavlovsky O.M., Smirnova N.S., Spitsyn V.A. Anthropological study of the Forest Nenets (morphology, physiology and population genetics). Part II. *Voprosy Antropologii = Herald of Anthropology*. 1972;42:31-54 (in Russian)]

Васильев В.И. О генетической природе этнических компонентов лесных ненцев. *Советская этнография.* 1973;4:106-112
[Vasiliev V.I. On the genetic nature of the ethnic components of the Forest Nenets. *Sovetskaya Etnografiya = Soviet Ethnology.* 1973;4:106-112 (in Russian)]

Васильев В.И. Проблема формирования енисейских ненцев (к вопросу об этнической природе этнографических групп в составе современных народностей Севера). В: Этногенез и этническая история народов Севера. М.: Наука, 1975;111-147
[Vasiliev V.I. The formation of the Yenisei Nenets: on the ethnic nature of ethnographic groups in modern peoples of the North). In: Ethnogenesis and Ethnic History of the Peoples of the North. Moscow: Nauka Publ., 1975;111-147 (in Russian)]

Вербов Г.Д. Лесные ненцы. *Советская этнография*.1939;2:43-65
[Verbov G.D. Forest Nenets. *Sovetskaya Etnografiya = Soviet Ethnology.* 1939;2:43-65 (in Russian)]

Волжанина Е.А. Демографический облик ненцев Ямала по материалам всероссийских переписей XXI в. *Вестник археологии, антропологии и этнографии.* 2017;3(38):120-130. doi 10.20874/2071-0437-2017-38-3-120-130
[Volzhanina E.A. Sociodemographic aspects of the Yamal Nenets people according to all-Russia censuses of the 21st century. *Vestnik Arkheologii, Antropologii i Etnografii = Herald of Archeology, Anthropology, and Ethnology*. 2017;3(38):120-130. doi 10.20874/2071-0437-2017-38-3-120-130 (in Russian)]

Долгих Б.О. Томский уезд. В: Долгих Б.О. Родовой и племенной состав населения Сибири в XVII в. М.: Изд-во АН СССР, 1960;94-104
[Dolgikh B.O. The Tomsk Uezd. In: Dolgikh B.O. The Clanish and Tribal Composition of the Population of Siberia in the 17th Century. Moscow: USSR Academy of Sciences Publ, 1960;94-104 (in Russian)]

Квашнин Ю.Н. Основные элементы родовой структуры гыданских ненцев. *Вестник археологии, антропологии и этнографии*. 2001;3:199-204
[Kvashnin Yu.N. Basic elements of the clan structure of the Gydan Nenets. *Vestnik Arkheologii, Antropologii i Etnografii = Herald of Archeology, Anthropology, and Ethnology*. 2001;3:199-204 (in Russian)]

Квашнин Ю.Н. Названия родов в ненецкой топонимии. *Антропологический форум.* 2011;S14:23-66
[Kvashnin Yu.N. Tribal names in Nenets toponomy. *Anthropologicheskij Forum = Forum for Anthropology and Culture.* 2011;S14:23-66 (in Russian)]

Майтинская К.Е. Финно-угорские языки. Введение. В: Языки народов СССР. Т. 3. М.: Наука, 1966;9-25
[Maitinskaya K.E. Finno-Ugric languages. Introduction. In: Languages of the Peoples of the USSR. Vol. 3. Moscow: Nauka Publ., 1966;9-25 (in Russian)]

Народы Западной Сибири. Ханты. Манси. Селькупы. Ненцы. Энцы. Нганасаны. Кеты. М.: Наука, 2005
[Peoples of West Siberia: Khanty, Mansi, Selkups, Nenets, Enets, Nganasans, Kets. Moscow: Nauka Publ., 2005 (in Russian)]

Прокофьев Г.Н. Этногония народностей Обь-Енисейского бассейна ненцев, нганасанов, энцев, селькупов, кетов, хантов и манси). *Советская этнография*. 1940;3:67-76
[Prokofiev G.N. Ethnogenesis of the peoples of the Ob-Yenisei region (Nenets, Nganasans, Enets, Selkups, Kets, Khanty, and Mansi). *Sovetskaya Etnografiya = Soviet Ethnology.* 1940;3:67-76 (in Russian)]

Терещенко Н.М. Материалы и исследования по языку ненцев. М., 1956
[Tereshchenko N.M. Materials and Research on the Nenets Language. Moscow, 1956 (in Russian)]

Харьков В.Н., Валихова Л.В., Яковлева Е.Л., Сереброва В.Н., Колесников Н.А., Петелина Т.И., Хитринская И.Ю., Степанов В.А. Реконструкция происхождения гыданских ненцев на основе генетического анализа их родовой структуры с помощью нового

набора YSTR-маркеров. *Генетика*. 2021;57(12):1403-1414. doi 10.31857/S0016675821120067
[Kharkov V.N., Valikhova L.V., Yakovleva E.L., Serebrova V.N., Kolesnikov N.A., Petelina T.I., Khitrinskaya I.Yu., Stepanov V.A. Reconstruction of the origin of the Gydan Nenets based on genetic analysis of their tribal structure using a new set of YSTR markers. *Russ J Genet*. 2021;57(12):1414-1423. doi 10.1134/S1022795421120061]

Харьков В.Н., Колесников Н.А., Валихова Л.В., Зарубин А.А., Сваровская М.Г., Марусин А.В., Хитринская И.Ю., Степанов В.А. Связь генофонда хантов с народами Западной Сибири, Предуралья и Алтая-Саян по данным о полиморфизме аутосомных локусов и Y-хромосомы. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2023;27(1):46-54. doi 10.18699/VJGB-23-07
[Kharkov V.N., Kolesnikov N.A., Valikhova L.V., Zarubin A.A., Svarovskaya M.G., Marusin A.V., Khitrinskaya I.Yu., Stepanov V.A. Relationship of the gene pool of the Khants with the peoples of Western Siberia, Cis-Urals and the Altai-Sayan Region according to the data on the polymorphism of autosomic locus and the Y-chromosome. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2023;27(1):46-54. doi 10.18699/VJGB-23-07]

Хомич Л.В. Ненецкие предания о сихиртя. В: Фольклор и этнография. Л., 1970;59-69
[Khomich L.V. Nenets legends about Sihirtya. In: Folklore and Ethnography. Leningrad, 1970;59-69 (in Russian)]

Хомич Л.В. Проблемы этногенеза и этнической истории ненцев. Л.: Наука, 1976
[Khomich L.V. Issues of the Ethnogenesis and Ethnic History of the Nenets. Leningrad: Nauka Publ., 1976 (in Russian)]

Adamov D.S., Fedorova S.A. Y-chromosomal STRs mutation rates in the Yakut population. *Russ J Genet*. 2024;60(4):533-542. doi 10.1134/S1022795424040021

Adamov D., Guryanov V., Karzhavin S., Tagankin V., Urasin V. Defining a new rate constant for Y-chromosome SNPs based on full sequencing data. *Russ J Genet Geneal*. 2015;7(1):68-89

Balanovsky O. Toward a consensus on SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome. *Hum Genet.* 2017;136(5):575-590. doi 10.1007/s00439-017-1805-8

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

Derenko M., Malyarchuk B., Denisova G., Wozniak M., Grzybowski T., Dambueva I., Zakharov I. Y-chromosome haplogroup N dispersals from south Siberia to Europe. *J Hum Genet.* 2007;52(9):763-770. doi 10.1007/s10038-007-0179-5

Ilumäe A.-M., Reidla M., Chukhryaeva M., Järve M., Post H., Karmin M., Saag L., … Balanovsky O., Kivisild T., Underhill P.A., Villems R., Rootsi S. Human Y chromosome haplogroup N: a non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across language families. *Am J Hum Genet.* 2016;99(1):163-173. doi 10.1016/j.ajhg.2016.05.025

Karafet T.M., Osipova L.P., Gubina M.A., Posukh O.L., Stephen L., Zegura S.L., Hammer M.F. 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;74(6):761-789. doi 10.1353/hub.2003.0006

Mirabal S., Regueiro M., Cadenas A.M., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A., Verbenko D.A., Limborska S.A., Herrera R.J. Y-chromosome distribution within geo-linguistic landscape of northwestern Russia. *Eur J Hum Genet.* 2009;17:1260-1273. doi 10.1038/ejhg.2009.6

Poznik D., Henn B., Yee M.-C., Sliwerska E., Euskirchen G., Lin A., Snyder M., Quintana-Murci L., Kidd J.M., Underhill P.A., Bustamante C.D. Sequencing Y chromosomes resolves discrepancy in time to common ancestor of males versus females. *Science.* 2013;341(6145):562-565. doi 10.1126/science.1237619

Rootsi S., Zhivotovsky L.A., Baldovic M., Kayser M., Kutuev I.A., Khusainova R., Bermisheva M.A., … Ferak V., Parik J., Kivisild T., Underhill P.A., Villems R. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *Eur J Hum Genet*. 2007;15(2):204-211. doi 10.1038/sj.ejhg.5201748

Tambets K., Rootsi S., Kivisild T., Help H., Serk P., Loogväli E.-L., Tolk H.-V., … Ferák V., Füredi S., Komel R., Beckman L., Villems R. 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. doi 10.1086/383203

UNESCO. Atlas of the World's Languages in Danger. 2010. Available: https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000187026

Underhill P.A., Shen P., Lin A.A., Passarino G., Yang W.H., Kauffman E., Bonné-Tamir B., … Piazza A., Davis R.W., Feldman M.W., Cavalli-Sforza L.L., Oefneret P.J. Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nat Genet*. 2000;26(3):358-361. doi 10.1038/81685

Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Cinnioglu C., Kayser M., Morar B., Kivisild T., Scozzari R., … Yong K.K., Gresham D., Tournev I., Feldman M.W., Kalaydjieva L. On the effective mutation rate at Y-chromosome STRs with application to human population divergence time. *Am J Hum Genet.* 2004;74(1):50-61. doi 10.1086/380911

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Поступила в редакцию 14.02.2025. После доработки 11.06.2025. Принята к публикации 12.06.2025.