

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОРТРЕТЫ СЕМИ КЛАНОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНЫХ БАШКИР: ВКЛАД ФИННО-УГОРСКОГО КОМПОНЕНТА В ГЕНОФОНД БАШКИР

Е.В. Балановская¹, Ю.М. Юсупов², Р.А. Схаляхо^{1,3}, Г.Д. Степанов^{1,3}, Р.Р. Асылгужин²,
М.К. Жабагин⁴, О.А. Балаганская³, Г.Д. Султанова², Е.Б. Борисова^{3,5}, Д.М. Дараган^{1,3},
О.П. Балановский^{3,1}

¹ФГБНУ «Медико-генетический научный центр», Москва, Россия

²ГАНУ «Институт стратегических исследований Республики Башкортостан», Уфа, Россия

³ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

⁴National Laboratory Astana, Назарбаев Университет, Астана, Казахстан

⁵Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

Семь кланов северо-западных башкир (гирей, канглы, еней, елан, уран, балыксы, унлар, суммарная выборка N=230) изучены по широкой панели из 49 SNP и 17 STR маркеров Y-хромосомы. Исследование охватило 10 сельских северо-западных районов Башкирии и две этнографические подгруппы – нижнебельскую и северную, однако генетическая структура кланов не следует этому этнографическому делению. В генофонде каждого клана обнаружено преобладание одной гаплогруппы. Для клана гирей такой гаплогруппой (частота 75%) оказалась **I1-M253**, распространенная преимущественно в Скандинавии, но также встречающаяся у финно-угорских популяций Поволжья. В генофонде клана канглы доминирует (60%) гаплогруппа **G1-M285**, указывая на южное происхождение клана. Гаплогруппа **R1a** доминирует у кланов унлар (100%) и балыксы (77%), маркируя их происхождение от северо-восточных башкир, генофонд которых также состоит в основном из этой гаплогруппы. Для клана еней мажорной гаплогруппой (44%) является **N3a2** – восточносибирская ветвь гаплогруппы **N3-M178**. В генофонде клана елан также преобладает (до 50%) гаплогруппа **N3-M178**, но преимущественно ее другая ветвь – **N3a4**, которая составляет 90% и в генофонде клана уран. Эта ветвь **N3a4** распространена у западных финно-угорских популяций, но ее отдельная подгруппа (возрастом более 4 тысяч лет) приурочена к Уральскому региону, поэтому возможно, что она присутствовала в генофонде протофинно-угорской общности.

Из семи генетических портретов кланов северо-западных башкир два хорошо согласуются с этнографическими гипотезами их происхождения, еще два не противоречат им, но три указывают на преобладание в генофонде автохтонного финно-угорского компонента. Этот вывод генетического сходства северо-западных башкир с финно-угорскими популяциями подтвержден и многомерным анализом по частотам всей палитры гаплогрупп.

Ключевые слова: генофонд, северо-западные башкиры, Y-хромосома, гаплогруппа, популяция, этнос, финно-угры, Южное Приуралье

Введение

В популяционной генетике соотношение биологических и социальных процессов исследуется в терминах формирования генофонда и таких параметров социума как язык, конфессия, хозяйственно-культурный тип. Как правило, такие исследования проводятся на надэтническом уровне, количественно оценивая связь анализируемых параметров культуры и генофонда, однако многообразие культур изучаемых народов создает мощный информационный шум. Если же связь динамики генофонда и динамики культуры изучать в рамках

одного этноса, то информационный шум можно нивелировать: однородная социальная среда позволяет четче фиксировать связь биологического и социального. Поэтому анализ связи структуры генофонда и родовой (клановой) структуры привлекает все большее внимание генетиков и этнологов [Chaix et al., 2004; Biro et al., 2009; Abilev et al., 2012; Malyarchuk et al., 2013; Жабагин с соавт., 2014; Balanovsky et al., 2015; Богунов с соавт., 2015; Жабагин с соавт., 2016; Схаляхо с соавт., 2016; Харьков с соавт., 2016; Юсупов с соавт., 2016; Zhabagin et al., 2017]. Эффективность такого анализа обеспечивается высокой информативностью

маркеров Y-хромосомы, наследующихся, как и родовая принадлежность по отцовской линии. Перспективность такого анализа стремительно растет в «полногеномную эру»: открываются все новые субветви «старых» гаплогрупп, датировка определяет их место во времени, а массовый скрининг на новые маркеры определяет место этих субветвей в пространстве [Poznik et al., 2013; Francalacci et al., 2013; Wei et al., 2013; Rootsi et al., 2013; Yan et al., 2014; Scozzari et al., 2014; Lippold et al., 2014; Trombetta et al., 2015; Karmin et al., 2015; Balanovsky et al., 2015; Hallast et al., 2015; Ilumae et al., 2016; Barbieri et al., 2016; Poznik et al., 2016; Balanovsky et al., 2017; Wei et al., 2017; Huang et al., 2017]. В итоге выявляются связи между генофондами, позволяя верифицировать реконструкции их происхождения. Совместный анализ генофонда и родовой структуры башкир уже продемонстрировал свою высокую информативность на материале северо-восточных башкир [Юсупов с соавт., 2016]. Показано, что их генофонд сформировался преимущественно за счет роста и последующего дробления протоклана одного из башкирских родовых объединений, что объясняется особенностями потестарно-политической организации в Южном Зауралье XII–XVII вв. Эти итоги позволяют надеяться на успешность подобного подхода при изучении и других популяций башкир.

Ареал северо-западных башкир являлся зоной взаимодействия многих популяций и культур, следы которых фиксируются антропологией, археологией, лингвистикой и другими дисциплинами. Данные антропологии указывают на превалирование в юго-западном Приуралье населения, связанного с финно-угорским миром: в антропологическом облике северо-западных башкир преобладают черты, характерные для населения, говорящего на финно-пермских языках, а к востоку башкирского ареала наблюдается постепенное увеличение черт, свойственных популяциям угорской языковой подгруппы [Акимова, 1974; Антропология башкир, 2011]. Данные археологии указывают, что этногенез башкир Приуралья и Прикамья в значительной степени связан с носителями кушнаренковско-караякуповского археологического комплекса [Мажитов, 2010; Иванов, Злыгостев, 2016] и культур Приуралья более ранних периодов (караабызская, бахмутинская культуры), связанных с финно-пермскими популяциями Прикамья и Южного Урала [Мажитов, 1969]. Ныне северо-западный диалект башкирского языка подразделяется на четыре говора: у северных башкир распространены таныпский и караидельский говоры, а у нижнебельских – нижнебельско-ыкский и гайнинский [Миржанова, 2006].

Исторический ареал северо-западных башкир занимает центральную и северную части Бугуль-

минско-Белебеевской возвышенности, охватывая территории правобережья средней Уфы, западного Башкортостана и восточного Татарстана. В начале XX века они составляли треть башкирского населения (520–530 тыс. человек) [Асылгужин, 2015]. Основная причина выделения северо-западных башкир в отдельную историко-этнографическую группу – их интенсивное культурное взаимодействие с западными соседями: начиная с XVII века, они дисперсно проживали с пришлым тюркским и финно-угорским населением (марийцы, мишари, мошша, казанские татары, удмурты, чуваша, эрзя) [Шитова, 1968; Кузеев, 1974]. Башкирский род/клан, по крайней мере, с XVI века, являлся субъектом политических и правовых отношений, а родовая структура легла в основу административно-территориальной системы этого региона и продолжительное время существенно не изменялась. Поэтому, учитывая политико-правовой статус кланов северо-западных башкир и их выраженную патрилокальность, важно использовать родовую структуру при изучении связи генетических и этнокультурных процессов. Цель данной работы – изучить генофонд северо-западных башкир через призму родовой структуры с помощью маркеров Y-хромосомы, значительная часть которых выявлена в «полногеномную эру».

Материалы и методы

Материалом для изучения генофонда северо-западных башкир послужили образцы венозной крови 230 неродственных мужчин из коллекций Биобанка народонаселения Северной Евразии, собранных в соответствии с его требованиями [Балановская с соавт., 2016]. Нижнебельские башкиры (N=152) представлены кланами гирей, канглы, еней, елан; северные башкиры (N=78) – кланами уран, унлар, балыксы (табл. 1).

При сборе биологических образцов были максимально учтены исторические миграции населения: в XVIII в. значительная часть северо-западных башкир оказалась обезземеленной, что вызвало внутренние миграции среди башкирского населения; одновременно шел процесс миграции тюркского и финноязычного населения из Средней Волги и Прикамья. В результате в ареале северо-западных башкир образовались селения со смешанным этническим и родовым составом. Для формирования выборки из популяций северо-западных башкир мы выделили на основе этнографических и исторических данных именно те области их расселения, которые менее всего подвергались миграциям XVIII–XX веков. Для этого были привлечены

Таблица 1. Изученные выборки семи кланов северо-западных башкир

Подгруппы северо-западных башкир	Клан (родовое объединение)	Административный район Башкортостана	N (объем выборки)
Нижнебельская подгруппа	Гирей	Краснокамский, Илишевский	56
	Канглы	Буздякский, Благоварский	25
	Еней	Илишевский, Краснокамский	36
	Елан	Бураевский, Буздякский, Еремеевский	35
Северная подгруппа	Уран	Янаульский	35
	Унлар	Караидельский, Аскинский	17
	Балыксы	Аскинский, Караидельский	26
Суммарно северо-западные башкиры			230

академические работы по истории сел и деревень Южного Приуралья, Ревизские сказки XIX в. Белебеевского и Бирского уездов Оренбургской губернии [Асфандияров с соавт., 2001; Асфандияров, 2009; Национальный архив, Ф. 3. Оп. 2], этнографические работы по родовым объединениям северо-западных башкир [Кузеев, 1974; История башкирских родов, 2014–2015]. Сбор биологических образцов осуществлялся согласно письменному информированному согласию обследуемого под контролем Этической комиссии Медико-генетического научного центра (ФГБНУ «МГНЦ»).

Генотипирование по панели 49 SNP маркеров проведено на приборе 7900HT Real-Time PCR System (Applied Biosystems) с использованием TaqMan зондов. Классификация гаплогрупп согласно [Karmin et al., 2015]. Фрагментный анализ 17 STR локусов проведен на приборе ABI 3130xl (Applied Biosystems) с использованием набора Y-filer PCR Amplification Kit (Applied Biosystems). Филогенетический анализ, расчет генетической дифференциации популяций AMOVA (analysis of molecular variance), генетических расстояний Нея с визуализацией их на графике многомерного шкалирования проведены стандартными методами, детально описанными в [Zhabagin et al., 2017; Жабалин с соавт., 2016]. Популяции для сравнения получены из базы данных «Y-base», разработанной под руководством О.П. Балановского. Возраст кластеров гаплотипов оценен по числу мутационных шагов (ρ -статистика) [Forster et al., 1996] с использованием длины поколения 31 год [Fenner, 2005] и «генеалогической» скорости мутирования STR-маркеров набора Y-filer – 0,027 мутаций на локус на поколение [Burgarella, Navascue, 2011; URL: www.yhrd.org (дата обращения: 17.07.2017)], поскольку анализ данных полного секвенирования Y-хромосомы [Karmin et al., 2015; Balanovsky et al., 2015] показал, что для гаплогрупп

моложе 7 тысяч лет «генеалогическая» скорость дает более корректные датировки, чем «эволюционная» [Balanovsky, 2017].

Результаты и обсуждение

Генетические портреты семи кланов северо-западных башкир

Две трети генофонда северо-западных башкир (рис. 1) составляют гаплогруппы **R1a-M198** и **N3-M178**: **R1a-M198** доминирует на востоке ареала северо-западных башкир, **N3-M178** – на западе и юге. Пятую часть генофонда составляют гаплогруппы **I1-M253** и **G1**. Рассмотрим генетические портреты каждого клана.

Нижнебельская подгруппа северо-западных башкир

КЛАН ГИРЕЙ (N=56). Их родовое объединение этнологи связывают с кыпчакским субстратом в этногенезе башкир: на сходстве этнонимов и родовых тамг основана гипотеза о происхождении гиреев от керейтов и кунгратов, оказавшихся в Южном Приуралье в XIII–XVI веках [Кузеев, 1974].

Мажорной гаплогруппой (частота 75%, рис. 1) в генофонде клана гирей оказалась условно «скандинавская» гаплогруппа **I1-M253**. Карта распространения этой гаплогруппы [Балановский, 2015] показывает, что ее высокие частоты характерны не только для Скандинавии, но и для исторически связанных с ней Дании, Шотландии, западных районов Финляндии. На востоке ареал

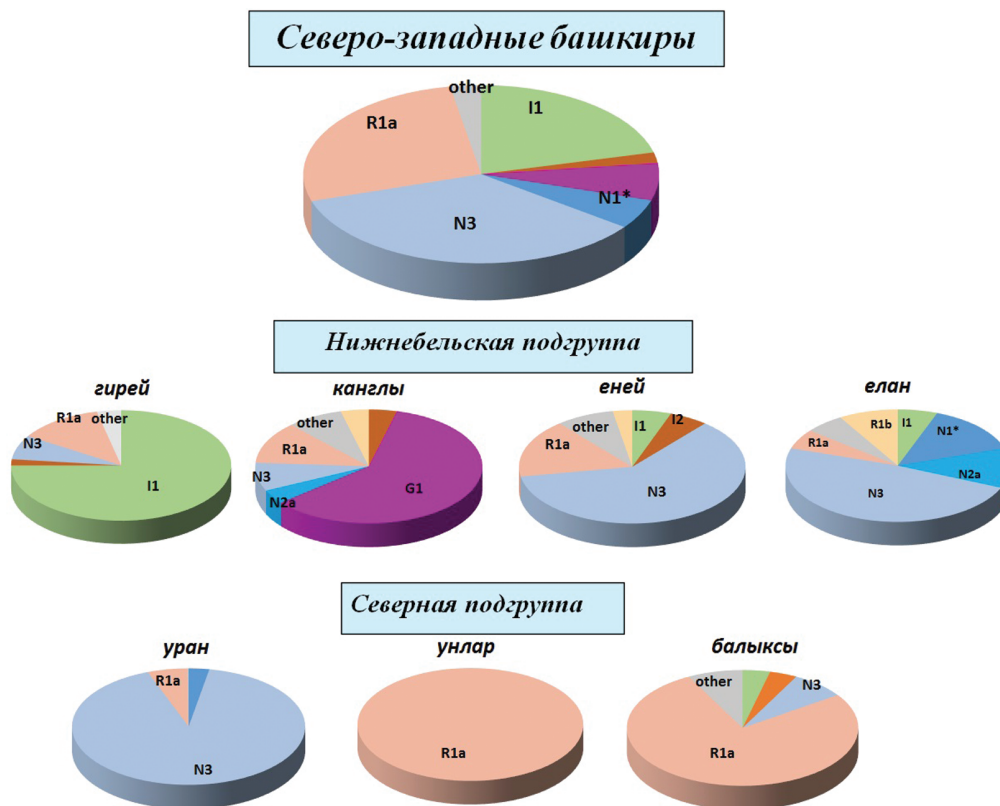


Рис. 1. Генетические портреты кланов северо-западных башкир

распространения **I1-M253** охватывает низовья р. Белой и среднее течение р. Камы, встречаясь у некоторых кланов северо-восточных башкир [Волков, Каримов, 2016], а у северо-западных башкир с невысокими частотами (до 5%) также в кланах елан, еней и балыксы.

КЛАН КАНГЛЫ (N=25) – одно из крупнейших родовых объединений башкирского этноса. Единственная версия происхождения канглы связывает их с союзом печенежских племен: в VII–VIII вв. башкиры совместно с печенегами образовали военно-политический союз, который в VIII веке распался под давлением кыпчакских и огузских племен. Его основная часть мигрировала на правый берег Волги, но значительная часть осталась в прежнем ареале, в последующем войдя в состав башкир, казахов, каракалпаков, ногайцев [Кузеев, 1974].

В генофонде канглы мажорной (60%, рис. 1) оказалась гаплогруппа **G1-M285**, не встреченная в генофондах других кланов башкир.

Считается, что гаплогруппа **G1-M285** происходит с Иранского и Армянского нагорий и первоначально была связана с носителями (в том числе степными) иранских языков, но последние II–III тысячелетия встречается по всей Евразийской степи с низкой частотой, а в отдельных степных

популяциях достигает заметных частот за счет дрейфа генов. При этом ветвь **G1-M285**, встречаемая у башкир, филогенетически несколько ближе к армянской ветви, чем к ветви, встреченной у казахов и монголов [Balanovsky et al., 2015]. Можно предположить, что в раннем железном веке и средневековье носители данной гаплогруппы были включены в кочевые миграции сармато-аланских племен и в Урало-Поволжье они вошли в башкиро-печенежский союз.

КЛАН ЕНЕЙ (N=36) проживает на северо-западе ареала изучаемой популяции, соседствуя с казанскими татарами, удмуртами и марийцами. В историографии этот клан традиционно связывают с угорским кочевым населением Восточной Европы. Вместе с такими кланами башкир, как юрматы и юрмий, клан еней европейские исторические источники относят к союзу мажарских племен.

Мажорной (61%, рис. 1) в их генофонде оказалась гаплогруппа **N3-M178**, распространенная по всему северу Евразии от Скандинавии до Дальнего Востока, а в Восточной Европе наиболее характерная для финно-угорского населения Восточной Европы. Полногеномное секвенирование этой гаплогруппы, проведенное с участием нашего коллектива [Iltmae et al., 2016], выявило ряд дочерних

ветвей с четкой географической привязкой. Их анализ выявляет удивительное своеобразие генофонда клана еней. У них практически отсутствует (3%) вариант **N3a1**, наиболее характерный для народов Приуралья, невысока (14%) и частота широко распространенной в популяциях севера Восточной Европы ветви **N3a4**. Но самой частой (44%) оказалась «восточносибирская» ветвь **N3a2**, отделившаяся от «уральской» ветви пять тысяч лет назад и отсутствующая у остальных кланов северо-западных башкир. Проведенный нами филогенетический анализ STR гаплотипов **N3a2** также указывает на связь с генофондом тюрков Восточной Сибири. Путь, по которому вариант **N3a2** получили башкиры, еще предстоит уточнить.

КЛАН ЕЛАН (N=35) является самым крупным родовым объединением северо-западных башкир. Одна из гипотез происхождения еланцев по данным фольклора и этнонимии связывает их с кыпчаками [Кузеев, 1974], другая – с огузской конфедерацией теле [История башкирских родов, 2015].

Однако хотя три четверти генофонда елан (рис. 1) приходится на гаплогруппу **N**, но ожидаемый из «огузской» гипотезы вариант **N3b** у еланцев отсутствует. Заметных частот достигают у еланцев **N2a** (11%) и недифференцированный вариант **N*** (14%). Однако преобладает (37%) в генофонде елан иной вариант гаплогруппы **N** – **N3a4**. Он характерен для многих популяций севера Восточной Европы, в том числе с максимальными частотами встречается у западных финноязычных популяций (вепсов, карел, финнов, эстонцев). Отдельная ветвь **N3a4** возрастом более 4 тысяч лет встречена только в популяциях Уральского региона (в Башкортостане, Татарстане, Зауралье) [www.yfull.com] – такая география и датировка позволяют предполагать, что этот вариант входил в число гаплогрупп, свойственных протофинноугорской общности. На построенной нами филогенетической сети **N3a4** выделились два кластера, в которые вошли гаплотипы северо-западных башкир, с датировками формирования кластеров в раннем средневековье. При этом северо-западные башкиры практически «сливаются» с генофондами остальных башкир, не формируя собственного кластера (лишь носители из клана еней образуют небольшой субкластер). С невысокими частотами (6–9%) в генофонде елан встречены гаплогруппы **I**, **R1b**, **R1a**. В целом можно предполагать, что генофонд еланцев формировался преимущественно на основе местного финноязычного населения и их взаимодействия с кочевыми группами Южного Урала.

Северная подгруппа северо-западных башкир

КЛАН УРАН (N=35). В историографии происхождения уранцев на основе специфического кимакокыпчакского этнонима связывается с влиянием кимаков на Южное Приуралье.

Однако в основном весь генофонд клана уран представлен единственным вариантом **N3-M178** – **N3a4** (до 90%), характерным для еланцев и встреченном в других кланах северо-западных башкир. Как указано в описании клана елан, этот вариант связан как с западной, так и с восточной частями финно-угорского ареала. Но направление потока генов еще предстоит изучить. Можно предполагать, что наличие **N3a4** у северо-западных башкир указывает не на миграцию с северо-запада Восточной Европы, а на то, что в ходе первоначального потока носителей гаплогруппы **N3** из Сибири в Европу одна из рано отделившихся ветвей этой гаплогруппы осталась на Урале, а носители других ветвей **N3a4** продолжили свой путь на север Европы.

КЛАНЫ УНЛАР, БАЛЫКСЫ (N=43). Происхождение этих родовых объединений по данным генеалогий и исторических преданий связывается с табынским родовым объединением – с потомками предполагаемого первопредка всех табынцев Майкы-бия (XIII в.), одного из полководцев хана Батыя.

В генофондах обоих кланов резко преобладает гаплогруппа **R1a-M198**: весь генофонд унлар представлен этой гаплогруппой; она же составляет три четверти (77%) генофонда балыксы, причем все остальные гаплогруппы редки (1–2 носителя) (рис. 1). На построенной нами филогенетической сети гаплогруппы **R1a** все носители этой гаплогруппы из северных башкир вошли в один кластер вместе с северо-восточными башкирами и оказались близки к табынскому родовому объединению.

Таким образом, генеалогические предания этих кланов отражают реальную генетическую связь с табынцами. Исторические предания (таварихи), где говорится о переселении потомков Майкы-бия в северную Башкирию и создании союза кочевых племен, вероятнее всего, отражают историческую действительность. Рост популяции и распространение гаплогруппы **R1a** сопровождало постепенное продвижение табынской конфедерации в XIV–XVII веках с востока на запад за счет роста одного клана [Юсупов, 2009]. Поскольку по происхождению кланы унлар и балыксы связаны с табынским родовым объединением, то, видимо, они представляют западную оконечность ареала распространения северо-восточного кластера башкирского генофонда, изученного нами

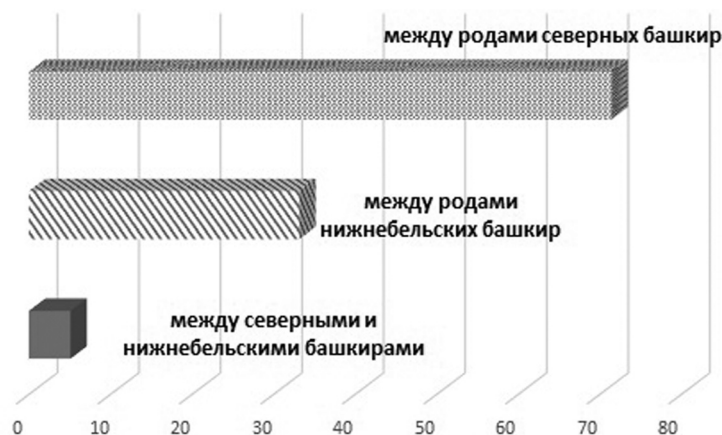


Рис. 2. Сравнение генетических различий (методом AMOVA) между двумя этнографическими подгруппами северо-западных башкир (северными и нижнебельскими) и между кланами в пределах каждой этнографической подгруппы

при исследовании северо-восточных башкир [Юсупов с соавт., 2016]. Скорее всего, именно эта связь нашла отражение и в формировании говоров северных башкир, и в прикладном искусстве всех северо-западных башкир.

Положение генофонда северо-западных башкир в генетическом пространстве Северной Евразии

Из семи генетических портретов кланов северо-западных башкир лишь два (унлар и балыксы) хорошо согласуются с гипотезами их происхождения, построенными по данным этнографии. Не противоречит этнографической версии происхождения и генетический портрет клана еней, хотя основной генетический вектор направлен не на запад, в Европу, как указывает историография, а на северо-восток Сибири. Выявленный для клана канглы генетический вектор также не противоречит этнографической гипотезе их происхождения, если предположить, что он опосредован миграциями сармато-аланских племен в Урало-Поволжье. Однако в целом для кланов северо-западных башкир основным является генетический субстрат дотюркского населения Уральского региона, наиболее оправданно связываемого с финно-угорским миром.

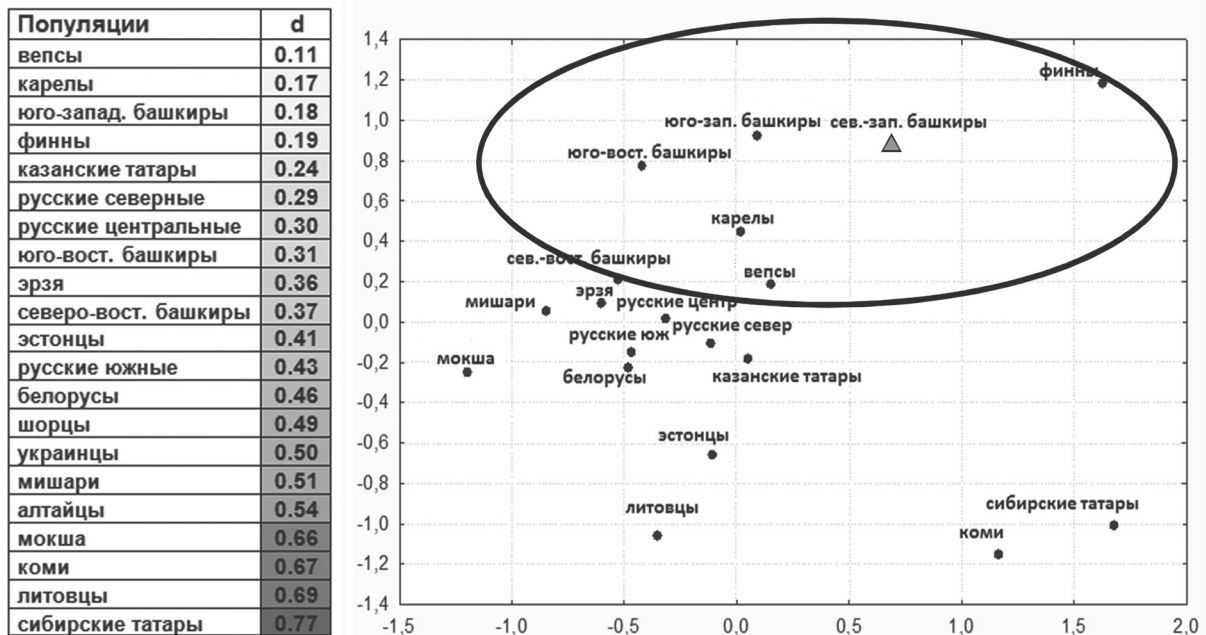
Различия между генофондами семи кланов северо-западных башкир оказались столь велики, что закономерен вопрос: насколько их подразделение на две этнографические подгруппы – северных и нижнебельских башкир – соответствует генетическим данным? Анализ генетического разнообразия, оцениваемого методом AMOVA (рис.

2), дал отрицательный ответ на этот вопрос. Генетические различия (рис. 2) между кланами в пределах и северной ($F_{ST}=0,71$), и нижнебельской ($F_{ST}=0,41$) подгрупп чрезвычайно велики, в то время генетические различия между самими подгруппами ($F_{ST}=0,05$) близки к нулю и недостоверны (рис. 2).

Поэтому при анализе положения северо-западных башкир в генетическом пространстве Северной Евразии (рис. 3) более корректно рассматривать их генофонд без подразделения на этнографические подгруппы.

Прежде всего, бросается в глаза тяготение генофонда северо-западных башкир к их южным соседям – юго-западным башкирам ($d=0,18$). Восточные башкиры генетически удалены в два раза дальше ($d=0,34$): причем не только юго-восточные башкиры ($d=0,31$), но и соседние северо-восточные популяции ($d=0,37$). Но генетически ближе всех к северо-западным башкирам оказался целый ряд финноязычных народов (вепсы $d=0,11$, карелы $d=0,17$, финны $d=0,19$, эрзя $d=0,36$), а также северные ($d=0,29$) и центральные ($d=0,30$) русские популяции и западные соседи башкир – казанские татары ($d=0,24$), в генофонде которых фиксируется мощный генетический пласт, роднящий их с финноязычным населением Восточной Европы [Балановский, 2015]. В целом, для северо-западных башкир наиболее генетически близкими оказываются западные финноязычные популяции. Вывод о значительном вкладе автохтонного населения (связываемого с финно-угорским миром) в генофонд башкир является очевидным. Однако не будем торопиться с гипотезами о путях миграций: в настоящее время развернута интенсивная работа по полногеномному анализу гаплогруппы **N** и

Рис. 3. Положение северо-западных башкир в генетическом пространстве популяций Северной Евразии (график многомерного шкалирования, стресс = 0,12, алиенация = 0,12) и матрица генетических расстояний (врезка) от северо-западных башкир до других евразийских популяций



Примечания. Для анализа использованы данные по 21 гаплогруппе Y-хромосомы: C*-M130, C2b1b-M48, E2a'd -M35, G1-M285, G2a-P15, I*-M170, I1-M253, I2a'c-P37, J-M304, K*-M9, L-M20, N*-LLY22g, N3a1-B211, N3a2-M2118, N3a3-CTS10760, N3a4-Z1936, O2-M122, Q-M242, R1a1'4 -M198, R1b -M343, T1a-M70.

скрининга выявляемых субвариантов в популяциях Восточной Европы и Урала, которые могут пролить новый свет на миграционные процессы и этногенез народов Урала.

Заключение

Генетические различия между кланами в пределах как северной, так и нижнебельской подгрупп северо-западных башкир очень велики, в то время как различия между генофондами самих подгрупп – малы и недостоверны. Иными словами, размах генетических различий между кланами значительно превосходит различия между генофондами этнографических подразделений (на северную и нижнебельскую подгруппу). Поскольку кланы отличаются столь своеобразными генофондами, изучение генофонда башкир через призму их родовой (клановой) структуры позволяет выявлять детальную картину этногенеза.

Из семи генетических портретов кланов северо-западных башкир лишь два (унлар и балыксы) хорошо согласуются с традиционными гипотезами их происхождения. Еще для двух кланов (еней и канглы) данные генетики не противоречат этнографическим версиям происхождения, хотя и вно-

сят свои коррективы (смена вектора с западного на восточный у клана еней и предположение о том, что южные связи канглы были опосредованы миграцией сармато-аланских племен в Урало-Поволжье). Для остальных трех кланов (гирей, уран и елан) этнографическая и генетическая версии не согласуются. Этнографические версии предполагают их кыпчакское происхождение, а генетические портреты отражают связи с финно-угорским миром Восточной Европы.

Генофонд северо-западных башкир представляет собой сложную структуру, отражающую различные периоды этногенеза и истории башкир. Основным субстратом генофонда северо-западных башкир, вероятнее всего, является генофонд племен финно-угорского мира, что проявляется в положении северо-западных башкир в генетическом пространстве Северной Евразии.

Более поздние влияния, отраженные в генетических портретах кланов, указывают на миграции кочевых групп в рамках широкого временного диапазона – от раннего железного века до позднего средневековья. Однако отсутствие в генофонде северо-западных башкир центральноазиатских гаплогрупп позволяет считать, что основной этап взаимодействия генофондов местных племен и пришлого населения происходил в домонгольское время.

Окончательное формирование генофонда башкир северной подгруппы относится предположительно к периоду средневековья – миграции племен табынской конфедерации на запад в XII–XVII веках. Генофонд нижнебельской подгруппы отражает более ранние процессы этногенеза башкир – наличие мощного финно-угорского компонента.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке проекта РФФИ 16-06-00303 и Программы Президиума РАН «Живая природа: Динамика генофондов».

Библиография

- Акимова М.С. Антропологические исследования в Башкирии // Антропология и геногеография. М., 1974. С. 77–96.
- Бермишева М.А., Иванов В.А., Киньябаева Г.А., Лейбова (Суворова) Н.А., Лобов А.С., Пестряков А.П., Савельев Н.С., Спицын В.А., Спицына Н.Х., Чижикова Т.П., Халдеева Н.И., Хусаинова Р.И., Хуснутдинова Э.К., Юнусбаев Б.Б., Юсупов Р.М. Антропология башкир. Спб.: Алетейя, 2011.
- Асфандияров А.З., Абсалямов Ю.М., Родное М.И. Западные башкиры по переписям 1795–1917 гг. Уфа: Китап, 2001.
- Асфандияров А.З. Аулы мензелинских башкир. Уфа: Китап, 2009.
- Асылгаужин. Р.Р. Сколько же западных башкир? // Перспективы развития башкирского народа: осмысление истории, сохранение традиций, модели национально-государственного строительства. Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Уфа, 2015. С. 146–154.
- Богунев Ю.В., Мальцева О.В., Богунова А.А., Балановская Е.В. Нанайский род самар: структура генофонда по данным маркеров Y-хромосомы // Археология, этнография и антропология Евразии, 2015. Т. 43. № 2. С. 146–152.
- Волков В.Г., Каримов А.К. Происхождение и родственные связи башкир родов кудей, мурзалар и каратавлы по данным генетических исследований // История башкирских родов. Кудей, Мурзалар, Каратавлы. Т. 23. Уфа: Китап, 2017. С. 236–252.
- Жабагин М.К., Дибирова Х.Д., Фролова С.А. и др. Связь изменчивости Y-хромосомы и родовой структуры: генофонд степной аристократии и духовенства казахов // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2014. № 1. С. 96–101.
- Жабагин М.К., Сабитов Ж.М., Агджоян А.А. и др. Генезис крупнейшей родоплеменной группы казахов – Аргынов – в контексте популяционной генетики // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2016. № 4. С. 59–68.
- Иванов В.А., Злыгостев В.А. Это были башкиры... Уфа: Китап, 2017.
- История башкирских родов. Елан. Т. 9. Уфа, 2016.
- Кузеев Р.Г. Происхождение башкирского народа. Этнический состав, история расселения. М.: Наука, 1974.
- Мажитов Н.А., Султанова А.Н. История Башкортостана. Древность. Средневековье. Уфа: Китап, 2010.
- Миржанова С.Ф. Северо-западный диалект башкирского языка. Уфа: Китап, 2006.
- Схаляхо Р.А., Жабагин М.К., Юсупов Ю.М. и др. Генофонд туркмен Каракалпакстана в контексте популяций Центральной Азии (полиморфизм Y-хромосомы) // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2016. № 3. С. 83–93.
- Харьков В.Н., Новикова Л.М., Лузина Ф.А. и др., Анализ генофонда и родоплеменной структуры шорцев по маркерам Y-хромосомы // Медицинская генетика, 2016. № 15 (5). С. 48–51.
- Шитова С.Н. Народная одежда башкир // Археология и этнография Башкирии. Т. III. Уфа, 1968.
- Юсупов Ю.М., Схаляхо Р.А., Агджоян А.Т. и др. Родовые объединения северо-восточных башкир в свете данных геногеографии (по полиморфизму Y-хромосомы) // Вестник Академии наук Республики Башкортостан, 2016. Т. 21. № 4 (84). С. 16–25.
- Юсупов Ю.М. История Башкортостана в XV–XVI вв. (социально-политический аспект). Уфа: Гилем, 2009.
- Abilev S., Malyarchuk B., Derenko M., Wozniak M., Grzybowski T., Zakharov I. The Y-Chromosome C3*Star-Cluster Attributed to Genghis Khan's Descendants Is Present at High Frequency in the Kerey Clan from Kazakhstan // Hum. Biol., 2012. Vol. 84. N 1. P. 79–89. DOI: 10.3378/027.084.0106.
- Balanovsky O., Zhabagin M., Agdzhoyan A. Chukhryaeva M., Zaporozhchenko V., Utevska O., Highnam G., Sabitov Z., Greenspan E., Dibirova Kh., Skhalyakho R., Kuznetsova M., Koshel S., Yusupov Y., Nymadawa P., Zhumadilov Zh., Dybo A., Tyler-Smith Ch., Balanovska E. Deep phylogenetic analysis of haplogroup G1 provides estimates of SNP and STR mutation rates on the human Y chromosome and reveals migrations of Iranic speakers // PLoS One, 2015. N 7. Epub ahead of print. DOI:org/ 10.1371/journal.pone.0122968.
- Balanovsky O., Gurianov V., Zaporozhchenko V., Balagan-skaya O., Urasin V., Zhabagin M., Grugni V., Canada R., Al-Zahery N., Raveane A., Wen Sh.Q., Yan S.Y., Wang X.P., Zalloua P., Marafi A., Koshel S., Semino O., Tyler-Smith Ch., Balanovska E. Phylogeography of human Y-chromosome haplogroup Q3-L275 from an academic/citizen science collaboration // BMC Evol. Biol., 2017. Vol. 17. Suppl. 1. P. 18. DOI: 10.1186/s12862-016-0870-2.
- Barbieri C., Hübner A., Macholdt E., Ni S., Lippold S., Schröder R., Mpoloka S.W., Purps J., Roewer L., Stoneking M., Pakendorf B. Refining the Y chromosome phylogeny with southern African sequences // Hum. Genet., 2016. Vol. 135. N 5. P. 541–553. DOI: 10.1007/s00439-016-1651-0.
- Biro A.Z., Zalan A., Volgyi A., Pamjav H. A Y-chromosomal comparison of the Madjars (Kazakhstan) and the Magyars (Hungary) // Am. J. Phys. Anthropol., 2009. Vol. 139. N 3. P. 305–310. DOI: 10.1002/ajpa.20984.
- Chaix R., Austerlitz F., Kheday T., Jacquesson S., Hammer M.F., Heyer E., Quintana-Murci L.I. The genetic or mythical ancestry of descent groups: lessons from the Y chromosome // Am. J. Hum. Genet., 2004. Vol. 75. N 6. P. 1113–1116. DOI: 10.1086/425938.
- Francalacci P., Morelli L., Angius A., Berutti R., Reinier F., Atzeni R., Pili R., Busonero F., Maschio A., Zara I., Sanna D., Useli A., Urru M.F., Marcelli M., Cusano R., Oppo M., Zoledziewska M., Pitzalis M., Deidda F., Porcu E., Poddie F., Kang H.M., Lyons R., Tarrier B., Gresham J.B., Li B.,

- Tofanelli S., Alonso S., Dei M., Lai S., Mulas A., Whalen M.B., Uzau S., Jones C., Schlessinger D., Abecasis G.R., Sanna S., Sidore C., Cucca F. Low-pass DNA sequencing of 1200 Sardinians reconstructs European Y-chromosome phylogeny // *Science*, 2013. Vol. 341. N 6145. P. 565–569. DOI: 10.1126/science.1237947.
- Huang Y.Z., Pamjav H., Flegontov P., Stenzl V., Wen S.Q., Tong X.Z., Wang C.C., Wang L.X., Wei L.H., Gao J.Y., Jin L., Li H. Dispersals of the Siberian Y-chromosome haplogroup Q in Eurasia // *Mol. Genet. Genomics*. 2017. [Epub ahead of print]. DOI: 10.1007/s00438-017-1363-8.
- Illumde A.M., Reidla M., Chukhryaeva M., Jõrve M., Post H., Karmin M., Saag L., Agdzhoyan A., Kushniarevich A., Litvinov S., Ekomasova N., Tambets K., Metspalu E., Khusainova R., Yunusbayev B., Khusnutdinova E., Osipova L., Fedorova S., Utevska O., Koshel S., Balanovska E., Behar D.M., Balanovsky O., Kivisild T., Underhill P.A., Villems R., Rootsi S. Human Y chromosome haplogroup N: a non-trivial timeresolved phylogeography that cuts across language families // *Am. J. Hum. Genet.*, 2016. Vol. 99. N 1. P. 163–173. DOI: 10.1016/j.ajhg.2016.05.025.
- Karmin M., Saag L., Vicente M., Wilson Sayres M.A., Jõrve M., Talas U.G., Rootsi S., Illumde A.M., Mõgi R., Mitt M., Pagani L., Puurand T., Faltyskova Z., Clemente F., Cardona A., Metspalu E., Sahakyan H.O., Yunusbayev B., Hudjashov G., DeGiorgio M., Loogvõli E.L., Eichstaedt C., Eelmets M., Chaubey G., Tambets K., Litvinov S., Mormina M., Xue Y., Ayub Q., Zoraqi G., Korneliussen T.S., Akhatova F., Lachance J., Tishkoff S., Momyaliev K., Ricaut F.X., Kusuma P., Razafindrazaka H., Pierron D., Cox M.P., Sultana G.N., Willerslev R., Muller C., Westaway M., Lambert D., Skaro V., Kovaevic L., Turdikulova S., Dalimova D., Khusainova R., Trofimova N., Akhmetova V., Khidiyatova I., Lichman D.V., Isakova J., Pocheshkhova E., Sabitov Z., Barashkov N., Nymadawa P., Mihailov E., Seng J.W., Evseeva I., Migliano A.B., Abdullah S., Andriadze G., Primorac D., Atramentova L., Utevska O., Yepiskoposyan L., Marjanovic D., Kushniarevich A., Behar D.M., Gilissen C., Vissers L., Veltman J.A., Balanovska E., Derenko M., Malyarchuk B., Metspalu A., Fedorova S., Eriksson A., Manica A., Mendez F.L., Karafet T.M., Veeramah K.R., Bradman N., Hammer M.F., Osipova L., Balanovsky O., Khusnutdinova E., Johnsen K., Remm M., Thomas M.G., Tyler-Smith C., Underhill P.A., Willerslev E., Nielsen R., Metspalu M., Villems R., Kivisild T. A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture // *Genome Res.*, 2015. Vol. 25. N 4. P. 459–466. DOI: 10.1101/gr.186684.114.
- Lippold S., Xu H., Ko A., Li M., Renaud G., Butthof A., Schroder R., Stoneking M. Human paternal and maternal demographic histories: insights from high-resolution Y chromosome and mtDNA sequences // *Investig. Genet.*, 2014. N 5. P. 13. DOI: 10.1186/2041-2223-5-13.
- Malyarchuk B., Derenko M., Denisova G., Khoyt S., WoYniak M., Grzybowski T., Zakharov I. Y-chromosome diversity in the Kalmyks at the ethnical and tribal levels // *J. Hum. Genet.*, 2013. Vol. 58. N 12. P. 804–811. DOI: 10.1038/jhg.2013.108.
- Poznik G.D., Henn B.M., Yee M.C., Sliwerska E., Euskirchen G.M., Lin A.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. Vol. 341. N 6145. P.562–565. DOI: 10.1126/science.1237619.
- Poznik G.D., Xue Y., Mendez F.L., Willems T.F., Massaia A., Wilson Sayres M.A., Ayub Q., McCarthy S.A., Narechania A., Kashin S., Chen Y., Banerjee R., Rodriguez-Flores J.L., Cerezo M., Shao H., Gymrek M., Malhotra A., Louzada S., Desalle R., Ritchie G.R., Cerveira E., Fitzgerald T.W., Garrison E., Marcketta A., Mittelman D., Romanovitch M., Zhang C., Zheng-Bradley X., Abecasis G.R., McCarroll S.A., Flicek P., Underhill P.A., Coin L., Zerbino D.R., Yang F., Lee C., Clarke L., Auton A., Erlich Y., Handsaker R.E. 1000 Genomes Project Consortium, Bustamante C.D., Tyler-Smith C. Punctuated bursts in human male demography inferred from 1,244 worldwide Y-chromosome sequences // *Nat. Genet.*, 2016. Vol. 48. N 6. P. 593–599. DOI: 10.1038/ng.3559.
- Rootsi S., Behar D.M., Jarve M., Lin A.A., Myres N.M., Passarelli B., Poznik G.D., Tzur S., Sahakyan H., Pathak A.K., Rosset S., Metspalu M., Grugni V., Semino O., Metspalu E., Bustamante C.D., Skorecki K., Villems R., Kivisild T., Underhill P.A. Phylogenetic applications of whole Y-chromosome sequences and the Near Eastern origin of Ashkenazi Levites // *Nat. Commun.*, 2013. Vol. 4. P. 2928. DOI: 10.1038/ncomms3928.
- Scozzari R., Massaia A., Trombetta B., Bellusci G., Myres N.M., Novelletto A., Cruciani F. An unbiased resource of novel SNP markers provides a new chronology for the human Y chromosome and reveals a deep phylogenetic structure in Africa // *Genome Res.*, 2014. Vol. 24. N 3. P. 535–544. DOI: 10.1101/gr.160788.113.
- Trombetta B., D'Atanasio E., Massaia A., Ippoliti M., Coppa A., Candilio F., Coia V., Russo G., Dugoujon J.-M., Moral P., Akar N., Sellitto D., Valesini G., Novelletto A., Scozzari R., Cruciani F. Phylogeographic refinement and large scale genotyping of human Y chromosome haplogroup E provide new insights into the dispersal of early pastoralists in the African continent // *Genome Biol. Evol.*, 2015. Vol. 7. N 7. P. 1940–1950. DOI: 10.1093/gbe/evv118.
- Wei W., Ayub Q., Chen Y., McCarthy S., Hou Y., Carbone I., Xue Y., Tyler-Smith C. A calibrated human Y-chromosomal phylogeny based on resequencing. *Genome Res.*, 2013. Vol. 23. P.388–395. DOI: 10.1101/gr.143198.112.
- Wei L.H., Huang Y.Z., Yan S., Wen S.Q., Wang L.X., Du P.X., Yao D.L., Li S.L., Yang Y.J., Jin L., Li H. Phylogeny of Y-chromosome haplogroup C3b-F1756, an important paternal lineage in Altaic-speaking populations // *J. Hum. Genet.*, 2017. [Epub ahead of print]. DOI: 10.1038/jhg.2017.60.
- Yan S., Wang C.C., Zheng H.X., Wang W., Qin Z.D., Wei L.H., Wang Y., Pan X.D., Fu W.Q., He Y.G., Xiong L.J., Jin W.F., Li S.L., An Y., Li H., Jin L. Y chromosomes of 40% Chinese descend from three Neolithic super-grandfathers // *PLoS ONE*, 2014. Vol. 9. N8:e105691. DOI: 10.1371/journal.pone.0105691.
- Zhabagin M., Balanovska E., Sabitov Z., Kuznetsova M., Agdzhoyan A., Balaganskaya O., Chukhryaeva M., Markina N., Romanov A., Skhalyakho R., Zaporozhchenko V., Saroyants L., Dalimova D., Davletchurin D., Turdikulova Sh., Yusupov Y., Tazhigulova I., Akilzhanova A., Tyler-Smith Ch., Balanovsky O. The Connection of the Genetic, Cultural and Geographic Landscapes of Transoxiana // *Sci. Rep.*, 2017. Vol. 7. N 1. P. 3085. DOI: 10.1038/s41598-017-03176-z.

Контактная информация:

Балановская Елена Владимировна: e-mail: balanovska@mail.ru;
 Юсупов Юлдаш Мухамматович: e-mail: ufa1980@yandex.ru;
 Схальяхо Роза Арамбиевна: e-mail: shalyaho.roza@yandex.ru;
 Степанов Глеб Дмитриевич: e-mail: gleb.stepanov@phystech.edu;

Асылгужин Рафиль Рифатович: e-mail: asrafil@yandex.ru;
Жабагин Максат Кизатович: e-mail: mzhabagin@gmail.com;
Балаганская Ольга Алексеевна: e-mail: olga.vasinskaja@mail.ru;
Султанова Гульфина Дамировна: e-mail: cska-anrb@yandex.ru;

Борисова Елена Борисовна: e-mail: 1161r@mail.ru;
Дараган Денис Михайлович: e-mail: tanasquel@mail.ru;
Балановский Олег Павлович: e-mail: balanovsky@inbox.ru.

GENETIC PORTRAITS OF SEVEN CLANS OF NORTH-WESTERN BASHKIRS: CONTRIBUTION OF THE FINNO-UGRIC GENETIC COMPONENT TO THE BASHKIRIAN GENE POOL

E. Balanovska¹, Y. Yusupov², R. Shalyaho^{1,3}, G. Stepanov^{1,3}, R. Asilgужin², M. Zhabagin⁴, O. Balaganskaya³, G. Sultanova², E. Borisova^{3,5}, D. Daragan^{1,3}, O. Balanovsky^{3,1}

¹Research Centre for Medical Genetics, Moscow, Russia

²Institute of Strategic Studies of the Republic of Bashkortostan, Ufa, Russia

³The Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁴National Laboratory Astana, Nazarbayev University, Astana, Kazakhstan

⁵Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Seven clans of north-western Bashkirs (total sample size N=230) were analyzed by 49 Y-chromosomal SNPs and 17 STRs. These clans belong to the two ethnographic groups – nizhnebel'ska and northern – however, the genetic structure of the clans does not follow this ethnographic classification. Paternal pool of each clan carries a predominant haplogroup. In clan Girey haplogroup **I1-M253** predominates (frequency is 75%); this haplogroup is typical for Scandinavia but is also present in Finno-Ugric speakers along Volga river. Haplogroup **G1-M285** is frequent (60%) in clan Kangly, indicating its southern origin. Haplogroup **R1a** predominates in clan Unlar (100%) and clan Balyksy (77%), revealing their common origin with north-eastern Bashkirs whose paternal pool consists mainly of this haplogroup. The major haplogroup (44%) for clan Eney is **N3a2**, which is East Siberian branch of haplogroup **N3-M178**. **N3-M178** – though its another branch **N3a4** – is also frequent in clan Elan. The same branch comprises 90% of the gene pool of the clan Uran. This **N3a4** branch is common in western group of Finnic language subfamily, but its specific subbranch arose more than 4,000 years ago and is still present in the Ural region; thus, it might be part of the gene pool of Proto-Finno-Ugric population.

Two out of seven genetic portraits of Bashkir clans fit well into the ethnographic hypotheses of their origin. Two other genetic portraits does not contradict the corresponding ethnographic hypotheses, but the remaining three indicate the predominance of the genetic legacy of the assimilated Finno-Ugric speaking populations in present day Turkic speaking north-west Bashkirs. The genetic similarity between north-west Bashkirs and Finno-Ugric populations was revealed also by the multidimensional scaling analysis based on frequencies of all studied haplogroups.

Keywords: gene pool, north-west Bashkirs, Y-chromosome, haplogroup, population, ethnic groups, Finno-Ugric, South Ural