

Юсупов Ю.М.¹⁾, Схаляхо Р.А.^{2,3,4)}, Агджоян А.Т.^{4,5)}, Асылгужин Р.Р.¹⁾, Олькова М.В.⁵⁾, Султанова Г.Д.¹⁾, Жабагин М.К.⁶⁾, Кошель С.М.⁷⁾, Балановский О.П.^{4,5,8)}, Балановская Е.В.^{5,8)}

¹⁾ ГАНУ «Институт стратегических исследований Республики Башкортостан», Центр социокультурного анализа, 450008, ул. Кирова, д. 15, офис 416, Уфа, Россия;

²⁾ Научный парк Санкт-Петербургского государственного университета, 198504, Петергоф, ул. Ботаническая, д.17, Санкт-Петербург, Россия;

³⁾ ФГБУН «Институт токсикологии Федерального медико-биологического агентства», 192019, ул. Бехтерева, д. 1, Санкт-Петербург, Россия;

⁴⁾ ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова» РАН, 119991, ул. Губкина, д.3, Москва, Россия;

⁵⁾ ФГБНУ «Медико-генетический научный центр имени академика Н.П. Бочкова», 115522, ул. Москворечье, д.1, Москва, Россия;

⁶⁾ Национальный центр биотехнологии, 010000, Кургальжинское шоссе, д. 13/5, Нур-Султан, Республика Казахстан;

⁷⁾ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра картографии и геоинформатики, 119991, ГСП-1, Москва, Россия;

⁸⁾ АНО «Биобанк Северной Евразии», 115201, ул. Котляковская, д.3, стр. 12, офис 4, Москва, Россия

АНАЛИЗ ГЕНОФОНДА ЮГО-ВОСТОЧНЫХ БАШКИР В КОНТЕКСТЕ ИХ РОДОВОЙ СТРУКТУРЫ (ПО ДАННЫМ О ПОЛИМОРФИЗМЕ Y-ХРОМОСОМЫ)

Материалы и методы. Изучены генофонды шести кланов юго-восточных башкир из 9 южных и юго-восточных районов Башкирии (суммарная выборка N=292). Родовые объединения древнебашкирского происхождения представлены кланами бурзян, усерган и юрматы, а кыпчакского происхождения – кланами кыпчак, тамьян и тунгаур. Все образцы изучены по единой широкой панели 68 SNP и 17 STR маркеров Y-хромосомы.

Результаты. Выявлены относительная генетическая гетерогенность кланов древнебашкирского круга и относительная генетическая гомогенность кланов кыпчакского происхождения. Для генофондов кланов древнебашкирского (усерган, юрматы) и кыпчакского (тунгаур) происхождения характерна высокая частота «североевропейской» гаплогруппы **N3a4-Z1936**. Гаплогруппа **R1a1'4*-M198(xM458)** характерна для кланов кыпчакского происхождения, но с высокой частотой она обнаружена и в клане юрматы. Для генофондов кланов древнебашкирского круга характерны гаплогруппы южного и юго-западного происхождения: для бурзян – гаплогруппа **R1b1'12-GG405**, имеющая параллели с популяциями Восточного Кавказа (лезгинами), для усерган – гаплогруппа **J2*-M172(xM67, M12)**.

Параллельный анализ генофонда и родовой структуры (методами многомерной статистики и картографического анализа) позволил выдвинуть гипотезу, что основной генетический пласт изученных групп ассоциирован с финно-угорским населением Восточной Европы и Урала. Центральноеазиатское (монгольское) влияние на генофонд юго-восточных башкир выражено крайне слабо, что подтверждает тезис историографии, что Башкирия не входила в зону кочевания ордынского населения, будучи непривлекательной для ведения кочевого хозяйства.

Заключение. На модели юго-восточных башкир рассмотрена проблема влияния сложной потестарной системы на структуру генофонда. Древнебашкирские кланы слабо взаимодействовали с кланами кыпчакского происхождения, несмотря на большой период совместного проживания на юге исторической Башкирии. Однако генофонды кланов кыпчакского круга включили в себя значительные генетические компоненты древнебашкирских кланов, то есть потестарная организация этих кланов была ориентирована на инклюзию иноэтничного компонента. На сохранение структуры популяций влияли два основных фактора: кланово-улубная система и многоукладное хозяйство, обеспечивавшие правовую и экономическую самостоятельность башкирских кланов.

Ключевые слова: геногеография; популяционная генетика человека; Y-хромосома; гаплогруппы; юго-восточные башкиры, кыпчаки, Южный Урал

Введение

Соотношение этноса и популяции – одна из острых проблем в популяционных исследованиях. Определяющая роль культуры и социальной организации в понимании популяционных процессов принимается в современной науке безусловно: ключевым звеном формирования генофонда является институт эндогамии, который сближает объекты исследований этнографии и популяционной генетики [Бромлей, 1969; Рычков, Ящук (Балановская), 1980, 1983, 1985]. Такой междисциплинарный подход сохраняет когнитивную парадигму этнологии, не впадая при этом в крайности «денатурализации» или «биологизации» этноса, и повышает эффективность анализа генофонда этноса при учете его дифференциации по этнографическим признакам. Одним из важнейших параметров социальной структуры этноса, активно используемых в популяционной генетике, но реконструируемых этнографией, является родовая структура [Жабгин с соавт., 2016; Схаляхо с соавт., 2016; Юсупов с соавт., 2018; Богунов с соавт., 2018; Дамба с соавт., 2019]. В сложении региональных особенностей башкирского этноса родовая структура имела решающее значение. Родовое объединение (клан) являлось структурным элементом в кланово-улубной системе башкир, которая в российский период (с XVI в.) стала основой для административной системы региона, что обеспечило сохранность башкирской родовой структуры. Синтез исследований родовой структуры и генофонда позволяет не только внести ясность в вопросы их собственного этногенеза, но и проливает новый свет на генетическую историю других народов Южного Урала и сопредельных территорий.

Первые исследования генофонда башкир, к сожалению, проводились без учета историко-этнографической и родовой дифференциации (с опорой только на географическую привязку популяций), что значительно усложняет интерпретацию их результатов [Бермишева с соавт., 2011; Хусаинова, 2004; Лобов, 2009; Трофимова с соавт., 2015]. Однако в проведенных нами исследованиях генофондов северо-восточных, северо-западных и юго-западных башкир по маркерам Y-хромосомы, наследующимся также по отцовской линии, как и принадлежность к роду [Юсупов с соавт., 2016, 2018; Балановская с соавт., 2017], учет их родовой структуры позволил дать детальный анализ миграционных и внутривнутрипопуляционных процессов. Так, в генофондах северо-восточных и части северо-западных башкир выделяется прото-клан, демографический рост которого относится к XII-XVI вв. У северо-западных и юго-западных башкир выделяется процесс взаимодействия населения различного

происхождения в результате миграций западно-сибирского и центральноазиатского кочевого населения в течение I и первой половины II тысячелетия [Юсупов с соавт., 2016, 2018; Балановская с соавт., 2017].

Группа юго-восточных башкир выделена этнографами на основе сохранения у них тех видов искусств и техники, которые необходимы в условиях полукочевого быта, и у которых отчетливо прослеживаются черты южно-сибирского и среднеазиатского происхождения. В составе юго-восточных башкир выделяются 6 родовых (клановых) объединений, из которых три клана – *бурзян*, *усерган* и *юрматы* можно отнести к кланам, участвовавшим в формировании древнебашкирской этнической общности, а другие три клана – *кыпчак*, *тамъян* и *тунгаур* – к кланам кыпчакского круга [Кузеев, 1974; Азнабаев, 2016]. Цель данной работы – рассмотреть происхождение указанных родовых объединений на основе изучения генофонда башкир по маркерам Y-хромосомы, наследующимся так же по отцовской линии, как и принадлежность к роду, и выявить характер взаимодействия древнебашкирского и кыпчакского компонентов башкирского этноса.

Материалы и методы

Материалом для изучения генофонда юго-восточных башкир послужили образцы венозной крови 292 неродственных между собой мужчин из коллекций Биобанка народонаселения Северной Евразии [Биобанк Северной Евразии], собранных в соответствии с его требованиями [Балановская с соавт., 2016]. Кланов представлено следующими выборками: *бурзян* (N=44), *кыпчак* (N=63), *тамъян* (N=49), *тунгаур* (N=25), *усерган* (N=53), *юрматы* (N=58).

Принадлежность к клановому объединению определялась по этнической и клановой однородности населенного пункта на протяжении двух последних столетий. Были привлечены ревизские сказки XIX в. Верхнеуральского и Стерлитамакского уездов Оренбургской губернии [Национальный архив РБ, Ф. 3, Оп. 2], этнографические работы [Кузеев, 1974; Асфандияров, 2001] и данные Всероссийской переписи 2010 г. Сбор биологических образцов осуществлялся согласно письменному информированному согласию обследуемого под контролем Этической комиссии ФГБНУ «МГНЦ».

Все образцы были исследованы по двум системам – SNP и STR маркерам Y-хромосомы. Генотипирование SNP-маркеров проводилось методом ПЦР в реальном времени на приборах StepOnePlus™

Real-Time PCR System (Thermo Fisher Scientific) и 7900HT (Applied Biosystems) с использованием технологии Taqman (Applied Biosystems). Суммарно анализировался полиморфизм 68 SNP-маркеров. Основная панель включила 50 SNP-маркеров: C(M130), C2(M217), C2b1b(M48), D(M174), E(M96), E2a'd(M35), E2a(M78), E2b2(M123), G(M201), G1(M285), G2a(P15), G2a1a(P16), G2a2b1(M406), G2a2b2a(P303), H1(M69), I(M170), I1(M253), I2d(M223), I2a'c(P37.2), J(M304), J1(M267), J2(M172), J2a1a(M47), J2a1'5(M67), J2a1b1(M92), J2b(M12), L(M20), N(M231), N(LLY22), N2(P43), N3(M178), N3a1(B211), N3a2(M2118), N3a3(VL29), N3a4(Z1936), N3a5(F4205), O(M175), O2(M122), Q(M242), Q1a1a1(M120), Q1b1(M378), R(M207), R1a1'4(M198), R1a1d(M458), R1b(M343), R1b1(P297), R1b1a2(M73), R1b1'12(M269), R2a(M124), T1a(M70). Классификация основной панели гаплогрупп приведена согласно [Karmin et al., 2015]. Имеющиеся в Биобанке Северной Евразии образцы башкир – носителей гаплогрупп **R1b1a2-M73** и **R1b1'12-M269** – были дополнительно генотипированы по маркерам 18 ветвей. Было изучено 8 ветвей внутри гаплогруппы **R1b1'12-M269** (скрининг проведен по маркерам L23, L51, GG400, GG401, GG402, GG403, GG404, GG405) и ещё 10 ветвей – внутри гаплогруппы **R1b1a2-M73** (скрининг проведен по маркерам 8239328, Y13872, Y13887, BY15590, Y14053, BY17657, Y20773, SK2081, Y20778, Y22195). Эти ветви были выделены при анализе данных полного секвенирования Y-хромосом, полученных нашим коллективом: маркеры ветвей внутри гаплогруппы **R1b1'12-M269** были опубликованы ранее [Balanovsky et al., 2017], а маркеры ветвей гаплогруппы **R1b1a2-M73** подготовлены к публикации. Фрагментный анализ 17 STR локусов проведен на приборе ABI 3130xl (Applied Biosystems) с использованием набора Y-filer PCR Amplification Kit (Applied Biosystems).

Многомерный статистический анализ генофонда юго-восточных башкир проведен в контексте популяций Северо-Восточной Европы, Урало-Поволжья, степей Предкавказья и Прикаспия. Частоты гаплогрупп Y-хромосомы для популяций сравнения получены из базы данных «Y-base», разработанной под руководством О.П. Балановского [БД Y-base]. Генетические расстояния Нея [Nei, 1975] между кланами юго-восточных башкир и группами сравнения были рассчитаны в программе DJgenetic [Balanovsky et al., 2008] по данным о частотах 25 гаплогрупп Y-хромосомы (C2-M217, E2a'd -M35, G1-M285, G2a-P15, I1-M253, I2a'c-P37.2, I2d-M223, J1-M267, J2-M172, L-M20, N2-P43, N3a1-B211, N3a2-M2118, N3a3-VL29, N3a4-Z1936, N3a5-F4205, N3a5-B202, N3a6-B479, O2-M122, Q-M242, R1a1'4-M198,

R1b1a2-M73, R1b1'12-M269, R2a-M124, T1a-L206). Данная панель маркеров отражает разнообразие как всех основных гаплогрупп Y-хромосомы в Северной Евразии, так и тех ветвей гаплогруппы **N3-M178**, которые наиболее информативны для анализа популяций Урало-Поволжья и окружающих регионов [Ilumäe et al., 2016].

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: 17.06.2019)], 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].

Анализ молекулярной вариации (AMOVA) был проведен с использованием программного пакета Arlequin 3.11 [Schneider et al., 2000]. Картографический анализ проведен в программе GeneGeo [Balanovsky et al., 2011; Кошель, 2012] на основе частот 25 гаплогрупп Y-хромосомы (C2-M217, E2a'd -M35, G1-M285, G2a-P15, I1-M253, I2a'c-P37.2, I2d-M223, J1-M267, J2-M172, L-M20, N2-P43, N3a1-B211, N3a2-M2118, N3a3-VL29, N3a4-Z1936, N3a5-F4205, N3a5-B202, N3a6-B479, O2-M122, Q-M242, R1a1'4-M198, R1b1a2-M73, R1b1'12-M269, R2a-M124, T1a-L206), информативных для анализа генофонда башкир при заданном географическом охвате (Восточная Европа, Урал, Западная Сибирь, Кавказ, западные регионы Центральной Азии). Карты (модели) распространения 25 гаплогрупп Y-хромосомы были построены методом средневзвешенной интерполяции с радиусом влияния 1500 км и значением степени весовой функции 3. По совокупности всех карт отдельных гаплогрупп была построена обобщенная карта генетических расстояний Нея от юго-восточных башкир до всех точек карты. Для этого сначала для каждой гаплогруппы построена карта генетических расстояний от средней частоты этой гаплогруппы у юго-восточных башкир до интерполированных значений частоты этой гаплогруппы в каждой точке карты. Затем было найдено ее среднее значение по всем гаплогруппам для каждой точки карты, и создана обобщенная карта генетических расстояний от юго-восточных башкир.

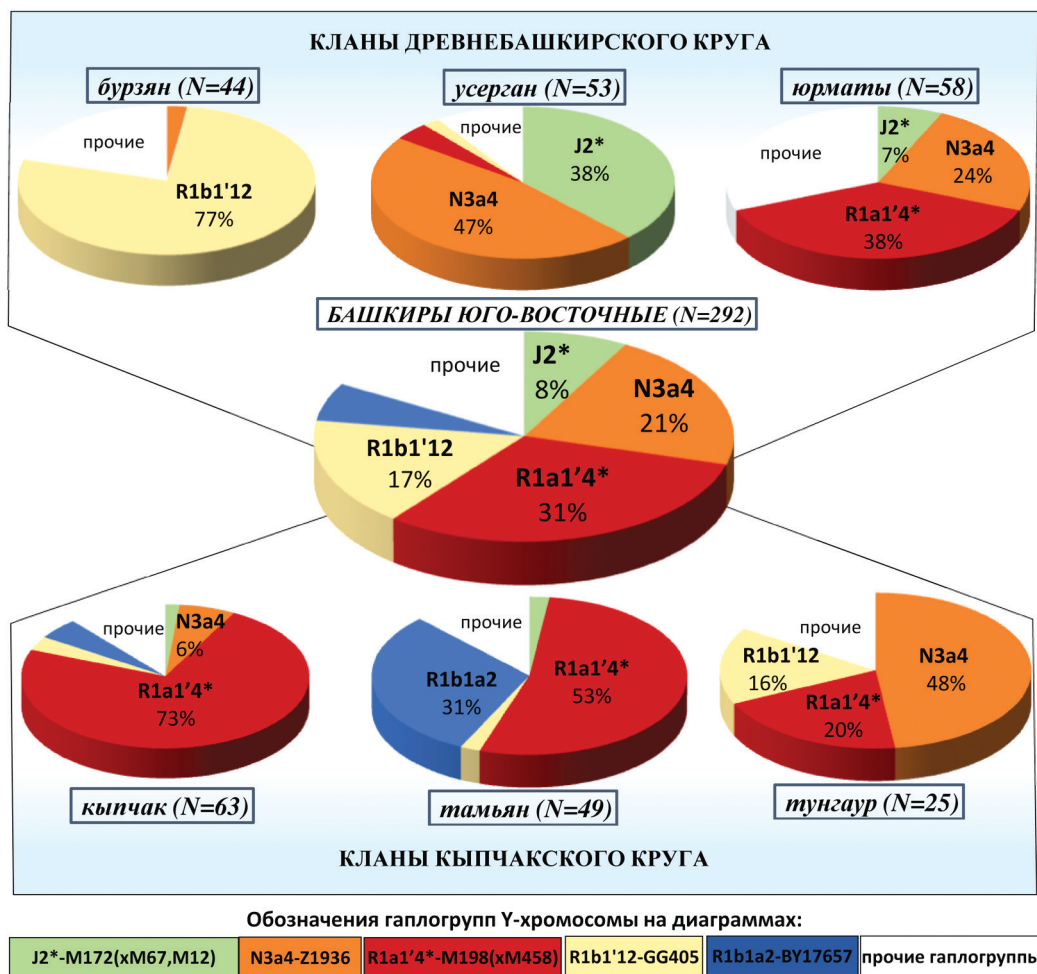


Рисунок 1. Генетические портреты юго-восточных башкир
Figure 1. Genetic portraits of the South-Eastern Bashkir clans

Результаты

Генетические портреты шести кланов юго-восточных башкир

Разнообразие юго-восточных башкир по Y-хромосоме представлено следующими 19 гаплогруппами: C2-M217, E2a-M78, G1-M285, G2a-P15, I1-M253, I2a'c-P37.2, J1*-M267(xP58), J2*-M172 (xM67,M12), L-M20, N3*-LLY22(xM178,M128), N3a3-VL29, N3a4-Z1936, O-M175, R1a1'4*-M198 (xM458), R1b1'12-GG400, R1b1'12-GG405, R1b1'12-L51, R1b1a2-BY17657, T1a-M70. Две трети генофонда юго-восточных башкир составляют гаплогруппы **R1a1'4*-M198(xM458)** (31%), **N3a4-Z1936** (21%) и **R1b1'12-M269** (17%) (рис.1, диаграмма в центре). Но анализ генофондов отдельных кланов демонстрирует неравномерное распределение этих гаплогрупп по разным кланам башкир (рис. 1, диаграммы в верхнем и в нижнем рядах).

Бурзян. У представителей клана *бурзян* (N=44) резко доминирует гаплогруппа **R1b1'12-M269** (77%). Причем все носители этой гаплогруппы принадлежат к субветви **R1b1'12-GG405**, что указывает на мощный эффект основателя. С наибольшей частотой эта субветвь обнаружена у лезгин (30%), а ее единичные носители (менее 1 %) встречены среди караногайцев и крымских татар.

Усерган. В генофонде клана *усерган* (N=53) мажорными оказались две гаплогруппы – «северо-европейская и уральская» **N3a4-Z1936** (47%) и «переднеазиатская» **J2*-M172(xM67,M12)** (38%), оставившие на остальные гаплогруппы лишь 15% генофонда. Именно субтипирование гаплогруппы **N3-M178** показало, что все обследованные представители клана *усерган* являются носителями одной субветви **N3a4-Z1936**, также характерной для башкир всего юго-западного Приуралья (и северо-западных, и юго-западных башкир) [Балановская с соавт., 2017; Юсупов с соавт., 2018].

Юрматы. В генофонде клана *юрматы*, кроме двух основных гаплогрупп, вбирающих две трети генофонда – **R1a1'4*-M198(xM458)** (38%) и **N3-Z1936** (24%) – обнаружено еще 8 гаплогрупп, включающих и «переднеазиатские» **G2a-P15**, **E1b-M78**, **J1-M267(xP58)**, **J2*-M172(xM67,M12)**, и «западно-евразийские» гаплогруппы **I1-M253**, **I2a-P37.2**.

Кыпчак. В генофонде клана *кыпчак* резко превалирует «паневразийская» гаплогруппа **R1a1'4*-M198(xM458)** (73%), которая обнаружена практически во всех изученных нами ранее этнографических группах башкир [Юсупов, 2016, 2018; Балановская, 2017].

Тамьян. В генофонде клана *тамьян* также большую часть генофонда занимает гаплогруппа **R1a1'4*-M198(xM458)** (53%), однако треть генофонда клана *тамьян* составляет уникальная для данного региона гаплогруппа **R1b1a2-BY17657**, являющаяся субветвью более крупной гаплогруппы **R1b1a2-M73**.

Тунгаур. У клана *тунгаур* доминирующей оказалась североазиатская гаплогруппа **N3-Z1936** (48%), характерная для всего южного Приуралья. Второй по частоте оказалась гаплогруппа **R1a1'4*-M198(xM458)**, составляющая пятую часть генофонда *тунгаур*. Неожиданно высокая частота гаплогруппы **R1b1'12-GG405** (16%) указывает на инклюзию населения соседнего клана *бурзян*.

Возможные источники миграций

В целом, генофонды всех трех кланов древнебашкирского круга – *бурзян*, *усерган* и *юрматы* – указывают на взаимодействие кочевых групп Прикаспийских и Северокавказских степей с до-тюркским населением Южного Урала. Высокая частота (77%) субветви **R1b1'12-GG405** у *башкир-бурзянцев* может маркировать миграцию носителей этого варианта на Южный Урал с Прикаспийских территорий в течение VII–X вв. в результате расширения влияния Хазарского каганата. В башкирский генофонд ее могли принести бурджане, которые с конца I тыс. н.э. до XIV века в различном контексте упоминаются на широкой территории от Прикаспия до Византии. Возможно, с этими же процессами в раннем средневековье связана миграция носителей гаплогруппы **J2*-M172(xM67,M12)**, которая обнаружена в генофондах *усерган* и *юрматы*.

В отношении кланов кыпчакского происхождения (*кыпчак*, *тамьян* и *тунгаур*) важно подчеркнуть, что они образовывали конфедерацию Ете ырыу (семиродцы), которая считается этническим реликтом домонгольских кыпчаков, по происхождению связанных с половцами-етебичами. Предполагается, что в XV веке, в период вхождения в состав Ногайской

Орды, семиродцы смещаются на север, занимая территории северного побережья реки Урал и значительные территории южной и юго-восточной Башкирии [Азнабаев, 2016]. Однако еще в золотоордынский период (XIII–XIV вв.) на данной территории фиксируются кыпчакские каменные и земляные курганы, которые связываются с кимаками и кыпчаками. Субтипирование гаплогруппы **R1b1a2-M73** показало, что для юго-восточных башкир наиболее характерна субветвь **R1b1a2-BY17657** (*тамьян* – 31%, *кыпчак* – 5%, *юрматы* – 1 образец). Филогенетическая сеть ее STR-гаплотипов (рис. 2) обнаруживает связь с алтайцами (где у кумандинцев она составляет более половины генофонда [Балаганская, 2011]) и караногайцами, с датировкой кластера 700±400 лет. Это может указывать на миграцию из лесостепной зоны Алтая на Южный Урал в составе кимако-кыпчакской миграции.

В генетических портретах кланов *тунгаур*, *усерган* и *юрматы* играет заметную роль гаплогруппа **N3a4-Z1936**, составляя от половины до четверти их генофондов. Для ответа на вопрос о происхождении гаплогруппы **N3a4-Z1936** в этих кланах, рассмотрим филогенетическую сеть ее STR гаплотипов (рис. 3). На ней выделились два основных кластера, содержащие гаплотипы юго-восточных башкир. В кластер α (с датировкой 1300±500 лет) вместе с представителями юго-западных башкир вошли гаплотипы кланов *усерган* (окрашены в ярко-голубые тона), *тунгаур* (темно-синие тона) и единичных представителей *бурзян*. Кластер β (1100±300 лет) включил гаплотипы клана *кыпчак* (темно-зеленые тона) вместе с представителями финноязычных популяций. А вот носители этой гаплогруппы из клана *юрматы* (светло-зеленые тона) не образуют собственного кластера, а вошли в различные ветви сети. Эта филогенетическая сеть показывает, что гаплогруппа **N3a4-Z1936** имеет разное происхождение в кланах юго-восточных башкир, соотнося их с различными миграционными процессами.

В связи с этим обращают на себя внимание данные по субтипированию Y-хромосомы у венгров, угорских и тюркских популяций Урала и Западной Сибири [Post et al., 2019]. Полногеномный анализ Y-хромосомы **N3a4** и скрининг ряда евразийских популяций выделил ветвь **B539**, которая делится на подветви **B540** и **B545** с датировкой 2700-2900 лет. Подветвь **B540** включила, кроме угорских народов (ханты, манси, венгров), также башкир и татар. Подветвь **B545** объединила венгров, башкир и татар [Post et al., 2019]. Заслуживает внимания тот факт, что раскол между обско-угорским и венгерским языками произошел в начале первого тысячелетия до н.э., отделение же

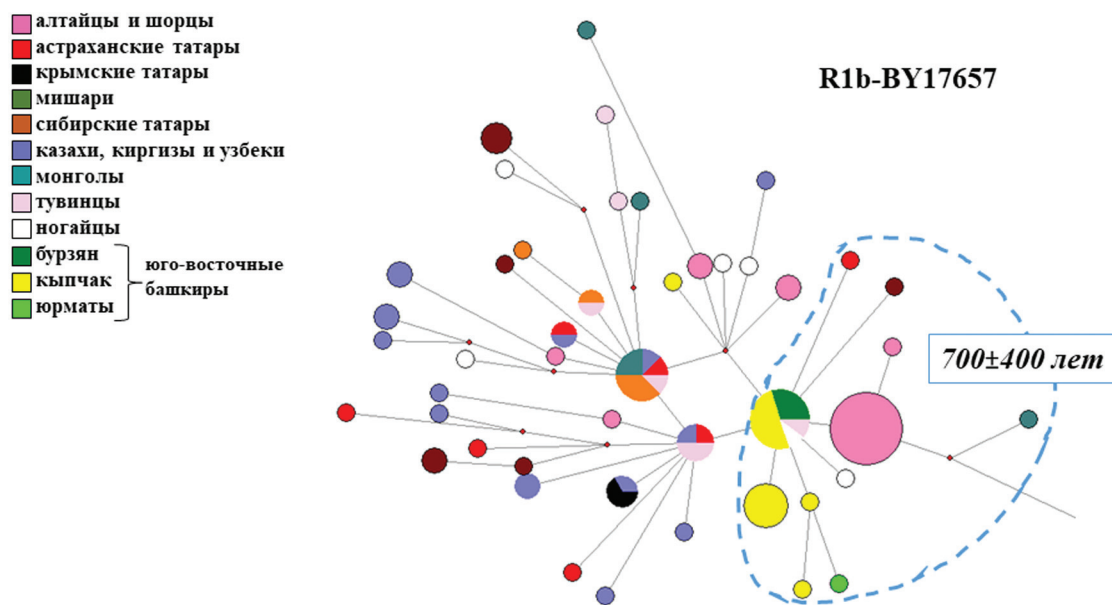


Рисунок 2. Филогенетическая сеть гаплогруппы R1b-BY17657
 Figure 2. The phylogenetic network for the haplogroup R1b-BY17657

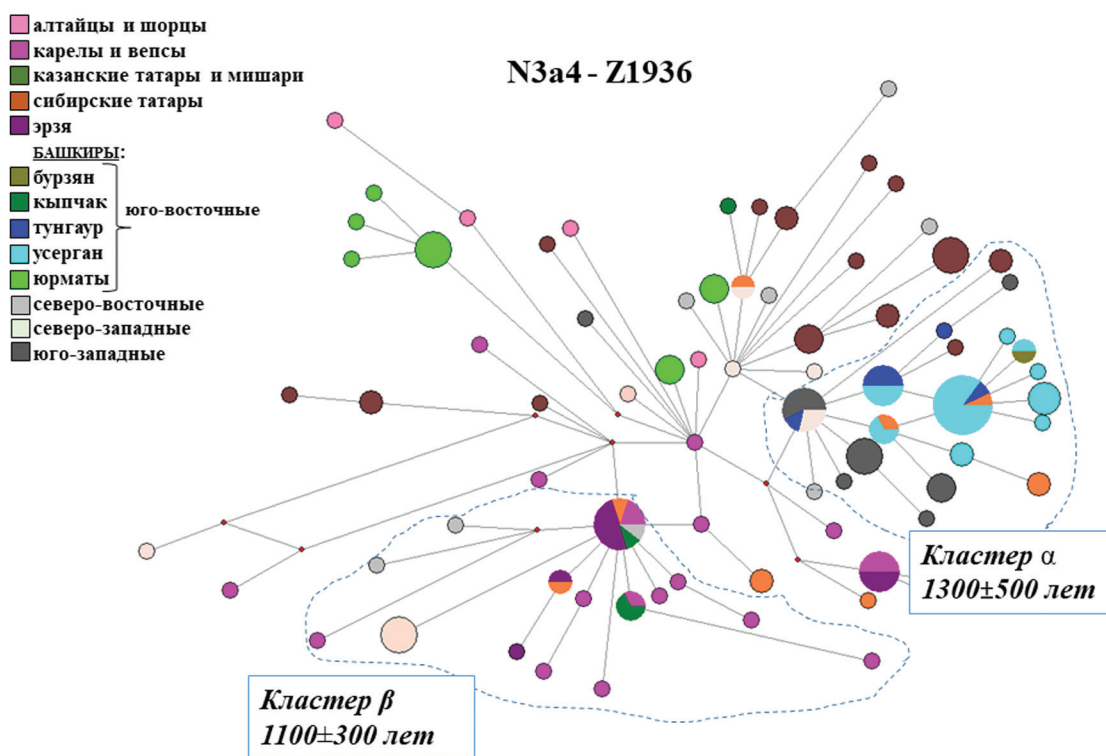


Рисунок 3. Филогенетическая сеть «финской» гаплогруппы N3a4-Z1936
 Figure 3. The phylogenetic network for the "Finnish" haplogroup N3a4-Z1936

всех башкирских ветвей Y-хромосомы от венгерских – в конце первого тысячелетия до н.э. (не позднее I в. до н.э.) Это может быть подтверждением версии о генетической связи части башкир с кочевниками Южного Зауралья и Западной Сибири раннего железного века.

Примечательно, что мы фиксируем крайне слабое центральноазиатское (монгольское) влияние, представленное лишь отдельными образцами в Y-генофонде юго-восточных башкир. Это подтверждает тезис в историографии о том, что Башкирия не входила в зону кочевания ордынского населения, будучи непривлекательной для ведения кочевого хозяйства [Федоров-Давыдов, 1973; Азнабаев, 2016].

Положение кланов юго-восточных башкир в генетическом пространстве

В генетическом пространстве графика многомерного шкалирования башкир (по маркерам Y-хромосомы, наследующимся также по отцовской линии, как и принадлежность к роду) выделились два кластера. В основной кластер ($0.12 < d < 0.32$) кланы *юрматы*, *тамьян* и *кыпчак* вошли вместе с финноязычными и тюркоязычными популяциями Поволжья, Сибири и западными финноязычными популяциями (эстонцами и карелами) ($0.01 < d < 0.50$). В этот же кластер вошли северо-восточные кланы (катай, кудей, кошсо и табын) ($0.01 < d < 0.18$). Во второй кластер вошли кланы *тунгаур* и *усерган* (расстояние между ними $d=0.36$) вместе с финнами и северо-западными кланами башкир (елан и усерган). Такое генетическое сходство между *тунгаур* и *усерган*, видимо, связано с тем, что половину их генофондов составляет гаплогруппа **N3a4-Z1936** (рис. 1). Клан тунгаур и усерган наиболее близки к клану уран ($0.14 < d < 0.25$), тогда как их генетические расстояния до клана елан примерно одинаковы ($d=0.3$). Финны более близки к клану тунгаур ($d=0.30$), чем к усерган ($d=0.45$). Особое положение среди остальных кланов юго-восточных башкир занимает клан *бурзян* (в среднем $d=2.9$), три четверти генофонда которого составляет гаплогруппа **R1b1'12-GG405**. Среди рассмотренных групп башкир к нему наиболее генетически близок лишь клан *тунгаур* ($d=0.98$), в генофонде которого, как и у *бурзян*, высока частота гаплогруппы **R1b1'12-GG405** (16%). Среди популяций сравнения к клану бурзян оказались наиболее близки тувинцы ($d=0.22$).

В целом анализ матрицы генетических расстояний и графика многомерного шкалирования позволяет сделать основной вывод: различия между Y-генофондами шести кланов юго-восточных

башкир очень велики ($d=1.1$), что указывает на их различную генетическую историю и подчеркивает высокую эффективность использования родовой структуры для реконструкции генетической истории народов.

Закономерности генетических взаимоотношений между юго-восточными кланами башкир, выявленные генетическими расстояниями и визуализированными на многомерном шкалировании, подтверждаются и другой количественной оценкой – анализом молекулярной вариации (AMOVA). Различия между кланами велики и составляют почти треть изменчивости (29.5%). Кластеры, обнаруженные на многомерном шкалировании, намного больше (19.5%) отражают реальную структуру генофонда, нежели этнографическое подразделение кланов на две группы (5.1%)

Карта генетических расстояний от юго-восточных башкир (по маркерам Y-хромосомы) (рис. 5) отражает генетическое сходство с двумя группами популяций: Южного Приуралья (северо-восточные и юго-западные башкиры, казанские татары и мишари, мордва-эрзя, $0.07 < d < 0.16$) и северо-западных регионов России (карелы и вепсы, популяции русских Архангельской, Новгородской и Костромской областей, популяция Мологи из Ярославской области, $0.08 < d < 0.16$). В значительно меньшей степени ($0.17 < d < 0.30$) прослеживается генетическое сходство юго-восточных башкир с другими популяциями Восточной Европы. Таким образом, паттерн наибольшего генетического сходства с юго-восточными башкирами отмечен для популяций с высокой частотой гаплогруппы **N3a4-Z1936** (рис. 5). Часть этих популяций и ныне говорит на финских языках, другие – на языках славянской или тюркской групп. Однако они, как было показано [Балановская с соавт., 2016; Чухряева с соавт., 2016; Юсупов с соавт., 2016; Балановская с соавт., 2017a; Балановская с соавт., 2017b; Юсупов с соавт., 2018], сохранили в генофонде пласт, родственный финноязычным популяциям и их генетическим наследникам. Таким образом, карта генетических расстояний отражает наиболее яркий – дотюркский – компонент генофонда юго-восточных башкир.

Другой, более широкий и менее выраженный паттерн генетических связей юго-восточных башкир, прослеживается с популяциями Восточной Европы в целом (рис. 5) и связан с высокой частотой в этом регионе гаплогруппы **R1a1'4*-M198(xM458)**. Предполагается, что в дальнейшем, с учетом результатов филогенетического анализа ветвей гаплогруппы **R1a1'4*-M198(xM458)**, этот паттерн будет значительно уточнен.

Наиболее слабы по маркерам Y-хромосомы генетические связи юго-восточных башкир с Сибирью.

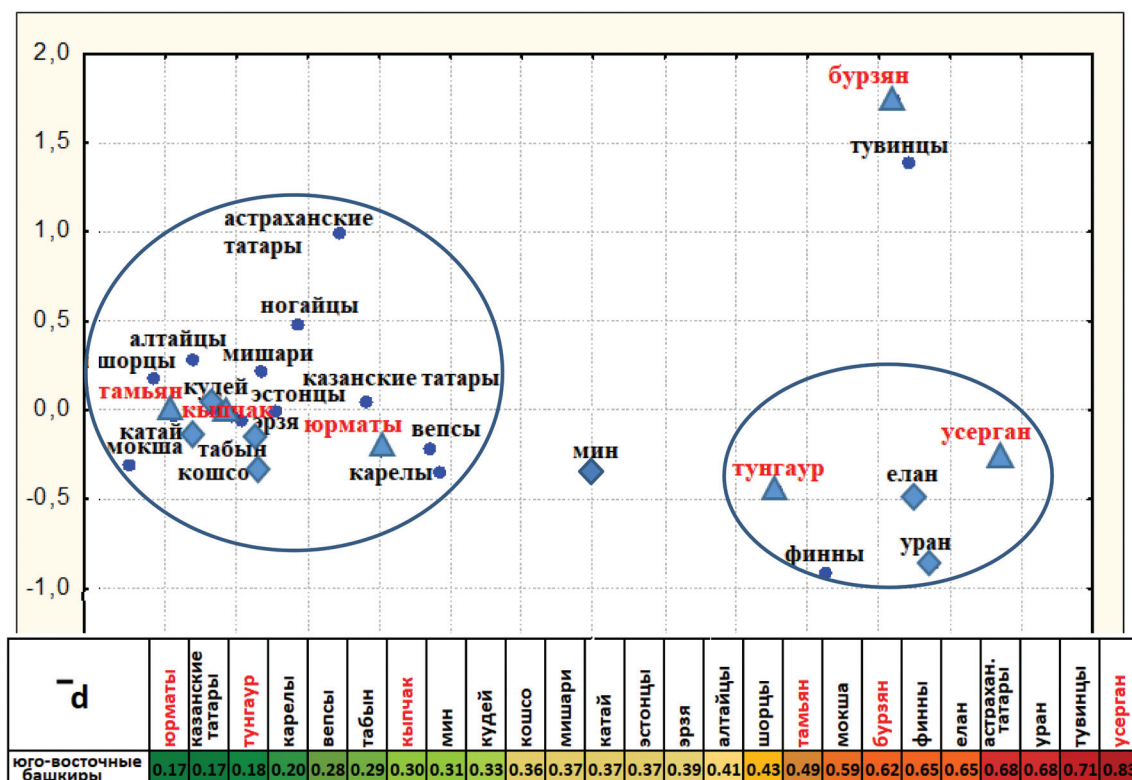


Рисунок 4. Положение кланов юго-восточных башкир в генетическом пространстве популяций Северной Евразии (график многомерного шкалирования, стресс = 0.10, алиенация = 0.12) и матрица генетических расстояний (врезка) от юго-восточных башкир до других евразийских популяций.

Figure 4. The position of the South-Eastern Bashkirs in the genetic space of the populations from Northern Eurasia (multidimensional scaling graph, stress = 0.10, alienation = 0.12) and the matrix of genetic distances (inset) from the south-eastern Bashkirs to other Eurasian populations

Примечания. Для анализа использованы данные по частотам 25 гаплогруппы Y-хромосомы (C2-M217, E2a'd -M35, G1-M285, G2a-P15, I1-M253, I2a'c-P37.2, I2d-M223, J1-M267, J2-M172, L-M20, N2-P43, N3a1-B211, N3a2-M2118, N3a3-VL29, N3a4-Z1936, N3a5-F4205, N3a5-B202, N3a6-B479, O2-M122, Q-M242, R1a1'4-M198, R1b1a2-M73, R1b1'12-M269, R2a-M124, T1a-L206). Кластеры выделены на основе матрицы попарных генетических расстояний. Нея между всеми показанными на рисунке популяциями. Клан юго-восточных башкир обозначены треугольниками, другие региональные группы башкир – ромбами, остальные популяции – кругами.

Notes. For analysis were used frequencies of 25 of Y-chromosomal haplogroups (C2-M217, E2a'd -M35, G1-M285, G2a-P15, I1-M253, I2a'c-P37.2, I2d-M223, J1-M267, J2-M172, L-M20, N2-P43, N3a1-B211, N3a2-M2118, N3a3-VL29, N3a4-Z1936, N3a5-F4205, N3a5-B202, N3a6-B479, O2-M122, Q-M242, R1a1'4-M198, R1b1a2-M73, R1b1'12-M269, R2a-M124, T1a-L206). The clusters are highlighted on the Nei genetic pairwise matrix between all the populations shown in the figure. The clans south-eastern Bashkirs are indicated by triangles, the regional Bashkir groups by quadrilaterals, and the other groups - by circles.

Обсуждение

Этнография выделяет два основных периода формирования башкирского этноса: период сложения древнебашкирского этноса (IX–X вв.) и период кыпчакской миграции (XI–XV вв.). Этнические сегменты, ассоциированные с обоими периодами, выделяются в составе юго-восточных башкир. Из обследованных родовых объединений три клана – бурзян, усерган и юрматы – представляют популяции, участвовавшие в сложении древнебашкирской этнической общности на Южном

Урале в I тысячелетии н.э. Клан кыпчакского круга в исторической литературе фиксируется в качестве самостоятельного союза племен Ете ырыу (семиродцы), к ним относятся кланы кыпчак, тамьян и тунгаур.

В составе генофонда обеих групп по маркерам Y-хромосомы, наследующимся также по отцовской линии, как и принадлежность к роду, выделяется наиболее ранний этнический субстрат, связанный с населением финно-угорского происхождения. В тоже время генофонды кланов, непосредственно влиявших на формирование древних башкир,

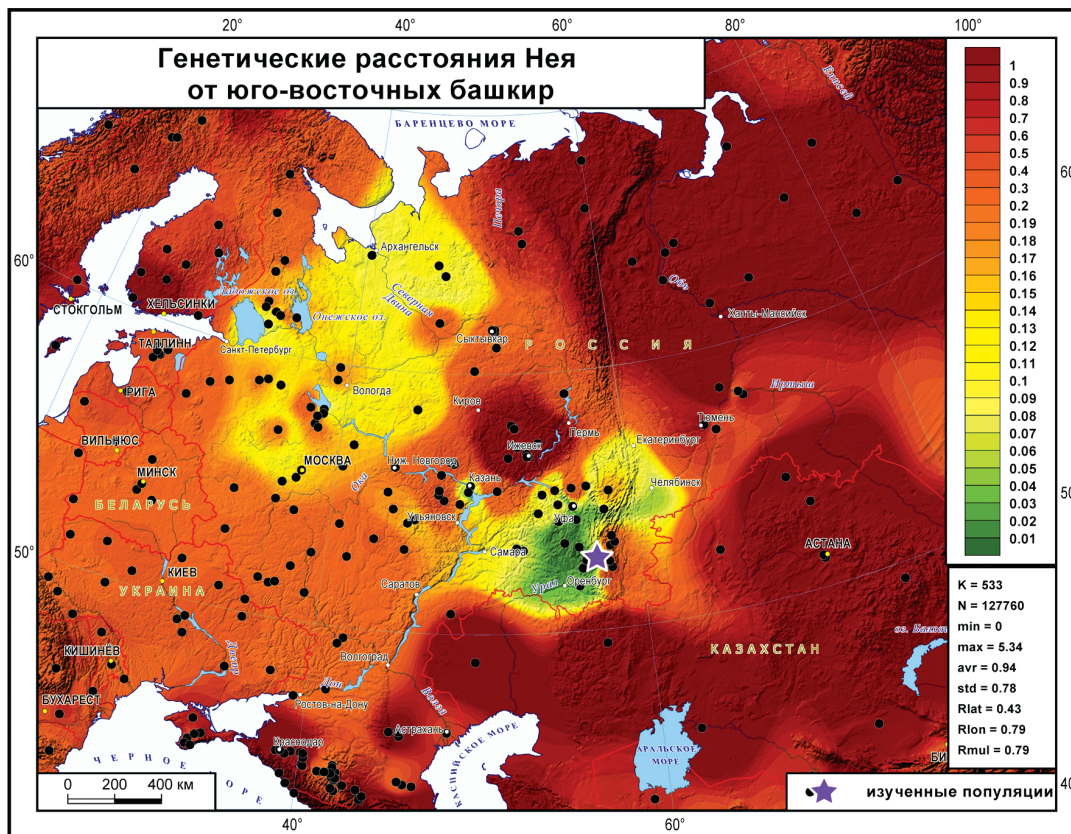


Рисунок 5. Карта генетических расстояний от юго-восточных башкир. Примечания: Ареалы популяций, генетически наиболее близких к юго-восточным башкирам, отражены желто-зелеными тонами и расположены в Урало-Поволжье и на северо-западе России. Карта построена по частотам 25 гаплогрупп Y-хромосомы. Черными точками на карте обозначены популяции сравнения (N=533 популяции), сиреневой звездой – положение популяции юго-восточных башкир.

Figure 5. Map of genetic distances from South-Northern Bashkirs. Notes: Areas of populations that are genetically closest to the South-Northern Bashkirs are colored in yellow-green tones and are located in the Ural-Volga region and in the north-west of Russia. The map is based on the frequencies of 25 haplogroups of Y-chromosome. Black dots on the map indicate populations for comparison (N = 533 populations), and the lilac star indicates the position of the South-Northern Bashkirs.

имеют явный степной сегмент, связанный с юго-западными территориями, что выражается в превалировании «переднеазиатских» и «западноевразийских» гаплогрупп. Одним из факторов этого взаимодействия, очевидно, стало расширение политического влияния Хазарского каганата. Генофонды, принявшие участие в формировании древнебашкирской этнической общности, более гетерогенны: каждый клан имеет собственный, отличный от других кланов, генетический портрет.

Более поздние влияния, отраженные в генетических портретах кланов, указывают на миграции кочевых групп уже в кыпчакский период. Генофонды кланов башкир кыпчакского круга (*кыпчак, тамъян, тунгаур*), в отличие от кланов древнебашкирского происхождения, более гомогенны: у них обнаруживается явное превалирование гаплогруппы **R1a1'4*-M198(xM458)** (56%). Среднее

генетическое расстояние между кланами кыпчакского круга ($d=0.53$) в три раза меньше среднего генетического расстояния между кланами древнебашкирского круга ($d=1.80$), что позволяет говорить о значительно большей гомогенности кыпчакских кланов.

Гомогенность кыпчакских племен и гетерогенность древнебашкирских могут указывать на различия потестарных систем у древнебашкирских и кыпчакских кланов, где функционировали разные принципы инклюзии иноэтнического компонента и межгруппового взаимодействия. В свою очередь, сохранению подобной структуры популяции способствовали кланово-улусная система башкир, основанная на вотчинном праве на землю, и многоукладное хозяйство, позволявшее сохранять экономическую базу клана [Азнабаев, 2016].

Заключение

Генофонд юго-восточных башкир представляет собой сложную структуру, отражающую различные периоды этногенеза и истории башкир, где явно выделяются два этнических сегмента: кланы, участвовавшие в сложении древнебашкирской этнической общности, и кланы исторически более позднего кыпчакского круга.

Параллельный анализ генофонда башкир (по маркерам Y-хромосомы, наследующимся также по отцовской линии, как и принадлежность к роду) и родовой структуры позволяет утверждать, что основной генетический пласт ассоциирован с финно-угорским населением Восточной Европы и Урала. Центральноеазиатское (монгольское) влияние на генофонд юго-восточных башкир выражено крайне слабо, что подтверждает тезис историографии о том, что Башкирия не входила в зону кочевания ордынского населения.

На модели юго-восточных башкир рассмотрена проблема влияния сложной потестарной системы на структуру генофонда. Древнебашкирские кланы слабо взаимодействовали с генофондами кланов кыпчакского происхождения, несмотря на большой период совместного проживания на юге исторической Башкирии. Однако кланы кыпчакского круга включили в себя значительные генетические компоненты древнебашкирских кланов, что указывает на то, что потестарная организация этих кланов была более ориентирована на инклюзию иноэтничного компонента. На сохранение структуры популяций влияли два основных фактора: кланово-улусная система и многоукладное хозяйство, обеспечивавшие правовую и экономическую самостоятельность башкирских кланов.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ФАНО России для Медико-генетического научного центра и в рамках Государственного задания ФАНО России для ИОГен РАН.

Библиография

Азнабаев Б.А. Башкирское общество в XVII – первой трети XVIII вв. Уфа: РИЦ БашГУ, 2016. 370 с.
Антропология башкир / Бермишева М.А., Иванов В.А., Киньябаева Г.А. и др. СПб.: Алетей, 2011. 496 с.
 Асфандияров А.З., Абсалямов Ю.М., Роднов М.И. Западные башкиры по переписям 1795-1917 гг. Уфа: Китап, 2001. 712 с.

Балаганская О.А., Лавряшина М.Б., Кузнецова М.А. и др. Генетическая структура по маркерам у хромосомы народов Алтая (России, Казахстана, Монголии) // Вестник Московского университета. Серия 23: Антропология, 2011. № 2. С. 25-36.
 Балановская Е.В., Агджоян А.Т., Жабагин М.К. и др. Татары Евразии: своеобразие генофондов крымских, поволжских и сибирских татар // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология, 2016. №3. С. 72-82.
 Балановская Е.В., Агджоян А.Т., Схаляхо Р.А. и др. Генофонд новгородцев: между севером и югом // Генетика, 2017а. Т. 53. № 11. С. 1338-1348.
 Балановская Е.В., Юсупов Ю.М., Схаляхо Р.А. и др. Генетические портреты семи кланов северо-западных башкир: генетический вклад финно-угорского компонента в генофонд башкир // Вестник Московского университета, Серия 23. Антропология, 2017б. № 4. С. 94-103.
 Биобанк Северной Евразии. Электронный ресурс. URL: www.биобанк.рф. (дата обращения – 20.06.2019).
 Богунов Ю.В., Жабагин М.К., Богунова А.А. и др. Генофонд коренных народов Дальнего Востока: генетическая реконструкция происхождения нанайских родов (бельды и самар) // Генетика, 2018. Т. 54. № 13. С. 99-102.
 Бромлей Ю.С. Этнос и эндогамия // Советская этнография, 1969. № 6. С. 84-91.
 Дамба Л.Д., Балановская Е.В., Агджоян А.Т. и др. Генофонд трех восточных родов тувинцев по данным полиморфизма Y-хромосомы. // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология, 2019. № 1. С. 74-85. DOI 10.32521/2074-8132.2019.1.074-085.
 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 23. Антропология, 2016. № 4. С. 59-68.
 Кошель С.М. Геоинформационные технологии в геногеографии // Современная географическая картография. М.: Дата+, 2012. С. 158-166.
 Кузеев Р.Г. Происхождение башкирского народа. Этнический состав, история расселения. М.: Наука. 1974. 576 с.
 Лобов А.С. Структура генофонда субпопуляций башкир. Автореф. ...канд. биол. наук. Уфа, 2009. С. 15.
 Рычков Ю.Г., Ящук (Балановская) Е.В. Генетика и этногенез // Вопросы антропологии, 1980. № 64. С. 23-39.
 Рычков Ю.Г., Ящук (Балановская) Е.В. Генетика и этногенез: состояние и тенденции генетического процесса в связи с особенностями развития народонаселения Европы (зарубежной) // Вопросы антропологии, 1983. Вып. 72. С. 3-17.
 Рычков Ю.Г., Ящук (Балановская) Е.В. Генетика и этногенез. Историческая упорядоченность генетической дифференциации народонаселения: модель и реальность // Вопросы антропологии, 1985. Вып 75. С. 97-116.
 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 23. Антропология, 2016. № 3. С. 86-96.
 Трофимова Н.В., Литвинов С.С., Хусаинова Р.И. и др. Генетическая характеристика популяций Волго-Уральского региона по данным об изменчивости Y-хромосомы // Генетика, 2015. Т. 51. № 1. С. 120-127.
 Чухряева М.И., Павлова Е.С., Напольских В.В. и др. Сохранились ли следы финно-угорского влияния в генофонде русского населения Ярославской области? Свидетельства Y-хромосомы // Генетика, 2017. Т. 53. № 3. С. 378-389.
 Фёдоров-Давыдов Г.А. Общественный строй Золотой Орды. М.: Изд-во МГУ, 1973. С. 26-28.
 Хусаинова Р. И., Ахметова В.Л., Кутуев И. А. и др. Генетическая структура народов Волго-Уральского региона и Средней Азии по данным Alu-полиморфизма // Генетика человека, 2004. Т. 40. № 4. С. 552-559.

Шитова С.Н. Народная одежда башкир // Археология и этнография Башкирии. Т. 3. Уфа, 1968. С. 125-227.

Юсупов Ю.М., Балановская Е.В., Жаблагин М.К. и др. Генофонд юго-западных башкир по маркерам Y-хромосомы: опыт междисциплинарного анализа // Генетика, 2018. № 54. С. 594-597.
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.

Сведения об авторах

Юсупов Юлдаш Мухамматович, к.и.н.;
ORCID ID: 0000-0002-7210-7136; ufa1980@yandex.ru;
Схаляхо Роза Арамбиевна, к.б.н.; ORCID ID: 0000-0002-4005-1887; shalyaho.roza@yandex.ru;
Агджоян Анастасия Торосовна, к.б.н.;
ORCID ID: 0000-0002-8776-2934; aagdzhojan@gmail.com;

Асылгужин Рафиль Рифгатович, к.филос.н.;
ORCID ID: 0000-0003-4302-665X; asrafil@yandex.ru;
Олькова Марина Викторовна, ORCID ID: 0000-0002-2322-6817; genetics@inbox.ru;
Султанова Гульфина Дамировна;
ORCID ID: 0000-0003-0056-4714; gulsultan@mail.ru;
Жаблагин Максат Кизатович, к.б.н.;
ORCID ID: 0000-0003-3414-0610; mzhabagin@gmail.com;
Кошель Сергей Михайлович, к.г.н.;
ORCID ID: 0000-0002-4540-2922; skoshel@mail.ru;
Балановская Елена Владимировна, д.б.н., профессор,
ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru;
Балановский Олег Павлович, д.б.н. профессор;
ORCID ID: 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru.

Поступила в редакцию 03.07.2019,
принята к публикации 18.10.2019.

Yusupov Y.M.¹⁾, Skhalyakho R.^{2,3,4)}, Agdzhojan A.T.^{4,5)}, Asilgujin R.¹⁾, Olkova M.V.⁵⁾, Sultanova G.¹⁾, Zhabagin M.K.⁶⁾, Koshel S.M.⁷⁾, Balanovsky O.^{4,5,8)}, Balanovska E.^{5,8)}.

¹⁾ Institute of Strategic Studies of the Republic of Bashkortostan, Kirov str., 15, Ufa, 450008, Russia;

²⁾ Research Park of St. Petersburg University, Botanicheskaya St., 17, Peterhof, St. Petersburg, 198504, Russia;

³⁾ FSIB «Institute of Toxicology» of Federal Medico-Biologocal Agency, Bekhtereva st., 1, St. Petersburg, 192019, Russia;

⁴⁾ Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Gubkina st., 3, Moscow, 119991, Russia;

⁵⁾ Federal State Budgetary Scientific Institution «Research Centre for Medical Genetics», Moskvorechie st., 1, Moscow, 115522, Russia;

⁶⁾ National Center for Biotechnology, Kurgalzhynskoye road, 13/5, Nur-Sultan, 010000, Kazakhstan;

⁷⁾ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Cartography and Geoinformatics, GSP 1, Moscow, 119991, Russia;

⁸⁾ Biobank of Northern Eurasia, Kotlyakovskaya st., 3, Moscow, 115201, Russia

ANALYSIS OF THE GENE POOL OF THE SOUTH-EASTERN BASHKIRS IN THE CONTEXT OF THEIR CLAN STRUCTURE (ACCORDING TO THE Y-CHROMOSOME POLYMORPHISM)

Materials and methods. We have studied the gene pools of 6 clans of the South-Eastern Bashkirs from 9 southern and south-eastern regions of Bashkiria (total selection N = 292).

The clan associations of ancient Bashkir origin are represented by Burzyan, Usergan and Yurmaty clans, and the Kypchak origin community unites Kypchak, Tamyan and Tungaur clans. All samples were studied by the wide panel of 68 SNP and 17 STR-markers of Y-chromosome.

Results. The research revealed the comparative genetic heterogeneity of the ancient Bashkir clans and the relative genetic homogeneity of the Kypchak origin clans. A high frequency of the «North-European» haplogroup **N3a4-Z1936** is specific for clans of ancient Bashkir (Usergan, Yurmaty) and Kypchak (Tungaur) origin. The haplogroup **R1a1'4*-M198(xM458)** is distinctive for Kypchak origin clans but it was also detected in the Yurmaty clan. The haplogroups of southern and south-western origin are characteristic for the ancient Bashkir circle clans: Burzyan clan – the haplogroup **R1b1'12-GG405**, Usergan – **J2*-M172(xM67, M12)**.

A parallel analysis of the gene pool and clan structure (by methods of multidimensional statistics and cartographic analysis) allowed the hypothesis that the main genetic layer is associated with the Finno-Ugric population of Eastern Europe and the Urals. The Central Asian (Mongolian) influence on the gene pool of the South-Eastern Bashkirs is extremely weak which confirms the thesis of historiography that Bashkortostan being unattractive for nomadic farming wasn't a part of the nomad zone of the Horde population.

Conclusion. *The problem of the potestary system effect on the gene pool structure is examined on the model of the south-eastern Bashkirs. The ancient Bashkir clans weakly interacted with the Kypchak clans at the gene pool level, despite the long period of cohabitation. However, the clans of the Kypchak circle included significant genetic components of the ancient Bashkir clans, thereby their potestary organization was oriented on the inclusion of the foreign ethnic component. The structure preservation of populations was determined by two factors: the clan-ulus system and the multi-structured economy.*

Keywords: gene geography; human population genetics; gene pool; Y-chromosome; haplogroup; south-eastern Bashkirs; Kypchaks; South Urals

References

- Aznabayev B.A. Bashkirskoye obschestvo v XVII – pervoy trety XVIII vv. [Bashkir society in XVII – first third of XVIII centuries]. Ufa, RIZ Bash GU, 2016. 370 p. (In Russ.).
- Antropologiya bashkir [Anthropology of Bashkirs] / Bermisheva M.A., Ivanov V.A., Kinyabayeva G.A. et al. SPb, Aleteya, 2011. 496 p. (In Russ.).
- Asphandiyarov A.Z., Absaliyev Y.M., Rodnov M.I. Zapadnye bashkiry po perepisyam 1795-1917 gg. [Western Bashkirs on the censuses of 1795-1917]. Ufa, Kitap, 2001. 712 p. (In Russ.).
- Balaganskaya O.A., Lavryashina M.B., Kuznetsova M.A. et al. Geneticheskaya struktura po markeram y khromosomy narodov Altaya (Rossii, Kazakhstana, Mongolii) [Gene pool of the Altay ethnic groups (from Russia, Kazakhstan, and Mongolia) analyzed by the chromosomal markers]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 23. Anthropologiya], 2011, 2, pp. 25-36. (In Russ.).
- Balanovska E.V., Agdzhoian A.T., Zhabagin M.K. et al. Tatarskiy Yevraziy: svoeobraznye genofondy krymskikh, povolzhskikh i sibirskikh tatar [The Tatars of Eurasia: peculiarity of Crimean, Volga and Siberian Tatar gene pools]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 23. Anthropologiya], 2016, 3, pp. 72-82. (In Russ.).
- Balanovska E.V., Agdzhoian A.T., Skhalyakho R.A. Genofond novgorodtsev: mezhdru severom i yugom. [Gene pool of the Novgorod population: between the North and the South]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2017, 53, 11, pp. 1338-1348. (In Russ.).
- Balanovska E.V., Yusupov Y.M., Skhalyakho R.A. et al. Geneticheskiye portrety semi klanov severo-zapadnykh Bashkir: geneticheskiy vklad finno-ugorskogo komponenta v genofond bashkir [Genetic portraits of seven clans of north-western Bashkirs: contribution of the Finno-Ugric genetic component to the Bashkirian gene pool]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 23. Anthropologiya], 2017, 4, pp. 94-103. (In Russ.).
- Biobank Severnoy Evrazii. [Biobank of Northern Eurasia]. Available at: <https://www.биобанк.рф>. (Accessed: 20.06.2019). (In Russ.).
- Bogunov Y.V., Zhabagin M.K., Bogunova A.A. et al. Genofond korenykh narodov Dal'nego Vostoka: geneticheskaya rekonstruktsiya proischozhdeniya nanayskikh rodov (bel'ldy I samar) [Gene pool of indigenous peoples of the Far East: the genetic reconstruction of the origin for the two Nanai clans (Beldy and Samar)]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2018, 54, 13, pp. 99-102. (In Russ.).
- Bromley Y.S. Etnos i endogamiya [Ethnos and endogamy]. *Sovetskaya etnografiya* [Soviet Ethnography], 1969, 6, pp. 84-91. (In Russ.).
- Damba L.D., Balanovska E.V., Agdzhoian A.T. et al. Genofond trekh vostochnykh rodov tuvintsev po dannym Y-khromosomy [Gene pool of three eastern Tuvan clans according to Y-chromosome polymorphism]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 23. Anthropologiya], 2019, 1, pp. 74-85. DOI 10.32521/2074-8132.2019.1.074-085. (In Russ.).
- Zhabagin M.K., Sabitov Zh.M., Agdzhoian A.T. et al. Genezis krupneyshey rodoplemennoy gruppy kazachov – Arghynov – v kontekste populyatsionnoy genetiki [Genesis of the largest tribal-clan group of the Kazakhs-argyns – in the context of the population genetics]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 23. Anthropologiya], 2016, 4, pp. 59-68. (In Russ.).
- Koshel S.M. Geoinformatsionnye tekhnologii v genogeografii [Geoinformation technologies in genogeography]. In: *Sovremennaya geograficheskaya kartografiya* [Modern geographical cartography]. Moscow, Data+ Publ., 2012, pp. 158-166. (In Russ.).
- Kuzeev P.G. Proischozhdeniye bashkirskogo naroda [Origin of Bashkir people. Ethnic composition, history of settlement]. Moscow, Nauka, 1974. 576 p. (In Russ.).
- Lobov A.S. *Struktura genofonda subpopulyatsiy bashkir* [Gene pool structure of Bashkir subpopulations]. PhD Thesis in Biology. Ufa, 2009. .16 p. (In Russ.).
- Nei M. *Molecular Population Genetics and Evolution*. Amsterdam, North-Holland Publ. Co., 1975. 288 p.
- Rychkov Y.G., Yaschuk (Balanovska) E.V. Genetika i etnogenez [Genetics and ethnogenesis]. *Vopr. antropologii* [Anthropology issues], 1980, 64, pp. 23-39. (In Russ.).
- Rychkov Y.G., Yaschuk (Balanovska) E.V. Genetika i etnogenez: sostoyaniye i tendentsii geneticheskogo protsessa v svyazi s osobennostyami razvitiya narodonaseleniya Yevropy (zarubezhnoy) [Genetics and ethnogenesis: state and trends of the genetic process in connection with the peculiarities of the development of the population of Europe (foreign)]. *Voprosy Antropologii* [Anthropology Reviews], 1983, 72, pp. 3-17. (In Russ.).
- Rychkov Y.G., Yaschuk (Balanovska) E.V. Genetika i etnogenez. Istoricheskaya uporyadochennost' geneticheskoy differentsiatsii narodonaseleniya: model' i realnost' [Genetics and ethnogenesis. Historical order of the genetic differentiation of population: model and reality]. *Voprosy Antropologii* [Anthropology Reviews], 1985, 75, pp. 97-116. (In Russ.).
- Skhalyakho R.A., Zhabagin M.K., Yusupov Y.M. et al. Genofond turkmen Karakalpakstana v kontekste populyatsiy Zentralnoy Azii (polimorfizm Y-khromosomy) [Gene pool of turkmens Karakalpakstan in their Central Asian context (Y-chromosome polymorphism)]. *Moscow University Anthropology Bulletin* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 23. Anthropologiya], 2016, 3, pp. 86-96. (In Russ.).
- Trofimova N.V., Litvinov S.S., Khusainova R.I. et al. Geneticheskaya kharakteristika populyatsiy Volgo-Ural'skogo regiona po dannym ob izmenchivosti Y-khromosomy [Genetic characteristics of the populations of the Volga-Ural region according to the data on the variability of the Y-chromosome]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2015, 51, 1, pp. 120-127. (In Russ.).
- Chukhryaeva M.I., Pavlova E.S., Napolskikh V.V. et al. Sochraniili li sledy finno-ugorskogo vliyaniya v genofonde russkogo naseleniya Yaroslavskoy oblasti? Svidetel'stva Y-khromosomy [Is there a Finno-Ugric component in the Gene Pool of Russians from Yaroslavl Oblast? Evidence from Y-chromosome]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2017, 53, 3, pp. 388-399. (In Russ.).
- Fedorov-Davydov G.A. *Obschestvennyy story Zolotoy Ordy* [Social structure of the Golden Horde]. Moscow, MSU Publ., 1973, pp. 26-28. (In Russ.).

Khusainova R.I., Akhmetova V.L., Kutuyev I.A. et al. Geneticheskaya struktura narodov Volgo-Uralskogo regiona b Sredney Azii po dannym Alu-polimorfizma [Genetic structure of the Volga-Ural and Central Asian populations inferred from the data on Alu-polymorphism]. *Genetika cheloveka* [Russian Journal of Genetics], 2004, 40, 4, pp. 443-449. (In Russ.).

Shitova S.N. Narodnaya odezhda bashkir [Bashkir folk clothes]. In: *Archeologiya i etnografiya Bashkirii* [Archaeology and Ethnography of Bashkiria]. Ufa, 1968, III, pp.125-227. (In Russ.).

Yusupov Y.M., Balanovska E.V., Zhabagin M.K. et al. Genofond yugo-zapadnykh bashkir po markeram Y-chromosomy: opyt mezhdisciplinarnogo analiza [Y-Chromosome gene pool of Southwest Bashkirs: the experience of interdisciplinary analysis]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2018, 54, pp. 594-597. (In Russ.).

Yusupov Y.M., Skhalyakho R.A., Agdzhoyan A.T. et al. Rodovye obyedineniya severo-vostochnykh bashkir v svete dannykh genogeografii (po polimorfizmu Y-chromosomy) [Clans of the North-Eastern Bashkirs in the light of genogeography (according to polymorphism of Y-chromosome)]. *Vestnik Akademii nauk Respubliki Bashkortostan* [The Herald of the ASRB], 2016, 21, 4 (84), pp.16-25. (In Russ.).

Balanovsky O., Dibirova K., Dybo A. et al. The Geographic Consortium. Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus Region. *Mol. Biol. Evol.*, 2011, 28, pp. 2905-2920. DOI: 10.1093/molbev/msr126.

Balanovsky O., Zhabagin M., Agdzhoyan A. et al. Deep phylogenetic analysis of haplogroup G1 provides estimates of SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome and reveals migrations of Iranian speakers. *PLoS One*, 2015, 7. Epub ahead of print. DOI: org/ 10.1371/journal.pone.0122968.

Balanovsky O., Gurianov V., Zaporozhchenko V. et al. Phylogeography of human Y-chromosome haplogroup Q3-L275 from an academic/citizen science collaboration. *BMC Evol. Biol.*, 2017, 17, Suppl 1. P. 18. DOI: 10.1186/s12862-016-0870-2.

Balanovsky O., Chukhryaeva M., Zaporozhchenko V. et al. Genetic Differentiation between Upland and Lowland Populations Shapes the Y-Chromosomal Landscape of West Asia Populations. *Human Genetics*, 2017, 136, 4, pp 437-450. DOI:10.1007/s00439-017-1770-2.

Balinova N., Post H., Kushniarevich A. et al. Y-chromosomal analysis of clan structure of Kalmyks, the only European Mongol people, and their relationship to Oirat-Mongols of Inner Asia. *Eur. J. Hum. Genet.*, 2019, 27, pp. 1466-1474.

Illumäe AM, 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, 99(1), pp.163-73. DOI: 10.1016/j.ajhg.2016.05.025.

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, 25 (4), pp. 459-466. DOI: 10.1101/gr.186684.114.

Post H., Németh E., Klima L. et al. Y-chromosomal connection between Hungarians and geographically distant populations of the Ural Mountain region and West Siberia. *Scientific Reports*, 2019, 9 (7786). DOI: 10.1038/s41598-019-44272-6.

Zhabagin M., Balanovska E., Sabitov Z. et al. The Connection of the Genetic, Cultural and Geographic Landscapes of Transoxiana. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1), p. 3085. DOI: 10.1038/s41598-017-03176-z.

Information about Authors

Yusupov Yuldash M., PhD in History;
ORCID ID: 0000-0002-7210-7136; ufa1980@yandex.ru;

Skhalyakho Roza A., PhD in Biology;
ORCID ID: 0000-0002-4005-1887; shalyaho.roza@yandex.ru;

Agdzhoyan Anastasiya T., PhD in Biology;
ORCID ID: 0000-0002-8776-2934; aagdzhoyan@mail.ru;

Asilgujin.Rafil, PhD in Philosophy;
ORCID ID: 0000-0003-4302-665X; asrafil@yandex.ru;

Olkova Marina V., ORCID ID: 0000-0002-2322-6817;
genetics@inbox.ru;

Sultanova Gulфина., ORCID ID: 0000-0003-0056-4714;
gulsultan@mail.ru;

Zhabagin Maxat K., PhD in Biology;
ORCID ID: 0000-0003-3414-0610; mzhabagin@gmail.com;

Koshel Sergey M., PhD in Geography;
ORCID ID: 0000-0002-4540-2922; skoshel@mail.ru;

Balanovska Elena V., Doctor in Biology, Professor;
ORCID ID: 0000-0002-3882-8300; balanovska@mail.ru;

Balanovsky Oleg P., Doctor in Biology, Professor RAS;
ORCID ID: 0000-0003-4218-6889; balanovsky@inbox.ru.