

УДК 575.1

СОХРАНИЛИСЬ ЛИ СЛЕДЫ ФИННО-УГОРСКОГО ВЛИЯНИЯ В ГЕНОФОНДЕ РУССКОГО НАСЕЛЕНИЯ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ? СВИДЕТЕЛЬСТВА Y-ХРОМОСОМЫ

© 2017 г. М. И. Чухряева^{1,2}, Е. С. Павлова³, В. В. Напольских⁴, Э. В. Гарин⁵, А. С. Клопов⁶,
С. Н. Темнякин⁷, В. В. Запорожченко^{1,2}, А. Г. Романов¹, А. Т. Агджоян^{1,2}, О. М. Утевская⁸,
Н. В. Маркина², С. М. Кошель⁹, О. П. Балановский^{1,2}, Е. В. Балановская¹. *

¹Медико-генетический научный центр, Москва 115478

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991

³Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль 150003

⁴Удмуртский государственный университет, Институт социальных коммуникаций, Ижевск 426034

⁵Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Борок 152742

⁶Музей Мологского края (Рыбинский музей-заповедник), Рыбинск 152901

⁷“Этнографический музей кацкарей”, дер. Мартыново, Ярославская обл., 152846

⁸Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина, Харьков 61022, Украина

⁹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
кафедра картографии и геоинформатики, Москва 119991

*e-mail: balanovska@mail.ru

Поступила в редакцию 10.06.2016 г.

Верхнее Поволжье в VIII–X вв. являлось зоной контактов населения, говорившего на финно-угорских, славянских и скандинавских языках. Однако неизвестен вклад этих групп населения в генофонд современной русской популяции Верхнего Поволжья. Для ответа на этот вопрос по широкой панели STR и SNP маркеров Y-хромосомы изучены четыре популяции Ярославской области ($N = 132$ человека). Две из них оказались генетически схожи: в сборной выборке коренного русского населения Ярославской области и этнографической группе кашкарей мажорной гаплогруппой выступает R-M198(xM458). Более половины генофонда третьей популяции – этнографической группы сицкарей – составляет гаплогруппа R-M458. В генофонде четвертой популяции – потомков населения г. Молога – мажорной гаплогруппой является N-M178. Субтипирование N-M178 выявило различные пути проникновения этой гаплогруппы в генофонды популяций Ярославского Поволжья: в большинстве русских популяций преобладает субвариант N3a3-CTS10760, в сборной выборке Ярославской области в равной степени представлены субварианты N3a3-CTS10760 и N3a4-Z1936, а в генофонде мологжан доминирует субвариант N3a4-Z1936, характерный для населения севера Восточной Европы и Волго-Уральского региона. Совокупность полученных результатов может указывать на сохранение финно-угорского пласта в генофонде мологжан, на значительный вклад славянской колонизации в формирование генофонда населения Ярославского Поволжья и позволяет выдвинуть гипотезу о большем генетическом вкладе низовой (Ростово-Суздальской), а не верховой (Новгородской) волны славянской экспансии.

Ключевые слова: генофонд, геногеография, Y-хромосома, SNP, STR, русские, Ярославская область, финно-угры, меря, сицкари, кашкари, мологжане.

DOI: 10.7868/S0016675817030043

На протяжении VIII–X веков н.э. Верхнее Поволжье входило в зону контактов населения, говорившего на финно-угорских, славянских и скандинавских языках. Этот регион был пограничным и между различными группами финно-угорских народов. Здесь обнаруживаются следы трех групп древних (реконструируемых только по данным топонимики) языков финно-волжской ветви: мерянских, северно-финских и верхне-

волжских [1]. Позднее обнаруживается след и прибалтийско-финской ветви, на языках которой говорят вепсы и карелы. По историческим данным регион был к X–XI в. заселен летописной мерей. Анализ субстратной топонимии показывает, что языки мери принадлежали в целом к западному (финно-волжскому) кругу финно-угорской лингвистической группы [2–5]. Миграция прибалтийских финнов – предков вепсов – в

Ярославское Поволжье относится к более позднему времени (примерно середина IX в.) [6], а самая поздняя миграция прибалтийских финнов (карел) на верхнюю Волгу – к XVII в. Скандинавский компонент фиксируется в Ярославском Поволжье не позднее IX века [7]. Славянское население в Ярославское Поволжье проникает в последние века I тыс. н.э. и складывается из двух колонизационных потоков: ростово-суздальского (низового) и новгородского (верхового), соотношение которых в колонизации северо-востока Древней Руси было различным и требует дополнительного изучения [7–9]. Неполнота данных гуманитарных наук не позволяет надежно реконструировать эти миграции и оценить вклад финно-угорских народов (из которых наиболее значимым предполагается мерянский) в формирование современного русского населения Верхнего Поволжья. Поэтому полезно использовать возможности современной популяционной генетики, которая может дать новую важную информацию и верифицировать старые гипотезы. Наиболее эффективным генетическим инструментом при реконструкции исторических миграций служат маркеры Y-хромосомы, чувствительные даже к небольшим межпопуляционным различиям [10–16].

В Поволжье по маркерам Y-хромосомы нашим коллективом изучен генофонд коренного населения Тверской и Костромской областей [17] (граничащих с Ярославской областью), в работах других авторов представлены данные о генофондах Нижегородской и Ивановской областей [18, 19], хотя и по узкой панели маркеров. При этом генофонд Ярославской области, важный для понимания истории Верхнего Поволжья, по маркерам Y-хромосомы освещен недостаточно: ранее опубликованная [19] выборка мала ($N = 23$), а панель изученных маркеров слишком узка по современным меркам.

Генофонд летописных мерян неизвестен – лишь данные палеодНК смогут его надежно реконструировать. Но можно надеяться, что всесторонний анализ генофонда современного населения Ярославской области позволит нам обнаружить генетический след этого финно-угорского народа, некогда населявшего земли в окрестностях Рыбинского водохранилища. Давно установлено, что у большинства финно-угорских народов наиболее частой (хотя и далеко не единственной) является гаплогруппа N-M178 [14, 20]. Поэтому нами проведен дополнительный анализ популяций Ярославского Поволжья по новым субветвям гаплогруппы N-M178, выявленным при ее полногеномном анализе [21].

Основная задача нашего исследования – изучение генофонда популяций Ярославской области по широкой панели маркеров Y-хромосомы и оценка их генетической близости к финно-угор-

ским и славянским популяциям Европы и Урала. Для корректного решения этой задачи необходимо учесть реально сложившуюся популяционную структуру населения Ярославской области. Поскольку русское население Ярославской области подразделялось на ряд этнографических групп, мы предприняли специальные усилия для изучения генофонда двух ныне идентифицируемых групп – сицкарей и кацкарей. Третья изученная популяция – бывшее население г. Мологи и Мологского района – согласно некоторым версиям археологов могла сохранить древние мерянские пласты [22]. Четвертая популяция представляет сборную выборку из населения разных районов Ярославской области и дает точку отсчета – общую характеристику ее современного коренного русского населения, не подразделенного на этнографические группы. А все четыре популяции вместе позволяют охватить значительную часть генетического разнообразия Ярославского Поволжья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проведен в ходе нескольких экспедиционных выездов 2013–2015 гг., организованных лабораторией популяционной генетики человека ФГБНУ “МГНЦ” и лабораторией геномной географии ИОГен РАН при участии сотрудников Этнографического музея кацкарей, музея Мологского уезда и Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. Обследованы населенные пункты пяти районов Ярославской области ($N = 132$ человека). Они представляют четыре популяции: коренное русское население Ярославской области ($N = 42$), две выявляемые этнографические группы – кацкари ($N = 37$) и сицкари ($N = 30$), территориальную группу жителей г. Молога (затопленного Рыбинским водохранилищем) и Мологского района ($N = 23$). Для сицкарей собрана практически субтотальная выборка – в настоящее время данная группа является крайне малочисленной. Поскольку выборки невелики по численности, их особенности рассматриваются нами лишь как тенденции.

Для каждого обследуемого составлялась родословная на глубину трех поколений, и в выборку включались только те неродственные между собой индивиды, все предки которых до третьего поколения принадлежали к данной популяции и считали себя русскими. Обследование проведено на основе письменного информированного согласия и под контролем Этической комиссии ФГБНУ “МГНЦ”.

Сицкари. Ареал этой этнографической группы находится в бассейне р. Сить, от которой и происходит их самоназвание. Существует ряд гипотез происхождения сицкарей, наиболее убедительная из которых указывает на их карельское про-

исхождение [23]. Сами же сицкари предпочитают версию своего происхождения от монголо-татарских групп. Однако ни одна из этих версий не подтверждена лингвистическими или антропологическими данными.

Образцы Y-хромосомы сицкарей (места рождения дедов по отцовской линии обследованных нами сицкарей) происходят из 22 населенных пунктов: Большая Новинка ($N = 1$), Глинник ($N = 2$), Городищи ($N = 1$), Овинчищи ($N = 1$), Игнатово ($N = 3$), Княгинино ($N = 1$), Копань ($N = 2$), Коростель ($N = 1$), Красково ($N = 1$), Малая Новинка ($N = 1$), Минюшино ($N = 1$), Михайловское ($N = 2$), Никитинское ($N = 2$), Новый Покровок ($N = 1$), Олений Хутор ($N = 1$), Покровское на Сити ($N = 1$), Рысье ($N = 1$), Семеновка ($N = 3$), пос. Волга ($N = 1$), Старое Мерзлеево ($N = 1$), Строчново ($N = 1$), Ульяниха ($N = 1$).

Кацкари. Ареал кацкарей охватывает группу деревень бассейна р. Кадка с центром в селе Мартыново Мышкинского района. Выделение их в качестве этнографической группы дискуссионно. С одной стороны, имеются некоторые особенности говора кацкарей и исторические документы о наименовании этого ареала “Кацкий стан”. Но с другой стороны, самоназвание “кацкари” стало широко употребляться местными жителями лишь недавно (в начале девяностых годов XX в.). Усилиями местных краеведов созданы газета, словарь и музей-заповедник, постулирующие идею существования кацкарей. Новая идентичность признается группой. Поэтому кацкари могут представлять собой пример не возрождения, а новообразования субэтнической группы, которое происходит на наших глазах [24].

Образцы Y-хромосомы кацкарей происходят из 25 населенных пунктов: Красный Холм ($N = 1$); Антеплево ($N = 1$), Большое Поповичево ($N = 1$), Владышино ($N = 1$), Воскресенское ($N = 1$), Дьяконовка ($N = 1$), Жуково ($N = 1$), Коренево ($N = 1$), Кривцово ($N = 1$), Кузьмадемьянка ($N = 1$), Мартыново ($N = 6$), Нефино ($N = 2$), Парфеново ($N = 2$), Перемосье ($N = 1$), Сопино ($N = 2$), Тишаево ($N = 1$), Хороброво ($N = 1$), Чернево ($N = 1$), Черноусово ($N = 1$), Юрьевское ($N = 2$), Мосягино ($N = 1$), Плишкино ($N = 3$), Мякишево ($N = 1$), Ильинское ($N = 1$), г. Санкт-Петербург ($N = 2$).

Население затопленного города Молога. В I тыс. н.э.—начале II тыс. н.э. бассейн Мологи был населен племенами, говорившими на финно-угорских языках. Хотя они заселяли весь регион современной Ярославской области, но на территории Молого-Шекснинской низменности найдены наиболее поздние финно-угорские захоронения. Например, в погребальном инвентаре Зубаревского могильника (XII—XIII вв.) хорошо фиксируются мерянские элементы [22, 25]. Город Молога и

вся юго-восточная часть Молого-Шекснинской низменности были затоплены в середине XX в. при строительстве Рыбинского водохранилища. Поэтому продолжение археологических исследований невозможно, но еще возможно провести генетическое исследование населения, предки которого были родом из Мологи: большинство жителей г. Мологи было компактно расселено по близлежащим населенным пунктам Ярославской области и до сих пор считает себя моголжанами. Можно надеяться, что исследование их генофонда поможет реконструировать пласт генофонда мерян, наиболее долго сохранявшийся в этом регионе при славянской экспансии.

Образцы Y-хромосомы моголжан происходят из 16 населенных пунктов: д. Могоги ($N = 1$), Большое Плесо ($N = 1$), Молога ($N = 8$), Остроги ($N = 1$), Екимовское ($N = 1$), Сивково ($N = 1$), Кибатово ($N = 1$), Рыбинск ($N = 1$), Савино ($N = 1$), Новинка ($N = 1$), Харино ($N = 1$); Базыки ($N = 1$); Верхне-Никульское ($N = 1$); Полтинино ($N = 1$); Ильинское ($N = 1$); Чурилово Большое ($N = 1$).

Сборная выборка из населения разных районов. Эта выборка включает коренное русское население Брейтовского, Рыбинского, Мышкинского и Угличского районов Ярославской области и используется для сравнения с локальными популяциями сицкарей, кацкарей и моголжан в качестве общей характеристики населения Ярославской области.

Образцы Y-хромосомы сборной выборки русских Ярославской области происходят из 26 населенных пунктов: Березовка ($N = 1$), Брейтово ($N = 2$), Высоково ($N = 1$), Городищи ($N = 1$), Иванцево ($N = 1$), Ильинское ($N = 1$), Кривец ($N = 1$), Кривцово ($N = 1$), Левайцево ($N = 1$), Мартнево ($N = 1$), Мелентьево ($N = 2$), Михальково ($N = 1$), Мышкин ($N = 4$), Новый Посад ($N = 1$), Пасынково ($N = 1$), Прозорово ($N = 3$), Редимское ($N = 1$), Рыбинск ($N = 4$), Себельское ($N = 2$), Сутка ($N = 6$), Тутаев ($N = 1$), Увожино ($N = 1$), Х. Высокий ($N = 1$), Холопово ($N = 1$), Чурилово Большое ($N = 1$), Шулец ($N = 1$).

Генотипирование. Материалом для генотипирования служила тотальная ДНК, выделенная из слюны фенол-хлороформным методом. Все образцы были исследованы по двум системам генетических маркеров — SNP и STR маркерам Y-хромосомы. Генотипирование SNP маркеров проводилось методом ПЦР в реальном времени на приборах Step One Plus и 9700HT (Applied Biosystems) с использованием технологии Taqman (Applied Biosystems). Анализировался полиморфизм 50 SNP маркеров: H-89, C-M130, E-YAP, E-P147, E-P177, E-P179, E-M215, E-M96, E-M35, E-M78, E-M123, D-M174, G-M201, G-M285, G-P15, G-P16, G-M406, G-P303, I-M170, I-M253, I-M223, I-P37.2, J-M304, J-M267, J-P58, J-M172, J-M67, J-M92,

J-M12, J-M47, L-M20, L-M27, L-M317, L-M357, NO-M214, N-M178, N3a3-CTS10760, N3a4-Z1936, O-M175, O-M122, QR-M45, Q-M242, R-M207, R-M198, R-M458, R-M343, R-M269, R-L23, R-M124, T-M70. Были выявлены 15 гаплогрупп, по которым и проводился дальнейший анализ. Фрагментный анализ 17 локусов STR маркеров Y-хромосомы проведен с использованием коммерчески доступного набора Y-filer PCR Amplification Kit (Applied Biosystems) на генетическом анализаторе ABI 3130xl (Applied Biosystems) с последующей обработкой данных в программе Gene Mapper (Applied Biosystems). Исследованы локусы: DYS19, DYS385a, DYS385b, DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS437, DYS438, DYS439, DYS448, DYS456, DYS458, DYS635, GATAH4.

Статистический анализ. Для характеристики финно-угорского населения использованы все доступные данные о полиморфизме Y-хромосомы в популяциях западных и восточных финно-язычных народов Европы и Урала: архивные данные нашего коллектива, представленные в базе данных Y-base, и литературные данные [18–20, 26–42].

Генетические расстояния между анализируемыми популяциями рассчитаны в программе DJ [17] и визуализированы на графиках многомерного шкалирования в программе Statistica 6.0 (StatSoft. Inc., 2001) [43]. Для построения графика 3 использовалась панель из 16 гаплогрупп A-M91, B-M60, C-M130, D-M174, E-M35, G-M201, I-M170 (xM253, M223, P37.2), I-M253, I-M223, I-P37.2, J-M267, J-M172, N-LLYG, R-M198 (xM458), R-M458, R-M269. Для построения графика 4 использовалась панель из 13 гаплогрупп: C-M130, DE-P205, G-L116, H-M69, I-M170, J-M304, L-M11, N-M231, O-M175, Q-M242, R1-M173, R2-L261, T-L206. Филогенетические сети по STR гаплотипам Y-хромосомы созданы в программах Network 4.1.1.2 (Fluxus Technology Ltd., www.fluxus-engineering.com) и Network Publisher (Fluxus Engineering, Clare, U.K.) на основе алгоритма reduced median. Для построения сетей использованы данные из работ [44, 45]. Поиск совпадающих гаплотипов проведен в программе Haplomatch [44].

Карты генетических расстояний и распространения отдельных гаплогрупп построены с помощью программного пакета GeneGeo, созданного под руководством О.П. Балановского [46–48].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ суммарной выборки ($N = 132$) позволяет создать общий генетический портрет русского населения Ярославской области. Он представлен (таблица) тремя наиболее частыми гаплогруппами: R-M198 (xM458) (34%); R-M458 (24%);

N-M178 (11%), включая два субварианта этой гаплогруппы – N3a3-CTS10760 и N3a4-Z1936. Еще десять гаплогрупп встречены с частотой менее 10%: I-M253 (8%); R-L23 (7%); I-P37 (5%); E-M35 (2%); E-M78 (2%); J-P58 (2%); G-M406 (1%); I-M170 (xM253, M223, P37) (1%); J-M172 (1%); J-M92 (1%).

Наиболее частые гаплогруппы – R-M198 (xM458), R-M458, N-M178 – составляют 70%, а вместе с вариантами гаплогруппы I – около 80% всего генофонда Ярославской области (рис. 1). Такой спектр гаплогрупп типичен для русского населения средней полосы России [17] и в наиболее общих чертах подтверждает результаты, полученные ранее для населения Ярославской области в работе [19]. Однако новые данные получены не только по шестикратно большей выборке, но и с большим уровнем филогенетического разрешения (генотипированы варианты гаплогрупп N-M198, N-M178, I-M170, гаплогруппа R-M269 и т.д.), что позволяет надежнее реконструировать историю формирования генофонда этого региона.

На графике многомерного шкалирования, построенном по панели из 16 гаплогрупп Y-хромосомы (рис. 2), две из четырех популяций Ярославской области – кацкари и сборная выборка – вошли в один тесный кластер вместе с большинством восточнославянских популяций. К этому кластеру близки популяции Мордовии (мокша и эрзя). Третья популяция Ярославской области – сицкари – отличается генетическим своеобразием и несколько обособлена от других и славянских, и финно-угорских популяций. Четвертая популяция Ярославской области – мологжане – вошла в финно-угорский кластер, включивший также популяции Русского Севера (по данной панели маркеров изучено население Псковской и Новгородской областей).

Поскольку для большинства финно-угорских популяций имеются данные лишь по узкой панели из 13 гаплогрупп Y-хромосомы, без субтипирования вариантов гаплогрупп R и I, важных для понимания генетической истории региона, эти популяции отражены на графике многомерного шкалирования по узкой панели маркеров (рис. 3). Из четырех четких кластеров графика – угорского, финно-волжского, восточнославянского и Северо-Восточной Европы (включившего и прибалтийских финнов, и балтов, и популяции Русского Севера) наибольшей специфичностью обладает угорский кластер – в него вошли лишь популяции угорской языковой группы: ханты и манси.

Популяции Ярославской области расположились так же, как и на предыдущем графике: мологжане кластеризуются с популяциями Русского Севера, Новгородской области и финно-язычными народами, что может указывать на наличие в

Частоты гаплогрупп Y-хромосомы (%) в обследованных популяциях Ярославской области

Гаплогруппа	Сум- марная выборка	Сиц- кари	Кац- кари	Молог- жане	Сбор- ная выборка
<i>N</i>	132	30	37	23	42
T-M70	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
R-M124	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
R-L23	6.8	0.0	16.2	4.3	4.8
R-M269 (xL23)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
R-M343 (xM269)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
R-M458	24.2	56.7	16.2	13.0	14.3
R-M198 (xM458)	34.1	23.3	40.5	30.4	38.1
Q-M242	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
O-M122	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
N3a4-Z1936	6.8	0.0	0.0	26.1	7.1
N-M178	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
N3a3-CTS10760	4.5	3.3	0.0	8.7	7.1
J-M12	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
J-M92	0.8	0.0	0.0	0.0	2.4
J-M67 (xM92)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
J-M172 (xM47, M67, M12)	0.8	0.0	0.0	4.3	0.0
J-M47	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
J-P58	2.3	6.7	0.0	0.0	2.4
J-M267 (xP58)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
I-M223	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
I-M 170 (xM253, P37, M223)	0.8	0.0	0.0	0.0	2.4
I-M253	8.3	0.0	10.8	4.3	14.3
I-P37.2	5.3	0.0	10.8	4.3	4.8
G-M406	0.8	0.0	0.0	0.0	2.4
G-P303	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
G-P16	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
G-P15 (xP16, P303, M406)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
G-M201 (xM285, P15)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
G-M285	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
E-M78	2.3	0.0	5.4	4.3	0.0
E-M35 (xM78)	2.3	10.0	0.0	0.0	0.0
C-M217	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

генофонде мологжан довольно мощного пласта дославянского населения [14, 50].

Все три другие популяции Ярославской области – кацкари, сборная и суммарная – входят в общий кластер русских популяций Центральной и Южной России, украинцев и белорусов. Отличие их генофонда от северных русских популяций и финно-угорских народов может свидетельствовать в пользу того, что территория современной Ярославской области заселялась в ходе низовой, Ростово-Суздальской, миграции. Эта гипотеза подтверждается генетической близостью современного населения Новгородской области к по-

пуляциям Русского Севера и финно-угорским народам, но не к суммарной и сборной выборкам русских Ярославской области. Если бы при заселении славянами Ярославского Поволжья преобладала верховая волна миграций, то можно было ожидать, что ее современное население будет генетически ближе к генофонду Русского Севера, а не к популяциям областей Центральной России.

Картографирование генетических расстояний от каждой из выборок Ярославской области (рис. 4) подтверждает и уточняет эти выводы. Зона максимального сходства с суммарной выборкой русского населения Ярославской области охватывает сосед-



Рис. 2. Население Ярославской области в контексте окружающих популяций: график многомерного шкалирования по данным субтипирования 16 гаплогрупп: А-М91, В-М60, С-М130, D-М174, Е-М35, G-М201, I-М170 (хМ253, М223, Р37.2), I-М253, I-М223, I-Р37.2, J-М267, J-М172, N-LLYG, R-М198 (хМ458), R-М458, R-М269 (показатель стресса = 0.086; алиенации = 0.102). Названия популяциям даны для краткости по названию областного центра изучаемой области. Данные взяты из работ: [17] – Белгород, Воронеж, Кострома, Курск, Псков-1, Псков-2, Орел, Смоленск, Тверь; [27] – белорусы; данные этой работы: кашкари, мологжане, Ярославль, сицкари, Ярославль суммарно; неопубликованные данные лаборатории популяционной генетики человека: Великий Новгород, литовцы, мокша, эрзя, украинцы; [20, 28, 29, 32, 39] – коми; [20, 29, 31, 32, 34, 37, 39] – венгры; [20, 29, 39, 40] – карелы; [20, 29, 32, 34–42] – эстонцы и финны.

ние области Центральной России (рис. 4,А) – Тверскую, Владимирскую, Костромскую, Московскую, Ивановскую и лишь отчасти заходит на окраины Новгородской и Вологодской областей. Иными словами, зона наибольшего генетического сходства с генофондом населения Ярославской области охватывает Волго-Окское междуречье и Верхнее Поволжье и не простирается выше на север. Если рассматривать только сборную выборку русских Ярославской области, то картина становится еще наглядней (рис. 4,В): зона генетического сходства простирается не только на все Верхнее Поволжье (Ярославскую, Тверскую, Московскую, Костромскую и Ивановскую области), но и идет дальше на юг вплоть до Ростовской области. При этом с популяциями Русского Севера сборная выборка почти не обнаруживает генетического сходства, хотя и обнаруживает сходство с популяциями Волго-Уральского региона (марийцами, удмуртами, чувашами).

Все эти факты, собранные вместе, показывают, что основные черты генофонда Ярославской области сближают его с генофондом Центральной России и других восточных славян (украинцев и белорусов), что может говорить в пользу гипотезы формирования генофонда Ярославского Поволжья при преобладании низовой (Ростово-Суздальской) славянской экспансии, а не верхов-

вой (Новгородской) волны миграций. Конечно, надежно реконструировать генофонд новгородцев по современному населению проблематично из-за высылки новгородцев после падения Новгородской республики в 1478 г. Только данные палеодНК смогут внести ясность в вопросы направления и интенсивности генетических потоков славянской колонизации.

Финно-угорский вклад в генофонд современного населения Ярославского Поволжья был или весьма ограниченным, или же снизился в результате более поздних массовых миграций славянского населения. Вместе с тем нельзя исключить, что летописная мера сформировалась на древнем балто-славянском субстрате и представляла собой в значительной мере центрально-европейское по происхождению население (потомков создателей верхневолжских культур шнуровой керамики и боевых топоров), перешедшее на финно-угорский язык (обоснование этой гипотезы см. [49]). В этом случае их генофонд должен быть близок к наиболее древним балто-славянским племенам Восточной Европы. Проверка этой гипотезы методами генетики крайне затруднена (даже анализ древней ДНК может оказаться малоинформативен): изучение балто-славянских народов показало, что основную часть их современного генофонда в Восточной Европе состав-

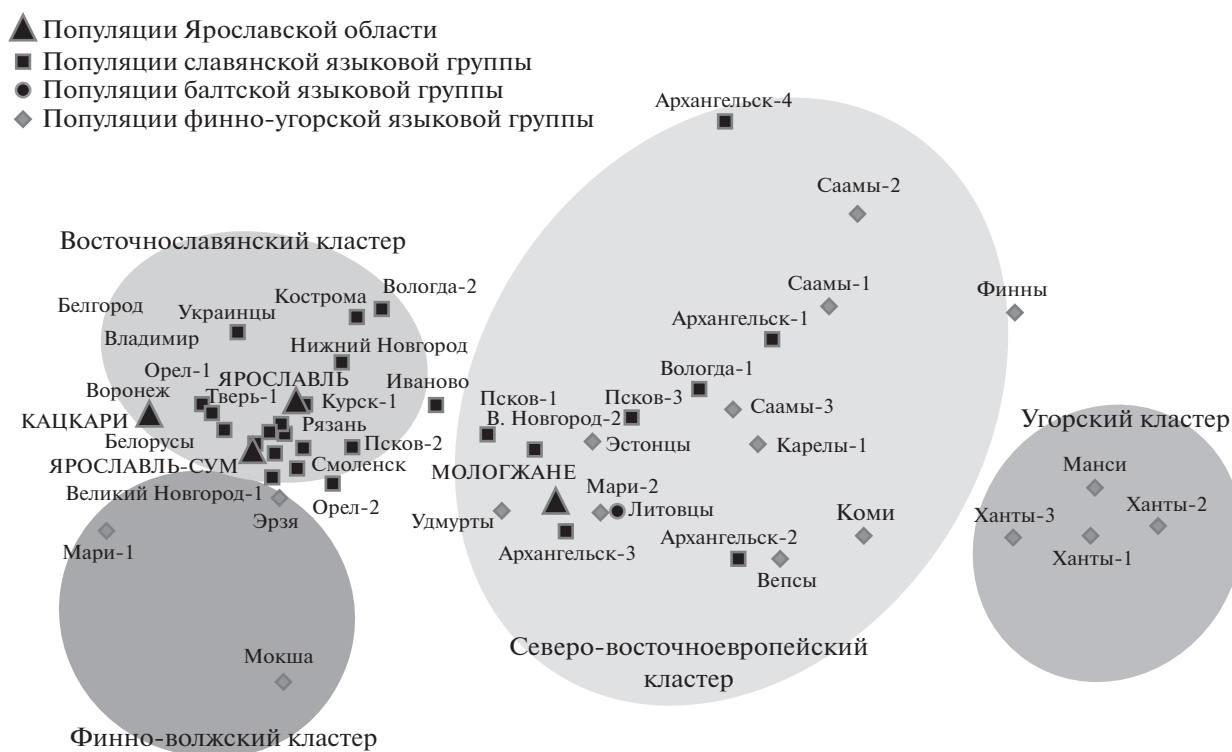


Рис. 3. Население Ярославской области в широком контексте окружающих популяций. График многомерного шкалирования по панели 13 крупных гаплогрупп: С-М130, DE-Р205, G-Л116, Н-М69, I-М170, J-М304, L-М11, N-М231, О-М175, Q-М242, R1-М173, R2-Л261, Т-Л206 (показатель стресса = 0.034; алиенации = 0.038). Данные взяты из работ: [17] – Архангельск-1, Архангельск-2, Архангельск-3, Белгород, Вологда-1, Воронеж, Кострома, Курск-1, Орел-1, Псков-1, Псков-2, Смоленск, Тверь-1; [18] – Вологда-2, Иваново; [19] – Нижний Новгород, Орел-2, Псков-3, Великий Новгород-1, Владимир. Неопубликованные данные лаборатории популяционной генетики человека: Великий Новгород-2, литовцы, мокша, Рязань, эрзя, украинцы; [26] – саамы-1; [27] – белорусы; [28] – Архангельск-4, Курск-2, Тверь-2, ханты-1; [20, 28, 29, 32, 39] – коми; [32] – Мари-1; [20, 29, 39, 40] – карелы; [20, 29, 32, 34–42] – эстонцы и финны. [30] – манси, ханты-2; [31] – саамы-2, удмурты; [32] – мари-2, ханты-3; [33] – саамы-3. Данные этой работы: кацкари, мо-логжане, Ярославль, сицкари, Ярославль суммарно. [20, 39] – вепсы.

ляет генофонд дославянского населения [50]. Лишь если в результате массовых полногеномных исследований будут обнаружены маркеры, четко различающие дославянское и славянское население Восточной Европы, можно будет пытаться верифицировать эту гипотезу.

Для уточнения полученной общей картины рассмотрим отдельно каждую из четырех популяций Ярославской области (сицкари, кацкари, мо-логжане, сборная выборка), помня при этом, что выборки невелики, и мы можем проследивать лишь общие тенденции.

Генетические особенности популяции сицкарей

Карта генетических расстояний (рис. 4,С) наглядно показывает, насколько генофонд сицкарей не похож на другие популяции России. Более половины их генофонда (60%) составляет гаплогруппа R-М458. Столь высокие частоты R-М458 не характерны для русского населения: как правило, она встречается у русских Центральной,

Южной России и в Верхнем Поволжье с частотой 11–15% [17, 50]. Малый размер современной популяции сицкарей (она изучена нами субтотально) сразу наводит на мысль о резком возрастании частоты R-М458 в результате дрейфа генов. Но филогенетическая сеть гаплогруппы R-М458 (рис. 5) убедительно показывает, что объяснить столь высокую частоту R-М458 эффектом основателя или иными вариантами дрейфа генов в популяции сицкарей нельзя – на сети нет кластеров, специфичных для сицкарей. Поэтому столь нетипичный для русских популяций спектр гаплогрупп у сицкарей может указывать на сохранение разрозненных следов популяции, имевшей в прошлом долгое самостоятельное существование и развитие (рис. 4,С), но ныне исчезающей: в последние десятилетия большинство сицкарей переехало в крупные города, и популяция уже демографически не воспроизводит себя.

Другая особенность генофонда сицкарей – присутствие нетипичной для русского населения гаплогруппы J-Р58 (6.7%) – представляет собой

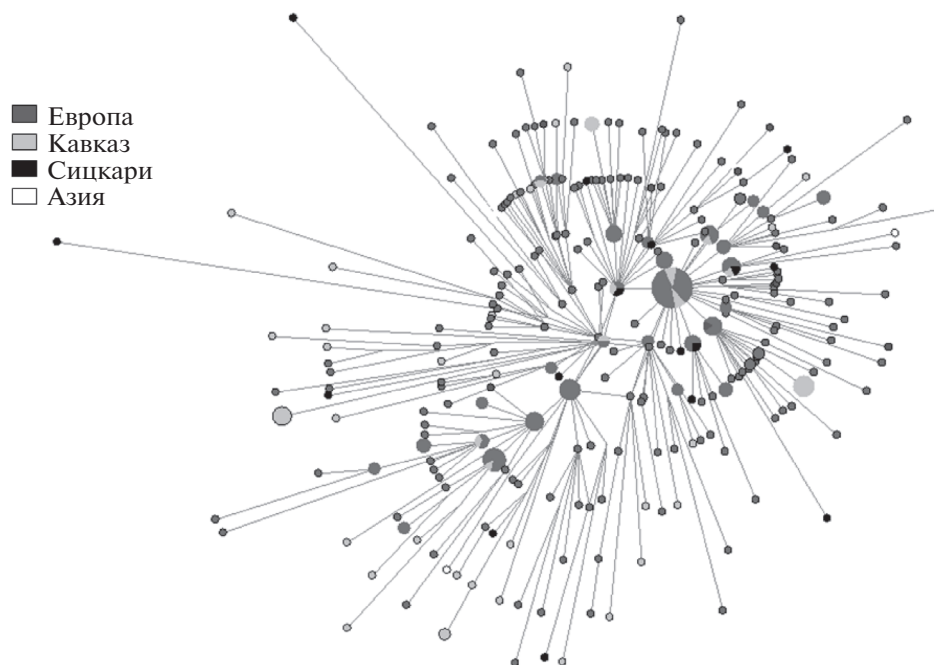


Рис. 5. Филогенетическая сеть гаплогруппы R-M458. Указанные в легенде регионы включают следующие популяции: Европа – украинцев, литовцев, донских казаков, русских Рязани, кубанских казаков, терских казаков, субпопуляции русских Ярославской области, за исключением сицкарей; Азия – туркмен и узбеков; Кавказ – абхазов, абазин, кумыков, балкарцев, карачаевцев, ногайцев, темиргоевцев; сицкари: источники данных – неопубликованные данные лаборатории популяционной генетики человека ФГБНУ “МГНЦ”, данная работа, [45, 46].

относительно недавнее включение в генофонд сицкарей мигрантов с юга: два гаплотипа J-P58, обнаруженные нами среди всех изученных образцов Ярославской обл., являются одинаковыми (сицкарь и русский), а третий (сицкарь) отличается от них всего на один мутационный шаг. Поиск схожих гаплотипов с помощью программы Haplomatch [44] по всему доступному из литературы массиву данных выявил совпадения с отличием в три мутационных шага с представителями азербайджанцев, иранцев и итальянцев.

Полученные результаты не подтверждают ни одну из наиболее популярных гипотез происхождения сицкарей: от карел или от монголо-татар. Происхождение сицкарей от монголо-татар должно было бы проявиться в наличии центральноазиатских гаплогрупп С и О в их генофонде, но они полностью отсутствуют. Характерная для карел гаплогруппа N обнаружена лишь у одного представителя сицкарей, но ее субтипирование показало, что и она относится к субварианту N3a3-CTS10760, характерному для основного массива восточнославянского населения, а не для финно-угров [21]. Это позволяет отклонить и гипотезу происхождения сицкарей от карел.

Генетические особенности популяции кацкарей

В популяции кацкарей преобладают гаплогруппы R-M198 (xM458) (40%), R-M458 (16%) и R-M269 (16%). Особенностью их генофонда является лишь полное отсутствие гаплогруппы N-M178, что может быть связано с небольшим размером выборки. За исключением этой особенности, генофонд кацкарей похож на генофонд остального русского населения.

Карта генетических расстояний от кацкарей (рис. 4,D) сходна с картой от суммарной выборки населения Ярославской области. В целом итоги генетического изучения генофонда кацкарей склоняют чашу весов в сторону гипотезы недавнего возникновения этой этнографической группы, генофонд которой представляет собой современную “выборку” из русского населения Ярославской области.

Генетические особенности популяции мологжан

Спектр основных гаплогрупп в генофонде мологжан такой же, что и в суммарной выборке Ярославской области – R-M198 (xM458), R-M458, N-M178, однако наиболее частой (мажорной) гаплогруппой является N-M178 (35%). Столь высокая частота гаплогруппы N-M178 приближается к значениям популяций Русского Севера (35–50%) [17]. Это может указывать либо на след вер-

ховой (Новгородской) славянской колонизации, либо, что более вероятно, на сохранение в генофонде жителей Мологи следа финно-угорских племен – предположительно, мерян – в соответствии с данными археологии и топонимики.

Для решения этого вопроса было проведено субтипирование гаплогруппы N-M178 по маркерам (таблица), выявленным в результате полногеномного анализа Y-хромосомы [21]. Оказалось, что в большинстве русских популяций преобладает субвариант N3a3-CTS10760, который доминирует и в обследованной нами сборной выборке Ярославской области. Однако в генофонде мологжан доминирует (с частотой 26%) другой субвариант N3a4-Z1936, который характерен для Волго-Уральского региона и севера Восточной Европы, в основном ее финно-угорского населения – карел, вепсов, эстонцев [21]. Таким образом, обнаружение именно этого варианта гаплогруппы N-M178 у мологжан может свидетельствовать о мощном финно-угорском пласте в их генофонде. Положение мологжан на графике многомерного шкалирования в общем кластере с марийцами, литовцами и севернорусскими популяциями также указывает на сохранение в их генофонде этого пласта. Этот вывод подтверждается и картой генетических расстояний от мологжан (рис. 4,Е), указывая на их генетическое сходство с севером Восточной Европы и несколько меньшее сходство с народами Волго-Уральского региона. Полученные данные позволили выдвинуть гипотезу, что в генофонде летописных мерян преобладал именно этот субвариант гаплогруппы N: N3a4-Z1936.

Генетические особенности сборной выборки русских Ярославской области

Эта выборка дает наиболее общее представление о генофонде населения Ярославской области. По спектру гаплогрупп она схожа с популяциями Центральной и Южной России: доминирует гаплогруппа R-M198 (38%), за ней следуют с одинаковыми частотами (14%) гаплогруппы R-M458 и N-M178. Однако анализ субвариантов в пределах гаплогруппы N-M178 показал, что в генофонде Ярославского Поволжья одинаково распространены оба варианта: N3a3-CTS10760 (характерный для большинства русских популяций) и N3a4-Z1936 (североевропейский и волго-уральский) [21]. Это указывает, что хотя финно-угорский пласт в генофонде русских Ярославской области невелик, но его генетические следы в виде варианта N3a4-Z1936 отчетливо прослеживаются.

Обнаружено выраженное генетическое сходство русских Ярославской области с русскими популяциями Верхнего Поволжья, Центральной и Южной России по всем параметрам, включая частоты основных гаплогрупп – R-M198, R-M458, N-M178. Сходство же с финно-угорскими популя-

циями, маркируемое субвариантом N3a4-Z1936 гаплогруппы N-M178, значительно меньше. Это позволяет выдвинуть гипотезу, что миграции славян в значительной мере заместили финно-угорский протогенофонд на данной территории, причем преобладала низовая (Ростово-Суздальская), а не верховая (Новгородская) волна миграций славян.

Существенный финно-угорский компонент можно предполагать только в одной из четырех изученных популяций русских Ярославской области – мологжан: только у них гаплогруппа N3a4-Z1936 составляет одну четверть всего генофонда и именно для их ареала археология указывает на наиболее долгое сохранение культуры финно-угорских народов. Полученные результаты позволили выдвинуть гипотезу о высокой частоте в генофонде местного дославянского населения (предположительно, мерян) субварианта N3a4-Z1936.

Изучение генофонда этнографической группы сицкарей позволило отклонить гипотезы их происхождения и от татаро-монгол, и от карел, но указало на длительное самостоятельное существование их популяции. Для генофонда второй этнографической группы – кацкарей – напротив, показано ее недавнее возникновение.

В целом использование исторического подхода в геногеографическом исследовании и анализ выборки из различных субэтнических групп позволили охватить генетическое разнообразие населения Ярославской области и выявить следы финно-угорского пласта в их генофонде.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 16-06-00303 а.

Субтипирование гаплогруппы N-M178 осуществлено при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант 14-14-00827.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Альквист А.* Субстратная топонимия Ярославского Поволжья // Очерки исторической географии: Северо-Запад России: Славяне и финны / Ред. Герд А.С., Лебедев Г.С. Санкт-Петербург: СПбГУ, 2001. С. 436–467.
2. *Матвеев А.К.* Субстратная топонимия Русского Севера. III. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2007. 215 с.
3. *Матвеев А.К.* Субстратная топонимия Русского Севера. IV. Топонимия мерянского типа. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2015. 313 с.
4. *Хелимский Е.А.* Северо-западная группа финно-угорских языков и ее субстратное наследие // Вопр. ономастики. 2006. № 3. С. 38–51.
5. *Смирнов О.В.* “Марийская” гипотеза в исследовании топонимии Оки и Унжи и западные границы

- древнемарийской топонимии // *Вопр. ономастики*. 2015. № 2(19). С. 7–61.
6. *Захаров С.Д.* Белоозеро // *Русь в IX–X веках. Археологическая панорама* / Ред. Макаров Н.А. Москва; Вологда: Древности Севера, 2012. С. 212–241.
 7. *Недошивина Н.Г., Зозуля С.С.* Курганы Ярославского Поволжья // *Русь в IX–X веках. Археологическая панорама* / Ред. Макаров Н.А. Москва; Вологда: Древности Севера, 2012. С. 179–193.
 8. *Третьяков П.Н.* Финно-угры, балты и славяне на Днепре и Волге. М.; Л.: Наука, 1966. 294 с.
 9. *Макаров Н.А.* Колонизация северных окраин Древней Руси в XI–XIII вв. Москва: Скрипторий, 1997. 358 с.
 10. *Pliss L.I., Timša L.I., Rootsi S. et al.* Y-chromosomal lineages of Latvians in the context of the genetic variation of the Eastern-Baltic region // *Ann. Hum. Genet.* 2015. V. 79. № 6. P. 418–430. doi 10.1111/ahg.12130
 11. *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 Iranic speakers // *PLoS One*. 2015. V. 10(4): e0122968. doi 10.1371/journal.pone.0122968
 12. *Zalloua P.A., Xue Y., Khalife J. et al.* Y-chromosomal diversity in Lebanon is structured by recent historical events // *Am. J. Hum. Genet.* 2008. V. 82. P. 873–882. doi 10.1016/j.ajhg.2008.01.020
 13. *Zalloua P.A., Platt D.E., El Sibai M. et al.* Identifying genetic traces of historical expansions: Phoenician footprints in the Mediterranean // *Am. J. Hum. Genet.* 2008. V. 83. P. 633–642. doi 10.1016/j.ajhg.2008.10.012
 14. *Балановская Е.В., Пежемский Д.В., Романов А.Г. и др.* Генофонд Русского Севера: славяне? Финны? Палеоевропейцы? // *Вестн. Москов. ун-та. Сер. XXIII. Антропология*. 2011. № 3. С. 27–58.
 15. *Балаганская О.А., Балановская Е.В., Лавряшина М.Б. и др.* Полиморфизм Y хромосомы у тюркоязычного населения Алтае-Саян, Тянь-Шаня и Памира в контексте взаимодействия генофондов Западной и Восточной Евразии // *Мед. генетика*. 2011. Т. 10. № 3. С. 12–22.
 16. *Дибирова Х.Д., Балановская Е.В., Кузнецова М.А. и др.* Генетический рельеф Кавказа: четыре лингвистико-географических региона по данным о полиморфизме Y хромосомы // *Мед. генетика*. 2010. Т. 9. № 10. С. 9–18.
 17. *Balanovsky O., Rootsi S., Pshenichnov A. et al.* Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context // *Am. J. Hum. Genet.* 2008. V. 82. P. 236–250. doi 10.1016/j.ajhg.2007.09.019
 18. *Roewer L., Willuweit S., Krüger C. et al.* Analysis of Y chromosome STR haplotypes in the European part of Russia reveals high diversities but non-significant genetic distances between populations // *Int. J. Legal Med.* 2008. V. 122. № 3. P. 219–223. doi 10.1007/s00414-007-0222-2
 19. *Малярчук Б.А., Деренко М.В.* Структура генофонда русского населения европейской части России по данным о распределении гаплогрупп Y-хромосомы // *Генетика*. 2008. Т. 44. № 2. С. 226–231.
 20. *Rootsi S., Zhivotovsky L.A., Baldovic M. et al.* A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe // *Hum. Genet.* 2007. V. 115. № 2. P. 204–211.
 21. *Ilumäe A.-M., Reidla M., Chukhryaeva M. et al.* Human Y-chromosomal haplogroup N: A non-trivial time-resolved phylogeography that cuts across language families // *Am. J. Hum. Genet.* 2016. V. 99(1). P. 163–173. doi 10.1016/j.ajhg.2016.05.025
 22. *Дубов И.В.* Северо-восточная Русь в эпоху раннего средневековья (историко-археологические очерки). Л.: Из-во Ленинград. ун-та, 1982. 250 с.
 23. *Крутский П.А.* Сицкари // *Ярославский край в “Энциклопедическом словаре” Брокгауза и Ефрона* / Под ред. Селиванова А.М. Ярославль, 1996. 272 с.
 24. *Баранова В.В.* Составление словаря и рождение нового языка // *Матер. конф. “Антропологический форум”*. 2014. № 21. С. 27–36.
 25. *Горюнова Е.И.* Мерянский могильник на Рыбинском море // *Краткие сообщения Ин-та истории материальной культуры*. 1954. Вып. 54. С. 160–161.
 26. *Karlsson A.O., Wallerström T., Götherström A. et al.* Y-chromosome diversity in Sweden – a long-time perspective // *Eur. J. Hum. Genet.* 2006. V. 14. № 8. P. 963–970.
 27. *Kushniarevich A., Sivitskaya L., Danilenko N. et al.* Uniparental genetic heritage of belarusians: encounter of rare middle eastern matrilineages with a central European mitochondrial DNA pool // *PLoS One*. 2013. V. 8(6):e66499. doi 10.1371/journal.pone.0066499
 28. *Mirabal S., Regueiro M., Cadenas A.M. et al.* Y-chromosome distribution within the geo-linguistic landscape of northwestern Russia // *Eur. J. Hum. Genet.* 2009. V. 17. № 10. P. 1260–73.
 29. *Myres N.M., Rootsi S., Lin A.A. et al.* A major Y-chromosome haplogroup R1b Holocene era founder effect in Central and Western Europe // *Eur. J. Hum. Genet.* 2011. V. 19. № 1. P. 95–101.
 30. *Pimenoff V.N., Comas D., Palo J.U. et al.* Northwest Siberian Khanty and Mansi in the junction of West and East Eurasian gene pools as revealed by uniparental markers // *Eur. J. Hum. Genet.* 2008. V. 16. № 10. P. 1254–1264. doi 10.1038/ejhg.2008.101
 31. *Semino O., Passarino G., Oefner P.J. et al.* The genetic legacy of Paleolithic *Homo sapiens sapiens* in extant Europeans: a Y chromosome perspective // *Science*. 2000. V. 290. № 5494. P. 1155–1159. doi 10.1126/science.290.5494.1155
 32. *Tambets K., Rootsi S., Kivisild T. et al.* The western and eastern roots of the Saami—the story of genetic “outliers” told by mitochondrial DNA and Y chromosomes // *Am. J. Hum. Genet.* 2004. V. 74. № 4. P. 661–682. doi 10.1086/383203
 33. *Wells R.S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R. et al.* The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2001.

- V. 98. № 18. P. 10244–10249. doi 10.1073/pnas.171305098
34. Rosser Z.H., Zerjal T., Hurler M.E. et al. Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language // *Am. J. Hum. Genet.* 2000. V. 67. P. 1526–1543.
35. Rootsi S., Magri C., Kivisild T. et al. Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe // *Am. J. Hum. Genet.* 2004. V. 75. № 1. P. 128–137.
36. Rootsi S., Myres N.M., Lin A.A. et al. Distinguishing the co-ancestries of haplogroup G Y-chromosomes in the populations of Europe and the Caucasus // *Eur. J. Hum. Genet.* 2012. V. 20. № 12. P. 1275–1282.
37. Cruciani F., La Fratta R., Trombetta B. et al. Tracing past human male movements in northern/eastern Africa and western Eurasia: new clues from Y-chromosomal haplogroups E-M78 and J-M12 // *Mol. Biol. Evol.* 2007. V. 24. № 6. P. 1300–1311. doi 10.1093/molbev/msm049
38. Underhill P.A., Myres N.M., Rootsi S. et al. New Phylogenetic Relationships for Y-Chromosome Haplogroup I: Reappraising Its Phylogeography and Prehistory / Eds Mellars P., Boyle K., Bar-Yosef O., Stringer C. Cambridge, UK: Rethinking the Human Revolution. McDonald Institute for Archaeological Research, 2007. P. 33–42.
39. Underhill P., Myres N., Rootsi S. et al. Separating the post-Glacial coancestry of European and Asian Y-chromosomes within haplogroup R1a // *Eur. J. Hum. Genet.* 2010. V. 18. № 4. P. 479–484. doi 10.1038/ejhg.2009.194
40. Lappalainen T., Koivumäki S., Salmela E. et al. Regional differences among the Finns: a Y-chromosomal perspective // *Gene.* 2006. V. 376. № 2. P. 207–215.
41. Lappalainen T., Laitinen V., Salmela E. et al. Migration waves to the Baltic Sea region // *Ann. Hum. Genet.* 2008. V. 72. № 3. P. 337–348.
42. Heinrich M., Braun T., Sängler T. et al. Reduced-volume and low-volume typing of Y-chromosomal SNPs to obtain Finnish Y-chromosomal compound haplotypes // *Int. J. Legal. Med.* 2009. V. 123. № 5. P. 413–418. doi 10.1007/s00414-009-0358-3
43. StatSoft, Inc. STATISTICA (data analysis software system). version 62001. www.statsoft.com
44. Чухряева М.И., Иванов И.О., Фролова С.А. и др. Программа Haplomatch для сравнения STR гаплотипов Y-хромосомы и ее применение к вопросу происхождения донских казаков // *Генетика.* 2016. № 5. С. 595–604. doi 10.1134/S1022795416050045
45. Balanovsky O., Dibirova K., Dybo A. et al. Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus region // *Mol. Biol. Evol.* 2011. V. 28(10). P. 2905–2920. doi 10.1093/molbev/msr126
46. Haak W., Balanovsky O., Sanchez J.J. et al. Ancient DNA from European early Neolithic farmers reveals their near eastern affinities // *PLoS Biol.* 2010. V. 8. № 11. doi 10.1371/journal.pbio.1000536
47. Кошель С.М. Геоинформационные технологии в генногеографии // *Современная географическая картография / Под ред. Лурье И.К., Кравцовой В.И. М.: Дата+, 2012. С. 158–166.*
48. Балановский О.П. Генофонд Европы. М.: КМК, 2015. 254 с.
49. Напольских В.В. Очерки по этнической истории. Казань, 2015. С. 49–53, 141–162.
50. Kushniarevich A., Utevska O., Chuhryayeva M. et al. Genetic heritage of the Balto-Slavic speaking populations: a synthesis of autosomal, mitochondrial and Y-chromosomal data // *PLoS One.* 2015. V. 10(9): e0135820. doi 10.1371/journal.pone.0135820

Is There a Finno-Ugric Component in the Gene Pool of Russians from Yaroslavl Oblast? Evidence from Y-Chromosome

M. I. Chukhryayeva^{a, b}, E. S. Pavlova^c, V. V. Napolskich^d, E. V. Garin^e, A. S. Klopov^f, S. N. Temnyatkin^g, V. V. Zaporozhchenko^{a, b}, A. G. Romanov^a, A. T. Agdzhoian^{a, b}, O. M. Utevska^h, N. V. Markina ^b, S. M. Koshelⁱ, O. P. Balanovsky^{a, b}, and E. V. Balanovska^{a, *}

^aResearch Centre for Medical Genetics, Moscow, 115478 Russia

^bVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^cDemidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, 150003 Russia

^dInstitute of Social Communications, Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia

^ePapanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Yaroslavlskaya oblast, Borok, 152742 Russia

^fMologa Territory Museum (Rybinsk Museum Reserve), Yaroslavlskaya oblast, Rybinsk, 152901 Russia

^gEthnographic Museum of Katskari, Yaroslavlskaya oblast, Martynovo, 152846 Russia

^hKarazin Kharkiv National University, Kharkiv, 61022 Ukraine

ⁱDepartment of Cartography and Geoinformatics, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: balanovska@mail.ru

The Upper Volga region was an area of contacts of Finno-Ugric, Slavic, and Scandinavian speaking populations in the 8th–10th centuries AD. However, their role in the formation of the contemporary gene pool of the Russian population of the region is largely unknown. To answer this question, we studied four populations

of Yaroslavl oblast ($N = 132$) by a wide panel of STR and SNP markers of the Y-chromosome. Two of the studied populations appear to be genetically similar: the indigenous Russian population of Yaroslavl oblast and population of Katskari are characterized by the same major haplogroup, R-M198(xM458). Haplogroup R-M458 composes more than half of Sitskari's gene pool. The major haplogroup in the gene pool of the population of the ancient town of Mologa is N-M178. Subtyping N-M178 by newest "genome-era" Y-SNP markers showed different pathways of entering this haplogroup into the gene pools of Yaroslavl Volga region populations. The majority of Russian populations have subvariant N3a3-CTS10760; the regular sample of Yaroslavl oblast is equally represented by subvariants N3a3-CTS10760 and N3a4-Z1936, while subvariant N3a4-Z1936 predominates in the gene pool of Molog population. This N3a4-Z1936 haplogroup is common among the population of the north of Eastern Europe and the Volga-Ural region. The obtained results indicate preservation of the Finno-Ugric component in the gene pool of population of Mologa and a contribution of Slavic colonization in the formation of the gene pool of the Yaroslavl Volga region populations and make it possible to hypothesize the genetic contribution of the "downstream" (Rostov-Suzdal) rather than "upstream" (Novgorod) Slavic migration wave. English translation of the paper published in Russian Journal of Genetics, 2017, Vol. 53, No. 3, is available ONLINE by subscription from: <http://www.springer.com/>, <http://link.springer.com/journal/11177>.

Keywords: gene pool, genogeography, Y-chromosome, SNP, STR, Russians, Yaroslavl oblast, Finno-Ugric peoples, Merya, Sitskari, Katskari, Mologzhane.

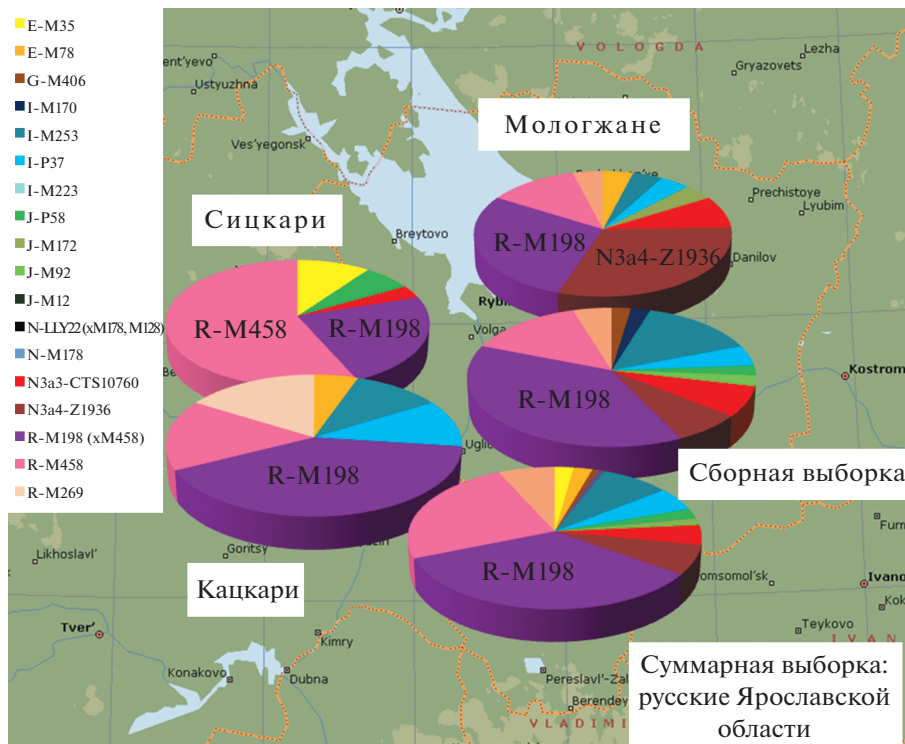


Рис. 1. “Генетические портреты” популяций русского населения Ярославской области (на диаграммах подписаны мажорные гаплогруппы, общий список гаплогрупп приведен в легенде).

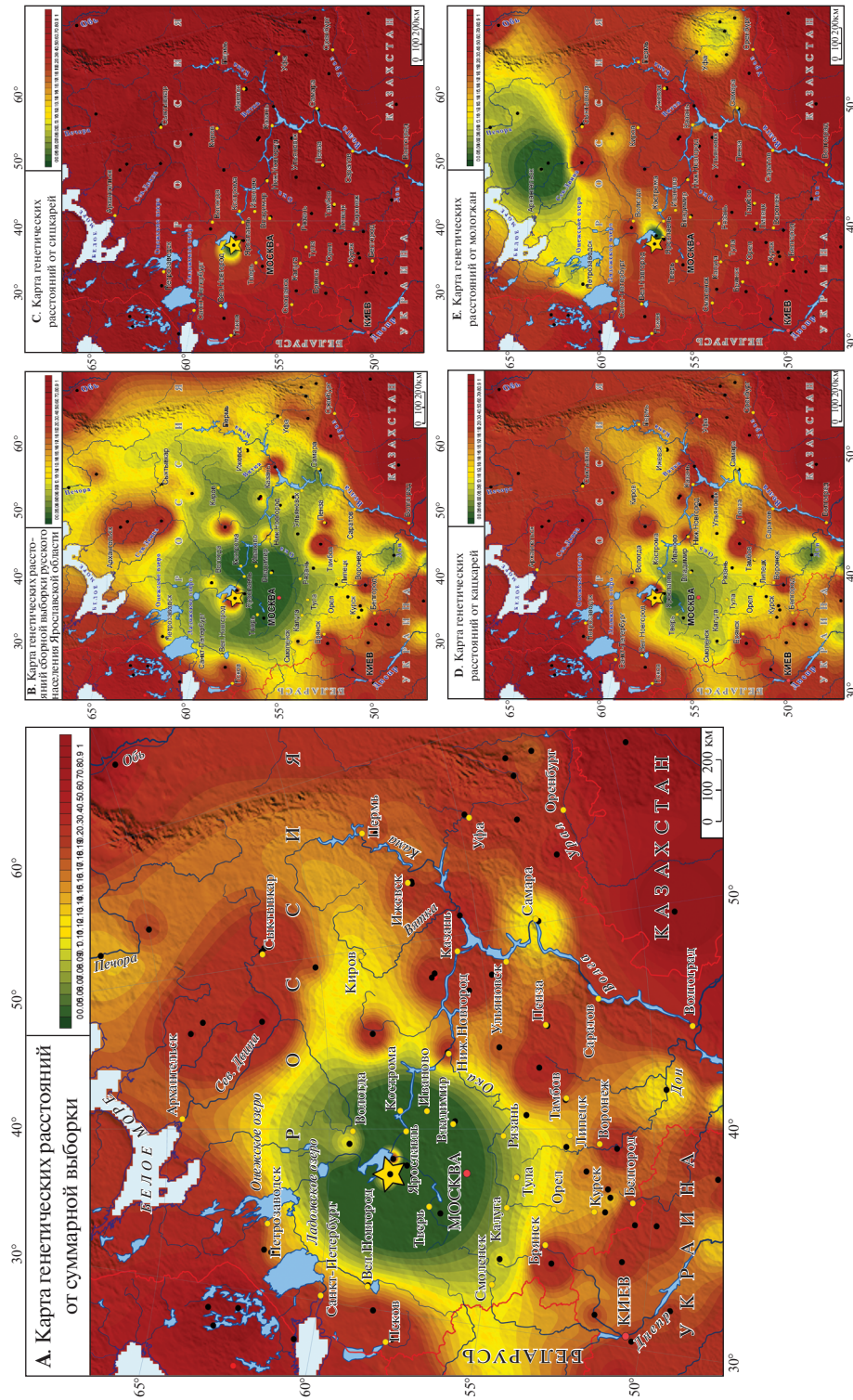


Рис. 4. Карты генетических расстояний от популяций Ярославской области до окружающих популяций Евразии. А — карта генетических расстояний от суммарной выборки; В — карта генетических расстояний от сборной выборки русского населения Ярославской области; С — карта генетических расстояний от ситкарей; D — карта генетических расстояний от кашкарей; Е — карта генетических расстояний от молочан. Темно-красным цветом показаны максимальные генетические расстояния до популяций Ярославской области, темно-зеленым — минимальные. ☆ — анализируемая популяция.