

ГЕНОФОНДЫ АБХАЗО-АДЫГСКИХ НАРОДОВ, ГРУЗИН И АРМЯН В ЕВРАЗИЙСКОМ КОНТЕКСТЕ

И.Э. Теучеж^{1,2}, Э.А. Почешхова², Р.А. Схалыхо^{1,2}, Х.Д. Дибирова^{1,3}, А.Т. Агджоян^{3,4},
О.М. Утевская⁴, М.А. Кузнецова¹, Ю.В. Богунов⁵, А.В. Шанько¹, А.С. Коньков¹,
Н.Н. Чиковани⁶, Л.М. Епископосян⁷, Е.В. Балановская¹, О.П. Балановский^{3,1}

¹ ФГБУ Медико-генетический научный центр РАМН, Москва, Россия

² ГБОУ ВПО Кубанский государственный медицинский университет, Краснодар, Россия

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

⁴ Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, Харьков, Украина

⁵ Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет, Комсомольск-на-Амуре, Россия

⁶ Грузинский университет имени Андрея Первозванного, Тбилиси, Грузия

⁷ Институт молекулярной биологии НАН, Ереван, Армения

Цель: изучить генофонды абхазо-адыгских народов Северного Кавказа (адыгейцев, абазин, абхазов, кабардинцев, черкесов) и Закавказья (армян и грузин) по широкому спектру маркеров Y-хромосомы, провести сравнительный анализ генофондов изученных народов с народонаселением Кавказа, Европы и Передней Азии.

Материалы и методы. По маркерам Y-хромосомы (56 SNP и 17 STR) изучены генофонды семи народов Северного Кавказа и Закавказья: адыгейцы Республики Адыгея (N=262), черкесы (N=214) и абазины (N=103) Карачаево-Черкесии, кабардинцы Кабардино-Балкарии (N=232), армяне Краснодарского края и Республики Адыгея (N=218), абхазы Абхазии (N=177), грузины Грузии и Турции (N=82). Суммарная выборка составила 1288 человек.

Результаты и обсуждение. В генофондах изученных народов выявлено 35 гаплогрупп Y-хромосомы. В общем генетическом портрете народов абхазо-адыгской группы северо-кавказской языковой семьи наиболее характерными гаплогруппами являются **G2a3b-P303**, **J2-M172** и **R1a1-M198**. Однако при этом обнаружено своеобразие генофонда каждого из абхазо-адыгских народов: они отличаются и по спектру, и по частотам выявленных Y-гаплогрупп. Гаплогруппа **G2a3b-P303** является характерной для западных адыгов, составляя у адыгейцев 70% их генофонда. На остальные субветви гаплогруппы **G2a** у всех западных адыгов (темиргоевцев, причерноморских и прикубанских шапсугов) приходится от 0 до 6%. Однако у восточных адыгов – кабардинцев – «адыгейская» субветвь **G2a3b-P303** относительно редка (21%). Частота другой субветви (**G2a1a-P18**), отсутствующей у западных адыгов, у кабардинцев составляет 10%. Поскольку эта гаплогруппа является мажорной у осетин (в среднем 66%), увеличение ее частоты у кабардинцев может указывать либо на генетические контакты между осетинами и кабардинцами, либо на наличие у них общего генетического субстрата.

Народы Закавказья (грузины и армяне) отличаются высокой частотой гаплогруппы **J2**, составляющей треть их генофонда, однако у каждого из этих народов доминирует свой собственный вариант этой гаплогруппы. Среди абхазо-адыгских народов данная гаплогруппа достигает максимальной частоты у абхазов (27%), что может указывать на общность их генофонда с народами Закавказья (основной вариант гаплогруппы **J2** в их генофонде характерен для армян-амшен).

Матрица генетических расстояний и результаты многомерного шкалирования демонстрируют значительную генетическую близость абазин и абхазов к адыгским народам ($d=0.21$). К популяциям абхазо-адыгов в целом близки народы Закавказья (грузины и армяне) за счет высоких частот гаплогрупп **J2-M172** и **G2a3b-P303** в их генофонде. Генофонд народов Дагестана оказался на значительно большем генетическом расстоянии от абхазо-адыгских народов и популяций Закавказья, чем генофонды населения Передней Азии, Восточной и даже Западной Европы. Гаплогруппы **J2-M172** и **G2a3b-P303** указывают на переднеазиатский субстрат в генофонде и абхазо-адыгских народов, и народов Закавказья. Показано, что присутствие в генофондах абхазо-адыгских народов гаплогруппы **R1a1** не связано с влиянием на их генофонд славянских народов. Выдвинута гипотеза,

что высокая частота западно-евразийской гаплогруппы **R1a1-M198** отражает влияние миграций из евразийской степи на генофонд абхазо-адыгских народов.

Выводы. Сравнение изученных популяций с народами Передней Азии, Балкан и Восточной Европы выявило, что в генетическом пространстве Западной Евразии абхазо-адыгские народы (адыгейцы, кабардинцы, черкесы, абазыны, абхазы) составляют единый кластер с народами Закавказья грузинами и армянами, что указывает на родство их генофондов. Преобладание переднеазиатских гаплогрупп в генофонде рассматриваемых народов и выявленная близость с генофондом населения Передней Азии свидетельствует в пользу их общего происхождения.

Ключевые слова: Y-хромосома, генофонд, Кавказ, адыги, адыгейцы, черкесы, кабардинцы, абазыны, абхазы, армяне, грузины

Введение

Кавказ – один из сложных регионов мира по многообразию составляющих его народов. Находясь на стыке Европы и Азии, Кавказ всегда служил зоной разносторонних контактов между переднеазиатскими странами, Восточной Европой и степями Евразии. По данным антропологии его население восходит к палеолиту, причем предполагается, что в это время в его формировании основную роль сыграли мигранты с Ближнего Востока. Однако уже с эпохи неолита основную роль стал играть процесс саморазвития популяционной системы народонаселения Кавказа. Тем не менее, данная территория оставалась ареной для миграций многих племен, как с севера, так и с юга. Следы этих исторических процессов (саморазвития и миграций) сохранились в удивительном этническом многообразии народов Кавказа (здесь живут 50 из 160 народов России). Поэтому кавказский регион является уникальным модельным объектом для популяционной генетики.

Одним из нерешенных вопросов современной антропогенетики остается степень генетического родства автохтонных народов, живущих по разные стороны Кавказского хребта. Надеемся, что результаты данной работы позволят сделать еще один шаг к решению этой проблемы, поскольку они опираются на обширную панель маркеров Y-хромосомы (SNP и STR), на данном этапе являющихся одними из наиболее информативных и широко изучаемых в мировой науке генетических маркеров при реконструкции родства народов. Вторая задача работы – приблизиться к пониманию роли разных регионов Евразии (Передней Азии, Восточной Европы, евразийской степи) в формировании коренного населения Кавказа и Закавказья.

Первые результаты исследований отдельных популяций Кавказа по маркерам Y-хромосомы появились около 10 лет назад в статьях, посвя-

щенных изучению Y-хромосомы в масштабе целых континентов [Semino et al., 2000; Wells et al., 2001; Cinnioglu et al., 2004; Di Giacomo et al., 2004; Cruciani et al., 2007; Battaglia et al., 2009]. К сожалению, большинство народов Северного Кавказа в них были представлены или крайне малыми выборками (N=13 для карачаевцев, N=9 для лакцев [Nasidze et al., 2004]), или же публикации были посвящены отдельным народам – осетинам [Nasidze et al., 2004], народам Дагестана [Юнусбаев, 2006], кабардинцам, балкарцам [Боготова, 2009]. В других работах дан многосторонний анализ генофонда народов Дагестана, но сами выборки невелики, что затрудняет их использование при сравнительном анализе [Bulayeva et al., 2006; Tofanelli et al., 2009; Caciagli et al., 2009]. Детальное изучение Y-хромосомного состава населения Кавказа, к сожалению, было выполнено с филогенетическим разрешением не глубже уровня основных гаплогрупп **G, J1, J2** [Кутуев с соавт., 2010]. В этой работе и некоторых других исследованиях, выполненных коллегами из Уфы, выявлена значительная доля ближневосточных гаплогрупп Y-хромосомы, при этом, однако, подчеркивается влияние европейских миграций, маркируемых гаплогруппой **R1a1a*-M198** (отсутствие субтипирования этой гаплогруппы не позволяло различить миграции из Европы и евразийской степи) [Юнусбаев, 2006; Боготова, 2009; Кутуев, 2010]. Полученные результаты хотя и создали общее представление о генофонде населения Кавказа, но не позволили выявить региональную структуру его генофонда, оценить время и структуру миграционных потоков. Эти вопросы были детально рассмотрены в ряде последующих работ [Дибирова с соавт., 2010, Balanovsky et al., 2011].

Вопросы о характере распространения гаплогруппы **R1b-M269** затрагивались во многих работах, включая и наше исследование [Balanovsky et al., 2008], но ей специально были посвящены две крупные статьи. В первой из них был прове-

ден анализ STR гаплотипов в пределах гаплогруппы **R1b** (без подразделения на субтипы) и сделан вывод о неолитическом времени распространения этой гаплогруппы по Европе [Balaresque et al., 2010]. Во втором исследовании был проведен подробный филогеографический анализ этой гаплогруппы [Myres et al., 2010]. В отличие от предыдущего, данное исследование основывалось не на STR гаплотипах, а на использовании SNP маркеров для выделения субтипов. Благодаря этому были установлены четкие географические градиенты в распространении многих субветвей рассматриваемой гаплогруппы. В настоящее время многие лаборатории ведут исследования с использованием маркеров на субветви этой гаплогруппы, и наиболее масштабный из известных нам проектов предпринят нашими испанскими коллегами, анализирующими и SNP, и STR маркеры данной гаплогруппы в населении Европы, Азии и Африки. В настоящем исследовании также впервые для коренного населения Кавказа проведено глубокое субтипирование гаплогруппы **R1b**.

В исследованиях Б.Б. Юнусбаева с соавторами представлена картина изменчивости Y-хромосомы в популяциях Кавказа, основанная на совокупной выборке 1952 образцов и охватывающая 24 популяции не только Северного Кавказа, но и Закавказья (грузины, исследованные в Абхазии, и армянские популяции Северного Кавказа) [Yunusbaev et al., 2011]. Указывая на высокую дифференциацию кавказских популяций, авторы подчеркивают, что выявить такую четкую структурированность не удастся ни по аутосомным маркерам, ни по митохондриальной ДНК. В то же время и по Y-хромосоме авторам удалось выделить на Северном Кавказе лишь два региона, так как использованная большая панель SNP маркеров (52 маркера) не была оптимизирована специально для кавказского генофонда и поэтому не включила, например, такие важные маркеры, как **P16** и **P18**, дифференцирующие популяции Западного Кавказа от Центрального Кавказа [Yunusbaev et al., 2011].

Несмотря на большое число работ, посвященных изучению различных регионов мира, изменчивость Y-хромосомы у народов Закавказья исследована крайне слабо, и общий объем данных многократно уступает информации, накопленной по смежным регионам (Северному Кавказу, Юго-Западной Азии, Турции). Первыми в литературе появились данные по армянским, грузинским [Rosser et al., 2000; Semino et al., 2000; Weale et al., 2001], а также по азербайджанцам популяциям [Wells et al., 2001]. Спустя несколько лет результаты по всем трем народам были представ-

лены в работах И. Насидзе, где размеры выборок для изучения Y-хромосомных маркеров были относительно большими для популяций Закавказья, но не для групп из Северного Кавказа (в среднем N=28 чел., за исключением осетин), что не позволило сделать достоверные выводы о степени сходства генофондов народов обоих регионов [Nasidze et al., 2003, 2004]. Важно подчеркнуть, что была предпринята попытка установить связь лингвистического разнообразия популяций Кавказа с генетической дифференциацией гаплогрупп Y-хромосомы в этом регионе [Nasidze et al., 2003]. Однако это исследование было проведено еще в тот период, когда только разворачивалось изучение полиморфизма Y-хромосомы, и поэтому работа выполнена на недостаточно высоком уровне филогенетического разрешения (выявлено только одиннадцать гаплогрупп при максимальных частотах гаплогрупп **F***, **G*** и **J2***, где знак «*» обозначает недифференцированную и поэтому низко информативную гаплогруппу). Поэтому, к сожалению, перечисленные работы несопоставимы с массивом современных данных. Популяции Закавказья также фигурировали в ряде статей, посвященных глобальному распределению отдельных гаплогрупп [Di Giacomo et al., 2004; Cruciani et al., 2007; Myres et al., 2010; Underhill et al., 2010], но в соответствии с научными целями этих работ их результаты ограничены узким спектром мутаций у изученных народов. Поэтому фактически в настоящее время для народов Закавказья информация на современном уровне изучения полиморфизма Y-хромосомы представлена лишь по выборкам из 413 армян [Herrera et al., 2012], 66 грузин [Battaglia et al., 2008], а также 65 грузин и 57 армян [Yunusbaev et al., 2011].

В детальном исследовании полиморфизма Y-хромосомы в населении Кавказа было показано деление генофонда Кавказа на четыре этногеографических региона, для каждого из которых характерна собственная мажорная гаплогруппа, а также обнаружен односторонний поток генов от автохтонных народов Кавказа к пришлому славянскому населению (терские казаки). Впервые была показана параллельная эволюция генофонда и языков Северного Кавказа. Обнаружено, что глоттохронологические датировки распада языков хорошо согласуются с генетическими датировками расхождения этносов. Хотя в этом исследовании выборки были значительными, однако детальная структура абхазо-адыгских популяций Западного и Центрального Кавказа и их взаимодействие с населением Закавказья не рассматривались [Дибирова с соавт., 2010; Balanovsky et al., 2011].

В данной работе исследование именно этого вопроса является ее основным содержанием. С этой целью охвачен широкий ареал популяций от побережья Черного моря (причерноморские шапсуги) до Центрального Кавказа (кабардинцы) и Закавказья (грузины, армяне), что позволяет не только дать характеристику по широкой панели SNP маркеров Y-хромосомы генофонда абхазо-адыгских народов Северного Кавказа (абхазы, абазинцы, кабардинцы, черкесы, адыгейцы) и Закавказья (грузины, армяне), но и провести их сравнительный анализ с генофондом большого массива других популяций Кавказа, Европы и Передней Азии.

Материалы и методы

Материал данной работы собран в процессе экспедиционных работ 1998-2012 гг., проведенных под руководством Е.В. Балановской и Э.А. Почешховой. У всех обследуемых получено письменное информированное согласие под контролем этической комиссии ФГБУ «МГНЦ» РАМН. Изучены популяции семи этнических групп из четырех регионов России (Адыгея, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Краснодарский край), а также из Абхазии, Турции и Грузии. В общей сложности собрано и проанализировано 1288 образцов от неродственных между собой мужчин. Лингвистическое многообразие Кавказа в нашей работе представлено четырьмя языковыми ветвями: 1) абхазо-адыгская (адыгейцы, кабардинцы, черкесы, абхазы, абазинцы), 2) грузинская (имеретинцы), 3) занская (мегрелы, лазы) и 4) армянская (армяне и армяне-амшены), представляющими три лингвистических семьи – северокавказскую, картвельскую и индоевропейскую. Для обеспечения репрезентативности выборки и охвата максимально возможного генетического разнообразия образцы для каждой этнической группы были собраны не в одном, а в целом ряде районов этнического ареала (табл. 1).

Адыгейцы (N=262). Обследованы популяции 7 районов Республики Адыгея (Тахтамукайский, Теучежский, Красногвардейский, Шовгеновский, Кошехабльский) и 2 района Краснодарского края (Лазаревский, Туапсинский). Исследованием охвачены три субэтнические группы: причерноморские шапсуги, прикубанские шапсуги, темиргоевцы.

Кабардинцы (N=232). Обследованы популяции 11 районов Республики Кабардино-Балкария (Баксанский, Зольский, Терский, Урванский, Чегемский, Прохладненский, Майский, Черекский, Лескенский, Советский, Эльбрусский).

Черкесы (N=214). Обследованы 6 районов Республики Карачаево-Черкесия (Хабезский, Карачаевский, Адыге-Хабльский, Зеленчукский, Прикубанский, Абазинский).

Абхазы (N=177). Обследованы 5 районов Абхазии (Очамчирский, Сухумский, Гудаутский, Ткуарчалский, Гагрский).

Абазинцы (N=103). Обследованы 6 районов Республики Карачаево-Черкесия (Хабезский, Карачаевский, Адыге-Хабльский, Прикубанский, Абазинский, Малокарачаевский).

Армяне (N=218). Обследованы две выборки армян, которые на Северном Кавказе сформировались в XVIII–XIX вв. за счет выходцев из Ирана и Турции. В конце XX в. эти популяции также включили незначительное число армянских переселенцев из Абхазии, Азербайджана, Грузии, Армении, Нагорного Карабаха. Первая группа включает *армян из Адыгеи и Краснодарского края* (N=165). Вторая группа представляет изолят *армян-амшен* (N=53), говорящих на особом диалекте, исконный ареал которых расположен на юго-восточном побережье Черного моря (на территории Турции), и часть которых недавно переселилась на территорию России (Краснодарский край).

Грузины (N=82). В выборку включены: *мегрелы* (N=10) из 5 районов Абхазии; *имеретинцы* (N=35) из 9 районов Имеретии в западной части Грузии и *лазы* (N=37) из 4 районов Лазистана на северо-востоке Турции, а также их отдельные представители, проживающие в 4 районах Грузии.

ДНК из образцов венозной крови выделена классическим методом, основанным на использовании протеиназы К с последующей фенол-хлороформной экстракцией. Концентрация ДНК определялась сначала на спектрофотометре NanoDrop (предварительная оценка концентрации для создания рабочих коллекций), а затем эффективная концентрация ДНК (для создания коллекций с нормализованной ДНК) определялась методом Quantifiler в ходе ПЦР в реальном времени на RealTime амплификаторе ABI 7900.

Для определения гаплогрупп Y-хромосомы проведено генотипирование 56 SNP маркеров с использованием Applied Biosystems 7900HT ПЦР в реальном времени: **C**(M130), **C3**(M217), **D**(M174), **E**(M96), **E1b1b1a**(M78), **E1b1b1**(M35), **F**(M89), **G**(M201), **G2a**(P15), **G2a1**(P16), **G2a1a**(P18), **G2a3a**(M406), **G2a3b1**(P303), **H**(M69), **I**(M170), **I1**(M253), **I1b**(M227), **I2a1**(P37), **J**(M304), **J1**(M267), **J1c3**(P58), **J2**(M172), **J2a1**(M47), **J2a3b**(M67), **J2a3b1**(M92), **J2b**(M12), **K**(M9), **L**(M20), **N1**(LLY22), **N1b**(P43), **N1c1**(M178), **O3**(M122), **Q**(M242), **R**(M207), **R1a1a**(M198), **R1b**(M343), **R1b1a1**(M73), **R1b1a2**(M269), **R1b1a2a**(L23), **R1b1a2a1a1**(L11),

Таблица 1. Характеристика изученных популяций

Супер-этнос	Этнос	Субэтнос	N	Район	Административная единица	Лингвистическая группа
Адыги	Адыгейцы	Темиргоевцы	91	Кошехабльский, Красногвардейский, Шовгеновский	Адыгея Краснодарский край	Северокавказская семья, абхазо-адыгская языковая ветвь, западно-черкесский язык
		Шапсуги прикубанские	71	Тахтамукайский, Теучежский		
		Шапсуги причерноморские	100	Лазаревский, Туапсинский		
	Кабардинцы	–	232	Зольский, Чегемский, Черекский, Эльбрусский	Кабардино-Балкария	Северокавказская семья, абхазо-адыгская языковая ветвь, восточно-черкесский язык
				Баканский, Терский, Урванский, Майский, Лескенский, Прохладненский		
	Черкесы	–	214	Хабезский, Карачаевский, Адыге-Хабльский Зеленчукский, Прикубанский, Абазинский	Карачаево-Черкессия	
–	Абхазы	Суммарная популяция	177	Очамчирский, Сухумский, Гудаутский, Ткуарчалский, Гагрский	Абхазия	Северокавказская семья, абхазо-адыгская языковая ветвь, абхазский язык
–	Абзины	Суммарная популяция	103	Прикубанский, Хабезский, Адыге-Хабльский, Карачаевский, Абазинский, Малокарачаевский	Карачаево-Черкессия	
–	Грузины	Мегрелы	10	Галльский, Ткуарчалский, Очамчирский	Абхазия	Картвельская языковая семья
		Имеретинцы	35		Грузия	
		Лазы	37		Турция	
–	Армяне	Армяне	165	Майкопский	Адыгея Краснодарский край	Индоевропейская семья (армянская группа)
		Амшены	53		Краснодарский край (переселенцы из Турции)	
	7 этносов	12 популяций	1288	31 район		3 языковые семьи

R1b1a2a1a1a(U106), R1b1a2a1a1a5b1(U198), R1b1a2a1a1a5b2(L48), R1b1a2a1a1b(P312), R1b1a2a1a1b1(M65), R1b1a2a1a1b2a(M153), R1b1a2a1a1b2b1(M167), R1b1a2a1a1b3(U152), R1b1a2a1a1b3a(M126), R1b1a2a1a1b3b(M160), R1b1a2a1a1b3c(L2), R1b1a2a1a1b3c1a(L20), R1b1a2a1a1b4a(M37), R1b1a2a1a1b4b(M222), R2a(M124), T(M70).

Для всех образцов на секвенаторе Applied Biosystems 3130xl Genetic Analyzer проанализированы 17 STR локусов Y-хромосомы (**DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS456, DYS19, DYS385a, DYS385b, DYS458, DYS437, DYS438, DYS448, GATA_H4, DYS391, DYS392, DYS393, DYS439, DYS635**), составляющие панель Y-filer™ PCR Amplification Kit (Applied Biosystems). На основе STR гаплотипов проведена предикция гаплогрупп Y-хромосомы, которая затем подтверждалась анализом SNP маркеров, что обеспечило взаимоконтроль и высокую надежность генотипирования.

Сравнение генофонда Кавказа с регионами Европы и Ближнего Востока и других регионов Кавказа было проведено на основе базы данных «Y-base», разработанной в лаборатории популяционной генетики человека (ФГБУ «МГНЦ» РАМН) под руководством О.П. Балановского и представленной на сайте www.genofond.ru. Из этой базы данных использована информация по популяциям турков Кавказа, осетин, народов Дагестана, Чечни и Ингушетии, славянским народам Восточной Европы и Балкан, кубанских и терских казаков, населению Турции, Ирана, странам Ближнего Востока, баскам, французам и другим народам Западной Европы.

Генотипирование проведено в лаборатории популяционной генетики человека ФГБУ «МГНЦ» РАМН. Генетические расстояния Нея [Nei, 1987] рассчитаны по частотам гаплогрупп с использованием программы DJ. На основе матриц генетических расстояний в программе Statistica 8.0 построены графики многомерного шкалирования.

Результаты и обсуждение

Генетические портреты абхазо-адыгских народов и народов Закавказья

В результате анализа изменчивости Y-хромосомы выявлено 35 гаплогрупп. «Генетические портреты» изученных народов – основной спектр выявленных гаплогрупп и их доля в генофонде – приведены на рис. 1.

Гаплогруппа G. Значительная часть генофонда абхазо-адыгских народов представлена переднеазиатской гаплогруппой **G2a3b-P303**, что согласуется с предыдущими результатами наших исследований [Дибирова с соавт., 2010; Balanovsky et al., 2011]. При этом максимальные частоты обнаружены в трех субэтнических группах адыгейцев, у которых она варьирует от 53% до 86%. В популяциях кабардинцев, черкесов, абазин и абхазов частота **G2a3b-P303** ниже – от 18% до 30%. У других народов Кавказа данная гаплогруппа практически отсутствует: у народов Дагестана только в генофонде аварцев она достигает 10%, у народов Чечни и Ингушетии ее частота составляет в среднем 2%, у осетин - 3%. Однако в генофонде балкарцев частота гаплогруппы повышается до 17% [Схалыхо с соавт., 2013], т.е. почти до того же уровня, что и у соседних кабардинцев (22%). У грузин частота гаплогруппы **G2a3b-P303** (13%) лишь немногим ниже, чем у абхазов (18%), а у армян она практически отсутствует. Отметим, что в изученных нами выборках армян широко распространена иная ветвь гаплогруппы **G** - макрогаплогруппа **G1-M285**, составляющая пятую часть их генофонда.

Обращает на себя внимание повышение частоты гаплогруппы **G2a1a-P18** у кабардинцев и грузин (почти до 10%, тогда как в остальных изученных популяциях она составляет в среднем лишь 2%). Поскольку **G2a1a-P18** доминирует на Центральном Кавказе у осетин, составляя две трети их генофонда [Дибирова с соавт., 2010; Balanovsky et al., 2011], можно предположить, что повышение частоты этой гаплогруппы у народов, географически близких к Центральному Кавказу, могло быть связано с ассимиляцией части коренного населения Центрального Кавказа, вошедшего в состав и осетин, и кабардинцев, и грузин. Однако требует проверки и другая гипотеза - повышение частоты гаплогруппы **G2a1a-P18** у кабардинцев и грузин за счет генеалогических связей с осетинами.

Гаплогруппа J. Другая переднеазиатская гаплогруппа **J2** у абхазо-адыгских народов встречается со средней частотой 15%. Однако у абхазов она достигает высокой частоты (27%), что приближает их к грузинам и армянам, в генофонде которых данный вариант также составляет около трети генофонда. Максимальных значений на Кавказе частота встречаемости данной гаплогруппы достигает у народов Восточного Кавказа - ингушей (89%) и чеченцев (55%).

Особенностью генофонда абхазов является повышение частоты субгаплогруппы **J2a2-M67** (12%), которая у армян в среднем составляет 20%, достигая максимальной частоты у западных ар-

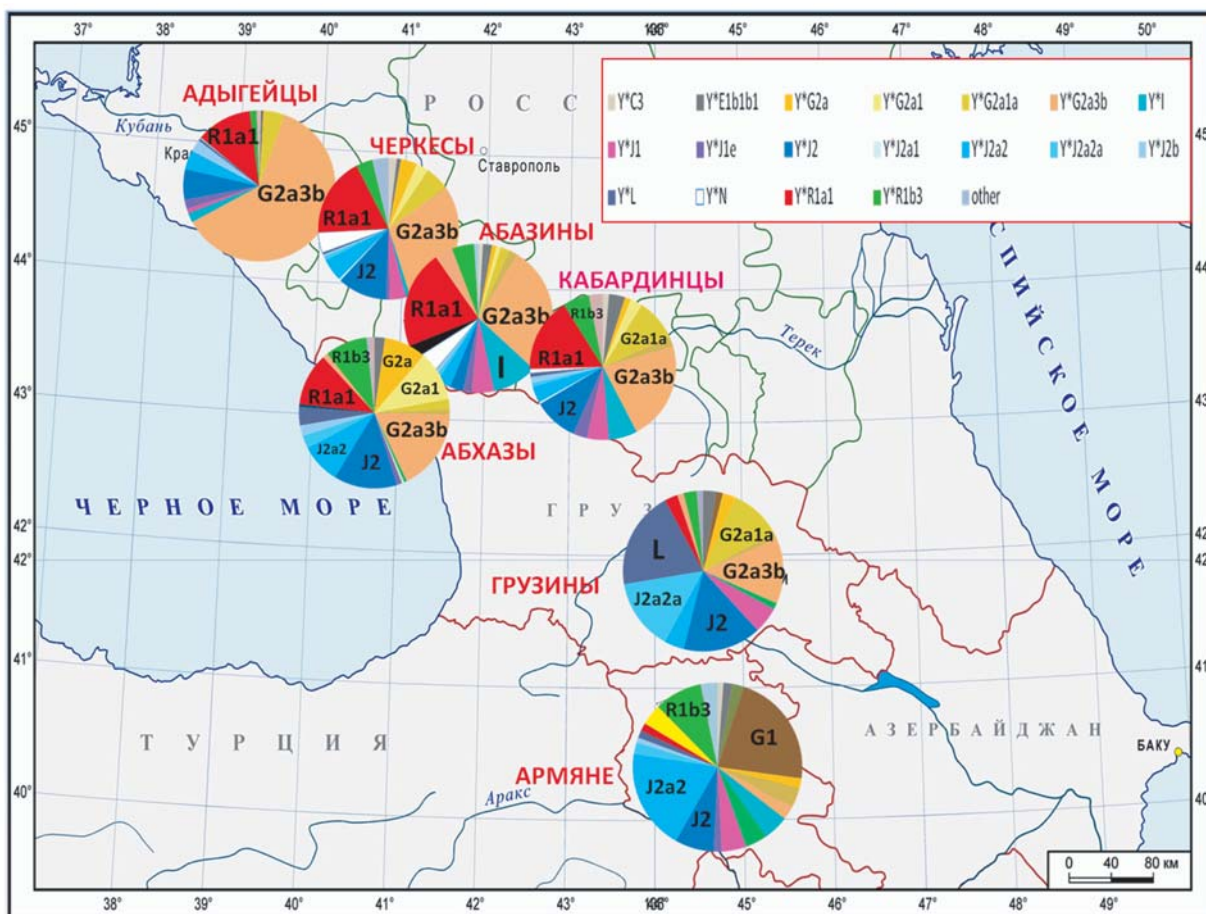


Рис. 1. Спектр основных гаплогрупп Y-хромосомы в изученных популяциях Северного Кавказа и Закавказья

мян-амшен (31%). В изученных нами популяциях грузин эта субгаплогруппа практически отсутствует: у них превалирует иной вариант гаплогруппы **J2a** – субгаплогруппа **J2a2a-M92** (13%).

Переднеазиатская гаплогруппа **J1-M267**, мажорная у народов Дагестана (достигающая мирового максимума у кубачинцев (до 98%) [Balanovsky et al., 2011]), у чеченцев составляет пятую часть их генофонда и редко встречается как у абхазо-адыгских (0–5%), так и закавказских народов (5–6%).

Гаплогруппа R1a. Заметный вклад в генофонд абхазо-адыгских народов вносит западно-евразийская гаплогруппа **R1a1-M198**, составляя в среднем 15% их совокупного генофонда и достигая 25% у абазин. Среди тюркоязычных народов Западного Кавказа обнаружены более высокие значения этой гаплогруппы (в среднем 33%) [Схалыхо с соавт., 2013]. Присутствие данной гаплогруппы, по мнению ряда авторов, может отражать влияние ираноязычного населения евразийских

степей, предшествовавшего экспансии тюркских и монгольских народов [Багашев, 1998; Харьков с соавт., 2007]. Скромный вклад этой гаплогруппы в генофонд народов Закавказья (2–4%) может указывать на справедливость этой гипотезы. Гаплогруппа **R1a1a1g-M458**, являющаяся основным субевропейским вариантом гаплогруппы **R1a1a-M198** в Европе [Underhill et al., 2009] и составляющая у славян около половины их генофонда, в изученных популяциях (адыгейцы, кабардинцы, черкесы, абхазы, абазины, грузины) варьирует в пределах 2–5%, а у армян и вовсе отсутствует. На Кавказе гаплогруппа **R1a1a1g-M458** достигает высокого уровня только у кубанских ногайцев – 18%. В генофонде остальных популяций данная гаплогруппа встречается с низкими частотами от 1% у кумыков до 6% у балкарцев [Схалыхо с соавт., 2013]. Это позволяет утверждать, что в генофондах изученных нами народов практически не обнаруживаются генетические следы славянских влияний.

Таблица 2. Генетические расстояния по совокупности частот 35 гаплогрупп Y-хромосомы между изученными нами популяциями, тюркоязычными и славянскими популяциями Западного Кавказа

Популяции	Кабардинцы	Абхазы	Темиргоевцы	Шапсуги прикубанские	Абазины	Черкесы	Шапсуги причерноморские	Грузины	Армяне	Терские казаки	Балкарцы	Карачаевцы	Кубанские казаки
Кабардинцы	0	0.20	0.14	0.17	0.11	0.06	0.29	0.49	1.17	0.91	1.08	0.82	0.94
Абхазы	0.20	0	0.33	0.35	0.31	0.17	0.52	0.45	0.82	0.73	0.63	0.65	1.24
Темиргоевцы	0.14	0.33	0	0.01	0.14	0.06	0.03	0.71	1.67	1.69	1.82	1.46	1.82
Шапсуги прикубанские	0.17	0.35	0.01	0	0.15	0.07	0.03	0.74	1.70	1.69	1.85	1.50	1.87
Абазины	0.11	0.31	0.14	0.15	0	0.09	0.26	0.82	1.44	0.65	0.94	0.53	0.84
Черкесы	0.06	0.17	0.06	0.07	0.09	0	0.16	0.54	1.25	0.92	0.99	0.85	1.21
Шапсуги причерноморские	0.29	0.52	0.03	0.03	0.26	0.16	0	0.89	2.35	3.42	3.46	2.96	2.86
Грузины	0.49	0.45	0.71	0.74	0.82	0.54	0.89	0	1.09	1.60	1.48	1.61	1.81
Армяне	1.17	0.82	1.67	1.70	1.44	1.25	2.35	1.09	0	1.68	1.26	1.69	1.51
Терские казаки	0.91	0.73	1.69	1.69	0.65	0.92	3.42	1.60	1.68	0	0.15	0.16	0.48
Балкарцы	1.08	0.63	1.82	1.85	0.94	0.99	3.46	1.48	1.26	0.15	0	0.26	1.15
Карачаевцы	0.82	0.65	1.46	1.50	0.53	0.85	2.96	1.61	1.69	0.16	0.26	0	0.90
Кубанские казаки	0.94	1.24	1.82	1.87	0.84	1.21	2.86	1.81	1.51	0.48	1.15	0.90	0

Другие западноевразийские гаплогруппы, такие как **R1b3-M269**, а также суммарно все варианты макрогаплогруппы I (в том числе **I1**, **I2a**, **I2b**) встречаются в изученных популяциях с невысокими частотами – от 0% до 9% (в среднем 5%).

Восточно-евразийские гаплогруппы **C3-M217** и **C3C-M48** составляют в среднем лишь 0.5% в изученных популяциях. Средняя частота северо-евразийских гаплогрупп **Q-M242** и **N1C1-M178** также не превышает 1% в изученных популяциях.

При общем сходстве характера распределения гаплогрупп можно отметить и ряд различий

между популяциями. Среди абхазо-адыгских народов наибольшее разнообразие спектра гаплогрупп характерно для кабардинцев и черкесов (выявлено 28 гаплогрупп Y-хромосомы). При этом только в популяциях кабардинцев с небольшой частотой регистрируются «пришлые» гаплогруппы **O3**, **G1a** и **F**. В генофонде западных адыгов (прикубанских и причерноморских шапсугов, темиргоевцев) обнаружено 17 гаплогрупп, т.е. их спектр менее разнообразен, чем у восточных адыгов (черкесов и кабардинцев). Спектр выявленных гаплогрупп в генофонде абхазов и абазин примерно одинаков (в среднем по 20 гаплогрупп).

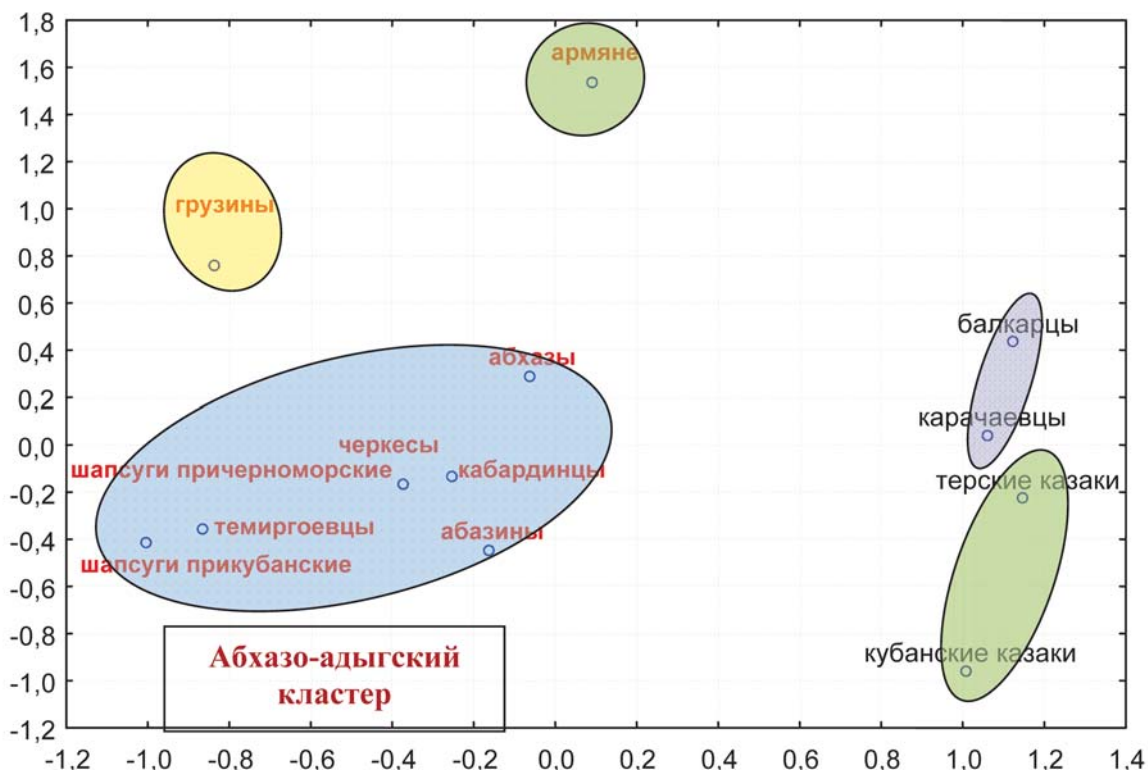


Рис. 2. Сравнение изученных народов с тюркоязычными и славянскими популяциями Западного Кавказа по набору 35 гаплогрупп Y-хромосомы методом многомерного шкалирования (алиенация = 0.12; стресс = 0.08)

Генетические соотношения изученных народов

Ареал рассматриваемых популяций включает обширную территорию от побережья Черного моря (причерноморские шапсуги) до Центрального Кавказа (кабардинцы, черкесы, абазины) и Закавказья (грузины, армяне), что позволяет охватить генетическое разнообразие значительной части коренного населения данного региона (к западу от ираноязычных осетин и тюркоязычных азербайджанцев).

Метод многомерного шкалирования (рис. 2; матрица генетических расстояний приведена в табл. 2) наглядно демонстрирует характер взаимосвязи между изученными этническими группами по всей палитре 35 гаплогрупп, по которой нами проанализированы и другие популяции Западного Кавказа – тюркские (балкарцы и карачаевцы) и славяне (кубанские и терские казаки). Показательно, что в генетическом пространстве в один кластер объединились все народы, относящиеся к абхазо-адыгской группе северокавказской языковой семьи: абхазы, абазины, все три субэтнические группы адыгейцев, кабардинцы, черкесы. Гено-

фонды как грузин, так и армян занимают самостоятельное место в генетическом пространстве. Примечательно так же, что анализ широкого спектра 35 гаплогрупп выявил, что популяции тюркоязычных «горских» народов Западного Кавказа оказываются в собственном кластере, четко отделяясь от своих географических соседей-адыгов, с которыми они проживают в одном ареале и в одной республике: балкарцы генетически далеки от кабардинцев Кабардино-Балкарии, а карачаевцы – от черкесов Карачаево-Черкесии (рис. 2). Кластер балкарцев и карачаевцев оказался намного ближе к кластеру казаков, чем к кластеру абхазо-адыгских народов (причины такой близости обсуждены в работе [Схаляхо и др., 2013]).

Отметим, что в пределах абхазо-адыгского кластера кабардинцы оказались генетически близки к черкесам ($d=0.06$, табл. 2), что находит объяснение в их этногенезе. Считается, что кабардинцы и черкесы были единым народом, сформировавшимся в XIV веке на территории Кабардино-Балкарии, но после ряда восстаний в Кабардино-Балкарии (XVIII–XIX вв.) часть их переселилась в Карачаево-Черкесию к закубанским адыгам (бесленеевцам) и затем сформировалась в самостоятельную народ-

ность – черкесов. Однако этническую основу черкесов составили кабардинские племена.

В более ранних исследованиях по аутосомным ДНК маркерам было показано, что причерноморские и прикубанские шапсуги максимально близки друг к другу, несмотря на их географическую и генетическую изолированность [Почешхова, 2008]. По маркерам Y-хромосомы обнаружено, что максимально близки друг к другу ($d=0.01$, табл. 2) географические соседи – прикубанские шапсуги и темиргоевцы, а уже затем к ним примыкают популяции причерноморских шапсугов ($d=0.03$). Генетическая близость племён адыгейцев (темиргоевцев, прикубанских и причерноморских шапсугов) обусловлена высокими частотами у них гаплогруппы **G2a3b-P303**, которая у темиргоевцев и прикубанских шапсугов составляет половину генофонда, а у причерноморских шапсугов – 86%. На субгаплогруппу **G2a1a-P18** у темиргоевцев и прикубанских шапсугов приходится 3–4%, а у причерноморских шапсугов весь пул макрогаплогруппы **G2** представлен только одним вариантом – **G2a3b-P303**. Полученные результаты вновь

указывают на мощные эффекты дрейфа генов в популяциях причерноморских шапсугов.

Генетическая близость абазин и абхазов к адыгским народам ($d=0.21$) подтверждает исторические и лингвистические данные об их родстве. Большая генетическая близость абазин и черкесов ($d=0.09$), чем абазин и абхазов ($d=0.31$), может объясняться тем, что абазин и черкесы в течение многих поколений живут в непосредственной близости и обмениваются генами в результате брачных контактов.

Сравнение генофонда изученных популяций с генофондами народов Передней Азии, Балкан и Кавказа

Анализ положения изученных нами популяций в генетическом пространстве народов Передней Азии, Балкан и Европы проведен также с помощью метода многомерного шкалирования (рис. 3). Однако, поскольку большинство привле-

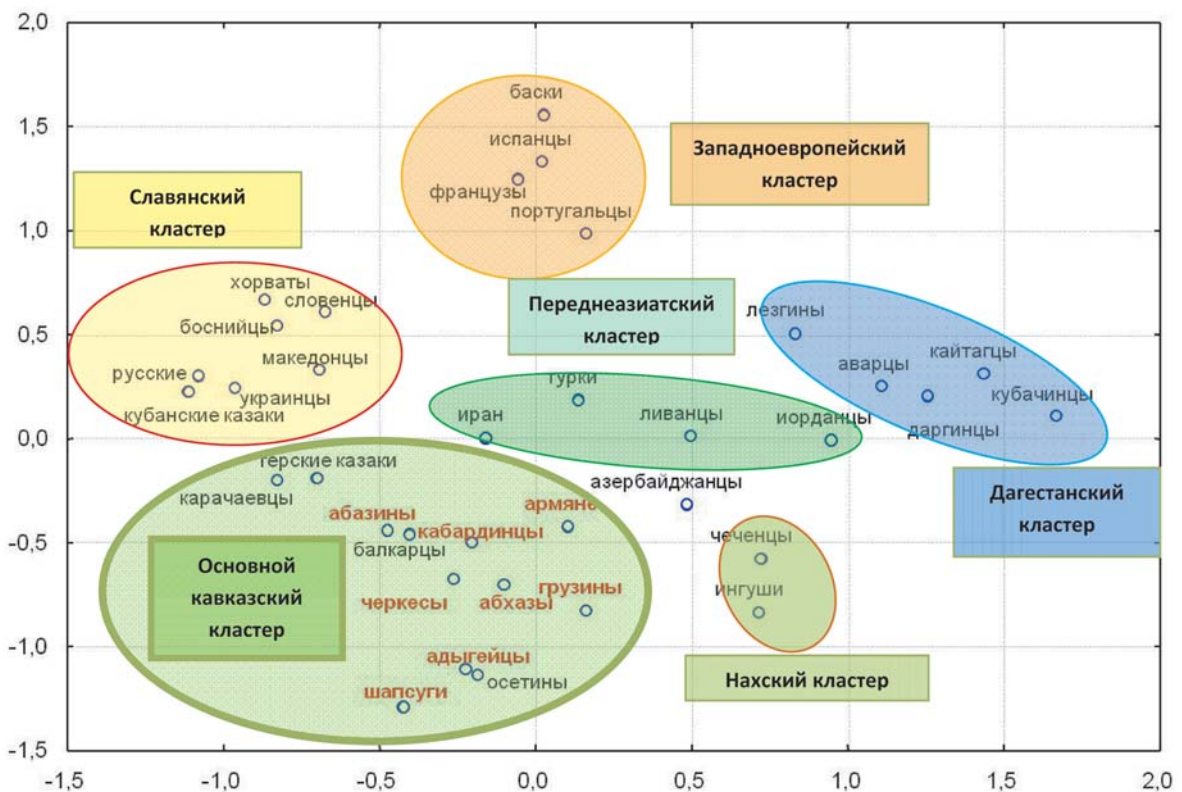


Рис. 3. Сравнение изученных популяций с генофондами народов Передней Азии, Европы и Кавказа по набору 14 гаплогрупп Y-хромосомы методом многомерного шкалирования (показатель алиенации = 0.19, показатель стресса = 0.17)

ченых для анализа популяций Евразии изучено другими авторскими коллективами по меньшему числу маркеров Y-хромосомы, нам пришлось сократить панель анализируемых гаплогрупп почти в три раза – от 35 (рис. 2) до 14 (рис. 3) наиболее крупных гаплогрупп. Поэтому из-за более низкой дифференцирующей способности набора гаплогрупп в генетическом пространстве Западной Евразии абхазо-адыгские народы (адыгейцы, черкесы, абхазы, абазины, кабардинцы) объединились как с народами Западного Закавказья (армянами, грузинами), так и с тюрками Западного Кавказа (балкарцами и карачаевцами), образовав кластер, условно названный нами как «основной кавказский» (рис. 3). Близость абхазо-адыгских популяций и народов Закавказья связана с высокими частотами в их генофондах гаплогрупп **J2-M172** и **G2a3b-P303**.

Сравнение со славянскими популяциями Северного Кавказа (рис. 3) показывает, что популяции кубанских казаков входят в «восточно-европейский кластер», в то время как терские казаки – в «основной кавказский кластер». При этом генетические расстояния от абхазо-адыгских народов (по палитре 14 гаплогрупп) до кубанских казаков ($d=1.08$) в три раза больше, чем до терских казаков ($d=0.32$). Такие различия могут быть связаны с тем, что на Северном Кавказе популяции терских казаков сформировались раньше (начиная с XVI в.), чем популяции кубанских казаков (с середины XIX века по окончании Кавказской войны). Именно по этой причине терские казаки, изолированные в течение длительного времени от основного массива славянских популяций, включили в себя существенный генетический компонент автохтонного населения Северо-Западного Кавказа [Балановский с соавт., 2011]. Отметим также, что украинцы находятся на таком же генетическом расстоянии от абхазо-адыгских народов ($d=0.35$), как и терские казаки, проживающие с ними на одной территории. Такая генетическая близость может объясняться сохранением среди населения Украины следов понтийского антропологического типа, характерного для адыгов.

«Основной кавказский» кластер оказался наиболее генетически близким к «нахскому» ($d=0.44$) и «переднеазиатскому» ($d=0.56$) кластерам (табл. 3) за счет преобладания переднеазиатского субстрата, представленного гаплогруппами **G23b-P303** и **J2-M172**, которые суммарно составляют около 70% генофонда абхазо-адыгских народов. Генетические расстояния от «основного кавказского» кластера до «восточно-европейского» кластера выше ($d=0.70$), однако их некоторое сходство объясняется высокими частотами западноевра-

Таблица 3. Средние генетические расстояния по частотам 14 гаплогрупп Y-хромосомы между «основным кавказским» кластером и другими выявленными кластерами народов Западной Евразии

Кластеры народов Западной Евразии	Генетические расстояния от «основного кавказского кластера»
Нахский	0.44
Переднеазиатский	0.56
Славянский	0.70
Западно-европейский	0.86
Дагестанский	0.94

зийской гаплогруппы **R1a1**, появление которой, как рассмотрено выше, связано не с экспансией славянского населения, а принесено много более ранними миграциями населения евразийской степи. Еще дальше от «основного кавказского» кластера находится «западноевропейский» ($d=0.86$), что является вполне ожидаемым результатом.

Однако максимальное генетическое расстояние от «основного кавказского» кластера ($d=0.94$, табл. 3) выявлено для географически близкого «дагестанского» кластера (включающего даргинцев, кубачинцев, лезгин, кайтагцев, аварцев). Это объясняется резким преобладанием у народов Дагестана переднеазиатской гаплогруппы **J1-M267**, которая редка в популяциях «основного кавказского» кластера.

Выводы

1. У абхазо-адыгских народов к мажорным гаплогруппам относятся **G2a3b-P303**, **R1a1-M198** и **J2-M172**, у изученных популяций армян – гаплогруппы **G1-M285** и **J2a2-M67**, грузин – **L1b-M317**, **G2a3b-P303** и **J2-M172**.
2. Варианты гаплогруппы **J2** достигают максимальной частоты среди абхазо-адыгских народов в популяциях абхазов, указывая на общность их генофонда с народами Закавказья (грузинами и армянами), в генофонде которых на долю этой гаплогруппы приходится

треть всей изменчивости Y-хромосомы. Однако в генофонде абхазов преобладает вариант гаплогруппы **J2**, характерный для популяций армян-ашмен и практически отсутствующий в изученных нами популяциях грузин.

3. Генофонды всех абхазо-адыгских народов по данным о полиморфизме Y-хромосомы близки между собой. Спектр гаплогрупп у восточных адыгов (черкесы и кабардинцы), многообразнее, чем у западных адыгов (темиргоевцы, шапсуги), абазин и абхазов.
4. Народы Западного Кавказа и Закавказья в генетическом пространстве Евразии образуют единый кластер, обособленный от других генофондов Евразии. Среди всех народов Кавказа к абхазо-адыгским народам ближе всего народы Закавказья (армяне, грузины), турки западного Кавказа (карачаевцы, балкарцы), а также терские казаки.
5. Кластер народов Западного Кавказа и Закавказья максимально приближен к генофонду Передней Азии. Выявленное преобладание переднеазиатского субстрата (**G2a3b-P303** и **J2-M172**) свидетельствует об общности их происхождения.
6. Высокая частота евразийской гаплогруппы **R1a1-M198** и низкая встречаемость характерной для Европы субветви **R1a1a1g-M458** у абхазо-адыгских народов связана с миграциями народов из евразийской степи, а не с экспансией славянских народов.

Благодарности

Исследование поддержано грантом в форме субсидии для юридических лиц на поддержку научных исследований в рамках реализации мероприятий 1.1–1.5 федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы (соглашение № 8088 между Министерством образования и науки Российской Федерации и Российской академией наук и ФГБУН Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН о предоставлении гранта в форме субсидии), Программами Президиума РАН «Молекулярная и клеточная биология», «Динамика генофондов» и рядом грантов РФФИ: 12-04-31732-мол_а, 13-04-31732_а, 13-04-90420_Укр_ф_а, 13-06-90707_мол_рф_нр, 13-04-90717_мол_рф_нр.

Библиография

- Балановский О.П., Дибирова Х.Д., Романов А.Г., Утевская О.М., Шанько А.В., Баранова Е.Г., Почешхова Э.А.* Взаимодействие генофондов народов Кавказа и восточных славян по данным о полиморфизме Y-хромосомы // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2011. № 1. С. 69–75.
- Боготова З.И.* Изучение генетической структуры популяций кабардинцев и балкарцев Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2009. 24 с.
- Дибирова Х.Д., Балановская Е.В., Кузнецова М.А., Фролова С.А., Васинская О.А., Почешхова Э.А., Запороженко В.В., Дружинина Е.Г., Пшеничных А.С., Раджабов М.О., Теучеж И.Э., Схаляхо Р.А., Захарова Т.А., Евсеева И.В., Дубинецкая Е., Балановский О.П.* Генетический рельеф Кавказа: четыре лингвистико-географических региона по данным о полиморфизме Y-хромосомы // Медицинская генетика, 2010. Т. 9. № 10. С. 9–18.
- Кутуев И.А.* Генетическая структура и Молекулярная филогеография народов Кавказа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2010. 24 с.
- Литвинов С.С.* Изучение генетической структуры народов Западного Кавказа по данным о полиморфизме Y-хромосомы, митохондриальной ДНК и ALU-Инсерций. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2010. 23 с.
- Почешхова Э.А.* Оценка межэтнических различий народов Западного Кавказа (по мультиаллельным аутосомным ДНК маркерам) // Медицинская генетика, 2008. Т. 7. № 2. С. 3–9.
- Схаляхо Р.А., Почешхова Э.А., Теучеж И.Э., Дибирова Х.Д., Агджоян А.Т., Утевская О.М., Юсупов Ю.М., Дамба Л.Д., Исакова Ж.О., Момыналиев К.Т., Тагирли Ш.Г., Кузнецова М.А., Коньков А.С., Фролова С.А., Балановская Е.В., Балановский О.П.* Тюрки Кавказа: сравнительный анализ генофондов по данным о полиморфизме Y-хромосомы // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2013. № 2. С. 34–48.
- Юнусбаев Б.Б.* Популяционно-генетическое исследование народов Дагестана по данным о полиморфизме Y-хромосомы и Alu-инсерций. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2006. 24 с.
- Balanovsky O., Dibirova Kh., Dybo A., Mudrak O., Frolova S., Pocheshkhova E., Haber M., Platt D., Schurr T., Haak W., Kuznetsova M., Radzhabov M., Balaganskaya O., Druzhinina E., Zakharova T., Hernandez D., Zalloua P., Koshel S., Ruhlen M., Renfrew C., Wells R.S., Tyler-Smith C., Balanovskaya E.* The Genographic Consortium. Parallel Evolution of Genes and Languages in the Caucasus Region // Mol. Biol. Evol., 2011. Oct. 28(10). P. 2905–2920.
- Battaglia V., Fornarino S., Al-Zaher Y-N., Olivieri A., Pala M., Myres N.M., King R.J., Rootsi S., Marjanovic D., Primorac D., Hadziselimovic R., Vidovic S., Drobnic K., Durmish N., Torrioni A., Santachiara-Benerecetti A.S., Underhill P.A., Semino O.* Y-chromosomal evidence of the cultural diffusion of agriculture in Southeast Europe // Eur. J. Hum. Genet., 2009. Vol. 17(6). P. 820–830.
- Bulayeva K.B., Jorde L., Watkins S., Ostler C., Pavlova T.A., Bulayev O.A., Tofanelli S., Paoli G., Harpending H.* Ethnogenomic diversity of Caucasus, Daghestan // Am. J. Hum. Biol., 2006. Vol. 18(5). P. 610–620.

- Balaresque P., Bowden G.R., Adams S.M., Leung H.Y., King T.E., Rosser Z.H., Goodwin J., Moisan J.P., Richard C., Millward A., Demaine A.G., Barbujani G., Previdere C., Wilson I.J., Tyler-Smith C., Jobling M.A. A predominantly Neolithic origin for European paternal lineages // *PLoS Biol.*, 2010. Vol. 8. P. 1–9.
- Cinnioplu C., King R., Kivisild T., Kalfoplu E., Ataso Y.S., Cavalleri G.L., Lillie A.S., Roseman C.C., Lin A.A., Prince K., Oefner P.J., Shen P., Semino O., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A. Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia // *Hum. Genet.*, 2004. Vol. 114(2). P. 127–148.
- Cruciani F., La Fratta R., Trombetta B., Santolamazza P., Sellitto D., Colomb E.B., Dugoujon J.M., Crivellaro F., Benincasa T., Pascone R., Moral P., Watson E., Melegh B., Barbujani G., Fuselli S., Vona G., Zagradsnik B., Assum G., Brdicka R., Kozlov A.I., Efremov G.D., Coppa A., Novelletto A., Scozzari R. 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. Vol. 24(6). P. 1300–1311.
- Di Giacomo F., Luca F., Popa L.O., Akar N., Anagnou N., Banyko J., Brdicka R., Barbujani G., Papola F., Ciavarella G., Cuccini F., Di Stasi L., Gavrilu L., Kerimova M.G., Kovatchev D., Kozlov A.I., Loutradis A., Mandarino V., Mammi C., Michalodimitrakis E.N., Paoli G., Pappa K.I., Pedicini G., Terrenato L., Tofanelli S., Malaspina P., Novelletto A. Y-chromosomal haplogroup J as a signature of the post-neolithic colonization of Europe // *Hum. Genet.*, 2004. Vol. 115(5). P. 357–371.
- Herrera K.J., Lowery R.K., Hadden L., Calderon S., Chiou C., Yepiskoposyan L., Regueiro M., Underhill P.A., Herrera R.J. Neolithic patrilineal signals indicate that the Armenian plateau was repopulated by agriculturalists // *Europ. J. Hum. Genet.*, 2012. Vol. 20(3). P. 313–320.
- Kutuev I., Khusainova R., Karunas A., Yunusbayev B., Fedorova S., Lebedev Y., Hunsmann G., Khusnutdinova E. From East to West: Patterns of Genetic Diversity of Populations Living in Four Eurasian Regions // *Hum. Hered.*, 2006. Vol. 61. P. 1–9.
- Nasidze I., Quinque D., Dupanloup I., Rychkov S., Naumova O., Zhukova O., Stoneking M. Genetic evidence concerning the origins of South and North Ossetians // *Ann. Hum. Genet.*, 2004. Vol. 68(P. 6). P. 588–599.
- Nasidze I., Sarkisian T., Kerimov A., Stoneking M. Testing hypotheses of language replacement in the Caucasus: evidence from the Y-chromosome // *Hum. Genet.*, 2003. Vol. 112(3). P. 255–261.
- Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. New York: Columbia Univ. Press., 1987.
- Semino O., Passarino G., Oefner P.J., Lin A.A., Arbuzova S., Beckman L.E., Benedictis G., Francalacci P., Kouvatsi A., Limborska S., Marcikis M., Mika A., Mika B., Primorac D., Santachiara-Benerecetti A.S., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A. The Genetic Legacy of Paleolithic Homo sapiens sapiens in Extant Europeans: A Y-Chromosome Perspective // *Science.*, 2000. Vol. 290. N 10. P. 1155–1159.
- Tofanelli S., Ferri G., Bulayeva K., Caciagli L., Onofri V., Taglioli L., Bulayev O., Boschi I., Aluç M., Berti A., Rapone C., Beduschi G., Luiselli D., Cadenas AM, Awadelkarim KD, Mariani-Costantini R, Elwali NE, Verginelli F, Pilli E, Herrera RJ, Gusmão L, Paoli G, Capelli C. J1-M267 Y-lineage marks climate-driven pre-historical human displacements // *Eur. J. Hum. Genet.*, 2009. Vol. 17(11) P. 1520–1524.
- Weale M.E., Yepiskoposyan L., Jager R.F., Hovhannisyan N., Khudoyan A., Burbage-Hall O., Bradman N., Thomas M. Armenian Y chromosome haplotypes reveal strong regional structure within a single ethno-national group // *Hum. Genet.*, 2001. Vol. 109(6). P. 659–674.
- Wells R.S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R., Underhill P.A., Evseeva I., Blue-Smith J., Jin L., Su B., Pitchappan R., Shanmugalakshmi S., Balakrishnan K., Read M., Pearson N.M., Zerjal T., Webster M.T., Zholoshvili I., Jamarjashvili E., Gambarov S., Nikbin B., Dostiev A., Aknazarov O., Zalloua P., Tsoy-I., Kitaev M., Mirrakhimov M., Chariev A., Bodmer W.F. The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 2001. Vol. 98(18). P. 10244–10249.
- Yunusbayev B., Metspalu M., Jarve M., Kutuev I., Rootsi S., Metspalu E., Behar D.M., Varendi K., Sahakyan H., Khusainova R., Yepiskoposyan L., Khusnutdinova E.K., Underhill P.A., Kivisild T., Villems R. The Caucasus as an asymmetric semipermeable barrier to ancient human migrations // *Mol. Biol. Evol.*, 2012. Vol. 29(1). P. 359–365.

Контактная информация:

Теучеж Ирина Эдуардовна: e-mail: ira_teuchezh@mail.ru;
 Почешхова Эльвира Аслановна: e-mail: eapocheshkhova@mail.ru;
 Схаляхо Роза Арамбиевна: e-mail: shalyaho.roza@yandex.ru;
 Дибирова Хадиджат Дибировна: e-mail: hadizha-dibirova@mail.ru;
 Аеджоян Анастасия Торосовна: e-mail: athora@mail.ru;
 Утевская Ольга Михайловна: e-mail: outevsk@yandex.ru;
 Кузнецова Марина Александровна: e-mail: kirya70@list.ru;
 Богунов Юрий Васильевич: e-mail: forbogunov@inbox.ru;
 Шанько Андрей Викторович: e-mail: shanko@pisem.net;
 Коньков Андрей Сергеевич: e-mail: andrey.s.konkov@gmail.com;
 Чиковани Нази Наумовна: e-mail: nchikovani1971@gmail.com;
 Епископосян Левон Михайлович: e-mail: lepiskop@yahoo.com;
 Балановская Елена Владимировна: e-mail: balanovska@mail.ru;
 Балановский Олег Павлович: e-mail: balanovsky@inbox.ru.

GENE POOLS OF ABKHAZ-ADYGHE, GEORGIAN AND ARMENIAN POPULATIONS IN THEIR EURASIAN CONTEXT

I.E. Teuchezh^{1,2}, E.A. Pocheshkova², R.A. Skhalyakho^{1,2}, K.D. Dibirova^{1,3}, A.T. Agdzhoyan^{3,4}, O.M. Utevskaia⁴, M.A. Kuznetsova¹, Y.V. Bogunov⁵, A.V. Shanko¹, A.S. Konkov¹, N.N. Chikkovani⁶, L.M. Yepiskoposyan⁷, E.V. Balanovskaya¹, O.P. Balanovsky^{3,1}

¹ *Research Centre for Medical Genetics, Russian Academy of Medical Sciences, Moscow, Russia*

² *Kuban State Medical University, Krasnodar, Russia*

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

⁴ *V.N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine*

⁵ *Amur State University of Humanities and Pedagogy, Komsomolsk-on-Amur, Russia*

⁶ *St. Andrews Georgian University, Tbilisi, Georgia*

⁷ *Institute of Molecular Biology, Yerevan, Armenia*

Objectives: *The main goal of this article is to study the genetic structure of the western Caucasian Abkhaz-Adyge ethnic groups (Circassians, Abkhazians), populations of the Central Caucasus (Adyghes, Kabardians, Abazians) and Transcaucasia (Armenians, Georgians) using a wide range of Y-chromosome markers, and to compare the results obtained with those of the neighboring populations of the Caucasus, Europe and the Middle East.*

Materials and methods: *DNA samples from 1288 informed males, unrelated at the paternal grandfather level, were collected in seven ethnic groups representing North Caucasian and Transcaucasian populations: Adyghes (N=262), Circassians (N=214), Abazians (N=103), Kabardians (N=232), Armenians (N=218), Abkhazians (N=177), and Georgians (N=82). All samples were genotyped for 56 SNP and 17 STR Y-chromosome markers.*

Results and Discussion: *The most frequent haplogroups of Abkhaz-Adyge language family populations are G2a3b-P303, J2-M172 and R1a1-M198. Despite the common origin, the peculiarities of the gene pool are detected for each of the studied Abkhaz-Adyge ethnic groups: they mainly differ in the pattern of Y-haplogroups distribution. The haplogroup G2a3b-P303 is a modal one for the western Circassians (70%), while the remaining subbranches of the haplogroup G2a in this population are encountered at the frequencies of 0–5%. However, the haplogroup G2a3b-P303 is rare in Kabardians (21%), which are eastern Circassians; while the other subbranche of the haplogroup G2a, G2a1a-P18, in this group is detected at the frequency of 10% and is absent in the western Circassians (Adyghes). Since this haplogroup is a modal lineage in the Ossetians (66% in average), its increased frequency in Kabardians might indicate the genetic links between these ethnic groups. The peoples of Transcaucasia (Georgians, Armenians) have high frequency of haplogroup J2-M172 (32%). Among the Abkhaz-Adyge people this lineage reaches its highest frequency in the Abkhazians (27%), which might be considered as an evidence of their common origin with the peoples of Transcaucasia. The genetic distance matrix and multidimensional scaling plot show close genetic proximity of the Adyghes to the Abkhazians and Abazians ($d = 0.21$). The aggregate Abkhaz-Adyge population demonstrates close genetic affinity with the peoples of Transcaucasia (Georgians and Armenians) due to the high frequencies of the haplogroups J2-M172 and G2a3b-P303 in their gene pools. The peoples of Dagestan are genetically more distant from the Abkhaz-Adyge and the Transcaucasian populations than the peoples of the Near East. The registration of the haplogroups J2-M172 and G2a3b-P303 in these groups points out the presence of the Near Eastern substratum in the gene pool of Abkhaz-Adyge and the Transcaucasian populations. The high frequency of the West Eurasian haplogroup R1a1-M198 plausibly reflects the impact of migration from the Eurasian steppes on the gene pool of the Abkhaz-Adyge peoples.*

Conclusion: *The Western Caucasian ethnic groups (Circassians, Adyghes, Kabardians, Abkhazians, Abazians) form a single cluster with the Transcaucasian populations (Armenians and Georgians), which is revealed while comparing them with the peoples of the Near East, Balkans, and the East Europe. The prevalence of Near Eastern haplogroups in the gene pool of the West, Central Caucasus and Transcaucasia indicates their possible common origin with the populations of the Near East.*

Keywords: *Y-chromosome, gene pool, Caucasus, Circassians, Adyghes, Kabardians, Abkhazians, Abazians, Armenians, Georgians*