

РЕКОНСТРУКЦИЯ ГЕНОФОНДА УБЫХОВ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2019 г. Е. В. Балановская^{1, 2, *, #}, Р. А. Схалыхо^{1, 3, #}, Ж. А. Кагазежева^{1, 4, 5},
В. В. Запорожченко^{1, 4}, В. М. Урасин⁶, А. Т. Агджоян^{1, 4}, С. М. Кошель⁷,
Э. А. Почешхова⁵, О. П. Балановский^{1, 2, 4}

¹Медико-генетический научный центр, Москва, 115478 Россия

²Биобанк Северной Евразии, Москва, 115201 Россия

³Научный парк Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, 198504 Россия

⁴Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

⁵Кубанский государственный медицинский университет, Краснодар, 350063 Россия

⁶Компания "YFull Team", Москва, 105523 Россия

⁷Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
кафедра картографии и геоинформатики, Москва, 119991 Россия

*e-mail: balanovska@mail.ru

Поступила в редакцию 08.02.2019 г.

После доработки 15.02.2019 г.

Принята к публикации 18.02.2019 г.

Ареал убыхского народа охватывал район современного Сочи и его окрестностей, граница с ареалами абхазов и адыгейцев, но после Кавказской войны (после 1864 г.) незначительная часть уцелевших убыхов мигрировала в Турцию. Их язык является особой ветвью западно-кавказских (абхазо-адыгских) языков, и разными авторами то сближался с абхазской или с адыгской подгруппой, то выделялся как самостоятельная третья подгруппа. Все это делает убыхов важной, но генетически совершенно неизученной, частью системы кавказских генофондов. Собранная нами уникальная выборка ($N = 36$) включила в основном образцы из современной турецкой диаспоры убыхов. Их анализ по широкой панели маркеров Y-хромосомы (59 SNP и 17 STR-маркеров) выявил, что основными являются "общеевразийская" гаплогруппа R1a (19% генофонда убыхов) и гаплогруппа G2 (75% генофонда), характерная для абхазо-адыгских народов. В пределах гаплогруппы G2 мы выделили 14 ветвей и генотипировали 14 соответствующих маркеров, частоты 11 из которых введены в научный оборот впервые. Для сравнения привлечены полученные нашим коллективом данные о частотах тех же 14 маркеров G2 в 19 других популяциях Кавказа. И генетические расстояния, и картографирование наиболее частой субгаплогруппы убыхов (маркер YU1215 в позиции 8903699 сборки GRCh37, 50% генофонда убыхов) обнаружили генетическое сходство убыхов и адыгейцев. Генофонды других абхазо-адыгских народов находятся на значительно большем расстоянии от убыхов, близком к расстоянию до тюрков Северного Кавказа. Генофонд осетин обнаруживает мало общего с генофондом убыхов, что не подтверждает гипотезу аланского субстрата у убыхов. Генофонды других народов Кавказа и Закавказья (нахской, дагестанской и картвельской групп) не проявляют заметного генетического сходства с убыхами.

Ключевые слова: генофонд, геногеография, Y-хромосома, SNP, STR, гаплогруппа G2, Северный Кавказ, убыхы, абхазо-адыгские народы.

DOI: 10.1134/S0016675819090030

Убыхов называют "народом, ушедшим в историю". Этот автохтонный этнос Западного Кавказа ныне в России считается исчезнувшим, а данные о нем скудны. До Кавказской войны (до 1864 г.) ареал многочисленных убыхов охватывал район современного Сочи и его окрестностей: на юго-востоке граничил с абхазскими племенами, на северо-западе — с шапсугами, на севере их земли

от абадзехов отделял Кавказский хребет. Незначительная часть уцелевших после Кавказской войны убыхов мигрировала в Турцию, где на данный момент около 10 тыс. их потомков живут отдельными убыхскими селениями или совместно с черкесами. Существует мнение, что тотальное выселение убыхов связано с их особенно активным участием в Кавказской войне. Царский генерал граф М.Т. Лорис-Меликов писал, что воинственное и предприимчивое племя убыхов пользовалось

Равное авторство.

всегда особым уважением у соседей — согласно поверью горцев, чтобы быть храбрым, надо пожить и поучиться у убыхов [1].

Сведения об убыхском языке сохранены благодаря усилиям многих лингвистов (последний носитель языка умер в конце XX в.) [2—4 и др.]. Их язык относится к абхазо-адыгской группе, представляющей собой западную половину северокавказской языковой семьи. Эта группа состоит из абхазской ветви (включает абхазов и абазин) и адыгской (включает кабардинцев, черкесов и различные субэтноты адыгейцев). Место убыхского языка в этой системе является спорным. Одни гипотезы приближают его к абхазской ветви, другие — к адыгской, иные выделяют как самостоятельную третью ветвь. По данным этнографии убыхские легенды и сказания не отделяют убыхов от адыгов, а убыхскую землю — от адыгской земли [3]. Особый интерес вызывает гипотеза, что убыхи могли быть в числе потомков алан, так как в их составе было племя с таким названием [5].

Поскольку генофонд убыхов может оказаться центральным звеном абхазо-адыгской группы, нашим коллективом были предприняты особые усилия, чтобы в сотрудничестве с представителями убыхской общины впервые организовать генетическое обследование их диаспоры, проживающей в Турции.

Генофонд убыхов изучен по маркерам Y-хромосомы: наследование по отцовской линии (что важно при изучении диаспор), четкая географическая привязка многих гаплогрупп, параллелизм между Y-хромосомной и лингвистической изменчивостью на Кавказе делают Y-хромосому оптимальной генетической системой для реконструкции происхождения генофонда убыхов. Изменчивость Y-хромосомы в популяциях Кавказа по небольшим панелям SNP-маркеров изучалась во многих работах [6—14 и др.], ставших к настоящему времени классическими. Особенностью современных исследований является активное использование данных полного секвенирования Y-хромосомы. Эти данные в каждой старой гаплогруппе с ее обширным ареалом выявляют много молодых ветвей. Скрининг распространенности этих ветвей в популяциях часто обнаруживает их четкую географическую привязку, и такие молодые ветви оказываются крайне информативными для выявления родства популяций, миграций и их датировок. Для гаплогруппы G2 — самой частой у абхазо-адыгских народов — мы провели скрининг распространенности ее ветвей в пределах всего Кавказа, что стало возможным благодаря обширным коллекциям Биобанка Северной Евразии.

Составление генетического портрета уникальной выборки убыхов и его сравнение с генофондами других народов Кавказа — в особенности результатов скрининга гаплогруппы G2 — поможет

выяснить, к кому же генетически близки убыхи: к абхазской группе народов или к адыгской, или же равно удалены от обеих? И обнаруживается ли сходство генофондов убыхов и осетин, традиционно рассматриваемых как прямых потомков алан, поскольку они говорят на тех же иранских языках, что и аланы?

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выборка убыхов ($N = 36$) включила 28 образцов из современной диаспоры, проживающей на севере и северо-западе Турции — в окрестностях г. Самсун, провинциях Эскишехер, Балыкеси, Сакарья (район Мраморного моря); три образца из Адыгеи и пять образцов из коммерческих проектов [15]. Сбор материала, осуществленный благодаря инициативе и настойчивости одного из авторов данной работы (Р.А. Схалыхо), проводился с 2016 г. и продолжается по настоящее время согласно международным популяционно-генетическим критериям сбора биологических образцов [16]. Для каждого обследованного составлена родословная на три поколения. В выборку включались только совершеннолетние мужчины, предки которых по отцовской линии до третьего поколения относились к данному этносу. Тщательно исключалось наличие в выборке родственников как минимум до третьей степени родства. Обследование проводилось на основе письменного информированного согласия и под контролем Этической комиссии Медико-генетического научного центра.

Из образцов слюны ДНК выделена классическим методом фенол-хлороформной экстракции. Генотипирование проведено по панели 59 SNP маркеров методом ПЦР в реальном времени на приборе 7900HT (Applied Biosystems) с использованием технологии Taqman (Applied Biosystems). Наименования гаплогрупп даны согласно [10].

Все носители гаплогруппы G2, имеющиеся в Биобанке Северной Евразии [16] и представляющие коренное население Кавказа (табл. 1), были дополнительно генотипированы по маркерам 11 ветвей G2. Эти ветви идентифицированы при анализе данных полного секвенирования Y-хромосомы (как собственных данных нашего коллектива, так и результатов частных генетико-генеалогических исследований, представители которых дали информированное согласие на использование своих результатов в научном проекте). В пределах ветви G2-P16 (Z6582) проведен скрининг по маркерам Z7940, FGC719, Z7944, FGC1159, Z31462; в пределах ветви G2-P303 — по маркерам SK1143 (L1266), Z30369 (L1264), YY1215(8903699), YY1786(18234409), YY9632(18397360) (названия маркеров YY являются предварительными, поэтому приводим в скобках и их позицию на Y-хромосоме согласно GRCh37); также генотипированы

Таблица 1. Характеристика популяций Кавказа, образцы которых представлены в Биобанке Северной Евразии и использованы для скрининга ветвей гаплогруппы G2

Лингвистическая группа	География	Этнос	Популяция	N	Страна, регион	
Абхазо-адлыгская	Малая Азия	Убыхи	Суммарно	36	Турция	
		Адлыгцы	»	417	Россия, Адлыгея, Краснодарский край	
	Западный Кавказ	Кабардинцы	»	230	Россия, Кабардино-Балкария	
		Черкесы	»	214	Россия, Карачаево-Черкесия	
		Абазины	»	103	»	
		Абхазы	»	58	Абхазия	
	Тюркская	Западный Кавказ	Балкарцы	»	269	Россия, Кабардино-Балкария
			Карачаевцы	»	193	Россия, Карачаево-Черкесия
Иранская	Центральный Кавказ	Осетины	Дигорцы	123	Россия, Северная Осетия	
			Иронцы	236	Россия, Северная Осетия; Южная Осетия	
Нахско-дагестанская	Восточный Кавказ	Ингуши	Суммарно	143	Россия, Ингушетия	
		Чеченцы	»	340	Россия, Ингушетия, Чечня, Дагестан	
		Аварцы	»	115	Россия, Дагестан	
		Даргинцы	»	101	»	
		Кайтагцы	»	33	»	
		Лезгины	»	81	»	
Картвельская	Южный Кавказ	Грузины	Имеретинцы	62	Грузия, Турция	
			Лазы	36		
			Суммарно иные	54		
Пять языковых групп	Пять регионов	16 этносов	19 популяции	2844	Пять стран, восемь регионов России	

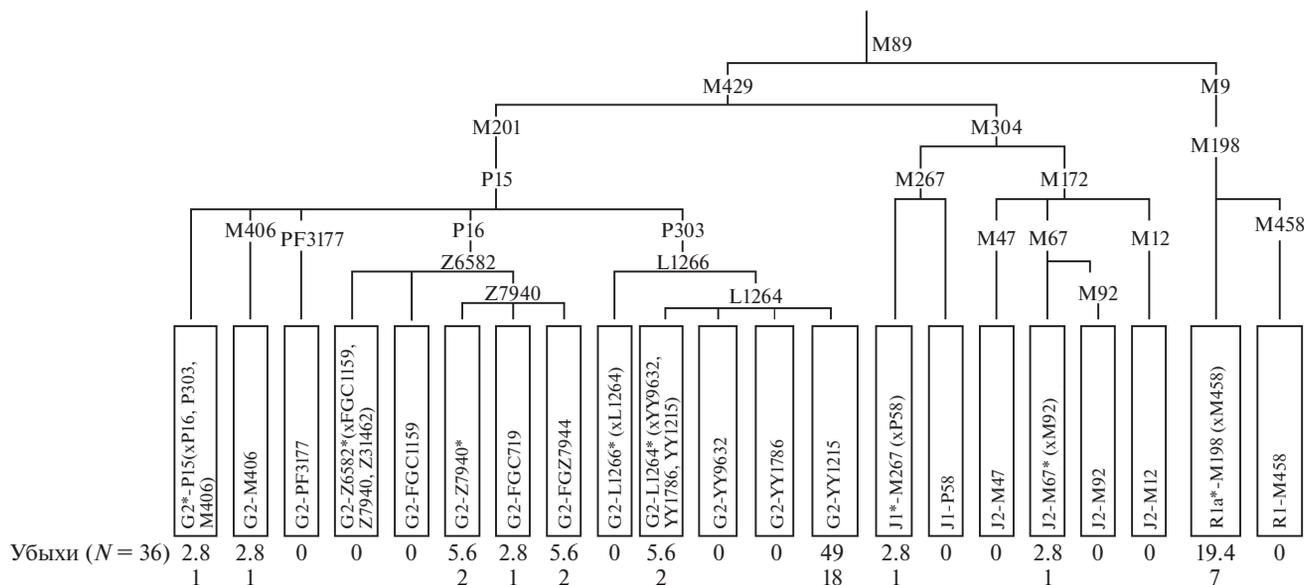


Рис. 1. Частоты гаплогрупп Y-хромосомы в генофонде убыхов.

маркеры двух ветвей, параллельных P16 и P303, – PF3177 и M406.

Генетические расстояния Нея [17] от убыхов до других популяций Кавказа были рассчитаны двумя способами. Во-первых, с помощью программы DJgenetic [18] по совокупности всех изученных 33 гаплогрупп создана матрица генетических расстояний от убыхов до 19 популяций, для которых проведен скрининг ветвей гаплогруппы G2. Во-вторых, картографическим методом рассчитаны генетические расстояния от убыхов до всех изученных популяций Кавказа по той же панели 33 гаплогрупп. Для этого сначала построены геногеографические карты распространения на Кавказе каждой из 33 гаплогрупп (методом средневзвешенной интерполяции, радиус 1000 км, степень весовой функции 3). Затем рассчитаны и картографированы генетические расстояния от частот этих гаплогрупп у убыхов до интерполированных значений в каждом узле карты. Картографический анализ проведен в программе GeneGeo [10, 19]. Частоты гаплогрупп узкой панели взяты из базы данных Y-base, разработанной под руководством О.П. Балановского и частично представленной на сайте www.genofond.ru [20].

Анализ 17 STR-локусов Y-хромосомы проведен на секвенаторе Applied Biosystems 3130xl набором Y-filer (Applied Biosystems). Филогенетическая сеть STR-гаплотипов построена методом

“reduced median” в программе Network (Fluxus Technology Ltd.) и визуализирована в Network Publisher. Датировки даны по числу мутационных шагов (ρ-статистика [21]) с использованием длины поколения 31 год [22] и “генеалогической” скорости мутирования 0.027 мутаций на локус на поколение [23, 24]. Полное секвенирование Y-хромосомы [10, 25, 26] подтверждает, что (по крайней мере, для гаплогрупп моложе 7 тыс. лет) “генеалогическая” скорость дает более корректные датировки, чем “эволюционная”.

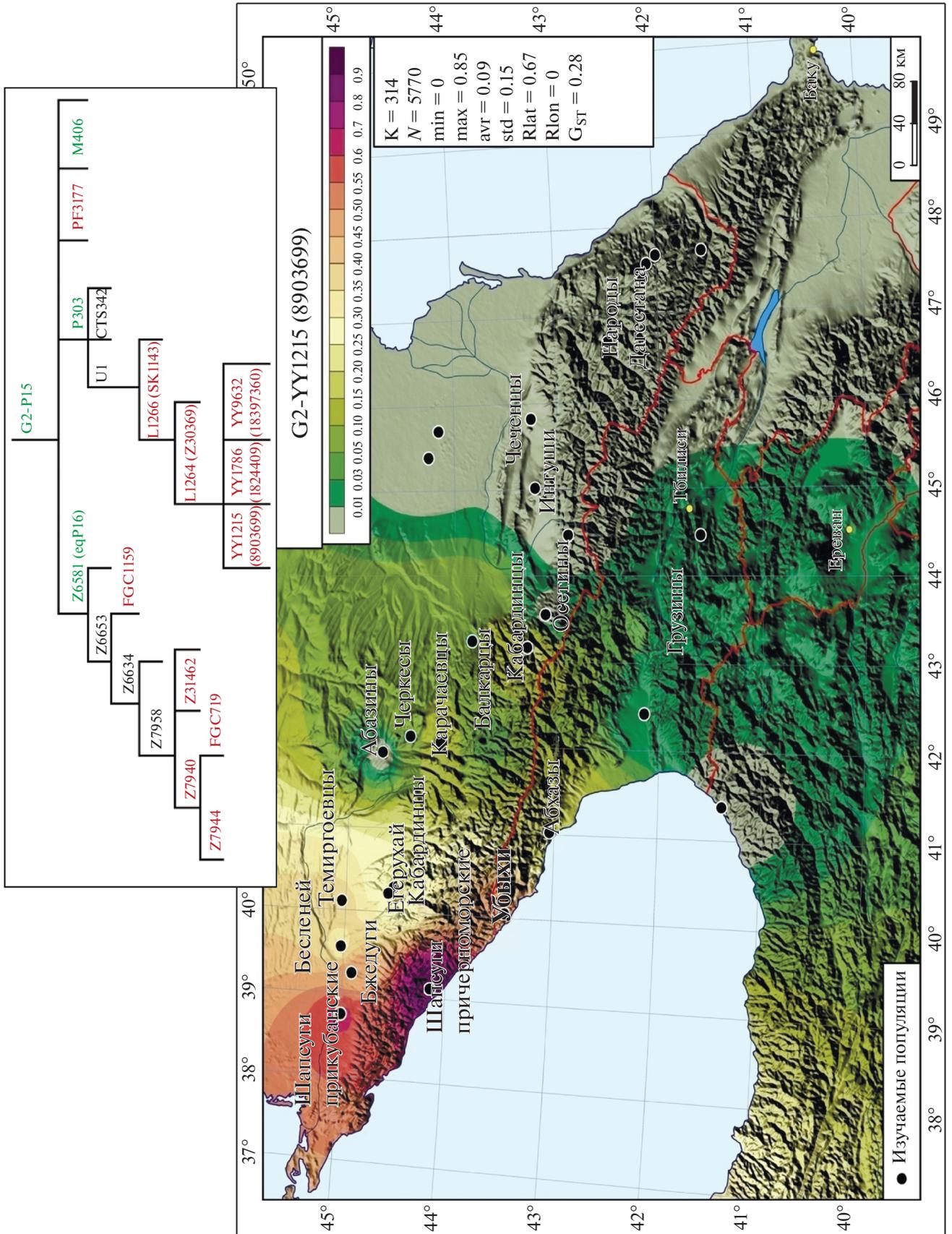
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Генетический портрет убыхов

Генетический портрет убыхов (рис. 1) характеризуется преобладанием гаплогруппы G2 (75% генофонда) и заметной частотой гаплогруппы R1a (19%). Гаплогруппы J1 и J2 обнаружены каждая у одного индивида.

Гаплогруппа R1a у убыхов представлена лишь ветвью R1a*-M198(xM458) с частотой 19%, близкой к частоте у других абхазо-адыгских популяций: ее частота колеблется у адыгейцев от 4 до 27%, у черкесов – 18%, кабардинцев – 16%, абхазов – 12%, абазин – 21%. У тюркоязычных народов Кавказа эта гаплогруппа встречается с более высокими частотами (у карачаевцев 36%, у балкарцев 24%). У нахско-дагестанских народов она

Рис. 2. Карта распространения субветви YY1215 и филогенетическая структура гаплогруппы G2. Зеленым цветом выделены традиционные маркеры, типизируемые внутри G2, красным – новые введенные нами маркеры, черным цветом – некоторые топологически внутренние (нетипированные) маркеры. Шкала частоты приведена в правом верхнем углу: наиболее высокие частоты обозначены красными тонами, низкие – зелеными, нулевые – серым.



крайне редка (лишь у даргинцев составляет 22%), а в генофонде осетин практически отсутствует, что противоречит гипотезе “аланского” происхождения убыхов. Отсутствие у абхазо-адыгских народов, включая убыхов, “европейской” субветви R1a-M458 указывает на появление у них гаплогруппы R1a не вследствие исторически недавнего потока генов из Восточной Европы, а в результате древних миграций, вероятно, из евразийской степи.

Гаплогруппа G2. Происхождение гаплогруппы G2 связывают с Передней Азией [27]. В современном населении Турции G2 встречается с частотой 11%, Ирана – 6%, Пакистана – 15%. Намного более высокая частота G2 на Кавказе указывает как на древнюю связь с переднеазиатским регионом, так и на длительный период самостоятельного генетического дрейфа народонаселения Кавказа. В связи с резким преобладанием этой гаплогруппы у убыхов мы подразделили ее на 14 ветвей, определили частоту каждой ветви у убыхов и сравнили с частотами этих ветвей в 19 популяциях Кавказа.

Скрининг гаплогруппы G2

Филогенетическая структура гаплогруппы G2 приведена на рис. 2, где зеленым цветом выделены три маркера (три ветви), на которые гаплогруппу подразделяли в предшествующих исследованиях генофонда Кавказа, а красным цветом – 11 новых маркеров, впервые генотипированных в данной работе. Можно видеть, что G2 подразделяется на четыре крупные ветви, из которых у убыхов доминирует ветвь P303 (встречена у 20 образцов). Ветвь P16 встречена у четырех образцов, ветвь M406 – у одного образца, ветвь PF3177 не обнаружена, и еще один образец G2 не относится ни к одной из основных ветвей.

Ветвь P303. Эта доминирующая у убыхов ветвь (55%) роднит их с остальными адыго-абхазскими народами: у адыгейцев ее частота достигает 61%, у кабардинцев – 30%, у черкесов – 22%, у абхазов – 17%, у абазин – 28%. Она также встречается у народов, говорящих на картвельских языках (у имеретинцев – 22%, у лазов – 5%) и тюркских языках (у балкарцев – 17%, у карачаевцев – 5%) [14, 28]. В генофондах народов Центрального и Восточного Кавказа, говорящих на иранских (осетины) и нахско-дагестанских языках, ветвь G2-P303 отсутствует. Можно видеть, что по частотам этой гаплогруппы убыхи ближе к популяциям адыгской лингвистической ветви (особенно к адыгейцам), чем к популяциям абхазской ветви.

Данная ветвь подразделена нами на пять субветвей (рис. 1, 2). Наиболее часта (49%) у убыхов субветвь YY1215 с датировкой 3800 ± 300 лет. Картографический анализ (рис. 2) выявляет четкий географический градиент частоты этой субветви,

стремительно убывающей с запада на восток. По частоте этой субветви убыхи близки к адыгейцам (у которых ее частота еще выше), отличаются от абхазов (у которых субветвь встречается много реже) и совершенно не похожи на осетин, у которых субветвь не обнаружена вовсе.

Субветвь YY9632 (с датировкой 3300 ± 900 лет) обнаружена только в абхазо-адыгских популяциях: у адыгских народов она встречается с частотой от 3 до 20%, у абазин – 15%, отсутствует у убыхов и абхазов. Примечательно, что эта субветвь выявляет различия между географически соседними кабардинцами и тюркоязычными балкарцами: у балкарцев субветвь YY9632 не обнаружена.

Ветвь G2-P16 характерна для генофонда осетин: субветвь FGC719 обнаружена у них с частотой 40%, а субветвь FGC7944 – 17%. Однако у убыхов эти субветви встречены лишь у единичных представителей: соответственно 3 и 6%. Это может указывать на отсутствие аланского субстрата в генофонде убыхов (с меньшей вероятностью на то, что у осетин и убыхов мог быть различный аланский субстрат).

Сравнение генофонда убыхов с популяциями Кавказа

Карта генетических расстояний (рис. 3), построенная по панели 33 гаплогрупп, демонстрирует наибольшее сходство (зеленые тона) убыхов с популяциями различных племен адыгейцев. Генетическое сходство убыхов с другими абхазо-адыгскими народами меньше (оранжево-коричневые тона), причем как с представителями абхазской ветви (абазинами и абхазами), так и адыгской ветви (кабардинцами и черкесами). Карта демонстрирует максимальные генетические отличия (темно-коричневые тона) от убыхов осетин, популяций Восточного Кавказа и Закавказья.

Таблица генетических расстояний от убыхов (рис. 3) показывает, что убыхи генетически наиболее близки к адыгейцам ($0.05 < d < 0.16$), за исключением племени кабардинцев Адыгеи. Из всех народов Кавказа наиболее близки к убыхам шапсуги, что согласуется с их географическим соседством и историческими данными. Другие абхазо-адыгские народы (причем опять-таки из адыгской и абхазской ветвей – абазины, абхазы, кабардинцы, черкесы) в среднем ($\bar{d} = 0.50$) почти в 4 раза генетически дальше от убыхов, чем адыгейцы. Еще более генетически удалены от них тюрки Центрального Кавказа ($\bar{d} = 0.60$). А генетическое расстояние от убыхов до осетин ($\bar{d} = 2.30$) еще в 4 раза больше: оно почти такое же, как расстояние от убыхов до картвельских народов ($\bar{d} = 2.64$), народов Дагестана ($d = 2.63$) и нахских народов ($d = 3.61$).

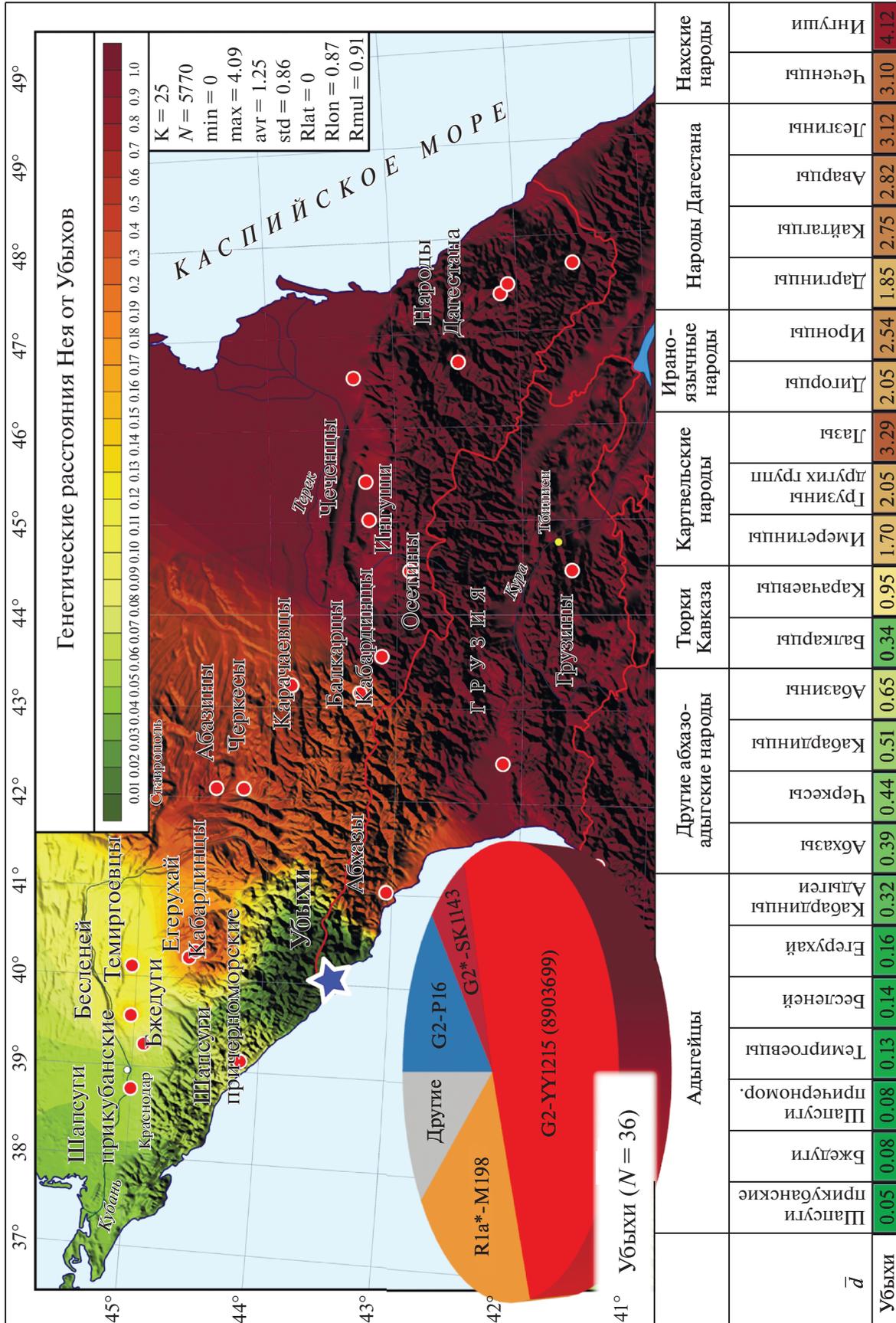


Рис. 3. Карта и матрица генетических расстояний от убыхов. Карта и генетические расстояния в таблице рассчитаны по частотам 33 гаплогрупп Y-хромосомы. На карте и матрице максимальные генетические расстояния выделены красным фоном, минимальные (генетическое сходство) — зеленым.

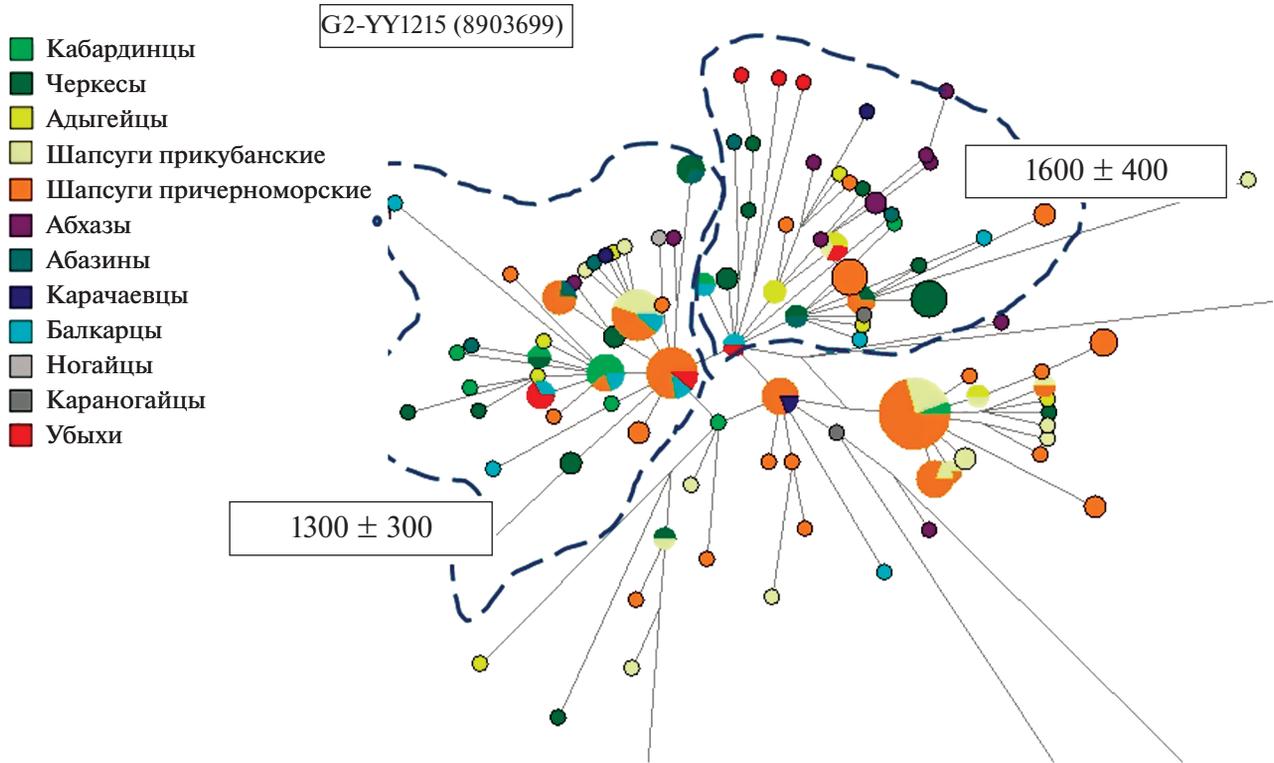


Рис. 4. Филогенетическая сеть гаплогруппы G2-YY1215. Цвет кружка указывает этническую принадлежность носителя гаплотипа; размер кружка пропорционален числу носителей гаплотипа; длина линии — числу мутационных шагов.

Филогенетический анализ STR-маркеров

Филогенетическая сеть STR-гаплотипов субветви G2-YY1215 (рис. 4), составляющей половину генофонда убыхов, показывает, что гаплотипы убыхов (выделены красным) расположились в двух кластерах. В первом кластере (с датировкой 1600 ± 400 лет) убыхи вошли в гаплотип основателя вместе с балкарцами. В гаплотип основателя второго кластера (с датировкой 1300 ± 300 лет) вошли в основном причерноморские шапсуги, но также и по одному образцу балкарцы и убыхи. В этом же кластере два гаплотипа убыхов совпали с гаплотипами балкарцев. В оба кластера с датировками 1300 и 1600 лет вошли причерноморские и прикубанские шапсуги, черкесы, убыхи, кабардинцы Кабардино-Балкарии, абхазы, абазины и балкарцы. Столь широкие и почти совпадающие ареалы популяций, представленных в кластерах, указывают, что оба кластера могли возникнуть еще до разделения этих этносов, поскольку обнаружены в одних и тех же популяциях.

Изучение одного из самых загадочных народов Северного Кавказа — убыхов — по широкой панели 59 маркеров Y-хромосомы является примером генетической реконструкции, проведенной без помощи древней ДНК: народ уже полтора столетия как ушел со своей исторической родины, существует в немногочисленной и рассеянной диаспо-

ре, не имеет ни одного носителя языка, но его генофонд все же был изучен и сопоставлен с данными лингвистики.

Генофонд убыхов оказался очень сходным с генофондом адыгейцев, умеренно отличается от остальных народов абхазо-адыгской группы, незначительно сходным с тюркоязычными популяциями Северного Кавказа и резко отличающимся от генофондов остальных народов региона (Центрального, Восточного Кавказа и Закавказья). Географически убыхи населяли побережье между абхазами и адыгейцами, поэтому их явное сходство с последними может указывать либо на их изначальное родство (и тогда на правоту той лингвистической гипотезы, которая сближает убыхский язык с адыгской ветвью), либо, как минимум, на длительное и интенсивное взаимодействие популяций убыхов и адыгейцев. Резкие генетические отличия от осетин (у осетин не встречена мажорная гаплогруппа убыхов, а у убыхов крайне редки мажорные гаплогруппы осетин) не подтверждают гипотезу аланского субстрата у убыхов.

Авторы выражают благодарность генеалогам и активистам Биг Эрдалу (Byg Erdal), Сан Анилу (Sun Anil), Акган Семиху (Akgun Semih).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-06-00364_a) и в рам-

ках Государственного задания Министерства науки и высшего образования России для ИОГен РАН (тема 0112-2019-0001) и для Медико-генетического научного центра.

Все процедуры, выполненные в исследовании с участием людей, соответствуют этическим стандартам институционального и/или национального комитета по исследовательской этике и Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующим изменениям или сопоставимым нормам этики.

От каждого из включенных в исследование участников было получено информированное добровольное согласие.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Дзидзария Г.А.* Махаджирство и проблемы истории Абхазии XIX столетия. Сухуми: Алашара, 1982. 530 с.
2. *Meszaros J.* Die Pakiy-Sprache. Studies in Ancient Oriental Civilization. № 9. The Oriental Institute Univ. Chicago, 1934.
3. *Vogt H.* Dictionnaire de la Langue Oubykh avec Introduction Phonologique, Index Francais-Oubykh, Textes Oubykhs. Oslo: Universitets forlaget, 1963. 84 p.
4. *Кумахов М.А.* Убыхи. Адыгская (черкесская) энциклопедия. М., 2006. С. 479–504.
5. *Люлье Л.Я.* Черкесия (Историко-этнографические статьи). Краснодар, 1927. 47 с.
6. *Balanovsky O., Dibirova K., Dybo A. et al.* Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus Region // *Mol. Biol. Evol.* 2011. V. 28. P. 2905–2920. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr126>
7. *Yunusbayev B., Metspalu M., Jarve M. et al.* The Caucasus as an asymmetric semipermeable barrier to ancient human migrations // *Mol. Biol. Evol.* 2012. V. 29(1). P. 359–365. PMID:21917723
8. *Lazaridis I., Patterson N., Mittnik A. et al.* Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans // *Eur. Nature.* 2014. V. 513. P. 409–413. <https://doi.org/10.1038/nature13673>
9. *Yunusbayev B., Metspalu M., Metspalu E. et al.* The genetic legacy of the expansion of Turkic-Speaking Nomads across Eurasia // *PLoS Genet.* 2015. Apr. 21; 11(4):e1005068. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005068>
10. *Karmin M., Saag L., Vicente M. et al.* A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture // *Genome Res.* 2015. V. 25. № 4. P. 459–466. Epub. 2015. Mar. 13. <https://doi.org/10.1101/gr.186684.114>
11. *Karafet T., Mendez F., Sudoyo H. et al.* Improved phylogenetic resolution and rapid diversification of Y-chromosome haplogroup K-M526 in Southeast Asia // *Eur. J. Hum. Genet.* 2015. V. 23. P. 369–373.
12. *Хуснутдинова Э.К., Литвинов С.С., Кутуев И.А. и др.* Генофонд этнических групп Кавказа по данным комплексного исследования Y-хромосомы, митохондриальной ДНК и полногеномного анализа // *Генетика.* 2012. Т. 48. № 6. С. 750–761.
13. *Схалыхо Р.А., Почешхова Э.А., Теучеж И.Э. и др.* Тюрки Кавказа: сравнительный анализ генофондов по данным о Y-хромосоме // *Вестн. МГУ. Серия XXIII. Антропология.* 2013. № 2. С. 34–48.
14. *Теучеж И.Э., Почешхова Э.А., Схалыхо Р.А. и др.* Генофонды абхазо-адыгских народов, грузин и армян в евразийском контексте // *Вестн. МГУ. Серия XXIII. Антропология.* 2013. № 2. С. 49–62.
15. <https://www.familytreedna.com/public/UbykhSochi?iframe=ucolorized> (дата обращения: 10.02.2019).
16. *Балановская Е.В., Жабегин М.К., Агджоян А.Т. и др.* Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы применения в геногеографии и персонализированной медицине // *Генетика.* 2016. Т. 52. № 12. С. 1371–1387.
17. *Nei M.* *Molecular Evolutionary Genetics.* Amsterdam, 1975. 278 p.
18. *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. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.09.019>
19. *Кошель С.М.* Геоинформационные технологии в геногеографии // *Современная географическая картография / Под ред. Лурье И.К., Кравцовой В.И. М.: Дата, 2012. С. 158–166.*
20. БД Y-base [Электронный ресурс] и компьютерная сеть лаборатории популяционной генетики человека МГНЦ. URL: <http://www.genofond.ru/genofond.ru/default26d8e.html?s=0&p=346> (дата обращения: 10.01.2019).
21. *Forster P., Harding R., Torroni A., Bandelt H.* Origin and evolution of native american mtDNA variation: A Reappraisal // *Am. J. Hum. Genet.* 1996. V. 59. P. 935–945.
22. *Fenner J.* Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies // *Am. J. Phys. Anthropol.* 2005. V. 423. P. 415–423.
23. *Burgarella C., Navascue M.* Mutation rate estimates for 110 Y-chromosome STRs combining population and father – son pair data // *Eur. J. Hum. Genet.* 2011. V. 19. P. 70–75. <https://doi.org/10.1038/ejhg.2010.154>
24. www.yhrd.org/ [Электронный ресурс]. URL: <https://yhrd.org/> (дата обращения: 10.01.2019).
25. *Balanovsky O., Zhabagin M., Agdzhoyan A. et al.* Deep phylogenetic analysis of haplogroup G1 provides estimates of SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome and reveals migrations of Iranian speakers // *PLoS One.* 2015. Apr. 7; 10(4):e0122968. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122968>.
26. *Balanovsky O.* Toward a consensus on SNP and STR mutation rates on the human Y-chromosome // *Hum. Genet.* 2017. V. 136. P. 575–590. <https://doi.org/10.1007/s00439-017-1805-8>
27. *Cinniödlü C., King R., Kivisild T. et al.* Excavating Y-chromosome haplotypes strata in Anatolia // *Hum. Genet.* 2004. V. 114(2). P. 127–148.
28. *Балановский О.П.* Генофонд Европы. М.: Тов-во научных изданий, 2015. 354 с.

Inferring the Genetic Ancestry of Ubykh People from the Caucasus

E. V. Balanovska^{a, b, *}, R. A. Skhalyakho^{a, c}, J. A. Kagazezheva^{a, d, e},
V. V. Zaporozhchenko^{a, d}, V. M. Urasin^f, A. T. Agdzhoyan^{a, d},
S. M. Kochev^g, E. A. Pocheshkhova^e, and O. P. Balanovsky^{a, b, d}

^aResearch Centre for Medical Genetics, Moscow, 115478 Russia

^bBiobank of Northern Eurasia, Moscow, 115201 Russia

^cScience Park, St. Petersburg State University, St. Petersburg, 198504 Russia

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

^eKuban State Medical University, Krasnodar, 350063 Russia

^fYFull Team, Moscow, 105523 Russia

^gDepartment of Cartography and Geoinformatics, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: balanovska@mail.ru

Ubykh people inhabited the area of what now is the Greater Sochi, one time being neighbours of the Abkhaz and Adyghe. In 1864, after the Caucasian War, a small group of Ubykh survivors migrated to Turkey. Ubykh language is a branch of the Northwest Caucasian (Abkhazo-Adyghe) languages, which is either placed into the Abkhazian or the Adyghe subgroup, or forms a separate branch, according to different classifications. All this suggests Ubykhs being an important but genetically unexplored part of the gene pool of the Caucasus population. We collected an exclusive sample ($N = 36$) of the Ubykh individuals, mainly from their diaspora in Turkey. Applying a high resolution panel of Y-chromosomal markers (59 SNP and 17 STR) revealed the major West Caucasus haplogroup G2 (75% of the Ubykh population) and pan-Eurasian haplogroup R1a (19%). Within the G2 haplogroup, we identified 14 branches and genotyped 14 branch-defining markers. The frequencies of the same 14 markers in 19 other populations of the Caucasus were included for comparison. Both genetic distances and gene geographical map of the most frequent subhaplogroup (defined by the YY1215 marker at the GRCh37 position 8903699, comprises 50% in the Ubykh sample) revealed the similarity of the Ubykh and Adyghe populations. Other Abkhaz-Adyghe-speaking populations appear to be at greater genetic distance from the Ubykhs, similar to the distance to the Turkic-speaking groups of the North Caucasus. The Ossetian gene pool has little in common with the Ubykhs, thus contradicting the hypothesis of Alanian substrate in the Ubykhs. Other populations of the Caucasus and Transcaucasia (of Nakh-Dagestani-an and Kartvelian linguistic groups) do not show apparent genetic similarities with the Ubykhs.

Keywords: gene pool, gene geography, Y-chromosome, SNP, STR, haplogroup G2, North Caucasus, Ubykhs, Abkhaz-Adyghe people.