

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОРТРЕТЫ ВОЛГО-ОКСКОГО РЕГИОНА В КОНТЕКСТЕ ГЕНОФОНДА ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ (Y-SNP ПОЛИМОРФИЗМ)

Г. Ю. Пономарев^{1✉}, А. Г. Шлыков¹, И. О. Горин¹, М. М. Воронина¹, А. Ю. Потанина¹, В. А. Петров¹, С. М. Кошель², Д. С. Адамов¹, Е. В. Балановская¹

¹ Медико-генетический научный центр, Москва, Россия

² Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия

Актуальную проблему роли славянской экспансии в формировании генофондов народонаселения Европы активно анализируют с применением разных методов изучения древних и современных популяций. Но ее решение затрудняет отсутствие сводных данных о гаплогруппах Y-хромосомы в славяно-, финно- и тюркоязычных популяциях европейской части России. Цель работы — рассмотреть генетические портреты популяций Мордовии и русских Рязанской области в сравнении с окружающими популяциями коренного народонаселения Центральной России. Y-генофонд Волго-Окского региона (10 популяций, $n = 1136$ индивидов) изучен в широком контексте собственных данных о генофондах европейской части России (по единой панели 35 Y-гаплогрупп, 80 популяций, $n = 9712$). Анализ проведен методами многомерного шкалирования (MDS) и компьютерной картографии (GeneGeo). Созданная серия 35 карт Y-генофонда Центральной России и карт генетических расстояний от народов Волго-Окского региона детально описывает генеографический ландшафт региона. Показано, что все изученные русские популяции входят в единый «славянский» кластер, включающий также представителей западных славян. К русским популяциям Центральной России наиболее генетически близким оказался кластер популяций Волго-Уральского региона, включающий три финноязычные популяции Мордовии (эрзя, мокша, шокша) и семь тюркоязычных популяций чuvашей и мишарей. Выдвинута гипотеза, что этот массив популяций восходит к генофонду древнего автохтонного финноязычного населения Волго-Окского региона.

Ключевые слова: генофонд, генеография, Y-хромосома, гаплогруппы, славянская экспансия, Центральная Россия, Волго-Окский регион

Финансирование: исследование выполнено при поддержке гранта РНФ № 25-28-01594.

Благодарности: авторы благодарны всем участникам экспедиционного обследования, предоставившим свои биологические образцы для исследования, администрации и сотрудникам Министерства здравоохранения Рязанской области и Республики Мордовия за организационную поддержку и содействие в проведении экспедиций, а также Биобанку Северной Евразии за предоставление коллекций ДНК.

Вклад авторов: Г. Ю. Пономарев — генотипирование и анализ Y-SNP маркеров, дизайн исследования; А. Г. Шлыков — организатор экспедиционного обследования генофонда Рязанской области и Мордовии; Г. Ю. Пономарев, М. М. Воронина, В. А. Петров — участники экспедиций, анализ анкетных данных; Д. С. Адамов, А. Ю. Потанина, И. О. Горин — статистический анализ; С. М. Кошель — картографический анализ; Д. С. Адамов, Е. В. Балановская — дизайн исследования и подготовка рукописи.

Соблюдение этических стандартов: исследование одобрено этическим комитетом Медико-генетического научного центра имени Н. П. Бочкова (протокол № 1 от 29 июня 2020 г.). Данные получены при добровольном письменном информированном согласии участников обследования и деперсонализированы.

✉ Для корреспонденции: Георгий Юрьевич Пономарев
ул. Москворечье, д. 1, 115522, г. Москва, Россия; st26i900@gmail.com

Статья получена: 16.10.2025 Статья принята к печати: 22.11.2025 Опубликована онлайн: 01.12.2025

DOI: 10.24075/vrgmu.2025.062

Авторские права: © 2025 принадлежат авторам. **Лицензиат:** РНИМУ им. Н. И. Пирогова. Статья размещена в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии Creative Commons Attribution (CC BY) (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

GENETIC PORTRAITS OF VOLGA-OKA REGION IN THE CONTEXT OF THE CENTRAL RUSSIA'S GENE POOL (Y-SNP POLYMORPHISM)

Ponomarev GYu^{1✉}, Shlykov AG¹, Gorin IO¹, Voronina MM¹, Potanina AYu¹, Petrov VA¹, Koshel SM², Adamov DS¹, Balanovska EV¹

¹ Research Centre for Medical Genetics, Moscow, Russia

² Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

An urgent problem of the role of Slavic expansion in shaping gene pools of the population of Europe is being analyzed actively using various methods to study ancient and current populations. However, it is difficult to solve due to the lack of consolidated data on the Y-haplogroups in Slavic-, Finnish-, and Turkic-speaking populations of European Russia. The study aimed to look into genetic portraits of Mordovian populations and Russians of the Ryazan Region relative to the surrounding populations of indigenous peoples of Central Russia. For the first time the Y-gene pool of the Volga-Oka region (10 populations, $n = 1136$ individuals) was assessed in a broad context of our own data on the gene pools of European Russia (based on a single panel of 35 Y-haplogroups, 80 populations, $n = 9712$). The analysis was performed by multidimensional scaling (MDS) and computed cartography (GeneGeo). The produced series of 35 maps of the Y-gene pool of Central Russia and maps of genetic distances from peoples of the Volga-Oka region describe the gene-geographic landscape of the region in detail. It has been shown that all the assessed Russian populations belong to the common "Slavic" cluster that also includes representatives of Western Slavs. The cluster of populations of the Ural-Volga region including three Finnish-speaking populations of Mordovia (Erzya, Moksha, Shoksha) and 7 Turkic-speaking populations of the Chuvash and Mishar turned out to be the most genetically close to the Russian populations of Central Russia. It has been hypothesized that this group of populations can be traced back to the gene pool of the ancient indigenous Finnish-speaking population of the Volga-Oka region.

Keywords: генофонд, генеография, Y-хромосома, гаплогруппы, славянская экспансия, Центральная Россия, Волго-Окский регион

Funding: the study was supported by the RSF grant No. 25-28-01594.

Acknowledgements: the authors would like to thank all participants of the expedition survey, who provided their biological samples for the study, to Administration and employees of the Ministry of Healthcare of the Ryazan Region and Republic of Mordovia for institutional support and assistance in conducting expeditions, as well as to Biobank of North Eurasia for access to DNA collections.

Author contribution: Ponomarev GYu — genotyping and Y-SNP marker analysis, study design; Shlykov AG — manager of the expedition survey of the gene pool of the Ryazan Region and Mordovia; Ponomarev GYu, Voronina MM, Petrov VA — expedition members, questionnaire survey data analysis; Adamov DS, Potanina AYu, Gorin IO — statistical analysis; Koshel SM — cartographic analysis; Adamov DS, Balanovska EV — study design and manuscript writing.

Compliance with ethical standards: the study was approved by the Ethics Committee of the Research Centre for Medical Genetics (protocol No. 1 dated 29 June 2020). The data were acquired after obtaining the written informed consent from the assessed individuals and anonymised.

✉ Correspondence should be addressed: Georgy Yu. Ponomarev
Moskvorechye, 1, 115522, Moscow, Russia; st26i900@gmail.com

Received: 16.10.2025 Accepted: 22.11.2025 Published online: 01.12.2025

DOI: 10.24075/brsmu.2025.062

Copyright: © 2025 by the authors. **Licensee:** Pirogov University. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

За последнее десятилетие изучение вопроса о происхождении современных славяноязычных народов поднялось на новый уровень благодаря исследованиям современной и древней ДНК. Генетические данные об аутосомной ДНК, Y-хромосоме, митохондриальной ДНК дают возможность увидеть разные аспекты взаимодействия дославянских и славянских популяций во время мощной экспансии славянских племен по обширным территориям Европы в период VI–XII вв. Одним из основных вопросов этого взаимодействия является соотношение между двумя процессами: сменой популяции (полная замена генофонда автохтонного населения пришлыми племенами славян) и ассимиляцией дославянского населения («славянизацией» — взаимопроникновением генофондов славянского и дославянского населения с принятием культуры славян). Накопленные к настоящему времени исторические, археологические, лингвистические и генетические данные не позволяют дать однозначный ответ на этот вопрос.

Синтез данных по аутосомному геному, Y-хромосоме и mtДНК современного славянского населения показал, что большая часть балто-славянской генетической изменчивости в основном связана с ассимиляцией дославянских генофондов, которые были разными у западных, восточных и южных славян [1].

В 2025 г. опубликованы две значительные работы, авторы которых взаимодействие дославянского населения и славянских племен анализировали по различным системам генетических данных современных популяций и древней ДНК. Были исследованы аутосомные геномы древних образцов ($n = 555$) из погребений восточной Германии, северо-западных Балкан, Польши (и северо-запада Украины), датируемых периодом до (с VI–VII вв.) и после славянской экспансии [2]. Кроме этих трех основных территориальных кластеров приведены данные и по Волго-Окскому региону. Для расчета степени замещения коренного населения были использованы образцы из самых ранних славянских ингумаций, пришедших на смену обряда кремации (Грубешовский повет, Польша, 600–900 гг.). ДНК этих образцов была использована в расчете предковых компонент (qrAdm) в качестве эталона. Результаты расчетов привели авторов к выводу о доминировании процесса интенсивного замещения населения на территориях славянской экспансии: славяне заместили $82 \pm 1\%$ местного генофонда на северо-западных Балканах, $83 \pm 6\%$ в восточной Германии, $93 \pm 3\%$ в Польше и северо-западной Украине. Намного меньшие показатели в Волго-Окском регионе: $65 \pm 4\%$ автохтонного населения замещены прибывшими славянскими мигрантами [2].

Вторая работа была выполнена нашим коллективом по данным об Y-хромосоме и ограничивалась северо-восточной периферией славянской экспансии — Волго-Окским регионом [3]. В современных Y-генофондах населения Волго-Окского междуречья ($n = 935$) доминирует гаплогруппа R1a: 56% у русских Рязанской области и 44% в коренном населении Мордовии. Поэтому основное внимание авторов было уделено комплексному анализу углубленных данных по Y-SNP и Y-STR полиморфизмам гаплогрупп R1a-CTS1211 и R1a-Z92, совместно с пятью древними образцами VI–XII вв. Расчет возраста ближайшего общего предка (TMRCA) двумя независимыми методами выявил 10 информативных кластеров на филогенетических сетях 37-маркерных Y-STR гаплотипов с возрастом 1600–2900 лет, т. е. до начала славянской экспансии. Около половины русских Рязанской области, носителей исследованных ветвей R1a, могут быть

потомками по мужской линии дославянского населения региона, предположительно древних автохтонных финноязычных племен. В отличие от итогов предыдущей работы [2], мы пришли к выводу о том, что русское население Волго-Окского междуречья сформировалось в значительной степени путем культурной ассимиляции, а не путем полного замещения славянами дославянского населения. Этот важный вывод поддерживается и более ранними работами нашего коллектива по Y-хромосоме [1, 4–9] и аутосомному генофонду [1, 10].

Выводы о замещении около 65% генофонда дославянского населения Волго-Окского региона [2] основаны на данных о древней ДНК Сузdalского ополя ($n = 31$), полученных другим коллективом, который, фиксируя изменения генофонда при распространении славян, более осторожен в выводах о масштабах замещения [11]. Эти авторы указывают, что средневековое Сузdalское княжество населяли разнообразные этносы, сформировавшие в итоге смешанное, но полностью русскоязычное население, которое населяет этот регион сегодня.

Очевидно, что требуются дальнейшие исследования, чтобы прояснить столь важный вопрос: каково соотношение процесса интенсивного замещения автохтонного населения славянами с процессом взаимопроникновения их генофондов. Ответ на него затрудняет отсутствие сводных данных о гаплогруппах Y-хромосомы в различных славяно-, финно- и тюркоязычных популяциях европейской части России. Такая брешь в наших знаниях препятствует дальнейшему решению проблемы о характере взаимодействия славянского и дославянского населения на территории России. Цель данной работы — провести сравнительный анализ основных гаплогрупп Y-хромосомы современного населения Волго-Окского региона в контексте генофонда центральной европейской части России, который поможет восполнить этот пробел.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данные о современном коренном населении Волго-Окского региона были собраны в ходе экспедиционных обследований 2005–2023 гг. (суммарно $n = 1136$): в Рязанской области ($n = 497$; Кадомский, Касимовский, Михайловский, Сапожковский, Сараевский, Спасский, Шиловский районы) и в Республике Мордовия ($n = 639$; Ардатовский, Инсарский, Ичалковский, Красносльбодский, Лукьянинский, Рузаевский, Теньгушевский, Торбеевский, Чамзинский районы). Критерии включения в выборку: образцы только от неродственных мужчин, чья этническая принадлежность подтверждена на глубину трех поколений.

Выделение ДНК проводили методом очистки нуклеиновых кислот на магнитных частицах на станции QIAAsymphony (Qiagen; Германия). Генотипирование Y-SNP маркеров выполнено методом TaqMan Open Array на амплификаторе QuantStudio 12K Flex (Thermo Fisher Scientific; США) с использованием кастомных пластин.

Данные о генофонде 80 популяций коренного населения Центральной России ($n = 9712$), предоставленные Биобанком Северной Евразии [12], изучали по единой панели 35 гаплогрупп: C-M217, D-M174, E-M96, G1-M285, G2-P15, G-M201(xM285,P15), H-M69, I-M170(xM253,M223,P37), I-M223, I-M253, I-P37, J1-M267, J2-M172, L-M20, N2-P43, N3a1-B211, N3a2-M2118, N3a3-CTS10760, N3a4-Z1936, N3a5a-F4205, N-M231(xP43,M178), O-M175, Q-M242, R1a-M198(xM458,CTS1211,Z92,Z93), R1a-CTS1211, R1a-M458,

Таблица. Частоты гаплогрупп Y-хромосомы (в %) в коренном населении Рязанской области и Мордовии

Популяции	Сводные данные по популяциям				Популяции русских 7 районов Рязанской области				Популяции Мордовии		
	Гаплогруппы Y-хромосомы	Волго-Окский регион	Русские Рязанской области	Мордовия	Кадомский	Касимовский	Шиловский	Суммарно четыре других района	Эрзя	Мокша	Шокша*
Количество образцов	1136	497	639	79	110	91	217	322	252	65	
R1a (всего)	50,7	57,3	45,5	58,2	63,6	58,2	53,5	55,3	33,3	44,6	
R1a-CTS1211	31,9	28,4	34,6	20,3	44,5	35,2	20,4	41,6	24,2	40,0	
R1a-Z92	9,8	17,3	3,9	17,7	6,4	13,2	24,5	4,0	4,4	1,5	
R1a-PF6202 (eq.M458)	4,0	7,2	1,4	5,1	9,1	8,8	6,5	2,5	0,4	—	
R1a-Z93	2,9	1,9	3,8	3,8	1,8	—	2,0	6,5	1,2	—	
R1a-M198*	2,1	2,5	1,8	11,3	1,8	1,0	0,1	0,7	3,1	3,1	
N3 (всего)	14,1	11,3	16,3	11,4	16,4	5,5	11,1	13,0	13,5	43,1	
N3a1-B211	5,7	0,2	10,0	—	—	1,1	—	8,7	8,3	23,1	
N3a3-CTS10760 (eq.VL29)	4,7	6,6	3,1	6,3	8,2	4,4	6,9	0,6	4,8	9,2	
N3a4-Z1936	3,7	4,4	3,1	5,1	8,2	—	4,1	3,7	0,4	10,8	
Гаплогруппы (xR1a, N3)	35,2	31,4	38,2	30,4	20,0	36,3	35,5	31,7	53,2	12,3	
E-M78	6,7	4,6	8,3	1,3	0,9	5,5	7,4	2,8	16,7	3,1	
J2-M172	6,1	2,0	9,2	—	2,7	1,1	2,8	5,6	15,9	1,5	
I1-M253	4,4	4,0	4,7	7,6	0,9	3,3	4,6	8,7	0,8	—	
I2-P37.2	4,0	8,5	0,6	8,9	8,2	11,0	7,4	0,9	0,4	—	
G2-P15	3,8	1,4	5,6	—	0,9	4,4	0,9	4,0	9,1	—	
R1b-L51	3,7	1,8	5,2	2,5	2,7	1,1	1,4	3,4	7,1	6,2	
R1b-Z2105	2,2	1,6	2,7	5,1	1,8	2,2	—	5,0	0,4	—	
Другие	4,3	7,4	1,9	5,1	1,8	7,7	11,1	1,2	2,8	1,5	

Примечание: красным фоном выделены значения, соответствующие 5% критерию полиморфизма. Гаплогруппы указаны в порядке убывания их частоты в генофонде Волго-Окского региона. * Шокша — не общепринятое название популяции эрзян Теньгушевского района на северо-западе Мордовии.

R1a-Z92, R1a-Z93, R1b-M343(xM269,M73), R1b-M269 (xL51,Z2105), R1b-L51, R1b-M73, R1b-Z2105, R2-M124, T-M70. Они дополнены данными о 10 популяциях Латвии, Литвы, Польши, Финляндии, Швеции и Эстонии из публикаций [13–15]. По частотам 35 Y-гаплогрупп была рассчитана матрица попарных генетических расстояний Нея между 90 популяциями (Djgenetics [4]) и созданы графики многомерного шкалирования (MDS) в программе Statistica version 7.1 (TIBCO Software, США).

Карты распространения гаплогрупп Y-хромосомы и карты генетических расстояний созданы в пакете GeneGeo 2.8 [16] методом средневзвешенной интерполяции с радиусом влияния 500 км и степенью убывания весовой функции 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Разнообразие Y-генофонда Волго-Окского региона

Среди 28 Y-гаплогрупп, обнаруженных в генофонде изученных популяций Волго-Окского региона, доминирует макрогруппа R1a, составляя в среднем 51% (таблица). Но популяции региона значительно различаются по ее частоте: минимум 33% у мокши, максимум 64% у русских Касимовского района Рязанской области. Большинство остальных гаплогрупп варьируют еще значительно (рис. 1). Так, частота гаплогруппы N3 колеблется от 5,5% у русских Шиловского района до 43% у шокши. В категорию «другие» (таблица) отнесены гаплогруппы с частотами 5% у всех исследованных популяций (C-M217, G1-M285,

I2-M223, J1-M267, L-M20, N2-P43, N-M231*, Q-M242, R1a-M198*, R1b-M269*, R1b-M73, R2a-M124, T1a-M70).

В генофонде русских Рязанской области гаплогруппы распределились по убыванию частоты следующим образом: R1a-CTS1211 (28%), R1a-Z92 (17%), I2a-P37.2 (9%), R1a-M458 (7%). Эта совокупность условно «славянских» гаплогрупп характерна для русских популяций центральной и южной России в целом [4]. Из условно «уральских» гаплогрупп наиболее часты N3a3 (7%) и N3a4 (4%).

Генофонд эрзян близок к русским популяциям Рязанской области: высока частота R1a (55%), причем ветвь R1a-CTS1211 (44%) у эрзи встречается гораздо чаще, чем R1a-Z92 (4%). В генофонде эрзян гаплогруппы R1a-Z93 (6,5%), N3a1 (9%) и I1-M253 (9%) распространены с более высокими частотами, чем в русских популяциях.

У шокши (теньгушевские эрзяне) доминирует макрогруппа N3 (43%), что резко отличает их от эрзян (13%). Все три ветви N3 в генофонде шокши достигают максимальных значений в Волго-Окском регионе: N3a1 (23%), N3a4 (11%), N3a3 (9%). По частоте R1a-CTS1211 (40%) шокша близки к эрзянам (44%).

Своевобразие генофонда мокши заключается не только в снижении частоты R1a (33%), но и в повышении частот гаплогрупп E-M78 (17%), J2-M172 (16%), G2-P15 (9%), R1b-L51 (7%).

Частоты Y-хромосомных гаплогрупп выявили достоверные генетические различия между популяциями Мордовии, что указывает на необходимость рассмотрения их как отдельных популяций, не позволяя объединять в единую группу «мордва».

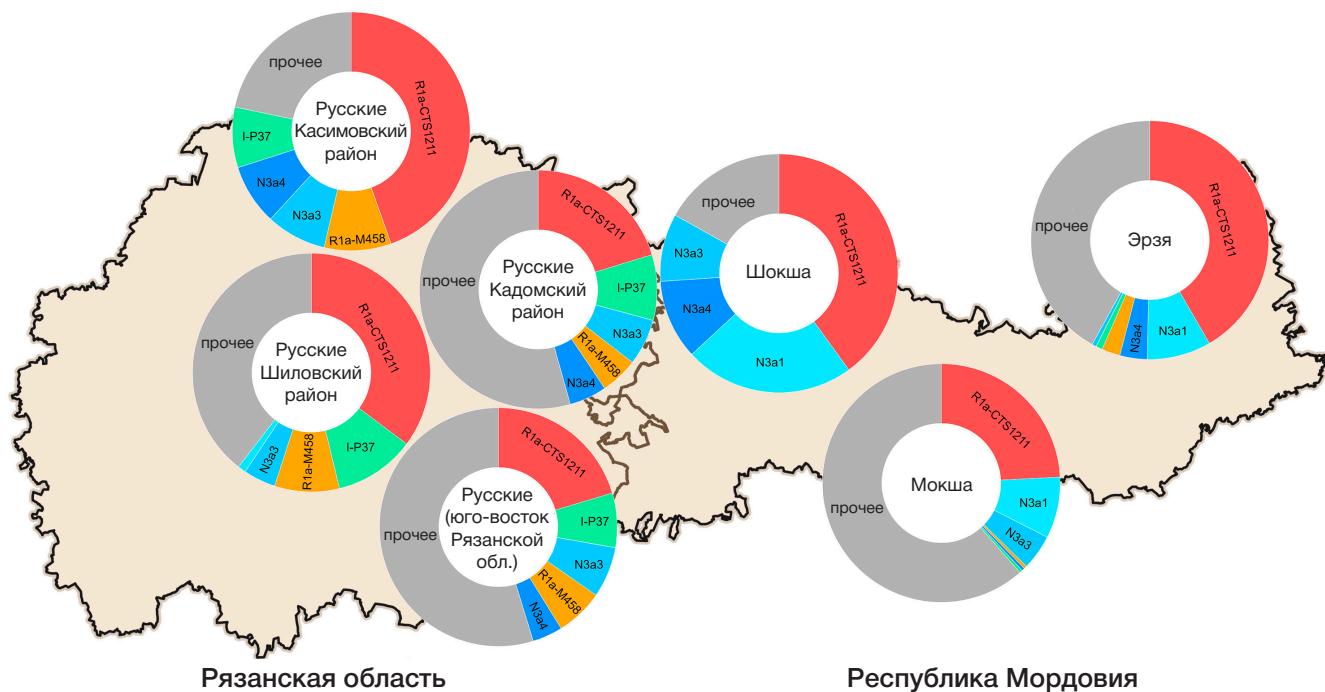


Рис. 1. Генетические портреты популяций Волго-Окского региона (в рамках границ Рязанской области и Мордовии). Для всех популяций приведены данные по условно «славянским» гаплогруппам R1a-CTS1211, R1a-M458, I2a-P37.2 и условно «уральским» гаплогруппам N3a1, N3a3, N3a4; совокупность остальных гаплогрупп указана как «прочее»

Положение генофонда Волго-Окского региона среди популяций Центральной России

Наличие у коллектива детальной информации о генофондах коренного населения европейской части России позволяет рассмотреть основные паттерны его изменчивости и оценить, какое место в нем занимает генофонд Волго-Окского региона.

По частотам 35 гаплогрупп Y-хромосомы рассчитана матрица попарных генетических расстояний Нея между 90 популяциями России и Прибалтики и построен график многомерного шкалирования (MDS). В его генетическом пространстве популяции Центральной России образовали три основных кластера (рис. 2): Славянский, Западно-финский, Урало-Поволжский.

Славянский кластер подразделился на два субклUSTERа: в один вошли наиболее северные популяции Центральной России, во второй — основной массив ее популяций.

Субклuster славян, включивший 17 русских популяций центральной и южной России, оказался самым плотным и компактным в генетическом пространстве. Показательно, что к нему чрезвычайно близки и представители западных славян — поляки ($n = 598$) [14]. Это указывает на огромный географический ареал популяций, входящих в центральный славянский субклuster, и на значительное сходство их генофондов. Отличительные черты субклusterа — высокие частоты гаплогрупп R1a-CTS1211, R1a-Z92, R1a-M458, I2a-P37.2 и N3a3.

Северный субклuster славян Центральной России объединил пять популяций Костромской, Новгородской и Ярославской областей [4, 8, 9]. Своебразие его генофонда проявляется в более высоких частотах гаплогрупп Е и R1a-M458 и в близости к генофонду финноязычных популяций северо-запада России за счет гаплогрупп I1-M253, I2a-P37.2, N3a4-Z1936, N2-P43, R1a-CTS1211, R1b-L51.

Западно-финский кластер включил все изученные популяции финноязычного населения северо-западной России: вепсов, води, ижоры, карел Карелии, тверских

карел, финнов-ингерманландцев (их соотношение с генофондом Русского Севера описано в [8, 17]). Генофонд кластера сочетает повышение частот гаплогрупп западного (I1-M253, R1b-L51) и уральского (N3a4, N2) происхождения.

Кластер Урало-Поволжья объединил финноязычные и тюркоязычные народы региона. Он занимает самый большой ареал в генетическом пространстве, что указывает на значительные различия генофондов. Расположение популяций на графике не зависит от их языковой принадлежности, а отражает их положение в географическом пространстве. Их генофонды в разных пропорциях сочетают «уральские» гаплогруппы N3a1, N2 и условно «степные» Е, G2-P15, J, R1a-Z93, R1b-M73, R1b-Z2105. Важно подчеркнуть две особенности Волго-Окских популяций. Во-первых, популяции Мордовии (эрзя, мокша, шокша) генетически максимально близки к кластеру русских популяций, что подтверждает выводы нашей предыдущей работы о значительном дославянском субстрате в генофонде русских центральной и южной части Европейской России [3]. Во-вторых, к Волго-Окским популяциям генетически близки мишари и чуваши (рис. 3), что требует специального обсуждения.

Геногеографический ландшафт гаплогрупп Y-хромосомы в коренном населении Центральной России

Важнейшая задача исследования — анализ геногеографического ландшафта коренного населения европейской части России, который несет ценную информацию о характере и интенсивности взаимодействия автохтонного населения с пришлыми славянскими племенами.

Не имея возможности привести все 35 карт пространственной изменчивости частот Y-гаплогрупп, мы отобрали шесть наиболее характерных (рис. 4): карты «славянских» (R1a-CTS1211, R1a-M458 и I2a-P37.2) и «уральских» (N3a1, N3a3, N3a4) гаплогрупп. Оба названия очень условны, поскольку сами карты демонстрируют,

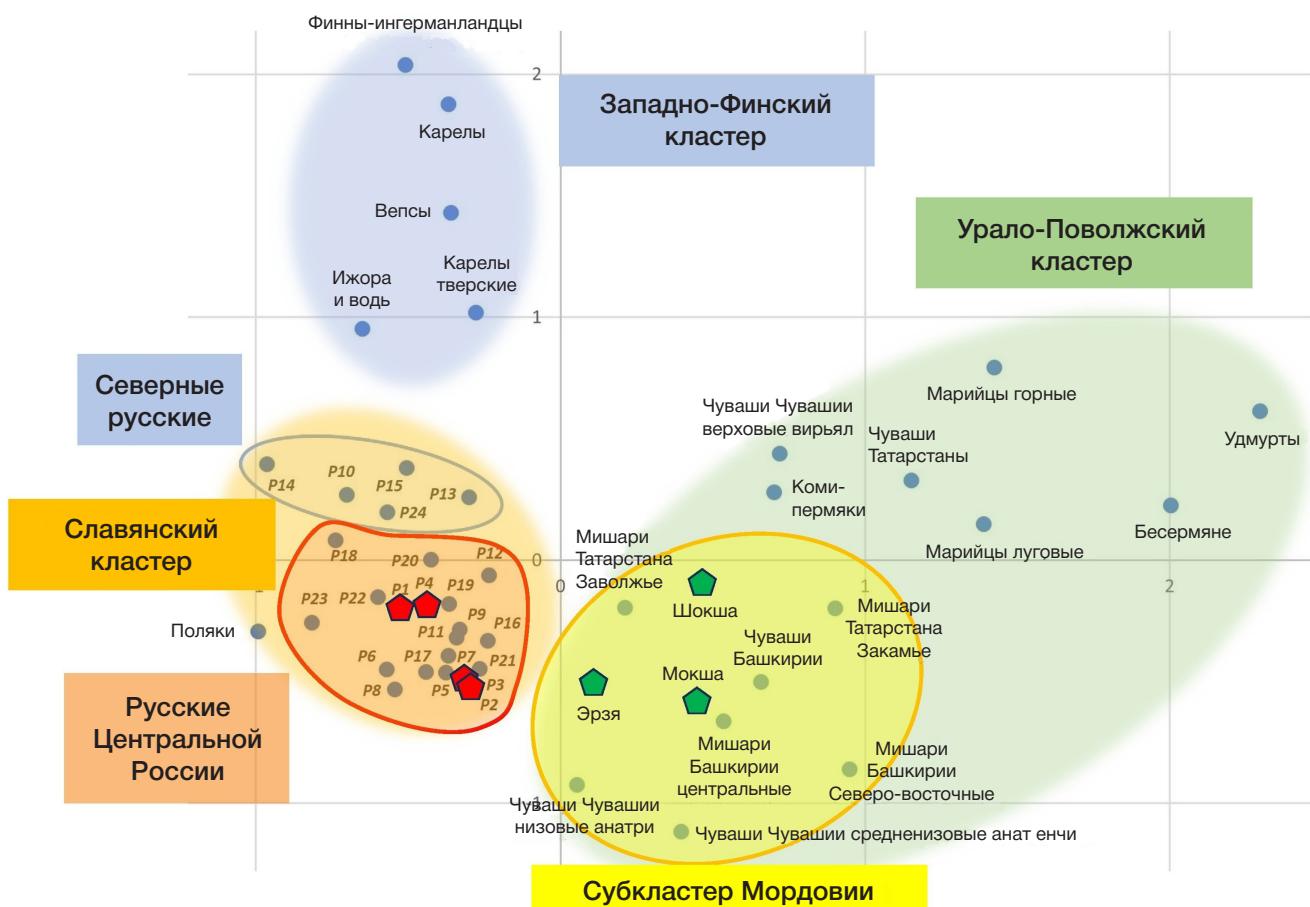


Рис. 2. Положение популяций европейской части России в генетическом пространстве по данным анализа попарных генетических расстояний (коэффициент стресса = 0,16; коэффициент алигации = 0,17)

сколь обширны их ареалы. Но термин «уральские» включает указание и на лингвистическую принадлежность к уралоязычным народам, и на географический ареал, в том числе и популяций тюркоязычных народов Волго-Уральского региона. На картах приведены границы Рязанской области и Мордовии, позволяющие увидеть место Волго-Окского региона в геногеографическом ландшафте Центральной России.

Гаплогруппа R1a-CTS1211 (рис. 4А) достигает максимальных частот (красные тона) не только у русских Центральной и Южной России, но и у эрзи и мокши Мордовии [3]. Ее средние частоты (желтые тона) охватывают всю периферию карты, за исключением минимумов (зеленые тона) в Казахстане, Удмуртии и северо-западных финнов.

Гаплогруппа R1a-M458 (рис. 4Б) по сравнению с R1a-CTS1211 характерна для более западной части ареала. Максимальные частоты приходятся на популяции северного субкластера графика MDS. Зона низких частот (зеленые тона) доходит до Мордовии и Марий-Эл.

Гаплогруппа I2a-P37.2 (рис. 4В) при такой же средней частоте геногеографического ландшафта ($0,07 \leq q \leq 0,08$), что и R1a-M458, отличается большим размахом частот, более резкими границами переходов и расположением максимальных частот на юго-западе европейской части России.

Гаплогруппа N3a1 (рис. 4Г) как истинно «уральская» почти альтернативна предыдущей карте «славянской» I2a-P37.2. Абсолютный максимум (65%) находится на северо-востоке в Удмуртии, граница средних частот охватывает Мордовию (с локальным максимумом у шокши),

но русские популяции уже находятся в зоне низких частот (зеленые тона).

Гаплогруппа N3a3 (рис. 4Д) традиционно относится к «уральским», поскольку характерна для уралоязычных народов северо-запада. Максимум частоты находится в Прибалтике (28–58%), Фенноскандии и соседних регионах Русского Севера [18], но локальный максимум обнаруживается также в Поволжье у марийцев (15%). Со средними частотами N3a3 распространена почти по всей европейской части России, что отражает древние «балтские» влияния.

Гаплогруппу N3a4 (рис. 4Е) отличает четкий градиент падения частоты с севера на юг. Ее максимумы сосредоточены в Фенноскандии [15], но очень высоки частоты (до 60%) у северо-западных финноязычных народов России и на Русском Севере. При этом зона средних частот (желтые тона) тянется на юг до Рязани и на восток до предгорьев Урала (у башкир 17% N3a4).

Положение генофонда Волго-Окского региона в геногеографическом ландшафте Центральной России

Наглядную оценку генетического сходства Волго-Окского региона с разными популяциями европейской части России дают карты генетических расстояний Nei (dNei) (рис. 5).

Генетические расстояния от русских Рязанской области (в среднем по семи районам; рис. 5А) подтверждают выявленное (MDS; рис. 2) их сходство с генофондами практически всех русских популяций Центральной России (зеленые тона). Зеленое пятно максимального сходства

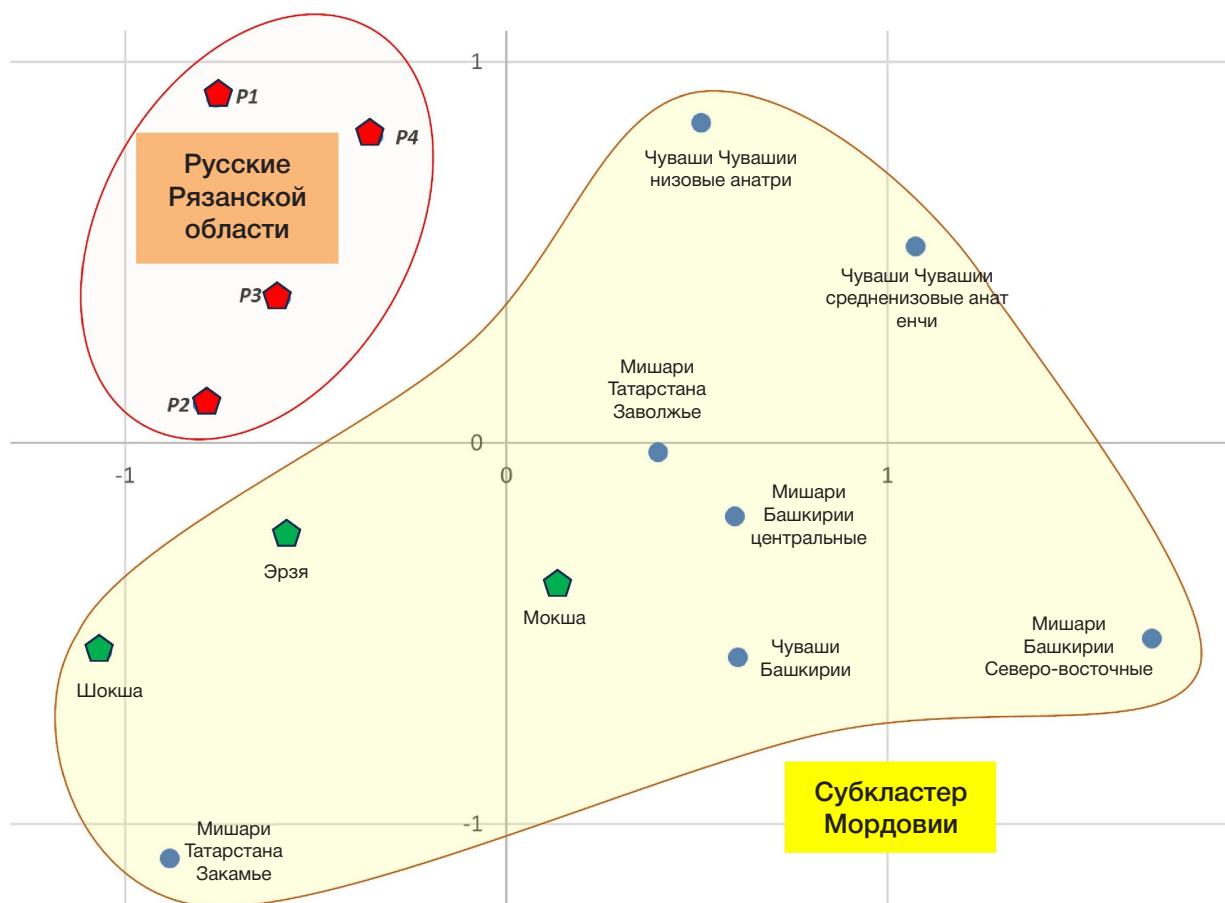


Рис. 3. Положение популяций Славянского и Урало-поволжского кластеров относительно друг друга по данным анализа попарных генетических расстояний (коэффициент стресса = 0,09; коэффициент алиенации = 0,13)

обнаруживается и в Мордовии у эрзян. Область средних генетических расстояний (сиренево-голубые тона) охватывает и северные русские популяции, и восточных славян, и все правобережье Волги.

Но удивителен паттерн генетических расстояний от эрзи (рис. 5Б): «зеленая» зона высокого сходства охватывает только русские популяции, доходя до Калужской и Курской областей. «Сиреневая» зона средних значений еще шире — она доходит до Белгородской, Брянской, Нижегородской областей, но из уральских популяций включает только мишарей Закамья (Алексеевский, Алькеевский, Спасский, Чистопольский районы Татарстана).

Выше было отмечено своеобразие Y-генофонда мокши — оно проявилось в отсутствии популяций, находящихся от мокши на малом генетическом расстоянии (рис. 5Б). Но область средних расстояний довольно обширна: помимо эрзи и шокши она включает мишарей Башкирии и Заволжья (Дрожжановский, Апастовский районы Татарстана), чувашей Башкирии, чувашей анатри Чувашии. Все эти популяции располагаются в субкластере Мордовии на графике (MDS, рис. 3). Генофонд шокши (рис. 5Г) оказался наиболее близок к мишарям Закамья и луговым марийцам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ всех славянских популяций [1] показал хорошую корреляцию данных по аутосомному геному и по Y-хромосоме. Такая связь подтверждается в более ранней работе: замещение аутосомного генофонда в процессе славянской экспансии сопровождалось не менее резкой сменой гаплогрупп Y-хромосомы, приведшей к

доминированию гаплогрупп R1a-CTS1211, R1a-M458 и I2a-P37.2 [2].

Поэтому в данной работе особое внимание уделено генеогеографическому ландшафту условно «славянских» гаплогрупп. Суммарная частота гаплогрупп R1a-CTS1211, R1a-Z92, R1a-M458, R1a-M198* и I2a-P37.2, рассчитанная по совокупности 19 популяций русских и 15 популяций белорусов и украинцев, составила 67% генофонда восточных славян. Этот показатель полностью вторит суммарной частоте этих «славянских» гаплогрупп у русских центральной России (66%) и в 3 раза выше, чем у финноязычных и тюркоязычных народов Волго-Уральского региона (21%). Однако в популяциях Мордовии этот показатель в 2 раза выше (42%), чем в регионе (21%).

Детальное филогенетическое изучение современных и древних носителей гаплогрупп R1a-CTS1211 и R1a-Z92 в Волго-Окском регионе показало, что на восточной периферии славянской экспансии (Рязанская область) около половины линий гаплогрупп R1a-CTS1211 и R1a-Z92 имеют дославянское происхождение [3]. Частота этих двух гаплогрупп у русских восточных районов Рязанской области (46%) соответствует их частоте во всех русских популяциях центральной России (46%). Это позволяет нам распространить на все популяции русских этого обширного региона нижнюю оценку вклада дославянского населения в Y-хромосомный генофонд русских центральной и южной России: он составляет около 43%. Эта оценка указывает именно на нижнюю планку вклада автохтонного населения в славянский генофонд, поскольку получена именно для гаплогрупп, наиболее характерных для славян. Последующее детальное филогенетическое исследование

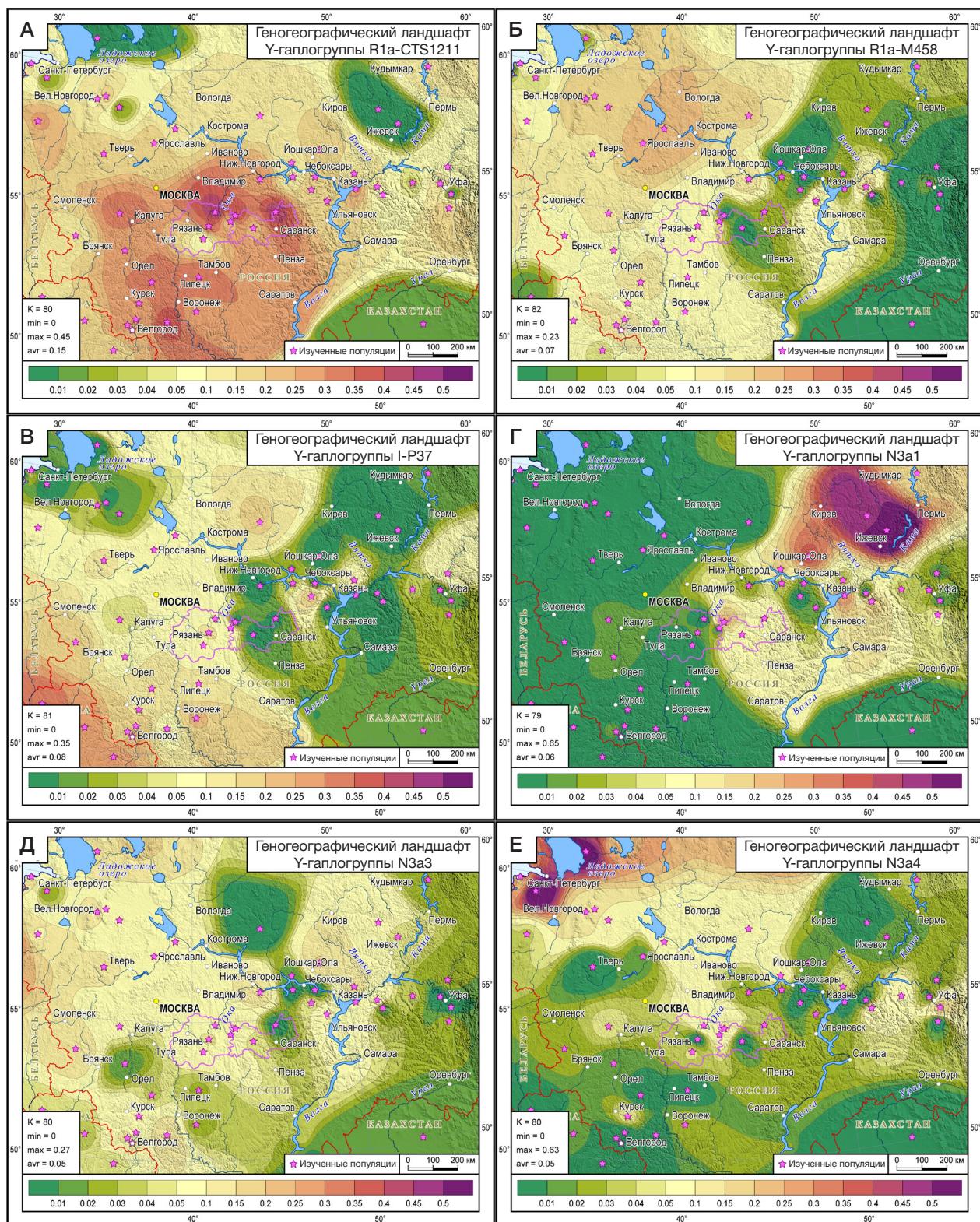


Рис. 4. Географическое распространение и частота встречаемости основных гаплогрупп коренного населения европейской части России: гаплогруппы R1a-CTS1211 (А); гаплогруппы R1a-M458 (Б); гаплогруппы I-P37 (В); гаплогруппы N3a1 (Г); гаплогруппы N3a3 (Д); гаплогруппы N3a4 (Е). Зеленые тона отражают минимальные частоты встречаемости гаплогруппы; желтые тона — средние частоты; оранжевые и красные — максимальные частоты

современных и древних носителей «уральских» гаплогрупп в Волго-Окском регионе покажет, насколько оценка вклада дославянского населения в русский генофонд может оказаться еще выше.

Из условно «уральских» гаплогрупп наиболее распространенные в Волго-Окском регионе оказались гаплогруппы N3a1, N3a3 и N3a4. Но вновь подчеркнем,

что наименование «уральские» является в данном случае и географическим, и лингвистическим, и указывает на распространение этих гаплогрупп как у изученных народов, говорящих на языках уральской языковой семьи (и северо-западных — вепсы, ворьи,ижора, карелы, финны-ингерманландцы; и восточных — бесермяне, марийцы, мокша, удмурты, шокша, эрзя), так и у рассмотренных

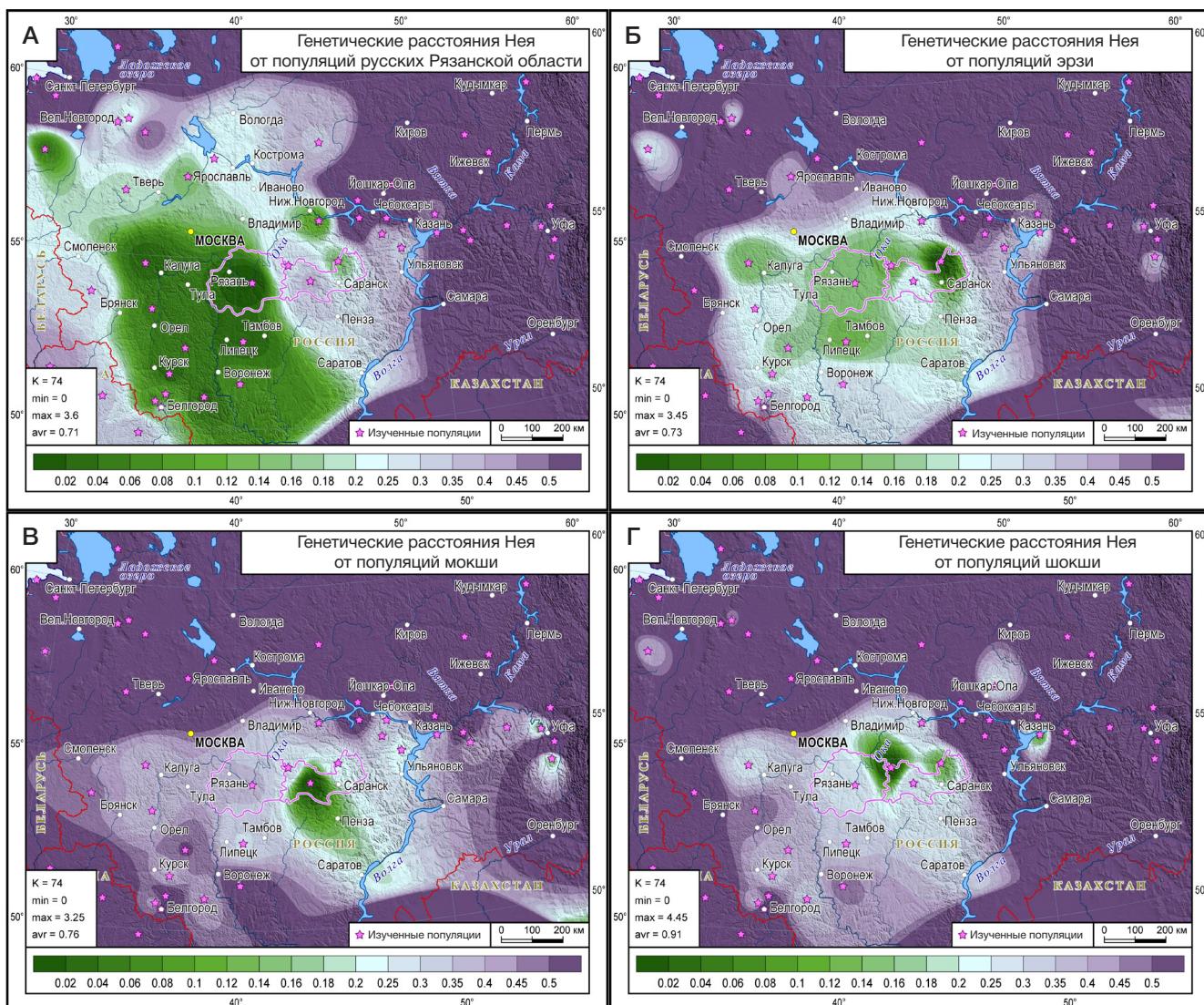


Рис. 5. Карты генетических расстояний Нея от исследуемых популяций Волго-Окского региона: от суммарной выборки русских популяций Рязанской области (А); от популяций эрзи (Б); от популяций мокши (В); от популяций шокши (Г). Зеленые тона отражают минимальные генетические расстояния (наибольшее сходство генофондов); сиренево-голубые тона — средние генетические расстояния; фиолетовые тона — максимальные генетические расстояния (значительные различия генофондов)

туркоязычных популяций Волго-Уральского региона (башкиры, татары казанские, кряшены, мишари, чуваши). Суммарные частоты «уральских» гаплогрупп N3a1, N3a3 и N3a4 в этих трех группах популяций распределились в таком порядке убывания: северо-западные финноязычные народы (48%), восточные финноязычные народы (37%), тюрки Волго-Уралья (12%). Популяции Мордовии (23%) по совокупности «уральских» гаплогрупп занимают промежуточное положение в Волго-Уральском регионе, приближаясь по этому показателю к русским Рязанской области (11%) и русским популяциям Центральной России в целом (11%).

Важным результатом анализа геногеографического ландшафта Центральной России оказалось впервые обнаруженное «родство» Y-генофондов популяций Мордовии, всех четырех исследованных нами популяций мишарей Татарстана и Башкирии и большинства популяций чувашей (анатри, анат енчи и чуваши Башкирии). Все эти генофонды массива финноязычных и туркоязычных популяций формируют общий субкластер, который указывает на их близкое генетическое родство. В генетическом пространстве этот субкластер оказался

близок к русским не только рязанским, но и всему массиву русских популяций Центральной и Южной России, а также по соотношению «славянских» (35%) и «уральских» (14%) гаплогрупп.

Тот факт, что все популяции Мордовии вместе с мишарями и чувашами образуют единый генетический массив, позволяет выдвинуть гипотезу, что все популяции этого кластера восходят к общему древнему финноязычному населению региона. Источник этой общности может быть различным. Он может восходить к именьковской археологической культуре раннего средневековья и быть связан с миграциями древних балтов [19–21]. Но стоит еще раз проверить и «мещерскую» гипотезу происхождения мишарей. По данным антропологии [22] мишари ближе к эрзянам, чем к мещере, но новые сведения по Y-генофонду указывают на то, что не только эрзя и мишари, но и все популяции Мордовии вместе с мишарями и чувашами образуют единый генетический массив, который может восходить к общности племен, в которую до славянской экспансии входила мещера вместе с родственными ей племенами. Проверка этих гипотез возможна на основе более детального изучения их генофондов по широкой

панели Y-STR маркеров [3] и анализа предковых компонент ADMIXTURE аутосомного генофонда.

ВЫВОДЫ

1. Итоги геногеографического анализа изменчивости 35 гаплогрупп Y-хромосомы в 80 популяциях коренного народонаселения Центральной России (собственные данные) и 10 популяциях стран Северной Европы [13–15] представлены в виде графиков многомерного шкалирования и серии карт геногеографического ландшафта. 2. Показано, что генофонд русских популяций Волго-Окского региона (семь районов Рязанской области) полностью вписан в компактный кластер популяций Центральной России и принадлежит

общему генофонду восточных и западных славян. Карта генетических расстояний от русских Рязанской области до всех изученных популяций коренного народонаселения Центральной России полностью подтвердила этот вывод.

3. Генофонд финноязычных популяций Волго-Окского региона (мокша, эрзя, шокша) принадлежит обширному кластеру Волго-Уральских популяций, но максимально генетически близок к русским популяциям Центральной России. 4. Выявлено, что в субклuster, близкий русскому генофонду, входят вместе с популяциями Мордовии большинство популяций чувашей и все изученные популяции мишарей Татарстана и Башкирии. Выдвинута гипотеза, что этот массив финноязычных и тюркоязычных популяций восходит к генофонду древнего автохтонного финноязычного населения Волго-Окского региона.

Литература

- Kushniarevich A, Utevska O, Chuhryaeva M, Agdzhoyan A, Dibirova K, Uktveryte I, et al. Genetic heritage of the Balto-Slavic speaking populations: a synthesis of autosomal, mitochondrial and Y-chromosomal data. *PLoS ONE*. 2015; 10 (9): e0135820.
- Gretzinger J, Biermann F, Mager H, King B, Zlámalová D, Traverso L, et al. Ancient DNA connects large-scale migration with the spread of Slavs. *Nature*. 2025. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09437-6>.
- Adamov D, Shlykov A, Potanina A, Voronina M, Gorin I, Ponomarev G., et al. Pre-Slavic and Slavic Interaction at Eastern Periphery of Slavic Expansion in Northeastern Europe (Y-Gene Pools of Volga-Oka Region). *Genes*. 2025; 16 (10): 1149.
- Balanovsky O, Roots I, Pshenichnov A, Kivisild T, Churnosov M, Evseeva I, et al. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context. *American Journal of Human Genetics*. 2008; 82 (1): 236–50.
- Балановская Е. В., Балановский О. П. Русский генофонд на Русской равнине. М.: Луч, 2007; 416 с.
- Окранцев В. С., Пономарев Г. Ю., Агджоян А. Т., Агджоян А. Т., Пылёт В. Ю., Балановская Е. В. Своеобразие поморов Онежского полуострова и Зимнего берега в генетическом контексте севера Европы. Вестник Московского университета. Серия 23: Антропология. 2022; 5: 5–14.
- Балановская Е. В., Пежемский Д. В., Романов А. Г., Баранова Е. Е., Ромашкина М. В., Агджоян А. Т. и др. Генофонд Русского Севера: славяне? финны? палеоевропейцы? Вестник Московского университета. Серия 23: Антропология. 2011; 3: 27–58.
- Балановская Е. В., Агджоян А. Т., Схалико Р. А., Балаганская О. А., Фрейдин Г. С., Черневский К. Г. и др. Генофонд новгородцев: между севером и югом. *Генетика*. 2017; 53: 1259–71.
- Чухряева М. И., Павлова Е. С., Напольских В. В., Гарин Э. В., Клопов А. С., Темняткин С. Н. и др. Сохранились ли следы финно-угорского влияния в генофонде русского населения Ярославской области? Свидетельства Y-хромосомы. *Генетика*. 2017; 53: 388–99.
- Балановская Е. В., Горин И. О., Пономарев Г. Ю., Пылёт В. Ю., Петрушенко В. С., Маркина Н. В. и др. Следы взаимодействия финноязычного, славянского и тюркоязычного населения в современном генофонде и их отражение в фармакогенетике. Вестник РГМУ. 2022; №2: 18–27.
- Peltola S, Majander K, Makarov N, Dobrovolskaya M, Nordqvist K, Salmela E, et al. Genetic admixture and language shift in the medieval Volga-Oka interfluvie. *Current Biology*. 2023; 33 (1): 174–82.
- Балановская Е. В., Жабагин М. К., Агджоян А. Т., Чухряева М. И., Маркина Н. В., Балаганская О. А. и др. Популяционные биобанки: принципы организации и перспективы применения в геногеографии и персонализированной медицине. *Генетика*. 2016; 52 (12): 1371–87.
- Ilumäe AM, Post H, Flores R, Karmin M, Sahakyan H, Mondal M, et al. Phylogenetic history of patrilineages rare in northern and eastern Europe from large-scale re-sequencing of human Y-chromosomes. *Eur J Hum Genet*. 2021; 29: 1510–19. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41431-021-00897-8>.
- Milewski M, Dawidziuk M. Most males in modern Poland carry Y-chromosomal lineages from clades that have recently expanded over Central, Eastern and SouthEastern Europe. *Human Genetics*. 2025; Available from: <https://doi.org/10.1007/s00439-025-02781-7>.
- Preussner A, Leinonen J, Riikonen J, Pirinen M, Tukiainen T. Y chromosome sequencing data suggest dual paths of haplogroup N1a1 into Finland. *Eur J Hum Genet*. 2025; 33: 89–97. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41431-024-01707-7>.
- Кошель С. М. Геоинформационные технологии в геногеографии. В книге: И. К. Лурье, В. И. Кравцова, редакторы. Современная географическая картография. М.: Дата+, 2012; с. 158–66.
- Agdzhoyan A, Ponomarev G, Pylev V, (Kagazhev) Zh, Gorin I, Evsyukov I, et al. The Finnic Peoples of Russia: Genetic Structure Inferred from Genome-Wide and Y-Chromosome Data. *Genes*. 2024; 15: 1610. Available from: <https://doi.org/10.3390/genes15121610>.
- Ilumäe A M, Reidla M, Chukhryaeva M, Järve M, Post H, Karmin M, et al. Human Y Chromosome Haplogroup N: A Non-trivial TimeResolved Phylogeography that Cuts across Language Families. *The American Journal of Human Genetics*. 2016; 99 (1): 163–73.
- Матвеева Г. И. О происхождении именьковской культуры. Древние и средневековые культуры Поволжья. Куйбышев, 1981.
- Седов В. В. Очерки по археологии славян. Москва. 128 с, 1994.
- Напольских В. В. Балто-славянский языковой компонент в Нижнем Прикамье в сер. I тыс. н. э. Славяноведение. 2006; 2: 3–19.
- Алексеева Т. И., Васильев Б. А. К вопросу о генетическом родстве русской мещеры и татар-мишарей. Краткие сообщения Института этнографии. 1959; 31: 3–13.

References

1. Kushniarevich A, Utevska O, Chuhryaeva M, Agdzhoyan A, Dibirova K, Uktveryte I, et al. Genetic heritage of the Balto-Slavic speaking populations: a synthesis of autosomal, mitochondrial and Y-chromosomal data. *PLoS ONE*. 2015; 10 (9): e0135820.
2. Gretzinger J, Biermann F, Mager H, King B, Zlámalová D, Traverso L, et al. Ancient DNA connects large-scale migration with the spread of Slavs. *Nature*. 2025. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09437-6>.
3. Adamov D, Shlykov A, Potanina A, Voronina M, Gorin I, Ponomarev G, et al. Pre-Slavic and Slavic Interaction at Eastern Periphery of Slavic Expansion in Northeastern Europe (Y-Gene Pools of Volga-Oka Region). *Genes*. 2025; 16 (10): 1149.
4. Balanovsky O, Roots S, Pshenichnov A, Kivisild T, Churnosov M, Evseeva I, et al. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context. *American Journal of Human Genetics*. 2008; 82 (1): 236–50.
5. Balanovska EV, Balanovsky OP. Russkij genofond na Russkoj ravnine. M.: Luch, 2007; 416 s. Russian.
6. Okovancev VS, Ponomarev GYu, Agdzhoyan AT, Agdzhoyan AT, Pylyov VYu, Balanovska EV. Svoeobrazie pomorov Onezhskogo poluostrova i Zimnego berega v geneticheskem kontekste severa Evropy. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 23: Antropologiya*. 2022; 5: 5–14. Russian.
7. Balanovska EV, Pezhemskij DV, Romanov AG, Baranova EE, Romashkina MV, Agdzhoyan AT i dr. Genofond Russkogo Severa: slavyane? finny? paleoevropsy? *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 23: Antropologiya*. 2011; 3: 27–58. Russian.
8. Balanovska EV, Agdzhoyan AT, Skhalyaho RA, Balaganska OA, Frejdin GS, Chernevskij KG i dr. Genofond novgorodcev: mezhdu severom i yugom. *Genetika*. 2017; 53: 1259–71. Russian.
9. Chuhryaeva MI, Pavlova ES, Napol'skih WV, Garin EV, Klosov AS, Temnyatkin SN i dr. Sohranilis' li sledy finno-ugorskogo vliyanija v genofonde russkogo naseleniya YAroslavskoj oblasti? Svidetel'stva Y-hromosomy. *Genetika*. 2017; 53: 388–99. Russian.
10. Balanovska EV, Gorin IO, Ponomarev GYu, Pylyov VYu, Petrushenko VS, Markina NV i dr. Sledy vzaimodejstviya finnoyazychnogo, slavyanskogo i tyurkoyazychnogo naseleniya v sovremenном genofonde i ih otrazhenie v farmakogenetike. *Vestnik RGMU*. 2022; №2: 18–27. Russian.
11. Peltola S, Majander K, Makarov N, Dobrovolskaya M, Nordqvist K, Salmela E, et al. Genetic admixture and language shift in the medieval Volga-Oka interfluve. *Current Biology*. 2023; 33 (1): 174–82.
12. Balanovska EV, Zhabagin MK, Agdzhoyan AT, Chuhryaeva MI, Markina NV, Balaganskaya OA i dr. Populyacionnye biobanki: principy organizacii i perspektivy primeneniya v genogeografiu i personalizirovannoj medicine. *Genetika*. 2016; 52 (12): 1371–87. Russian.
13. Ilumäe AM, Post H, Flores R, Karmin M, Sahakyan H, Mondal M, et al. Phylogenetic history of patrilineages rare in northern and eastern Europe from large-scale re-sequencing of human Y-chromosomes. *Eur J Hum Genet*. 2021; 29: 1510–19. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41431-021-00897-8>.
14. Milewski M, Dawidziuk M. Most males in modern Poland carry Y-chromosomal lineages from clades that have recently expanded over Central, Eastern and SouthEastern Europe. *Human Genetics*. 2025; Available from: <https://doi.org/10.1007/s00439-025-02781-7>.
15. Preussner A, Leinonen J, Riikonen J, Pirinen M, Tukiainen T. Y chromosome sequencing data suggest dual paths of haplogroup N1a1 into Finland. *Eur J Hum Genet*. 2025; 33: 89–97. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41431-024-01707-7>.
16. Koshel SM. Geoinformacionnye tekhnologii v genogeografi. V knige: I. K. Lur'e, V. I. Kravcova, redaktory. Sovremennaya geograficheskaya kartografiya. M.: Data+, 2012; s. 158–66. Russian.
17. Agdzhoyan A, Ponomarev G, Pylev V, (Kagazezheva) Zh, Gorin I, Esvyukov I, et al. The Finnic Peoples of Russia: Genetic Structure Inferred from Genome-Wide and Y-Chromosome Data. *Genes*. 2024; 15: 1610. Available from: <https://doi.org/10.3390/genes15121610>.
18. Ilumäe A M, Reidla M, Chukhryaeva M, Järve M, Post H, Karmin M, et al. Human Y Chromosome Haplotype N: A Non-trivial TimeResolved Phylogeography that Cuts across Language Families. *The American Journal of Human Genetics*. 2016; 99 (1): 163–73.
19. Matveeva GI. O proiskhozhdenii imen'kovskoj kul'tury. Drevnie i srednevekovye kul'tury Povolzh'ya. Kujbyshev, 1981. Russian.
20. Sedov VV. Ocherki po archeologii slavyan. Moskva. 1994. 128 s. Russian.
21. Napol'skih WV. Balto-slavyanskij jazykovoj komponent v Nizhnem Prikam'e v ser. I tys. n. e. Slavyanovedenie. 2006; 2: 3–19. Russian.
22. Alekseeva TI, Vasilev BA. K voprosu o geneticheskem rodstve russkoj meshchery i tatar-misharej. *Kratkie soobshcheniya Instituta etnografii*. 1959; 31: 3–13. Russian.