

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ МУЖСКИХ ЛИНИЙ НАСЕЛЕНИЯ ДАГЕСТАНА

Юнусбаев Б.Б., Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия

Кутуев И.А., Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия

Хусаинова Р.И., Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия

Хуснутдинова Э.К., Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия

ВВЕДЕНИЕ

Территория Дагестана, занимая узловое географическое положение на Евразийском континенте, внутренне подразделяется на три ландшафтные зоны. Выделенные зоны примерно соответствуют локализации трех основных антропологических вариантов населения республики: горная часть, южный Дагестан и северные прикаспийские равнины. Популяционную основу горной и южной части Дагестана представляют изолированные группы с характерной для этого региона системой эндогамии (Гаджиев, 1972).

В этой работе приведены результаты филогеографического анализа отцовских линий с использованием молекулярно-генетических маркеров Y хромосомы. Для решения поставленных задач был выбран комплекс диаллельных локусов (SNP) нерекомбинантной области Y хромосомы (NRY) обладающей рядом качеств, которые позволяют использовать их в качестве маркеров для популяционно-генетических исследований. Во-первых, отсутствие рекомбинации в области NRY, позволяет использовать сцепленные полиморфные диаллельные локусы этого региона для филогенетического анализа и таким образом проследить эволюцию отцовских линий. Отсутствие рекомбинации предполагает также применимость концепции молекулярных часов при анализе совокупности SNP и микросателлитов на этой хромосоме. Более выраженная в сравнении с женскими линиями географическая кластеризация, отсутствие гетероплазмии, а также большая консервативность мутаций обуславливают преимущество NRY перед мтДНК при филогеографическом анализе. И, наконец, наличие маркерных нуклеотидных замен разного возраста (от ~150 тыс. лет до ~1000 лет) позволяет проследить историю происхождения, дифференциации и расселения анатомически современного человека с привязкой к приблизительным датам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В анализируемую нами выборку вошли 550 неродственных индивидов мужского пола, представляющих 9 наиболее многочисленных коренных народностей республики (аварцы, даргинцы, лезгины, табасараны, чамалинцы, багуалинцы, андийцы и кумыки). Выделение ДНК проводили из лимфоцитов периферической крови стандартным фенольно-хлороформным методом (Maniatis et al., 1982). Для определения гаплогрупп использовались маркеры 12f2, YAP, M9, M35, M89, M170, M172, M173, M269, M73, M130, 92R7, Tat, M20, SRY1532, M48 и M201.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование мужского генетического пула данного региона рассматривается в контексте общей филогеографии Y хромосомных линий (гаплогрупп) Евразийских популяций. Считается, что основной вклад в формирование современного генетического пула европейских народов внесли потомки древних палеолитических популяций, появившихся на континенте задолго до наступления последней волны оледенения и более поздние неолитические племена, распространившиеся в результате появления земледельческой культуры на Ближнем Востоке (Semino et al., 2000). Это основное положение, за исключением некоторых поправок, также применимо и к вопросу формирования генетического субстрата современного населения Дагестана. С целью проведения филогеографического анализа был проведен анализ 17 диаллельных локусов нерекombинирующей области Y хромосомы. Композиция диаллельных маркеров позволила провести классификацию мужских линий по соответствующим Y-хромосомным гаплогруппам (табл. 1). Всего, согласно этой системе классификации, мужской генный пул изученных популяций формируют 7 больших кластеров (гаплогрупп): J, E, R, G, L, I, C.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЛИНИЙ Y-ХРОМОСОМЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ – ИЗОЛЯТАХ ДАГЕСТАНА

Почти во всех изученных группах с заметной частотой обнаружена Y хромосомная линия (гаплогруппа) R1b3, являющаяся производной одной из самых распространенных по всей Евразии гаплогрупп R1b. Предковая по отношению к R1b3 гаплогруппа R1b распространена по всей Евразии с максимумами встречаемости в нескольких отдаленных друг от друга географических регионах: северо-западная Европа, Север Пакистана и Индии, а также некоторые страны Азии (Underhill et al., 2001). Географическое распределение предковой по отношению к ней гаплогруппы находит тесную связь с распространением носителей Индоевропейских языков. Распределение этой гаплогруппы по всем этническим группам показано в таблице 1. Обращает на себя внимание высокая частота этой гаплогруппы у багуалинцев, где она составляет 67.9%. Высокая частота R1b3 у багуалинцев, видимо, вызвана крайней малочисленностью этой этнической группы, которая представлена всего лишь несколькими поселениями. В таких случаях вероятность того, что все современные Y-хромосомные линии восходят к одному недавнему предку, очень высока. У трех относительно отдаленных друг от друга групп, которые относятся к зонам локализации разных антропологических вариантов: табасаранов, лезгин и кумыков эта гаплогруппа встречается с частотой 39,5%, 16,1% и 19,7% соответственно. Маловероятно, что какая либо народность, пришедшая после формирования местных оседлых племен, могла таким образом ассимилировать среди местного населения. Гаплотипирование локуса 49a,f Taq/I в выборке хромосом R1b3 кластера позволяет разделить Y-хромосомные линии на две подгруппы, обозначаемые как гаплотипы ht15 и ht35. Подразделение Y-хромосомных линий этой гаплогруппы на ht15 и ht35 позволяет выявить новые детали филогеографии этого кластера на территории Ближнего Востока и Балканских стран (Cinnioglu et al., 2004; Al-Zahery et al., 2003). А именно: Y-хромосомы этой гаплогруппы, встречающиеся на Ближнем Востоке и Анатолии, несут в основном гаплотип ht35 (Cinnioglu et al., 2004).

Таблица 1

Классификация мужских линий по соответствующим Y-хромосомным гаплогруппам

Популяции	N	Частота гаплогрупп, %											Другие	
		J1*	J2	L	E3b	R1b3	R1a1	G	I	C	K			
Аварцы	42	66.6	4.8	9.5	7.1	2.4	2.4						7.1	
Даргинцы	67	91.2	2.9			2.9		2.9						
Лезгины	33	59.1			6.5	16.1		9.7	9.7					
Табасараны	43	48.8	2.3			39.5	2.3			7.0				
Чамалинцы	27	66.6	3.7	3.7			7.4	18.5					3.7	
Багуалинцы	28	21.4				67.9	3.6		7.1					
Андийцы	49	36.6	18.4	2.0	2.0	6.0	2.0	6.0	26.4				2.0	
Кумыки	76	21.1	25.0		2.6	19.7	14.5	11.8					1.3	2.6
	365	42.6	9.1		3.7	22.5	5.4	9.4						

Более детальный анализ гаплогруппы R1b3 с включением данных по STR локусам показал, что отцовские линии из Турции группируются в пространстве двух главных компонент с популяциями Балкан и Кавказа, при этом уровень вариации STR гаплотипов в популяции из Турции в сравнении с остальными выше. Высокий уровень вариации STR гаплотипов сравним с таковым для популяций западной Европы, где преобладает другой вариант (ht15). Это позволило авторам сделать заключение о том, что постледниковое расселение носителей варианта ht35 гаплогруппы R1b3 могло произойти с территории Анатолии. Учитывая географическую отдаленность территории Дагестана от первого очага расселения в Западной Европе и клинальный характер распределения этой гаплогруппы по всей Евразии с убыванием в направлении Восточной Европы, связь этой гаплогруппы с популяциями из Анатолии видится более предпочтительной. Вероятнее всего, обнаруженные в популяциях Дагестана линии, несущие R1b3, которые в двух малочисленных горных изолятах встречаются с очень высокой частотой, в основном, относятся к варианту ht35, и таким образом, происходят из «второго» предложенного очага расселения, географически связанного с территорией Анатолии (Cinnioglu et al., 2004).

Значительную, до 45%, а у некоторых и основную часть мужского генного пула составляют Y хромосомные линии, принадлежащие гаплогруппе J. Исключением являются только популяции багуалинцев и табасаранов, где эта доля не превышает 1/3. Гаплогруппа J представлена здесь подкластерами J1 и J2 со значительным преобладанием J1 во всех изученных популяциях. Мужские линии, несущие эту гаплогруппу, происходят от древней неолитической популяции, появление и расселение которой связывают с территорией Среднего Востока (Semino et al., 2004). Заселение территории Дагестана потомками этой неолитической популяции могло произойти, таким образом, не ранее неолита. Не исключается и более позднее заселение, поскольку отсутствуют данные о дифференциации внутри гаплогруппы. Подкластеры J1 и J2 соответствуют двум родственным, но различным популяциям, которые различаются по степени дифференциации внутри гаплогрупп. Уровень варибельности ассоциированных с ними STR гаплотипов различается вдвое, при этом она выше у J2 (Santachiara-Benerecetti et al., 2004). Популяция, несущая мутацию M172 (J2), по всей видимости, распространилась раньше, и именно с ней связывают самое раннее распространение земледелия, которая инициировала развитие и распространение остальных Ближневосточных популяций. При этом приход культуры земледелия на Кавказ не обязательно связан именно с первой популяцией (J2). Возможно несколько сценариев этого наиболее важного этапа.

Обнаруженная, хотя и с низкой частотой, в мужских линиях гаплогруппа E3b ведет свое происхождение от древней популяции, возраст которой оценивается в 25,6 тыс. лет (95%, 24,3-27,4 тыс. лет) (Cruciani et al., 2004). Распространение этой линии шло, в основном, по Ближнему Востоку и южным регионам Европы как результат нескольких, независимых миграционных событий из различных областей Африки. Дочерние линии появились и дифференцировались еще в самой Африке в различных регионах и уже потом проникли в Европу, используя различные пути (Semino et al., 2004). Исходя из внутренней структуры и частоты встречаемости одной из дочерних линий - E3b1, в качестве вторичного источника расселения внутри Европы, а также по соседним регионам, рассматривается территория Балканских стран. Филогеография этого подкластера очень сложна и для того, чтобы сказать, какие именно линии представлены на территории Дагестана и были ли они когда-либо распространены здесь, необходима дальнейшая детализация с помощью дополнительных генетических маркеров. Заселение территории Европы предположительно шло с Ближнего Востока и датируется эпохой неолита (Hammer et al., 1998; Semino et al., 2000; Underhill et al., 2001).

Характер погребений, а также предметы материальной культуры до и включительно энеолита обнаруживают в основном тесную связь с земледельческой культурой Ближнего Востока. В целом развитие и смена культурных слоев, оставаясь в сфере влияния Ближневосточной цивилизации, обнаруживает преемственность вплоть до конца бронзового века. Начиная уже с конца бронзовой эпохи, появляются заметные изменения; в частности, археологические находки свидетельствуют о появлении коневодства и, что примечательно, колесниц (Магомедов, 1997). Это является свидетельством появления носителей иной культуры. Возможно, носителями этой культуры были племена, привнесшие линии R1a1 на данную территорию. Считается, что появление линий R1a1 связано с усилением кочевых племен, обитавших на севере Каспийского и Черного моря (скифские, а позже и савроматские племена). Время появления этих кочевых племен, к примеру, в Средней Азии, где они обнаруживают более широкое распространение, связывают с приручением лошади и распространением так называемой «Курганной культуры» приблизительно 3 тыс. лет д.н.э. (Zerjal et al., 2002).

Суммируя эти данные, можно сказать, что значительную часть современных отцовских линий народов Дагестана составляют две Y-хромосомные гаплогруппы J2/1 и E3b, которые связывают с появлением и развитием ранних форм земледелия в Ближнем и Среднем Востоке. Исключения из этой общей картины составляют только багуалинцы и табасараны. Как уже говорилось, эти линии появились на территории Дагестана не ранее неолита, а возможно и в более позднее время. Согласно археологическим находкам (стоянок верхнепалеолитических и более поздних эпох) территория Дагестана была заселена анатомически современным человеком еще до неолита (Магомедов, 1997). Принимая во внимание тот факт, что хозяйство людей донеолитической эпохи базировалась в основном на охоте и собирательстве, то, вероятнее всего, численность этих людей была достаточно малой для широкого освоения территории Дагестана. В то же время, приход людей с более развитой культурой земледелия и скотоводства в эпоху неолита могло привести или к частичному замещению, или же просто более широкому освоению данной территории.

Исходя из географического положения, сам факт обнаружения здесь основных гаплогрупп, характерных для трех соседних крупных регионов (Средний и Ближний Восток, Европа и Средняя Азия), был в определенной степени ожидаем. Анализ распределения этих линий отражает относительный вклад и основной вывод: древнее немногочисленное население верхнепалеолитической и мезолитической эпох было замещено более поздней и обширной волной распространения племен земледельцев из территорий Ближнего и Среднего Востока. Этот генетический субстрат, оставаясь доминирующей компонентой, позднее, в эпоху бронзы и железа начал испытывать влияние со стороны набирающих силы кочевых племен Восточной Европы и Средней Азии. Результаты филогеографического анализа свидетельствуют об отсутствии отцовских линий, характерных для народов, которые антропологически принадлежат к монголоидной расе. Это подтверждает сделанные ранее выводы о том, что местные антропологические варианты кавкасионского типа являются результатом смешения не между расами, а между различными ветвями внутри большой европеоидной расы (Гаджиев, 1972).

ЛИТЕРАТУРА

Гаджиев А.Г. Антропология малых популяций Дагестана. Изд-во Дагестанского филиала АН СССР, 1972.

Магомедов М.Г. История Дагестана с древнейших времен до конца 19 века. Издательско-полиграфический центр ДГУ, 1997. 293 с.

Al-Zahery N., Semino O., Benuzzi G., Magri C., Passarino G., Torrioni A., and Santachiara-Benerecetti A.S. Y-chromosome and mtDNA polymorphisms in Iraq, a crossroad of the early human dispersal and of post-Neolithic migrations // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2003. C. 458-472.

Cinnioglu C., King R., Kivisild T., Kalifoglu E., Atasoy 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. C.127-148.

Cruciani F., La Fratta R., Santoiamazza P., Sellitto D., Pascone R., Moral P., Watson E., Guida V., Colomb E.B., Zaharova B., Lavinha J., Vona G., Aman R., Caly F., Akar N., Richards M., Torrioni A., Novelletto A. and Scozzari R. Phylogeographic Analysis of Haplogroup E3b (E-M215) Y Chromosomes Reveals Multiple Migratory Events Within and Out Of Africa // *American Journal of Human Genetics*, 2004. C. 1014-1022.

Hammer M.F., Karafet T., Rasanayagam A., Wood E.T., Altheide T.K., Jenkins T., Griffiths R.C., Templeton A.R., Zegura S.L. Out of Africa and Back Again: Nested Cladistic Analysis of Human Y Chromosome Variation // *Molecular Biology Evolution*, 1998. C. 427-441.

Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. *Molecular cloning. A laboratory manual*. Cold Spring Laboratory, 1982.

Semino O., Passarino G., Oefner P.J., Lin A.A., Arbusova S., Beckman L.E., De Benedictis G., Francalacci P., Kouvatsi A., Limborska S., Marcikiae 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. C. 1155-1159.

Semino O., Magri C., Benuzzi G., Lin A.A., Al-Zahery N., Battaglia V., Maccioni L., Triantaphyllidis C., Shen P., Oefner P.J., Zhivotovsky L.A., King R., Torrioni A., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A. and Santachiara-Benerecetti A.S. Origin, Diffusion, and Differentiation of Y-Chromosome Haplogroups E and J: Inferences on the Neolithization of Europe and Later Migratory Events in the Mediterranean Area // *American Journal of Human Genetics*, 2004. C. 1023-1034.

Underhill P.A., Passarino G., Lin A.A., Shen P., Lahr M.M., Foley R.A., Oefner P. J. and Cavalli-Sforza L.L. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations // *Ann. Hum. Genet*, 2001. C. 43-62.

Zerjal T., Wells R.S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R. and Tyler-Smith C.A Genetic Landscape Reshaped by Recent Events: Y-Chromosomal Insights into Central Asia // *Am. J. Hum. Genet.*, 2002. C. 466-482.