

Расцвет Y-хромосомы в бронзовом веке

[Надежда Маркина](#)

Секвенирование Y-хромосом в европейских популяциях выявило недавнюю экспансию основных гаплогрупп

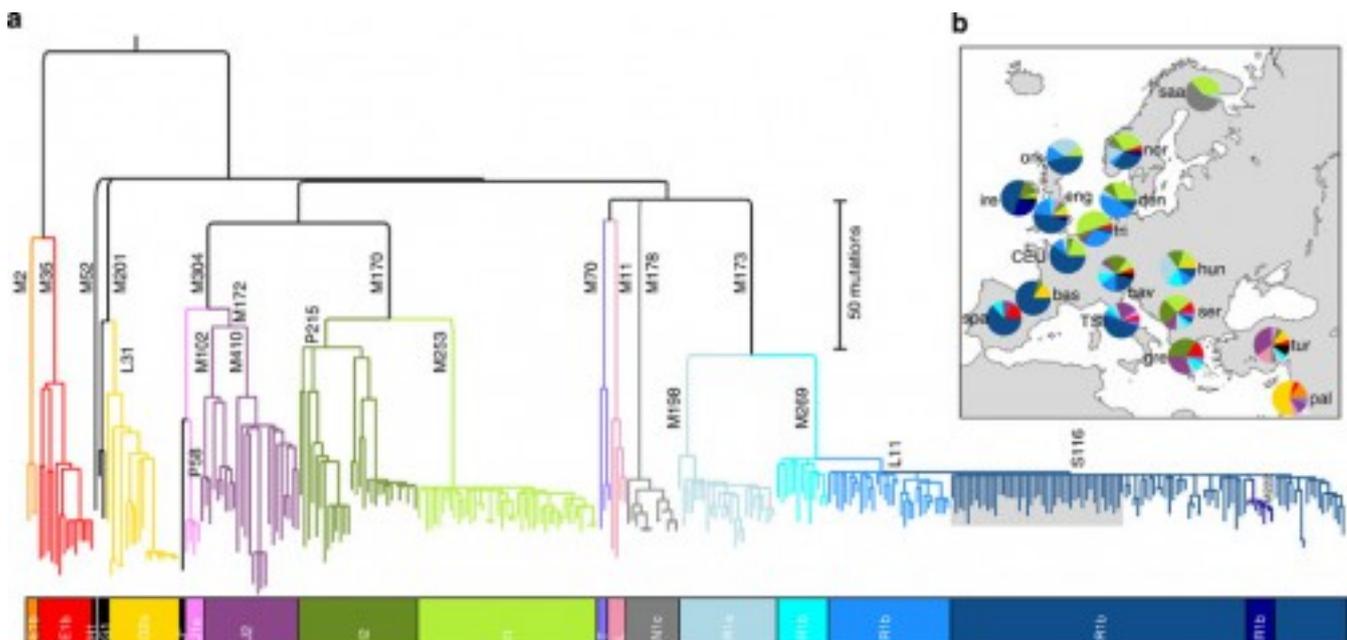
Полное секвенирование Y-хромосомы в 17 европейских популяциях позволило построить дерево Y-хромосомных гаплогрупп, уточнить время их возникновения, а также проследить историю демографических событий. Оказалось, что от 4,2 до 2,1 тысяч лет назад почти по всей Европе началась Y-хромосомная экспансия — резкое увеличение эффективного размера популяции по мужской линии. Исторически это совпадает с бронзовым веком.

Как складывался генофонд современных европейцев? Ответ на этот вопрос в последние годы активно ищут генетики. В статье, [опубликованной полгода назад в Nature](#), был сделан вывод о трех источниках – трех древних популяциях, которые генетически сформировали генофонд жителей Европы: это палеолитические европейские охотники-собиратели, неолитические ближневосточные земледельцы и древние северные евразийцы. Этот вывод стал результатом масштабного исследования [гаплогрупп митохондриальной ДНК](#) и Y-хромосомы и аутосомного (на неполовых хромосомах) [однонуклеотидного полиморфизма \(SNP\)](#) в древних и современных образцах. Но в арсенале генетиков все большее место занимает полное секвенирование геномов, которое открывает перед ними невиданные ранее возможности.

По этому пути пошли авторы статьи, [опубликованной недавно в журнале Nature Communications](#), под руководством Марка Джоблинга (Mark A. Jobling) из Университета Лейчестера, Великобритания (первый автор — антрополог и генетик Chiara Vatini). Они секвенировали 334 образца Y-хромосомы из 17 популяций Европы и Ближнего Востока (в каждой было отобрано по 20 мужчин). Впервые генетическое исследование такой выборки европейских популяций провели с использованием методов [секвенирования нового поколения](#). На Y-хромосоме каждого из 334 мужчин секвенировали участки общей длиной 3,7 Mb (мегабазы), или 3,7 млн нуклеотидов с высоким покрытием (51x) — это означает, что каждый нуклеотид был прочитан 51 раз. На этих участках проанализировали 5996 точек однонуклеотидного полиморфизма (SNP).

Дерево европейских Y-гаплогрупп

По результатам секвенирования исследователи построили дерево, показывающее филогенетические связи между гаплогруппами Y-хромосомы. Длина ветвей на дереве отражает возраст различных гаплогрупп, поскольку пропорциональна количеству мутаций, произошедших от каждой развилки.



a) Филогенетическое дерево гаплогрупп Y-хромосомы, построенное по результатам секвенирования. Длина ветвей пропорциональна времени расхождения гаплогрупп. На каждой ветви указана ключевая мутация, которая привела к выделению ветви. Названия гаплогрупп приведены внизу, на дереве каждая обозначена соответствующим цветом. Серым прямоугольником с ветвями гаплогруппы R1b выделена звездная филогения этой гаплогруппы. b) Карта с круговыми диаграммами частоты Y-хромосомных гаплогрупп в 17 популяциях Европы и Ближнего Востока (цвета такие же, как на

рисунке а). Обозначения популяций: bas: баски; bav: Бавария; CEU: жители штата Юта с предками из Северной и Западной Европы из коллекции CEPH во Франции; dep: Дания; eng: Англия; fri: Фризия (Фрисландия, область на побережье Северного моря); gre: Греция; hun: Венгрия; ire: Ирландия; nor: Норвегия; ork: Оркни; pal: Палестина; saa: саамы; ser: Сербия; spa: Испания; TSI: Тоскана в Италии; tur: Турция.

Гаплогруппы Y-хромосомы различаются по времени образования: одни уходят корнями в глубокую древность (E1b, G2a, I2, J2, L и T), другие же возникли относительно недавно. Молодыми являются три основных гаплогруппы в европейских популяциях (I1, R1a и R1b), к носителям которых принадлежат 64% исследованных мужчин. Авторы определили время их возникновения – в интервале от 7,3 до 3,5 тыс. лет назад, а также то, что в относительно недавнее время эти гаплогруппы испытали мощную экспансию, распространившись по Европе. Самый большой взрыв испытала гаплогруппа R1b – одновременно возникли 44 ветви, образованные из одного узла (специалисты называют такую структуру «звездной филогенией»). Эта гаплогруппа найдена в 13 из 17 изученных популяций.

Исследователи поясняют, что полученные ими генетические датировки зависят от выбранной скорости мутаций. В данной работе они выбрали скорость $1,0 (0,92-1,09) \times 10^{-9}$ на нуклеотид в год, приняв 30 лет за длину поколения. Эта скорость основана на наблюдении 609 мутаций Y-хромосомы в ирландских родах.

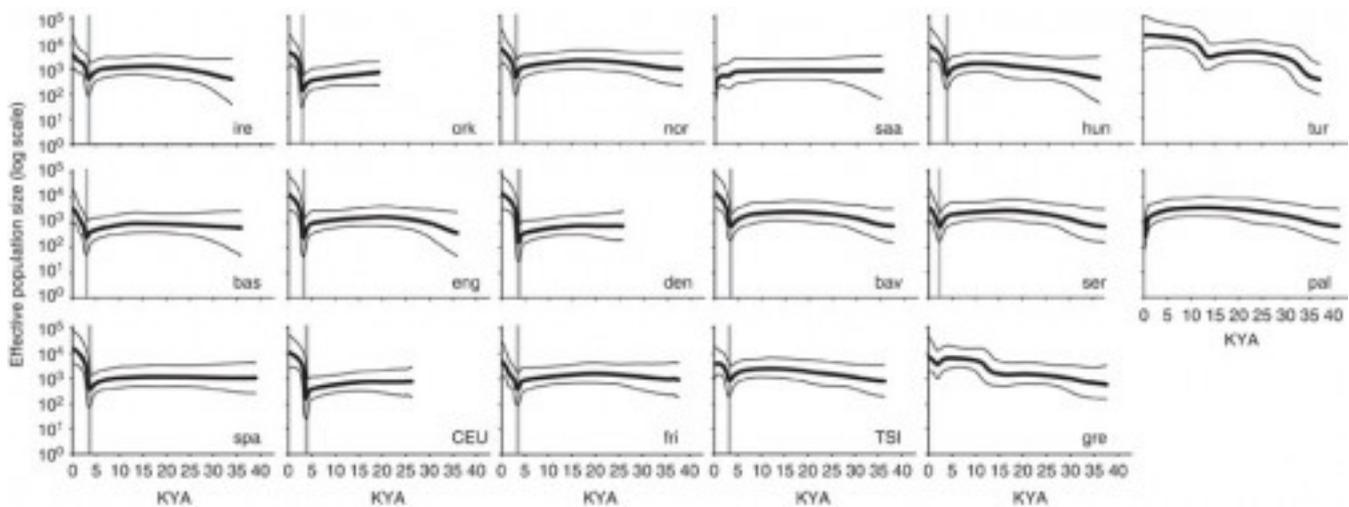
На карте географического распределения (рисунок b) видно, что самая распространенная гаплогруппа — R1b (43,1% образцов) с наибольшей частотой встречается на северо-западе, затем идут I1 (13,8% образцов), I2 (9,0% образцов), R1a (7,5% образцов) и J2 (7,5% образцов). Некоторые гаплогруппы ограничивают свое распространение отдельными популяциями, так N1c наиболее часта у саамов, а гаплогруппы E, G and J преобладают в Средиземноморье.

Демографическая история мужчин

Для более детального прослеживания демографической истории авторы отследили изменения генетического разнообразия Y-хромосомы по времени во всех 17 популяциях. У современного населения изученных популяций наибольшее генетическое разнообразие отмечается в Турции, Греции и Палестине, а наименьшее – у саамов и на островах Оркни. Наблюдается четкий вектор снижения разнообразия — с юга на север и с востока на запад, и его направление совпадает с направлением неолитических миграций.

Изменение генетического разнообразия свидетельствует об изменениях эффективного размера популяции. По Y-хромосоме он снижается в том случае, когда лишь малая часть мужчин в популяции передает свои гены следующему поколению (что происходит, например, в полигамной популяции). Для выявления динамики вариаций в эффективном размере популяции по Y-хромосоме исследователи построили байесовские графики (Bayesian skyline plots (BSPs), отражающие этот показатель за несколько десятков тысяч лет.

Интересно, что в 13 популяциях из 17 изученных демографические картины прошлого по Y-хромосоме оказались очень похожими. На графиках отмечается четко выраженный пик снижения эффективного размера популяции, а сразу после пика снижения наступает довольно резкое его увеличение. Взрывной рост эффективного размера популяции происходит в интервале от 4,2 до 2,1 тыс. лет назад.



Байесовские графики по 17 популяциям. Толстая черная линия обозначает среднее значение эффективного размера популяции (N_e). Вертикальная серая линия указывает на временной интервал, когда эффективный размер популяции достиг минимума перед экспансией. Обозначения популяций такие же, как и на предыдущем рисунке.

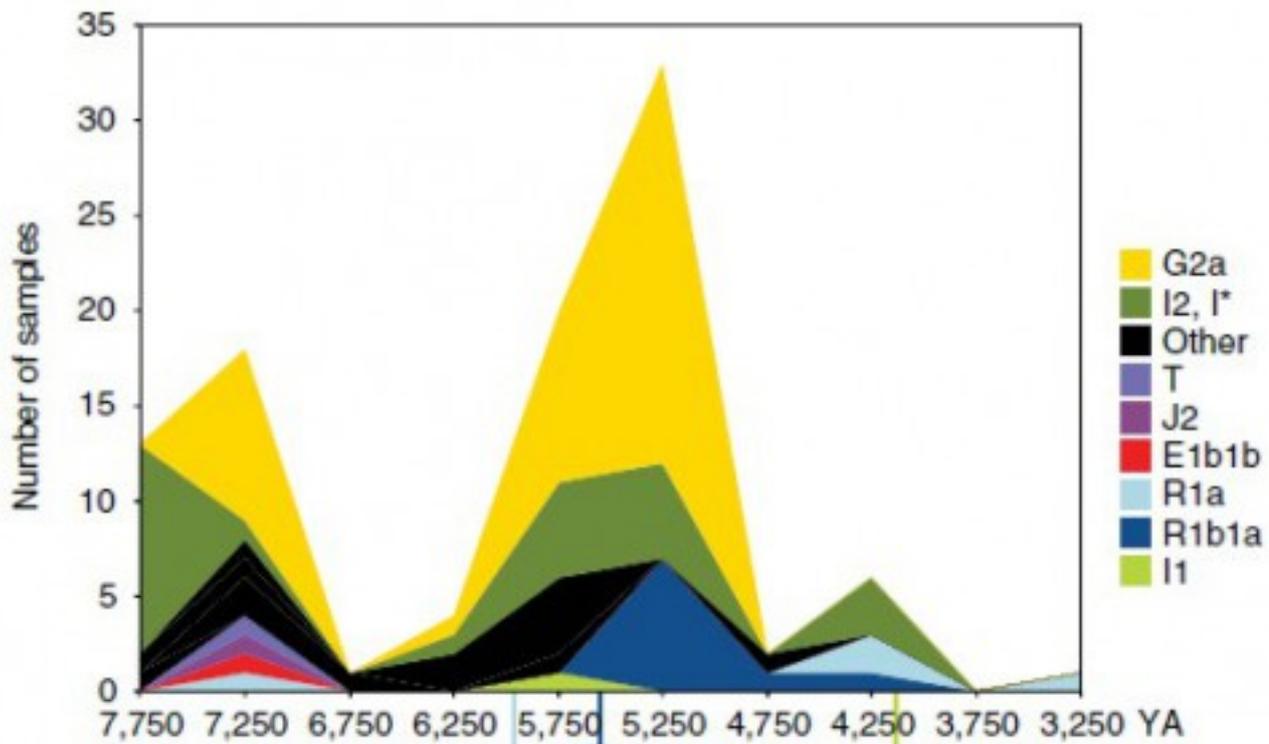
Однако из этой картины есть два исключения. Одно представлено саамами и палестинцами, их демографическая история значительно отличается от прочих. У них нет пика снижения около 4 тыс лет назад, но нет и подъема в настоящее время, а происходит плавное снижение.

Второе исключение составляют греки и турки. У турков снижение генетического разнообразия случилось около 14 тыс. лет назад, а потом начался рост. У греков наблюдалось небольшое снижение 14 тыс лет назад и второе небольшое снижение – на фоне роста – около 2 тыс лет назад.

Похожие данные – резкое снижение эффективного размера популяции по Y-хромосоме в неолите во всех популяциях, отмечали другие исследователи, которые [сделали вывод, что в неолите Y-хромосома прошла через бутылочное горлышко](#) и даже пытаются объяснять это изменениями в культуре. Правда, они датируют это снижение более ранним периодом (10-8 тыс. лет назад).

Спектр Y-гаплогрупп сформирован в неолите

Итак, ученые склоняются к тому, что современное генетическое разнообразие по Y-хромосоме в основном сформировано не палеолитическими, а неолитическими событиями. Этот вывод подтверждается и анализом Y-хромосомных данных по 98 образцам древней ДНК.



Частота встречаемости различных гаплогрупп Y-хромосомы в образцах древней ДНК (98 образцов)

Характерно, что в наиболее древних образцах с датировками более 5 тыс. лет назад гаплогруппы R1a, R1b и I1 (наиболее частые в современной ДНК) отсутствуют или редки, а преобладают гаплогруппы G2a и I2.

Говоря о древних миграциях, сформировавших генфонд современных европейцев, авторы статьи считают наиболее достоверной модель двух генетических потоков от популяций земледельцев на юге к популяции охотников-собирателей на севере Европы. Первый обеспечила раннеолитическая (8-7 тыс лет назад) миграция земледельцев с Ближнего Востока, а второй — позднеолитическая (4,5 тыс. лет назад) миграция скотоводов из степного региона к северу от Каспия. Секвенирование древних Y-хромосом показало, что гаплогруппы R1a и R1b появились в степи много раньше, чем в каких-либо европейских регионах. Это делает степи вероятным кандидатом на источник экспансии Y-хромосомных линий.

В то же время, изучение митохондриальной ДНК не выявляет аналогичных изменений эффективного размера популяции. Это свидетельствует о том, что недавние демографические события, сформировавшие современную изменчивость по Y-хромосоме, были специфичными для мужской части популяции.

По словам профессора Марка Джоблинга, «Экспансия популяций приходится на ранний бронзовый век, когда возникают изменения в практике захоронения, распространяется верховая езда на лошади и совершенствуется оружие. Доминирование определенных мужчин в этот период приводило к распространению их Y-хромосом и сформировало современный спектр гаплогрупп». Эти генетические данные должны стимулировать исследования археологов и историков, чтобы лучше понять культурные и социальные изменения бронзового века, которые привели к демографическим сдвигам.

Источник:

Large-scale recent expansion of European patrilineages shown by population resequencing

Chiara Batini, Pille Hallast, Daniel Zadik, Pierpaolo Maisano Delser, Andrea Benazzo, Silvia Ghirotto, Eduardo Arroyo-Pardo, Gianpiero L. Cavalleri, Peter de Knijff, Berit Myhre Dupuy, Heidi A. Eriksen, Turi E. King, Adolfo López de Munain, Ana M. López-Parra, Aphrodite Loutradis, Jelena Milasin, Andrea Novelletto, Horolma Pamjav, Antti Sajantila, Aslihan Tolun, Bruce Winney & Mark A. Jobling

аффилиация авторов по ссылке: <http://www.nature.com/ncomms/2015/150519/ncomms8152/full/ncomms8152.html>