Поиск генетической памяти в современном Y-хромосомном генофонде адыгейцев

Впервые десять родоплеменных популяций адыгейцев, а также убыхи, детально изучены по широкой панели SNP-маркеров Y-хромосомы с целью выяснить: можно ли по современному генофонду адыгейцев реконструировать ту архитектонику их генофонда, которая существовала до событий Кавказкой войны XIX века. Четыре гаплогруппы, обнаруженные во всех популяциях адыгейцев, составляют три четверти их общего генофонда: G2-YY1215 (43%), R1a-M198* (13%), G2-YY9632 (9%), J2-M172* (7%). Впервые показано, что гаплогруппа G2-YY1215 доминирует как в генофонде адыгейцев в целом, так и практически во всех родоплеменных группах; ее можно считать «маркирующей» адыгское население. Выявленные три кластера популяций и их взаимное расположение в генетическом пространстве соответствуют данным истории и этнологии и позволяют реконструировать очертания исходной архитектоники адыгейцев. Филогенетический анализ указывает на наличие общей для всех родоплеменных групп адыгейской «прапопуляции», существовавшей около 3 тыс. лет назад, и демографический рост 1,5 – 2 тыс. лет назад.

Современные методы популяционной генетики позволяют реконструировать генетическую историю народа. Для народов, сохранивших память о родоплеменной структуре, особенно информативно глубокое исследование Y-хромосомы, поскольку и принадлежность к роду, и маркеры Y-хромосомы наследуются по отцовской линии. Коллективами лаборатории популяционной генетики Медико-генетического научного центра под руководством профессора Е.В.Балановской и Кубанского государственного медицинского университета исследован генофонд адыгейцев, результаты работы опубликованы в журнале «Вестник Московского университета».

До Кавказской войны у адыгских народов было два самоназвания «адыги» и «черкесы» (порой выделяли шапсугов и убыхов). В ходе почти вековой Кавказской войны, закончившейся в 1864 г., популяция адыгов претерпела резкие изменения. Значительная часть населения погибла, часть переселилась за пределы России (по разным оценкам от 0,5 до 2,7 млн чел. В результате состав племен и их доля в общем населении резко изменились. После Кавказской войны адыгов, оставшихся в пределах Краснодарского края, отличая от других адыгских народов (черкесов, кабардинцев), стали записывать как адыгейцев. Многочисленные административные перемещения привели к изменению ареалов племен и их чересполосному проживанию. Однако сохранение памяти о родоплеменной принадлежности дает надежду реконструировать архитектонику генофонда адыгейцев.

С этой целью впервые по широкой панели SNP-маркеров Y-хромосомы охарактеризованы 10 родоплеменных групп адыгейцев (абадзехи, бесленеевцы, бжедуги, егерухаевцы, кабардинцы, мамхеговцы, темиргоевцы, хатукаевцы, шапсуги прикубанские, шапсуги причерноморские, а также убыхи).

Биологический материал был собран в ходе экспедиций 1998-2017 годов. Суммарная выборка составила 616 образцов (включая убыхов) венозной крови неродственных между собой мужчин. Генотипирование ДНК проведено по 59 SNP-маркерам Y-хромосомы, включая новейшие маркеры, полученные благодаря полногеномным исследованиям и принципиально важные для анализа структуры генофонда Западного Кавказа.

В популяциях адыгейцев выявлены 34 SNP-гаплогруппы. Половину генофонда адыгейцев составляет гаплогруппа **G2-P303**, основные ветви которой – **G2-YY1215** (43%) и **G2-YY9632** (9%) присутствуют во всех 10 популяциях вместе с **R1a-M198*** (13%) и **J2-M172*** (7%). Суммарно эти четыре гаплогруппы составляют три четверти генофонда адыгейцев (73%), а частоты остальных 30 гаплогрупп варьируют в разных субэтносах от 0% до 13%.

Самая характерная гаплогруппа **G2-YY1215** (рис. 1А) обнаруживает общий тренд падения частоты с запада (шапсуги, 82%) на восток (кабардинцы, 13%). Авторы предполагают, что **G2-YY1215** была характерна именно для адыгского населения Причерноморья, поскольку в других популяциях Северного Кавказа она редка и с частотой 5–17% обнаружена только у абхазов, балкарцев, кабардинцев и черкесов. Генетический рельеф гаплогруппы **G2-YY9632** (рис. 1Б) выражен слабо и противоположен предыдущей карте: частота падает с востока (17–13%) на запад (1–4% у шапсугов). Возможно, этот тренд отражает миграционные связи с восточными адыгами, поскольку гаплогруппа обнаружена с частотой 16% у абазин, 13% у черкесов и 8% у кабардинцев Кабардино-Балкарии.

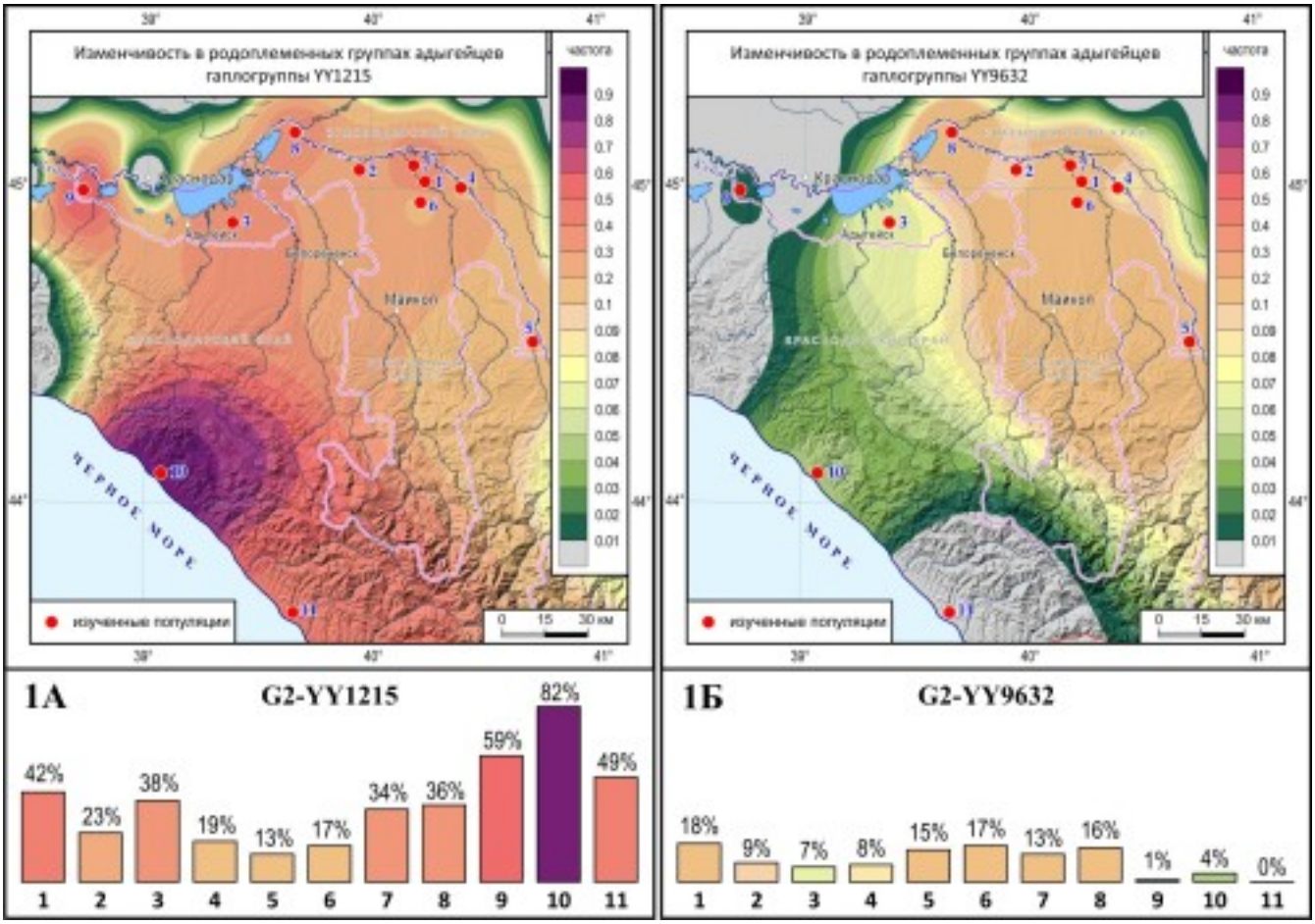


Рис. 1. Изменчивость в родоплеменных группах адыгейцев гаплогруппы G2-YY1215 (1А) и гаплогруппы G2-YY9632 (1Б)
Обозначения: 1 – абадзехи, 2 – бесленеевцы, 3 – бжедуги, 4 – егерухаевцы, 5 – кабардинцы, 6 – мамхеговцы, 7 – темиргоевцы, 8 – хатукаевцы, 9 – шапсуги прикубанские, 10 – шапсуги причерноморские, 11 – убыхи. Минимальные частоты отражены зелеными тонами, максимальные – красными тонами.

Что касается гаплогруппы **R1a-M198*** (рис. 2А), ее частота у адыгейцев (5–25%), как и у других адыгов (5–18%), заметно ниже, чем у тюркоязычных соседей (36% у карачаевцев, 24% у балкарцев) и у кубанских казаков (32%). В изменчивости **J2-M172*** (рис. 2Б) также нет явной географической закономерности, а ее частоты в большинстве популяций укладываются в тот же интервал (2–15%), что и других адыгов.

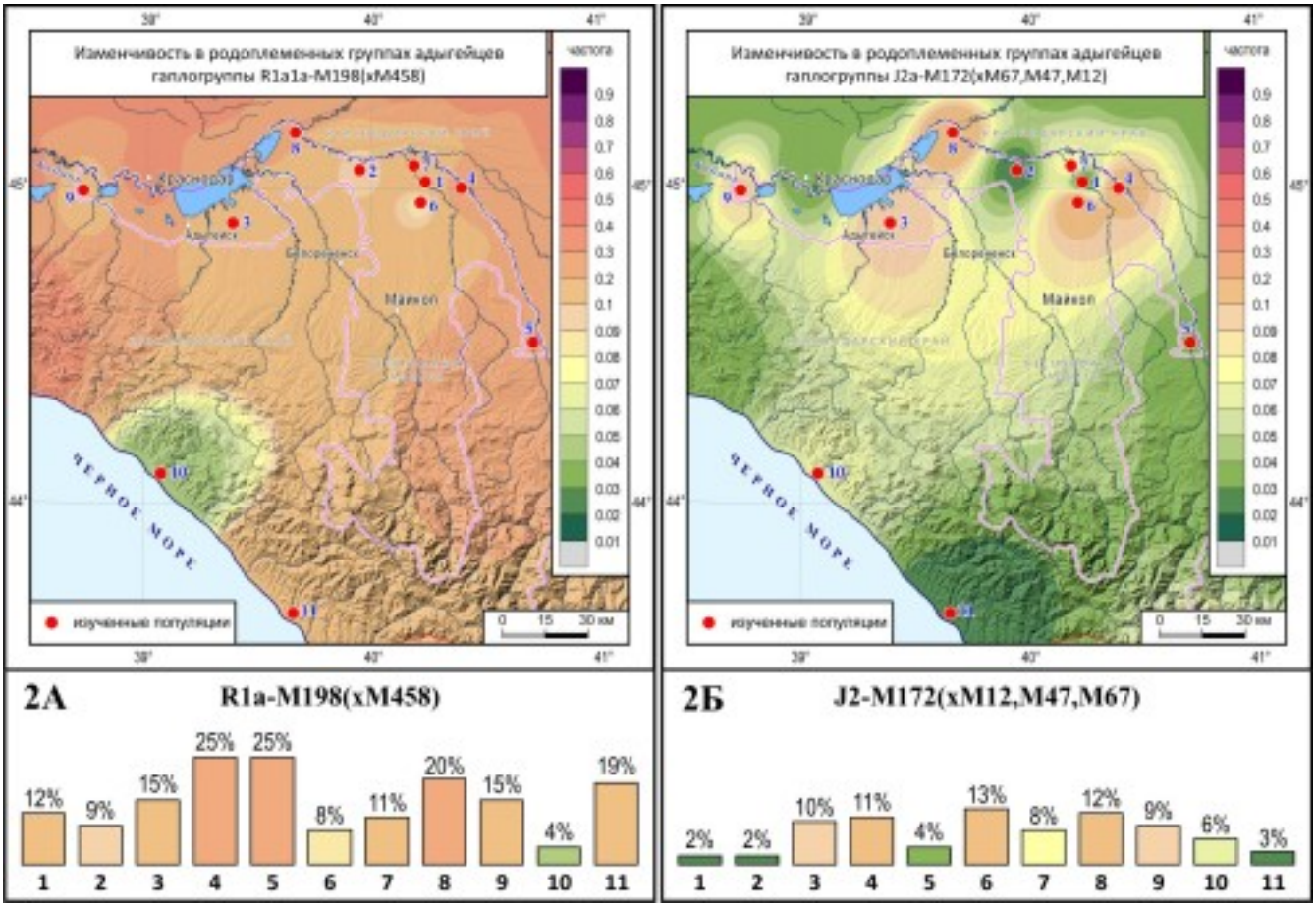


Рис. 2. Изменчивость в родоплеменных группах адыгейцев гаплогруппы R1a-M198(xM458) (2А) и гаплогруппы J2-M172(xM12,M47,M67) (2Б) Обозначения: 1 – абадзехи, 2 – бесленеевцы, 3 – бжедуги, 4 – егерухаевцы, 5 – кабардинцы, 6 – мамхеговцы, 7 – темиргоевцы, 8 – хатукаевцы, 9 – шапсуги прикубанские, 10 – шапсуги причерноморские, 11 – убыхи. Минимальные частоты отражены зелеными тонами, максимальные–красными тонами.

«Генетические портреты» адыгейцев

«Генетические портреты» родоплеменных групп адыгейцев представлены на круговых диаграммах (рис. 3).

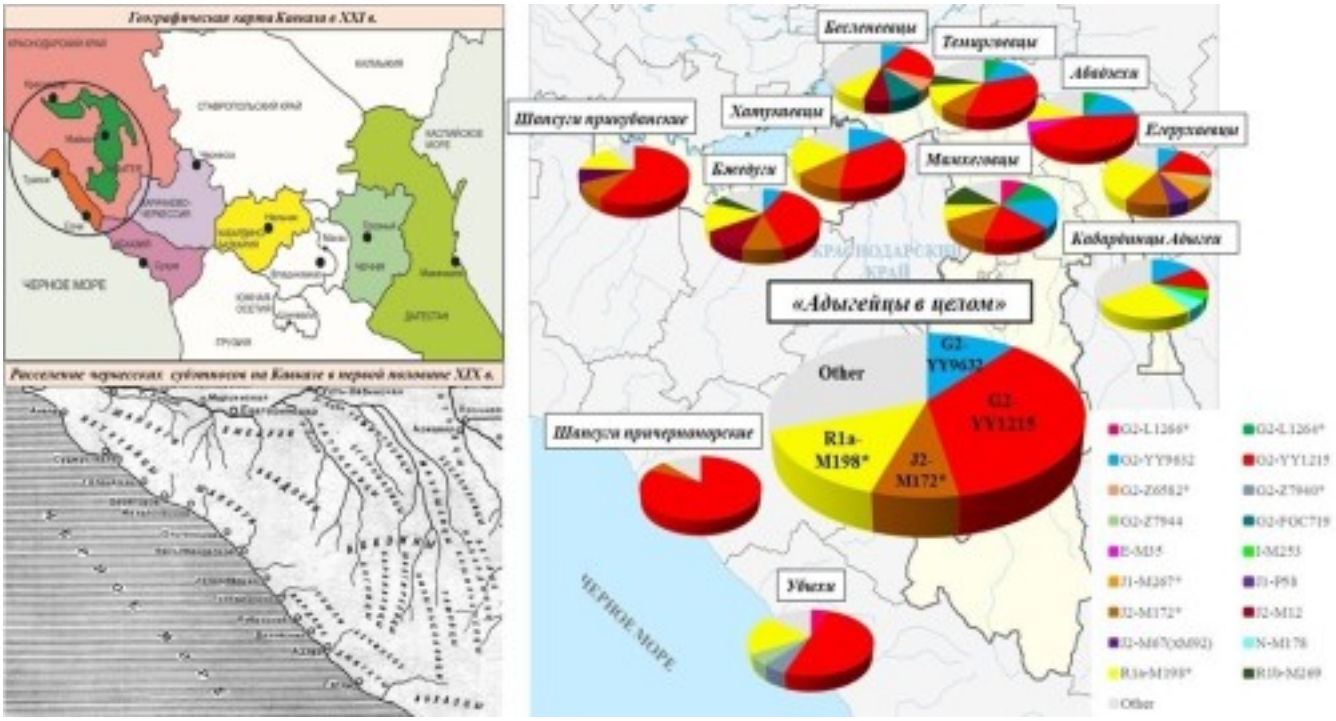


Рис. 3. «Генетические портреты» адыгейцев в целом, для 10 родоплеменных групп адыгейцев и для убыхов (приведены гаплогруппы с частотами ≥ 5% в данной популяции). Карта расселения черкесских субэтносов на Кавказе в первой половине XIX в. [Очерки истории Карачаево-Черкесии, т. I, 1967].

Шапсуги причерноморские (N≈5000) и прикубанские (N≈4800). Ранее очень многочисленные шапсуги ныне разделены предгорьями Большого Кавказа и изолированы друг от друга:. Три гаплогруппы – **G2**, **R1a**, **J2** – описывают почти весь генофонд. Резкое преобладание (82%) у причерноморских шапсугов гаплогруппы **G2-YY1215** указывает на мощный дрейф генов.

Бжедуги (N≈33000) в наибольшей степени отражают общий генофонд адыгейцев, поскольку включили в себя множество родоплеменных групп, уцелевших после Кавказской войны: ранее малое племя бжедугов ныне самое многочисленное. Частоты гаплогрупп **G2-YY1215** (38%) и **G2-YY9632** (7%) бжедугов близки к средним частотам адыгейского этноса. Два варианта **J2** составляют 21% их генофонда.

Хатукаевцы (N≈900) компактно проживают лишь в одном ауле Адыгеи. Практически весь генофонд представлен четырьмя мажорными «адыгейскими» гаплогруппами **G2-YY1215** (36%), **G2-YY9632** (16%), **R1a-M198*** (20%), **J2** (16%).

Бесленеевцы (N≈1200) компактно проживают в Адыгее только в одном ауле. Их генофонд отличается не только обширным спектром 16 гаплогрупп, но и низкими частотами «адыгейских» гаплогрупп, описывающих лишь 43% генофонда. Но суммарно все варианты **G2** составляют 59%, как и в среднем у адыгейцев. Особой чертой генофонда является самая высокая среди адыгейцев частота **I** (9%).

Темиргоевцы (N≈7500) до Кавказской войны контролировали соседние племена, и, возможно, поэтому их генофонд максимально разнообразен: 19 гаплогрупп Y-хромосомы. На две трети он определяется основными «адыгейскими» гаплогруппами. С частотой 7% встречена **R1b-M269,** которая обычно указывает на поток генов из Передней Азии.

Абадзехи (N≈3500) до Кавказской войны были многочисленным племенем с огромным ареалом. Их генофонд на три четверти (74%) состоит из четырех «адыгейских» гаплогрупп, а все варианты **G2** составляют 68% генофонда абадзехов.

Егерухаевцы (N≈1600). «Адыгейские» гаплогруппы описывают 64% генофонда егерухаевцев, но их отличием является преобладание **R1a-M198*** (25%), а **G2** составляет всего лишь 33%. В их генофонде встречены два варианта переднеазиатской гаплогруппы **J1** (14%), что может отражать след миграции «черкесских армян», обосновавшихся здесь в XV в.

Мамхеговцы (N≈1800). «Адыгейские» гаплогруппы составили половину их генофонда, но обе ветви **G2** встречены с равными частотами (17%). В генофонде присутствуют **R1b-M269** (13%) и новые ветви **G2 (G2-L1266* –** 8%, **G2-L1264* –** 13%). Несмотря на сведения о тесных контактах с абадзехами, генофонд мамхеговцев явно отличается от них.

Кабардинцы Адыгеи (N≈11800). В Адыгее кабардинцы появились в 1804 г. Как и у их соседей егерухаевцев, мажорные

«адыгейские» гаплогруппы описывают 58% генофонда кабардинцев с преобладанием **R1a-M198*** (25%), в то время как обе ветви **G2** встречены с невысокими и равными частотами (13–15%). Частота гаплогруппы **I** (8%) сближает их с бесленеевцами (9%).

Убыхи. Половину их генофонда составляет гаплогруппа **G2-YY1215** (50%), но присущая всем адыгейцам гаплогруппа **G 2-YY9632** не обнаружена, хотя в суммарная частота **G2** достигает 75%. Частоты **R1a** и **J2** наряду с преобладанием **G 2-YY1215** указывают на генетическую близость убыхов и шапсугов.

Положение родоплеменных групп адыгейцев в генетическом пространстве

Оценка сходства генофондов популяций адыгейцев по совокупности 34 гаплогрупп Y-хромосомы тремя методами многомерного анализа дала близкие результаты. Так, в генетическом пространстве многомерного шкалирования (рис. 4) выделились три кластера. В «западный» вошли обе популяции шапсугов и убыхи, несмотря на значительные географические расстояния между ними. К ним близок «центральный» кластер, объединивший абадзехов, темиргоевцев и хатукаевцев. Поскольку хатукаевцы контактировали как с темиргоевцами, так и с абадзехами, возможно, ныне генофонд хатукаевцев представляет синтез генофондов трех родоплеменных групп. Бжедуги заняли строго промежуточное положение между этими двумя кластерами: они генетически близки ко всем шести популяциям кластеров, что соответствует представлению о бжедугах как конгломерате, включившем после Кавказской войны множество представителей разных родоплеменных групп и потому резко увеличившей свою численность по сравнению с довоенной. От этой группы популяций удален рыхлый «восточный» кластер егерухаевцев и кабардинцев Адыгеи. Сходство их генофондов может быть следствием их современного географического соседства. При этом они генетически далеки от темиргоевцев, которые долгое время контролировали земли и егерухаевцев, и мамхеговцев. Два полюса в этом генетическом пространстве образуют бесленеевцы и мамхеговцы: хотя ныне мамхеговцев от абадзехов отделяет лишь мост, но генетически мамхеговцы далеки от абадзехов и темиргоевцев.

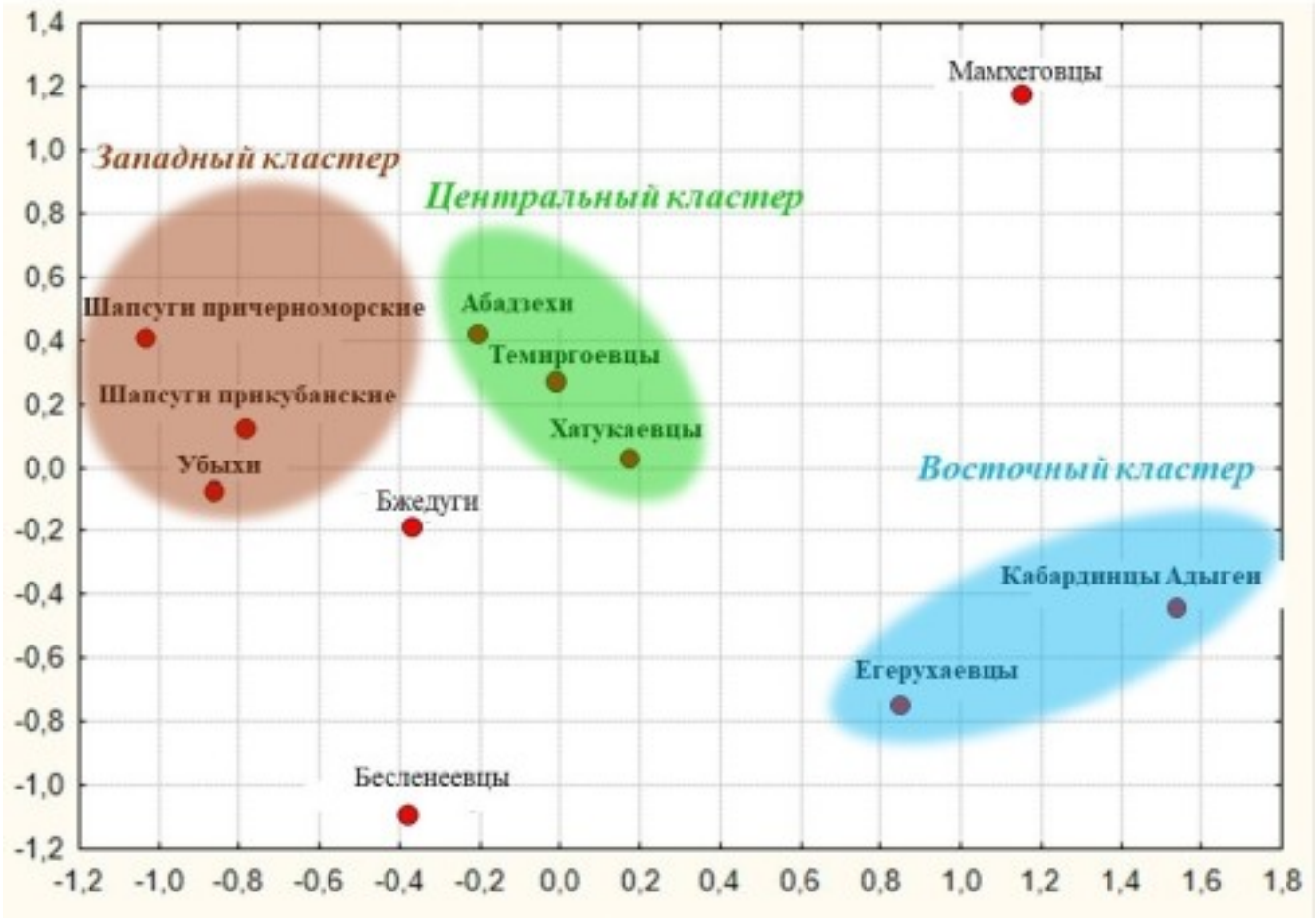


Рис. 4. Положение родоплеменных групп адыгейцев в генетическом пространстве многомерного шкалирования (по частотам 34 гаплогрупп Y-хромосомы).

Филогенетический анализ наиболее частых гаплогрупп G2 и R1a

Гаплогруппа **G2-YY1215** возникла около 4,0±0,8 тыс. лет назад, однако в генофонде адыгейцев представлена часть её разнообразия (рис. 5А), с датировкой STR-корня у адыгейцев 2,9±1,2 тысячи лет. В кластеры α (с датировкой 1600±150 лет) и β (1400±200 лет) вошли представители большинства популяций, тогда как кластер γ (1500±250 лет) в основном представлен убыхами и шапсугами. Самый большой кластер δ (1500±200 лет) включает все родоплеменные группы адыгейцев. Все кластеры оказались близкого возраста и ни в одном нет накопления STR-гаплотипов какой-либо одной популяции. Такой паттерн указывает на распространение одних и тех же гаплотипов из единого источника в разные концы ареала адыгейцев. «Звездчатая» форма кластеров указывает на демографический рост в популяции, а сходные датировки отражают время этого роста (1400–1600 лет).

Гаплогруппа **G2-YY9632** возникла 3,8±0,6 тыс. лет назадвозраст STR-корня у адыгейцев составил 2,7±1,2 тыс. лет. На филогенетической сети (рис. 5Б) видны три кластера «звездчатой» формы с датировками от 1200±200 до 2000±400 лет. Такой тип дерева наиболее соответствует версии распространения гаплотипов из единого источника и их одновременного развития в популяциях адыгейцев.

Гаплогруппа **R1a-M198(xM458)** возникла 8,7±1,3 тысяч лет назад, возраст STR-корня у адыгейцев составил 5,1±1,5 тыс. лет (рис. 5В). Кластеры α (1700±300 лет) и δ (2000±600 лет) включают представителей разных групп адыгейцев. Кластер β (3300±600 лет) объединил шапсугов, абадзехов и убыхов. Кластер γ (1700±400 лет) уникален тем, что его основателями являются шапсуги и убыхи. «Звездчатость» сети явно выражена лишь у кластеров, что указывает на миграцию в прапопуляцию адыгов носителей нескольких ветвей **R1a** с последующим увеличением численности их потомков, в то время, когда разнообразие ветвей гаплогруппы **G2** росло в более ранний период именно в адыгской среде.

В целом филогенетические сети могут указывать на примерную датировку возникновения прапопуляции адыгейцев около 3 тыс. лет назад и период демографического роста 1,5–2 тыс. лет назад.

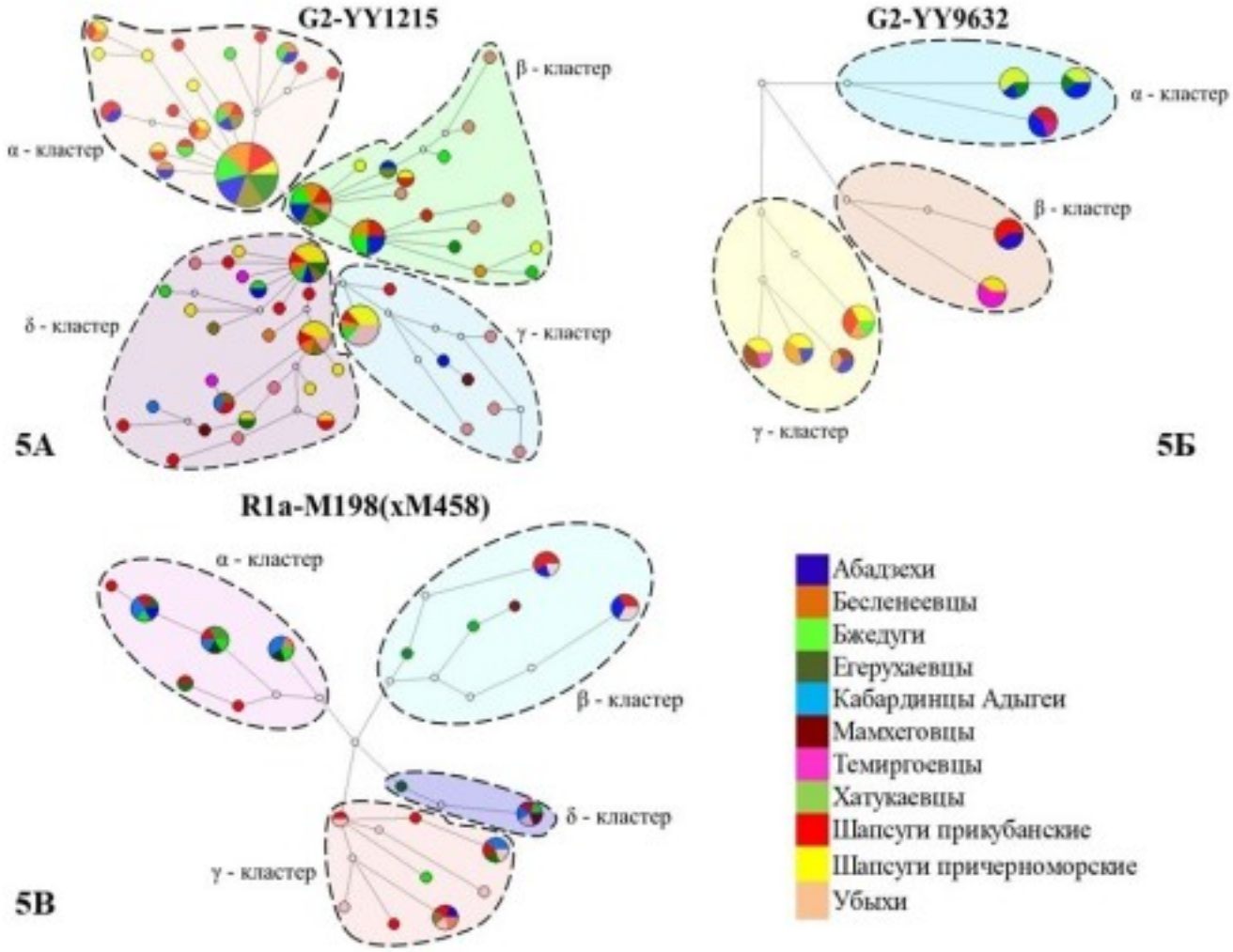


Рис. 5. Филогенетические сети STR-гаплотипов гаплогруппы в популяциях адыгейцев: 5А – гаплогруппы G2-YY1215, 5Б – гаплогруппы G2-YY9632 и 5В – гаплогруппы R1a-M198(xM458) в популяциях адыгейцев. Цвет кружка указывает на принадлежность к родоплеменной группе. Размер кружка пропорционален количеству встреченных гаплотипов. Линия показывает, как гаплотипы мутировали друг от друга (прозрачными кружками указаны невыявленные мутационные шаги).

Полученные авторами результаты дают положительный ответ на вопрос, сохраняется ли в современной генетической структуре генофонда адыгейцев отражение его архитектоники, которая существовала до Кавказской войны. Несмотря на искажения из-за утраты части родоплеменных групп, резкого сокращения численности и переселения из исходных ареалов, анализ генофонда дает возможность реконструировать генетическую историю адыгейцев. Авторы подчеркивают важный факт — отсутствие достоверной связи между генетическими и географическими расстояниями. Такая связь должна была бы возникнуть за полтора столетия, если бы между племенами стерлись генетические барьеры, и произошла бы гомогенизация популяции адыгейцев.

Как показали исследователи, сценарий смешения родоплеменных групп частично реализовался, что видно на примере бжедугов: ранее малочисленное племя стало самым многочисленным, включив в себя почти треть адыгейцев из районов их компактного расселения. Но смешение охватило не все племена, и многие популяции сохранили особенности прежнего генофонда этих племен. На сохранение генетической памяти большинства родоплеменных групп адыгейцев указывают исторические данные. Примеры: «западный» кластер фиксирует близость убыхов к шапсугам, к которым они близки и географически, и исторически. По данным истории, хатукаевцы тесно контактировали как с темиргоевцами, так и с абадзехами – и все три родоплеменные группы объединились в «центральном» кластере.

Таким образом, вопреки интенсивным миграционным процессам и прохождению через «бутылочное горлышко» резкого сокращения численности, родоплеменные группы адыгейцев сохранили – конечно, лишь отчасти, – свои исторически сформировавшиеся особенности генофондов.

Этот вывод подтверждают и результаты филогенетического анализа: они датируют возникновение прапопуляции адыгейцев около 3 тыс. лет назад и период демографического роста 1,5–2 тыс. лет назад. При этом отсутствие накопления STR-

гаплотипов в какой-либо одной популяции может указывать на мощные миграционные потоки между племенами. Они существовали на всем протяжении истории адыгейцев, но особенно интенсивными стали после Кавказской войны, нарушившей прежнюю систему брачных контактов.

Источник:

Почешхова Э.А., Кагазежева Ж.А., Агджоян А.Т., Запорожченко В.В., Кошель С.М., Балановская Е.В. Сохранилась ли генетическая память об архитектонике генофонда адыгейцев? Генетические портреты родоплеменных групп по новым данным о полиморфизме Y-хромосомы // Вестник Московского университета. Серия 23 Антропология. 2022. № 4. С. 71-82

DOI: 10.32521/2074-8132.2022.4.071-082