Геногеография гаплогрупп Y-хромосомы в Европе

Олег Балановский

Анализ генофонда Европы начнем с рассмотрения геногеографии отдельных гаплогрупп. Отчасти это является продолжением предыдущего раздела, в котором кратко суммировалось то, что было известно о распространении гаплогрупп Y-хромосомы до нашего исследования, но теперь мы рассмотрим современные, подробные карты распространения всех основных европейских гаплогрупп и тех их субвариантов, для которых уже известны частоты в ряде популяций Европы.

В нашей базе данных Y-base содержится почти вся опубликованная информация о частотах гаплогрупп Y-хромосомы в мире (и в Европе в частности), но далеко не вся эта информация пригодна для изучения географического распространения гаплогрупп. Как и при создании других геногеографических атласов, для создания карт распространения Y-хромосомы в Европе данные были тщательно отобраны и создан *массив данных для карт* Y-хромосомы в Европе. Рассмотрим, по каким критериям этот массив данных формировался.

ОРГАНИЗАЦИЯ ДАННЫХ

МАССИВ ДАННЫХ ДЛЯ КАРТ: ПОПУЛЯЦИИ.

Для надежного определения частоты однородительских генетических маркеров (Y-хромосомы и мтДНК) требуется объем выборки в два раза больший, чем для аутосомных маркеров – поэтому нижняя граница выборки должна быть не менее 70-100 образцов. Маленькие выборки или объединялись с географически соседними выборками того же народа, или (если объединение было невозможно) не включались в анализ. В результате средний объем выборки в массиве данных для карт составляет N=136 образцов. Но делались и исключения из правила. По некоторым народам или же региональным группам в пределах народа, которые для полноты картины хотелось обязательно представить на карте, были доступны лишь небольшие выборки. Тогда, скрепя сердце, приходилось включать в массив для карт и выборки меньшего размера. Но такие исключения делались редко — из 251 картографированных популяций лишь десятая часть (29 популяций) имеют объем выборки ниже N=50, а подавляющее большинство (192 выборки) имеют объем N=70 и выше.

Если для какого-либо народа были данные по его региональным популяциям, то для картографирования не использовались выборки этого народа, для которых географическая привязка неизвестна (если авторы при публикации указали лишь принадлежность к народу).

В итоге массив для карт включил данные по 251 популяциям (выборкам), и суммарное число образцов во всех выборках составило 34 294 образцов. Стоит отметить, что значительная часть этих данных получена благодаря исследованиям нашего коллектива под руководством автора этих строк: 45 популяций и 4 880 образцов. Это наши данные по русским популяциям [Balanovsky et al., 2008], украинским, белорусским и некоторым дополнительным русским популяциям [Kushniarevich et al., 2015], популяциям Северного Кавказа [Balanovsky et al., 2011], а также наши еще неопубликованные данные по популяциям крымских и казанских татар, мокши и эрзи. (Данные по частотам гаплогрупп из трех опубликованных статей приведены в таблицах 2.1, 2.2, 2.3.) Получается, что из всего массива данных по изменчивости Y-хромосомы в Европе каждая пятая популяция и каждый седьмой образец изучены нашим коллективом (на рис 2.1. «наши» популяции показаны синими кружками), хотя исследованиями в этой области занималось и занимается несколько десятков лабораторий по всей Европе. Если добавить, что Европа — самый изученный регион мира, то это отчасти объясняет, почему именно нашим коллективом предпринят обобщающий анализ генофонда Европы. Для построения карт использованы также данные Y-base не только по европейским популяциям, но и по популяциям близлежащих регионов, входящих в картографируемый ареал.

Кроме 251 популяций Европы, изученных по панелям гаплогрупп, охватывающих весь их спектр, еще около 200 популяций были изучены по субвариантам только одной какой-то гаплогруппы. В основном это статьи [Myres et al., 2010; Underhill et al., 2010, 2014], посвященные гаплогруппам R1b и R1a, и ряд статей по гаплогруппам N, E, и J. Как правило, выборки, использованные в этих статьях для углубленного генотипирования отдельных гаплогрупп, раньше уже изучались по всему спектру гаплогрупп. Рис 2.1. дает представление о плотности покрытия Европы и смежных регионов популяциями, изученными не по одной гаплогруппе, а по всему их спектру с обычным уровнем филогенетического разрешения.

МАССИВ ДАННЫХ ДЛЯ КАРТ: ГАПЛОГРУППЫ.

Это понятие «обычного филогенетического уровня» изученности гаплогрупп очень условно, и уровень этот растет с каждым годом. Если в 2000 году число гаплогрупп в обычной статье не дотягивало до десятка, то в 2010е годы большинство статей используют панели из 40-70 гаплогрупп. Конечно, начиная примерно с 2013 года, число известных гаплогрупп, обнаруженных благодаря полному секвенированию, исчисляется уже тысячами. Но обнаружение их — только первый шаг, который требует множество следующих шагов и усилий по анализу большого массива самых разных популяций на наличие новых гаплогрупп. И пока не проведено определение их частот в широком спектре популяций, значение этих новооткрытых гаплогрупп для исследований генофонда невелико.

Объединяя в одной таблице данные из десятков статей разных лет, неизбежно оказывается, что некоторые гаплогруппы изучены в очень большом числе популяций, а некоторые – лишь для немногих популяций. К счастью, для картографирования это не представляет большой проблемы (уж в двух-трех десятках популяций изучены почти все отобранные для картографирования гаплогруппы, а такого числа опорных точек обычно достаточно для выявления основных трендов). Но все же при рассмотрении карт стоит иметь в виду, что подробность исходных данных для разных гаплогрупп неодинакова.

Для картографирования отбирались гаплогруппы, составляющие заметную часть генофонда хотя бы в некоторых популяциях Европы и при этом изученные, как только что было сказано, в нескольких десятках популяций. Этим критериям удовлетворили 40 гаплогрупп: E1b1a1-DYS271, E1b1b1a1b-L142.1, E1b1b1a1c-V22, E1b1b1b1-M81, E1b1b1c-M123, G2a1-P16, G2a3a-M406, G2a3b1-P303, I1-L118, I2a-P37.2, I2b-L35, J1-L255, J1c3-P58, J2-L228, J2a-L152, J2a3b-M67, J2a3h-L207.1, J2b-L282, L-M11, N1b-P43, N1c-M46, O3-M122, Q-M242, R1a1-L120, R1a1a1g-M458, R1a-M558, R1a-Z284, R1a-Z93, R1b1a1-M478, R1b1a2-L265, R1b-L10, R1b1a2a1a1a-M405, R1b1a2a1a1a1-M467, R1b1a2a1a1b-P312, R1b1a2a1a1b2a-M153, R1b1a2a1a1b2b1-M167, R1b1a2a1a1b4b-M222, R1b1c-V88, R2a-L266, T-L206.

Таблица 2.1. **Наши данные о частотах гаплогрупп Y-хромосомы в русских популяциях**

(опубликованы в [Balanovsky et al., 2008]).

E-M78	E-M123	F*[1]	G1*[2]	G2a	I*	I1	I2a1	I2a2a	J1	J2	K*[3]	T	N*[4]	N1b	N1c	Q	R1a	R1b1a1	R1b1a2	R2
M78	M123	M89	M285	P15	M170	M253	P37	M223	M267	M172	M9	M70	M231	P43	TAT	M242	SRY1532	M73	M269	M124
0	0	1.9	0	0	0	**0**	**0**	0	0	**0**	0	0	0	**7.4**	**46.3**	0	**44.4**	0	**0**	0
0	0	0	0	0	0	**0.9**	**4.4**	0	0.9	**0**	0	0	0	**15.8**	**23.7**	0.9	**39.5**	0	**14**	0
0	0	1.1	0	2.2	3.3	**12.1**	**9.9**	0	0	**5.5**	0	0	0	**3.3**	**36.3**	0	**19.8**	0	**6.6**	0
0.8	0	0	1.7	0.8	0	**11.6**	**8.3**	1.7	0	**0.8**	0	0	0	**3.3**	**35.5**	1.7	**33.1**	0	**0.8**	0
0.2	***0***	***0.8***	***0.4***	***0.8***	***0.8***	***6.2***	***5.7***	***0.4***	***0.2***	***1.6***	***0***	***0***	***0***	***7.5***	***35.5***	*0.7*	***34.2***	***0***	***5.4***	***0***
5.8	0	1.9	0	0	0	**11.5**	**11.5**	3.8	3.8	**3.8**	0	0	0	**0**	**13.5**	0	**32.7**	1.9	**9.6**	0
4.1	0	1.4	0	0	0	**2.7**	**8.2**	4.1	0	**4.1**	0	0	0	**0**	**11**	1.4	**56.2**	0	**6.8**	0
1.8	1.8	0	0	0	1.8	**3.5**	**10.5**	0	0	**0**	3.5	0	1.8	**1.8**	**15.8**	0	**52.6**	0	**5.3**	0
4	0	0	0	0	1.3	**6.7**	**9.3**	0	1.3	**1.3**	0	0	0	**0**	**28**	0	**45.3**	0	**2.7**	0
7.5	0	0.9	0	0	0	**1.9**	**10.3**	0	0	**2.8**	1.9	2.8	0	**0.9**	**13.1**	0	**45.8**	0	**11.2**	0
4.6	***0.4***	***0.8***	***0***	***0***	***0.6***	***5.3***	***10***	***1.6***	***1***	***2.4***	***1.1***	0.6	***0.4***	***0.5***	***16.3***	*0.3*	***46.5***	***0.4***	***7.1***	***0***
0.9	0	0	0	0	0	**8.2**	**13.6**	0.9	0	**0.9**	0	2.7	0	**0.9**	**4.5**	0.9	**62.7**	0	**3.6**	0
2.2	0	0	0	0	0	**4.4**	**17.8**	0	0	**2.2**	0	2.2	0	**0**	**13.3**	0	**55.6**	0	**2.2**	0
1	0	1	0	2.1	1	**3.1**	**16.7**	0	2.1	**1**	0	0	0	**0**	**6.3**	0	**59.4**	0	**5.2**	1
0.7	0	0	0	0.7	0	**3.5**	**12.6**	0.7	0	**4.2**	0.7	1.4	0	**0.7**	**11.9**	0	**59.4**	0	**2.8**	0
3.3	0	0	0	1.1	1.1	**4.4**	**16.5**	2.2	0	**4.4**	0	1.1	0	**1.1**	**6.6**	1.1	**47.3**	0	**8.8**	0
2.4	0	0	0	19.2	0	**5.4**	**7.6**	0	3.2	**5.6**	4.0	0.8	0	**0**	**6.4**	0.8	**38.4**	0	**5.6**	0
1.75	***0***	***0.166***	***0***	***3.9***	***1.3***	***4.8***	***14.2***	***0.6***	***0.9***	***3.0***	***0.8***	***1.4***	***0***	***0.5***	***8.2***	*0.5*	***53.8***	***0***	***3.8***	*0.16*

Примечания: 1 К гаплогруппе F* относятся образцы с производным аллелем маркера M89, но с предковыми аллелями по маркерам M9, M201, M170, 12f2. 2 К гаплогруппе G1* относятся образцы с производным аллелем маркера M285, но с предковым по маркеру P20. 3 К гаплогруппе K* относятся образцы с производным аллелем по маркеру M9, но с предковыми по маркерам M70, 92R7, M231. 4 К гаплогруппе N* относятся образцы с производным аллелем по маркеру M231, и с предковыми по маркерам TAT, P43, M128.

Таблица 2.2. **Наши данные о частотах гаплогрупп Y-хромосомы в популяциях балто-славянских народов**

(опубликованы в [Kushniarevich et al., 2015]).

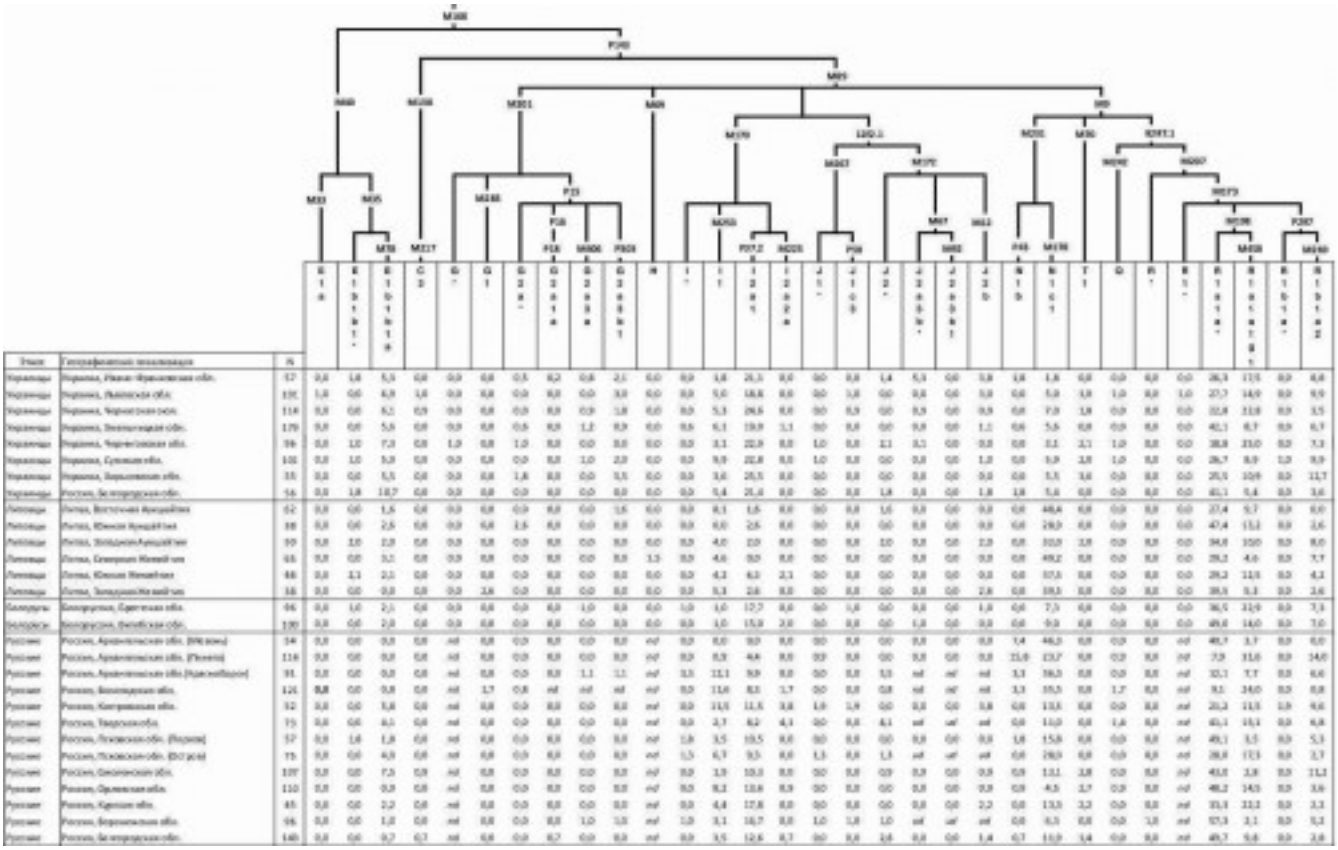
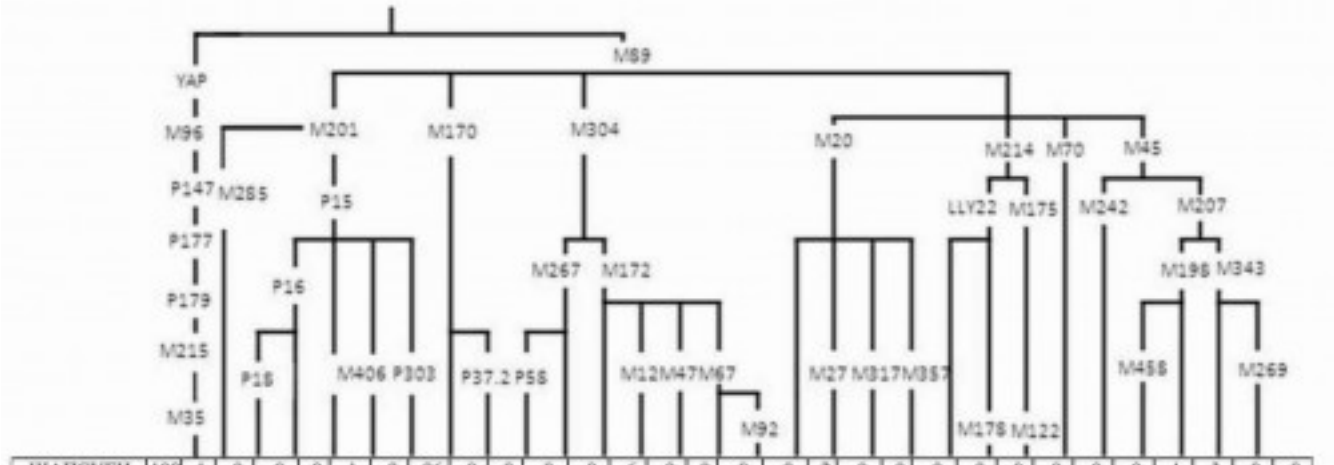


Таблица 2.3. **Наши данные о частотах гаплогрупп Y-хромосомы в популяциях Кавказа**

(опубликованы в [Balanovsky et al., 2011]).



		E1b1b1	G1	G2a1a	G2a1	G2a*	G2a3a	G2a3b1	I*	I2a	J1c	J1*	J2*	J2b	J2a1a	J2a4b*	J2a4b1	L*	L1	L2	L3	N1*	N1c1	O3	T	Q	R1a1a7	R1a1a*	R1b	R1b1b2
ШАПСУГИ	100	1	0	0	0	1	0	86	0	0	0	0	6	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0
АБХАЗЫ	58	2	0	12	0	24	0	21	0	0	0	0	5	0	0	7	2	0	0	3	0	0	0	0	2	0	0	10	0	12
ЧЕРКЕСЫ	142	1	0	9.2	0	1	0	30	1	0	1	5	12	1	1.4	6	2	0	1	0	0	1	2	0	1	1	6.3	13	2	3
ОСЕТИНЫ	359	0	0	64	3	0	0	3	0	0	0	2	7	0	0	10	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	7
ИНГУШИ	143	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	3	1	0	0	87	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	4	0	0
ЧЕЧЕНЦЫ	330	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	21	1	0	0	55	0	0	0	0	7	0	0	0	0	3	0	4	0	2
АВАРЦЫ	115	0	0	1	0	0	1	9	1	1	1	58	5	0	0	1	0	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	2	0	15
ДАРГИНЦЫ	101	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	69	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	22	0	2
КУБАЧИНЦЫ	65	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
КАЙТАГЦЫ	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	85	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	6
ЛЕЗГИНЫ	81	1	0	1	0	12	0	0	0	0	0	44	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3	0	0	4	0	30

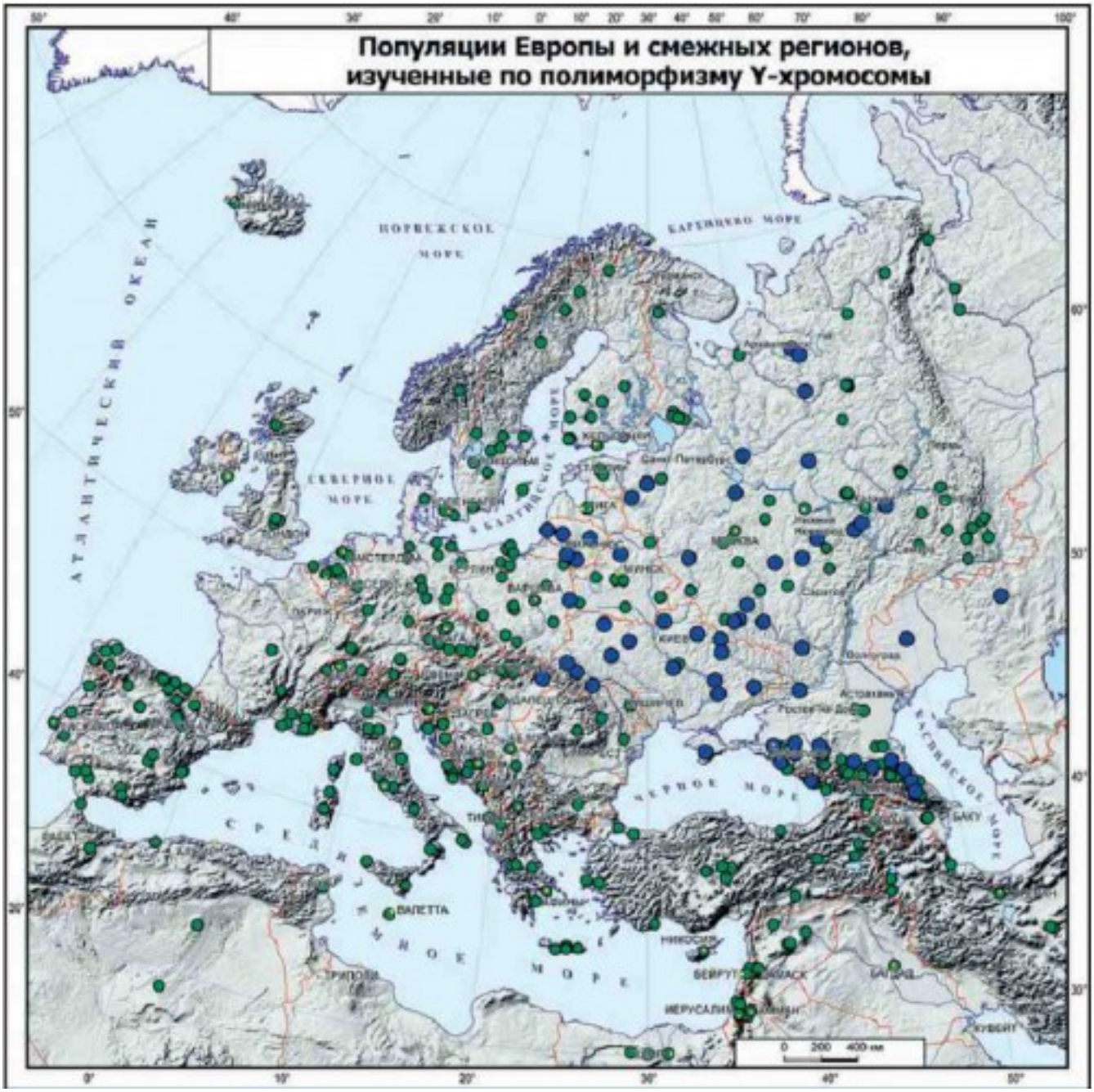


Рис. 2.1. Географическое положение популяций Европы и смежных регионов, изученных по полиморфизму Y-хромосомы. Синими кружочками показаны наши собственные данные, зелеными — данные из литературы.

ГАПЛОГРУППА R1a И ЕЕ ВАРИАНТЫ

ГАПЛОГРУППА R1a (без подразделения на субветви).

Как указывалось в обзоре предшествовавших работ, гаплогруппа **R1a** является одной из двух наиболее частых гаплогрупп Европы. Более того, она является и наиболее широко распространенной гаплогруппой в Евразии в целом. Для ее генотипирования используются разные маркеры – M198, M17, SRY1542, филогенетическая разница между которыми почти отсутствует, и известно множество других маркеров, определяющих эту гаплогруппу, поэтому для ее обозначения может использоваться любой из этих них. В массиве данных для карт она фигурирует как **R1a-L120**.

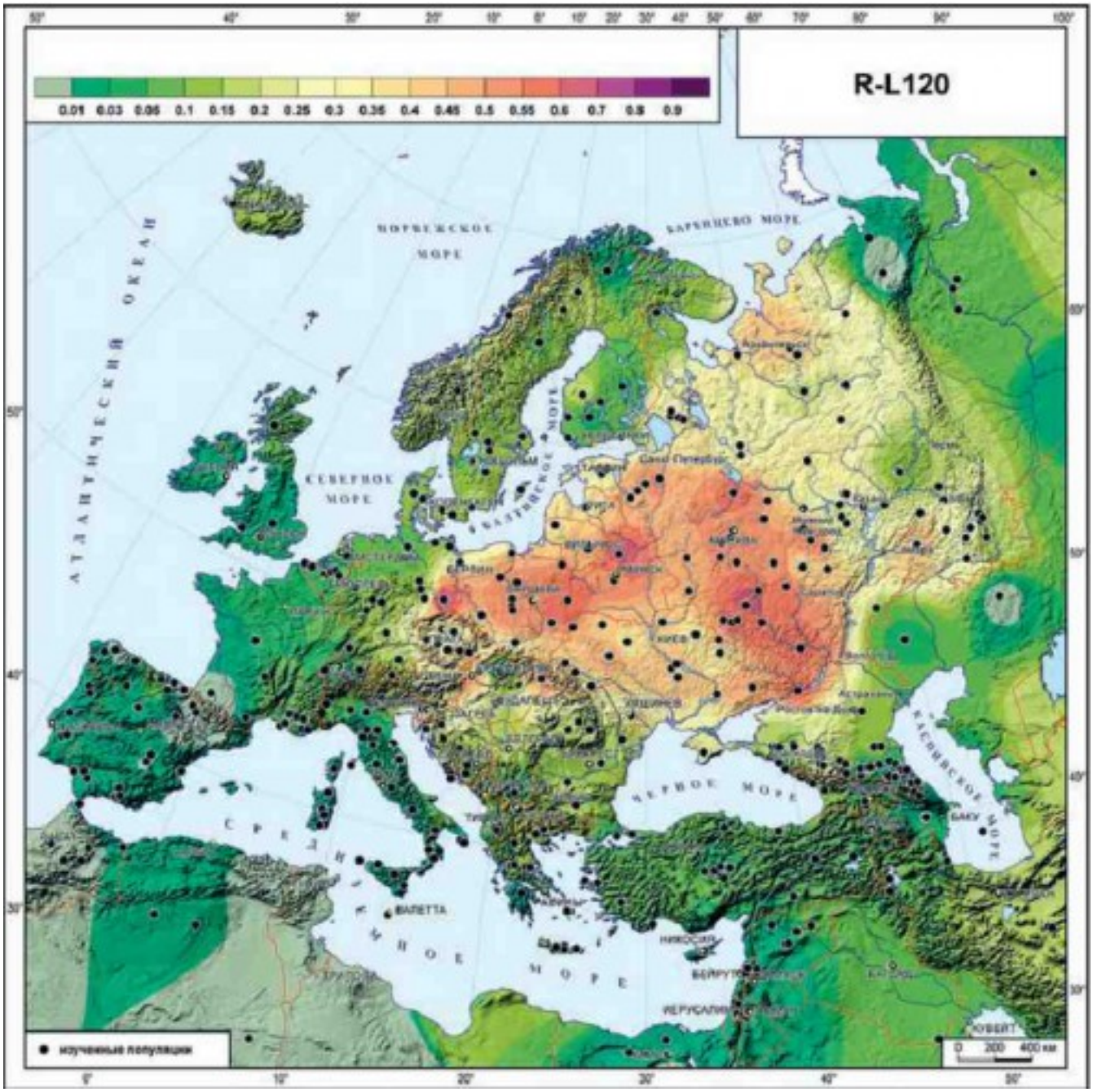


Рис. 2.2. География гаплогруппы R-L120 (R1a) Y-хромосомы в Европе.

На рис. 2.2 можно видеть четкий тренд географического распространения **R1a-L120**: хотя она распространена по всей Европе, но обширная зона максимальных частот находится в Восточной Европе, причем в этих популяциях она составляет почти половину генофонда. На востоке зону максимума ограничивает Волга, причем на всем ее протяжении – от Верхней Волги до низовий. На юге зона максимума доходит почти до Черного моря, на северо-западе – до Балтийского моря, а на юго-западе ограничивается Карпатами и Альпами. Но наиболее любопытны границы этой области на западе: хотя никаких географических барьеров там нет, зона высоких частот R1a все равно довольно четко ограничена, и падение частоты на каких-то двухстах-трехстах километрах достигает почти 30% (от примерно 35-45% у поляков и сорбов до 10-15% у немцев). Анализу этой «польско-немецкой генетической границы» были посвящены несколько статей [Ploski et al., 2002; Kayser et al., 2005; Rebala et al., 2013][1].

Я не упомянул еще границу зоны максимальных частот R1a на севере – хотя перепад частот там не так выражен, как на западе (не от красных к зеленым, а только от красных к желтым тонам, то есть процентов на пятнадцать), но северная граница тоже выявляется на карте вполне рельефно. В данном случае она проходит внутри ареала одного народа – русского – маркируя отличия генофонда Русского Севера от остальных русских популяций. Эти желтые тона умеренных частот занимают не только Русский Север, но и все пространство Восточной Европы между Волгой и Уралом, и лишь за Уральским хребтом

частоты **R1a** падают до столь же низких значений (зеленые тона на карте), что и в Западной Европе, Скандинавии, Балканах и Передней Азии.

СУБВАРИАНТЫ ГАПЛОГРУППЫ R1a

В пределах такого огромного ареала гаплогруппы **R1a-L120**, несомненно, существует почти столь же огромное число субвариантов этой гаплогруппы, причем многие из них могут иметь четкие и сравнительно небольшие географические ареалы. Но в течение долгого времени субтипы в пределах **R1a** были неизвестны. Пока, благодаря работам лаборатории Peter Underhill в Стэнфордском университете не были открыты сначала первые два, а потом и еще несколько субвариантов. Конечно, в настоящее время число известных субвариантов **R1a** исчисляется сотнями: каждый образец, для которого проведено полное секвенирование всего генома или Y-хромосомы, образует свою ветвь на филогенетическом древе. Но пока хотя бы для некоторых из этих вариантов не проведен скрининг их распространенности в популяциях и не определены частоты их встречаемости в разных популяциях Европы, построение геногеографических карт невозможно. Сейчас об ареалах распространения этой субветвей можно рассуждать лишь гадательно, основываясь на порой зыбких сведениях о местах происхождения тех единичных образцов, по которым каждая из этих сотен ветвей была открыта. Интерес к этой гаплогруппе столь велик, что, конечно, такой популяционный скрининг будет проведен разными лабораториями мира (в том числе и нашим коллективом) в самые ближайшие годы, и тогда геногеография субвариантов **R1a** станет на порядок подробнее. Но на данный момент мы ограничены теми маркерами, по которым проведен массовый популяционный скрининг в статьях [Underhil et al., 2010; 2014] и в работах нашего коллектива: это три основных маркера европейской ветви **R1a** и маркер азиатской ветви.

АЗИАТСКАЯ ВЕТВЬ R1A-Z93.

Надо отметить, что деление на европейскую и азиатскую ветви проявляется на филогенетическом древе **R1a** очень четко [Karmin et al., 2015]. Маркером азиатской ветви является Z93 (и его синонимы), и в Европе эта ветвь почти отсутствует. В доказательство этого приведем карту ее распространения (рис. 2.3.) на которой видны только низкие частоты (1-3%) и только в очень немногих популяциях Восточной Европы, и перейдем к рассмотрению европейских субвариантов.

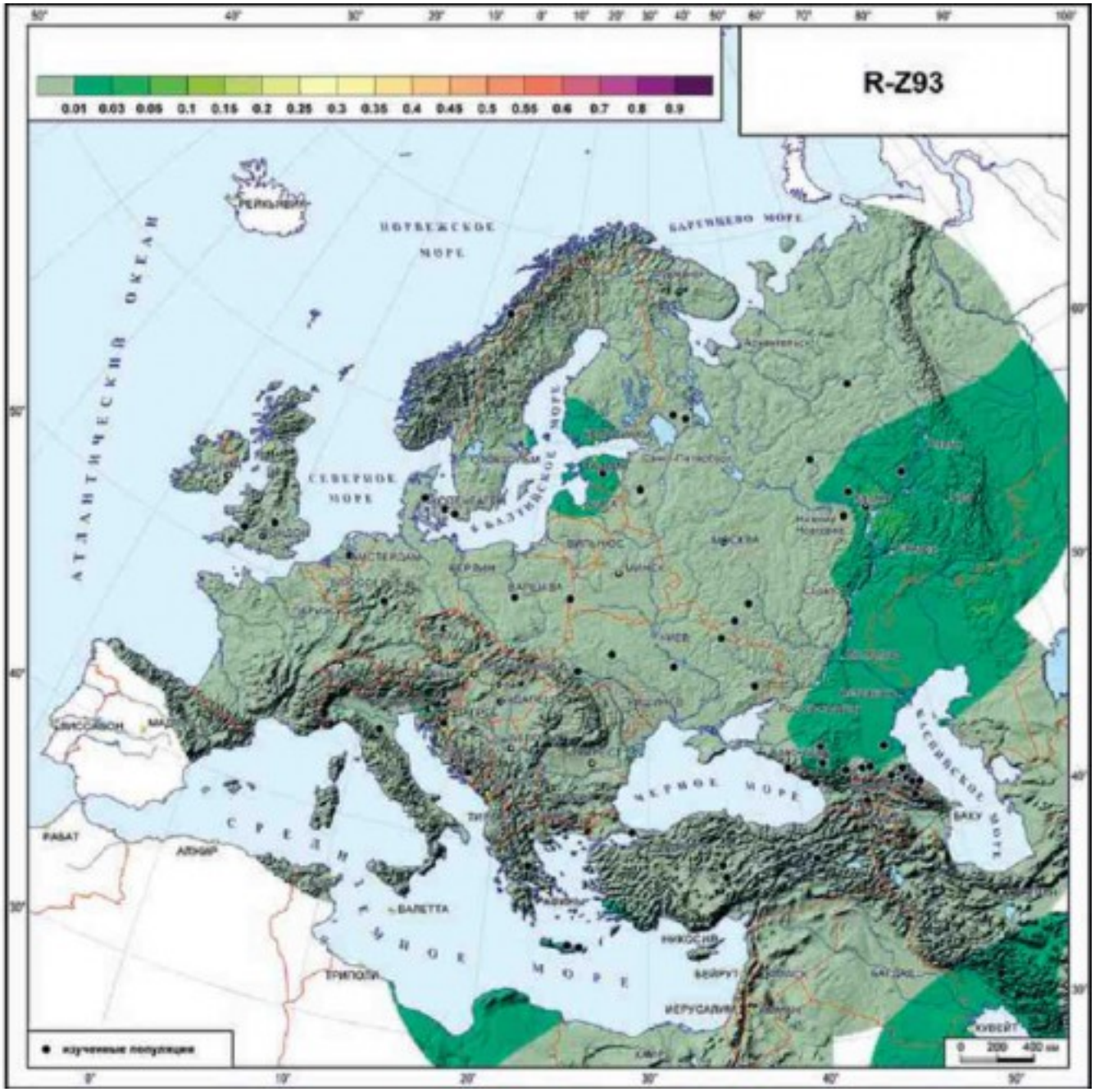


Рис. 2.3. **География гаплогруппы R-Z93 Y-хромосомы в Европе.**

ЕВРОПЕЙСКАЯ ВЕТВЬ R1A-M458.

Первый из них, **R-M458**, выделяет центрально-европейский субвариант в общем массиве гаплогруппы **R1a**, занимающей половину Европы. Поэтому после открытия этого маркера, мы специально генотипировали его во многих славянских и северокавказских популяциях, что позволило впервые построить подробную карту его распространения с учетом Восточной Европы и Кавказа (рис. 2.4).

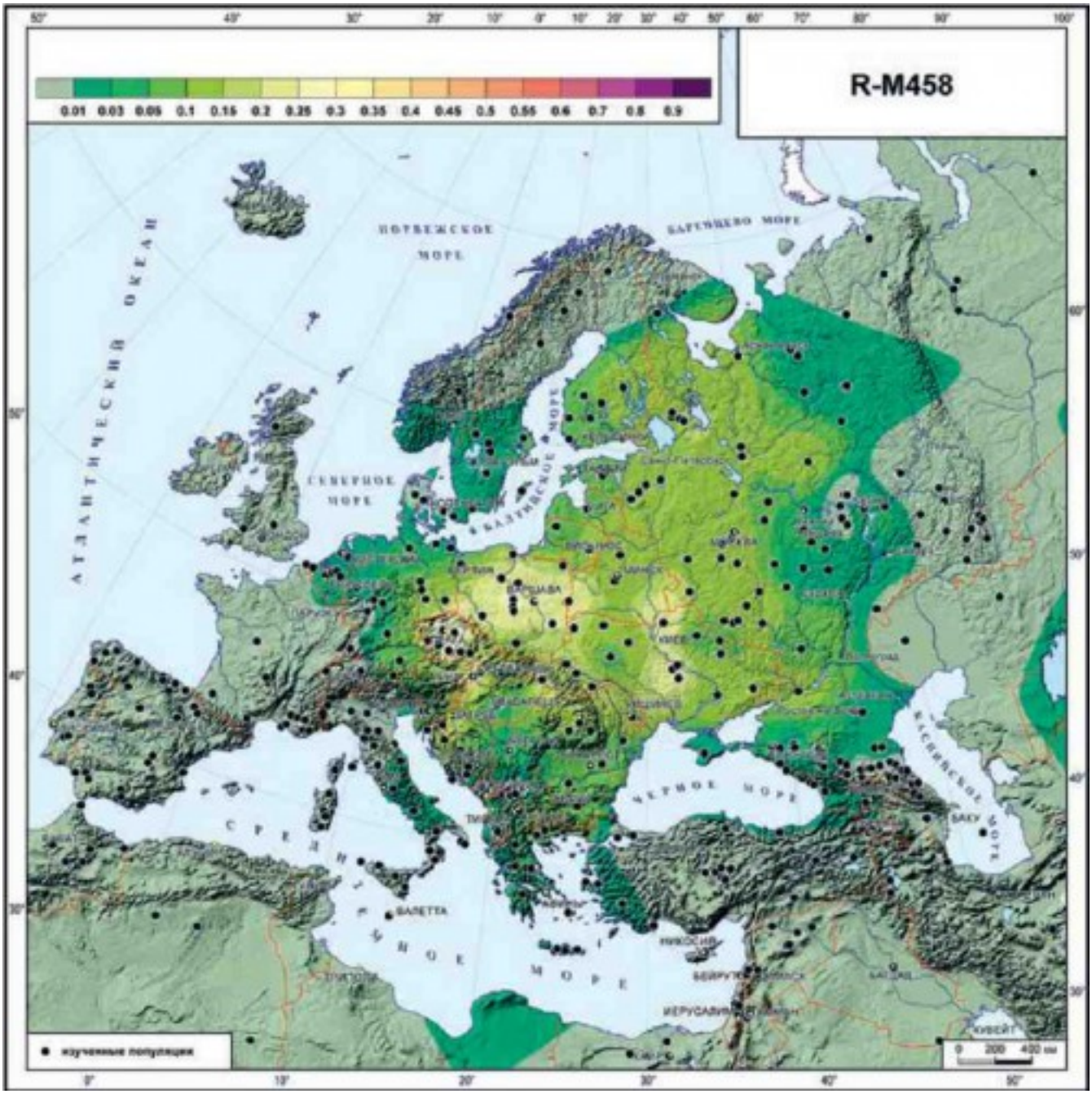


Рис. 2.4. География гаплогруппы R-M458 Y-хромосомы в Европе.

Карта демонстрирует наиболее высокие частоты этого маркера у западных славян (поляков и чехов), где он составляет четверть генофонда, и несколько сниженные частоты в окружающих популяциях. Распространение этого маркера на запад ограничено прилежащими популяциями немцев (вероятно, ассимилировавших западнославянские группы, ранее населявшие эти территории). Зато на восток зоны высоких частот гаплогруппы **R-M458** распространяется далеко, захватывая весь ареал восточных славян. Характерно, что эта восточная экспансия более выражена в лесостепной зоне (у украинцев), чем в лесной (белорусы и русские). Еще более любопытным представляется ограниченность экспансии на юг: у южных славян и неславянских народов Балкан (венгры, румыны) частота этой гаплогруппы мала, причем прослеживается соответствие генетической «границы» высоких частот **R-M458** и географической границы Карпат. К северу от этого горного хребта расположена зона максимальных частот гаплогруппы, а к югу от Карпат частота резко снижается. По-видимому, Карпаты выступили в роли географического барьера для потока генов, препятствуя распространению этой гаплогруппы на Балканы. Отметим, что в отличие от **R1a** в целом, встречающейся хотя бы с низкими частотами в любом регионе Европы, **R-M458** распространена только по всей Восточной Европе, соседних территориях Западной Европы и на Балканах, но практически полностью отсутствует на большей части Западной Европы – Пиренейском полуострове, Франции, Британских островах, значительной части Аппенинского и Скандинавского полуостровов, а также отсутствует за пределами Европы – и в Передней Азии, и в Сибири.

ЕВРОПЕЙСКАЯ ВЕТВЬ R1A-M558.

Второй европейский субвариант **R1**a обозначается по названию маркера **R-M558** (рис. 2.5.) Филогенетически он братский (для мтДНК в таких случаях принято говорить «сестринский», но тут речь идет о Y-хромосоме) для **R-M458**. Оба этих маркера распространены сходным образом: **R-M558** тоже распространен преимущественно в Восточной Европе, тоже реже встречается на Балканах, заходит с низкими частотами в соседние области Западной Европы, и так же, как и **R-M458**, практически отсутствует за пределами Европы. Ареалы этих субтипов перекрываются и по зоне их максимальных частот у западных и восточных славян. Основное различие между паттернами распространения **R-M458** и **R-M558** состоит только в большей приуроченности к западной или восточной части их общего ареала.

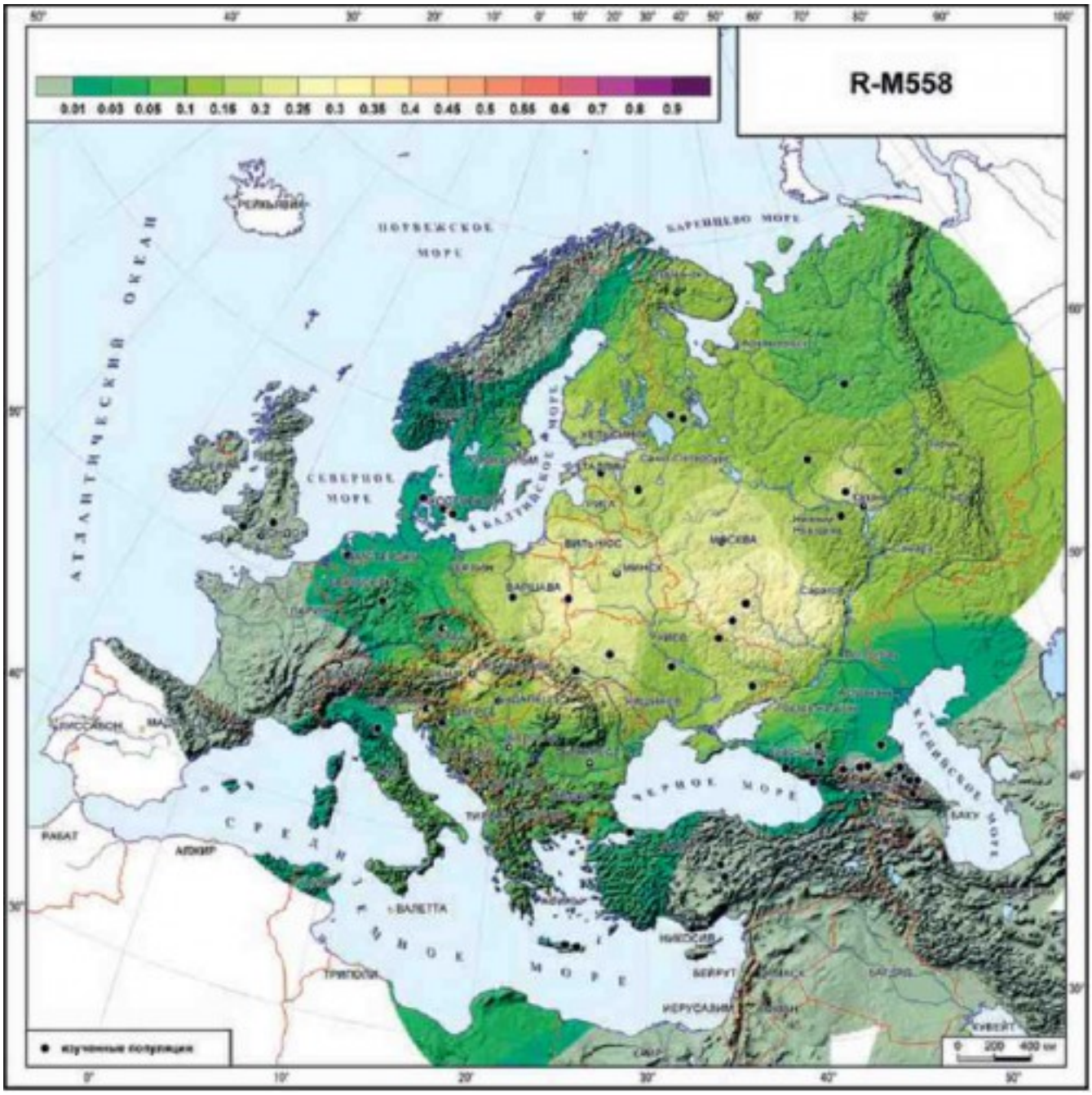


Рис. 2.5. География гаплогруппы R-M558 Y-хромосомы в Европе.

R-M458 имеет склонность к западу ареала. У западных славян встречается в среднем с частотой 25% (т.е. четверть

генофонда), а у восточных славян в среднем встречается с частотой 15%, хотя и повышается до 23% у западных белорусов и у некоторых украинских популяций (но не западных, а центральных).

R-M558 имеет склонность к востоку их общего ареала. Он встречается с частотой выше 30% в обеих изученных по этому маркеру популяциях южных русских; составляет 20-25% у белорусов, поляков, словаков, западных украинцев; снижается ниже (или значительно ниже) 20% у центральных русских, чехов, центральных и восточных украинцев и чехов. Впрочем, **R-M558** изучен в значительно меньшем числе популяций, чем **R-M458,** и поэтому карта его распространения может еще значительно уточниться в будущем. Мы видим, что даже это основное различие между паттернами распространения **R-M 458** и **R-M458** выражается в небольших различиях частот и имеет довольно сложную географию.

Этот пример ясно показывает, что повышение филогенетического разрешения далеко не всегда приводит к повышению географического разрешения: хотя в пределах европейской ветви **R1a** и удалось выделить два субтипа, но их географическое распространение очень сходно. По всей видимости, они возникли в родственных популяциях и распространялись совместно, в ходе одних и тех же миграций. Или же, возникнув даже в разных частях ареала популяций, интенсивно обменивавшихся миграциями друг с другом, они распространились в пределах всего этого ареала. Конечно, повышать филогенетическое разрешение необходимо, и, как правило, выделяемые субтипы имеют более четкую географическую привязку, чем ветвь в целом; субтипы следующего уровня имеют еще более узкую зону распространения в пределах зон субтипов предыдущего уровня и так далее. Но эта географическая четкость зависит не только и даже не столько от уровня филогенетического разрешения, сколько от структуры генофонда, от исторически заданного соотношения изоляции и метисации, то есть, в терминах популяционной генетики, от баланса дрейфа генов и миграций.

Если этот баланс сдвинут в сторону изоляции (как на Кавказе или в Сибири), то частоты гаплогрупп будут резко различаться между популяциями, гаплогруппы будут иметь географически узкие ареалы, мало перекрывающиеся друг с другом, и гаплогруппы будут достигать очень высоких частот в «своих» популяциях. Если же баланс сдвинут в сторону миграций, то частоты будут различаться не столь драматически, ареалы будут довольно широкими и перекрывающимися друг с другом, а субгаплогруппы достигать не слишком высоких частот, потому что остальная часть генофонда будет представлена другими гаплогруппами, ареалы которых заходят на эту же территорию. Все эти черты хорошо видны на примере **R-M458** и **R-M558**, потому что сдвиг баланса в сторону не изоляции, а миграций особенно характерен именно для Европы.

ЕВРОПЕЙСКАЯ ВЕТВЬ R1A-Z284.

Зато еще один субвариант **R1a –** гаплогруппа **R-Z284** (рис. 2.6.) имеет совершенно другой паттерн, который можно назвать «скандинавским» или «североевропейским». По имеющимся на настоящий момент данным [Underhill et al., 2014] его частота составляет 20% в Норвегии, 7% в Дании, и по 3% в Англии и Швеции, а за пределами Северной Европы **R-Z284** встречена лишь у единичных образцов. Эти частоты наверняка скорректируются в ходе изучения новых популяций и увеличения объемов выборок уже изученных народов, но общая приуроченность к популяциям Северной Европы несомненна уже сейчас.

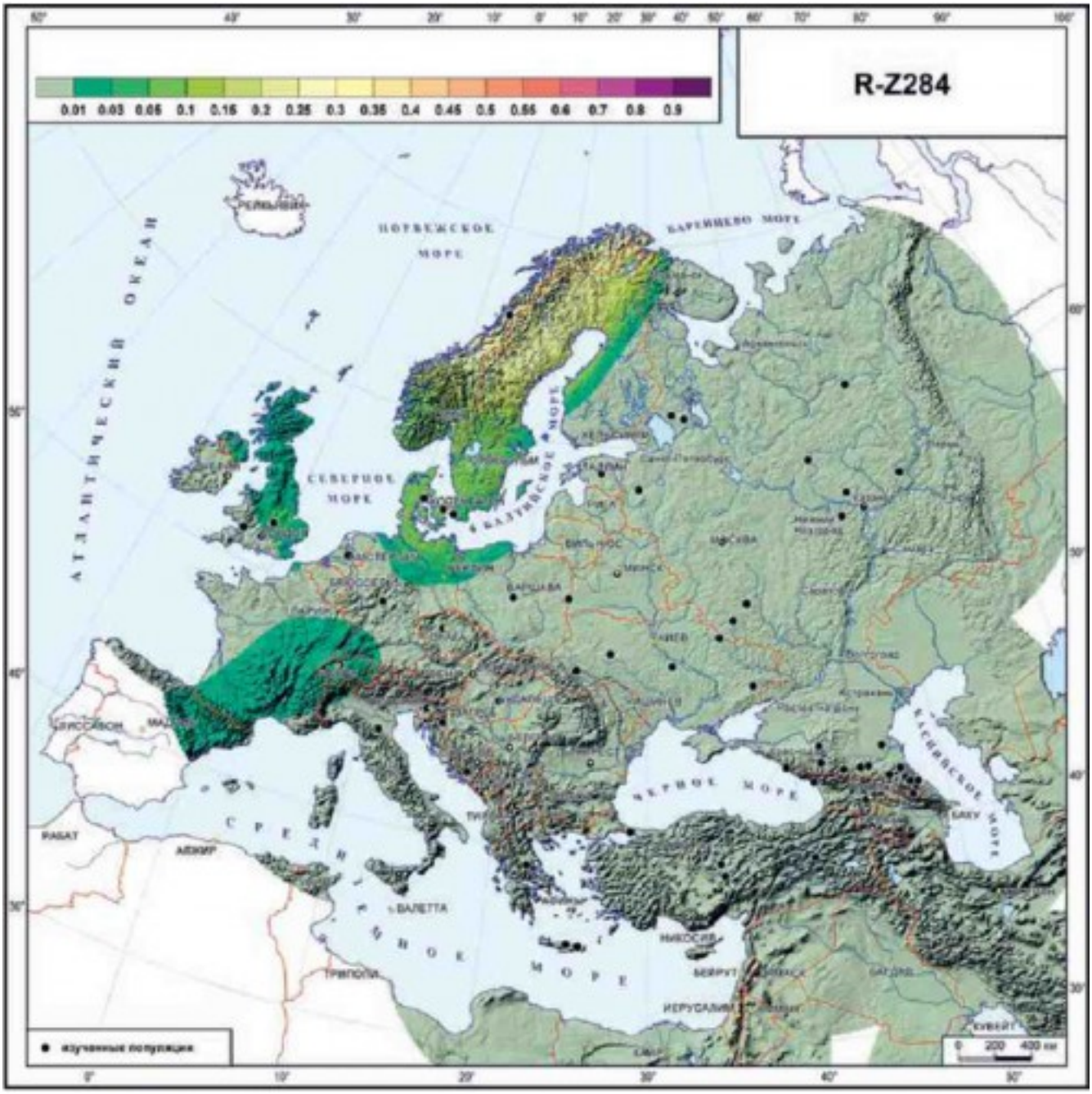


Рис. 2.6. География гаплогруппы R-Z284 Y-хромосомы в Европе.

ГАПЛОГРУППА R1b И ЕЕ ВАРИАНТЫ

ГАПЛОГРУППА R1b (В ЦЕЛОМ)

Гаплогруппа **R1b**, «братская» по отношению к гаплогруппе **R1a** и вторая среди наиболее частых в Европе, имеет тоже широкий ареал (Рис. 2.8), однако основная зона её максимальных частот приходится на Западную Европу. Важным вкладом в изучение генофонда Европы стало открытие новых информативных SNP маркеров в пределах одной из ветвей гаплогруппы **R1b —** гаплогруппы **R-M269** (на картах обозначена с помощью филогенетически близкого маркера как **R-L265**). Это масштабное исследование выполнено большим международным коллективом с участием автора и опубликовано в [Myres et al., 2010].

Карта распространения гаплогруппы **R1b** в целом (**R-L10**, рис. 2.8.) ярко показывает, что это основной компонент, составляющий более половины Y-хромосомного генофонда Западной Европы. Лишь население южной части Аппенинского

полуострова несет сниженные частоты этой гаплогруппы, поскольку у них преобладают средиземноморские гаплогруппы, да еще Скандинавия по географии гаплогрупп относится не к Западной Европе, а формирует самостоятельный северный домен, в котором преобладает иная гаплогруппа — **I1**.

Гаплогруппа **R1b** даже в большей степени свойственна Западной Европе, чем **R1a** свойственна Восточной, поскольку **R1b** во многих популяциях (Британские острова, баски и ряд других популяций Пиренейского полуострова) составляет даже не половину, а более двух третей генофонда. В целом, тренд гаплогруппы **R1b** — максимальные частоты у басков и постепенное снижение частоты к востоку от Пиренейского полуострова — очень напоминает географию классического маркера **Rh-d** (резус-фактор). Всплеск частоты на востоке Европы отражает повышенную частоту **R1b** у некоторых популяций башкир, известную из работы [Лобов, 2009]. Впрочем, нашим коллективом сейчас завершается подробное исследование разнообразия Y-хромосомы в популяциях башкир (более 1000 образцов). В этом исследовании выявлено, что частота **R1b** велика только в немногих родовых группах, тогда как для большинства родовых групп башкир характерны другие гаплогруппы, а частоты **R1b** у них невелики. Поэтому всплеск **R1b** на востоке Европы отражает не общеевропейскую закономерность, а лишь локальные закономерности происхождения отдельных родовых групп степных популяций Евразии.

Хотя **R1b** достигает высоких частот в основном в Западной Европе, карта (рис. 2.8.) показывает, что она (как и **R1a**) распространена повсеместно, занимая весь картографированный ареал и уходя далеко за его пределы по Евразии. Считается, что **R1b** имеет переднеазиатское происхождение, и разные ее ветви распространились по различным уголкам Старого Света, но особенно «повезло» лишь той ветви, которая распространилась в Европе и достигла в ней столь значительных частот.

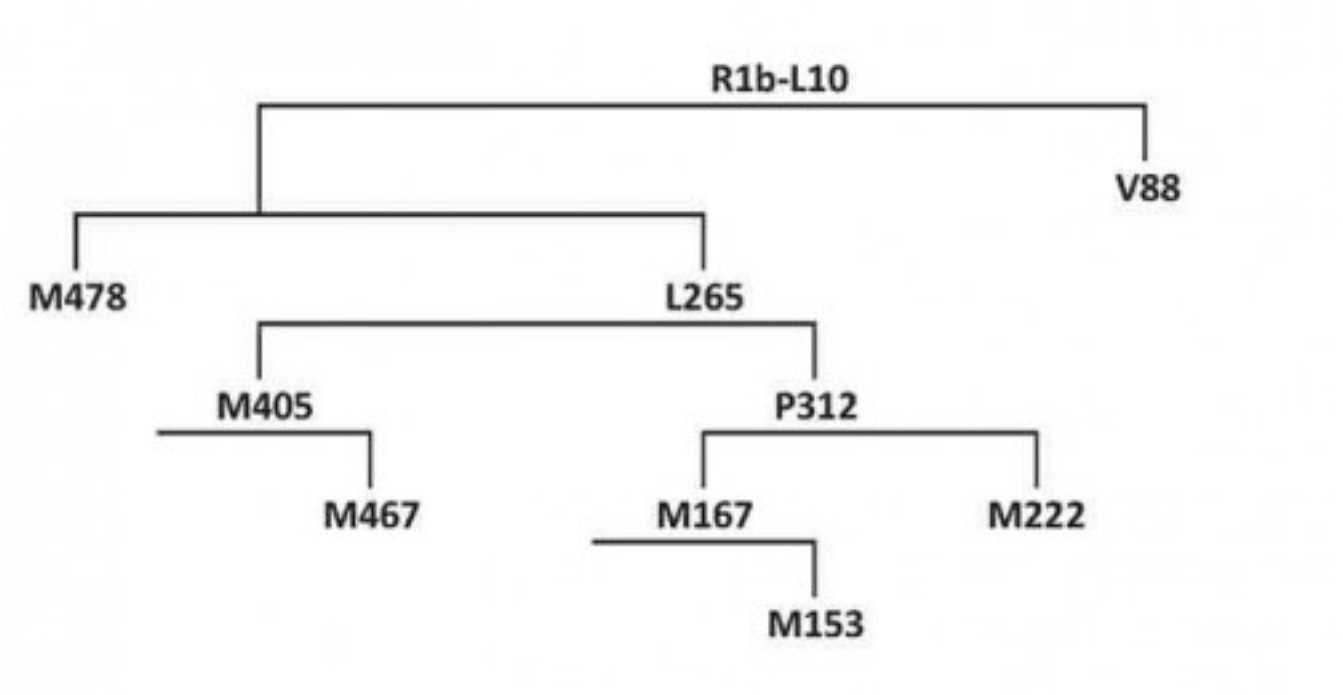


Рис. 2.7. Филогенетическое дерево гаплогруппы R1b-L10.

На рисунке показаны только ветви, которые подробно рассматриваются с помощью геногеографических карт; структура схемы соответствует полному дереву гаплогруппы R1b-L10 по версии ISOGG на октябрь 2015 г.

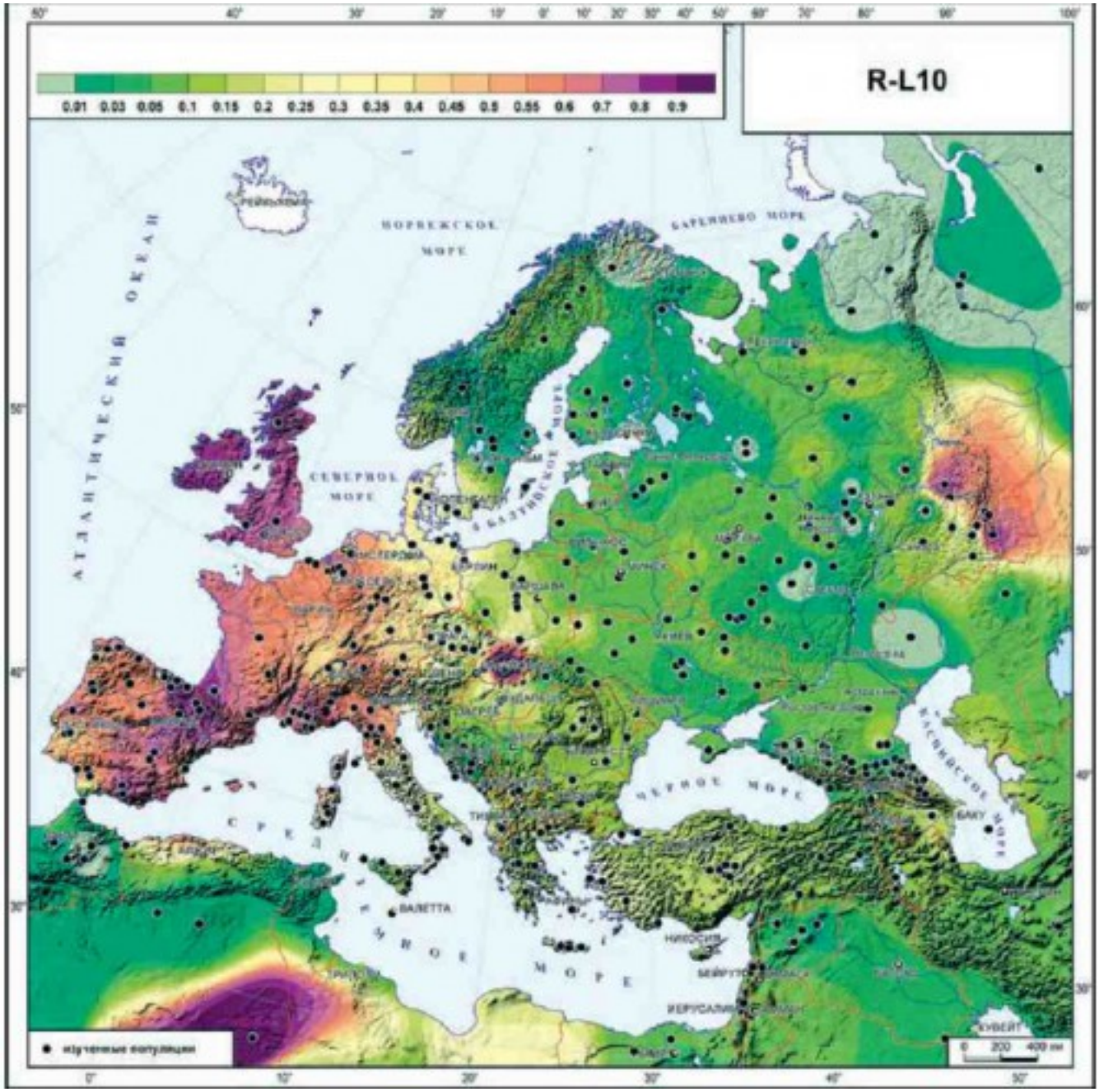


Рис. 2.8. География гаплогруппы R-L10 (R1b) Y-хромосомы в Европе.

СУБВАРИАНТЫ ГАПЛОГРУППЫ R1b

Карты на рис. 2.9, 2.10 и 2.11 показывают три основные ветви **R1b** (Рис. 2.7.), которые – со множеством оговорок – можно назвать африканской, степной евразийской и западноевропейской гаплогруппами. Действительно, когда мы смотрим на карту **R1b** в целом (рис. 2.8.), то видим ее наличие в том числе и в Северной Африке.

АФРИКАНСКАЯ ВЕТВЬ R-V88.

Карта **R-V88** (рис. 2.9.) как раз и показывает частоты пусть и невысокие (1-6%, с повышением до 26% только в одной популяции), но зато по всей Северной Африке (от Марокко до Египта), и почти полное отсутствие этой гаплогруппы в Европе и в Азии. То есть «африканская» часть **R1b** – это почти исключительно ветвь **R-V88**. Своего максимума она достигает далеко за пределами картографируемого ареала – в Центральной Африке [Cruciani et al., 2010].

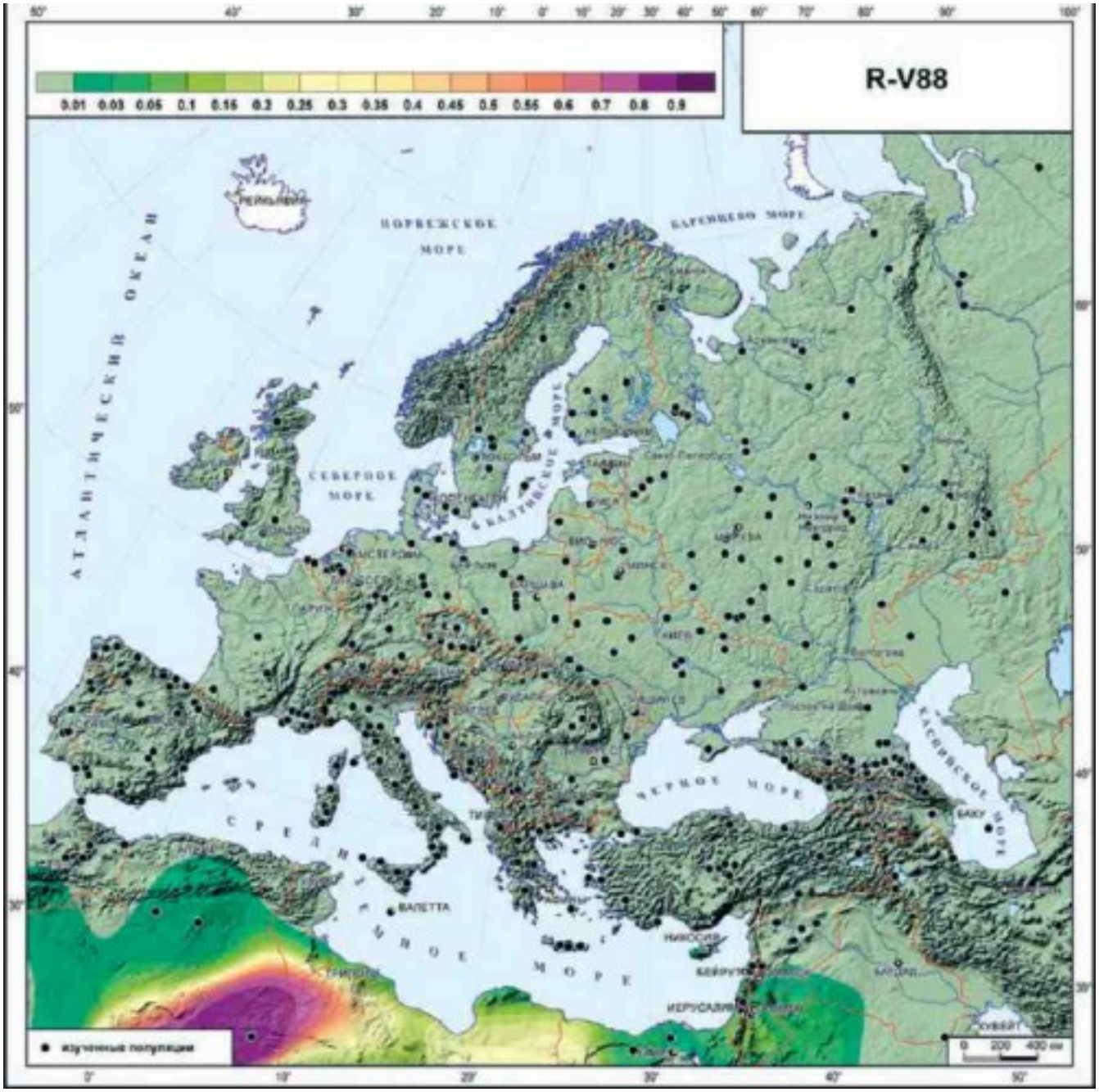


Рис. 2.9. География гаплогруппы R-V88 Y-хромосомы в Европе.

СТЕПНАЯ ВЕТВЬ R-M478.

Карта следующей ветви – **R-M478 –** показывает ее приуроченность к степным популяциям Евразии (Рис. 2.10). Зона ее максимальных частот также находится по большей части за пределами картографируемого ареала – на пространствах от Урала до Алтая. Впрочем, как можно видеть на карте, отдельными «языками» эта гаплогруппа доходит и до Кавказа, оставаясь приуроченной к степным областям Южного Урала и Предкавказья, и составляя только 1-10%, редко в каких популяциях до 20% генофонда.

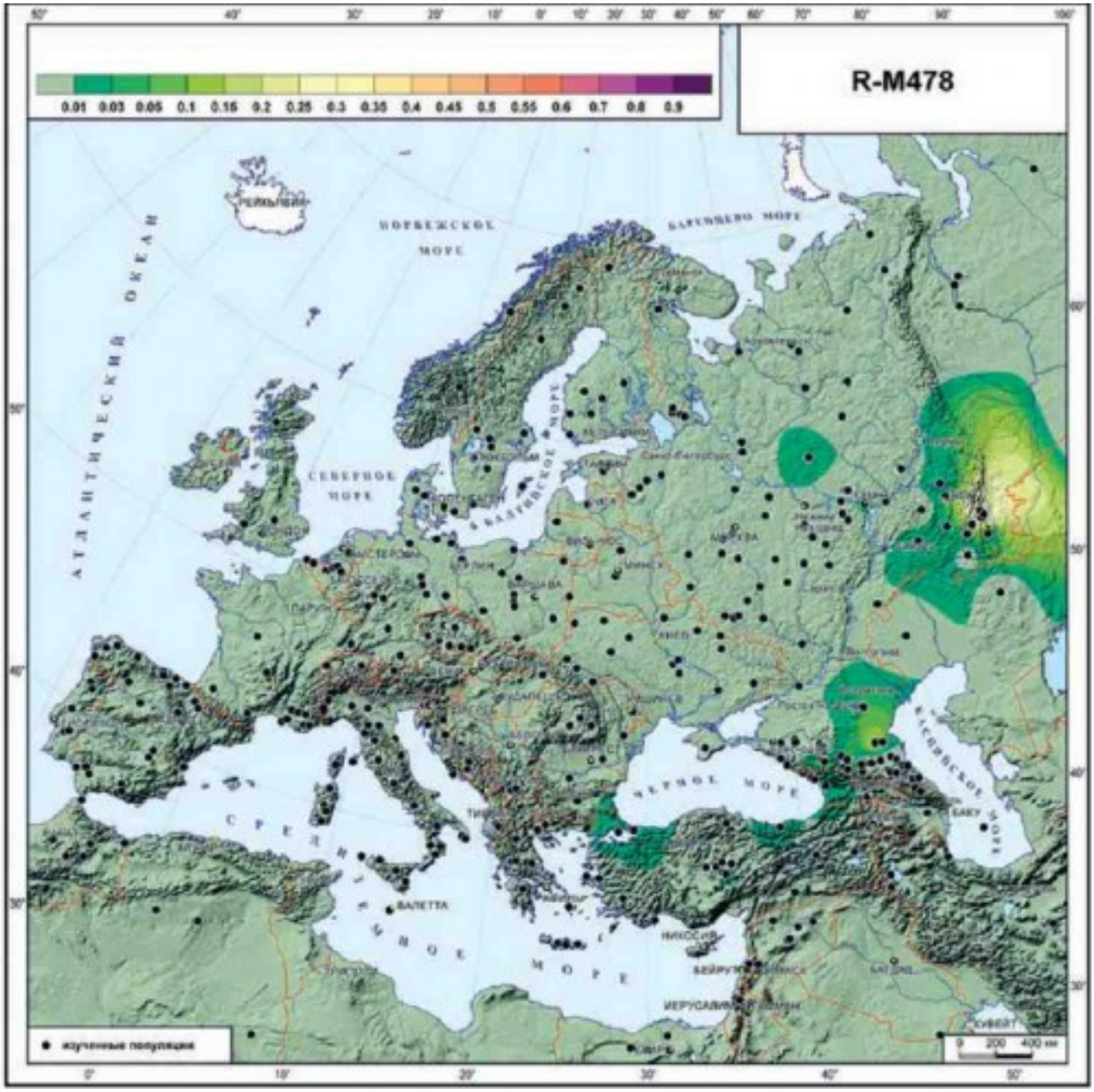


Рис. 2.10. География гаплогруппы R-M478 Y-хромосомы в Европе.

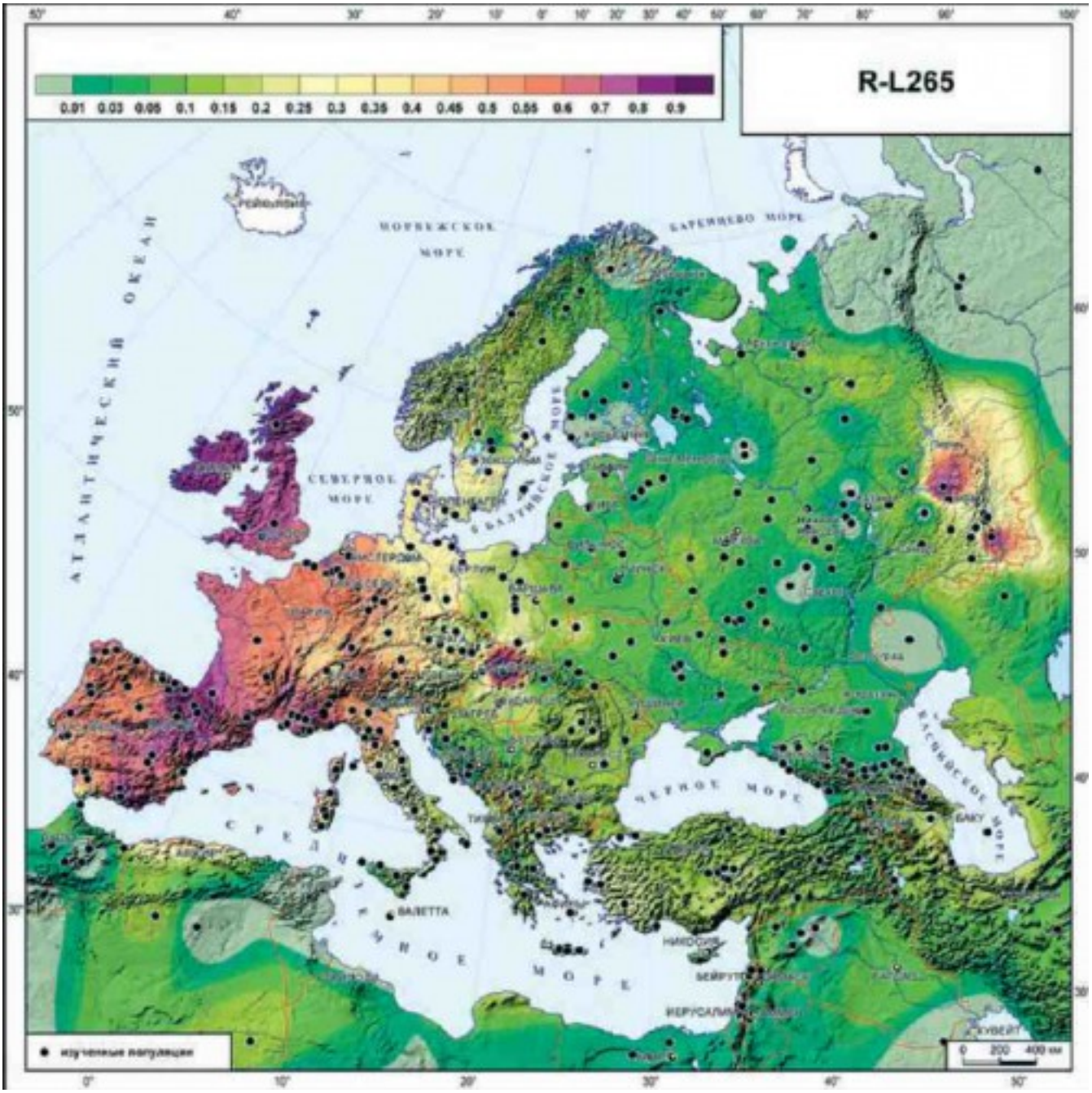


Рис. 2.11. География гаплогруппы R-L265 Y-хромосомы в Европе.

ЗАПАДНОЕВРОПЕЙСКАЯ ВЕТВЬ R-L265.

Третья из основных ветвей гаплогруппы **R1b** — гаплогруппа **R-M269,** или, как её здесь обозначаем на картах, **R-L265 —** составляет основную (по частоте и ареалу) часть R1b. Поэтому карта ее распространения (рис. 2.11) в целом вторит карте **L10**, лишь без африканской части ее ареала. Эта гаплогруппа подразделена на множество субгаплогрупп, многие из которых специфичны для той или иной территории в пределах ареала ветви. Остановимся на двух основных ветвях внутри **R-L265**: центральноевропейской гаплогруппе **R-M405** и её пиренейско-британском «брате» **R-P312** со всеми их «сыновними» ветвями (Рис. 2.12. — 2.17.).

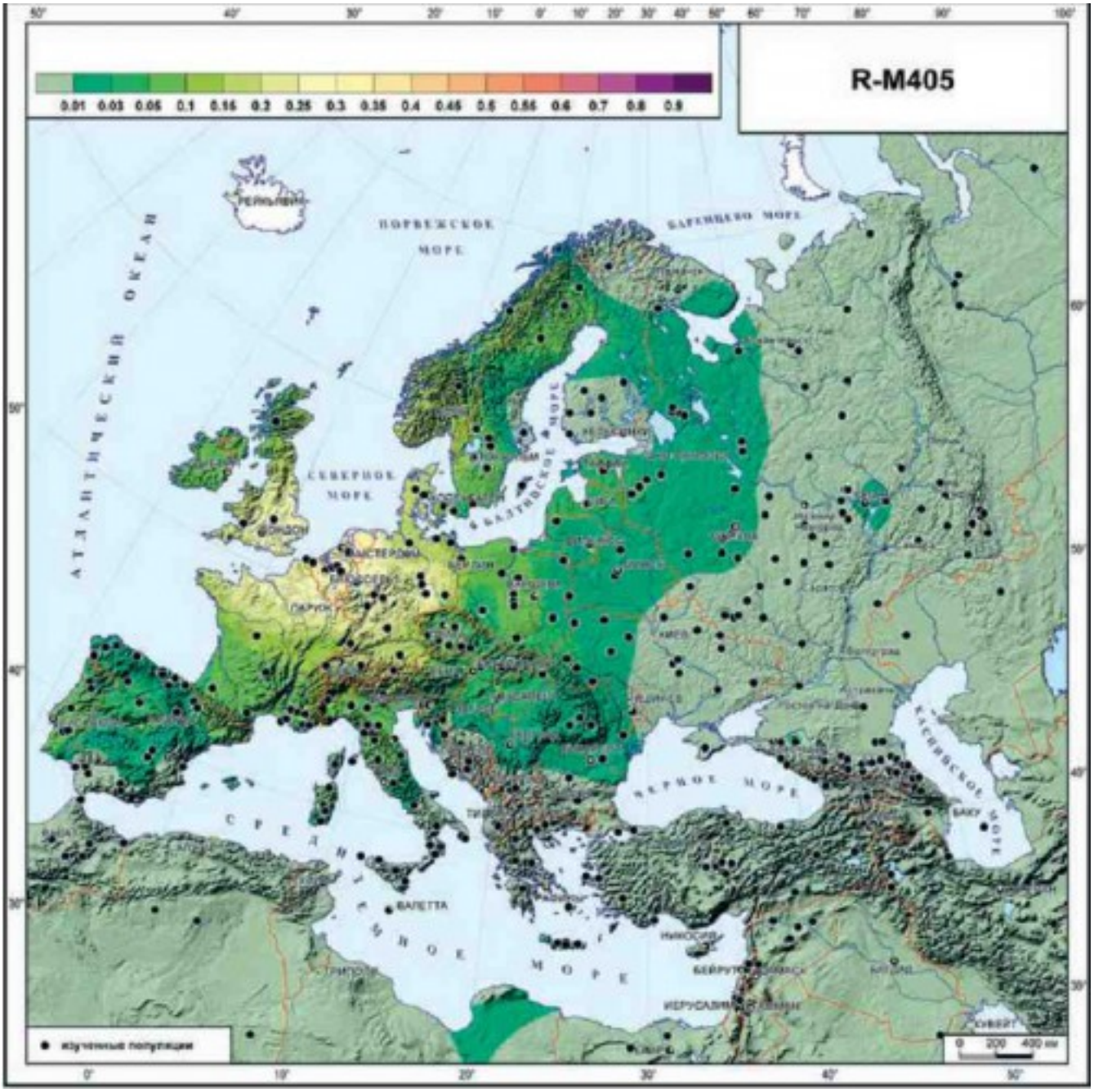


Рис. 2.12. География гаплогруппы R-M405 Y-хромосомы в Европе.

ЦЕНТРАЛЬНОЕВРОПЕЙСКАЯ ВЕТВЬ R-M405 В ЦЕЛОМ.

Гаплогруппа **R-M405** (Рис. 2.12) встречается практически по всей Западной, Центральной и Северной Европе (за исключением южных областей Пиренейского и Аппенинского полуостровов, а также Балканского полуострова – на юге, Финляндии и Кольского полуострова – на севере), а также и в западной части Восточной Европы. Однако с максимальными частотами (18-36%) гаплогруппа **R-M405** встречается преимущественно в населении Центральной Европы (на территории Германии, Швейцарии, Бельгии, Голландии, Дании и юге Британии). Датировки как возникновения, так и выделения внутренних субвариантов гаплогруппы **R-M405** по данным www.yfull.com составляют около 5 тыс. лет назад (в интервале 4,4-5,3 тыс. лет назад), т.е. приходятся на бронзовый век. Похоже, что уже в это время происходили и миграционные процессы, приводящие к распространению гаплогруппы **R-M405** в разные части Европы. Не исключено, что данные об гаплогруппе **R-M405** указывают на один из эпизодов распространения носителей индо-европейских языков на территории Европы. На одно из направлений распространения носителей гаплогруппы **R-M405,** возможно, указывает география одной из её субветвей – гаплогруппы **R-M467.**

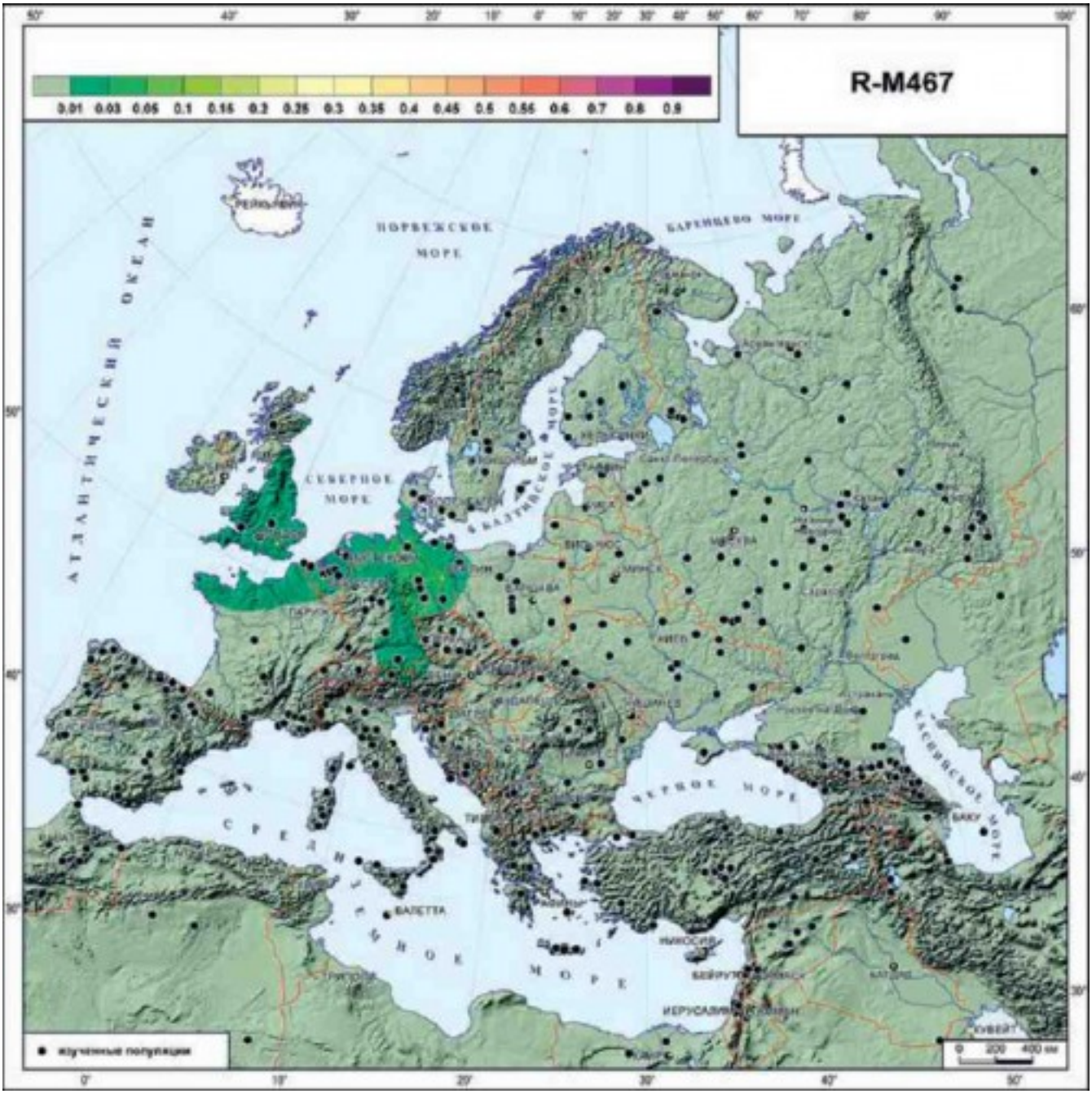


Рис. 2.13. География гаплогруппы R-M467 Y-хромосомы в Европе.

«ГЕРМАНО-БРИТАНСКАЯ» ВЕТВЬ R-M467.

Скромное распространение гаплогруппы **R-M467** (Рис. 2.13) — как по её частотам (от максимума 4% в восточной Германии через значения около 3% в северной и южной Германии, Голландии и на юге Британии до 0,5% во Франции), так и по географии (не самые обширные, по европейским масштабам, территории вокруг Северного моря) – тем не менее представляет интерес. География гаплогруппы **R-M467** наводит на предположение о миграции её носителей с территории современной Германии вдоль Северного моря к берегам Британских островов. Датировки для гаплогруппы **R-M467,** представленные на сайте www.yfull.com, указывают на её возникновение около 4,7 тыс. лет назад (в интервале 4,1-5,4 тыс. лет назад), а время экспансии (разделения на субветви) спустя тысячу лет — около 3,4 тыс. лет назад (в интервале от 2,8-4,0 тыс. лет назад). Сопоставляя ареал гаплогруппы **R-M467** на карте с указанными датировками возникновения и распространения, можно предположить две модели появления такой ситуации. Первая – когда миграционные процессы с территории центральных областей современной Германии времен бронзового века прошли вдоль берега Северного моря к Британским островам и оставили свой след в современном генофонде. Вторая – когда эта гаплогруппа могла быть распространена несколько шире на

юг, запад и восток, но в результате прихода туда другого населения и без того невысокая частота гаплогруппы **R-M467** снизилась на юге до величин, почти не улавливаемых при текущих объемах выборок.

ПИРЕНЕЙСКО-БРИТАНСКАЯ ВЕТВЬ R-P312 В ЦЕЛОМ.

Распространение гаплогруппы **R-P312** (рис. 2.14) интересно тем, что во многом отражает общие особенности распределения в населении Европы как своей предковой гаплогруппы **R-L265**, так и всей гаплогруппы **R1b** в целом. Самые высокие частоты гаплогруппы **R-P312** на самом западе Европы (Пиренейский полуостров, территория западной Франции, Британские острова) с постепенным снижением частоты к востоку и локальный всплеск в южном Приуралье – это почти те же особенности, которые были описаны выше при характеристике ареала гаплогруппы **R1b** в целом. Однако следование общему тренду совсем не значит полное сходство. Так, обширная область красно-фиолетовых оттенков (частоты 50-75%) на территории большей части Западной Европы, которую наблюдали ранее на картах гаплогрупп **R1b-L10** и **R-L265** (Рис. 2.8. и Рис. 2.11.), на карте гаплогруппы **R-P312** (Рис. 2.14) превращается в локальный всплеск частоты (до 75%) на севере Британских островов и область желто-красных оттенков (частота 30-50%) на территории Пиренейского полуострова и Франции. Южноуральский красно-фиолетовый всплеск общей частоты **R1b** на карте гаплогруппы **R-P312** сокращается до небольшого «глазка» в точке для северных башкир, которую со всех сторон обтекают области низких частот (не более 3%).

Гаплогруппа **R-P312**, таким образом, охватывает значительную часть как разнообразия всей гаплогруппы **R-L265**, так её ареала. Можно предполагать, что в таком случае внутри гаплогруппы **R-P312** тоже существует ряд локальных субветвей с более узкими ареалами. И это предположение оправдывается: на сегодня известно пять больших ветвей, которые в свою очередь подразделяются на несколько десятков более глубоких. Однако остановимся только на трех ветвях **R-P312**, распространение которых в Европе хорошо изучено: гаплогруппа **R-M167** и её субвариант **R-M153**, а также гаплогруппа **R-M222** (Рис. 2.15-2.17.).

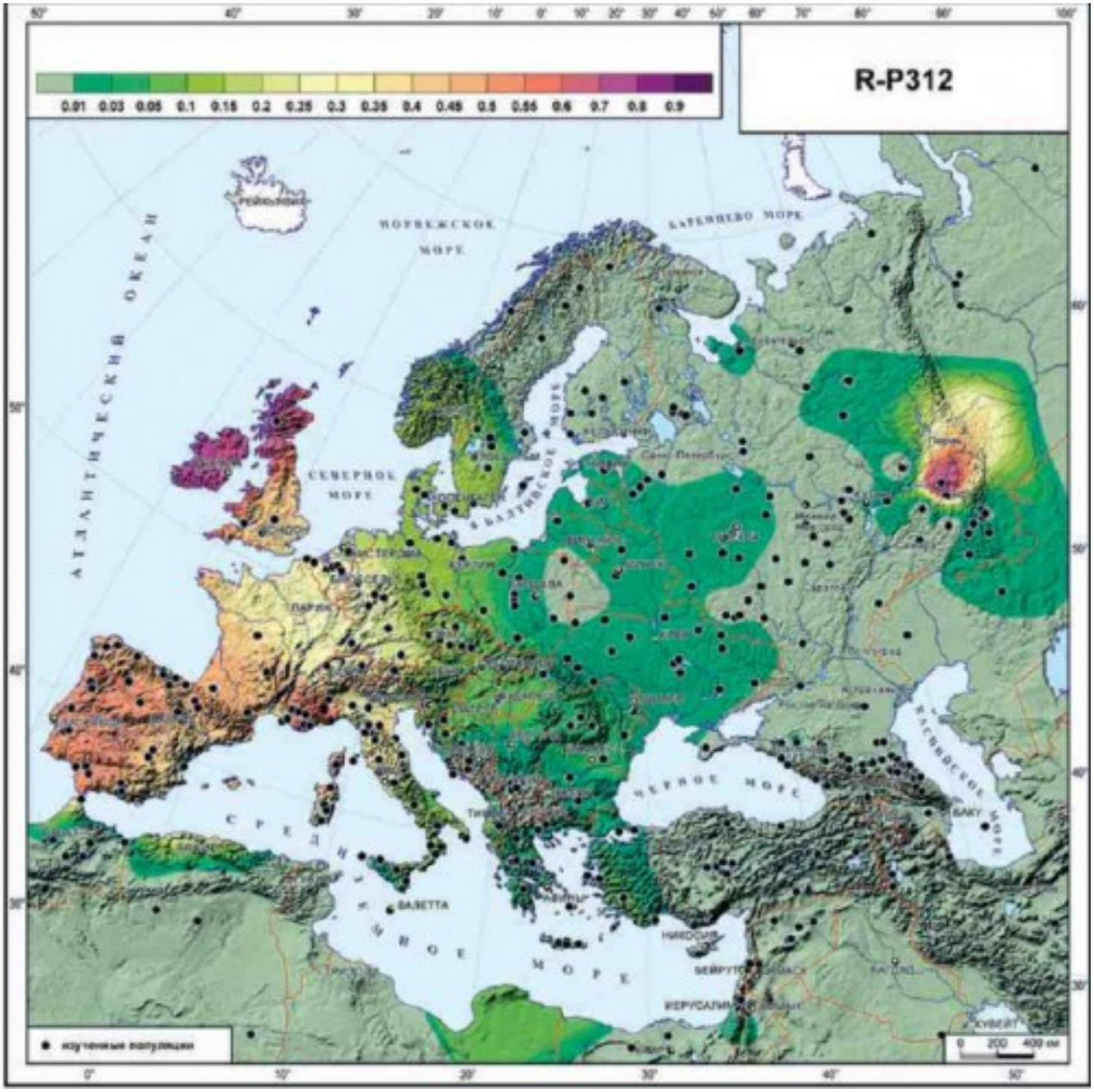


Рис. 2.14. География гаплогруппы R-P312 Y-хромосомы в Европе.

«БАСКО-РОМАНСКАЯ» ГАПЛОГРУППА R-M167.

Такое название для гаплогруппы **R-M167** условно: её география (рис. 2.15) охватывает население Пиренейского полуострова и Западной Франции, небольшую область на юге Германии и единичный «глазок» в Голландии, а еще область в Западном Причерноморье (румыны и болгары). Большинство ареала гаплогруппы, таким образом, населяют народы, говорящие на языках романской (испанцы, португальцы, французы и румыны) группы индоевропейской языковой семьи и баскской языковой семьи. Впрочем, южные немцы и болгары, у которых тоже встречена гаплогруппа **R-M167**, говорят на языках иных групп индоевропейской семьи.

Область максимальных частот гаплогруппы **R-M167** (желтовато-зеленоватые тона на рис. 2.15, частота гаплогруппы от 6% до 25%) охватывает территорию Пиренейского полуострова и юго-западной Франции. Эта же область является единственной территорией распространения дочерней гаплогруппы **R-M167 –** субварианта **R-M153** (Рис. 2.16).

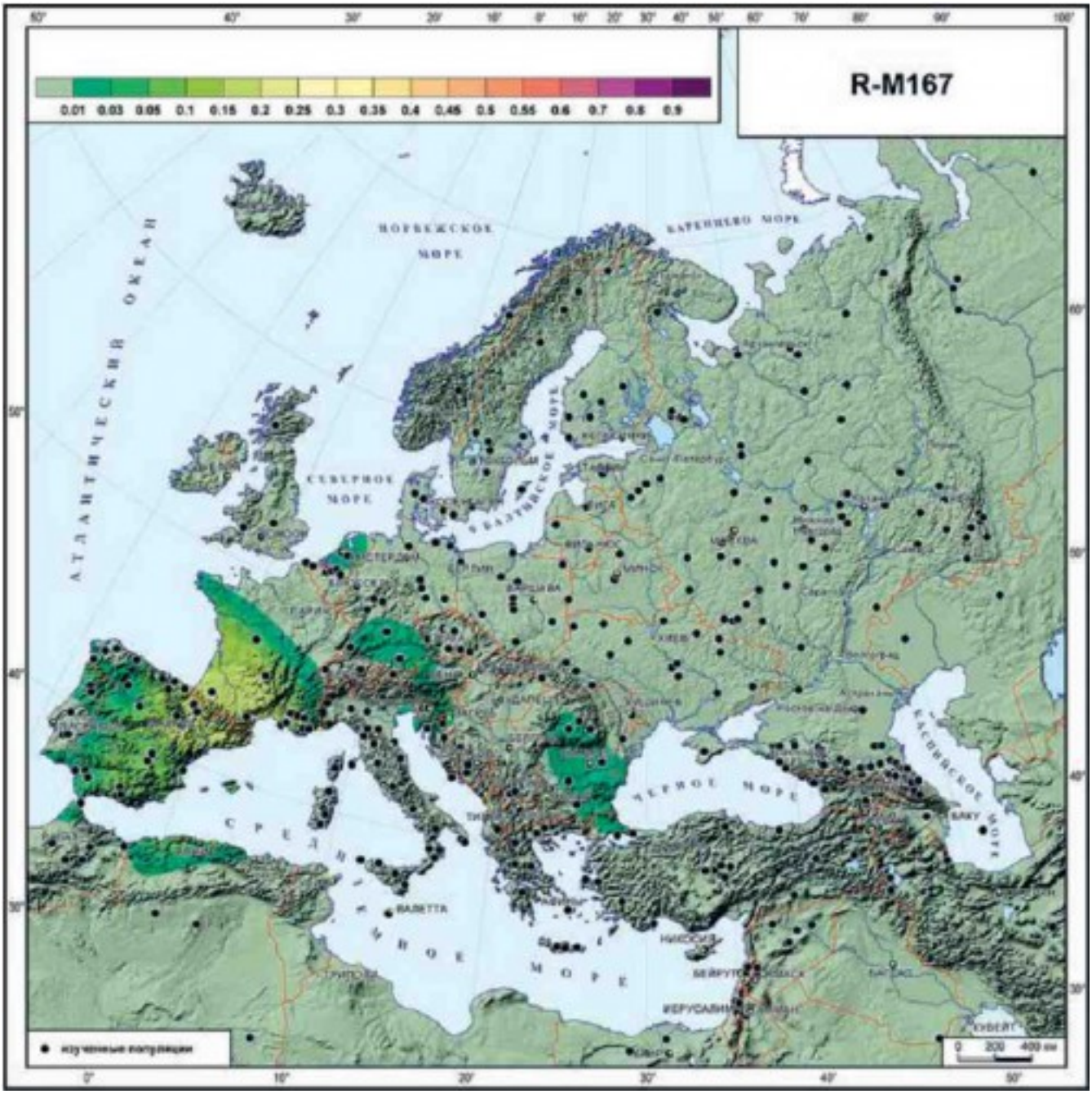


Рис. 2.15. География гаплогруппы R-M167 Y-хромосомы в Европе.

«БАСКСКАЯ» ВЕТВЬ R-M153.

Как можно проследить по карте (рис. 2.16), гаплогруппа **R-M153** своей максимальной частоты (почти 16%) достигает у басков, в два раза реже встречается в населении испанских Пиренеев, и с очень низкими частотами (1-3%) охватывает оставшуюся часть своего ареала. Из-за такой географии гаплогруппу **R-M153** можно условно назвать «баскской» и предположить, что она появилась и распространялась преимущественно в популяциях этого народа. Возраст возникновения этой гаплогруппы по данным www.yfull.com составляет около 2,5 тысяч лет (в пределах от 3500 до 1500 лет назад). Иными словами, эта гаплогруппа, вероятнее всего, появилась в популяциях Пиренейских гор на заре нашей эры и успела распространиться по обе стороны горного хребта (причем эффективнее – к югу от Пиренеев) в результате локальных миграций.

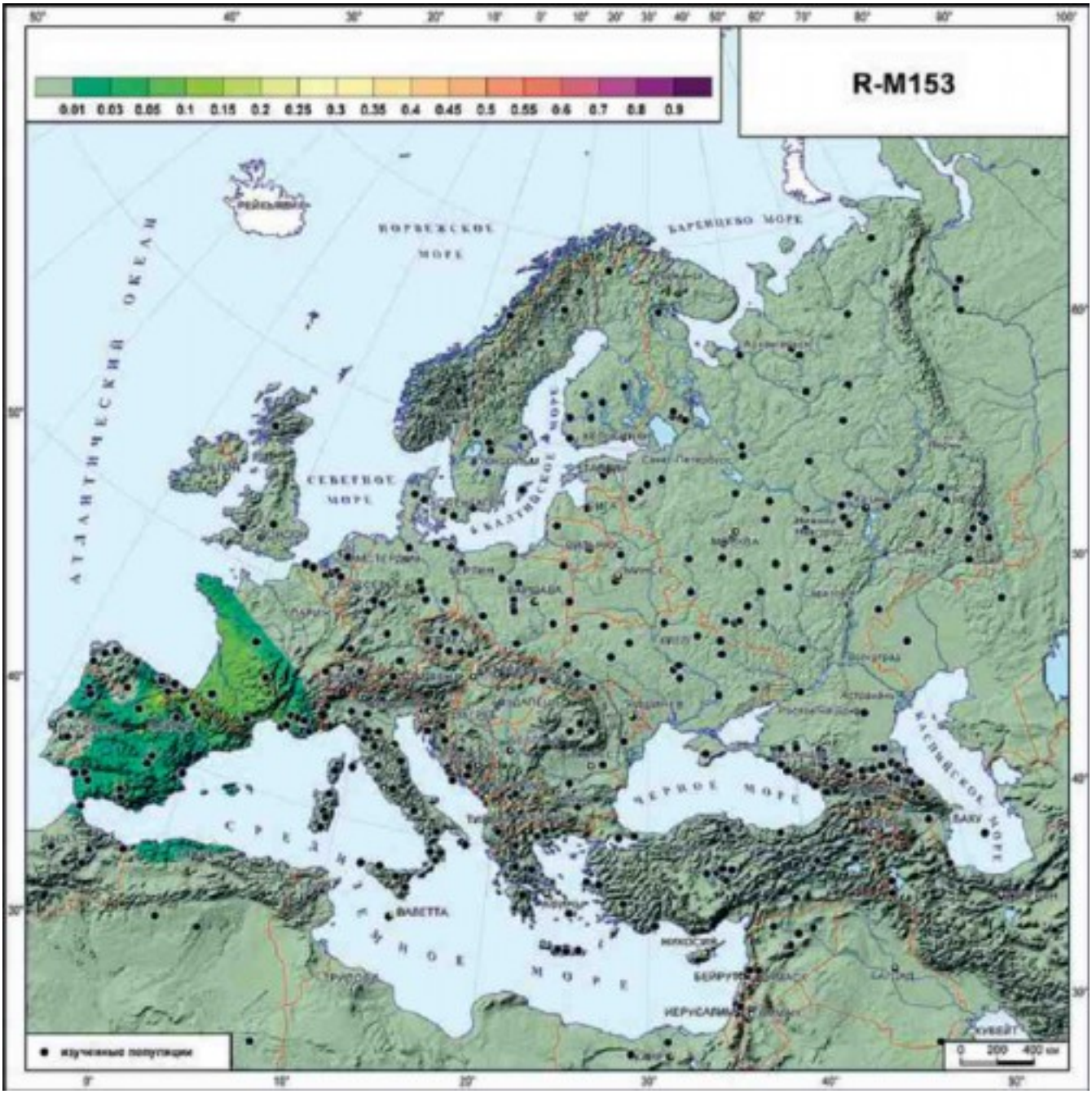


Рис. 2.16. География гаплогруппы R-M153 Y-хромосомы в Европе.

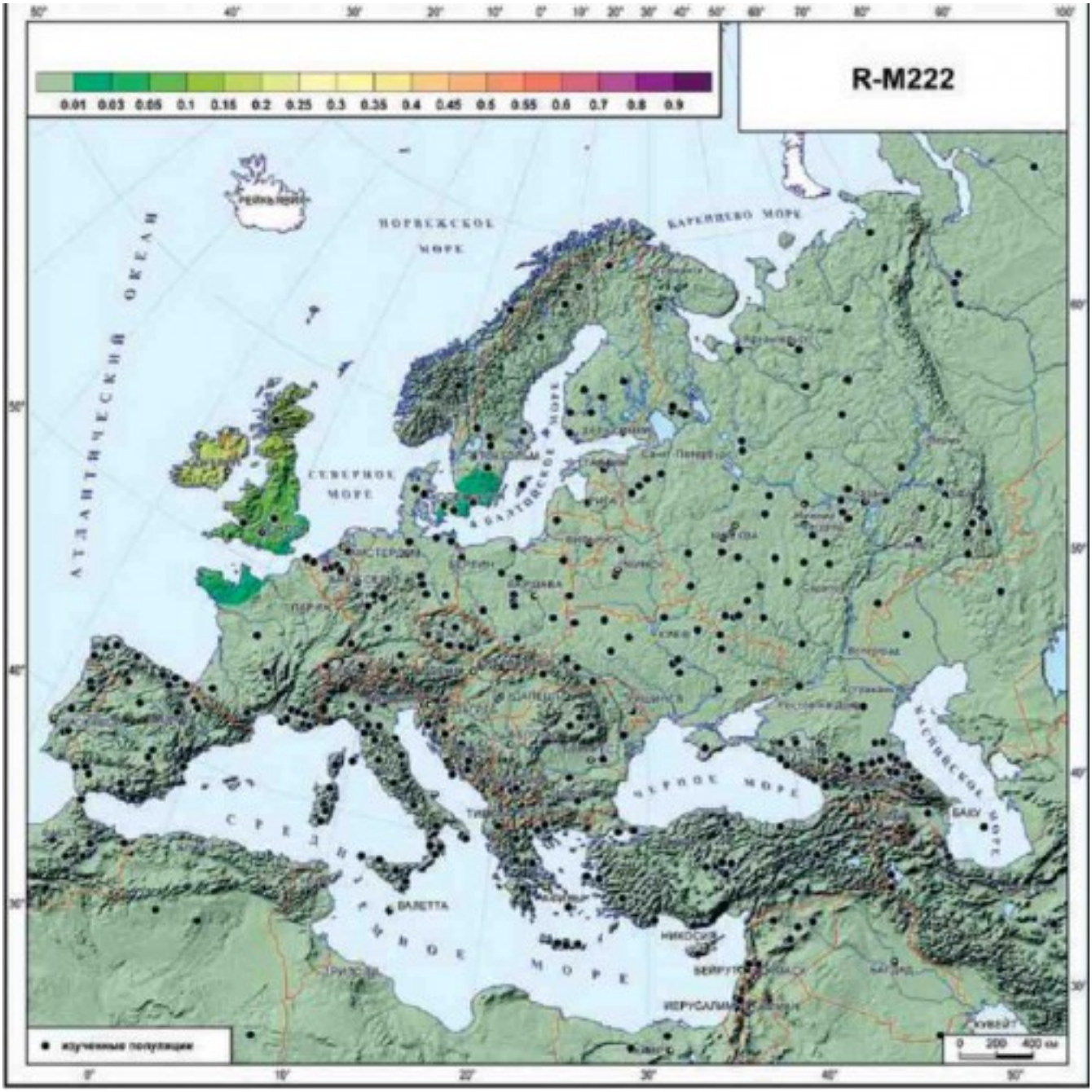


Рис. 2.17. География гаплогруппы R-M222 Y-хромосомы в Европе.

БРИТАНСКАЯ ВЕТВЬ R-M222.

Удивительной, только не по широте ареала, а как раз по его компактности, можно считать гаплогруппу **R-M222** (рис. 2.17). Распространение этой гаплогруппы практически исключительно на Британских островах наводит на предположение о ее местном происхождении. Согласно оценкам www.yfull.com, экспансия гаплогруппы **R-M222** датируется всего лишь 1,8 тыс. лет назад (в интервале 1,3-2,4 тыс. лет назад). Иными словами, гаплогруппа появилась в популяциях Британских островов во 2 тыс. до н.э., а миграции, которые распространили её, происходили в начале нашей эры, то есть примерно в римское время.

Пример филогеографии гаплогруппы **R-L265** показывает, сколь подробная генетическая информация скрывается в пределах каждой гаплогруппы Y-хромосомы. Остается надеяться, что по мере накопления данных по полным геномам будут обнаружены информативные маркеры и в пределах других гаплогрупп.

ИНДИЙСКАЯ ГАПЛОГРУППА R2 (R-L266).

Гаплогруппа **R2 (R-L266**) происходит из того же корня, что и гаплогруппа **R1**, давшая начало гаплогруппам **R1a** и **R1b.** Карта распространения гаплогруппы **R2 (R-L266**) (рис. 2.18) показывает, что для народонаселения Европы в целом **R2** не характерна: она встречается с крайне низкими частотами (менее 3%) лишь на севере Аппенинского полуострова и в Сардинии, у популяции турок вблизи пролива Дарданеллы, в центральной Анатолии и Закавказье. С чуть более высокой частотой 5% гаплогруппа **R2 (R-L266**) замечена в юго-восточной Турции, с частотой 6% — у калмыков. Такая скудная география гаплогруппы в пределах картографируемого ареала, пожалуй, неудивительна: ведь основной ареал **R2 (R-L266**) охватывает далекие территории Индийского полуострова и Центральной Азии, а с низкими частотами гаплогруппа доходит до Китая на востоке и до Юго-Западной Азии — на западе своего ареала.

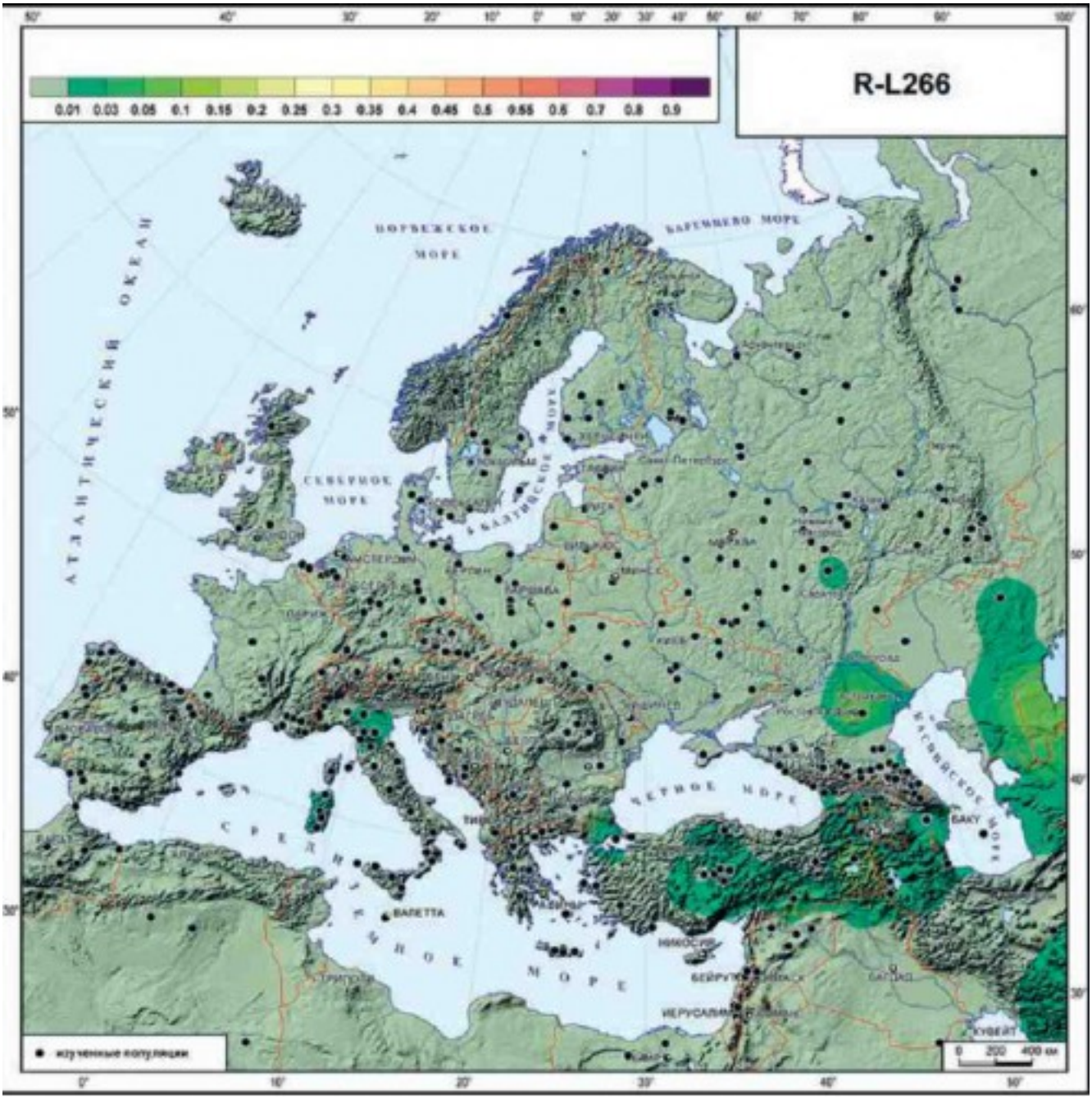


Рис. 2.18. География гаплогруппы R-L266 (R2) Y-хромосомы в Европе.

ГАПЛОГРУППА I И ЕЕ СУБВАРИАНТЫ

Продолжая тему о высокой информативности выделения субтипов и анализа их географического распределения, напомню ставшую классической работу [Rootsi et al., 2004], в которой гаплогруппа **I-M170** была филогенетически подразделена на три субтипа. Оказалось, что эти субтипы имеют совершенно различную географическую приуроченность**:** гаплогруппа **I1-M253** (на картах **— I-L118**) приурочена к северной Европе, **I2a-P37 –** к Балканскому региону, а **I2b-M223** (на картах **- I-L35**) локализована преимущественно в Северо-Западной Европе. Именно после этой работы и ряда ей подобных стало ясно, что обнаружение новых SNP маркеров, подразделяющих гаплогруппу на субветви, является магистральным путем повышения информативности анализа Y-хромосомы. Но долгое время движение по этому пути было медленным, и лишь после внедрения полного секвенирования Y-хромосомы новые маркеры стали накапливаться лавинообразно. Так, в течение долгого времени не удавалось обнаружить новые SNP маркеры в пределах гаплогруппы **I**, или же новые открываемые SNP маркеры не выделяли новых ветвей с четкой географией. Например, в работе [Underhill et al., 2008] были обнаружены новые маркеры и реорганизована топология ветвей гаплогруппы **I-M170**, но сохранились, пусть под новыми названиями, те же три основные ветви, а новые обнаруженные варианты были редкими и не характеризовались четкими географическими трендами.

«СКАНДИНАВСКАЯ» ГАПЛОГРУППА I-L118.

Карта распространения «скандинавской» гаплогруппы **I-L118** (Рис. 2.19) показывает ее максимальные частоты не только в географической Скандинавии, но и на территориях, тесно связанных с ней исторически: Дании, Шотландии, западных районах Финляндии. Поэтому любопытна область умеренных частот у русских популяций к северу от Волги, выделяющаяся на фоне низких частот у большинства славянских популяций. Нельзя исключать, что это отражает исторические контакты с норманнскими популяциями. Хотя эти контакты были более интенсивны для северо-западных русских популяций (на пути «из варяг в греки»), но территории северо-запада были сравнительно густо населены, поэтому влияние «варягов» могло оказаться более значимым для меньших по размеру популяций Заволжья.

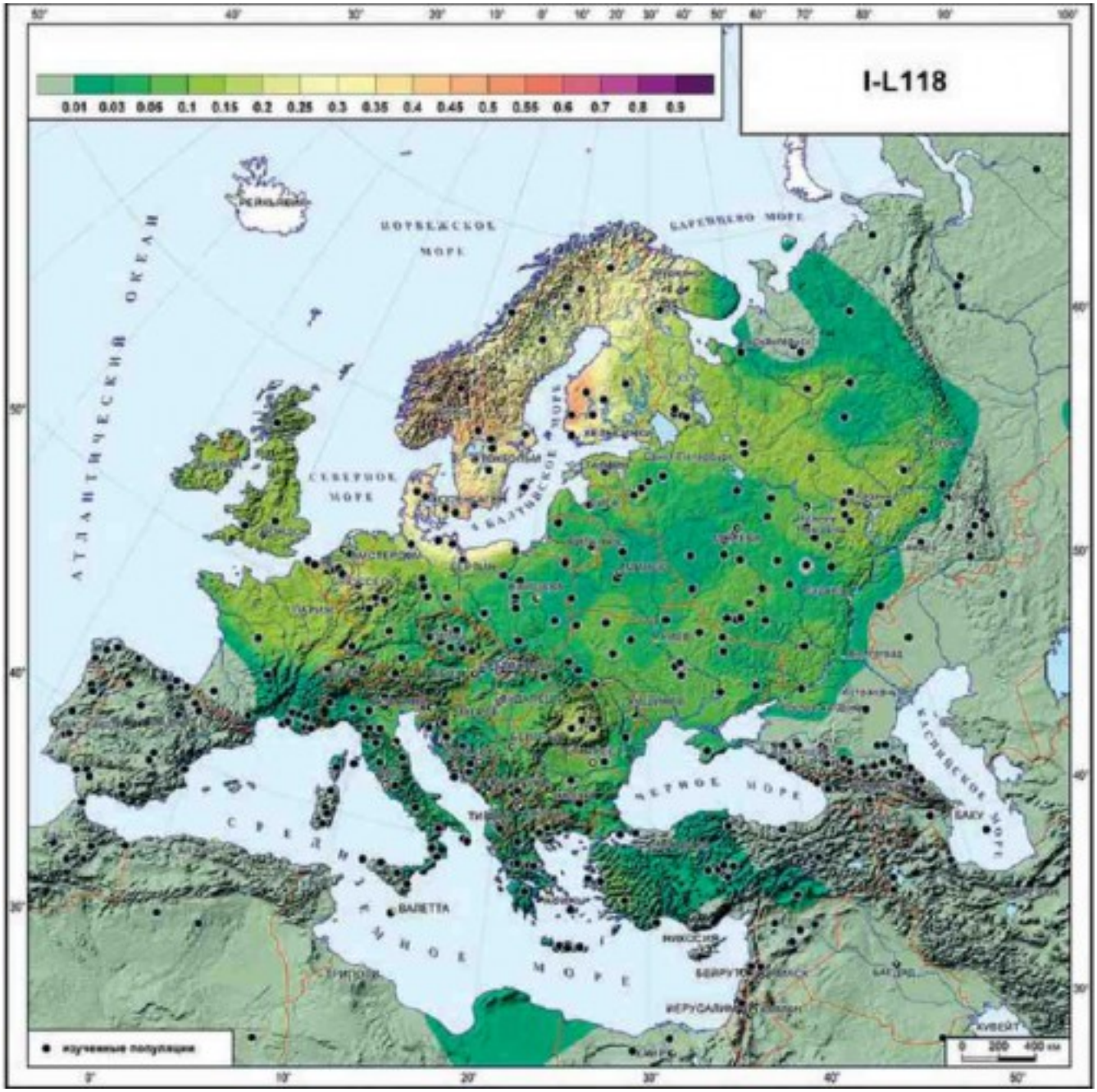


Рис. 2.19. География гаплогруппы I-L118 Y-хромосомы в Европе.

«БАЛКАНСКАЯ» ГАПЛОГРУППА I-P37

Карта распространения «балканской» гаплогруппы **I-P37** (Рис. 2.20) показывает ее высокие частоты также и в Италии. В целом, эта гаплогруппа распространена практически по всей Европе, кроме Скандинавии. В Восточной Европе плавный градиент убывания ее частоты с юго-запада (с Украины) к северу и востоку очень напоминает карту первой главной компоненты по классическим генетическим маркерам [Рычков и др., 2002]. Также стоит отметить достаточно выраженное совпадение ареала этой гаплогруппы с географическими границами Европы – при высокой частоте в Причерноморье гаплогруппа очень редка на Северном Кавказе и почти отсутствует в Закавказье, а при максимальных частотах на Балканах очень редка в соседней Малой Азии.

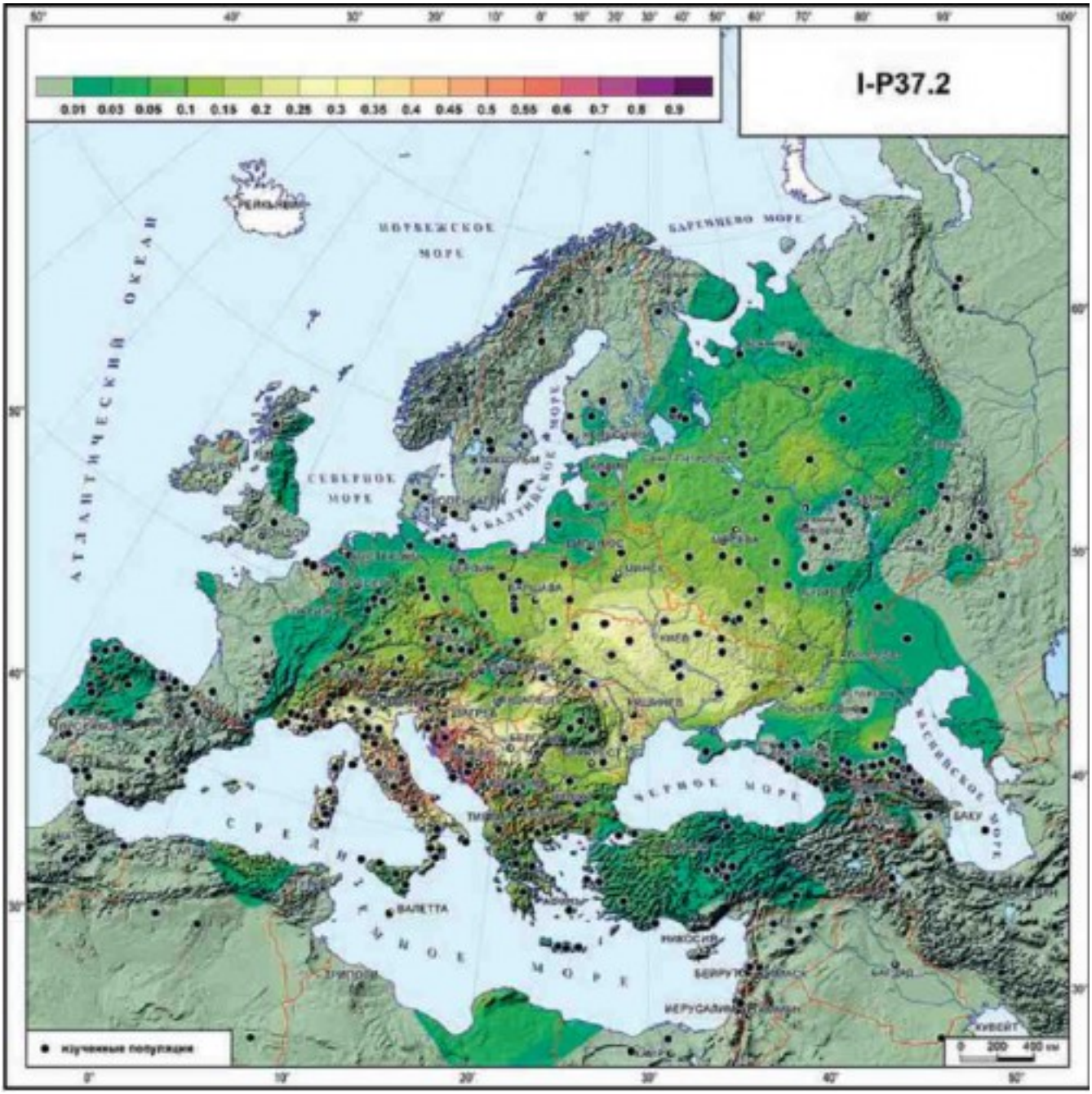


Рис. 2.20. География гаплогруппы I-P37 Y-хромосомы в Европе.

«ВАРЯГО-ГРЕЧЕСКАЯ» ГАПЛОГРУППА I-L35

Вдоль берегов Северного и Балтийского морей, и немного вглубь от них — так можно было бы описать географию гаплогруппы **I-L35,** если бы еще не два дополнения на северо-востоке и юго-востоке. Хотя максимум частоты гаплогруппы **I-L35** (17%) отмечен в Швеции (рис. 2.21), зона более редкой встречаемости гаплогруппы (3-7%) охватывает северную часть Центральной Европы, на юго-востоке отдельной областью очень низких частот (1-3%) охватывает Балканский полуостров и западную часть Малой Азии, а на северо-востоке проявляется у русских популяций Тверской и Костромской областей. Можно заметить, что ареал гаплогруппы **I-L35 —** довольно умеренный и однородный по значениям частот гаплогруппы (на большинстве ареала частота варьирует от 2-3% до 7%, только пик в Швеции до 17%) — связывает несколько крайних областей Европы: Скандинавию, северные районы Восточной Европы и восток Южной Европы. Вполне возможно, что география гаплогруппы **I-L35** действительно отражает один из генетических следов торговых путей между севером и югом Европы. Не менее вероятно, что каждая из этих зон связана со своим субвариантом этой гаплогруппы.

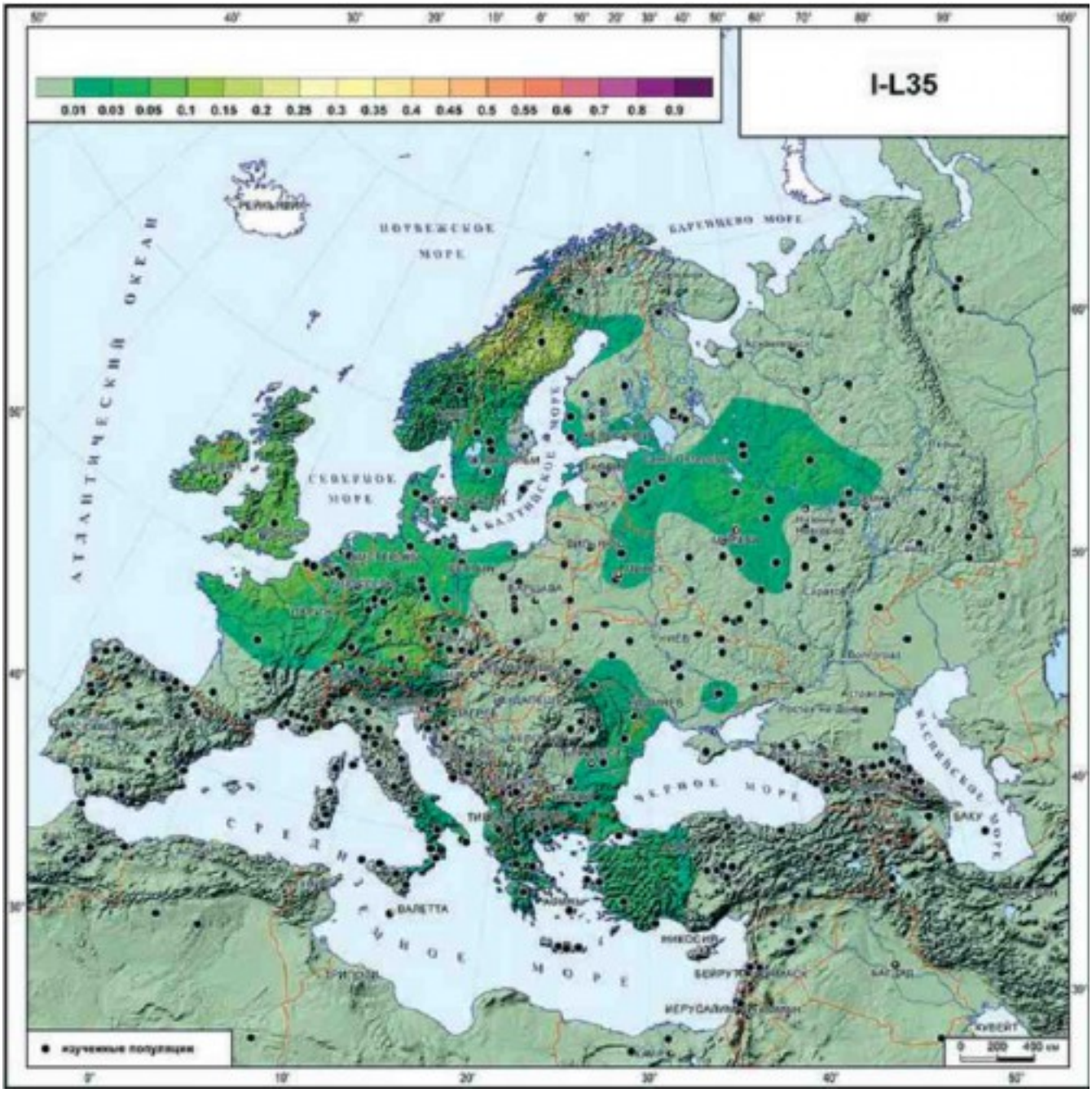


Рис. 2.21. География гаплогруппы I-L35 Y-хромосомы в Европе.

ГАПЛОГРУППА N И ЕЕ СУБВАРИАНТЫ

Гаплогруппа **N** в пределах Европейского региона представлена двумя большими ветвями — гаплогруппами **N1c** и **N1b** (далее и на картах **N-M46** и **N-P43** соответственно). Хотя общие ареалы этих двух гаплогрупп в Европе пересекаются, зоны их максимальных частот разграничиваются на севере рекой Печорой, а южнее — Уральским хребтом: с запада этой условной «границы» остаются зоны повышенной встречаемости гаплогруппы **N-M46**, а с востока — зона максимальных частот **N-P43**. Рассмотрим географию этих двух «братских» ветвей гаплогруппы **N** чуть подробнее.

СЕВЕРОЕВРОПЕЙСКАЯ ЗАПАДНАЯ ГАПЛОГРУППА N-M46

Карта распространения гаплогруппы **N-M46** (Рис. 2.22) показывает ее максимальные частоты у финнов. Ее частоты высоки и у других популяций северо-востока Европы. Хотя в целом эта гаплогруппа оказывается приуроченной к финно-угорским

популяциям, но она столь же часта и у северных русских (что, по-видимому, объясняется ассимиляцией дославянского населения, как будет описано в следующих главах). Наиболее любопытным представляется область высокой частоты этой гаплогруппы у балтов (латышей и литовцев). В данном случае генетические границы хорошо совпадают с лингвистическими: граница ареалов балтов и западных славян совпадает с резко выраженным «обрывом» частоты гаплогруппы. Похожая картина наблюдается и на границе с белорусами.

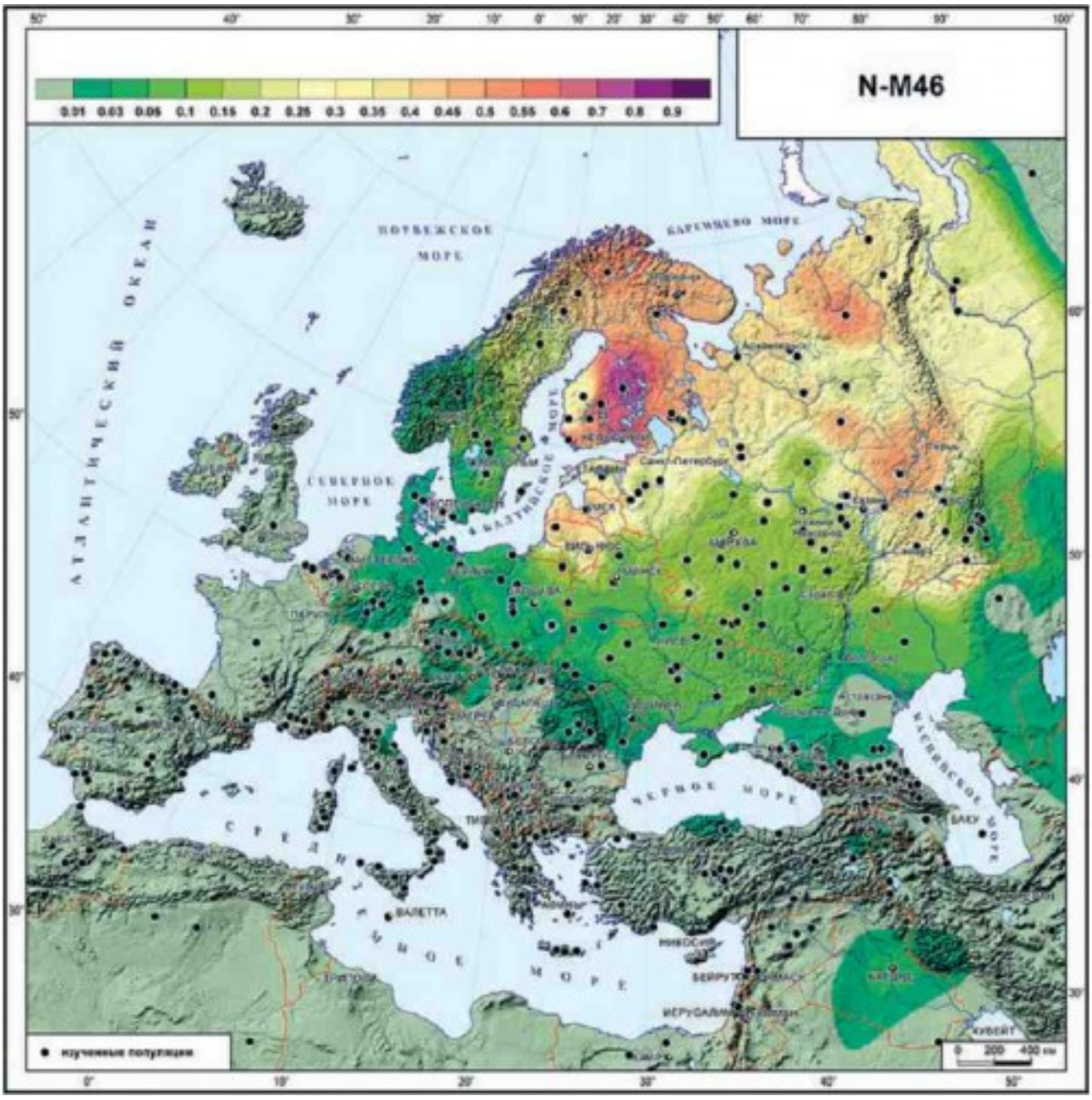


Рис. 2.22. География гаплогруппы N-M46 (N1c) Y-хромосомы в Европе.

«СЕВЕРОУРАЛЬСКАЯ» ГАПЛОГРУППА N-P43

Карта распространения гаплогруппы **N-P43** (Рис. 2.23) выявляет также северный, но куда более узкий ареал. Максимальные частоты этой гаплогруппы наблюдаются на крайнем северо-востоке Европы и плавно переходят в мировой максимум этой гаплогруппы в Западной Сибири. С умеренными частотами эта гаплогруппа распространена по всему Уралу и Приуралью. Заметен плавный градиент убывании частоты к западу и югу, так что у популяций Центральной России и нижней Волги эта гаплогруппа еще встречается (хотя и с минимальным частотами), а у других популяций Европы практически полностью

отсутствует.

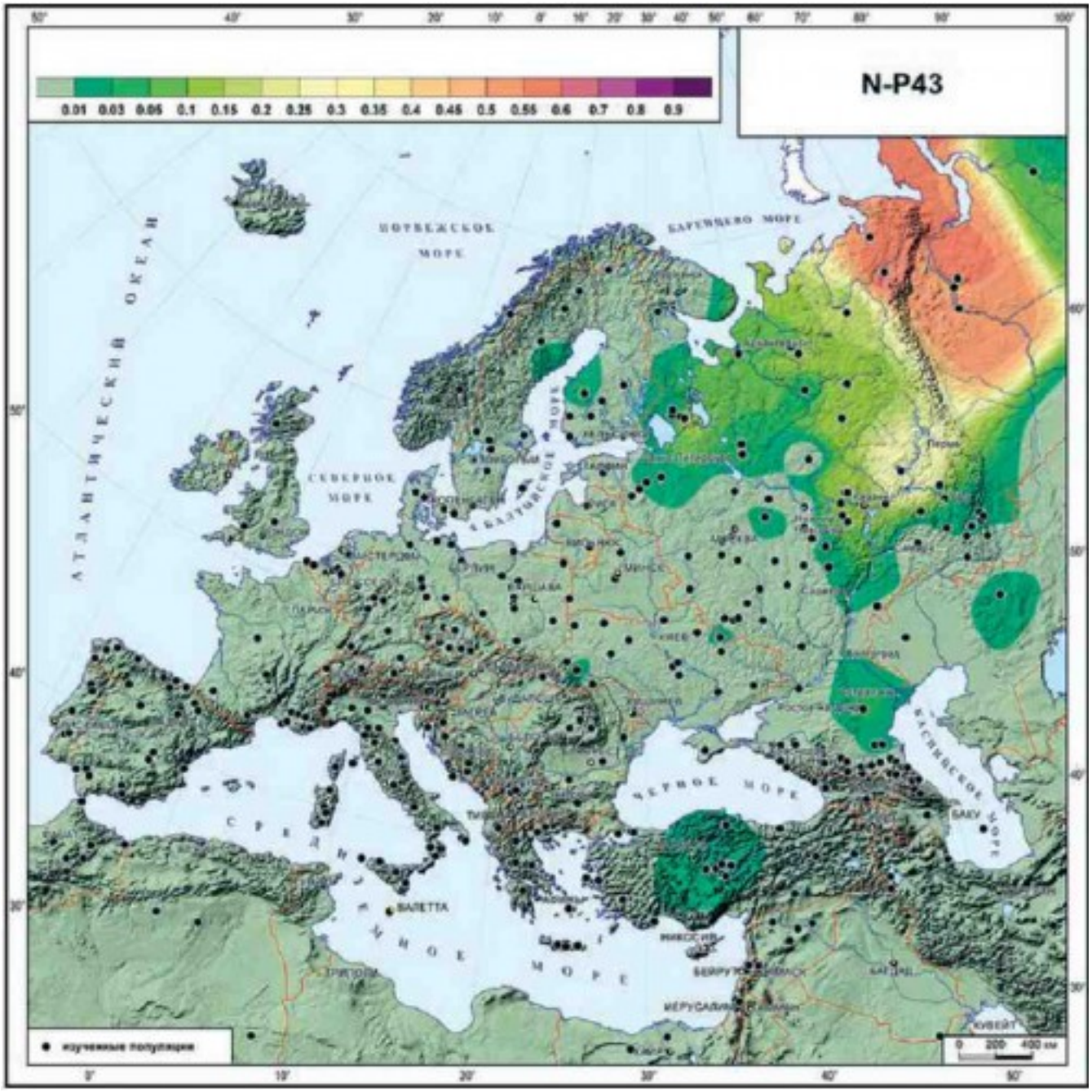


Рис. 2.23. География гаплогруппы N-P43 (N1b) Y-хромосомы в Европе.

ГАПЛОГРУППА E И ЕЕ СУБВАРИАНТЫ

Большинство вышеописанных гаплогрупп в основном характеризовали условно северную половину Европейского континента. Рассматривая географию следующей гаплогруппы — **E** – мы переместим внимание на юг, к берегам Средиземного моря. В Европе встречаются четыре основные ветви гаплогруппы **E**: **E-L142** и **E-V22** (восходящие к общему корню — гаплогруппе E-M78), **E-M81** и **E-M123**.

ВОСТОЧНО-СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ГАПЛОГРУППА E-L142

Карта гаплогруппы **E-L142** (Рис. 2.24) отчасти напоминает карту гаплогруппы **I-P37** (рис. 2.20) – максимальные частоты обеих этих гаплогрупп приурочены к Балканскому полуострову. Также очень похожи их паттерны: убывание частоты к северу, западу и востоку. Основные различия между трендами двух этих гаплогрупп состоят, во-первых, в меньшей частоте **E-L142** (на большинстве территорий она «уступает» **I-P37** на один интервал шкалы карты) и, во-вторых, в распространении **E-L142** не только в Европе, но и по всему Средиземноморью, включая Ближний Восток и северные окраины Африки. В пределах Балкан **I-P37** особенно часта у боснийцев и хорватов, а **E-L142** преобладает южнее – у сербов, албанцев и греков.

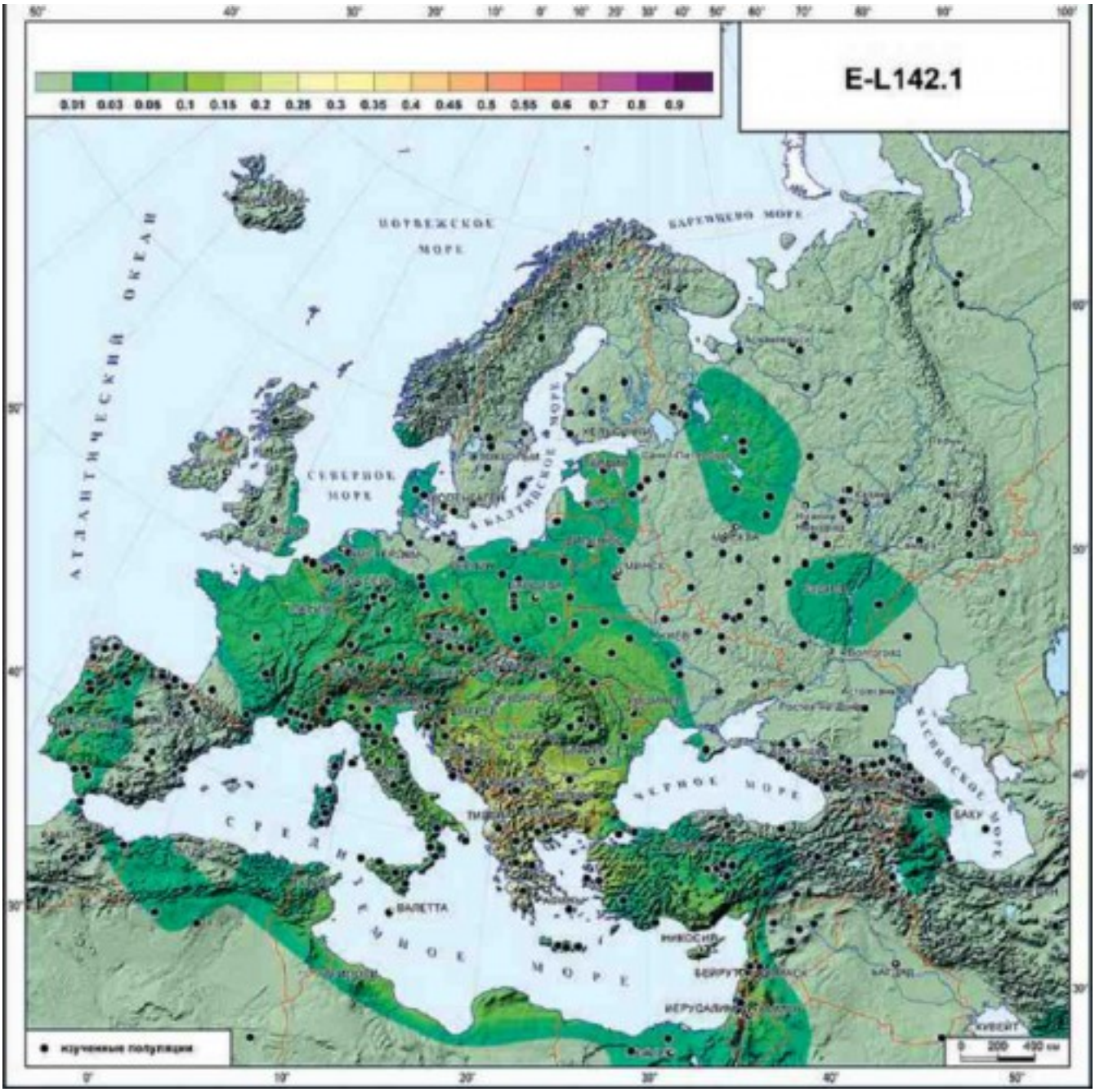


Рис. 2.24. География гаплогруппы E-L142 Y-хромосомы в Европе.

«ЕГИПЕТСКАЯ» ГАПЛОГРУППА E-V22

Два небольших «глазка» на севере и юге Пиренейского полуострова и Аппенинский полуостров – территории с частотой гаплогруппы **E-V22** до 5%, небольшая область на северо-западе Малой Азии (в окрестностях Стамбула) с частотой до 6%: на этом можно было бы закончить описание географии гаплогруппы **E-V22** в географических границах Европы (рис. 2.25). Однако география гаплогруппы **E-V22** в Европе в основном следует Средиземноморскому побережью, поэтому стоит проследить её распространение и южнее. Карта на рис. 2.25 показывает плавное повышение частоты гаплогруппы **E-V22** в

двух противолежащих регионах: на юго-западе и юго-востоке Средиземноморья. В юго-западном Средиземноморье у берегов Гибралтарского пролива и вглубь Марокко частота гаплогруппы **E-V22** вырастает до 7%. В юго-восточном Средиземноморье повышение частоты гаплогруппы **E-V22** отмечается от Малой Азии на юг — через Левант вплоть до дельты Нила, где она достигает 14%, и ещё южнее вдоль Нила, где у египетских арабов оазиса Бахария она достигает мирового максимума 22%. Из этих двух неевропейских регионов распространения гаплогруппы **E-V22,** вероятно, именно последний (с более высокими частотами и широким распространением) послужил основным источником распространения гаплогруппы **E-V22** в Европу.

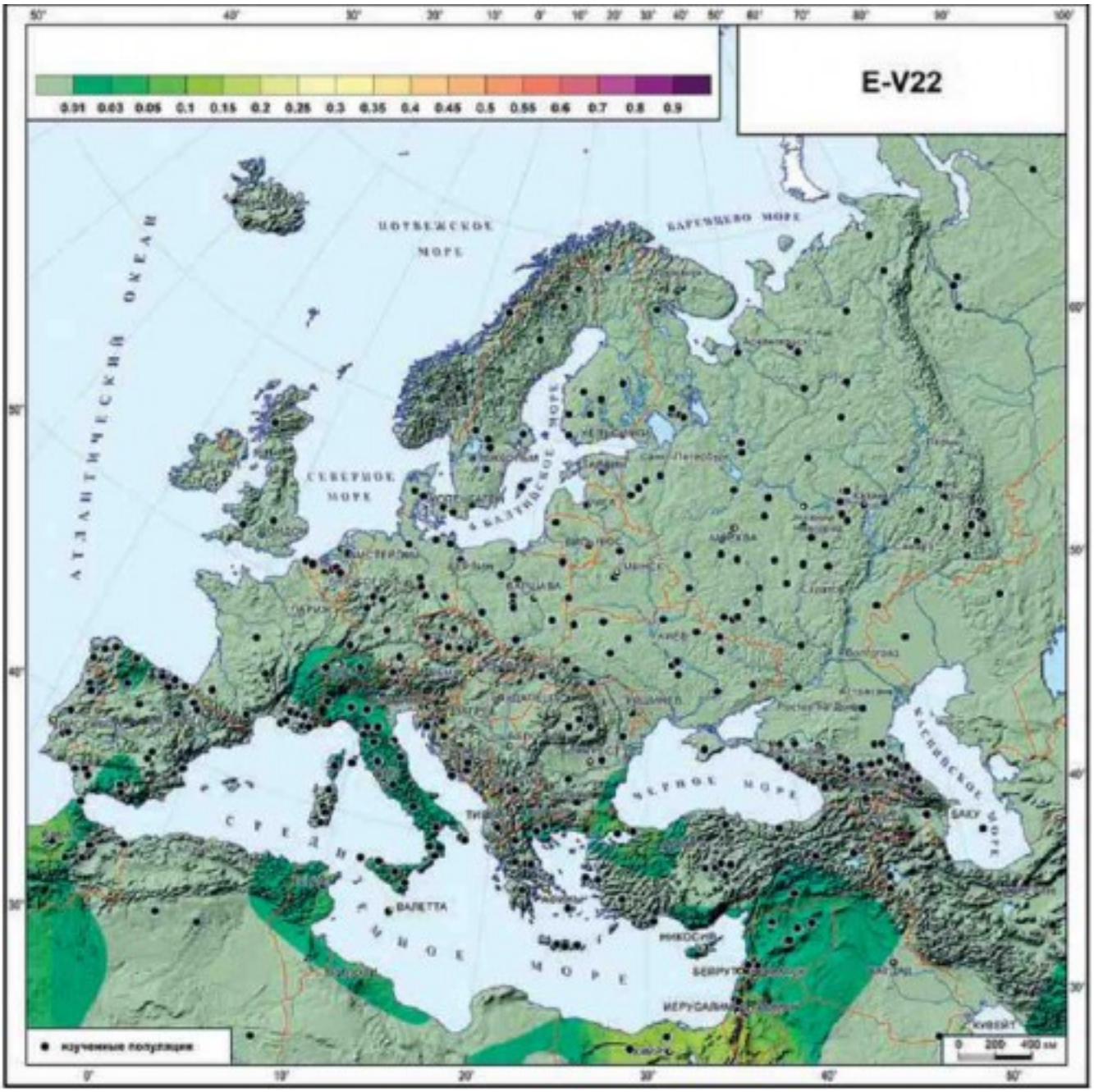


Рис. 2.25. География гаплогруппы E-V22 Y-хромосомы в Европе.

САХАРСКАЯ ГАПЛОГРУППА E-M81

Если две предыдущих ветви гаплогруппы E – **E-L142** и **E-V22** – демонстрировали в основном распространение вдоль северных и восточных берегов Средиземного моря, иногда с углублением на север и восток континента, то география третьей ветви — гаплогруппы **E-M81-** больше следует южному Средиземноморью. Карта распространения гаплогруппы **E-M81** на рис. 2.26 хотя и показывает заметное присутствие гаплогруппы на Ближнем Востоке (частота до 20%), однако основная зона

высоких частот находится в северо-западной Африке. Из этого максимума отмечено плавное снижение частоты в северном направлении через Гибралтарский пролив с умеренным распространением (2-10%) гаплогруппы **E-M81** на территории Пиренейского полуострова и юго-западной Франции, узкие области низких частот (не более 3%) на Аппенинском и Балканском полуостровах, а также северо-востоке Малой Азии.

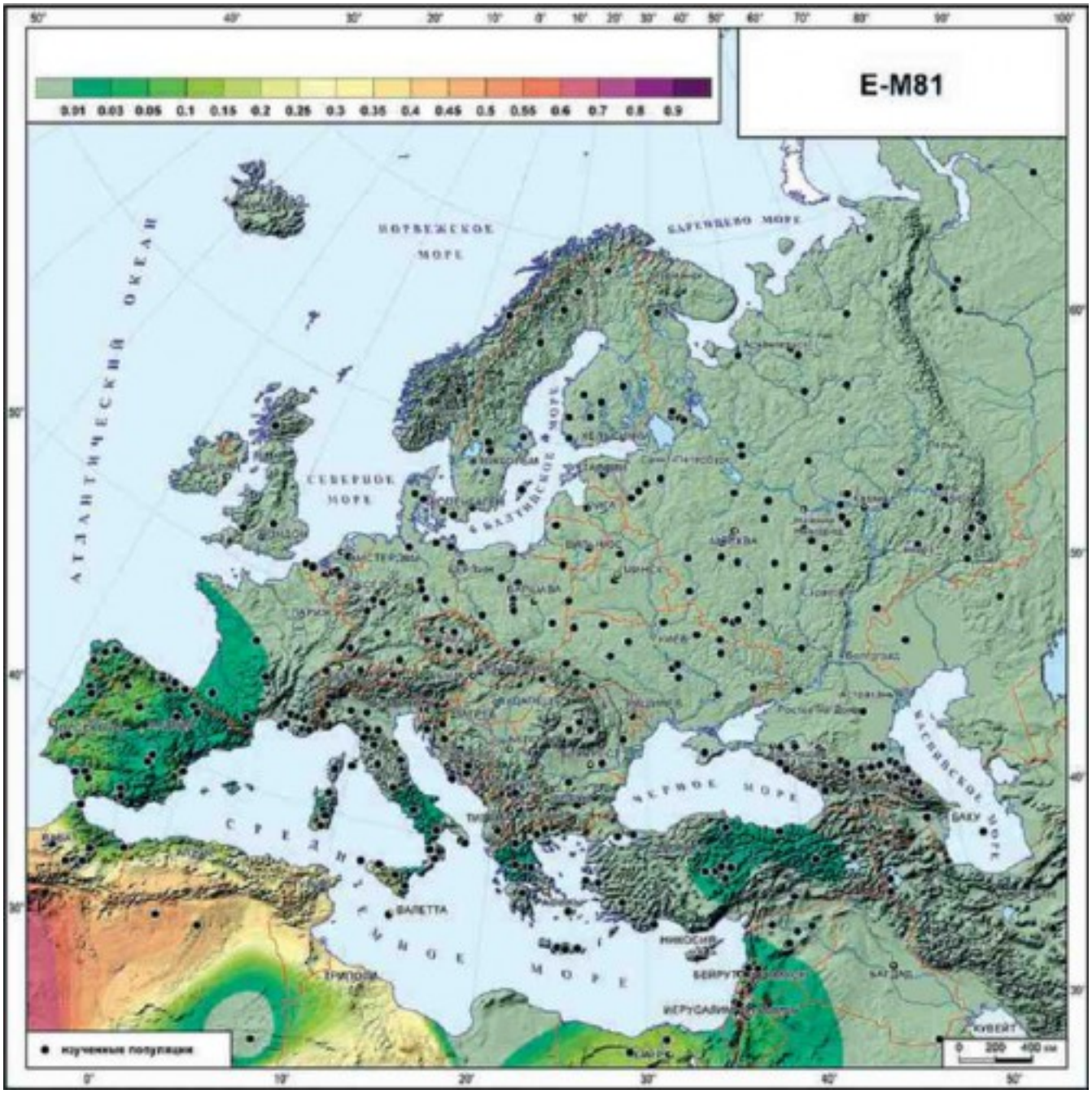


Рис. 2.26. География гаплогруппы E-M81 Y-хромосомы в Европе.

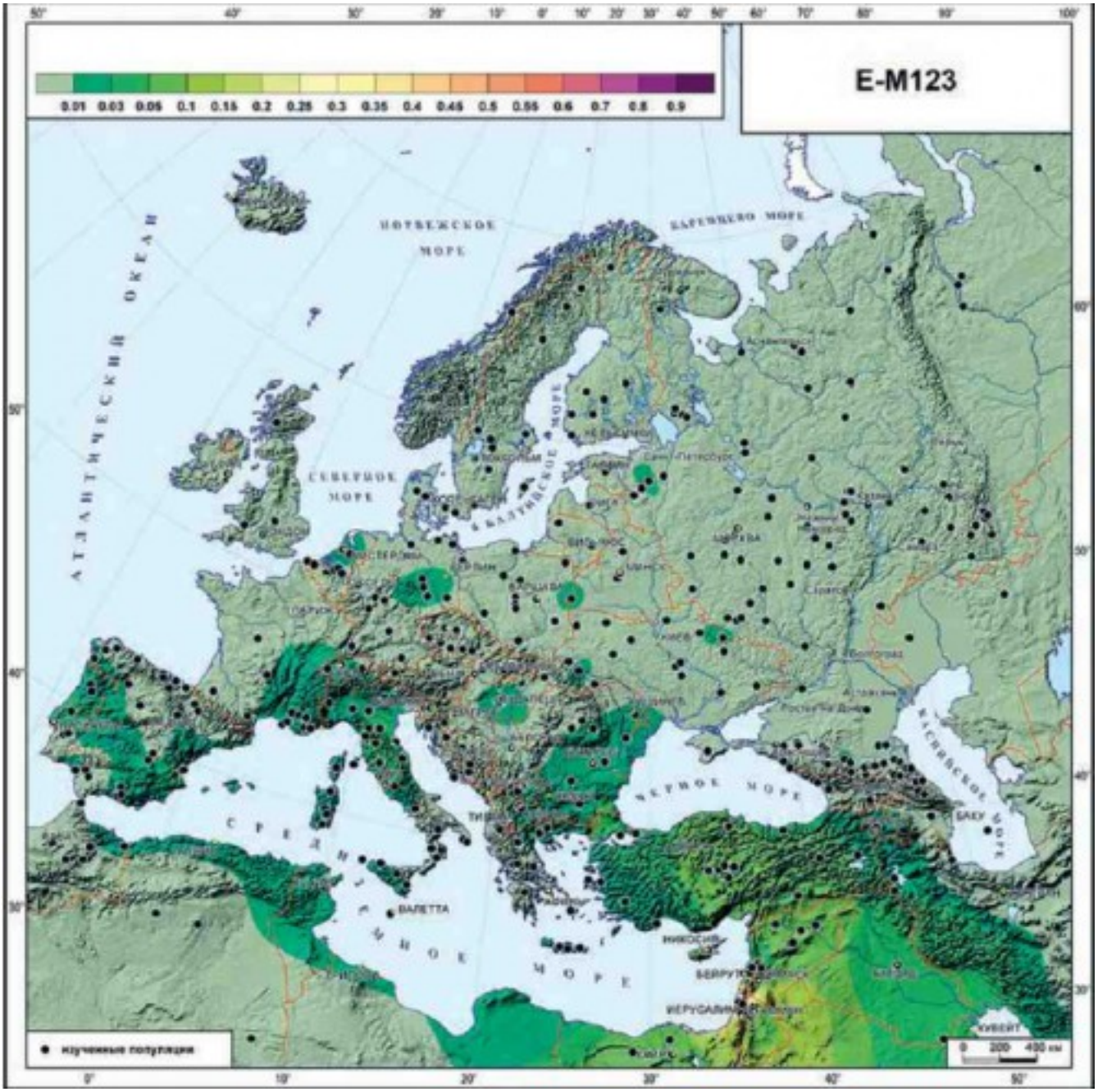


Рис. 2.27. География гаплогруппы E-M123 Y-хромосомы в Европе.

ПЕРЕДНЕАЗИАТСКАЯ ГАПЛОГРУППА E-M123

Гаплогруппа **E-M123** достигает максимума в Передней Азии (20-25%), ближе к Европе (в Малой Азии) снижается до 15%. В самой же Европе она с низкими частотами распространена вдоль северных берегов Средиземного моря, и отдельными вкраплениями проявляется в Центральной Европе (рис. 2.27).

ГАПЛОГРУППА G И ЕЕ СУБВАРИАНТЫ

Карты распространения гаплогруппы двух ветвей гаплогруппы **G-P15 –** гаплогрупп **G-P303 и G-P16 –** в целом имеют похожее распространение и даже в общеевропейском масштабе карт видно, что обе приурочены в первую очередь к Кавказу. Однако своих максимальных частот они достигают в разных частях Кавказа региона: гаплогруппа **G-P303** преобладает на крайнем

северо-западе у причерноморских шапсугов, а гаплогруппа **G-P16 —** на Центральном Кавказе у осетин-иронцев (рис. 2.28 и рис. 2.29). Это полностью подтверждается при отдельном изучении генофонда Кавказа [Balanovsky et al., 2011; глава 7 этой книги].

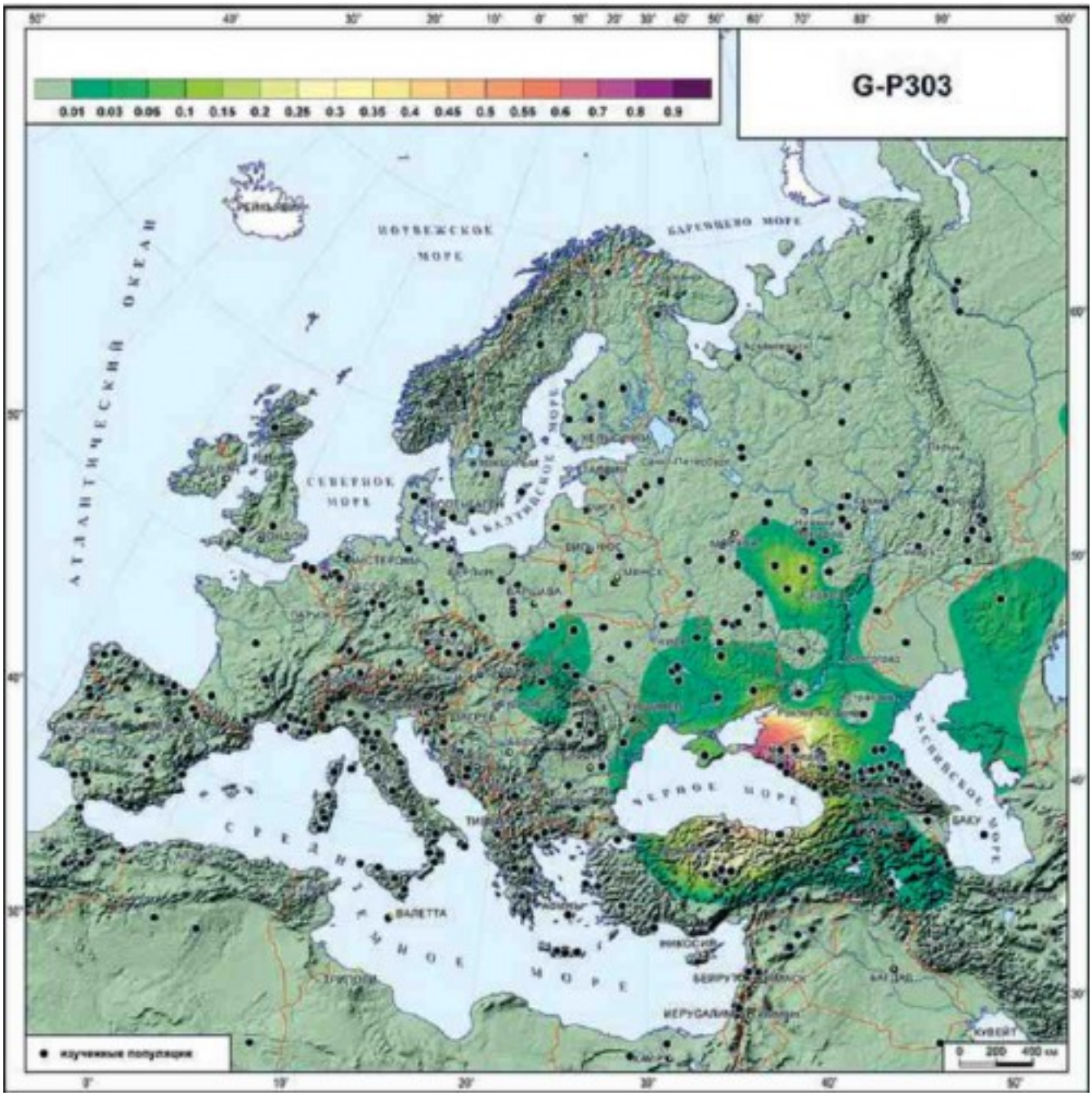


Рис. 2.28. География гаплогруппы G-P303 Y-хромосомы в Европе.

ЗАПАДНОКАВКАЗСКАЯ ГАПЛОГРУППА G-P303

Карта показывает, что гаплогруппа **G-P303** (Рис. 2.28) также распространена на Ближнем Востоке, а в Европе встречается в основном в ее юго-восточных областях. Зоны высокой частоты гаплогруппы **G-P303** тянутся вдоль восточного побережья Черного моря и приурочены к популяциям народов Западного Кавказа, в основном, абхазо-адыгской лингвистической группы. С меньшими частотами (до 10%) гаплогруппа **G-P303** распространена в Северном Причерноморье (на территории Крымского полуострова и в Приазовье), область низких частот (3-5%) тянется далее на север в зону украинской лесостепи. Локальное повышение частоты гаплогруппы **G-P303** до 13% также наблюдается в Поволжье у популяции мордвы мокша и окружается областью низких частот.

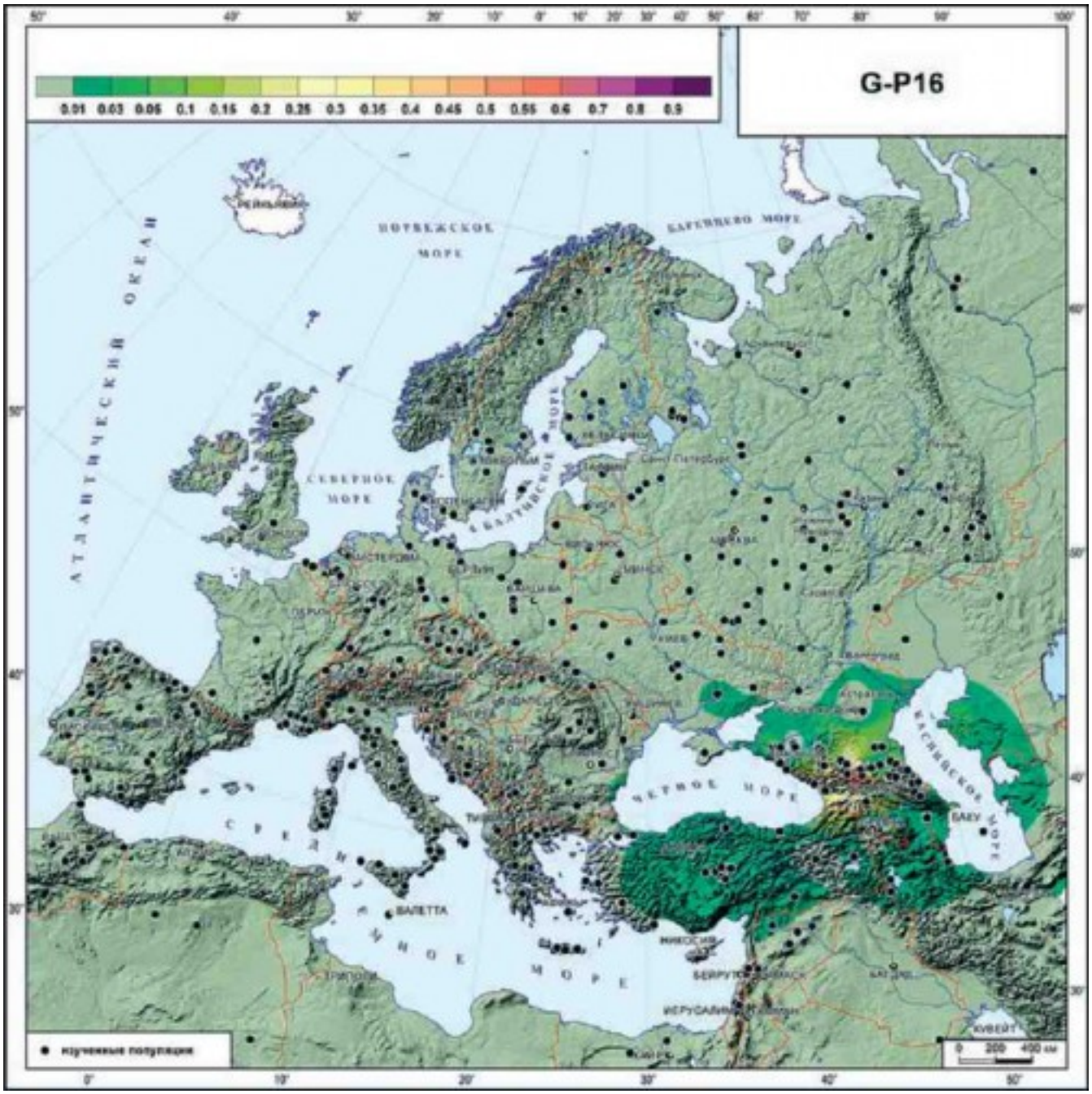


Рис. 2.29. География гаплогруппы G-P16 Y-хромосомы в Европе.

ЦЕНТРАЛЬНОКАВКАЗСКАЯ ГАПЛОГРУППА G-P16

География гаплогруппы **G-P16** (рис. 2.29) более узкая по сравнению с её «братской» ветвью **G-P303**. Она охватывает исключительно Кавказский регион и Малую Азию. В пределах этого ареала частота гаплогруппы **G-P16** резко падает от максимальных значений у осетин (73% у осетин-иронцев и 56% у осетин-дигорцев) к значениям в диапазоне 10-20% у народов Северо-Западного Кавказа (абхазов, черкесов, балкарцев и карачаевцев) и затем снижается до минимальной отметки у турок, армян и азербайджанцев.

ГАПЛОГРУППА J И ЕЕ СУББВАРИАНТЫ

Гаплогруппа **J** представлена двумя крупными ветвями: **J-L255 (J1)** и **J-L228** (**J2),** из которых в Европе большее

распространение получила вторая. Хотя обе эти ветви по своему происхождению ближневосточные и отражают древние взаимосвязи населения Европы и жителей намного более южных регионов Евразии, имеет смысл рассмотреть отдельно географию и каждой из этих линий в целом, и каждой из внутренних ветвей более распространенной в Европе гаплогруппы **J-L228** (**J2).**

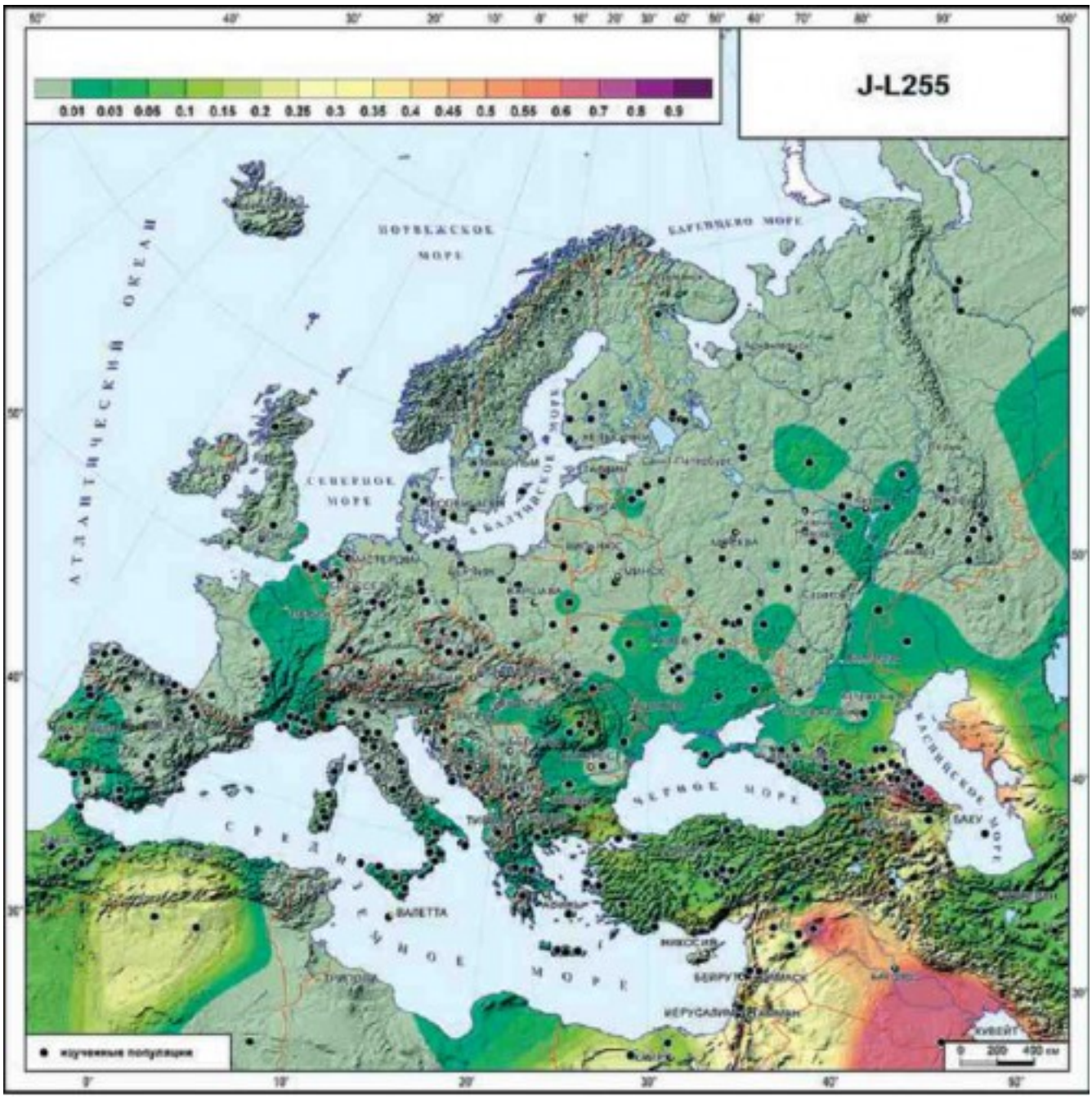


Рис. 2.30. География гаплогруппы J-L255 (J1) Y-хромосомы в Европе.

ГАПЛОГРУППА J-L255 (J1): от Передней Азии к пикам Восточного Кавказа

Распространение гаплогруппы **J-L255** (Рис. 2.30) в картографируемом ареале охватывает преимущественно его юго-восточные области: Кавказ, Малую Азию, Северное Причерноморье, Балканский полуостров; небольшими зонами – юг Аппенинского полуострова и Франции, юго-запад Пиренейского полуострова. В пределах региона максимальных частот – Кавказа – гаплогруппа **J-L255** выделяет народы Восточного Кавказа, где на её долю приходится львиная доля всего генофонда. Максимума гаплогруппа **J-L255** достигает в Дагестане (у кубачинцев, даргинцев, табасаранцев и аварцев ее частоты колеблются от 63 до 98%), и снижается до 44% у лезгин и 21% у чеченцев. На территории Малой Азии доля

гаплогруппы **J-L255** составляет от 5% до 15%.

ГАПЛОГРУППА J-L228 (J2) В ЦЕЛОМ

Карта распространения гаплогруппы **J-L228 (J2)** рисует иную картину (рис. 2.31). В отличие от большинства рассмотренных выше гаплогрупп, **J-L228 (J2)** распространена с высокими частотами не в Европе, а на Ближнем Востоке и в Северной Африке. Конечно, ее ареал заходит и в соседние с этими регионами южные области Европы: Испанию (особенно в ее южные районы), Италию (также особенно южную), юг Балканского полуострова. Но максимальных частот (красный цвет на карте) эта гаплогруппа достигает в некоторых популяциях Северного Кавказа. Как было показано в нашем исследовании [Balanovsky et al., 2011; глава 7 данной книги], а также в работе [Yunusbaev et al., 2012] кавказский максимум приурочен к популяциям нахской группы (чеченцам и ингушам).

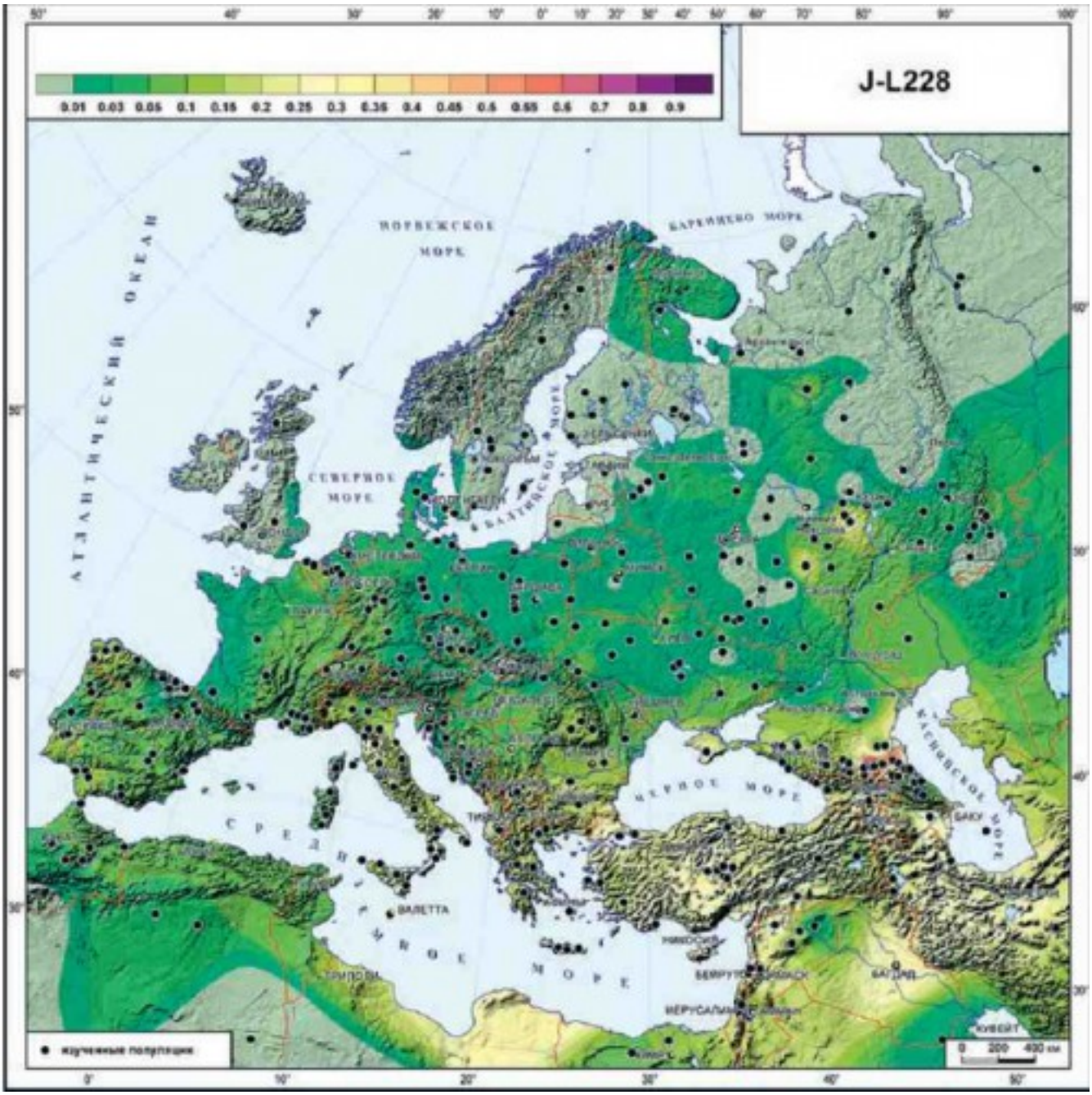


Рис. 2.31. География гаплогруппы J-L228 (J2) Y-хромосомы в Европе.

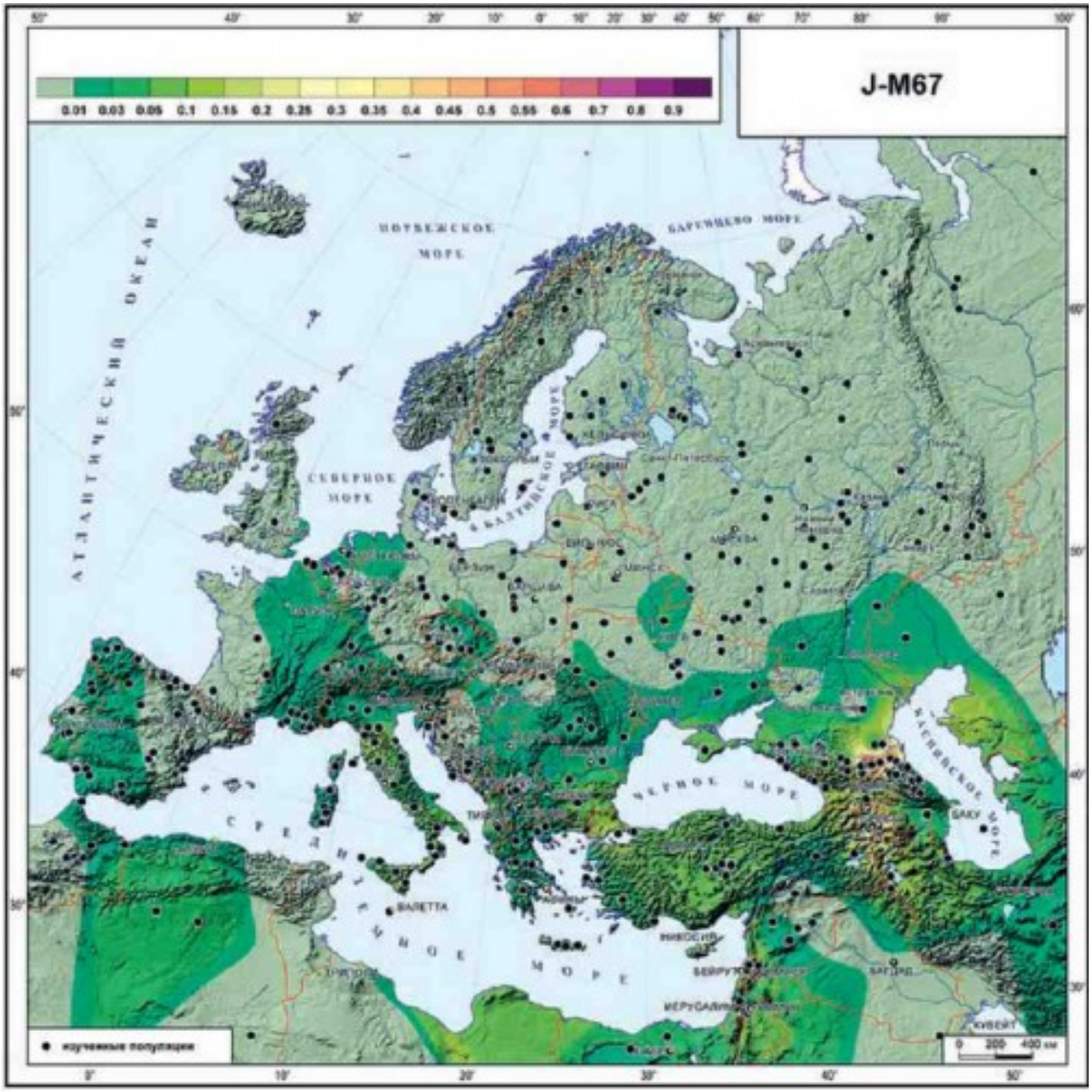


Рис. 2.32. География гаплогруппы J-M67 Y-хромосомы в Европе

ГАПЛОГРУППА J-L152 И ЕЁ СУБВАРИАНТ J-M67

География гаплогруппы **J-L152** на территории Европы довольно обширна: зона низких частот тянется с северо-запада Балканского полуострова через Центральную Европу и до Пиренейского полуострова. Зона повышенных частот (от 15%) охватывает Малую Азию и Кавказ. Практически повторяет эту закономерность, но несколько в более узком географическом охвате и в целом с более низкими частотами, распространение ее «сыновней» ветви – гаплогруппы **J-M67** (рис. 2.32). Однако при этом гаплогруппа **J-M67** по своей частоте больше приурочена к Кавказу, составляя на территории Малой Азии не более 13% генофонда.

ГАПЛОГРУППА J-L282

Распространение гаплогруппы **J-L282** в Европе (рис. 2.33) заметно отличается от предыдущей ветви. На фоне обширной зоны

низких частот выделяются три области, где доля гаплогруппы **J-L282** в генофонде повышена до 10-15%: север Фенноскандии (правда, этот максимум опирается лишь на данные по одной популяции), Поволжье (популяция мордвы мокша) и север Балканского полуострова (несколько популяций албанцев).

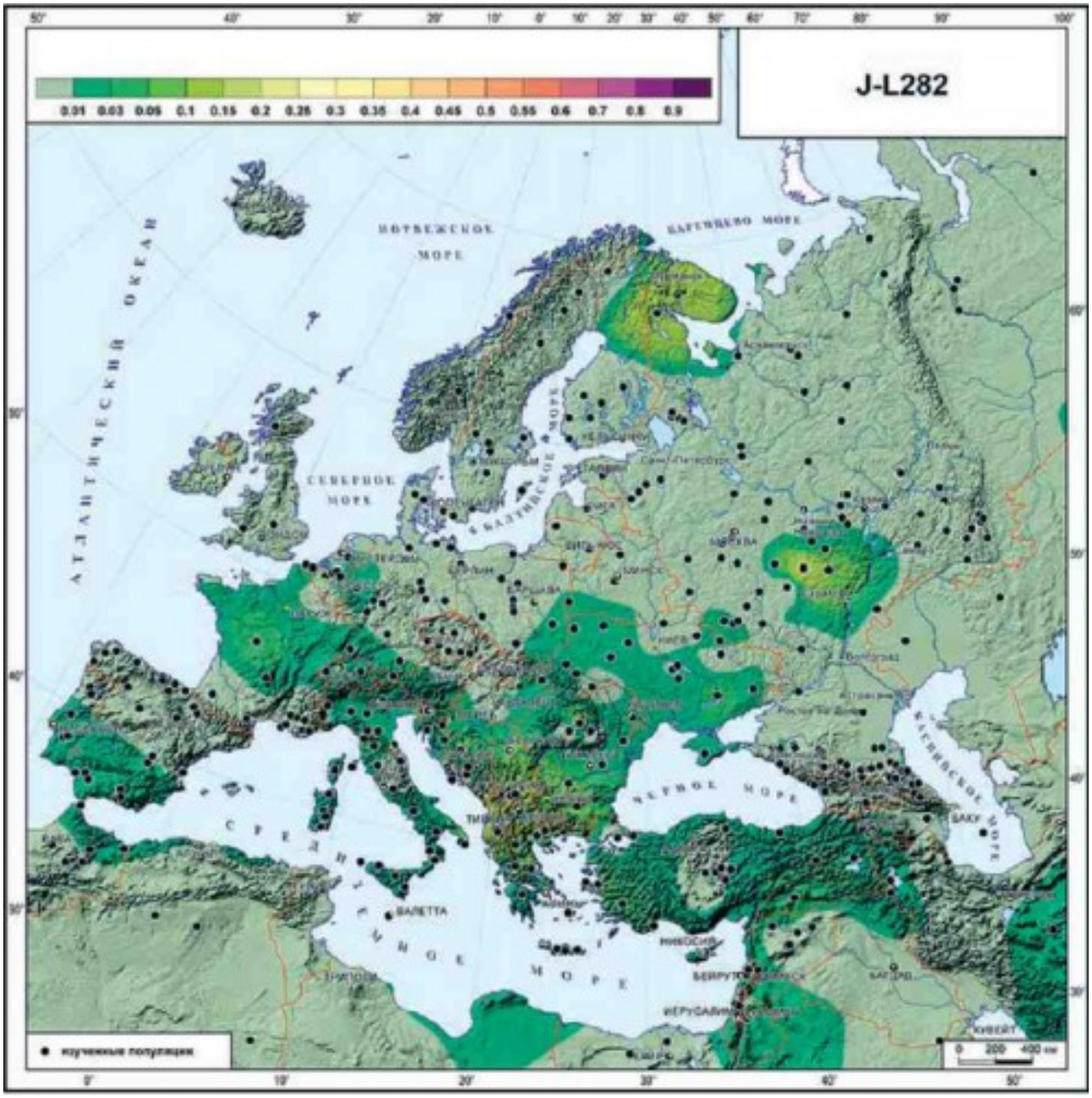


Рис. 2.33. География гаплогруппы J-L282 Y-хромосомы в Европе.

РЕДКИЕ ГАПЛОГРУППЫ L, Q, T

ГАПЛОГРУППА L-M11

Гаплогруппа **L-M11** (рис. 2.34) в Европе приурочена к юго-восточным регионам (за исключением единичного случая в Бельгии): Крымский полуостров, европейская часть Турции и Северный Кавказ. При этом частота гаплогруппы **L-M11** плавно увеличивается в юго-восточном направлении, достигая 14% на территории Восточного Кавказа у чеченцев и 13% на северо-востоке Малой Азии у турок. Далее ее частота повышается на Ближнем и Среднем Востоке, достигая индийского максимума

уже далеко за пределами картографируемого ареала.

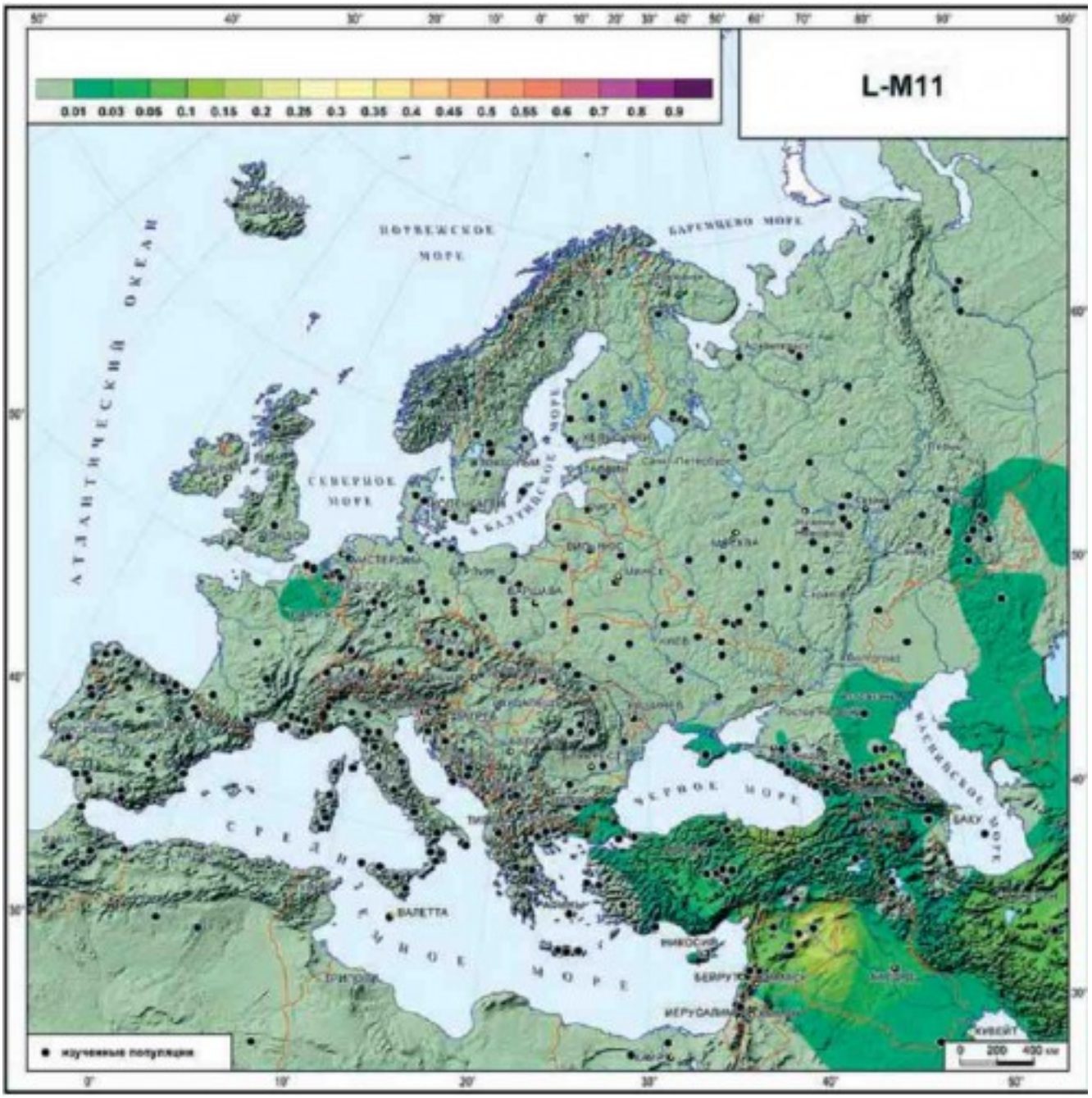


Рис. 2.34. География гаплогруппы L-M11 Y-хромосомы в Европе.

ГАПЛОГРУППА Q-M242

Гаплогруппа **Q-M242** в Европе практически не встречается, за исключением нескольких точек с низкими частотами (до 3%) в Центральной и Восточной Европе, на Крымском полуострове и в восточной половине Малой Азии (рис. 2.35). Плавным коридором от северо-западного побережья Каспийского моря далее на восток с постепенным ростом частоты ареал гаплогруппы **Q-M242** переходит в Центральную Азию и Сибирь, где она достигает своего максимума.

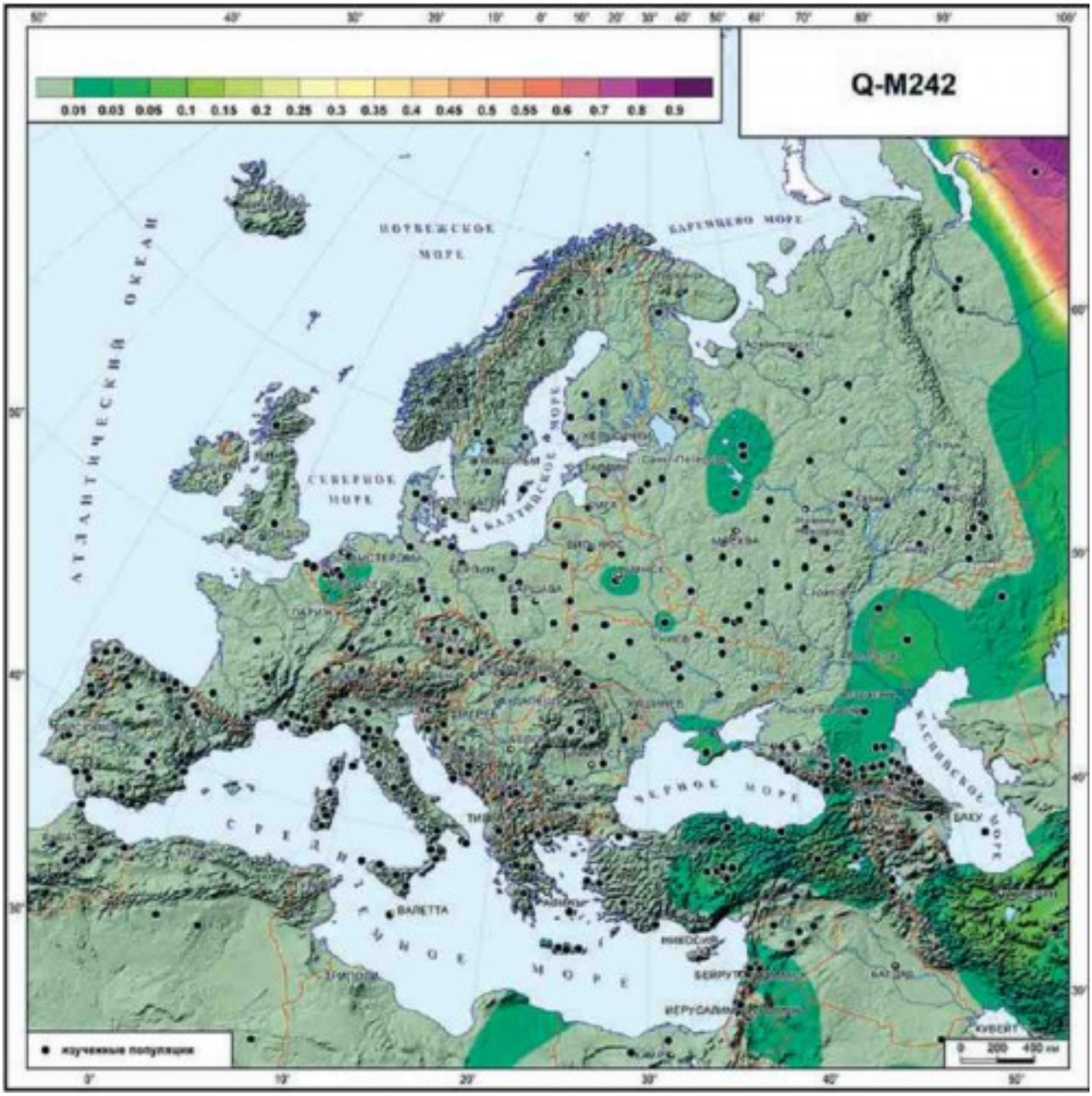


Рис. 2.35. География гаплогруппы Q-M242 Y-хромосомы в Европе.

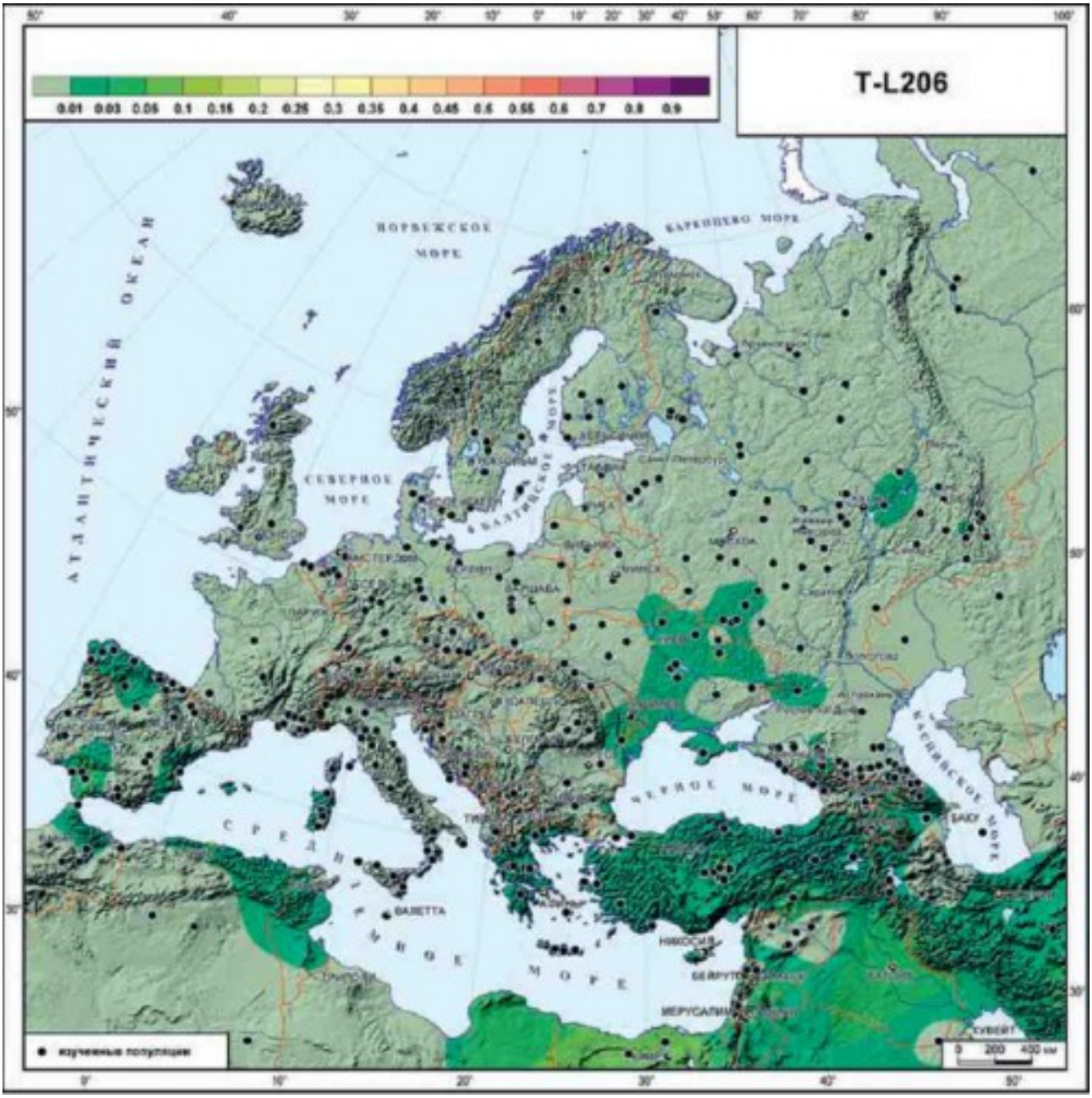


Рис. 2.36. География гаплогруппы T-L206 Y-хромосомы в Европе.

ГАПЛОГРУППА T

Частота гаплогруппы **T-L206** в народонаселении Европы не превышает 5% (рис. 2.36). Ее ареал в Европе лоскутный и сводится на западе к трем узким областям на Пиренейском полуострове и в Сардинии, а на востоке – к зоне в Северном Причерноморье с переходом на северо-восток в украинскую лесостепь, единичными случаями в Поволжье у казанских татар и на Северном Кавказе у кубанских ногайцев. За пределами Европы частота гаплогруппы T столь же невелика, но зато ее ареал становится уже не лоскутным, а почти непрерывным, охватывая всю Малую Азию, Ближний Восток и северо-восток Африки.

Y-ГЕНОФОНД ЕВРОПЫ — ПРИНЦИП ПАЗЗЛОВ

Таким образом, проведенное исследование изменчивости Y-хромосомы в популяциях Европы, основанное на объединении обширных собственных данных с литературными, подтвердило и уточнило вывод о том, что основной чертой структурированности генофонда является четкое выделение географических зон, в каждой из которых преобладает своя гаплогруппа. Это убедительно демонстрируют карты распределения гаплогрупп (рис. 2.2.-2.36).

Однако при размещении данных по каждой гаплогруппе на отдельной карте трудно отследить перекрывание – или же, напротив, не перекрывание — ареалов гаплогрупп. Поэтому мы совместили зоны распространения всех гаплогрупп на одной карте (рис. 2.37). На этом рисунке контур каждой из девяти основных европейских гаплогрупп строго соответствует территории, на которой частота этой гаплогруппы выше 35%, т.е. более трети генофонда. Можно видеть, что каждая гаплогруппа действительно занимает свой собственный ареал. Области, остающиеся белыми, невелики – это те территории, на которых разнообразие гаплогрупп высоко и ни одна гаплогруппа не достигает уровня 35%.

Полученная карта ярко демонстрирует «принцип паззлов» — высокую географическую специфичность гаплогрупп Y-хромосомы. Благодаря этому на каждой территории, хотя и присутствует много гаплогрупп, но доминируют лишь одна-две. Таким образом генофонд Европы оказывается составлен, как из паззлов, из ареалов преимущественного распространения разных гаплогрупп.



Рис. 2.37. Структура генофонда Европы по Y-хромосоме: «принцип паззлов».

В каждой географической части Европы доминирует одна гаплогруппа, редко встречающаяся в остальных частях. Карта показывает, к каким частям Европы приурочена каждая из основных гаплогрупп. Карта основана на точных значениях частот. Цветом показаны зоны с частотой гаплогруппы выше порогового значения 0,35 (то есть на выделенных цветом территориях более трети генофонда относится к данной гаплогруппе).

[1] Отметим в скобках, что объективная приуроченность данной гаплогруппы к славянским популяциям на данной весьма ограниченной территории, к сожалению, стала одним из поводов к столь распространенному на любительских форумах в интернете навешиванию «славянского» ярлыка на всю гаплогруппу R1a. Но такая привязка гаплогруппы — на всем протяжении ее евразийского ареала в пространстве и несоизмеримого со славянством протяженного существования во времени — к одной лишь славянской лингвистической группе, увы, уже не только граничит со лженаукой, но и переходит эту грань.