

МАТРИЛИНЕЙНАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ИРАНСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Левон Епископосян

Институт молекулярной биологии НАН, Армении

Abstract

Due to its central geographical position and vicinity to major migratory routes, Iran has played a pivotal role in human prehistoric and historic movements between Africa, Asia and Europe. Here, we review the recently published papers on the genetic structure of the Iranian populations based on the mitochondrial genomes. Population genetic studies help to elucidate the expansion patterns and directions of population movements which have left deep demographic traces on this area. The principal inferences of these studies are the following. All Iranian groups display high level of diversity comparable to other groups from the Caucasus, Anatolia and Europe. The results of classifications point to close genetic affinity of Persians and Qashqais to each other and to Armenians, and Azeris from Iran to Georgians. By reconstructing the complete phylogeny of various mitochondrial lineages visible signals of both ancient and recent gene flow between the Iranian populations and the Arabian Peninsula, India, Near East and Europe were revealed. Overall, the results emphasize the key role of the Iranian Plateau as a rich source and active recipient of gene flow between culturally, linguistically and genetically distinct populations of the Middle East.

В статье представлен обзор работ в области генетической антропологии (преимущественно на основе маркеров митохондриальной ДНК, наследуемой по женской линии) по изучению влияния древних миграций и исторических событий на генетическую структуру иранских популяций. Исследованные группы обладают сходной структурой митохондриальных родословных и главным образом включают в себя западноевразийский компонент, представляющий около 90% всех образцов, а также весьма ограниченную порцию генетических вариантов из западной Европы, Южной Азии и Африки. Южноазиатское и африканское влияние более выражено у иранцев из южных провинций страны. Выявлена важная роль Иранского нагорья в качестве богатого источника и активного реципиента потока генов между культурно, лингвистически и генетически различающимися популяциями Среднего Востока.

Keywords

Iranian Populations, Mitochondrial DNA, Genetic Structure, Ancient Migrations

Иранские популяции, митохондриальная ДНК, генетическая структура, древние миграции

Благодаря своему географическому положению Средний Восток был ключевым перекрестком для распространения людей, играя важнейшую роль в миграциях как внутри региона, так и за его пределами (Cavalli-Sforza 1996; Regueiro et al. 2006). Главнейшим и продолжительным по воздействию механизмом в этом процессе была адаптация человека к географическим, топографическим и климатическим условиям окружающей среды, впоследствии приведшая к зарождению земледелия и появлению кочевого скотоводства. Огромное разнообразие народов, проживающих на данной территории, в определенной мере также является результатом влияния на этногенетические процессы факторов внешней среды – в частности, регионального ландшафта. Например, пустыни Дашт-э-Кавир и Дашт-э-Лут в

Иране и горы Гиндукуша в восточном Афганистане служили в качестве потенциальных барьеров (Quintana-Murci et al. 2001; Wells et al. 2001; Qamar et al. 2002; Shepard et al. 2006), а Баб-эль-Мандебский пролив и область вдоль южного побережья Ирана, Афганистана и Пакистана – Белуджистан – действовали как естественные коридоры для продвижения людей (Quintana-Murci et al. 1999; Stringer 2000). Более того, изменение внешних условий зачастую коренным образом преобразовало районы, ранее служившие в качестве проходов, в труднопреодолимые преграды, как в случае с Ормузским проливом (Cadenas et al. 2008).

Археологические исследования показывают, что территория Ирана была заселена вскоре после выхода анатомически современного человека за пределы Африки. Хотя палеолитическое и мезолитическое население и оставило отчетливые следы на Иранском нагорье, главное развитие событий, связанное с передвижением популяций человека и имевшее отчетливые генетические последствия, происходило здесь начиная с эпохи неолита (Cavalli-Sforza 1996; Edwards 1971; Quintana-Murci et al. 2004; Riehl et. 2013; Hovhannisyan et al. 2014). Это было связано с появлением в регионе Плодородного Полумесяца земледелия, а также, позже, с одомашниванием животных, что привело к быстрому распространению носителей этих инновационных технологий по всей Евразии (Forde 1948; Anthony 1986). Около 5 тыс. лет тому назад кочевое скотоводство распространилось на территории Центральной Азии и Юго-Восточной Европы, открыв тем самым возможность для быстрых передвижений больших групп людей (Zvelebil 1980). Расширение ареала новых технологий происходило параллельно с распространением дравидийских и индоевропейских языков в Южной Азии (Renfrew 1987; Cavalli-Sforza et al. 1988). Предполагается, что прото-эламо-дравидийский язык, вероятнее всего зародившийся в провинции Элам на юго-западе Ирана, распространялся на восток вместе с миграцией земледельцев в долину Инда и на полуостров Индостан в целом (Cavalli-Sforza et al. 1994; Renfrew 1996).

Между третьим и вторым тысячелетием до н.э. Иранское нагорье подверглось вторжению скотоводческих племен из степей Центральной Азии, которые принесли с собой индоиранский язык, заменивший дравидийские языки, вероятнее всего, посредством механизма доминирования элит (Renfrew 1987; Zvelebil 1995; Renfrew 1996).

Уже в начале первого тысячелетия до н.э. население Иранского нагорья включало в себя земледельцев и скотоводов, представлявших большое разнообразие племенных образований. С середины шестого века до н.э. на данной территории последовательно появляются империи (ахеменидская, парфянская и сасанидская), которые продержались, с кратким перерывом по причине вторжения войск Александра Македонского, более чем целое тысячелетие (Alizadeh 2010). В промежутке 7-13 вв. н.э. арабы-мусульмане, сельджуки и следовавшее затем нашествие тюрко-монголов сигнализировали появление здесь новых народов. Эти волны различных вторжений и чередующиеся миграции привели к существенным демографическим изменениям в регионе, которые добавили новые языки и культуры к

причудливой мозаике народов, которая к тому времени сложилась в Иране (Johanson 1998; Garthwaite 2005).

Выяснению влияния, оказанному многочисленными миграциями и историческими событиями на генетическую структуру иранских популяций, посвящен целый ряд работ в области генетической антропологии (преимущественно с использованием маркеров митохондриальной ДНК, передающейся по женской линии, т.е. матрилинейно), обзор которых приведен в данном сообщении.

Первые же исследования материнского генофонда иранцев выявили генетическую связь между иранскими популяциями и группами из Аравийского полуострова и Индии, появившуюся, вероятнее всего, в результате древних и относительно недавних генетических контактов между населением указанных регионов. Более того, региональное распределение определенных вариантов (гаплогрупп) митохондриальной ДНК свидетельствует о препятствующих потоку генов природных барьерах, которые представлены двумя главными иранскими пустынями и горной системой Загрос (Quintana-Murci et al. 2004; Metspalu et al. 2004; Terreros et al. 2011). Данный вывод был также подтвержден на основе анализа маркеров Y хромосомы, передающейся по отцовской линии, т.е. патрилинейно (Wells et al. 2001; Regueiro et al. 2006; Grugni et al. 2012). Кроме того, в представительной выборке иранских популяций было обнаружена редко встречающаяся сопряженность высокого уровня этнолингвистической изменчивости и слабого разнообразия маркеров митохондриальной ДНК, что может быть объяснено, в частности, как географическими факторами, так и культурно-лингвистическими различиями, действующими в качестве барьеров для генетического обмена (Farjadian et al. 2011).

Понятно, что наиболее полную картину о матрилинейном генофонде той или популяции дают результаты установления всей последовательности митохондриальной ДНК. Хотя за последние годы появился целый ряд статей о полном митохондриальном геноме у популяций Ближнего Востока и сопредельных территорий, иранские образцы в них были слабо представлены (Abu-Amero et al. 2007; Abu-Amero et al. 2008; Roostalu et al. 2007; Behar et al. 2008; Shlush et al. 2008; Kujanová et al. 2009; Cerný et al. 2011; Schönberg et al. 2011; Musilová et al. 2011; Al-Abri et al. 2012; Fernandes et al. 2012; Pala et al. 2012), что не давало возможности проведения всеобъемлющего филогенетического и демографического анализа. В недавней нашей публикации (Derenko et al. 2013) впервые проанализирована достаточно репрезентативная выборка, отражающая большинство провинций и этнических групп, со специальным вниманием к трем этническим группам – ираноязычным персам, а также тюркоязычным кашкайцам и азерам.

В целом анализ митохондриальной ДНК выявляет чрезвычайно высокий уровень генетической изменчивости в иранских популяциях, сопоставимый с другими группами из Южного Кавказа, Анатолии и Европы. В результате проведенной классификации не обнаружено заметной связи между какой-либо региональной и лингвистической группой из Анатолии или Кавказа и иранскими популя-

цами; установлено лишь близкое генетическое родство ираноязычных персов с армянами и тюркоязычными кашкайцами, что свидетельствует об их происхождении из общего материнского генофонда. В то же время, иранские азербайджанцы оказались генетически наиболее близкими к грузинам. В этой связи следует особо отметить локализацию в генетическом пространстве азербайджанцев Южного Кавказа, которые, несмотря на их предполагаемое общее происхождение с иранскими азербайджанцами, классифицируются совершенно отдельно и занимают промежуточное положение между группировками “азери/грузины” и “турки/иранцы”. Интересно, что в результате классификации не выявлено объединения исследованных популяций по принципу их географической и/или генетической близости (см. рис.). Так, тюркоязычные кашкайцы, азербайджанцы и турки располагаются совершенно отдаленно друг от друга, хотя в одном из недавних сообщений было обнаружено некоторое сходство между последними двумя группами, также основанное на полной последовательности митохондриальной ДНК (Schönberg et al. 2011).

Иранские популяции, исследованные различными авторами (Quintana-Murci et al. 2004; Metspalu et al. 2004; Terreros et al. 2011), обладают сходной структурой митохондриальных родословных и главным образом включают в себя западноевразийский компонент, представляющий около 90% всех образцов, а также весьма ограниченную порцию генетических вариантов из западной Европы, Южной Азии и Африки. Южноазиатское и африканское влияние более выражено у иранцев из южных провинций страны.

Полученные результаты подтверждают, что популяции из Ирана, Анатолии, Кавказа и Аравийского полуострова в совокупности обладают одинаковым набором женских генетических родословных, хотя между ними (популяциями) и существуют значительные различия в частотах гаплогрупп (Quintana-Murci et al. 2004; Abu-Amero et al. 2007; Derenko et al. 2013). Филогенетический анализ указывает на происхождение некоторых наиболее распространенных женских родословных на территории Ирана или в прилегающих оазисах вокруг Персидского залива, а затем их распространение по разным направлениям. Так, гаплогруппа HV2, имеющая возраст 36-42 тыс. лет, вероятнее всего, возникла на территории Ирана между временем появления здесь современных людей и последним ледниковым периодом. В результате повторных миграционных волн носители указанного генетического варианта перебрались на восток и оказались на территории Индии, где возраст данной гаплогруппы значительно меньше – 19-22 тыс. лет.

О древних миграциях с территории Ирана на Индостан указывают и особенности географического распределения гаплогруппы U7. Время распространения данной матрилинейной родословной в промежутке 30-50 тыс. лет тому назад свидетельствует о ее продолжительной генетической непрерывности (континуме) на территории, простирающейся от Ближнего Востока, через северо-западную Индию, до северных областей Центральной Азии (Metspalu et al. 2004).

При генетическом анализе митохондриальной ДНК персов и кашкайцев получены свидетельства постоянного роста численности их предковых популяций

в течение почти 24 тыс. лет вплоть до наших дней, хотя промежуток 14-24 тыс. лет тому назад, как предполагается, в прибрежных зонах Персидского залива был очень засушливым (Rose 2010). Несомненно, что это повлияло на численность и мобильность охотников-собирателей по причине изменения и исчезновения внутренних саванн Аравийского полуострова и заставило их преимущественно полагаться на береговые ресурсы, поскольку огромные пространства плодородной земли в бассейре залива были не защищенными от воздействия палящего солнца (Rose 2010). Это изменение климата и ландшафта может объяснить распространение огромных масс людей через регион Персидского залива, используя в качестве промежуточных пунктов немногочисленные сохранившиеся оазисы.

Резюмируя обзор, можно заключить, что исследования в области генетической антропологии в первую очередь подчеркивают важную роль Иранского нагорья в качестве богатого источника и активного реципиента потока генов между культурно, лингвистически и генетически различающимися популяциями Среднего Востока. Дальнейшее изучение изменчивости полногеномной последовательности митохондриальной ДНК, патрилинейно наследуемой Y хромосомы, а также аутосомных маркеров с использованием методов широкогеномного анализа в различных популяциях Ирана позволит более детально восстановить генетическую историю народов данного региона, а также реконструировать направления их древних миграций.

БИБЛИОГРАФИЯ

- Abu-Amero, K.K., González, A.M., Larruga, J.M., Bosley, T.M., Cabrera, V.M. (2007), "Eurasian and African mitochondrial DNA influences in the Saudi Arabian population", *BMC Evol Biol*, 7: 32.
- Abu-Amero, K.K., Larruga, J.M., Cabrera, V.M., González, A.M. (2008), "Mitochondrial DNA structure in the Arabian Peninsula", *BMC Evol Biol*, 8: 45.
- Al-Abri, A., Podgorná, E., Rose, J.I., Pereira, L., Mulligan, C.J., Silva, N.M., Bayoumi, R., Soares, P., Cerný, V. (2012), "Pleistocene-Holocene boundary in Southern Arabia from the perspective of human mtDNA variation", *Am J Phys Anthropol*, 149: 291–298.
- Alizadeh, A. (2010), "The Rise of the Highland Elamite State in Southwestern Iran", *Curr Anthropol*, 51: 353–383.
- Anthony, D.W. (1986), "The "Kurgan culture", Indo-European origins, and the domestication of the horse: a reconsideration", *Curr Anthropol*, 27: 291–313.
- Behar, D.M., Metspalu, E., Kivisild, T., Rosset, S., Tzur, S., Hadid, Y., Yudkovsky, G., Rosengarten, D., Pereira, L., Amorim, A., Kutuev, I., Gurwitz, D., Bonne-Tamir, B., Villems, R., Skorecki, K. (2008), "Counting the founders: the matrilineal genetic ancestry of the Jewish Diaspora", *PLoS One*, 3: e2062.

- Cadenas, A.M., Zhivotovsky, L.A., Cavalli-Sforza, L.L., Underhill, P.A., Herrera, R.J. (2008), "Y-chromosome diversity characterizes the Gulf of Oman", *Eur J Hum Genet*, 16: 374–386.
- Cavalli-Sforza, L.L. (1996), "The spread of agriculture and nomadic pastoralism: insights from the genetics, linguistics and archaeology", D.R. Harris (ed.), *The origins and spread of Agriculture and Pastoralism in Eurasia*, London: University College London Press: 51–59.
- Cavalli-Sforza, L.L., Menozzi, P., Piazza, A. (1994), "The History and Geography of Human Genes", Princeton: Princeton University Press: 1088 p.
- Cavalli-Sforza, L.L., Piazza, A., Menozzi, P., Mountain, J. (1988), "Reconstruction of human evolution: bringing together genetic, archaeological, and linguistic data", *Proc Natl Acad Sci USA*, 85: 6002–6006.
- Cerný, V., Mulligan, C.J., Fernandes, V., Silva, N.M., Alshamali, F., Non, A., Harich, N., Cherni, L., El Gaaied, A.B., Al-Meerri, A., Pereira, L. (2011), "Internal diversification of mitochondrial haplogroup R0a reveals post-last glacial maximum demographic expansions in South Arabia", *Mol Biol Evol*, 28: 71–78.
- Derenko, M., Malyarchuk, B., Bahmanimehr, A., Denisova, G., Perkova, M., Farjadian, S., Yepiskoposyan, L. (2013), "Complete mitochondrial DNA diversity in Iranians", *PLOS ONE*, 8(11): e80673.
- Edwards, I.S., Gadd, C.J., Hammond, N.L. (1971), "The Cambridge Ancient History", Vol. 1, Part 2: *Early History of the Middle East*, Cambridge: Cambridge University Press: 1080 p.
- Farjadian, S., Sazzini, M., Tofanelli, S., Castrì, L., Taglioli, L., Pettener, D., Ghaderi, A., Romeo, G., Luiselli, D. (2011), "Discordant patterns of mtDNA and ethnolinguistic variation in 14 Iranian ethnic groups", *Hum Hered*, 72: 73–84.
- Fernandes, V., Alshamali, F., Alves, M., Costa, M.D., Pereira, J.B., Silva, N.M., Cherni, L., Harich, N., Cerny, V., Soares, P., Richards, M.B., Pereira, L. (2012), "The Arabian cradle: mitochondrial relicts of the first steps along the southern route out of Africa", *Am J Hum Genet*, 90: 347–355.
- Forde, C.D. (1948), "Habitat, economy and society: a geographical introduction to ethnology", London: Methuen & Co: 500 p.
- Garthwaite, G.R. (2005), "The Persians", Oxford: Blackwell's: 311 p.
- Grugni, V., Battaglia, V., Hooshyar Kashani, B., Parolo, S., Al-Zahery, N., Achilli, A., Olivieri, A., Gandini, F., Houshmand, M., Sanati, M.H., Torroni, A., Semino, O. (2012), "Ancient migratory events in the Middle East: new clues from the Y-chromosome variation of modern Iranians", *PLoS One*, 7: e41252.
- Hovhannisyan, A., Khachatryan, Z., Haber, M., Hrechdakian, P., Karafet, T., Zalloua, P., Yepiskoposyan, L. (2014), "Different waves and directions of Neolithic migrations in the Armenian Highland", *Investigative Genetics*, 5: 15.
- Johanson, L. (1998), "The history of Turkic", L. Johanson; E. Crato (eds.), *The Turkic languages*, London: Routledge: 81–126.

- Kujanová, M., Pereira, L., Fernandes, V., Pereira, J.B., Cerný, V. (2009), "Near Eastern Neolithic genetic input in a small oasis of the Egyptian Western Desert", *Am J Phys Anthropol*, 140: 336–346.
- Metspalu, M., Kivisild, T., Metspalu, E., Parik, J., Hudjashov, G., Kaldma, K., Serk, P., Karmin, M., Behar, D.M., Gilbert, M.T., Endicott, P., Mastana, S., Papiha, S.S., Skorecki, K., Torroni, A., Villems, R. (2004), "Most of the extant mtDNA boundaries in south and southwest Asia were likely shaped during the initial settlement of Eurasia by anatomically modern humans", *BMC Genet*, 5: 26.
- Musilová, E., Fernandes, V., Silva, N.M., Soares, P., Alshamali, F., Harich, N., Cherni, L., Gaaied, A.B., Al-Meer, A., Pereira, L., Cerný, V. (2011), "Population history of the Red Sea - genetic exchanges between the Arabian Peninsula and East Africa signaled in the mitochondrial DNA HV1 haplogroup", *Am J Phys Anthropol*, 145: 592–598.
- Pala, M., Olivieri, A., Achilli, A., Accetturo, M., Metspalu, E., Reidla, M., Tamm, E., Karmin, M., Reisberg, T., Hooshiar Kashani, B., Perego, U.A., Carossa, V., Gandini, F., Pereira, J.B., Soares, P., Angerhofer, N., Rychkov, S., Al-Zahery, N., Carelli, V., Sanati, M.H., Houshmand, M., Hatina, J., Macaulay, V., Pereira, L., Woodward, S.R., Davies, W., Gamble, C., Baird, D., Semino, O., Villems, R., Torroni, A., Richards, M.B. (2012), "Mitochondrial DNA signals of late glacial recolonization of Europe from Near Eastern refugia", *Am J Hum Genet*, 90: 915–924.
- Qamar, R., Ayub, Q., Mohyuddin, A., Helgason, A., Mazhar, K., Mansoor, A., Zerjal, T., Tyler-Smith, C., Mehdi, S.Q. (2002), "Y chromosomal DNA variation in Pakistan", *Am J Hum Genet*, 70: 1107–1124.
- Quintana-Murci, L., Chaix, R., Wells, R.S., Behar, D.M., Sayar, H., Scozzari, R., Rengo, C., Al-Zahery, N., Semino, O., Santachiara-Benerecetti, A.S., Coppa, A., Ayub, Q., Mohyuddin, A., Tyler-Smith, C., Qasim Mehdi, S., Torroni, A., McElreavey, K. (2004), "Where west meets east: the complex mtDNA landscape of the southwest and Central Asian corridor", *Am J Hum Genet*, 74: 827–845.
- Quintana-Murci, L., Krausz, C., Zerjal, T., Sayar, S.H., Hammer, M.F., Mehdi, S.Q., Ayub, Q., Qamar, R., Mohyuddin, A., Radhakrishna, U., Jobling, M.A., Tyler-Smith, C., McElreavey, K. (2001), "Y-chromosome lineages trace diffusion of people and languages in southwestern Asia", *Am J Hum Genet*, 68: 537–542.
- Quintana-Murci, L., Semino, O., Bandelt, H.J., Passarino, G., McElreavey, K., Santachiara-Benerecetti, A.S. (1999), "Genetic evidence of an early exit of Homo sapiens sapiens from Africa through eastern Africa", *Nat Genet*, 23: 437–441.
- Regueiro, M., Cadenas, A.M., Gayden, T., Underhill, P.A., Herrera, R.J. (2006), "Iran: Tricontinental nexus for Y-driven migration", *Hum Hered*, 61: 132–143.
- Renfrew, C. (1987), "Archaeology and Language: The Puzzle of Indo-European Origins", London: Jonathan Cape, 346 p.
- Renfrew, C. (1996), "Language families and the spread of farming", D.R. Harris (ed.), *The origins and spread of Agriculture and Pastoralism in Eurasia*, London: University College London Press: 70–92.

- Riehl, S., Zeidi, M., Conard, N.J. (2013), "Emergence of agriculture in the foothills of the Zagros Mountains of Iran", *Science*, 341: 65–67.
- Roostalu, U., Kutuev, I., Loogväli, E.L., Metspalu, E., Tambets, K., Reidla, M., Khusnutdinova, E.K., Usanga, E., Kivisild, T., Villems, R. (2007), "Origin and expansion of haplogroup H, the dominant human mitochondrial DNA lineage in West Eurasia: the Near Eastern and Caucasian perspective", *Mol Biol Evol*, 24: 436–448.
- Rose, J.I. (2010), "New light on human prehistory in the Arabo-Persian Gulf Oasis", *Curr Anthropol*, 51: 849–883.
- Schönberg, A., Theunert, C., Li, M., Stoneking, M., Nasidze, I. (2011), "High-throughput sequencing of complete human mtDNA genomes from the Caucasus and West Asia: high diversity and demographic inferences", *Eur J Hum Genet*, 19: 988–994.
- Shepard, E.M., Herrera, R.J. (2006), "Genetic encapsulation among Near Eastern populations", *J Hum Genet*, 51: 467–476.
- Shlush, L.I., Behar, D.M., Yudkovsky, G., Templeton, A., Hadid, Y., Basis, F., Hammer, M., Itzkovitz, S., Skorecki, K. (2008), "The Druze: a population genetic refugium of the Near East", *PLoS One*, 3: e2105.
- Stringer, C.B. (2000), "Coasting out of Africa", *Nature*, 405: 24–27.
- Terreros, M.C., Rowold, D.J., Mirabal, S., Herrera, R.J. (2011), "Mitochondrial DNA and Y-chromosomal stratification in Iran: relationship between Iran and the Arabian Peninsula", *J Hum Genet*, 56: 235–246.
- Wells, R.S., Yuldasheva, N., Ruzibakiev, R., Underhill, P.A., Evseeva, I., Blue-Smith, J., Jin, L., Su, B., Pitchappan, R., Shanmugalakshmi, S., Balakrishnan, K., Read, M., Pearson, N.M., Zerjal, T., Webster, M.T., Zholoshvili, I., Jamarjashvili, E., Gambarov, S., Nikbin, B., Dostiev, A., Aknazarov, O., Zalloua, P., Tsoy, I., Kitaev, M., Mirrakhimov, M., Chariev, A., Bodmer, W.F. (2001), "The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity", *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 10244–10249.
- Zvelebil, M. (1980), "The rise of the nomads in Central Asia", A. Sherratt (ed.), *The Cambridge encyclopedia of archaeology*, New York: Crown: 252–256.
- Zvelebil, M. (1995), "At the interface of archaeology, linguistics and genetics: Indo-European dispersals and the agricultural transition in Europe", *J Eur Archaeol*, 3: 33–70.

Рис. Результаты классификации методом многомерного шкалирования популяций Ирана, Анатолии, Кавказа и Европы на основе генетических расстояний, рассчитанных из полногеномных митохондриальных последовательностей. (Derenko et al. 2013).

