

# Insights into the Middle Eastern paternal genetic pool in Tunisia: high prevalence of T-M70 haplogroup in an Arab population

[ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC8333252](https://ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC8333252)

Sci Rep. 2021; 11: 15728.

Publikováno online 3. srpna 2021 doi: [10.1038/s41598-021-95144-x](https://doi.org/10.1038/s41598-021-95144-x)  
PMCID: PMC8333252

PMID: [34344940](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34344940/)

## Pohledy na blízkovýchodní otcovský genetický fond v Tunisku: vysoká prevalence haploskupiny T-M70 v arabské populaci

[Sarrah Elkamel](#) <sup>1</sup>, [Sofia L. Marques](#) <sup>2, 3</sup>, [Luis Alvarez](#) <sup>2, 3</sup>, [Veronica Gomes](#) <sup>2, 3</sup>, [Sami Boussetta](#) <sup>1</sup>, [Soufia Mourali-Chebil](#) <sup>1</sup>, [Houssein Khodiet-El-Khil](#) <sup>4</sup>, [Lotfi Cherni](#) <sup>5</sup>, [Ben -Elgaaied](#) <sup>1</sup> a [Maria J. Prata](#) <sup>2, 3, 6</sup>

[Informace o autorovi](#) [Poznámky k článku](#) [Informace o autorských právech a licenci](#) [Odmítnutí odpovědnosti](#)

[Jít do:](#)

### Abstraktní

Abychom získali nové poznatky o otcovských liniích tuniských populací, byla diverzita chromozomů Y hodnocena ve dvou populacích patřících do arabské genealogické linie, Kairouan a Wesletia, a také ve čtyřech tuniských andaluských populacích, Testour, Slouguia, Qalaat-El-Andalous a El Alia. Arabové z Kairouanu odhalili 73,47 % E-M81 a blízkou příbuznost s berberskými skupinami, což naznačuje, že jsou pravděpodobně arabskými Berbery, kteří se jasně odlišují od Arabů z Wesletie, kteří měli nejvyšší frekvenci (71,8 %) blízkovýchodní složky, jaká kdy byla pozorována v Severní Africe. U tuniských Andalusanů do značné míry převažovala severoafriická složka, následovaná blízkovýchodním příspěvkem. Globální srovnávací analýza zdůraznila heterogenitu tuniských populací, mezi nimiž jako celek

dominovaly v sadě linií, které byly připisovány autochtonnímu berberskému původu (71,67 %), vedle složky v podstatě blízkovýchodní těžby (18,35 %) a signatur subsaharské (5,2 %), evropské (3,45 %) a asijské (1,33 %) příspěvků. Pozoruhodná frekvence T-M70 ve Wesletii (17,4 %) vedla k upřesnění jeho fylogeografické analýzy, což umožnilo potvrdit jeho blízkovýchodní původ, ačkoliv byly také detekovány známky místního vývoje v severní Africe. Důkazy byly jasné o starověkém zavedení linií T do regionu, pravděpodobně od neolitu spojených s rozšířením zemědělství. Pozoruhodná frekvence T-M70 ve Wesletii (17,4 %) vedla k upřesnění jeho fylogeografické analýzy, což umožnilo potvrdit jeho blízkovýchodní původ, ačkoliv byly také detekovány známky místního vývoje v severní Africe. Důkazy byly jasné o starověkém zavedení linií T do regionu, pravděpodobně od neolitu spojených s rozšířením zemědělství. Pozoruhodná frekvence T-M70 ve Wesletii (17,4 %) vedla k upřesnění jeho fylogeografické analýzy, což umožnilo potvrdit jeho blízkovýchodní původ, ačkoliv byly také detekovány známky místního vývoje v severní Africe. Důkazy byly jasné o starověkém zavedení linií T do regionu, pravděpodobně od neolitu spojených s rozšířením zemědělství.

**Oborové pojmy:** Genetika, Populační genetika

Jít do:

## Úvod

---

Severní Afrika zažila od starověku bohatou a složitou populační historii, což je pochopitelné vzhledem k její strategické poloze přes jižní část Středozemního moře. Tunisko, nejsevernější země Afriky, má výsadní geografickou polohu představující křižovatku mezi Afrikou, Evropou a Blízkým východem. Podle archeologických a historických údajů docházelo v Tunisku k osídlení lidských populací přicházejících z východu v různých prehistorických a historických migračních vlnách. V období neolitu, kultura Capsian<sup>3</sup>, která vzkvétala v Maghrebu před 10 000 až 5 000 lety, zanechala v dnešním jižním

Tunisku pozoruhodná místa, jak dokládají archeologické stopy v Gafse<sup>1-3</sup>. Vznik zemědělství a domestikace zvířat skvěle zachytily jeskynní malby a skalní rytiny v horách Jebel Ousselat<sup>4, 5</sup>. V historických dobách bylo Tunisko primárně osídleno autochtonními berberskými populacemi, které čelily příchodu postupných vln útočníků, z nichž většina pocházela z Blízkého východu: i) Feničané, původem z Libanonu, kteří založili Kartágo ve dvanáctém století před naším letopočtem; později ii) arabští muslimové, kteří dobyli region v sedmém století, což vedlo k založení Kairouanu, prvního islámského města v severozápadní Africe; a později iii) beduíni v důsledku invaze kmenů Banu Hilal přicházejících z Arabského poloostrova v jedenáctém století. Tato poslední událost by podnítila arabizaci a islamizaci mnoha berberských populací. Nedávno, v šestnáctém století, kdy bylo Tunisko začleněno do Osmanské říše, došlo k významné migraci tureckých lidí přicházejících z jiných východních osmanských území. Počátkem sedmnáctého století došlo k novému vlivu na tuniský populační scénář se vstupem „Andalusanů“, což je jméno dané muslimům prchajícím ze Španělska po úpadku muslimské nadvlády na Pyrenejském poloostrově, zahájeném dobytím al-Andalus v roce 711 a trvajícím až do pádu Granady v roce 1492<sup>6</sup>. Následující desetiletí byly pro muslimské komunity ve Španělsku bouřlivé časy, jejichž pronásledování vyvrcholilo v letech 1609 až 1614 konečným vyhnáním Moriscos (označení uděleno muslimům konvertovaným ke křesťanství) z celého národa, což byla masivní událost, během níž tisíce lidí bylo vyhnáno ze svých domovů, většina do severní Afriky<sup>7</sup>.

Již bylo provedeno několik studií s cílem porozumět genetické struktuře severoafrických lidských populací a rozpoznat původ a načasování migrací, které modelovaly současné populace. V této práci jsme se snažili jemně rozebrat variabilitu otcovského genetického fondu v Tunisku, abychom odvodili minulé populační interakce, zejména s ohledem na otcovské vstupy z Blízkého východu.

Předchozí práce s markery chromozomu Y<sup>8-22</sup> ukázaly, že v severní Africe jsou nejrozšířenější a nejběžnější linie Y E-M81, které dosahují průměrné frekvence 45 % v regionu<sup>15, 20, 21</sup> a předpokládá se, že mají velmi nedávný původ pravděpodobně v severozápadní Africe<sup>19</sup>, a J-M267, představující přibližně 30 % Severoafricanů a předpokládá se, že se rozšířily z Arabského poloostrova do severní Afriky, jak dokazuje například její úbytek z východu na západ prevalence. Existuje široká shoda o zdrojích J-M267 v severní Africe, což znamená mnohonásobné a dočasně odlišné expanze středovýchodních a arabských populací přes Středomoří. Ve skutečnosti, i když je tato haploskupina považována za jeden z podpisů šíření islámu z Arabského poloostrova<sup>15, 24-30</sup>, uchovává si také stopy o mnohem dřívější expanzi během neolitu jako součást dříve zmíněného kulturního komplexu Capsian, který byl zaveden v severní Africe spolu se zemědělstvím<sup>9, 12, 15, 29, 31</sup>.

Další haploskupina důsledně spojená s balíkem linií odpovědných za rychlou expanzi neolitických farmářů z Blízkého východu je J-M172<sup>25, 28, 32</sup>, o jehož nedávném rozšíření ve Středomoří se předpokládá, že bylo usnadněno kulturou námořního obchodu Féničané<sup>15</sup>. Kromě toho byly v některých severoafrických populacích příležitostně detekovány haploskupiny G-M201 a T-M184, o kterých se také předpokládá, že mají původ na Blízkém východě, a jejich distribuce také naznačuje jejich zapojení do neolitizace severní Afriky<sup>33, 34</sup>.

V této souvislosti jsme se snažili upřesnit poznatky o rozsahu otcovského blízkovýchodního příspěvku v Tunisku. Protože předchozí studie o tuniské populaci zahrnovaly především kosmopolitní občany, Berbery nebo „andaluské“ skupiny, stanovili jsme si za cíl obohatit katalog tuniských populací studiem Tunisánů, o nichž se tvrdilo, že mají silnější blízkovýchodní přínos. Za tímto účelem jsme hodnotili diverzitu Y-STR a Y-SNP ve vzorcích z Kairouanu a Wesletie, o kterých je známo, že patří k arabským genealogickým liniím. Kairouan, založený v 7. n. l., byl skutečně prvním islámským arabským městem v severní Africe, které se stalo

hlavním městem Ifriqiya (zhruba ekvivalentem moderního Tuniska) na pět století (7. až 11. nl). Nachází se zde Velká mešita,<sup>35,36</sup>. Naopak Wesletia je venkovské město obklopené na východě horami Jebel Ousselat, které uchovávají nejbohatší skalní umění v Tunisku od neolitu<sup>4,5</sup>. V předchozích pracích jsme již charakterizovali obě populace pro 15 autozomálních STR lokusů<sup>37</sup> a mtDNA HVS-I a HVS-II regiony<sup>38</sup>, což odhalilo shlukování populací ze severní Afriky a Středního východu<sup>37</sup> a dále ukázal, že na Blízkém východě převládal mateřský genetický fond tuniských populací starodávný substrát, což naznačuje, že migrační vlny v období paleolitu a neolitu musely být důležitějšími přispěvateli k této složce než mnohem novější islámská expanze, která přinesla masivní rozptýlení beduínů. 11. CE<sup>38</sup>.

V této práci jsme se zaměřili na rozpoznání otcovských blízkovýchodních linií v současných populacích nedávného arabského původu z Kairouanu a Wesletie a porovnali poznatky s těmi, které byly získány u čtyř dříve studovaných tuniských andaluských populací (Testour, Slouguia, Qalaat-El-Andalous a El<sup>Alia</sup>)<sup>39,40</sup>. Kromě toho byla provedena komplexní fylogenetická analýza haploskupiny T chromozomu Y na Středním východě po nábore dostupných dat z literatury, aby se dále objasnil rozsah toku genů z Blízkého východu do severoafrických populací.

Jít do:

## **Výsledek**

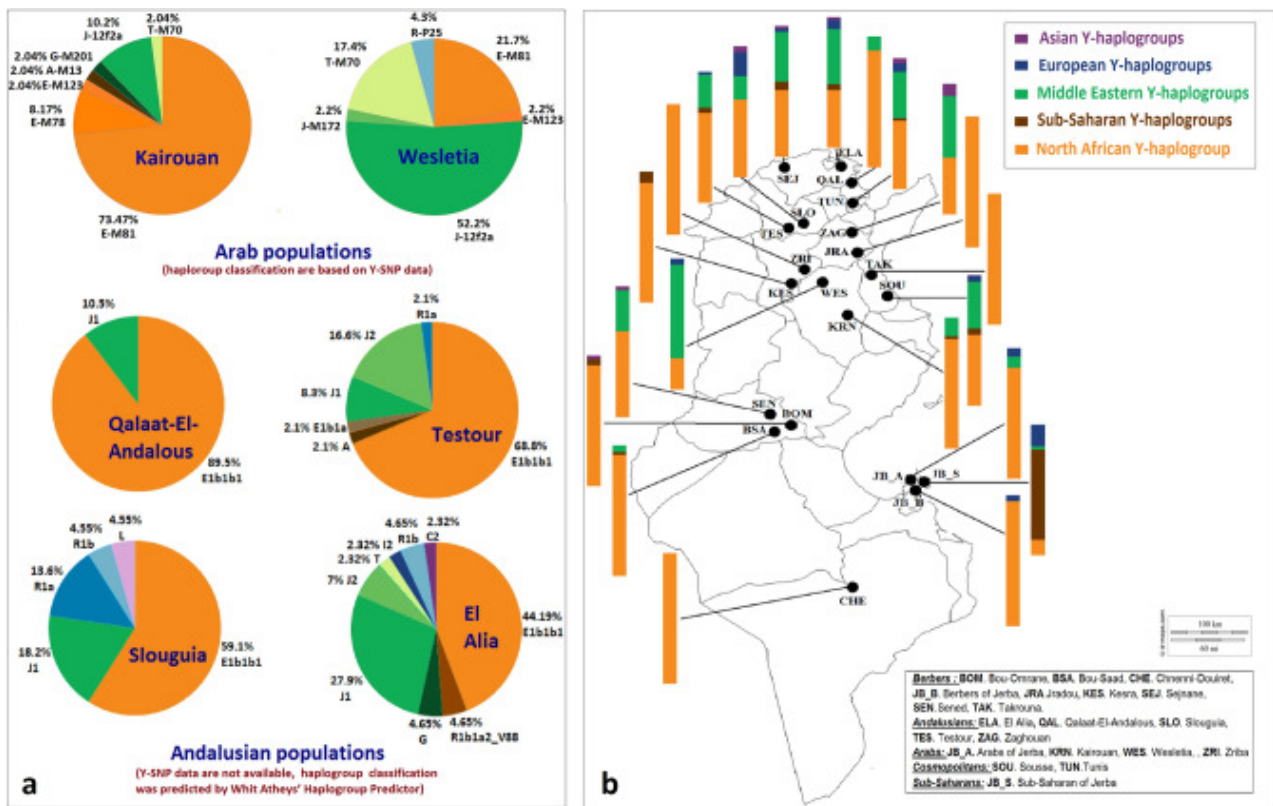
---

### **Distribuce chromozomálních haploskupin Y v tuniských populacích**

---

V této práci jsme analyzovali 23 Y-STR a 29 Y-SNP u tuniských Arabů z Kairouanu a Wesletie (haplotypy a haploskupiny v podpůrné informační tabulce S1). Abychom prozkoumali přínos mužských linií Středního východu v Tunisku, zaměřili jsme pozornost na distribuci chromozomálních haploskupin Y ve dvou studovaných arabských

populacích, ve čtyřech tuniských andaluských populacích (obr. 1a) a další tuniské populace (obr. 1b) dříve charakterizované (tabulka podpůrných informací [S2](#) ).



## Postava. 1

Distribuce haploskupin Y-chromozomu v arabských a andaluských populacích ( a ) a ve 21 tuniských populacích ( b ) (podrobnosti o frekvencích haploskupin Y-chromozomu v podpůrné informační tabulce [S2](#) ).

Neočekávaně byla nalezena silná diference mezi vzorky z Kairouanu a Wesletie. U Arabů z Kairouanu jasně převládalo genetické mužské pozadí berberského původu, o čemž svědčí velmi vysoká frekvence severoafrických podkladů (83,68 %), na rozdíl od mnohem nižšího podílu blízkovýchodních (14,28 %) nebo zbytkové hodnoty Subsaharské linie (2,04 %). Naopak u Arabů z Wesletie byly haploskupiny, které se typicky vyskytují v populacích na Středním východě, velmi dobře zastoupeny, což představuje kombinovanou

frekvenci 71,8 %, zatímco severoafrický substrát byl detekován se střední frekvencí 23,9 % a Evropan dosáhl této frekvence pouze 4,3 % (obr. 1A).

Mezi tuniskými andaluskými populacemi vyniká Qalaat-El-Andalous vysokou frekvencí severoafrických linií (89,5 %) a El Alia tím, že vykazuje nejvyšší podíl blízkovýchodních linií (41,87 %). V Testour a Slouguia jsou nejčastějšími haploskupinami severoafrické (68,8 % a 59,1 %), blízkovýchodní předpokládá střední hodnoty (24,9 % a 18,2 %), zatímco evropské, subsaharské a asijské jsou přítomny v obě populace s nízkou frekvencí (obr. 1a). Celkově otcovské skupině v Tunisku jasně dominují E-M35 a J-M267, dvě linie, které zachycují stopu severoafrického, respektive blízkovýchodního původu (obr. 1b).

Distribuce podkladů E-M35 (zahrnující především E-M81, busta také E-M183, E-M78, E-M123, E-V13, E-V22, E-V65, E-M215) se vyznačuje vysoká průměrná frekvence (kolem 72 %), i když vykazuje značné rozdíly mezi populacemi (obr. 1b; Tabulka podpurných informací <sup>S2</sup> ).

Pokud jde o příspěvek na Blízkém východě, haploskupina J-M267 je přítomna v průměrné frekvenci 15 % v tuniské populaci, ale také vykazuje velkou mezipopulační variabilitu, která se pohybuje od 52,2 % u Arabů z Wesletia, 43,75 % u tuniských Andalusů od Zaghouanu po 0 % v subsaharských populacích z Jerby a Berberů (Chenini-Douiret, Jradou, Takrouna, Berbeři z Jerby, Bou-Omrane a Kesra). J-M172 je zase poměrně méně častý, pohybuje se od 16,6 % u Andalusů z Testouru, 8,2 % u kosmopolitů ze Sousse až po 0 % u 13 z 21 tuniských populací. Ostatní blízkovýchodní subklady jako G-M201, T-M184 a T-M70 byly zbytkově pozorovány, kromě T-M70 u Arabů z Wesletia detekované s pozoruhodnou frekvencí 17,4 %.

Pokud jde o subsaharský vliv (odvozovaný prostřednictvím haploskupin jako A-M13, A-M91, B-M218, DE-YAP, E-M96, E-M132, E-V38 a R-V88), je velmi silný v subsaharských oblastech z Jerby,

mezi nimiž E-V38 a R-V88 představují 33,3 % a 35,7 % mužských linií.

Proxy zde identifikované evropské složky byly podklady R-M207, R-M198, R-P25, I-M253 a I-M438, přičemž každý z nich byl občas zjištěn v některých populacích; jejich společná průměrná frekvence nepřesáhla přibližně 3 %. Byly také zjištěny sporadické výskyty několika asijských haploskupin jako C-M217, L-M20, F-M89 a Q-M346 s průměrnou frekvencí ~ 1 %.

Stručně řečeno, tuniské otcovské skupině dominuje především severoafrická složka (71,67 %), následovaná příspěvkem ze Středního východu (18,35 %) a v mnohem menší míře subsaharskými liniemi (5,2 %), evropskými (3,45 %) a asijského (1,33 %) původu.

### Genetická diverzita Y-STR v Tunisku

S ohledem na 23 Y-STR analyzované ve dvou vzorcích z Tuniska jsme našli 45 (91,83 %) a 39 (84,78 %) různých haplotypů v Kairouan a Wesletia, v daném pořadí. Obě populace vykazují vysokou diverzitu haplotypů ( $0,996 \pm 0,004$  v Kairouan a  $0,992 \pm 0,006$  ve Wesletia) a průměrný počet párových rozdílů ve Wesletia je vyšší (12,639) než v Kairouan (9,929). Snížení rozlišení na 17 Y-STR (tabulka (Stůl 1), 1), počet různých haplotypů byl zjevně více snížen (85,71 % v Kairouan a 69,46 % ve Wesletia).

#### stůl 1

Parametry genetické diverzity chromozomu Y v tuniských populacích.

Etnická skupina	Populace	N	17 Y-STR			12 Y-STR		
			K	HD	MNPD	K	H $\pm$ SD	MNPD
Arabové	Kairouan	49	42	0,993	6,850	31	0,953	4,455
				$\pm$ 0,005	$\pm$ 3,280		$\pm$ 0,018	$\pm$ 2,234



Etnická skupina	Populace	17 Y-STR				12 Y-STR		
		<i>N</i>	<i>K</i>	<i>HD</i>	<i>MNPD</i>	<i>K</i>	<i>H ± SD</i>	<i>MNPD</i>
	Wesletia	46	32	0,973 ± 0,012	8,713 ± 4,096	25	0,950 ± 0,016	5,989 ± 2,908
	Zriba	31	–	–	–	5	0,569 ± 0,079	1,165 ± 0,771
<i>Andalusané</i>	Zaghouan	32	29	0,994 ± 0,009	7,590 ± 3,636	24	0,977 ± 0,013	5,340 ± 2,645
	Qalaat-El-Andalous	19	–	–	–	5	0,386 ± 0,138	1,982 ± 1,170
	El Alia	43	–	–	–	32	0,979 ± 0,011	6,913 ± 3,315
	Testour	48	–	–	–	37	0,984 ± 0,009	6,453 ± 3,108
	Slouguia	22	–	–	–	17	0,969 ± 0,024	6,372 ± 3,139
<i>Berberi</i>	Sejenane	47	36	0,969 ± 0,017	8,574 ± 4,034	29	0,942 ± 0,021	5,709 ± 2,784
	Takrouna	19	12	0,900 ± 0,058	4,105 ± 2,139	9	0,777 ± 0,095	2,426 ± 1,376
	Chenini-Douiret	27	23	0,988 ± 0,013	5,931 ± 2,921	17	0,960 ± 0,020	4,415 ± 2,248
	Jradou	32	14	0,840 ± 0,055	2,362 ± 1,322	5	0,671 ± 0,061	1,411 ± 0,886

Etnická skupina	Populace	17 Y-STR				12 Y-STR		
		<i>N</i>	<i>K</i>	<i>HD</i>	<i>MNPD</i>	<i>K</i>	<i>H</i> ± <i>SD</i>	<i>MNPD</i>
	Sened	35	25	0,976 ± 0,013	6,744 ± 3,256	18	0,890 ± 0,043	4,142 ± 2,111
	Bou-Omrane	40	11	0,809 ± 0,051	3,179 ± 1,679	7	0,715 ± 0,048	1,993 ± 1,148
	Bou-Saad	40	18	0,946 ± 0,015	3,960 ± 2,024	8	0,639 ± 0,075	1,930 ± 1,120
	Kesra	23	–	–	–	14	0,905 ± 0,051	3,173 ± 1,703
<i>Kosmopolité</i>	Tunis	33	30	0,992 ± 0,010	9,034 ± 4,267	27	0,981 ± 0,014	6,060 ± 2,960
	Sousse	218	156	0,991 ± 0,002	9,254 ± 4,269	125	0,975 ± 0,004	6,346 ± 3,020

### Otevřít v samostatném okně

*N*: velikost vzorku, *K*: počet různých haplotypů, *HD*: diverzita haplotypů, *MNPD*: průměrný počet párových rozdílů.

Parametry diverzity v jiných dříve studovaných tuniských populacích (Arabové, Berbeři, tunišťi Andalusané a kosmopolité) jsou také uvedeny v tabulce Stůl 1.1. Indexy genetické diverzity odvozené z 12 Y-STR (sdílené všemi porovnávanými populacemi) ukazují, že obecně neberberské tuniské populace mají vysokou úroveň diverzity haplotypů s hodnotami v rozmezí od  $0,984 \pm 0,009$  do  $0,950 \pm 0,016$ , buď v Cosmopolitans, Tunisian Andalusané (kromě Qalaat-El-Andalous,  $0,386 \pm 0,138$ ) nebo arabské populace (kromě Zriby,  $0,569 \pm 0,079$ ). Berberské populace typicky vykazují nižší diverzitu haplotypů, pohybující se od  $0,960 \pm 0,020$  v Chenini-Douiret do

0,639 ± 0,075 v Bou-Saad. Hodnoty MNPD jsou obvykle vysoké s výjimkou Arabů ze Zriby, Andalusanů z Qalaat-El-Andalous a Berberů z Jradou, Bou-Omrane a Bou-Saad.

## Paternální genetická struktura v tuniských populacích

---

### Genetické vzdálenosti

---

Párové genetické vzdálenosti  $R_{ST}$  (na základě 12 Y-STR) a odpovídající  $P$ -hodnoty mezi 18 tuniskými populacemi jsou uvedeny v podpůrné informační tabulce <sup>S3</sup>. Po aplikaci Bonferroniho korekce ( $P = 0,00277$ ) se arabské populace (Wesletia, Kairouan a Zriba) významně lišily jedna od druhé, stejně jako od většiny zbývajících tuniských populací. Nevýznamné rozdíly se objevily mezi i) Wesletí a tuniskými Andalusany ze Zaghouanu, ii) Wesletí a Cosmopolitany z Tunisu na jedné straně a Kairouany a Cosmopolitany ze Sousse na straně druhé, nebo iii) Kairouany a Berbery z Takrouny a také Zriby a Berbery z Takrouna. Je pozoruhodné, že většina genetických vzdáleností mezi kosmopolitními a tuniskými andaluskými populacemi byla statisticky nevýznamná.

Genetické vzdálenosti  $R_{ST}$  byly použity ke generování multidimenzionálního škálování (MDS) grafu nastiňujícího vztahy mezi tuniskými populacemi (Podpůrný informační obrázek  $S1$ ), který odhaluje nejasnou etnickou strukturu v tom smyslu, že většina berberských populací (kromě Sejnane) jsou seskupeny na negativní straně jedné osy, zatímco kosmopolité a tunišťi Andalusané jsou umístěni na pozitivní straně. Za zmínku stojí také relativní rozptyl Berberů, čímž se potvrzuje jejich dříve popsaná ostrá genetická heterogenita <sup>10, 13, 39, 41, 42</sup>. Takzvané arabské populace unikají z výše uvedené struktury, jakmile jsou Zriba a Kairouan blíže Berberům, zatímco Wesletia (s největší blízkovýchodní složkou) je blízko tuniských Andalusanů.

### AMOVA a SAMOVÁ

---

Pro další posouzení genetické struktury tuniských populací jsme implementovali hierarchické AMOVA sdružující populace podle široké etnické klasifikace do čtyř skupin: Berberové, Arabové, tunišťi Andalusané a kosmopolité. Výsledky neodhalily žádné statisticky významné rozdíly mezi skupinami (tab(Tabulka 2),2), s tvrzením, že takové běžné vnímání etnicity je pro mužskou genetickou strukturu mezi tuniskou populací irelevantní, jak již bylo prokázáno dříve<sup>12</sup>. Přesto byly rozdíly mezi populacemi v rámci skupin velmi významné, což odráželo složitost dalších faktorů, které odpovídají za vzor genetické diferenciace mezi tuniskou populací<sup>37, 43, 44</sup>.

## Tabulka 2

AMOVA: Arabové versus Berbeři versus Andalusané versus kosmopolité.

Zdroj variace	Variace (%)	Hodnota <i>P</i>
Mezi skupinami	0,87	0,15445 ± 0,01092
Mezi populacemi ve skupinách	12,56	0,00000 ± 0,00000 *
V rámci populací	86,56	0,00000 ± 0,00000 *

### Otevřít v samostatném okně

Arabové: Kairouan, Wesletia, Zriba. Berbeři: Sejenane, Takrouna, Chenini-Douiret, Jradou, Sened, Bou Omrane, Bou-Saad, Kesra. Andalusané: Zaghoun, Qalaat-El-Andalous, El Alia, Testour, Slouguia. Kosmopolité: Tunis, Sousse.

\* Hodnota *P* < 0,05.

Poté, abychom posoudili vliv geografie, provedli jsme SAMOVA s ohledem na geografickou polohu populací. Z různých běhů provedených od *K* = 2 do *K* = 7 skupin bez apriorní klasifikace byla maximální významná hodnota variace mezi skupinami získána, když bylo uvažováno 5 skupin a tvořila pouze 15,43 % z celkové variace (tabulka(Tabulka 3),3). Celkově výsledky SAMOVA naznačují, že

rozdělení diverzity Y-STR mezi tuniské skupiny je sotva ovlivněno geografí, což je faktor, který jinak hraje bledou roli bez jasného vzoru orientace.

**Tabulka 3**

Výsledky SAMOVA pro různé rozdělení populace.

<b>K</b>	<b>Rozdíly mezi skupinami (%)</b>	<b>Hodnota P</b>	<b>Skupiny</b>
2	10.5	0,0029*	(Zriba, Bou-Omrane, Bou-Saad); (Kairouan, Wesletia, Sejnane, Takrouna, Chenini-Douiret, Jradou, Sened, Kesra, Zaghouan, Testour, El Alia, Slouguia, Qalaat-El-Andalous, Tunis, Sousse)
3	11,39	0,0029*	(Zriba, Bou-Omrane, Bou-Saad); (Jradou); (Kairouan, Wesletia, Sejnane, Takrouna, Chenini-Douiret, Sened, Kesra, Zaghouan, Testour, El Alia, Slouguia, Qalaat-El-Andalous, Tunis, Sousse)
4	14.14	0,0166*	(Qalaat-El-Andalous); (Wesletia); (Slouguia); (Kairouan, Sejnane, Takrouna, Chenini-Douiret, Jradou, Sened, Zriba, Bou-Omrane, Bou-Saad, Kesra, Zaghouan, Testour, El Alia, Tunis, Sousse)
5	15,43	0,0000*	<b>(Takrouna); (Jradou); (Qalaat-El-Andalous); (Zriba, Bou-Omrane, Bou-Saad); (Kairouan, Wesletia, Sejnane, Chenini-Douiret, Sened, Kesra, Zaghouan, Testour, El Alia, Slouguia, Tunis, Sousse)</b>
6	15:32	0,0000*	(Chenini-Douiret); (Kesra); (Qalaat-El-Andalous); (Takrouna, Jradou); (Bou-Omrane, Bou-Saad, Zriba); (Kairouan, Wesletia, Sejnane, Sened, Zaghouan, Testour, El Alia, Slouguia, Tunis, Sousse)

K	Rozdíly mezi skupinami (%)	Hodnota <i>P</i>	Skupiny
7	14,87	0,0000*	(Wesletia); (Chenini-Douiret); (Qalaat-El-Andalous); (Bou-Omrane, Bou-Saad); (Zriba, Kesra); (Takrouna, Jradou); (Kairouan, Sejnane, Sened, Zaghouan, Testour, El Alia, Slouguia, Tunis, Sousse)

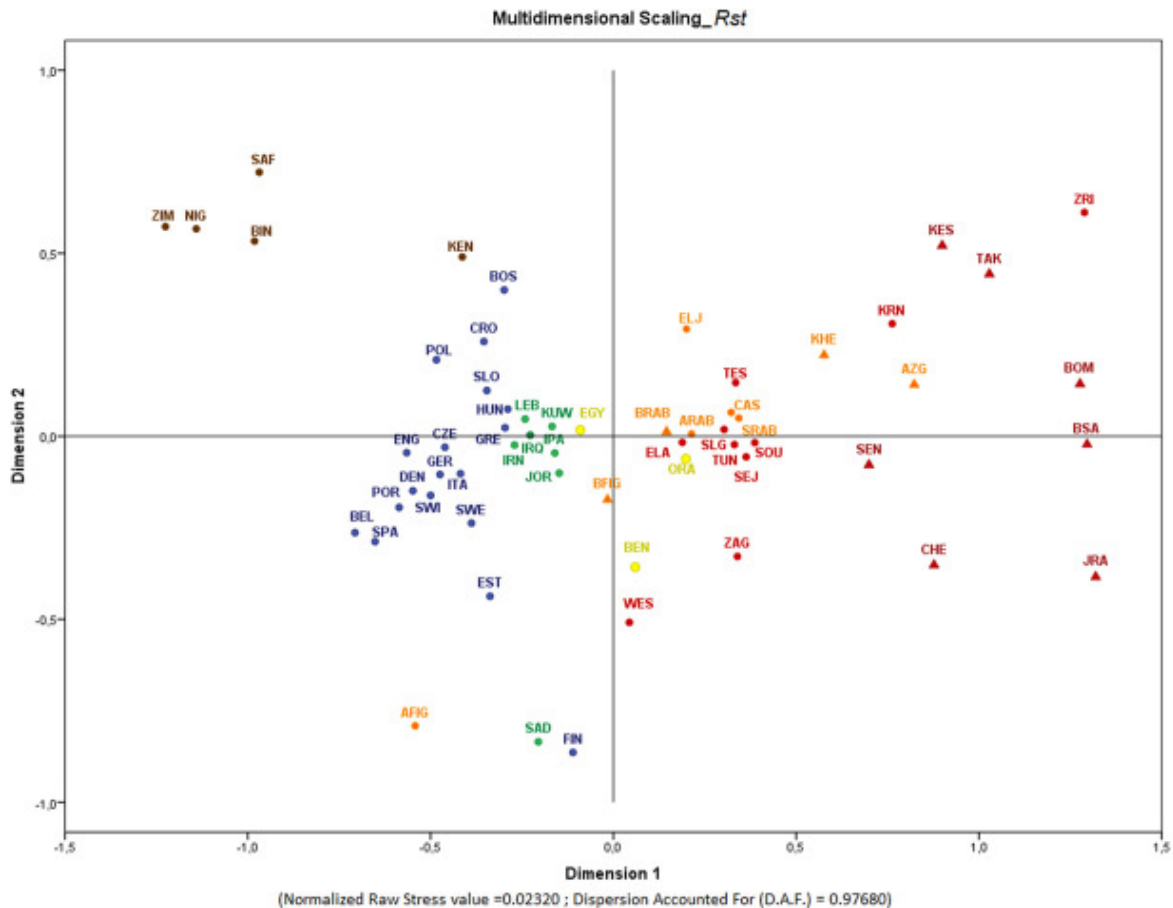
### Otevřít v samostatném okně

K: Počet skupin; Tučně: skupina s nejvyšší hodnotou  $F_{CT}$  .

\* Hodnota  $P < 0,05$ .

### **Genetické vztahy mezi tuniskou a celosvětovou populací**

Abychom prozkoumali, jak byly dvě studované arabské populace (Kairouan a Wesletia) integrovány v kontextu diverzity jiných populací nejen z Tuniska, ale také ze severní Afriky, Subsahary, Evropy a Středního východu, získali jsme dostupné údaje o populaci (podpora Informační tabulka <sup>S4</sup>) s celkovým počtem 59 populací (15 Tunisanů, 12 Severoafričanů, 18 Evropanů, 5 subsaharských zemí a 7 ze Středního východu). Poté jsme s použitím rozlišení 12 Y-STR lokusů, které byly typizovány ve všech populacích, provedli MDS na základě párových  $R_{ST}$  genetických vzdáleností (obr. 2), který ukázal ostré geografické seskupení oddělující subsaharské, evropské a blízko-východní populace v negativní části dimenze 1 od většiny severoafrických populací, včetně tuniských, v pozitivní části této dimenze. Blízkost subsaharských populací blíže evropským než severoafrickým je v souladu s předchozími studiemi <sup>14, 22, 45, 46</sup> a vnější pozice Keňanů a Finů jen odrážejí zvláštnosti těchto dvou populací, protože Keňané zvažováni byli Masajové, u nichž byl hlášen značný stupeň endogamie a je známo, že Finové prošli nedávným úzkým hrdlem <sup>46</sup> .



- North Africans:** ● **BEN.** Benghazi, **EGY.** Upper Egypt, **ORA.** Oran  
 ● **Moroccans** **AFIG.** Arabs of Figuig, **ARAB.** Arabs of Rabat, **CAS.** Casablanca, **ELJ.** ElJadida, **SRAB.** Sahrawi of Rabat  
 ▲ **Berber Moroccans** **AZG.** Azgour, **BFIG.** Berbers of Figuig, **BRAB.** Berbers of Rabat, **KHE.** Khenifra  
 ● **Tunisians** **ELA.** El Alia, **KRN.** Kairouan, **SLO.** Slouguia, **SOU.** Sousse, **TUN.** Tunis, **TES.** Testour, **WES.** Wesletia, **ZAG.** Zaghuan, **ZRI.** Zriba  
 ▲ **Berber Tunisians** **BOM.** Bou-Omrane, **BSA.** Bou-Saad, **CHE.** Chenini-Douiret, **JRA.** Jradou, **KES.** Kesra, **SEJ.** Sejnane, **SEN.** Sened, **TAK.** Takrouna
- **Sub-Saharanans:** **BIN.** Benin, **KEN.** Kenya, **NIG.** Nigeria, **SAF.** South of Africa, **ZIM.** Zimbabwe
- **Europeans** **BEL.** Belgium, **BOS.** Bosnia, **CRO.** Croatia, **CZE.** Czechoslovakia, **DEN.** Denmark, **ENG.** England, **EST.** Estonia, **FIN.** Finland, **GER.** Germany, **GRE.** Greece, **HUN.** Hungary, **ITA.** Italy, **POL.** Poland, **POR.** Portugal, **SLO.** Slovenia, **SPA.** Spain, **SWE.** Sweden, **SWI.** Swiss
- **Middle Easterners:** **IPA.** Israel & Palestine, **IRN.** Iran, **IRQ.** Iraq, **JOR.** Jordan, **KUW.** Kuwait, **LEB.** Lebanon, **SAD.** Saudi

## Postava. 2

Vícerozměrný škálovací graf založený na genetických vzdálenostech  $R_{ST}$  mezi páry 59 celosvětových populací (odkazy na populace v podpůrné informační tabulce [S4](#)).

Neznehodnocující nadměrné zastoupení Tunisianů v této analýze, je třeba poznamenat rozmanitost tuniské populace: tunišť Berbeři jsou velmi rozptýlení, což dobře poukazuje na jejich heterogenitu; kosmopolité a tunišť Andalusané jsou v spiknutí více ústřední v blízkosti netuniských severních Afričanů; a dvě studované arabské populace jsou od sebe spíše odděleny, přičemž populace Kairouanů poblíž Berberů a Wesletia vykazují více příbuznosti s těmi ze Středního východu. V rámci severoafrických populací odhaluje Egyptané nejbližší podobnosti s těmi ze Středního východu.

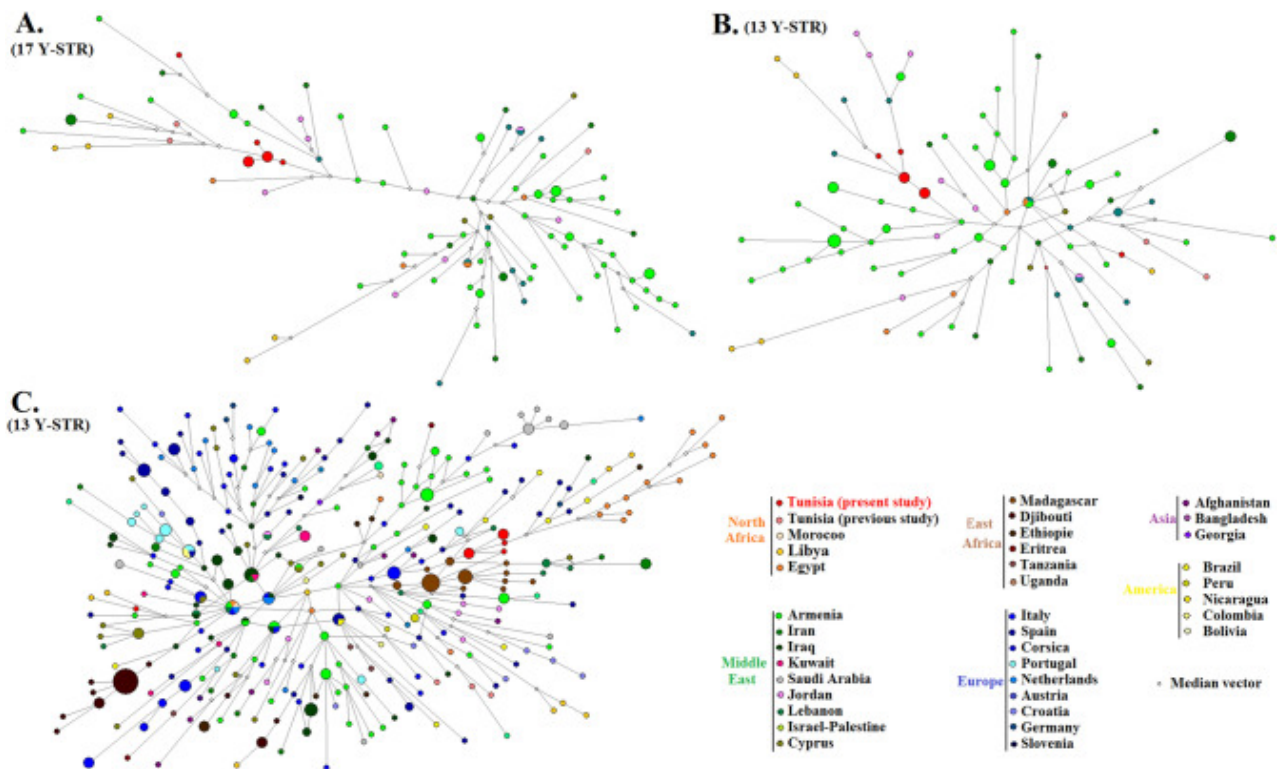
## Fylogeografická analýza haploskupiny T chromozomu Y v celosvětové populaci

---

Haploskupina T-M184, o níž se předpokládá, že měla původ a počáteční expanzi na Středním východě <sup>34, 47</sup>, je celosvětově vzácná, ale geograficky rozšířená haploskupina. Objevuje se ve vysokých/středních frekvencích u populací ze Středního východu a východní Afriky <sup>53 – 58</sup> je poměrně vzácný. Až dosud se v severní Africe linie T sporadicky nacházely u většiny populací, vrchol však dosáhl ve východních, jako je egyptská (6,7 %) a libyjská (2,28 %) <sup>30, 34</sup>. V této souvislosti bylo poměrně neočekávané zjištění, že 17,4 % tuniských Arabů z Wesletia patřilo do sub-haploskupiny T-M70.

Aby bylo možné do hloubky prozkoumat tuto haploskupinu v širokém scénáři zahrnujícím tuniskou a celosvětovou populaci, byla provedena fylogeografická analýza linií T, zkonstruovaná tři střední spojovací sítě: jedna založená na sadě 17 Y-STR lokusů typizovaných do 114 vzorků ze severní Afriky a regiony Středního východu; jiné se stejnými vzorky, ale redukující soubor lokusů na 13 Y-STR; a třetí s 13 Y-STR použitými ve druhé síti integrující 453 vzorků z celosvětové populace (obr. 3A–C, v tomto pořadí; Tabulka podpůrných informací <sup>S5</sup> ).





### Postava. 3

Mediánové spojovací sítě haploskupiny T založené na 17 Y-STR ( **A** ) a 13 Y-STR ( **B** ) ve vzorcích ze severní Afriky a Středního východu; a v celosvětových populacích ( **C** ) s použitím lokusů 13Y-STR. Vzorky jsou barevně odlišeny podle populace, do které patří (viz podpůrná informační tabulka <sup>S5</sup>) a velikost kruhů je úměrná frekvenci daného haplotypu Y-STR, protože nejmenší kruh je roven jednomu vzorku. Délky spojovacích čar jsou úměrné počtu mutačních kroků oddělujících dva haplotypy.

Všechny sítě ilustrují rozsáhlou divergenci mezi haplotypy patřícími do haploskupiny T, stejně jako nedostatek sdílených haplotypů mezi populacemi a slabou geografickou strukturu. Sítě obsahující pouze jednotlivce ze severní Afriky a Středního východu (obr. 3A, B) ukazují, že když se počet Y-STR rozšíří z 13 na 17 lokusů, objeví se s posledně jmenovaným souborem určité subshlukování T linií, což naznačuje, že rozlišení SNP zde použité k definování T linií nestačilo k diskriminovat heterogenitu, která existuje v rámci této haploskupiny, která je nyní dobře zavedená ( <https://isogg.org/tree/> ).

Síť s celosvětovými jednotlivci (obr. 3C), zahrnuje 322 různých haplotypů, z nichž pouze 11 bylo sdílených haplotypů (mezi jednotlivci z různých populací). Navzdory tomu, že byl zkonstruován s malou sadou 13 Y-STR, odhaluje, že úroveň diferenciací mezi haplotypy je zvláště vysoká u haplotypů ze Středního východu, což je zjištění, které je v souladu s uváděným původem T haploskupiny na Středním východě<sup>34</sup>, po kterém prošel komplexním rozšířením do Evropy spolu s jeho rozšířením ve východní a severní Africe. Ale místo struktury podobné hvězdě (která by mohla osvětlit zdrojovou populaci, kde došlo k prvotní minulé expanzi), síť zobrazovala řadu signálů evolučních událostí vedoucích k místní diverzifikaci linií.

Podskupina haplotypů ze Středního východu představuje několik větví s mnoha jednostupňovými sousedními haplotypy zejména z Arménie a severního Iráku, což se zdá být v souladu s předpokládanou expanzí haploskupiny T z oblasti úrodného půlměsíce<sup>50</sup>. K těmto haplotypům je připojeno mnoho dalších z iránských, jordánských, libanonských, saúdských a také z tureckých a řeckých kyperských profilů. Haplotypy z Izraele, Palestiny a Kuvajtu se rozptýlily po síti.

Existují také různé větve integrující haplotypy z Evropy, které se mezi sebou značně liší, což naznačuje, že k diverzifikaci linií T zavedených ze Středního východu již došlo in loco v některých evropských populacích, konkrétně z Itálie, Španělska a Portugalska. Další evropské haplotypy (z Nizozemska, Rakouska, Chorvatska, Německa a Slovenska) jsou rozptýleny v síti, stejně jako několik haplotypů z amerických a asijských populací, které byly náhodně spojeny s evropskými a blízkovýchodními zástupci.

Síť navíc odhaluje pozoruhodné podpisy efektů zakladatelů ve dvou populacích z východní Afriky, ilustrované dvěma velkými uzly, z nichž jeden obsahuje pouze sdílené haplotypy z Džibutska (17 Somálců, kteří patří do stejné klanové rodiny) 52 a druhý <sup>jedinečně</sup> sdílený

haplotypy z Madagaskaru (9 jedinců). Ačkoli tyto dva uzly zahrnují haplotypy zcela odlišné, oba představují jádrové haplotypy značně rozvětvené.

Haplotypy ze studovaných arabských tuniských populací (Kairouan a Wesletia) jsou spojeny s madagaskarskou větví, se kterou jsou příbuzné i egyptské chromozomy, což naznačuje, že všechny tyto haplotypy mají společný zdroj. Přesto jsou další haplotypy z Maroka, Egypta, Libye a Tunisané ze Sousse všudypřítomně distribuovány napříč různými větvemi sítě.

TMRCa haploskupiny T chromozomu Y byla  $45,582 \pm 5,162$ , v souladu s rozsahem hodnot odhadnutým Hallstem et al.<sup>59</sup>, zatímco odhad TMRCa pro pobočku zahrnující arabské tuniské vzorky z Wesletia a Kairouanu byl  $9\,237 \pm 6\,450$  YBP.

### **Interpolační analýza Y-chromozomu blízkovýchodní haploskupiny T**

---

Interpolační mapa blízkovýchodní haploskupiny T v celosvětových populacích (Podpůrné informace Obrázek [S2](#), Tabulka [S6](#)) ukazuje, že geografické rozložení haploskupiny T je v souladu s jejím předpokládaným východním původem, což naznačuje její široce geografickou oblast s nejvyššími frekvencemi v populaci Sasun z Arménie (20,19 %). Pravděpodobně se linie T rozptýlily nejprve v populacích na Středním východě a poté expandovaly do východní Afriky, kde se vyskytují ve vysokých frekvencích v Džibuti (55,56 %) a na Madagaskaru (20,16 %). V severní Africe je jeho rozšíření spíše nepravidelné, ale velmi časté je u Arabů Tunisanů z Wesletia (17,4 %). V Evropě je haploskupina rozšířena hlavně v jižních regionech (Portugalsko 11,03 %, Sicílie 5,51 % a Korsika 4,05 %), což pravděpodobně odráží trans-středomořské populační kontakty. Z omezených dostupných údajů se zdá, že ve střední a západní Africe se vyskytuje velmi málo.

[Jít do:](#)

### **Diskuse**

---

V této studii jsme zkoumali otcovskou diverzitu v tuniských populacích, abychom přidali nové poznatky o složité demografické historii, která formovala současné jedince z Tuniska a obecněji ze severní Afriky.

Jedním z nejdůležitějších zjištění zde byla silná diferenciaci mezi předpokládanými Araby z Kairouanu a Wesletie, dvou velmi blízkých měst v Tunisku (vzdálených 50 km). Ve skutečnosti, zatímco u Arabů z Kairouanu jasně převládalo mužské genetické pozadí spojené s berberským původem (vysoká frekvence 73,47 % E-M81; pozice v grafu MDS na obr. 2), u Arabů z Wesletia byla velmi vysoká složka typicky nalezená v populacích na Středním východě (52,2 % J-12f2a a 17,4 % T-M70), což do značné míry překonalo podíl spojený se severoafrickým substrátem (21,7 % E-M81; pozice v MDS grafu na Obr. 2). Tento výsledek posiluje diferenciaci mezi těmito dvěma populacemi, která byla dříve zdokumentována prostřednictvím analýzy mateřské diverzity, která odhalila, že Wesletia vykazovala míru blízkovýchodních linií mtDNA (28,1 %) větší než Kairouan (12 %) <sup>38</sup>.

Na první pohled je to neintuitivní, protože Kairouan je uznáván jako důležitá arabsko-muslimská základna v severní Africe během pěti století (7.–11.) a dokonce i dnes zůstává jedním z nejposvátnějších měst islámu <sup>35</sup>. Vystává tedy otázka, zda jednotlivci z Kairouanu mohou ve skutečnosti představovat arabské Berbery, kteří si změnili původní berberská příjmení na arabská příjmení. To není těžké pochopit, vezmeme-li v úvahu sociálně-kulturní omezení, která od té doby přiměla Berbery žijící v Kairouanu k přijetí příjmení spojených s vyšším statusem, a tím ke zmírnění nearabského původu, když se město stalo politickým a vzdělaným centrem pro rostoucí arabsko-muslimskou elitu v regionu, který zažil silnou sociální polarizaci <sup>36</sup>. Navíc v roce 1056 byla celá oblast, kde se Kairouan nachází, zničena invazí beduínských kmenů (Banu Hilal a Banu Soleim) přicházejících z Arabského poloostrova v pomstě za dynastii Ziridů,

kteřá se odtrhla od Fatimidského impéria 60 , což by <sup>byla</sup> událost považován za hlavní hnací sílu jazykové a kulturní arabizace původních berberských populací.

Na druhé straně, Wesletia a okolní vesnice byly prvními lokalitami v oblasti, které byly obsazeny arabskými muslimskými jednotkami od počátku arabského dobývání v roce 666. Tato venkovská města dosáhla vrcholu svého rozvoje až do 13. zelenina a dobrá kvalita vody <sup>61</sup> . Ještě dnes několik rodin z regionu tvrdí, že mají blízkovýchodní původ.

Naše výběrové kritérium se opíralo o informace o patronymu poskytnuté dobrovolnými účastníky studie, které nepochybně mohly být zavádějící o rodinném původu v důsledku akulturačního chování, které bylo silně zakořeněno všude v Tunisku. Protože však bylo toto kritérium aplikováno jak v Kairouanu, tak ve Wesletii, detekce velmi odlišného množství středovýchodního a berberského původu v populacích z těchto dvou regionů by skutečně mohla odrážet vyšší vliv lidí z Arabského poloostrova ve Wesletii než v Kairouanu.

Rozdíly zachycené mezi Wesletia a Kairouan zdůrazňují genetickou heterogenitu tuniských populací, dokonce sdílejí společný jazyk a nacházejí se v těsné geografické blízkosti. To je také případ dvou tuniských andaluských populací Qalaat-El-Andalous a El Alia, které jsou vzdálené pouhých 15 km. V Qalaat-El-Andalous byly nalezeny dvě jedinečné haploskupiny E1b1b (89,5 %) a J1 (10,5 %), zatímco v El Alia bylo pozorováno 9 různých haploskupin zahrnujících téměř stejně časté zástupce ze severní Afriky (44,19 % z E1b1b1) a ze Středního východu ( celkově 41,87 %; J1, J2, G a T), což výrazně převyšuje mnohem méně časté evropské (6,97 %; I2 a R1b), subsaharské (4,65 %; R1b1a2) a asijské linie (2,32 %; C2). Bez ohledu na to existovaly také dvě tuniské andaluské populace, kde dominuje blízkovýchodní složka, jako v Zaghuanu (46,55 %) a v El Alia (41,87 %). Tuniské „Andalusané“ je běžný popis těch tuniských populací, které zahrnovaly muslimy žijící v Al-Andalus, kteří byli vypovězeni z Pyrenejského poloostrova a vstoupili na sever Tuniska

na začátku sedmnáctého století. Tato vlna migrantů byla v podstatě tvořena potomky muslimů, kteří vstoupili a usadili se v Hispánii po dobytí území Umajjovci (711–718 n. l.). Zdá se tedy velmi pravděpodobné, že tito nově příchozí do Tuniska si zachovali silný blízkovýchodní podpis svého původu, který odolával i po smísení s populacemi převážně ze severu Tuniska, kde byli asimilováni. je běžný popis těch tuniských populací, které zahrnovaly muslimy žijící v Al-Andalus, kteří byli vypovězeni z Pyrenejského poloostrova a vstoupili na sever Tuniska na začátku sedmnáctého století. Tato vlna migrantů byla v podstatě tvořena potomky muslimů, kteří vstoupili a usadili se v Hispánii po dobytí území Umajjovci (711–718 n. l.). Zdá se tedy velmi pravděpodobné, že tito nově příchozí do Tuniska si zachovali silný blízkovýchodní podpis svého původu, který odolával i po smísení s populacemi převážně ze severu Tuniska, kde byli asimilováni. je běžný popis těch tuniských populací, které zahrnovaly muslimy žijící v Al-Andalus, kteří byli vypovězeni z Pyrenejského poloostrova a vstoupili na sever Tuniska na začátku sedmnáctého století. Tato vlna migrantů byla v podstatě tvořena potomky muslimů, kteří vstoupili a usadili se v Hispánii po dobytí území Umajjovci (711–718 n. l.). Zdá se tedy velmi pravděpodobné, že tito nově příchozí do Tuniska si zachovali silný blízkovýchodní podpis svého původu, který odolával i po smísení s populacemi převážně ze severu Tuniska, kde byli asimilováni. Tato vlna migrantů byla v podstatě tvořena potomky muslimů, kteří vstoupili a usadili se v Hispánii po dobytí území Umajjovci (711–718 n. l.). Zdá se tedy velmi pravděpodobné, že tito nově příchozí do Tuniska si zachovali silný blízkovýchodní podpis svého původu, který odolával i po smísení s populacemi převážně ze severu Tuniska, kde byli asimilováni. Tato vlna migrantů byla v podstatě tvořena potomky muslimů, kteří vstoupili a usadili se v Hispánii po dobytí území Umajjovci (711–718 n. l.). Zdá se tedy velmi pravděpodobné, že tito nově příchozí do Tuniska si zachovali silný blízkovýchodní podpis svého původu, který odolával i po smísení s populacemi převážně ze severu Tuniska, kde byli asimilováni. Tato vlna migrantů byla v podstatě tvořena potomky muslimů, kteří vstoupili a usadili se v Hispánii po dobytí území Umajjovci (711–718 n. l.). Zdá se tedy velmi pravděpodobné, že tito nově příchozí do Tuniska si zachovali silný blízkovýchodní podpis svého původu, který odolával i po smísení s populacemi převážně ze severu Tuniska, kde byli asimilováni. Tato vlna migrantů byla v podstatě tvořena potomky muslimů, kteří vstoupili a usadili se v Hispánii po dobytí území Umajjovci (711–718 n. l.). Zdá se tedy velmi pravděpodobné, že tito nově příchozí do Tuniska si zachovali silný blízkovýchodní podpis svého původu, který odolával i po smísení s populacemi převážně ze severu Tuniska, kde byli asimilováni.

Vezmeme-li v úvahu tuniskou populaci jako celek, většina jejich otcovských haploskupin je autochtonního berberského původu (71,67 %), který koexistuje s dalšími pravděpodobně ze Středního východu (18,35 %) a v menší míře ze subsaharské Afriky ( 5,2 %), Evropa (3,45 %) a Asie (1,33 %).

Většina zde analyzovaných tuniských populací vykazovala vysokou úroveň diverzity Y-STR, což odráží bohatství demografických historií, které jsou základem současných populací. Toto zjištění je v souladu s předchozími studii používajícími různé typy markerů, které uváděly nejvyšší genetickou rozmanitost v severoafrických populacích . V tuniské populační krajině jasně kolidují nízké hodnoty diverzity u Arabů ze Zriby a u tuniských Andalusů z Qalaat-El-Andalous. To lze vysvětlit tím, že obě jsou malé populace, které podstoupily pozoruhodné driftové efekty<sup>39, 40</sup>, jak to platí i pro berberské komunity z Jradou, Bou-Omrane a Bou-Saad, mezi nimiž se musely vzájemně prolínat driftové efekty a endogamie podporovaná kulturní izolací, aby se snížila rozmanitost<sup>12, 13</sup> .

Navzdory pozoruhodné diferenciaci mezi tuniskými populacemi se neobjevil žádný jasný faktor diferenciace, když se předpokládá konvenční přiřazení Arabů, Andalusů, Berberů a kosmopolitů nebo když se počítá s jejich geografickou oblastí původu. To naznačuje, že takový druh kategorizace nebo geografie jsou irelevantní pro vysvětlení substruktury mezi tuniskými populacemi, které se tak musí spoléhat na složitost vzájemně se ovlivňujících faktorů, které je obtížné rozpoznat.

V této práci jsme dále zkoumali mužský východní příspěvek k tuniské populaci, který zahrnoval průměrný podíl 18,35 %. Důležité je, že u Arabů z Wesletia dosáhla tato složka 71,8 %, což je nejvyšší frekvence mezi dosud studovanými populacemi severní Afriky. Mužské linie, které lépe vypovídají o vlivu Blízkého východu, patří do haploskupiny J-12f2a, kterou přenášelo 52,2 % samců z Wesletie. Kromě toho ve Wesletii další blízkovýchodní haploskupina, T-M70, dosáhla frekvence 17,4 %, což je pozoruhodná hodnota, kdy byla

haploskupina dosud v severní Africe detekována pouze příležitostně, přičemž stávající zprávy dokumentují její výskyt na poměrně nízkých frekvencích. v Egyptě a Libyi. To nás přimělo provést podrobnou fylogeografickou analýzu této haploskupiny. Podle Herrery a kol.<sup>50</sup>, linie T vznikly na Blízkém východě během paleolitu a byly zavedeny v Arménii migrací datující se do ~12–13 kya, což následně poskytlo čas potřebný pro značnou diverzifikaci in situ. Analýzy provedené v této studii poukázaly na starověké zavedení linií T do severní Afriky, což ilustruje vysokou úroveň molekulární divergence mezi haplotypy. V síti celosvětových chromozomů je definována větev obsahující T haplotypy ze zde studované arabské tuniské populace, prokazující určitý rozsah lokální diverzifikace (obr. 3C.). Kromě toho byla tato větev blízká liniím východoafrické populace Madagaskaru. Tedy, a za předpokladu, že T haploskupina vznikla na Středním východě, velmi pravděpodobně byla zavedena v Africe v průběhu několika migračních vln, z nichž jedna mohla vést přes Africký roh, což se zdánlivě shoduje s přítomností v Džibuti. a Tanzanie souborů haplotypů značně odlišných od ostatních. V severní Africe mohla být jedna z cest zavedení přes Suezskou šíji z Levanty, což naznačuje shluk T-linií vykazujících těsné afinity v jejich pozadí STR, který integruje linie z arabských Tunisanů, Egyptanů, jednotlivců ze středních oblastí. Východ a lidé z Madagaskaru.

Přítomnost těchto linií na Madagaskaru ospravedlňuje stručnou revizi demografické historie ostrova, která zaznamenala rychlé osídlení v minulém tisíciletí. Zatímco několik linií důkazů naznačuje, že obyvatelstvo Madagaskaru mělo silné indonéské a východoafrické vlivy, nelze opomíjet arabsko-islámský dopad<sup>45</sup>. Mnoho muslimů dosáhlo a usadilo se na Madagaskaru až do patnáctého století, ačkoli o jejich původu se stále diskutuje, někteří obhajují příchod z východní Afriky a jiní přímo ze Středního východu/Arabského poloostrova. Ve shodě s Cappredon et al.<sup>45</sup> Zde provedené analýzy upřednostňují druhý scénář, vzhledem k tomu, že linie T z Madagaskaru sdílí společný původ s mnoha ze severní Afriky a Středního východu.



Shluk, který koncentruje arabské tuniské Y-chromozomy, byl odhadován na přibližně 9000 let starý. Tento starověký věk lze vysvětlit za předpokladu dvou scénářů. Za prvé, je to smířeno s přílivem genů ze Středního východu od pravěku, pravděpodobně sahajícím do Capsian civilizace, která vzkvétala v severní Africe kolem 8000 let, což byla kultura spojená s rozšířením zemědělství do regionu. Vlivy Středního východu v regionu Wesletia zanechaly stopy v pozůstatcích prehistorické lidské okupace regionu, přinejmenším od neolitu, v mnoha útočištích Jebel Ousselat, jako jsou Ain Khanfous, Chendoube, Knefissa, Oued Grabech a Oued Bourrime, kde se to hemží skalními malbami domácích zvířat a loveckými výjevy<sup>4, 5</sup>. Také studie Fadhlouei-Zida et al.<sup>15</sup> udržel tento scénář a odhaduje stáří koalescence J-M267 v Cosmopolitans ze Sousse na  $7,6 \pm 5,2$  kya; stejně jako nedávná fylogenetická analýza linií mtDNA na Středním východě<sup>38, 66</sup> argumentuje ve prospěch východního toku genů do severní Afriky během období neolitu jako součásti vývoje civilizace Capsian. Zejména pro haplotypy mtDNA R0a a T1a nalezené v tuniském vzorku z Wesletia zkoumaném v této studii byly TMRCA odhadnuty na přibližně 9000 až 5000 ya<sup>38</sup>.

Nelze však zavrhnout druhý scénář, ve kterém by starověký věk linií T nutně neznamenal jejich starověkou diverzifikaci v severní Africe, ale místo toho se odvozuje od novějšího zavedení linií již dobře diferencovaných. To je slučitelné s invazí hilalijských mluvících kmenů pocházejících z Arabského poloostrova během jedenáctého století, mezi nimiž mohly být linie T přítomny již od prehistorických dob, což mělo za následek podstatnou evoluční diverzifikaci. Masivní příchod těchto lidí do severní Afriky mohl být doprovázen tokem genů natolik, aby to, náhodou, k obohacení linií T, které vlastnili od prehistorických dob.

Tyto dva scénáře se vzájemně nevylučují a pravděpodobně oba přispěly ke vzoru diverzity haploskupiny T nalezené v Tunisku, která ukazovala na neolit jako období, během kterého začala hromadit heterogenitu.

Závěrem lze říci, že panorama získané analýzou polymorfismů Y-chromozomů potvrzuje mozaikovou strukturu tuniské populace<sup>67</sup>. Avšak na rozdíl od tuniského mateřského genetického fondu, který byl údajně ovlivněn především evropským odečtem (45,47 %) ve srovnání s mnohem hladšími příspěvky mtDNA na Středním východě a v severní Africe (21,38 % a 6,65 %)<sup>38, 67</sup>, převládající složkou v otcovské skupině v Tunisku byla severní Afrika (71,67 %), po níž následoval v podstatě blízkovýchodní příspěvek (18,35 %). To naznačuje, že pohlavně zaujatý vzorec toku genů modeloval současné tuniské populace, čímž přidal další úroveň složitosti jejich minulosti, kterou je třeba dále prozkoumat. Fylogenetická analýza haploskupiny T odhalila, že v severní Africe začala být zaváděna ve velmi vzdálených dobách, pravděpodobně prostřednictvím neolitického východního genetického toku spojeného s šířením zemědělství, které bylo později posíleno přílivy dalších obyvatel do regionu.

Jít do:

## **Materiály a metody**

---

### **Odběr vzorků a extrakce DNA**

---

Vzorky krve byly odebrány od 95 nepříbuzných zdravých mužů pocházejících ze dvou oblastí středního Tuniska: 49 z Kairouanu a 46 z Wesletia (Al-Waslatiyah). Vzorky byli vybráni pouze jednotlivci poskytující důkazy o příslušnosti k arabské populaci. Všichni dobrovolníci byli dobrovolníci, kteří dali informovaný souhlas s účastí v této studii, která byla provedena s etickým souhlasem místních zdravotnických úřadů (regionální nemocnice Kairouan a místní nemocnice Wesletia) a souhlasem etické komise pro výzkum v oblasti života a zdraví. věd (CER-SVS/04/2020) Vyššího biotechnologického ústavu v Monastiru. Postup extrakce DNA byl založen na protokolu vysolování<sup>68</sup>. Všechny metody studie byly provedeny v souladu se schválenými směrnici a předpisy.

## Y-STR a Y-SNP genotypizace

---

Vzorky byly typizovány pro 23 Y-STR lokusy (DYS19, DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS385ab, DYS437, DYS438, DYS4459, DYS4453, DYS4453 DYS6DY8 , GATAH4, DYS481, DYS533, DYS549, DYS570, DYS576 a DYS643) pomocí sady PowerPlex Y23 System (PPY23, Promega Corporation, Madison, WI). Amplifikované produkty byly separovány v ABI 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) a analyzovány pomocí softwaru GeneMapper v4.0 (Applied Biosystems) s použitím dodaných alelických žebříků a vnitřního standardu velikosti. Aby bylo možné přiřadit haploskupiny Y-chromozomu, byly vzorky genotypizovány sadou tří různých multiplexů, které zahrnovaly celkem 29 Y-SNP: 10 Y-SNP v multiplexu 1 + M13, 6 Y-SNP v multiplexu 2 a 13 Y<sup>-SNP</sup> multiplex<sup>E69,70</sup>-. Použili jsme nomenklaturu haploskupin navrženou <http://www.phylotree.org/Y/> .

Celkem 132 tuniských andaluských vzorků pocházejících z Testour (48), Slouguia (22), Qalaat-El-Andalous (19) a El Alia (43) bylo dříve typováno pro 12 Y<sup>-STR39,40</sup> . Předpověděli jsme jejich Y-haploskupiny (které nebyly dříve popsány) pomocí Whit Atheys' Haplogroup Predictor.

## Statistické analýzy

---

Parametry diverzity (počet různých haplotypů, diverzita haplotypů a průměrný počet párových rozdílů) byly vypočteny pomocí softwaru Arlequin verze <sup>3.5.1.271</sup> . Populační genetická struktura 18 tuniských populací byla hodnocena pomocí několika přístupů: párové genetické vzdálenosti Slatkinových ( $R_{ST}$ ) a analýza molekulární variance (AMOVA) sdružující populace podle etnických kritérií, s použitím softwaru Arlequin verze 3.5.1.2<sup>71</sup> , s prostorovou analýzou molekulární variance (SAMOVA) provedenou s SAMOVA<sup>v1.072</sup> . S využitím dalších geografických informací SAMOVA maximalizuje podíl genetické variability v důsledku rozdílů mezi populacemi ( $F_{CT}$ )

pro daný počet genetických shluků (hodnota K). Byly testovány různé počty skupin ( $K = 2$  až  $K = 7$ ) a poté jsme považovali za nejlepší seskupení, které poskytlo nejvyšší hodnotu  $F_{CT}$ .

Genetické vztahy mezi tuniskými populacemi a mezi tuniskými a dalšími celosvětovými populacemi (severoafriká, subsaharská, evropská a blízkovýchodní) byly posouzeny generováním multidimenzionálního škálování (MDS) na základě R ST párových genetických vzdáleností pro 12 Y-STR (DYS19, DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS385ab, DYS437, DYS438 a DYS439), pomocí softwaru IBM SPSS Statistics verze 19.0.

### Fylogenetické vztahy

---

Střední spojovací síť Y-chromozomu haploskupiny T byla zkonstruována pomocí síťového softwaru verze 10.2 (<http://www.fluxus-engineering.com/>)<sup>73, 74</sup> s použitím v prvním kroku sady 17 Y-STR lokusů (DYS19, DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS385ab, DYS437, DYS438, DYS4439,6559, DYS4459,68 5 a GATAH4) společné pro 114 vzorků z oblastí severní Afriky a Středního východu, jejichž klasifikace haploroup do haploskupiny T byla založena na datech Y-SNP. Poté, s ohledem na stejné vzorkování, jsme vygenerovali síť používající 13 lokusů Y-STR vynecháním 4 lokusů Y-STR (dva lokusy s více kopiemi DYS385ab, DYS389II a DYS448). Ve druhém kroku jsme vygenerovali síť založenou na 13 Y-STR lokusech náhodně typizovaných u 453 jedinců patřících do haploskupiny T z 36 celosvětových populací (4 severoafriké, 6 východoafričských, 9 blízkovýchodních, 9 evropských, 3 asijských a 5 amerických), sebrané z literatury. U některých populací klasifikace haploskupin, pokud nebyla původně hlášena,

Pokud jde o odvození TMRCA haploskupiny T-M70, použili jsme průměrnou četnost mutací v rodokmenu (6718) pro 13 Y-STR v případě modálního haplotypu jako kořene, a jak navrhli Hallast et al.

Získané frekvence haploskupin T-M70 byly použity jako vstupní data pro vrstevnicovou mapu založenou na mřížce ke studiu jejího geografického rozložení. Pro mapování frekvenčního prostorového rozložení byl použit Surfer 8.0, mapovací software od Golden Software, LLC, USA. Pro interpolaci geografických dat byla přijata metoda kriging gridding <https://www.goldensoftware.com/products/surfer> . Předpokládaná geografická poloha odpovídala středu distribuční oblasti, odkud byly odebrány jednotlivé vzorky.

Jít do:

## **Poděkování**

---

Tato práce byla částečně financována regionálními fondy FEDER-Fundo Europeu de Desenvolvimento prostřednictvím OPERAČNÍHO programu pro konkurenceschopnost a internacionalizaci COMPETE 2020 (POCI), Portugalsko 2020, a portugalskými fondy prostřednictvím FCT-Fundação para a Ciência ea Tecnologia/Ministério, da Ciência e Inovação v rámci projektů „Institut pro výzkum a inovace ve zdravotnických vědách (i3S)“ (POCI-01-0145-FEDER007274). IPATIMUP integruje výzkumnou jednotku i3S. VG je podporována FCT na základě smlouvy o programu uvedené v zákoně č. 57/2016 ze dne 29. srpna.

Jít do:

## **Autorské příspěvky**

---

Na koncepci a designu studie se podíleli všichni autoři. LC odebrala vzorky. Přípravu materiálu, sběr dat a analýzu provedly SK, SM, LA a VG. První návrh rukopisu napsal SK. MJP, ABE a LC dohlíželi na práci a přispěli k sepsání a úpravě rukopisu. SM, LA, VG, SB, SMC a HKK komentovaly předchozí verze rukopisu a všichni autoři schválili konečný rukopis.

Jít do:

## Dostupnost dat

---

Všechna data generovaná nebo analyzovaná během této studie jsou zahrnuta v tomto publikovaném článku a jeho doplňkových informačních souborech.

Jít do:

## Konkurenční zájmy

---

Autoři neuvádějí žádné konkurenční zájmy.

Jít do:

## Poznámky pod čarou

---

### Poznámka vydavatele

Springer Nature zůstává neutrální, pokud jde o jurisdikční nároky v publikovaných mapách a institucionálních přidruženích.

Jít do:

## Doplňkové informace

---

Online verze obsahuje doplňkový materiál dostupný na [10.1038/s41598-021-95144-x](https://doi.org/10.1038/s41598-021-95144-x).

Jít do:

## Reference

---

1. De Morgan, J. Les premières civilisations: études sur la préhistoire et l'histoire jusqu'à la fin de l'empire macédonien. *Leroux*, (1909).
2. Camps-Fabrer, H. Capsien du Maghreb et Natoufien du Proche Orient. *Travaux du Laboratoire d'anthropologie et de préhistoire des pays de la Méditerranée occidentale* 71–104 (1989).

4. Zoughlami, J., Chenorkian, R. & Harbi-Riahi, M. Atlas préhistorique de la Tunisie. 11. Kairouan. *Publications de l'École française de Rome* **81** , (1998).
5. Ben Nasr, J. Quatre abris peints découverts au Jebel Ousselat (Tunisie centrale). *Préhistoires Méditerranéennes* 159–166 (2002).
6. McIlwraith, K. On Convivencia, Bridges and Boundaries: Sounáležitost a vyloučení v narrativech španělské arabsko-islámské minulosti. *Elektronický repozitář závěrečných a disertačních prací* (2018).
7. Harvey LP. Muslimové ve Španělsku: 1500 až 1614. University of Chicago Press; 2005. [ [Google Scholar](#) ]
21. Bentayebi, K. & Hajitou. Revidovaný kořen pro diferenciaci a diverzitu lidského chromozomu Y mezi severoafrickými populacemi. *JIG* **5** , (2018).
25. Semino O, et al. Origin, diffusion, and differentiation of Y-chromosome haplogroups E and J: Inferences on the neolithization of Europe and later migratory events in the Mediterranean area. *Am. J. Hum. Genet.* 2004;74:1023–1034. doi: 10.1086/386295. [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
35. Luscombe, D. & Riley-Smith, J. *The New Cambridge Medieval History*. Vol. 2 696 (Cambridge University Press, 2004).
36. Laugu, N. The roles of mosque libraries through history. *Al-Jami'ah J. Islam. Stud.* **45**, 91–118 (2007).
37. Elkamel S, et al. The Orientalisation of North Africa: New hints from the study of autosomal STRs in an Arab population. *Ann. Hum. Biol.* 2016 doi: 10.1080/03014460.2016.1205135. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
38. Elkamel, S., Boussetta, S., Khodjet-El-Khil, H., Elgaaied, A. B. & Cherni, L. Ancient and recent Middle Eastern maternal genetic contribution to North Africa as viewed by mtDNA diversity in Tunisian Arab populations. *Am. J. Hum. Biol.* **30**, e23100 (2018). [[PubMed](#)]

39. Cherni L, et al. Y-chromosomal STR haplotypes in three ethnic groups and one cosmopolitan population from Tunisia. *Forensic Sci. Int.* 2005;152:95–99. doi: 10.1016/j.forsciint.2005.02.007. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
40. Cherni, L., Frigi, S., Boussetta, S., Elkamel, S. & El Gaaied, A. B. Genetic structure of Tunisian Andalusian communities revealed by uniparental markers. *Anthropologie (1962-)* **55**, 305–318 (2017).
41. Frigi S, et al. Data for Y-chromosome haplotypes defined by 17 STRs (AmpFLSTR® Yfiler™) in two Tunisian Berber communities. *Forensic Sci. Int.* 2006;160:80–83. doi: 10.1016/j.forsciint.2005.05.007. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
42. Khodjet El Khil, H. *et al.* Y chromosome microsatellite variation in three populations of Jerba Island (Tunisia). *Ann. Hum. Gen.* **65**, 263–270 (2001). [[PubMed](#)]
43. Fadhlaoui-Zid K, et al. Genetic structure of Tunisian ethnic groups revealed by paternal lineages. *Am. J. Phys. Anthropol.* 2011;146:271–280. doi: 10.1002/ajpa.21581. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
44. Cherni L, et al. Post-last glacial maximum expansion from Iberia to North Africa revealed by fine characterization of mtDNA H haplogroup in Tunisia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 2009;139:253–260. doi: 10.1002/ajpa.20979. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
45. Capredon, M. *et al.* Tracing Arab-Islamic Inheritance in Madagascar: Study of the Y-chromosome and mitochondrial DNA in the antemoro. *PLoS ONE* **8**, e80932 (2013). [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)]
46. Purps J, et al. A global analysis of Y-chromosomal haplotype diversity for 23 STR loci. *Forensic Sci. Int. Genet.* 2014;12:12–23. doi: 10.1016/j.fsigen.2014.04.008. [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
47. Underhill PA, et al. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations. *Ann. Hum.*



Genet. 2001;65:43–62. doi: 10.1046/j.1469-1809.2001.6510043.x.

[\[PubMed\]](#) [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

48. Luis JR, et al. The Levant versus the Horn of Africa: Evidence for bidirectional corridors of human migrations. *Am. J. Hum. Genet.*

2004;74:532–544. doi: 10.1086/382286. [\[PMC free article\]](#) [\[PubMed\]](#)

[\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

49. Grugni, V. *et al.* Ancient migratory events in the Middle East: New clues from the Y-chromosome variation of modern Iranians.

*PLoS ONE*7, e41252 (2012). [\[PMC free article\]](#) [\[PubMed\]](#)

50. Herrera KJ, et al. Neolithic patrilineal signals indicate that the Armenian plateau was repopulated by agriculturalists. *Eur. J. Hum. Genet.*

2012;20:313–320. doi: 10.1038/ejhg.2011.192. [\[PMC free article\]](#)

[\[PubMed\]](#) [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

51. Balanovsky O, et al. Genetic differentiation between upland and lowland populations shapes the Y-chromosomal landscape of West Asia. *Hum. Genet.*

2017;136:437–450. doi: 10.1007/s00439-017-

1770-2. [\[PubMed\]](#) [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

52. Iacovacci G, et al. Forensic data and microvariant sequence characterization of 27 Y-STR loci analyzed in four Eastern African countries. *Forensic Sci. Int. Genet.* 2017;27:123–131.

doi: 10.1016/j.fsigen.2016.12.015. [\[PubMed\]](#) [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

53. Nogueiro I, Manco L, Gomes V, Amorim A, Gusmão L.

Phylogeographic analysis of paternal lineages in NE Portuguese Jewish communities. *Am. J. Phys. Anthropol.* 2010;141:373–381.

doi: 10.1002/ajpa.21154. [\[PubMed\]](#) [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

54. Boattini, A. *et al.* Uniparental markers in Italy reveal a sex-biased genetic structure and different historical strata. *PLoS ONE*8, e65441

(2013). [\[PMC free article\]](#) [\[PubMed\]](#)

55. Martinez-Cadenas C, et al. The relationship between surname frequency and Y chromosome variation in Spain. *Eur. J. Hum. Genet.*

2016;24:120–128. doi: 10.1038/ejhg.2015.75. [\[PMC free article\]](#)

[\[PubMed\]](#) [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

56. Grugni V, et al. Reconstructing the genetic history of Italians: New insights from a male (Y-chromosome) perspective. *Ann. Hum. Biol.* 2018;45:44–56. doi: 10.1080/03014460.2017.1409801. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
57. Di Cristofaro, J. *et al.* Prehistoric migrations through the Mediterranean basin shaped Corsican Y-chromosome diversity. *PLoS ONE*13, e0200641 (2018). [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)]
58. Jannuzzi, J. *et al.* Male lineages in Brazilian populations and performance of haplogroup prediction tools. *Forensic Sci. Int. Genet.* 44, 102163 (2020). [[PubMed](#)]
59. Hallast P, et al. The Y-chromosome tree bursts into leaf: 13,000 high-confidence SNPs covering the majority of known clades. *Mol. Biol. Evol.* 2015;32:661–673. doi: 10.1093/molbev/msu327. [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
60. Piquet, V. *Les civilisations de l’Afrique du Nord: Berbères, Arabes, Turcs: avec 4 cartes hors texte.* (A. Colin, 1921).
61. Slim, H. *et al.* *Histoire générale de la Tunisie: Les temps modernes.* Vol. 3 (Sud éditions, 2007).
62. Jorde LB, et al. The distribution of human genetic diversity: A comparison of mitochondrial, autosomal, and Y-chromosome data. *Am. J. Hum. Genet.* 2000;66:979–988. doi: 10.1086/302825. [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
63. Khodjet-el-Khil H, et al. Allele frequencies for 15 autosomal STR markers in the Libyan population. *Ann. Hum. Biol.* 2012;39:80–83. doi: 10.3109/03014460.2011.630678. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
64. Gaibar M, et al. Usefulness of autosomal STR polymorphisms beyond forensic purposes: Data on Arabic-and Berber-speaking populations from central Morocco. *Ann. Hum. Biol.* 2012;39:297–304. doi: 10.3109/03014460.2012.697578. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
65. Amir N, Sahnoune M, Chikhi L, Atmani D. STR-based genetic structure of the Berber population of Bejaia (Northern Algeria) and its

relationships to various ethnic groups. *Gene*. 2015;574:140–148. doi: 10.1016/j.gene.2015.08.002. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

66. Fernandes, V. *et al.* Genetic stratigraphy of key demographic events in Arabia. *PLoS ONE*10, e0118625 (2015). [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)]

67. Frigi S, *et al.* Mitochondrial DNA analysis of Tunisians reveals a mosaic genetic structure with recent population expansion. *Homo*. 2017;68:298–315. doi: 10.1016/j.jchb.2017.05.003. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

68. Miller SA, Dykes DD, Polesky HF. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Res*. 1988;16:1215. doi: 10.1093/nar/16.3.1215. [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

69. Gomes V, Sánchez-Diz P, Amorim A, Carracedo Á, Gusmão L. Digging deeper into East African human Y chromosome lineages. *Hum. Genet*. 2010;127:603–613. doi: 10.1007/s00439-010-0808-5. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

70. Brion M, Sobrino B, Blanco-Verea A, Lareu MV, Carracedo A. Hierarchical analysis of 30 Y-chromosome SNPs in European populations. *Int. J. Legal Med*. 2005;119:10–15. doi: 10.1007/s00414-004-0439-2. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

71. Excoffier, L., Laval, G. & Schneider, S. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinform. Online*1, 47–50 (2007). [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)]

72. Dupanloup I, Schneider S, Excoffier L. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Mol. Ecol*. 2002;11:2571–2581. doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01650.x. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

73. Forster P, Harding R, Torroni A, Bandelt HJ. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: A reappraisal. *Am. J. Hum. Genet*. 1996;59:935–945. [[PMC free article](#)] [[PubMed](#)] [[Google Scholar](#)]

74. Bandelt HJ, Forster P, Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 1999;16:37–48. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036. [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

---

Články z Scientific Reports jsou zde poskytovány s laskavým svolením **Nature Publishing Group**

---