

УДК 575.174:599.9

СТРУКТУРА ГЕНОФОНДА ВОСТОЧНЫХ УКРАИНЦЕВ ПО ГАПЛОГРУППАМ Y-ХРОМОСОМЫ

© 2004 г. В. Н. Харьков¹, В. А. Степанов¹, С. А. Боринская², Ж. М. Кожекбаева², В. А. Гусар³,
Е. Я. Гречанина³, В. П. Пузырев¹, Е. К. Хуснутдинова⁴, Н. К. Янковский²

¹ Научно-исследовательский институт медицинской генетики Томского научного центра
Сибирского отделения Российской академии медицинских наук, Томск 634050

² Институт общей генетики им. Н.И.Вавилова Российской академии наук, Москва 119991;
факс: (095) 135–12–89; E-mail: yankovsky@vigg.ru @

³ Харьковский межобластной центр клинической генетики и пренатальной диагностики, Харьков 61072

⁴ Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра Российской академии наук, Уфа 450054

Поступила в редакцию 05.06.2003 г.

Установлен состав и частоты гаплогрупп Y-хромосомы, определяемых на основании генотипирования 11 диаллельных локусов ее нерекombинирующей части (*SRY1532, YAP, 92R7, DYS155S2, 12f2, Tat, M9, M17, M25, M89, M56*), в представительной выборке восточных украинцев (94 индивида). В генофонде украинцев выявлено шесть гаплогрупп: E, F (включая G и I), J, N3, P, R1a1. Эти же гаплогруппы были ранее обнаружены и в исследованиях разнообразия Y-хромосомы на территории Европы в целом. Наиболее распространенной гаплогруппой у украинцев является R1a1 (ранее обозначавшаяся как HG3), которая охватывает около 44% всех Y-хромосом в этой выборке. Эта гаплогруппа, как полагают, маркирует расселение ранних индоевропейцев и связана с распространением курганной археологической культуры. На втором месте по частоте представленности находится гаплогруппа F (21.3%), представляющая собой объединение разных по времени происхождения линий. Гаплогруппа P, представленная с частотой 9.6%, является генетическим вкладом населения, своими корнями восходящего к древнему автохтонному населению Европы. Гаплогруппы J и E, (11.7 и 4.2% соответственно) маркируют расселение ближневосточных земледельцев в эпоху неолита. Наличие линии N3 (9.6%), вероятнее всего, объясняется вкладом ассимилированных финно-угорских племен. Полученные данные по составу и частотам гаплогрупп Y-хромосомы в изученной выборке существенно дополняют имеющуюся картину распределения мужских линий в популяциях восточных славян.

Проблема происхождения и этногенеза славян вызывает живой интерес многих поколений исследователей в различных отраслях знаний. Хотя на сегодняшний день накоплен обильный этнографический, лингвистический и археологический материал, до сих пор нет единого мнения как по проблеме славянства в целом, так и относительно этногенеза восточных славян в частности [1]. Территория расселения восточных славян находилась в зоне контактов северных и южных европеоидов [2, 3]. Здесь происходило взаимодействие этносов, различающихся в языковом и антропологическом отношении. Восточные славяне сформировались в результате сложного этногенеза, в котором приняли участие группы лесных и лесостепных племён Восточной и Центральной Европы и племена степной части Евразии. Один из основных путей расселения восточных славян проходил через территорию, соответствующую современной Украине, а затем по широкой территории, которая теперь соответствует европейской части России [4]. Изучение населения территории современной Украины представляет особый интерес еще и в связи с тем, что Северное Причерноморье являлось, как предполагается,

первичной или вторичной областью расселения группы носителей праиндоевропейского языка [5, 6].

По системам белковых маркеров славян имеется довольно большой массив данных [7]. С середины 90-х годов наиболее динамично развиваются исследования состава и частот молекулярно-генетических однородительских наследуемых маркеров. Опубликованы данные по генетическому полиморфизму мтДНК у восточных славян, в основном у русских [8–11]. Для Y-хромосомы установлено распределение STR-маркеров [12].

Современное описание молекулярной филогении Y-хромосомы (последовательности происхождения гаплотипов) основано на типировании аллельного состояния стандартного набора SNP-локусов. Мужские линии-гаплотипы Y-хромосомы по этому набору SNP – хорошо изучены в мире [13–15]. Начато накопление соответствующей информации и для славян [16–20], при этом Украина пока представлена только выборкой образцов, собранной в центральной части страны. Славяне территориально более широко расселены в Европе по сравнению с другими народами, поэто-

му для характеристики вклада Y – хромосом от различных предковых групп в современный генофонд славян требуется значительное увеличение общего объема проанализированной выборки. Еще более важно при этом формирование каждой выборки на основе группы, компактно расселенной на определенной территории, и достижение равномерного пространственного распределения этих выборок по всей территории расселения славян.

В настоящей работе представлены результаты исследования распределения гаплогрупп, определяемых на основании генотипирования аллельных вариантов стандартного набора из 11 диаллельных локусов нерекombинирующей части Y-хромосомы [13, 15, 18], в выборке восточных украинцев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе исследована вариабельность 11 диаллельных локусов нерекombинирующей части Y-хромосомы (*SRY1532*, *YAP*, *92R7*, *DYF155S2*, *12f2*, *Tat*, *M9*, *M17*, *M25*, *M89*, *M56*) у 94 индивидов, представляющих коренное население Восточной Украины (преимущественно Харьковской, Полтавской, Сумской и Черниговской областей). В данную выборку включены лица, не имеющие родства по мужской линии как минимум до третьего колена. Материал был собран у добровольцев-военнослужащих с соблюдением процедуры информированного согласия и сбором данных о месте рождения и национальной принадлежности предков двух поколений. В выборку были включены лица, имеющие только украинских предков на основе данных опроса.

Материалом для исследования послужила тотальная ДНК выделенная из лимфоцитов периферической крови с использованием стандартных методов [21].

Генотипирование проводили с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) в автоматическом термоциклере “Терцик” (“ДНК-технология”) и последующего анализа размеров ПЦР-продуктов после расщепления соответствующими рестриктазами (для *SRY1532*, *92R7*, *Tat*, *M9*, *M25*) или без расщепления (для *YAP*, *DYF155S2*, *12f2*, *M17*, *M89*, *M56*). Электрофорез проводили в геле 3%-ной агарозы (для *Tat* и *M25*) или 2%-ной агарозы (для всех остальных маркеров).

Аmplификацию локуса *SRY1532*, содержащего транзицию A–G [22] проводили с использованием праймеров и условий, предложенных ранее [23]. Аллелю A соответствовал один фрагмент (167 пн), аллелю G – два фрагмента (55 и 112 пн) образуемых при расщеплении ПЦР-продукта рестриктазой *AdeI* (“Fermentas”, Lithuania).

Инсерционный *Alu*-полиморфизм в локусе *DYS287* (*YAP*) типировали по [24]. Отсутствию *Alu*-повтора соответствовал ПЦР продукт размером 150 пн, а наличию *Alu*-инсерции – продукт размером 455 пн.

Транзицию C–T в локусе *92R7* [25] анализировали по [26]. C-аллель выявляли по наличию сайта рестрикции для эндонуклеазы *HindIII* (“СибЭнзим”, Новосибирск), расщепляющей продукт размером 709 пн на фрагменты 197 и 512 пн.

Делеционный полиморфизм в локусе *DYF155S2* генотипировали по [13]. ПЦР-продукт на матрице локуса без делеции имел размер 196 пн, а в случае делеции этот фрагмент отсутствовал. Качество ПЦР контролировали при этом по наличию амплификата локуса *DYF155S1*, перекрывающегося с *DYF155S2*.

Делеционный полиморфизм в локусе *12F2* типировался по [27]. Наличие в амплификате фрагмента 500 пн соответствует предковому состоянию ДНК. Качество амплификации контролировали по наличию продукта (820 пн), который амплифицируется с помощью дополнительной пары праймеров [18]

Мутацию *Tat*, которая представляет собой транзицию T–C, типировали амплифицируя участок длиной 112 пн по [28]. Аллель T выявляется по появлению двух фрагментов (83 и 29 пн) при расщеплении ПЦР продукта рестриктазой *Hsp92II* “Promega”.

Мутацию *M9* [29, 30], являющуюся трансверсией C–G, генотипировали по [31]. Амплифицированный фрагмент (341 пн) в случае аллеля C содержит два сайта узнавания для эндонуклеазы *HinfI* (“СибЭнзим”), что после рестрикции приводит к образованию фрагментов 182, 93 и 66 пн. Аллелю G соответствует лишь один сайт в ПЦР-продукте и после его расщепления образуются лишь два фрагмента–248 и 93 пн.

Мутацию *M25*, являющуюся трансверсией G–C, генотипировали по [30]. Продукт длиной 340 пн в случае аллеля G содержит единственный сайт узнавания для *EcoRI* (“СибЭнзим”), и реакция проходит с образованием фрагментов 180 и 160 пн. Мутантный аллель C формирует дополнительный сайт, что после обработки ферментом приводит к образованию фрагментов 160, 116 и 64 пн.

Генотипирование маркеров *M17*, *M56* и *M89* [30] проводили с помощью аллель-специфичной ПЦР. Мутация *M17* является однонуклеотидной делецией G. Обратный праймер для ПЦР соответствовал описанному в приложении к работе [30], а два прямых праймера отличались на один нуклеотид с 3'-конца. *M17F1*: 5'-TGT GGT TGC TGG TTG TTA CGG GG-3', *M17F2*: 5'-TGT GGT TGC TGG TTG TTA CGG G-3'. С неделетированным аллелем одинаково успешно отжигали оба

праймера (при 58°C), длина продуктов составляла 288 и 287 пн соответственно. В случае делеции специфичная посадка праймера F1 практически не происходила, а качество ПЦР с праймером F2 оставалось неизменным.

Для типирования трансверсии А–Т (мутация M56) использовали обратный праймер, описанный ранее [30], а каждый из двух прямых праймеров был строго комплементарен лишь одному из аллельных вариантов и отличался от другого на один нуклеотид с 3'-конца. M56F1: 5'-ATG CAA TGG GAG GAT TAC GAA-3', комплементарный аллелю А, и M56F2: 5'-ATG CAA TGG GAG GAT TAC GAT-3', комплементарный аллелю Т. Фрагмент 381 пн присутствовал лишь в одном из вариантов ПЦР, при температуре отжига 62°C.

Аллельное состояние в случае мутации M89 (транзигция С–Т) определяли аналогичным образом. Прямой праймер описан в работе [30], каждый из двух обратных праймеров был строго комплементарен лишь одному из аллелей. M89R1: 5'-TCA GGC AAA GTG AGA GAT G-3', комплементарный аллелю С и M89R2: 5'-TCA GGC AAA GTG AGA GAT A-3', комплементарный аллелю Т. Отжиг проводили при температуре 60°C. Фрагмент 365 пн присутствовал лишь в одном из вариантов ПЦР.

Для некоторых образцов были прогенотипированы все диаллельные маркеры, однако в большинстве случаев генотипирование проводилось иерархически, исходя из установленной последовательности накопления мутаций на Y-хромосоме [32]. Например, нуклеотидная замена в локусе *SRY1532* типировалась преимущественно у индивидов, несущих аллель Т в локусе *92R7*.

Классификация гаплогрупп Y-хромосомы дана в соответствии с предложенной Консорциумом по исследованию Y-хромосомы [32].

Для визуализации амплифицированных фрагментов и видеосъемки гелей использовали систему документации и анализа гелей фирмы Advanced American Biotechnology, а также программные пакеты Video Studio v.1.0 (Ulead Systems Inc.), Video Packer Plus v.1.2p (Aura Vision Corp. & VIC Hi Tech Corp.) и Adobe Photoshop v. 6.0 (Adobe Systems Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа распределения аллелей 11 локусов нерекombинирующей части Y-хромосомы (*SRY1532*, *YAP*, *92R7*, *DYF155S2*, *12f2*, *Tat*, *M9*, *M17*, *M25*, *M89*, *M56*) у 94 индивидов, представляющих этнических украинцев, были выявлены шесть гаплогрупп (таблица). Эти же линии были ранее обнаружены и в небольших выборках украинцев в работах по исследованию разнообразия Y-хромосомы на территории Европы [18, 19].

Распределение гаплогрупп Y-хромосомы у украинцев

| Гаплогруппа | Частота встречаемости, % (N) | | |
|-------------|------------------------------|-----------|----------|
| | Данная работа | [19] | [18] |
| E | 4.2(4) | 4.0(2) | 4.0(1) |
| F | 21.3(20) | 26.0(13)* | 48.0(13) |
| J | 11.7(11) | 6.0(3) | 0.0(0) |
| N3 | 9.6(9) | 6.0(3) | 11.0(4) |
| P | 9.6(9) | 4.0(2) | 4.0(1) |
| R1a1 | 43.6(41) | 54.0(27) | 30.0(8) |
| Всего | 100(94) | 100(50) | 100(27) |

* Из них девять человек относятся к гаплогруппе I (18.0%) и два человека – к гаплогруппе G (4.0%).

В таблице приведены частоты гаплогрупп Y-хромосомы у украинцев, выявленные в настоящей работе и опубликованные ранее в литературе. В целом наблюдается сходная картина распределения основных гаплогрупп во всех трех выборках.

Отличия в частотах отдельных линий могут быть связаны как с реально существующими различиями изученных выборок, так и с небольшими размерами выборок, исследованных в ранее опубликованных работах – 27 человек [18] и 50 человек [19]. К сожалению, в этих работах не указано, какие именно территории Украины представлены в исследованных авторами выборках.

Наиболее частым вариантом Y-хромосомы среди украинцев является гаплогруппа R1a1 (ранее обозначавшаяся как HG3, согласно предыдущей версии классификации гаплогрупп [14]). В нашем исследовании частота R1a1 составила 43.6%. Ареал распространения этой гаплогруппы ограничен территорией Евразии. В Европе сходная с украинцами частота R1a1 наблюдается у народов балто-славянской группы индоевропейской языковой семьи: 40–50% у русских, 39 – у белорусов, 37 – у чехов и словенцев, 47 – у словаков, 55 – у поляков, 41 – у латышей, 34 – у литовцев [17, 18, 20]. Несколько меньшие значения показаны для финно-угорских народов: 29% у мари, 27 – у эстонцев, 22 – у венгров, 20 – у карелов, 3 – у финнов, 3–5% у саамов [18, 33]. Таким образом, доля гаплогруппы R1a1 наиболее велика в Центральной и Восточной Европе, у западноевропейских народов она заметно ниже.

В работе [19] предполагается, что современный спектр распространения этой гаплогруппы отражает экспансию популяции, изолированной во время ледникового периода на территории современной Украины. Это предположение подтверждается распространением курганной археологической культуры эпохи энеолита – ранней бронзы. В лингвистическом же отношении этому может соответствовать распространение индоев-

ропейских языков в V тыс. до н.э. из района Северного Причерноморья [5, 34]. Анализ сцепления маркеров *SRY1532* и *M17* показывает, что они являются, по-видимому, филогенетическими аналогами. Оценка времени возникновения мутации *SRY1532*, определяющей гаплогруппу R1a, в 7500 лет назад [35] и 5400 ± 810 лет назад [17], таким образом хорошо согласуется с предположением о ее археологическом соответствии с носителями курганной культуры.

Восточная часть ареала гаплогруппы R1a1 находится в Средней Азии [20, 36] и на территории Алтая и Саян [17, 37]. Характерно, что гаплогруппа R1a1 распространена у южносибирских и среднеазиатских народов, ранние периоды этногенеза которых связаны с культурой степной бронзы. Здесь частота R1a1 составляет 21% у узбеков, 24 – у таджиков, 41–57 – у киргизов, 52–58 – у южных алтайцев, 40 – у северных алтайцев и порядка 15% у тувинцев [17, 37]. В Восточной Азии гаплогруппа R1a1 встречается очень редко. В Пакистане и Индии гаплогруппа R1a1 охватывает около 30% пула Y-хромосом [38, 39], причем в Индии доля ее наиболее значительна среди представителей высших каст (брахманы, кшатрии и вайшья). Это, видимо, отражает вклад в их генофонд доминирующей арийской элиты, и хотя среди некоторых племен Южной Индии также отмечено присутствие R1a1 (до 26%), это скорее связано с интенсивным потоком генов через кастовые и племенные барьеры, как было показано Ramana и др. [40].

Rosser et al. [18] показали, что хромосомы гаплогруппы R1a, представленные как в Европе, так и в Азии, коалесцируют к общему предку около 2500 – 3800 лет назад, что соответствует распространению андроновской культурной общности эпохи бронзы. Население андроновской культурной общности было индоиранским по своей языковой принадлежности [5] и практически полностью “покрывало” ту территорию Азии, на которой теперь расселены носители R1a1. Таким образом, расселение ранних индоевропейцев маркируется, возможно, именно этой гаплогруппой.

На втором месте по частоте представленности у украинцев находится макрогаплогруппа F (21.3%). Определяющая ее мутация в локусе *M89* является предковой по отношению к выявленным нами гаплогруппам J, N, P (см. ниже) и R1a1 [19]. К макрогаплогруппе F относятся также гаплогруппа H, распространенная в Азии и отсутствующая у европейцев, и гаплогруппы G (определяемая мутацией *M201*) и I (мутация в *M170*). Предполагается, что гаплогруппа G имеет ближневосточное происхождение [19] и ее распространение в Европе связано с относительно недавними миграциями. Частота распространения гаплогруппы G уменьшается с юго-востока на северо-запад, от 30% на

Кавказе до 2–5% в Центральной Европе. Время возникновения гаплогруппы I оценивается в 22000 лет назад на территории Европы, среди ранних переселенцев с Ближнего Востока. Возможно, ее распространение происходило параллельно с митохондриальной гаплогруппой H. В настоящее время доля гаплогруппы I максимальна для популяций Центральной и Восточной Европы: 45% у хорватов, 41 – у саамов, 37 – у немцев, 23 – у поляков, 15% у чехов. Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что доля недифференцируемой нами гаплогруппы I составляет в генофонде украинцев около 60–70% от общего числа линий F.

Гаплогруппа P представлена у украинцев с частотой 9.6%. По литературным данным наибольшая концентрация гаплогруппы P (70–80%) наблюдается в Западной Европе: в Шотландии, Ирландии, а также на Пиренейском полуострове у испанцев. У басков частота встречаемости гаплогруппы P составляет около 85%. Далее на восток частота P постепенно снижается, составляя 5–10% в странах Балтии и у восточных славян [18, 19]. Предполагается, что распространение гаплогруппы P связано с носителями ориньякской археологической культуры, время распространения которой в Европе оценивается в 35–40 тыс. лет назад [19]. Современный спектр распространения гаплогруппы P может быть сформирован аналогично таковому для гаплогруппы I – постледниковое расселение ее носителей из долговременных географических изолятов [19].

Гаплогруппы J и E, составляющие в генофонде украинцев 11.7 и 4.2% соответственно, связывают с расселением ближневосточных земледельцев в эпоху неолита. В настоящее время максимальная частота J зафиксирована на Ближнем Востоке: 49.5% у сирийцев, 39 – у палестинцев, 36% у израильских евреев и ливанцев [41]. Значительна ее доля на Кавказе и в Анатолии (25–30%) [18]. Характер изменения частоты гаплогруппы J (маркируемой делецией *12f2*) свидетельствует, что она возникла, вероятно, на Ближнем Востоке в верхнем палеолите и затем распространилась на запад и восток с переселенцами, принесшими в Европу не только новую технику изготовления каменных орудий и керамики, земледелие и скотоводство, но и гаплогруппу E, а также гаплогруппу G. Возможно, гаплогруппа J Y – хромосомы была принесена в Европу вместе с митохондриальной гаплогруппой J, которая возникла в палеолите, но на территории Европы также появилась в эпоху неолита [42, 43]. Не исключена и более поздняя датировка появления носителей гаплогруппы J в Средиземноморье, в случае распространения ее финикийцами, колонизировавшими этот регион в первом тысячелетии до н.э.

Последний генетический компонент в составе мужского генофонда украинцев представлен гаплогруппой N3. Ареал этой гаплогруппы ограничен территорией Северной Евразии. Гаплогруппа N3 широко представлена у финно-угорских народов и этносов балто-славянской ветви индоевропейской семьи. У финно-угров к N3 принадлежит от 30 до 60% Y-хромосом: 42% у саамов, 61 – у финнов, 39 – у карел, 37 – у эстонцев, 62 – у коми, 51 – у мари, 30% у удмуртов [16, 18, 19, 33]. Уральские народы Северной Азии также характеризуются высокой частотой N3: 62% у хантов, 20 – у манси, 25–40% у ненцев. Доля гаплогруппы N3 в мужских линиях балто-славянских народов чуть ниже: 47% у литовцев, 32 – у латышей, 15 – у русских, 2,5 – у белорусов, 3% у словаков и поляков [17, 18]. В Центральной и Северной Европе N3 встречается с гораздо меньшей частотой. Оценка возраста этой линии колеблется от 4200 [44] и 6100 ± 940 [17] до 8400 ± 7000 лет [35]. Географический спектр распределения гаплогруппы N3 и время ее происхождения указывают, что линия N3 возникла на территории Северной Евразии после максимума последнего оледенения и распространилась у предков современных финно-угорских и алтайских народов.

Присутствие линии N3 у восточных славян, вероятнее всего, объясняется ассимиляцией финно-угорских племен в ходе расселения славян из Центральной Европы на восток. Частота N3 у славян в этом случае является маркером финно-угорского вклада в их современный генофонд.

Таким образом, выявлена многокомпонентная структура мужской части генофонда современных украинцев. Гаплогруппы R и I, составляющие до 25% от общего числа линий, являются наследием автохтонного населения, заселившего Европу еще в палеолите. Гаплогруппа R1a1, вероятно, является маркером индоевропейского вклада. Генетический вклад неолитических переселенцев с территории Ближнего Востока маркируется гаплогруппами J, G и D, составляющими до 25% генофонда.

Дальнейшая детализация выявленной структуры требует привлечения дополнительных диалельных маркеров и анализа гаплотипов с использованием микросателлитных повторов. Работа в этом направлении ведется нами в настоящее время.

Работа поддержана грантом по международному сотрудничеству Миннауки РФ (Н.Я.), грантами РФФИ 01-04-48986 (Н.Я.), 00-04-48506 (В.С.), 03-04-49021 (В.С.), 03-04-49021мас (В.Х.), 01-04-6372мас (В.Х.); грантом Wenner-Gren Foundation № 6801 (В.С.); грантом Президента Российской Федерации МД-88.2003.04 (В.С.) и грантом “Базы данных о генофондах человека, животных, растений и микроорганизмов” ФЦНТП “Исследования

и разработки по приоритетным направлениям науки и техники 2002–2004 гг.” (В.С. и Н.Я.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Славяне и Русь: Проблемы и идеи: Концепции, рожденные трехвековой полемикой, в хрестоматийном изложении / Сост. Кузьмин А.Г. М.: Флинта, Наука, 1999. 488 с.
2. Алексеева Т.И. Этногенез восточных славян. М.: МГУ, 1973. 330 с.
3. Алексеева Т.И. Алексеев В.П. Антропология о происхождении славян // Природа. 1989. № 1. С 60–69.
4. Седов В.В. Славяне: Историко-археологическое исследование. М.: Языки славянской культуры, 2002. 624 с.
5. Кузьмина Е.Е. Откуда пришли индоарии? Материальная культура племен андроновской культурной общности и происхождение индоиранцев. М.: Калина, 1994. 664 с.
6. Гамкрелидзе Т.В., Иванов Вяч.Вс. Индоевропейский язык и индоевропейцы: Реконструкция и историко-типологический анализ праязыка и протокультуры. Т. I–II. Тбилиси: Изд-во Тбил. ун-та, 1984. 1328 с.
7. Генофонд и геногеография народонаселения / Под ред. Рычкова Ю.Г.: Т.1. Генофонд населения России и сопредельных стран. СПб.: Наука, 2000. 611 с.
8. Orekhov V., Poltoraus A., Zhivotovsky L.A. et al. Mitochondrial DNA sequence diversity in Russians // FEBS Letters. 1998. V. 445. P. 197–201.
9. Malyarchuk B.A. Derenko M.V. Mitochondrial DNA variability in Russians and Ukrainians: Implication to the origin of the Eastern Slavs // Ann. Hum. Genet. 2001. V. 65. P. 63–78.
10. Мальярчук Б.А., Денисова Г.А., Деренко М.В. и др. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях русского населения Краснодарского края, Белгородской и Нижегородской областей // Генетика. 2001. Т. 37. № 10. С. 1411–1416. (Malyarchuk B.A., Denisova G.A., Derenko M.V. et al. Mitochondrial DNA variation in Russian populations of Krasnodar Krai, Belgorod, and Nizhnii Novgorod oblast // Rus. J. Genetics. 2001. V. 37. № 10. P. 1185–1189.)
11. Мальярчук Б.А. Дифференциация славян и их генетическое положение среди народов Евразии по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2001. Т. 37. № 12. С. 1705–1712. (Malyarchuk B.A. Differentiation and genetic position of Slavs among Eurasian ethnoses as inferred from variation in mitochondrial DNA // Rus. J. Genetics. 2001. V. 37. № 12. P. 1437–1443.)
12. Кравченко С.А., Сломинский П.А., Бец Л.А. и др. Полиморфизм STR-локусов Y-хромосомы у восточных славян в трех популяциях из Белоруссии, России и Украины // Генетика. 2002. Т. 38. № 1. С. 97–104. (Kravchenko S.A., Slominskii P.A., Bets L.A. et al. Polymorphism of STR loci of the Y chromosome in three populations of eastern slavs from Belarus, Russia and Ukraine // Rus. J. Genetics. 2002. V. 38. № 1. P. 80–86.)

13. Jobling M.A., Tyler-Smith C. Fathers and sons: the Y chromosome and human evolution // Trends in Genetics. 1995. V. 11. P. 449–456.
14. Jobling M.A., Pandya A., Tyler-Smith C. The Y chromosome in forensic analysis and paternity testing // Int. J. Legal. Med. 1997. V. 110. P. 118–124.
15. Jobling M.A. and Tyler-Smith C. New uses for new haplotypes the human Y chromosome, disease and selection // Trends in Genetics. 2000. V. 16. P. 356–362.
16. Бермишева М.А., Викторова Т.В., Хуснутдинова Э.К. Анализ полиморфизма диаллельных локусов Y-хромосомы у народов Волго-Уральского региона // Генетика. 2001. Т. 37. № 7. С. 1002–1007. (Bermisheva M.A., Viktorova T.V., Khusnutdinova E.K. Polymorphism of Y-chromosomal diallelic loci in populations of the Volga-Ural region // Rus. J. Genetics. 2001. V. 37. № 7. P. 1118–1122.)
17. Степанов В.А. Этногеномика населения Северной Евразии. Томск.: Печатная мануфактура, 2002. 244 с.
18. Rosser Z H., Zerjal T., Hurles M.E. et al. Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language // Am. J. Hum. Genet. 2000 V. 67. P. 1526–1543.
19. Semino O., Passarino G., Oefner P.J. et al. The genetic legacy of Paleolithic Homo sapiens in extant Europeans: a Y chromosome perspective // Science. 2000. V. 290. P. 1155–1159.
20. Wells R. S., Yuldasheva N., Ruzibakiev R. et al. The Eurasian Heartland: A continental perspective on Y-chromosome diversity // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. P. 10244–10249.
21. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. 479 p.
22. Whitfield L.S., Sulston J.E. Goodfellow P.N. Sequence variation of the human Y chromosome // Nature. 1995. V. 378. P. 379–380.
23. Kwok C., Tyler-Smith C., Mendonca B.B. et al. Mutation analysis of the 2 kb 5' to SRY in XY females and XY intersex subjects // J. Med. Genet. 1996. V. 33. P. 465–468.
24. Hammer M.F., Horai S. Y chromosomal DNA variation and the peopling of Japan // Am. J. Hum. Genet. 1995. V. 56. P. 951–962.
25. Mathias N., Bayes M., Tyler-Smith C. Highly informative compound haplotypes for the human Y chromosome // Hum. Mol. Genet. 1994. V. 3. P. 115–123.
26. Hurles M.E., Veitia R., Arroyo E. et al. Resent male-mediated gene flow over a linguistic barrier in iberia, suggested by analysis of Y-chromosomal DNA polymorphism // Am. J. Hum. Genet. 1999. V. 65. P. 1437–1448.
27. Casanova M., Leroy P., Boucekkine C., et al. A human Y-linked DNA polymorphism and its potential for estimating genetic and evolutionary distance // Science. 1985. V. 230. P. 1403–1406.
28. Zerjal T., Dashnymaan B., Pandya A. et al. Genetic relationship of Asians and Northern Europeans, revealed by Y-chromosomal DNA analysis // Am. J. Hum. Genet. 1997. V. 60. P. 1174–1183.
29. Underhill P.A., Li J., Lin A.A. et al. Detection of numerous Y chromosome biallelic polymorphisms by denaturing high-performance liquid chromatography // Genome Research. 1997. V. 7. P. 996–1005.
30. Underhill P.A., Shen P., Lin A.A. et al. Y chromosome sequence variation and the history of human populations // Nature Genet. 2000. V. 26. P. 358–361.
31. Hurles M.E., Irven C., Nicholson J. et al. European Y-chromosome lineages in Polynesians: a contrast to the population structure revealed by mtDNA // Am. J. Hum. Genet. 1998. V. 63. P. 1793–1806.
32. The Y-Chromosome Consortium. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups // Genome Research. 2002. V. 12. P. 339–348.
33. Raitio M., Lindroos K., Laakkonen M. et al. Y-chromosomal SNPs in finno-ugric-speaking populations analyzed by minisequencing on microarrays // Genome Research. 2001. V. 11. P. 471–482.
34. Gimbutas M. Proto-Indo-European culture: the Kurgan culture during the fifth, fourth and third millenia B.C. // Indo-European and Indo-Europeans / Eds Cardona G., Hoenigswald H.M., Senn A./ Phyladelphia: Univ. Pennsylvania Press, 1970. P. 155–198.
35. Karafet T.M., Zegura S.L., Posukh O. et al. Ancestral Asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes // Am. J. Hum. Genet. 1999. V. 64. P. 817–831.
36. Zerjal T., Wells R. S., Yuldasheva N. et al. A genetic landscape reshaped by recent events: Y-chromosomal Insights into Central Asia // Am. J. Hum. Genet. 2002. V. 71. P. 466–482.
37. Деренко М.В., Мальярчук Б.А., Денисова Г.А. и др. Полиморфизм диаллельных локусов Y-хромосомы у коренного населения Алтае-Саянского нагорья // Генетика. 2002. Т. 38. № 3. С. 393–399. (Derenko M.V., Malyarchuk B.A., Denisova G.A. et al. Polymorphism of the Y-chromosome diallelic loci in ethnic populations of the Altai-Sayan region // Rus. J. Genetics. 2002. V. 38. № 3. P.309–314.
38. Kivisild T., Rootsi S., Metspalu S. et al. The genetic heritage of the earliest settlers persists both in indian tribal and caste populations // Am. J. Hum. Genet. 2003. V. 72. P. 313–332.
39. Qamar R., Ayub Q., Mohyuddin A. et al. Y-chromosomal DNA variation in Pakistan // Am. J. Hum. Genet. 2002. V. 70. P. 1107–1124.
40. Ramana G.V., Su B., Jin L. et al. Y-chromosome SNP haplotypes suggest evidence of gene flow among caste, tribe, and the migrant Siddi populations of Andhra Pradesh, South India // Eur. J. Hum. Genet. 2001. V. 9. P. 695–700.
41. Nebel A., Filon D., Brinkmann B. et al. The Y chromosome pool of jews as part of the middle east // Am. J. Hum. Genet. 2001. V. 69. P. 1095–1112.
42. Richards M., Corte-Real H., Forster P. et al. Paleolithic and Neolithic lineages in european mitochondrial gene pool // Am. J. Hum. Genet. 1996. V. 59. P. 185–203.
43. Richards M., Sykes B. Evidence for Paleolithic and Neolithic gene flow in Europe // Am. J. Hum. Genet. 1998. V. 62. P. 491–492.
44. Lahermo P., Savontaus M.-L., Sistonen P. et al. Y-chromosomal polymorphism reveal founding lineages in the Finns and the Saami // Eur. J. Hum. Genet. 1999. V. 7. P. 447–458