

ЭТНОГЕНОМИКА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НАРОДОВ ЕВРАЗИИ

Э.К. Хуснутдинова¹, И.А. Кутуев^{1,2}, Р.И. Хусаинова^{1,2}, Б.Б. Юнусбаев¹,
Р.М. Юсупов³, Р. Виллемс²

¹ Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия;

² Эстонский биоцентр, Тарту, Эстония; ³ Институт языка и литературы
Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия, e-mail: ekkh@anrb.ru

Проведено изучение народов Волго-Уральского региона (ВУР), Средней Азии и Северного Кавказа на основе анализа 10 полиморфных *Alu*-инсерций, SNP и микросателлитов нерекombинирующего участка Y-хромосомы, а также гипервариабельного сегмента и кодирующего региона мтДНК. Получены принципиально новые сведения о родстве, взаимном расположении, степени сходства и различия этносов, исследованы филогенетические взаимоотношения между популяциями этих регионов.

Введение

Анализ геномного разнообразия современных популяций человека на основе полиморфных ДНК-маркеров является мощным инструментом для описания генетических особенностей народов, реконструкции их исторических взаимоотношений, а также становления человека как биологического вида в целом. На основе развития этих исследований в рамках геномики, изучающей структуру и функции генома, возник новый раздел науки – этногеномика. Основная задача этногеномики состоит в изучении особенностей геномного полиморфизма и геномного разнообразия разных групп народонаселения – отдельных сообществ, этносов, этно-территориальных общностей, оценке направлений эволюции всего человечества. Традиционно для этого проводится анализ полиморфных ДНК-локусов ядерного и митохондриального геномов, основанный на выявлении внутри- и межпопуляционных различий в частотах аллелей и гаплогрупп, распределении мужских и женских линий в популяциях.

Особый интерес с этой точки зрения представляют Волго-Уральский регион, Северный Кавказ и Средняя Азия в силу особенностей этнической истории населяющих их народов. Здесь столкнулись две волны расселения: европеоидная и монголоидная.

Находясь на границе Европы и Азии, Волго-Уральский регион на протяжении исторически длительного времени был местом взаимодействия многих этнических слоев: в формировании народов края известна роль угров Западной Сибири, финнов севера Восточной Европы, индо-иранцев Ближнего Востока, тюрков Южной Сибири и Алтая, а позднее кочевых татаро-монгольских племен и славянских народов Центральной и Западной Европы (Алексеев, 1974; Кузеев, 1985). Северный Кавказ всегда был и остается очень сложным регионом как по уникальности географического положения (между Европой и Западной Азией, Черным и Каспийским морями) и разнообразию естественно-географических условий, так и по этническому составу его населения. Северный Кавказ, являющийся одним из значимых коридоров миграции в ходе расселения человека по территории Евразии, характеризуется чрезвычайно высокой степенью лингвистического разнообразия (Народы Кавказа, 1960; Лавров, 1978). Слабая изученность Кавказа и крайне малое количество работ, посвященных генетическому анализу народов этого региона, делают чрезвычайно актуальным настоящее исследование. Средняя Азия также представляет собой многонациональный регион, занимающий пограничное

положение между Центральной Азией и Восточной Европой, Южной Азией и Южной Сибирью со сложной этнической и антропологической структурой. Согласно данным антропологических и лингвистических исследований, с периода раннего средневековья существовали тесные этнические связи Южного Урала и Приуралья со Средней Азией, особенно с Приаральем. Преобладание в этнонимических параллелях башкир, казахов, узбеков, туркмен и каракалпаков родоплеменных названий кыпчакской эпохи также показывает значительную общность позднесреднеазиатского этнического субстрата этих народов (Кузеев, 1985).

Целью наших исследований является изучение народов Волго-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа на основе анализа полиморфных *Alu*-инсерций, анализа SNP и микросателлитов нерекombинирующего участка Y-хромосомы, а также гиперварибельного сегмента и кодирующего региона мтДНК.

Материал и методы исследований

Материал для популяционно-генетического анализа собран в экспедициях 1993–2003 гг. Данные по этнической принадлежности обследованных лиц выясняли путем опроса, включая указание на национальную принадлежность предков до третьего поколения. Забор крови производили после медицинского осмотра у неродственных индивидов коренных национальностей. В работе использованы образцы ДНК коренных жителей Волго-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа (табл. 1).

ДНК выделяли из крови методом фенольно-хлороформной экстракции по стандартной методике (Mathew, 1984).

Генотипирование *Alu*-инсерций проводилось методом полимеразной цепной реакции синтеза ДНК (ПЦР) с использованием праймеров, описанных ранее (Watkins *et al.*, 2001). Амплифицированные фрагменты ДНК разделяли электрофоретически в 7 % полиакриламидном геле, окрашивали бромистым этидием и идентифицировали в проходящем ультрафиолетовом свете.

Секвенирование мтДНК и Y-хромосомы проводилось на автоматическом секвенаторе

Perkin-Elmer ABI 377 с использованием DYEnamic ET kit (Amersham Pharmacia Biotech). Для обозначения мутаций мтДНК проводили сравнение с эталонной последовательностью мтДНК (Anderson *et al.*, 1981; Andrews *et al.*, 1999). Для идентификации гаплогрупп использовался рестрикционный анализ 39 диагностических мутаций в кодирующем регионе мтДНК, согласно описанным ранее протоколам (Torrioni *et al.*, 1996; Richards *et al.*, 1998, 2000; Macaulay *et al.*, 1999).

Анализ 43 биаллельных полиморфизмов нерекombинирующей области Y-хромосомы проводился по следующим локусам: *M9*, *M89*, *YAP (M1)*, *M174*, *M40*, *M35*, *M130*, *M48*, *I2f2*, *M267*, *M62*, *M172*, *M12*, *M201*, *M285*, *M342*, *P20*, *P15*, *P16*, *M286*, *M406*, *M287*, *M170*, *M253*, *P37*, *M223*, *M52*, *M231*, *Tat (M46)*, *P43*, *M128*, *M175*, *M20*, *M70*, *92R7*, *M207*, *M242*, *M173*, *SRY 1532*, *M73*, *M269* и *M124*, согласно протоколам, описанным «Y chromosome consortium» (The YCC, 2000; Jobling, Tyler-Smith, 2003). Для анализа гаплотипов использовались 6 микросателлитных локусов: *DYS19*, *DYS388*, *DYS390*, *DYS391*, *DYS392* и *DYS393*.

Статистический анализ полученных данных (частоты аллелей и их ошибки, фактическая и теоретическая гетерозиготность, соответствие распределения генотипов равновесию Харди–Вайнберга, коэффициент генной дифференциации, попарное сравнение популяций) проводили с помощью пакета программ Genepop v. 1.2 (Rousset, 2001). Факторный анализ провели с использованием метода главных компонент в пакете программ Statistica v. 5.5 (StatSoft, 2001).

Анализ потока генов проводился в соответствии с моделью Харпендинга и Уорда (Harpending, Ward, 1982).

Дистанция от центроида рассчитывалась как:

$$r_i = \frac{(p_i - P)^2}{P(1 - P)},$$

где p_i и P – частоты *Alu*-инсерции в i -й популяции и общей выборке соответственно.

Предсказанная теоретическая гетерозиготность рассчитывалась как:

$$h_i = H(1 - r_i),$$

где h_i и H – гетерозиготности в i -й популяции и общей выборке соответственно.

Таблица 1

Характеристика изученных этнических групп

Популяции	Район локального проживания	N	Лингвистическая классификация
Волго-Уральский регион			
Башкиры		318	
Северо-западная этно-географическая группа	Илишевский район Башкортостана	59	Тюркская группа алтайской языковой семьи
Северо-восточная этно-географическая группа	Архангельский район Башкортостана	60	
Юго-западная этногеографическая группа	Стерлибашевский район Башкортостана	49	
Юго-восточная этногеографическая группа	Белорецкий район Башкортостана	90	
Гайнинские башкиры	Пермская область	60	
Татары	Альметьевский и Елабужский районы Республики Татарстан	228	
Чуваши	Моргаушский район Республики Чувашия	55	
Коми-пермяки	Коми-Пермякский автономный округ	74	Финно-угорская группа уральской языковой семьи
Коми-зыряне	Сысольский район Республики Коми	62	
Марийцы	Звениговский район Республики Мари-Эл	136	
Мордва	Старошайгинский район Республики Мордовия	102	
Удмурты	Малопургинский район Республики Удмуртия и Татышлинский район Республики Башкортостан	101	
Средняя Азия			
Узбеки	Самаркандская, Хорезмская, Ташкентская области Узбекистана	103	Тюркская группа алтайской языковой семьи
Казахи	Республика Казахстан	331	
Уйгуры	Республика Казахстан	121	
Северный Кавказ			
Карачаевцы	Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики	106	Тюркская группа алтайской языковой семьи
Караногайцы	Ногайский и Тарумовский районы Республики Дагестан	102	
Кубанские ногайцы	Адыге-Хабльский район Карачаево-Черкесской Республики	110	
Кумыки	Хасавюртовский и Бабаюртовский районы Республики Дагестан	107	

**Полиморфизм *Alu*-инсерций
в популяциях Волго-Уральского региона,
Средней Азии и Северного Кавказа**

Проведено исследование полиморфизма 10 *Alu*-локусов (*ACE*, *ApoA1*, *PV92*, *TPA25*, *Ya5NBC5*, *Ya5NBC27*, *Ya5NBC102*, *Ya5NBC148*,

Ya5NBC182 и *Ya5NBC361*) в 6 этнических группах (зауральские башкиры, татары-мишари, мордва-мокша, горные марийцы, удмурты и коми-пермяки) Волго-Уральского региона, в 3 популяциях (узбеки, казахи и уйгуры) Средней Азии и в 4 этносах (карачаевцы, кумыки, караногайцы и кубанские ногайцы) Северного Кавказа.

Из всех изученных *Alu*-инсерций локусы *Ya5NBC148*, *PV92*, *TPA25* и *Ya5NBC27* оказались наиболее информативными маркерами дифференцированности популяций. Наибольшая частота данных *Alu*-инсерций отмечается в регионах Азии: 0,397 (*Ya5NBC27*), 0,420 (*Ya5NBC148*) и 0,857 (*PV92*), тогда как для европейских популяций характерна относительно низкая частота: 0,063 (*Ya5NBC27*), 0,199 (*Ya5NBC148*), 0,234 (*PV92*) (Batzer *et al.*, 1996; Watkins *et al.*, 2001, 2003).

По локусу *Ya5NBC148* *Alu*-инсерция встречается с наибольшей частотой в популяции уйгуров (0,389), с низкой – в популяции мордвы-мокши (0,135), что соответствует градиенту увеличения ее частоты с востока на запад. По данным ранее проведенных исследований гипервариабельного сегмента I мтДНК, доля монголоидного компонента также уменьшается с востока на запад, составляя 62 % у казахов, 55 % у уйгуров, 52 % у узбеков, 12 % у татар и 2 % у мордвы (Khusnutdinova *et al.*, 2002). В популяциях Северного Кавказа частота инсерции *Ya5NBC148* выше в антропологически более монголоидных популяциях караногайцев (0,293) и кубанских ногайцев (0,278) по сравнению с карачаевцами (0,204) и кумыками (0,242), что также согласуется с отмеченным выше. Полученные результаты по *PV92*-локусу согласуются с литературными данными о наибольшей частоте этой *Alu*-инсерции в азиатских популяциях (Watkins *et al.*, 2003; Хусаинова и др., 2004; Салимова и др., 2005). Для более европеоидных по антропологическому типу популяций ВУР частота данной *Alu*-инсерции составила в среднем 0,230, тогда как в популяциях Средней Азии она достигла 0,506. Среди популяций Северного Кавказа у караногайцев частота *PV92*-инсерции достигала наибольшего значения – 0,527, а в целом составляла 0,344, подтверждая европеоидность автохтонного населения региона.

По локусу *TPA25* исследованные популяции Средней Азии продемонстрировали относительную гомогенность по частоте *Alu*-инсерции (0,464–0,492). При этом среди популяций ВУР и Северного Кавказа выявлена подразделенность по данному локусу. Частота инсерции колебалась от 0,176 в популяции горных марийцев до 0,486 у удмуртов и

0,507 у татар. Среди популяций Северного Кавказа наибольшая частота инсерции по данному локусу обнаружена у караногайцев (0,480) и кубанских ногайцев (0,508). По данным Watkins *et al.* (2003) частота этой инсерции в популяциях мира варьирует от 0,193 в Африке, 0,397 в Азии до 0,583 в Европе и 0,596 в Индии. Наблюдается большой разброс по частоте данной инсерции среди популяций Азии: от 0,25 у малазийцев до 0,5 у японцев и камбоджийцев; она полностью отсутствует в некоторых популяциях Африки. В Европе обнаружена достаточно высокая частота *TPA25-Alu*-инсерции: от 0,444 у финнов до 0,75 у поляков. Полученные результаты свидетельствуют о неоднородности популяций Волго-Уральского региона и Северного Кавказа в целом и по данному полиморфному локусу в частности.

Высокая частота инсерций выявлена по локусу *ApoA1* во всех исследованных популяциях (в среднем 0,847). Максимальное значение зафиксировано у карачаевцев – 0,963. Среди популяций Волго-Уральского региона самая высокая частота *ApoA1*-инсерции обнаружена у татар (0,914) и коми-пермяков (0,914), а среди среднеазиатских этнических групп – у узбеков (0,903). Наименьшая частота инсерции наблюдалась у уйгуров (0,548), что согласуется с литературными данными о меньшей частоте данной инсерции в популяциях Азии (0,856) по сравнению с европейскими популяциями (0,965) (Batzer *et al.*, 1996; Watkins *et al.*, 2001).

Проведено 130 тестов на соответствие распределения генотипов равновесию Харди-Вайнберга. В 11 случаях выявлено значимое отклонение ($p < 0,01$), обнаруженное по локусу *ACE* в популяциях караногайцев, татар, узбеков и мордвы, по локусу *ApoA1* у башкир, по локусу *PV92* в популяциях удмуртов и марийцев, по локусу *TPA25* у башкир, по локусу *Ya5NBC27* у коми, по локусу *Ya5NBC148* в популяции уйгуров, по *Ya5NBC361* у марийцев, что было связано как с недостатком, так и избытком гетерозигот и можно объяснить случайными стохастическими процессами в данных выборках.

Данные по распределению частот аллелей по изученным локусам указывают на существование значительного генетического

разнообразия в популяциях Волго-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа (табл. 2). Среднее значение наблюдаемой гетерозиготности по десяти *Alu*-инсерциям колеблется от 0,354 у горных марийцев до 0,45 у казахов и уйгуров. При этом по некоторым локусам величина наблюдаемой гетерозиготности достигает 0,5, что является максимальным значением для диаллельного локуса. Наибольший уровень разнообразия по *Alu*-инсерциям выявлен по локусам *Ya5NBC102*, *Ya5NBC182*, *Ya5NBC361*, *ACE*, *PV92* и *TPA25*. Необходимо отметить, что в популяциях Средней Азии наблюдается большее генетическое разнообразие: среднее значение теоретической гетерозиготности составляет 0,448, тогда как в популяциях Волго-Уральского региона оно не превышает 0,393. В популяциях Северного Кавказа значение теоретической гетерозиготности составляет 0,418.

Таблица 2

Генетическая дифференциация
исследованных популяций (F_{st})

Популяции	F_{is}	F_{it}	F_{st}
Волго-Уральский регион	-0,0024	0,0447	0,0470
Средняя Азия	0,0109	0,0313	0,0206
Северный Кавказ	0,0221	0,0413	0,0197

Среди изученных регионов самое высокое значение межпопуляционного разнообразия обнаружено для Волго-Уральского региона: коэффициент генной дифференциации (F_{st}) по десяти локусам ($F_{st} = 0,047$) оказался в 2,4 раза выше, чем в популяциях Средней Азии ($F_{st} = 0,021$) и Северного Кавказа ($F_{st} = 0,020$).

Полученные показатели свидетельствуют о том, что популяции Волго-Уральского региона являются более дифференцированными, нежели популяции Средней Азии или Северного Кавказа, что согласуется с лингвистическими и антропологическими данными о сложности этногенеза народов данного региона России, в пределах которого проходил наиболее активный процесс кон-

тактов и взаимодействия групп с различными расовыми и антропологическими характеристиками (Народы Кавказа, 1960; Алексеев, 1974; Лавров, 1978; Кузеев, 1985, 1992). Для популяций Кавказа показатель F_{st} на уровне 0,020 является относительно низким, притом что ногайцы, по сути, не являются автохтонным населением Северного Кавказа, а караногайцы представляют собой достаточно изолированную популяцию (по данным мтДНК и Y-хромосомы), мало подвергшуюся смешению с коренными народами Северного Кавказа.

По данным таблицы 3, региональная дифференциация выражена слабее, нежели дифференциация, согласно языковым семьям, что приводит к мысли о том, что, несмотря на общность языка анализируемых народов (многие из которых говорят на языках не только одной группы, но и на языках одной подгруппы) и известные исторические и этнографические данные об их общих исторических корнях, тем не менее, территориальная близость (даже в относительно небольших для эволюции человека временных рамках), по-видимому, привела к сглаживанию существовавших ранее этногенетических различий и большей генетической близости нынешних популяций, нежели их историческая лингвистическая и этнокультурная общность.

Таблица 3

Оценка генетического разнообразия
популяций по лингвистическим
и региональным критериям

Разнообразие	Показатели, %
Межпопуляционное	4,06
Внутрипопуляционное	95,94
По лингвистическим семьям	
между языковыми семьями	1,96
внутри языковых семей	3,17
внутрипопуляционное	94,87
По регионам	
между регионами	1,33
внутри регионов	3,09
внутрипопуляционное	95,57

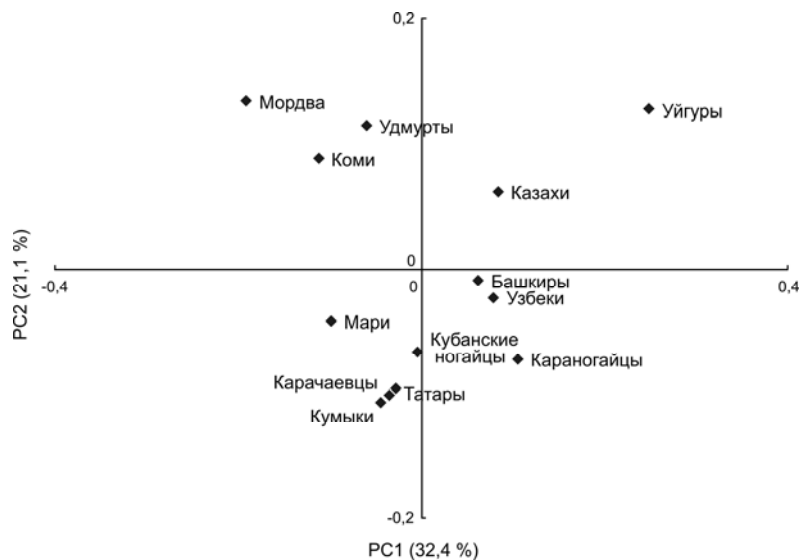


Рис. 1. Положение исследованных популяций в пространстве двух первых главных компонент (PC) аллельных частот *Alu*-инсерций.

Для оценки генетических взаимоотношений популяций Волго-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа мы применили метод главных компонент. На рис. 1 приведено расположение изученных популяций в пространстве двух первых компонент. Первые две компоненты объясняют 53 % вариабельности аллельных частот. Финно-угорские народы объединились в отдельный кластер, за исключением популяции марийцев, которые оказались в одном кластере с тюркоязычными популяциями Волго-Уральского региона и Северного Кавказа. Это согласуется с нашими данными по другим ядерным полиморфным локусам, согласно которым популяция марийцев обнаружила большее генетическое сходство с соседними тюркоязычными популяциями, нежели с другими финно-угорскими народами (Хуснутдинова, 1997, 1999а, б, в; Хуснутдинова и др., 1997; Фатхлисламова и др., 1999; Лимборская и др., 2002; Кутуев и др., 2003). Отдельным кластером представлены популяции казахов и уйгуров, генетически и географически близких друг к другу и наиболее отдаленных по территориальному расположению и этногенетическим данным от других исследуемых популяций.

Остальные популяции (как населяющие Волго-Уральский регион татары, так и жители Северного Кавказа) объединились в об-

щий кластер. Это может свидетельствовать о длительных контактах и/или схожих демографических процессах, проходивших в этих популяциях. Более того, в данном случае, возможно, использованная система генетических маркеров не дает достаточного разрешения для дифференциации популяций, которые населяют относительно небольшой по площади регион.

Согласно проведенному филогенетическому анализу (рис. 2), изученные финно-угорские народы выделяются в отдельный кластер. В то же время тюркоязычные популяции разных регионов также объединяются между собой, что хорошо соотносится с данными, полученными на основе метода главных компонент.

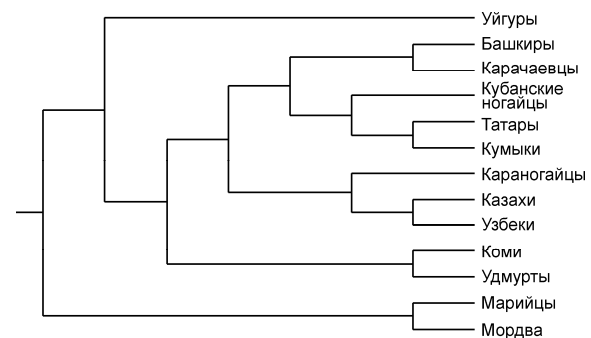


Рис. 2. Консенсусная дендрограмма, построенная по методу объединения ближайших соседей.

Значительный интерес представляет собой вопрос о выяснении возможных направлений миграций, происходивших на территории Евразии. Использование пространственной корреляции позволяет отследить распределение частот аллелей в пространстве. Нами это было проведено для 8 *Alu*-инсерций (рис. 3). Для трех (*PV92*, *NBC148* и *NBC182*) из восьми локусов корреляция оказалась достоверна (при $p < 0,05$). Два из восьми проанализированных локусов (*PV92* и *NBC148*) продемонстрировали существование градиента увеличения частоты *Alu*-инсерции в направлении с востока на запад. Полученные результаты демонстрируют, что направление основных миграций произошло вдоль степного пояса Евразии. Однако, основываясь на полученных данных, сложно сказать о направленности вектора этой миграции: с востока на запад или с запада на восток.

Учитывая, что проанализированные *Alu*-инсерции появились в геноме человека, по-видимому, еще до первого выхода современ-

ного человека из Африки, сложно делать предположения как в случае, например, с гаплогруппами Y-хромосомы или мтДНК, где в ряде случаев относительно достоверно можно установить географическое место и время возникновения той или иной мутации. Базируясь на данных о самой высокой частоте этих *Alu*-инсерций в Азии (Watkins *et al.*, 2001), можно полагать, что миграция преимущественно происходила в направлении с востока на запад. Другой проблемой остается отсутствие возможности проведения надежных временных оценок для *Alu*-инсерций. В данном случае две *Alu*-инсерции (*PV92* и *NBC148*) имеют сходное распределение в пространстве, что, возможно, свидетельствует о том, что обе *Alu*-инсерции являются индикаторами одних и тех же демографических процессов в популяциях. В то же время отсутствие подобных закономерностей, касающихся других *Alu*-инсерций, отнюдь не свидетельствует об отсутствии их информативности. Вполне возможно, что они когда-то и имели характерный паттерн распределения, однако наложившиеся после этого

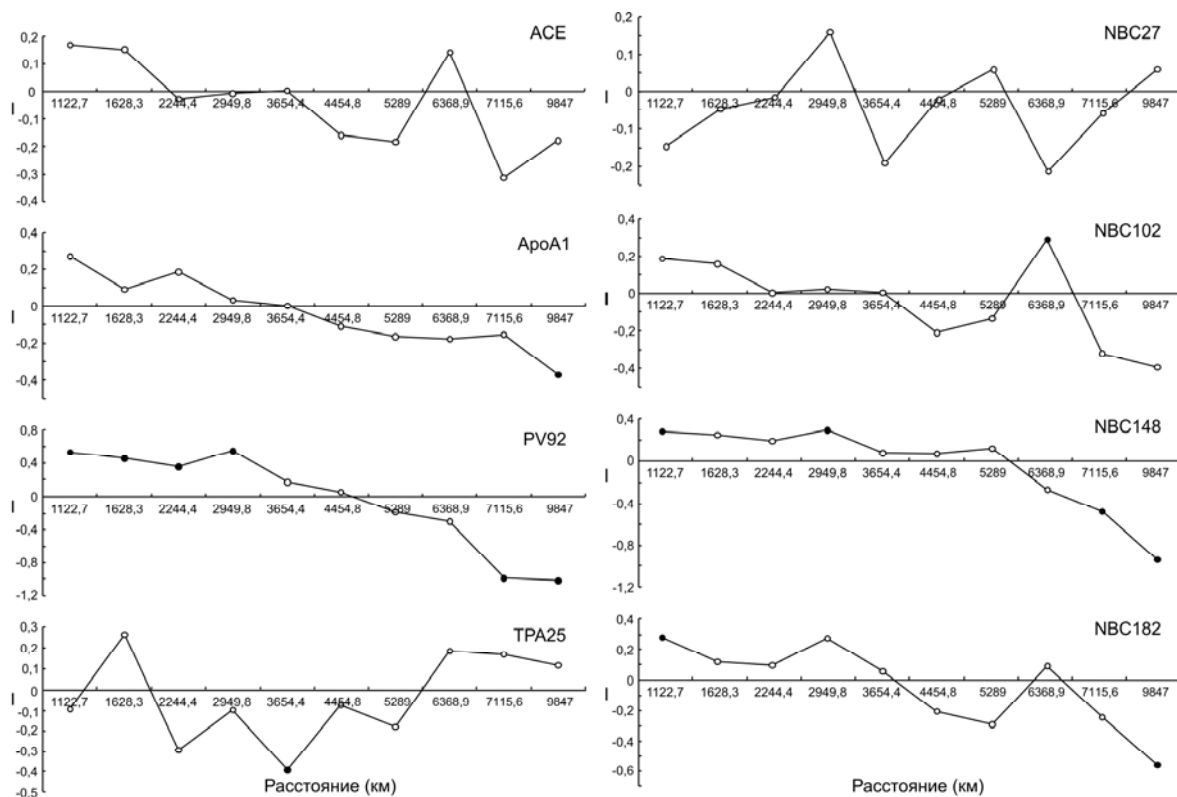


Рис. 3. Пространственная корреляция для 8 *Alu*-инсерций.

По оси x – расстояние в километрах, по оси y – I Морана. Закрашенные круги свидетельствуют о достоверных значениях I .

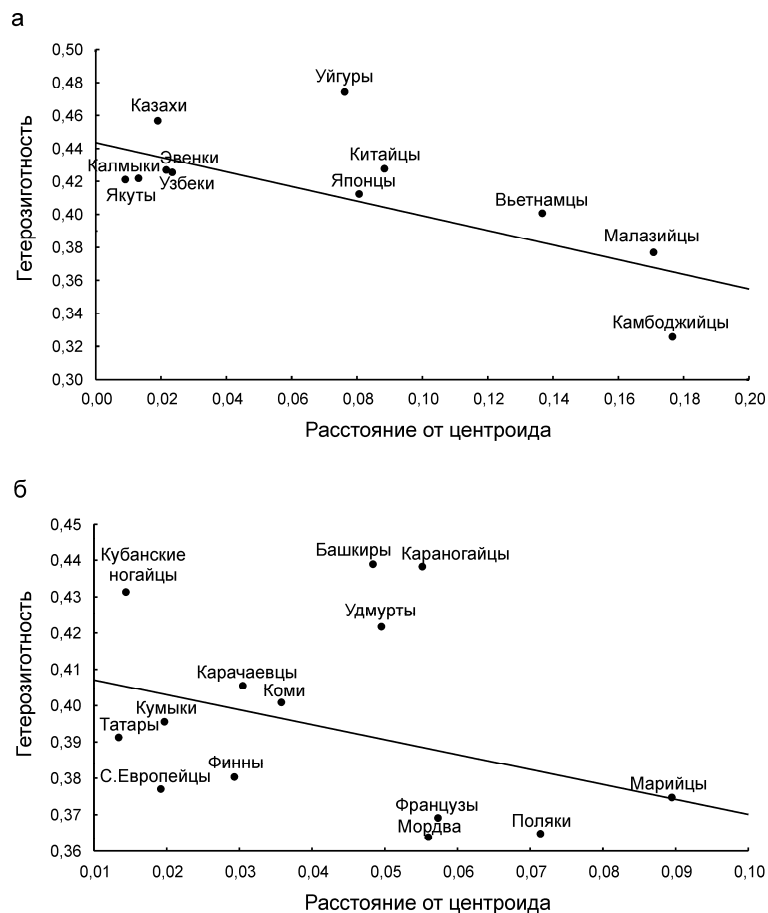


Рис. 4. Поток генов на основе данных 8 *Alu*-инсерций в популяциях Европы (а), Азии (б).

другие процессы в популяциях нивелировали эти закономерности.

Для проверки этого предположения нами проведен анализ потока генов на основе анализа частот аллелей тех же 8 *Alu*-инсерций (рис. 4). Поскольку необходимое при проведении анализа условие для островной модели Харпендинга–Уорда не выполняется, а европейские и азиатские популяции распределены неравномерно, то мы проанализировали поток генов отдельно для европейского и азиатского регионов. Полученные результаты позволяют заметить, что популяции Европы, географически располагающиеся восточнее – на диаграмме (рис. 4а), находятся выше ожидаемых значений и наоборот, что свидетельствует о том, что эти популяции получили более значительный приток генов, нежели другие. Анализ потока генов в популяциях Азии (рис. 4б) подобной закономерности не выявляет. Однако в данном случае можно отметить, что ниже теоретически

предсказанных значений на диаграмме находятся популяции, относительно изолированные от других (за исключением узбеков).

Полученные данные свидетельствуют о миграциях преимущественно вдоль степного пояса Евразии и наиболее вероятном их направлении с востока на запад, что, скорее всего, связано с адаптацией и проживанием в привычной климатической зоне, и с определенным рационом питания степных кочевников, населявших долгое время степной пояс Евразии.

Исследование полиморфизма мтДНК

Проведено исследование полиморфизма гипервариабельного сегмента I контрольного региона митохондриальной ДНК (мтДНК) у народов Волго-Уральского региона (татар, башкир, чувашей, марийцев, мордвы, коми-зырян и коми-пермяков),

Средней Азии (казахов, узбеков и уйгуров), Северного Кавказа (карачаевцев, кумыков и ногайцев).

Результаты анализа мтДНК у народов Волго-Уральского региона показали, что большинство типов мтДНК изученных популяций принадлежит гаплогруппам, характерным для народов Западной и Восточной Европы. С другой стороны, уровень распространения линий мтДНК, специфичных для восточной Евразии, также достигает больших значений, что ранее не было показано для Западной Европы (Бермишева и др., 2002; Tambets *et al.*, 2004). Наличие с высокой частотой гаплогрупп G, D, C, Z и F в некоторых этнических группах как тюркских (башкиры), так и финно-угорских (удмурты, коми-пермяки) указывает на значительное участие сибирского и центральноазиатского компонента в этногенезе народов Волго-Уральского региона.

Большинство типов мтДНК ногайцев принадлежит к гаплогруппам, характерным для народов Западной Европы (58 %), несмотря на то, что они являются потомками монголоидных племен Золотой Орды. Частота восточноазиатских гаплогрупп и индивидуальных линий мтДНК у ногайцев сходна с таковой у башкир (40 %) (Бермишева и др., 2004), хотя у других народов Северного Кавказа (карачаевцев и кумыков) частота азиатских гаплогрупп не превышает 7 %. В популяциях казахов и узбеков частота азиатских гаплогрупп мтДНК выше, чем в европейских, достигая 58 % у казахов (Березина и др., 2005).

Сравнительный анализ типов мтДНК в 18 популяциях, относящихся к тюркской ветви алтайской языковой семьи, позволил установить западно-восточный градиент увеличения азиатских линий мтДНК на расстоянии 8 тыс. км: от 1 % у гагаузов до 99 % у якутов и долган. Распространение тюркских языков

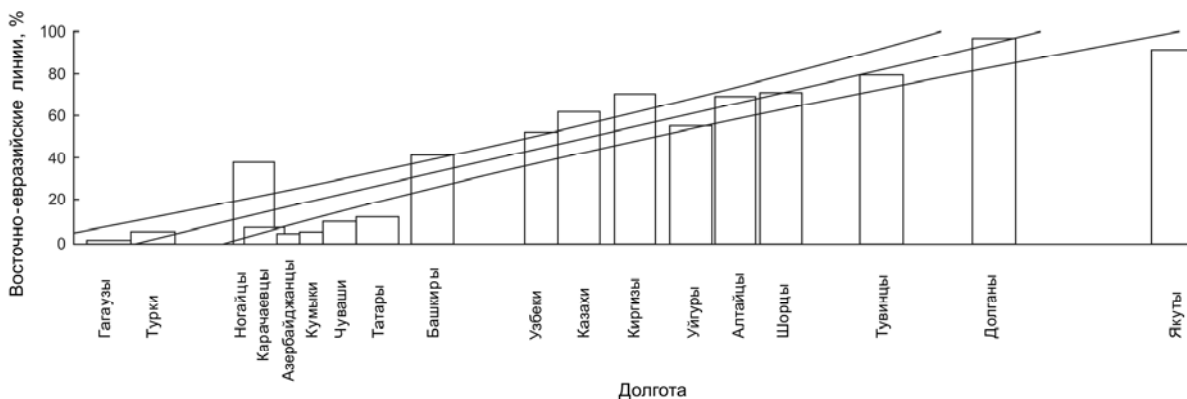
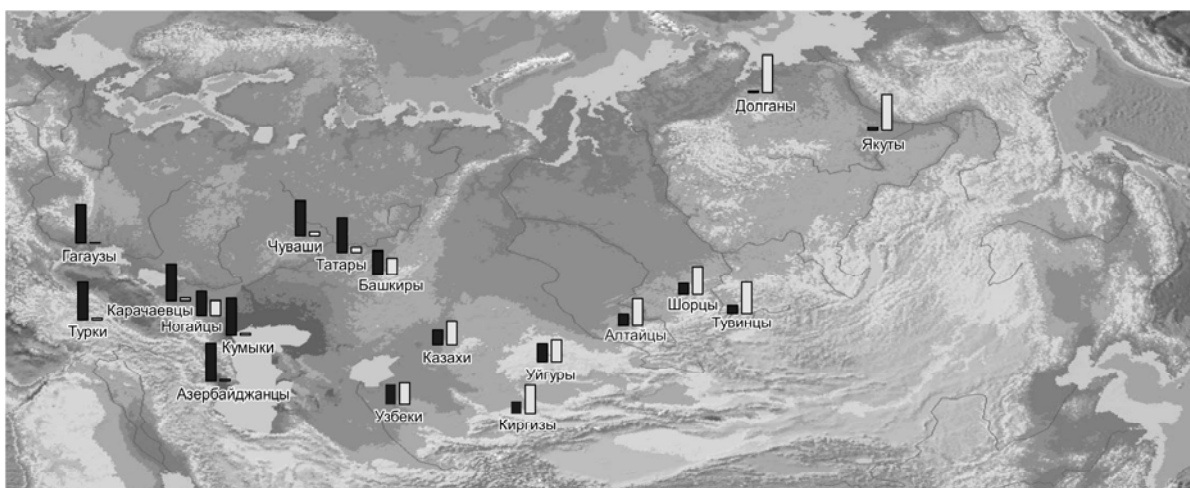


Рис. 5. Градиент увеличения частот восточно-евразийских линий мтДНК у тюркоязычных народов с запада на восток.

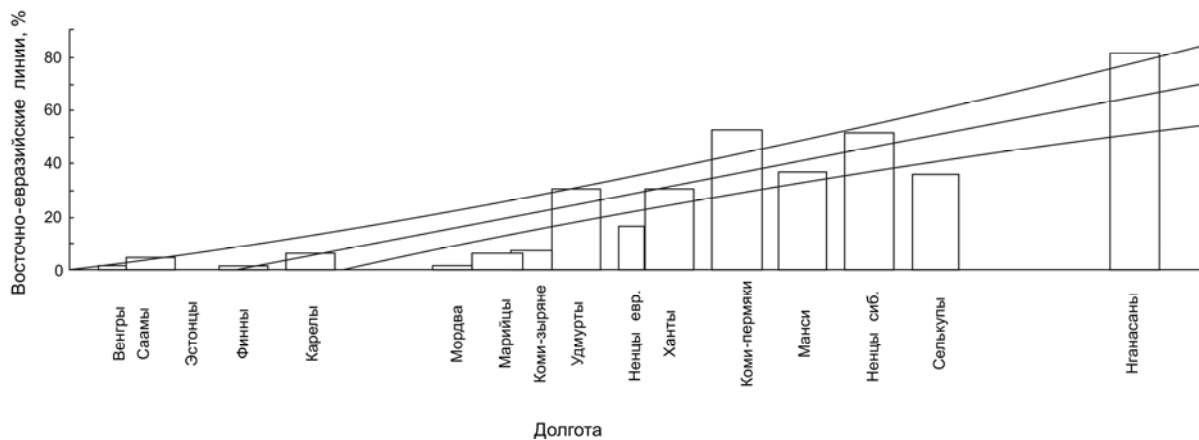
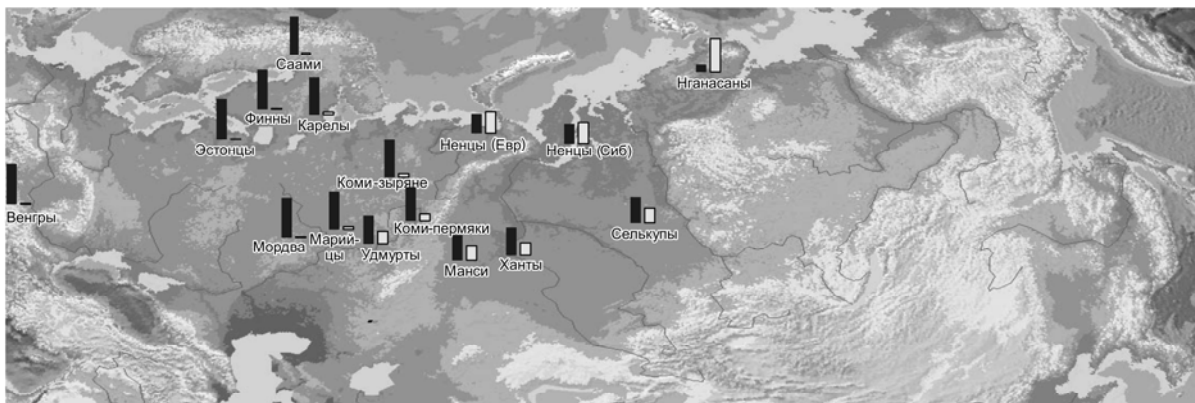


Рис. 6. Градиент увеличения частот восточно-евразийских линий мтДНК у финно-угорских народов с запада на восток.

в Евразии не следует за распространением митохондриальных гаплогрупп. Кроме того, показано, что лингвистическое родство популяций играет меньшую роль, чем географическая близость или отдаленность популяций (рис. 5) (Khusnutdinova *et al.*, 2002).

Исследование линий мтДНК в 17 популяциях, относящихся к уральской языковой семье, позволило обнаружить сходную картину распределения гаплогрупп мтДНК, характерную для тюркоязычных популяций Евразии. Частота азиатских митохондриальных линий изменяется от 0 в популяциях эстонцев до 80 % у нганасан. Исключения составляют популяции хантов, манси и селькупов: в их митохондриальном геноме наблюдается высокая частота типичных западно-европейских митохондриальных линий (60–70 %). В этих популяциях обнаружена высокая частота гаплогруппы U4 и низкая частота гаплогруппы W, что характерно для финно-угорских популяций Волго-Ураль-

ского региона. Это свидетельствует о наиболее вероятном направлении потока генов с запада на восток, чем с востока на запад (рис. 6) (Бермишева и др., 2001а, б, 2002, 2004; Tambets *et al.*, 2003; Villems *et al.*, 2002).

Одним из наиболее важных аспектов анализа митохондриального генофонда является оценка времени коалесценции линий мтДНК в пределах каждой гаплогруппы. Безусловно, на временные оценки будут влиять демографические факторы различной направленности: миграция населения, резкий рост численности, генетический дрейф. Тем не менее оценка времени дивергенции гаплогруппы возможна при обнаружении предковых гаплотипов и является наиболее чувствительным способом определения продолжительности существования той или иной линии при звездообразной филогении.

По ориентировочным оценкам время коалесценции для самой частой гаплогруппы H в популяциях Волго-Уральского региона

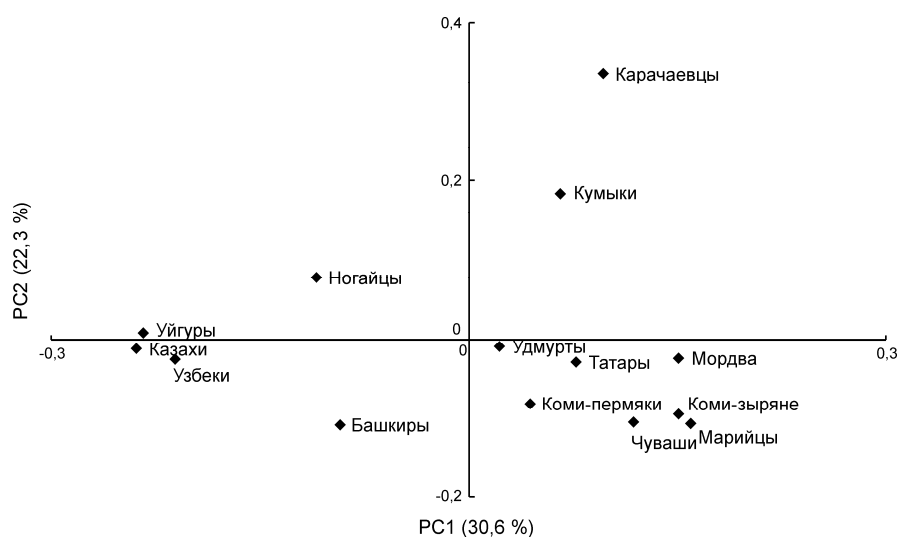


Рис. 7. Положение исследованных популяций в пространстве двух первых главных компонент по данным распределения частот гаплогрупп мтДНК.

было оценено в $20,036 \pm 4,250$, что соответствует археологическому времени повторной экспансии населения на территории Урала в постледниковый период.

Время коалесценции для гаплогрупп J1 и T1 в популяциях Кавказа было оценено в 30 тыс. и 20 тыс. лет соответственно, что значительно глубже голоцена, и можно предположить, что данные гаплогруппы либо существовали в этом регионе еще до неолита, либо экспансия и миграция с территории Месопотамии во время неолитической экспансии была настолько сильной, что принесла в популяции Кавказа значительную часть этих линий с территории Ближнего Востока.

На рис. 7 представлено положение популяций Волго-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа в пространстве двух первых главных компонент, которые в сумме объясняют 52,8 % вариабельности частот гаплогрупп мтДНК. Полученная картина вписывается в общий контекст географического градиента изменения частот отдельных линий с запада на восток.

На рис. 7 отчетливо кластеризуются популяции по региональному принципу (с незначительными вариациями). Положение ногайцев и башкир связано, прежде всего, с высоким процентом восточно-евразийских линий, что приближает их к популяциям Средней Азии. Обнаруженный факт в отношении ногайцев не является удивительным,

поскольку прослеживаются значительные исторические параллели как с народами, населяющими территорию Средней Азии, так и с башкирами Волго-Уральского региона (Бермишева и др., 2002, 2004).

Дополнительный анализ с использованием трех главных компонент (объясняющий 64,9 % вариабельности частот гаплогрупп) не приводит к значительным изменениям в имеющейся картине (рис. 8). Относительно изменяется положение удмуртов, которые в проекции 3-й главной компоненты занимают отдаленное от остальных популяций положение. Анализ главных компонент гаплогрупп мтДНК (данные не приведены) объясняет положение этой популяции благодаря высокой частоте гаплогруппы T (0,238) в этой популяции.

Таким образом, проведенный анализ линий мтДНК в популяциях Волго-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа показал, что в наиболее значительной степени географическая близость, а не лингвистическое родство имеет значение в генетической общности изучаемых народов по материнской линии.

Филогенетический анализ Y-хромосомы

Анализ полиморфизма диаллельных локусов Y-хромосомы показал, что большинство выявленных гаплогрупп у народов Вол-

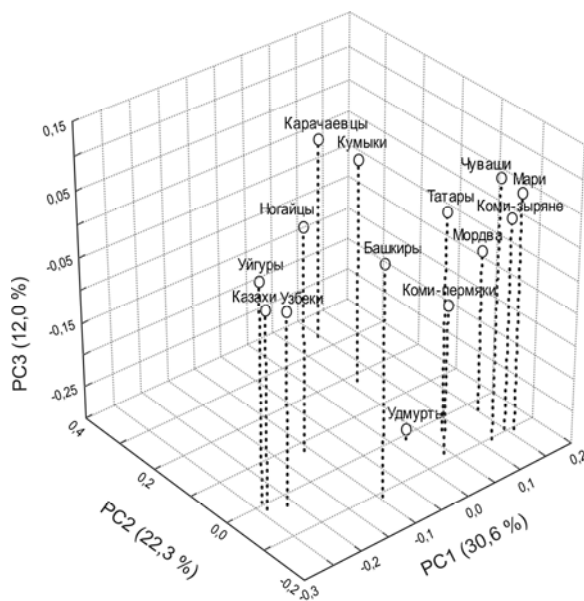


Рис. 8. Положение исследованных популяций в пространстве трех первых главных компонент по данным распределения частот гаплогрупп мтДНК.

го-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа характерны для населения Западной Евразии (Hammer *et al.*, 1997; Rosser *et al.*, 2000; Underhill *et al.*, 2000; Kayser *et al.*, 2001; Jobling, Tyler-Smith, 2003).

Разнообразие Y-хромосомы в изучаемых регионах представлено 25 гаплогруппами, среди которых с наиболее высокой частотой встречаются гаплогруппы кластера N и R, на которые суммарно приходится от 0,253 у казахов до 0,914 у башкир всех гаплогрупп.

Распределение частот гаплогрупп Y-хромосомы в изученных популяциях близко к распределению частот гаплогрупп в популяциях Восточной Европы за исключением казахов, у которых обнаружены высокие частоты гаплогрупп C (0,253) и J (0,182), что отличает указанный этнос от всех анализируемых популяций.

Наиболее значительные вариации частот приходится на гаплогруппу N3, отсутствующую у коренных народов Северного Кавказа (карачаевцев и кумыков) и достигающую значения 0,551 у удмуртов. Эта гаплогруппа с наибольшей частотой распространена в популяциях Северной Европы и Северо-Восточной Сибири (Zerjal *et al.*, 2001; Степанов, 2002; Tambets *et al.*, 2004).

Среди народов Волго-Уральского региона максимальная частота N3 оказалась характерной для удмуртов. N3 достаточно часто встречалась у марийцев, коми-зырян и коми-пермяков. Примечательным является факт обнаружения ее с достаточно высокой частотой у татар (0,185), что, по-видимому, отражает участие значительного финно-угорского компонента в формировании этого этноса. На основании полученных результатов можно предположить, что источником происхождения Y-хромосом с Tat-мутацией является финно-угорская общность народов Поволжья. Однако нельзя исключить, что высокая частота N3 у удмуртов может быть обусловлена эффектом основателя и генетическим дрейфом. Согласно данным литературы, предковой для N3 является гаплогруппа N, несущая G→A-транзицию в локусе *LLY22* (Zerjal *et al.*, 1997). В популяциях башкир, мордвы, удмуртов и коми-зырян практически все хромосомы, несущие Tat-мутацию, содержали эту транзицию, что свидетельствует о едином источнике происхождения Tat-мутации в этих этносах. Высокая частота G-аллеля локуса *LLY22* на хромосомах с Tat-мутацией у татар, марийцев и чувашей может, с одной стороны, указывать на наличие разных предковых линий N3 в этих этносах, с другой – свидетельствовать о повторно произошедшей Tat-мутации (Викторова и др., 2000).

Распределение частот гаплогрупп кластера R оказалось крайне неравномерным: от 0,101 у казахов до 0,819 у башкир. Анализ распределения гаплотипов у последних свидетельствует о существовании эффекта основателя у зауральских башкир по отцовской линии.

Изучение микросателлитных локусов Y-хромосомы у народов Волго-Уральского региона продемонстрировало высокий уровень гаплотипического разнообразия для татар ($h = 0,9886$), чувашей ($h = 0,9892$), мордвы ($h = 0,9943$), коми-зырян ($h = 0,9874$) и относительно низкие значения для зауральских башкир ($h = 0,8338$) и удмуртов ($h = 0,9067$) (Викторова и др., 2000). Установлено, что наблюдаемая дисперсия гаплотипов, выявленных у современного населения Волго-Уральского региона, сформировалась ориентировочно за 42,5 тыс. лет (с уче-

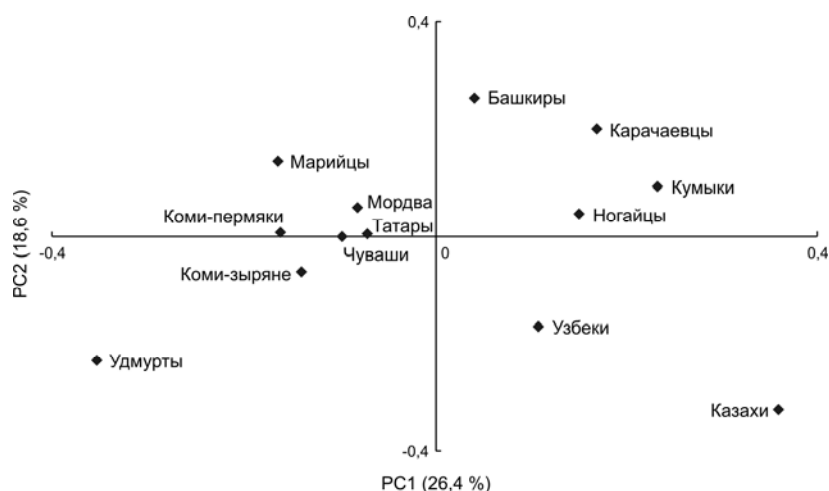


Рис. 9. Положение популяций в пространстве двух первых главных компонент по данным о частотах гаплогрупп Y-хромосомы.

том доверительного интервала ($CI_{95\%}$) – 29,6–179,7 тыс. лет), что соответствует периоду заселения Европы человеком в эпоху верхнего палеолита.

Анализ гаплотипов Y-хромосомы выявил мажорные мотивы, которые, однако, обнаруживались только в популяциях удмуртов и зауральских башкир. Это, вероятно, можно рассматривать как следствие дрейфа генов. Выявлено значительное число общих линий Y-хромосомы в популяциях татар, марийцев и чувашей, а также у коми-зырян и коми-пермяков. Большое число общих линий обнаруживается также у казахов и узбеков, несмотря на значительные различия в распределении частот гаплогрупп Y-хромосомы в этих популяциях.

На рис. 9 приведено положение популяций в пространстве двух первых главных компонент по данным о частотах гаплогрупп Y-хромосомы, объясняющих 45 % вариативности последних. Достаточно хорошо кластеризуются финно-угорские народы Волго-Уральского региона. В то же время в одном кластере с ними располагаются татары и чуваша, что не случайно, поскольку и те, и другие, по большому счету, обнаруживают значительное сходство распределения частот гаплогрупп Y-хромосомы. Более того, по частотам гаплогруппы N 3 (специфичной для финно-угорских народов) в этих популяциях даже превышают показатели отдельных

популяций финно-угров (0,185 и 0,175 у татар и чувашей соответственно). Неожиданно близкое положение башкир к народам Северного Кавказа и отдаленность их от народов Волго-Уральского региона и Средней Азии не вызывают удивления и объясняются описанным выше эффектом основателя, что проявляется, в частности, в крайне высокой частоте гаплогрупп кластера R и субгаплогруппы R1b4.

Если мы обратимся к рис. 10, где приводятся результаты анализа популяций Волго-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа в пространстве трех первых главных компонент, то заметно обособление башкир, в том числе от популяций Северного Кавказа. Анализ с использованием третьей главной компоненты приводит к более логичному объяснению генетического взаимоотношения популяций и свидетельствует о том, что, по-видимому, третья компонента отражает степень участия восточно-евразийских линий Y-хромосомы в этногенезе народов.

Таким образом, исследование генетических различий по данным о частотах гаплогрупп и анализу гаплотипов Y-хромосомы между этносами Волго-Уральского региона, Средней Азии и Северного Кавказа свидетельствует о существовании генетической подразделенности близкородственных этнических формирований по мужской линии в пределах отдельных регионов и позволяет

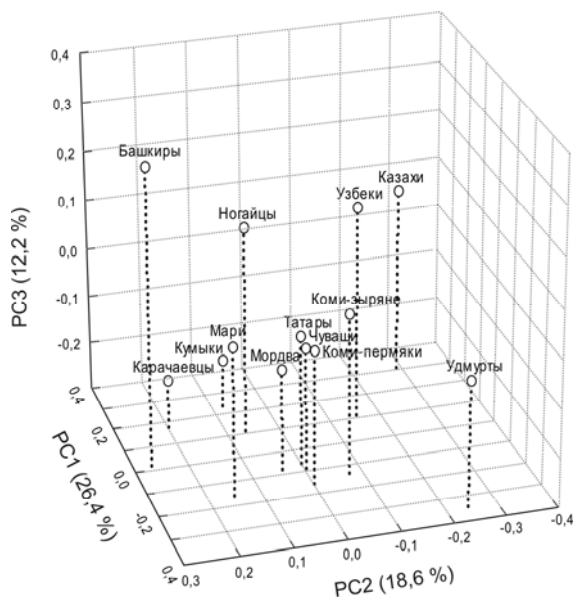


Рис. 10. Положение популяций в пространстве трех первых главных компонент по данным о частотах гаплогрупп Y-хромосомы.

выявить предковые гаплотипы, участвовавшие в этногенезе народов. По совокупности полученных данных сделано предположение о роли генетического дрейфа в демографической истории удмуртов. Не исключено влияние эффекта основателя по отцовской линии в этногенезе зауральских башкир.

Изучение географического распространения линий мтДНК и Y-хромосомы у изученных нами народов показывает, что в популяциях, расположенных ближе к границе между Европой и Азией, заметно возрастает как частота, так и уровень разнообразия типов мтДНК, характерных для популяций Сибири и Центральной Азии. Сравнительный анализ с литературными данными позволил проследить четкий восточно-западный градиент азиатских линий мтДНК и показать, что лингвистическое сходство популяций играет меньшую роль, чем географическая близость или отдаленность популяций.

Заключение

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что результаты изучения аутосомных локусов только в ряде случаев свидетельствуют о сохранении отдельными популяциями их исходных генетических черт. Дан-

ные же, полученные по мтДНК, как нельзя более свидетельствуют о несомненной генетической близости по материнской линии народов, проживающих в географической близости друг от друга, что может объясняться более значительной миграцией женщин у большинства народов. Результаты, полученные по Y-хромосоме, не всегда позволяют получить четкую картину о существующей настоящей генетической общности народов или же о существовавших в прошлом этнических контактах. Возможно, это объясняется недостаточно разработанной в настоящее время классификацией Y-хромосомы и ее низкой разрешающей способностью, когда детальный анализ отдельных гаплогрупп дает значительное смещение полученных результатов, в то же время отсутствие дробления на субгаплогруппы других гаплогрупп не позволяет выявить основные закономерности.

По данным разных маркеров, генетические взаимоотношения различных народов могут значительно отличаться друг от друга. Причины этого могут быть связаны с различной генетической природой изученных маркеров, а также со спецификой и своеобразием популяционно-генетических процессов в отношении женского и мужского генофондов. В целом на основе данных о системе трех маркеров (аутосомных локусов, мтДНК и Y-хромосомы) формируется целостная картина генетических взаимоотношений анализируемых народов. Различные системы маркеров значительно дополняют друг друга, особенно в тех случаях, когда вследствие стохастических процессов в популяциях та или иная система маркеров не может в достаточной мере ответить на поставленные вопросы.

Работа частично финансировалась грантами РФФИ (грант 01-04-48487), «INTAS» (грант 01-0759), Программы фундаментальных исследований РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

Литература

- Антропологические и этнографические сведения о населении Средней Азии / Под ред. Г.В. Рыкушиной, Н.А. Дубовой. М., 2000. 306 с.
Алексеев В.П. География человеческих рас. М.: Наука, 1974. 351 с.

- Березина Г.М., Святова Г.С., Абдуллаева А.М. и др. Полиморфизм митохондриальной ДНК в казахской популяции // Мед. генетика. 2005. Т. 4. № 3. С. 108–113.
- Бермишева М., Викторова Т.В., Тамбетс К. и др. Разнообразие гаплогрупп митохондриальной ДНК у народов Волго-Уральского региона России // Молекуляр. биология. 2002. Т. 36. № 6. С. 905–906.
- Бермишева М.А., Викторова Т.В., Хуснутдинова Э.К. Полиморфизм гиперварибельного сегмента I мтДНК в трех популяциях Волго-Уральского региона // Генетика. 2001а. Т. 37. № 8. С. 1118–1124.
- Бермишева М.А., Викторова Т.В., Хуснутдинова Э.К. Полиморфизм диаллельных локусов Y хромосомы у народов Волго-Уральского региона // Генетика. 2001б. Т. 37. № 7. С. 833–837.
- Бермишева М.А., Кутуев И.А., Коршунова Т.Ю. и др. Филогеографический анализ мтДНК ногайцев: высокий уровень смешения материнских линий из Восточной и Западной Евразии // Молекуляр. биология. 2004. Т. 38. № 4. С. 617–624.
- Викторова Т.В., Бермишева М.А., Шагина И.В. и др. Полиморфизм микросателлитных локусов DYS19 и DYS393 и частота T-C транзиции локуса RBF5 Y-хромосомы у народов Волго-Уральского региона // Генетика. 2000. Т. 36. № 8, С. 936–948.
- Кузеев Р.Г. Народы Поволжья и Приуралья. М.: Наука, 1985. 308 с.
- Кузеев Р.Г. Народы Среднего Поволжья и Южного Урала. М.: Наука, 1992. 345 с.
- Кутуев И.А., Фатхлисламова Р.И., Хидиятова И.М., Хуснутдинова Э.К. Анализ полиморфных локусов гена хорей гентингтона у народов Волго-Уральского региона // Молекуляр. биология. 2003. Т. 37. № 5. С. 53–62.
- Лавров Л.И. Историко-этнографические очерки Кавказа. Л.: Наука, 1978.
- Лимборская С.А., Хуснутдинова Э.К., Балановская Е.В. Этногеномика и геногеография народов Восточной Европы. М.: Наука, 2002. 264 с.
- Народы Кавказа. Т. I. М., 1960. 612 с.
- Салимова А.З., Кутуев И.А., Хусаинова Р.И. и др. Изучение этнотерриториальных групп казахов по данным полиморфизма ДНК ядерного генома // Генетика. 2005. Т. 41. № 7. С. 1–7.
- Степанов В.А. Этногеномика населения Северной Евразии. Томск: Изд-во «Печатная мануфактура», 2002. 244 с.
- Фатхлисламова Р.И., Хидиятова И.М., Хуснутдинова Э.К. и др. Анализ полиморфизма СТГ повторов в гене миотонической дистрофии в популяциях Волго-Уральского региона // Генетика. 1999. Т. 34. № 7. С. 848–853.
- Хусаинова Р.И., Ахметова В.Л., Кутуев И.А. и др. Генетическая структура народов Волго-Уральского региона и Средней Азии по данным Alu полиморфизма // Генетика. 2004. № 4. С. 443–450.
- Хуснутдинова Э.К. Молекулярно-генетическая характеристика популяции башкир и других народов Волго-Уральского региона : Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 46 с.
- Хуснутдинова Э.К. Молекулярная этногенетика народов Волго-Уральского региона. Уфа: Гилем, 1999. 238 с.
- Хуснутдинова Э.К., Викторова Т.В., Фатхлисламова Р.И., Галеева А.Р. Оценка относительно вклада европеоидного и монголоидного компонентов в формирование этнических групп Волго-Уральского региона по данным полиморфизма ДНК // Генетика. 1999а. Т. 35. № 7. С. 1–6.
- Хуснутдинова Э.К., Погода Т.В., Хидиятова И.М. и др. Анализ полиморфизма гиперварибельного локуса гена аполипопротеина В в популяциях народов Волго-Уральского региона // Генетика. 1996. Т. 32. № 12. С. 1678–1682.
- Хуснутдинова Э.К., Хидиятова И.М., Викторова Т.В. и др. Аллельный полиморфизм ДНК-локусов MET и D7S23, сцепленных с геном муковисцидоза, в популяциях Волго-Уральского региона // Генетика. 1997. Т. 33. № 6. С. 889–894.
- Хуснутдинова Э.К., Хидиятова И.М., Викторова Т.В. и др. Анализ генетической дифференциации башкир и народов Волго-Уральского региона по данным о полиморфных маркерах ядерного генома // Генетика. 1999б. Т. 35. № 6. С. 707–712.
- Хуснутдинова Э.К., Хидиятова И.М., Викторова Т.В. и др. Анализ полиморфизма ДНК, выявляемого методом геномной дактилоскопии на основе фага M13, в популяциях Волго-Уральского региона // Генетика. 1999в. Т. 35. № 4. С. 509–515.
- Anderson S., Bankier A., Barrell B. *et al.* Sequence and organization of the human mitochondrial genome // Nature. 1981. V. 290. P. 457–465.
- Andrews R.M., Kubacka I., Chinnery P.F. *et al.* Re-analysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA // Nat. Genet. 1999. V. 23. P. 147.
- Richard A.M., Kubacka I., Chinnery P.F. *et al.* Re-analysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA // Nature Genetics. 1999. V. 23. October.
- Batzer M., Arcot S., Phinney J. *et al.* Genetic variation of recent Alu insertions in human populations // J. Mol. Evol. 1996. V. 42. P. 22–29.
- Hammer M.F., Spurdle A.B., Karafet T. *et al.* The

- geographic distribution of human Y chromosome variation // *Genetics*. 1997. V. 145. P. 785–805.
- Harpending H.C., Ward R.H. Chemical systematics and human populations // *Biochemical Aspects of Evolutionary Biology* / Ed. M. Nitecki. Chicago: University of Chicago Press, 1982. P. 213–256.
- Jobling M.A., Tyler-Smith C. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age // *Nat. Rev. Genet.* 2003. V. 4. № 8. P. 598–612.
- Kayser M., Krawczak M., Excoffier L. *et al.* An extensive analysis of Y-chromosomal microsatellite haplotypes in global dispersed human populations // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 68. P. 990–1018.
- Khusnutdinova E., Bermisheva M., Malyarchuk M. *et al.* Towards a comprehensive understanding of the east european mtDNA. Heritage in its phlogeographic context // Meeting «Human Origins & Disease». Cold Spring Harbor. 2002. P. 90.
- Macaulay V.A., Richards M.B., Hickey E. *et al.* The emerging tree of West Eurasian mtDNAs: a synthesis of control-region sequences and RFLPs // *Am. J. Hum. Genet.* 1999. V. 64. P. 232–249.
- Mathew C.C. The isolation of high molecular weight eukariotic DNA // *Methods in Molecular Biology* / Ed. J.M. Walker. N.Y.: Haman Press, 1984. P. 31–34.
- Richards M., Macaulay V., Hickey E. *et al.* Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool // *Am. J. Hum. Genet.* 2000. V. 67. P. 1251–1276.
- Richards M.B., Macaulay V., Bandelt H.J. *et al.* Phylogeography of mitochondrial DNA in Western Europe // *Ann. Hum. Genet.* 1998. V. 62. P. 241–260.
- 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.
- Rousset F. Inferences from spatial population genetics // *Handbook of Statistical Genetics* / Eds D. Balding, M. Bishop, C. Cannings. John Wiley & Sons, 2001. P. 239–269.
- StatSoft, Inc. STATISTICA for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 1999. WEB: <http://www.statsoft.com>.
- Tambets K., Khusnutdinova E., Villems R. *et al.* The western and eastern roots of the Saami – the story of genetic «outliers» told by mtDNA and Y-chromosome // *Am. J. Hum. Genet.* 2004. April.
- Tambets K., Rootsi S., Kivisild T. *et al.* The Western and Eastern Roots of the Saami – the Story of Genetic «Outliers» Told by Mitochondrial DNA and Y Chromosomes // *Am. J. Hum. Genet.* 2004. V. 74. № 4. P. 661–682.
- Tambets K., Tolk H.V., Kivisild T. *et al.* Complex signals for population expansions in Europe and beyond // *Examining the farming/language dispersal hypothesis* / Ed. P. Bellwood, C. Renfrew. Cambridge: Cambridge Univer. Press, 2003. P. 449–458.
- The Y Chromosome Consortium. A Nomenclature System for the Tree of Human Y-Chromosomal Binary Haplogroups. Cold Spring Harbor Laboratory Press. 2002. V. 12. P. 339–348.
- Torroni A., Huoponen K., Francalacci P. *et al.* Classification of European mtDNA from an analysis of three European populations // *Genetics*. 1996. V. 144. P. 1835–1850.
- Underhill P.A., Shen P., Lin A.A. *et al.* Y chromosome sequence variation and the history of human populations // *Nat. Genet.* 2000. V. 26. P. 358–361.
- Villems R., Rootsi S., Tambets R. *et al.* Archaeogenetics of Finno-Ugric speaking populations // *The roots of peoples and languages of northern Eurasia*. V. 1. / Ed. K. Julku. Societas Historiae Fenno-Ugricae, Oulu, 2002. P. 271–284.
- Vincent M., Richards M., Hickey E. *et al.* The emerging tree of West Eurasian mtDNAs: A synthesis of control-region sequences and RFLPs // *Am. J. Hum. Genet.* 1999. V. 64. P. 232–249.
- Watkins W.S., Ricker C.E., Bamshad M.J. *et al.* Patterns of ancestral human diversity: an analysis of *Alu*-insertion and restriction-site polymorphism // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 68. P. 738–752.
- Watkins W.S., Rogers A.R., Ostler Ch.T. *et al.* Genetic Variation Among World Populations: Inferences From 100 *Alu* Insertion Polymorphisms. Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2003. V. 13. P. 1607–1618.
- Zerjal T., Beckman L., Gunhild Beckman G. *et al.* Geographical, linguistic, and cultural influences on genetic diversity: Chromosomal distribution in Northern European populations // *Mol. Biol. Evol.* 2001. V. 18. № 6. P. 1077–1087.
- Zerjal T., Dashnyam B., Pandya A. *et al.* Genetic relationships of Asians and Northern Europeans, revealed by Y-chromosomal DNA analysis // *Am. J. Hum. Genet.* 1997. V. 60. P. 1174–1183.

ETHNOGENOMICS AND PHYLOGENETIC RELATIONS OF EURASIAN POPULATIONS

**E.K. Khusnutdinova¹, I.A. Kutuev¹, R.I. Khusainova¹, B.B. Yunusbayev¹,
R.M. Yusupov³, R. Willems²**

¹ Institute of Biochemistry and Genetics of the Ufa Centre of Science of RAS,
Ufa, Russia, e-mail: ekkh@anrb.ru; ² Estonian Biocentre, Tartu, Estonia;

³ Institute of Language and Literature of the Ufa Centre of Science of RAS, Ufa, Russia

Summary

The study of the Volga-Ural region, Central Asia and Northern Caucasus populations is carried out on the basis of the analysis of 10 polymorphic *Alu* insertions, SNP and microsatellites of Y chromosome, and also mtDNA hypervariable segment I and coding region. Principally new data on relationship, reciprocal location, degree of similarity and distinction of populations are received. Phylogenetic relations between populations of these regions are investigated.