

УДК 575.174:599.9

## ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ПОДГРУППЫ U4 У НАСЕЛЕНИЯ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ, УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: К ПРОБЛЕМЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ УРАЛЬСКИХ НАРОДОВ

© 2004 г. Б. А. Малярчук

*Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук,  
Магадан 685000; факс: 41322-34463; e-mail: malyar@ibpn.kolyma.ru*

Поступила в редакцию 09.09.2003 г.

Исследованы филогенетические взаимоотношения между нуклеотидными последовательностями гипервариабельного сегмента 1 митохондриальной ДНК (мтДНК), относящимися к подгруппе U4, у населения Восточной Европы, Урала и Северо-Западной Сибири. Показано, что частота подгруппы U4 и ее доля в U-компоненте генофондов увеличиваются в восточном направлении, достигая максимума в популяциях Северо-Западной Сибири. С помощью филогенетического анализа установлено, что появление у предков манси специфической U4-линии (16113С–16356–16362), вероятнее всего, обусловлено ее дивергенцией от восточноевропейского кластера 16356–16362 в конце верхнего палеолита (18566 ± 12915 тыс. лет назад). Другие U4-линии мтДНК (16189–16356 и 16311–16356), характерные преимущественно для генофондов коренного населения Северо-Западной Сибири (манси, нганасан, кетов), по всей видимости, сформировались в неолите–раннем бронзовом веке (в среднем 6055 ± 3599 тыс. лет назад). Предполагается, что изоляция древних популяций между речья Оби и Енисея явилась тем главным фактором, который привел к появлению в их генофондах уникальных европеоидных линий мтДНК. Полученные данные согласуются с традиционной точкой зрения о смешанном происхождении финно-угорского населения Волго-Уральского региона и Западной Сибири в результате генетического взаимодействия между населением Европы и Азии.

В одном из первых филогеографических исследований изменчивости митохондриальной ДНК (мтДНК) в популяциях Западной Европы было показано, что древнейшая в Европе митохондриальная группа U (ее возраст составляет более 50 тыс. лет) представлена несколькими подгруппами, различающимися по времени и по месту своего происхождения [1]. Одна из них – подгруппа U4, эволюционный возраст которой составляет более 25 тыс. лет [2]. Исходя из различий по значениям степеней и времени дивергенции U4-типов мтДНК в популяциях Ближнего Востока и Европы (25900 ± 9600 и 20400 ± 4300 лет соответственно), предполагается ближневосточное (анатолийское) происхождение этой подгруппы мтДНК, однако наибольшее распространение она получила в популяциях Европы и особенно в ее северо-восточной части [2, 3]. Анализ географического распределения частоты подгруппы U4 в европейских популяциях показал, что ее наибольшая частота (5.5%) характерна для прибалтийско-финского населения Северо-Восточной Европы (финнов, карел, эстонцев), в то время как в популяциях центральной и северо-западной частей Европы частота U4 не превышает 3% [3, 4].

Исследования восточноевропейского населения показали, что подгруппа U4 относится к чис-

лу наиболее распространенных митохондриальных линий у населения Волго-Уральского региона [5]. Частота ее у финно-угорского и тюркского населения Поволжья и Приуралья варьирует от 2% до более чем 20%, а наиболее высокие частоты отмечены у коми-зырян, чувашей и башкир (24.2%, 16.4% и 12.7% соответственно) [5]. Исследования более восточных, зауральских и сибирских, популяций показали, что подгруппа U4 широко распространена (с частотой от 16 до 29%) среди коренного населения Северо-Западной Сибири: у манси, нганасан и кетов [6, 7]. Это наблюдение стало основой для предположения [6, 7] о том, что присутствие высокой частоты U4-типов мтДНК в генофондах популяций Восточного Приуралья и прилегающих районов Сибири является генетическим следом верхнепалеолитической протоевразийской популяции (“самостоятельной евразийской формации” по В.В. Бунаку [8]), сохранившейся только к востоку от Урала, но сформировавшейся изначально в Передней Азии. Исследования коренного населения Южной Сибири также показали присутствие U4-типов мтДНК в генофондах некоторых алтае-саянских народов. В частности, подгруппа U4 зарегистрирована с частотой около 6% у алтай-кижи и хакасов [9]. Таким образом, рассматривая данные

о распространении U4-типов мтДНК в популяциях Европы и прилегающих территорий Урала и Западной Сибири, становится очевидным, что частота этой подгруппы увеличивается к востоку, достигая максимума в популяциях, населяющих междуречье Оби и Енисея. Однако характер филогенетических взаимоотношений между U4-типами мтДНК, которые присутствуют в различных восточноевропейских и сибирских популяциях, остается невыясненным. Целью настоящей работы является исследование разнообразия подгруппы U4 и ее отдельных кластеров в различных группах населения Восточной Европы, Урала и Сибири. Для исследования применяется филогеографический подход [1, 2], оперирующий как частотой, так и разнообразием монофилетических кластеров ДНК, что позволяет получить наиболее корректные выводы об истории формирования генофондов и их отдельных компонентов.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основой для проведения филогеографического анализа стали данные о полиморфизме мтДНК в западнофинских популяциях Балтийского региона ( $n = 533$ ), представленного в работах [10, 11] финнами ( $n = 403$ ), эстонцами ( $n = 47$ ), карелами ( $n = 83$ ); в восточнофинских и тюркских популяциях Волго-Уральского региона ( $n = 1329$ ), представленного в работах [5, 11, 12] мордвой ( $n = 120$ ), марийцами ( $n = 234$ ), коми-зырянами ( $n = 61$ ), коми-пермяками ( $n = 66$ ), татарами ( $n = 310$ ), чувашами ( $n = 142$ ), удмуртами ( $n = 189$ ), башкирами ( $n = 207$ ); в популяциях Северо-Западной Сибири ( $n = 218$ ), представленных ненцами ( $n = 58$ ), манси ( $n = 98$ ), нганасанами ( $n = 24$ ) и кетами ( $n = 38$ ) [6, 7, 13]; в популяциях Алтае-Саянского региона, представленного алтай-кижи и хакасами ( $n = 152$ ; по данным работы [9]). В филогенетическом анализе использованы также данные о разнообразии U4-типов мтДНК у русских Орловской, Саратовской, Нижегородской и Костромской областей ( $n = 391$ ; по данным работы [14]). Суммарный размер проанализированных в работе выборок составил 2441 человек.

Практически во всех выборках принадлежность типов ГВС1 мтДНК к подгруппе U4 определена на основании представленных в указанных выше исследованиях данных о распределении маркеров группы U (вариант +12308HinfI, мутация 12308AG) и ее подгруппы U4 (вариант +4643RsaI, мутация 4646TC). Исключение составили лишь выборки финнов, эстонцев и карел (по работе [10]), данные о распространенности U4-типов ГВС1 мтДНК в которых приводятся в соответствии с базой данных, представленной в работе [2].

Для анализа эволюционных взаимоотношений между U4-типами ГВС1 использовали алгоритм

RM (reduced-median) метода медианных сетей [15], реализованного в пакете компьютерных программ Network 3.1.1.1. ([www.fluxus-engineering.com](http://www.fluxus-engineering.com)). Метод медианных сетей, подобно другим методам максимальной экономии, основан на принципе минимизации числа эволюционных событий, приводящих к изменениям ДНК. В графическом виде результаты анализа представлены филогенетическими сетями, в которых совмещены несколько возможных топологий дендрограмм. Совмещение топологий приводит к появлению  $n$ -мерных циклов, число которых может быть уменьшено понижением веса нуклеотидных позиций "горячих" точек. При анализе U4-последовательностей мтДНК нами понижен вес "горячих" точек в позициях 16093, 16129, 16189 и 16362 (по данным работы [16]) до 1/10 по отношению к другим позициям ГВС1. Понижение веса "горячих" точек приводит к более "веерообразному" ветвлению типов ДНК в кластерах, что позволяет нам более точно оценивать степень дивергенции нуклеотидных последовательностей [2, 17].

Генетические дистанции  $\rho$  между последовательностями мтДНК рассчитывались как среднее число мутаций между генотипами-основателями и производными типами ДНК, входящими в состав соответствующих монофилетических кластеров ДНК [18]. При определении эволюционного возраста кластеров мтДНК основывались на том, что для ГВС1 генетическому расстоянию  $\rho = 1$  соответствует время, равное 20180 годам [18]. Эта скорость близка по значению к другим предложенным ранее скоростям накопления мутаций в ГВС1 мтДНК [19, 20]. Значения стандартных отклонений  $\rho$  рассчитывались согласно [17] с помощью программы Network 3.1.1.1. Необходимо заметить, что степень достоверности датировок, основанных на данных об изменчивости ГВС1 мтДНК, вызывает некоторые сомнения, поскольку до сих пор еще существуют разногласия по поводу исходных предположений, положенных в основу методов оценок скорости возникновения мутаций (см., например, работу [19]), а также наблюдаются несоответствия между значениями мутационных скоростей, определенных по семейным (генеалогическим) и популяционным данным [21]. Тем не менее в настоящей работе, как и в большинстве других филогеографических исследований (в том числе и тех, которые используются нами для сравнения [2, 4, 5]), применяется указанная выше скорость накопления мутаций в ГВС1 мтДНК.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ распределения частоты подгруппы U4 в популяциях Европы, Урала и Сибири показывает (таблица), что в русских популяциях Восточной Европы она сопоставима с частотой, наблю-

даемой в популяциях центральной и северо-западной частей Европы (~3%; [3]). Среди финно-угорского населения частота подгруппы U4 постепенно повышается от 5.9% в популяциях прибалтийско-финских народов (финнов, эстонцев и карел) до 10% в популяциях восточно-финского (а также и тюркского) населения Волго-Уральского региона и достигает максимума (в среднем 17%) в угро-самодийских популяциях Западной Сибири. Среди изученных популяций Южной Сибири (алтайцев, хакасов, бурят, тувинцев, бурят, якутов, алтайцев и хакасов) подгруппа U4 зарегистрирована у алтай-кижи (5.5%) и хакасов (7%) [13]. Важно отметить, что сходным образом изменяется и доля U4-типов среди всех U-типов мтДНК, обнаруженных в популяциях. Если в популяциях Северо-Западной и Центральной Европы, а также у русских доля U4 в группе U составляет 13–17%, то в популяциях коренного населения Восточной Европы, Урала и Западной Сибири она постепенно увеличивается, достигая максимума (67%) в популяциях Северо-Западной Сибири (таблица). К югу Сибири частота подгруппы U4 понижается, однако ее доля в группе U остается по-прежнему высокой (33.3%). Таким образом, анализ распределения частоты подгруппы U4 показывает, что эта подгруппа, действительно, более всего распространена в популяциях Северо-Западной Сибири, в связи с чем правомочна постановка гипотезы (как это было сделано в работах [6, 7]) об архаичности U4-типов мтДНК в генофондах манси, кетов и нганасан и о том, что эти типы мтДНК могут являться генетическим следом протоевразийской популяции, сохранившейся к востоку от Урала с эпохи верхнего палеолита. Для исследования этого вопроса необходимо рассмотреть филогенетические взаимоотношения между U4-типами мтДНК, наблюдаемыми в более широком географическом пространстве, включив в анализ, прежде всего, митохондриальные линии, наблюдаемые в поволжских финно- и тюркоязычных популяциях.

На рисунке показана медианная сеть U4-типов мтДНК, распространенных в популяциях Европы, Урала и Сибири. Центральное положение в филогении U4 занимает ГВС1-тип, отличающийся от кембриджской последовательности [19] вариантом 16356С. Анализ показал, что в составе подгруппы U4 выделяются три основных кластера: 16134–16356, 16356–16362 и 16356–310. Последний кластер, маркированный вариантом 310С в ГВС2, распространен преимущественно в славянских популяциях (у русских и поляков), но отдельные его линии выявлены и в соседних германских и финно-угорских популяциях Европы [14, 15]. Наиболее представительными по числу типов мтДНК являются кластеры 16134–16356 и 16356–16362 (рисунок). Типы мтДНК, относящиеся к этим кластерам, распространены в различ-

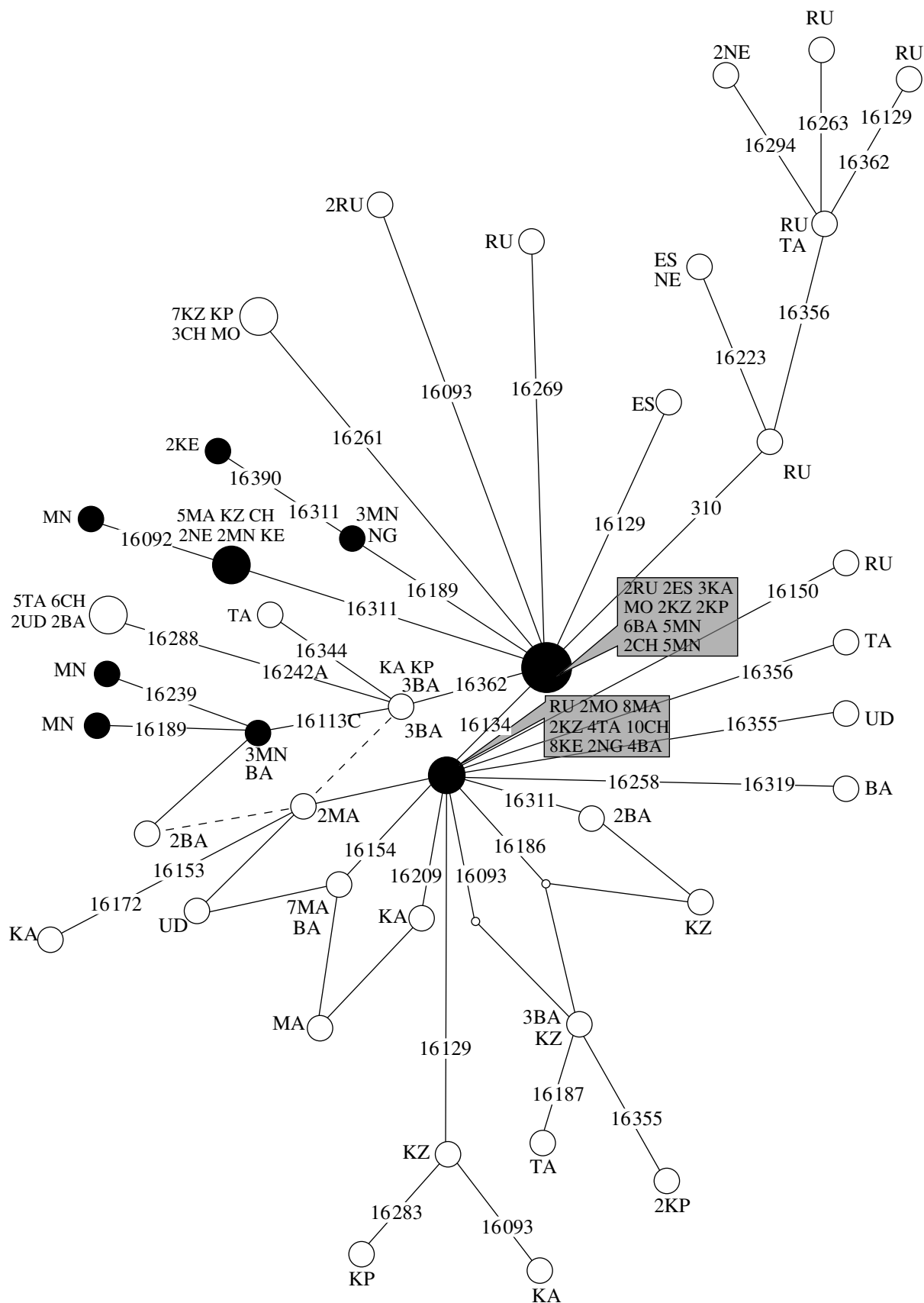
Частота подгруппы U4 у населения Восточной Европы, Урала и Сибири

Регион	Частота U	Частота U4	Доля U4 в U
	%		
Восточная Европа (русские; $n = 391$ ) <sup>1</sup>	19.9	3.3	16.7
Балтийский регион ( $n = 373$ ) <sup>2</sup>	25.7	5.9	22.9
Волго-Уральский регион ( $n = 979$ ) <sup>3</sup>	28.4	9.7	34.2
Северо-Западная Сибирь ( $n = 218$ ) <sup>4</sup>	25.2	17.0	67.3
Южная Сибирь ( $n = 480$ ) <sup>5</sup>	6.9	2.3	33.3

Примечание. По данным: <sup>1</sup> – русские [14]; <sup>2</sup> – финны, эстонцы, карелы [10, 11]; <sup>3</sup> – мордва, марийцы, коми-зыряне, коми-пермяки, татары, чувашы, удмурты и башкиры [5]; <sup>4</sup> – ненцы, манси, кеты, нганасаны [6, 7, 12]; <sup>5</sup> – алтайцы, хакасы, буряты, сойоты, тувинцы, тоджинцы, тофалары [13].

ных популяциях исследуемого региона Евразии и характеризуются высоким эволюционным возрастом. Так, если эволюционный возраст всей подгруппы U4 составляет  $28252 \pm 9289$  лет ( $\rho = 1.40 \pm 0.46$ ), то ее кластеры, маркируемые вариантами 16134 и 16362, дивергировали примерно 23 тыс. лет тому назад ( $22602 \pm 13722$  лет для  $\rho = 1.12 \pm 0.68$  и  $\rho = 22803 \pm 11704$  лет для  $\rho = 1.13 \pm 0.58$ , соответственно). Таким образом, судя по степени дивергенции мтДНК можно считать, что оба этих кластера возникли достаточно синхронно в эпоху верхнего палеолита. Следует отметить, что если оценивать возраст кластера 16134–16356, основываясь только на данных о разнообразии этих линий мтДНК в популяциях Волго-Уральского региона, то время дивергенции этого кластера мтДНК составит  $17800 \pm 2900$  лет [5]. Эволюционный возраст всей подгруппы U4, полученный в настоящей работе на основании анализа данных об изменчивости ГВС1 мтДНК в популяциях Восточной Европы, Урала и Западной Сибири (~28000 лет), несколько превышает по значению датировку U4 (~26000 лет), согласно которой предполагалось ближневосточное происхождение этой группы мтДНК [2]. В связи с этим можно предложить гипотезу о восточноевропейском происхождении подгруппы U4, однако для ее тестирования необходимо специальное исследование филогенетических взаимоотношений U4-типов мтДНК в более широком географическом контексте.

Для данного исследования принципиально важным является вывод о том, что уникальная митохондриальная линия, маркированная трансверсией А-С в позиции 16113 ГВС1 и распростра-



ненная преимущественно в генофонде манси, принадлежит кластеру 16356–16362 и является единственным представителем этого кластера в зауральских популяциях (рисунок). Исходя из степени дивергенции между 16113С–16356–16362 типами мтДНК, ответвление этой “уральской” линии от восточноевропейского кластера 16356–16362 произошло ~19 тыс. лет тому назад ( $18566 \pm 12915$  лет для  $\rho = 0.92 \pm 0.64$ ), т.е. в период максимального оледенения. Таким образом, один из необычных U4-компонентов генофонда населения енисейского Севера имеет верхнепалеолитическое происхождение, но генетически он связан не с популяциями Передней Азии (как предлагалось в работах [6, 7]), а с восточноевропейским населением эпохи верхнего палеолита.

Другая редкая U4-линия мтДНК, характеризующаяся мотивом 16311–16356, зарегистрирована у манси, кетов и ненцев, а также в некоторых восточноевропейских популяциях – у марийцев, чувашей и коми-зырян. Время дивергенции этой ветви U4-дерева составляет ~6.5 тыс. лет. Несколькими позже (~5.6 тыс. лет назад) появляется и другая линия – 16189–16356, которая получила распространение среди манси, кетов и нганасан. Из числа синхронных по отношению к ней восточноевропейских линий (~5.2 тыс. лет назад) следует отметить линию 16261–16362, характерную для генофондов коми, мордвы и чувашей. Таким образом, судя по степени дивергенции линий 16311–16356 и 16189–16356 (в среднем  $6055 \pm 3599$  лет для  $\rho = 0.3 \pm 0.18$ ), появление этих необычных линий мтДНК в генофондах манси, нганасан и кетов обусловлено дальнейшим развитием генофондов финно-угорских народов Поволжья и Урала уже в более позднее время – в эпоху неолита и раннего бронзового века.

Результаты реконструкции филогенетических взаимоотношений U4-типов мтДНК в современных популяциях Восточной Европы, Урала и Северо-Западной Сибири свидетельствуют о том, что дивергенция этой подгруппы в Восточной Европе началась уже в эпоху верхнего палеолита (23 тыс. лет назад), что привело к появлению ее основных кластеров мтДНК (16134–16356 и 16356–16362). Согласно А.П. Окладникову [24], именно в это время в арктических условиях Восточной Европы сложилась культура охотников верхнего палеолита, которые “в конце ледникового периода заселили территории к востоку от

Урала и, оказавшись в изоляции, создали здесь свою культуру, отличную от той, которая наблюдалась на исходной территории на западе” [25]. В пользу механизма изоляции, объясняющего самобытность антропологических характеристик угросамодийского населения, свидетельствует появление у манси специфической U4-линии 16113С–16356–16362, ответвившейся от восточноевропейского кластера 16356–16362 в конце ледникового периода. О том, что генофонды зауральских народов развивались относительно изолированно и в более позднее время (в неолите и в эпоху раннего бронзового века) свидетельствует факт появления в их генофондах специфических “неолитических” ветвей подгруппы U4 – 16189–16356 и 16311–16356. Линия 16311–16356 интересна еще и тем, что она присутствует с низкой частотой в составе подгруппы U4 как на севере (у ненцев), так и на юге Сибири (у алтайцев и хакасов), предполагая тем самым, что носительницы этой линии участвовали в миграциях IV–III тысячелетий до н.э., которые привели к распространению уральцев на территориях, простирающихся от севера Европы до юга Сибири [25].

Анализ данных о полиморфизме мтДНК у манси, кетов и нганасан показывает, что европеоидный компонент их митохондриальных генофондов представлен преимущественно типами мтДНК, распространенными в восточноевропейских популяциях (результаты анализа не приводятся, однако для получения такого вывода достаточно сопоставить литературные данные о полиморфизме мтДНК в различных финно-угорских популяциях [5, 10–12]). Необходимо лишь заметить, что только в составе группы Н у манси присутствует с частотой 5% уникальная подгруппа, характеризующаяся мотивом 16169–16184 [6]. Эта подгруппа не обнаружена в популяциях Волго-Уральского региона, однако с низкой частотой (около 2%) зарегистрирована на юге Сибири у алтайцев [13]. Это свидетельствует, во-первых, о том, что влияние изоляции претерпела не только подгруппа U4, но и группа Н, что привело к появлению ее специфической уральской подгруппы, и, во-вторых, эти данные вновь указывают на возможность участия европеоидного компонента восточноуральских народов в формировании генофондов популяций юга Сибири. Между тем анализ генофондов манси, кетов и нганасан не дает пока других примеров локально возникших ли-

←  
Медианная сеть митохондриальной подгруппы U4 в популяциях Восточной Европы, Урала и Западной Сибири. Символ “\*” показывает положение центрального U4-типа, отличающегося от кембриджской последовательности мтДНК [22] транзисией в позиции 16356. Номерами нуклеотидных позиций отмечены транзисии, типы трансверсий указаны дополнительно. Размер кружков пропорционален частоте типа мтДНК. Обозначения популяций: MN – манси, NG – нганасаны, KE – кеты, NE – ненцы, ES – эстонцы, KA – карелы, RU – русские, BA – башкиры, TA – татары, CH – чувашаи, MA – марийцы, MO – мордва, KZ – коми-зыряне, KP – коми-пермяки, UD – удмурты. Затемнены кружки, соответствующие типам мтДНК, обнаруженным в западносибирских популяциях (у манси, нганасан и кетов).

ний мтДНК, что, по-видимому, свидетельствует о том, что генофонды популяции, изолированных к востоку от Урала верхнепалеолитических охотников, характеризовались небольшим числом митохондриальных линий-основательниц либо число последних сократилось со временем вследствие дрейфа генов на стадиях низкой численности популяций.

В исследовании Дербеневой с соавт. [6] отмечалось, что присутствие в генофонде манси подгруппы U7, наряду с подгруппой U4, свидетельствует о протоевразийском следе первоначального заселения междуречья Оби и Енисея верхнепалеолитическими мигрантами из Передней Азии. В генофонде манси зарегистрирована также с высокой частотой (10%) и другая, редкая в финно-угорских популяциях Восточной Европы [5], подгруппа J2, присутствие которой у манси маркирует, согласно [6], неолитическую фазу в заселении Уральского региона. Однако необходимо заметить, что высокая частота и полное отсутствие разнообразия митохондриальных линий U7 и J2, наблюдаемых у манси, не согласуются с идеей о долговременном присутствии этих линий мтДНК в генофонде манси и их предков. Между тем археологические и этнографические данные свидетельствуют о том, что в конце I тысячелетия до н.э. происходила инфильтрация в Приобье из южных степей Западной Сибири и Северного Казахстана носителей андроновской культуры или иных южных племен (возможно, сарматских), которые и наложили "южный" отпечаток на северную обско-угорскую культуру [26]. Данные антропологии также свидетельствуют о том, что в состав манси безусловно вошел южноевропейский средиземноморский антропологический тип [27]. Известно, что митохондриальная подгруппа U7 распространена с наиболее высокими частотами (до 1.5%) в популяциях Ближнего Востока, Юго-Восточной Европы и Центрального Средиземноморья [3]. Аналогично, наиболее высокие частоты подгруппы J2 (2–3%) зарегистрированы в популяциях Анатолии, Закавказья и Центрального Средиземноморья [3]. Следует также отметить, что необычный W\*-вариант мтДНК, обнаруженный у кетов, также наблюдается в популяциях Закавказья (в частности, у армян [2]). Поэтому присутствие "южных" вариантов мтДНК в генофондах манси и кетов можно объяснить относительно недавним участием групп южного происхождения в этногенезе западносибирских народов.

Результаты проведенного анализа свидетельствуют о том, что генофонды народов Северо-Западной Сибири являются многокомпонентными образованиями, своеобразие которых сформировалось как вследствие периодической изоляции популяций на Севере, так и в результате их взаимодействия с этническими группами иного происхождения, включая южные группы. Результаты

анализа свидетельствуют также о том, что в генофонде финно-угорских народов не прослеживаются следы каких-либо архаичных линий мтДНК, занимающих обособленное положение в митохондриальном дереве, что могло бы свидетельствовать о существовании в прошлом к западу и востоку от Урала древней евразийской расы, промежуточной по своим признакам между европеоидной и монголоидной. Как показано в настоящем исследовании, генофонды манси, нганасан и кетов включают некоторые уникальные митохондриальные линии, однако все они являются результатом локальной эволюции вариантов мтДНК, имевших восточноевропейское происхождение и распространенных до сих пор в финно-угорских популяциях Восточной Европы.

Между тем, согласно В.В. Бунаку [8], древнеуральская раса могла быть вариантом протоевразийской расы, выделившейся из общего монголоидного ствола задолго до того, как сформировались типичные монголоидные признаки. Как показали исследования полиморфизма мтДНК в финно-угорских популяциях Волго-Уральского региона и Северо-Западной Сибири [5–7, 10, 12], их генофонды, действительно, включают выраженный в разной степени монголоидный компонент, который представлен типами мтДНК, распространенными в популяциях Восточной Сибири и Центральной Азии. Однако и в этом случае монголоидный компонент финно-угорских народов не обнаруживает каких-либо специфических, "архаических" групп, подгрупп или отдельных линий мтДНК. Все типы мтДНК, зарегистрированные у манси, кетов и нганасан, относятся к известным восточноевразийским группам мтДНК (A, F, C, Z, D, G, M\*), относительно происхождения которых уже сформулированы вполне определенные представления [13, 28–30]. Таким образом, результаты анализа структуры митохондриальных генофондов финно-угорских народов Поволжья и Западной Сибири согласуются с традиционной точкой зрения об их смешанном происхождении в результате генетического взаимодействия между населением Европы и Азии [31]. Между тем полученные данные свидетельствуют также и о том, что изоляция древних популяций междуречья Оби и Енисея привела к появлению в их генофондах уникальных европеоидных линий мтДНК, подчеркивающих генетическое своеобразие населения этого региона.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 03–04–48162).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Richards M.B., Macaulay V.A., Bandelt H.-J., Sykes B.C. Phylogeography of mitochondrial DNA in western Europe // *Ann. Hum. Genet.* 1998. V. 62. P. 241–260.

2. 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.
3. Tolk H.V., Pericic M., Barac L. et al. MtDNA haplogroups in the populations of Croatian Adriatic Islands // *Coll. Anthropol.* 2000. V. 2. P. 267–279.
4. Tambets K., Kivisild T., Metspalu E. et al. The topology of the maternal lineages of the Anatolian and Trans-Caucasus populations and the peopling of Europe: some preliminary considerations // *Archaeogenetics: DNA and the Population Prehistory of / Eds C. Renfrew & K. Boyle Cambridge: McDonald Institute Archaeol. Res.* 2000. P. 219–235.
5. Бермишева М., Тамбетс К., Виллемс Р., Хуснутдинова Э. Разнообразие гаплогрупп митохондриальной ДНК у народов Волго-Уральского региона России // *Молекуляр. биология.* 2002. Т. 36. № 6. С. 990–1001.
6. Derbeneva O.A., Starikovskaya E.B., Wallace D.C., Sukernik R.I. Traces of early Eurasians in the Mansi of Northwest Siberia revealed by mitochondrial DNA analysis // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 70. P. 1009–1014.
7. Дербенева О.А., Стариковская Е.Б., Володько Н.В. и др. Изменчивость митохондриальной ДНК у кетов и нганасан в связи с первоначальным заселением Северной Евразии // *Генетика.* 2002. Т. 38. N. 11. С. 1554–1560.
8. Бунак В.В. Антропологические типы и некоторые вопросы этнической истории // *Происхождение и этническая история русского народа.* М.: Наука, 1965. С. 174–196.
9. Деренко М.В., Малярчук Б.А., Захаров И.А. О происхождении европеоидного компонента митохондриальных генофондов этнических групп Алтае-Саянского нагорья // *Генетика.* 2002. Т. 38. № 9. С. 1292–1297. (Derenko M.V., Malyarchuk B.A., Zakharov I.A. Origin of Caucasoid-Specific Mitochondrial DNA Lineages in the Ethnic Populations of the Altai-Sayan Region // *Rus. J. Genet.* 2002. V. 38. № 9. P. 1098–1103.)
10. Sajantila A., Lahermo P., Anttinen T. et al. Genes and languages in Europe – an analysis of mitochondrial lineages // *Genome Res.* 1995. V. 5. P. 42–52.
11. Finnila S., Lehtonen M.S., Majamaa K. Phylogenetic network for European mtDNA // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 68. P. 1475–1484.
12. Saillard J., Evseeva I., Tranebjaerg L., Norby S. Mitochondrial DNA diversity among Nenets // *Archaeogenetics: DNA and the Population Prehistory of Europe / Eds C. Renfrew & K. Boyle. Cambridge: McDonald Institute Archaeol. Res.,* 2000. P. 255–258.
13. Derenko M.V., Grzybowski T., Malyarchuk B.A. et al. Diversity of mitochondrial DNA lineages in South Siberia // *Ann. Hum. Genet.* 2003. V. 67. P. 391–411.
14. Малярчук Б.А. Изменчивость митохондриального генома человека в аспекте генетической истории славян. Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИОГен им. Н.И. Вавилова РАН, 2003. 43 с.
15. Bandelt H.-J., Forster P., Sykes B.C., Richards M.B. Mitochondrial portraits of human populations using median networks // *Genetics.* 1995. V. 141. № 2. P. 743–753.
16. Malyarchuk B.A., Rogozin I.B., Berikov V.B., Derenko M.V. Analysis of phylogenetically reconstructed mutational spectra in human mitochondrial DNA control region // *Hum. Genet.* 2002. V. 111. P. 46–53.
17. Saillard J., Forster P., Lynnerup N. et al. MtDNA variation among Greenland Eskimos: the edge of the Beringian expansion // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 67. P. 718–726.
18. Forster P., Harding R., Torroni A., Bandelt H.-J. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal // *Am. J. Hum. Genet.* 1996. V. 59. P. 935–945.
19. Macaulay V.A., Richards M.B., Forster P. et al. MtDNA mutation rates – no need to panic // *Am. J. Hum. Genet.* 1997. V. 61. P. 983–986.
20. Ward R.H., Frazier B.L., Dew-Jager K., Paabo S. Extensive mitochondrial diversity within a single Amerindian tribe // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1991. V. 88. P. 8720–8724.
21. Howell N., Smejkal C.B., Mackey D.A. et al. The pedigree rate of sequence divergence in the human mitochondrial genome: there is a difference between phylogenetic and pedigree rates // *Am. J. Hum. Genet.* 2003. V. 72. P. 659–670.
22. Anderson S., Bankier A.T., Barrell B.G. et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome // *Nature.* 1981. V. 290. P. 457–465.
23. Malyarchuk B.A., Grzybowski T., Derenko M.V. et al. Mitochondrial DNA variability in Poles and Russian // *Ann. Hum. Genet.* 2002. V. 66. P. 261–283.
24. Окладников А.П. К изучению начальных этапов формирования народов Сибири: (население Прибайкалья в неолите и раннем бронзовом веке) // *Сов. этнография.* 1950. № 2. С. 154–157.
25. Симченко Ю.Б. Ранние этапы этногенеза народов уральской языковой семьи Заполярья и Приполярья Евразии // *Этногенез народов Севера.* М.: Наука, 1980. С. 11–27.
26. Соколова З.П. К проблеме этногенеза обских угров и селькупов/Этногенез народов Севера. М.: Наука, 1980. С. 89–117.
27. Давыдова Г.М. Формирование северных манси как народа уральской семьи // *Этнические связи народов Севера Азии и Америки по данным антропологии.* М.: Наука, 1986. С. 174–197.
28. Torroni A., Sukernik R.I., Schurr T.G. et al. mtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with native Americans // *Am. J. Hum. Genet.* 1993. V. 53. P. 591–608.
29. Schurr T.G., Sukernik R.I., Starikovskaya Y.B., Wallace D.C. Mitochondrial DNA variation in Koryaks and Itel'men: Population replacement in the Okhotsk Sea – Bering Sea region during the Neolithic // *Am. J. Phys. Anthropol.* 1999. V. 108. P. 1–39.
30. Yao Y.-G., Kong Q.-P., Bandelt H.-J. et al. Phylogenetic differentiation of mitochondrial DNA in Han Chinese // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 70. P. 635–651.
31. Алексеев В.П. Происхождение народов Восточной Европы (краниологическое исследование). М.: Наука, 1969. С. 114–161.