

На правах рукописи

ЛИТВИНОВ СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ

**ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ НАРОДОВ
ЗАПАДНОГО КАВКАЗА ПО ДАННЫМ О ПОЛИМОРФИЗМЕ
Y-ХРОМОСОМЫ, МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК И ALU-
ИНСЕРЦИЙ**

03.02.07 – генетика

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

УФА – 2010

**Работа выполнена в Учреждении Российской Академии наук
Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН**

- Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор
Хуснутдинова Эльза Камилевна
- Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор
Спицын Виктор Алексеевич
ГУ Медико-генетический Научный Центр
РАМН
- доктор медицинских наук, профессор
Викторова Татьяна Викторовна
ГОУ ВПО Башкирский Государственный
Медицинский Университет
- Ведущая организация:** Учреждение Российской Академии наук
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова
РАН

Защита состоится ____ сентября 2010 г. в _____ часов на заседании
Объединенного диссертационного совета ДМ 002.133.01 при ИБГ УНЦ РАН по
адресу: г. Уфа, пр. Октября, 71

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Уфимского
научного центра РАН по адресу: 450054, г. Уфа пр. Октября, 71 и на сайте

ibg.anrb.ru/dissov.html.

[e-mail: molgen@anrb.ru](mailto:molgen@anrb.ru)

Автореферат разослан ____ августа 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Бикбулатова С.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Географические особенности Кавказа, а также его связующее положение между Европой и Передней Азией, всегда привлекали внимание исследователей. Уникальная в историко-культурном отношении территория Восточного Причерноморья представляет особенный интерес. С давних времен в данном регионе протекали исторические процессы, связанные с взаимодействием и взаимовлиянием нескольких крупных историко-этнографических провинций – северокавказской, закавказской, среднеазиатской, восточноевропейской [Анчабадзе, Аргун, 2007].

Западное Закавказье, в силу благоприятных экологических условий, было заселено древним человеком еще в ашельско-мустьерскую эпоху [Анчабадзе, Аргун, 2007]. Прослеживаемое единство в сложившейся на основе мустьерских культур позднепалеолитической культуре данного региона свидетельствует об определенной этнокультурной и языковой общности древнейшего населения Западного Закавказья. Распад сложившейся в регионе языковой общности и процессы этнокультурного обособления региональных массивов местного аборигенного населения приходится на эпоху неолита [Анчабадзе, Аргун, 2007]. В энеолите (медном веке) все Восточное Причерноморье было заселено праабхазо-адыгскими племенами. С другой стороны, южные влияния со стороны Малой Азии на этнолингвистическую общность древнейшего населения Восточного Причерноморья были, в силу соответствующих эколого-географических условий, в какой-то степени традиционными [Анчабадзе, Аргун, 2007]. В частности, установлено языковое родство древнейшего праабхазо-адыгского субстрата, распространенного по всему Западному Закавказью, с хаттским, носители которого в III – начале II тыс до н.э. обитали в Анатолии. Некоторые исследователи склонны считать язык хаттов праязыком абхазо-адыгов [Хотко, 2001]. Тем не менее, степень влияния ближневосточного компонента на генетический пул Западного Кавказа остается не до конца проясненной.

На сегодняшний день существует достаточно большое количество работ, связанных с изучением генетической структуры популяций Кавказа [Nasidze, Stoneking, 2001; Bulayeva et al., 2003, 2005, 2006; Nasidze et al., 2003, 2004; Булаева, 2004; Yunusbayev et al., 2006; Roostalu et al., 2007; Почешхова, 2007, 2008]. В данных работах затрагивались аспекты генетического изучения Кавказа на основе различных систем маркеров. С другой стороны, проблематика этих работ недостаточно четко освещала вопросы заселения восточного Причерноморья анатомически современным человеком, поскольку они касались либо проблемы

генетического разнообразия преимущественно в Дагестане [Bulayeva et al., 2003, 2006; Yunusbayev et al., 2006], либо, рассматривая весь Кавказ в целом, не затрагивали изучение многих популяций Западного Кавказа, играющих важную роль в становлении современного генетического ландшафта данного региона, что влекло за собой неполноту картины [Nasidze et al., 2003, 2004]. Кроме того, недостатком некоторых из процитированных работ можно считать отсутствие достаточной степени филогеографического разрешения генетических маркеров. Наиболее подробно Западный Кавказ был рассмотрен в работах Почешховой с соавт., где были подробно изучены популяции девяти этнических групп Западного Кавказа на основе аутомных ди- и мультиаллельных классических маркеров, а также данных по митохондриальной ДНК [Почешхова, 2008]. Однако нам представляется более удачным комплексный анализ как митохондриальной ДНК (мтДНК), так и Y-хромосомы, так как это позволит более четко проследить историю формирования генетического пула народов Западного Кавказа и по женской и по мужской линии. Для выявления картины, наиболее полно отражающей генетическую характеристику популяций Западного Кавказа, помимо однородительских, также представляется целесообразным использование аутомных маркеров с известным предковым состоянием – Alu-инсерций [Batzer, Deininger, 2002].

Цель работы: изучение генетической структуры и филогенетических взаимоотношений популяций Западного Кавказа по данным полиморфизма мтДНК, Y-хромосомы, а также аутомных Alu инсерционных локусов.

Задачи исследования.

1. Охарактеризовать генофонд 10-ти популяций Западного Кавказа на основе частот аллелей 13-ти Alu инсерционных локусов.
2. Оценить степень генетической дифференциации исследованных популяций по частотам аллелей 13-ти Alu инсерций.
3. Провести в популяциях Западного Кавказа филогеографический анализ гаплогрупп Y-хромосомы.
4. Провести в изученных популяциях филогеографический анализ гаплогрупп мтДНК.
5. Провести анализ генетических взаимоотношений популяций Западного Кавказа с популяциями Европы, а также Передней Азии по данным о полиморфизме Y-хромосомы, мтДНК и Alu-инсерций.

Научная новизна. Впервые популяции Западного Кавказа (абхазы, адыгейцы, черкесы, абазинь, карачаевцы, мегрелы, кубанские ногайцы, армяне,

северные и южные осетины) были охарактеризованы на основе анализа 13 Alu инсерций, а также филогеографического анализа Y-хромосомы и мтДНК, что позволило определить ведущую роль Ближнего Востока в становлении автохтонного субстрата популяций Западного Кавказа как по женской, так и по мужской линии, а также выявить мажорные гаплогруппы Y-хромосомы, обуславливающие общую для всех популяций картину распределения мужских линий в регионе. Выявлено, что автохтонный генетический субстрат в популяциях изученного региона является преимущественно западноевразийским, в то время, как восточно-евразийский в большей степени представлен у кубанских ногайцев, но не у тюркоязычных карачаевцев.

Научно-практическая значимость. Данные, полученные в настоящем исследовании являются важным дополнением к историческим, археологическим, антропологическим и этнографическим исследованиям народов Западного Кавказа и могут быть использованы как в дальнейших популяционно-генетических исследованиях, так и в учебном процессе при чтении курсов на биологических факультетах. Результаты настоящего исследования также могут быть использованы историками, антропологами, лингвистами и этнографами при изучении происхождения и становления основных этнических групп Западного Кавказа.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на отчетной конференции программы фундаментальных исследований РАН №11 (2008), V Съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Москва, 2009), конференции Европейского общества генетиков человека (Гётеборг, 2010), VI Съезде Российского общества медицинских генетиков (Ростов-на-Дону, 2010).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 8 работ, из них 2 статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, результатов исследования и обсуждения, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 159 страницах машинописного текста, содержит 7 таблиц и 10 рисунков. Список литературы включает 231 источник.

Материалы исследования

Материалом для исследования служили образцы ДНК представителей 10 популяций Западного Кавказа, собранных в период с 2002 по 2004 гг.: абхазов, мегрелов (Абхазия), адыгейцев (Адыгея), черкесов, карачаевцев, абазин, кубанских ногайцев (Карачаево-Черкесия), северных и южных осетин (Северная

Осетия-Алания), армян (Абхазия, Армения). В виду того, что по разным системам маркеров было проанализировано различное число индивидов, размеры выборок указаны в разделе «Результаты и обсуждение» в соответствующих таблицах. Забор крови был произведен у неродственных индивидов с информированного согласия населения о цели популяционно-генетических исследований после медицинского осмотра. Методом анкетирования были получены данные об этнической принадлежности самих обследованных, а также предков до третьего поколения, с выяснением их места рождения. В исследовании были использованы только ДНК индивидов, относящих себя к определенному этносу, и чьи предки принадлежали к данному этносу до третьего поколения включительно.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выделение ДНК проводили методом фенольно-хлороформной экстракции из цельной венозной крови [Mathew C.C., 1984]. Генотипирование 13 Alu-инсерционных локусов (PV92, B65, TPA25, ACE, APOA1, Ya5NBC123, Ya5NBC27, Ya5NBC182, Ya5NBC148, Ya5NBC51, Ya5NBC102, Yb8NBC480, Yb8NBC485) проводили методом полимеразной цепной реакции (ПЦР). Анализ диаллельных маркеров нерекombинирующей области Y-хромосомы проводили по 61 локусу. Для обозначения гаплогрупп Y-хромосомы использовалась номенклатура, предложенная Международным консорциумом по Y хромосоме (YCC, 2002) с последующими исправлениями и дополнениями [Jobling, Tyler-Smith, 2003; Karafet et al., 2008; Underhill et al., 2009]. В тексте обсуждения гаплогруппы Y-хромосомы приведены с обозначением мутации, использованной для определения данной гаплогруппы (через дефис), таблица содержит только названия гаплогрупп по общепринятой номенклатуре. Детекцию аллелей полиморфных локусов проводили с помощью рестрикционного анализа ПЦР продуктов с последующим разделением фрагментов рестрикции в 2% агарозном геле или с помощью секвенирования на автоматическом секвенаторе ABI Prism 310 (Applied Biosystems). Нуклеотидные последовательности ГВС1 (16024—16400 п.н.) и мтДНК секвенировали с помощью DYEnamic™ ET terminator cycle sequencing premix kit (“Amersham Pharmacia Biotech”, Швеция) с последующим анализом на автоматическом секвенаторе MegaBase1000. Принадлежность к определенным гаплогруппам устанавливали, сравнивая анализируемую нуклеотидную последовательность ГВС1 с кембриджской референтной последовательностью [Andrews et al., 1999] и классифицировали согласно современной номенклатуре западно- и восточно-евразийских гаплогрупп мтДНК

[van Oven, Kayser, 2010]. Принадлежность линий к определенным гаплогруппам подтверждали с помощью ПДРФ анализа 49 участков кодирующей области мтДНК.

Статистическая обработка полученных результатов

Статистический анализ полученных данных по Alu инсерциям проводили с использованием GenPop (version 4.0, 2010) [Rousset, Raymond, 1995]. Тестирование на соответствие распределения частот генотипов закону Харди-Вайнберга проводили по модифицированному методу цепи Маркова [Nei, 1975]. Оценку степени генетической дифференциации проводили с помощью показателя Gst по формуле М. Nei [Nei M., 1983]. Частоты гаплогрупп и линий мтДНК и Y-хромосомы определяли методом прямого расчета. Факторный анализ проводили с применением метода главных компонент, для чего использовали программу PopSTR, любезно предоставленную Г. Харпендингом (США). Для расчета использовали данные о распределении частот гаплогрупп мтДНК, Y хромосомы Alu инсерций в популяциях Западного Кавказа и соседних регионов на основе литературных данных. Филогенетические взаимоотношения между нуклеотидными последовательностями мтДНК реконструировали с помощью метода медианных сетей [Bandelt et al., 1999], реализованного в пакете программ Network 4.516 (<http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>). При расчетах учитывались только транзиции в диапазоне 16090-16365 мтДНК [Forster et al., 1996; Saillard et al., 2000]. Показатели генетического разнообразия (h) [Nei, 1987] и анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) [Excoffier et al., 1992] рассчитывали в пакете программ ARLEQUIN, Ver 3.5 [Excoffier, 2010; Schneider et al., 2000]. Значимость Fst оценивали числом пермутаций 10000. Коэффициент корреляции между матрицами межпопуляционных показателей Fst был рассчитан с использованием теста Мантеля, проведенного с помощью программы GenAlEx 6.3 [Peakall, Smouse, 2006] (число пермутаций составило 9999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полиморфизма Alu инсерций в популяциях Западного Кавказа

Нами было изучено 13 локусов Alu инсерций в популяциях Западного Кавказа (ACE, ApoA1, B65, PV92, TPA25, Ya5NBC27, Ya5NBC51, Ya5NBC102, Ya5NBC123, Ya5NBC148, Ya5NBC182, Yb8NBC480, Yb8NBC485). Все локусы во всех изученных популяциях, за исключением ApoA1 у армян, оказались полиморфными. Локус ApoA1 у армян оказался фиксированным по наличию инсерции, а у южных осетин близким к фиксации. С другой стороны,

рассматривая данный локус, следует учитывать, что как в популяциях Западного Кавказа, так и в Европе, Волго-Уральском регионе и Центральной Азии частота данного локуса достаточно высокая [Бермишева, 2002; Watkins et al., 2003; Лобов, 2009], в виду чего следует предполагать, что с увеличением выборки у армян делеции по AroA1 могут быть также обнаружены, а у южных осетин их частота будет более высокой. Несмотря на то, что простое сравнение частот по Alu-инсерциям не является достаточно эффективной оценкой для определения родства тех или иных популяций, можно отметить низкие по сравнению с популяциями Центральной и Юго-Восточной Азией частоты гаплогрупп PV92, Ya5NBC148 и Yb8NBC480, встречаемость которых повышается в восточном направлении [Watkins et al., 2003].

Из 130 тестов на соответствие равновесию Харди-Вайнберга было показано значимое отклонение ($p < 0,05$) в 8 случаях. Необходимо сразу отметить, что в виду отсутствия какой-либо зависимости, касающейся привязанности к определенной популяции или локусу, данные отклонения, вероятно, вызваны стохастическими процессами, что подтверждается, в частности, тем, что они были связаны как с недостатком, так и с избытком гетерозигот. Что касается отсутствия данного показателя по AroA1 у армян и южных осетин, это связано с фиксацией этого локуса по инсерции и отсутствием гетерозигот.

Показатель Gst в популяциях Западного Кавказа составляет 2%, то есть данный показатель ниже такового в популяциях Европы (3,2%) и Волго-Уральского региона (2,9%) по тому же набору локусов [Бермишева, 2002; Watkins et al., 2003; Лобов, 2009]. Тем не менее, по сравнению с прочими рассмотренными регионами данные показатели достаточно близки по значению, что особенно выражено по сравнению с популяциями Африки и Юго-Восточной Азии. Что касается попарного сравнения популяций, достоверные различия были обнаружены в подавляющем большинстве сравнений.

С помощью метода главных компонент было проведено сравнение популяций Западного Кавказа с популяциями других регионов мира. При этом ограниченность в мировой литературе данных по всем 13 локусам изученных нами Alu инсерций не позволяет использовать данные по соседним популяциям, в частности, по популяциям Передней Азии в виду того, что в этом случае придется снизить число инсерций до 5, что существенно снизит их разрешающую способность. Анализ по всем 13 инсерциям ранее в литературе был приведен по популяциям Европы и Волго-Уральского региона, а также Юго-Восточной Азии, что является наибольшим географическим размахом в отношении данных локусов.

Однако картина, полученная в результате анализа методом главных компонент, в результате резких различий с популяциями Юго-Восточной Азии, сглаживает различия между популяциями Европы, Волго-Уральского региона и Западного Кавказа. В связи с этим нами был проведен анализ с использованием меньшего числа локусов, однако вместо Юго-Восточной Азии в качестве восточно-евразийского компонента были взяты популяции Центральной Азии (рис.1).



Рис.1. Положение 21-й популяций мира в пространстве двух главных компонент (PC) по данным частот 11 Alu-инсерций. Черными треугольниками обозначены популяции Западного Кавказа, черными ромбами – Центральной Азии, белыми ромбами – Европы.

На данном рисунке различия между популяциями Европы и Волго-Уральского региона становятся очевидны, однако выявление дальнейших различий, в частности, между популяциями Западного Кавказа, затруднено. Так, несмотря на то, что кубанские ногайцы тяготеют к популяциям Центральной Азии, что легко объясняется их происхождением, приблизительно такую же зависимость обнаруживают и южные осетины, что, очевидно, объясняется как малым объемом выборки популяции южных осетин, так и недостаточной дискриминирующей способностью использованных 13 Alu инсерций.

Таким образом, популяции Западного Кавказа по данным 13 Alu инсерций являются генетически гетерогенными. При этом некоторые популяции демонстрируют отсутствие статистически достоверных различий при попарном сравнении, и что интересно, генетическая близость была показана для

отдельных абхазо-адыгских народов, а также мегрелов. Кроме того, популяции Западного Кавказа обнаруживают генетическую близость к популяциям Европы.

Анализ полиморфизма Y-хромосомы в популяциях Западного Кавказа

В результате анализа 61 диаллельного маркера Y-хромосомы было выявлено 33 гаплогруппы (табл. 1). Из них подавляющее большинство (95,9%) представлено западноевразийским компонентом, в то время как на долю восточно-евразийского приходится всего 4,1%. При этом основное разнообразие восточно-евразийского компонента обусловлено присутствием в выборке Западного Кавказа пришлых центральноазиатских по происхождению ногайцев. Интересно, что у тюркоязычных карачаевцев данный компонент практически не встречается. С другой стороны, 76,8% всех гаплогрупп приходится на клейды G2-P287, J2-M172 и R1a1a-M17, а на остальные клейды (как восточно-, так и западноевразийские), в свою очередь, приходится 23,2%.

Таким образом, большая часть всего генетического разнообразия Западного Кавказа приходится на три крупных ветви, формирующие специфический для данного региона генетический ландшафт, выделяющий его не только среди прочих популяций мира, но также и от восточной части Кавказа [Юнусбаев, 2006, наши неопубликованные данные]. Представляет интерес тот факт, что при разделении Западного Кавказа на южный и северо-западный субрегионы (выделяя при этом абхазов в южный) соотношение мажорных и минорных гаплогрупп практически не изменяется. Так, в южной части региона на долю гаплогрупп G2-P287, J2-M172 и R1a1a-M17 приходится 79,3%, а в северо-западной – 75,8%. Опираясь на данный паттерн, можно предположить, что он отражает характеристику единого Западно-Кавказского массива, сформировавшегося, по-видимому, вследствие миграций вдоль побережья восточного Причерноморья. В то же самое время, для понимания возможного направления данных миграций, а также для выявления иных возможных причин становления данной картины необходим анализ распределения отдельных ветвей и субклеидов внутри обнаруженных в регионе гаплогрупп, как мажорных, так и минорных.

Филогеография мажорных гаплогрупп Y-хромосомы

Гаплогруппа G-M201 делится на две крупных ветви с отличительной географией: G2-P287 и G1-M285, определяемую мутациями M285 и M342 [Karafet et al., 2008].

Таблица 1

Частоты гаплогрупп Y-хромосомы в популяциях Кавказа

Гаплогруппы	Абхазы	Армяне	Мегрелы	Осетины юж.	Абазины	Адыгейцы	Черкесы	Карачаевцы	Осетины сев.	Куб. ногайцы
N	162	57	65	21	88	154	126	69	132	87
C	0	0	0	0	0	2,0	0,8	0	0	5,8
C3c	0	0	0	4,8	0	0,7	0	0	0	2,3
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2
E	0	0	0	0	2,3	0	0	0	0	0
E1b1b1a	0,6	3,5	1,5	9,5	2,3	0,7	0	0	1,5	0
E1b1b1c	0	5,3	0	0	0	0	0,8	0	0	0
G1	0	10,5	0	0	0	0,7	0	0	0	0
G2a	19,7	10,5	35,4	47,6	10,2	3,9	7,1	23,2	63,6	3,4
G2(xG2a)	27,8	0	15,4	0	30,7	42,9	38,1	8,7	6,0	10,3
I1*	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0
I2*	0,6	5,3	0	0	1,1	1,3	0	0	0	0
I2a	0,6	0	1,5	4,8	2,3	3,3	0	7,3	0	0
I2b	1,9	0	1,5	0	0	0	0,8	1,5	0	0
F*	0	1,8	0	0	0	0	0	0	0	0
J1*	1,2	5,3	0	0	2,3	2,0	0,8	4,4	3,8	19,5
J1e*	1,2	5,3	0	0	3,4	1,3	4,0	2,9		2,3
J2a*	14,8	3,5	13,9	9,5	10,2	11,7	11,1	5,8	8,3	11,5
J2a2*	8,6	12,3	12,3	9,5	1,1	3,3	11,1	5,8	9,9	3,5
J2a2a	2,5	3,5	3,1	0	0	0	2,4	0	0	0
J2b	0,6	5,3	0	0	0	2,0	0	0	0	1,2
K*	0	0	0	4,8	0	0	1,6	0	0	0
T	0,6	3,5	0	0	0	0	0	2,9	0	1,2
L1	0	0	0	0	0	0,7	0	0	0	0
L2	4,9	1,8	0	0	2,3	2,0	0	0	0,8	0
N*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2
N2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2
N3	0	1,8	0	0	0	0,7	2,4	0	0	2,3
O	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,5
Q	0,6	1,8	0	0	3,4	0	0,8	0	0,8	0
R*	0	0	0	4,8	0	0	0	0	0	0
R1a1	9,3	3,5	9,2	4,8	20,5	11,7	12,7	27,5	0,8	11,5
R1a1a7	0,6	0	1,5	0	3,4	2,0	2,4	0	0	1,2
R1b1b1	0	0	1,5	0	0	0,7	0	5,8	0	0
R1b1b2	3,7	14,0	1,5	0	3,4	7,1	1,6	4,4	4,6	17,2
R2	0	1,8	1,5	0	1,1	0	0,8	0	0	0

В популяциях Западного Кавказа гаплогруппа G1-M285, встречаясь лишь в единичных случаях в популяциях адыгейцев и кабардинцев [Боготова, 2009] и больше нигде не зафиксированная, достигает 10,5% у армян (6 индивидов из 57). Учитывая то, что изученная нами популяция достаточно ограничена в численном отношении, необходимо весьма осторожно интерпретировать столь высокую частоту, принимая во внимание, в частности, возможный эффект основателя. Что касается гаплогруппы G2-P287, на Западном Кавказе она оказалась представлена гаплогруппами G2a-P15, а также G2*-P287(xG2a) (табл. 1).

При сравнении распространения данных субклейдов следует обратить внимание на то, что, несмотря на общее широкое распространение гаплогрупп G2a-P15 и G2*-P287(xG2a), абхазо-адыги характеризуются высокой встречаемостью G2*-P287(xG2a), а прочие народы Западного Кавказа, - G2a-P15. Хотя здесь же важно отметить, что G2*-P287(xG2a) с частотой 10,3% встречается у кубанских ногайцев, но, учитывая их центральноазиатское происхождение, наиболее вероятно более позднее включение данной гаплогруппы в генетический пул ногайцев, в виду тесных контактов с автохтонным населением Кавказа. Однако не зная филогенетического статуса гаплогруппы G2*-P287(xG2a), сделать какой-либо вывод относительно ее происхождения нельзя. Весьма вероятно, учитывая результаты Cinnioglu et al., что именно G2a-P15 отражает распространение хаттской культуры на Западный Кавказ, тем более, что данная гаплогруппа редко встречается в Дагестане, достигая лишь у андийцев и лезгин 6,1 и 9,7% соответственно, в то время как в остальных популяциях Дагестана частота G2a-P15 не превышает 5%, либо отсутствует вовсе [Юнусбаев, 2006; Кутуев с соавт., 2010]. С другой стороны, в мире существует не так много популяций, в которых было отмечено наличие гаплогруппы G2*-P287(xG2a), что может свидетельствовать о том, что существует некий клейд внутри G2-P287, специфический только для Западного Кавказа и, возможно, сформировавшийся на основе абхазо-адыгского субстрата.

Частота гаплогруппы J-12f2 на Западном Кавказе достигает довольно высоких значений, хотя и не столь значительных, как в Дагестане [Юнусбаев, 2006; Кутуев с соавт., 2010]. Однако главное отличие в отношении распространения данной гаплогруппы на Кавказе заключается в различном распределении субклейдов J-12f2: J1-M267 и J2-M172, распространение которых принято связывать с неолитической революцией [Di Giacomo, 2004; Semino, 2004]. Если в Дагестане J1-M267 составляет основную долю Y-хромосомного пула популяций Дагестана и достигает в разных популяциях от 21 до 91% [Юнусбаев,

2006; Кутуев с соавт., 2010], то на Западном Кавказе она встречается со значимой частотой лишь у кубанских ногайцев (21,8%), в то время как в прочих популяциях она варьирует от 2,5% до 10,5% (табл. 1). Уместно также вспомнить, что у кабардинцев частота J1-M269 достигала 9,2% [Боготова, 2009; Кутуев с соавт., 2010]. В то же самое время, J2-M172 на Западном Кавказе представлена во всех популяциях, причем с довольно высокими средними значениями. Однако в Дагестане ветвь J2-M172 составляет всего 9% линий всей выборки популяций [Юнусбаев, 2006; Кутуев с соавт., 2010].

Гаплогруппа R на Западном Кавказе оказалась представлена преимущественно двумя клейдами: R1a1-SRY_{10831.2} и R1b-M343. Гаплогруппа R2-M124 встречается в единичных случаях у мегрелов, кабардинцев и черкесов, причем, исходя из ее низкой встречаемости в соседних регионах и в Дагестане, можно согласиться с выводом, что данные регионы представляют собой периферию ее распространения [Cinnioglu et al., 2004; Юнусбаев, 2006; Кутуев с соавт., 2010]. Гаплогруппа R1a1-SRY_{10831.2} распространена на всем Западном Кавказе, причем, в северо-западной части данного региона она демонстрирует гораздо большую встречаемость, чем в южной, кроме этого все ветви данной гаплогруппы относятся к R1a1a-M17 (табл. 1). Ранее было показано, что весьма высоких значений она достигает также у балкарцев (26,5%), а у кабардинцев встречаемость R1a1a-M17 сопоставима с таковой у других адыгов (14,2%) [Боготова, 2009; Кутуев с соавт., 2010]. Также нами был проведен анализ мутации M458 в популяциях Западного Кавказа. Только у незначительной доли индивидов была обнаружена определяемая данной мутацией, характерная для Восточной Европы гаплогруппа R1a1a7-M458 (табл.1). Уместно заметить, что у балкарцев R1a1a7-M458 составляет 2,2%, а у кабардинцев также встречается лишь в единичном случае [Боготова, 2009; Кутуев с соавт., 2010]. Остальная доля гаплогруппы R1a1a-M17 приходится на ветвь R1a1a*-M17(xR1a1a7). Что касается гаплогруппы R1b-M343, она оказалась представлена на Западном Кавказе преимущественно клейдом R1b1b2-M269. Кроме того, с низкой степенью встречаемости была обнаружена гаплогруппа R1b1b1-M73 (табл.1). Присутствие R1b1b2-M269 на Западном Кавказе может быть обусловлено как переднеазиатским происхождением, что весьма вероятно в виду обнаружения данной гаплогруппы до 14,5% в Анатолии [Cinnioglu et al., 2004] и до 8 и 11% в Иране и Ираке соответственно [Regueiro et al., 2006; Abu-Amero et al., 2007], так и влиянием северных соседей (каковое нашло отражение, в частности, в присутствии в

западнокавказских популяциях гаплогруппы I-M170). Вероятен также вариант двустороннего проникновения R1b1b2-M269 на Кавказ.

Прочие гаплогруппы встречаются реже. Вполне ожидаемо зафиксированное на Западном Кавказе наличие с невысокими частотами распространенной в Восточной Европе и на Балканах гаплогруппы I2a-P37 (бывшей I2b) [Rootsi et al., 2004; Balanovsky et al., 2008], в то время как распространенные преимущественно в Северной Европе I1*-M253, I2b-M223 в изученном регионе встречаются реже (табл. 1). Из всего разнообразия линий африканской, по сути, гаплогруппы E-SRY4064 в популяциях Западного Кавказа была обнаружена только гаплогруппа E1b1b1-M35 (бывшая E3b) и два ее субклейда: E1b1b1a-M78 (E3b1) и E1b1b1c-M123 (E3b3) (табл.1). Источником этих двух гаплогрупп на Западном Кавказе, вероятно, была Анатолия, где вся гаплогруппа E3b1b1-M35 встречается с частотой (10,7%) и представлена почти исключительно (кроме одного индивида из центральной Турции) клейдами E1b1b1a-M78 и E1b1b1c-M123 [Cinnioglu et al., 2004].

Из трех субклейдов гаплогруппы L-M20 (L1-M76, L2-M317, и L3-M357) как L1-M76, так и L3-M357 встречаются лишь в единичных случаях, причем в разных популяциях (адыгейцев и кабардинцев соответственно) [Боготова, 2009; Кутуев с соавт., 2010]. Однако с небольшой степенью встречаемости в некоторых популяциях изученного региона была обнаружена гаплогруппа L2-M317 (табл. 1). Ранее было показано, что наличие данной гаплогруппы указывает на связь с Анатолией [Cinnioglu et al., 2004]. Можно предположить, что прочие анатолийские хромосомы L-M11(xM27), несущие схожие STR гаплотипы с таковыми у армян могут нести мутацию M317, зафиксированную в изученных нами популяциях.

Восточно-евразийский компонент на Западном Кавказе оказался представлен гаплогруппами C-M130, D-M174, N-M231, O-M175, Q-M242, а также R1b1b1-M73 (табл.1). Вполне ожидаемо, что эти линии были найдены преимущественно у имеющих центральноазиатское происхождение ногайцев. Более того, только у ногайцев были обнаружены гаплогруппы D-M174, N*-M231, N1b-P43, O-M175 (табл. 1). Прочие гаплогруппы встречаются на Западном Кавказе спорадически и имеют, очевидно, центральноазиатское происхождение. Стоит отметить, что гаплогруппа R1b1b1-M73, ранее зафиксированная с высокой частотой в некоторых популяциях башкир, на Западном Кавказе была выявлена только у карачаевцев (5,8%) и в единичных случаях у мегрелов и кабардинцев. Интересным представляется тот факт, что в целом на Кавказе ее частота достаточно высока в популяциях караногайцев (15,6%), балкарцев (10,4%), то есть

в тюркоязычных популяциях. При этом, у кумыков и кубанских ногайцев данная гаплогруппа найдена не была [наши неопубликованные данные].

Генетические взаимоотношения популяций Западного Кавказа с популяциями Европы и Передней Азии по данным Y-хромосомы

На основе данных о полиморфизме Y-хромосомы в популяциях Западного Кавказа нами был проведен анализ главных компонент, который учитывал также литературные данные по популяциям Ближнего Востока, Европы и Центральной Азии (рис. 2) (данные по другим популяциям Кавказа включали результаты Боготовой (2009), Кутуева с соавт., 2010, а также наши неопубликованные данные). На графике достаточно четко выделяются популяции Кавказа, среди которых популяции Западного Кавказа образуют кластер, выделяющий популяции с высоким содержанием гаплогруппы G-M201, что особенно характерно для северных осетин, и, в меньшей степени, гаплогруппы J2-M172. Кабардинцы и балкарцы, не будучи объектами настоящего исследования, также относятся к популяциям Западного Кавказа, а кабардинцы также, наряду с адыгейцами и черкесами, являются адыгами. Кроме того, карачаевцы группируются с этнографически и лингвистически родственными балкарцами. Что касается армян и кубанских ногайцев, паттерн распределения гаплогрупп в данных популяциях выделяет их среди прочих народов Западного Кавказа. Данные популяции обладают достаточно высокой частотой гаплогруппы J1-M267, характерной для популяций Дагестана, группирующихся благодаря наличию данной гаплогруппы, с популяциями Ближнего Востока, где J1-M267 также встречается с достаточно высокой частотой. Еще раз стоит отметить, что популяция кубанских ногайцев, несмотря на центральноазиатское происхождение, несет достаточно выраженный компонент, характерный для автохтонного населения Кавказа, обусловленный длительным совместным сосуществованием данных народов. Гаплогруппа R1a1-SRY_{10831.2} стягивает популяции Восточной Европы и Центральной Азии в единый кластер в виду того, что широкое географическое распространение данной гаплогруппы, а также низкий уровень филогенетического разрешения не позволяют дискриминировать эти популяции.

Таким образом, несмотря на то, что популяции Западного Кавказа генетически достаточно близки к популяциям Передней Азии, в результате популяционных процессов, протекавших на территории данного региона, они приобрели специфические особенности, характерные только для популяций Западного Кавказа, что нашло отражение в специфическом распределении гаплогрупп в данном регионе.

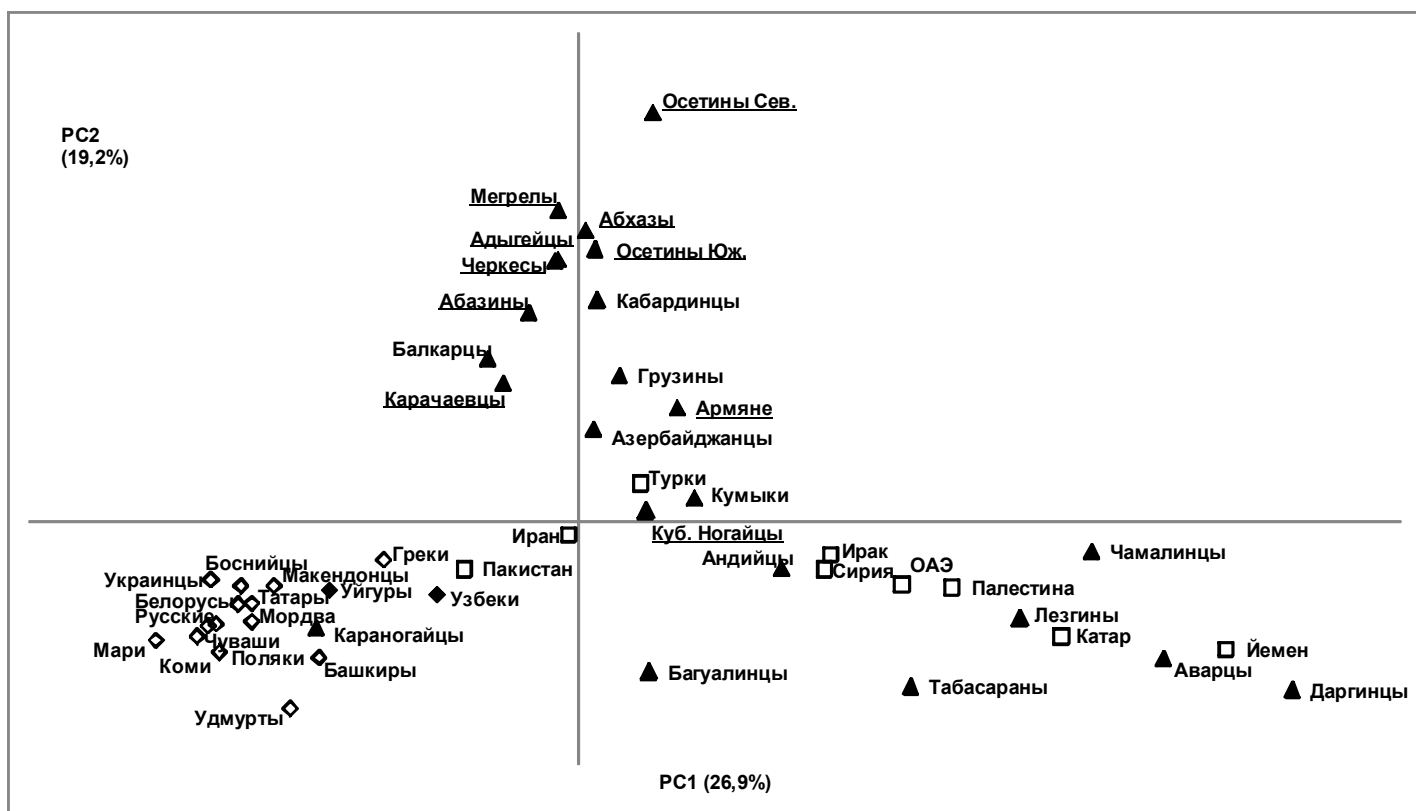


Рис. 2. Расположение популяций Западного Кавказа, а также популяций соседних регионов в пространстве двух главных компонент. Черными треугольниками обозначены популяции Кавказа (изученные популяции Западного Кавказа подчеркнуты); белыми квадратами – Ближнего Востока; белыми ромбами – Европы; черными ромбами – Центральной Азии.

Анализ полиморфизма мтДНК в популяциях Западного Кавказа

На Западном Кавказе с помощью анализа маркеров кодирующего региона, а также мутаций в ГВС1 контрольного региона мтДНК было выявлено 40 гаплогрупп мтДНК (табл. 2). Из них подавляющее большинство (89,9%) представлено западноевразийскими гаплогруппами (HV, H, V, J, T, U, R1, N1a, N1b, N1c, W, X). Восточно-евразийский компонент представлен 10 клейдами A, B, C, D, F, G, Y, Z, M* и N9a и составляет 10,1% всех гаплогрупп Западного Кавказа, при этом наибольшее разнообразие демонстрирует популяция кубанских ногайцев. Любопытно также отметить, что в изученных популяциях с невысокой частотой (в среднем, 1,5% по всему региону) была обнаружена североафриканская гаплогруппа M1, привнесенная сюда, очевидно, в результате развившейся параллельно с греческой колонизацией интенсивной работорговли.

Таблица 2

Распределение частот гаплогрупп мтДНК в популяциях Западного Кавказа

Гаплогруппы	Абхазы	Армяне	Мегрелы	Осетины юж.	Абазины	Адыги	Черкесы	Карачаевцы	Осетины сев.	Куб. ногайцы
N	137	37	77	24	105	155	123	106	138	131
A	0,7	0	0	0	0	0	0,8	0	0	4,6
B	0	0	0	0	0	0,7	0	0	0	0,8
C	5,8	0	0	0	4,8	1,3	5,7	0	1,5	1,5
D	2,9	0	2,6	4,2	4,8	0,7	4,1	0,9	8,0	3,8
F	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0	1,5
G	0	0	0	0	1,0	0	0,8	4,7	0,7	4,6
H	23,4	35,1	14,3	8,3	27,6	36,8	18,7	25,5	18,1	21,4
HV*	1,5	8,1	0	4,2	0	1,3	3,3	0,9	1,5	3,1
HV0	0	0	0	0	1,0	0,7	0	0	4,4	0
HV1	1,5	0	1,3	4,2	0	1,9	0	0	2,9	0,8
HV2	0	2,7	0	0	0	0	0,8	0	0	1,5
I	2,2	2,7	7,8	4,2	2,9	3,2	0	3,8	0	3,8
J1	1,5	5,4	5,2	4,2	3,8	1,3	10,6	5,7	9,4	4,6
J2	0	0	0	0	0	0	0	0	2,9	0
K	3,7	2,7	3,9	16,7	4,8	8,4	7,3	3,8	8,7	3,8
L1a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8
M*	0,7	0	0	0	0	0	0,8	0	0	1,5
M1	0,7	0	0	4,2	2,9	0,7	3,3	0,9	2,9	0,8
N1b	0	0	1,3	0	0	0	0	0	1,5	0,8
N1c	0	2,7	0	0	0	0,7	0	0	0	0
N9a	0	0	0	0	0	0	1,6	0	0,7	0
R*	5,8	0	3,9	0	1,9	5,2	3,3	2,8	0,7	0
R0a	0	5,4	0	0	0	0	0	0	0	0
T*	0,7	8,1	10,4	4,2	2,9	6,5	5,7	3,8	3,6	6,9
T1a	3,7	5,4	1,3	4,2	1,0	1,9	4,1		2,2	2,3
T1b	0	2,7	1,3	4,2	0	0,7	0	5,7	0	0
U*	0	2,7	0	4,2	0	0	0	0	0	0
U1a	5,8	2,7	3,9	0	1,0	0,7	1,6	5,7	5,1	1,5
U1b	0,7	0	0	0	0	0,7	1,6	10,4	0	2,3
U2d	1,5	0	2,6	0	0	0	0	0	0	0
U2e	2,2	0	1,3	8,3	5,7	2,6	4,9	5,7	2,2	2,3
U3	7,3	10,8	1,3	0	11,4	4,5	6,5	9,4	4,4	6,9
U4	5,1	0	14,3	4,2	1,0	1,9	0,8	1,9	0,7	3,1
U5	7,3	0	3,9	4,2	10,5	9,7	2,4	5,7	7,3	4,6
U7	0	0	1,3	8,3	0	0,7	0	0	0	0
U8b	0	0	1,3	0	0	0	4,9	0	0	0
W	5,1	0	3,9	4,2	3,8	4,5	3,3	0,9	2,9	6,1
X	9,5	2,7	13,0	4,2	5,7	3,2	1,6	1,9	6,5	2,3
Y	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0
Z	0	0	0	0	1,9	0	1,6	0	0,7	2,3

К наиболее часто встречающимся на Западном Кавказе гаплогруппам относятся, в первую очередь, гаплогруппы H и U, составляющие, в среднем по региону, 23,9 и 25,5% соответственно, то есть в сумме они составляют почти половину всего митохондриального пула Западного Кавказа.

В целом, очевидно, что данные по мтДНК свидетельствуют о преимущественно переднеазиатском происхождении митохондриального пула Западного Кавказа, выраженном в распространении гаплогрупп HV, U1, U2, U3, U7, J, T, X, W, а также большинства субклейдов гаплогруппы H. При этом распространение отдельных гаплогрупп (HV*, HV1, U3, U7, T1, J1) является следствием доледниковых миграций, что говорит о наличии верхнепалеолитического компонента в популяциях данного региона. Более того, в изученном регионе были обнаружены субклейды гаплогруппы H, представляющие автохтонный компонент в популяциях Западного Кавказа (H20 и H21) [Roostalu et al., 2007]. Что касается восточно-евразийского компонента (гаплогрупп M*, C, D, G, Z, A, B, Y, N9a), наибольшие частоты и разнообразие были показаны для популяции имеющих центральноазиатское происхождение ногайцев, в то время как тюркоязычные карачаевцы продемонстрировали их меньшее содержание даже по сравнению с некоторыми кавказоязычными популяциями Западного Кавказа. Распределение гаплогрупп мтДНК в популяциях Западного Кавказа в достаточно большой степени зависит от распределения широко распространенной в Западной Евразии гаплогруппы H. Учитывая, что данная гаплогруппа широко представлена как на Западном Кавказе, так и на Ближнем Востоке и Европе, наблюдаемая на рис. 3 дифференциация обусловлена за счет паттернов распределения прочих гаплогрупп. К сожалению, отсутствие данных по отдельным субклейдам H во всех рассматриваемых популяциях соседних регионов не позволяет увеличить разрешение данной гаплогруппы при анализе методом главных компонент. С другой стороны, даже на данном уровне филогенетического разрешения можно наблюдать разделение популяций Европы с одной стороны и популяций Ближнего Востока и Кавказа - с другой. Кроме того, в отдельный кластер выделяются популяции Центральной Азии, к которым примыкают башкиры Волго-Уральского региона. Несмотря на то, что объединение популяций Западного Кавказа с популяциями Ближнего Востока достаточно условно в виду того, что в данном случае не были учтены различные субклейды отдельных гаплогрупп (помимо H), однако в отдаленной перспективе данная картина безусловно указывает на общее происхождение генетического пула данных регионов, выраженная, очевидно, в наличии гаплогрупп J, T, HV1, X, W, U7, U3.

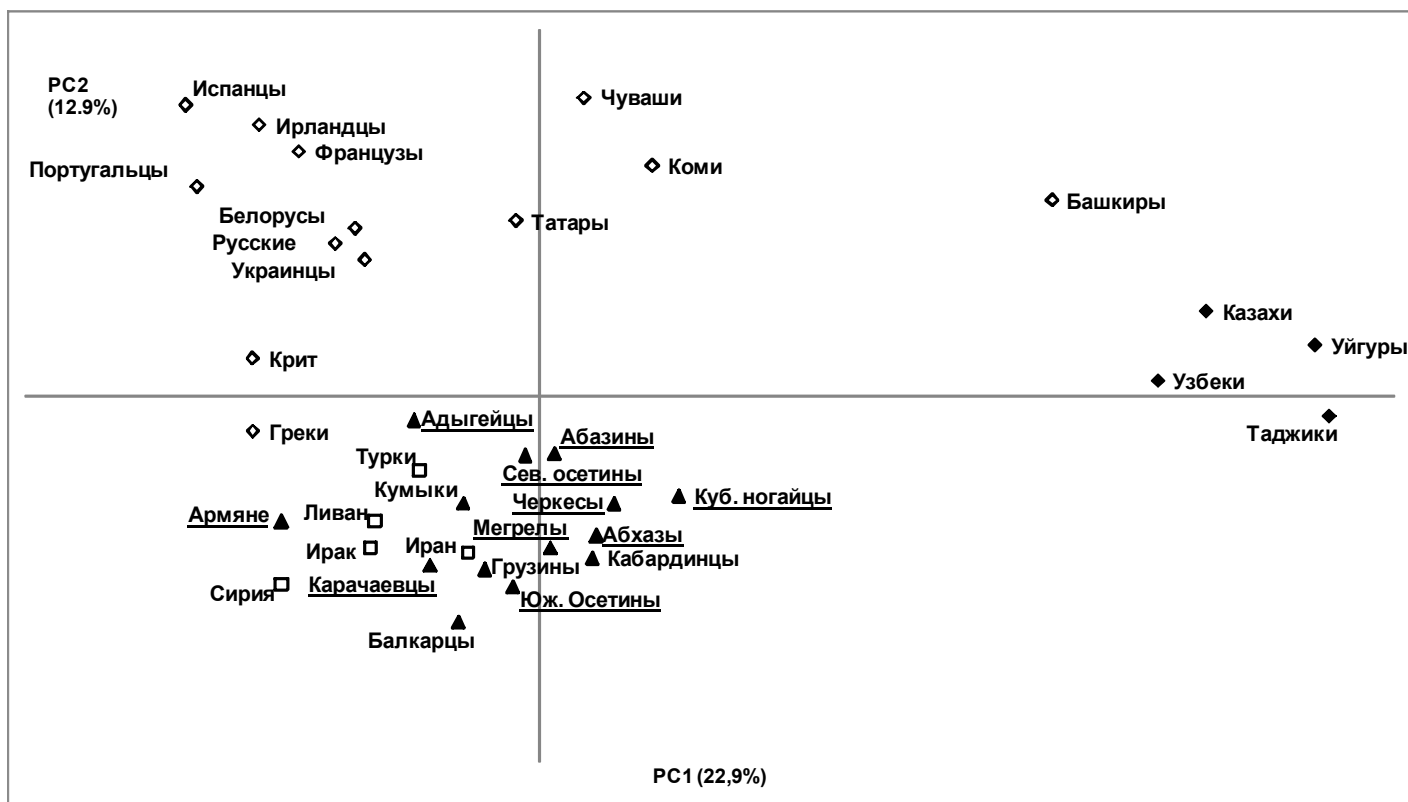


Рис. 3. Расположение популяций Западного Кавказа, а также популяций соседних регионов в пространстве двух главных компонент. Черными треугольниками обозначены популяции Кавказа (изученные популяции Западного Кавказа подчеркнуты); белыми квадратами – Ближнего Востока; белыми ромбами – Европы; черными ромбами – Центральной Азии.

Генетическая характеристика популяций Западного Кавказа по трем системам маркеров: *Alu* инсерции, мтДНК и Y-хромосоме.

По результатам анализа как мтДНК, так и Y-хромосомы очевидно, что влияние Ближнего Востока нашло отражение не только в становлении генетического пула автохтонного населения Западного Кавказа, но и в традиционных взаимодействиях населения данных регионов. В частности, об этом свидетельствует наличие различных субклейдов гаплогруппы J2-M172 Y-хромосомы (20,1%), проникших на Западный Кавказ, очевидно, из Анатолии. Кроме того, об анатолийском влиянии может свидетельствовать наличие распространенных в данном регионе гаплогрупп E1b1b1-M35 и R1b1b2-M269. Взаимоотношения популяций Западного Кавказа с Анатолией по мужской линии демонстрирует также гаплогруппа G-M201, в особенности G2a-P15 (44,1%), которая, судя по времени коалесценции в 9900 ± 2400 лет, имеет неолитическое происхождение на Западном Кавказе. При этом без использования данных по всему Кавказу в целом сложно сказать, какой компонент конкретно на Западном

Кавказе может иметь доледниковое происхождение. Тот факт, что человек в данном регионе присутствовал еще в палеолите свидетельствуют данные по гаплогруппам мтДНК, в частности, HV*, HV1, U3, U7, T1, J1, а также, возможно, U2e и U2d. Впрочем, хотя данные как по Y-хромосоме, так и по мтДНК свидетельствуют об автохтонности генетического пула Западного Кавказа, определение возраста его отдельных компонентов остается задачей для дальнейшего изучения, которая должна включать комплексный анализ как популяций всего Кавказа, так и популяций Ближнего Востока, в особенности, Анатолии.

Более ясная картина складывается при рассмотрении восточноевропейского влияния на популяции Западного Кавказа, а также влияния обратного. Любопытно, что в то время как по Y-хромосоме практически по всем гаплогруппам градиент распространения гаплогрупп очень резко снижается в обоих направлениях, митохондриальные гаплогруппы часто находят отражение в генетическом пуле кавказцев. Так, несмотря на то, что гаплогруппа R1a1*-SRY_{10831.2} достаточно широко распространена в популяциях Западного Кавказа, ее типичный восточноевропейский субклейд R1a1a7-M458, равно как и автохтонная европейская гаплогруппа I-M170, встречаются редко. Восточная Европа, в свою очередь, демонстрирует достаточно низкую частоту гаплогрупп G-M201 и J-12f2 [Balanovsky et al., 2008]. В то же время, на Западном Кавказе были обнаружены различные субклейды U5, а также с невысокой частотой типичные европейские гаплогруппы H1a и H1b, причем, преимущественно в северной части региона – у адыгейцев, абазин, северных осетин, карачаевцев. Кроме того, субклейды U5 были со средней степенью встречаемости зафиксированы у абхазов. Вероятно, к признакам восточноевропейского влияния можно отнести и наличие в популяциях Западного Кавказа гаплогруппы K, хотя данный вопрос остается спорным в виду широкого распространения данного клейда на территории Западной Евразии и практически полное отсутствие в изученном регионе ее сестринских клейдов ветви U8.

Что касается восточно-евразийского компонента, в изученных популяциях он оказался представлен примерно в одинаковой степени по данным как мтДНК, так и Y-хромосомы. При этом тюркоязычные карачаевцы не демонстрируют существенной доли данного компонента, что в особенности касается мтДНК. Более того, некоторые популяции абхазо-адыгов содержат его в большей степени. Данные по Y-хромосоме, в целом, подтверждают эти данные, хотя у карачаевцев в большей степени по сравнению с прочими популяциями Западного Кавказа

присутствует обнаруженная ранее у башкир гаплогруппа R1b1b1-M73, которая также присутствует у балкарцев [Боготова, 2009; Лобов, 2009; Кутуев с соавт., 2010]. Вероятно, учитывая низкую степень наблюдаемого восточно-евразийского влияния на популяцию карачаевцев (и балкарцев) как по женской, так и по мужской линии, тюркоязычность данных народов можно объяснить результатом лингвистического замещения, как это было предложено В.П. Алексеевой [Алексеева, 1971]. Однако данное замещение все же сопровождалось генетическим вкладом, выраженном, очевидно, только по мужской линии в виде гаплогрупп R1b1b1-M73. Не исключено, впрочем, что привнесение данного компонента связано с гаплогруппой R1a1a-M17, ранее обнаруженной также в Центральной Азии.

Для выявления корреляций различных систем маркеров, а также их корреляций с географическими и лингвистическими расстояниями был проведен тест Мантеля. Только в двух случаях наблюдалась корреляция с уровнем значимости, близким к пороговому, а именно, между матрицами генетических расстояний по частотам гаплогрупп Y-хромосомы и географическими расстояниями ($r=0,418$, $p=0,050$), а также по частотам Y-хромосомы и лингвистическими расстояниями ($r=0,406$, $p=0,003$). Это достаточно интересный результат в виду того, что данные по мтДНК и аутосомным Alu инсерциям не обнаруживают значимых корреляций ($p \gg 0,05$). Отсутствие корреляции по географическим расстояниям и по мтДНК, но наличие по Y-хромосоме обусловлено, очевидно, патрилокальностью. С патрилокальностью также можно связать и довольно значимую корреляцию по Y-хромосоме и лингвистическим расстояниям. Что касается Alu инсерций, дискриминирующая способность 13 использованных локусов недостаточна для обнаружения каких-либо корреляций. Впрочем, учитывая отсутствие корреляций по генетическим системам маркеров между собой, независимая дивергенция по всем трем системам на Западном Кавказе достаточно очевидна. Так, еще одной иллюстрацией патрилокальности служит сопоставление величин коэффициентов корреляции G_{st} по мтДНК и по Y-хромосоме. В то время как по мтДНК величина G_{st} составляет 1,3%, по Y-хромосоме она достигает 9%, то есть почти на порядок больше.

Таким образом, исходя из данных, полученных по результатам анализа как ядерного, так и митохондриального геномов, можно видеть, что популяции Западного Кавказа достаточно сильно тяготеют к популяциям Передней Азии по данным как Y-хромосомы, так и мтДНК при незначительном влиянии популяций Восточной Европы и Центральной Азии. Данные, полученные в ходе настоящей

работы, в дальнейшем могут быть использованы в последующих исследованиях, затрагивающих взаимоотношения популяций Кавказа и исторически связанных с ним регионов.

ВЫВОДЫ

1. Данные о распределении частот аллелей 13 аутосомных Alu инсерций свидетельствуют о генетической гетерогенности популяций Западного Кавказа и их близости к популяциям Европы.

2. Установлено, что большинство линий мтДНК (89,9%) и Y-хромосомы (95,9%) в популяциях Западного Кавказа относятся к западноевразийским гаплогруппам и имеют преимущественно переднеазиатское происхождение.

3. Выявлено, что основная доля генетического пула Y-хромосомы в популяциях Западного Кавказа приходится на гаплогруппы G2-P287 (44,1%) и J2-M172 (20,1%), что составляет 64,2% генетического разнообразия гаплогрупп Y-хромосомы.

4. Полученные данные по распределению частот гаплогрупп мтДНК и Y-хромосомы свидетельствуют в пользу гипотезы замены языка у карачаевцев.

5. Установлено, что популяции Западного Кавказа испытали незначительное влияние со стороны европейских популяций, что нашло отражение в невысокой частоте возникших в Европе гаплогрупп мтДНК (U5, а также H1a, H1b) и Y-хромосомы (I-M170, R1a1a7-M458).

6. Выявлена статистически значимая корреляция между генетическими расстояниями по Y-хромосоме и географическими расстояниями ($r=0,418$, $p=0,05$), а также между генетическими расстояниями по Y-хромосоме и лингвистическими расстояниями ($r=0,406$, $p=0,003$).

7. Наиболее высокие показатели генетической дифференциации в популяциях Западного Кавказа были выявлены по данным Y-хромосомы (9%); по данным аутосомных Alu инсерций и мтДНК эти показатели были существенно ниже – 2% и 1,3%, соответственно.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Litvinov S., Kutuev I., Yunusbayev B., Khusainova R., Valiev R., Khusnutdinova E. Alu insertion polymorphisms in populations of the South Caucasus // *Balkan Journal of Medical Genetics*. 2008, v. 11. P. 25-30.
2. Литвинов С.С., Кутуев И.А., Хусаинова Р.И., Валиев Р.Р., Виллемс Р., Хуснутдинова Э.К. Генетическая структура трех популяций Абхазии (абхазов, мегрелов и армян) по данным Alu инсерций и мтДНК // *Медицинская генетика*. 2009, №11. С. 23-28.
3. Кутуев И.А., Литвинов С.С., Хусаинова Р.И., Юнусбаев Б.Б., Виллемс Р., Хуснутдинова Э.К. Генетическая структура и молекулярная филогеография популяций Кавказа по данным Y-хромосомы // *Медицинская генетика*. 2010, № 3. С. 18-25.
4. Литвинов С.С., Хусаинова Р.И., Валиев Р.Р., Кутуев И.А. Анализ 13 Alu инсерций в популяциях Юго-Западного Кавказа // V Съезд Вавиловского Общества Генетиков и Селекционеров. Москва, 2009. С. 450.
5. Хуснутдинова Э.К., Хусаинова Р.И., Ахметова В.Л., Бермишева М.А., Литвинов С.С., Лобов А.С., Кутуев И.А. Изучение генетической структуры и филогенетических взаимоотношений народов Евразии // *Материалы отчетной конференции программы фундаментальных исследований РАН №11 «Биоразнообразие и динамика генофондов», подпрограмма II «Динамика генофондов»*. Москва, 2008. С. 95-99.
6. Кутуев И.А., Литвинов С.С., Юнусбаев Б.Б., Хусаинова Р.И., Хуснутдинова Э.К. Молекулярная филогеография и генетическая структура популяций Кавказа // *Материалы VI Съезда Российского общества медицинских генетиков, Ростов-на-Дону, 2010*. С. 100-101.
7. Хуснутдинова Э.К., Кутуев И.А., Юнусбаев Б.Б., Хусаинова Р.И., Ахметова В.Л., Литвинов С.С., Федорова С.А., Виллемс Р. Этногеномика и молекулярная филогеография населения Евразии // *Материалы VI Съезда Российского общества медицинских генетиков, Ростов-на-Дону, 2010*. С. 189-190.
8. S. Litvinov, E. Khusnutdinova, I. Kutuev, R. Khusainova, R. Valiev, R. Villems. Genetic structure of Western Caucasus populations on the base of uniparental polymorphisms // *European Human Genetic Conference, Gothenburg, 2010*. P. 265.