

ЭТНОГЕНОМИКА НАРОДОВ ЕВРАЗИИ

© Э.К. Хуснутдинова,

доктор биологических наук,
академик АН РБ,
заведующая лабораторией и отделом,
Институт биохимии и генетики
Уфимского научного центра РАН,
проспект Октября, 71,
450054, Уфа, Российская Федерация,
эл. почта: elzakh@mail.ru

В статье представлены данные о генетической истории популяций человека на основе изучения трех генетических систем – митохондриальной ДНК, Y-хромосомы и аутомных ДНК-локусов. Рассмотрены основные теории заселения Евразии по данным мтДНК и Y-хромосомы. Наряду с моноцентрической гипотезой африканского происхождения современного человека, существует полицентрическая или гипотеза межрегиональной эволюции человека. На континенте Евразии в период верхнего плейстоцена вместе с человеком современного физического типа, возможно, существовали, еще, как минимум, две формы гоминидов: форма Западной Европы, которая обозначается как неандертальская, и восточная, к которой относятся антропологические останки из Денисовской пещеры Российского Алтая. Описаны современные подходы в этногеномике — полногеномный анализ однонуклеотидных полиморфных локусов и полногеномное секвенирование.

Ключевые слова: этногеномика, генетика, митохондриальная ДНК, Y-хромосома, гаплогруппа, миграции, человек, секвенирование, полногеномное генотипирование, полиморфизм, локус

© E.K. Khusnutdinova

ETHNOGENOMICS OF THE EURASIAN POPULATION

Institute of Biochemistry and Genetics,
Ufa Scientific Centre,
Russian Academy of Sciences,
prospekt Oktyabrya, 71,
450054, Ufa, Russian Federation,
e-mail: elzakh@mail.ru

This review article presents literature data on the genetic history of human populations based on research of three genetic systems, namely, mitochondrial DNA, Y-chromosome and autosomal DNA loci. Key theories on the Eurasian expansion according to mtDNA and Y-chromosome data are considered. Along with the monocentric hypothesis on the African origin of modern humans the polycentric hypothesis exists that suggests interregional human development. Probably, on the continent of Eurasia during the Upper Pleistocene there were at least two more hominid species in addition to anatomically modern humans. These were the West European form denoted as Neanderthal and Eastern form to which anthropological remains from Denisova Cave of the Russian Altai Mountains belong. Modern approaches in ethnogenomics are described, including whole-genome analysis of single-nucleotide polymorphisms and whole-genome sequencing.

Key words: soft collision, hard collision, magmatism, intra-plate, stage, association, complex, trough, intrusions, conformal, discordant, dykes, gabbros, petrochemistry, geochemistry

В России работы по этногеномике — одно из самых продуктивных генетических направлений, которое активно развивается в ряде научных центров. Разработками в области этногеномики и молекулярной филогеографии в России занимается целый ряд известных научных коллективов городов Москвы, Новосибирска, Томска, Магадана, Уфы и Якутска. Ими получены фундаментальные данные по изменчивости и эволюции мтДНК,

Y-хромосомы и аутомных ДНК-локусов в популяциях Волго-Уральского региона, Кавказа, Центральной России, Сибири, Средней Азии. Кроме того, результаты исследований позволили охарактеризовать структуру генофонда популяций России, получить генетические портреты отдельных этносов, сопоставить генетические реконструкции с историческими данными о происхождении и миграции коренных народов России и получить

однозначную генетическую оценку по некоторым спорным вопросам этногенеза [1–7].

Таким образом, для глубокого понимания эволюции популяций человека, их происхождения и миграции, а также этногенеза различных народов необходимо использовать все три системы генетических маркеров — аутосомные локусы и маркеры мтДНК и Y-хромосомы. Различные системы маркеров значительно дополняют друг друга, особенно, в тех случаях, когда вследствие стохастических процессов в популяциях и/или особенностей их формирования та или иная система маркеров не может в достаточно полной мере ответить на поставленные вопросы.

Генетическая история популяций человека.

Первым значительным приложением ДНК-маркеров к проблеме происхождения и расселения современного человека явились исследования Ребекки Канн, Марка Стоункинга и Алана Уилсона (1987) мтДНК представителей различных рас: африканцев, европейцев, азиатов, австралийцев и жителей Новой Гвинеи. По количеству замен нуклеотидов в мтДНК определена степень родства различных групп людей и построено эволюционное дерево человечества (см. рис.1). Самая ранняя точка ветвления на этом дереве отделяет от остальных людей группу африканцев, что указывает на африканское происхождение *Homo sapiens*. Именно в Южной Африке у койсанов были найдены самые древние мутации и самое высокое разнообразие мтДНК. Митохондриальные ДНК у населения других континентов менее разнообразны и сравнение их с мтДНК аборигенов Южной Африки показало, что они возникли как мутационные изменения африканских типов после того, как человечество распространилось за пределы Африки.

Второй вывод Канн и соавторов касался времени коалесценции (схождения к общему предку) мтДНК. По дате отделения ветви шимпанзе (5–7 млн лет назад) и, считая темп мутационной дивергенции равным 2–4% за миллион лет, они вычислили продолжительность существования последней предковой мтДНК, общей для всех ныне живущих людей

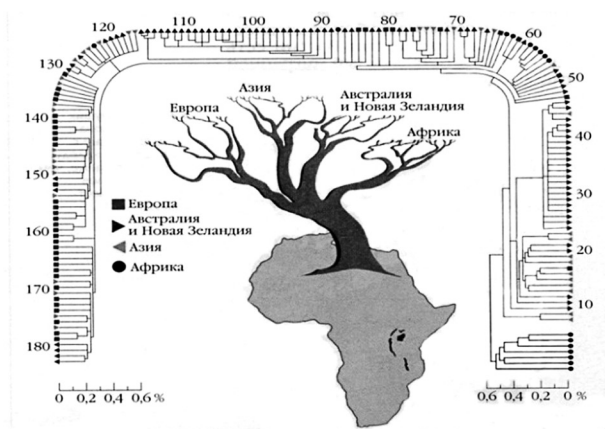


Рис. 1. Эволюционное дерево человечества, построенное по результатам исследований митохондриальной ДНК [8]

— примерно 185 тыс. лет. Последующие работы разными методами (секвенирование контрольного региона мтДНК и анализ полногеномной изменчивости мтДНК) подтвердили африканские корни дерева мтДНК современного человечества, хотя и остаются еще отдельные спорные моменты. По независимым оценкам нескольких групп исследователей, «митохондриальная Ева» жила в период резкого сокращения численности наших предков (до 10 тыс.), вызванного, по-видимому, изменениями климата. Именно этот период считают временем появления *Homo sapiens* как биологического вида. Сравнительное исследование мтДНК разных популяций современных людей позволило выдвинуть предположение, что еще до выхода из Африки, около 60–70 тыс. лет назад, предковая популяция разделилась, по крайней мере, на 3 группы, давшие начало трем расам: африканской, монголоидной и европеоидной [9].

Чуть позже, чем работы по мтДНК, появились данные по генеалогическим деревьям Y-хромосомы [10]. Изучение небольшого участка Y-хромосомы свидетельствует о возможно гораздо более позднем происхождении «Y-хромосомного Адама» (140–175 тыс. лет). Все исследования указывают на его африканское происхождение. Различия между оценками, базирующимися на мтДНК и Y-хромосоме, могут быть объяснены как несходством демографической истории

популяций по мужской и женской линиям, различным поведением женщин и мужчин при переселениях, завоеваниях и колонизациях, так и различиями этих геномов, например, в интенсивности отбора вариантов мтДНК и Y-хромосомы.

Гипотезу африканского происхождения современного человека подтверждает и наибольший уровень наследственного разнообразия в Африке по сравнению с другими континентами по большей части типов полиморфизма ДНК, а также малые различия между популяциями (на долю межпопуляционного разнообразия приходится 10—15% геномной вариативности, а большая ее часть (85—90%) сосредоточена внутри популяций), что отражает недавнее происхождение биологического вида [11]. Результаты исследования мтДНК костных останков неандертальцев (уже более 20 индивидуумов) также свидетельствуют в пользу гипотезы африканского происхождения человека и о том, что неандертальцы не являлись предками анатомически современного человека. Однако результаты секвенирования ядерного генома неандертальцев показали, что 2—4% генома всех представителей современного населения за пределами Африки имеет неандертальское происхождение. Это свидетельствует о вкладе неандертальцев в генофонд современных людей, который может объясняться их гибридизацией. Кроме того, полученные данные указывают на то, что дивергенция между людьми и неандертальцами произошла примерно 660 ± 140 тыс. лет назад.

В целом массив геномных данных наиболее соответствует гипотезе недавнего африканского происхождения современного человека и доказывает справедливость моноцентрической гипотезы. В то же время ни одна из групп генетических данных не является исчерпывающим и бесспорным доказательством этой гипотезы. Наряду с моноцентрической гипотезой, существует и другая — полицентрическая или гипотеза межрегиональной эволюции человека. Среди наиболее интересных результатов, полученных в послед-

нее время в изучении формирования человека современного физического типа, выделяются материалы палеолитических стоянок Российского Алтая. При изучении антропологических останков из Денисовой пещеры было сделано предположение о существовании ранее неизвестной группы древних людей [12]. Геном денисовского человека отклонился от генома человека на 11,7%, а для неандертальца из пещеры Виндия (Хорватия) отклонение составило 12,2%, т.е. среднее отклонение ядерного генома денисовца от современных людей такое же, как и неандертальцев. Анализ генома ископаемого человека из Денисовой пещеры показал его принадлежность к группе гоминидов, имеющей общего предка с неандертальцами, но разную историю развития популяции — их эволюционное расхождение произошло около 640 тыс. лет назад. Вместе с тем установлено, что отделение этой популяции от линии развития человека современного анатомического типа произошло в среднем около 800 тыс. лет назад. Новая популяция гоминидов — денисовцы, возможно, была широко распространена в восточной части Азии в период верхнего плейстоцена. Полученные результаты показывают, что на континенте Евразия в период верхнего плейстоцена вместе с человеком современного физического типа, возможно, существовали еще, как минимум, две формы гоминидов: форма Западной Евразии, которая обозначается как неандертальская, и восточная, к которой относятся денисовцы [13]. Эти результаты требуют дальнейшего подтверждения.

Таким образом, результаты исследования полиморфизма аутосомных, митохондриальных и Y-хромосомных ДНК-маркеров в большей степени свидетельствуют в пользу гипотезы недавнего африканского происхождения современного человека и о том, что неандертальцы не являлись предками анатомически современного человека.

Заселение Евразии по данным мтДНК. Дальнейший путь расселения анатомически современного человека рассматривался в основном через призму двух гипотез. Первая,

основываясь на исследовании ископаемых останков, предполагала проникновение из Северной Африки в Левант около 100 тыс. лет назад и дальнейшее расселение на Ближний Восток около 45 тыс. лет назад [14]. Согласно второй, т.н. гипотезы «южного пути», первое расселение *Homo sapiens sapiens* из Африки шло через Эфиопию и Сомали на восток вдоль южного побережья евразийского континента в Индию и далее — в Юго-Восточную Азию и Австралию. Предположение о двух, независимых друг от друга, путях противоречило наблюдаемому географическому распределению производных базальных гаплогрупп мтДНК М и N, а также наблюдаемому разнообразию гаплогрупп мтДНК в Центральной Азии, свидетельствовавшее о смешении в данном регионе различных западно-евразийских, восточно-евразийских и юго-азиатских гаплогрупп, многообразие которых сводилось к гаплогруппам М, N и R. Изучение коренного населения Юго-восточной Азии, в частности, оранг-асли Малайзии, показало наличие в данных популяциях не встречающихся более нигде в мире «реликтовых» линий мтДНК, принадлежащих тем не менее к тем же трем основным гаплогруппам. Это привело исследователей к выводу о верности гипотезы «южного пути», причем, скорость расселения анатомически современного человека по этому сценарию оказалась очень быстрой — расчеты, основанные на «традиционно используемой частоте мутаций», показали прибытие в Индию около 66 тыс. лет назад и в Австралию около 63 тыс. лет назад [15–17]. Учитывая то, что возраст линий мтДНК Западной

Евразии близок к возрасту таковых в Индии, возникло предположение о том, что заселение Западной Евразии было результатом раннего ответвления от колонизации вдоль южного побережья на север, и дальше — в Левант и Европу. Ответвлению, вероятно, предшествовала затяжная пауза в расселении до улучшения климатических условий в данных регионах.

На основе распределения у разных народов частот различных мутаций в Y-хромосоме и мтДНК составлена карта расселения людей с африканской прародины (см. рис. 2). Первые волны расселения человека современного типа прошли из Африки через Азию в Австралию и Европу. Удивительно то, что эти данные в целом находятся в соответствии с археологическими находками, которые сделаны раньше или делаются сейчас. Например, согласно генетическим данным, появление человека в Австралии и Новой Гвинее датируется 50–60 тыс. лет назад. Анализ изотопного состава химических элементов археологических находок показывает примерно то же самое время. В Центральной и Юго-восточной Азии люди появились примерно 70 тыс. лет назад. Заселение Европы произошло позже, где-то 39–40 тыс. лет назад. Наиболее спорны оценки времени заселения Америки. Люди появились там гораздо позже, чем на других континентах, потому что нужно было пройти через Сибирь, добраться до Чукотки и воспользоваться тем моментом, когда уровень моря в период оледенения позволял перейти нынешний Берингов пролив. Случилось это в промежуток времени от 12 до 35 тыс. лет назад. Позже, под натиском ледника, палеолитические европейцы

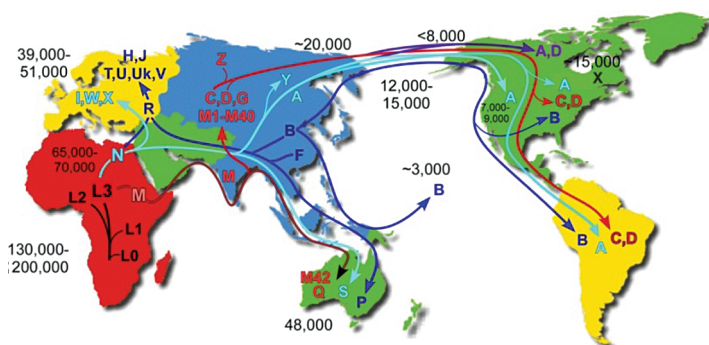


Рис. 2. Карта расселения современного человека с африканской прародины [9]

несколько раз отступали на юг и юго-восток, возможно, даже возвращаясь обратно в Африку, о чем свидетельствуют результаты исследования гаплотипов Y-хромосомы в популяциях Африки. Сравнивая спектр мутаций в ДНК современных европейцев и их азиатских соседей, удалось установить, что 10–20% генов было привнесено в Европу неолитическими переселенцами с Ближнего Востока около 10 тыс. лет назад. Вместе с ними в Европе появилось земледелие.

Разные расы и народы возникли после разделения предковых популяций. Эволюция вновь образовавшихся групп шла независимо. В каждой группе накапливались свои мутации, увеличивалась генетическая дистанция между группами. Сообщества приспосабливались к своим климато-географическим условиям и типу питания. В изолированных группах независимо шла также эволюция языка и культуры. На формирование современных народов влияли не только процессы разделения популяций, поскольку народы могут образовываться и при смешении нескольких исходных сообществ с разной расовой и языковой принадлежностью. При этом возникает генетически разнородная этническая общность, но с единым типом культуры и общим языком. В связи с этим все большую актуальность приобретают работы, связанные с изучением генетической истории популяций отдельных регионов, расово-этнических групп, генетической родословной современных этносов.

Таким образом, исследования полиморфизма митохондриальных и Y-хромосомных ДНК-маркеров внесли важный вклад в понимание путей происхождения человека и рас, расселения *Homo sapiens* по планете, в

генетическую и демографическую историю отдельных этносов и популяций.

Современные подходы в этногеномике.

Несмотря на существенный прогресс в этногеномных исследованиях, остается ряд нерешенных проблем: исследована лишь малая часть генома на небольших популяционных выборках, отсутствуют маркеры Y-хромосомы с достаточной разрешающей способностью и методы более точной калибровки молекулярных часов для разного набора маркеров мтДНК и Y-хромосомы. Решению некоторых из перечисленных проблем может помочь применение нового подхода в этногеномике — полногеномного генотипирования. В 2008 г. появились первые статьи, посвященные полногеномному анализу однонуклетидных полиморфных локусов (SNPs), благодаря интенсивной разработке чиповых технологий разными компаниями. Всего известно около 47 млн SNPs. В настоящее время созданы микрочипы, которые позволяют одновременно анализировать от 96 тыс. до 5 млн SNPs в одном образце.

Изучение 650 тыс. SNPs у 1 064 индивидов из 51-й популяции мира — Африки, Европы, Ближнего Востока, Южной/Центральной Азии, Восточной Азии, Океании и Америки, позволило детально охарактеризовать генетическое разнообразие в мире, дифференцировать все популяции на отдельные континенты и регионы и отнести индивидов к определенным популяциям (см. рис. 3). Результаты анализа SNPs согласуются с моноцентрической гипотезой о последовательном эффекте основателя с единственным центром происхождения в Африке. Данные авторы первыми показали возможность оценки

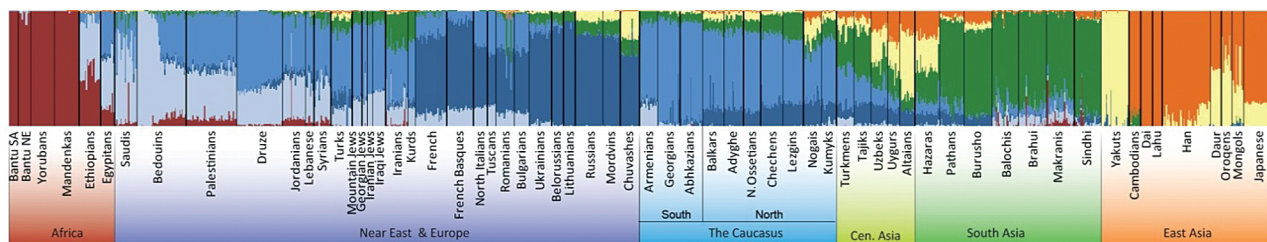


Рис. 3. Полногеномный анализ 610 тыс. SNPs в популяциях мира. Различными цветами обозначены различные этнические компоненты [18]

генетического предка каждого индивида без знания его популяционной принадлежности.

Несмотря на низкие средние уровни различий между европейскими популяциями, было найдено полное соответствие между генетическими и географическими расстояниями при анализе генома 3 192 человек по 500 тыс. SNPs. Индивиды из одного и того же географического региона образовывали один кластер и основные популяции четко разделялись. Кроме того, было показано, что результаты важны в перспективе для индивидуального генетического тестирования предков. ДНК индивидов может быть отнесена к их географическому происхождению или положению с удивительной точностью — внутри нескольких сотен километров [19].

Полногеномное генотипирование небольших популяционных выборок с использованием сотен тысяч SNPs становится важным для более глубокого изучения эволюционной и демографической истории отдельных регионов и этносов.

Изучение генетических различий между популяциями является также чрезвычайно важным для проведения ассоциативных исследований (при поиске генов предрасположенности к определенным болезням), т.к. полученные ассоциации могут оказаться ложными в результате различий в частотах аллелей между популяциями.

Уже сегодня становится доступным ресеквенирование полных геномов человека, и это даст возможность изучать аллели с низкой частотой. Дальнейшее развитие статистических методов позволит нам использовать паттерны гаплотипического разнообразия. Прогресс в технологиях секвенирования, его скорости и стоимости колоссален. Если затраты на секвенирование генома человека в 2003 г. составили 300—400 млн долл., то геномы, секвенируемые на платформах второго поколения, стоили 200—500 тыс., а последние работы по ресеквенированию полных геномов довели стоимость анализа всего лишь до 1 500 долл. США. В перспективе стоимость секвенирования индивидуального генома

будут стоить 1000 долл. за 1 день.

В ближайшее время завершится проект «1000 геномов», ставящий своей целью получить полные геномы 2 тыс. индивидов из различных популяций основных географических регионов мира — Африки, Европы, Азии и Америки. На первой фазе этого проекта уже секвенировано 1 092 образца из разных популяций (www.1000genomes.org). Данные по ресеквенированию полных геномов подтверждают уровень индивидуальной вариативности генома, оцененной в проекте «Геном человека» — 3 млн SNPs в среднем на геном из 3 млрд нуклеотидов дают уровень различий 1 нуклеотид на 1000 п.н. Полногеномное секвенирование индивидов из различных популяций мира позволит более глубоко изучить эволюционную и демографическую историю популяций и этносов отдельных регионов мира, а также поможет в разработке персонализированной медицины.

Закключение. Таким образом, изучение геномного разнообразия в популяциях человека внесло значительный вклад в популяционную генетику в целом и позволило обнаружить неизвестные ранее факты и явления в области эволюционного развития вида. Изучение генетической структуры популяций человека необходимо для понимания эволюционной истории человека и для тщательного дизайна медико-генетических исследований. Дальнейшее развитие этногеномики в сочетании с палео- и археогеномикой, а также с усовершенствованием современного оборудования и биоинформатических подходов значительно расширит наши представления о генофонде человека, внесет весомый вклад в понимание вопросов исторического развития и эволюции человечества.

Основные понятия:

Гаплотип — совокупность аллелей на локусах одной хромосомы, обычно наследуемых вместе.

Гаплогруппа — группа схожих гаплотипов, имеющих общего предка, у которого в обоих гаплотипах имела место одна и та же мутация — однонуклеотидный полиморфизм.

Время коалесценции/дивергенции — время существования наиболее близкого общего предка для группы последовательностей.

Alu-повторы — семейство коротких повторяющихся элементов с числом копии порядка 500 тыс. на гаплоидный геном.

Микросателлиты — фрагменты ДНК с большим количеством tandemно повторяющихся «мотивов», или «повторов» — коротких

последовательностей из нескольких пар нуклеотидов.

Полногеномный анализ SNPs — генотипирование от сотен тысяч до нескольких миллионов однонуклеотидных полиморфных локусов в больших группах.

Секвенирование полных геномов — определение последовательности нуклеотидов ДНК всех хромосом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Хуснутдинова Э.К. Молекулярная этногенетика народов Волго-Уральского региона. Уфа: Гилем, 1999. 238 с.
2. Лимборская С.А., Хуснутдинова Э.К., Балановская Е.В. Этногеномика и геногеография народов Восточной Европы. М.: Наука, 2002. 261 с.
3. Степанов В.А. Этногеномика населения Северной Евразии. Томск: Печатная мануфактура, 2002. 243 с.
4. Балановская Е.В., Балановский О.П. Русский генофонд на русской равнине. М.: ООО «Луч», 2007. 415 с.
5. Федорова С.А. Генетические портреты народов Республики Саха (Якутия): анализ линий митохондриальной ДНК и Y-хромосомы. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2008. 235 с.
6. Деренко М.В., Малайчук Б.А. Молекулярная филогеография населения Северной Евразии по данным об изменчивости митохондриальной ДНК. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2010. 376 с.
7. Кутуев И.А., Хуснутдинова Э.К. Генетическая структура и молекулярная филогеография народов Евразии. Уфа: Гилем, 2011. 240 с.
8. Cann R.L., Stoneking M., Wilson A.C. Mitochondrial DNA and human evolution // *Nature*. 1987, vol. 325, pp. 31—36.
9. Cavalli-Sforza L.L. *Genes, Peoples, and Languages*. New York: North Point Press, 2000. 215 p.
10. Thomson R., Pritchard J., Shen P., Oefner P. and Feldman W. Recent common ancestry of human Y chromosomes: Evidence from DNA sequence data. *PNAS*. 2000, vol. 97, no. 13, pp. 7360—7365.
11. Stoneking M. Progress in population genetics and human evolution. Berlin: Springer, 1997. 164 p.
12. Krause J., Fu Q., Good J., Viola B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Paabo S. The complete mitochondrial DNA genome of unknown hominid from southern Siberia. *Nature*. 2010, vol. 464, pp. 894—897.
13. Деревянко А.П. Верхний палеолит в Африке и Евразии и формирование человека современного анатомического типа. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2011. 560 с.
14. Prugnolle F., Manica A., Balloux F. Geography predicts neutral genetic diversity of human populations // *Curr. Biol*. 2005, vol. 15, pp. 159—160.
15. Kivisild T., Rootsi S., Metspalu M., Mastana S., Kaldma K., Parik J., Metspalu E., Adojaan M., Tolk H.-V., Stepanov V., Gölge M., Usanga E., Papiha S. S., Cinnioglu C., King R., Cavalli-Sforza L., Underhill P. A., Villems R. The genetic heritage of the earliest settlers persists both in Indian tribal and caste populations // *Am J Hum Genet*. 2003, vol. 72(2), pp. 313—332.
16. Metspalu M., Kivisild T., Metspalu E., Parik J., Hudjashov G., Kaldma K., Serk P., Karmin M., Behar D.M., Gilbert M. T. P., Endicott P., Mastana S., Papiha S. S., Skorecki K., Torroni A., Villems R. Most of the extant mtDNA boundaries in South and Southwest Asia were likely shaped during the initial settlement of Eurasia by anatomically modern humans // *BMC Genet*. 2004, vol. 1, p. 26.
17. Macaulay V., Hill C., Achilli A., Rengo C., Clarke D., Meehan W., Blackburn J., Semino O., Scozzari R., Cruciani F., Taha A., Shaari N.K., Raja J.M., Ismail P., Zainuddin Z., Goodwin W., Bulbeck D., Bandelt H.J., Oppenheimer S., Torroni A., Richards M. Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes. *Science*. 2005. vol. 5724, pp. 1034—1036.
18. Li J.Z., Absher D.M., Tang H., Southwick A.M., Casto A.M., Ramachandran S., Cann H.M., Barsh G.S., Feldman M., Cavalli-Sforza L.L., Myers R.M. Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation // *Science*. 2008, vol. 319, pp. 1100—1104.
19. Novembre J., Johnson T., Bryc K., Kutalik Z., Boyko A.R., Auton A., Indap A., King K.S., Bergmann S., Nelson M.R., Stephens M., Bustamante K.D. Genes mirror geography within Europe // *Nature*, 2008, vol. 456, pp. 98—103.

REFERENCES

1. Khusnutdinova E.K. *Molekulyanaya etnogenetika narodov Volgo-Uralskogo regiona* [Molecular ethnogenetics of the Volga-Ural region peoples]. Ufa, Gilem. 1999. 238 p. (In Russian).
2. Limborskaya S.A., Khusnutdinova E.K., Balanovskaya E.V. *Etnogenomika i genogeografiya narodov Vostochnoy Evropy* [Ethnogenomics and genogeography of the East European peoples]. Moscow, Nauka, 2002. 261 p. (In Russian).
3. Stepanov V.A. *Etnogenomika naseleniya Severnoy Evrazii* [Ethnogenomics of the North Eurasian peoples]. Tomsk, Pechatnaya manufaktura, 2002. 243 p. (In Russian).
4. Balanovskaya E.V., Balanovskiy O.P. *Russkiy genofond na Russkoy ravnine* [Russian gene pool on the Russian Plain]. Moscow, OOO "Luch", 2007. 415 p. (In Russian).
5. Fedorova S.A. *Geneticheskie portrety narodov Respubliki Sakha (Yakutiya): analiz liniy mitohondrialnoy DNK i Y-khromosomy* [Genetic patterns of the Republic of Sakha (Yakutia) peoples: analysis of mitochondrial DNA and Y-chromosome]. Yakutsk, Yakutsk Scientific Centre, RAS, 2008. 235 p. (In Russian).
6. Derenko M.V., Malyarchuk B.A. *Molekulyarnaya filogeografiya naseleniya Severnoy Evrazii po dannym ob izmenchivosti mitohondrialnoy DNK* [Molecular phylogeography of North Eurasian population according to the data of mitochondrial DNA variation]. Magadan, North-East Scientific Centre, Far East Branch, RAS, 2010. 376 p. (In Russian).
7. Kutuev I.A., Khusnutdinova E.K. *Geneticheskaya struktura i molekulyarnaya filogeografiya narodov Evrazii* [Genetic structure and molecular phylogeography of the Eurasian peoples]. Ufa, Gilem, 2011. 240 p. (In Russian).
8. Cann R.L., Stoneking M., Wilson A.C. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 1987, vol. 325, pp. 31—36.
9. Cavalli-Sforza L.L. *Genes, peoples, and languages*. New York, North Point Press, 2000. 215 p.
10. Thomson R., Pritchard J., Shen P., Oefner P., Feldman W. Recent common ancestry of human Y chromosomes: Evidence from DNA sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, vol. 97, no. 13, pp. 7360—7365.
11. Stoneking M. Progress in population genetics and human evolution. Berlin, Springer, 1997. 164 p.
12. Krause J., Fu Q., Good J., Viola B., Shunkov M.V., Derevyanko A.P., Paabo S. The complete mitochondrial DNA genome of unknown hominid from southern Siberia. *Nature*, 2010, vol. 464, pp. 894—897.
13. Derevyanko A.P. *Verkhniy paleolit v Afrike i Evrazii i formirovanie cheloveka sovremennogo anatomicheskogo tipa* [Upper Palaeolithic in Africa and Eurasia and the formation of anatomically modern human]. Novosibirsk, Institute of Archaeology and Ethnography, Siberian Branch, RAS, 2011. 560 p. (In Russian).
14. Prugnolle F., Manica A., Balloux F. Geography predicts neutral genetic diversity of human populations. *Current Biology*, 2005, vol. 15, pp. 159—160.
15. Kivisild T., Rootsi S., Metspalu M., Mastana S., Kaldma K., Parik J., Metspalu E., Adojaan M., Tolk H.-V., Stepanov V., Golge M., Usanga E., Papiha S. S., Cinnioglu C., King R., Cavalli-Sforza L., Underhill P. A., Villems R. The genetic heritage of the earliest settlers persists both in Indian tribal and caste populations. *American Journal of Human Genetics*, 2003, vol. 72(2), pp. 313—332.
16. Metspalu M., Kivisild T., Metspalu E., Parik J., Hudjashov G., Kaldma K., Serk P., Karmin M., Behar D.M., Gilbert M.T.P., Endicott P., Mastana S., Papiha S.S., Skorecki K., Torroni A., Villems R. Most of the extent mtDNA boundaries in South and Southwest Asia were likely shaped during the initial settlement of Eurasia by anatomically modern humans. *BMC Genetics*, 2004, vol. 1, p. 26.
17. Macaulay V., Hill C., Achilli A., Rengo C., Clarke D., Meehan W., Blackburn J., Semino O., Scozzari R., Cruciani F., Taha A., Shaari N. K., Raja J. M., Ismail P., Zainuddin Z., Goodwin W., Bulbeck D., Bandelt H.J., Oppenheimer S., Torroni A., Richards M. Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes. *Science*, 2005, vol. 5724, pp. 1034—1036.
18. Li J.Z., Absher D.M., Tang H., Southwick A.M., Casto A.M., Ramachandran S., Cann H.M., Barsh G.S., Feldman M., Cavalli-Sforza L.L., Myers R.M. Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. *Science*, 2008, vol. 319, pp. 1100—1104.
19. Novembre J., Johnson T., Bryc K., Kutalik Z., Boyko A.R., Auton A., Indap A., King K.S., Bergmann S., Nelson M.R., Stephens M., Bustamante K.D. Genes mirror geography within Europe. *Nature*, 2008, vol. 456, pp. 98—103.