



УДК 575.15

Популяції Закарпаття і Буковини на генетическому фоні оточуючих територій

О.М. Утевская¹, М.И. Чухряева², А.Т. Агджоян³,
Л.А. Атраментова¹, Е.В. Балановская², О.П. Балановский³

¹Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина, Харьков, Украина

²ФГБНУ «Медико-генетический научный центр», Москва, Россия

³Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

Изучена генетическая структура Закарпатской и Черновицкой популяций украинцев по SNP маркерам нерекombинирующей части Y хромосомы. В Закарпатье с частотами более 5% встречались следующие гаплогруппы Y хромосомы: R1a1a1*(M198), I2a (P37.2), R1a1a1g (M458), E1b1b1a1 (M78). В Черновицкой области спектр мажорных гаплогрупп был иной: с частотами более 5% встречались гаплогруппы I2a (P37.2), R1a1a1*(M198), R1a1a1g (M458), R1b1b2 (M269), E1b1b1a1 (M78), I1 (M253), суммарно составляя около 90% Y-хромосомного генофонда. Черновицкая популяция отличается от типичных популяций украинцев высокой частотой гаплогруппы I2a (P37.2) и пониженной частотой гаплогруппы R1a (M198). Такие генетические особенности, по-видимому, сформировались за счет включения генетических компонентов соседних молдаван и румын. Несмотря на краевое положение в этническом украинском ареале и на сложную демографическую историю, обе популяции – Черновицкая и Закарпатская – по маркерам Y хромосомы образуют единую область генетического сходства с остальными украинскими популяциями и являются частью цельного украинского генофонда. Карпаты являются географическим барьером для распространения ряда гаплогрупп Y хромосомы на территории Восточной Европы. Они ограничивают поток N1c (M178) и R1a (M198) с северо-востока и распространение E1b (M78), R1b (M269), J (M304) и G (M201) с юго-запада.

Ключевые слова: украинцы; SNP маркеры; Y хромосома; гаплогруппы; генетические расстояния

Populations of Transcarpathia and Bukovina on the genetic landscape of surrounding regions

О.М. Utevska¹, М.И. Chukhraeva², А.Т. Agdzhoyan³, Л.А. Atramentova¹, Е.В. Balanovska², О.П. Balanovsky³

¹V.N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine

²Research Centre for Medical Genetics, Moscow, Russia

³Vavilov Institute for General Genetics, Moscow, Russia

The territory of present-day Ukraine is subdivided into some regions with specific demographic and politic history. Nevertheless, the corresponding subdivision in genetic structure is not revealed in previous investigations: populations of Ukrainians under study were genetically homogeneous on SNP markers of Y chromosome. In the current investigation we studied the Y-chromosomal genetic structure of Transcarpathia and Bukovina populations. Several factors exist to expect the genetic specificity of these populations. Both ones are placed in the Carpathian foothills, at the south-western border of the Ukrainian area. During the last millennium these territories were the parts of different states and were open for ethnically diverse migrations. It was revealed that the major Y chromosomal haplogroups in

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, пл. Свободы, 4, Харьков, 61022, Украина
V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, 61022, Ukraine
Tel.: +38-057-707-54-52. E-mail: outevsk@yandex.ua

ФГБНУ «Медико-генетический научный центр», ул. Москворечье, 1, Москва, 115478, Россия
Research Centre for Medical Genetics, Moskvorechie, 1, Moscow, 119991, Russia

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, ул. Губкина, 3, Москва, 119991, ГСП-1, Россия
Vavilov Institute of General Genetics RAS, Gubkin Str., 3, Moscow, 115478, Russia

Transcarpathia population were R1a1a1*(M198), I2a (P37.2), R1a1a1g (M458), E1b1b1a1 (M78). The major haplogroups in Bukovina population were I2a (P37.2), R1a1a1*(M198), R1a1a1g (M458), R1b1b2 (M269), E1b1b1a1 (M78), I1 (M253). The Bukovina population differs from the typical Ukrainian population by higher frequency of I2a (P37.2) and lower frequency of R1a1a1*(M198). Moreover, this is the only population among ones studied in Ukraine where the most frequent haplogroup is I2a (P37.2) but not R1a1a1*(M198). Such a deviation can be caused by possible mixing with neighbouring southern groups, and Carpathian mountains were not a border for exchange in this case. Interestingly, the haplogroup N1c (M178) is not revealed in Transcarpathia at all, obviously due to the mountain barrier. It was revealed by principal component analysis that Ukrainians from Transcarpathia and Bukovina despite some specific peculiarities are more similar to other Ukrainian populations than to the surrounding ethnic groups such as Poles, Slovaks, Hungarians, Romanians, Moldavians and Gagauzes. Ukrainians of Transcarpathia and Bukovina form the entire genetic continuum with the whole Ukraine on maps of gene distances, confirming the homogeneity of Ukrainian parental gene pool and it's differentiation from other groups. After performing the analysis of Y-haplogroup spatial distribution, it is supposed that the northern ridges of Carpathian mountains are the East-European barrier decreasing the gene flow. It decreases the spreading of haplogroups N1c (M178) and R1a (M198) southward and movement of E1b (M78), R1b (M269), J (M304) and G (M201) northward.

Keywords: Ukrainians; SNP markers; Y chromosome; haplogroups; Nei distances

Введение

Территория Украины включает ряд исторических областей, каждая из которых имеет собственную, иногда крайне сложную, историю. Соответственно, разные области характеризуются различными демографическими, миграционными и прочими процессами, оказывающими влияние на популяционную генетическую структуру. Теоретически можно ожидать, что центральные и приграничные, западные и восточные, лесные и степные регионы будут иметь и разные характеристики генофондов. Однако ранее нами было показано, что по генетическому полиморфизму Y хромосомы популяции коренных этнических украинцев генетически очень гомогенны на всем протяжении Украины. Не существует корреляции между географическим расстоянием и спектром Y-хромосомных гаплогрупп. Среди украинских популяций не выделяются крупные географические подразделения, такие как, например, восточные и западные украинцы (Utevska et al., 2013a). Наоборот, украинский генофонд образует цельную группу, дифференцированную от остальных славянских этносов, хотя и очень близкую к русским, белорусам, полякам и словакам (Har'kov et al., 2004; Utevska et al., 2015; Kushniarevich et al., 2015).

Тем не менее, интерес для отдельного исследования представляют краевые популяции украинцев, локализованные в районе Украинских Карпат – в Закарпатье (Закарпатская область) и на Буковине (Черновицкая область). Территория современной Черновицкой области Украины последнее тысячелетие входила в состав целого ряда политических образований – Древнерусского государства (X–XI вв.), Галицко-Волынского княжества (XII–XIII вв.), княжества Молдовы (XIV–XVI вв.), Османской империи (с XVI в.), Австро-Венгрии (с XVIII в.), Румынии (н. XX в.). Аналогично, территория Закарпатье также являлась частью многих государств – Великой Моравии (IX в.), Галицко-Волынского княжества (XII–XIII вв.), Венгерского королевства (с XIII в.), Трансильвании (XVI–XVIII вв.), Австро-Венгрии (с XVIII в.).

Существует несколько оснований ожидать, что генофонд украинцев в указанных областях будет отличен от основной популяции. Кроме частой смены политико-административных границ, области находятся в зоне контакта с соседними этносами. Несмотря на то, что основной группой в указанных областях являются украинцы, этнический состав в целом подвержен приграничным миграциям и включает также высокий процент ру-

мын и венгров. Кроме того, горные районы обычно отличаются по характеру демографических потоков от равнинных территорий, часто играют роль физических барьеров, нередко способствуют развитию изоляции и эндогамии.

Мы провели детальное исследование генетической структуры Закарпатской и Черновицкой популяций украинцев с использованием маркеров нерекombинирующей части Y хромосомы, позволяющих проследить отцовские линии в эволюции генофонда (Underhill et al., 2001; Jobling and Tyler-Smith, 2003). Этот генетический маркер наследуется сыном от отца без рекомбинаций, и вся изменчивость по нему является только мутационной, что позволяет восстановить филогенетическое дерево Y-хромосомных вариантов – гаплогрупп (Karafet et al., 2008). Маркеры Y хромосомы в четыре раза более чувствительны к снижению эффективного размера популяции, чем аутосомные маркеры, и чаще претерпевают последствия генетического дрейфа (Chiaroni et al., 2009). Последнее во многом определяет хорошую кластеризацию современных популяций, отличающихся по набору Y-родословных настолько, что можно дифференцировать отдельные этносы (Barbujani and Bertorelle, 2001; Novelletto, 2007), устанавливать внутриэтническую подразделенность (Balanovsky et al., 2008), проследить миграционные потоки (Perić et al., 2005; Lappalainen et al., 2008; Yunusbayev et al., 2012). Y-хромосомный полиморфизм славян (Perić et al., 2005; Woźniak et al., 2010; Kushniarevich et al., 2015), народов Кавказа (Balanovsky et al., 2011; Yunusbayev et al., 2012), румын, венгров, молдаван, гагаузов и других европейских народов (Kayser et al., 2008; Völgyi et al., 2009; Rebala et al., 2013; Varzari et al., 2013) уже исследован на высоком уровне, что позволяет делать качественные сравнения.

Материал и методы исследований

Материалом для исследования были образцы ДНК из трех районных популяций Черновицкой и Закарпатской областей (табл. 1). Донорами биологических образцов были неродственные друг другу мужчины, этнические украинцы, коренные жители данного района, предки которых до третьего поколения также были украинцами и проживали в данном районе. Участие в исследовании было добровольным. Каждый донор подписал информированное согласие на проведение исследования.

Локализация исследованных популяций

Область	Объем выборки	Локализация	Широта	Долгота
Закарпатская	50	Ужгородский р-н, пгт Середне	48°32'	22°30'
Черновицкая	50	Кицманский р-н, г. Кицмань	48°26'	25°45'
Черновицкая	50	Вижницкий р-н, г. Вижняца	48°15'	25°11'

Выделение ДНК из донорской крови проводили методом фенол-хлороформной экстракции. Генотипирование образцов по SNP-маркерам (Single Nucleotide Polymorphism – однонуклеотидный полиморфизм) Y-хромосомы проводили методом ПЦР в реальном времени (7900HT, Applied Biosystems) с набором TaqMan зондов на 33 SNP маркера Y-хромосомы (Applied Biosystems): M198, P37.2, M458, M269, M78, M253, M178, M217, M33, M2, M35, M201, M285, P15, P16, P18, M406, P303, M69, M170, M223, M267, P58, M172, M67, M92, M12, P43, M242, M207, M173, M297, M70. Каждому маркеру согласно классификации Международного консорциума по Y-хромосоме (Y-Chromosome Consortium, 2002), соответствует определенная гаплогруппа Y хромосомы. Классификация гаплогрупп Y-хромосомы и их соответствие маркерам приведены согласно правилам Международного общества генетической генеалогии ISOGG (www.isogg.org).

По итогам генотипирования для каждой популяции рассчитаны частоты гаплогрупп Y-хромосомы. Частотные распределения гаплогрупп в популяциях отражены с помощью круговых диаграмм. Сходство популяций по набору и частотам гаплогрупп исследовано методом главных компонент и методом кластерного анализа с использованием программного пакета Statistica 8.0. Для сопоставления использованы ранее опубликованные данные по соседним популяциям украинцев, белорусов, поляков, словаков, венгров, румын, молдаван и гагаузов (Kayser et al., 2008; Völgyi et al., 2009; Rebala et al., 2013; Varzari et al., 2013). Шкалирование и кластеризация выполнялись по данным о частотах таких гаплогрупп: R1a (M198), I (M170), R1b (M343), E1b (M35), J (M304) + G (M201), N1 (M231).

По частотам гаплогрупп рассчитаны попарные генетические расстояния d между популяциями (Nei, 1972):

$$d_{ij} = -\ln \frac{\sum_{a=1}^l p_{ai} \cdot p_{aj}}{\sqrt{\sum_{a=1}^l p_i^2 \sum_{a=1}^l p_j^2}},$$

где p_{ai} – частота гаплогруппы a в популяции i , p_{aj} – частота гаплогруппы a в популяции j , l – общее число гаплогрупп Y хромосомы, по которым идет сравнение. Для расчета генетических расстояний использованы частоты следующих гаплогрупп: E1b (M35), G (M201), I1 (M253), I2a (P37.2), J (M304), N1c (M178), R1b (M269), другие суммарно. Расчет генетических расстояний проведен в программе GDist (разработана в лаборатории популяционной генетики человека ФГБУ «МГНЦ» РАМН). Чтобы рассматривать популяции украинских Карпат на общем фоне генетической изменчивости Восточной Европы, все расчеты проведены в более широком масштабе, включающем другие европейские популяции. Для этого использована информация из базы данных Y-base (разработана в ФГБУ «МГНЦ» РАМН).

Генетические расстояния использованы для построения карт генетических расстояний в программе GeneGeo (Koshel, 2012). Карты построены на основании генетических расстояний, рассчитанных от реперных популяций до более чем 100 популяций Европы, Урала, Кавказа, Ближнего Востока.

Результаты и их обсуждение

Спектр и частоты гаплогрупп Y хромосомы

Спектр и частоты гаплогрупп Y хромосомы в изученных популяциях в целом являются характерными для генетического ландшафта юга Восточной Европы.

В популяциях Закарпатья с частотами от 30% до 14% встречались следующие четыре гаплогруппы Y хромосомы (в порядке убывания частот): R1a1a1*(M198), I2a (P37.2), R1a1a1g (M458), E1b1b1a1 (M78). Частоты гаплогрупп I1 (M253) и R1b1b2 (M269) составляли около 4% каждая. Перечисленные шесть Y-хромосомных линий составляют в общей сложности около 96% всего генофонда исследованной закарпатской популяции. Остальные гаплогруппы встречались с частотой менее 1%.

Спектр мажорных гаплогрупп в Черновицкой области был несколько иным. С частотами более 5% встречались гаплогруппы (в порядке убывания частот) I2a (P37.2), R1a1a1*(M198), R1a1a1g (M458), R1b1b2 (M269), E1b1b1a1 (M78), I1 (M253), суммарно составляя около 90% Y-хромосомного генофонда. Различия частотных распределений в обеих изученных популяциях Черновицкой области не были статистически значимы и в дальнейшем анализировались в виде объединенной популяции.

Рассмотрены также географические тенденции распределения Y-хромосомной изменчивости на окружающих территориях. Для этого анализировали ранее опубликованные данные по популяциям соседних этнических групп. В общем спектре изменчивости (рис. 1) заметно, что гаплогруппы в рассматриваемом регионе имеют широтные градиенты. С севера на юг резко падают частоты R1a (M198+M458) – наиболее представительной гаплогруппы в Восточной Европе; к ней относятся до 50% и даже больше генетических линий как в восточнославянских, так и западнославянских популяциях (Kushniarevich et al., 2015), однако южнее Карпат ее частоты уже понижены до 10–35% (Underhill et al., 2010). Украинские популяции здесь представляют промежуточный вариант, причем самые пониженные частоты R1a (около 30%) в Украине наблюдаются именно в Черновицкой области.

Аналогичный географический тренд – снижение частоты с севера на юг – обнаруживается для N1c (M178) – ярко выраженной мажорной гаплогруппы (до 35–80%) в генофондах финно-угорских народов, балтов, северных русских и других популяций северо-востока Европы

(Rootsi et al., 2007; Balanovsky et al., 2008). До Северного Причерноморья эта гаплогруппа доходит уже с пониженными (до 4–9%) частотами, однако в популяциях украинцев она входит в пятерку наиболее частых гаплогрупп (Mielnik-Sikorska et al., 2013; Utevska et al., 2013b, 2015; Kushniarevich et al., 2015). Вместе с тем, в

выборке из Закарпатской области не обнаружено ни одного носителя варианта N1c (M178). Также эта гаплогруппа практически отсутствует среди венгров и румын. Очевидно, Карпаты явились эффективным природным барьером на пути распространения N1c (M178) в юго-западном направлении.

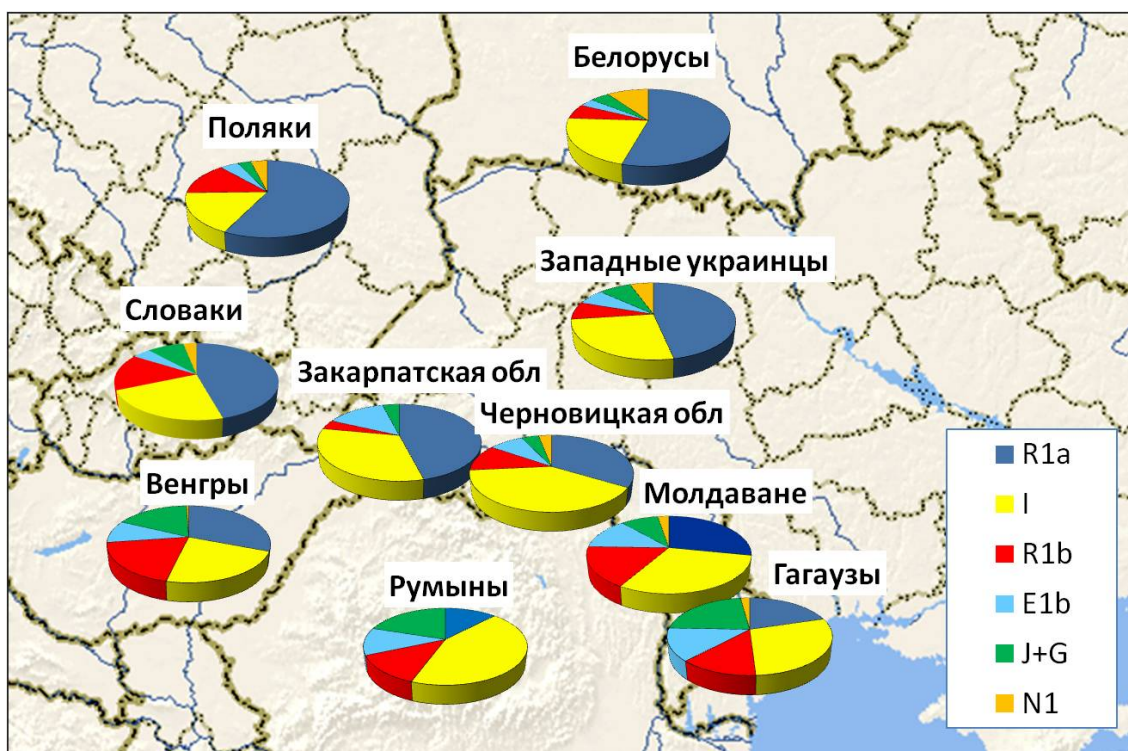


Рис. 1. Частотные распределения гаплогрупп Y хромосомы в популяциях юга Восточной Европы

Противоположную направленность – повышение частоты с севера на юг – имеет распространение гаплогруппы I2a (P37.2) (Underhill et al., 2007). Частоты этой гаплогруппы максимальны (до 60%) в некоторых балканских популяциях. В пределах рассматриваемого нами ареала эта гаплогруппа встречается с частотами порядка 25–35% среди румын, молдаван и украинцев, включая в том числе украинцев Закарпатской и Черновицкой областей. Черновицкая область – единственная из областей Украины, где частота I2a превышает частоту R1a. К юго-западу от Карпат чаще встречаются гаплогруппы E1b (M78), R1b (M269), J (M304) и G (M201), отражая исторические связи северо-западного Причерноморья и Карпатского региона с Балканами и Ближним Востоком (Stuciani et al., 2007; Myles et al., 2012; Rootsi et al., 2012).

Сходство популяций по Y хромосомным маркерам

Для оценки генетического сходства генофондов рассматриваемых популяций украинцев с генофондами соседних этнических групп проведен анализ главных компонент (рис. 2). Положение популяций на графике отражает взаимное генетическое сходство или генетическую отдаленность. Восточные и западные славяне (украинцы, белорусы, поляки, словаки) на графике образуют четкие этнические облака. Неславянские популяции Карпатского региона (венгры, молдаване, гагаузы, румыны) образуют собственную группировку, не дифференцированную на этнические кластеры. В целом славянские облака несколько отдалены от неславянского.

Украинские популяции Черновицкой и Закарпатской областей больше остальных приближены к неславянскому Карпатскому кластеру. Анализируя рисунок 2, можно сказать, что основную роль в дифференциации генофондов играет разделение популяций по лингвистической принадлежности – на славянские и неславянские. Во вторую очередь, на близости генофондов сказывается географическое соседство. Мы наблюдаем соответствие географии и генетики между кластерами восточных и западных славян, а также относительную генетическую однородность популяций Карпат, несмотря на то, что они относятся к совершенно разным языковым группам: венгры – к финно-угорской языковой семье, гагаузы – к тюркской, румыны и молдаване – к романской группе индоевропейских языков.

Кластерный анализ тех же популяций выявил несколько иную картину по сравнению с методом главных компонент (рис. 3). На классификационном дереве сформированы два главных кластера. В первый попали все неславянские популяции Карпат, во второй – только славяне. Однако популяция Черновицкой области оказалась в пределах первого кластера, обнаруживая аффилиацию к румынам и молдаванам. Вероятно, с этими популяциями Черновицкая область сближается за счет повышенных частот гаплогрупп I2a и R1b, а также пониженной частоты R1a (рис. 1). Славянский кластер, в свою очередь, разветвляется на два субкластера – преимущественно польский и украинно-белорусский.

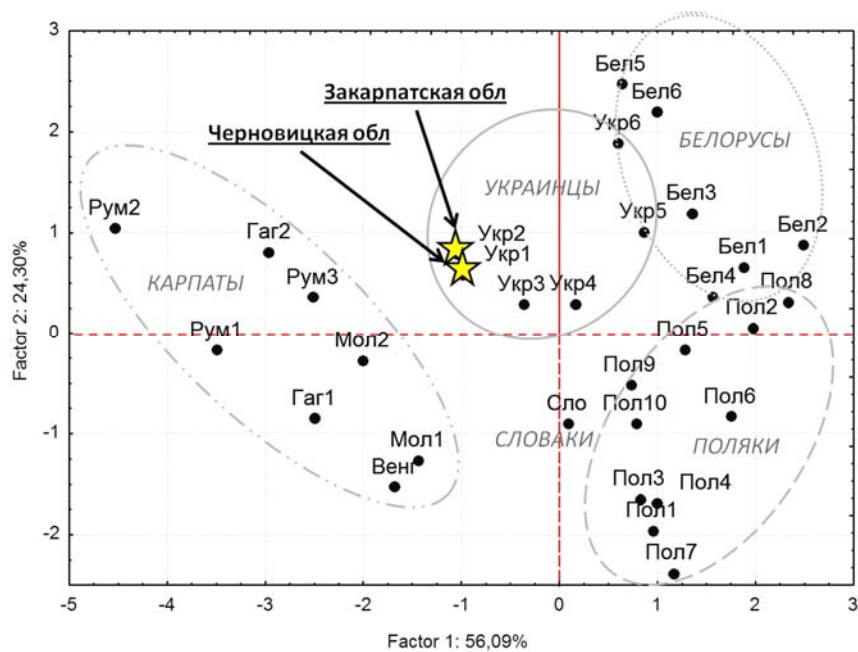


Рис. 2. Генетическое сходство популяций по гаплогруппам Y хромосомы, анализ главных компонент: украинцы: Укр1 – Черновицкая обл., Укр2 – Закарпатская обл., Укр3 – Ивано-Франковская обл., Укр4 – Львовская обл., Укр5 – Хмельницкая обл., Укр6 – Черкасская обл. (Kushniarevich et al., 2015); белорусы: Бел1 – Брестская обл., Бел2 – Витебская обл., Бел3 – центр, Бел4 – восток, Бел5 – вост. Полесье, Бел6 – зап. Полесье (Kushniarevich et al., 2015); поляки: Пол1 – Косевье, Пол2 – Курпье (Rebala et al., 2012), Пол3 – Силезия (Battaglia et al., 2009; Underhill et al., 2010), Пол4 – Быдгощ, Пол5 – Гданьск, Пол6 – Краков, Пол7 – Люблин, Пол8 – Сувалки, Пол9 – Щецин, Пол10 – Вроцлав (Kaysner et al., 2008); словаки: Сло – западная Словакия (Rebala et al., 2012); молдаване: Мол1 – юг, Мол2 – север (Varzari et al., 2013); румыны: Рум1 – Констанца, Рум2 – Плоешти, Рум3 – румыны Молдовы (Varzari et al., 2013); гагаузы: Гар1 – Этулья, Гар2 – Конгаз (Varzari et al., 2013); Венг – венгры (Volgyi et al., 2009)

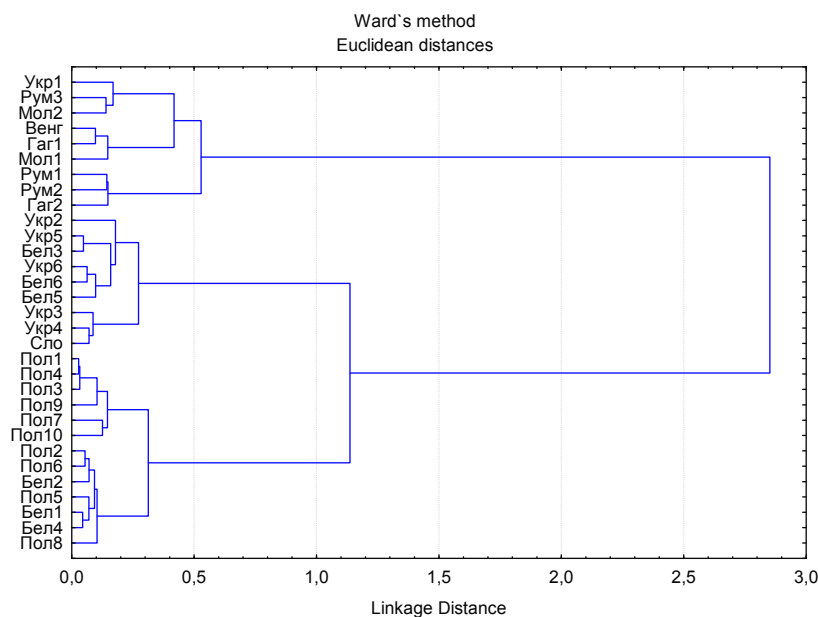


Рис. 3. Генетическое сходство популяций по гаплогруппам Y хромосомы, кластерный анализ: список обозначений см. рис. 2

На основании частот гаплогрупп рассчитаны парные генетические расстояния между популяциями, отражающими степень генетического сходства или генетических различий по данной системе маркеров. Частично полученные данные приведены в таблице 2. На основании парных генетических расстояний между популяциями построены карты, отражающие области генетического сходства для Закарпатской (рис. 4а) и Черновиц-

кой популяций (рис. 4б). Карты построены на большом пространстве, включающем Европу, Урал, Кавказ и Анатолию – соответственно для сравнения использовались опубликованные данные по локальным популяциям из этих регионов. Каждая карта строится для одной популяции (реперной); на ней цветом отражаются генетические расстояния от реперной популяции до всех остальных популяций. В общих чертах такие карты, по-

строенные для Буковины и Закарпаття, совпадают: украинцы обеих изучаемых областей проявляют наибольшее генетическое сходство с остальными украинскими популяциями (генетическое расстояние $d < 0,05$), а так-

же со словаками и словенцами. Закарпатье, по сравнению с Буковиной, больше похоже на южнороссийские популяции, тогда как Буковина показывает несколько большее сходство с Молдовой, Словенией и Румынией.

Таблица 2

Генетические расстояния между популяциями

	Черновицкая обл.	Закарпатская обл.	Украинцы	Поляки	Венгры	Румыны	Молдаване	Гагаузы	Белорусы	Словаки
Черновицкая обл	0,000	0,048	0,067	0,166*	0,101*	0,141*	0,031	0,128*	0,134*	0,086
Закарпатская обл	0,048	0,000	0,022	0,077	0,120*	0,302**	0,078	0,194*	0,057	0,053
Украинцы	0,067	0,022	0,000	0,033	0,092	0,352**	0,088	0,200*	0,015	0,015
Поляки	0,166*	0,077	0,033	0,000	0,143*	0,617***	0,171*	0,356**	0,016	0,021
Венгры	0,101*	0,120*	0,092	0,143*	0,000	0,178*	0,035	0,054	0,160*	0,058
Румыны	0,141*	0,302**	0,352**	0,617***	0,178*	0,000	0,120*	0,055	0,546***	0,366**
Молдаване	0,031	0,078	0,088	0,171*	0,035	0,120*	0,000	0,062	0,168*	0,079
Гагаузы	0,128*	0,194*	0,200*	0,356**	0,054	0,055	0,062	0,000	0,327**	0,196*
Белорусы	0,134*	0,057	0,015	0,016	0,160*	0,546***	0,168*	0,327**	0,000	0,030
Словаки	0,086	0,053	0,015	0,021	0,058	0,366**	0,079	0,196*	0,030	0,000

Примечание: * – генетическое расстояние $0,1 < d < 0,3$; ** – $0,3 < d < 0,5$; *** – $d > 0,5$.

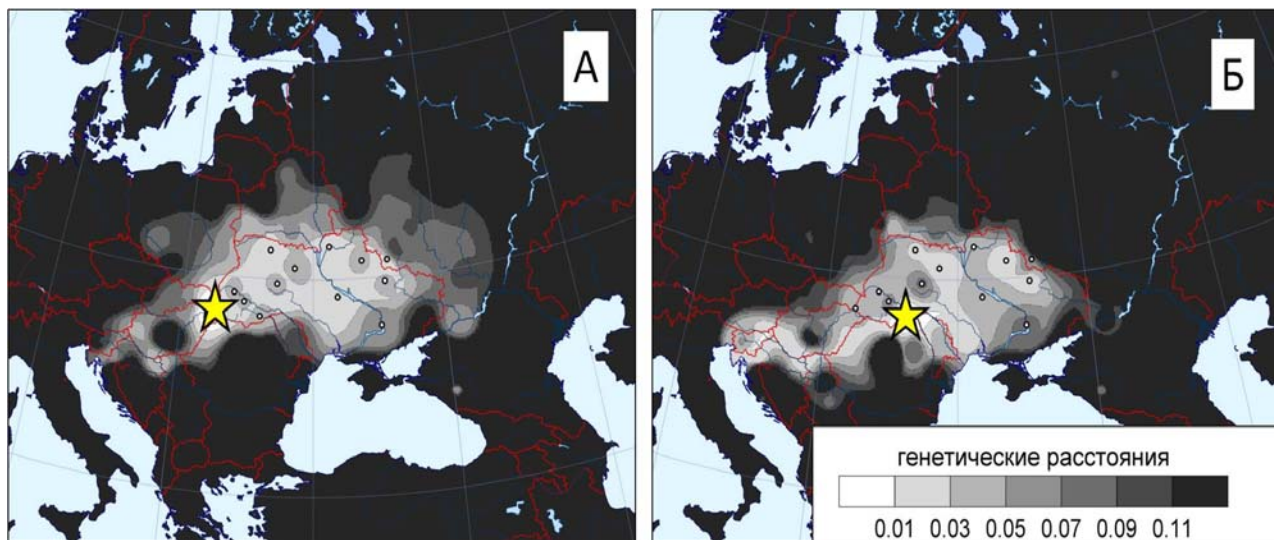


Рис. 4. Карты генетических расстояний от украинцев Закарпатской (А) и Черновицкой (Б) областей по данным о частотах гаплогрупп Y-хромосомы: реперные популяции обозначены звездочками; светлые тона соответствуют генетически близким регионам, темные – отдаленным

Выводы

Черновицкая и Закарпатская популяции украинцев, несмотря на краевое положение в этническом украинском ареале, сложную историю и существование в различных политических образованиях, по маркерам Y-хромосомы образуют единую область генетического сходства с остальными украинскими популяциями и являются частью цельного украинского генофонда.

Черновицкая популяция отличается от типичных популяций украинцев высокой частотой Y-хромосомной гаплогруппы I2a (P37.2) и пониженной частотой гаплогруппы R1a (M198). Такие генетические особенности, по-видимому, сформировались за счет включения генетических компонентов соседних молдаван и румын.

Карпаты являются географическим барьером для распространения ряда гаплогрупп Y-хромосомы на территории Восточной Европы. Они ограничивают поток N1c (M178) и R1a (M198) с северо-востока и распространение E1b (M78), R1b (M269), J (M304) и G (M201) с юго-запада.

Библиографические ссылки

Balanovsky, O., Dibirova, K., Dybo, A., Mudrak, O., Frolova, S., Pocheshkhova, E., Haber, M., Platt, D., Schurr, T., Haak, W., Kuznetsova, M., Radzhabov, M., Balaganskaya, O., Druzhinina, E., Zakharova, T., Hernanz, D., Zalloua, P., Koshel, S., Ruhlen, M., Renfrew, C., Wells, R.S., Tyler-Smith, C., Balanovska, E., The Genographic Consortium., 2011. Parallel evo-

- lution of genes and languages in the Caucasus region. *Mol. Biol. Evol.* 28(10), 2905–2920.
- Balanovsky, O., Rootsi, S., Pshenichnov, A., Kivisild, T., Churnosov, M., Evseeva, I., Pocheshkhova, E., Boldyreva, M., Yankovsky, N., Balanovska, E., VILLEMS, R., 2008. Two sources of the Russian patrilineal heritage in their Eurasian context. *Am. J. Hum. Genet.* 82(1), 236–250.
- Barbujani, G., Bertorelle, G., 2001. Genetics and the population history of Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98(1), 22–25.
- Battaglia, V., Fornarino, S., Al-Zahery, N., Olivieri, A., Pala, M., Myres, N.M., King, R.J., Rootsi, S., Marjanovic, D., Primorac, D., Hadziselimovic, R., Vidovic, S., Drobnic, K., Durmishi, N., Torroni, A., Santachiara-Benerecetti, A.S., Underhill, P.A., Semino, O., 2009. Y-chromosomal evidence of the cultural diffusion of agriculture in Southeast Europe. *Eur. J. Hum. Genet.* 17(6), 820–830.
- Chiaroni, J., Underhill, P., Cavalli-Sforza, L.L., 2009. Y chromosome diversity, human expansion, drift, and cultural evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106(48), 20174–20179.
- Cruciani, F., La Fratta, R., Trombetta, B., Santolamazza, P., Sellitto, D., Colomb, E.B., Dugoujon, J.M., Crivellaro, F., Benincasa, T., Pascone, R., Moral, P., Watson, E., Melegh, B., Barbujani, G., Fuselli, S., Vona, G., Zgradisnik, B., Assum, G., Brdicka, R., Kozlov, A.I., Efremov, G.D., Coppa, A., Novelletto, A., Scozzari, R., 2007. Tracing past human male movements in northern/eastern Africa and western Eurasia: New clues from Y-chromosomal haplogroups E-M78 and J-M12. *Mol. Biol. Evol.* 24(6), 1300–1311.
- Har'kov, V.N., Stepanov, V.A., Borinskaja, S.A., Kozhekbaeva, Z.M., Gusar, V.A., Grechanina, E.J., Puzyrev, V.P., Husnutdinova, J.K., Jankovskij, N.K., 2004. Struktura genofonda vostochnyh ukraincev po gaplogruppam Y-hromosomy [The gene pool structure of Eastern Ukrainians on Y chromosome haplogroups]. *Genetika* 40(3), 415–421 (in Russian).
- Jobling, M., Tyler-Smith, C., 2003. The human Y chromosome: An evolutionary marker comes of age. *Nat. Rev. Genet.* 4, 598–612.
- Karafet, T.M., Mendez, F.L., Meilerman, M.B., Underhill, P.A., Zegura, S.L., Hammer, M.F., 2008. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Res.* 18, 830–838.
- Kayser, M., Lao, O., Anslinger, K., Augustin, C., Bargel, G., Edlmann, J., Elias, S., Heinrich, M., Henke, J., Henke, L., Hohoff, C., Illing, A., Jonkisz, A., Kuzniar, P., Lebioda, A., Lessig, R., Lewicki, S., Maciejewska, A., Monies, D.M., Pawłowski, R., Poetsch, M., Schmid, D., Schmidt, U., Schneider, P.M., Stradmann-Bellinghausen, B., Szibor, R., Wegener, R., Wozniak, M., Zoledziewska, M., Roewer, L., Dobosz, T., Ploski, R., 2005. Significant genetic differentiation between Poland and Germany follows present-day political borders, as revealed by Y-chromosome analysis. *Hum. Genet.* 117, 428–443.
- Koshel, S., 2012. Geoinformation technologies in genegeography. In: *Mod. Geogr. Cartogr. Artic. Collect. Ed. Lure, I.K., Kravtsova, V.I.*, 158–166.
- Kushniarevich, A., Utevska, O., Chuhryaeva, M., Agdzhoyan, A., Dibirova, K., Uktveryte, I., Möls, M., Mulahasanovic, L., Pshenichnov, A., Frolova, S., Shanko, A., Metspalu, E., Reidla, M., Tambets, K., Tamm, E., Koshel, S., Zaporozhchenko, V., Atramentova, L., Kučinskas, V., Davydenko, O., Goncharova, O., Evseeva, I., Churnosov, M., Pocheshchova, E., Yunusbayev, B., Khusnutdinova, E., Marjanović, D., Rudan, P., Rootsi, S., Yankovsky, N., Endicott, P., Kassian, A., Dybo, A., Genographic Consortium, Tyler-Smith, C., Balanovska, E., Metspalu, M., Kivisild, T., VILLEMS, R., Balanovsky, O., 2015. Genetic heritage of the Balto-Slavic speaking populations: A synthesis of autosomal, mitochondrial and Y-chromosomal data. *PLoS One* 10(9), e0135820.
- Lappalainen, T., Laitinen, V., Salmela, E., Andersen, P., Huoponen, K., Savontaus, M.L., Lahermo, P., 2008. Migration waves to the Baltic sea region. *Ann. Hum. Genet.* 72(3), 337–348.
- Mielnik-Sikorska, M., Daca, P., Woźniak, M., Malyarchuk, B.A., Bednarek, J., Dobosz, T., Grzybowski, T., 2013. Genetic data from Y chromosome STR and SNP loci in Ukrainian population. *Forensic Sci. Int. Genet.* 7(1), 200–203.
- Myres, N.M., Rootsi, S., Lin, A.A., Järve, M., King, R.J., Kutuev, I., Cabrera, V.M., Khusnutdinova, E.K., Pshenichnov, A., Yunusbayev, B., Balanovsky, O., Balanovska, E., Rudan, P., Baldovic, M., Herrera, R.J., Chiaroni, J., Di Cristofaro, J., VILLEMS, R., Kivisild, T., Underhill, P.A., 2011. A major Y-chromosome haplogroup R1b Holocene era founder effect in Central and Western Europe. *Eur. J. Hum. Genet.* 19(1), 95–101.
- Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106, 283–292.
- Novelletto, A., 2007. Y chromosome variation in Europe: Continental and local processes in the formation of the extant gene pool. *Ann. Hum. Biol.* 34(2), 139–172.
- Perić, M., Lauc, L.B., Klarić, I.M., Rootsi, S., Janićijević, B., Rudan, I., Terzić, R., Colak, I., Kvesić, A., Popović, D., Sijacki, A., Behluli, I., Dordević, D., Efremovska, L., Bajec, D.D., Stefanović, B.D., VILLEMS, R., Rudan, P., 2005. High-resolution phylogenetic analysis of southeastern Europe traces major episodes of paternal gene flow among Slavic populations. *Mol. Biol. Evol.* 22, 1964–1975.
- Rębała, K., Martínez-Cruz, B., Tönjes, A., Kovacs, P., Stumvoll, M., Lindner, I., Büttner, A., Wichmann, H.E., Siváková, D., Soták, M., Quintana-Murci, L., Szczekowska, Z., Comas, D., Genographic Consortium, 2013. Contemporary paternal genetic landscape of Polish and German populations: From early medieval Slavic expansion to post-World War II resettlements. *Eur. J. Hum. Genet.* 21, 415–422.
- Rootsi, S., Myres, N.M., Lin, A.A., Järve, M., King, R.J., Kutuev, I., Cabrera, V.M., Khusnutdinova, E.K., Varendi, K., Sahakyan, H., Behar, D.M., Khusainova, R., Balanovsky, O., Balanovska, E., Rudan, P., Yepiskoposyan, L., Bahmanimehr, A., Farjadian, S., Kushniarevich, A., Herrera, R.J., Grugni, V., Battaglia, V., Nici, C., Crobu, F., Karachanak, S., Kashani, B.H., Houshmand, M., Sanati, M.H., Toncheva, D., Lisa, A., Semino, O., Chiaroni, J., Cristofaro, J.D., VILLEMS, R., Kivisild, T., Underhill, P.A., 2012. Distinguishing the co-ancestries of haplogroup G Y-chromosomes in the populations of Europe and the Caucasus. *Eur. J. Hum. Genet.* 20(12), 1275–1282.
- Rootsi, S., Zhivotovskiy, L.A., Baldovic, M., Kayser, M., Kutuev, I.A., Khusainova, R., Bermisheva, M.A., Gubina, M., Fedorova, S.A., Ilumäe, A.M., Khusnutdinova, E.K., Voevoda, M.I., Osipova, L.P., Stoneking, M., Lin, A.A., Ferak, V., Parik, J., Kivisild, T., Underhill, P.A., VILLEMS, R., 2007. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *Eur. J. Hum. Genet.* 15(2), 204–211.
- Underhill, P.A., Myres, N.M., Rootsi, S., Chow, C.T., Lin, A.A., Otiillar, R.P., King, R., Zhivotovskiy, L.A., Balanovsky, O., Pshenichnov, A., Ritchie, K.H., Cavalli-Sforza, L.L., Kivisild, T., VILLEMS, R., Woodward, S.R., 2007. New phylogenetic relationships for Y-chromosome haplogroup I: Reappraising its phylogeography and prehistory. In: Mellars, P., Boyle, K., Bar-Yosef, O., Stringer, C. (Eds). *Rethinking the human revolution*. McDonald Institute for Archaeological Research, Cambridge, UK. 33–42.
- Underhill, P.A., Myres, N.M., Rootsi, S., Metspalu, M., Zhivotovskiy, L.A., King, R.J., Lin, A.A., Chow, C.E., Semino, O., Battaglia, V., Kutuev, I., Järve, M., Chaubey, G., Ayub, Q., Mohyuddin, A., Mehdi, S.Q., Sengupta, S., Rogae, E.I., Khusnutdinova, E.K., Pshenichnov, A., Balanovsky, O.,

- Balanovska, E., Jeran, N., Augustin, D.H., Baldovic, M., Herrera, R.J., Thangaraj, K., Singh, V., Singh, L., Majumder, P., Rudan, P., Primorac, D., Villems, R., Kivisild, T., 2010. Separating the post-Glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a. *Eur. J. Hum. Genet.* 18(4), 479–484.
- Underhill, P.A., Passarino, G., Lin, A.A., Shen, P., Mirazon, L.M., Foley, R.A., Oefner, P.J., Cavalli-Sforza, L.L., 2001. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations. *Ann. Hum. Genet.* 65, 43–62.
- Utevska, O.M., Agdzhojan, A.T., Balanovska, E.V., Atramentova, L.A., Balanovsky, O.P., 2013. Istoki formirovaniya ukrain-skogo genofonda po dannym ob Y-hromosome [The origin of Ukrainian gene pool on Y-chromosomal data]. *Visnik Harkivs'kogo universitetu* 18(1079), 87–98 (in Russian).
- Utevska, O.M., Agdzhojan, A.T., Pshenichnov, A.S., Dibirova, H.D., Chuhraeva, M.I., Atramentova, L.A., Balanovska, E.V., Balanovsky, O.P., 2013. Shodstvo ukrainskih populjacij iz razlichnyh territorial'nyh podrazdelenij po markeram Y-hromosomy. [Similarity of Ukrainian populations from different regions revealed by Y-chromosomal markers]. *Fak-tory Jeksperimental'noj Jevoljucii Organizmov. Logos, Kiev.* 338–341 (in Russian).
- Utevska, O.M., Pshenichnov, A.S., Dibirova, H.D., Rootsi, S., Agdzhojan, A.T., Churnosov, M.I., Balanovska, E.V., Atramentova, L.A., Balanovsky, O.P., 2015. Shodstvo i razlichija genofondov ukrainskih i russkih populjacij Slo-bozhanshhiny po markeram Y-hromosomy [Gene pool similarities and differences between Ukrainians and Russians of Slobozhanshina on Y-chromosome data]. *Citologija i Ge-netika* 49(4), 40–50 (in Russian).
- Varzari, A., Kharkov, V., Simonova, K., Stepanov, V., Stephan, W., Weiss, E.H., Nikitin, A.G., Raicu, F., 2013. Paleo-Balkan and Slavic contributions to the genetic pool of Moldavians: Insights from the Y chromosome. *PLoS One* 8(1), e53731.
- Völgyi, A., Zalán, A., Szvetnik, E., Pamjav, H., 2009. Hungarian population data for 11 Y-STR and 49 Y-SNP markers. *Forensic Sci. Int. Genet.* 3(2), e27-8.
- Woźniak, M., Malyarchuk, B., Derenko, M., Vanecek, T., Lazur, J., Gomolcak, P., Grzybowski, T., 2010. Similarities and distinctions in Y chromosome gene pool of Western Slavs. *Am. J. Phys. Anthropol.* 142(4), 540–548.
- Y-Chromosome Consortium, 2002. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups. *Genome Res.* 12, 339–348.
- Yunusbayev, B., Metspalu, M., Järve, M., Kutuev, I., Rootsi, S., Metspalu, E., Behar, D.M., Varendi, K., Sahakyan, H., Khusainova, R., Yepiskoposyan, L., Khusnutdinova, E.K., Underhill, P.A., Kivisild, T., Villems, R., 2012. The Caucasus as an asymmetric semipermeable barrier to ancient human migrations. *Mol. Biol. Evol.* 29(1), 359–365.

Надійшла до редколегії 21.09.2015