

УДК 575.174:599

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РУССКОГО НАСЕЛЕНИЯ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Б. А. Малярчук, М. В. Деренко

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан
E-mail: malyarchuk@ibpn.ru*

Митохондриальные генофонды популяций Европы характеризуются высокой частотой (до 50%) гаплогруппы Н, субструктура которой практически не учитывалась в популяционных исследованиях. В настоящей работе представлены данные о распределении основных подгрупп гаплогруппы Н (Н*, Н1*, Н1а, Н1b, Н2*, Н2а1, Н4, Н5*, Н5а, Н6*, Н6а1, Н7, Н8, Н11а) в семи популяциях русского населения Восточной Европы (Тульской, Калужской, Владимирской, Ярославской, Псковской и Новгородской областей). Сопоставление полученных данных с результатами предыдущих исследований разнообразия Н-компонента мтДНК у русских Белгородской, Орловской и Нижегородской областей позволило расширить представления о филогеографии Н-подгрупп мтДНК в русских популяциях Восточной Европы. С помощью различных статистических подходов (анализ молекулярной дисперсии AMOVA, анализ медианных сетей) исследована генетическая дифференциация русских популяций. Обнаружено генетическое своеобразие русского населения Северо-Западного региона европейской части России.

Ключевые слова: митохондриальная ДНК, русские популяции, молекулярная филогеография, этногенез.

Одной из наиболее частых в Европе является митохондриальная гаплогруппа Н, частота которой в отдельных популяциях может достигать более 50%. Ранее в ряде работ предпринимались попытки классифицировать Н-типы митохондриальной ДНК (мтДНК), основываясь на данных об изменчивости нуклеотидных последовательностей гипервариабельного сегмента 1 (ГВС1) главной некодирующей области митохондриального генома (Helgason et al., 2000; Richards et al., 2000). Однако эти классификации не были надежными из-за высокого уровня гомоплазии в отдельных позициях ГВС1 (Finnila et al., 2001). Несколько более надежные данные о субструктуре гаплогруппы Н были получены с помощью комбинирования данных об изменчивости в первом и втором гипервариабельных сегментах, так как в ГВС2 имеется небольшое число достаточно стабильных маркеров подгрупп гаплогруппы Н (Finnila et al., 2001; Malyarchuk et al., 2002; Малярчук, 2002). Еще более оправданным является поиск маркеров, расположенных в кодирующих районах мтДНК, которые характеризуются более высокой стабильностью в сравнении с главной некодирующей об-

ластью (Finnila et al., 2001). Лишь в последние годы были обнаружены маркеры кодирующей области, позволяющие дифференцировать митохондриальную гаплогруппу Н на четыре подгруппы (Finnila et al., 2001; Herrnstadt et al., 2002). Доля этих четырех подгрупп во всем разнообразии Н-вариантов мтДНК, наблюдаемых в популяциях, составляет обычно менее 50%. Недавние исследования разнообразия гаплогруппы мтДНК с помощью комбинации методов секвенирования ДНК, аллель-специфической ПЦР и анализа рестрикционного полиморфизма кодирующих участков митохондриального генома позволили довести число подгрупп Н-мтДНК до пятнадцати (Н1-Н15) (Achilli et al., 2004; Loogvali et al., 2004; Quintans et al., 2004). Это дало возможность добиться более высокой степени разрешения субструктуры группы Н в европейских популяциях.

Целью настоящей работы является исследование субструктуры митохондриальной группы Н у русских и анализ генетической дифференциации популяций русского населения Восточной Европы. Для этого проведено типирование рестрикционных вариантов, определяющих основные подгруппы группы Н (Н*, Н1*, Н1а, Н1b, Н2*, Н2а1, Н4, Н5*, Н5а, Н6*, Н6а1, Н7, Н8, Н11а), в семи

русских популяциях. Полученные данные сопоставлены с результатами предыдущих исследований разнообразия H-компонента мтДНК у русских, что позволило получить новые сведения об истории формирования популяционных генофонов русского населения Восточной Европы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проанализированы 211 образцов мтДНК, относящихся к гаплогруппе H и представляющих русское население Тульской, Калужской, Владимирской, Ярославской, Псковской и Новгородской областей. Население Новгородской области представлено двумя выборками (г. Великий Новгород и с. Волот, расположенное вблизи от границы с Псковской областью). Размеры проанализированных выборок приводятся в табл. 1. Сбор биологического материала (цельной крови) осуществлялся на базе областных станций переливания крови от индивидуумов русской национальности, проживающих в различных населенных пунктах соответствующих областей России.

В настоящей работе субтипировались H-образцы мтДНК в соответствии со схемой анализа, представленной в табл. 2. Скрининг полиморфных сайтов, определяющих основные подгруппы H-мтДНК, проводился посредством анализа рестрикционного полиморфизма участков мтДНК, амплифицированных в полимеразной цепной реакции, с использованием праймеров, предложенных в работах (Togroni et al., 1996; Finnila et al., 2000). Рестрикционные фрагменты фракционировались электрофоретически в 8%-ных полиакриламидных гелях. Для детекции ДНК использовалась окраска гелей бромистым этидием с последующей визуализацией ДНК в УФ-свете. Полиморфизм учитывался по наличию (+) и отсутствию (-) сайтов рестрикции.

Для сравнительного анализа использовали данные о распределении подгрупп гаплогруппы H в популяциях русского населения Орловской, Белгородской и Нижегородской областей (Loogvali et al., 2004). Матрицы частот групп мтДНК применяли для кластерного анализа, позволяющего

Таблица 1. Распространенность подгрупп митохондриальной группы H в популяциях русского населения Восточной Европы

Table 1. The distribution of mitochondrial haplogroup H subgroups in the Russian populations of Eastern Europe

Подгруппа мтДНК	Популяция									
	Калуга	Тула	Владимир	Псков	Ярославль	Белгород*	Орел*	Нижний Новгород*	Великий Новгород	Волот
H*	9 (0,33)	13 (0,3)	7 (0,28)	9 (0,3)	6 (0,3)	10 (0,4)	11 (0,31)	10 (0,31)	14 (0,42)	10 (0,30)
H1*	5 (0,19)	7 (0,16)	5 (0,2)	6 (0,2)	3 (0,15)	4 (0,16)	8 (0,26)	9 (0,28)	5 (0,15)	7 (0,21)
H1a	0	1 (0,02)	3 (0,12)	3 (0,1)	1 (0,05)	0	2 (0,06)	1 (0,03)	1 (0,03)	4 (0,12)
H1b	2 (0,07)	1 (0,02)	2 (0,08)	2 (0,07)	1 (0,05)	2 (0,08)	3 (0,1)	3 (0,09)	2 (0,06)	0
H2*	0	1 (0,02)	0	2 (0,07)	0	1 (0,04)	1 (0,03)	1 (0,03)	1 (0,03)	0
H2a1	0	2 (0,05)	5 (0,2)	1 (0,03)	0	1 (0,04)	0	3 (0,09)	4 (0,12)	2 (0,06)
H4	0	0	0	0	1 (0,05)	0	1 (0,03)	1 (0,03)	0	0
H5*	2 (0,07)	3 (0,07)	1 (0,04)	2 (0,07)	3 (0,15)	1 (0,04)	0	0	0	0
H5a	3 (0,11)	5 (0,12)	0	3 (0,1)	1 (0,05)	1 (0,04)	2 (0,06)	1 (0,03)	0	3 (0,09)
H6*	0	3 (0,07)	0	0	0	0	1 (0,03)	0	0	0
H6a1	0	1 (0,02)	0	1 (0,03)	1 (0,05)	2 (0,08)	1 (0,03)	3 (0,09)	2 (0,06)	3 (0,09)
H7	1 (0,04)	1 (0,02)	1 (0,04)	0	1 (0,05)	0	1 (0,03)	0	1 (0,03)	1 (0,03)
H8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
H11a	5 (0,19)	5 (0,12)	1 (0,04)	1 (0,03)	2 (0,1)	3 (0,12)	4 (0,13)	0	3 (0,09)	3 (0,09)
H, в целом	27	43	25	30	20	25	35	32	33	33
Общий размер выборки	71	73	72	68	41	67	76	74	79	78

Примечание. Данные, помеченные звездочкой, опубликованы нами ранее (Loogvali et al., 2004). В скобках приводится относительная частота подгрупп гаплогруппы H.

определять кластеры популяций, характеризующихся наиболее высоким генетическим сходством. Для этого использовали метод K-means clustering (пакет программ STATISTICA/w 5.0). Степень генетической дифференциации популяций оценивали с помощью анализа F-статистик (анализ молекулярной дисперсии AMOVA, пакет программ Arlequin 2.0) (Schneider et al., 2000). Достоверность попарных межпопуляционных значений F_{st} тестировали с помощью непараметрического пермутационного подхода (1000 пермутаций). Межпопуляционные различия оценивали также с помощью точного теста на популяционную дифференциацию (Rousset, Raymond, 1995). Данный подход позволяет тестировать нулевую гипотезу о панмиксии популяций с помощью анализа марковских цепей.

Матрицу значений попарных эвклидовых расстояний между популяциями (на основании данных о распределении частот кластеров мтДНК) использовали для анализа пространственного расположения популяций с помощью метода многомерного шкалирования (пакет программ STATISTICA/w 5.0).

Для реконструкции филогенетических взаимоотношений в пределах монофилиетических кластеров ДНК применяли метод медианных сетей, позволяющий совмещать в одном графе альтернативные филогенетические деревья, построенные с помощью метода максимальной парсимонии (Bandelt et al., 1995). Для определения степени межпопуляционного генетического сходства

использовали анализ распределения идентичных и гомологичных типов мтДНК (Малярчук, 2001). На первом этапе проводили кластеризацию последовательностей мтДНК в монофилиетические кластеры с помощью метода медианных сетей, а затем учет идентичных ($i = 0$) и гомологичных ($i = 1$) последовательностей ГВС1 в различных популяциях (где i – число нуклеотидных различий между сравниваемыми типами мтДНК).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Субструктура гаплогруппы Н у русских

Митохондриальная гаплогруппа Н характеризуется рестрикционным вариантом -7025 AluI. Проведенные нами исследования полиморфизма мтДНК в популяциях русского населения Восточной Европы показали, что частота гаплогруппы Н варьирует в широком диапазоне – от 59% (в тульской популяции) до 35% (во владимирской популяции) (см. табл. 1). Результаты рестрикционного анализа маркеров подгрупп гаплогруппы Н в совокупности с данными о нуклеотидных последовательностях ГВС1 этих образцов мтДНК позволили определить распространенность монофилиетических подгрупп Н1а, Н1б, Н2а1, Н4, Н5а, Н6а1, Н7, Н8, Н11а и парафилиетических подгрупп Н*, Н1*, Н2*, Н5* и Н6* в десяти популяциях русского населения (см. табл. 1).

Подгруппа Н1 (Н1*+Н1а+Н1б) у русских в среднем составляет 32% от числа всех Н-типов,

выявленных в различных популяциях. По литературным данным известно, что подгруппа Н1 наиболее распространена (~46%) на юго-западе Европы у басков, испанцев и португальцев, в то время как в популяциях Ближнего Востока ее относительная частота в среднем составляет всего 6% (Achilli et al., 2004; Loogvali et al., 2004; Quintans et al., 2004). В состав Н1 входят подгруппы Н1а и Н1б, распространенные с наиболее высокими частотами в популяциях Центральной и Восточной Европы (Малярчук, 2002; Loogvali et al., 2004). Максимальная частота подгруппы Н1а зарегистрирована у финнов (ее доля в Н-компоненте составляет 13%), однако разнообразие выше в популяциях Центральной Европы (у поляков, немцев, австрийцев). В изученных русских популяциях наиболее высокой распространенностью

Таблица 2. Полиморфные варианты, определяющие подгруппы митохондриальной группы Н у населения Евразии

Table 2. Polymorphic variants defining the mitochondrial haplogroup N subgroups in the Europeans

Подгруппа мтДНК	Варианты полиморфизма
Н1*	3010А (-3007Bsh1236I)
Н1а	3010А (-3007Bsh1236I), 73G (+73Alw44I), 16162G
Н1б	3010А (-3007Bsh1236I), 16189С, 16356С
Н2*	4769А (+4769AluI)
Н2а	4769А (+4769AluI), 951А (-951MboI)
Н2а1	4769А (+4769AluI), 951А (-951MboI), 16354Т
Н4	5004С (-5003DdeI)
Н5*	16304С
Н5а	4336С (+4332AvaII), 16304С
Н6*	16362С, 16482G (+16478DdeI), 239С
Н6а1	16362С, 16482G (+16478DdeI), 239С, 9380А (-9380Hin6I)
Н7	4793G (+4793HaeIII)
Н8	16362С, 16288С, 13101АС (+13100RsaI)
Н11а	8448С (-8446SspI), 13759А (-13757АсiI), 16311С

Примечание. Показаны варианты полиморфизма в отличие от кембриджской референтной последовательности мтДНК согласно (Anderson et al., 1981). В скобках приводятся соответствующие варианты рестрикционного полиморфизма.

подгруппы Н1а характеризуются русские Владимирской, Псковской и Новгородской (с. Волот) областей (см. табл. 1).

Подгруппа Н1b отмечена во многих европейских популяциях, однако наиболее высокие ее частоты характерны для населения Восточной Европы (русских, эстонцев), а наиболее высокое разнообразие зарегистрировано у немцев и австрийцев (Малярчук, 2002). Частота подгруппы Н2 также выше в популяциях восточной части Европы (у русских, финнов, эстонцев), чем западной (Loogvali et al., 2004). Наиболее высокие частоты подгруппы Н2а1 характерны для русских (до 20% в Н-компоненте, как во владимирской популяции, см. табл. 1), однако разнообразие этой подгруппы мтДНК выше у финнов (Малярчук, 2002). Между тем в финно-угорских популяциях Поволжья распространенность подгруппы Н2а1 низкая – лишь в мордовской популяции она обнаружена с частотой 7% в пределах Н-компонента генофонда (Бермишева и др., 2002).

Подгруппы Н4 и Н7 распространены в русских популяциях, как и в других европейских популяциях, с низкими частотами. Подгруппа Н5 выявлена с наиболее высокими частотами (до 16% в Н-компоненте) в популяциях Балканского полуострова (Loogvali et al., 2004). Однако отметим, что у русских и финнов частота этой подгруппы также высока (в среднем до 12% в Н-компоненте). Из изученных русских популяций наиболее высокие частоты подгруппы Н5 (более 17%) выявлены в калужской, тульской, псковской и ярославской выборках (см. табл. 1). Максимальные частоты подгруппы Н6 (8–10% в Н-компоненте) отмечены в популяциях Балканского полуострова и Ближнего Востока (Loogvali et al., 2004), хотя и в некоторых русских популяциях (тульской, белгородской, нижегородской и волотовской) доля этой подгруппы довольно высока (см. табл. 1). Подгруппа Н11 распространена преимущественно в популяциях Восточной и Центральной Европы, достигая высоких частот (более 8% в Н-компоненте) в генофондах русских, поляков, словаков, финнов, коми (см. табл. 1 и работы: Бермишева и др., 2002; Meinila et al., 2000; Loogvali et al., 2004). Однако наиболее высоким разнообразием Н11-подгруппы мтДНК характеризуются поляки (Малярчук, 2002).

Данные табл. 1 свидетельствуют о том, что гаплогруппа Н у русских представлена подгруппами, характеризующимися гетерогенным распределением частот в популяциях. Однако сравнительный анализ распределения частот Н-подгрупп показал отсутствие достоверной межпопуляционной дифференциации как с помощью анализа F-статистики, так и точного теста ($p > 0,7$). Применение кластерного анализа показало, что изученные выборки русского населения достоверно кластеризуют-

ся в три группы: {Владимир, Нижний Новгород, Псков, Волот}, {Тула, Ярославль, Орел, Калуга} и {Белгород, Великий Новгород}. Межгрупповые различия обусловлены различиями по распространенности подгрупп Н2а1 ($p = 0,035$) и Н11а ($p = 0,04$). Владимирская, нижегородская и новгородская выборки отличаются также от остальных русских популяций низкой частотой подгруппы Н5. Отметим, что подобные особенности, отличающие популяции Владимирской, Нижегородской и Новгородской областей, и в меньшей степени Псковской области (только по Н11а), от остальных русских популяций, сближают первых с финно-угорскими популяциями. Это свидетельствует, по всей видимости, о различной степени участия финно-угорских племен в формировании русского населения различных регионов Восточной Европы.

Дифференциация популяций русского населения Восточной Европы

Проведенные ранее исследования показали существование низкого уровня генетической дифференциации популяций русского населения по данным об изменчивости мтДНК. В значениях F-статистики дифференциация составляет всего примерно 0,5%, но не всегда бывает статистически значимой (последнее во многом зависит от числа и качественного состава сравниваемых популяций) (Малярчук, 2002; Malyarchuk et al., 2004). Отметим, что во всех предыдущих исследованиях дифференциации русских популяций субструктура гаплогруппы Н не учитывалась, а она, в принципе, может повлиять на результаты статистического анализа. В настоящей работе мы проводим анализ межпопуляционной дифференциации как без учета, так и с учетом субструктуры группы Н в десяти популяциях русского населения. Исследование показало, что учет субструктуры группы Н влияет на оценки генетического разнообразия в популяциях (табл. 3). Так, среднее значение разнообразия h без учета Н-подгрупп составляет $0,78 \pm 0,05$, а с учетом субструктуры группы Н увеличивается до $0,94 \pm 0,01$. Примечательно, что во втором случае межпопуляционные различия по степени генетического разнообразия практически исчезают, отклонение от среднего значения h составляет всего 0,009 (см. табл. 3).

Учет субструктуры группы Н повлиял и на расчеты F-статистик. Без учета Н-субструктуры значение межпопуляционной дифференциации составляет 0,38% ($p = 0,084$), с учетом субструктуры оно уменьшается до 0,02% ($p = 0,417$). В обоих случаях межпопуляционная дифференциация русских популяций статистически недостоверна.

Анализ попарных Fst-дистанций (табл. 4) выявил, что увеличение числа сравниваемых кластеров мтДНК за счет Н-подгрупп привело к сни-

Таблица 3. Генетическое разнообразие митохондриальных генофондов русских популяций с учетом и без учета субструктуры группы H
Table 3. Genetic diversity of mitochondrial gene pools of the Russian populations with and without the haplogroup H substructure

Популяция	Генетическое разнообразие, h	
	без учета субструктуры группы H	с учетом субструктуры группы H
Белгород	0,83±0,04	0,94±0,01
Калуга	0,82±0,04	0,94±0,01
Нижний Новгород	0,79±0,05	0,94±0,01
Орел	0,76±0,05	0,94±0,01
Псков	0,77±0,04	0,93±0,01
Тула	0,65±0,06	0,94±0,01
Владимир	0,85±0,03	0,95±0,01
Великий Новгород	0,80±0,04	0,93±0,01
Волот	0,81±0,04	0,95±0,01
Ярославль	0,75±0,07	0,96±0,02
Среднее значение h	0,78±0,05	0,94±0,01
Среднее квадратичное отклонение	0,054	0,009

жению числа пар достоверно различающихся русских популяций. Анализ межпопуляционной дифференциации с помощью точного теста показал, что русские популяции в целом не отличаются друг от друга по композиции групп мтДНК – и без учета, и с учетом субструктуры группы H ($p = 0,13 \pm 0,08$ и $0,20 \pm 0,08$). Между тем результаты

генетического родства между различными региональными выборками русского населения мы реконструировали филогенетические взаимоотношения типов мтДНК с помощью метода медианных сетей и провели поиск идентичных и гомологичных типов мтДНК при всех попарных межпопуляционных сравнениях.

точного теста свидетельствуют о некоторой обособленности владимирской выборки от других популяций (тульской, калужской, псковской и двух новгородских выборок) в том случае, когда в анализе учитывается субструктура группы H. Применение кластерного анализа показало существование трех групп популяций: {Орел, Тула, Нижний Новгород, Волот}, {Калуга, Владимир, Ярославль} и {Белгород, Псков, Великий Новгород}. Примечательно, что белгородская популяция кластеризуется с популяциями Северо-Западного региона и по результатам анализа многомерного шкалирования генетических дистанций (см. рисунок).

Для получения более детальной информации о степени ге-

Таблица 4. Генетическая дифференциация русских популяций по данным о распределении частот групп мтДНК

Table 4. Genetic differentiation of the Russian populations based on distribution of the mtDNA haplogroups frequencies

Популяция	Белгород	Орел	Тула	Калуга	Владимир	Ярославль	Нижний Новгород	Псков	Великий Новгород	Волот
Белгород	0	0	0	0	0,005	0	0	0	0	0,001
Орел	0	0	0	0	0,003	0	0	0	0	0
Тула	0,027*	0,004	0	0	0,008 (*)	0	0	0,010*	0,006	0
Калуга	0	0	0,018*	0	0,004 (*)	0	0	0,006	0,003	0,001 (*)
Владимир	0,002	0,007	0,037*	0	0	0,002	0,002	0,009*(*)	0,011*(*)	0,005 (*)
Ярославль	0,003	0	0,001	0	0,009	0	0	0,001	0 (*)	0
Нижний Новгород	0	0	0,010	0	0,004	0	0	0	0	0
Псков	0	0	0,027*(*)	0,006	0,013	0,003 (*)	0	0	0	0,008 (*)
Великий Новгород	0	0	0,024*(*)	0	0,011 (*)	0,001	0	0	0	0,006
Волот	0	0	0,016*	0 (*)	0,006 (*)	0	0	0,009 (*)	0,004	0

Примечание. Над диагональю приводятся значения F_{st} с учетом субструктуры группы H, под диагональю – без ее учета. Звездочками отмечены достоверные межпопуляционные различия ($p < 0,05$). Звездочками в скобках показаны достоверные межпопуляционные различия ($p < 0,05$) по результатам использования точного теста на дифференциацию популяций.

Измерение 2

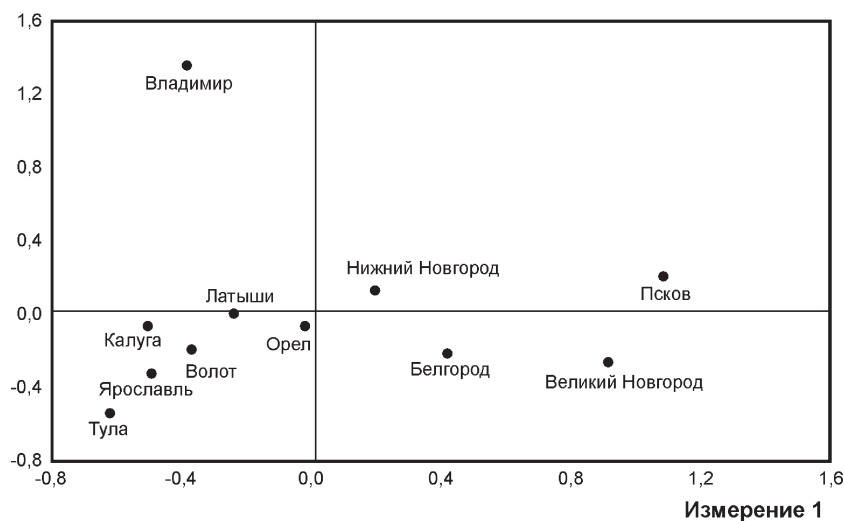


Таблица 5. Максимальное сходство между русскими популяциями по результатам анализа медианных сетей типов мтДНК

Table 5. A maximum similarity between the Russian populations based on results of analysis of mtDNA haplotypes median networks

Популяция	Популяции и количество (в скобках) совпадающих идентичных и гомологичных типов мтДНК
Псков	Тула (31), Орел (31), Великий Новгород (31)
Великий Новгород	Волот (32), Псков (31), Белгород (31)
Волот	Великий Новгород (32), Тула (27), Псков (26)
Белгород	Великий Новгород (31), Псков (29), Тула (28)
Орел	Калуга (35), Псков (31)
Тула	Псков (31), Калуга (29), Орел (28), Белгород (28)
Калуга	Орел (35), Тула (29)
Ярославль	Белгород (20), Калуга (19), Псков (19)
Владимир	Тула (25), Орел (25), Белгород (25)
Нижний Новгород	Псков (30), Тула (27), Калуга (27)

Таблица 6. Специфичность митохондриальных генофондов популяций Северо-Западного региона России

Table 6. Specificity of mitochondrial gene pools of populations in the northwestern areas of Russia

Группа мтДНК	Нуклеотидная последовательность ГВС1	Популяция
H1a	16162	Волот, Великий Новгород, Псков, Нижний Новгород, Ярославль
R1	16311	Волот, Великий Новгород
J	16069-16126-16290	Волот, Великий Новгород, Псков
V	16183-16298	Волот, Великий Новгород
U5a	16192-16256-16399	Волот, Великий Новгород, Псков
U8	16342	Великий Новгород, Псков
U8	16146-16342	Волот, Великий Новгород, Нижний Новгород

Примечание. В нуклеотидных последовательностях ГВС1 показаны номера позиций, которые отличаются транзициями от референтной кембриджской последовательности мтДНК.

Расположение русских популяций в двухмерном пространстве по данным анализа многомерного шкалирования попарных межпопуляционных дистанций. Русские популяции обозначены по названию городов. Для соблюдения генетического масштаба в анализ добавлена выборка латышей по данным работы (Pliss et al., 2006)

Location of Russian populations in two-dimensional space based on multidimensional scaling analysis of pairwise between-population distances. Samples of the Latvian researchers (Pliss et al., 2006) was added into this analysis for genetical scale maintaining

В табл. 5 приводятся данные о выявленных максимумах генетического сходства между популяциями. В этом случае также наблюдается тенденция проявления генетического сходства между популяциями юго-западной части европейской России и Северо-Западного региона. Так, все северо-западные популяции (псковская и две новгородские) проявляют сходство как друг с другом, так и с более южными популяциями – белгородской, орловской и тульской. Между тем анализ медианных сетей показал, что северо-западные русские популяции характеризуются заметным генетическим своеобразием. Оно проявляется прежде всего в присутствии в их популяционных генофондах комбинаций редких гаплотипов мтДНК, относящихся к кластерам H1a, R1, J, V, U5a и U8 (табл. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты предыдущих наших исследований показали, что дифференциация материнских генетических линий у русского населения не очень высока. Тем не менее статистический анализ позволил установить, что в Восточной Европе русские популяции дифференцируются на две зоны (юго-за-

падную и северо-восточную), различающиеся по степени выраженности центральноевропейского генетического компонента (Malyar-chuk et al., 2004; Мальярчук, Деренко, 2005). Лишь популяции южной и западной частей восточноевропейского ареала русских характеризуются преобладанием центральноевропейских линий мтДНК. Результаты настоящей работы позволили в еще большей степени прояснить характер генетической дифференциации русских популяций, поскольку в рамках настоящего исследования существенно увеличена степень разрешения структуры митохондриального генофонда благодаря анализу субструктуры группы H – самой частой гаплогруппы мтДНК у населения Европы. Кроме того, в научный оборот введены данные об изменчивости мтДНК в двух популяциях Новгородской области – региона, крайне важного для понимания этногенеза русского народа.

Известно, что в средневековье Древнерусское государство расширялось посредством колонизации северо-восточных территорий, где строились русские города и заставы, заселяемые восточными славянами «из разных мест, из разных племен» (Соловьев, 1990). Благодаря такому характеру миграций славянское население Руси издревле различалось – из Руси древней, юго-западной, оно продвигалось в Русь новую, северо-восточную, где смешивалось с автохтонным балтским и финно-угорским населением. Историки считают также, что до IX в. н. э. в Восточной Европе существовали два территориальных массива славян (область юго-западной Руси и псковско-новгородская), объединение которых привело к созданию Древнерусского государства (Александров, Янин, 1987). Таким образом, исторические сведения, археологические и лингвистические данные свидетельствуют об антропологической и, по-видимому, генетической гетерогенности исходного населения, ставшего основой русского народа. По всей видимости, выявленные нами генетические различия между населением юго-западной и северо-восточной зон являются подтверждением этой гипотезы. Между тем население Новгородской и Псковской областей характеризуется генетическим своеобразием, обусловленным, по-видимому, родством с балтийскими славянами. Этот аспект генетической истории славян еще совершенно не изучен, хотя имеются достаточно надежные историко-археологические свидетельства контактов между славянским населением Польского Поморья, Прибалтики и Русского Северо-Запада в эпоху раннего средневековья (Седов, 1979; Александров, Янин, 1987).

Отметим, что результаты исследований разнообразия мужских линий, определяемых Y-хромосомой, свидетельствуют о генетической близости

русского населения Новгородской области, территориально относящегося к северорусской этнографической зоне, к курской популяции, представляющей южнорусское население (Хрунин и др., 2005). Обнаруженное нами генетическое сходство по распределению материнских линий мтДНК между населением Северо-Западного региона и более южных территорий России также свидетельствует о южно-русских истоках некоторой части их генофондов.

Авторы благодарны А. В. Лункиной и Г. А. Денисовой (ИБПС ДВО РАН), С. Ю. Рычкову и И. Ю. Морозовой (ИОГен им. Н. И. Вавилова РАН) за помощь в проведении данного исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 03-04-48162) и программы фундаментальных исследований Российской академии наук «Динамика генофондов растений, животных и человека».

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. А., Янин В. Л. Предисловие // Ключевский В. О. Сочинения : в 9 т. Т. 1. Курс русской истории. Ч. 1. – М. : Мысль, 1987. – 430 с.
- Бермишева М., Тамбетс К., Виллемс Р., Хуснутдинова Э. Разнообразие гаплогрупп митохондриальной ДНК у народов Волго-Уральского региона России // Молекуляр. биология. – 2002. – Т. 36, № 6. – С. 990–1001.
- Мальярчук Б. А. Дифференциация славян и их генетическое положение среди народов Евразии по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. – 2001. – Т. 37, № 12. – С. 1705–1712.
- Мальярчук Б. А. Изменчивость митохондриального генома человека в аспекте генетической истории славян : дис. ... д-ра биол. наук. – Магадан, 2002. – 480 с.
- Мальярчук Б. А., Деренко М. В. Молекулярная генетика о происхождении и дифференциации славян // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2005. – № 2. – С. 17–24.
- Седов В. В. Происхождение и ранняя история славян. – М. : Наука, 1979. – 157 с.
- Соловьев С. М. Чтения и рассказы по истории России. – М. : Правда, 1990. – 768 с.
- Хрунин А. В., Бебякова Н. А., Иванов В. П. и др. Полиморфизм микросателлитов Y-хромосомы в русских популяциях севера и юга России на примере Курской и Архангельской областей // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 8. – С. 1125–1131.
- Achilli A., Rengo C., Magri C. et al. The molecular dissection of mtDNA haplogroup H confirms that the Franco-Cantabrian glacial refuge was a major source for the European gene pool // Am. J. Hum. Genet. – 2004. – Vol. 75. – P. 910–918.
- Anderson S., Bankier A. T., Barrell B. G. et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome // Nature. – 1981. – Vol. 290. – P. 457–465.
- Bandelt H.-J., Forster P., Sykes B. C., Richards M. B. Mitochondrial portraits of human populations using median networks // Genetics. – 1995. – Vol. 141. – P. 743–753.
- Finnila S., Hassinen I., Ala-Kokko L., Majamaa K. Phylogenetic network of the mtDNA haplogroup U in Northern Finland based on sequence analysis of the

complete coding region by conformation-sensitive gel electrophoresis // *Am. J. Hum. Genet.* – 2000. – Vol. 66. – P. 1017–1026.

Finnila S., Lehtonen M. S., Majamaa K. Phylogenetic network for European mtDNA // *Am. J. Hum. Genet.* – 2001. – Vol. 68. – P. 1475–1484.

Helgason A., Sigurdardottir S., Gulcher J. R. et al. mtDNA and the origin of the Icelanders: Deciphering signals of recent population history // *Am. J. Hum. Genet.* – 2000. – Vol. 66. – P. 999–1016.

Herrnstadt C., Elson J. L., Fahy E. et al. Reduced-median-network analysis of complete mitochondrial DNA coding-region sequences for the major African, Asian and European haplogroups // *Am. J. Hum. Genet.* – 2002. – Vol. 70. – P. 1152–1171.

Loogvali E.-L., Roostalu U., Malyarchuk B. A. et al. Disuniting uniformity: a pied cladistic canvas of mtDNA haplogroup H in Eurasia // *Mol. Biol. Evol.* – 2004. – Vol. 21. – P. 2012–2021.

Malyarchuk B., Derenko M., Grzybowski T. et al. Differentiation of mitochondrial DNA and Y chromosome in Russian populations // *Hum. Biol.* – 2004. – Vol. 76. – P. 877–900.

Malyarchuk B. A., Grzybowski T., Derenko M. V. et al. Mitochondrial DNA variability in Poles and Russians // *Ann. Hum. Genet.* – 2002. – Vol. 66. – P. 261–283.

Meinila M., Finnila S., Majamaa K. Evidence for mtDNA admixture between the Finns and the Saami // *Hum. Hered.* – 2000. – Vol. 52. – P. 160–170.

Pliss L., Tambets K., Loogvali E.-L. et al. Mitochondrial DNA portrait of Latvians: Towards the understanding of the genetic structure of Baltic-speaking populations // *Ann. Hum. Genet.* – 2006. – (In press).

Quintans B., Alvarez-Iglesias V., Salas A. et al. Typing of mitochondrial DNA coding region SNPs of forensic and anthropological interest using SnaPshot minisequencing // *Forensic Sci. Int.* – 2004. – Vol. 140. – P. 251–257.

Richards M., Macaulay V., Hickey E. et al. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool // *Am. J. Hum. Genet.* – 2000. – Vol. 67. – P. 1251–1276.

Rousset F., Raymond M. Testing heterozygote excess and deficiency // *Genetics.* – 1995. – Vol. 140. – P. 1413–1419.

Schneider S., Roessli D., Excoffier L. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis / University of Geneva, Genetics and Biometry Laboratory. – 2000.

Torroni A., Huoponen K., Francalacci P. et al. Classification of European mtDNAs from an analysis of three European populations // *Genetics.* – 1996. – Vol. 144. – P. 1835–1850.

Поступила в редакцию 13.02.2006 г.

GENETIC DIFFERENTIATION OF THE RUSSIAN POPULATIONS IN EASTERN EUROPE

B. A. Malyarchuk, M. V. Derenko

Mitochondrial gene pools of the European populations are characterized by high frequency (up to 50%) of haplogroup H, the substructure of which has not been practically taken into account in population studies. This paper contains data on distribution of major subgroups of haplogroup H (H*, H1*, H1a, H1b, H2*, H2a1, H4, H5*, H5a, H6*, H6a1, H7, H8, H11a) in seven Russian populations of Eastern Europe (Tula, Kaluga, Vladimir, Yaroslavl, Pskov and Novgorod regions). Comparison of these data with results of previous studies on mtDNA H-component diversity in the Russians from Belgorod, Orel and Nizhny Novgorod has allowed extending our knowledge about phylogeography of mtDNA haplogroup H subgroups in the Russian populations of Eastern Europe. Different statistical approaches (analysis of AMOVA molecular variation and analysis of median networks) were used in order to examine the genetic differentiation of the Russian populations. Genetic peculiarity of the Russian populations has been established for the northwestern areas of European Russia.

Key words: mitochondrial DNA, Russian populations, molecular phylogeography, ethnogenesis.