

УДК 575.22:599.9

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК У КЕТОВ И НГАНАСАН В СВЯЗИ С ПЕРВОНАЧАЛЬНЫМ ЗАСЕЛЕНИЕМ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

© 2002 г. О. А. Дербенева¹, Е. Б. Стариковская¹, Н. В. Володько¹,
Д. С. Уоллес², Р. И. Сукерник¹

¹Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук,
Новосибирск 630090; факс: (3832) 233-1278; e-mail: sukernik@bionet.nsc.ru

²Центр молекулярной медицины, Университет Эмори, Атланта 30322, США; факс: (404) 727-8367

Поступила в редакцию 29.04.2002 г.

Окончательный вариант получен 24.06.2002 г.

Изучали изменчивость митохондриальной ДНК (мтДНК) у 38 кетов и 24 нганасан – коренных жителей енисейского севера и Таймыра. Результаты сопоставили с аналогичными данными, полученными при анализе 59 кондинских и 39 сосьвинских манси. В совокупности митохондриальный генофонд манси, нганасан и кетов отличается уникальной комбинацией европейских (H, H2, H3, H8, U2, U2, U4, U5, U7, J2, W) и азиатских (A, C, D, Z) мтДНК-гаплогрупп. Особенности их географического распределения и результаты филогенетической реконструкции свидетельствуют в пользу гипотезы генетического следа, оставленного в Восточном Приуралье и прилегающих районах Сибири ранними миграциями из Передней Азии.

Археологические свидетельства первоначального заселения территории к востоку от Уральских гор кочевыми группами охотников на мамонта и другую плейстоценовую фауну 40–45-тысячелетней давности хорошо документированы [1, 2]. Последующие волны миграции пришлись на период после окончания ледникового времени (~11 тыс. лет назад), ознаменовавшегося сменой ландшафтов, флоры и фауны, когда речные долины Оби и Енисея были освоены полуседлыми племенами рыболовов и охотников. С течением времени они подверглись значительной ассимиляции или были оттеснены еще дальше к северу популяциями, которые формировались в климатически более благоприятных районах Южной Сибири. К приходу первых русских в Сибирь в XVI в. лишь некоторые популяции охотничье-собирательского типа сохранились в виде антропологических изолятов, которые в настоящее время переживают стадию полного распада и ассимиляции [2–5]. В связи с этим остатки их уникальных генофондов представляют собой бесценный источник генетической информации, важный не только для анализа молекулярной эволюции популяций Северной Евразии, но и для реконструкции эволюционной истории человека как вида [6].

Ранее нами было показано, что мтДНК-генофонд сибирских эскимосов и алеутов Командорских островов состоит из крайне ограниченного числа мтДНК-гаплотипов, принадлежащих всего одной–двум филетическим линиям, гаплогруппам

(А и/или D соответственно), из общего числа четырех главных гаплогрупп (А, В, С и D), характерных для коренных жителей Америки [7, 8]. Значительное генетическое разнообразие найдено у чукчей Чукотки (гаплогруппы А, С и D) и особенно у коряков и тельменов Камчатки, содержащих помимо гаплогрупп А, С и D собственные азиатские G, Y и Z [9]. Еще большее разнообразие в приполярной Сибири выявлено у манси [10]. Оказалось, что 63.3% мтДНК-генофонда манси составляют европейские гаплогруппы (кластеры UK, TJ и HV), тогда как на долю азиатских (А, С, D, F, G, M) приходится лишь 36.7% [10].

Между тем мало что известно о структуре и происхождении мтДНК-гаплогрупп у аборигенов енисейского севера–кетов и нганасан. Данные по изменчивости мтДНК кетов и нганасан, полученные нами ранее с применением неполного рестрикционного анализа, оказались недостаточно информативными [11] для проверки существующих эколого-археологических и лингвистических моделей первоначального заселения Северной Евразии человеком [2, 5].

В настоящей работе приведены новые данные по изменчивости мтДНК кетов, а также нганасан – самых древних обитателей бассейна р. Енисей и п-ова Таймыр (рис. 1). Полученные результаты сопоставлены с аналогичными данными, характерными для манси, наиболее древними из



Рис. 1. Примерное расположение уралоязычных популяций (саами, манси, нганасаны), кетов и эвенков.

ныне существующих обитателей приполярного Урала и нижней Оби [10], и подвергнуты совместному филогенетическому анализу.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На протяжении веков популяции кетов населяли бассейн р. Енисей в его среднем (“верховские” кеты) и нижнем (“низовские” кеты) течении. Антропологически кеты относятся к смешанному монголоидно-европеоидному типу. В настоящее время их численность составляет всего несколько сот человек, в своем большинстве уже ассимилированных русскими поселенцами или слившихся в селькупам, своими соседями на западе, близкими им по материальной культуре, но не по языку. Хотя на протяжении большей части своей недавней истории кеты представляют собой не только антропологический, но и лингвистический изолят [3, 12], в их языке обнаружены термины, указывающие на корневые связи с уральской языковой семьей [13].

Пробы крови кетов, изученных в настоящей работе, представлены суммарной выборкой из 38 индивидуумов. Из них 21 проба “верховских” кетов из пос. Суломаи (Байкинский р-н Красноярского края) получена в 1992 г. Кроме того, во время плановой экспедиции в низовья Енисея в августе 2001 г. пробы крови получены в г. Туруханске от 17 “низовских” кетов (рис. 1). По месту своего рождения они происходят из близлежащих посел-

ков (Мадуйка, Пакулиха, Келлог, Сургутиха, Бахта и других), некоторые из которых уже не существуют.

Нганасаны – прямые потомки охотников на дикого оленя Северной Евразии – происходят из двух родственных уралоязычных племен – авамских и вадеевских нганасан, коренных жителей п-ва Таймыр. Авамские нганасаны на протяжении веков поддерживали постоянные брачные контакты с енисейскими энцами, близкими им по материальной культуре и языку, так же как и со своими восточными соседями – племенем вадеевских нганасан [14]. Например, в 20-х годах прошлого века в популяцию авамских нганасан численностью около 550 человек в качестве брачных партнеров мигрировали 17 женщин из энецких племен и 16 женщин – из племени вадеевских нганасан. Поток генов со стороны енисейских энцев продолжался до начала 70-х годов XX в. [15]. В настоящее время общая численность всех нганасан составляет не более 500 человек.

Пробы крови 24 нганасан, осевших в г. Дудинка, были получены в сентябре 2001 г. При отборе потенциальных доноров использовали родословные, собранные в середине 70-х годов, с целью получения пропорциональной выборки из основных шести родов нганасан и нескольких родов слившихся с ними энцев [15].

ДНК выделяли из тромбоцитарно-лейкоцитарной взвеси стандартным методом (QIAamp Blood Kit, QIAGEN). мтДНК амплифицировали в виде десяти перекрывающихся ПЦР-фрагментов. Полиморфные сайты выявляли по длине фрагментов рестрикции (ПДРФ) с использованием 19 эндонуклеаз: *AccI*, *AluI*, *AvaII*, *BamHI*, *BstNI*, *BfaI*, *DdeI*, *HaeII*, *HaeIII*, *HhaI*, *HincII*, *HinfI*, *HpaI*, *MseI*, *MspI*, *MboI*, *NlaIII*, *RsaI*, *TaqI*. Электрофорез фрагментов рестрикции проводили в агарозном геле (2.0–4.0%) и после окрашивания бромистым этидием фотографировали в УФ-свете. Полиморфизм оценивали в сопоставлении с опубликованной последовательностью [16]. Гаплотип каждой мтДНК представлен в виде набора полиморфных сайтов рестрикции в ассоциации с вариантом нуклеотидной последовательности контрольного района. Совокупность мтДНК-гаплотипов с ближайшим общим предком – гаплотипом-основателем обозначали общепринятым термином “мтДНК-гаплогруппа” или “мтДНК-линия”, придерживаясь систематически обновляемого деления на группы и подгруппы [17–21].

Нуклеотидные последовательности мтДНК, включающей в себя гипервариабельные сегменты I и II (ГВС-I и ГВС-II), определяли методом флуоресцентного мечения двухцепочечных продуктов ПЦР при помощи “Big Dye Terminators” (ABI/“Perkin-Elmer Cetus”), с последующим разделением на автоматическом секвенаторе ABI

Таблица 1. Полиморфизм мтДНК у кетов и нганасан

Гаплогруппа	ПДРФ	ГВС-I (-16000)	ГВС-II	Выборка	
				кеты	нганасаны
U2	+5424q + 12308g + 15907k	051 086 129C 183C 189 256 362 365 519	73 152 200 217 263		1
U4	+4643k + 11329a + 12308g	134 356 519	73 152 195 198 263		2
	+4643k + 11329a + 12308g	134 356 519	72 73 152 195 263	8	
	+4643k + 11329a + 12308g	311 356 519	73 146 152 195 263	1	
	+626e + 4643k - 11326c + 11329a + 12308g	189 356 519	73 195 263		3
U5a	+626e + 4643k - 11326c + 11329a + 12308g	111 189 356 390 519	73 195 263	2	
	+12308g	192 256 270 399	73 146 263	2	
H	-7025a - 14766u	crs	152 263	1	
	-7025a - 14766u	519	263	3	
	+6514i - 7025a - 14766u	crs	199 263		1
H8	-7025a + 8198a - 14766u	162 519	73 263		1
W*	5046 12414	153 223 319	73 152 189 199 263	1	
A	+663e	223 242 290 293C 319	64 73 146 263	2	
	+663e	189 223 290 319 362 519	97T 105-110(6 bp del) 150 152 235 263	1	
F	+4732k - 10226c - 12406h/ -1269b + 15907k	172 179 183d 189 193+C 232 249 304 311	73 152 204 248d 263	9	
C	+10394c + 10397a - 13259o/	093 223 298 327 519	73 248d 263		1
	+10394c + 10397a - 13259o/	171 223 298 327 344 357 519	73 248d 263	5	
	-7497e + 10394c + 10397a - 13259o/	223 259 + A 298 311 327 519	73 146 248d 263		1
	+3397k + 10394c + 10397a - 13259o/	145 171 223 298 327 344 357 519	73 248d 263		1
	-1715c + 3397k + 10394c + 10397a - 13259o/	148 223 288 298 327 519	73 248d 263		2
	-1715c + 3397k + 10394c + 10397a - 13259o/ /9bp ins	148 223 288 298 327 519	73 248d 263		1
	+1718e + 10394c + 10397a - 13259o/ +15847a	148 223 288 298 327 519	64 73 152 248d 263		1
	+1718e + 3397k + 10394c + 10397a - 13259o/ +15847a	148 223 288 298 327 519	64 73 152 248d 263		1
Z	+8249b/-8250e + 10394c + 10397a - 13259o/	223 298 327 519	73 146 263	1	
	+10394c + 10397a	129 185 223 224 260 298 519	73 151 152 248d 263	1	
D	-7497e + 10394c + 10397a	129 185 223 224 260 298 519	73 151 152 248d 263		1
	-5176a - 10180l + 10394c + 10397a +15437e	223 319 362	73 239 263 197		4
	-5176a + 10394c + 10397a	223 362 519	73 263		2
	-5176a + 5823a + 10394c + 10397a - 15530u^{het}	223 291 311 362 519	73 152 263	1	
-5176a + 10394c + 10397a + 10646k	093 223 232 290 362 471	63 64 66T 73 195 263		1	
			Всего	38	24

Примечание. Диагностические сайты выделены жирным шрифтом. Мутации – транзиции относительно кембриджской последовательности [16], трансверсии обозначены специально; d – делеция. Рестриктазы обозначены однобуквенным кодом: a = *AluI*, b = *AvaII*, c = *DdeI*, e = *HaeIII*, f = *HhaI*, g = *HinfI*, h = *HpaI*, i = *HpaII*, j = *MboI*, k = *RsaI*, l = *TaqI*, m = *BamHI*, n = *HaeII*, o = *HincII*, q = *NlaIII*, r = *BfaI*, s = *AccI*, t = *BstNI*, u = *MseI*. Знаком “/” обозначено одновременное наличие/отсутствие связанных сайтов рестрикции, определяемых нуклеотидной заменой. 9bp ins = 9bp COII/tRNA^{Lys} трипликация. Координаты секвенирования ГВС-I и II – 16013–16520 и 30–300 пн соответственно.

* Пояснения см. в тексте.

Таблица 2. Частоты мтДНК-гаплогрупп (в %) у коренных жителей Сибири

Гаплогруппа	Манси (N = 98)	Кеты (N = 38)	Нганасаны (N = 24)	Эвенки (N = 51)
U2	–	–	4.2	–
U4	16.3	28.9	20.8	–
U5a	2.0	5.3	–	–
U5a1	2.0	–	–	–
U7	5.1	–	–	–
K	3.1	–	–	–
J1b1	2.0	–	–	–
J2	10.2	–	–	–
T	4.1	–	–	–
T1	3.1	–	–	–
H	–	10.5	4.2	–
H2	3.1	–	–	–
H3	6.1	–	–	–
H8	–	–	4.2	–
H*	5.1	–	–	–
V	1.0	–	–	–
W*	–	2.6	–	–
A	3.1	7.9	–	3.9
F	1.0	23.7	–	2.0
C	17.3	15.8	33.3	84.3
Z	–	2.6	4.2	–
D	8.2	2.6	29.2	9.8
G	6.1	–	–	–
M*	1.0	–	–	–

Примечание. Частоты гаплогрупп у манси и эвенков приведены соответственно по результатам работ [8, 26]

Prism 3100. Полученные файлы данных анализировали при помощи программного обеспечения Sequencher (версия 4.0.5, GeneCode Corp).

Для филогенетического анализа, выполненного вручную, использовали метод “медианных сетей” [22].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 представлены мтДНК-гаплотипы, выявленные у кетов и нганасан, в табл. 2 – результаты распределения мтДНК-гаплогрупп и их частот в обеих популяциях в сопоставлении с манси на западе и эвенками на востоке. Обращает на себя внимание небывало высокая концентрация в регионе мтДНК-сублиний гаплогруппы U, с характерной для нее транзицией 12308 в кодирующем районе [17]. Прежде всего это U4, которая отличается сайтами рестрикции 4643 *RsaI*+, 11329 *AluI*+

в кодирующем районе и транзицией 16356 в контрольном районе. Кроме того, в нганасанской выборке найден мтДНК-гаплотип (сайты 5424 *NlaIII*+

и 15907 *RsaI*+, трансверсии 16129C и 16183C и транзиции 16051, 16189, 16362, 152, 217) из редко встречающейся гаплогруппы U2 [20, 23]. Наконец, два кета имели мтДНК-гаплотип с транзициями 16192, 16256 и 16270, маркирующими гаплогруппу U5a. Важно подчеркнуть неожиданно высокую частоту U4, обнаруженную у нганасан (20.8%) и особенно кетов (28.9%). Она сопоставима с частотой, выявленной у манси (16.3%), хотя в современных популяциях Северной Европы, в том числе и у саами и финнов, принадлежащих к той же уральской языковой семье, что и нганасаны, U4 встречается крайне редко или отсутствует [23, 24].

Гаплогруппа H, которая в европейских популяциях в среднем составляет около 40.0% [25], выявлена у четырех кетов (10.8%) и у двух нганасан (8.4%). Кроме того, у одного из нганасан найден редкий мтДНК-гаплотип с транзицией 16162, характерной для гаплогруппы H8 [23]. В отличие от манси ни у нганасан, ни у кетов не найдены мтДНК-гаплотипы кластера TJ, который распространен в современных европейских популяциях [24, 25].

Необычный мтДНК-гаплотип (crs; П16153A-C16223T-G16319A; A73G-T152C-A189G-T199C-A263G), выявленный у одного из кетов, не укладывается в общепринятую классификацию [18, 20]. По этой причине вся последовательность была подвергнута полному секвенированию. В результате из выявленных в кодирующем районе мутаций (G709A, C739T, A750G, A1438G, T1633C, A270TG, A4769G, G5046A, C7028T, T7581C, A8860G, A10841G, C11674T, G11719A, T11722C, G12192A, T12414C, C12705T, C14766T, G15106A, A15326G) две (G5046A и T12414C) оказались характерными для гаплогруппы W [21, 23].

Среди азиатских гаплогрупп, встречающихся у коренных жителей енисейского Севера, обращает на себя внимание появление у кетов и нганасан одного и того же мтДНК-гаплотипа гаплогруппы Z. Эта гаплогруппа была впервые идентифицирована у коряков и ительменов Камчатки [9]. Кроме того, в популяции “верховских” кетов (пос. Суломаи) обнаружена гаплогруппа F. Оказалось, что все 9 кетов с гаплогруппой F имеют один и тот же мтДНК-гаплотип (табл. 1), т.е. вероятность эффекта основателя приближается к 100%. Не исключено, что линия F появилась у кетов недавно, в результате недавних браков со своими соседями, западными эвенками, у которых она встречается с редкой частотой [26]. Однако более вероятно приобретение гаплогруппы F на территории Саяно-Алтайского нагорья – месте предполагаемо-

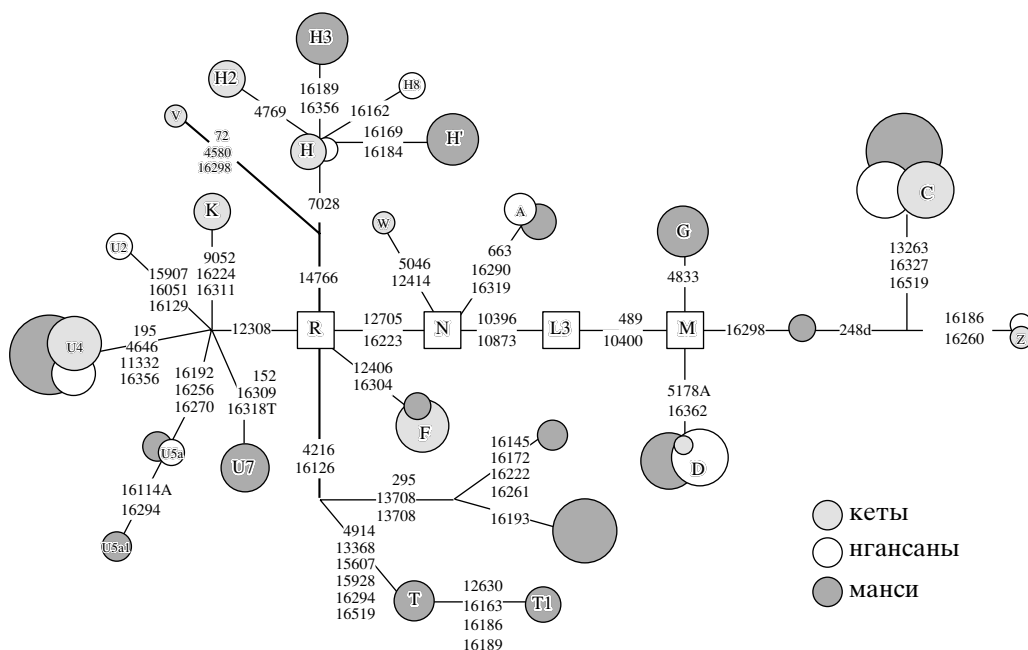


Рис. 2. Филогенетическая реконструкция мтДНК-гаплогрупп манси, кетов и нганасан. Площадь круга пропорциональна числу индивидуальных мтДНК. Мутации представлены транзициями, редкие трансверсии обозначены нуклеотидными заменами. Квадратами обозначены корневые макрогаплогруппы R, N, L3 и M [30].

го формирования одной из предковых популяций кетов [12]. В пользу данного предположения указывает обнаружение у четырех тофалар (13%), современных обитателей Восточных Саян, двух сходных с кетским мтДНК-гаплогрупп гаплогруппы F (неопубликованные данные авторов).

Обнаружив у манси “раннепалеолитические” U4 и U7, мы предположили, что эти мтДНК-линии представляют собой генетический след, оставленный в междуречье Оби и Енисея миграциями протевразийцев, сформировавшихся в Передней Азии [10]. Действительно, многократно повышенная, в сравнении со всеми другими популяциями, частота U4 [23, 24] найдена не только у манси, кетов и нганасан (табл. 2), но и у северных алтайцев (18.5%) (неопубликованные данные авторов). В пользу гипотезы протоевразийского следа указывает также характерное для кетов и уралоязычных народов высокое внутригрупповое разнообразие кластеров H и U (табл. 2). Более того, по некоторым оценкам [25, 27] гаплогруппы-основатели гаплогрупп H и U возникли на Ближнем Востоке соответственно 23 и 52 тыс. лет назад.

Таким образом, митохондриальный генофонд древних популяций Западной и Средней Сибири отличается уникальная комбинация европейских (H, H2, H3, H8, U2, U4, U5, U7, J2, W) и азиатских (A, C, D, Z) мтДНК-гаплогрупп, ведущих свое начало от предковой евроазиатской L3. Результаты сопутствующего филогенетического анализа (рис. 2)

согласуются с концепцией. Бунака [28] о “самостоятельной евразийской формации”, сложившейся в таежной полосе Восточного Приуралья и междуречье Оби и Енисея не столько за счет поздних смешений древних европеоидов и монголоидов [29], сколько благодаря первоначальной экспансии из района Передней Азии.

Настоящее исследование частично поддержано грантом ИНТАС 96-1766 и грантом НИИ-TWO1175.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Derev'anko A.P., Shimkin D.B., Powers R.W.* The Paleolithic of Siberia / Urbana and Chicago: Univ. Illinois Press, 1998.
2. *Goebel T.* Pleistocene human colonization of Siberia and peopling of the Americas: an ecological approach // *Evol. Anthropol.* 1999. V. 8. P. 208–227.
3. *Долгих Б.О.* Родовой и племенной состав народов Сибири в 17-м веке // *Тр. Ин-та этнографии. АН СССР.* 1960. Т.55. С. 3–623.
4. *Симченко Ю.Б.* Культура охотников на оленей Северной Евразии. М.: Наука, 1976. 230 с.
5. *Rogers R.A.* Language, human subspecification, and Ice Age barriers in Northern Siberia // *Canad. J. Anthropol.* 1986. V. 5. № 1. P. 11–22.
6. *Uinuk-ool T.S., Takezaki N., Sukernik R.I. et al.* Origin and affinities of indigenous Siberian populations as revealed by HLA class II gene frequencies // *Hum. Genet.* 2002. V. 110. P. 209–226.

7. Starikovskaya Y.B., Sukernik R.I., Schurr T.G. et al. Mitochondrial DNA diversity in Chukchi and Siberian Eskimos: implications for the genetic history of ancient Beringia and the peopling of the New World // *Am. J. Hum. Genet.* 1998. V. 63. P. 1473–1491.
8. Derbeneva O.A., Sukernik R.I., Volodko N.V. et al. Analysis of mitochondrial DNA diversity in the Aleuts of the Commander Islands and its implications for the genetic history of Beringia // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 71. P. 00–00.
9. Schurr T.G., Sukernik R.I., Starikovskaya Y.B., Wallace D.C. Mitochondrial DNA variation in Koryaks and Itel'men: population replacement in the Okhotsk Sea – Bering Sea region during the Neolithic // *Am. J. Phys. Anthropol.* 1999. V. 108. P. 1–39.
10. Derbeneva O.A., Starikovskaya E.B., Wallace D.C., Sukernik R.I. Traces of early Eurasians in the Mansi of Northwest Siberia revealed by mitochondrial DNA analysis // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 70. P. 1009–1014.
11. Сукерник Р.И., Шур Т.Г., Стариковская Е.Б., Уоллес Д.К. Изменчивость митохондриальных ДНК у коренных жителей Сибири в связи с реконструкцией эволюционной истории американских индейцев, Рестрикционный полиморфизм // *Генетика.* 1996. Т. 32. № 3. С. 432–439.
12. Алексеенко Е.А. Кеты. Историко-этнографические очерки / Отв. ред. Долгих Б.О. Л.; М.: Наука, 1967. 261 с.
13. Дульзон А.П. Кетский язык. Томск, 1968.
14. Долгих Б.О. Происхождение нганасан // *Тр. Ин-та этнографии АН СССР.* 1952. Т. 18. С. 5–88.
15. Гольцова Т.В., Сукерник Р.И. Генетическая структура обособленной группы коренного населения северной Сибири – нганасан (тавгийцев) Таймыра. Сообщение IV. Изучение популяционной динамики // *Генетика.* 1979. Т. 15. № 4. С. 734–744.
16. Andrews R.M., Kubacka I., Chinnery P.F. et al. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA // *Nat. Genet.* 1999. V. 23. P. 147.
17. Torroni A., Bandelt H.-J., D'Urbano L. et al. mtDNA analysis reveals a major late Paleolithic population expansion from southwestern to north eastern Europe // *Am. J. Hum. Genet.* 1998. V. 62. P. 1137–1152.
18. Macaulay V., Richards M., Hickey E. et al. The emerging tree of West Eurasian mtDNAs: a synthesis of control-region sequences and RFLPs // *Am. J. Hum. Genet.* 1999. V. 64. P. 232–249.
19. Wallace D.C., Brown M.D., Lott M.T. Mitochondrial DNA variation in human evolution and disease // *Gene.* 1999. V. 238. P. 211–230.
20. Finnila S., Lehtonen M.S., Majamaa K. Phylogenetic network for European mtDNA // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 68. P. 1475–1484.
21. 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. V. 70. № 5. P. 1152–1171.
22. Bandelt H.-J., Forster P., Sykes B.C., Richards M.B. Mitochondrial portraits of human populations using median networks // *Genetics.* 1995. V. 141. P. 743–753.
23. Meinila M., Finnila S., Majamaa K. Evidence for mtDNA admixture between the Finns and the Saami // *Hum. Hered.* 2001. V. 52. P. 160–170.
24. Helgason A., Hickey E., Goodacre S. et al. mtDNA and the Islands of the North Atlantic: estimating the proportions of Norse and Gaelic ancestry // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 68. P. 723–737.
25. Richards M., Macaulay V., Hickey E. et al. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mitochondrial gene pool // *Am. J. Hum. Genet.* 2000. V. 67. P. 1251–1276.
26. Torroni A., Sukernik R.I., Schurr T.G. et al. mtDNA variation of aboriginal of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with native Americans // *Am. J. Hum. Genet.* 1993. V. 53. P. 591–608.
27. Mishmar D., Ruiz-Pesini E., Golik P. et al. Evolutionary history inferred from whole human mtDNA sequences reveals evidence for climatic selection // *Science.* 2002. (in press).
28. Бунак В.В. Человеческие расы и пути их образования // *Сов. этнография.* 1956. № 1. С. 86–105.
29. Дебец Г.Ф. О принципах классификации человеческих рас // *Сов. этнография.* 1956. № 4. С. 129–142.
30. Quintana-Murci L., Semino O., Bandelt H.-J. et al. Genetic evidence of an early exit of *Homo Sapiens Sapiens* from Africa through eastern Africa // *Nat. Genet.* 1999. V. 23. P. 437–441.