

Laboratorinė medicina.
2011, t. 13, Nr. 2(50), p. 75–79.

Genetinė įvairovė tarp Lietuvos populiacijos etnolingvistinių grupių remiantis Y chromosomos DNR sekų tyrimais

Ingrida Uktverytė¹
Oleg Balanovsky^{2,3}
Elena Balanovska³
Vaidutis Kučinskas¹

Santrauka

Darbo tikslas – įvertinti Lietuvos etnolingvistinių grupių genetinę įvairovę pagal Y chromosomos žymenis.

Tyrimo medžiaga ir metodai. Tiriamoji medžiaga – DNR išskirta iš veninio kraujo leukocitų naudojant fenolio-chloroformo metodą. Tiriamųjų grupę sudaro 301 asmuo iš bendros Lietuvos populiacijos – šešių etnolingvistinių regionų. Šio tyrimo metu kiekvienas tiriamasis genotipuotas pagal 25 bialelinius žymenis, nustatčius genotipą Y chromosoma priskiriama haplogrupei, taip pat nustatytas haplotipas pagal 17 trumpų pasikartojančių sekų (liet. TPS, angl. STR – *short tandem repeats*). Gauti duomenys paruošti analizei *Microsoft Excel* programine įranga, populiacijos genetiniai įverčiai apskaičiuoti naudojant statistinius paketus arba programas: *PHYLIP 3.69*, *Arlequin 3.5.1.2* ir *STATISTICA*.

Rezultatai. Dažniausiai pasitaikančios Y chromosomos haplogrupės yra N1c1 ir R1a1a. Jų santykiniai dažniai kito atitinkamai nuo 28,95 % iki 49,23 % ir nuo 33,85 % iki 60,53 % tarp šešių etnolingvistinių grupių. Atlikta molekulinės įvairovės dispersinė analizė (angl. AMOVA – *analysis of molecular variance*) pagal haplogrupes ir haplotipus rodo, kad didžiąją dalį populiacijos genetinės įvairovės lemia skirtumai tarp individų etnolingvistinių grupių viduje ir tik 2 % genetinės įvairovės yra tarp etnolingvistinių grupių, kai kitose Europos populiacijose šis rodiklis yra didesnis. Gauti rezultatai gali būti paaiškinami dėl mažos Lietuvos teritorijos. Naudojant daugiamačių skalės sudarymo metodą pagal genetinius atstumus etnolingvistinės grupės išsidėstė pagal geografinę padėtį dabartinėje Lietuvos teritorijoje.

Išvados. Šiame tyrime gauti rezultatai patvirtina didelį Lietuvos populiacijos homogeniškumą, tačiau pagal haplotipus pastebimas galimas Lietuvos populiacijos struktūriškumas. Atlikus AMOVA analizę nustatyta, kad populiacijos struktūra neatitinka tikrinto aukštaičių ir žemaičių grupių modelio. Geografinį populiacijų išsidėstymo modelį patvirtina gauti haplogrupių dažnių gradiento, AMOVA analizės rezultatai.

Reikšminiai žodžiai: Y chromosoma, Lietuvos populiacija, haplogrupė, haplotipas, etnolingvistinė grupė.

¹Žmogaus ir medicininės genetikos katedra, Medicinos fakultetas, Vilniaus universitetas, Lietuva

Department of Human and Medical Genetics, Faculty of Medicine, Vilnius University, Vilnius, Lithuania
El. paštas: vaidutis.kucinskas@mfvu.lt

²Bendrosios genetikos Vavilovo institutas, Rusijos mokslų akademija, Maskva, Rusijos Federacija
Vavilov Institute for General Genetics of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

³Medicininės genetikos tyrimų centras, Rusijos medicinos mokslų akademija, Maskva, Rusijos Federacija
Research Centre for Medical Genetics of Russian Academy of Medical Sciences, Moscow, Russian Federation

IVADAS

Dabartinė Lietuvos teritorija apgyvendinta palyginti neseniai, vėlyvojo ledynmečio atšilimo pradžioje, t. y. prieš 12–13 tūkstančių metų, tačiau dėl archeologinių ir antropologinių radinių stokos sudėtinga nustatyti pirmųjų gyventojų kilmę [1]. Radinių ir duomenų apie indoeuropiečių imigracijos bangas, išsibarstymą ir baltų genčių kūrimąsi neolito laikotarpiu išlikę nedaug [2], vis dėlto archeologiniai ir kalbiniai moksliniai tyrimai rodo, kad baltų, šiandienų Lietuvos ir Latvijos populiacijų pirmtakų, formavimasis prasidėjo prieš 5 tūkstančius metų [1, 3, 4]. Vėliau baltų gentys išsiškyrė į rytų ir vakarų baltus kartu susiformavo rytų ir vakarų baltų kalbos [5, 6]. Iki šių dienų išliko tik rytų baltų palikuonys (dabartinės Lietuvos ir Latvijos populiacijos) su jiems būdinga kalba, kurios susidarymui įtakos turėjo aplinkinių genčių dialektai. Lietuvių kalboje išliko šešios tarmės, pagal kurias bendra populiacija skirstoma į šešias etnolingvistines grupes: Vakarų, Pietų, Šiaurės žemaičiai ir Vakarų, Pietų, Rytų aukštaičiai. Manoma, kad nuo Neolito laikotarpio pirmųjų gyventojų Lietuvos teritorijoje nepakeitė jokia kita etninė grupė [7] ir tai galbūt lėmė genetinės įvairovės pagrindą, o jos pokyčius – kaimyninių populiacijų (Ugro-finu, slavų, baltų), kitų genčių imigracijų įtaka. Stingant duomenų negalima įvertinti imigracijos į dabartinę Lietuvos teritoriją masto ir vis dar nėra galutinai žinoma, ar Lietuvos teritorijoje populiacija vystėsi ir kito tik dėl kultūrinių mainų, ar dėl intensyvios imigracijos. Išsamūs genetiniai tyrimai, papildydami jau turimus genetinius, archeologinius ir antropologinius duomenis, gali suteikti detalesnės informacijos apie Lietuvos populiacijos formavimosi ypatumus ir vietą Europos populiacijų genetiniame žemėlapyje.

Pirmieji Lietuvos populiacijos tyrimai, kurie rėmėsi kraujo grupių analize, pradėti vykdyti XX amžiaus pirmaisiais dešimtmečiais [8–10]. Šiuolaikiniai genetiniai kraujo grupių, antigenų, *Alu* sekų, ligas lemiančių genų, mitochondrinės DNR (mtDNR) tyrimai pradėti prieš du dešimtmečius, siekiant nustatyti specifinius genetinius žymenis, būdingus tiek baltams ar Lietuvos populiacijai, tiek daugeliui kitų kaimyninių populiacijų [11, 12]. Išsamūs genetiniai Y chromosomos ir mtDNR tyrimai pradėti vykdyti prieš penkerius metus. Jie leidžia įvertinti Lietuvos populiacijos genetinius ypatumus, moteriškosios ir vyriškosios li-

nijų evoliucija. Atliekant 180 asmenų (po 30 iš kiekvienos etnolingvistinės grupės) mtDNR tyrimus, nustatyta hipervariabili sritis 1 (angl. HV1 – *hypervariable site 1*) tiesioginės seko-skaitos metodu ir 10 restrikcijos fragmentų ilgių polimorfizmą (angl. RLFP – *restriction length fragment polymorphism*), atsivėlgiant į gautus HV1 rezultatus. Tiriama Y chromosomą 196 asmenys restrikcijos metodu genotipuoti pagal penkis bialelinius ir devynis mikrosatelitinius žymenis [13].

Populiacijų klasikiniai genetiniai tyrimai pasaulyje pradėti anksčiau nei Lietuvoje [14], ir tai galėjo lemti spartesnę šio mokslo vystymąsi bei greitesnę perėjimą prie šiuolaikinių genetinių populiacijos tyrimų. Alelių dažnių skirtumas tarp populiacijų pastebėtas jau tiriant klasikinius genetinius žymenis [15]. Šiuolaikiniai genetiniai tyrimai leido tiksliau įvertinti populiacijų genetinę įvairovę. Tiriama atskirų geografinių regionų arba daugelio Europos ar pasaulio populiacijų genetinė struktūra. Naudojamos Y chromosomos ir mtDNR arba plataus masto viso genomo tyrimo metodikos [16, 17]. Y chromosomos ir mtDNR tyrimai atskleidžia evoliuciuojant vykusias lyčiai specifines migracijas, viso genomo (dažniausiai autosomų) tyrimai remiantis alelių dažniais – populiacijų struktūrą [18].

Y chromosomos tyrimai suteikia galimybę tirti didelio masto evoliucinius įvykius žmogaus istorijoje: vyriškosios lyties populiacijos evoliuciją ir reiškinis, susijusius su populiacijų izoliatais. Kadangi Y chromosoma paveldima vyriškąja linija, o daugelis tiriamų žymenų išsidėstę nerekombinuojančiuose chromosomos regionuose, galima tiksliai atsekti Y chromosomos paveldėjimą. Visų Y chromosomos žymenų genotipas haploidinis ir nėra alelinių sąveikų, kas galėtų lemti netikslią gautų rezultatų interpretaciją [19–22]. Pagrindinės Y chromosomos evoliucijos varomosios jėgos – mutacijos, genų dreifas ir gamtinė atranka. Vyrų elgesys lemia geografinę grupavimąsi: apytiksliai 70 % šiuolaikinių bendruomenių praktikuoja vyrų apsišėjimą ir (ar) buvimą arčiau gimimo vietos – Y chromosomos vietinė diferenciacija nuolat palaikoma. Šiuolaikiniais genetinėmis Y chromosomos tyrimais įmanoma tiksliai nustatyti individo haplogrupę, t. y. smulkiausias Y chromosomos filogenetinio medžio atšakas, ir tiksliai įvertinti populiacijos evoliuciją ir genetinę įvairovę [21]. Analizuojant haplotipus didelis TPS žymenų skaičius leidžia nustatyti evoliucinius pokyčius haplogrupės vi-

duje. Naujausias ir tiksliausias Y chromosomos haplogrupių medis pateikiamas Tarptautinės genetinės genealogijos draugijos sukurtame internetiniame puslapyje (<http://www.isogg.org/>). Papildomi Y chromosomos haplogrupių ir haplotipų analizės rezultatai leis patvirtinti jau esamus genetinių tyrimų rezultatus, suteiks galimybę juos palyginti su naujausiais Europos ir pasaulio populiacijų genetinių Y chromosomos tyrimų duomenimis.

TYRIMO MEDŽIAGA IR METODAI

Tiriamoji medžiaga – DNR, išskirta iš veninio kraujo leukocitų fenolio–chloroformo metodu. Tiriamųjų grupę sudaro asmenys iš bendros Lietuvos populiacijos – šešių etnolingvistinių regionų (pagal Zinkevičių 1996). Kraujas surinktas ir DNR išskirta 1994–1995 metais VU MF Žmogaus ir medicininės genetikos katedros (ŽMGK) darbuotojų. Šio darbo metu Y chromosomos tyrimui, t. y. haplogrupės ir haplotipams nustatyti, atrinktas 301 asmuo (150 asmenų iš Aukštaitijos ir 151 asmuo iš Žemaitijos) iš šešių etnolingvistinių populiacijų. Šis darbas atliktas Rusijos medicinos mokslų akademijos Medicininės genetikos tyrimų centre Maskvoje VU MF ŽMGK doktorantės I. Uktverytės. Tai yra Nacionalinės geografijos „Genografija“ projekto dalis.

TYRIMO EIGA

Remiantis atliktais tyrimais kaimyninėse populiacijose, kiekvienam asmeniui nustatytas dažniausiai pasitaikančių penkių haplogrupių genotipas [23–27]. Šio tyrimo metu tiriamieji patikrinti iš viso pagal 25 bialelinius žymenis, nustačius genotipą Y chromosomos suskirstytos į haplogrupes. Genotipui nustatyti naudota TaqMan[®] bialelinių žymenų genotipavimo metodika, paremta polimerazės grandininė reakcija (PGR). PGR naudotos teigiamos, neigiamos haplogrupių kontrolės, atrinktos ir patvirtintos Medicininės genetikos tyrimų centre Maskvoje. PGR atlikta naudojant realaus laiko PGR įrenginį (AppliedBiosystems[™] 7900 Real-Time PCR System) arba termociklerį (AppliedBiosystems[™] 96-Well GeneAmp[®] PCR System 9700) prieš ir po reakcijos nuskaitant duomenis su tikrojo laiko PGR įrenginiu. Kiekvienam asmeniui taip pat nustatytas haplotipas pagal 17 TPS naudo-

jant komercinį rinkinį (Applied Biosystems™ AmpFlSTR® Yfiler™ kit). Iš turimų duomenų pagal 17 TPS haplotipą atliekama haplogrupės prognozė (programos internetinė prieiga <http://www.hprg.com/hapest5/hapest5b/hapest5.htm>). Prognozės rezultatai naudojami kaip kontrolė gautiems genotipavimo rezultatams (pagal penkias haplogrupes) arba pagalbinė priemonė toliau tiriant asmenis, kurie nepakliuvo į penkias pagrindines haplogrupes. Gauti duomenys tolesnei analizei parengti *Microsoft Excel* programine įranga, populiacijos genetiniai įverčiai apskaičiuoti naudojant statistinius paketus arba programas: *PHYLIP 3.69*, *Arlequin 3.5.1.2* ir *STATISTICA*.

TYRIMO REZULTATAI

Šio darbo metu tiriamieji genotipuoti pagal 25 bialelinius žymenis, nustatytas genotipą Y chromosomos suskirstytos į haplogrupes, nustatyti haplotipai pagal 17 TPS. Tiriamieji įtraukiami į duomenų analizę, jei genotipuojant nustatyta haplogrupė sutampa su prognozuota haplogrupė pagal visus 17 TPS naudojant internetinę prognozės programą. Atsižvelgiant į polimorfizmo apibrėžimą, haplogrupės, nustatytos rečiau nei 1 % dažniu, analizuojant duomenis sujungtos ir vertintos kaip viena haplogrupė (pavadinta „Kitos“). Jungtinių haplogrupių santykinis dažnis tarp populiacijų yra nuo 1,5 % iki 6 % [29]. Dažniausiai pasitaikė Y chromosomos haplogrupės N1c1 ir R1a1a, kurių santykiniai dažniai kito atitinkamai nuo 28,95 % iki 49,23 % ir nuo 33,85 % iki 60,53 % tarp etnolingvistinių grupių. Šios dvi haplogrupės vienos iš dažniausių ir kaimyninėse populiacijose [23–27]. Apskaičiuota haplogrupių įvairovė kiekvienos etnolingvistinės grupės viduje, duomenys pateikti 1 lentelėje [24]. Didžiausia haplogrupių įvairovė nustatyta tarp Pietų žemaičių ir Vakarų aukštaičių, mažiausia – tarp Pietų ir Rytų aukštaičių ir Šiaurės žemaičių etnolingvistinių grupių. Sujungus šešias etnolingvistines grupes į aukštaičių ir žemaičių grupes, pagal haplogrupes ir haplotipus atlikta molekulinės įvairovės dispersinė analizė (angl. AMOVA – *analysis of molecular variance*) naudojant programą *Arlequin 3.5.1.2* (2 lentelė). Gauti rezultatai rodo, kad didžiąją dalį populiacijos genetinės įvairovės pagal haplogrupes ir haplotipus lemia skirtumai tarp individų etnolingvistinių grupių viduje ir tik 2 % genetinės įvairovės

1 lentelė. Haplogrupių įvairovė
Table 1. Haplogroup diversity

Etnolingvistinė grupė	N	Dažnių kvadratų suma	Haplogrupių įvairovė	Standartinis nuokrypis
Rytų aukštaičiai	62	0,3267	0,6843	± 0,0440
Pietų aukštaičiai	38	0,3283	0,6899	± 0,0537
Vakarų aukštaičiai	50	0,2416	0,7739	± 0,0370
Aukštaičiai	150	0,2820	0,7229	± 0,0225
Šiaurės žemaičiai	65	0,3392	0,6712	± 0,0438
Pietų žemaičiai	48	0,2509	0,7651	± 0,0394
Vakarų žemaičiai	38	0,3213	0,6970	± 0,0488
Žemaičiai	151	0,2987	0,7060	± 0,0252
Iš viso	301	0.2891	0.7133	± 0,0167

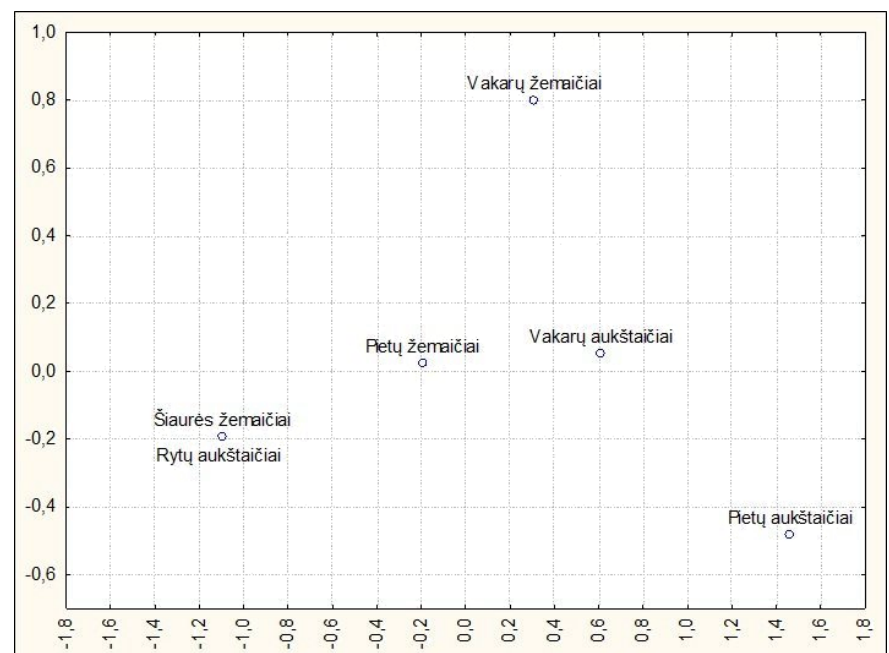
2 lentelė. Y chromosomos haplogrupių molekulinės įvairovės dispersinė analizė lietuvių populiacijoje (paryškinti statistiškai patikimi skirtumai ($p < 0,05$), paremta 10 000 permutacijų)

Table 2. Y chromosome haplogroup AMOVA results in Lithuanian population (significant differences bolded, based on 10 000 permutation)

Grupavimas	Įvairovės prigimtis	Haplogrupių įvairovės procentas	Haplotipų įvairovės procentas
Aukštaičiai – Žemaičiai	Tarp grupių	-0,52	-0,1
	Tarp etnolingvistinių grupių	0,62	2,03
	Tarp individų etnolingvistinės grupės viduje	99,9	98,07

yra tarp etnolingvistinių grupių, o kitose Europos populiacijose šis rodiklis yra didesnis. Šie tyrimo rezultatai gali būti paaiškunami dėl mažos Lietuvos teritorijos. Gauti rezultatai (skirtumai tarp etnolingvistinių grupių didesni

nei tarp aukštaičių ir žemaičių grupių) rodo, kad parinktas dispersijų analizės modelis neatitinka populiacijos genetinės struktūros. Nustatyti statistiškai patikimi ($p < 0,05$) skirtumai pagal haplotipus tarp individų populiaci-



Pav. Lietuvos etnolingvistinių grupių grafinis išdėstymas pagal genetinius atstumus [28] naudojant daugiamačės skalės (angl. MDS) sudarymo metodą. Grafiko streso įvertis 0,0000035

Fig. Multidimensional scaling plot of genetic distances between Lithuanian ethno-linguistic populations based on Y chromosome haplogroup frequency variation (stress value 0.0000035)

jos viduje ir tarp populiacijų grupės viduje. Naudojant daugiamačės skalės (angl. MDS – *Multidimensional scale*) sudarymo metodą pagal genetinius atstumus etnolingvistinės grupės išsidėstę pagal geografinę padėtį dabartinėje Lietuvos teritorijoje (pav.).

DISKUSIJA

Ankstesni Lietuvos populiacijos genitiniai tyrimai pagal kraujo grupių žymenis atskleidė galimus skirtumus tarp dviejų grupių: aukštaičių ir žemaičių [12], o pagal mtDNR ir Y chromosomos žymenis skirtumų nenustatyta [13]. Šio tyrimo metu gauti duomenys patvirtina, kad imties suskirstymas į populiacijas mažina heterozigotiškumą [29]. Šio tyrimo metu tirti Y chromosomos haplogrupių N1c1 ir R1a1a žymenis rodo gradientą iš šiaurės vakarų į pietryčius. N1c1 haplogrupės santykinis dažnis didėja šiaurės vakarų kryptimi, R1a1a haplogrupės santykinis dažnis – pietryčių kryptimi. Nustatyti dažnių geografiniai pasiskirstymai rodo, kad haplogrupės susiformavo seniau, kai vyko populiacijų migracijų bangos Euroazijos žemynui, nei dabartinės etnolingvistinės grupės. Atlikta AMOVA analizė pagal haplogrupes ir haplotipus parodė, kad Lietuvos populiacija labai homogeniška, didžiausią dalį genitinės įvairovės (>98 %) nulėmė skirtumai tarp individų etnolingvistinių grupių viduje. Statistiškai patikimi ($p < 0,05$) skirtumai pagal haplotipus rodo, kad Lietuvos populiacijos skirtumys geriau aprašo haplotipinius duomenis. Remiantis gautais įvairovės įverčiais pagal haplotipus (skirtumai tarp etnolingvistinių grupių didesni nei tarp grupių) Lietuvos populiacija gali turėti tam tikrą struktūrą, tačiau pasirinktas modelis, suskirstymas į aukštaičių ir žemaičių grupes, neatitinka esamos genitinės struktūros. Galimas kitas modelis – jungiant etnolingvistines grupes pagal geografinę jų išsidėstymą. Tai, kad nenustatyta statistiškai patikimų skirtumų tarp grupių pagal haplogrupes ir pagal haplotipus

($p > 0,05$), galėjo lemti per mažos tiriamųjų imties, taip pat per trumpas nepriklausomos aukštaičių ir žemaičių grupių formavimosi laikotarpis. Lietuvos etnolingvistinių grupių išsidėstymas remiantis MDS sudarymo metodu pavirtino, kad nėra skirtumų tarp aukštaičių ir žemaičių, nes etnolingvistinės grupės išsidėstę pagal geografinę padėtį Lietuvos teritorijoje. Ši analizė patvirtina galimą populiacijos genitinės struktūros modelį pagal geografinę išsidėstymą dabartinėje Lietuvos teritorijoje.

IŠVADOS

Šio tyrimo rezultatai patvirtina didelį Lietuvos populiacijos homogeniškumą, tačiau haplotipų duomenys rodo galimą Lietuvos populiacijos struktūriškumą. Atlikta AMOVA analizė pa-

tvirtina, kad struktūra neatitinka tikrintų aukštaičių ir žemaičių grupių modelio. Modelį pagal geografinę populiacijų išsidėstymą patvirtina gauti haplogrupių dažnių gradiento, AMOVA analizės rezultatai.

PADEKA

Straipsniui rengti buvo naudojami Visuotinės dotacijos projekto VP1-3.1-ŠMM-07-K-01-013 ištekliai. The Genographic project, The Presidium RAS programme “Molecular and cell biology”, and the Russian foundation for basic research grant 10-07-00515a. ◆

Gauta: 2011 04 14
Priimta spaudai: 2011 06 27

Summary

Y CHROMOSOME DNA ANALYSIS: VARIATION AMONG ETHNO-LINGUISTIC GROUPS OF LITHUANIA

Ingrida Uktverytė, Oleg Balanovsky, Elena Balanovska, Vaidutis Kučinskas

Background. The territory of the present day Lithuania was initially settled 12–13 thousand years before present. Limitation of anthropological data regarding Neolithic and Mesolithic inhabitants can be covered and supplemented with the data from Lithuanian population genomic studies. The aim of this study is to analyze the genetic diversity in different ethno-linguistic groups of Lithuanian population. Y chromosome was analyzed, because it has been generally recognized as one of the most informative genetic systems for human population studies.

Material and methods. Genomic DNA was extracted using phenol–chloroform method from 301 Lithuanian individuals representing six ethno-linguistic regions of Lithuania. Each Y chromosome was typed using TaqMan® SNP genotyping method to define haplogroup according to the International Society of Genetic Genealogy Y-DNA tree (25 SNP markers were used). Within each haplogroup the Y chromosomal STR

haplotypes were determined using Applied Biosystems™ AmpFISTR® Yfiler™ kit (17 STR markers).

Results. In all ethno-linguistic groups the most frequent haplogroups were N1c1 and R1a1a. Results of AMOVA revealed that only 2% of total Y chromosome variation is due to variation within ethno-linguistic groups, while for most other European nations this parameter is generally larger; this corresponds with relatively small geographic area of Lithuania. MDS analysis placed ethno-linguistic groups according to their geographical position.

Conclusions. Study results confirm Lithuanian population homogeneity, however, there is evidence that there could be some kind of population structure. AMOVA and MDS analysis support possibility of geographically structured model.

Keywords: Y chromosome, population genetics, haplogroup, haplotype, ethno-linguistic group.

LITERATŪRA

- Rimantienė R. Akmens amžius Lietuvoje. Vilnius: Žiburio leidykla, 1996.
- Butrimas A, Kazakevičius V, Česnys G, Balčiūnienė I, Jankauskas R. Ankstyvieji virvelinės keramikos kultūros kapai Lietuvoje. Lietuvos archeologija 1985; 4: 14–9.
- Gimbutas M. The Balts. London; New York: International Thomson Publishing, 1963.
- Gimbutas M. Proto-Indo-European culture: the Kurgan culture during the fifth, fourth and third millennia BC. In: Cardona G, Hoenigswald HM, Senn A, eds. Indo-European and Indo-Europeans. Philadelphia: University of Pennsylvania Press, 1970; p. 155–95.
- Zinkevičius Z. Lietuvių kalbos istorija. Vilnius: Mokslo ir enciklopedijų leidykla, 1996.
- Jovaiša E. Ankstyvųjų baltų kultūros. In: Jovaiša E, Butrimas A, eds. Lietuva iki Mindaugo. Vilnius: Vilniaus dailės akademijos leidykla, 2003.
- Česnys G. Anthropological roots of Lithuanians. Science, Arts and Lithuania 1991; 1: 4–10.
- Lašas V. Our and our neighbours' blood groups. Medicina 1929; 10: 541–7.
- Natkevičaitė M. Human blood groups and their distribution among the in-

- habitants of Lithuania. *Kosmos* 1929; 8: 237–89.
10. Žilinskas J, Masalskis R. Blood group subordination (parents–children blood peculiarities) and relations between adult and infant blood groups. *VDU Med. Fak. darbai* 1936; 3: 186–229.
 11. Kučinskas V. The genetic process in present-day Lithuanian population. *Science, Arts and Lithuania* 1990; 1: 48–53.
 12. Kučinskas V. Genomo įvairovė: lietuvių Europoje. Vilnius, 2004.
 13. Kasperavičiūtė D, Kučinskas V. Mitochondrial DNA sequence analysis in the Lithuanian population. *Acta medica Lituanica* 2004; 11(1): 1–6.
 14. Landsteiner K. Zur Kenntnis der antifermentativen, lytischen und agglutinierenden Wirkungen des Blutserums und der Lymphe. *Zbl Bakt* 1900; 27: 357–62.
 15. Hirsfeld L, Hirsfeld H. Essai d'application des methods au probleme des races. *Anthropologie* 1919; 29: 505–37.
 16. Nelis M, Esko T, Mägi R, Zimprich F, Zimprich A, Toncheva D, et al. Genetic structure of Europeans: a view from the North–East. *PLoS ONE* 2009; 4(5): e5472. doi:10.1371/journal.pone.0005472.
 17. McEvoy BP, Montgomery GW, McRae AF, Ripatti S, Perola M, Spector TD, et al. Geographical structure and differential natural selection among North European populations. *Genome Res* 2009.
 18. Henn BM, Gravel S, Moreno-Estrada A, Acevedo-Acevedo S, Bustamante CD. Fine-scale population structure and the era of next-generation sequencing. *Hum Mol Genet* 2010; 19(2): 221–6.
 19. Barać L, Peričić M, Klarić IM, Rootsi S, Jančićević B, Kivisild T, et al. Y chromosomal heritage of Croatian population and its island isolates. *Eur J Hum Genet* 2003; 11: 535–42.
 20. Jobling MA, Tyler-Smith C. Fathers and sons: the Y chromosome and human evolution. *Trends Genet* 1995; 11: 449–56.
 21. Jobling MA, Tyler-Smith C. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nature Rev Genet* 2003; 4: 598–612.
 22. Hammer MF, Zegura SL. The role of the Y chromosome in human evolutionary studies. *Evol Anthropol* 1996; 5: 116–34.
 23. Lappalainen T, Laitinen V, Salmela E, Andersen P, Huoponen K, Savontaus ML, Lahermo P. Migration waves to the Baltic sea region. *Ann Hum Genet* 2008; 72: 337–48.
 24. Kayser M, Lao O, Anslinger K, Augustin Ch, Bargel G, Edelmann J, et al. Significant genetic differentiation between Poland and Germany follows present-day political borders, as revealed by Y-chromosome analysis. *Hum Genet* 2005; 117(5): 428–43.
 25. Kharkov VN, Stepanov VA, Feshchenko SP, Borinskaya SA, Yankovsky NK, Puzyrev VP. Frequencies of Y chromosome binary haplogroups in Belarussians. *Russ J Genet* 2005; 41(8): 928–31.
 26. Fehner A, Quinque D, Rychkov S, Morozowa I, Naumova O, Schneider Y, et al. Boundaries and clines in the West Eurasian Y-chromosome landscape: insights from the European part of Russia. *Am J Phys Anthropol* 2008; 137: 41–7.
 27. Kharkov VN, Stepanov VA, Borinskaya SA, Kozhekbaeva ZhM, Gusar VA, Grechanina EYa, et al. Gene pool structure of Eastern Ukrainians as inferred from the Y-chromosome haplogroups. *Russ J Genet* 2004; 40(3): 326–31.
 28. Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. New York: Columbia University Press, 1987.
 29. Hartl DL, Clark AG. *Principles of population genetics*. 4th ed. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 2007.