

М. Н. Болдырева, И. А. Гуськова, О. В. Богатова, Т. Э. Янкевич,
Н. А. Хромова, О. В. Тегакко, Л. А. Атраментова, М. В. Ищук, Н. А. Дубова,
Л. Л. Ганичева, О. С. Поздеева, Е. В. Балановская, Л. П. Алексеев

HLA-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НАСЕЛЕНИЯ РОССИИ И СНГ.

II. НАРОДЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ

ГНЦ Институт иммунологии ФМБА России, Москва, Институт искусствознания, этнографии и фольклора НАН Белоруссии, Минск, Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина, Институт этнологии и антропологии РАН, Москва, Ижевский государственный медицинский университет, ГУ Медико-генетический научный центр РАМН, Москва

Исследовано распределение частот гена DRB1 на уровне "низкого разрешения" и гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 среди представителей 10 популяций, относящихся к 7 этносам: в 3 группах белорусов из Гомельской, Брестской и Витебской областей, в 2 группах украинцев из Львовской и Хмельницкой областей, а также в популяциях марийцев, удмуртов, татар, гагаузов и армян. Проведен анализ генетического родства исследованных популяций по гену DRB1 с европейским населением севера, центральной части и юга Европы. Сравнение генетических дистанций, вычисленных на основании частот гена DRB1 и гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1, подтвердило ранее полученные данные о том, что большая вариабельность гаплотипов HLA-генов лучше отражает популяционное разнообразие населения, чем вариабельность отдельного гена (DRB1), в связи с чем лучше подходит для антропологических исследований. Тем не менее даже использование для популяционных исследований только лишь гена DRB1 HLA позволяет получить ценную и достоверную информацию для изучения генетического родства популяций. Представленный фактический материал можно использовать в качестве контроля в исследованиях по проблеме "HLA и болезни".

Our study was focused to determine DRB1 gene frequencies ("low resolution") as well as DRB1-DQA1-DQB1 haplotypes among 10 groups belonging to 7 ethnics as follows: 3 Belorussian groups (from Gomel, Brest and Vitebsk regions respectively), 2 Ukrainian groups (from L'vov and Khmel'nitsk regions), Mari, Udmurt, Tatar, Gagaus and Armenian population groups. The comparative analysis was aimed to reveal DRB1- genetic relationships between the studied groups and population groups from Northern, Central and Southern Europe. The comparison of genetic distances calculated among the determined DRB1 gene frequencies and DRB1-DQA1-DQB1 haplotypes confirmed the previous results and it was shown that more variability HLA-haplotypes had reflected the population diversity better than a single DRB1 gene variability. So this fact could serve as an object for anthropological study. But even use of HLA- DRB1 gene alone for population study may provide valuable and reliable information about genetic relationships among populations. The submitted data could be also practiced as control for "HLA and Disease" problem.

Определяющее значение системы генов главного комплекса тканевой совместимости в иммунном распознавании и взаимодействии клеток иммунной системы, а также доказательства участия генов HLA в развитии инфекционных и аутоиммунных заболеваний ставили под сомнение использование наиболее полиморфной системы организма, какой является система генов HLA, для антропологических исследований в связи с направленностью отбора по этой системе генов. Настоящее исследование является продолжением работы [1] по анализу

популяционного разнообразия генов HLA в России и странах СНГ и направлено на решение вопроса о возможности использования разных генов HLA класса II и их гаплотипов для реконструкции исторических соотношений между популяциями.

Материалы и методы. В исследование были включены взрослые здоровые и неродственные между собой представители 10 популяций, относящихся к 7 этносам. Изученные народы широко охватывают различные пласты коренного населения Восточной Европы и относятся к 3 лингвистическим семьям: к индоевропейской — белорусы, украинцы и армяне; к уральской

Таблица 1

Частоты гена DRB1 в популяциях европейской части России и СНГ

DRB1-специфичности	Белорусы из Витебской области (n = 70)	Белорусы из Брестской области (n = 105)	Белорусы из Гомельской области (n = 100)	Украинцы из Хмельницкой области (n = 138)	Украинцы из Львовской области (n = 102)	Марийцы (n = 202)	Удмурты (n = 202)	Татары (n = 87)	Гагаузы (n = 225)	Армяне (n = 83)
01	0,1	0,105	0,129	0,098	0,123	0,24	0,131	0,069	0,122	0,066
03(17)	0,07	0,09	0,107	0,054	0,078	0,052	0,042	0,086	0,123	0,066
04	0,075	0,128	0,1	0,112	0,113	0,094	0,047	0,074	0,073	0,204
07	0,105	0,105	0,107	0,145	0,152	0,126	0,307	0,241	0,082	0,09
08	0,055	0,029	0,036	0,036	0,039	0,011	0,035	0,012	0,016	0
09	0	0,019	0	0,004	0,015	0,114	0,037	0,006	0,011	0
10	0	0,005	0,007	0,011	0	0,015	0	0,029	0,016	0,042
11(5)	0,15	0,133	0,157	0,185	0,185	0,082	0,114	0,052	0,24	0,229
12(5)	0,04	0,038	0,007	0,022	0,01	0,012	0,025	0,012	0,007	0,025
13(6)	0,165	0,119	0,1	0,123	0,108	0,104	0,089	0,19	0,071	0,055
14(6)	0,01	0,029	0,05	0,022	0,02	0,022	0,012	0,028	0,06	0,054
15(2)	0,185	0,133	0,121	0,101	0,098	0,106	0,158	0,155	0,053	0,103
16(2)	0,045	0,067	0,079	0,087	0,059	0,022	0,003	0,046	0,126	0,036
Прочие	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03

— марийцы и удмурты; к алтайской — гагаузы и татары. Изучены 3 популяции белорусов: белорусы "В" из Витебской области ($n = 70$), белорусы "Б" из Брестской области ($n = 105$), белорусы "Г" из Гомельской области ($n = 100$); 2 популяции украинцев — украинцы "Х" из Хмельницкой области ($n = 138$), украинцы "Л" из Львовской области ($n = 102$); марийцы из Республики Марий Эл (ДНК предоставлена лабораторией генетической эпидемиологии Медико-генетического научного центра РАМН, $n = 202$); удмурты из Республики Удмуртия ($n = 202$); гагаузы из Республики Молдова ($n = 225$); татары из Кировской области — потомки переселенных в годы Отечественной войны из Казани ($n = 87$); армяне из Республики Армения ($n = 83$). В анализе также использованы наши данные о распределении частот генов

HLA в 4 русских популяциях Астраханской, Вологодской, Костромской и Смоленской областей, опубликованные ранее [1].

Места обследования планировали так, чтобы изученные популяции дали представление о важнейших подразделениях генофонда каждого народа. Среди белорусов антропологи выделяют две важнейшие группы — северную (представленную у нас выборкой из Витебской области) и южную (Полесье, представленное у нас выборками из Брестской и Гомельской областей). Антропологическое подразделение украинского этноса в отличие от белорусского следует не по оси север—юг, а по оси запад—восток. В соответствии с этим нами были обследованы популяции, представляющие западный вариант (Львовская область) и центральный вариант (Хмельницкая область) антропологического типа украинцев.

Таблица 2

Частота трехлуксных гаплотипов в популяциях европейской части России и СНГ

Гаплотипы DRB1-DQA1-DQB1	Белорусы из Витебской области ($n = 70$)	Белорусы из Брестской области ($n = 105$)	Белорусы из Гомельской области ($n = 100$)	Украинцы из Хмельницкой области ($n = 138$)	Украинцы из Львовской области ($n = 102$)	Марийцы ($n = 202$)	Удмурты ($n = 202$)	Татары ($n = 87$)	Гагаузы ($n = 225$)	Армяне ($n = 83$)
01-0101-0501	0,1	0	0,129	0,098	0,123	0,228	0,131	0,063	0,12	0,066
01-0101-0503	0	0	0	0	0	0	0	0	0,002	0
01-0101-0602(-8)	0	0	0	0	0	0,01	0	0,006	0	0
01-0102-0502/4	0	0,005	0	0	0	0,002	0	0	0	0
10-0101-0501	0	0,005	0,007	0,011	0	0,015	0	0	0,016	0,042
10-0301-0501	0	0	0	0	0	0	0	0,029	0	0
11-0102-0502/4	0	0	0	0	0	0	0	0	0,002	0
11-0103-0602(-8)	0	0	0	0,004	0	0	0	0	0	0
11-0501-0301	0,15	0,133	0,157	0,181	0,186	0,079	0,114	0,052	0,236	0,229
12-0501-0301	0,035	0,038	0,007	0,022	0,01	0,012	0,025	0,011	0,007	0,018
12-0601-0301	0,005	0	0	0	0	0	0	0	0	0,007
13-0102-0602(-8)	0,075	0,005	0,007	0,022	0,025	0,013	0,015	0,034	0,02	0,012
13-0103-0602(-8)	0,08	0,081	0,064	0,072	0,049	0,062	0,074	0,098	0,04	0,036
13-0301-0303	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13-0501-0201	0	0	0	0	0	0,005	0	0	0	0
13-0501-0301	0,01	0,033	0,029	0,029	0,034	0,02	0	0,057	0,011	0,007
14-0101-0501	0	0	0	0	0,005	0,005	0	0,011	0	0
14-0101-0502/4	0	0	0	0	0,005	0,005	0	0	0,004	0
14-0101-0503	0,01	0,029	0,05	0,022	0,01	0,005	0,012	0,006	0,056	0,036
14-0103-0602(-8)	0	0	0	0	0	0,002	0	0	0	0
14-0501-0301	0	0	0	0	0	0,005	0	0,011	0	0,018
15-0101-0501	0	0	0	0	0	0,003	0	0,011	0	0
15-0102-0501	0	0	0	0	0	0	0	0	0,002	0
15-0102/4	0	0	0	0,011	0	0	0	0	0,002	0,007
15-0102-0602(-8)	0,17	0,113	0,121	0,08	0,093	0,101	0,143	0,086	0,038	0,066
15-0103-0601	0,015	0,019	0	0,007	0,005	0,002	0,007	0,052	0,011	0,03
15-0103-0602(-8)	0	0	0	0	0	0	0,005	0	0	0
16-0102-0502/4	0,045	0,067	0,079	0,08	0,059	0,02	0,002	0,04	0,124	0,03
16-0501-0301	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,006
16-0501-0502/4	0	0	0	0	0	0,002	0	0	0	0
03-0501-0201	0,07	0,09	0,107	0,054	0,078	0,052	0,042	0,086	0,124	0,066
04-0301-0201	0	0,005	0	0,004	0	0,007	0	0,006	0,002	0,012
04-0301-0301	0,015	0,019	0,021	0,025	0,02	0,035	0,032	0,017	0,007	0,024
04-0301-0302	0,055	0,095	0,079	0,08	0,093	0,045	0,015	0,04	0,058	0,144
04-0301-0303	0	0	0	0	0	0,007	0	0	0	0
04-0301-0304	0,005	0,005	0	0	0	0	0	0,006	0	0
04-0301-0305	0	0	0	0	0	0	0	0	0,004	0,018
04-0301-0401/2	0	0,005	0	0,004	0	0	0	0	0,002	0,006
07-0201-0201	0,08	0,76	0,057	0,12	0,118	0,072	0,238	0,201	0,076	0,054
07-0201-0302	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,024
07-0201-0303	0,025	0,029	0,05	0,025	0,034	0,054	0,069	0,04	0,007	0,012
08-0102-0502/4	0	0	0	0	0	0	0	0	0,002	0
08-0301-0302	0	0	0	0,007	0,02	0	0	0	0	0
08-0301-0401/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
08-0401-0301	0	0	0	0	0	0	0,002	0,006	0	0
08-0401-0401/2	0,04	0,029	0,029	0,029	0,02	0,01	0,017	0,006	0,011	0
08-0601-0301	0,015	0	0,007	0	0	0	0,015	0	0,002	0
09-0301-0201	0	0	0	0	0,005	0	0	0	0	0
09-0301-0303	0	0,019	0	0,004	0,008	0,114	0,037	0,006	0,011	0
Прочие	0	0	0	0,009	0	0,008	0,005	0,019	0,003	0,03

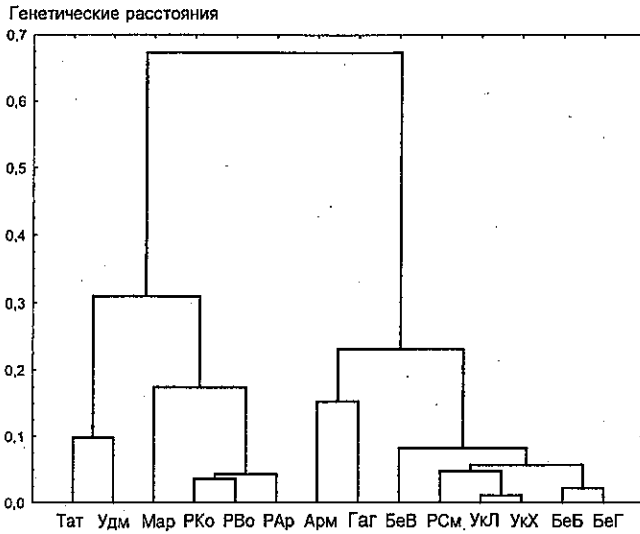


Рис. 1. Дендрограмма генетических расстояний на основании частот гена DRB1 для некоторых популяций европейской части России и СНГ.

Здесь и на рис. 2–5: РАр — русские из Архангельской области, РВо — русские из Вологодской области, РКо — русские из Костромской области, РСм — русские из Смоленской области, БеВ — белорусы из Витебской области, БеБ — белорусы из Брестской области, БеГ — белорусы из Гомельской области, УкХ — украинцы из Хмельницкой области, УкЛ — украинцы из Львовской области, Мар — марийцы, Удм — удмурты, Тат — татары, Гаг — гагаузы, Арм — армяне.

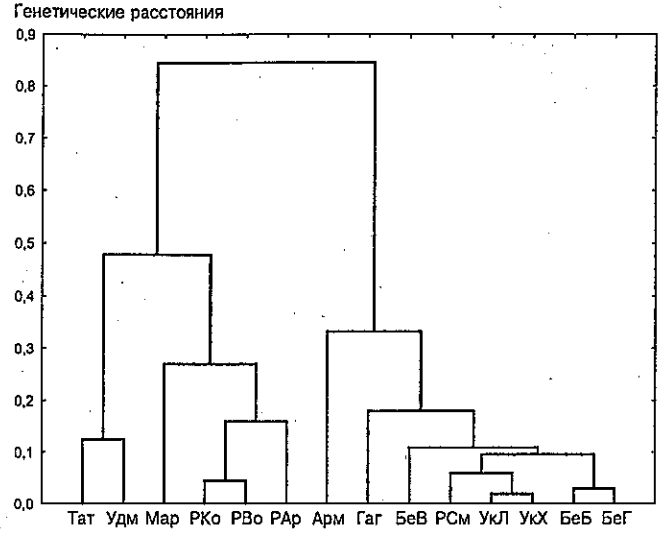


Рис. 2. Дендрограмма генетических расстояний на основании частот гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 для некоторых популяций европейской части России и СНГ.

Каждая из обследованных популяций представлена только коренным сельским населением, охватывающим ряд населенных пунктов и потому репрезентативно представляющим данную часть этнического ареала. В выборку включали только тех неродственных между собой индивидумов, все бабушки и дедушки которых относятся к данному этносу и родились в пределах данной популяции.

Геномную ДНК выделяли из периферической крови методом высаливания по стандартной процедуре [21]. Для типирования генов HLA класса II (DRB1, DQA1, DQB1) использовали наборы HLA-ДНК-Тех (фирма "НПФ ДНК-Технология", Россия). Реакцию амплификации проводили на амплификаторе "Терцик" ("НПФ ДНК-Технология") по программам, рекомендованным производителем набора. Детекцию продуктов амплификации проводили с помощью электрофореза в 3% агарозном геле.

Для определения частоты аллелей исследованных генов и их гаплотипов методом максимального правдоподобия (maximum-likelihood) использовали компьютерную программу "Арлекин" [26] версия 2.1 (URL: <http://anthro.unige.ch/arlequin>).

Расчет генетических расстояний по М. Нею [24] на основе генных частот проводили с помощью компьютерной программы "DJgenetic" версия 0.03 (Ю. А. Серегин, Е. В. Балановская). Построение дендрограмм и графиков многомерного шкалирования по двум осям [2] проводили с помощью компьютерной программы "Статистика" (версия 6.0).

Результаты и обсуждение. Частоты гена DRB1 и трехлокусных гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 представлены в табл. 1 и 2.

На основании частот гена DRB1 и гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 в 10 исследованных популяциях и в 4 популяциях русских были рассчитаны генетические расстояния по М. Нею и построены соответствующие матрицы генетических расстояний. На основании этих матриц были проведены кластерный анализ, графически представленный на рис. 1 и 2 в виде дендрограмм, а также многомерное шкалирование, представленное в виде двухмерных графиков на рис. 3 и 4.

Дендрограммы, построенные на основе кластерного анализа, демонстрируют, что при использова-

нии для анализа как частот гена DRB1 (см. рис. 1), так и частот гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 (см. рис. 2) все исследованные нами популяции группируются в два кластера. Первый кластер состоит из 3 групп белорусов, 2 групп украинцев, русских из Смоленской области, гагаузов и армян. Второго кластера включает русских из Архангельской, Вологодской, Костромской областей, а также представителей марийцев, удмуртов и татар. Марийцы, довольно сильно отличаясь от русских, вошли в один кластер с русскими популяциями. Удмурты и татары образуют отдельный кластер как в случае использования для анализа частот только гена DRB1, так и в случае частот гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1.

Таким образом, структура кластеров, построенных на основании как частот гена DRB1, так и час-

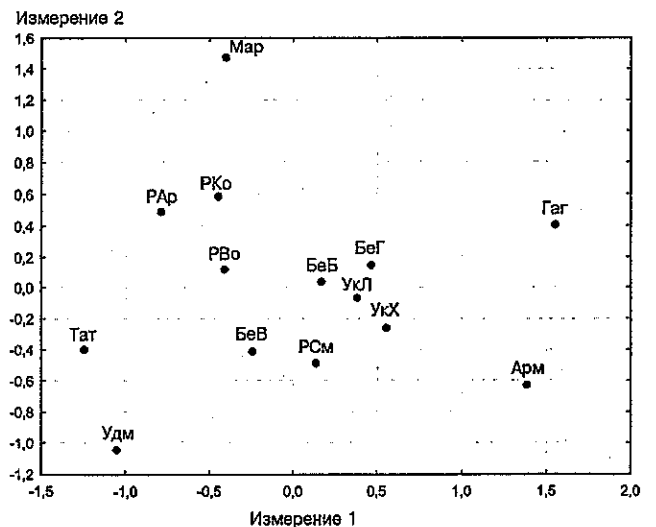


Рис. 3. График многомерного шкалирования генетических расстояний на основе частот гена DRB1 для некоторых популяций европейской части России и СНГ.

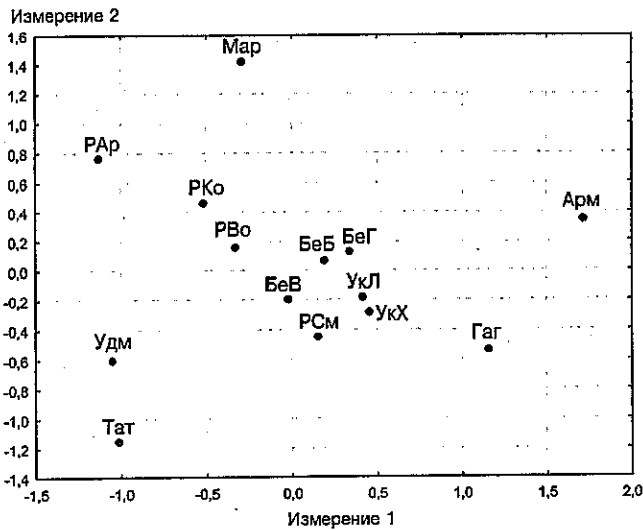


Рис. 4. График многомерного шкалирования генетических расстояний на основе частот гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 для некоторых популяций европейской части России и СНГ.

тот гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1, очень схожая, хотя и имеются некоторые отличия: на дендрограмме, построенной на основе частот гена DRB1, гагаузы и ярмяне, хотя и довольно сильно отличаются друг от друга, но все же выделяются в виде отдельного кластера, в то же время на дендрограмме, построенной на основе частот гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1, армяне генетически значительно сильнее отличаются от группы славянских популяций, чем гагаузы.

На дендрограмме, построенной на основе частот гена DRB1 (см. рис. 1), русская популяция из Архангельской области генетически близка к русским популяциям из Вологодской и Костромской областей, образуя практически единый кластер, в то время как на дендрограмме, построенной на основе частот гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 (см. рис. 2), русские из Архангельской области уже существенно отличаются от русских из Костромской и Вологодской областей.

Кроме того, так же, как и в предыдущем исследовании, максимальные генетические расстояния при анализе гаплотипов выше, чем по частотам отдельного гена DRB1.

Данные многомерного шкалирования, полученные на основании частот гена DRB1 (см. рис. 3) и гаплотипов (см. рис. 4), также принципиально не отличаются друг от друга. Но при использовании для анализа частот гаплотипов генов HLA мы видим более четкое формирование генетически родственных групп популя-

ций и более выраженные пространственные отличия, чем при использовании частот гена DRB1.

Таким образом, основные генетические различия между исследованными популяциями улавливаются уже при использовании только гена DRB1, хотя использование гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 позволяет все-таки выявить более тонкие различия между популяционными группами, т. е. более предпочтительно для генетического анализа.

К сожалению, для проведения сравнения собственных данных с данными литературы, касающимися распределения частот генов HLA среди представителей народов разных стран, прежде всего Европы, нам не удалось найти сведений о распределении частот гаплотипов HLA, поэтому дальнейший анализ был проведен только по данным о гене DRB1. Из доступных источников литературы были выбраны популяции, проживающие в различных географических зонах Европы и отражающие разнообразие европейского народонаселения, включая север, центральную часть, юг Европы, а также евреи Ближнего Востока: жители о. Сардиния [6], Израйля [19], Греции [17], Болгарии [23], Италии [10], Норвегии [4], Оркнейских островов [5], Уэльса [7], Северной Ирландии [20], Англии [13], Финляндии [25], Германии [9], Дании [15], Чехии [8], Бельгии [14], Швеции [18], Швейцарии [27], Австрии [11], Франции [22], Венгрии [12], Хорватии [16]. Результаты этого анализа представлены на рис. 5.

На представленной дендрограмме (см. рис. 5) все популяции, взятые для анализа, разделились на два кластера, довольно сильно отстоящих друг от друга. В один кластер вошли жители о. Сардиния,

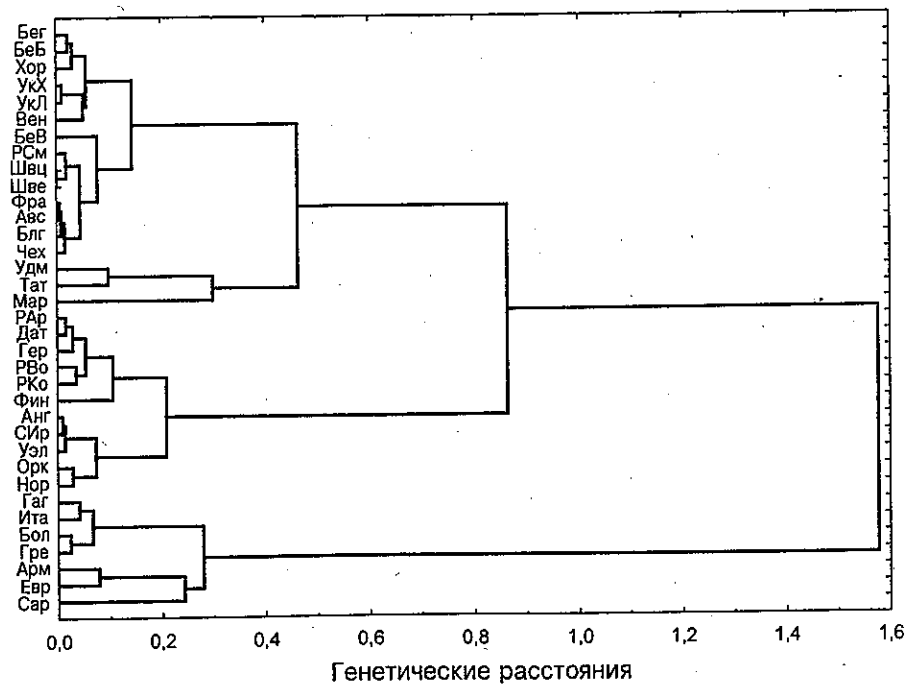


Рис. 5. Дендрограмма генетических расстояний на основании частот гена DRB1 для различных популяций Западной и Восточной Европы.

Сар — жители о. Сардиния, Евр — евреи, Гре — греки, Бол — болгары, Ита — итальянцы, Нор — норвежцы, Орк — оркнейцы, Уэл — уэльсцы, Сир — североирландцы, Анг — англичане, Фин — финны, Гер — немцы, Дат — датчане, Чех — чехи, Блг — бельгийцы, Шве — шведы, Швец — швейцарцы, Авс — австрийцы, Фра — французы, Вен — венгры, Хор — хорваты.

евреи, армяне, греки, болгары, итальянцы и гагаузы, т. е. популяции юга Европы. Во второй кластер, также имеющий сложную структуру, попали все остальные популяционные группы: а именно — жители Центральной и Северной Европы.

Образование кластера, в который вошли популяции, проживающие на берегах Средиземного или Черного моря, соответствует данным антропологии [3]. Кластер, в который вошли жители Центральной и Северной Европы, в свою очередь делится на два больших кластера, также довольно сильно отстоящих друг от друга. Кластер, включивший популяции севера Европы, в свою очередь разделен на два. В один из них вошли норвежцы, оркнейцы, уэльсцы, ирландцы и англичане, т. е. популяции, принадлежащие к северо-европейской расе, живущие на побережье северных морей. Во второй кластер вошли финны и мало отличающиеся друг от друга русские из Костромской, Вологодской, Архангельской областей, а также северные немцы и датчане.

В следующий большой кластер вошли популяционные группы из Центральной и Восточной Европы, включая белорусов, украинцев, русских из Смоленской области, а также марийцев, татар и удмуртов. Этот кластер в свою очередь состоит из двух. Один из них включил слабо отличающиеся друг от друга популяции центральной части Европы, относящиеся к среднеевропейской расе, — чехов, бельгийцев, австрийцев, французов, швейцарцев, шведов, а также русских из Смоленской области. К этому кластеру примыкают северные белорусы из Витебской области, несущие примесь популяций беломоро-балтийского типа. В другой кластер попали венгры, украинцы из Хмельницкой и Львовской областей, хорваты и южные белорусы из Брестской и Гомельской областей, что, вероятно, отражает наличие у них общего альпийско-карпатского компонента.

К кластеру популяций из центральной и центрально-южной части Европы примыкает кластер, имеющий выраженные генетические различия с предыдущим. В этот кластер вошли татары, удмурты и довольно сильно отличающиеся от них марийцы. Такими образом, результаты, полученные на основе типирования только гена DRB1, соответствуют представлениям антропогенетиков о том, что удмурты, татары и марийцы имеют значительную южноевропейскую примесь (и поэтому попали в один кластер с жителями Центральной Европы). В то же время все три группы характеризуются присутствием заметного уралоидного компонента (так называемый волжско-камский тип), что привело к выделению их в отдельный кластер [3].

Выводы

1. Представленный фактический материал о частотах распределения гена DRB1, а также гаплотипов DRB1-DQA1-DQB1 может быть использован для изучения генетического родства популя-

ций, а также в качестве контроля в исследованиях по проблеме "HLA и болезни".

2. Еще раз подтверждено, что большая вариабельность гаплотипов генов HLA лучше отражает популяционное разнообразие населения, чем вариабельность отдельных генов HLA, и потому лучше подходит для реконструкции родства популяций.

3. Использование для популяционных исследований даже только гена HLA DRB1 позволяет получить ценную и достоверную информацию для изучения генетического родства популяций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Болдырева М. Н., Алексеев Л. П., Хаитов Р. М. и др. // Иммунология. — 2005. — Т. 26, № 5. — С. 260–263.
2. Дерябин В. Е. Многомерные биометрические методы для антропологов. — М., 2001.
3. Дерябин В. Е. // Восточные славяне. Научный мир. — М., 2002. — С. 30–59.
4. Канустин С. И. Особенности аллельного полиморфизма генов HLA II класса в здоровой популяции Санкт-Петербурга и у больных тяжелой апластической анемией: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб., 1998.
5. Bodmer J. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 209.
6. Contu L., Carcassi C. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 243.
7. Darke C., McNamara S., Guttridge M. G., Thompson J. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 211.
8. Drabek L., Bartova M., Ambruzova Z. et al. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 205.
9. Ferencik S., Grosse-Wilde H. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 222.
10. Ferrara G. B., Delfino L., Longo A. et al. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 235.
11. Fischer G. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 194.
12. Gyodi E., Rajczy K., Penzes M. et al. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 231.
13. Haworth S., Sinnott P., Davidson J., Dyer P. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 208.
14. Huang C., Spaepen M., Emonds M.-P. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 200.
15. Jersild C., Steffensen R. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 206.
16. Kastelan A. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 203.
17. Lasidou P., Adam K., Polymenidis Z. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 228.
18. Lindblom B., Svejgaard A. // HLA 1991: Proceeding of the Eleventh International Histocompatibility Workshop and Conference. — Oxford, 1991. — Vol. 1. — P. 651–655.
19. Martinez-Laso J., Gazif E., Gomez-Casado E. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 187.
20. Middleton D., Williams F. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 213.
21. Miller S. A., Dykes D., Polesky H. F. // Nucleic Acids Res. — 1988. — Vol. 16. — P. 1215.
22. Moine A., Bensa J. C. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 216.
23. Naumova E., Ivanova R., Lepage V. et al. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 201.
24. Nei M. // Am. Nat. — 1972. — Vol. 106. — P. 283–292.
25. Partanen J., Westman P. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 214.
26. Schneider S., Kueffer J. M., Roessli D., Excoffier L. Arlequin (ver. 1.0): a Software Environment for the Analysis of Population Genetics Data. — Geneva, 1996.
27. Tiercy J.-M., Sanchez-Mazas A., Grundschober C. et al. // HLA 1997 / Eds P. I. Terasaki, D. W. Gjertson. — Los Angeles, 1997. — P. 249.