

ԱՐՑԱԽԻ ՊԵՏԱԿԱՆ ՀԱՄԱԼ ՍԱՐԱՆ

ՊՈՂՈՍՅԱՆ ԱՐԹՈՒՐ ՍՈՒՐԵՆԻ

**ԱՐՑԱԽԱՅԱՅԵՐԸ
ՀԱՅԿԱԿԱՆ ԼԵՈՒԱՇԻԱՐՅԻ ԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ ԲՆԱՊԱՏԿԵՐՈՒՄ**

ԱՏԵՆԱԽՈՍՈՒ ԹՅՈՒՆ

Գ.00.15 - «Գեներտիկա» մասնագիտությունը
կենսաբանական գիտությունների թեկնածուի
գիտական աստիճանի համար

Գիտական ղեկավար՝
Կ.գ.դ., պրոֆ. Լ.Մ. Եպիսկոպոսյան

ԵՐԵՎԱՆ – 2017

ԲՈՎԱՆԴԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

ՀԱՊԱԿՈՒՄՆԵՐ	3
ՆԵՐԱԾՈՒԹՅՈՒՆ	4
ԳԼՈՒԽ 1. ԳՐԱԿԱՆ ԱԿՆԱՐԿ	10
1.1. Արցախահայ ության ծագումնաբան ության հարցերը	10
1.2. Մարդու Կքրոմոսոմը և միտոքոնդրիոլ մային ԴՆԹ-ն որպես Եվոլյուցիոն խնդիրների և ուժման հիմնական գործիքներ	20
1.2.1. Կքրոմոսոմի կիրառումը պոպուլյացիոն գենետիկական հետազոտություններում	20
1.2.2. Միտոքոնդրիոլ մային ԴՆԹ-ի կիրառումը պոպուլյացիոն գենետիկական հետազոտություններում	27
1.3. Հայ ժողովրդի գենետիկական պատմությանն ուղղված հետազոտությունների ամփոփագիր	31
ԳԼՈՒԽ 2. ՆՅՈՒԹԵՐ ԵՎ ՄԵԹՈԴՆԵՐ	41
2.1. Նյութի նկարագրություն	41
2.2. Կքրոմոսոմի և միտոքոնդրիոլ մային ԴՆԹ-ի գենոտիպավորում	44
2.3. Վիճակագրական մեթոդներ և համակարգչային ծրագրային փաթեթներ	45
ԳԼՈՒԽ 3. ԱՐԴՅՈՒՆՔՆԵՐ ԵՎ ՔՆՆԱՐԿՈՒՄ	50
3.1. Արցախահայերի հայրազգային գենոֆոնդի առանձնահատկությունները	50
3.2. Արցախահայերի մայրազգային գենոֆոնդի առանձնահատկությունները	65
3.3. Արցախահայ ության դիրքը պատմական Հայաստանի գենետիկական բնապատկերում:.....	75
ԱՄՓՈՓՈՒՄ	81
ԵԶՐԱԿԱՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ	87
ՕԳՏԱԳՈՐԾՎԱԾ ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՑԱՆԿ	89

ՀԱՊԱՎՈՒՄՆԵՐ

AMOVA	Analysis of MOlecular VAriance
CRS	(Cambridge Reference Sequence) Քեմբրիջի ստուգահաջորդականություն
D-loop	(Displacement loop) մտրՆԹ-ի վերահսկող տեղամաս
Hg	(haplogroup) հապլոխումբ
Ht	(haplotype) հապլոտիպ
HVS	(hypervariable segment) գերփոփոխական հաջորդականություն
մտրՆԹ	միտոքոնդրիոն մային ԴՆԹ
NJ	Neighbor-Joining
NRY	(non-recombining region of the Y chromosome) Y քրոմոսոմի ոչ ռեկոմբինանտային տեղամաս
PCoA	(Principal Coordinates Analysis) Գլխավոր կոորդինատների վերլուծություն
SNP	(single nucleotide polymorphism) եզակի նուկլեոտիդային աղիմորֆիզմ
STR	(short tandem repeat) կարճ տանդեմային կրկնություն
UPGMA	Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean

ՆԵՐԱՃՈՒ ԹՅՈՒՆ

Յիմնահարցի արդիականությունը. Պատմական Հայաստանի արևելյան նահանգների, այդ թվում և Արցախի պատմության և արցախահայության ծագումնաբանական արմատների ուսումնասիրությունը պատմագիտության արդի հարցերից է, որը մի շարք կետերում առայսօր վիճահարույց է և որին գրեթե անհնար է միանշանակ պատասխանել միայն ավանդական (հնագիտական, պատմական, լեզվական, մարդաբանական և այլն) մոտեցումների կիրառմամբ: Նախևառաջ պատմական արժեքավոր վկայությունների մի մասը ոչնչացվել կամ անհետացել է Հայկական լեռնաշխարհում բազմաթիվ արշավանքների և երկրաշարժերի հետևանքով: Բացի այդ, հարևան երկրների միջև երբեմնի հայկական հողերի պատմաբաղաբանական բաժանման արդյունքում արխիվային և հնագիտական ուսումնասիրությունները դարձել են նրբախնդիր և դժվար իրագործելի առաջադրանք:

Մինչդեռ Արցախը Հայկական լեռնաշխարհի այն վայրերից է, որը հազարամյակներ շարունակ բնակավայր և միգրացիոն միջանցք է հանդիսացել ինչպես ժամանակակից, այնպես էլ հնագույն մարդու տեսակների համար [Fernández-Jalvo, et al., 2010]: Հնագիտական պեղածոյների հիման վրա գիտնականները եկել են այն եզրակացության, որ վաղնջական ժամանակներից ի վեր Արցախի տարածքը բնակեցված է եղել, ընդ որում հնագույն մշակույթը, ըստ էության, հանդիսանում է Հայկական լեռնաշխարհի միասնական մշակույթի տեղական տարբերակ [Սամուելյան, 1914; Ուլուբաբյան, 1994; Асрян, 1999]:

Հայոց պատմական հին իրականության համատեքստում նահանգը ներկայացվում էր Մեծ Հայքի միասնական պետության կազմում, որը կարևոր դեր է խաղացել հայոց վարչական և մշակութային կյանքում [Լեոն, 1973; Խորենացի, 1981]: Հայաստանի բազմադարյա ընդհանուր ճակատագրի հետ մեկտեղ Արցախն ունեցել է իր ինքնատիպ պատմությունը և զարգացման առանձնահատկությունները, որ սկսած V դարի սկզբից՝ պարբերաբար կտրվում էր ազգային մայր

միջավայրից, սակայն չէր կորցնում հայկական ընդհանուր նկարագիրը՝ պահպանելով տեղական իր ուրույն պատկերը:

Արցախ տեղանունը վաղագույն աղբյուրներում անգամ հիշատակվել է անվանապես, սկսած Ուրարտական սեպագիր արձանագրություններից [Меликишвили, 1960; Капанцян, 1931], ինչը պահպանվել է հետագա ժամանակների հայկական աղբյուրներում [Կաղանկատուացի, 1983; Օրբելյան, 1910]: Պատմական սկզբնաղբյուրներում «Ղարաբաղ» անվանումը թյուրքալեզու իմաստավորմամբ հիշատակվում է սկսած 14-րդ դարից [Картлис цховреба, 1959; Hamd-Allah Mustawfi of Qazwin, 1919]:

Չառնանշակյան են լեզվաբանների դիտարկումները, ովքեր հայերեն լեզվի բարբառներից աշխարհագրորեն ամենաընդգրկուն են համարում արցախյան բարբառը [Աճառյան, 1911; Ղարիբյան, 1953]: Այն առանձնանում է իր հարստությամբ և ճկունությամբ, որը թերևս հայոց ամենակենսունակ և ամենահամառ բարբառներից մեկն է համարվում [Ուլուբաբյան, 1994]:

Այսպիսով, հնագիտական, պատմական, լեզվաբանական եղած փաստագրությունները, որոնց հակիրճ վերլուծությունը ներկայացված է ատենախոսության առաջին գլխում, մատնանշում են, որ Արցախը Չայկական լեռնաշխարհի բնիկ հայ ժողովրդի հայրենիքի անբաժան մասն է եղել, իսկ բնակչությունը՝ հայ:

Այնուամենայնիվ, առայսօր հաճախ հնչող անհիմն պնդումներն ընդհանրապես հայ ժողովրդի և, մասնավորապես, արցախցիների ծագումնաբանության վերաբերյալ, թե նրանք Չայկական լեռնաշխարհի արևելյան հատվածներում եկվոր են և բնակեցրել են այդ տարածքները 19-րդ դարի սկզբին ռուս-պարսկական պատերազմից (1826-1828թթ.) հետո միայն, պահանջում են սույն հարցի անհապաղ պարզաբանում ժամանակակից և կասկած չհարուցող օբյեկտիվ մոտեցումներով: Այդ նպատակով լայնորեն կիրառվող արդի մոլեկուլակենսաբանական մեթոդները թույլ են տալիս վերականգնել ժողովուրդների պատմությունը՝ հայրագծային և մայրագծային ժառանգվող և սերնդեսերունդ փոխանցվող գենետիկական համակարգերի կիրառմամբ: Ըստ այդմ, ցանկացած պարբերյալացիայի հայրագծային գենետիկական պատմության

վերակառուցումը հիմնված է Կ քրոմոսոմի ռեկոմբինացիայի չենթարկվող հատվածում տեղակայված մարկերների գենոտիպավորման վրա [Quintana-Murci et al., 2001; King et al., 2008], մինչդեռ մայրագծային գենետիկական պատմության վերականգնումն իրականացվում է միտոքոնդրիումային ԴՆԹ-ի և կոկոսների միջոցով [Comas et al., 2000; Quintana-Murci et al., 2004; Behar et al., 2008]:

Ինչպես նշվեց, Կ-քրոմոսոմային և մտԴՆԹ մարկերների գենետիկական փոփոխությունների վերաբերյալ սրընթաց կուտակվող տվյալները հաջողությամբ օգտագործվում են ժամանակակից մարդկանց գենետիկական պատմության վերակառուցման նպատակով: Այս համատեքստում, վերջերս իրականացվել է պատմական Հայաստանը ներկայացնող հայկական տարածքային չորս պոպուլյացիաների (Արարատյան դաշտավայր, Գարդման, Վանա լիճ և Սասուն) համապարփակ հայրագծային հետազոտություն՝ ներկայացնելով երկրագործության և հնդեվրոպական լեզուների տարածման գործընթացներում Հայկական բարձրավանդակի դերն ուսումնասիրելու, ինչպես նաև հայկական էթնոսի գենոֆոնդի վրա Հայաստանի բարդ պատմական անցյալի ազդեցությունը հանգամանորեն գնահատելու նպատակով [Herrera et al., 2012]: Ուսումնասիրված ներկայից հայրագծային ազդակները վկայում են, որ Հայկական լեռնաշխարհը վերաբնակեցվել է Բերրի կիսաուսնի երկրագործների կողմից շուրջ 10 հազար տարի առաջ: Այս նախնական եզրակացությունից բխում է, որ հայերի էթնոգենեզը տեղի է ունեցել իրենց անմիջական գենետիկական նախնիների բնակեցման տարածքում, այսինքն՝ տեղաբնիկ են իրենց պատմական հողերի վրա:

Հայկական լեռնաշխարհում հայերի տեղաբնիկության փաստը, անշուշտ, կարիք ունի հետագա գենետիկական հաստատման: Դեռ ավելին, չնայած խիստ արտահայտված էթնիկ ինքնությունը՝ հայերի հայրական գենոֆոնդը շատ բազմազան է և ունի ցայտուն արտահայտված տարածաշրջանային շերտավորում [Herrera et al., 2012; Hovhannisyan et al., 2014]: Ուստի, հաշվի առնելով հարցի խիստ արդիականությունը և կարևորությունը՝ հայ ժողովրդի գենետիկական պատմության վերականգնումը պահանջում է

պատմական Հայաստանը ներկայացնող առանձին տարածքային խմբերի ուսումնասիրություն: Ընդ որում, վերը ներկայացված դիտարկումների և հատկապես վերջին տարիների քաղաքական իրավիճակի լույսի ներքո, խիստ արդիական է և առաջնահերթ արցախահայերի էթնոգենետիկ առանձնահատկությունների ուսումնասիրումը:

Այսպիսով, աշխատանքի **հիմնական նպատակն է** որոշել արցախահայության դիրքը Հայկական Լեռնաշխարհի գենետիկական բնապատկերում հայրական և մայրական տոհմագծերի բազմազանության հիման վրա:

Սույն նպատակի իրականացման համար առաջ են քաշվել հետևյալ **խնդիրները**.

1. Պարզաբանել արցախահայերի գենոֆոնդի հայրագծային բաղադրիչի առանձնահատկությունները Կ քրոմոսոմի մարկերների հիման վրա:
2. Բնութագրել արցախահայության մայրագծային գենետիկական կառուցվածքը՝ ըստ միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի մարկերների հաճախականության:
3. Ստուգել Արցախի բնակչության տեղաբնիկ ծագման վարկածը հայրագծային և մայրագծային գենետիկական համակարգերի հիման վրա:
4. Որոշել ժամանակակից արցախահայերի գենոֆոնդում հնագույն գաղթերի ազդեցությունը և տարբեր արշավանքների արդյունքում «օտարածին գենետիկական հետքերի» առկայությունը:
5. Պարզել արցախահայերի դիրքը Հայկական Լեռնաշխարհի գենետիկական քարտեզում:

Արդյունքների գիտական և գործնական նշանակությունը: Բացահայտվել է, որ ժամանակակից արցախահայության արարելիացիան բնութագրվում է նվազագույն գենետիկական բազմազանությամբ, որի ցուցանիշը ($h=0.8137$) գրեթե համընկնում է

սյուլնեցիների համապատասխան ցուցանիշի հետ, սակայն հավաստիորեն տարբերվում է կենտրոնական և Արևմտյան Հայաստանի պոպուլյացիաներից: Արցախցիների և սյուլնեցիների ցածր գենետիկական բազմազանությունը, ամենայն հավանականությամբ, պայմանավորված է աշխարհագրական մեկուսացվածությամբ և գենետիկական փոխանակման սահմանափակ հնարավորություններով:

Պարզվել է նաև, որ արցախահայերի գենոֆոնդում գերիշխում են առաջին երկրագործների գենետիկական առանձնահատկությունները բնորոշող Մ քրոմոսոմի տարբերակները, որոնք Հայկական բարձրավանդակ են մուտք գործել 8-11 հազար տարի առաջ, ինչը վկայում է, որ արցախահայերի կազմավորումն ընթացել է Հայկական Լեռնաշխարհի ավտոխոն բնակչության սուբստրատի հիման վրա:

Ի տարբերություն Մ քրոմոսոմային մարկերների՝ արցախահայերի մայրագծային գենոֆոնդի (որի շուրջ 70%-ը կազմում են եվրոպական ծագում ունեցող H, U, T և J հապլոխմբերը) բազմազանության ցուցանիշն առավելագույնն է Հայկական Լեռնաշխարհում՝ գիջելով միայն պատմական Հայաստանի կենտրոնական շրջանին:

Բացահայտվել է, որ արցախցիների հայրագծային գենային կազմում չեն պարունակվում արաբական կամ թյուրքական ազդեցության հետքեր՝ չնայած բազմաթիվ օտարածին ներխուժումների, ինչը կարելի է բացատրել դարեր շարունակ նրանց էթնո-մշակութային վառ արտահայտված ինքնությամբ:

Ընդհանուր առմամբ, արցախահայության գենոֆոնդը չի պարունակում հայկական այլ տարածքային խմբերից տարբերվող որևէ յուրահատուկ տոհմագիծ՝ հանդիսանալով ընդհանուր հայկական պոպուլյացիայի անբաժանելի մաս:

Առաջին անգամ գիտական շրջանառության մեջ են դրվում արցախահայության, ինչպես հայրագծային, այնպես և մայրագծային գենետիկական կառուցվածքի վերաբերյալ տվյալներ, որոնք կարող են կիրառվել ոչ միայն կենսաբանական և ֆիզիկական մարդաբանական ոլորտների մասնագետների կողմից, այլև հայ ազիտական ուսումնասիրություններում:

Բացի այդ, ժամանակակից ԴՆԹ-ի ուսումնասիրությունները, որոնք արտացոլում են անցյալի իրադարձությունները գենետիկական տարաբաշխման ներկայիս հատկանիշների հիման վրա, ուղի են հարթում հնագույն ԴՆԹ-ի հետազոտությունների համար, որոնք ուղղակի գենետիկական ապացույցներ կարող են տրամադրել տվյալ ժամանակահատվածում և աշխարհագրական վայրում պատմական արարելյացիաների և ժամանակակից ժողովուրդների միջև գենետիկական հարաբերությունների վերաբերյալ :

Աշխատանքի նախապատասխանությունը. Ատենախոսության նյութերը ներկայացվել և քննարկվել են ՀՀ ԳԱԱ Մոլեկուլային կենսաբանության ինստիտուտի Էթնոգենոմիկայի և Լաբորատորիայի սեմինարներում (2013-2015թթ.) և ինստիտուտի գիտական խորհրդի նիստերում (2015թ. դեկտեմբեր, 2016թ. մարտ), ինչպես նաև «Մոլեկուլային և բջջային կենսաբանության զարգացման հեռանկարները»-4 (2013թ. հոկտեմբեր) միջազգային գիտաժողովին, Յու. Ռիչկովին նվիրված «Բնակչության գենետիկայի և էթնիկ մարդաբանության խնդիրները» միջազգային գիտաժողովին (2013թ. նոյեմբեր):

Հրատարակումներ. Ատենախոսության հիմնական արդյունքներն արտացոլված են 7 գիտական աշխատանքներում` այդ թվում` 1 հոդված միջազգային ժողովածուում, 3` Հայաստանի և Լեռնային Ղարաբաղի ամսագրերում և 3 գեկույց միջազգային գիտաժողովների նյութերում:

Ատենախոսության ծավալը և կառուցվածքը. Ատենախոսությունը շարադրված է 101 էջի վրա, պարունակում է 7 աղյուսակ և 29 նկար, կազմված է հետևյալ բաժիններից` Ներածություն, Գրականության ակնարկ, Նյութեր և մեթոդներ, Արդյունքներ և քննարկում, Ամփոփում, Եզրակացություններ, Գրականության ցանկ (146 աղբյուր):

ԳԼՈՒԽ 1. ԳՐԱԿԱՆ ԱԿՆԱՐԿ

1.1. Արցախի առկայության ծագումնաբանության հարցերը

Հայաստանի բազմադարյա ընդհանուր ճակատագրի հետ մեկտեղ Արցախն ունի նաև իր ինքնատիպ պատմությունն ու զարգացման առանձնահատկությունները, որ սկսած V դարի սկզբից՝ պարբերաբար կտրվում էր ազգային մայր միջավայրից, սակայն չէր կորցնում հայկական ընդհանուր նկարագիրը, ինչպես նաև տեղական իր ուրույն պատկերը: Այս համատեքստում, արցախի առկայության ծագումնաբանությունն առնչվող հարցերի արդի վիճակի հնագիտական, պատմական, լեզվաբանական և գենետիկական մոտեցումների համալիր վերլուծությունը, անշուշտ, կօժանդակի հայկական այս աշխարհագրական խմբի էթնոգենեզի հետ կապված հարցերի վերհամասնումը և նուսաբանումը:

Հնագիտական վկայություններ: Արցախն աշխարհագրորեն զբաղեցնում է Փոքր Կովկասի հարավարևելյան տարածքը և Հայկական լեռնաշխարհի հյուսիսարևելյան հատվածի մի մասը, և իրենից ներկայացնում է հարթավայրերի և լեռնային գոգահովիտների մի ամբողջ համակարգ՝ բաժանված ներքին լեռնաշղթաներով:

Արցախի տարածքում մարդու առկայության մասին հնագիտական վկայությունները հասնում են մինչև վաղ հին քարեդարյան դարաշրջան: Այստեղ հայտնաբերվել են պալեոլիթյան և հետագա ժամանակաշրջանների բնակավայրերի, բերդերի ավերակներ և հետքեր՝ զանազան գենքերի, զարդերի, գործիքների տեսքով: Նման փաստերը հուշում են, որ Արցախը Հայկական լեռնաշխարհի այն վայրերից է, որտեղ տեղի է ունեցել նախամարդուց ժամանակակից մարդու ձևավորման գործընթացը: Այդ առումով առանձնահատուկ հետաքրքրություն են ներկայացնում Հարթուծի շրջանի Ազոխ գյուղի նույնանուն քարանձավի հնագիտական նյութերը, որոնք, մասնագետների կարծիքով, հնարավորություն են տալիս դիտարկել պլեյստոցենից մինչև հոլոցեն ընկած ժամանակահատվածում հնագույն մարդկանց գաղթողիները և բնակեցումը Փոքր Կովկասում [Fernández-Jalvo, et al., 2010]: Ազոխի պեղումների ընթացքում

հայ տնաբերվել է հնագույն մարդու ստորին ծնոտի մի հատված, որը համապատասխանում է ուղիղ քայլող մարդու և նեանդերթալյան մարդու դարաշրջանների միջև անցումային ժամանակահատվածին [Yakimov, 1980; Kasimova, 2001]: Բացի այդ, այստեղ հայ տնաբերվել են հսկայական քանակությամբ բրածո կենդանական մնացորդներ և օլդովայան, աշելյան, մոստերյան մշակույթներին պատկանող քարե գործիքներ, որոնք ներկայում պահվում են Ադրբեջանում՝ որպես նրանց մշակույթի անբաժանելի մաս: Երկրաբանական հետախուզական աշխատանքների ժամանակ քարեդարյան շրջանի մարդու գործունեության հետքեր են արձանագրված նաև Թաղարի, Քարին տակ և մի քանի այլ գյուղերի տարածքներում տեղակայված քարանձավներում:

Ստեփանակերտի, Խոջալուի և Արցախի մի շարք այլ հնավայրեր հարուստ են կարասային, քարարկղային, սարկոֆագային ձևերի թաղումներով և դամբարանաբլուրներով, որոնք պահպանում են ոչ միայն հանգուցյալների կմախքները, այլև նրանց կենցաղի, ռազմական կյանքի և այդ ժամանակին բնորոշ այլ առարկաներ՝ ներկայացնելով պատմական բրոնզի և երկաթի դարաշրջանները [Асрян, 1999]: Առաջածորի և Խոջալուի դամբարաններից հայ տնաբերված սպառազինության համար նախատեսված առարկաները, օրինակ, հնարավորություն են տալիս վերականգնել բրոնզեդարյան ծանր հետևազոր ռազմիկների արտաքին տեսքը: Դամբարանների կառուցվածքի, ինչպես նաև գերեզմանատների ուսումնասիրությունը, նախկինում հայ տնաբերված նմանօրինակ նյութերի հետ համադրումը մատնանշում է, որ դրանք իրենց զուգահեռներն ունեն Սևանի ավազանի հուշարձաններում [Пiotровский, 1949]: Այդ դամբարաններում հնագետները պեղել են նաև ուշ բրոնզի դարից սկսվող ժամանակաշրջանին բնորոշ կարասային թաղումներ, որոնք հետաքրքիր տեղեկություններ են տալիս արհեստների ու արվեստների զարգացման, հավատալիքների մասին (բրոնզե կացիններ, զարդեր, պաշտամունքային արձանիկներ): Հաճախ հայ տնաբերվել են նաև պղնձե ու ոսկե անավարտ իրեր և զարդեր: Դրանց անավարտ լինելը փաստում է տեղական ծագման ու լայն գործունեության մասին [Ուլուբաբյան, 1994]:

Խոջալուի դամբարանադաշտից գերմանացի հնագետ Էմիլ Ռյոսլերը հայտնաբերել է ագաթե ուշագրավ ուլունք, որի վրակա արձանագրությունն՝ Ասորեստանի Ադադնիրարի I-ին (մ.թ.ա. 1310-1282թթ.) արքայի անվան հիշատակությամբ [Սամուելյան, 1914]: Խ. Սամուելյանի կարծիքով՝ ասորական գրությամբ ագաթե ուլունքը Խոջալու է հասել տեղացի ցեղապետերից մեկի միջոցով, ով, ամենայն հավանականությամբ, ծառայել է Ասորեստանի բանակում և որպես սնվեր ստացել է Ադադնիրարի I-ի կողմից: Վերոհիշյալ փաստը վկայում է, որ Արցախը մ.թ.ա. III-II հազարամյակներում ընդգրկված է եղել Առաջավոր Ասիայի քաղաքակրթության ոլորտում:

Խոջալուի դամբարանաբլուրներից պեղված նյութերի մեջ գերակշռող են նաև Ուրարտական թագավորության հետ առնչվող նյութերը: Դրանցից մեկը՝ սարդիոնե զարդանախշը, ունի նաև սեպագիր արձանագրություն և Ռուսա թագավորի անվան հիշատակությամբ [Меликишвили, 1960], ինչը թույլ է տալիս ենթադրել, որ այդ թագավորության մեջ էր գտնվում Արցախը:

Արցախի տարածքում դամբարանադաշտերի թաղումները և հարակից այլ նյութեր, հնագետ Վ. Բելկինի կարծիքով, պատկանում են հայերին և ընդհանրություններ ունեն Յայկական բարձրավանդակի համաժամանակյա հուշարձանների հետ [Асрян, 1999]: Նույնն է պնդում նաև հնագետ Ա. Իսրայելյանը, ով համանման գտածոների վերլուծությունից պարզել է, որ բրոնզեդարյան ժամանակաշրջանում Յայկական լեռնաշխարհի, այդ թվում նաև Արցախի տեղաբնակ ցեղերի հավատալիքներն ու ծիսակատարությունները նույնատիպ էին [Իսրայելյան, 1976]: Բացի այդ, Արցախի Չաբուխ գյուղի մերձակայքում գտնվող հնավայրում հայտնաբերել են միջարք քանդակների բեկորներ, որոնք, Ռյոսլերի կարծիքով, հայկական ծագում ունեն [Սամուելյան, 1914]: Իլրումն, հայտնի արևելագետ Ռ. Վիրխովը, ուսումնասիրելով և համեմատելով հայկական լեռնաշխարհի տարբեր հատվածներից հայտնաբերված նյութերը, գրել է. «Բնորոշն ու վերին աստիճանի կարևորը ընդհանուր տիպն է, իսկ այս կողմից մինչև այժմ կատարված սակավաթիվ պեղումներն անգամ ցույց են տալիս, որ Գուգարքից

սկսած մինչև Թարթառ գետի դաշտը ապրած հին ազգերը մի մշակույթի ներկայացուցիչներ էին» [Վիրխով, 1895]:

Այսպիսով, հնագիտական պեղածոյների հիման վրա գիտնականները եկել են այն եզրակացության, որ հնագույն ժամանակներից ի վեր Արցախի տարածքը բնակեցված է եղել, ընդ որում հնագույն մշակույթը, ըստ էության, հանդիսանում է Յայկական լեռնաշխարհի միասնական մշակույթի տեղական տարբերակ:

Պատմական ակնարկ: Պատմության վաղ շրջանի գուտ Արցախի վերաբերող աղբյուրագիտական տվյալները սակավաթիվ են: Օտար աղբյուրներից հասած տեղեկությունները գլխավորապես վերաբերում են ողջ հայ ժողովրդին ու պետական-վարչական միավոր Յայաստանին, և հազվադեպ նրա առանձին շրջաններին: Այնուամենայնիվ, Արցախը վաղագույն աղբյուրներում անգամ հիշատակվում էր անվանապես, ինչը պահպանվել է հետագա բոլոր ժամանակաշրջաններում:

Ուրարտական սեպագիր արձանագրություններից հայտնի է դառնում, որ մ.թ.ա. 8-9-րդ դարերում Արցախը եղել է Վան-Արարատյան թագավորության կազմում, որի գահակալները դեպի հյուսիս-արևելք կատարած իրենց արշավանքների ընթացքում պետությանն են միացրել նոր երկրամասեր, որոնց թվում եղել է Արցախը (սեպագրերում՝ Ադախունի կամ Ուրտեխի) [Меликишвили, 1960; Капанцян, 1931]: Ասվածը հիմնավորվում է արձանագրություններում այն տեղանունների հիշատակմամբ, որոնք համանման են Արցախի միջնադարյան և այժմյան որոշ գյուղանունների հետ [Կարազեոզեան, 1998]: Ադախ տեղանունը հիշատակված է նաև հետագա ժամանակների հայկական աղբյուրներում [Կաղանկատուացի, 1983; Օրբելյան, 1910]:

Ըստ էության, երկրամասը նույն անունով են կոչել նաև հին հույները: Ստրաբոնի հայտնի «Աշխարհագրություն»-ում Կուր գետի աջափնյակում տեղակայված երկրամասը հիշատակվում է «Օրխիստենա»-Օրցիստի («Արցախ» հունարեն տարբերակը) անունով՝ որպես Մեծ Յայքի նահանգներից մեկը, որը հայտնի էր իր մեծաքանակ հեծելազորով [Ստրաբոն]: Վաղ միջնադարյան

աղբյուրներն արձանագրում են երկրամասի ևս երկու անվանում՝ Ծավդեք՝ Ծավդեքյան իշխանական տան անունով [Ագաթանգեղոս, 1909], և Խաչեն՝ ի պատիվ իշխանանիստ համանուն բերդի [Կաղանկատուացի, 1983]: Վերջինը հիշատակվում է նաև բյուզանդական և պարսկական անվանակարգումներում [Օտար աղբյուրները..., 1970; Миклухо-Маклай, 1954]: Չարկ է նշել, որ բերդն ու երկրամասը կոչվում էին Խաչեն հենց այն պատճառով, որ տեղի բնակիչները հայեր էին:

Պատմական սկզբնաղբյուրներում «Ղարաբաղ» անվանումը հիշատակվում է 14-րդ դարից: Այն ձևավորվել է պարսկական աշխարհագրական անվանակարգման հիման վրա. ի տարբերություն երկրամասի հարթավայրային մասի, որը կրում էր «Բաղ-ի սաֆիդ» (Սպիտակ այգի) անունը, նրալեռնային հատվածը անվանվել է «Բաղ-ի սայիդ», որը թյուրքալեզու իմաստավորմամբ վերափոխվել է «Ղարաբաղի» (Սև Այգի) [Картлис цховреба, 1959; Hamd-Allah Mustawfi of Qazwin, 1919]:

Չունահռոմեական և հայ աղբյուրները հստակ մատնանշում են, որ Վան-Արարատյան և նրան հաջորդած համահայկական թագավորական տների տիրապետության ժամանակներում պետության հյուսիսային սահմանն անցել է Կուր գետով, և դրանից հարավ ընկած տարածքները գտնվել են Չայոց պետության կազմի մեջ: Այստեղից կարելի է եզրակացնել, որ խոսքը վերաբերում էր նաև Արցախին, որը մ.թ.ա. VIII-ի դարերում Չայոց միասնական պետության հետ էր [Ռւլուբաբյան, 1994]:

Չին դարերի հաջորդ շրջանի (մ.թ.ա. I դար – մ.թ. III-IV դարեր) իրողությունները պատշաճ կերպով արտացոլված են հին հունական հեղինակների (Ստրաբոնի (մ.թ.ա. I - մ.թ. Iդ.), Պտղոմեոսի (մ.թ. IIդ.), Դիոն Կասիոսի (մ.թ. IIIդ.), Ստեփանոս Բյուզանդացու (մ.թ. IVդ.) և այլն) երկերում, որոնցից հայտնի է դառնում, որ Վանի թագավորության անկումից հետո Արցախը եղել է Երվանդունիների թագավորության (մ.թ.ա. VI-IIդդ.) կազմում: Դրա մասին են վկայում նաև նյութական մշակույթի բազմաթիվ հնագույն հուշարձաններ, որոնք հայտնաբերվել են վերջին հարյուրամյակի ընթացքում [Мкртчян, 1991]:

Բու՛ն հայ կական սկզբնաղբյուրներում, որոնք Արցախի մասին տեղեկություններ են հաղորդել սկսած V դարից, հին իրականության համատեքստում նահանգը ներկայացվում էր Մեծ Հայքի միասնական պետության կազմում, որը կարևոր դեր էր խաղում հայոց վարչական ու մշակութային կյանքում՝ պահպանելով իր ուրույն առանձնահատկությունները: Հայ պատմաբան Լեոն Արցախը համեմատել է «հսկայական միջնաբերդի» հետ, առանց որի «անհնար է երևակայել Հայաստանի սրտի, այն է՝ Արարատյան երկրի պաշտպանությունը» [Լեո, 1973]:

Պատմահայր Մովսես Խորենացու (Մդ.) հաղորդմամբ՝ մ.թ.ա. IV դարի վերջերից Արցախը, ինչպես նաև հարակից Ուտիքն ու Սյունիքը շարունակում էին մնալ Երվանդունյաց պետության կազմում [Խորենացի, 1981], որի անկումից հետո այն անցնում է Արտաշեսյան տիրապետության (մ.թ.ա. 189-1թթ.) ներքո՝ որպես վերջինիս 15 նահանգներից մեկը: Դրամասի է վկայում նաև գերմանացի լեզվաբան և հայագետ Հյուբերտ Մանը, ով գտնում էր, որ Հայաստանն Արտաշեսի օրոք իր մեջ բովանդակում էր 15 նահանգ, այդ թվում՝ Արցախը [Հյուբերտ Ման, 1907]: Մինչդեռ Ստրաբոնը, խոսելով իր ժամանակի Հայաստանի ազգագրական վիճակի մասին, հաղորդում է, որ ամբողջ երկիրը միալեզու էր, այսինքն՝ հայալեզու, ինչից կարելի է ենթադրել, որ Արցախի բնակչությունը հայ էր ու հայախոս: Ստրաբոնի վկայությունները հաստատել է նաև Խորենացին, ով նույնպես հայոց լեզուն առնչում էր պետության սահմանների հետ [Խորենացի, 1981]: Շարունակելով միտքը՝ Խորենացին գրում է, որ Վաղարշակ-Արտաշեսը Կուրի և Արաքսի միջագետքի (այսինքն՝ Արցախի և Ուտիքի) կուսակալ կարգեց Հայկի սերնդից Առանին, ումից սերում էր Առանշահիկների հայտնի արցախյան նախարարական տոհմը: Պատմահայրը Արաքսի և Կուրի միջագետքում ապրած բնակչությունը հիշատակում է նրանց իշխանական տների անուններով՝ «Գարդմանացւոց եւ Ծաւղեացւոց եւ Գարգարացւոց»՝ հաստատելով Արցախի բնակչության հայկյան ծագումը: Այն, որ Արցախը գտնվում էր Արտաշեսյանների թագավորության կազմում, վկայում է նաև Տիգրան Բ Մեծի (մ.թ.ա. 95-55թթ.) կողմից Արցախում

Տիգրանակերտ քաղաքի կառուցման փաստը [Պատմութիւն Սեբեոսի, 1979], որի հիմքերն առայսօր պահպանվում են:

Մ.թ. IV դարավերջին Բյուզանդական կայսրության և Սասանյան Պարսկաստանի միջև Մեծ Յայքի մասնատումից հետո Արցախը (Ուտիքի հետմիասին) ընդգրկվեց Կուրի ճախաինյակում գտնվող Աղվանական թագավորության (հայկական տարագրության մեջ՝ Բուն Աղվանքի), իսկ դրան կուրմից հետո՝ նորաստեղծ Աղվանական մարզպանության կազմում [Адоиц, 1971]: Եվ միայն դրանից հետո Արցախի ճակատագիրը կապվեց Աղվանքի հետ, որը սակայն հետագա դարերում շարունակում էր մնալ զուտ աշխարհագրական տարածք՝ Էթնիկապես բազմատարր բնակչությամբ: Դրա մասին Էվկայում նաև այն փաստը, որ մարզպանական Աղվանքի հյուսիսային հատվածը հետագայում մասնատվեց առանձին փոքր թագավորությունների՝ հանդես գալով տեղաբնակ ցեղերի կամ իշխանական տների անուններով [Нагорный Карабах, 1988]: Աղվանական մարզպանության հայկական գավառներում իշխում էին վերոնշյալ Առանշահիկների նախարարական տան ժառանգական կառավարիչները [Ուլուբաբյան, 1961], որոնցից Վաչագան Բարեպաշտի գահակալման օրոք (V-VI դդ.) Աղվանից երկրամասը տնտեսական, քաղաքական և մշակութային վերելք ապրեց: X դարի հայ պատմաբան Մովսես Կաղանկատվացու՝ «Աղուանից աշխարհի պատմութիւն» աշխատության մեջ բազմակողմանիորեն ներկայացված է Արցախ և Ուտիք նահանգների (հայկական Աղվանքի) պատմությունը՝ մեծամասամբ քաղված Փավստոս Բուզանդից, Մովսես Խորենացուց, Ագաթանգեղոսից, Եղիշեից, դավանաբանական և այլ գրավոր աղբյուրներից [Կաղանկատուացի, 1983]:

Յայոց աշխարհի հոգևոր-մշակութային կյանքում IV-V դարերը նշանավորվում են որպես քրիստոնեության ծաղկման շրջան և Յայոց գրերի գյուտով: Յատկանշական է, որ IV դարում հենց Արցախում է հիմնվել երկրի արևելյան նահանգների առաջին եպիսկոպոսանիստը՝ Ամարասի վանքային համալիրը, որտեղ էլ հայ գրի ստեղծող Մեսրոպ Մաշտոցը V դարում բացել է առաջին հայկական դպրոցը:

Չմանրամասնելով Արցախի հետագա պատմագրությունը, որը պատշաճ կերպով լուսաբանված է բազմաթիվ գրավոր

աղբյուրներում՝ սկսած V դարից մինչև մեր օրերը, այստեղ միայն հարկ է նշել, որ ավելի ուշ միջնադարում Արցախն ընկել է արաբական (7-9-րդ դդ.), ապա և կենտրոնասիական թյուրքական և մոնղոլական (11-14-րդ դդ.) տիրապետության տակ, իսկ 16-րդ դարում՝ Յարավային Կովկասի մեծագույն մասի հետ նվաճվել Սևսթյան Պարսկաստանի կողմից: Եվ չնայած այս ամենին, Արցախի բնակչությունը մնացել է գլխավորապես հայկական, ավելին, արցախցիներին հաջողվել է պահպանել երկրի ինքնիշխանությունը:

Արցախի մասին հարուստ նյութ են տրամադրում նաև Յայաստանի հին քարտեզները, միջնադարյան հայկական, պարսկական, արաբական պատմաբանների, աշխարհագետների, ճանապարհորդների աշխատանքները, որոնք միաբերան Արցախը հիշատակում են որպես Յայաստանի տասներորդ նահանգ և մատնանշում Արցախի հայ բնակչությունը [Երեմյան, 1963; Hewsen, 2001]:

Արցախյան բարբառը: Ժողովուրդների ծագումնաբանական միասնությունը փաստվում է նաև նրանց լեզվական ընդհանրություններով: Եթե լեզուն արտահայտում է դրանով խոսող ժողովրդի պատմական և մշակութային առանձնահատկությունները, ապա համանմանորեն բարբառն էլ արտահայտում է ազգահատվածի պատմական ճակատագիրը:

Լեզվաբանական հետազոտությունների համաձայն՝ կենդանի հնդեվրոպական լեզուների թվում հայերենը համարվում է հնագույնը և առավելագույնս մոտ է հունական և բալկանյան լեզուներին [Gray and Atkinson, 2003; Bouckaert et al., 2012]: Բացի այդ, ոչ հնդեվրոպական խուճի-ուրարտական մեռած լեզուն, որով խոսում էին պատմական Յայաստանի բնակիչները բրոնզի դարաշրջանում [Piotrovsky, 1969], սերում էր հնդեվրոպական լեզվախմբի հետ ընդհանուր նախալեզվից [Fournet A and Bomhard, 2010]: Յամարելով, որ նախահնդեվրոպական և հնդեվրոպական լեզուների ակունքները սկիզբ են առնում Անատոլիայից կամ Անդրկովկասից [Гамакрелидзе и Иванов, 1984], որոշ հեղինակներ, օգտագործելով լեզվական այդ նմանությունները, մատնանշում են, որ հայերը հնդեվրոպական ցեղախմբերի մերձավոր հետնորդներն են, իսկ լեզվախմբի

տարածումը դեպի եվրոպա տեղի է ունեցել Հայկական Լեռնաշխարհից հետագա գաղթերի հետևանքով [Renfrew, 1987; Gamkrelidze and Ivanov, 1995]:

Հայոց միասնական Լեզուն, որը հայ գրերի ստեղծման շնորհիվ V դարի սկզբներից գրավոր Լեզուն է դարձել, ունեցել է իր բարբառները, որոնք գոյացել են ինչպես հայ ցեղային Լեզվի կազմավորման ընթացքում, այնպես էլ ավելի ուշ՝ առանձնանալով ընդհանուր Լեզվից կամ ցեղակից և ոչ ցեղակից Լեզուների հիման վրա: Անկախ առաջացման եղանակից՝ այդ բարբառները մշտապես ուղեկցել են մայր Լեզվին իր գոյություն սկզբից [Ղազարյան, 1981]: Քերովբե Պատկանյանը նույնպես փաստում է, որ հայերեն բարբառները համարյա անփոփոխ գոյություն են ունեցել նաև 5-րդ դարից առաջ՝ որպես հայ ազգի գոյացմանը մասնակցած ցեղերի Լեզուների փոփոխված ու մշակված մնացորդներ [Патканов, 1869]:

Հատկանշական է, որ Լեզվաբանները հայերեն Լեզվի բարբառներից աշխարհագրորեն ամենաընդգրկունն են համարում արցախյան բարբառը, որն արտագնա հոսքերով տարածվել և, ամենակարևորը, պահպանվել է ամենուր, որտեղ հասել են հին արցախահայ գաղթականները [Աճառյան, 1911; Ղարիբյան, 1953]: Ուշագրավ է նաև այն հանգամանքը, որ առանց գաղթավայրերի՝ արցախ-դարաբաղյան բարբառի տիրապետության սահմանները ներառում են Մեծ Սյունիքը, Արցախը, Փայտակարանը և Ուտիքը, այսինքն՝ Հայոց արևելյան գավառները: Այն առանձնանում է իր հարստությամբ և ճկունությամբ, որը թերևս հայոց ամենակենսունակ և ամենահամառ բարբառներից մեկն է [Ուլուբաբյան, 1994]:

VII դարի վերջին ապրած ու ստեղծագործած Ստեփանոս Սյունեցին, իր «Մեկնութիւն քերականին» աշխատությունում թվարկելով հայոց եզերական (ծայրերկրային) բարբառները, այդ թվում նաև «Արցախային...», խիստ արժեքավոր էր համարում դրանց իմացությունը, միևնույն ժամանակ հանձնարարելով՝ անաղարտ պահել միասնական ազգային Լեզուն [Адоиц, 1915]՝ նկատի ունենալով գրաբարը:

Ընդհանրապես, հայերեն որևէ բառի գոյացումն ու զարգացման ընթացքը պարզելու համար ամենից հարմար եղանակը վաղնջական ժամանակների խոսակցական գրաբարի հետ համեմատությունն է: Բավական է նշել արցախդարաբաղյան բարբառում պահպանված որոշ ձևաբանական առանձնահատկություններ՝ համոզվելու, որ դրանք սերում են գրաբարից: Օրինակ՝ ի տարբերության այլ բարբառների՝ արցախյանը պահպանել է գրաբարյան բառակերչի «ն» հանգը՝ միայն ենթարկվելով իրեն բնորոշ փոփոխության (դուռն-տոռնը, նուռն-նոռնը, կաթն-կաթնը և այլն): Բացի այդ, արցախյան բարբառում պահպանվել են գրաբարին բնորոշ բառակազմի «փ» (\$ուրգոն-փուրգոն, \$իզիկա-փիզիկա, \$րանսիա-Փրանսիա) և «յ» (հղի-յըղէ, հաղթել-յէխնել) հնչյունները, բառակազմի հավելուրդային «հ»-ն (ոնց-հուկց, ինչ-հինչ, ընկեր-հընդեր և այլն): Արցախի բարբառում պահպանվել են նաև գուտգրաբարյան որոշ հոլովածներ (գիշերաւ-քշերավ և այլն) [Աճառյան, 1911]: Յետաբարքի է, որ հնդեվրոպական լեզվաընտանիքից անջատված լեզուներում, այդ թվում և հայերենում, այլափոխված ձևով պահպանված մի շարք բառեր արցախյան բարբառում առայսօր պահպանվել են գրեթե անփոփոխ տեսքով:

Վերջում ավելորդ չէ նաև նշել, որ ըստ հայերի վերաբերյալ մարդաբանական ուսումնասիրությունների հիմնադիր Վ. Բուկակի՝ Արցախի հայերը ոչ միայն պատկանում են հնդեվրոպական լեզվաընտանիքի արմենոիդ մարդաբանական տիպին, այլև հանդիսանում են այդ տիպի ամենացայտուն ներկայացուցիչները [Бунак, 1946]:

Այսպիսով, հնագիտական, պատմական, լեզվաբանական փաստագրությունների հակիրճ վերլուծությունից ակնհայտ է դառնում, որ Արցախը Յայկական լեռնաշխարհի բնիկ հայ ժողովրդի հայրենիքի անբաժան մասն է եղել, իսկ բնակչությունը՝ հայ:

Այնուամենայնիվ, պատմական իրադարձությունները դարերի հեռավորությունից քննարկելը հաճախ կարող է հանգեցնել կողմնակալ տեսակետների այն պատճառով, որ աղբյուրները կամ եղած աղբյուրների մեկնաբանությունները կարող են տարբեր լինել և զուրկ ապացույցի կամ ճշգրտման հնարավորությունից:

Մինչ դեռ վերջին երկու տասնամյակներում գենետիկական մեթոդների առաջընթացը հնարավորություն է տվել բացատրել մինչ այժմ պատմաբանների և մարդաբանների համար անորոշ մնացած բազմաթիվ իրադարձություններ [Jobling and Tyler-Smith, 2003; Underhill and Kivisild, 2007]:

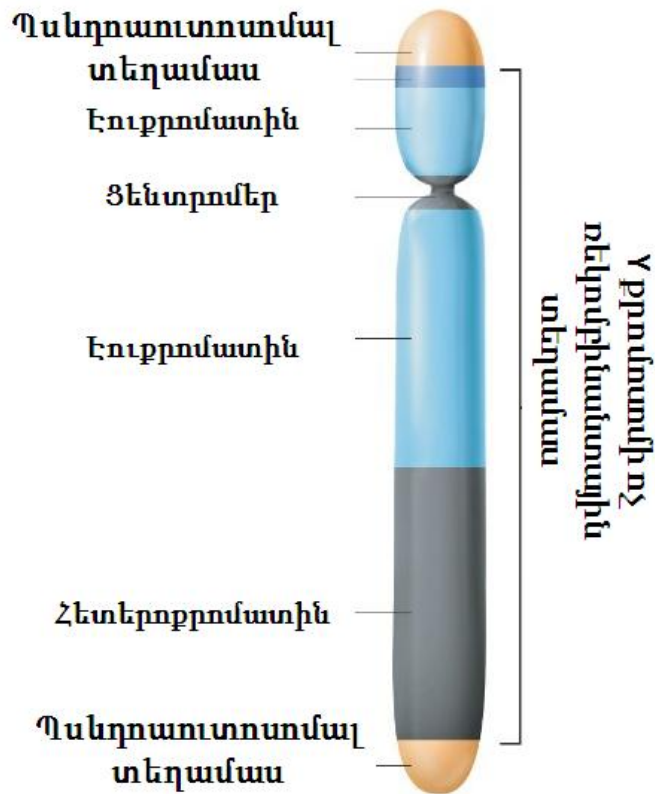
1.2. Մարդու Y քրոմոսոմը և միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ն որպես Էվոլյուցիոն խնդիրների և ուժման հիմնական գործիքներ

Վերջին երկու տասնամյակների ընթացքում մոլեկուլային կենսաբանության առաջընթացը գենետիկական նոր գործիքներ է տրամադրել Էվոլյուցիոն, Էկոլոգիական և դատաբժշկական հետազոտությունների համար, որոնք թույլ են տալիս ավելի ճշգրիտ կերպով և ուժեղ տվյալ բնագավառների զանազան խնդիրներ: Մարդու գենետիկական փոփոխականության վերաբերյալ արագորեն կուտակվող տվյալները՝ հավաքված տարատեսակ ԴՆԹ մարկերների հիման վրա, արդեն իսկ լայնորեն օգտագործվում և անփոխարինելի գործիք են դարձել Էվոլյուցիոն և արարելյացիոն գենետիկական հետազոտությունների համար, որոնք Էական ներդրում են ապահովում մարդկության ծագման և տարածման առանձնահատկությունները հասկանալու գործում [Jobling and Tyler-Smith, 2003; Underhill and Kivisild, 2007]: Դրանցից են՝ հայրական գծով ժառանգվող Y քրոմոսոմային և մայրագծային՝ միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի (մտԴՆԹ) մարկերները:

1.2.1. Y քրոմոսոմի կիրառումը արարելյացիոն գենետիկական հետազոտություններում

Ցանկացած արարելյացիայի հայրագծային գենետիկական պատմության վերականգնումը հիմնված է մարդու Y քրոմոսոմի մարկերների գենոտիպավորման վրա [Quintana-Murci et al., 2001]: Քրոմոսոմը կազմված է շուրջ 60 միլիոն գույգ նուկլեոտիդներից [Foote et al., 1992] և պարունակում է մարդու գենոմի ամենամեծ ոչ ռեկոմբինանտային տեղամասը, որտեղ արական մեյոզի ժամանակ տեղի չի ունենում X-Y ռեկոմբինացիա [Tilford et al., 2001]: Y քրոմոսոմի ոչ ռեկոմբինանտային բաժին (non-recombining region of Y chromosome – NRY)

կոչվող այդ հատվածը կազմում է ամբողջ քրոմոսոմի 95%-ը, և միայն երկու փոքր պսևոստոտոսոմալ տեղամասերով հոմոլոգ է X քրոմոսոմի հետ, որոնք և ենթարկվում են ռեկոմբինացիայի: Y քրոմոսոմի սխեմատիկ կառուցվածքը ներկայացված է նկար 1.1-ում:



Նկար 1.1. Մարդու Y քրոմոսոմի սխեմատիկ պատկեր:

Մարդու Y քրոմոսոմի առաջին մանրամասն ֆիզիկական քարտեզը ստացել են Tilford և համահեղինակները 2001 թվականին, որը վերջնականորեն ադապտացվել և կատարելագործվել է ամբողջական քրոմոսոմի նուկլեոտիդային հաջորդականության գենոտիպավորման ավարտից հետո [Skaletsky et al., 2003]:

Էվոլյուցիոն հետազոտությունների համար Y քրոմոսոմի լայն կիրառումը պայմանավորված է մի քանի գործոններով: Առաջին հերթին, Y քրոմոսոմը սեռաորոշիչ դեր ունի և հապոիդ է, այն ժառանգվում է հայրական գծով և բացառապես փոխանցվում է հորից որդուն: Ի տարբերություն մյուս քրոմոսոմների՝ այն չի ենթարկվում ռեկոմբինացիայի իր NRY տեղամասում: Ռեկոմբինացիայից խուսափելու կարևորությունը կայանում է

ներանում, որ հապլոտիպերը (Ht), որոնք քրոմոսոմի մարկերների ալելային վիճակների համակցություններն են, որպես կանոն, անփոփոխ փոխանցվում են սերնդեսերունդ և ենթարկվում են փոփոխության միայն ժամանակի ընթացքում մուտացիաների կուտակման արդյունքում: Դա հանգեցրել է էվոլյուցիայի ընթացքում աստիճանական մուտացիոն գործընթացով պայմանավորված տարբեր տարիքի կայուն հապլոտիպերի պահպանմանը՝ հնարավորություն տալով վերծանել էվոլյուցիոն իրադարձությունները և դրանց ժամանակագրությունը [Jobling and Tyler-Smith, 2003]:

Y քրոմոսոմի մյուս կարևոր առանձնահատկությունը NRY տեղամասի փոփոխականության խիստ սպեցիֆիկ աշխարհագրական բնույթն է: Տուցաբերելով շատավելի ցածր բազմազանություն, քան կորիզային գենոմի որևէ այլ հատվածում [Thomson et al., 2000]՝ Y քրոմոսոմն առանձնահատուկ զգայուն է պատահական գենետիկական դրեյֆի առումով, որը փոփոխում է տարբեր հապլոտիպերի հաճախականությունները, հատկապես՝ փոքր պոպուլյացիաներում: Դրեյֆն արագացնում է տարբեր պոպուլյացիաներում Y քրոմոսոմների խմբերի միջև տարբերակումը, ինչն էական առանձնահատկություն է անցյալի իրադարձությունները ուսումնասիրելու առումով [Jobling and Tyler-Smith, 2003]:

Y քրոմոսոմային մարկերները դասակարգվում են իրենց մուտացիոն ցուցանիշների հիման վրա, ըստ որոնց՝ մարկերները բաժանվում են երկու մեծ խմբի՝ դանդաղ ծագող «եզակի» մուտացիոն իրադարձություններ, որոնք կոչվում են եզակի նուկլեոտիդային պոլիմորֆիզմներ (single nucleotide polymorphism - SNP) և արագ ծագող մուտացիոն իրադարձություններ, որոնք պարբերաբար կրկնվում են և կոչվում են կարճ տանդեմային կրկնություններ (short tandem repeat - STR) [Hammer and Zegura, 2002]:

Քանի որ առաջին խմբի պոլիմորֆիզմները կամ մարկերներն ունեն պոպուլյացիաներն առանձնացնող միայն երկու ալելային դասեր, դրանք կոչվում են բինար կամ երկալելային մարկերներ: SNP-երի և փոքր ինսերցիաների/դելեցիաների մուտացիոն ցուցանիշները միջինում կազմում են $2-4 \times 10^{-8}$ մեկ նուկլեոտիդային

հիմքում մեկ սերնդում [Hammer and Zegura, 2002]: Մուտացիոն արագության նման ծայրահեղ ցածր ցուցանիշները թույլ են տալիս գրեթե անսխալ նույնականացնել պոպուլյացիաների միջև հնագույն հարաբերությունները և հեշտությամբ վերականգնել NRY հիմնադիր տոհմագծերը մարդու էվոլյուցիոն ծառի վրա [Underhill et al., 2000; Hammer and Zegura, 2002]:

Այդուհանդերձ, էվոլյուցիոն հազվադեպ խոշոր իրադարձություններից բացի, չափազանց կարևոր է լոկալ պոպուլյացիաների մակարդակով բազմազանության և գենետիկական տարբերության ուսումնասիրությունը, ինչի համար հարկավոր են բոլոր պոպուլյացիաներում պոլիմորֆիկ մարկերներ: Կթրոմոսոմային մարկերների երկրորդ դասը, որը ներկայացված է բարձր մուտացիոն ցուցանիշներ ունեցող տանդեմային կրկնություններով հիմնականում չկոդավորող ԴՆԹ տեղամասերում, լավագույնս ծառայում է այդ նպատակին [Hammer et al., 2009]: Այդ կրկնությունները դասակարգվում են սատելիտային ԴՆԹ-ների, որոնք ըստ երկարության բաժանվում են միկրոսատելիտների կամ կարճ տանդեմային կրկնությունների՝ երկուսից վեց զույգ նուկլեոտիդներով, և միսիսատելիտներ՝ 10-ից 100 զույգ նուկլեոտիդներով [Nakamura et al., 1987; Chambers and MacAvoy, 2000]: Միկրոսատելիտները բազմալեյային մարկերներ են, որոնց մուտացիոն ցուցանիշը բիալեյային մարկերների համեմատ շատ ավելի բարձր է՝ հասնելով $2.1-2.8 \times 10^{-3}$ մեկ լոկուսում մեկ սերնդում [Thomson et al., 2000], ինչը թույլ է տալիս հետազոտել համեմատաբար վերջերս տեղի ունեցած ժողովրդագրական իրադարձությունների մանրամասները [Karafet et al., 1999]: Կթրոմոսոմի գերփոփոխական STR հապլոտիպերի՝ նույնիսկ սերտորեն մոտ գտնվող տղամարդկանց պոպուլյացիաները տարանջատելու ունակությունը լայնորեն ցույց է տրվել տարբեր հետազոտություններում [Lessig et al., 2001; Roewer et al., 2005]:

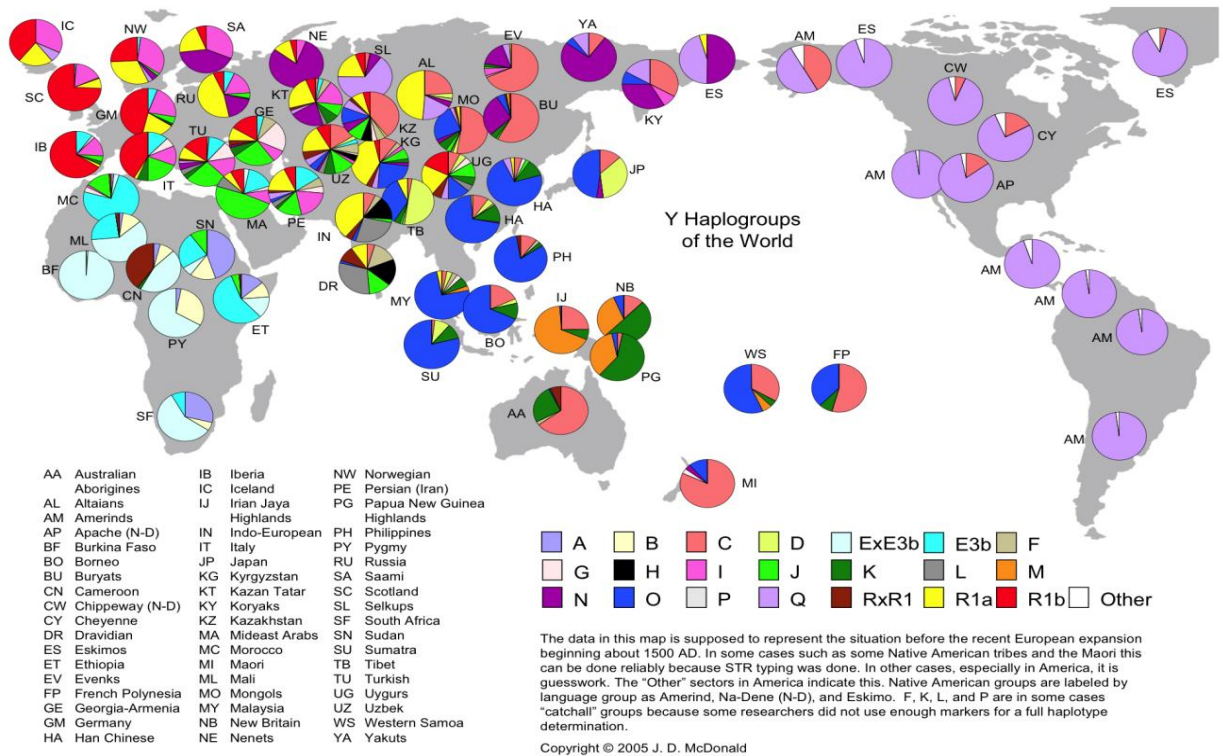
Մարդու էվոլյուցիոն պատմության հետաքրքիր փաստեր են արձանագրվել Կթրոմոսոմի ֆիլոգենետիկական ծառի տարբեր ճյուղերի աշխարհագրական տարաբաշխման վերլուծության արդյունքում, որը կոչվում է ֆիլոգենետիկական հետազոտություն

[Avice et al., 1987]: Այդ մոտեցման կիրառմամբ հիմնավոր կերպով ցույց է տրվել մարդկության աֆրիկյան ծագման վարկածի ճշմարտացիությունը [Cavalli-Sforza et al., 1994]:

Պոպուլյացիաների միջև գենետիկական փոխարաբերությունների ուսումնասիրման համար Y քրոմոսոմի պոլիմորֆիզմների կիրառումը սկսվել է դեռևս 1980-ականների կեսերից, երբ հայտնաբերվեցին առաջին Y-պոլիմորֆիզմները [Casanova et al., 1985]: Այնուամենայնիվ, հետագա տասը տարիների ընթացքում էական առաջընթաց չի արձանագրվել բնագավառում՝ սահմանափակվելով ընդամենը 11 բիալելային պոլիմորֆիզմների հիման վրա իրականացվող ուսումնասիրություններով, որոնք, ինչպես արդեն վերը նշվեց, արտացոլում են էվոլյուցիոն խոշոր իրադարձությունները: Մինչդեռ 1997 թվականից ի վեր մոլեկուլային գենետիկական տեխնոլոգիաների բուռն առաջընթացի շնորհիվ ոչ միայն ընդլայնվեց բիալելային մարկերների շարքը, այլև հայտնաբերվեցին Y քրոմոսոմային նորանոր տոհմագծեր, ինչը նոր հարթության բարձրացրեց պոպուլյացիոն գենետիկական ուսումնասիրությունները [Underhill et al., 1997; Kayser et al., 2001]:

Այդ հետազոտությունների արդյունքում վերանայվեց և համալրվեց Y քրոմոսոմային ֆիլոգենետիկական ծառը [Y Chromosome Consortium, 2002; Karafet et al., 2008], որի թարմացված տարբերակը ներկայացված է նկար 1.2-ում:

Y քրոմոսոմային հապլոխմբերը բավականին անհավասարաչափ են բաշխված ողջ աշխարհում (նկ. 1.3), ինչը թույլ է տալիս արարել յացիոն գենետիկներին պարզաբանել պատմական և ժողովրդագրական տարբեր հարցեր, ինչպես նաև վերականգնել անցյալի բազմաթիվ իրադարձություններ:



Նկար 1.3. Y քրոմոսոմային հապլոխմբերի տարաբաշխումն աշխարհում:

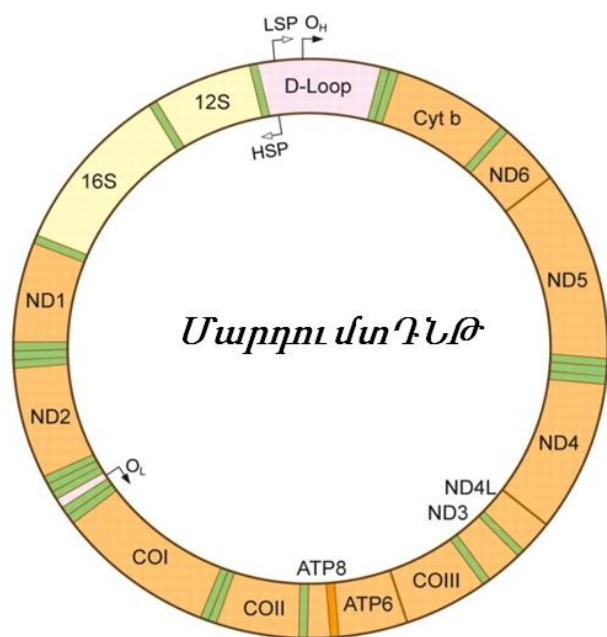
Y քրոմոսոմի ֆիլոգենետիկական ծառի երկու գլխավոր ճյուղերը՝ հապլոխումբ A-ն և B-ն հանդիպում են բացառապես Աֆրիկայում՝ սատարելով ժամանակակից մարդու Աֆրիկայից ծագման վարկածը: Հաջորդ ճյուղավորումը համապատասխանում է C, DE և F հապլոխմբերին, որոնք արդեն ծագել են Աֆրիկայից դուրս: Մասնավորապես, հապլոխումբ C-ն գլխավորապես հանդիպում է Մերձավոր Ասիայում, Օկեանիայում և Հյուսիսային Ամերիկայում, DE-ն հայտնաբերվում է Աֆրիկայում և Ասիայում, իսկ հապլոխումբ F-ն իր աճանցյալ տոհմագծերով արդեն իսկ լայնորեն տարածված է ողջ աշխարհում: Եթե հապլոխմբեր F-ը և H-ը հիմնականում հանդիպում են Ասիայում, ապա հապլոխումբ I-ն առավել հաճախ

հայ տնաքերվում է Եվրոպայում, իսկ J-ը՝ Միջին Արևելքում [Rootsi et al., 2004; Semino et al., 2004]: Հապլոխմբեր N-ը և O-ն մեծամասամբ հանդիպում են Արևելյան Ասիայում, Q-ն՝ Հյուսիսարևելյան Ասիայում և Ամերիկյան մայրցամաքներում, մինչդեռ հապլոխումբ R-ը՝ Հյուսիսային Աֆրիկայում, Արևմտյան Ասիայում և Եվրոպայում [Underhill et al., 2000]:

1.2.2. Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի կիրառումը արարելիացիոն գենետիկական հետազոտություններում

Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի փոփոխականության վերլուծությունը բուն զարգացում է ապրել վերջին 20 տարիներին և դարձել է վերջին 100,000 տարիների ընթացքում Եվոլյուցիոն իրադարձությունների ուսումնասիրության անփոխարինելի գործիքներից մեկը [Bandelt et al., 2006]:

Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ն փոքր՝ 16,569 գույգ հիմքերից բաղկացած շրջանաձև երկապրոյր ԴՆԹ է, որը կոդավորում է շնչառական էլեկտրոնային տրանսպորտային շղթայի 13 կարևոր բաղադրիչներ, 2 ռիբոսոմային (12S և 16S) և 22 փոխադրող ՌՆԹ-ներ (նկ. 1.4):



Նկար 1.4. Մարդու մտԴՆԹ-ի կառուցվածքը:

Նարնջագույնով նշված են գեները, դեղինով՝ ռՌՆԹ-ները, կանաչով՝ տՌՆԹ-ները, մանուշակագույնով՝ չկոդավորող տեղամասերը: LSP – թեթև շղթայի պրոմոտոր, HSP – ծանր շղթայի պրոմոտոր, OL – թեթև շղթայի սկիզբ, OH – ծանր շղթայի սկիզբ:

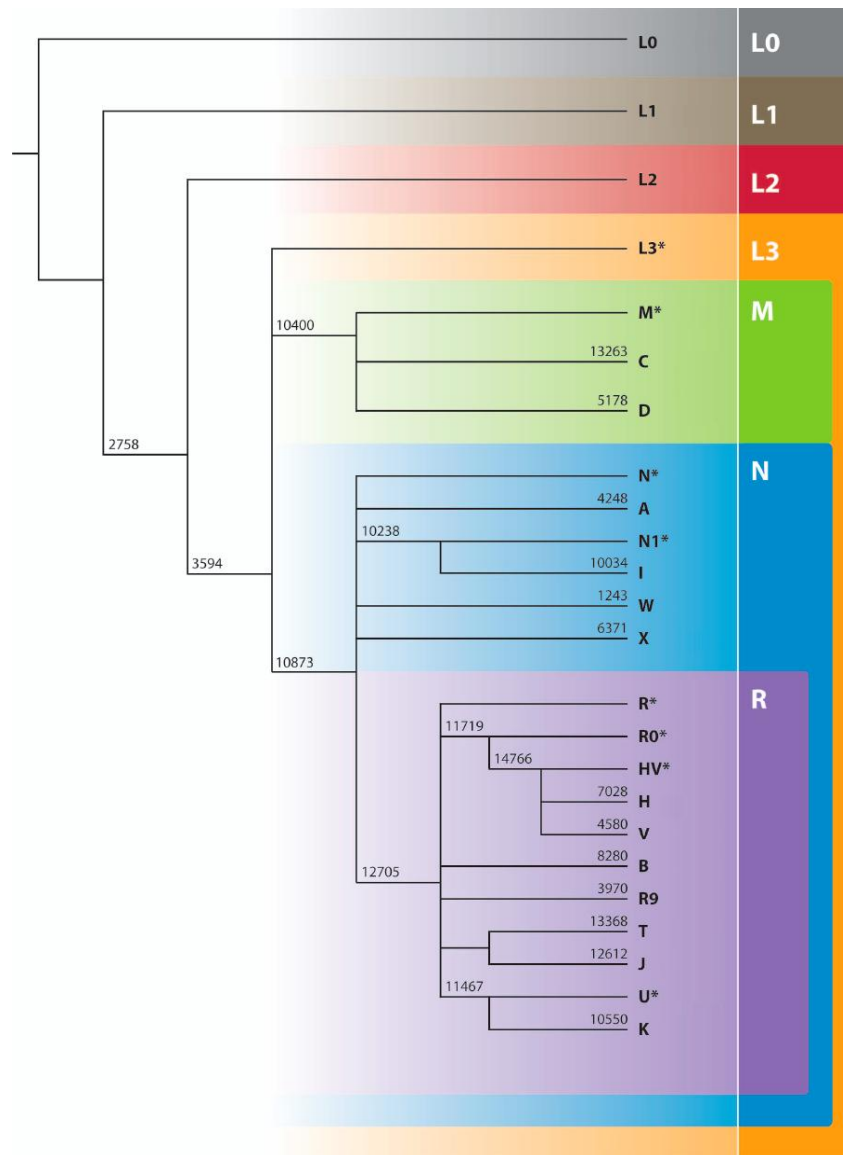
Միտոքոնդրիոլ մային ԴՆԹ-ի տեղահաման օղակը (displacement loop - D-օղակ) կամ հսկող տեղամասը 1.1-kb չկոդավորող հատված է, որը ներգրավված է մոլեկուլի տրանսկրիպցիայի և ռեպլիկացիայի կարգավորման մեջ: D-օղակը զբաղեցնում է 16024-ից մինչև 576 նուկլեոտիդային դիրքը՝ հանդիսանալով շնչառական շղթայի պոլիպեպտիդների սինթեզի մեջ անուղղակիորեն ներգրավված ամենամեծ տեղամասը: D-օղակը պարունակում է երեք կարճ տեղամասեր, որոնք գենոմի մյուս հատվածների համեմատ պարզ լայնացիոն մակարդակով ունեն խիստ փոփոխական հաջորդականություն՝ գերփոփոխական հաջորդականություններ (hypervariable segment – HVS) HVS-I, HVS-II և HVS-III կամ որոշ աղբյուրներում համապատասխանաբար՝ HVR1, HVR2 և HVR3 [Brandstätter et al., 2004]: Գերփոփոխական հաջորդականությունների ճշգրիտ սահմանումը տարբերվում է՝ կախված համատեքստից: Դատաբժշկական ուսումնասիրություններում սովորաբար ընդունում են 16,024-16,365 դիրքը HVS-I-ի համար, 73-340՝ HVS-II-ի համար և 438-576՝ HVS-III-ի համար: Մինչդեռ պարզ լայնացիոն գենետիկական ավելի թարմ հետազոտություններում հաշվի են առնվել ավելի մեծ տիրույթներ, մասնավորապես՝ HVS-I-ում՝ 16,390, 16,391 և 16,399 (HVS-I 16024–16400, HVS-II 44–340 և HVS-III 438–576) ֆիլոգենետիկորեն կարևոր տեղամասերը ներգրավելու համար: Մարդու մտՌՆԹ-ի առաջին ամբողջական հաջորդականությունը հրապարակվել է 1981 թվականին [Anderson et al., 1981]: Ավելի վաղ էվոլյուցիոն ուսումնասիրություններն իրականացվել են միայն պոլիմորֆիկ ռեստրիկցիոն տեղամասերի հիման վրա, սակայն ամբողջական միտոքոնդրիոլ մային գենոմի սեկվենավորման արագ զարգացման շնորհիվ՝ վերջին ախտանքներում կիրառվում է մտՌՆԹ-ի ամբողջական գենոմի հետազոտություններ:

Ավանդաբար մարդու մտՌՆԹ համարակալվում է թեթև շղթայի հիման վրա՝ ըստ մտՌՆԹ-ի սկզբնական, այսպես կոչված՝ Քեմբրիջի ստուգահաջորդականության (Cambridge reference sequence – CRS) [Anderson

et al., 1981]: 1999թ-ին CRS-ը վերասեկվեց և ավորվել է, ինչի արդյունքում հայտնաբերվել է տեղակալ ման տասը սխալ: Վերանայված CRS-ն ընդունվել է որպես ստուգանմունք, որի հետ պետք է համեմատվեն նոր ստացված մտՆԹ հաջորդականությունները:

Մարդու մտՆԹ-ի ֆիլոգենետիկական վերլուծությունը հիմնված է տարբեր պոպուլյացիաների ներսում և միջև մտՆԹ հաջորդականությունների համեմատության վրա: Ինչպես և Y քրոմոսոմը, միտոքոնդրիոմային գենոմը նույնպես ունի մի քանի եզակի առանձնահատկություններ, ինչի շնորհիվ այն հանդիսանում է պառշաճ ժառանգական համակարգ պոպուլյացիոն գենետիկական ուսումնասիրությունների համար: Կաթնասունների մտՆԹ-ն մորից փոխանցվում է որպես հալոնիդ մոլեկուլ՝ հետերոպլազմիայի ցածր հաճախականությամբ [Hauswirth and Clayton, 1986], ուստի տվյալ օրգանիզմի մայրական մտՆԹ տոհմագիծը չի փոփոխվում՝ բացառությամբ *de novo* մուտացիաների: Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի մուտացիոն ցուցանիշը (մուտացիաների առաջացման արագությունը) 5-ից 10 անգամ ավելի արագ է, քան կորիզային գենոմում՝ հասնելով 1.64×10^{-7} տեղակալ ում/նուկլեոտիդ/տարի HVSI-ի համար [Soares et al., 2009], հիմնականում այն պատճառով, որ միտոքոնդրիոմները չունեն վերանորոգման էնզիմներ ռեպլիկացիայի ընթացքում ի հայտ եկող սխալների և ԴՆԹ-ի վնասվածքների համար: Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ մուտացիաների որոշակի խումբը սահմանվում է որպես մտՆԹ հալոնիում: Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ փոփոխականության վերջին գլոբալ ֆիլոգենետիկական ծառը [van Oven and Kayser, 2009] ներառում է շուրջ 25 հիմնական հալոնիումներ՝ արտահայտված A-ից Z տառերով, ինչպես նաև բազմաթիվ ենթախմբեր (նկ. 1.5):

Ըստ հաճախականությունների բաշխման՝ մտՆԹ հալոնիումները բնորոշ են տվյալ աշխարհագրական տարածաշրջանի համար, ինչը սակայն չի արտացոլում հալոնիումի ծագման վայրը: Օրինակ՝ հալոնիումներ H, J և T-ն համարվում են արևմտաեվրոպական, C, D և G-ն՝ կենտրոնասիական և այլն:



Նկար 1.5. Միտոքոնդրիոլմային ԴՆԹ-ի խոշոր հապլոխմբերի ֆիլոգենետիկական ծառ [van Oven and Kayser, 2009]:
 Ծառի հանգույցների թվերը ցույց են տալիս հապլոխմբերը սահմանող մուտացիաները:

Երբ 1980-ականներին Քեմբրիջի ստուգահաջորդականության՝ հայտնի CRS-ի հրապարակումից հետո [Anderson et al., 1981] հետազոտողները սկսեցին աշխատել մարդու մտԴՆԹ-ների հետ, սկզբում կիրառում էին ընդամենը մի քանի ռեստրիկցիոն Էնզիմներ, որոնց միջոցով գնահատում էին շատ պարզունակ ծառեր: Այդ ծառերի տոհմաբանական հնարավորություններն այնքան ցածր էին, որ կարող էին անգամ հանգեցնել բավական տարուղորդող արդյունքների, որոնք վկայում էին ժամանակակից մարդու ծագման

«Ասիայից դուրս» կամ նույնիսկ բազմատարածաշրջանային մոդելի օգտին [Bandelt et al., 2006]: Միայն մտՆԹ-ի բարձր թողունակությամբ ռեսուրսիկցիոն հետազոտության մոտեցումների կիրառումից հետո [Cann et al., 1987], որն առաջին անգամ իրականացվել է Կալիֆոռնիայի համալսարանից (Բերքլի, ԱՄՆ) Ա. Վիլսոնի խմբի կողմից, միտոքոնդրիոմային գենոմը դարձավ հանրահայտ՝ հանդես գալով որպես «Աֆրիկայից դուրս» մոդելի ապացույց: Ի վերջո, 2000-ականներին լիովին ավտոմատացված սեկվենավորման տեխնոլոգիաների զարգացումը հնարավորություն է ընձեռեց մտՆԹ-ի ամբողջական գենոմների զանգվածային սեկվենավորման, ինչը բազմաթիվ անգամներ մեծացրեց մտՆԹ-ի ֆիլոգենիայի թողունակությունը՝ նոր փուլ բացելով մտՆԹ-ի ուսումնասիրությունների բնագավառում:

1.3. Հայ ժողովրդի գենետիկական պատմությանն ուղղված հետազոտությունների ամփոփագիր

Ժամանակակից հայերը բնութագրվում են որպես հստակ ձևավորված էթնիկական խումբ, ովքեր խոսում են հնդեվրոպական ընտանիքին պատկանող հայերեն լեզվով: Այդուհանդերձ, հայ ժողովրդի գենետիկական արմատներին և կազմավորմանը վերաբերող բազմաթիվ հարցեր դեռևս մնում են չպարզաբանված: Դրանցից որոշները ուսումնասիրվել են լայնորեն կիրառվող էվոլյուցիոն և պոպուլյացիոն գենետիկական հետազոտությունների միջոցով, որոնք հնարավորություն են ընձեռում համապարփակ կերպով բնութագրել բարդ պատմական անցուդարձերի ազդեցությունը ժողովուրդների գենետիկական կառուցվածքի վրա [Jobling and Tyler-Smith, 2003; Underhill and Kivisild, 2007]:

Մասնավորապես, պոպուլյացիոն գենետիկական մեթոդների կիրառմամբ ուսումնասիրվել է մարդկային բրածո մնացորդների զանգաբանական նյութի տվյալների ֆենետիկական տարբերակումը [Мовсесян и др., 1975; Мовсесян, 2005]: Այս մոտեցումը լայն հնարավորություններ է բացում հնէամարդաբանական տեղեկատվության տարածական և ժամանակային բազմազանությունը վերլուծելու համար: Հայաստանի տարածքում բրոնզի և վաղ երկաթի

դարձրջաններին առնչվող գանգաբանական պեղածո նյութի համեմատական (ժամանակակից պոպուլյացիաների հետ) ֆենետիկական հետազոտության արդյունքները հաստատել են «արմենոիդ տիպի» հնագույն ծագումը, ինչպես նաև բացահայտել, որ այդ հնագույն հայկական պոպուլյացիան զգալի դեր է խաղացել ժամանակակից հայ էթնոսի ձևավորման գործընթացում [Movsesian, 1990; Movsesian and Kochar, 2004]:

Հայերի տարբեր աշխարհագրական խմբերի գենետիկական կառուցվածքը հետազոտվել է նաև մատնահետքային (դերմատոգլիֆիկ) հատկանիշների հիման վրա [Kochar, 1976; Kochar, и др., 1981]: Ըստ այդ հետազոտության ներքին՝ հայկական տարբեր ենթաէթնիկական խմբերը, ովքեր կրում են ցայտուն արտահայտված կովկասյան արևմտասիական հատկանիշներ, բնութագրվում են զգալի նմանությամբ և ներպոպուլյացիոն միատարրությամբ [Kochar, 1989]: Մատնահետքային տվյալների և տոհմանունների հիման վրա վերականգնվել է հայկական պոպուլյացիաների՝ հիպոթետիկ նախնի պոպուլյացիայից տարանջատման ժամանակը, որը տեղի է ունեցել շուրջ 8-9 հազ. տարի առաջ [Kochar, 1989; Movsesian and Kochar, 2004]: Արդյունքները թույլ են տալիս եզրակացնել, որ հայկական գենոֆոնդի սկզբնական պատկերն արդեն իսկ ուրվագծվել էր նեոլիթյան ժամանակաշրջանում:

Չնայած խիստ արտահայտված էթնիկ ինքնությունը և ըստ դերմատոգլիֆիկ հատկանիշների միատարրությանը՝ հայ ժողովրդի մինչ այժմ իրականացված մի շարք գենետիկական հետազոտության ներքին՝ ըստ ժառանգական համակարգերի, բացահայտել են ցայտուն արտահայտված աշխարհագրական շերտավորում, որը նույնիսկ գերազանցում է եվրոպական տարբեր էթնիկ-ազգային խմբերի միջև ներպոպուլյացիոն գենետիկական տարբերակվածության մակարդակը [Yepiskoposyan et al., 2001; Weale et al., 2001]: Մասնավորապես, գենետիկական տարբաշխման ուսումնասիրությունը վկայում է լեռնային հարավային և արևելյան շրջաններում հայերի խիստ վերարտադրողական մեկուսացման մասին՝ ի համեմատ հյուսիսային, կենտրոնական և արևմտյան հատվածների, որտեղ ավելի մեծ է միախառնման

մասնաբաժինը հարակից մերձավորարևելյան բնակչության հետ: Յայաստանից դեպի հյուսիս գտնվող Վրաստանը նույնպես գենետիկորեն ավելի անջատ է՝ փաստելով, որ անցյալում Յարավային Կովկասյան լեռնաշղթան, ըստ երևույթին, հանդես է եկել որպես գենետիկական արգելապատնեշ [Harutyunyan et al., 2009]: Յետազոտությունում ցույց է տրվել նաև, որ հայկական պոպուլյացիայի ժողովրդագրական աճի սկիզբը հաշվարկվում է շուրջ հինգ հազար տարի առաջ, ինչը համապատասխանում է հնդեվրոպական լեզուներից հայերենի անջատման ժամանակաշրջանին: Բացի այդ, տարբեր գենետիկական մարկերային համակարգերով իրականացված հայկական պոպուլյացիայի ուսումնասիրությունը բացահայտել է ավելի սերտ գենետիկական նմանություն հայերի և Կովկասում իրենց աշխարհագրական հարևանների միջև, քան՝ իրենց եվրոպական լեզվական ազգակիցների [Nasidze et al., 2004]: Դամատնանշում է, որ Յայկական լեռնաշխարհում հնդեվրոպական լեզուների տարածումը չի ուղեկցվել տեղաբնիկների գենոֆոնդի էական փոփոխություններով:

Յայերի մոտ հայրատեղային (պատրիլոկալ) ամուսնություններն ավանդականորեն ունեցել են կարևոր նշանակություն: Յայկական բնակչության գենետիկական կառուցվածքում պատրիլոկալության դերը բացահայտելու նպատակով՝ Կ քրոմոսոմային և միտոքոնդրիումային հատկանիշների փոփոխականության տվյալները համեմատվել են այն աշխարհագրական խմբերի միջև, որոնք նույնականացվել են մի կողմից՝ ըստ հայրական/մայրական նախնիների ծննդավայրի, և մյուս կողմից՝ ըստ ներկայումս նույն աշխարհագրական տարածքներում բնակվող պոպուլյացիաների [Harutyunyan et al., 2009]: Արդյունքները ցույց են տվել, որ հայերն աշխարհագրորեն ավելի շերտավորված են ըստ հայրագծային ժառանգվող մարկերների, բայց ոչ՝ միտոքոնդրիումային հատկանիշների, ինչը վկայում է պոպուլյացիայի գենետիկական կառուցվածքի վրա պատրիլոկալության զգալի ազդեցության մասին: Բացի այդ, չնայած միգրացիոն գործընթացների արտահայտված քաղաքամետ ուղղվածությանը, նույն աշխարհագրական տարածքների պոպուլյացիաների գենետիկական փոփոխականության

առանձնահատկությունները վերջին երեք սերունդների ընթացքում մորևե նշանակալի փոփոխության չեն ենթարկվել :

Ինչպես վերը նշվեց, վերջերս իրականացվել է պատմական Չայաստանը ներկայացնող հայկական տարածքային չորս պարուլյացիաների (Արարատյան դաշտավայր, Գարդման, Վան և Սասուն) համապարփակ հայրագծային հետազոտություն [Herrera et al., 2012]: Ըստ այդմ, Չայաստանի բնակչության տղամարդկանց գենոֆոնդը ներկայացված է առավելապես Y քրոմոսոմի այն տոհմագծերով, որոնց ծագումն առնչվում է մերձավորարևելյան երկրագործների հետ: Չայերի գենոֆոնդում նեոլիթյան տոհմագծերի գերակշռումը պլեոլիթյան հնագիտական գտածոների սակավության հետ մեկտեղ վկայում է Չայկական լեռնաշխարհի նոսրաբնակչության մասին՝ ընդհուպ մինչև վաղ ագրոմշակույթի ներկայացուցիչների հայտնվելը: Ըստ երևույթին, վերջին սառցե մեծ դարաշրջանում լեռնաշխարհի պլեոլիթյան բնակիչները տարածքը լքել են համատարած սառցակալման պատճառով: Մինչդեռ հայկական տարածաշրջանի վերաբնակեցումը, որը հետևել է սառույցների նահանջին և բարենպաստ պայմանների ի հայտ գալուն, տեղի է ունեցել Բերրի կիսաուսնի երկրագործների կողմից շուրջ 8-10 հազար տարի առաջ [Herrera et al., 2012]: Ստացված արդյունքները ցույց են տալիս, որ հայկական հայրագծային գենետիկական տարբերակները գլխավորապես ծագել և տարածվել են նեոլիթյան ժամանակաշրջանում: Այս ցեղակցությունները վկայում են Լևանտի և Չայաստանի միջև գենային հոսքերի մասին, որոնք, հավանաբար, համընկել են երկրագործների տարածման հետ՝ հաստատելով հնագիտական այն վկայությունները, որ Չայաստանը հանդիսացել է Մերձավոր Արևելքից դեպի Եվրոպանեոլիթյան գաղթերի միջանցք:

Չաջողվել է ստուգել նաև հայերի առավել մեկուսացված համայնքներից մեկի՝ երբեմնի հարավային մերձսևծովյան Պոնտոսի տարածքում բնակվող համշենահայերի ծագման վերաբերյալ տարբեր վարկածները: Մեր հայրենակիցների այս աշխարհագրական խումբը հատուկ հետաքրքրություն է ներկայացնում պատմաբանների և գենետիկների համար, քանի որ նրանց ծագման վերաբերյալ հայնաթուրք մասնագետների տեսակետները տրամագծորեն հակառակն են

պնդում: Դեռևս 18-րդ դարում բռնի կրոնափոխված համշենահայության սերունդներն այսօր ապրում են թուրքիայի տարբեր շրջաններում, որոնց մի մասում ընդգրկված է պատմական հայոց Չամշեն գավառը: Ժամանակի ընթացքում համշենցիների քրիստոնեությունն պահպանած հատվածը սփռվել է Սև ծովի հարավարևելյան, իսկ հետագայում՝ 19-րդ դարի վերջին և 20-րդ դարի սկզբին ցեղասպանությունն վերապրած համշենահայերի մեծ մասը հաստատվել է Սև ծովի հյուսիսարևելյան (ռուսական) մերձափնյա շրջաններում՝ պահպանելով լեզուն, կրոնը, ազգային ավանդույթները [Кызнецов, 1995]: Մինչդեռ Օսմանյան կայսրության, ապա նաև հանրապետական թուրքիայի համակարգված ձուլման քաղաքականության մեջ իսլամացված համշենահայության սերունդները, կտրվելով հայկական մշակույթից, աստիճանաբար կորցրել են հայկական ինքնության կարևոր բաղկացուցիչները՝ պահպանելով միայն տեղական ազգագրական նկարագիրը, որն արտահայտվում է ընդամենը գենետիկական ծագման մասին հիշողության դրսևորումներով:

Այս խմբի ինքնության խնդիրները վերլուծելիս գիտնականները տարբեր տեսակետներ են հայտնել՝ որպես նրանց առավել հավանական ծննդավայր առաջարկելով Արևելյան Չայաստանը, Արևմտյան Չայաստանը կամ Կենտրոնական Ասիան: Չամշենցիների գենետիկական արդյունքները համեմատվել են այս երեք թեկնածու տարածաշրջանները ներկայացնող պոպուլյացիաների համապատասխան տվյալների հետ: Չետագոտության արդյունքները վկայում են տվյալ խմբի հայկական ծագման մասին՝ մատնանշելով պատմական Չայաստանի կենտրոնական շրջանները որպես համշենցիների նախնիների ծննդավայր և հերքելով նրանց կենտրոնասիական ծագման վարկածը [Margaryan et al., 2012]: Միևնույն ժամանակ համշենահայերը բնութագրվում են գենետիկական բազմազանության համեմատաբար ցածր մակարդակով, ինչը արտացոլում է նրանց երկարատև վերարտադրողական մեկուսացվածությունը և դրա հետևանքով նրանց կողմից յուրատիպ համշենական բարբառի պահպանման փաստը:

Հետաքրքրություն է ներկայացնում նաև Ռուսաստանի եվրոպական հատվածի հարավում բնակվող և մեկ այլ սփյուռքական համայնքի՝ Դոնի հայերի գենետիկական պատմությունը: Ըստ բանավոր ավանդության և պահպանված արձանագրությունների՝ ժամանակակից Դոնի հայերի նախնիների մեծամասնությունը բնակվել է Անիում՝ միջնադարյան Հայաստանի մայրաքաղաքում: Սելջուկ թյուրքերի ավերիչ արշավանքների հետևանքով քաղաքի բնակչության մի մասը ստիպված էր լքել հայրենի հողերը և 13-րդ դարի կեսերին վերաբնակվել Վոլգայի հարավային շրջանում: Սակայն թյուրքախոս նոգայցիների հաճախի ներխուժումների ճնշման տակ նրանք լքել են նաև այդ վայրերը: 14-րդ դարի սկզբում նրանք գաղթել են Ղրիմ, որտեղ ապաստան են գտել ընդհուպ մինչև 18-րդ դարը, երբ մերձագոյան դիրքերի ամրապնդմամբ մտահոգված ռուսական կառավարության որոշմամբ սկսվել է Ղրիմի հայերի վերաբնակեցումը Դոնի հողերի վրա [Епископосян и др., 2013; Чухряева и др., 2015]:

Գաղթագնացության ակիբներով և տարբեր էթնիկ կազմավորումների հետ շփումներով ուղեկցվող նման հարուստ պատմությունն անառարկելիորեն հետաքրքրություն է ներկայացնում գենետիկական տեսանկյունից. որքանով են այդ իրադարձություններն արտացոլվել Դոնի հայերի գենոֆոնդի վրա, արդյո՞ք նրանք գենետիկական ընդհանրություններ ունեն այն ժողովուրդների հետ, որոնց հարևանությամբ բնակվել են մոտյոթ հարյուր տարի, պահպանվե՞լ է արդյոք նրանց գենոֆոնդում Հայոց նախահայրենիքի մասին կայուն գենետիկական հիշողություն: Պատասխանելով այս հարցերին՝ պարզվել է, որ Դոնի հայերի և նախնիներում ուսումնասիրված մյուս ավելի քան մեկ տասնյակ հայկական աշխարհագրական խմբերի հայրական գծով ժառանգվող գենոֆոնդը շատ նման են իրենց կառուցվածքով [Епископосян и др., 2013; Чухряева и др., 2015]: Դրա հետ մեկտեղ բացահայտվել է, որ դարեր շարունակ տարբեր էթնիկական խմբերի հետ սերտ հարևանությամբ բնակությունը, այնուամենայնիվ, որոշակի գենետիկական հետք է թողել մեր հայրենակիցների գենոֆոնդի վրա: Ընդ որում, գենետիկական շփումները հիմնականում տեղի են ունեցել

սլավոնական ժողովուրդների ներկայացուցիչների հետ: Այսպես, ժամանակակից Դոնի հայերի գենոֆոնոլոմ «սլավոնական» բաղադրիչը կազմում է մոտ 12%, ինչը վկայում է հարևան ռուսական և ուկրաինական պոպուլյացիաների հետնրանց նախնիների չափավոր միախառնման մասին: Ինչ վերաբերում է թյուրքական բաղադրիչին, ապա դրա առկայությունը Դոնի հայերի գենոֆոնոլոմ չի գերազանցում 1% շեմը, այսինքն՝ թյուրքախոս ցեղերը և ժողովուրդները, ըստ էության, որևէ ազդեցություն չեն ունեցել Դոնի հայերի գենետիկական պատմության վրա [Епископосян и др., 2013; Чухряева и др., 2015]:

Ի տարբերություն Կքրոմոսոմային կամ միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ հատկանիշների, որոնք արտահայտում են համապատասխանաբար՝ հայրագծային կամ մայրագծային գենետիկական պատմությունը, երկկողմանի ժառանգվող աուտոսոմային մարկերներն առավել ամբողջական են ներկայացնում պոպուլյացիաների գենետիկական անցյալը: Հայկական պոպուլյացիայի գենետիկական կառուցվածքի պարզամասն հարցում արժեքավոր տեղեկություններ են ստացվել նաև աուտոսոմային հատկանիշների հիման վրա՝ ներառելով երկու խումբ՝ արևմտահայերը և իրանաբնակ հայկական համայնքը: Հետազոտվող խմբերի գենետիկական առանձնահատկությունները համեմատվել են նաև տարբեր միջերկրածովյան ժողովուրդների համապատասխան տվյալների հետ: Չնայած հայերի էթնիկական միատարրությանը՝ վերլուծությունը բացահայտել է պոպուլյացիայի արտահայտված տարածաշրջանային շերտավորում, ինչը նախնիներում ցույց էր տրվել նաև Կքրոմոսոմային տվյալների հիման վրա: Բացի այդ, հայերը զգալի գենետիկական նմանություն են ցուցաբերում միջերկրածովյան տարածաշրջանի պոպուլյացիաների հետ՝ պաշտպանելով իրենց միջերկրածովյան տեղաբնիկ ծագման տեսակետը [Маргарян и др., 2009; Margaryan et al., 2011]:

Հայկական գենոֆոնոլի տարածաշրջանային շերտավորման մակարդակն ըստ աուտոսոմային հատկանիշների ուսումնասիրվել է նաև պատմական Հայաստանի վերոնշյալ չորս աշխարհագրական խմբերում (Արարատյան դաշտավայր, Գարդման, Վան և Սասուն): Բացահայտվել է գենետիկական սերտ ցեղակցություն հայկական

երկու ամենաարևելյան խմբերը ներկայացնող Արարատյան դաշտավայրի և Գարդմանի միջև, մինչդեռ Վանի և Սասունի պարուլյացիաներն էականորեն տարբերվում են [Lowery et al., 2011]: Մասնավորապես, արդյունքները մատնանշում են, որ Սասունի խումբը ենթարկվել է կենտրոնասիական (հավանաբար՝ Յնդկաստանից) գենետիկական ազդեցության, այն դեպքում, երբ Վանի պարուլյացիայում առկա են հստակ բալկանյան տարրեր, որոնք, ենթադրաբար, տարածաշրջանի վաղ հունական պարուլյացիայի «գենետիկական հետքերն» են: Բոլոր չորս հայկական պարուլյացիաներում արձանագրվել է գենետիկական բազմազանության չափավոր մակարդակ: Այս առանձնահատկությունն առավելապես ցայտուն է դրսևորվում Սասունում, որը բնութագրվում է նաև հազվադեպ հանդիպող գենետիկական տարբերակների բարձր հաճախականությամբ: Հավանաբար, դա է պատճառը, որ Սասունը զգալիորեն տարբերվում է մնացած երեք հայկական խմբերից: Ի տարբերություն Արարատյան դաշտավայրում, Գարդմանում և Վանում տարածված գենետիկական բնութագրիչների՝ Սասունի հազվադեպ հանդիպող տոհմագծերն առնչվում են ավելի վաղ՝ մինչսառցեդարյան գաղթերի հետ՝ դրսևորելով ցրված, անհամաչափ բաշխվածություն: Հաշվի առնելով այդ տոհմագծերից մեկի կենտրոնասիական ծագումը՝ կարելի է ենթադրել, որ Սասունում դրա հանդիպման բարձր հաճախականությունը շարկապվում է 15-րդ դարում Կենտրոնական Ասիայից Անատոլիացեղախմբերի ներխուժման և կայուն հաստատման հետ: Մյուս կողմից այդ տոհմագծի առկայությունը Սասունում, հավանաբար, կապվում է քրդական ազդեցության հետ, քանի որ ըստ մեկ այլ հետազոտության տվյալների՝ Թուրքիայի կուրմանջի բարբառով խոսող քրդերի 44 տոկոսը նույնպես կրում է գենետիկական այդ տարբերակը [Nasidze et al., 2005]:

Կովկասի միջով հնագույն գաղթողիները վերականգնելու նպատակով միջազգային բազմակողմանի գիտական համագործակցության շրջանակներում ուսումնասիրվել է Հայկական լեռնաշխարհի դերը [Yunusbayev et al., 2012]: Տարածաշրջանում հայտնաբերված գենետիկական համասեռության

բարձր մակարդակը պաշտպանում է կովկասցիների առավել ասես մերձավորարևելյան ծագումը: Որոշվել է նաև երկրագործության տարածումը բնութագրող գենետիկական տարբերակներից մեկի ծագման վայրը, որը, հավանաբար, գտնվել է արևելյան Անատոլիայի, Չայաստանի կամ արևմտյան Իրանի մերձակայքում [Rootsi et al., 2012]:

Իրանի տարբեր էթնոլեզվական խմբերի գենետիկական պատմության վերականգնմանն ուղղված համատեղ հետազոտական ծրագրի շրջանակներում առաջնահերթ խնդիրներից է եղել իրանաբնակ հայերի ուսումնասիրությունը: Չայտնի է, որ դեռևս հնագույն ժամանակներից հայերը սերտ շփման մեջ են եղել Իրանի հետ: Թերևս Իրանի հայկական համայնքի ձևավորման գործընթացում ամենամեծ ազդեցությունն արձանագրվել է մ.թ. 17-րդ դարի սկզբում, երբ Շահ Աբբաս I-ը հայկական տարբեր տարածքներից բռնի կերպով տեղահանել և վերաբնակեցրել է Իրանում (հետագայում Նոր Ջուղա) շուրջ 300,000 հայ [Мартirosян, 1990]:

Իրանահայերի հայրագծային գենետիկական կառուցվածքը համեմատվել է պատմական Չայաստանի տարբեր տարածքները ներկայացնող վեց աշխարհագրական խմբերի հետ [Andonian et al., 2010]: Ըստ ստացված արդյունքների՝ ժամանակակից իրանահայերը գենետիկորեն ավելի մոտ են պատմական Չայաստանի արևմտյան, քան արևելյան մարզերում բնակվող իրենց հայրենակիցներին, ինչը համահունչ է պատմական արձանագրություններին: Ամենայն հավանականությամբ, դա արտացոլում է պատմական այն փաստը, որ 17-րդ դարի սկզբում տեղափոխված հայերի գենետիկական արմատները գլխավորապես սերել են պատմական Չայաստանի արևմտյան նահանգներից: Իսկ արևելյան շրջանների դժվարամատչելի և եռնային տեղանքները հիմնականում գերծ են մնացել չորս դար առաջ տեղի ունեցած բռնի վերաբնակեցման գործընթացից: Քաղաքական և աշխարհագրական առումով իրանահայերի տևական մեկուսացումը չափավոր ազդեցություն է ունեցել համայնքի գենետիկական կառուցվածքի վրա, որն արտահայտվում է ցածր բազմազանությամբ [Andonian et al., 2010]: Դրահավանական պատճառ կարող էր լինել գլխավորապես մահմեդական ժողովուրդներով և էթնիկական խմբերով շրջապատված քրիստոնյա հայկական համայնքի

վերարտադրողական մեկուսացման բարձր մակարդակը, ինչն
էականորեն սահմանափակել է հայերի և մյուս պոպուլյացիաների
միջև գենային փոխանակությունը:

Վերլուծությունից ակնհայտ է դառնում, որ նախկինում
իրականացված հայերի գենետիկական հետազոտությունները
հիմնականում կատարվել են ընդհանուր հայկական
պոպուլյացիայում և պատմական Հայաստանի արևմտյան որոշ
նահանգների շրջանակներում՝ ըստ էության հաշվի չառնելով
արևելյան շրջանները, որոնք պատմական իրադարձությունների
թելադրանքով հարաբերականորեն մեկուսացված են եղել: Այս
առումով, պատմական Հայաստանի արևելյան աշխարհի, այդ թվում և
Արցախի գենետիկական պատմության վերականգնումը և
արցախահայության արմատների ուսումնասիրությունը, որին
նվիրված է սույն աշխատանքը, անշուշտ, թույլ կտա հիմնավորված
եզրակացություններ կատարել մեր հայրենակիցների
ծագումնաբանությանն առնչվող խնդրահարույց հարցերի շուրջ՝
միևնույն ժամանակ վերականգնելով հայկական էթնոսի առավել
ամբողջական գենետիկական պատկերը:

ԳԼՈՒԽ 2. ՆՅՈՒԹԵՐ ԵՎ ՄԵԹՈԴՆԵՐ

2.1. Նյութի նկարագրողություն

ԴՆԹ նմուշները հավաքվել են այտի ներսի մասից քսուքների կամ արյան նմուշների ձևով ներկայումս Լեռնային Ղարաբաղի Հանրապետությունում բնակվող և երևանաբնակ արցախահայերի արական սեռի ներկայացուցիչներից (n=105): Ընտրանքում ընգրկվել են միայն այն դոնորները, որոնց հայրական և մայրական նախնիները բնակվել են նույն շրջանում, և որոնք առավելագույնս երեք սերնդի մակարդակով արյունակցական կապ չեն ունեցել մյուս դոնորների հետ: Նմուշները հավաքվել են անանուն, և բոլոր մասնակիցները ստորագրել են իրազեկված համաձայնություն:

ԴՆԹ-ի անջատումը կատարվել է ստանդարտ \$ենոլ-քլորոֆորմային մեթոդով:

ԴՆԹ նմուշների հավաքագրումը և ԴՆԹ-ի անջատումը կատարվել է հեղինակի կողմից:

Համեմատական տվյալների հավաքածուներ: Վերոնշյալ 105 նմուշներից ստացված Y-քրոմոսոմային տվյալները համեմատվել են գրականության մեջ կամ համապատասխան տվյալների շտեմարաններում մատչելի հետևյալ պոպուլյացիաների տվյալների հետ՝ հայկական ութ աշխարհագրական խմբերից՝ կենտրոնական Հայաստան (ԿՀ) (n=200), Արևմտյան Հայաստան (ԱՐՄ) (n=148), Սալմաստ (n=199), Սյունիք (n=105) [Hovhannisyan et al., 2014], Վան (n=103), Սասուն (n=104), Արարատյան դաշտավայր (ԱՐԴ) (n=110), Գարդման (n=96) [Herrera et al., 2012], ինչպես նաև հարակից պոպուլյացիաներից՝ լիբանանցիներ (n=845) [Zalloua et al., 2008a], սիրիացիներ (n=189), պաղեստինցիներ (n=281) [Zalloua et al., 2008b], թուրքեր (n=467) [Cinnioglu et al., 2004], օսեր (n=227), չեչեններ (n=98), աբխազներ (n=57) [Balanovsky et al., 2011], վրացիներ (n=65) [Yunusbayev et al., 2012], հրեաներ-իսրայելիտներ (n=670) [Hammer et al., 2009], իրանցիներ (n=270) [Haber et al., 2010] (աղ. 2.1):

Աղյուսակ 2.1. Կ քրոմոսոմային հետազոտության համար օգտագործված համեմատական տվյալների հավաքածուներ:

Աշխարհագրական վայր/ Ժողովուրդ		Ընտրանքի չափը	Աղբյուր
Հայաստան	Կենտրոնական Հայաստան	200	Hovhannisyan et al., 2014
	Արևմտյան Հայաստան	148	
	Վան	103	Herrera et al., 2012
	Սասուն	104	
	Սալմաստ	199	Hovhannisyan et al., 2014
	Արարատյան դաշտավայր	110	Herrera et al., 2012
	Գարդման	96	
	Սյունիք	105	Hovhannisyan et al., 2014
իս. Կովկաս	օսեր	227	Balanovsky et al., 2011
	չեչեններ	98	
	աբխազներ	57	
Հարավ. Կովկաս	վրացիներ	104	Yunusbayev et al., 2012
	թուրքեր	467	Cinnioğlu et al., 2004
Մերձավոր Արևելք	Լիբանանցիներ	845	Zalloua et al., 2008a
	սիրիացիներ	189	Zalloua et al., 2008b
	պաղեստինցիներ	281	
	հրեաներ- իսրայելիտներ	670	Hammer et al., 2009
	իրանցիներ	270	Haber et al., 2010

Աղյուսակ 2.2. Մայրագծային հետազոտության համար օգտագործված համեմատական տվյալների հավաքածուներ:

Աշխարհագրական վայր/ ժողովուրդ		Ընդամենի չափը	Աղբյուր
Հայաստան	Կենտրոնական Հայաստան	85	չհրատարակված
	Սալմաստ	200	
	Արևմտյան Հայաստան	44	
Աֆրիկա	Լիբիացիներ	30	Badro et al., 2013
	թուևիսցիներ	160	
Մերձավոր Արևելք	սիրիացիներ	230	
	Լիբանանցիներ	970	
	պաղեստինցիներ	120	
	աչքենագի- հրեաներ	583	Behar et al., 2006
	իրանցիներ	181	Derenko et al., 2013
Իս. Կովկաս	չեչեններ	176	Yunusbayev et al., 2012
	ինգուշներ	103	
	դարգիններ	110	
Հարավ. Կովկաս	վրացիներ	104	Schonberg et al., 2011
	թուրքեր	104	Schonberg et al., 2011, Mergen et al., 2004
Ասիա	մոնղոլներ	47	Derenko et al., 2007
	բուրյատներ	295	
Եվրոպա	ալստրիացիներ	187	Helgason et al., 2001
	գերմանացիներ	527	
	չոտլանդացիներ	891	

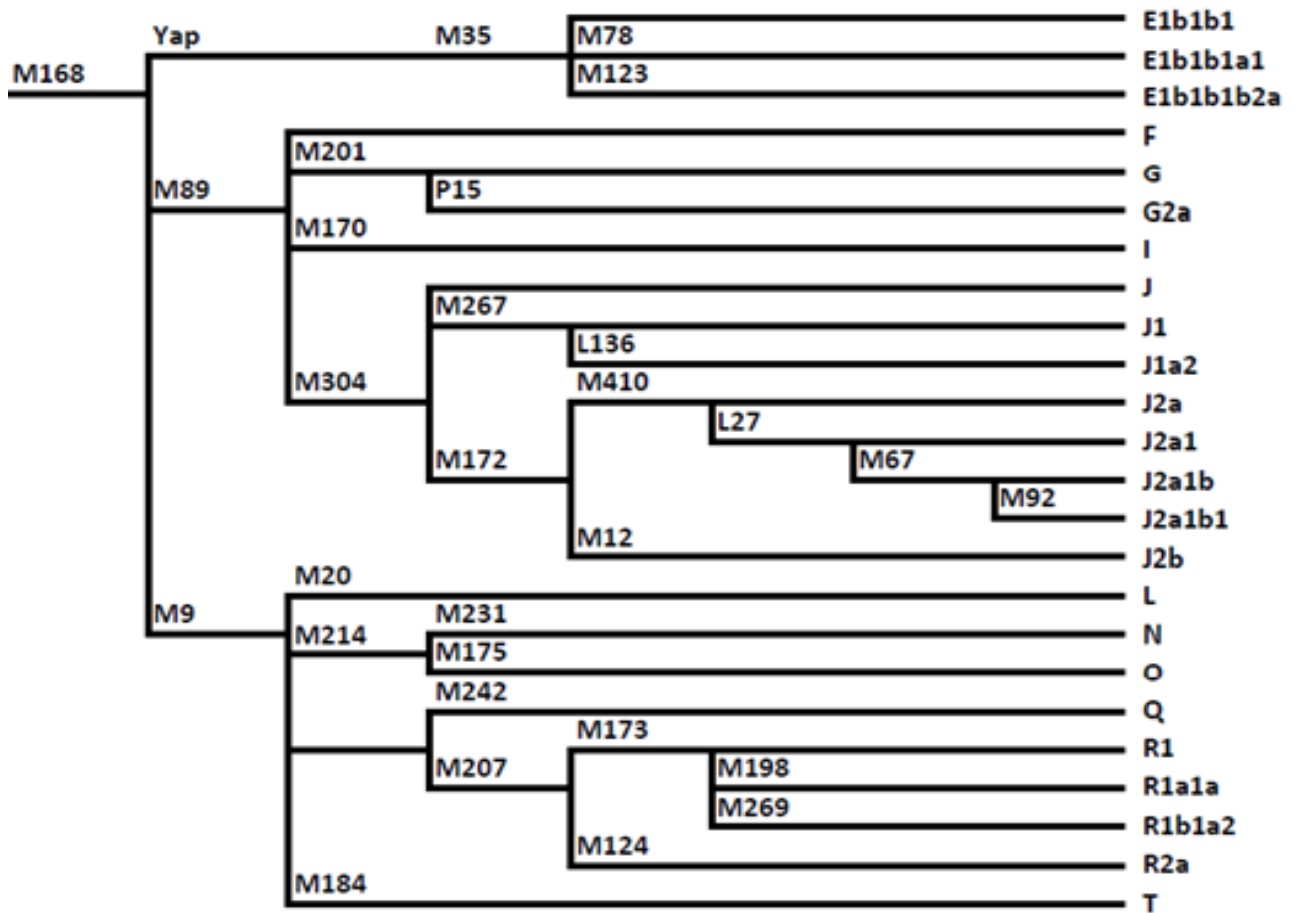
Թվով 44 արցախահայերի մոՆԴԹ-ի տվյալները համեմատվել են հետևյալ հայկական խմբերի համապատասխան տվյալների հետ՝ կենտրոնական Հայաստան (ԿՀ) (n=85), Սալմաստ (n=200), Արևմտյան

Յայաստան (ԱՐՄ) (n=44) (չհրատարակված տվյալներ), ինչպես նաև հարակից պոպուլյացիաների տվյալների հետ՝ Լիբիացիներ (n=30), թուրքացիներ (n=160), սիրիացիներ (n=230), Լիբանանցիներ (n=970), պաղեստինցիներ (n=120) [Badro et al., 2013], աքթենազի-հրեաներ (n=583) [Behar et al., 2006], չեչեններ (n=176), ինգուշներ (n=103), դարգիներ (n=110) [Yunusbayev et al., 2012], վրացիներ (n=104) [Schonberg et al., 2011, Yunusbayev et al., 2012], թուրքեր (n=104) [Schonberg et al., 2011, Mergen et al., 2004], իրանցիներ (n=181) [Derenko et al., 2013], ավստրիացիներ (n=187), գերմանացիներ (n=527), շոտլանդացիներ (n=891) [Helgason et al., 2001], մոնղոլներ (n=47), բուրյատներ (n=295) [Derenko et al., 2007] (աղ. 2.2):

2.2. Կրոմոսոմի և միտոքոնդրիոմային ԴՆԹի գենոտիպավորում

Յայրագծային հետազոտությունների համար նմուշները տիպավորվել են Կրոմոսոմի 32 եզակի նուկլեոտիդային պոլիմորֆիզմների (SNP) մարկերներով, որոնց հիման վրա որոշվել է 24 հապլոխումբ և դասակարգվել ըստ Կրոմոսոմի կոնսորցիոմի անվանակարգման (isogg.org/tree) (նկ. 2.1):

Մայրագծային գենետիկական կառուցվածքի ուսումնասիրության նպատակով՝ կատարվել է միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի առաջին գերփոփոխական հատվածի (HVS I) ամբողջական սեկվենավորում [Torroni et al., 2001]: Մասնավորապես, հետազոտվող ԴՆԹ-ի 1700-2000 գույգ նուկլեոտիդների երկարությամբ տասնմեկ վերածածկվող հատվածների միաժամանակյա ամպլիֆիկացիայի միջոցով ստացված ԴՆԹ-տեղամասերի սեկվենավորումն իրականացվել է 32 ներքին պրայմերների օգնությամբ՝ օգտագործելով BigDye® Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing հավաքածուն (Applied Biosystems, Foster City, USA): Սեկվենավորման ռեակցիայի արգասիքների տրոհումը կատարվել է 4- և 24-մազանոթային 3130 Genetic Analyzer և 3500xL Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, USA) ավտոմատ անալիզատորների միջոցով: Բոլոր ԴՆԹ նմուշների համար ստացվել են մտԴՆԹ-ի 16008-ից մինչև 16400 դիրքի հաջորդականությունները:



Նկար 2.1. Կ թրոմոսոմի եզակի նուկլեոտիդային պոլիմորֆիզմների հիման վրա որոշված հապլոխմբեր:

Կ թրոմոսոմի և մտՆԹ մարկերների տիպավորման աշխատանքները կատարվել են, համապատասխանաբար՝ Բեյրութի Լիբանանյան-Ամերիկյան համալսարանում (Լիբանան) և Լոնդոնի համալսարանական քոլեջում (ՄԹ):

2.3. Վիճակագրական մեթոդներ և համակարգչային ծրագրային փաթեթներ

Ստացված արդյունքների վիճակագրական և կենսաստիճանական վերլուծությունները ամբողջությամբ կատարվել են հեղինակի կողմից:

Գենետիկական բազմազանությունը (h) և Nei-ի գենետիկական նույնությունը (I) հաշվարկվել են Nei (1987)-ու մբերված օբյեկտիվ քանակով՝

$$\hat{H} = \frac{n}{n-1} \left(1 - \sum_{i=1}^k p_i^2 \right)$$

$$V(\hat{H}) = \frac{2}{n(n-1)} \left\{ 2(n-2) \left[\sum_{i=1}^k p_i^3 - \left(\sum_{i=1}^k p_i^2 \right)^2 \right] + \sum_{i=1}^k p_i^2 - \left(\sum_{i=1}^k p_i^2 \right)^2 \right\}$$

որտեղ n -ն ընտրանքում գեների կրկնօրինակների քանակն է, k -ն՝ հալոտիպերի քանակը, իսկ p_i -ն՝ i -րդ հալոտիպի ընտրանքի հաճախականությունը:

F_{ST} գենետիկական հեռավորությունները գնահատվել են AMOVA Φ_{ST} արժեքների հիման վրա՝ Arlequin v. 3.5 ծրագրային փաթեթի միջոցով [Excoffier and Lischer, 2010]:

Y քրոմոսոմային հալոտիպերի համար ընդունվել է, որ k -րդ խմբում j -րդ պոպուլյացիայից i -րդ հալոտիպի հաճախականության վեկտորը գծային հավասարում է, որն ունի հետևյալ տեսքը՝

$$\mathbf{x}_{ijk} = \mathbf{x} + \mathbf{a}_k + \mathbf{b}_{jk} + \mathbf{c}_{ijk}.$$

որտեղ X վեկտորը x_{ijk} -ի ակնկալվող անհայտ արդյունքն է՝ միջինացված ողջ հետազոտության համար: Արդյունքներն են՝ a – խմբի համար, b – պոպուլյացիայի համար, c – հալոտիպերի համար պոպուլյացիայի ներսում, խմբի ներսում, որոնք ընդունվում են որպես գումարային, պատահական, անկախ և ասոցացված կովարիացիոն կոմպոնենտներ, համապատասխանաբար՝ σ_a^2 , σ_b^2 և σ_c^2 : Ընդհանուր մոլեկուլային վարիացիան (σ^2) մեկ պոպուլյացիայի ներսում հալոտիպերի տարբերություններից ստացված կովարիացիոն կոմպոնենտի (σ_c^2), տարբեր պոպուլյացիաներում մեկ խմբի ներսում հալոտիպերի տարբերություններից ստացված կովարիացիոն կոմպոնենտի (σ_b^2) և G պոպուլյացիաներում տարբերություններից ստացված կովարիացիոն կոմպոնենտի (σ_a^2) գումարն է:

Գլխավոր կոորդինատների վերլուծությունը (Principal coordinates analysis – PCoA) իրականացվել է նմանության մատրիցաների հիման վրա՝ հաշվարկված մեկ միևնուս գենետիկական հեռավորություն F_{ST}

բանաձևով Genstat ծրագրային փաթեթի միջոցով [Trust, 1995]: Հիմնական անկյունագծով անցնող արժեքները, որոնք արտահայտում են յուրաքանչյուր արտուլյացիոն ընտրանքի նմանությունն ինքն իր հետ, հաշվարկվել են միևնույն ընտրանքի երկու կրկնօրինակների միջև գնահատված գենետիկական հեռավորություննից: AMOVA-ի հիման վրա գնահատված F_{ST} հեռավորությունները հաշվարկվել են ընտրանքի ինքն իր հետ նմանությունը պարզեցված միջև $n/(n-1)$ բանաձևով, որտեղ n -ն ընտրանքի չափն է: Հաշվարկվել են բարձր հաճախականության մոդալ հապլոխմբերը [Thomas et al., 1998; Thomas et al., 2000; Wilson et al., 2001]: Ուսումնասիրվող արտուլյացիաների միջև գենետիկական հեռավորությունների վիճակագրական հավաստիությունը հաշվարկվել է Պոպուլյացիոն տարբերակման ճշգրիտ թեստի միջոցով [Raymond and Rousset, 1995]: Վիճակագրորեն արժանահավատ արժեքներ են համարվել $p < 0,05$:

Կլոստրոնոմային ֆիլոգենետիկական ծառերը (դենդրոգրամներ) կառուցվել են SNP հաճախականությունների հիման վրա Neighbor-Joining (NJ) մեթոդով [Saitou N and Nei, 1987]՝ ստանդարտ գենետիկական հեռավորություններով՝ PHYLIP ծրագրային փաթեթում [Felsenstein, 2002]:

Մայրագծային հապլոխմբերի հաճախականությունների հիման վրա կառուցվել են տարբեր գենետիկական հեռավորությունների մատրիցաներ: Մասնավորապես, գույգ գենետիկական հեռավորությունների F_{ST} [1]

$$F_{ST} = \frac{\theta_S^2}{\theta_T^2} [1],$$

որտեղ θ_S^2 -ը տարբեր ենթապոպուլյացիաներում ալելների հաճախականության փոփոխությունն է, իսկ θ_T^2 -ը՝ ամբողջ արտուլյացիայում ալելների հաճախականության փոփոխությունը, որոնք գնահատվել են AMOVA Φ_{ST} արժեքների հիման վրա Arlequin v. 3.5 ծրագրային փաթեթի միջոցով [Excoffier and Lischer, 2010]: Գենետիկական հեռավորությունների վիճակագրական հավաստիությունը հաշվարկվել է Պոպուլյացիոն տարբերակման ճշգրիտ թեստի

միջոցով [Raymond and Rousset, 1995]: Վիճակագրորեն հավաստի արժեքներ են համարվել $p < 0,05$:

Nei-ի D և Reynolds-ի $D2$ գենետիկական հեռավորությունները հաշվարկվել են PHYLIP փաթեթում հետևյալ բանաձևերով.

$$D = -\ln \left[\frac{\sum_m \sum_i p_1 m_i p_2 m_i}{\left| \sum_m \sum_i p_1 m_i \right| \left| \sum_m \sum_i p_2 m_i \right|} \right] [2],$$

$$D^2 = \frac{\sum_m \sum_i (p_1 m_i - p_2 m_i)^2}{2 \sum_m \left(1 - \sum_i p_1 m_i p_2 m_i \right)} [3],$$

որտեղ m -ը՝ լոկուսների, i -ն՝ ալելների հանրագումարն է m -րդ լոկուսում, իսկ $p_1 m_i$ -ը՝ 1 և 2 պոպուլյացիայի m -րդ լոկուսում i -րդ ալելի հաճախականությունն է [Felsenstein, 2002]:

Գենետիկական հեռավորությունների մատրիցաների պատկերումն իրականացվել է Gene-E ծրագրային փաթեթի միջոցով (www.broadinstitute.org/cancer/software/GENE-E):

Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի նուկլեոտիդային հաջորդականությունների հավասարեցումը և վերլուծությունը կատարվել է բազմակի հավասարեցման MUSCLE ծրագրի օգնությամբ [Edgar, 2004], և հաջորդիվ օգտագործվել են ուսումնասիրվող պոպուլյացիաների գենետիկական բազմազանության հիմնական պարամետրերի հաշվարկման համար՝ DnaSP տարբերակ 5 ծրագրային փաթեթի միջոցով [Librado and Rozas, 2009]: Այդ պարամետրերը հետևյալն էին՝ հապլոտիպերի թիվը, պոլիմորֆիկ սայտերի թիվը, հապլոտիպերի բազմազանությունը, նուկլեոտիդային բազմազանությունը (P_i), նուկլեոտիդային տարբերությունների միջին քանակը (k) և Tajima-ի D արժեքը:

Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի ֆիլոգենետիկական ծառերը կառուցվել են UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) ալգորիթմի հիման վրա PHYLIP փաթեթի օգնությամբ՝ ընդունելով բոլոր մտԴՆԹ HVS I հաջորդականությունների համար հաստատուն էվոլյուցիոն ցուցանիշ: Միտոքոնդրիոմային գենոմների

հապլոխմբերը որոշվել են ըստ մտԴՆԹ փոփոխականությունների ֆիլոգենետիկական ծառի (PhyloTree build15) անվանակարգման [van Oven and Kayser, 2009], որը ներառում է շուրջ 25 խոշոր հապլոխումբ բազմաթիվ ենթախմբերով (նկ. 1.5):

Տարբեր հապլոխմբերի հաճախականությունների տարածական բաշխումը և գենետիկական բազմազանությունն արտահայտող քարտեզները կառուցվել են Surfer տարբերակ 11 (Golden Software 2013) փաթեթի օգնությամբ: Բոլոր պոպուլյացիաների համար աշխարհագրական լայնությունների և երկայնությունների կոորդինատները որոշվել են՝ հաշվի առնելով նմուշառման կենտրոնները:

Հապլոխմբերի ծագման ժամանակային գնահատումը հաշվարկվել է համապատասխան STR մարկերների արդյունքների հիման վրա՝ ըստ ժիվոտովսկու ASD₀ մեթոդի [Zhivotovsky et al., 2004]՝ օգտագործելով ստացված էֆեկտիվ մուտացիոն ցուցանիշը՝ $6.9 \times 10^{-4} / 25$ տարի՝

$$\text{տարիք} = 25/1000 \times \text{ASD}_0/0.00069,$$

որտեղ ASD₀-ն նմուշի բոլոր ժամանակակից քրոմոսոմների և հիմնադիր հապլոտիպի միջև կրկնությունների թվի միջին քառակուսու տարբերությունն է [Zhivotovsky et al., 2004]:

ԳԼՈՒԽ 3. ԱՐԴՅՈՒՆՔՆԵՐ ԵՎ ՔՆՆԱՐԿՈՒՄ

3.1. Արցախահայ երի հայ րազձայ ին գենոֆոնոյի առանձնահատկությունները

Աշխատանքում օգտագործված 32 եզակի նուկլեոտիդային պրիմորիդիզմների մարկերներով Ղարաբաղի պոպուլյացիայի հայ րազձայ ին գենոֆոնոյում բացահայտվել է 15 հապլոխումբ (աղ. 3.1):

Աղյուսակ 3.1. Կ քրոմոսոմային հապլոխմբերի հաճախականությունները հայ կական տարածքային խմբերում:

Հապլոխումբ	Պոպուլյացիա								
	ԱՐՄ (n=148)	ԿՀ (n=200)	ԱՐԴ (n=110)	Գարդման (n=96)	Ղարաբաղ (n=105)	Սյունիք (n=105)	Վան (n=103)	Մասուն (n=104)	Սալմաստ (n=199)
E1b1b1a1-M78	0.027	0.020	-	-	0.029	0.010	0.039	-	0.070
E1b1b1b2a-M123	0.014	0.025	0.055	0.042	0.029	0.019	0.039	0.029	0.040
E1b1b1-M35	-	-	-	-	-	-	-	-	0.010
F-M89	-	0.005	-	-	-	-	-	-	-
G2a-P15	0.115	0.145	0.091	0.052	0.086	0.057	0.078	0.125	0.055
G-M201	0.020	0.015	0.018	0.010	0.019	0.010	-	-	0.020
I-M170	0.041	0.035	0.027	0.083	0.019	0.019	0.019	-	0.015
J-M304	-	-	-	-	-	-	-	-	0.010
J1-M267	0.061	0.080	0.082	0.021	0.114	0.057	0.078	0.067	0.070
J1a2-L136	0.061	0.090	0.064	0.021	0.038	0.124	0.058	0.029	0.126
J2a1b1-M92	-	-	0.091	0.073	-	-	0.010	-	0.025
J2a1b-M67	0.068	0.070	0.036	0.073	0.086	0.057	0.068	0.077	0.050
J2a1-L27	0.007	-	-	-	-	-	-	-	0.121
J2a-M410	0.196	0.145	0.100	0.146	0.086	0.181	0.194	0.096	0.005
J2b-M12	0.007	0.040	0.009	0.031	0.019	-	0.019	-	0.010
L-M20	0.020	0.005	0.009	0.010	0.019	-	0.019	0.038	0.020
N-M231	-	-	-	0.010	-	-	-	-	-
O-M175	0.007	-	-	-	-	-	-	-	-
Q-M242	-	-	-	-	0.019	-	0.010	-	0.015
R1-M173	-	0.005	-	-	0.010	-	-	-	0.005
R1a1a-M198	0.054	0.030	0.009	0.052	-	0.038	-	0.010	0.055
R1b1a2-M269	0.223	0.215	0.373	0.313	0.390	0.362	0.320	0.154	0.236
R2a-M124	0.034	0.015	-	-	-	0.019	0.010	0.173	0.015
T-M184	0.047	0.060	0.036	0.063	0.038	0.048	0.039	0.202	0.025

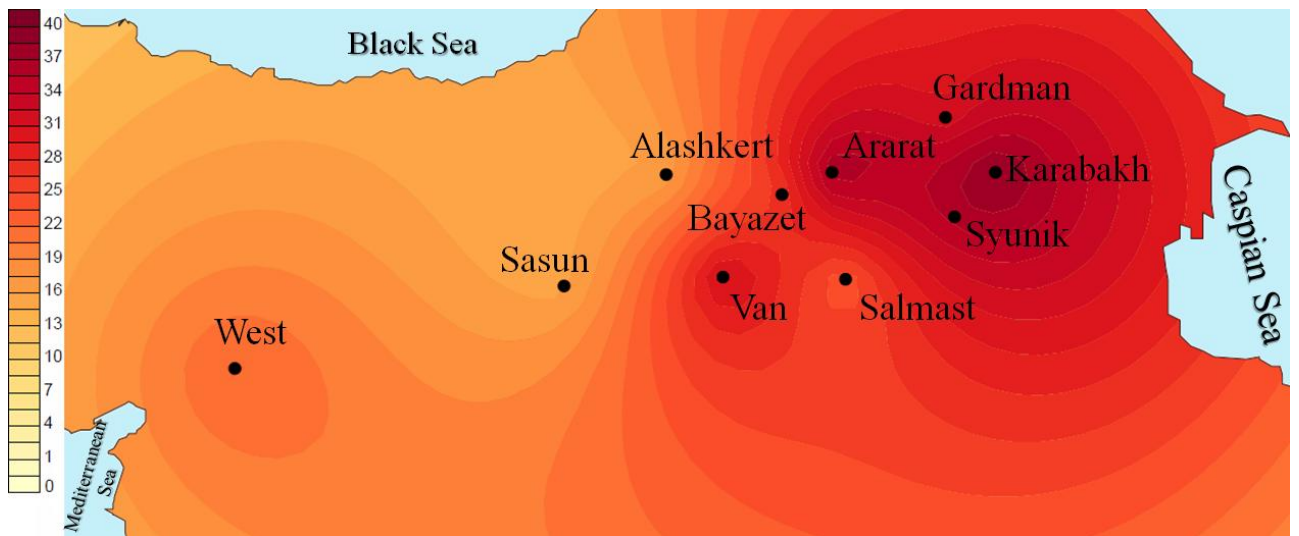
Մոդալ հապլոխմբերը ներկայացված են թավազիր:

Արցախահայ երի մոտ հայտնաբերված բոլոր 15 հապլոխմբերն առկա են նաև այլ հայ կական խմբերում, ինչը նշանակում է, որ Ղարաբաղի հայերը չեն կրում որևէ եզակի SNP մուտացիա, որով

հնարավոր է ինքնուրույն տարբերակել նրանց ընդհանուր հայկական պոպուլյացիայից և որը վկայեր հարակից Եթնիկական խմբերից հնարավոր գենային հոսքերի մասին:

Ինչպես երևում է աղյուսակ 3.1-ից, արցախայերի ամենատարածված կամ մոդալ հապլոխումբը R1b1a2-M269 տոհմագիծն է, որը հանդիպում է 39.0% հաճախականությամբ: Յետագոտությամբ նկատվում է, որ այն Յայկական Լեռնաշխարհի էնեթափանցել Մերձավոր Արևելքից նեոլիթյան երկրագործների միջոցով շուրջ 11 հազար տարի առաջ [Balaresque et al., 2010; Herrera et al., 2012]: Ուշագրավ է, որ R1b1a2-M269 հապլոխումբը մոդալ է հանդիսանում ոչ միայն Ղարաբաղի, այլև հայկական մյուս աշխարհագրական խմբերի համար՝ բացառությամբ Սասունի (աղ. 3.1):

Տվյալ արդյունքը հաստատվել է նաև հայկական տարբեր խմբերում R1b1a2-M269 տոհմագծի տարածական բաշխվածությունը դիտարկելիս (սկ. 3.1), որը հաշվարկվել է Surfer ծրագրի օգնությամբ:



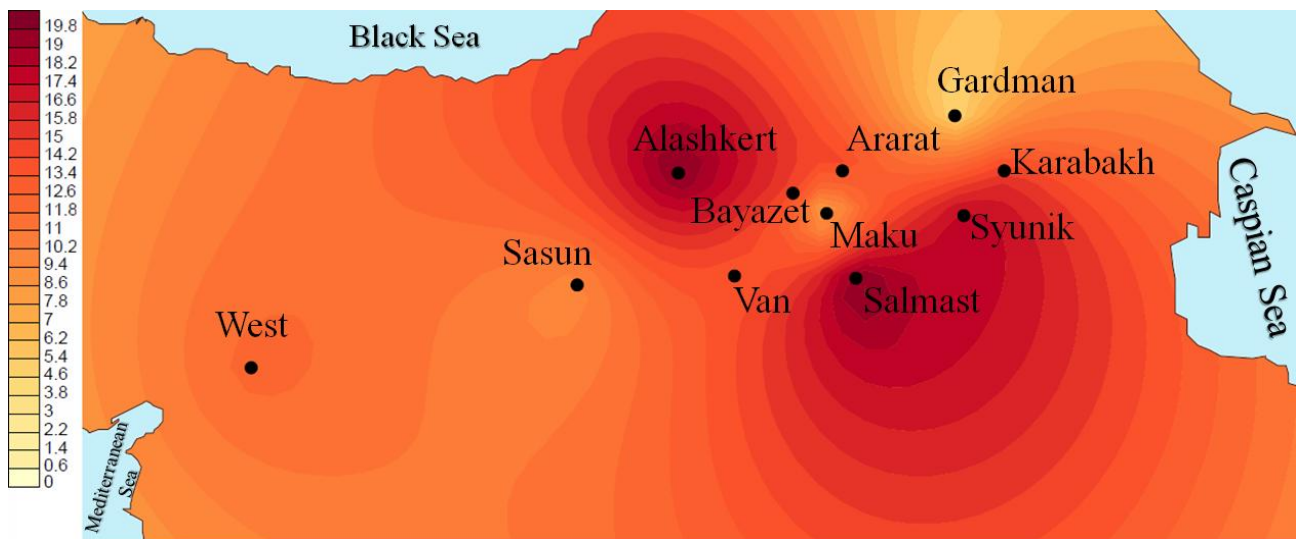
Նկար 3.1. R1b1a2-M269 տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Յայկական Լեռնաշխարհում:

Յարկ է նշել, որ տվյալ տոհմագծի առավելագույն ցուցանիշներ են հայտնաբերվում են հյուսիսարևմտյան Եվրոպայում՝ հասնելով (մասնավորապես՝ Իռլանդիայում) ընդհուպ մինչև 82%-ի [Balaresque et al., 2010; Myres et al., 2011; Hovhannisyann et al., 2014]: Մինչդեռ Եվրոպայից դուրս ամենաբարձր հաճախականությունն արձանագրվում է

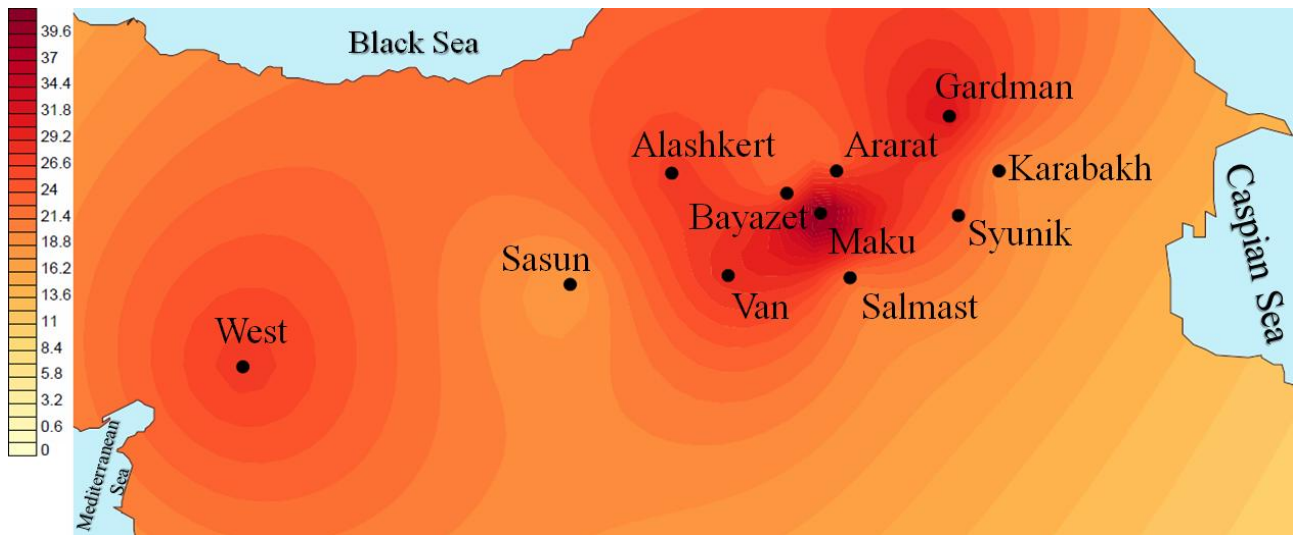
Սյուլենիքում և Արցախում՝ այսինքն՝ Հայկական Լեռնաշխարհի արևելյան հատվածում: Ըստ երևույթին, այս տարածաշրջանի բնակչությունը հադես է եկել որպես ելային պոպուլյացիա դեպի Եվրոպա նախանելիքյան և նեոլիթյան գաղթերի համար [Weale et al., 2001; Myres et al., 2011]:

Արցախահայերի մոտ մյուս հաճախ հանդիպող հապլոխմբերն են՝ J1-M267 (11.4%), G2a-P15, J2a1b-M67, J2a-M410 (8.6%-ական), որոնց հաջորդում են համեմատաբար ավելի նվազ հաճախականությամբ հանդիպող J1a2-L136, T-M184 (3.8%-ական), E1b1b1a1-M78, E1b1b1b2a-M123 (2.9%-ական) հապլոխմբերը (աղ. 3.1):

Հայկական տարբեր տարածքային խմբերում Կքրոմոսոմային J1 և J2 տոհմաճյուղերի հաճախականությունների տարաբաշխումը և գենետիկական բազմազանությունն արտահայտող քարտեզները ներկայացված են ստորև՝ նկարներ 3.2 և 3.3-ում:



Նկար 3.2. J1-M267 տոհմագծի (J1a2-L136 ենթաճյուղի հետ միասին) աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Հայկական Լեռնաշխարհում:



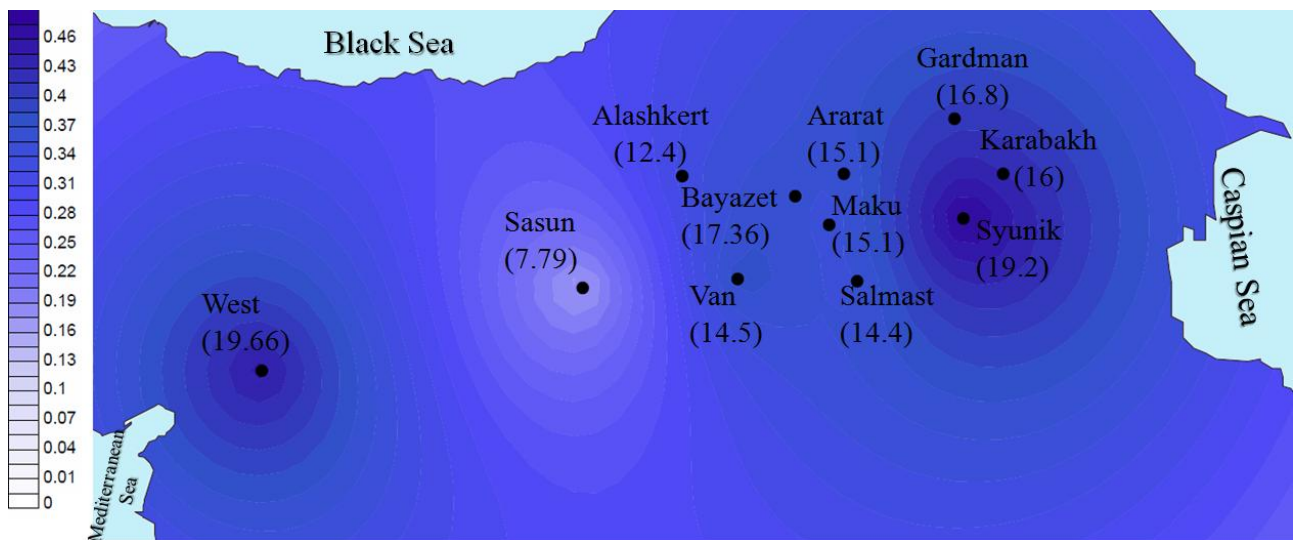
Նկար 3.3. J2-M172 տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Հայկական և ունաշխարհում:

Մերձավորարևելյան ծագում ունեցող J1 հապլոխումբը, որի տարիքը հաշվարկվում է շուրջ 24 հազար տարի, ժամանակային առումով տարածվել է երկու առանձին գաղթային ալիքներով, որոնցից ամենավերջինը, հավանաբար, կապված է մ.թ. 7-րդ դարում արաբական ցեղախմբերի դեպի հյուսիսային Աֆրիկա տեղաշարժի հետ: Առաջին գաղթային ալիքը, ըստ երևույթին, տեղի է ունեցել նեոլիթյան ժամանակաշրջանում՝ տարածվելով դեպի Եթովպիա և Եվրոպա: Հետևաբար և J1 տոհմագծի առավելագույն հաճախականությունները հայտնաբերվում են Մերձավոր Արևելքում, հյուսիսային Աֆրիկայում և Եթովպիայում [Semino et al., 2004]:

Ինչ վերաբերում է մերձավորարևելյան J2 տոհմագծին, որը ծագել է շուրջ 19.500 տարի առաջ, ապա այն ասոցացվում է երկրագործության սփռման հետ՝ հատկապես Եվրոպայի տարածքի համատեքստում [Semino et al., 2004]: Հապլոխումբ J2-M172-ի տարածական բաշխվածության վերլուծությունն առավելագույն հաճախականություններ է (>15%) բացահայտում Մերձավոր Արևելքի և միջերկրածովյան ափամերձ շրջանների միջև [Semino et al., 2004; Di Giacomo et al., 2004]: Մյուս կողմից այս տոհմագիծը Կովկասում առավել տարածված հապլոխմբերից մեկն է [Nasidze et al., 2004; Balanovsky et al., 2011]: Բացի այդ, հապլոխմբի բաշխման առանձնահատկությունները

համընկնում են դեպի հարավարևելյան եվրոպա և Կովկաս և անտական/անատոլիական տարածման ուղու հետ [Semino et al., 2004]: «Անատոլիական» հասկացությունն այստեղ, ըստ էության, ընդգրկում է Հայկական և նախախարհի արևմտյան և կենտրոնական շրջանները:

Միևնույն ժամանակ J2-M172 հապլոխմբի ժիվոտովսկու բանաձևով [Zhivotovsky et al., 2004] հաշվարկված տարիքի առավել բարձր ցուցանիշներ են հայտնաբերվել Սյունիքում և Ղարաբաղում՝ հասնելով համապատասխանաբար մինչև 19 և 16 հազար տարի (նկ. 3.4), ինչը գրեթե համընկնում է Լևանտում տվյալ տոհմագծի ծագման տարիքի հետ [Semino et al., 2004]:



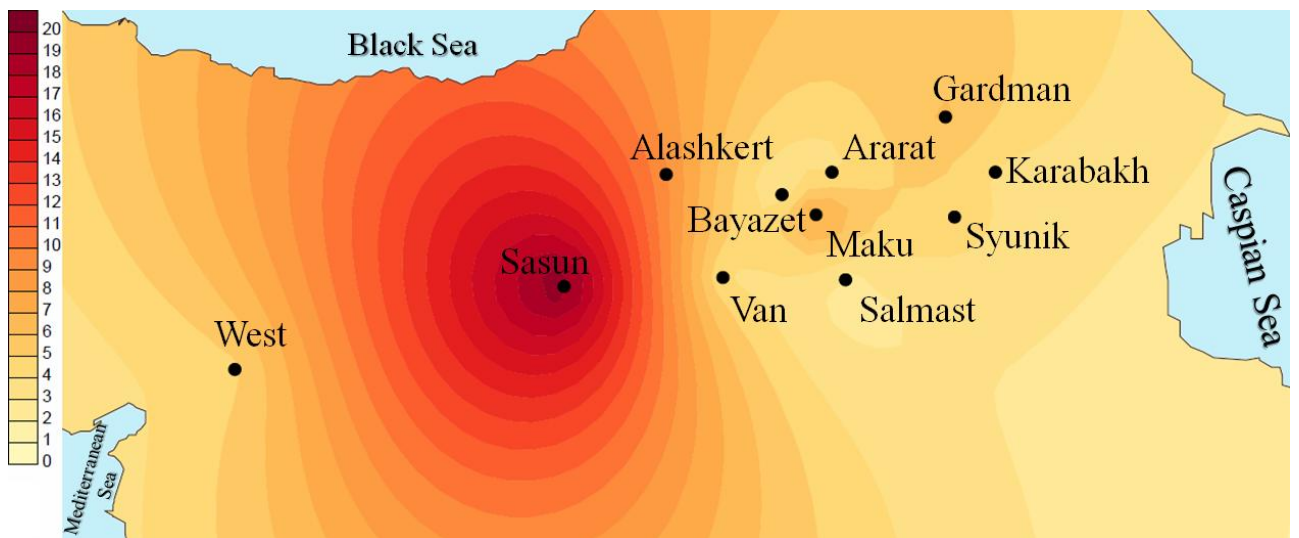
Նկար 3.4. Հայկական և նախախարհում J2-M172 տոհմագծի հաշվարկված տարիքը (հազ. տարի՝ ըստ Zhivotovsky et al. (2004)):

Բացի այդ, ինչպես երևում է նկար 3.4-ից, հապլոխմբի տարիքի առավելագույն ցուցանիշ է արձանագրվել Հայկական և նախախարհի արևմտյան հատվածում: Այս դիտարկումները համահունչ են վերջերս իրականացված հետազոտության արդյունքներին՝ ըստ որոնց Մերձավոր Արևելքից J2-M172 հապլոխմբի տարածումը դեպի եվրոպական մայրցամաք տեղի է ունեցել Հայկական և նախախարհի արևմտյան հատվածով, մինչդեռ դեպի Հյուսիսսային Կովկասի շրջաններ՝ բարձրավանդակի արևելյան մասերով [Hovhannisyan et al.,

2014], այդ թվում՝ ներկայիս Սյունիքի և Արցախի զբաղեցրած տարածքներով:

Նեոլիթյան այս երկու հալոխմբերն էլ արցախյան ընտրանքում ներկայացված են չափավոր բարձր հաճախականությամբ, ընդ որում J2 տոհմաճյուղի գերակշռող մասնաբաժնով (աղ. 3.1, նկ. 3.2 և 3.3):

Մեկ այլ մերձավորարևելյան ծագում ունեցող T-M184 տոհմագիծը թվագրվում է շուրջ 30 հազար տարով: Այս հազվադեպ, բայցև տեղեկատվական հալոխումբն ունի Մերձավոր Արևելքի տարածաշրջանում և Մերձավոր Արևելքից դեպի Եվրոպա և Արևադարձային Աֆրիկա տարածման բարդ պատմություն, որն առնչվում է նեոլիթյան երկրագործների և ավելին չ՝ հրեաների սփռման հետ [Mendez et al., 2011]:



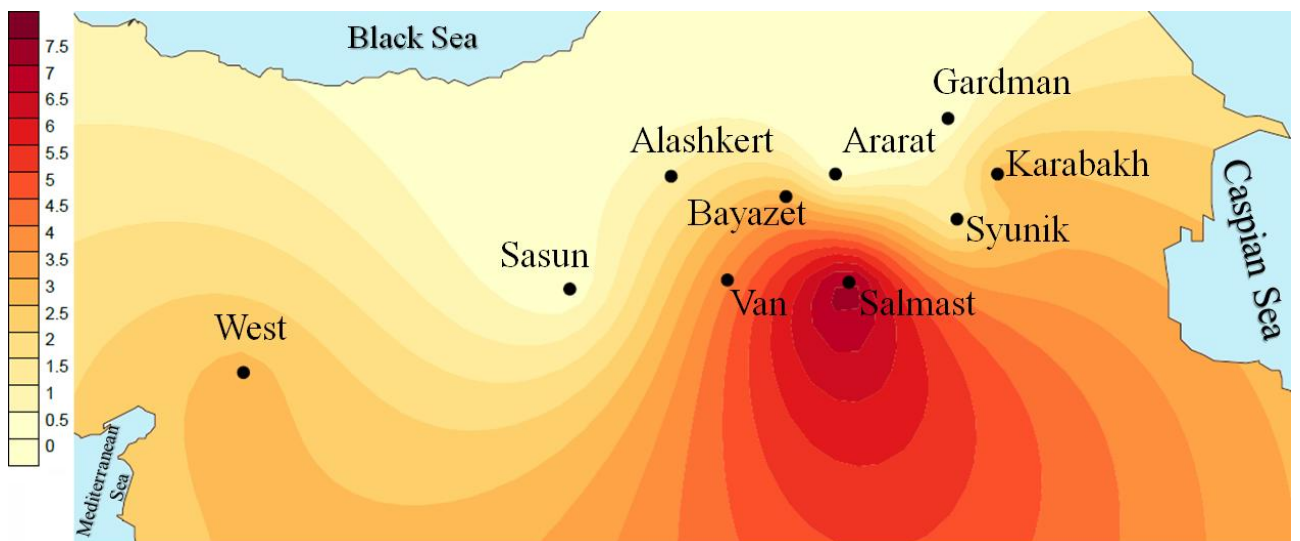
Նկար 3.5. T-M184 տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Յայկական և եռնաշխարհում:

Յայկական աշխարհագրական ենթապոպուլյացիաներում T-M184 հալոխմբի վիճակագրական վերլուծության արդյունքում (նկ. 3.5) միանգամայն հակառակ պատկեր է ստացվել՝ ի համեմատ հայերի համար մոդալ R1b1a2-M269 հալոխմբի (աղ. 3.1): Մասնավորապես, հայ տնաբերվելով չնչին հաճախականությամբ (2.5-6%) հայկական գրեթե բոլոր խմբերում, այդ թվում և արցախահայերի մոտ (3.8%), տվյալ հալոխմբի բավական բարձր ցուցանիշ է (մոտ 20%) գրանցվել

Սասունի ընտրանքում՝ հանդես գալով որպես մոդալ հապոխում տվյալ պոպուլյացիայի համար (աղ. 3.1):

Սասնահայության հայրագծային գենոֆոնոի դիտարկվող առանձնահատկությունները, հավանաբար, բացատրվում են բարձրալեռնային այս խմբի աշխարհագրական բազմադարյա մեկուսացվածությամբ՝ հարակից տարածքների հետ գենետիկական փոխանակման սահմանափակ հնարավորություններով: Այս տևական երևույթը հանգեցրել է այսպես կոչված գեների դրեյֆի, որի ազդեցության տակ հազվադեպ տոհմագծերի հաճախականությունը կարող է կտրուկ աճել՝ ի հայտ բերելով ուրույն գենետիկական առանձնահատկություններ:

Արցախի և հայկական մյուս տարածքային խմբերում հայտնաբերված վերոթվարկյալ հապոխմբերից E1b1b1a1-M78 տոհմաճյուղի ընդհանուր տարաբաշխումը պատկերված է նկար 3.6-ում:



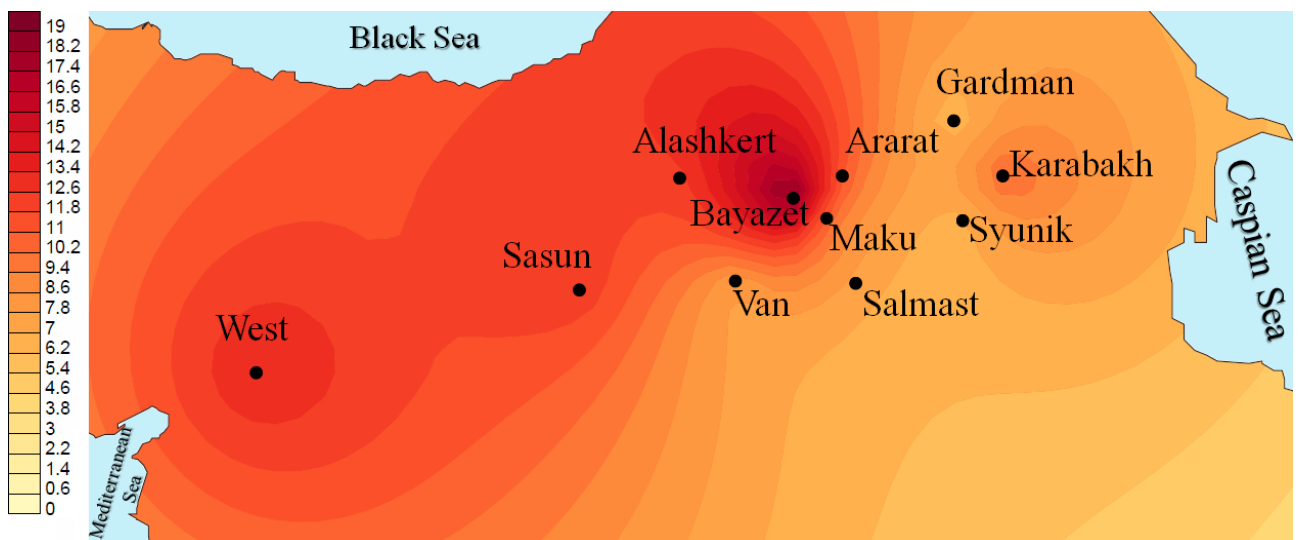
Նկար 3.6. E1b1b1a1-M78 տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Հայկական և եռնաշխարհում:

Հապոխում E1b1b1a1-M78-ը ծագել է հյուսիսարևելյան Աֆրիկայում շուրջ 18.600 տարի առաջ: Ըստ երևույթին, տոհմագծի տարածումը տեղի է ունեցել հյուսիսարևելյան և արևելյան Աֆրիկայի միջև երկկողմանի գաղթերի միջոցով (առնվազն՝ երկու գաղթային դրվագ 23.9-17.3 և 18.0-5.9 հազար տարի առաջ), հյուսիսային

ԱՖրիկայից անմիջապես դեպի Եվրոպա անդրմիջերկրածովյան գաղթերի միջոցով (հիմնականում վերջին 13.0 հազար տարվա ընթացքում), ինչպես նաև հյուսիսարևելյան Աֆրիկայից դեպի Չարավարևմտյան Ասիա հոսքով 20.0 և 6.8 հազար տարի առաջ [Cruciani et al., 2007]:

Արցախահայերի պոպուլյացիայում Y-քրոմոսոմային տոհմագծերի միևնույն մասնաբաժին են կազմել G-M201, I-M170, J2b-M12, L-M20, Q-M242 և R1-M173 հապլոխմբերը, որոնք հանդիպում են 2 տոկոսից ցածր հաճախականությամբ (աղ. 3.1):

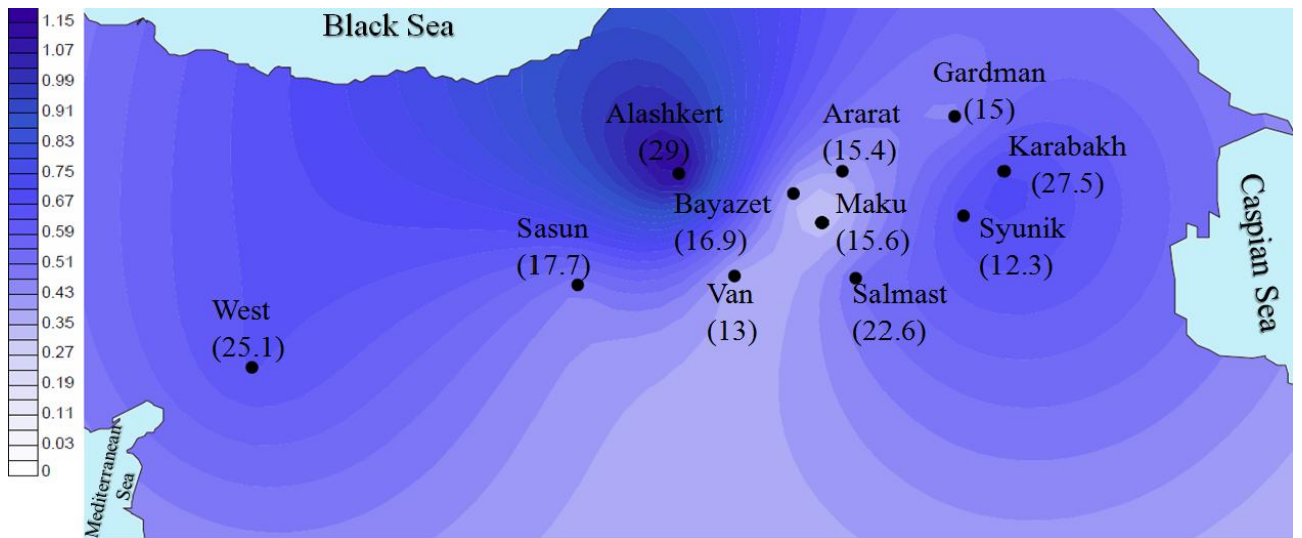
Չայկական լեռնաշխարհում G-M201 տոհմաճյուղի հաճախականությունների տարաբաշխումը և գենետիկական բազմազանությունն արտահայտող քարտեզը ներկայացված է նկար 3.7-ում:



Նկար 3.7. G-M201 տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Չայկական լեռնաշխարհում:

Նկարից պարզ է դառնում, որ G-M201 տոհմագիծն առավելագույն կերպով ներկայացված է Բայազեթի հայության մոտ: Այս աշխարհագրական տարածքը լիովին համընկնում է Չայկական լեռնաշխարհի այն շրջանի հետ, որն առնչվում է դեպի Եվրոպա հետաառցեդարյան էքսպանսիաների հետ՝ կապված երկրագործության տարածմամբ [Rootsi et al., 2012]:

Չնայած G-M201 տոհմագծի փոքր ներկայացվածությունը հայկական արևելյան աշխարհում՝ Արցախում և հատկապես Գարդմանում և Սյունիքում, այդուհանդերձ, հապլոխմբի տարիքն առավելագույնն է արձանագրվել Արցախում՝ Չայաստանի արևմտյան շրջաններից հետո (նկ. 3.8):

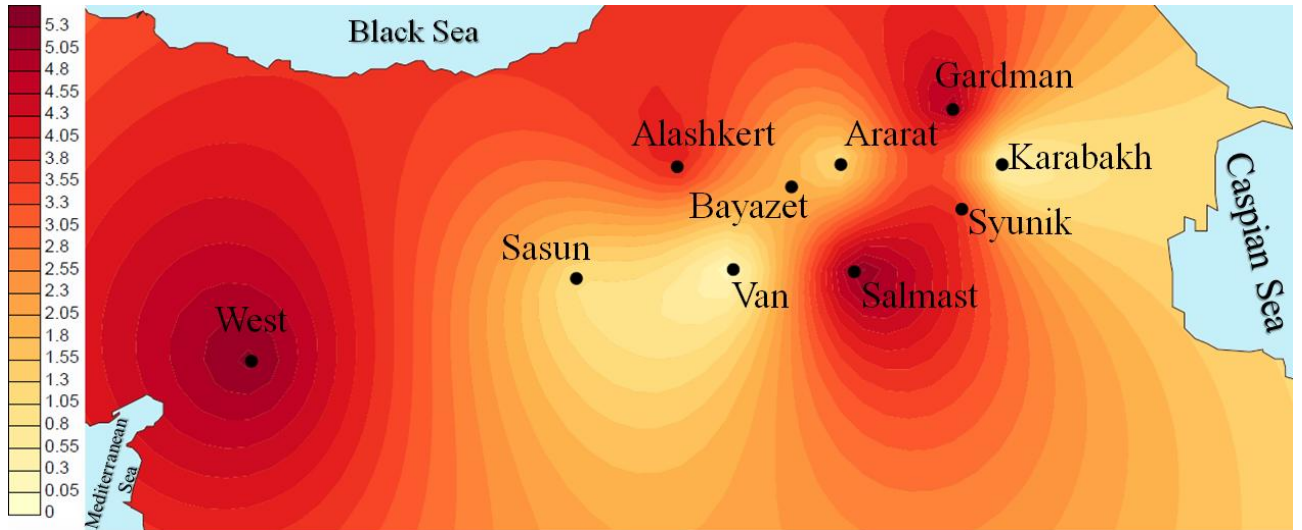


Նկար 3.8. Չայ կական լեռնաշխարհում G-M201 տոհմագծի հաշվարկված տարիքը (հազ. տարի՝ ըստ Zhivotovsky et al. (2004)):

Չամաձայն վերջին հետազոտությունների՝ G-M201 հապլոխմբի ծննդավայրը, որը ծագել է շուրջ 30 հազար տարի, հավանաբար, գտնվել է արևելյան Անատոլիայի, Չայաստանի կամ արևմտյան Իրանի մերձակայքում [Rootsi et al., 2012]: Ինչպես բխում է արդյունքներից, տոհմագծի ամենաբարձր տարիք է սահմանվել Ալաշկերտում (29 հազ. տարի) և Ղարաբաղում (27.5 հազար տարի): Այս արդյունքները նույնպես համահունչ են վերոնշյալ Hovhannisyan et al. (2014) հետազոտությանը մերձավորարևելյան G-M201 տոհմագծի գաղթի ուղղության առումով: Մասնավորապես, բացահայտվել է, որ նեոլիթյան այս հապլոխումբը տարածվել է դեպի Չյունսիսային Կովկաս Չայ կական լեռնաշխարհի կենտրոնական շրջաններով [Hovhannisyan et al., 2014]:

Ուշագրավ տվյալ է ստացվել կապված R1a1a-M198 հապլոխմբի հետ, որը բնավ բացակայում է արցախահայերի մոտ, մինչդեռ այս կամ այն

չ ափով ներկայացված է հայկական գրեթե բոլոր տարածքային խմբերում, հատկապես՝ Արևմտյան Չայաստանում, Սալմաստում, և նույնիսկ բավականաչափ կերպով արևելյան նահանգ Գարդմանում (աղ. 3.1 և նկ. 3.9):



Նկար 3.9. R1a1a-M198 տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Չայկական լեռնաշխարհում:

R1a1a հապլոխումբը, որը ծագել է Ինդոսի հովտում շուրջ 15.000 տարի առաջ, որպես կանոն, բարձր հաճախականությամբ հանդիպում է Չարավային Ասիայում և Արևելյան Եվրոպայում: Իր աշխարհագրական լայն տարածմանը համապատասխան՝ կոալեսցենտային տարիքի հաշվարկները, այսինքն՝ տոհմագծի ծագման սկիզբը համընկնում է վերջին սառցե դարաշրջանի նահանջի հետ և նախորդում է հնդեվրոպական լեզվաընտանիքի ծագման տարիքի վերին սահմանագծին [Underhill et al., 2010]:

Այսպիսով, Արցախի պարուլյացիայի հայրագծային գենոֆոնդի գերակշիռ մասը (89%) ներկայացված է նեոլիթյան ծագման տոհմագծերով, որոնցից ամենատարածված հապլոխմբերն են R1b1a2 (մոդալ), J2a և G2a տոհմագծերը (միասին կազմելով մոտ 60%), որոնք Չայկական լեռնաշխարհ են ներթափանցել նեոլիթյան երկրագործների միջոցով շուրջ 8-11 հազար տարի առաջ:

Ուշագրավ է, որ արցախահայերի գենոֆոնդում, և ընդհանուր առմամբ, հայկական մնացած խմբերում գրեթե բացակայում են

Կենտրոնաասիական ծագման հապլոխմբերը (նկ. 3.10), որոնք աշխատանքում ներկայացված են N-M231, O-M175 և Q-M242 տոհմագծերով (աղ. 3.1):



Նկար 3.10. Կենտրոնաասիական ծագման Y-քրոմոսոմային հապլոխմբերի աշխարհագրական տարաբաշխումը:

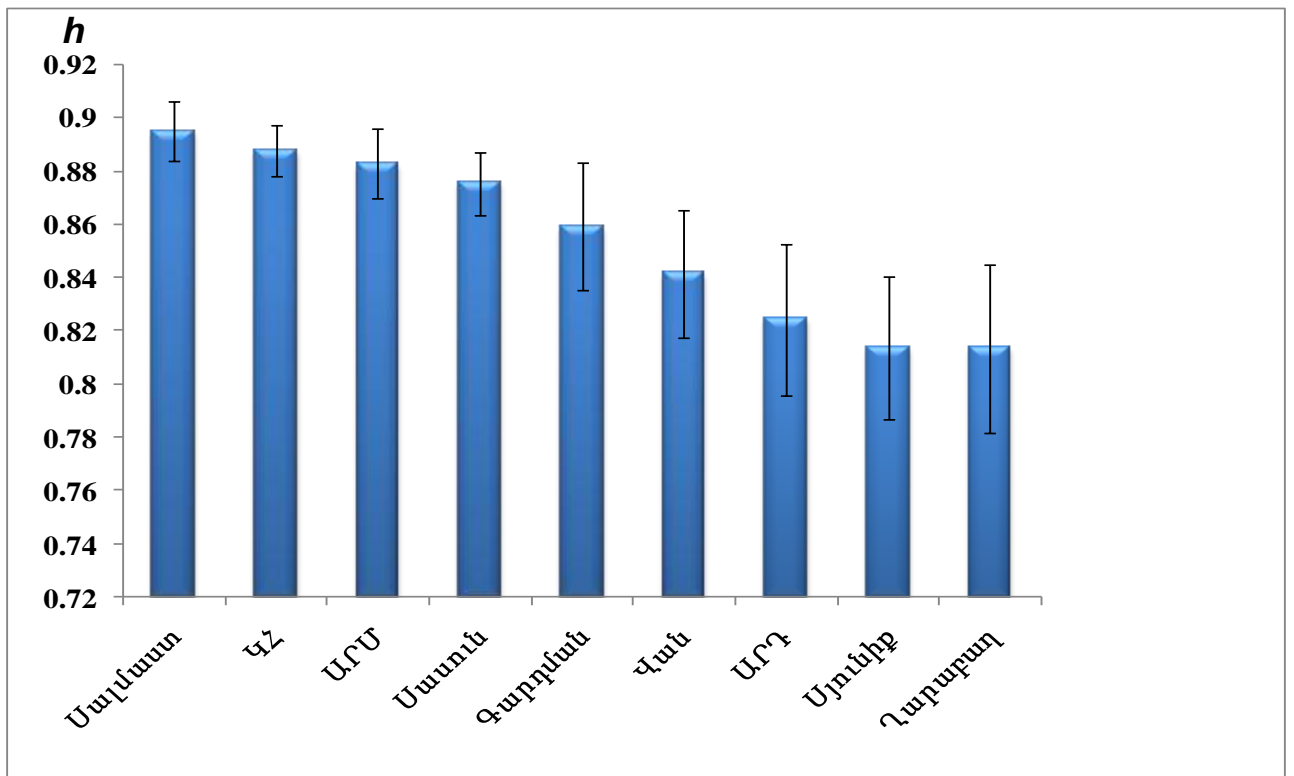
Y քրոմոսոմային N և O տոհմագծերը, որոնք սահմանվում են համապատասխանաբար՝ M231 և M175 մարկերներով, գլխավորապես հանդիպում են արևելաեվրոպական և արևելաասիական պոպուլյացիաների մոտ: Մասնավորապես, համեմատաբար ավելի վաղ ծագած O ճյուղով է ներկայացված արևելյան և հարավարևելյան Ասիայի արական սեռի բնակչության տոհմագծերի մեծ մասը [Shi et al., 2005; Zhang et al., 2007]: O տոհմաճյուղի ֆիլոաշխարհագրական հետազոտությունները մատնանշում են, որ դրա տարբեր ենթատոհմաճյուղերը Արևելյան Ասիայի ներթափանցել հարավային շրջաններից [Su et al., 1999; Wen et al., 2004]: Մյուս կողմից, թեև հապլոխումբ N-ի ծագման, ֆիլոաշխարհագրական առանձնահատկությունների և ժողովրդագրական կարևորության վերաբերյալ ուսումնասիրությունները հարաբերականորեն ավելի սակավ են, այդուհանդերձ, այս հապլոխմբի պատմության առկա հետազոտությունները բացահայտել են N-M231 և վերոնշյալ O-M175 ճյուղերի ընդհանրություններ՝ նշելով հարավարևելաասիական

տարածաշրջանը որպես այս տոհմաճյուղերի համար նվազագույն ներդրում ապահոված շրջան [Rootsi et al., 2007; Shi et al., 2013]: Ինչ վերաբերում է Կբրոմոսոմային Q հապլոխմբին՝ սահմանված M242 մարկերով, ապա ըստ հետազոտության նկատման՝ այն ծագել է Ասիայում շուրջ 15,000–18,000 տարի առաջ [Seielstad et al., 2003; Sharma et al., 2007]:

Այսպիսով, արևելա- և կենտրոնասիական ծագման քննարկված հապլոխմբերի բացակայությունը վկայում է, որ արցախահայերի գենոֆոնդը վերջին հազարամյակում էական արտաքին գենետիկական ազդեցության չի ենթարկվել՝ չնայած բազմաթիվ օտարածին ներխուժումների և արաբական, կենտրոնասիական, ապա և Սևիայի Պարսկաստանի տիրապետության նկատման տակ դարեր շարունակ գտնվելու փաստին: Օտարերկրյա նվաճողների հետ գենետիկական շփումները խոչընդոտող առավել հավանական պատճառներ կարող էին հանդիսանալ Չայկական բարձրավանդակի աշխարհագրական դիրքը, քրիստոնեության վաղ ընդունումը և վառ արտահայտված էթնոմշակութային ինքնության ձևավորումը: Այստեղ նաև հարկ է նշել, որ համաձայն նորագույն տվյալների՝ հայկական պոպուլյացիայի մոտ խառնակում գրեթե տեղի չի ունեցել նախորդ 3000-4000 տարիների ընթացքում [Hovhannisyan et al., 2014; Hellenthal et al., 2014; Haber et al., 2016]:

Չապլոխմբերի հաճախականությունների հիման վրա հաշվարկված գենետիկական բազմազանության ցուցանիշի (h) նվազագույն արժեքներ են բացահայտվել Ղարաբաղի և Սյունիքի պոպուլյացիաների մոտ (համապատասխանաբար՝ 0.8137 և 0.8139), որոնք հավաստիորեն տարբերվում են ($p < 0.05$) կենտրոնական և Արևմտյան Չայաստանի պոպուլյացիաների համապատասխան ցուցանիշներից (նկ. 3.11):

Ցածր գենետիկական բազմազանությունը, հավանաբար, բացատրվում է լեռնային ժողովուրդների աշխարհագրական մեկուսացվածությամբ՝ հարակից շրջանների հետ գենետիկական փոխանակման սահմանափակ հնարավորություններով:



Նկար 3.11. Հետազոտված հայ կական պոպուլյացիաների գենետիկական բազմազանության (h) ցուցանիշը՝ հաշվարկված Y-քրոմոսոմային հապլոխմբերի հաճախականությունների հիման վրա:

Հայ կական ենթախմբերի միջև գենետիկական ցեղակցությունների ավելի խորն ուսումնասիրության համար F_{ST} գենետիկական հեռավորությունների հիման վրա կիրառվել է պոպուլյացիոն տարբերակման ճշգրիտ թեստ, որի արդյունքները ներկայացված են աղյուսակ 3.2-ում:

Ստացված F_{ST} արժեքները և ճշգրիտ թեստի արդյունքները մատնանշում են, որ ըստ գենետիկական հեռավորությունների՝ արցախահայերը հավաստիորեն տարբերվում են Սասունի, Սալմաստի, Հայաստանի արևմտյան (ԱԲՄ) և կենտրոնական (ԿՀ) շրջանների հայ կական պոպուլյացիաներից՝ ցուցաբերելով գենետիկական մերձավորությունն Սյունիքի, Արարատյան դաշտավայրի (ԱԲԴ), Գարդմանի և Վանի հետ: Դեռ ավելիև, Ղարաբաղի և Սյունիքի միջև գենետիկական հեռավորությունը նվազագույնն է ($F_{ST}=0.0048$), ինչը նույնպես վկայում է այս երկու խմբերի վերադարձի դերակատարողական մեկուսացվածության մասին:

Աղյուսակ 3.2. Հայկական տարբեր ենթապոպուլյացիաների գենետիկական ցեղակցությունները:

Պոպուլյացիաներ	Ղարաբաղ	Սյունիք	ԱՐԴ	Վան	Գարդման	Սասուն	ԱՐՄ	ԿՀ	Սպ
Ղարաբաղ		0.0048	0.2519	0.7107	1.1507	1.8372	2.0261	2.2532	2.4
Սյունիք	-		0.2679	0.7754	1.2589	2.0971	2.3028	2.5909	2.7
ԱՐԴ	-	-		0.4678	0.9356	1.6566	1.8626	2.1115	2.3
Վան	-	-	-		0.5148	1.2643	1.5053	1.7899	2.0
Գարդման	-	-	-	-		0.6115	0.8680	1.1143	1.3
Սասուն	+	+	-	-	-		0.4180	0.8152	1.1
ԱՐՄ	+	+	-	-	-	-		0.3063	0.6
ԿՀ	+	+	+	-	-	-	-		0.4
Սպ մաստ	+	+	+	+	-	-	-	-	

Վերին եռանկյունային մատրիցա՝ գույգ F_{ST} գենետիկական հեռավորություններ: Ստորին եռանկյունային մատրիցա՝ պոպուլյացիոն տարբերակման ճշգրիտ թեստի արդյունքներ:

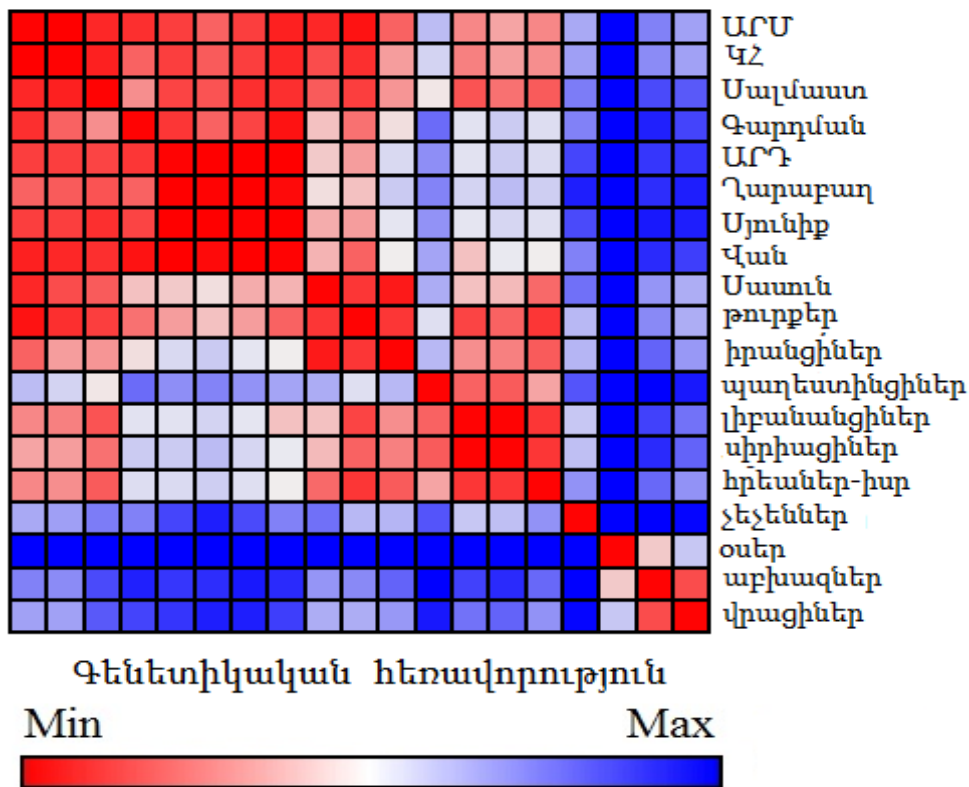
«+» արտահայտում է խմբերի միջև վիճակագրորեն հավաստի տարբերությունը ($p < 0.05$):

Պատմական Հայաստանի արևելյան շրջանների հետ գենետիկական նմանությունը թերևս կարող է բացատրվել պատմական այն արձանագրություններով, որ մ.թ. IV դարավերջին Բյուզանդական կայսրության և Սասանյան Պարսկաստանի միջև Մեծ Հայքի մասնատումից հետո Արցախը արևելյան մյուս նահանգների հետ միասին ընդգրկվեց Կուրի ձախախնյակում գտնվող Աղվանական թագավորության, իսկ դրանակումից հետո՝ նորաստեղծ Աղվանական մարզպանության կազմում [Адоиц, 1971]: X դարի հայ պատմաբան Մովսես Կաղանկատվացու՝ «Աղուանից աշխարհի պատմութիւն» աշխատության մեջ բազմակողմանիորեն ներկայացված է Արցախ և Ուտիք նահանգների պատմությունը՝ մեծամասամբ քաղված Փավստոս Բուզանդից, Մովսես Խորենացուց, Ագաթանգեղոսից, Եղիշեից, դավանաբանական և այլ գրավոր աղբյուրներից [Կաղանկատուացի, 1983]: Վանի ընտրանքի հետ գենետիկական նմանությունը, հավանաբար, պայմանավորված է այն հանգամանքով, որ Վանի թագավորությունում գոյություն են ունեցել զարգացած առևտրային հարաբերություններ պետության պատմության հենց

սկզբից, և այն միջազգային տարանցիկ առևտրի հանգուցակետ է եղել՝ աշխույժ կապեր պահպանելով հարակից շրջանների, այդ թվում և Յայաստանի արևելյան նահանգների հետ [Плютовский, 1959], ինչը կարող էր նպաստել գենային հոսքերին:

Վերոնշյալ գենետիկական փոխարարերով թյուններն արտահայտող Heat map պատկերը ներկայացված է նկար 3.12-ում:

Նկարից երևում է, որ հայկական բոլոր աշխարհագրական խմբերը կազմում են բավականին արտահայտված կլաստեր (վերին ձախանկյունում), մեկ անգամ ևս հաստատելով հայերի գենետիկական համասեռության մասին ստացված արդյունքները:



Նկար 3.12. Հետազոտված խմբերի Heat map պատկերը՝ կառուցված Reynolds-ի գենետիկական հեռավորություներով հիման վրա:

Կապույտ երանգները ցույց են տալիս գենետիկական հեռավորություների ավելի բարձր արժեքները, կարմիրները՝ ավելի ցածր:

Այսպիսով, արցախահայերի հայրական գենոֆոնդը, թեև ներառում է տոհմագծերի չափավոր բազմազանություն, այդուհանդերձ, չի կրում մյուս հայկական տարածքային խմբերից տարբերվող գենետիկական առանձնահատկություններ: Դեռ ավելի,

հայկական աշխարհագրական այլ արտուլյացիաների նման, արցախցիների Y-քրոմոսոմային գենոֆոնոը նույնպես գլխավորապես կազմված է նեոլիթյան ծագում ունեցող հապլոխմբերից, որոնք Հայկական Լեռնաշխարհ են մուտք գործել մերձավորարևելյան երկրագործների միջոցով: Այս արդյունքը ցույց է տալիս, որ հայկական աշխարհագրական խմբերի, այդ թվում նաև արցախահայության էթնոգենեզն ընթացել է Հայկական քարձրավանդակի բնիկ ցեղախմբերի սուբստրատի հիման վրա:

3.2. Արցախահայերի մայրագծային գենոֆոնոի առանձնահատկությունները

Արցախի արտուլյացիայի մայրական տոհմագծերի գենոտիպավորման արդյունքում հայտնաբերվել է 9 խոշոր հապլոխումբ, որոնք ներկայացված են աղյուսակ 3.3-ում:

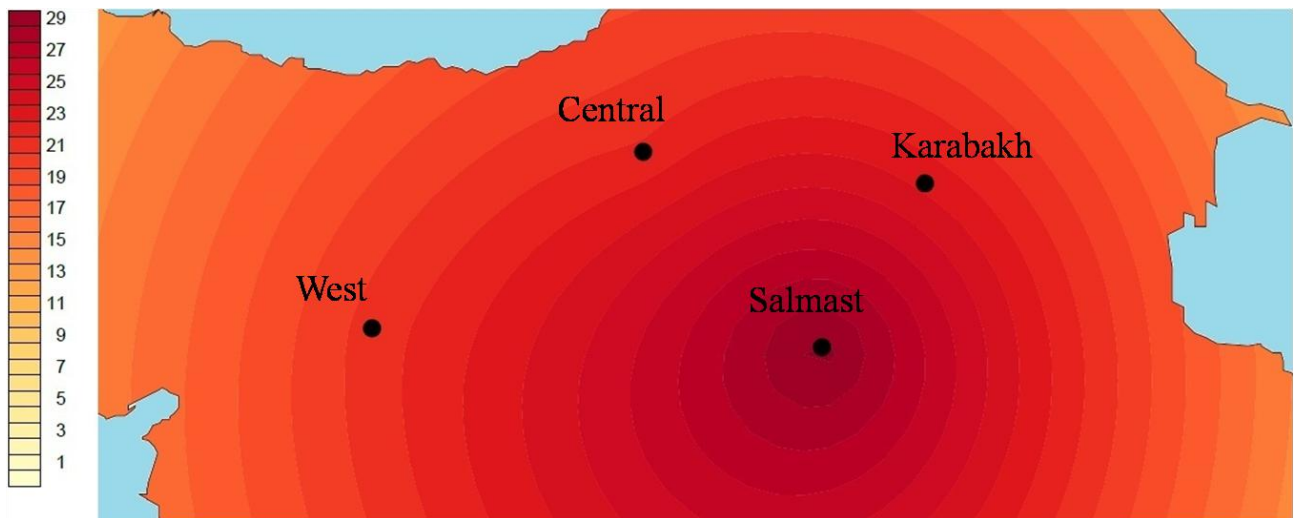
Աղյուսակ 3.3. ՄտԴՆԹ-ի հապլոխմբերի հաճախականությունները Արցախում և հայկական տարածքային համեմատական խմբերում:

Հապլոխումբ	Պոպուլյացիա			
	ԿՀ (n=85)	Ղարաբաղ (n=44)	Մալմաստ (n=200)	ԱՐՄ (n=44)
A	-	-	-	-
B	-	-	-	-
C	-	-	0.010	-
D	-	-	0.010	-
F	-	-	-	-
G	-	-	-	-
H	0.212	0.227	0.295	0.205
HV	0.082	0.068	0.075	0.114
I	0.024	-	0.010	0.045
J	0.106	0.114	0.150	0.159
K	0.059	0.091	0.045	0.023
L	0.012	-	-	-
M	0.012	-	-	-
N	0.047	0.023	0.030	0.114
R	0.047	-	0.010	0.023
T	0.165	0.182	0.110	0.136
U	0.200	0.205	0.165	0.159
V	-	-	0.005	-
W	-	0.068	0.050	0.023
X	0.035	0.023	0.035	-

Մոդալ հապլոխմբերը ներկայացված են թավազիք:

Հապլոխմբերի հաճախականությունների վերլուծությունը ցույց է տալիս, որ արցախահայերի մայրագծային գենոֆոնդի շուրջ 70%-ը միասնաբար կազմում են H, U, T և J հապլոխմբերը՝ համապատասխանաբար հասնելով 23%, 20%, 18% և 11%-ի: Ըստ իրենց աշխարհագրական տարաբաշխման՝ այս տոհմագծերը համարվում են եվրոպական հապլոխմբեր, քանի որ բավական բարձր մասնաբաժիններով հայտնաբերվում են Արևմտյան Եվրոպայի էթնիկական խմբերում [Torroni et al., 2001; Helgason et al., 2001]: Այդուհանդերձ, դրանց ծագման վերաբերյալ կարծիքները միանշանակ չեն և ակտիվորեն քննարկվում են գիտական հանրություններում:

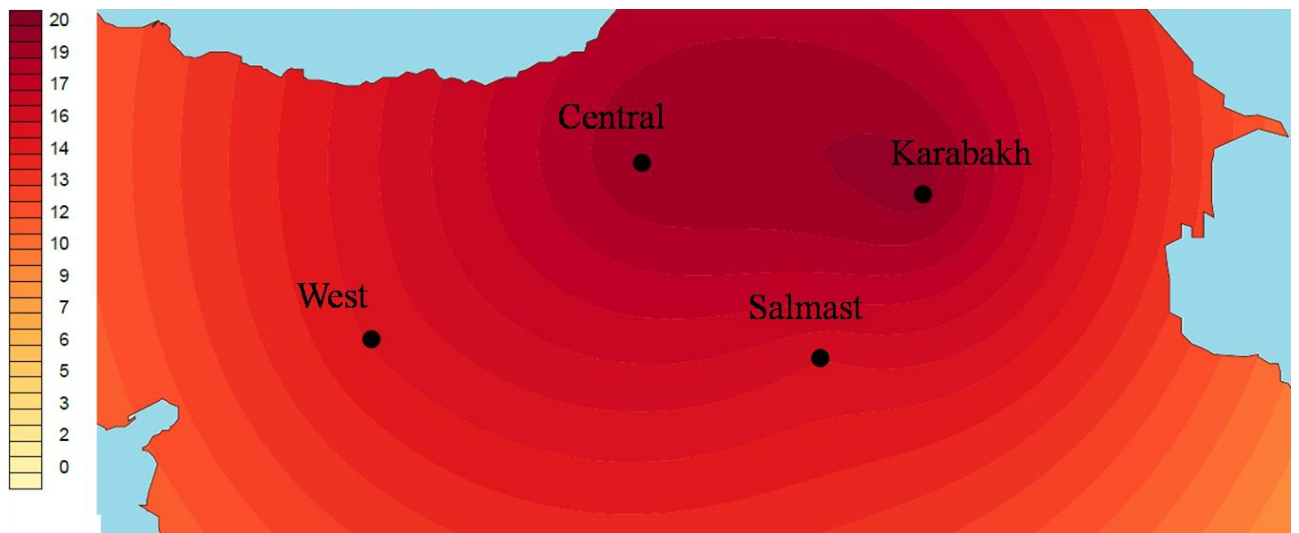
Արցախի հայերի համար մոդալ է հանդիսանում հապլոխումբ H-ը, որը, ինչպես և ակնկալվում էր, ամենատարածված տոհմագիծն է նաև հայկական մյուս աշխարհագրական խմբերի համար: Ամենայն հավանականությամբ, այն ծագել է Արևմտյան Ասիայում շուրջ 20-25 հազար տարի առաջ [Forster, 2004], և Եվրոպայում առավել տարածված հապլոխումբն է՝ հասնելով 55-60% հաճախականության արևմտաեվրոպական պոպուլյացիաների մոտ, որը նվազում է դեպի հարավարևելք ուղղությամբ [Achilli et al., 2004]: Ուստի աշխարհագրական բաշխման առումով հայկական պոպուլյացիայում տվյալ տոհմաճյուղի հանդիպման հաճախականությունը միանգամայն համահունչ է այդ միտմանը (նկ. 3.13):



Նկար 3.13. Ի տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Հայկական Լեռնաշխարհում:

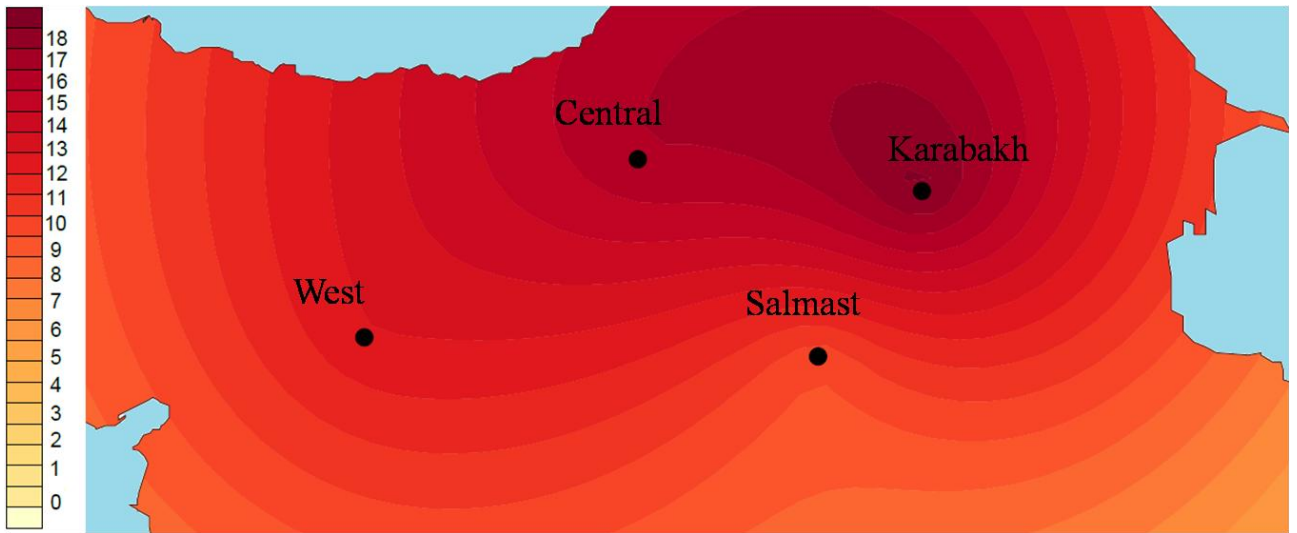
Երկրորդ հաճախ հանդիպողը Ս հապլոխումբն է (20%), որն արևմտյան եվրոպացիների մոտ հայտնաբերվում է 11-13% [Helgason et al., 2001], և համարվում է այս տարածաշրջանի հնագույն (43-65 հազար տարի առաջ) մայրագծային տոհմագծերից մեկը [Soares et al., 2009]:

Հայկական լեռնաշխարհում Ս հապլոխումբի աշխարհագրական բաշխվածությունը պատկերող քարտեզում (նկ. 3.14) ակնհայտ երևում է, որ ուսումնասիրված հայկական տարածքային խմբերում տվյալ տոհմագիծն առավելապես դրսևորվում է արցախահայերի մոտ՝ ստիճանաբար նվազելով դեպի արևմուտք:



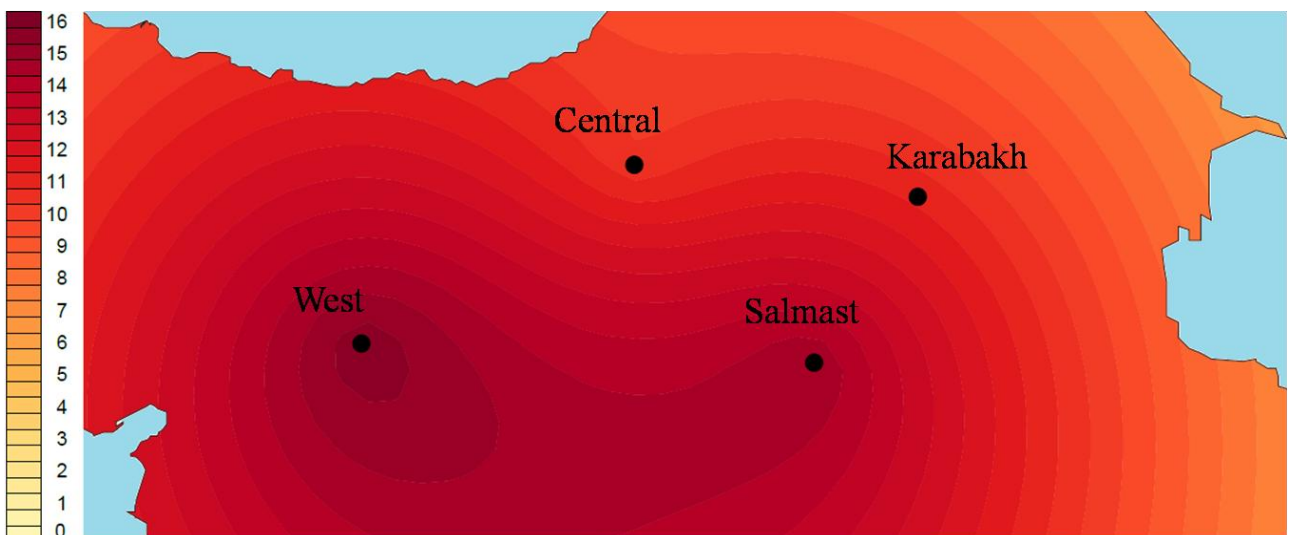
Նկար 3.14. Ս տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Հայկական լեռնաշխարհում:

Մայրագծային T հապլոխումբը, որը ծագել է մոտ 26 հազար տարի առաջ և բնիկ եվրոպացիների մոտ հայտնաբերվում է 6-10% [Behar et al., 2006], Հայկական լեռնաշխարհում գլխավորապես հայտնաբերվում է Արցախում և կենտրոնական շրջաններում՝ փոքր-ինչ ավելի ցածր հաճախականությամբ հանդիպելով արևմտյան հայերի մոտ և Սալմաստում (նկ. 3.15):



Նկար 3.15. Դ տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Զայկական և Եռնաշխարհում:

Մինչդեռ յ հապոխումբը, որը ծագել է շուրջ 32 հազար տարի առաջ [Soares et al., 2009] և ներկայում արևմտաեվրոպական ժողովուրդների մոտ հասնում է 10-14%-ի [Helgason et al, 2001], չափավոր հաճախանությունը հայտնաբերվում է Արցախում և Զայկական և Եռնաշխարհի կենտրոնական շրջաններում՝ զգալիորեն հաճախանով դեպի Սալմաստ և հատկապես արևմտյան շրջաններ (նկ. 3.16):



Նկար 3.16. Ե տոհմագծի աշխարհագրական բաշխվածությունը (%) Զայկական և Եռնաշխարհում:

Հատկանշական է, որ հապլոխմբեր A, B, C, D, F, G, M և N-ը, որոնք բարձր մասնաբաժիններով հայտնաբերվում են Կենտրոնական և Արևելյան Ասիայի պոպուլյացիաներում, հայկական խմբերում միասին վերցրած չեն գերազանցում 6%-ը: Այդ տոհմագծերի (բացառությամբ N և M հապլոխմբերի, քանի որ դրանց միայն մի քանի ենթաճյուղերն են հանդիսանում ասիական հապլոխմբեր) հանդիպման հաճախականությունները աշխարհի տարբեր պոպուլյացիաներում ներկայացված է նկար 3.17-ում:



Նկար 3.17. Կենտրոնասիական ծագման մտԴՆԹ հապլոխմբերի տարաբաշխումը տարբեր պոպուլյացիաներում:

Արցախահայերի և, ընդհանուր առմամբ, հայկական մայրագծային գենոֆոնդում այդ հապլոխմբերը հայտնաբերվում են կամ հետքային քանակներով կամ իսպառ բացակայում են, ինչպես օրինակ՝ A, B, F, G հապլոխմբերի դեպքում (աղ. 3.3): Հայկական պոպուլյացիայում կենտրոնասիական գենետիկական հատկանիշների բացակայության համանման արդյունք է արձանագրվել նաև Կովկասի տարածաշրջանի էթնիկական խմբերի գենետիկական պատմությանը նվիրված՝ Yunusbayev et al. (2012)-ի հետազոտության շրջանակներում:

Հապլոխմբեր A, D և F-ը հայտնաբերվում են թուրքական և ադրբեջանական պոպուլյացիաներում համապատասխանաբար՝ 5% և 13%

մասնաբաժիններով [Mergen et al., 2004; Schonberg et al., 2011], ինչը, ըստ երևույթին, արտացոլում է շուրջ մեկ հազարամյակ առաջ Կենտրոնական Ասիայից թյուրքախոս ցեղերի հնագույն գաղթերը դեպի այս տարածքները: Այդուհանդերձ, թուրքերի և ադրբեջանցիների մոտ հայտնաբերված այդ հապլոխմբերի տարիքային գնահատման վերլուծության հեղինակները չեն իրականացրել, ինչը թույլ չի տալիս հստակ որոշել, արդյոք հապլոխմբերը բնիկ են այդ էթնիկական խմբերի համար, թե՛ փոխանցվել են:

Մայրագծային գենետիկական կառուցվածքի բազմազանությունը գնահատելու նպատակով՝ հաշվարկվել են ուսումնասիրվող խմբերի գենետիկական բազմազանության հիմնական պարամետրերը (տես՝ Նյութեր և մեթոդներ), և ստացված արդյունքները ներկայացված են աղյուսակ 3.4-ում:

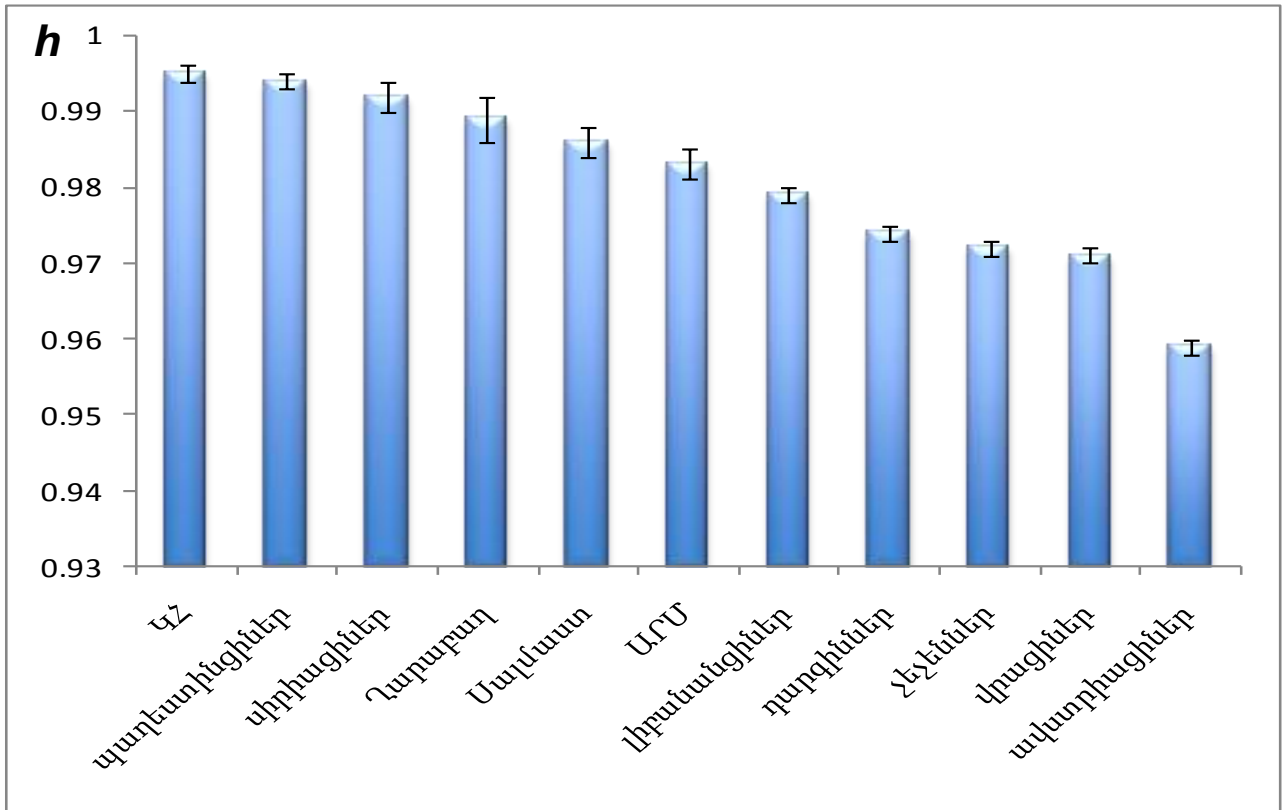
Աղյուսակ 3.4. Մայրագծային հապլոխմբերի հաճախականությունները հայկական տարածքային խմբերում:

Գենետիկական բազմազանության ցուցանիշներ								
Պոպուլյացիա	Սայտեր	Փոփոխական սայտեր	Մուտացիաներ	Յապլոխմբեր	<i>h</i>	Նուկլեոտիդների բազմազանություն	G+C	ԹաջիմաD
ԱՐՄ (n=44)	378	54	55	38	0.983	0.0139	0.4574	-2.0653
Սալմաստ (n=200)	378	107	112	131	0.986	0.0150	0.4581	-2.1885
Ղարաբաղ (n=44)	378	55	55	38	0.989	0.0146	0.4603	-1.9974
ԿՅ (n=85)	378	78	82	72	0.995	0.0158	0.4599	-2.1179

ԹաջիմաD - $p < 0.05$

Արցախահայերի ընտրանքում հաշվարկվել են 38 տարբեր հապլոտիպեր, 55 փոփոխական սայտեր և նույնքան մուտացիաներ: Tajima-ի խիստ բացասական D պարամետրը ցույց է տալիս պոպուլյացիայի վերջերս տեղի ունեցած հավանական էքսպանսիան կամ խոսում է գենային կազմում որոշ փոփոխական սայտերի սելեկցիայի մասին:

Ուշագրավ է, որ ի տարբերություն Y քրոմոսոմային գենետիկական բազմազանության ցուցանիշների՝ արցախահայերի մայրազծային գենային կազմի համապատասխան ցուցանիշը (h) (0.989) առավելագույնն է տարածաշրջանում՝ կենտրոնական Հայաստանից, պաղեստինցիներից, սիրիացիներից հետո, և ավելի մոտ է մերձավորարևելյան պոպուլյացիաներին, քան կովկասյան էթնիկական խմբերին (նկ. 3.18):



Նկար 3.18. Հետազոտված պոպուլյացիաների գենետիկական բազմազանության (h) ցուցանիշը՝ հաշվարկված ըստ մտՆԹ հապլոխմբերի հաճախականությունների:

Այս արդյունքը, ամենայն հավանականությամբ, վկայում է, որ արցախահայության մայրազծային գենոֆոնդը տևական ժամանակ չի ենթարկվել վերարտադրողական մեկուսացման ազդեցության, ինչը կարող է բացատրվել, ընդհանուր առմամբ, հայ ժողովրդի մոտ խիստ արտահայտված հայրատեղային ամուսնությունների ավանդույթով:

Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի արդյունքների հիման վրա գնահատվել են հայկական տարածքային բոլոր պոպուլյացիաների

միջև գենետիկական ցեղակցությունները՝ ըստ F_{ST} գենետիկական հեռավորությունների, որոնց վիճակագրական հավաստիությունը որոշվել է պոպուլյացիոն տարբերակման ճշգրիտ թեստի միջոցով (աղ. 3.5): Ստացված F_{ST} արժեքները և ճշգրիտ թեստի արդյունքները մատնանշում են, որ Արցախի ընտրանքը հավաստիորեն չի տարբերվում հայկական այլ պոպուլյացիաներից և մի շարք հարակից էթնիկական խմբերից:

Աղյուսակ 3.5. Հետազոտված պոպուլյացիաների միջև գենետիկական ցեղակցություններն ըստ մտհևած տվյալների:

ԿՀ	0.6698	0.1072	0.7591	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.2128	0.5244	0.3690	0.0000	0.0341	0.0001	0.0124	0.0925	0.3361	0.0000	0.0000	0.0000
Ղարաբաղ	-	0.9482	0.4137	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.5751	0.3129	0.1111	0.0000	0.3468	0.0061	0.0763	0.0908	0.3798	0.0016	0.0000	0.0000
Սալմաստ	-	-	0.3573	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0002	0.0000	0.0004	0.0000	0.0000	0.0000	0.0012	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
ԱՐՄ	-	-	-	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.2666	0.3104	0.1284	0.0000	0.0364	0.0021	0.0105	0.0129	0.2304	0.0001	0.0000	0.0000
լիբիացիներ	+	+	+		0.0241	0.0000	0.0000	0.0000	0.0015	0.0000	0.0044	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
թունիսցիներ	+	+	+	+		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
ավստրիացիներ	+	+	+	+	+		0.8306	0.1346	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
գերմանացիներ	+	+	+	+	+	-		0.0058	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
չոտլանդացիներ	+	+	+	+	+	-	+		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
սիրիացիներ	-	-	+	-	+	+	+	+		0.1609	0.3941	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
լիբանանցիներ	-	-	+	-	+	+	+	+	-		0.0304	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
պաղեստինցիներ	-	-	+	-	+	+	+	+	-	+		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0157	0.0000	0.0000	0.0000
աշք. հրեաներ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
չեչեններ	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		0.0773	0.0000	0.0165	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
ինգուշներ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-		0.0007	0.0007	0.0000	0.0105	0.0000	0.0000
դարգիններ	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		0.0005	0.0000	0.0012	0.0000	0.0000
վրացիներ	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		0.0012	0.0000	0.0000	0.0000
իրանցիներ	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		0.0001	0.0000	0.0000
թուրքեր	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		0.0000	0.0000
մոնղոլներ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		0.0025
բուրյատներ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Վերին եռանկյունային մատրիցա՝ գույգ F_{ST} գենետիկական հեռավորություններ: Ստորին եռանկյունային մատրիցա՝ պոպուլյացիոն տարբերակման ճշգրիտ թեստի արդյունքներ:

«+» արտահայտում է խմբերի միջև վիճակագրորեն հավաստի տարբերությունը ($p < 0.05$):

խոշոր խումբ, որտեղ ընդգրկված են բոլոր հայկական ընտրանքները, այդ թվում և Արցախը (նկ. 3.19):

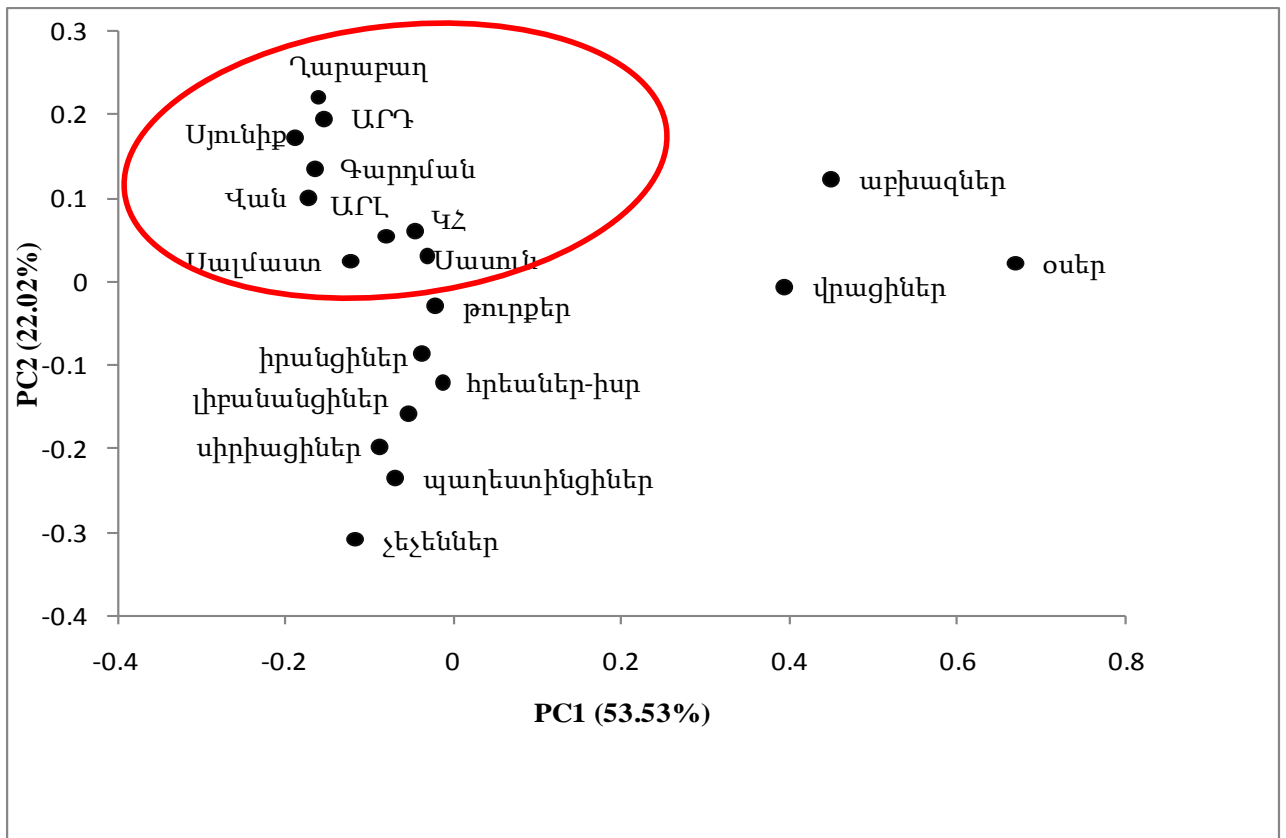
Այսպիսով, արցախահայերի մայրագծային գենային կազմը մեծամասամբ բաղկացած է եվրոպական ծագում ունեցող տոհմագծերից: Բոլոր հայկական աշխարհագրական խմբերի համար մոդալ է արևմտասիական H հապլոխումբը, որը, ըստ երևույթին, ունի մեզ ու իթյան ծագում: Բացի այդ, արցախահայության մայրական տոհմագծերը ևս չեն պարունակում կենտրոնասիական և այլ օտարածին հետքեր, ինչը վկայում է, որ տեղաբնիկ ժողովրդի էթնոգենեզի ընթացքում օտարագրիկ անայք որևէ էական ներդրում չեն ունեցել առնվազն վերջին հազարամյակներում:

Ի տարբերություն հայրագծային հատկանիշների՝ արցախահայերի մայրագծային գենոֆոնդը բնութագրվում է առավելագույն բազմազանությամբ հայկական մյուս տարածքային խմբերի համեմատ, բացառությամբ՝ պատմական Հայաստանի կենտրոնական նահանգների: Այս հանգամանքը, ամենայն հավանականությամբ, պայմանավորված է կենտրոնական շրջանների տարանցիկ դիրքով արևմուտքի և արևելքի միջև, ինչպես նաև, ընդհանուր առմամբ, հայ ժողովրդի մոտ խիստ արտահայտված հայրատեղային ամուսնությունների ավանդույթով:

3.3. Արցախահայության դիրքը պատմական Հայաստանի գենետիկական բնապարկերում:

Արցախահայերի և հայկական այլ աշխարհագրական խմբերի, ինչպես նաև հետազոտության մեջ ընդգրկված այլ պոպուլյացիաների միջև գենետիկական ցեղակցությունները որոշվել են F_{ST} գենետիկական հեռավորությունների արժեքների հիման վրա իրականացված գլխավոր կոորդինատների վերլուծության (PCoA) միջոցով: Որպես փոփոխականներ օգտագործվել են ինչպես Y-քրոմոսոմային, այնպես և մտԴՆԹ-ի հաճախականությունները:

Նկար 3.20-ում ներկայացված է դիտարկվող պոպուլյացիաների տեղադիրքային դասակարգումն ըստ հայրագծային մարկերների:



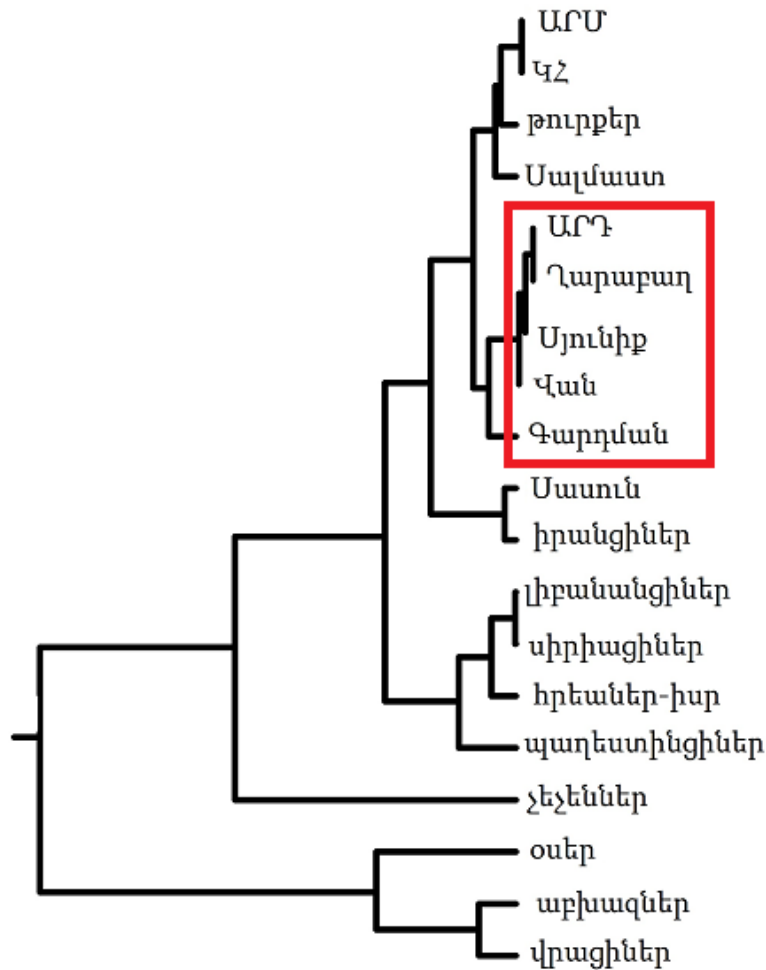
Նկար 3.20. Հայ երիւն համեմատական պոպուլյացիաների գենետիկական հեռավորությունների հիման վրա կառուցված PCoA դիագրամ՝ ըստ Y քրոմոսոմի տվյալների:

Փակագծերում ներկայացված է ընդհանուր փոփոխության մասնաբաժինը՝ բացատրված յուրաքանչյուր առանցքով:

Նկարում ներկայացված համեմատական վերլուծությունը ցույց է տալիս արցախահայերի պոպուլյացիայի փաստացի դիրքը հայկական տարբեր տարածաշրջանային խմբերի համատեքստում՝ ըստ Y քրոմոսոմի հալոխմբային կառուցվածքի: Համաձայն ստացված տվյալների՝ հայկական ընտրանքում ներգրավված բոլոր ենթախմբերը կազմում են բավականին տարանջատ խումբ, որն առանձնանում է մյուս ժողովուրդներից: Սույն արդյունքը համահունչ է վերոնշյալ այն տվյալների հետ, ըստ որոնց վերջին 3-4 հազարամյակների ընթացքում հայ ժողովրդի էթնոգենեզը ընթացել է առանց այլ պոպուլյացիաների հետ որևէ էական շփումների [Haber et al., 2016]:

Դիտարկվող էթնո-աշխարհագրական խմբերի միջև գեղակցությունները հաստատվել են նաև Nei-ի գենետիկական

Նույնության ցուցանիշի արժեքների հիման վրա դասակարգող Neighbor-Joining ծառի միջոցով (նկ. 3.21):



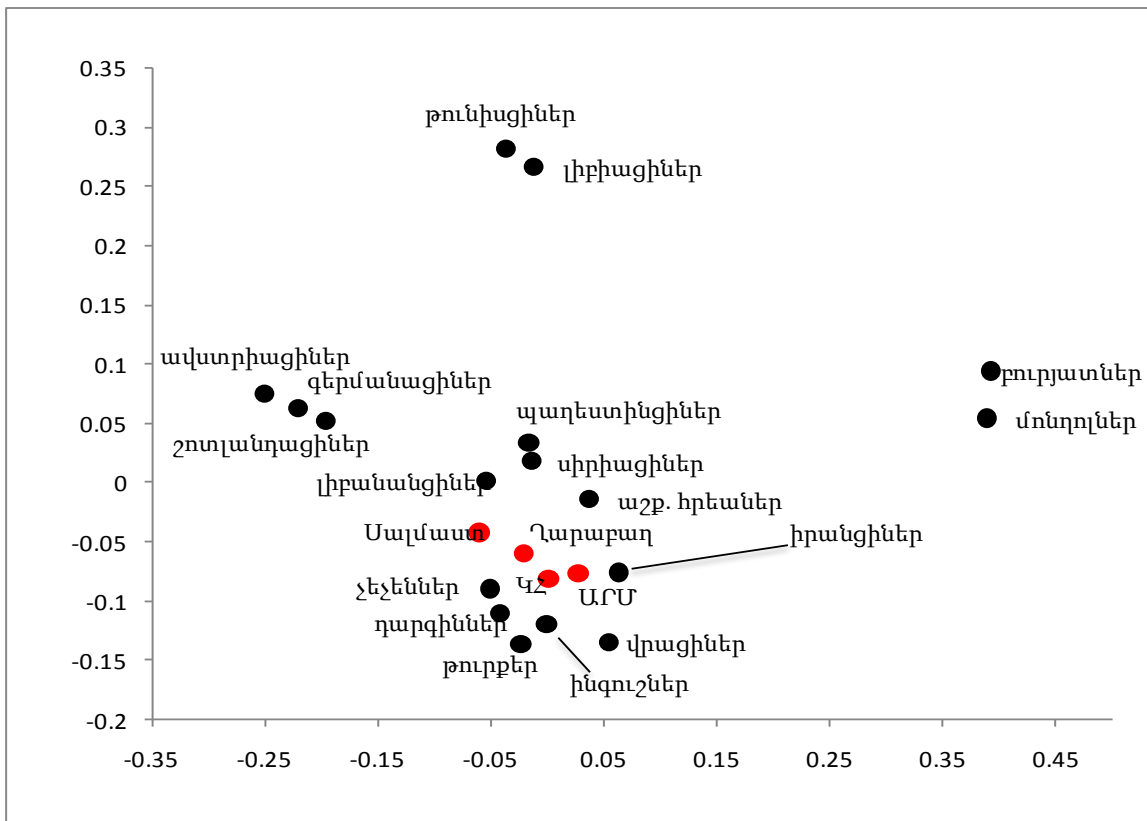
Նկար 3.21. Դիտարկվող աշխարհագրական խմբերի Neighbor-Joining ծառ՝ ըստ Y քրոմոսոմի տվյալների:

Արևելահայկական խմբերը ներառված են քառակուսու մեջ:

Իրականացված դասակարգմամբ ստացված միտոլոգիաները լիովին համընկնում են F_{ST} գենետիկական հեռավորությունների արժեքների հիման վրա կատարված միջարարվյալացիոն համեմատության արդյունքների հետ: Տոհմածառի վրա ակնհայտորեն առանձնանում են արևելահայկական տարածքային խմբերը՝ կազմելով հստակ առանձնացող ճյուղ: Բացի այդ, Հայկական բարձրավանդակի և Մերձավոր Արևելքի Էթնո-աշխարհագրական խմբերը կազմում են առանձին միավորում, ինչը կարելի է անվանել Միջին Արևելքի գենետիկական կլաստեր: Սույն կլաստերի

առկայ ու թյ ու ն ը վկայ ու մ է պոպուլյացիոն գենետիկայ ու մ տարածված այն օրինաչափության մասին, որ աշխարհագրորեն մոտ էթնիկական խմբերը դրսևորում են ավելի սերտ գենետիկական կապեր, քան նույն էգվադրնտանիքին պատկանող և աշխարհագրորեն հեռու գտնվող ժողովուրդները: Ուստի տրամաբանական է, որ Արցախի հայերը սերտ գենետիկական ցեղակցություն են ցուցաբերում իրենց անմիջական հարևանների՝ Արևելյան Հայաստանի այլ խմբերի (Սյունիք, Գարդման, Արարատյան դաշտ) հետ:

Արցախի հայերի և հայկական տարածքային այլ խմբերի, ինչպես նաև հետազոտության մեջ ընդգրկված տարբեր պոպուլյացիաների միջև գենետիկական ցեղակցություններն ըստ մայրագծային մարկերների ներկայացված են նկար 3.22-ում:

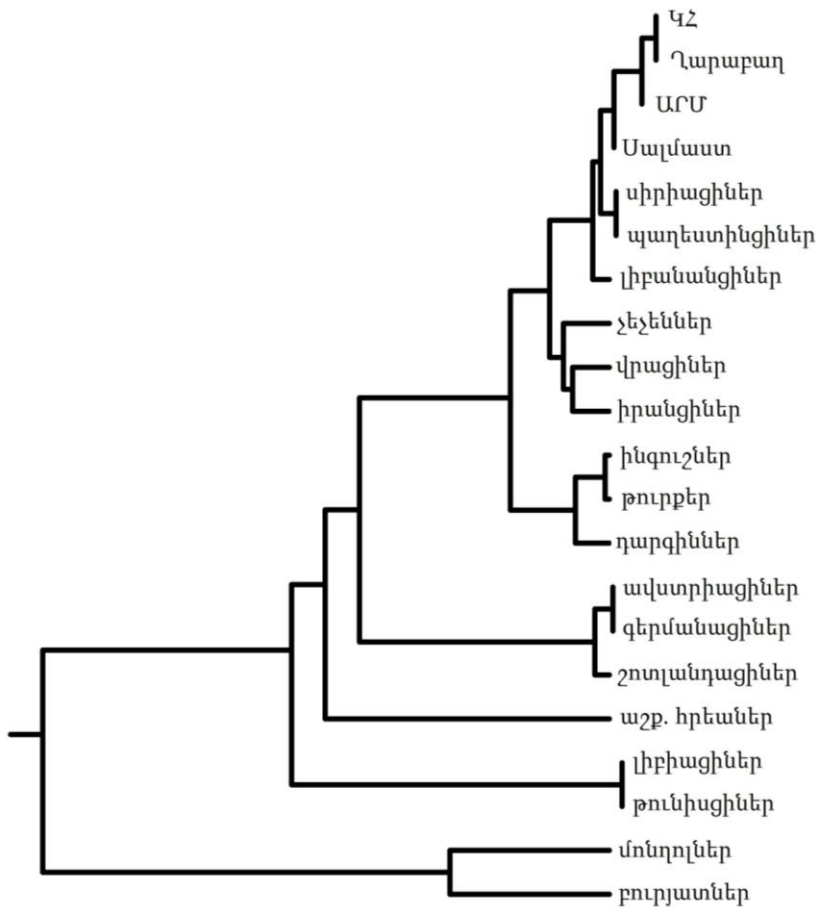


Նկար 3.22. Հայերի և համեմատական պոպուլյացիաների գենետիկական հեռավորությունների հիման վրա կառուցված PCoA դիագրամ՝ ըստ մտհենթ-ի տվյալների:

Միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի տվյալների հիման վրա գլխավոր կոորդինատների վերլուծության արդյունքում առանձնանում են

չորս հստակ կլաստերներ՝ ըստ իրենց աշխարհագրական տարածքների՝ ասիական, արևելասիական, եվրոպական և բավականին մեծ կովկաս-մերձավորարևելյան (նկ. 3.22): Արցախահայերը և մնացած հայկական խմբերը, որոնք ներկայացված են կարմիր շրջանակներով, տեղակայվում են Կովկասի և Լևանտի պարզված ափաների միջև, ինչը ցույց է տալիս նրանց գենետիկական մերձավորությունը:

Մերձավորարևելյան և կովկասյան ժողովուրդների միջև հայերի մայրագծային գենետիկական դիրքը որոշելու նպատակով Nei-ի գենետիկական հեռավորությունների հիման վրա կառուցվել է ֆիլոգենետիկական ծառ (նկ. 3.23):



Նկար 3.23. Nei-ի գենետիկական նույնության արժեքների հիման վրա կառուցված դիտարկվող աշխարհագրական խմբերի Neighbor-Joining ծառ՝ ըստ մոֆոլոգիայի:

Ստացված դենդրոգրամը ցույց է տալիս ուսումնասիրված խմբերի միջև գենետիկական ցեղակցությունների համանման

պատկեր, ինչպես F_{ST} հեռավորությունների հիման վրա վերլուծության դեպքում՝ հստակ խմբավորելով հայերին մերձավորարևելյան ժողովուրդների հետ:

Այսպիսով, ըստ մայրագծային գենետիկական կառուցվածքի արդյունքների, ինչպեսև հայրական տոհմագծերի ուսումնասիրման դեպքում, դիտարկվող բոլոր հայկական խմբերը ցուցաբերում են սերտ գենետիկական մերձավորություն: Մասնավորապես, կիրառված մի շարք վիճակագրական մոտեցումներով հետազոտված բոլոր հայկական ընտրանքները դասակարգվում են մեկ կլաստերում՝ մատնանշելով հայերի տարբեր տարածքային խմբերի ընդհանուր ծագման մասին:

ԱՄՓՈՓՈՒՄ

Արցախը կամ Ղարաբաղը պատմական Հայաստանի անբաժանելի մասն է, որը դեռևս Ուրարտական ժամանակաշրջանում (մ.թ.ա. 9-6դդ.) հայ տնի էր Ադախունի կամ Ուրտեխի անվանվամբ [Меликишвили, 1960; Капанцян, 1931]: Արցախը՝ որպես Հայաստանի մաս, հիշատակումներ կան Ստրաբոնի, Կլավդիոս Պտղոմեոսի, Դիոն Կասիոսի, Պլուտարքոսի, Ստեփանոս Բյուզանդացու և այլ անտիկ հեղինակների աշխատություններում: Դրավառ վկայությունն է նաև պահպանված պատմաճակոթային հարուստ ժառանգությունը [Мкртчян, 1991]:

IV դարի վերջին Բյուզանդիայի և Պարսկաստանի միջև Մեծ Հայքի թագավորության բաժանումից հետո Արցախը կազմել է Արևելահայկական թագավորության մաս, որն էլ շուտով ընկավ Պարսկաստանի տիրապետության տակ [Адонц, 1971], ինչը սակայն ազդեցություն չուներ չունեցավ տարածաշրջանի էթնիկ սահմանների վրա: Հաջորդած դարերում Արցախը հայտնվել է այլևայլ նվաճողների վերահսկողության ներքո՝ մնալով հայաբնակ և ունենալով կիսաանկախ կարգավիճակ:

Այնուամենայնիվ, առայսօր հարևան հանրապետության անհետեթե պնդումները, թե հայերը եկվոր են Արցախում, և բնակեցրել են այդ տարածքները պարսկական լծից Արևելյան Հայաստանի ազատագրումից հետո միայն, պահանջում են սույն հարցի անհապաղ պարզաբանում ժամանակակից և կասկած չհարուցող օբյեկտիվ մոտեցումներով: Այդ նպատակով լայնորեն կիրառվող արդի մոլեկուլաբանական մեթոդները թույլ են տալիս վերականգնել ժողովուրդների պատմությունը՝ հայրագծային և մայրագծային ժառանգվող և սերնդեսերունդ փոխանցվող գենետիկական համակարգերի հիման վրա [Jobling and Tyler-Smith, 2003; Underhill and Kivisild, 2007]:

Վերջին երկու տասնամյակներում պարզվեցին գենետիկական մեթոդների առաջընթացը հնարավորություն է տվել բացատրել հայերի ծագումնաբանությունը վերաբերող՝ մինչ այժմ պատմաբանների և մարդաբանների համար անորոշ մնացած միջարք հարցեր [Weale et al., 2001; Harutyunyan et al., 2009; Lowery et al., 2011; Herrera et

al., 2012; Margaryan et al., 2012; Yunusbayev et al., 2012; Епископосян и др., 2013]: Մասնավորապես, հետազոտությունները պարզվել է, որ Հայկական Լեռնաշխարհը վերաբնակեցվել է Բերրի կիսաուսնի երկրագործների կողմից շուրջ 10 հազար տարի առաջ [Herrera et al., 2012]: Այս արդյունքները մատնանշում են, որ հայերի էթնոգենեզը տեղի է ունեցել իրենց անմիջական գենետիկական նախնիների բնակեցման տարածքում, ինչն ուղղակիորեն փաստում է, որ հայերը բնիկ են իրենց պատմական հողերի վրա:

Ուշագրավ է, որ չնայած խիստ արտահայտված էթնո-մշակութային ինքնությունը՝ հայերի հայրական գենոֆոնը շատ բազմազան է և ունի ցայտուն արտահայտված տարածաշրջանային շերտավորում, որը նույնիսկ գերազանցում է եվրոպական տարբեր էթնիկ-ազգային խմբերի միջև ներարարվյալացիոն գենետիկական տարբերակվածության մակարդակը [Weale et al., 2001]:

Հաշվի առնելով այս հանգամանքը՝ հայերի գենետիկական պատմությունը կարևոր է ուսումնասիրել պատմական Հայաստանը ներկայացնող առանձին տարածքային խմբերի համատեքստում, ինչը ներկայումս դեռևս քիչ է հետազոտված, իսկ առկա հետազոտությունները գլխավորապես իրականացվել են հայրազգային մարկերների հիման վրա [Weale et al., 2001, Herrera et al., 2012]: Մինչդեռ հայկական տարբեր աշխարհագրական խմբերի գենետիկական պատմության համապարփակ պատկերը ստանալու համար ոչ պակաս կարևոր մայրազգային բաղադրիչը գրեթե ուսումնասիրված չէ: Վերոնշյալ հանգամանքները թույլ չեն տալիս առկա տվյալների հիման վրա կատարել հիմնավոր եզրահանգումներ ինչպես ընդհանրապես հայկական գենետիկական կառուցվածքի, այնպես էլ հայկական առանձին տարածքային խմբերի վերաբերյալ:

Այսպիսով, սույն աշխատանքի հիմնական նպատակն է հանդիսացել որոշել արցախահայության դիրքը Հայկական Լեռնաշխարհի գենետիկական բնապատկերում հայրական և մայրական տոհմագծերի բազմազանության հիման վրա՝ օգտագործելով Կքրոմոսոմային և միտոքոնդրիոմային գենետիկական մարկերներ:

Նպատակի իրականացման համար Լեռնային Ղարաբաղի Հանրապետությունում բնակվող և երևանաբնակ արցախահայերի արական սեռի թվով 105 և իգական սեռի թվով 44 ներկայացուցիչներից հավաքվել են ԴՆԹ նմուշներ: Վերոնշյալ նմուշներից ստացված Y-քրոմոսոմային և միտոքոնդրիոմային տվյալները համեմատվել են գրականության մեջ կամ համապատասխան տվյալների շտեմարաններում մատչելի պրոբայացիաների համանման տվյալների հետ, որոնք ներկայացրել են հինգ խոշոր աշխարհագրական տարածքներ՝ Մերձավոր Արևելք, Կովկաս, Ասիա, Եվրոպա և Աֆրիկա:

Հայրագծային հետազոտությունների համար նմուշները տիպավորվել են Y քրոմոսոմի 32 SNP մարկերներով, որոնց հիման վրա որոշվել է 24 հապլոխումբ և դասակարգվել ըստ Y քրոմոսոմի կոնսորցիոմի անվանակարգման (isogg.org/tree): Մայրագծային գենետիկական կառուցվածքի ուսումնասիրության նպատակով՝ կատարվել է միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի առաջին գերփոփոխական հատվածի ամբողջական սեկվենավորում [Torrioni et al., 2001]:

Ստացված տվյալները ենթարկվել են վիճակագրական և կենսատեղեկատվական միջարք վերլուծության և ամփոփվել եզրակացությունների տեսքով:

Այսպես, հայրագծային հապլոխմբերի հաճախականությունների հիման վրա հաշվարկված գենետիկական բազմազանության ցուցանիշի (*h*) նվազագույն արժեքներ են բացահայտվել Ղարաբաղի և Սյունիքի պրոբայացիաների մոտ (համապատասխանաբար՝ 0.8137 և 0.8139), որոնք հավաստիորեն տարբերվում են կենտրոնական և Արևմտյան Հայաստանի պրոբայացիաների համապատասխան ցուցանիշներից: Ցածր գենետիկական բազմազանությունը, հավանաբար, բացատրվում է Լեռնային ժողովուրդների աշխարհագրական մեկուսացվածությունամբ՝ հարակից շրջանների հետ գենետիկական փոխանակման սահմանափակ հնարավորություններով:

Արցախահայերի մոտ հայտնաբերված Y-քրոմոսոմային բոլոր 15 հապլոխմբերն առկա են նաև այլ հայկական խմբերում, ինչը նշանակում է, որ Ղարաբաղի հայերը չեն կրում մյուս հայկական տարածքային խմբերից տարբերվող գենետիկական

առանձնահատկություններ: Բացի այդ, հայկական այլ աշխարհագրական խմբերի նման, Արցախի պարուլլյացիայի հայրագծային գենոֆոնոը գլխավորապես կազմված է նեոլիթյան ծագում ունեցող հալոխմբերից (89%), որոնցից ամենատարածվածն են R1b1a2 (մոդալ), J2a և G2a տոհմագծերը՝ միասին կազմելով մոտ 60%, որոնք Հայկական Լեռնաշխարհ են ներթափանցել մերձավորարևելյան երկրագործների միջոցով: Այս արդյունքը ցույց է տալիս, որ հայկական աշխարհագրական խմբերի, այդ թվում նաև արցախահայության էթնոգենեզն ընթացել է Հայկական բարձրավանդակի բնիկ ցեղախմբերի սուբստրատի հիման վրա:

Արցախահայերի մայրական գենոֆոնոը, որը պարունակում է 9 խոշոր հալոխումբ, հիմնականում (շուրջ 70%) բաղկացած է եվրոպական ծագում ունեցող H, U, T և J տոհմագծերից: Հայկական բոլոր աշխարհագրական խմբերում մոդալ է հանդիսանում արևմտասիական H հալոխումբը, որը, ըստ երևույթին, ծագել է Արևմտյան Ասիայում շուրջ 20-25 հազար տարի առաջ [Forster, 2004]:

Ի տարբերություն հայրագծային հատկանիշների՝ արցախահայերի մայրագծային գենետիկական կազմը բնութագրվում է առավել ազույն բազմազանությամբ ($h=0.989$) պատմական Հայաստանի այլ տարածքային խմբերի համեմատ, բացառությամբ՝ կենտրոնական նահանգների: Ամենայն հավանականությամբ, սա պայմանավորված է արևմուտքի և արևելքի միջև կենտրոնական շրջանների տարանցիկ դիրքով: Մինչդեռ առավել ազույն բազմազանությունը, ընդհանուր առմամբ, կարող է բացատրվել հայ ժողովրդի հայրատեղային ամուսնությունների ավանդույթով, ինչի արդյունքում մայրագծային գենոֆոնոը վերարտադրողական մեկուսացման ազդեցության չի ենթարկվել: Հայկական պարուլլյացիայի գենետիկական կառուցվածքի վրա պատրիլոկալության դերը ցույց տվող մեկ այլ հետազոտության համաձայն՝ հայերը, ընդհանուր առմամբ, աշխարհագրորեն ավելի շերտավորված են ըստ հայրագծային ժառանգվող մարկերների, բայց ոչ՝ միտոքոնդրիումային հատկանիշների [Harutyunyan et al., 2009]:

Հայկական այլ խմբերին համանման՝ արցախահայերի ինչպես հայրագծային, այնպես մայրագծային գենոֆոնոում

կենտրոնասիական ծագման և այլ օտարածին հետքեր գրեթե չեն հայտնաբերվում, ինչը վկայում է, որ նրանց գենոֆոնդը արտաքին գենետիկական ազդեցության չի ենթարկվել նույնիսկ բազմաթիվ օտար ներխուժումների և դարեր շարունակ տարբեր տիրապետությանների ներքո գոյատևելու պայմաններում: Օտարերկրյա նվաճողների հետ գենետիկական շփումները խոչընդոտող առավել հավանական պատճառներ են դիտարկվում Չայկական բարձրավանդակի աշխարհագրական դիրքը, քրիստոնեության վաղ ընդունումը և վառ արտահայտված էթնոմշակութային ինքնության ձևավորումը: Դեռ ավելին, համաձայն նորագույն տվյալների՝ հայկական պոպուլյացիայի մոտխառնակում գրեթե տեղի չի ունեցել նախորդ 3000-4000 տարիների ընթացքում [Hovhannisyan et al., 2014; Hellenthal et al., 2014; Haber et al., 2016]:

Պատմական Չայաստանի գենետիկական բնապատկերում արցախահայերի դիրքը որոշվել է գենետիկական հեռավորությունների հիման վրա իրականացված գլխավոր կոորդինատների վերլուծության միջոցով: Բացի այդ, վիճակագրական տարբեր մեթոդներով գնահատվել են հայկական տարածքային պոպուլյացիաների միջև գենետիկական ցեղակցությունները:

Այսպես, թե՛ հայրական և թե՛ մայրական հապլոխմբային կառուցվածքների միջպոպուլյացիոն համեմատության արդյունքները ցույց են տվել, որ արցախահայերը ավելի սերտ գենետիկական հարաբերություններ են դրսևորում իրենց անմիջական հարևանների՝ արևելահայկական խմբերի հետ: Միևնույն ժամանակ Արցախի ընտրանքը հավաստիորեն չի տարբերվում հայկական այլ պոպուլյացիաներից՝ մատնանշելով տարբեր տարածքային խմբերի ընդհանուր ծագման մասին, ինչպես նաև մերձավորարևելյան մի շարք հարակից պոպուլյացիաներից՝ հայկական այլ խմբերի հետ ընդգրկվելով խոշոր միջինարևելյան գենետիկական կլաստերում: Այսպիսով, արցախահայության գենոֆոնդը չի կրում հայկական մյուս խմբերից տարբերվող որևէ առանձնահատուկ տոհմագիծ՝ հանդիսանալով ընդհանուր հայկական պոպուլյացիայի անբաժանելի մաս:

Աշխատանքի արդյունքում, առաջին անգամ գիտական շրջանառության մեջ են դրվել արցախահայության, ինչպես հայրագծային, այնպես և մայրագծային գենետիկական կառուցվածքի վերաբերյալ տվյալներ, որոնք կարող են կիրառվել ոչ միայն կենսաբանական և ֆիզիկական մարդաբանական ոլորտների մասնագետների կողմից, այլ և հայագիտական ուսումնասիրություններում:

Բացի այդ, ժամանակակից ԴՆԹ-ի ուսումնասիրությունները, որոնք արտացոլում են անցյալի իրադարձությունները գենետիկական տարաբաշխման ներկայիս հատկանիշների հիման վրա, ուղի են հարթում հնագույն ԴՆԹ-ի հետազոտությունների համար, որոնք ուղղակի գենետիկական ապացույցներ կարող են տրամադրել տվյալ ժամանակահատվածում և աշխարհագրական վայրում պատմական արարելյացիաների և ժամանակակից ժողովուրդների միջև գենետիկական հարաբերությունների վերաբերյալ:

ԵԶՐԱԿԱՑՈՒ ԹՅՈՒՆՆԵՐ

1. Արցախահայերի հայրագծային գենոֆոնոը բնութագրվում է գենետիկական բազմազանության նվազագույն մակարդակով, որը հավաստիորեն տարբերվում է հայկական մյուս բոլոր աշխարհագրական խմբերից՝ բացառությամբ Սյունիքի պոպուլյացիայի: Արցախցիների և սյունեցիների ցածր գենետիկական բազմազանությունը, հավանաբար, պայմանավորված է Լեռնային ժողովուրդների աշխարհագրական մեկուսացվածությամբ՝ հարակից տարածքների հետ գենետիկական փոխանակման սահմանափակ հնարավորություններով:
2. Արցախի պոպուլյացիայի ամենատարածված հապլոխմբերն են R1b1a2, J2a, G2a տոհմագծերը (միասին կազմելով մոտ 60%), որոնք ունեն մերձավորարևելյան ծագում և Հայկական Լեռնաշխարհ են ներթափանցել նեոլիթյան երկրագործների միջոցով շուրջ 8-11 հազար տարի առաջ: Այս արդյունքը վկայում է, որ արցախահայերի, ինչպեսև հայկական աշխարհագրական այլ խմբերի կազմավորումն ընթացել է Հայկական Լեռնաշխարհի ավտոխոն բնակչության սուբստրատի հիման վրա:
3. Ի տարբերություն Y քրոմոսոմային մարկերների՝ արցախահայերի մայրագծային գենոֆոնոի բազմազանության ցուցանիշը առավելագույնն է Հայկական Լեռնաշխարհում՝ զիջելով միայն պատմական Հայաստանի կենտրոնական շրջանին, որը դարեր շարունակ տարանցիկ միջանցք է ծառայել արևմուտքի և արևելքի միջև:
4. Արցախահայերի մայրագծային գենոֆոնոի շուրջ 70%-ը կազմում են H, U, T և J հապլոխմբերը, որոնք համարվում են եվրոպական ծագում ունեցող տոհմագծեր: Արցախի և հայկական մյուս աշխարհագրական խմբերի համար մոդալ է հանդիսանում հապլոխումբ H-ը, որը, ամենայն հավանականությամբ, ծագել է Արևմտյան Ասիայում շուրջ 20-25 հազար տարի առաջ:

5. Հայերի, այդ թվում և արցախցիների գենոֆոնդը վերջին հազարամյակում էական արտաքին գենետիկական ազդեցության չի ենթարկվել՝ չնայած բազմաթիվ օտարածին (արաբական, թյուրքական) ներխուժումների: Օտարերկրյա նվաճողների հետ գենետիկական շփումները խոչընդոտող առավել հավանական պատճառներ, հավանաբար, հանդիսացել են Հայկական բարձրավանդակի աշխարհագրական դիրքը, քրիստոնեության վաղ ընդունումը և հայերի մոտ խիստ արտահայտված էթնոմշակութային ինքնության ձևավորումը:
6. Արցախահայության գենոֆոնդը չի կրում հայկական մյուս խմբերից տարբերվող որևէ առանձնահատուկ տոհմագիծ՝ հանդիսանալով ընդհանուր հայկական պոպուլյացիայի անբաժանելի մաս: Միջինարևելյան գենետիկական քարտեզի վրա արցախահայերը հայկական այլ խմբերի հետմիասին զբաղեցնում են Կովկասի և Լևանտի միջև միջանկյալ դիրք, ինչը ցույց է տալիս այդ խմբերի գենետիկական մերձավորությունը:

ՕԳՏԱԳՈՐԾՎԱԾ ԳՐԱԿԱՆՈՒ ԹՅԱՆ ՑԱՆԿ

1. Ագաթանգեղոս. Պատմությունը Նայոց, Թիֆլիս, 1909
2. Աճառյան Յր., Նայ բարբառագիտությունը, Մոսկվա-Նոր Նախիջևան, 1911
3. Երեմյան Ս.Տ., Նայ աստանը ըստ Աշխարհացոյցի, Երևան, 1963
4. Իսրայելյան Ա., Կոլլտուրան և հավատալիքները Նայ աստանում ու շրոնգի դարաշրջանում, Եր., 1976
5. Լեո, «Նայոց պատմությունը», Երկերի ժողովածու, հատոր 2, Եր., 1973
6. Խորենացի Մովսես, Նայոց պատմությունը, Եր., 1981
7. Կաղանկատուացի Մովսես, Պատմութիւն Աղուանից աշխարհի, Եր., 1983
8. Կարապետյան Յ., Սեպագիր տեղանուններ Այրարատում և հարակից նահանգներում, Եր., 1998
9. Նյուբրման Յ., Նին Նայոց տեղւոյ անունները, թարգմ. Յ. Պիլեգիկճյանի, Վիեննա, 1907, Ազգ-մատ. ԾԳ
10. Ղազարյան Ս., Նայոց լեզվի համառոտ պատմությունը, Եր., 1981
11. Ղարիբյան Ար., Նայ բարբառագիտությունը, Եր., 1953
12. «Պատմութիւն Սեբեոսի», աշխատասիրություն ամբ. Գ. Վ. Աբգարյանի, Երևան, 1979
13. Սամուելյան Խ., Նին Նայ աստանի կոլլտուրան, Եր., 1914
14. Ստրաբոն, Աշխարհագրությունը, XI, XIV, 4
15. Վիրխով Ռ., Կովկասի տեղը քաղաքակրթության պատմության մեջ, «Ազգագրական հանդես», 1895
16. Ուլուբաբյան Բ., Դրվագներ Նայոց Արևելից կողմանց պատմության (V-VII դդ.): Եր., 1961
17. Ուլուբաբյան Բ., Արցախի պատմությունը, Եր., 1994
18. Օտար աղբյուրները Նայ աստանի և հայերի մասին, հ. 6: Բյուզանդական աղբյուրներ, հ. Բ: Կոնստանդին Ծիրանածին, Բյուզանդական արքունիքի արարողությունների մասին, Գիրքերկրորդ, գլուխ 48, 1970
19. Օրբելյան Ս., Պատմութիւն նահանգին սիսական, Թիֆլիս, 1910

20. Адонц Н. Дионисий Фракийский и армянские толкователи, (Серия «Собрание древне-армянских и древне-грузинских текстов, издаваемых Имп. АН». IV) Пг., 1915
21. Адонц Н. Армения в эпоху Юстиниана. Ереван, 1971
22. Асрян Ю. Нагорный Карабах в эпоху поздней бронзы и раннего железа (II-I тыс. до н.э.), Степанакерт, 1999
23. Бунак ВВ. Антропологический состав населения Кавказа, Вестник гос. Музея Грузии, т. 13 А, 1946
24. Гамакредидзе ТВ, Иванов ВВ. Индоевропейский язык и индоевропейцы, Реконструкция и историко-типологический анализ праязыка и протокультуры. т. 2, Тбилиси, 1984
25. Епископосян ЛМ, Чухряева МИ, Дибирова ХД, Оганесян АА, Теучеж ИЭ, Агджоян АТ, Грештакян ПА, Балановский ОП. Из Армении на Дон: генетическая летопись донских армян (по данным о полиморфизме Y-хромосомы). Международная научная конференция «Население юга России с древнейших времен до наших дней» (Донские антропологические чтения). Сборник статей. 26-30 августа 2013, Ростов-на-Дону, с.119-120
26. Капанцян ГА. Chetto-Armeniaca, Ереван, 1931
27. Картлис цховреба, т. 2, Тбилиси, 1959, (на древнегруз. яз.)
28. Кочар Н. Дерматоглифика армян. Вопросы антропологии. 1976; 52: 108-120
29. Кочар Н, Шереметьева В, Рычков Ю. Дерматоглифика в изучении генетических процессов в популяциях человека (на примере населения Армении). Генетика. 1981; 17(8): 1508-1520
30. Кочар Н. Антропология армян: дерматоглифика и популяционная структура. АН Армянской ССР, 1989
31. Кузнецов И. Одежда армян Понта. Семиотика материальной культуры. Москва, Восточная литература, 1995
32. Маргарян А, Арутюнян А, Джордан Ф, Авакян С, Аведян В, Газарянц Р, Етимян З, Карапетян В, Назаретян М, Юсян А, Епископосян Л. Армянский регистр доноров костного мозга: некоторые аспекты научно-практической деятельности. Гематология и трансфузиология. 2009; 54: 28-32
33. Мартиросян А. Армянские поселения на территории Ирана в XI-XV вв. Ереван, Айастан, 1990
34. Меликишвили ГА. Урартские клинообразные надписи, Москва, 1960

35. Миклухо-Маклай НД. Географическое сочинение XIII в. на персидской языке (Новый источник по исторической географии Азербайджана и Армении, 1954)
36. Мкртчян Ш. Арцах. Ер., 1991
37. Мовсесян А, Мамонова Н, Рычков Ю. Программа и методика исследования аномалий черепа. Вопросы антропологии. 1975; 51: 58-77
38. Мовсесян А. К палеоантропологии бронзового века Армении. Биологический журнал Армении, 1990; 4: 277-283
39. Мовсесян А. Филогенетический анализ в палеоантропологии. Генетика. 2005; 41(9): 1272-1282
40. Нагорный Карабах. Историческая справка. АН Арм ССР, Ер., 1988
41. Патканов К. Исследование о диалектах армянского языка, СПб., 1869
42. Пиотровский Б. Археология Закавказья (с древнейших времен до I тысячелетия до н. э.). Л., 1949
43. Пиотровский Б. Ванское царство (Урарту) / Орбели И.А. - Москва: Издательство Восточной литературы, 1959
44. Чухряева МИ, Дибирова ХД, Епископосян ЛМ, Балановский ОП, Балановская ЕВ. Генофонд донских армян: столетия в диаспоре. Материалы II Международной научной конференции "Армяне юга России: История, культура, общее будущее". Ростов-на-Дону, 26–28 мая 2015 г., Изд-во ЮНЦ РАН, с. 81-84.
45. Achilli A, Rengo C, Magri C, Battaglia V, Olivieri A, Scozzari R, Cruciani F, Zeviani M, Briem E, Carelli V, Moral P, Dugoujon JM, Roostalu U, Loogväli EL, Kivisild T, Bandelt HJ, Richards M, Villems R, Santachiara-Benerecetti AS, Semino O, Torroni A. 2004. 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.* 75(5): 910-918
46. Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, de Bruijn MH, Coulson AR, Drouin J, Eperon IC, Nierlich DP, Roe BA, Sanger F, Schreier PH, Smith AJ, Staden R, Young IG. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature.* 1981; 290(5806): 457-465
47. Andonian L, Harutyunyan A, Margaryan A, Khachatryan Z, Yepiskoposyan L. Iranian Armenians in the Armenian Genetic Landscape. *Electronic Journal of Natural Sciences.* 2010; 2(15): 40-45

48. Avise J, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC. Intraspecific phylogeography: the molecular bridge between population genetics and systematics. *Ann Rev Ecol Syst.* 1987; 18: 489-522
49. Badro DA, Douaihy B, Haber M, Youhanna SC, Salloum A, Ghassibe-Sabbagh M, Johnsrud B, Khazen G, Matisoo-Smith E, Soria-Hernanz DF, Wells RS, Tyler-Smith C, Platt DE, Zalloua PA; Genographic Consortium. Y-chromosome and mtDNA genetics reveal significant contrasts in affinities of modern Middle Eastern populations with European and African populations. *PloS one.* 2013; 8(1): e54616
50. Bandelt HJ, Salas A, Bravi CM. What is a 'novel' mtDNA mutation--and does 'novelty' really matter? *J Hum Genet.* 2006; 51(12): 1073-1082
51. Balanovsky O, Dibirova K, Dybo A, Mudrak O, Frolova S, Pocheshkhova E, Haber M, Platt D, Schurr T, Haak W, Kuznetsova M, Radzhabov M, Balaganskaya O, Romanov A, Zakharova T, Soria Hernanz DF, Zalloua P, Koshel S, Ruhlen M, Renfrew C, Wells RS, Tyler-Smith C, Balanovska E; Genographic Consortium. Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus region. *Mol Biol Evol.* 2011; 28(10): 2905-2920
52. Balaesque P, Bowden GR, Adams SM, Leung HY, King TE, Rosser ZH, Goodwin J, Moisan JP, Richard C, Millward A, Demaine AG, Barbujani G, Previderè C, Wilson IJ, Tyler-Smith C, Jobling MA. A predominantly Neolithic origin for European paternal lineages. *PLoS Biology.* 2010; 8(1): e1000285
53. Behar DM, Metspalu E, Kivisild T, Achilli A, Hadid Y, Tzur S, Pereira L, Amorim A, Quintana-Murci L, Majamaa K, Herrnstadt C, Howell N, Balanovsky O, Kutuev I, Pshenichnov A, Gurwitz D, Bonne-Tamir B, Torroni A, Villems R, Skorecki K. The matrilineal ancestry of Ashkenazi Jewry: portrait of a recent founder event. *Am J Hum Genet.* 2006; 78(3): 487-497
54. Behar DM, Blue-Smith J, Soria-Hernanz DF, Tzur S, Hadid Y, Bormans C, Moen A, Tyler-Smith C, Quintana-Murci L, Wells RS; Genographic Consortium. *Hum Mutat.* 2008; 29(12): 1387-1391
55. Bouckaert R, Lemey P, Dunn M, Greenhill SJ, Alekseyenko AV, Drummond AJ, Gray R, Suchard M, Atkinson QD. Mapping the origins and expansion of the Indo-European language family. *Science.* 2012; 337: 957-960
56. Brandstätter A, Niederstätter H, Parson W. Monitoring the inheritance of heteroplasmy by computer-assisted detection of mixed base calls in the entire human

- mitochondrial DNA control region. *International journal of legal medicine*. 2004; 118(1): 47-54
57. Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*. 1987; 325: 31-36
 58. Casanova M, Leroy P, Boucekkine C, Weissenbach J, Bishop C, Fellous M, Purrello M, Fiori G, Siniscalco M. A human Y-linked DNA polymorphism and its potential for estimating genetic and evolutionary distance. *Science*. 1985; 230: 1403-1406
 59. Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. *History and geography of human genes*. Princeton University Press, Princeton, 1994
 60. Cinnioğlu C, King R, Kivisild T, Kalfoğlu E, Atasoy S, Cavalleri GL, Lillie AS, Roseman CC, Lin AA, Prince K, Oefner PJ, Shen P, Semino O, Cavalli-Sforza LL, Underhill PA. Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia. *Hum Genet*. 2004; 114(2): 127-148
 61. Chambers GK and MacAvoy ES. Microsatellites: consensus and controversy. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol*. 2000; 126: 455-476
 62. Cruciani F, La Fratta R, Trombetta B, Santolamazza P, Sellitto D, Colomb EB, Dugoujon JM, Crivellaro F, Benincasa T, Pascone R, Moral P, Watson E, Melegh B, Barbujani G, Fuselli S, Vona G, Zagradsnik B, Assum G, Brdicka R, Kozlov AI, Efremov GD, Coppa A, Novelletto A, Scozzari R. Tracing past human male movements in northern/eastern Africa and western Eurasia: new clues from Y-chromosomal haplogroups E-M78 and J-M12. *Mol Biol Evol*. 2007; 24(6): 1300-1311
 63. Comas D, Calafell F, Bendukidze N, Fañanás L, Bertranpetit J. Georgian and Kurd mtDNA sequence analysis shows a lack of correlation between languages and female genetic lineages. *Am J Phys Anthropol*. 2000; 112: 5-16
 64. Derenko M, Malyarchuk B, Grzybowski T, Denisova G, Dambueva I, Perkova M, Dorzhu C, Luzina F, Lee HK, Vanecek T, Villems R, Zakharov I. Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in northern Asian populations. *Am J Hum Genet*. 2007; 81(5): 1025-1041
 65. Derenko M, Malyarchuk B, Bahmanimehr A, Denisova G, Perkova M, Farjadian S, Yepiskoposyan L. Complete Mitochondrial DNA Diversity in Iranians. *PLoS One*. 2013; 8(11): e80673
 66. Di Giacomo F, Luca F, Popa LO, Akar N, Anagnou N, Banyko J, Brdicka R, Barbujani G, Papola F, Ciavarella G, Cucci F, Di Stasi L, Gavrila L, Kerimova MG, Kovatchev D, Kozlov AI, Loutradis A, Mandarino V, Mammi' C, Michalodimitrakis EN, Paoli G,

- Pappa KI, Pedicini G, Terrenato L, Tofanelli S, Malaspina P, Novelletto A: Y chromosomal haplogroup J as a signature of the post-neolithic colonization of Europe. *Hum Genet* 2004, 115:357–371
67. Edgar RC. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC bioinformatics*. 2004; 5(1): 113
 68. Excoffier L and Lischer HE. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources*. 2010; 10(3): 564-567
 69. Felsenstein J. PHYLIP: phylogeny inference package (version 3.6a3). Seattle, Department of Genetics, University of Washington, 2002
 70. Fernández-Jalvo Y, King T, Andrews P, Yepiskoposyan L, Moloney N, Murray J, Domínguez-Alonso P, Asryan L, Ditchfield P, van der Made J, Torres T, Sevilla P, Nieto Díaz M, Cáceres I, Allué E, Marín Monfort MD, Sanz Martín T. The Azokh Cave complex: Middle Pleistocene to Holocene human occupation in the Caucasus. *Journal of Human Evolution*. 2010; 58: 103-109
 71. Foote S, Vollrath D, Hilton A, Page DC. The human Y chromosome: Overlapping DNA clones spanning the euchromatic region. *Science*. 1992; 258: 60-66
 72. Forster P. Ice Ages and the mitochondrial DNA chronology of human dispersals: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2004; 359(1442): 255-264
 73. Fournet A and Bomhard AR. *The Indo-European Elements in Hurrian/Charleston*, 2010
 74. Gamkrelidze TV and Ivanov VV. *Indo-European and the Indo-Europeans. A Reconstruction and Historical Analysis of a Proto-Language and a Proto-Culture* (Berlin, de Gruyter Mouton), 1995
 75. Gray RD and Atkinson QD. Language-tree divergence times support the Anatolian theory of Indo-European origin. *Nature*. 2003; 426: 435-438
 76. Haber M, Platt DE, Badro DA, Xue Y, El-Sibai M, Bonab MA, Youhanna SC, Saade S, Soria-Hernanz DF, Royyuru A, Wells RS, Tyler-Smith C, Zalloua PA; Genographic Consortium. Influences of history, geography, and religion on genetic structure: the Maronites in Lebanon. *Eur J Hum Genet*. 2010; 19(3): 334-340
 77. Haber M, Mezzavilla M, Xue Y, Comas D, Gasparini P, Zalloua P, Tyler-Smith C. Genetic evidence for an origin of the Armenians from Bronze Age mixing of multiple populations. *Eur J Hum Genet*. 2016; 24: 931–936

78. Hamd-Allah Mustawfi of Qazwin. *The Geographical par of thet Nuzhat-al-Qulub*. Trans. By G. Le Strange, Leyden, 1919
79. Hammer MF and Zegura SL. The Human Y Chromosome Haplogroup Tree: Nomenclature and Phylogeography of Its Major Divisions. *Annu Rev Anthropol*. 2002; 31: 303-321
80. Hammer MF, Behar DM, Karafet TM, Mendez FL, Hallmark B, Erez T, Zhivotovsky LA, Rosset S, Skorecki K. Extended Y chromosome haplotypes resolve multiple and unique lineages of the Jewish priesthood. *Human genetics*. 2009; 126(5): 707-717
81. Harutyunyan A, Khudoyan A, Yepiskoposyan L. Patrilocality and Recent Migrations Have Little Impact on Shaping Patterns of Genetic Structure of the Armenian population. *Russian Journal of Genetics*. 2009; 45: 987-993
82. Hauswirth WW and Clayton DA. Length heterogeneity of a conserved displacement-loop sequence in human mitochondrial DNA. *Nucleic Acids Research*. 1985; 13(22): 8093-8104
83. Helgason A, Hickey E, Goodacre S, Bosnes V, Stefánsson K, Ward R, Sykes B. mtDNA and the islands of the North Atlantic: estimating the proportions of Norse and Gaelic ancestry. *Am J Hum Genet*. 2001; 68(3): 723-737
84. Hellenthal G, Busby GB, Band G, Wilson JF, Capelli C, Falush D, Myers S. A genetic atlas of human admixture history. *Science*. 2014; 343(6172): 747-751
85. Herrera KJ, Lowery RK, Hadden L, Calderon S, Chiou C, Yepiskoposyan L, Regueiro M, Underhill PA, Herrera RJ. Neolithic Patrilineal Signals Indicate that the Armenian Plateau was Repopulated by Agriculturalists. *Eur J Hum Genet*. 2012; 20: 313-320
86. Hewsen RH. *Armenia: A Historical Atlas*. The University of Chicago Press, 2001
87. Hovhannisyan A, Khachatryan Z, Haber M, Hrechdakian P, Karafet T, Zalloua P, Yepiskoposyan L. Different waves and directions of Neolithic migrations in the Armenian Highland. *Investigative Genetics*. 2014; 5(1): 15
88. Jobling MA and Tyler-Smith C. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nat Rev Genet*. 2003; 4: 598-612
89. Karafet TM, Zegura SL, Posukh O, Osipova L, Bergen A, Long J, Goldman D, Klitz W, Harihara S, de Knijff P, Wiebe V, Griffiths RC, Templeton AR, Hammer MF. Ancestral Asian Source(s) of New World Y-Chromosome Founder Haplotypes. *Am J Hum Genet*. 1999; 64: 817-831

90. Karafet TM, Mendez FL, Meilerman MB, Underhill PA, Zegura SL, Hammer MF. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y-chromosomal haplogroup tree. *Genome Res.* 2008; 18: 830-838
91. Kasimova RM. Anthropological research of Azykh Man osseous remains. *Human Evolution.* 2001, 16: 37-44
92. Kayser M, Brauer S, Weiss G, Schiefenhövel W, Underhill PA, Stoneking M. Independent histories of human Y chromosomes from Melanesia and Australia. *Am J Hum Genet.* 2001; 68: 173-190
93. King RJ, Ozcan SS, Carter T, Kalfoğlu E, Atasoy S, Triantaphyllidis C, Kouvatsi A, Lin AA, Chow CE, Zhivotovsky LA, Michalodimitrakis M, Underhill PA. Differential Y-chromosome Anatolian influences on the Greek and Cretan Neolithic. *Ann Hum Genet.* 2008; 72: 205–214
94. Lessig R, Edelman J. Population data of Y-chromosomal STRs in Lithuanian, Latvian and Estonian males. *Forensic Sci Int.* 2001; 120: 223-225
95. Librado P and Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics.* 2009; 25(11): 1451-1452
96. Lowery RK, Herrera KJ, Simms TM, Barnett DA, Rodriguez R, Yepiskoposyan L, Herrera RJ. Regionalized Autosomal STR Profiles Among Armenian Groups Suggest Disparate Genetic Influences. *American Journal of Physical Anthropology.* 2011; 146: 171-178
97. Margaryan A, Harutyunyan A, Khachatryan Z, Yepiskoposyan L. HLA allele and haplotype frequencies in the Armenian population: evidence of Mediterranean origin. *International Journal of Anthropology.* 2011; 26(3-4): 195-210
98. Margaryan A, Harutyunyan A, Khachatryan Z, Khudoyan A, Yepiskoposyan L. Paternal Lineage Analysis Supports an Armenian Rather Than a Central Asian Genetic Origin of the Hamshenis. *Human Biology.* 2012; 84: 405-422
99. Mendez FL, Karafet TM, Krahn T, Ostrer H, Soodyall H, Hammer MF. Increased resolution of Y chromosome haplogroup T defines relationships among populations of the Near East, Europe, and Africa. *Hum Biol.* 2011; 83(1): 39-53
100. Mergen H, Oner R, Oner C. Mitochondrial DNA sequence variation in the Anatolian Peninsula (Turkey). *J Genet.* 2004; 83(1): 39-47
101. Movsesian A and Kochar N. On the Origin of the Armenians (in the Light of Non-Metric Cranial Traits Data). *Iran and the Caucasus.* 2004; 8(2): 183-199

102. Myres NM, Rootsi S, Lin AA, Järve M, King RJ, Kutuev I, Cabrera VM, Khusnutdinova EK, Pshenichnov A, Yunusbayev B, Balanovsky O, Balanovska E, Rudan P, Baldovic M, Herrera RJ, Chiaroni J, Di Cristofaro J, VILLEMS R, Kivisild T, Underhill PA. A major Y-chromosome haplogroup R1b Holocene era founder effect in Central and Western Europe. *Eur J Hum Genet.* 2011; 19(1): 95-101
103. Nakamura Y, Leppert M, O'Connell P, Wolff R, Holm T, Culver M, Martin C, Fujimoto E, Hoff M, Kumlin E, et al. Variable number of tandem repeat (VNTR) markers for human gene mapping. *Science.* 1987; 235: 1616-1622
104. Nasidze I, Ling EY, Quinque D, Dupanloup I, Cordaux R, Rychkov S, Naumova O, Zhukova O, Sarraf-Zadegan N, Naderi GA, Asgary S, Sardas S, Farhud DD, Sarkisian T, Asadov C, Kerimov A, Stoneking M. Mitochondrial DNA and Y-chromosome variation in the Caucasus. *Ann Hum Genet.* 2004; 68: 205-221
105. Nasidze I, Quinque D, Ozturk M, Bendukidze N, Stoneking M. MtDNA and Y-chromosome variation in Kurdish groups. *Ann Hum Genet.* 2005; 69: 401-412
106. Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics.* Columbia University Press, New York, USA, 1987
107. Piotrovsky BB. *The Ancient Civilization of Urartu.* London: Cresset Press, 1969
108. Quintana-Murci L, Krausz C, Zerjal T, Sayar SH, Hammer MF, Mehdi SQ, Ayub Q, Qamar R, Mohyuddin A, Radhakrishna U, Jobling MA, Tyler-Smith C, McElreavey K. Y-chromosome lineages trace diffusion of people and languages in southwestern Asia. *Am J Hum Genet.* 2001; 68: 537-542
109. Quintana-Murci L, Chaix R, Wells RS, Behar DM, Sayar H, Scozzari R, Rengo C, Al-Zahery N, Semino O, Santachiara-Benerecetti AS, Coppa A, Ayub Q, Mohyuddin A, Tyler-Smith C, Mehdi SQ, Torroni A, McElreavey K. Where west meets east: the complex mtDNA landscape of the southwest and Central Asian corridor. *Am J Hum Genet.* 2004; 74: 827-845
110. Raymond M and Rousset F. An exact test for population differentiation. *Evolution.* 1995; 49: 1280-1283
111. Renfrew C. *Archaeology and Language: The Puzzle of Indo-European Origins.* Jonathan Cape, London, 1987
112. Roewer L, Croucher PJ, Willuweit S, Lu TT, Kayser M, Lessig R, de Knijff P, Jobling MA, Tyler-Smith C, Krawczak M. Signature of recent historical events in the European Y-chromosomal STR haplotype distribution. *Hum Genet.* 2005; 116: 279-291

113. Rootsi S, Magri C, Kivisild T, Benuzzi G, Help H, Bermisheva M, Kutuev I, Barač L, Perić M, Balanovsky O, Pshenichnov A, Dion D, Grobei M, Zhivotovsky LA, Battaglia V, Achilli A, Al-Zahery N, Parik J, King R, Cinnioğlu C, Khusnutdinova E, Rudan P, Balanovska E, Scheffrahn W, Simonescu M, Brehm A, Goncalves R, Rosa A, Moisan JP, Chaventre A, Ferak V, Füredi S, Oefner PJ, Shen P, Beckman L, Mikerezi I, Terzić R, Primorac D, Cambon-Thomsen A, Krumina A, Torroni A, Underhill PA, Santachiara-Benerecetti AS, Villems R, Semino O. Phylogeography of Y chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe. *Am J Hum Genet.* 2004; 75: 128–137
114. Rootsi S, Zhivotovsky LA, Baldovic M, Kayser M, Kutuev IA, Khusainova R, Bermisheva MA, Gubina M, Fedorova SA, Ilumäe AM, Khusnutdinova EK, Voevoda MI, Osipova LP, Stoneking M, Lin AA, Ferak V, Parik J, Kivisild T, Underhill PA, Villems R. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe. *Eur J Hum Genet.* 2007; 15(2): 204-211
115. Rootsi S, Myres NM, Lin AA, Järve M, King RJ, Kutuev I, Cabrera VM, Khusnutdinova EK, Varendi K, Sahakyan H, Behar DM, Khusainova R, Balanovsky O, Balanovska E, Rudan P, Yepiskoposyan L, Bahmanimehr A, Farjadian S, Kushniarevich A, Herrera RJ, Grugni V, Battaglia V, Nici C, Crobu F, Karacanak S, Hushiar Kashani B, Houshmand M, Sanati MH, Toncheva D, Lisa A, Semino O, Chiaroni J, Di Cristofaro J, Villems R, Kivisild T, Underhill PA. Distinguishing Co-Ancestries of European and Caucasian Human Y-Chromosomes Within Haplogroup G. *Eur J Hum Genet.* 2012; 20: 1275-1282
116. Saitou N, Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol.* 1987; 4: 406-425
117. Schonberg A, Theunert C, Li M, Stoneking M, Nasidze I. High-throughput sequencing of complete human mtDNA genomes from the Caucasus and West Asia: high diversity and demographic inferences. *Eur J Hum Genet.* 2011; 19(9): 988-994
118. Seielstad M, Yuldasheva N, Singh N, Underhill P, Oefner P, Shen P, Wells RS. A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the Americas. *Am J Hum Genet.* 2003;73: 700-705
119. Semino O, Magri C, Benuzzi G, Lin AA, Al-Zahery N, Battaglia V, Maccioni L, Triantaphyllidis C, Shen P, Oefner PJ, Zhivotovsky LA, King R, Torroni A, Cavalli-Sforza LL, Underhill PA, Santachiara-Benerecetti AS. Origin, diffusion, and differentiation of Y-chromosome haplogroups E and J: inferences on the

- neolithization of Europe and later migratory events in the Mediterranean area. *Am J Hum Genet.* 2004; 74: 1023-1034
120. Sharma S, Rai E, Bhat AK, Bhanwer AS, Bamezai RN. A novel subgroup Q5 of human Y-chromosomal haplogroup Q in India. *BMC Evol Biol.* 2007; 7: 232
 121. Shi H, Dong YL, Wen B, Xiao CJ, Underhill PA. Y-chromosome evidence of southern origin of the East Asian-specific haplogroup O3-M122. *Am J Hum Genet.* 2005; 77: 408-419
 122. Shi H, Qi X, Zhong H, Peng Y, Zhang X, Ma RZ, Su B. Genetic evidence of an East Asian origin and paleolithic northward migration of Y-chromosome haplogroup N. *PLoS One.* 2013; 20;8(6): e66102
 123. Skaletsky H, Kuroda-Kawaguchi T, Minx PJ, Cordum HS, Hillier L, Brown LG, Repping S, Pyntikova T, Ali TJ, Bieri T, Chinwalla A, Delehaunty A, Delehaunty K, Du H, Fewell G, Fulton L, Fulton R, Graves T, Hou S-F, Latrielle P, Leonard S, Mardis E, Maupin R, McPherson J, Miner T, Nash W, Nguyen C, Ozersky P, Pepin K, Rock S, Rohlfsing T, Scott K, Schultz B, Strong C, Tin-Wollam A, Yang S-P, Waterston RH, Wilson RK, Rozen S, Page DC. The male-specific region of the human Y chromosome is a mosaic of discrete sequence classes. *Nature.* 2003; 423: 825-837
 124. Soares P, Ermini L, Thomson N, Mormina M, Rito T, Röhl A, Salas A, Oppenheimer S, Macaulay V, Richards MB. Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock. *Am J Hum Genet.* 2009; 84(6): 740-759
 125. Su B, Xiao J, Underhill P, Deka R, Zhang W, Akey J, Huang W. Y-Chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last ice age. *Am J Hum Genet.* 1999; 65: 1718-1724
 126. Thomas MG, Skorecki K, Ben-Ami H, Parfitt T, Bradman N, Goldstein DB. A genetic date for the origin of Old Testament Priests. *Nature.* 1998; 394: 138-140
 127. Thomas MG, Parfitt T, Weiss DA, Skorecki K, le Roux M, Bradman N, Goldstein DB. Y chromosomes traveling south: the Cohen modal haplotype and the origins of the Lemba - The "Black Jews of Southern Africa". *Am J Hum Genet.* 2000; 66: 674-686
 128. Thomson R, Pritchard JK, Shen P, Oefner PJ, Feldman MW. Recent common ancestry of human Y chromosomes: evidence from DNA sequence data. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2000; 97: 7360-7365
 129. Tilford CA, Kuroda-Kawaguchi T, Skaletsky H, Rozen S, Brown LG, Rosenberg M, McPherson JD, Wylie K, Sekhon M, Kucaba TA, Waterston RH, Page DC. A physical map of the human Y chromosome. *Nature.* 2001; 409: 943-945

130. Torroni A, Rengo C, Guida V, Cruciani F, Sellitto D, Coppa A, Calderon FL, Simionati B, Valle G, Richards M, Macaulay V, Scozzari R. Do the four clades of the mtDNA haplogroup L2 evolve at different rates? *Am J Hum Genet.* 2001; 69(6): 1348-1356
131. Trust LA. *Genstat Software Version 5 Release 3.2 for Windows NT (Software for Statistical Analysis)*. Rothamstead Agricultural Station, 1995
132. Underhill PA, Jin L, Lin AA, Mehdi SQ, Jenkins T, Vollrath D, Davis RW, Cavalli-Sforza LL, Oefner PJ. Detection of numerous Y chromosome biallelic polymorphisms by denaturing high performance liquid chromatography. *Genome Res.* 1997; 7: 996-1005
133. Underhill PA, Shen P, Lin AA, Jin L, Passarino G, Yang WH, Kauffman E, Bonn  Tamir B, Bertranpetit J, Francalacci P, Ibrahim M, Jenkins T, Kidd JR, Mehdi SQ, Seielstad MT, Wells RS, Piazza A, Davis RW, Feldman MW, Cavalli-Sforza LL, Oefner PJ. Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nat Genet.* 2000; 26: 358–361
134. Underhill PA and Kivisild T. Use of Y Chromosome and Mitochondrial DNA Population Structure in Tracing Human Migrations. *Annu Rev Genet.* 2007; 41: 539-564
135. Underhill PA, Myres NM, Rootsi S, Metspalu M, Zhivotovsky LA, King RJ, Lin AA, Chow CE, Semino O, Battaglia V, Kutuev I, J rve M, Chaubey G, Ayub Q, Mohyuddin A, Mehdi SQ, Sengupta S, Rogaev EI, Khusnutdinova EK, Pshenichnov A, Balanovsky O, Balanovska E, Jeran N, Augustin DH, Baldovic M, Herrera RJ, Thangaraj K, Singh V, Singh L, Majumder P, Rudan P, Primorac D, Villems R, Kivisild T. Separating the post-Glacial coancestry of European and Asian Y chromosomes within haplogroup R1a. *Eur J Hum Genet.* 2010; 18(4): 479-484
136. van Oven M. and Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Human Mutation.* 2009; 30(2): E386-E394
137. Weale ME, Yepiskoposyan L, Jager RF, Hovhannisyan N, Khudoyan A, Burbage-Hall O, Bradman N, Thomas MG. Armenian Y chromosome haplotypes reveal strong regional structure within a single ethno-national group. *Hum Genet.* 2001; 109: 659-674
138. Wen B, Xie X, Gao S, Li H, Shi H. Analyses of genetic structure of Tibeto-Burman populations reveals sex-biased admixture in southern Tibeto- Burmans. *Am J Hum Genet.* 2004; 74:856-865

139. Wilson JF, Weiss DA, Richards M, Thomas MG, Bradman N, Goldstein DB. Genetic evidence for different male and female roles during cultural transitions in the British Isles. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2001; 98: 5078-5083
140. Yakimov VP. New materials of Skeletal Remains of Ancient Peoples in Soviet Union. In: L-K. Kongisson, ed. *Current argument on Early Man*. The Royal Swedish Academy of Sciences. Exeter: Pergamon Press, 1980
141. Y Chromosome Consortium. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups. *Genome Res*. 2002; 12: 339-348
142. Yepiskoposyan LM, Oganesyanyan NA, Khudoyan AT. Variation in Short Tandem Repeats of Human Y Chromosome. *Russian Journal of Genetics*. 2001; 37(8): 926-931
143. Yunusbayev B, Metspalu M, Järve M, Kutuev I, Rootsi S, Metspalu E, Behar DM, Varendi K, Sahakyan H, Khusainova R, Yepiskoposyan L, Khusnutdinova EK, Underhill PA, Kivisild T, Villems R. The Caucasus as an asymmetric semipermeable barrier to ancient human migrations. *Mol Biol Evol*. 2012; 29(1): 359-365
144. Zalloua PA, Xue Y, Khalife J, Makhoul N, Debiante L, Platt DE, Royyuru AK, Herrera RJ, Hernanz DF, Blue-Smith J, Wells RS, Comas D, Bertranpetit J, Tyler-Smith C; Genographic Consortium. Y-chromosomal diversity in Lebanon is structured by recent historical events. *Am J Hum Genet*. 2008a; 82(4): 873-882
145. Zalloua PA, Platt DE, El Sibai M, Khalife J, Makhoul N, Haber M, Xue Y, Izaabel H, Bosch E, Adams SM, Arroyo E, López-Parra AM, Aler M, Picornell A, Ramon M, Jobling MA, Comas D, Bertranpetit J, Wells RS, Tyler-Smith C; Genographic Consortium. Identifying genetic traces of historical expansions: Phoenician footprints in the Mediterranean. *Am J Hum Genet*. 2008b; 83(5): 633-642
146. Zhang F, Su B, Zhang YP, Jin L. Genetic studies of human diversity in East Asia. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2007; 362: 987-995