

# ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ВИДА *HOMO SAPIENS* В СВЕТЕ НОВЫХ ДАННЫХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

А.Г. Козинцев

*Музей антропологии и этнографии РАН, Санкт-Петербург*

Приводится обзор новейших популяционно-генетических фактов, дающих информацию о ранней эволюционной истории вида *Homo sapiens*. До конца XX в. казалось, что эти факты (относившиеся в основном к быстро эволюционирующим гаплоидным полоспецифичным локусам – мтДНК и нерекombинирующему участку Y хромосомы) однозначно подтверждают теорию, согласно которой сапиенсы, расселяясь из Африки, вытеснили из Евразии своих предшественников – архаических гоминидов, не смешиваясь с ними. Собранные в последние годы данные о медленно эволюционирующих локусах ядерного генома заставляют пересмотреть прежние взгляды и допустить возможность ассимиляции архаических гоминидов сапиенсами. До недавнего времени древние аллели возрастом до 2 млн лет, характерные лишь для одного континента, обнаруживались только в Африке (приводятся данные о шести таких аллелях). Это не противоречит моноцентризму, так как может свидетельствовать о сложности генетического состава предковой группы африканских сапиенсов. Однако недавно обнаружен локус, древнейший аллель которого (*RRM2P4*) представлен лишь в Юго-Восточной Азии. Это, видимо, указывает на позднюю ассимиляцию сапиенсами архаических гоминидов данного региона. То же относится и к Европе. Генетические данные дают все больше свидетельств смешения неандертальцев с сапиенсами, на что указывают также палеоантропологические и археологические данные.

Ключевые слова: популяционная генетика, эволюция, сапиенсы, неандертальцы, моноцентризм, мультирегионализм, теория ассимиляции

Взгляды на эволюцию вида *Homo sapiens* различаются в зависимости от того, как те или иные исследователи оценивают возраст последнего общего предка человеческих рас и как они решают вопрос о метисации сапиенсов с архаическими представителями рода *Homo*. Полярно противоположные позиции представлены узкой версией теории моноцентризма и теорией мультирегионализма.

Согласно узкой версии теории моноцентризма, последний общий предок всех современных человеческих групп жил менее 200 тыс. лет назад в Африке и относился к современному анатомическому типу. В интервале 70–60 тыс. лет назад его потомки начали колонизовать иные континенты, вытесняя оттуда архаических гоминидов и не смешиваясь с ними. Более ранние группы рода *Homo*, жившие за пределами Африки, согласно этой теории, представляют собой тупиковые ветви. К тупиковым ветвям причисляются не только все архаические гоминиды Евразии, принадлежащие, по мнению моноцентристов, к отдельным видам, но, возможно, даже прогрессивные ближневосточные формы типа Схул и Кафзех, древ-

ность которых около 100 тыс. лет [Lahr, Foley, 1998; Stringer, 2002]. Действительно, более поздние даты ближневосточных неандертальцев по сравнению с сапиенсами заставляют думать, что сапиентные мигранты первой волны из Африки были вытеснены с Леванта неандертальцами, проникшими туда из Европы [Kaufman, 2001].

Важнейшим аргументом в пользу узкой версии моноцентризма служит малая эволюционная глубина (менее 200 тыс. лет) генетической изменчивости быстро эволюционирующих полоспецифичных гаплоидных локусов – мтДНК и нерекombинирующего участка Y хромосомы. Согласно новейшим версиям теории «африканской Евы», время коалесценции (схождения) матрилиний мтДНК составляет от 136 тыс. [Briggs et al., 2009] до 190 тыс. лет назад [Oppenheimer, 2009]. Соответствующая оценка времени существования «африканского Адама», т.е. времени коалесценции патрилиний Y хромосомы – всего лишь 90 тыс. лет [Thomson, 2000] или даже 59 тыс. лет [Underhill et al., 2001]. Цифры, относящиеся к Y хромосоме, возможно, занижены [см.: Karafet et al., 2008], однако результаты анализа аутосомных микросател-

литных маркеров также указывают на весьма небольшую древность последнего общего африканского предка человеческих групп – 71–141 тыс. лет [Zhivotovsky et al., 2003].

Как и следует ожидать в соответствии с моноцентрической теорией, внутригрупповая генетическая изменчивость максимальна в Восточной Африке. Анализ микросателлитных локусов обнаруживает четкий градиент убывания гетерозиготности по мере удаления от этого района; последовательное снижение внутригрупповой изменчивости отмечается и по краниометрическим признакам [Prugnolle et al., 2005; Manica et al., 2007]. Данные о мтДНК, в частности отсутствие «восточно-евразийской» гаплогруппы М на Ближнем Востоке, заставляют генетиков считать, что маршрут миграции ранних сапиенсов из Африки пролегал не через Суэцкий перешеек, а через Бабель-Мандеб, по южному берегу Аравии и далее на восток вдоль южного побережья Азии [Metspalu et al., 2006; Oppenheimer, 2009; Stanyon et al., 2009]. Палеоантропологические данные соответствуют теории моноцентризма: древнейшие останки сапиенсов найдены в Эфиопии и имеют древность от 150 тыс. лет (Херто) [White et al., 2003] до 195 тыс. лет (Омо) [McDougall et al., 2008].

Согласно противоположной концепции – мультирегионалистской – срок, отделяющий современные человеческие расы от их последнего общего предка, на порядок больше – около 2 млн лет. Согласно этой версии, разные человеческие расы ведут происхождение от разных групп архаических гоминидов. А так как все современное человечество представляет собой единый вид, то и все древние группы рода *Homo*, как считают мультирегионалисты, принадлежали к тому же виду (*Homo sapiens*) либо, в крайнем случае, представляли собой сингамеон<sup>1</sup>. Поскольку род *Homo* признается монотипическим, существование тупиковых ветвей в его истории фактически отрицается, и все архаические гоминиды, включая азиатских эректусов и неандертальцев, оказываются в той или иной степени предковыми по отношению к современному человеку [Wolpoff et al., 2001].

Вариантом мультирегионализма является гипотеза В. Эсварана, полагающего, что распространение сапиентной морфологии из африканского центра начиная со времени около 100 тыс. лет назад происходило не путем миграций, а путем волнообразной диффузии под действием отбора [Eswaran, 2002; Eswaran et al., 2005]. Такая мо-

дель предполагает принадлежность всех популяций, независимо от их морфологии (архаической или современной), к единому виду. Компромиссом между моноцентризмом и мультирегионализмом является теория ассимиляции, согласно которой миграция сапиенсов из Африки сопровождалась смешением их с архаическими гоминидами иных континентов [Smith et al., 1989]. Эта теория очень близка к широкому моноцентризму Я.Я. Рогинского [Рогинский, 1949].

В пользу мультирегионализма свидетельствует выявленная археологами преемственность в развитии палеолитических индустрий в целом ряде регионов Евразии. К востоку от «линии Мо-виуса» преемственность исчисляется временем проникновения сюда первых гоминидов почти 2 млн лет назад, к западу от этой линии – временем ашельской миграции с Ближнего Востока 450–350 тыс. лет назад [Деревянко, 2005]. Среди генетиков наиболее активным мультирегионалистом является А. Темплтон, который упрекает сторонников теории «африканских Адама и Евы» в том, что они используют данные лишь о наиболее быстро эволюционирующих локусах и игнорируют эволюционные события (в частности, миграции архаических гоминидов из Африки), предшествующие последней миграции сапиенсов и также оставившие следы в современном человеческом геноме [Templeton, 2005, 2007]. Таких миграций Темплтон насчитывает две. Первая произошла 1.9 млн лет назад, вторая – 400–800 тыс. лет назад. Миграция сапиенсов была лишь третьей, причем она сопровождалась смешением с евразийскими потоками мигрантов предшествующих волн.

Сравнительно недавно у А. Темплтона было довольно мало сторонников среди генетиков. Но начиная с конца XX в. стали накапливаться факты, относящиеся к ядерному геному и свидетельствующие о том, что наследие архаических гоминидов в генофонде современного человечества прослеживается вполне отчетливо. Время коалесценции линий, контролируемых ядерной ДНК, в среднем 459 тыс. лет назад [Green et al., 2006]. По некоторым медленно эволюционирующим локусам оно оценивается в 2 млн лет и более.

Но как интерпретировать эти длительные сроки, некоторые из которых превышают срок существования вида *Homo sapiens*, по крайней мере, в моноцентрическом его понимании? Быть может, малая эволюционная глубина быстро эволюционирующих полоспецифичных локусов свидетельствует лишь об их малой разрешающей способности [Weaver, Roseman, 2008]? Но и анализ аутосомных локусов приводит к выводу, что общий предок человеческих рас жил не более 150 тыс.

<sup>1</sup> О сапиенсах и неандертальцах как о сингамеоне см.: Holliday, 2006.

лет назад [Zhivotovsky et al., 2003]. Видимо, необходим компромисс между крайними позициями. Таким компромиссом и является теория ассимиляции (или широкого моноцентризма), допускающая, что хотя корень родословного древа человечества расположен неглубоко, отдельные ветви этого древа могли на ранних этапах срастаться с ветвями, которые древнее корня.

В самом деле, некоторые генетики полагают, что чрезвычайно высокая дивергенция гаплотипов медленно эволюционирующих локусов в сочетании с сильной неравновесностью по сцеплению исключает полное вытеснение сапиентными мигрантами из Африки архаических гоминидов Евразии и свидетельствует о сравнительно поздней ассимиляции [Garrigan et al., 2005; Garrigan, Hammer, 2008]. В. Эсваран и его соавторы утверждают, что следы такой ассимиляции прослеживаются в 80% локусов ядерного генома [Eswaran et al., 2005]. По мнению же других генетиков, значительная эволюционная глубина изменчивости этих локусов свидетельствует не столько об ассимиляции, сколько о том, что предковая африканская группа сапиенсов была не маленькой и однородной, как казалось на основании быстро эволюционирующих локусов, а большой и подразделенной. В ее сложении, возможно, участвовали разные группы архаических гоминидов Африки [Fagundes et al., 2007, 2008].

Решение спора зависит от того, в каких именно человеческих группах сохраняется наследие ранних представителей рода *Homo*. Если только в африканских, то это не противоречит моноцентризму, так как именно про обитателей данного континента (и только про них) можно сказать, что они «ниоткуда не пришли», поскольку их предки жили здесь всегда. Если же генетическое наследие архаических гоминидов обнаружится и на иных континентах, то это будет решающим аргументом против узкой версии моноцентризма, отрицающей метисацию ранних сапиенсов, мигрировавших из Африки, с архаическими гоминидами Евразии.

До недавнего времени древнейшие варианты, специфичные только для одного континента, обнаруживались исключительно в Африке. Среди них имеются и X-сцепленные, и аутосомные. К первым относятся аллель, кодирующий один из типов пируватдегидрогеназы – PDHA1. Его древнейший африканский вариант отделился от прочих около 1.9 млн лет назад [Harris, Hay, 1999]. Такова же древность африканского варианта Xp21.1 [Garrigan et al., 2005] и одного из сегментов (также специфически африканского) гена дистрофина – *dys44* [Labuda, 2000]. Возраст афри-

канских же вариантов генов ZFX и Xq13.3 оценивается соответственно в 1.1 млн лет [Jaruzelska et al., 1999; Labuda, 2000] и 0.5 млн лет [Kaessman et al., 1999]. К древнейшим чисто африканским аутосомным вариантам относится один из сегментов гена бета-глобина древностью 0.8 млн лет [Harding, 1997].

Недавно, однако, найден X-сцепленный локус, обнаруживающий иную картину географической изменчивости. Его фрагмент – псевдоген 4 участка M2 рибонуклеотид-редуктазы – RRM2P4 [Hammer et al., 2004; Garrigan et al., 2005; Cox et al., 2008]. Время схождения ветвей его филогенетического древа – 2.3 млн лет – эпоха, близкая к той, когда возникли и распространились из Африки в Евразию первые представители вида *Homo erectus*. Один из древнейших гаплотипов RRM2P4 представлен и в Африке, и в Евразии, тогда как другой – исключительно в Юго-Восточной Азии. Эти гаплотипы различаются пятью мутациями, причем все пять фиксированы. На сегодняшний день это единственный локус, генеалогическое древо которого имеет азиатский корень.

Судя по полному неравновесию по сцеплению (отсутствию следов рекомбинации), наиболее вероятное объяснение столь необычной картины – поздняя гибридизация сапиенсов с архаическими гоминидами Юго-Восточной Азии. Это произошло, по-видимому, не раньше 50 тыс. лет назад, т.е. времени, когда мигранты из Африки достигли данного региона. Следы более ранних контактов были бы, скорее всего, уничтожены рекомбинацией. Естественный отбор не мог привести к такому результату, так как речь идет о некодирующем участке ДНК. Гибридизация сапиенсов с эректусами или их потомками подтверждается и сохранением архаических черт в строении черепа поздних гоминидов Южной Пацифики типа Уилланда и Кау Суомп, живших в самом финале позднего плейстоцена или даже в начале голоцена [Curnoe, 2007].

Интересна в этой связи и морфология черепа более ранних (среднеплейстоценовых) гоминидов Восточной Азии типа Дали и Цзиннюшань, возраст которых – 200–280 тыс. лет [Wu, Poirier, 1995. P. 114–122]. Хотя этих гоминидов нельзя считать сапиенсами, они явно прогрессивнее восточноазиатских эректусов и скорее всего должны быть отнесены к виду *Homo heidelbergensis* [Зубов, 2004. С. 229–233]. Если смешению сапиенсов – мигрантов из Африки – с архаическими гоминидами иных континентов способствовала более «прогрессивная» внешность последних [Козинцев, 1997], то не исключено, что потомки гоминидов типа Дали и Цзиннюшань и были теми,

кто внес архаический азиатский компонент в генофонд современного человечества.

Не менее интересна ситуация в Европе, где вопрос об ассимиляции неандертальцев сапиенсами продолжает вызывать оживленные споры. Еще недавно казалось, что свидетельства такой ассимиляции в археологических [Аникович, 2005] и палеоантропологических материалах [Homo sungirensis., 2000. P. 193–215, 267, 345–348; Wolpoff et al., 2004; Smith et al., 2005; Zilhão, 2006; Soficaru et al., 2007], противоречат генетическим данным. В самом деле мтДНК, извлеченная из сунгирских останков, оказалась человеческой, а генетики не обнаружили никаких следов смешения между сапиенсами и неандертальцами ни по мтДНК [Currat, Excoffier, 2004; Serre et al., 2004], ни по Y хромосоме [Krause et al., 2007]. Однако наличие древней мтДНК в костях сунгирских гоминидов было затем оспорено [Ovchinnikov, Goodwin, 2003], а ведущие палеогенетики высказали крайний пессимизм по поводу возможности отличить древнюю мтДНК человеческого типа от современной, попадающей в образцы в виде примеси [Pääbo et al., 2004].

Секвенирование огромного (более 1 млн пар оснований) участка ДНК неандертальца древностью 38 тыс. лет из пещеры Виндия (Хорватия) заставило Сванте Паабо и его коллег пересмотреть свой прежний вывод об отсутствии следов смешения между неандертальцами и сапиенсами. Исходя из несоответствия между значительной древностью (около 0.5 млн лет) расхождения неандертальской и сапиентной ветвей, с одной стороны, и большим числом (около 30%) специфически сапиентных генов у неандертальцев, с другой, они предположили, что смешение имело место [Green et al., 2006]. А поскольку неандертальская X хромосома обнаруживает более высокий уровень дивергенции по сравнению с аутозомами, генный поток, по их мнению, шел именно в том направлении, в каком это и можно было предсказать исходя из здравого смысла – от сапиентных мужчин к неандертальским женщинам [Там же].

Возможно, впрочем, что эти выводы были преждевременными. Выводы другого исследования, вышедшего в другом ведущем журнале в том же году, совсем иные: по данным о секвенировании гораздо меньшего по размерам участка неандертальской ДНК, смешение с сапиенсами не прослеживается, вернее, его уровень был в любом случае ниже 20% [Noonan et al., 2006]. Как ни странно, среди авторов – те же С. Паабо и его ближайший сотрудник Й. Краузе, которые являются соавторами вышеупомянутой работы, опубли-

кованной одновременно. Эти расхождения вызвали недоуменную реакцию других генетиков, по мнению которых, на выводы Р. Грина и его коллег могла повлиять примесь современной ДНК в изученном образце [Wall, Kim, 2007]. Авторы признали обоснованность критики [Green et al., 2009]. Однако согласно вычислениям В. Планьоля и того же Дж. Уолла, который указал на методические просчеты Грина и его соавторов, размер неандертальской примеси у европейцев составляет не менее 5%, причем вывод этот сделан на основании анализа уже не древней, а современной ДНК [Plagnol, Wall, 2006].

Так или иначе, сегодня уже нельзя исключить, что противоречие между данными палеоантропологии и археологии, с одной стороны, и генетики, с другой – мнимое. Варианты разрешения этого противоречия я обсуждал еще до того, как новые факты заставили палеогенетиков усомниться в их прежних взглядах [Козинцев, 2004].

Не исключено, что обмен генами (если он все-таки происходил) был двусторонним. Согласно одной из гипотез, именно от неандертальцев сапиенсы получили селективно выгодную гаплогруппу D гена микроцефалина, регулирующего размеры мозга в период роста. Полагают, что это произошло поздно (около 37 тыс. лет назад), хотя древность самой гаплогруппы – не менее 1 млн лет, причем в Евразии она встречается значительно чаще, чем в Африке [Evans et al., 2006; Hawks et al., 2008]. Сходная гипотеза выдвинута и относительно селективно выгодного аллеля H2, кодирующего один из вариантов тау-белка. Полагают, что этот аллель, защищающий от нейродегенеративных заболеваний, появился в человеческих популяциях (только европеоидных) в интервале от 30 до 10 тыс. лет назад, а следовательно, также мог быть получен от неандертальцев [Hardy et al., 2005].

А вот наличие «языкового гена» FOXP2 у неандертальцев<sup>2</sup> разные генетики объясняют по-разному: одни – присутствием его у общего предка [Krause et al., 2007; Ptak et al., 2009], другие – интрогрессией [Coop et al., 2008]. В любом случае неандертальцы, видимо, владели речью, что, конечно, облегчало ассимиляцию их сапиенсами.

Быть может, наличием речи и культуры вызвано и то, что генетическая изменчивость у современных людей и неандертальцев ниже, чем у человекообразных обезьян, несмотря на большую

<sup>2</sup> Вывод сделан на основании анализа ДНК у двух неандертальских мужчин из пещеры Эль-Сидрон (Испания).

численность [Premo, Hublin, 2009]. Речь и культура, приведшие к замене видоспецифичной поведенческой нормы множеством культурно-специфичных норм, способствовали подразделенности вида, что снижало генетическую изменчивость.

Я признателен Л.Б. Вишняцкому за плодотворное обсуждение проблем, затронутых в данном обзоре.

## Библиография

Аникович М.В. Сунгирь в культурно-историческом контексте и проблема становления современного человечества // Археология, этнография и антропология Евразии. 2005. № 2 (22). С. 37–47.

Деревянко А.П. Древнейшие миграции человека в Евразии и проблема формирования верхнего палеолита // Археология, этнография и антропология Евразии. 2005. № 2 (22). С. 22–36.

Зубов А.А. Палеоантропологическая родословная человека. М.: б/и, 2004.

Козинцев А.Г. Переход от неандертальцев к людям современного типа в Европе: Эволюция путем полового отбора? // Человек заселяет планету Земля. М.: Ин-т географии РАН, 1997. С. 109–114.

Козинцев А.Г. Сунгирь: Старый спор, новые аргументы // Археология, этнография и антропология Евразии. 2004. № 1(17). С. 19–27.

Рогинский Я.Я. Теории моноцентризма и полицентризма в проблеме происхождения современного человека. М.: Изд-во МГУ, 1949.

*Homo sungirensis*: Верхнепалеолитический человек: Экологические и эволюционные аспекты исследования. М.: Научный мир, 2000.

Briggs A.W., Good J.M., Green R.E., Krause J., Maricic T., Stenzel U., Lalueza-Fox C., Rudan P., Braiković D., Kučan Z., Gušić I., Schmitz R., Doronichev V.B., Golovanova L.V., de la Rasilla M., Fordea J., Rosas A., Pääbo S. Targeted retrieval and analysis of five Neandertal mtDNA genomes // *Science*. 2009. Vol. 325. N 5938. P. 318–321.

Coop G., Bullaughey K., Luca F., Przeworski M. The timing of selection at the human *FOXP2* gene // *Molecular Biology and Evolution*. 2008. Vol. 25. N 7. P. 1257–1259.

Cox M.P., Mendez F.L., Karafet T.M., Pilkington M.M., Kingan S.B., Destro-Bisol G., Strassmann B.I., Hammer M.F. Testing for archaic hominin admixture on the X chromosome: Model likelihoods for the modern human *RRM2P4* region from summaries of genealogical topology under the structured coalescent // *Genetics*. 2008. Vol. 178. N 1. P. 427–437.

Curnoe D. Modern human origins in Australasia: Testing the predictions of competing models // *Homo*. 2007. Vol. 58. N 2. P. 117–157.

Currat M., Excoffier L. Modern humans did not admix with Neanderthals during their range expansion into Europe // *Public Library of Science, Biology*. 2004. Vol. 2. N 12. P. 2264–2274.

Eswaran V. A diffusion wave out of Africa: The mechanism of the modern human revolution? // *Current Anthropology*. 2002. Vol. 43. N 5. P. 748–774.

Eswaran V., Harpending H., Rogers A.R. Genomics refutes an exclusively African origin of humans // *J. of Human Evolution*. 2005. Vol. 49. N 1. P. 1–18.

Evans P.D., Mekel-Bobrov N., Vallender E.J., Hudson R.R., Lahn B.T. Evidence that the adaptive allele of the brain size gene *microcephalin* introgressed into *Homo sapiens* from an archaic *Homo* lineage // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 2006. Vol. 103. N 48. P. 18178–18183.

Fagundes N.J.R., Ray N., Beaumont M., Neuenschwander S., Salzano F.M., Bonatto S.L., Excoffier L. Statistical evaluation of alternative models of human evolution // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 2007. Vol. 104. N 45. P. 17614–17619.

Fagundes N.J.R., Ray N., Beaumont M., Neuenschwander S., Salzano F.M., Bonatto S.L., Excoffier L. Reply to Garrigan and Hammer: Ancient lineages and assimilation // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 2008. Vol. 105. N 2. P. E4.

Garrigan D., Hammer M.F. Ancient lineages in the genome: A response to Fagundes et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 2008. Vol. 105. N 2. P. E3.

Garrigan D., Mobasher Z., Kingan S.B., Wilder J.A., Hammer M.F. Deep haplotype divergence and long-range linkage disequilibrium at *Xp21.1* provide evidence that humans descend from a structured ancestral population // *Genetics*. 2005. Vol. 170. N 4. P. 1849–1856.

Green R.E., Briggs A.W., Krause J., Prüfer K., Burbano H.A., Siebauer M., Lachmann M., Pääbo S. The Neandertal genome and ancient DNA authenticity // *The European Molecular Biology Organization Journal*. 2009. Vol. 28. N 17. P. 2494–2502.

Green R.E., Krause J., Ptak S.E., Ronan M.T., Simons J.F., Du L., Egholm M., Rothberg J.M., Paunovic M., Pääbo S. Analysis of one million base pairs of Neandertal DNA // *Nature*. 2006. Vol. 444. N 7117. P. 330–336.

Hammer M.F., Garrigan D., Wood E., Wilder J.A., Mobasher Z., Bigham A., Krenz J.G., Nachman M.W. Heterogeneous patterns of variation among multiple human X-linked loci: The possible role of diversity-reducing selection in non-Africans // *Genetics*. 2004. Vol. 167. N 4. P. 1841–1853.

Harding R.M., Fullerton S.M., Griffiths R.C., Bond J., Cox M.J., Schneider J.A., Moulin D.S., Clegg J.B. Archaic African and Asian lineages in the genetic diversity of modern humans // *American Journal of Human Genetics*. 1997. Vol. 60. N 4. P. 772–789.

Hardy J., Pittman A., Myers A., Gwinn-Hardy K., Fung H.C., de Silva R., Huttin M., Duckworth J. Evidence suggesting that *Homo neanderthalensis* contributed the H2 MAPT haplotype to *Homo sapiens* // *Biochemical Society Transactions*. 2005. Vol. 33. N 4. P. 582–585.

Harris E.E., Hey J. X chromosome evidence for ancient human histories // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 1999. Vol. 96. N 6. P. 3320–3324.

Hawks J., Cochran G., Harpending H.C., Lahn B.T. A genetic legacy from archaic *Homo* // *Trends in Genetics*. 2008. Vol. 24. N 1. P. 19–23.

- Holliday T.W. Neanderthals and modern humans: An example of mammalian syngameon? // Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives (eds. Harvati K., Harrison T.). New York: Springer, 2006. P. 289–306.
- Jaruzelska J., Zietkiewicz E., Batzer M., Cole D.E.C., Moisan J.-P., Scozzari R., Tavaré S., Labuda D. Spatial and temporal distribution of the neutral polymorphism in the last ZFX intron: Analysis of the haplotype structure and genealogy // Genetics. 1999. Vol. 152. N 3. P. 1091–1101.
- Kaessman K., Heisig F., von Haeseler A., Pääbo S. DNA sequence variation in a non-coding region of low recombination on the human X chromosome // Nature Genetics. 1999. Vol. 22. N 1. P. 78–81.
- Karafet T.M., Mendez F.L., Meilerman M.B., Underhill P.A., Zegura S.L., Hammer M.F. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree // Genome Research. 2008. Vol. 18. N 5. P. 830–838.
- Kaufman D. Comparisons and the case for interaction among Neanderthals and early modern humans in the Levant // Oxford Journal of Archaeology. 2001. Vol. 20. N 3. P. 219–240.
- Krause J., Lalueza-Fox C., Orlando L., Enard W., Green R.E., Burbano H.A., Hublin J.-J., Hänni C., Fortea J., de la Rasilla M., Bertranpetit J., Rosas A., Pääbo S. The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals // Current Biology. 2007. Vol. 17. N 21. P. 1908–1912.
- Labuda D., Zietkiewicz E., Yotova V. Archaic lineages in the history of modern humans // Genetics. 2000. Vol. 156. N 2. P. 799–808.
- Lahr M., Foley R.A. Towards a theory of modern human origins: Geography, demography, and diversity in recent human evolution // Yearbook of Physical Anthropology. 1998. Vol. 41. P. 137–176.
- Oppenheimer S. The great arc of dispersals of modern humans: Africa to Australia // Quaternary International. 2009. Vol. 202. N 1-2. P. 2–13.
- Ovchinnikov I.V., Goodwin W. Ancient human DNA from Sungir? // Journal of Human Evolution. 2003. Vol. 44. N 3. P. 389–392.
- McDougall I., Brown F.H., Fleagle J.G. Sapropels and the age of hominins Omo I and II, Kibish, Ethiopia // Journal of Human Evolution. 2008. Vol. 55. N 3. P. 409–420.
- Manica A., Amos W., Balloux F., Hanihara T. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotype variation // Nature. 2007. Vol. 448. N 7151. P. 346–348.
- Metspalu M., Kivisild T., Bandelt H.-J., Richards M., Villems R. The pioneer settlement of modern humans in Asia // Human Mitochondrial DNA and the Evolution of *Homo sapiens* / Eds. Macaulay V., Richards M. Berlin – Heidelberg: Springer Verlag, 2006 (Nucleic Acids and Molecular Biology. Vol. 18). P. 181–199.
- Noonan J.P., Coop G., Kudaravalli S., Smith D., Krause J., Alessi J., Chen F., Platt D., Pääbo S., Pritchard J.K., Rubin E.M. Sequencing and analysis of Neanderthal genomic DNA // Science. 2006. Vol. 314. N 5802. P. 1113–1118.
- Pääbo S., Poinar H., Serre D., Jaenicke-Despres V., Hebler J., Rohland N., Kuch M., Krause J., Vigilant L., Hofreiter M. Genetic analysis from ancient DNA // Annual Review of Genetics. 2004. Vol. 38. P. 645–679.
- Plagnol V., Wall J.D. Possible ancestral structure in human populations // Public Library of Science, Genetics. 2006. Vol. 2. N 7. P. 0972–0979.
- Premo L.S., Hublin J.-J. Culture, population structure, and low genetic diversity in Pleistocene hominins // Proceedings of the Academy of Sciences of USA. 2009. Vol. 106. N 1. P. 33–37.
- Prugnolle F., Manica A., Balloux F. Geography predicts neutral genetic diversity of human populations // Current Biology. 2005. Vol. 15. N 5. P. R159–R160.
- Ptak S.E., Enard W., Wiebe V., Ines H., Krause J., Lachmann M., Pääbo S. Linkage disequilibrium extends across putative selected sites in FOXP2 // Molecular Biology and Evolution. 2009. Vol. 26. N 10. P. 2181–2184.
- Serre D., Langaney A., Chech M., Teschler-Nicola M., Paunovic M., Mennecier P., Hofreiter M., Possnert G., Pääbo S. No evidence of Neandertal mtDNA contribution to early modern humans // Public Library of Science, Biology. 2004. Vol. 2. N 3. P. 0313–0317.
- Smith F.H., Falsetti A.B., Donnelly S.M. Modern human origins // Yearbook of Physical Anthropology. 1989. Vol. 32. P. 35–68.
- Smith F.H., Janković I., Karavanić I. The assimilation model of modern human origins in Europe and the extinction of Neandertals // Quaternary International. 2005. Vol. 137. N 1. P. 7–19.
- Soficaru A., Petrea C., Doboş A., Trinkaus E. The human cranium from the Peştera Cioclovina Uscată, Romania // Current Anthropology. 2007. Vol. 48. N 4. P. 611–619.
- Stanyon R., Sazzini M., Luiselli D. Timing the first human migration into Eastern Asia [электронный ресурс] // J. of Biology. 2009. Vol. 8:18. URL: <http://jbiol.com/content/8/2/18> (дата обращения: 22.10.2009).
- Stringer C.B. Modern human origins: Progress and prospects // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. 2002. Vol. 357. N 1420. P. 563–579.
- Templeton A.R. Haplotype trees and modern human origins // Yearbook of Physical Anthropology. 2005. Vol. 48. P. 33–59.
- Templeton A.R. Genetics and recent human evolution // Evolution. 2007. Vol. 61. N 7. P. 1507–1519.
- Thomson R., Pritchard J.K., Shen P., Oefner P.J., Feldman M.W. Recent common ancestry of human Y chromosomes: Evidence from DNA sequence data // Proceedings of the National Academy of Sciences of USA. 2000. Vol. 97. N 13. P. 7360–7365.
- Underhill P.A., Passarino G., Lin A.A., Shen P., Mirazón Lahr M., Foley R.A., Oefner P.J., Cavalli-Sforza L.L. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations // Annals of Human Genetics. 2001. Vol. 65. N 1. P. 43–62.
- Wall J.D., Kim S.K. Inconsistencies in Neanderthal genomic DNA sequences // Public Library of Science, Genetics. 2007. Vol. 3. N 10. P. 1862–1866.
- Weaver T.D., Roseman C.C. New developments in the genetic evidence for modern human origins // Evolutionary Anthropology. 2008. Vol. 17. N 1. P. 69–80.
- White T.D., Asfaw B., Degusta D., Gilbert H., Richards G.D., Suwa G., Howell F.C. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia // Nature. 2003. Vol. 423. N 6941. P. 742–747.

Wolpoff M.H., Hawks J., Frayer D., Hunley K. Modern human ancestry at the peripheries: A test of the replacement theory // *Science*. 2001. Vol. 291. N 5502. P. 293–297.

Wolpoff M.H., Mannheim B., Mann A., Hawks J., Caspari R., Rosenberg K.R., Frayer D.W., Gill G.W., Clark G. Why not the Neandertals? // *World Archaeology*. 2004. Vol. 36. N 4. P. 527–546.

Wu X., Poirier F.E. Human Evolution in China: A Metric Description of the Fossils and a Review of the Sites. N.Y.: Oxford University Press, 1995.

Zhivotovsky L.A., Rosenberg N.A., Feldman M.W. Features of evolution and expansion of modern humans, inferred from genomewide microsatellite markers // *American Journal of Human Genetics*. 2003. Vol. 72. N 5. P. 1171–1186.

Zilhão J. Neandertals and modern humans mixed, and it matters // *Evolutionary Anthropology*. 2006. Vol. 15, N 5. P. 183–195.

---

Контактные сведения:

Козинцев А.Г. Тел. (812) 272-5161,

e-mail: agkozintsev@gmail.com.

## THE EVOLUTIONARY HISTORY OF HOMO SAPIENS IN THE LIGHT OF POPULATION GENETICS

A.G. Kozintsev

*Museum of Anthropology and Ethnography, RAS, St.Petersburg*

*Recent population genetic data relevant for the early evolution of Homo sapiens are discussed. Until the late 1990s, these data, which mostly concerned the rapidly evolving sex-specific haploid loci such as mtDNA and the nonrecombining portion of Y chromosome, seemed to unambiguously support the Recent African Origin and Replacement theory. Evidence on slowly evolving loci of the nuclear genome, collected in the recent years, suggests that previous views should be revised, and that certain groups of the archaic members of the genus Homo were assimilated by anatomically modern humans. Until recently, continent-specific alleles whose evolutionary age approached 2 million years were found only in Africa (data on six such alleles are cited). This did not contradict the Recent African Origin and Replacement theory, suggesting only that the ancestral group of African Homo sapiens had a mixed ancestry. However, a recently discovered and likewise ancient allele RRM2P4 is present only in Southeast Asia. This apparently attests to the late assimilation of archaic humans of that region by anatomically modern migrants from Africa. The same applies to Europe. Recent genetic data suggest that hybridization between Neandertals and anatomically modern humans cannot be excluded, and the same is demonstrated by skeletal and archaeological evidence.*

*Key words: population genetics, evolution, anatomically modern humans, Neandertals, Recent African Origin, Multiregionalism, Assimilation Theory*