

ИСТОРИЧЕСКОЕ ОСВОЕНИЕ ЧЕЛОВЕКОМ НОВЫХ ТЕРРИТОРИЙ: РОЛЬ ДРЕВНИХ ПОПУЛЯЦИЙ АЗИИ В ЗАСЕЛЕНИИ АМЕРИКИ

Т.М. Карафет^{1,3}, С.Л. Зегура², М.Ф. Хаммер^{1,2}

¹ Подразделение биотехнологий Университета Аризоны, Тусон, США;

² Кафедра антропологии университета Аризоны, Тусон, США; ³ Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: tkarafet@email.arizona.edu

Заселение новых территорий, как правило, связано с событиями разного характера: массовыми миграциями вследствие изменений климата и среды обитания, активного приспособления человека к новым условиям существования и трансформациям в сфере материальной культуры. В настоящее время историю освоения человеком любого региона изучают совместными усилиями историки, археологи, антропологи и генетики. Это позволяет проследить биологическую и генетическую преемственность населения как с целью реконструкции хронологии освоения новых земель, так и формирования различных этнических групп.

Настоящая работа включает результаты исследования Y-хромосомы в Америке, Сибири и Средней Азии в свете первичного заселения Америки, последующих микроэволюционных процессов в популяциях ее коренных жителей и выявления потенциального истока палеоиндейской культуры. Предложенная нами модель заселения предполагает единую предковую популяцию в Средней Азии и Сибири для трех основных линий Y-хромосомы. Постоянные процессы разделения и слияния популяций, эффекты генетического дрейфа были наиболее важными генетическими факторами во время колонизации Америки. Скорость и характер миграций популяций человека, осваивающих новые территории, оценивались с использованием демографических данных, археологических находок и генетических результатов. Наша модель, описывающая различные микроэволюционные процессы, включает пять этапов: освоение человеком территории Северо-Востока Азии, заселение Берингии, начальное продвижение на север Американского континента, колонизация Северной и Южной Америки, смешение коренных народов Америки с пришлым населением после прихода первых европейцев.

Модели миграции в генетике

Нерекомбинантная часть Y-хромосомы (NRY) представляет одну из самых используемых генетических систем в популяционной и эволюционной генетике человека (Hammer, Zegura, 1996). Отсутствие рекомбинации, наличие многочисленных маркеров с низкой и высокой скоростью мутаций позволяют с большой точностью проследить миграционные события в истории популяций человека. Не следует, конечно, забывать, что реконструкция исторических событий, основанная на изучении современных популяций, часто приводит к неоднозначному толкованию полученных результатов. В данном контексте представляется важным определить концепцию миграции. В одной из своих работ Затмари

(Szathmary, 1993) продемонстрировала случай, когда концепция миграции как событие, а не процесс привела к явно упрощенной интерпретации данных при изучении заселения человеком Америки. Общее представление о миграции как о процессе (а не событии!) позволяет рассмотреть потенциально взаимодействующие эволюционные силы до, в ходе и после миграционных событий и, таким образом, привести к разработке более реалистичных моделей популяционной структуры человека в динамике.

Что понимается под термином «миграция»? Существуют две общие категории этого понятия: 1) поток генов или генная миграция и 2) истинное переселение популяций. Первая категория включает поток генов между подразделенными популяциями, или демами,

как правило, за счет брачного обмена. Этот процесс подробно охарактеризован в моделях популяционной генетики и эволюционной биологии. В своем большинстве эти модели предполагают относительно непрерывное заселение популяций в пространстве и фокусируются на предсказании изменения частот аллелей во времени. Допущение равновесия популяций в этих моделях не позволяет их использования в случаях переселения человека на большие расстояния. Другая категория моделей включает процессы перемещения популяций на очень большие расстояния. Особый интерес представляет широкое продвижение по незанятой территории с последовательным ее заселением – колонизацией. Очевидно, что процессы заселения играли ключевую роль в эволюции человека и являются одним из наиболее важных факторов в формировании генетической структуры популяций (Barbujani *et al.*, 1994; Cavalli-Sforza *et al.*, 1994; Hammer *et al.*, 1998; Lahr, Foley 1998; Hammer *et al.*, 2001; Jobling *et al.*, 2004). Однако вследствие сложности количественной характеристики таких процессов они плохо поддаются математическому моделированию (Harrison, Boyce, 1972; Templeton *et al.*, 1995).

Какие модели являются наиболее известными для характеристики заселения Америки? Широко цитируемая модель «blitzkrieg» колонизации Америки (Martin, 1973) предполагает очень быстрое (менее 1000 лет) заселение Америки охотниками ранней археологической культуры «Кловис» (Clovis), начиная со свободной от ледников территории Альберты в Канаде вплоть до Огненной Земли в Южной Америке. Очень быстрое заселение Америки, по Мартину, опирается на модель «почкования популяций» («budding deme» model), предложенную в 1957 г. Бёрдселлом (Birdsell, 1957) и подробно описанную Кавалли-Сфорца (Cavalli-Sforza, 1986). Эта модель характеризуется быстрым и последовательным разделением небольших групп численностью от 100 до 500 человек. Примерно 25 % от общего числа популяции образуют новую группу, которая передвигается вглубь новых территорий со скоростью 400 км за один цикл. За 50 лет такая дочерняя популяция достигает полного размера материнской колонии. Модель «почкования популяций» предусматривает механизм быстрого расселения человека на территории Аме-

рики так называемой «волной продвижения» (wave of advance) с максимальной плотностью мигрантов вдоль фронта волны (Fix, 2002). Эта модель опирается на предположение быстрого роста численности популяции при колонизации незаселенных территорий, характеризующихся обилием животных и птиц для охоты (Birdsell, 1957; Martin, 1973).

Альтернативная, так называемая береговая, модель, предполагающая заселение Америки вдоль береговой линии, была описана в серии работ Флэдмарка (Fladmark, 1978, 1979, 1983). После открытия хорошо датированной археологической стоянки Монте Верде (the Monte Verde site) в Чили, которая оказалась на тысячу лет старше культуры Кловис (Meltzer *et al.*, 1997), гипотеза Флэдмарка нашла новых сторонников (Koppel, 2003; Hall *et al.*, 2004). Андерсон и Джиллам (Anderson, Gillam, 2000) предложили вариацию береговой модели («leapfrog» – чехарда), согласно которой освоение новых земель в Америке происходило «прыжками». Подобно игре в чехарду, каждая новая территория заселялась людьми, проживающими позади пограничной популяции. Антони (Anthony, 1990) подчеркивал, что «прыжковая» модель позволяет преодолеть большие расстояния за довольно короткое время. Наиболее вероятно, что небольшая группа первопроходцев разведывала природные условия и ресурсы в новых необжитых местах, и лишь затем происходила массовая миграция на новые земли. Антони также предполагал возможность обратных миграций – событий, которые имеют важные генетические последствия, поскольку замедляют процессы генетического дрейфа.

Недавно Фикс (Fix, 2002) применил компьютерное моделирование, чтобы исследовать генетические последствия этих двух гипотез. Модель очень быстрого заселения Америки (модель Мартина) ограничена необходимостью необычайно высокой скорости роста популяций. Такой рост вряд ли реалистичен для сообществ охотников-собирателей. С другой стороны, протяженное заселение Северной и Южной Америки вдоль береговой линии не требует колонизации всех территорий и поэтому могло быть достаточно быстрым. Важным позитивным моментом последней модели является возможность эффективного передвижения лодками на длительные расстояния. Такие

миграции позволяют «перепрыгивать» через уже заселенные территории и увеличивают вероятность браков между представителями разных поселений. Сеть брачных связей между популяциями является очень важной для стабилизации генетического разнообразия. Компьютерное моделирование Фикса (Fix, 2002) также подтвердило предсказания Кавалли-Сфорца (Cavalli-Sforza, 1986), что в модели очень быстрой колонизации кумулятивные эффекты генетического дрейфа приведут к значительной потере генетической вариации в популяциях и к высокой дифференциации между ними. Согласно модели Мартина (Martin, 1973), лишь 30 поколений потребовалось бы для полной утраты генетической вариабельности. С другой стороны, компьютерное моделирование береговой модели выявило, что генетическое разнообразие поддерживается как внутри, так и между локальными популяциями.

Параметры, использованные в работе Фикса (Fix, 2002), представляют две крайности в ряду многочисленных промежуточных биологических моделей, описывающих заселение Америки (Rogers *et al.*, 1992). Неоднократные попытки использовать математические модели, компьютерное моделирование и демографические данные для оценки различных гипотез по заселению Америки порой приводили к весьма разноречивым, а иногда и абсурдным результатам (Steele *et al.*, 1998; Anderson, Gillam, 2000; Surovell, 2000; Moore, 2001; Surovell, 2003). Например, Суровелл (Surovell, 2000), используя данные по демографии, сделал заключение, что возможность быстрого заселения высококомобильными группами охотников и собирателей не исключена, потому что высокая мобильность соизмерима с высокой фертильностью. В последующем Суровелл (Surovell, 2003), моделируя береговую и внутритерриториальную колонизации Америки, пришел к выводу, что экспансия вдоль береговой линии все же возможна, хотя береговое заселение Америки не объясняет пространственно-временные различия между археологической стоянкой Монте Верде и стоянками на территории Северной Америки. Открытие древнего поселения Монте Верде вызвало многочисленные споры среди археологов. В этой связи нам бы хотелось упомянуть работу Кузьмина и Орловой (Kuzmin,

Orlova, 1998), в которой они предостерегают об опасности скоропалительных выводов, базирующихся лишь на ^{14}C -датировках. По их мнению, значительные флуктуации в сериях дат по стоянкам палеолитических памятников севера Евразии и Северной Америки делают невозможным их разделение во времени, если радиоуглеродные даты отличаются друг от друга всего на несколько сотен лет (Kuzmin, Orlova, 1998, P. 24–25).

В следующих разделах мы представим обзор последних данных по изучению Y-хромосомы в рамках заселения Америки и попытаемся определить, какая из двух моделей, исследованных Фиксом (Fix, 2002), лучше согласуется с наблюдаемой генетической дифференциацией в Америке.

Классификация маркеров Y-хромосомы

В 2002 г. была предложена стандартная номенклатура для NRY филогенетического дерева (YCC, 2002). Это дерево (рис. 1) было построено на основе полиморфизма в популяциях человека диаллельных локусов: SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms) или небольших делеций и инсерций (indels). Каждая ветвь или линия дерева определяет NRY гаплогруппу. 18 основных гаплогрупп обозначены буквами от «А» до «R». Номенклатура предполагает два возможных варианта названий гаплогрупп. В этой статье мы будем использовать более простые названия с указанием основной гаплогруппы и конечного маркера, например, Q-M3 или N-P43. Мутации с префиксом «М» (от слова Mutation) были опубликованы Андерхиллом (Underhill *et al.*, 2000; 2001). Маркеры с приставкой «Р» (Polymorphism) описаны в работах Хаммера (Hammer *et al.*, 1998; 2001). Термин «гаплотип» используется для подразделения гаплогрупп на основе другого типа маркеров, названных микросателлитами или STR (Short Tandem Repeats). Каждый микросателлит состоит из последовательно расположенных повторов из 1–6 нуклеотидов. Высокая частота мутаций микросателлитов (Heyer *et al.*, 1997; Kayser *et al.*, 2001; Zhivotovsky *et al.*, 2004) приводит к их высокой вариабельности в популяциях человека. Эти маркеры особенно информативны при

обнаружена лишь у нескольких мужчин у эскимосов, чукчей и эвенов (Karafet *et al.*, 1997; Lell *et al.*, 1997), тогда как Q-P36-линия обнаружена с различной частотой практически по всей Сибири (достигая своего максимума у кетов и селькупов), а также к западу от Урала (Karafet *et al.*, 1999b). На основании данных по географическому распространению Q-M3-гаплогруппы было высказано предположение, что M3-мутация возникла в самом начале процесса заселения Америки (Underhill *et al.*, 1996), скорее всего, в то время, когда предки американских индейцев обитали в Берингии (Lell *et al.*, 1997). Эта гипотеза хорошо согласуется с описанной методологией по определению географического центра происхождения новых мутаций (Edmonds *et al.*, 2004). Честь открытия Берингии – этой огромной, ныне затопленной суши – принадлежит американскому геологу Гопкинсу, хотя сам термин впервые введен русским палеозоологом П.П. Сушкиным (Диков, 1989). Берингия представляла собой плоскую равнину, тундрово-степную на севере и поросшую лесом на юге. Она была затоплена примерно 10 тысяч

лет назад, но происходило это постепенно, по мере стаивания ледников последнего Великого оледенения (сартанского).

Гаплогруппа С географически имеет очень прерывистое распределение на территории Америки (рис. 2в). В значительной концентрации она найдена лишь в популяциях танана Аляски, шайен Великих Равнин, апачи из Аризоны и Нью Мексико, ваю Колумбии (Alaskan Tanana, Great Plains Cheyenne, Southwest Apache, Colombian Wayu) и с низкой частотой у навахо, чипваян и инуитов Гренландии (Navajo, Chipewayan, Greenlandic Inuit males) (Bortolini *et al.*, 2003; Bosch *et al.*, 2003; Zegura *et al.*, 2004). Распространение гаплогруппы С в Азии резко отличается от географии Q-P36-линии. Если для носителей Q-P36 характерно распределение в направлении с востока на запад, то носители гаплогруппы С территориально распространены с юга на север, от Австралии до северных границ Сибири. Линия С отсутствует в Африке и Европе, западной границей ее распространения являются Средняя Азия и Ближний Восток (Karafet *et al.*, 1999b). Столь резко различающееся рас-

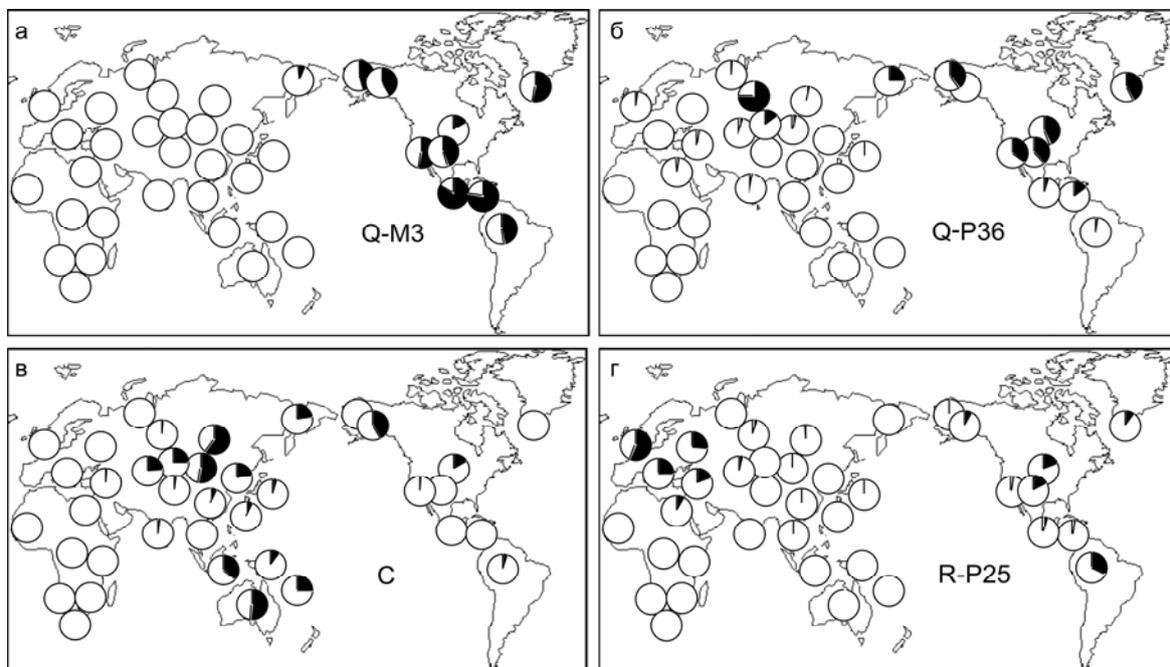


Рис. 2. Карта распределения трех предковых гаплогрупп Y-хромосомы (Q-M3, Q-P36, and C), а также линии R-P25, маркирующей смешение местного населения с европеоидами. Число популяций (N = 38) отлично от такового в таблице 1 (N = 46). Указано приблизительное географическое положение исследуемых популяций.

пределение основных линий Y-хромосомы первоначально натолкнуло нас на предположение, что существовало две волны миграции в Америку: либо из различных территорий Азии, либо из района, охватывающего Алтай, Саяны и Забайкалье (Karafet *et al.*, 1999b). Линия R, найденная у коренных жителей Америки с частотой примерно 13,4 %, является наиболее частой гаплогруппой у европейцев (рис. 2). Ряд доказательств представлен в работе Зегуры с соавторами (Zegura *et al.*, 2004), показывающих, что присутствие этой линии обусловлено смешением местного населения с европеоидами после завоеваний Колумба.

Полученные новые данные заставили нас пересмотреть гипотезу о раннем заселении Америки, выдвинутую в 1999 г. (Karafet *et al.*, 1999b). Во-первых, обе, С- и Q-линии были найдены в трех основных языковых группах Америки (Bosch *et al.*, 2003) по классификации Гринберга (Greenberg, 1987). Эта находка повышает вероятность того, что генетический дрейф явился причиной прерывистого распределения редко встречающейся гаплогруппы С в популяциях Америки. Кроме того, более низкие оценки генетического разнообразия у американских индейцев по сравнению с азиатскими популяциями также указывают на потенциально важную роль генетического дрейфа в формировании популяционной структуры в Америке (Karafet *et al.*, 2002; Zegura *et al.*, 2004). В отличие от первоначального мнения, что основополагающие С- и Q-линии маркируют два миграционных потока (Karafet *et al.*, 1999b; Lell *et al.*, 2002), более вероятным представляется, что они входили в состав генного пула предковой популяции с различной частотой. Во-вторых, благодаря более высокой разрешающей способности сравнительного анализа методом микросателлитных локусов мы обнаружили в популяции южных алтайцев ближайшие предковые гаплотипы, ведущие к трем основным Y-линиям американских индейцев (Q-M3, Q-P36 и С-P39) (Zegura *et al.*, 2004). Выявление лишь одной азиатской популяции, несущей предковые гаплотипы для всех трех основных линий Y-хромосомы, служит косвенной поддержкой гипотезы одной, основной, волны миграции в Америку. В-третьих,

оценки возраста дивергенции между американскими индейцами и их азиатскими пра-родителями для С- и Q-линий оказались очень сходными: 17200 ± 4600 лет для Q и 13900 ± 3200 лет для С-гаплогруппы (Zegura *et al.*, 2004). Важно подчеркнуть, что эти оценки предполагают заселение Америки в период последнего Великого оледенения, т. е. менее 20 тысяч лет назад.

Характеристика генетического разнообразия

Анализ гаплогрупп Y-хромосомы в мировом масштабе свидетельствует о самом низком уровне генетической вариабельности популяций американского материка по сравнению с остальными континентами. В нашем раннем исследовании 43 диаллельных локусов в 50 популяциях (выборка составила 2858 мужчин) коренные американцы отличались самым низким генным разнообразием (h) по Неи (Nei, 1987) и средним числом парных различий (mean number of pairwise differences) между гаплогруппами (p) по сравнению с популяциями Европы, Ближнего Востока, Азии и Африки (Hammer *et al.*, 2001). Сходный результат был получен при анализе 63 локусов (Zegura *et al.*, 2004). В таблице 1а представлены данные по генному разнообразию для 46 популяций с общей численностью 2073 мужчины. Показатели генной вариации в популяциях Америки оказались сниженными на 24–45 % по сравнению со средними значениями по Европе, Сибири, Средней и Восточной Азии. В тех же самых популяциях были также протипированы 10 микросателлитных локусов. Подобно результатам по диаллельным локусам автохтонное население Америки характеризовалось общим снижением как числа гаплотипов (примерно на 17 %), так и дисперсии числа повторов. Таким образом, генетическое разнообразие американских популяций оказалось сниженным и по микросателлитным локусам. Последний результат представляется особенно важным, поскольку показатели вариации, основанные на диаллельных локусах, в большой степени зависят от выбора изучаемых маркеров. В поиске новых мутаций на Y-хромосоме изначально исследовалась панель с небольшим количе-

ством образцов, в основном европеоидов. Значительная доля диаллельных мутаций, специфичных для американского континента, могла быть пропущена. Эта серьезная проблема в исследовании относительного генного разнообразия между популяциями (Jobling, Tyler-Smith, 1995; Seielstad *et al.*, 1998; Hammer *et al.*, 2001). Использование же микросателлитов наряду с диаллельными маркерами значительно повышает достоверность полученных результатов.

Несмотря на низкие параметры генетической вариации в отдельных популяциях и в масштабе всего континента (табл. 1а и 1б), уровень межпопуляционной дифференциации в Америке оказался относительно высоким (табл. 1в). Межгрупповые различия как для диаллельных, так и для микросателлитных локусов оказались выше, чем в Евразии (за исключением Сибири). Межгрупповая вариация в Америке примерно на 50 % выше, чем в Европе и Океании, но ниже, чем в Африке и Сибири (Hammer *et al.*, 2001). Уровень генетической дифференциации в Сибири оказался самым высоким в мире (Karafet *et al.*, 2002). Ряд факторов, включающий относительно позднюю по времени колонизацию, генетический дрейф за счет неоднократно повторяющегося эффекта основателя и малого размера популяций, обусловили особенность генетической структуры коренных жителей Америки по сравнению с мировыми и азиатскими популяциями (Karafet *et al.*, 1999b; Hammer *et al.*, 2001).

Для популяций Америки отмечается снижение генетической вариации примерно в 2 раза (по показателям дисперсии числа повторов и p параметра) по сравнению с аналогичными показателями в Средней Азии (табл. 1б). Такое снижение не идет ни в какое сравнение с катастрофической потерей генного разнообразия, предсказанной в результате компьютерного моделирования гипотезы быстрого заселения Америки, по Мартину (Fix, 2002). Эта гипотеза также предсказывала необычайно высокую дифференциацию популяций Америки (F_{ST} -параметр), что не подтверждено экспериментальными данными. Наши результаты лучше согласуются с береговой моделью, предсказывающей среднюю по величине оценку F_{ST} , равную 0,06 для аутосомных локусов, и умеренное снижение генетического раз-

нообразия (Fix, 2002). F_{ST} -параметр, подсчитанный по аутосомным локусам, эквивалентен $F_{ST} = 0,21$ для Y-хромосомы после коррекции эффективного размера популяций, который при допущении равного числа мужчин и женщин в популяции в 4 раза меньше для Y-хромосомы. Оценка $F_{ST} = 0,19$, полученная нами в работе 2004 г. (Zegura *et al.*, 2004), и параметр $G_{ST} = 0,23$ (табл. 1в) для Америки близки по значению к оценке Фикса. Как мы уже отмечали, существует много промежуточных моделей, кроме двух полярных, использованных Фиксом в его моделировании, поэтому следует быть осторожным в интерпретации полученных нами результатов.

Еще один вопрос в течение длительного времени дискутируется в литературе: существовало ли несколько волн миграции в Америку или Америка подвергалась лишь повторным миграциям из одной и той же предковой популяции в Азии или Берингии (Forster *et al.*, 1996; Zegura *et al.*, 2004). Заметим, что генетические последствия повторной миграции было бы не просто отличить от одноволновой береговой модели, которая подразумевает обратный генный поток в предковую популяцию (Anthony, 1990).

Интерпретация полученных нами результатов затрудняется еще и тем, что в нашей выборке из 18 американских популяций лишь одна является южно-американской. Литературные данные указывают на более низкие параметры генетического разнообразия в Южной Америке по сравнению с Северной и Центральной Америкой. В работе Бортолини и соавторов (Bortolini *et al.*, 2003) 13 из 23 популяций Южной Америки оказались мономорфными по гаплогруппе Q-M3.

Многоэтапная модель заселения

Как согласуются генетические результаты анализа отцовской наследственности в американских и азиатских популяциях с археологическими находками? Совокупность имеющихся в настоящее время археологических, палеоантропологических и палеогеографических данных позволяет с достаточным основанием полагать, что на северо-востоке Азии человек обитал уже во второй половине верхнего плейстоцена (Диков, 1979; Derev'anko, 1998; Kuzmin, Orlova,

Таблица 1

Показатели разнообразия для 46 популяций из 5 географических районов

Тип разнообразия	SNPs		STRs		
	h^a	p^a	h	p	V^b
а. Общее разнообразие по региону (N популяций)					
Америка (18)	0,648	2,640	0,991	5,126	0,613
Сибирь (12)	0,817	4,463	0,978	5,684	0,844
Средняя Азия (6)	0,891	5,438	0,991	6,162	0,983
Восточная Азия (5)	0,891	4,636	0,998	5,777	1,031
Европа (5)	0,832	4,779	0,998	5,915	0,792
б. Среднее разнообразие по популяциям					
Америка	0,500	2,003	0,929	4,217	0,490
Сибирь	0,518	2,667	0,866	3,842	0,537
Средняя Азия	0,816	4,739	0,973	5,724	0,919
Восточная Азия	0,809	4,048	0,994	5,536	0,926
Европа	0,741	4,066	0,996	5,630	0,737
в. Среднее межгрупповое разнообразие^б	G_{ST}	G_{ST}	G_{ST}	G_{ST}	G_{ST}
Америка	0,228	0,241	0,063	0,177	0,201
Сибирь	0,366	0,402	0,115	0,324	0,364
Средняя Азия	0,084	0,129	0,018	0,071	0,065
Восточная Азия	0,092	0,127	0,004	0,042	0,102
Европа	0,109	0,149	0,002	0,048	0,069

^a h – генное разнообразие по Неи (Nei, 1987); p – среднее число парных различий.

^б Среднее межгрупповое разнообразие представлено оценками G_{ST} . G_{ST} , F_{ST} , Φ_{ST} , и R_{ST} – сходные статистические параметры, оценивающие нормированную межгрупповую вариацию, обусловленную, в основном, генетическим дрейфом в подразделенных популяциях. Эти оценки могут быть также определены в терминах коэффициентов генетических дистанций или снижения гетерозиготности за счет подразделения популяций, генетического дрейфа и случайного инбридинга. Их различия зависят от типа исследуемых генетических данных и имеют допущения (Excoffier *et al.*, 1992; Nei, 1987; Slatkin, 1995).

^в V-варианса числа повторов.

1998). Освоение человеком территории Горного Алтая насчитывает десятки тысяч лет, уходя вглубь четвертичного периода. Об этом свидетельствует высокая плотность археологических объектов, относящихся к разным этапам палеолита. Самые ранние датировки археологических культур верхнего палеолита на Алтае указывают на появление *Homo sapiens sapiens* по крайней мере 43 тыс. лет назад (43300 ± 1600) (Goebel *et al.*, 1993; Derev'anko, 1998; Kuzmin, Orlova, 1998). Примерно 35 тысяч лет назад человек появляется в районе реки Уса на уровне 66° с. ш. к западу от Уральских гор (Pavlov *et al.*, 2001). Недавнее же открытие археологической стоянки на реке Яна на 70° с. ш., восточнее Верхоянского хребта, с датировками

в 27800–27300 лет назад означает, что человек заселял территории, близкие к Берингии, задолго до сартанского оледенения. Таким образом, высказанное ранее предположение о раннем заселении Америки (до последнего Великого оледенения) на основании митохондриального генома представляется вполне возможным (Torrioni *et al.*, 1994; Stone, 2004). В отличие от митохондриальной ДНК оценка времени колонизации Америки, основанная на результатах изучения Y-хромосомы (Seielstad *et al.*, 2003; Zegura *et al.*, 2004), указывает на более позднее заселение Америки. В этом случае первопроходцы должны были воспользоваться береговым путем, поскольку свободный от ледников внутриматериковый коридор был непрохо-

дим, как минимум, в течение еще тысячи лет после освоения человеком Монте Верде (Meltzer *et al.*, 1997). Археологические культуры Кловис и Монте Верде значительно разнесены во времени и пространстве. Это обстоятельство является одной из причин широкой дискуссии об их связи и взаимоотношениях. Вопросы, было ли связано древнее население этих стоянок единой прародительской популяцией и оставили ли древние поселенцы этих культур потомков по мужской линии, остаются пока открытыми. Полученные нами результаты по Y-хромосоме служат свидетельством в пользу гипотезы единого источника предковой популяции палеоиндейской культуры, а именно Саяно-Алтай-

ского нагорья (рис. 3). Наша гипотеза предполагает, что первоначальная миграция в Америку осуществлялась вдоль побережья и привела к появлению человека в районе Монте Верде, как минимум, 14,5 тысяч лет назад. Дальнейшее заселение Америки морским и бережным путями сочеталось с непрерывными миграциями из Берингии по канадскому межледниковому коридору и по рекам, что привело к распространению археологической культуры Кловис 13–13,5 тыс. лет назад.

Таким образом, на основе изучения Y-хромосомы в Сибири и Америке мы предлагаем 5-этапную модель заселения Америки (рис. 4). Первый этап (I) – во многом предположительный, но логически необходимый –

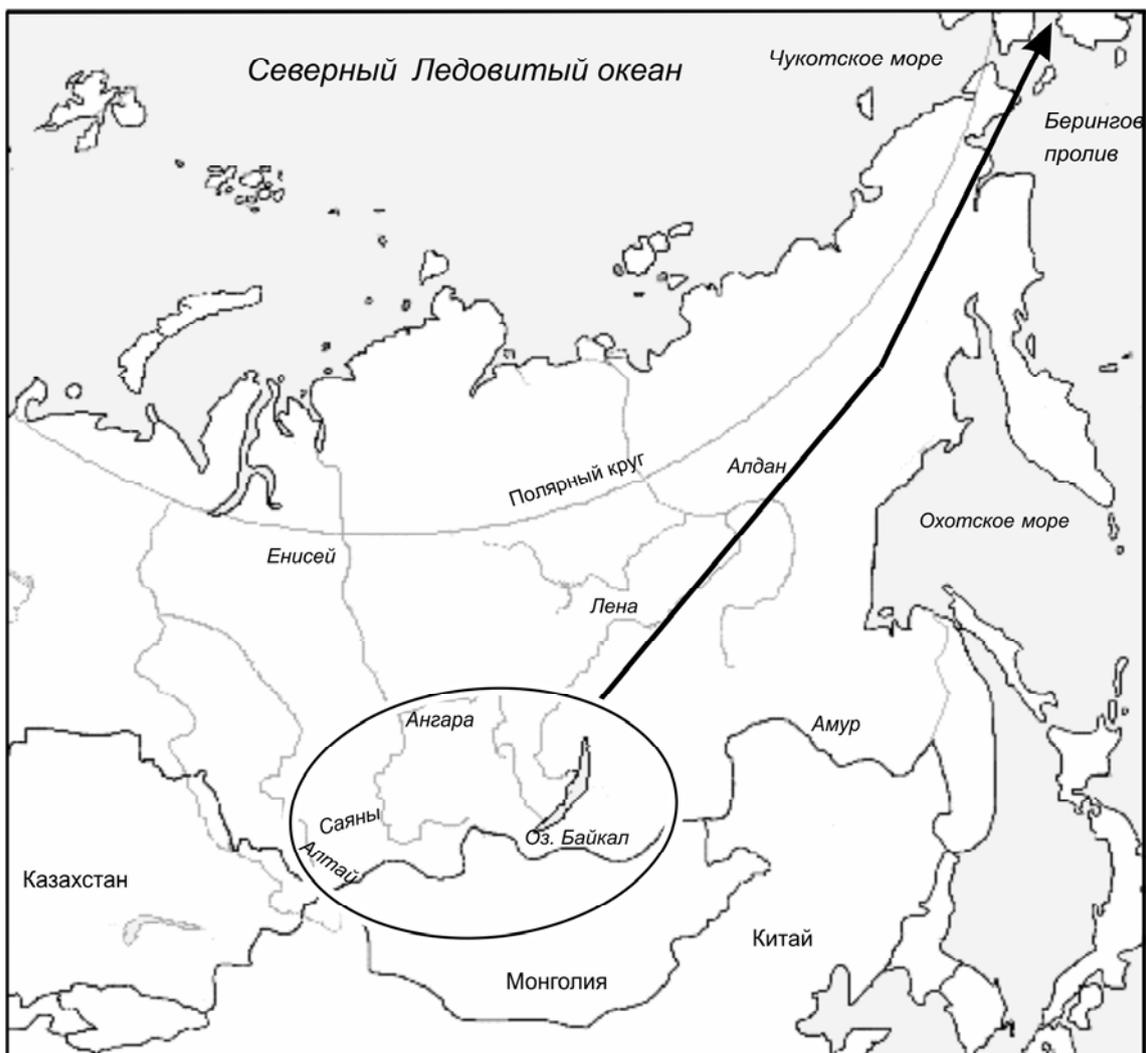


Рис. 3. Карта Средней Азии и Северной Азии с указанием потенциального источника палеоиндейской культуры. (Не предполагается, что миграция совпадает с направлением стрелки).

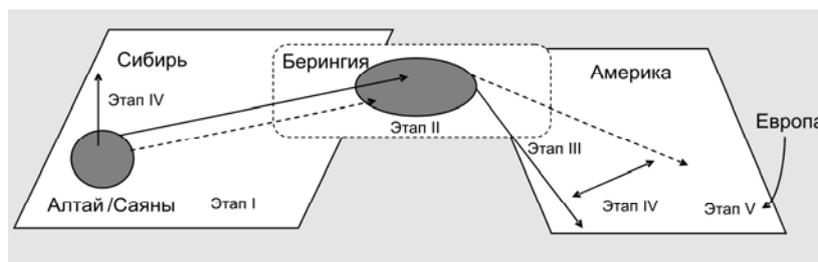


Рис. 4. Многоэтапная модель заселения Америки.

связан с первым проникновением человека на крайний северо-восток Азии, по всей видимости, из районов Алтая и Саян (Derev'anko, 1998). Этот этап, влекущий за собой постоянное разделение популяций (population fissions) и значительный дрейф генов, мог занять не менее 10 тыс. лет, в зависимости от используемой модели миграции. Действие второго этапа (II) происходило уже на территории Берингии и длилось несколько тысячелетий. На этом этапе популяции, населяющие Берингию, имели возможность генного обмена и слияния (population fusions) и, таким образом, частично восстанавливали генетическое разнообразие после эффектов бутылочного горлышка, практически несомненных во время первого этапа колонизации. Третий этап (III), как и первый, характеризовался постоянным делением популяций во время достаточно быстрого заселения Америки. Как мы уже указывали выше, процессы миграции на этом этапе могли происходить береговыми или континентальными маршрутами за счет одной или нескольких волн миграции, но сопровождалась потерей генного разнообразия как на уровне отдельных популяций, так и на уровне генома в целом (Hewitt, 2000). Четвертый этап (IV) предполагает постоянное взаимодействие генного дрейфа и миграций в популяциях Америки (как, впрочем, и в Сибири) с периодическими циклами деления и слияния популяций, до сих пор характерными для многих аборигенных групп Южной Америки (Neel, 1972; Fix, 1999). Последний этап (V) берет свое начало с появления европейцев на американском континенте, после открытия его сначала скандинавскими викингами, а затем Христофором Колумбом. Этот период характеризуется резким снижением численности корен-

ного населения в связи с войнами и болезнями и быстрыми процессами метисации (Mulligan *et al.*, 2004). Численность коренных популяций за это время снизилась на 50–90 % (Mulligan *et al.*, 2004), а уровень метисации, подсчитанный по данным Y-хромосомы, достигает 17 % (Zegura *et al.*, 2004).

Слияние и разделение популяций

При каких обстоятельствах популяции подвергаются разделению и слиянию? Мы рассмотрим этот процесс в рамках нашей пятиэтапной модели колонизации (рис. 4). Во время первого этапа популяции Средней Азии и Сибири с большой вероятностью росли в численности и претерпевали постоянное дочернее деление, что в конечном результате привело к миграции ряда популяций, изначально заселяющих территории Алтая, Саян, Прибайкалья и Забайкалья, на новые земли северо-востока Сибири. Можно ожидать, что этот процесс разделения родительских групп с последующей изоляцией дочерних популяций привел к значительной дифференциации популяций, что нашло отражение в наблюдаемой разветвленности популяционно-генетических дендрограмм (Cavalli-Sforza *et al.*, 1994). Однако нельзя утверждать, что при этом не происходил обратный процесс – слияние популяций. На более локальном уровне постоянно происходили и происходят процессы генного потока и объединения популяций. Ярким примером подобных процессов служит недавнее исследование самодийских популяций северо-западной части Сибири (Karafet *et al.*, 1999a). Филогенетический анализ самодоязычных популяций и соседних групп, проживающих в бассейнах рек Пур, Таз и притоков Енисея, позволил обнаружить две

генетически близкие группировки. Северные самодийцы – лесные и тундровые ненцы – оказались генетически более сходными с коми, говорящими на одном из финно-угорских языков, в то время как селькупы, южные самодийцы ближе к тюркоязычным алтайцам, а также к кетам, чей язык относят к языковым изолятам. Таким образом, можно предположить, что на более высоком уровне социальной организации доминируют процессы деления популяций, тогда как на уровне локальных группировок происходит постоянное взаимодействие процессов слияния и деления. Стоит также отметить, что процессы деления генетически полиморфной родительской популяции приводят к потере генетического разнообразия. Хотя последствия деления популяций очень трудно выделить в чреде последующих демографических процессов, предварительно можно заключить, что наблюдаемая генная вариабельность по Y-хромосоме в сибирских популяциях является следствием миграционного процесса групп, связанных родовыми узлами, и постоянного деления популяций (Fix, 1999, 2002; Karafet *et al.*, 2002).

На втором этапе человек достигает крайнего северо-востока Азии. Этот период, предположительно 20–14 тыс. лет до н.э. (Диков, 1989), характеризуется наибольшим распространением ледников сарганского оледенения и наибольшими размерами самой Берингии. Дальнейший путь через Берингию в Северную Америку предполагает миграцию между Канадским и Лаврентьевским ледниками или же по побережью. Любой из этих сценариев предполагает уменьшение жизненного пространства, способствуя тем самым обмену генов и слиянию популяций.

Третий этап вновь характеризуется постоянным разделением популяций и генетическим дрейфом. Основываясь на результатах компьютерного моделирования, Хьюитт (Hewitt, 2000) показал, что начальный эффект основателя приведет к потере аллелей, увеличению гомозиготности и снижению генного разнообразия. Дальнейшая дифференциация популяций Америки определяет четвертый этап заселения, во время которого постепенное развитие сельского хозяйства стимулирует рост межпопуляционных миграций (Diamond, Bellwood, 2003). Вейс

(Weiss, 1988) называет этот этап микродифференциацией племен («tribal microdifferentiation»), по-видимому, свойственной аграрным сообществам. Вейс также называет этот период временем порядка и хаоса. Под «хаосом» он подразумевает непредсказуемое разделение и слияние популяций, тогда как «порядок» означает биосоциальные связи между локальными популяциями.

Скорость и характер миграций

Общепризнанные археологические находки указывают на присутствие поселений человека по крайней мере 40 тысяч лет назад в Средней Азии, почти 30 тысяч лет назад на западной границе Берингии и 14,5 тысяч лет назад у южного побережья Южной Америки (Kuzmin, Orlova 1998; Der-ev'anko, 1998; Dillehay, 2000; Pitulko *et al.*, 2004). Не исключено, что в будущем научным сообществом могут быть приняты более ранние археологические датировки (Dillehay, 1999; Surovell, 2003). Слишком мало пока известно, с какой скоростью продвигались первопроходцы по Сибири или Америке. Самая ранняя палеолитическая культура на северо-востоке Азии, представленная стоянками Ушки (Диков, 1979; Goebel *et al.*, 2003), указывает на присутствие человека близ побережья Берингова моря порядка 13 тысяч лет назад. Примерно в это же время человек достиг Индигирки (70° с. ш.) и пересек Берингию 14 тысяч лет назад, о чем свидетельствует найденное древнее стойбище (the Broken Mammoth site) на реке Танана (Goebel *et al.*, 2003; Pitulko *et al.*, 2004). Более ранние археологические стоянки, которые могли бы служить уточнению пути и времени первоначального заселения Америки, отсутствуют в районе Берингии. Тем не менее датировка стоянки человека на реке Яне в 30 тысяч лет не исключает возможности более раннего появления человека в Америке (Pitulko *et al.*, 2004).

Опираясь на модель «почкования популяций», мы подсчитали, что время, необходимое для продвижения человека на большей части территории Америки (14,5 тыс. километров), приблизительно равно 2 тыс. лет. Это в два раза быстрее, чем было предположено Мартином (Martin, 1973; Mosimann, Martin, 1975).

Андерсон и Гиллиам (Anderson, Gilliam, 2000), используя в своем моделировании демографические данные и геоморфологическую информацию позднего плейстоцена, также пришли к выводу, что Америка могла быть заселена значительно быстрее, чем было первоначально оценено Мартином (Martin, 1973).

Учитывая характер генетической вариации в современных американских популяциях, можем ли мы сделать какие-либо предположения о процессе заселения Америки? Первоначальная генетическая изменчивость могла иметь клинальный градиент с фиксацией лишь одной отцовской линии в наиболее удаленных группах. Естественно, что более поздние процессы миграций наложили отпечаток на первичное генное распределение. В своих исследованиях по Сибири мы обнаружили 23 различных гаплогруппы по Y-хромосоме среди 902 мужчин из 18 популяций (Karafet *et al.*, 2002), принадлежащих к 12 из 18 основных линий (YCC, 2002). Однако лишь 6 гаплогрупп были представлены с частотой выше 9 %, а 96,4 % всех Y-хромосом принадлежали только к 4 гаплогруппам. Наиболее частым сибирским маркером является гаплогруппа N-M178 (22,7 %). Она найдена в 15 популяциях и достигает наибольшей частоты среди якутов Республики Саха. Иную картину мы наблюдаем в Америке (Bortolini *et al.*, 2003; Zegura *et al.*, 2004). Лишь одна гаплогруппа Q доминирует во все популяциях. Дочерняя линия Q-M3 представлена в 52,6 % в Северной и Центральной Америке (Zegura *et al.*, 2004). Среди американских индейцев Южной Америки гаплогруппа Q-M3 встретилась с еще более высокой частотой (77,0 %), а 13 популяций были мономорфными по этому маркеру (Bortolini *et al.*, 2003). Таким образом, в отличие от Сибири распределение гаплогрупп по Y-хромосоме в Америке находится в соответствии с моделью постоянного деления популяций (fissioning process), предсказывающей усиление процесса фиксации аллелей по направлению фронта миграций.

С целью выявления потенциальной возможности клинального распределения гаплогрупп Y-хромосомы в Америке мы применили анализ пространственной автокорреляции (spatial autocorrelation analyses) и сравнили полученные результаты с аналогичными данными по Сибири и Восточной Азии (Karafet *et al.*,

2001, 2002). Анализ проводили с применением программы AIDA (Bertorelle, Barbujani, 1995), которая описывает генетическую вариацию индивидов в терминах корреляции с географическими расстояниями. Подобно любым коэффициентам корреляции, при условии случайного распределения параметры автокорреляции (I) принимают нулевые значения. Статистически значимые положительные величины I указывают на генетическое сходство индивидов, проживающих на определенном географическом расстоянии, тогда как отрицательные значения служат указанием их генетической дивергенции (Fix, 1999; Karafet *et al.*, 2001).

Анализ 25 групп Восточной Азии (Karafet *et al.*, 2001) продемонстрировал явную картину клинального распределения среди популяций северо-восточной Азии с указанием как на процессы изоляции при миграциях на короткие расстояния (short-range isolation by distance (IBD)), так и на дифференциацию на уровне больших дистанций (long distance differentiation) (Barbujani, 2000; Jobling *et al.*, 2004). Подобные процессы не были обнаружены в популяциях юго-восточной Азии. В анализе 18 сибирских популяций (Karafet *et al.*, 2002) распределение гаплогрупп оказалось клинальным в соответствии с IBD моделью, за исключением явной положительной корреляции популяций, проживающих на значительном расстоянии друг от друга (порядка 6000–6300 км), что характерно для процессов миграции на большие расстояния. Это увеличение корреляции, скорее всего, обусловлено генетическим сходством тунгусо-язычных этнических групп, расселившихся на огромных территориях, но сохраняющих единство предкового генетического пула. Кроуфорд с соавторами (Crawford *et al.*, 1997) использовали сходный подход при изучении классических маркеров в сибирских популяциях, у алеутов и эскимосов Америки. Они продемонстрировали пространственную автокорреляцию, обусловленную географической изоляцией и эффектами миграции на значительные расстояния.

Характер пространственной автокорреляции в популяциях Америки (рис. 5) частично соответствует клинальному распределению с элементами IBD, хотя генетическое

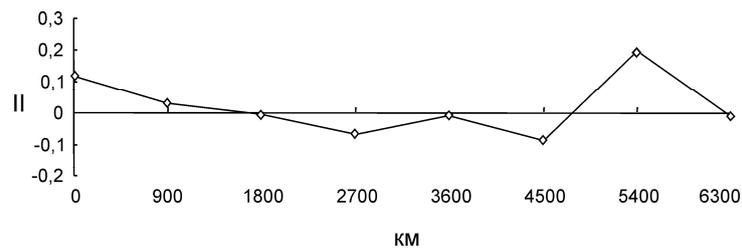


Рис. 5. Анализ пространственной автокорреляции в популяциях Северной и Центральной Америк.

сходство популяций, проживающих на расстоянии примерно 5400 км, оказалось очень высоким (Zegura *et al.*, 2004). Подобный характер корреляции можно объяснить: 1) значительным подобием отцовских линий этнической группы танана (Tanana), говорящей на одном из языков надене (NaDene) и проживающей в субарктической зоне Канады и Аляски, а также апачей и навахо (Apache and Navajo), чьи предки, переместившись на территорию юго-запада США несколько столетий назад, сохранили язык, принадлежащий этой же языковой семье; 2) необычайно низким коэффициентом автокорреляции (II) при нулевых дистанциях, который достигает средних значений, равных приблизительно 0,1, тогда как в Восточной Азии эта величина равна 0,2, а в Сибири – 0,4. Таким образом, характер клинального распределения в Америке прослеживается лишь первые 2700 километров, в дальнейшем же более очевидны эффекты значительной дифференциации на больших расстояниях.

Подводя итог, можно сказать, что в Америке мы наблюдаем больше свидетельств быстрой колонизации незаселенных территорий, чем в Сибири. Данные по разнообразию гаплогрупп Y-хромосомы (табл. 1) указывают на то, что генетическая структура современных коренных популяций Америки прослеживает эффект бутылочного горлышка в прошлом, тогда как анализ гаплотипов свидетельствует о частичном восстановлении генного разнообразия за счет последующего возрастания численности популяций.

Заключение

Наши данные по Y-хромосоме свидетельствуют в пользу одной волны миграции в Америку в период последнего Великого оле-

денения с последующим относительно быстрым заселением всего континента (Zegura *et al.*, 2004). Однако не следует забывать, что в эволюционном плане нерекомбинантная часть Y-хромосомы (подобно митохондриальной ДНК) ведет себя как единичный локус (Hammer, Zegura, 1996). Использование генетических маркеров в исследованиях исторических миграций человека предполагает нейтральную эволюцию этих маркеров (т. е. вариабельность популяций должна быть обусловлена лишь генетическим дрейфом и миграциями и не отражать потенциальное действие отбора). Отбор же, действуя на любом участке сцепленных нуклеотидных сайтов, будет иметь последствия на уровне всей системы. Более того, исследования лишь одного локуса приводят к завышенным значениям эволюционной вариации. Реальная картина популяционных процессов станет возможной лишь при рассмотрении множественных локусов. И наконец, характер изменчивости Y-хромосомы, обусловленный демографическими процессами в мужской части населения, может в значительной степени отличаться от изменчивости остальной части генома. Например, диаллельный полиморфизм по NRY свидетельствует о высокой степени географической специфичности по сравнению с аутосомными и митохондриальными локусами. Такая картина может быть результатом традиционной патрилокальности, брачных обычаев, малой эффективной численности популяции и локального отбора (Wilder *et al.*, 2004). Любые выводы, сделанные на основании одного–двух локусов, должны интерпретироваться с осторожностью, особенно в исследованиях заселения человеком целого континента. Изучение множественных локусов в одних и тех же популяциях поможет в решении этих

проблем. Однако мы должны быть готовыми к разнице в выводах, основанных на локусах с различным эффективным размером популяций, характером наследования и рекомбинационных процессов.

В отношении истории заселения Америки необходимо подчеркнуть, что использование аутосомных генетических систем часто приводило к выводам, отличным от тех, что получены при изучении Y-хромосомы, включая гипотезу нескольких волн миграции и более раннюю колонизацию Америки (Greenberg *et al.*, 1986; Cavalli-Sforza *et al.*, 1994). Действительно, различные археологические, морфологические, лингвистические данные и результаты изучения классических маркеров и митохондриальной ДНК были интерпретированы в свете множественных миграций, как правило (но не всегда), из Азии (см. обзорную статью Зегуры (Zegura, 2002) и недавнюю работу Рубица с соавторами (Rubicz *et al.*, 2003) для более подробного анализа различных гипотез). Пожалуй, было бы наивно предполагать существование лишь одного события миграции. Сухопутный мост между Азией и Америкой существовал в течение тысячелетий и служил, скорее, связующим звеном, нежели преградой (Fitzhugh, 1994). После поднятия уровня воды в Мировом океане на 100–150 метров обширная равнина между Чукоткой и Аляской была затоплена (Диков, 1989), но Берингов пролив вряд ли представлял непреодолимую преграду для человека. Район Берингии, скорее всего, был свидетелем многочисленных миграций, порой из одной и той же предковой популяции (Forster *et al.*, 1996). Какие-то предковые линии Y-хромосомы могли исчезнуть вообще, другие могут быть еще найдены в будущих исследованиях. Азиатские популяции – первооснователи современного коренного населения Америки – также могли претерпеть частичное вымирание, переселение на другие территории или слияние с иными народами. Пути миграции из Берингии тоже остаются до конца не изведенными. Таким образом, целый ряд ключевых вопросов остается до сих пор не выясненным. Большие стандартные ошибки при оценках возраста гаплогрупп Y-хромосомы и митохондриальной ДНК не позволяют с уверенностью опреде-

лить, когда все же начался первый этап заселения человеком Америки: до или после последнего Великого оледенения? Мы пока не знаем, населяли ли люди Берингию во все времена ее существования (10–15 тысяч лет) или они занимали территорию ее южного побережья эпизодически, на пути в Америку (Derev'anko, 1998; Hall *et al.*, 2004). Наконец, всегда остается сомнение, разрешимы ли все эти сложные проблемы, когда анализируешь генетические данные лишь на уровне современных популяций?

Авторы выражают искреннюю благодарность Л.П. Осиповой, С.Н. Родину и Я.В. Кузьмину за критические замечания во время подготовки рукописи.

Данная работа финансировалась грантом NSF (National Science Foundation, USA) (OPP-0216732).

Литература

- Диков Н.Н. Древние культуры Северо-Восточной Азии. М: Наука, 1979. 352 с.
- Диков Н.Н. Ранние этапы каменного века. Роль Чукотки в заселении Америки // История Чукотки / Под ред. Н.Н. Дикова. М: Мысль, 1989. С. 12–43.
- Anderson D., Gillam J.C. Paleindian colonization of the Americas: implications from an examination of physiography, demography, and artifact distribution // *Am. Antiquity*. 2000. V. 65. P. 43–66.
- Anthony D.W. Migration in archeology: the baby and the bathwater // *Am. Anthropol*. 1990. V. 92. P. 895–919.
- Barbujani G., Pilastro A., de Domenico S., Renfrew C. Genetic variation in North Africa and Eurasia: Neolithic demic diffusion vs. Paleolithic colonization // *Amer. J. Phys. Anthropol*. 1994. V. 95. P. 137–154.
- Barbujani G. Geographic patterns: how to identify them and why // *Hum. Biol*. 2000. V. 72. P. 133–153.
- Bertorelle G., Barbujani G. Analysis of DNA diversity by spatial autocorrelation // *Genetics*. 1995. V. 140. P. 811–819.
- Birdsell J.B. Some population problems involving Pleistocene man // *CSHQSB*. 1957. V. 22. P. 47–69.
- Bortolini M.C., Salzano F.M., Thomas M.G. *et al.* Y-chromosome evidence for differing ancient demographic histories in the Americas // *Am. J. Hum. Genet*. 2003. V. 73. P. 524–539.
- Bosch E., Calafell F., Rosser Z.H. *et al.* High level of

- male-biased Scandinavian admixture in Greenlandic Inuit shown by Y-chromosomal analysis // *Hum. Genet.* 2003. V. 112. P. 353–363.
- Cavalli-Sforza L.L. Population structure // *Evolutionary Perspectives and the New Genetics* / Eds H. Gershowitz, D.L. Rucknagel, R.E. Tashian. New-York: Alan R. Liss Inc., 1986. P. 13–30.
- Cavalli-Sforza L.L., Menozzi P., Piazza A. The History and Geography of Human Genes. Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. 518 p.
- Crawford M.H., Williams J.T., Duggirala R. Genetic structure of the indigenous populations of Siberia // *Amer. J. Phys. Anthropol.* 1997. V. 104. P. 177–192.
- Derev'anko A.P. Human occupation of nearby regions and the role of population movements in the Paleolithic of Siberia // *The Paleolithic of Siberia* / Eds A.P. Derev'anko, D.B. Shimkin, W.R. Powers. Urbana and Chicago: University of Illinois Press. 1998. P. 336–352.
- Diamond J., Bellwood P. Farmers and their languages: the first expansions // *Science.* 2003. V. 300. P. 597–603.
- Dillehay T.D. The Late Pleistocene cultures of South America // *Evol. Anthropol.* 1999. V. 8. P. 206–215.
- Dillehay T.D. The Settlement of the Americas: A New Prehistory. New-York: Basic Books, 2000. 371 p.
- Edmonds C.A., Lillie A.S., Cavalli-Sforza L.L. Mutations arising in the wave front of an expanding population // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. V. 101. P. 975–979.
- Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // *Genetics.* 1992. V. 131. P. 479–491.
- Fix A.G. Migration and Colonization in Human Microevolution. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 236 p.
- Fix A.G. Colonization models and initial genetic diversity in the Americas // *Hum. Biol.* 2002. V. 74. P. 1–10.
- Fitzhugh W.W. Crossroad of continents: Review and prospects // *Anthropology of the North Pacific Rim* / Eds W.W. Fitzhugh, V. Chaussonnet. Washington and London: Smithsonian Institutional Press, 1994. P. 27–52.
- Fladmark K.R. The feasibility of the Northwest Coast as a migration route for early man // *Early Man in America from a Circum-Pacific Perspective* / Ed. A.L. Bryan. Edmonton: University of Alberta, 1978. P. 119–128.
- Fladmark K.R. Routes: alternate migration corridors for early man in North America // *Antiquity.* 1979. V. 44. P. 55–69.
- Fladmark K.R. Times and places: environmental correlates of mid-to-late Wisconsinian human population expansion in North America // *Early Man in the New World* / Ed. R. Shutler. Beverly Hills: Sage Publications, 1983. P. 13–42.
- Forster P., Harding R., Torroni A., Bandelt H-J. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal // *Am. J. Hum. Genet.* 1996. V. 59. P. 935–945.
- Goebel T., Derevianko A.P., Petrin V.T. Dating the Middle-to-Upper-Paleolithic Transition at Karabom // *Curr. Anthropol.* 1993. V. 34. P. 452–458.
- Goebel T., Waters M.R., Dikova M. The archaeology of Ushki Lake, Kamchatka, and the Pleistocene peopling of the Americas // *Science.* 2003. V. 301. P. 501–505.
- Greenberg J.H. Language in the Americas. Stanford: Stanford University Press, 1987. 438 p.
- Greenberg J.H., Turner C.G., Zegura S.L. The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental, and genetic evidence // *Curr. Anthropol.* 1986. V. 27. P. 477–497.
- Hall R., Roy D., Boling D. Pleistocene migration routes into the Americas: human biological adaptations and environmental constraints // *Evol. Anthropol.* 2004. V. 13. P. 132–144.
- Hammer M.F., Karafet T., Rasanayagam A. *et al.* Out of Africa and back again: nested cladistic analysis of human Y chromosome variation // *Mol. Biol. Evol.* 1998. V. 15. P. 427–441.
- Hammer M.F., Karafet T.M., Redd A.J. *et al.* Hierarchical patterns of global human Y chromosome diversity // *Mol. Biol. Evol.* 2001. V. 18. P. 1189–1203.
- Hammer M.F., Zegura S.L. The role of the Y chromosome in human evolutionary studies // *Evol. Anthropol.* 1996. V. 5. P. 116–134.
- Harrison G.A., Boyce A.J. Migration, exchange, and the genetic structure of populations // *The Structure of Human Populations* / Eds G.A. Harrison, A.J. Boyce. Oxford: Clarendon Press, 1972. P. 128–145.
- Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // *Nature.* 2000. V. 405. P. 907–913.
- Heyer E., Puymirat J., Dieltjes P. *et al.* Estimating Y chromosome specific microsatellite mutation frequencies using deep rooting pedigrees // *Hum. Mol. Genet.* 1997. V. 6. P. 799–803.
- Jobling M.A., Hurles M.E., Tyler-Smith C. Human Evolutionary Genetics: Origins, Peoples & Disease. New-York: Garland Science, 2004. 523 p.
- Jobling M.A., Tyler-Smith C. Fathers and sons: the Y chromosome and human evolution // *Trends in Genet.* 1995. V. 11. P. 449–456.
- Karafet T.M., Osipova L.P., Gubina M.A. *et al.* High levels of Y-chromosome differentiation among native Siberian populations and the genetic signature of a boreal hunter-gatherer way of

- life // *Hum. Biol.* 2002. V. 74. P. 761–789.
- Karafet T.M., Osipova L.P., Posukh O.L. *et al.* Y chromosome microsatellite haplotypes and the history of Samoyed-speaking populations in northwest Siberia // *Microsatellites. Evolution and Applications* / Eds D.B. Goldstein, C. Schlötterer. New-York: Oxford University Press, 1999a. P. 249–265.
- Karafet T., Xu L., Du R. *et al.* Paternal population history of East Asia: sources, patterns, and microevolutionary processes // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 69. P. 615–628.
- Karafet T.M., Zegura S.L., Posukh O. *et al.* Ancestral Asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes // *Am. J. Hum. Genet.* 1999b. V. 64. P. 817–831.
- Karafet T., Zegura S.L., Vuturo-Brady J. *et al.* Y chromosome markers and Trans-Bering Strait dispersals // *Amer. J. Phys. Anthropol.* 1997. V. 102. P. 301–314.
- Kayser M., Krawczak M., Excoffier L. *et al.* An extensive analysis of Y-chromosomal microsatellite haplotypes in globally dispersed human populations // *Am. J. Hum. Genet.* 2001. V. 68. P. 990–1018.
- Koppel T. *Lost World: Rewriting Prehistory – How New Science is Tracing Americas Ice Age Mariners.* New-York: Atria Books, 2003. 289 p.
- Kuzmin Y., Orlova L.A. Radiocarbon chronology of the Siberian Paleolithic // *J. World. Prehist.* 1998. V. 12. P. 1–53.
- Lahr M.M., Foley R.A. Towards a theory of modern human origins: geography, demography, and diversity in recent human evolution // *Amer. J. Phys. Anthropol.* 1998. V. 41. P. 137–176.
- Lell J.T., Brown M.D., Schurr T.G. *et al.* Y chromosome polymorphisms in native American and Siberian populations: identification of native American Y chromosome haplotypes // *Hum. Genet.* 1997. V. 100. P. 536–543.
- Lell J.T., Sukernik R.I., Starikovskaya Y.B. *et al.* The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes // *Am. J. Hum. Genet.* 2002. V. 70. P. 192–206.
- Martin P.S. The discovery of America // *Science* 1. 1973. V. 79. P. 969–974.
- Meltzer D.J., Grayson D.K., Ardila G. *et al.* On the Pleistocene antiquity of Monte Verde, southern Chile // *Am. Antiquity.* 1997. V. 62. P. 659–653.
- Moore J.H. Evaluating five models of human colonization // *Am. Anthropol.* 2001. V. 103. P. 395–408.
- Mosimann J.F., Martin P.S. Simulating overkill by Paleoindians // *Am. Scientist.* 1975. V. 63. P. 304–313.
- Mulligan C.J., Hunley K., Cole S., Long J.C. Population genetics, history, and health patterns in Native Americans // *Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* 2004. V. 5. P. 295–315.
- Neel J.V. Lessons from a «primitive» people // *Science.* 1972. V. 170. P. 815–822.
- Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics.* New-York: Columbia University Press, 1987. 512 p.
- Pavlov P., Svendsen J.I., Indrelid S. Human presence in the European Arctic nearly 40,000 years ago // *Nature.* 2001. V. 413. P. 64–67.
- Pitulko V.V., Nikolsky P.A., Giryа E.Y. *et al.* The Yana RHS site: humans in the Arctic before the last glacial maximum // *Science.* 2004. V. 303. P. 52–56.
- Rogers R.A., Rogers L.A., Martin L.D. How the door opened: the peopling of the New World // *Hum. Biol.* 1992. V. 64. P. 281–302.
- Rubicz R., Schurr T.G., Babb P.L., Crawford M.H. Mitochondrial DNA variation and the origins of the Aleuts // *Hum. Biol.* 2003. V. 75. P. 809–835.
- Seielstad M.T., Minch E., Cavalli-Sforza L.L. Genetic evidence for a higher female migration rate in humans // *Nat. Genet.* 1998. V. 20. P. 278–280.
- Seielstad M.T., Yuldashева N., Singh N. *et al.* A novel Y-chromosome variant puts an upper limit on the timing of first entry into the Americas // *Am. J. Hum. Genet.* 2003. V. 73. P. 700–705.
- Slatkin M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies // *Genetics.* 1995. V. 139. P. 457–462.
- Steele J., Adams J., Sluckin T. Modelling Paleoindian dispersals // *World Archaeology.* 1998. V. 30. P. 286–305.
- Stone R. A surprising survival story in the Siberian Arctic // *Science.* 2004. V. 303. P. 33.
- Surovell T.A. Early Paleoindian women, children, mobility, and fertility // *Am. Antiquity.* 2000. V. 65. P. 493–509.
- Surovell T.A. Simulating coastal migration in New World colonization // *Curr. Anthropol.* 2003. V. 484. P. 580–591.
- Szathmary E.J.E. Genetics of aboriginal North Americans // *Evol. Anthropol.* 1993. V. 1. P. 202–220.
- Templeton A.R., Routman E., Phillips C.A. Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum* // *Genetics.* 1995. V. 140. P. 767–782.
- Torroni A., Neel J.V., Barrientes R. *et al.* Mitochondrial DNA «clock» for the Amerinds and its implications for timing their entry into North America // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1994. V. 91. P. 1158–1162.
- Underhill P.A., Jin L., Zemans R. *et al.* A pre-Columbian Y chromosome-specific transition and its implications for human evolutionary history // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1996. V. 93. P. 196–200.

- Underhill P.A., Passarino G., Lin A.A. *et al.* The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations // *Ann. Hum. Genet.* 2001. V. 65. P. 43–62.
- Underhill P.A., Shen P., Lin A.A. *et al.* Y chromosome sequence variation and the history of human populations // *Nat. Genet.* 2000. V. 26. P. 358–361.
- Weiss K.M. In search of times past: gene flow and invasion in the generation of human diversity // *Biological Aspects of Human Migration* / Eds C.G.N. Mascie-Taylor, G.W. Lasker. Cambridge: Cambridge University Press, 1988. P. 130–165.
- Wilder J.A., Kingan S.B., Mobasher Z. *et al.* Global patterns of human mitochondrial DNA and Y-chromosome structure are not influenced by higher migration rates of females versus males // *Nat. Genet.* 2004. V. 36. P. 1122–1125.
- YCC. A nomenclature system for the tree of Y chromosomal binary haplogroups // *Genome Res.* 2002. V. 12. P. 339–348.
- Zegura S.L. Y chromosomes and the trinity // *An Aleutian Journey: A Collection of Essays in Honor of W.S. Laughlin* / Eds B. Frohlich, A.B. Harper, R. Gilberg. Denmark, Copenhagen: Publications of the National Museum of Denmark, Ethnographic Series, 2002. P. 347–359.
- Zegura S.L., Karafet T.M., Zhivotovsky L.A., Hammer M.F. High-resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas // *Mol. Biol. Evol.* 2004. V. 21. P. 164–175.
- Zhivotovsky L.A., Underhill P.A., Cinnioglu C. *et al.* The effective mutation rate at Y chromosome short tandem repeats, with application to human population-divergence time // *Am. J. Hum. Genet.* 2004. V. 74. P. 50–61.

HISTORICAL PEOPLING OF NEW LANDS: AN ANCIENT LINK BETWEEN ASIA AND AMERICAS

T.M. Karafet^{1,2}, S.L. Zegura¹, M.F. Hammer¹

¹ University of Arizona, Tucson, USA; ² Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: tkarafet@email.arizona.edu

Summary

Range expansions have played a key role in human evolution, and are among the most important factors generating patterns of genetic variation in human populations.

Of particular interest is the case of colonization of new landscapes, in which groups expand from their ancestral homelands into unoccupied territory as a result of change in climate, habitat or material culture. Here we investigate the early peopling of the Americas from the perspectives of Y chromosome data from Siberian, Central Asian and Native American populations. We address the timing and number of migrations, as well as the putative Asian source population that gave rise to the paternal founders of the Americas. We also formulate a colonization model that includes both fissions and fusions and discuss the possible Central Asian/Siberian origin for the three major founding Native American Y chromosome haplogroup lineages, emphasizing the importance of genetic drift with reference to specific migration models. We examine the rate at which populations move through landscapes as inferred from demographic data, as well as from the archaeological record and our genetic data. Our colonization model incorporates five colonization stages: migration within north Asia, colonization of Beringia, early peopling of North America, range expansion within the Americas, and recent admixture due to post-European contacts.