
А.Г. Козинцев
Музей антропологии и этнографии РАН
Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАННЯЯ ИСТОРИЯ ВИДА *HOMO SAPIENS*: НОВЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Введение. Терминологические замечания

Последние книги академика А.П. Деревянко [2009, 2011], послужившие (как, разумеется, и его юбилей) поводом для данной заметки, представляют огромный интерес в нескольких отношениях. В них суммированы результаты его фундаментальных исследований в области ранней истории человечества, сведен воедино обширнейший материал и предложена последовательно мультирегиональная концепция антропогенеза.

Анатолий Пантелеевич предвидел, что предлагаемая им реформа антропологической систематики, возвращающая нас к теории Ф. Вейденрейха, вызовет у антропологов недоумение и даже возмущение [Деревянко, 2011, с. 252, 253]. Признаюсь, когда я читал последнюю работу в рукописи, нечто подобное в моей душе действительно возникло и отразилось в замечаниях, которые я вручил автору. Но сейчас я смотрю на дело иначе и испытываю к юбиляру благодарность.

В самом деле, провоцировать представителей смежных наук полезно – это расширяет дисциплинарные рамки и заставляет нас сообща думать о причинах несовпадения наших выводов. Противоречие существует, замалчивать его бесполезно. Почему позиции мультирегионализма неизмеримо прочнее в археологии, чем в генетике и антропологии? Может быть, пропасть между нами не столь уж огромна и можно попробовать навести мосты? Если и не получится, то хотя бы взгляды наши станут яснее и оппонентам, и нам самим.

Прежде всего, объясню, почему я склонен относить к представителям вида *Homo sapiens*, или, для краткости, сапиенсам, лишь людей современного анатомического типа. Я не исключаю, что к тому же виду относятся и некоторые архаические гоминины, в частности, неандертальцы и денисовцы, смешивавшиеся с сапиенсами. Эту возможность сейчас допускают и некоторые моноцентристы (см., напр.: [Stringer, 2012]). Следует, однако, учесть, что у приматов гибридизация такого масштаба (у человека, по генетическим данным – 1–7 %) сохраняется и между бесспорно разными видами, дивергировавшими достаточно давно – до 4 млн л.н. [Jolly, 2001]. Причислять архаических гомининов к сапиенсам мне кажется нежелательным по трем причинам.

Во-первых, все современные человеческие популяции в равной степени противостоят всем архаическим гомининам вместе взятым, что подчеркивает единство и уникальность человечества как вида. Теснейшая близость всех человеческих рас на всех уровнях была бы необъяснима, если бы наши пути разошлись во времена ранних питекантропов. Разумнее всего допустить, что эта близость вызвана не таинственной конвергенцией и не межконтинентальными контактами (их не было до самого недавнего времени), а очень простой причиной: у всех нас очень недавние общие предки, причем не архаические, а сапиентные. Время, отделяющее нас от них, вряд ли составляет 2 млн лет. Скорее всего, оно на порядок меньше.

Во-вторых, при отнесении архаических гомининов к нашему виду вариабельность в его пределах окажется гораздо выше внутривидовой изменчивости у других приматов (не говоря уже о том, что произойдет, если понизить таксономический ранг этих гомининов до подвида *Homo sapiens sapiens*, пусть даже *sensu lato*). Никакие ссылки на политипичность не помогут привести такую систематику в соответствие с зоологическими стандартами.

В-третьих, единственная четкая грань внутри рода *Homo* пролегает между архаическими и анатомически современными гомининами. Немногочисленные случаи промежуточности (например, в группе из Схула)* лишь подтверждают общее правило. Действительно, даже по отношению к Африке, где, в отличие от других континентов, сапиентация была постепенным процессом (сводку данных см.: [Зубов, 2004; Bräuer, 2008]), существует консенсус по поводу того, когда именно этот процесс завершился и кого следует относить к первым людям современного типа. Не подлежит сомнению, что африканские сапиенсы *sensu stricto* – люди из Херто и Омо – самые древние в мире.

Между тем, в Европе, где параллельно шел процесс постепенной «неандертализации», то есть превращения одного архаического вида в другой, невозможно указать грань между ранними неандертальцами и их предками, зато разрыв между поздними неандертальцами и сменившими их сапиенсами вполне отчетлив. В Азии не менее отчетлив разрыв между прогрессивными, но все-таки архаическими гомининами из Дали и Цзиннюшаня и абсолютно на них не похожими ранними сапиенсами из Верхнего Грота Чжоукоудяня и Люцзяна**. Древнейшие колонисты Австралии – сапиенсы с оз. Манго – были не только не архаичнее, но даже грацильнее более поздних обитателей этого континента (см. ниже). Короче говоря, нигде, кроме Африки, мы не видим преемственности между архаическими гомининами и людьми современного типа. Вот почему данные антропологии свидетельствуют против расширительного толкования понятия «сапиенс». Еще более определенно свидетельствуют против этого данные генетики.

*Хотя споры о наличии или отсутствии неандертальских пережитков у людей из Младеча, Сунгирия, Лагар Велью или Пештера ку Оасэ идут уже много лет, никто не сомневается в том, что речь идет о сапиенсах в самом узком смысле слова.

**Таксономический статус фрагментарной нижней челюсти с подбородком древностью более 100 тыс. лет из Чжижэня пока неясен (см. ниже). Во всяком случае, она явно не может заполнить собою hiatus между архаическими и современными представителями рода *Homo* в Азии.

Африканский мультирегионализм?

Стремительное развитие геномики в последние годы заставляет постоянно пересматривать наши взгляды на возникновение человека и раннюю историю человечества. Физическая антропология развивается медленнее, но некоторые антропологические факты требуют переосмысления в свете новейших исследований генетиков. Упомяну важнейшие результаты последних месяцев, не получившие еще достаточного освещения.

Прежде всего, радикально увеличился возраст «африканского Адама», который прежде считался чуть ли не вдвое моложе «африканской Евы». Произошло это благодаря выделению древнейшей в мире гаплогруппы Y-хромосомы – A1b, которая имеется лишь у пигмеев Камеруна. Оценка времени коалесценции (схождения) данной патрилинии с остальными патрилиниями человечества (142 тыс. лет) гораздо ближе к возрасту «Евы», который оценивается в 170 тыс. лет [Cruciani et al., 2011].

Нужно разъяснить, кем были наши африканские прародители. Это не «первые сапиенсы», а всего лишь люди, на которых сходятся линии женской (митохондриальной) и мужской (Y-хромосомной) родословной человечества. К тому же, у «Евы» должны были быть две дочери, давшие начало всем человеческим матрилиниям, а у «Адама» – два сына, положившие начало всем существующим патрилиниям. Отсюда следует, что «Ева» и «Адам» вполне могли жить в разное время и в разных местах. И, тем не менее, они жили как раз там и тогда, где и когда антропология независимо от генетики фиксирует появление первых людей анатомически современного типа. Можно ли считать случайностью совпадение данных, полученных из трех независимых источников*?

По данным о полностью секвенированных геномах, древнейшие человеческие группы – бушмены и пигмеи [Lachance et al., 2012]. Максимальное число эндемичных генетических вариантов – тех, которые характерны лишь для одного континента – найдено в Африке, поскольку именно там время для накопления изменчивости было неограниченным [Rosenberg, 2011]. Ведь только про африканцев можно сказать, что они «ниоткуда не пришли», поскольку их предки жили здесь всегда. На других континентах аллелей-эндемиков гораздо меньше, что вызвано сравнительно поздним заселением этих регионов сапиенсами.

Родословное древо человеческих групп, составленное коллективом генетиков во главе с Сарой Тишкофф сначала на основании ядерных микросателлитов [Tishkoff et al., 2009], а затем и на основании полных геномов [Lachance et al., 2012], имеет поразительную форму. На протяжении всего начального периода истории человечества (большой части эволюционной истории сапиенсов *sensu stricto!*) ветвление

*Ведущие специалисты по мтДНК недавно усомнились в правильности своих методов и предложили то, что они назвали «коперниковской революцией» [Behar et al., 2012]. Суть ее в том, чтобы отсчитывать различия не от «кембриджской референтной последовательности» (то есть европейской), а от реконструированной предковой для всех сапиенсов. К каким последствиям это приведет – пока непонятно.

древа происходило исключительно в пределах Африки. Причина очень проста – на других континентах сапиенсов не было. При этом об африканском стволе говорить нельзя – это не ствол, а куст древних ветвей. Первыми от общего корня отделились койсаны, которые таким образом оказались противопоставлены не только всем африканцам, но и предкам всех остальных человеческих групп вместе взятым; за ними – пигмеи и т.д.

Время дивергенции геномов африканских охотников-собираателей, оцененное на основании аутосомных локусов – 796 тыс. л.н. [Там же]. Это эпоха, когда вид *Homo sapiens sensu stricto* еще не существовал. И тем не менее, все современные африканские группы относятся именно к виду *Homo sapiens sensu stricto* – если угодно, к подвиду *Homo sapiens sapiens*.

Неудивительно, что некоторые антропологи и генетики заговорили об «африканском мультирегионализме» [Cartmill, 2010]. Действительно, мультирегиональная теория антропогенеза сохраняет конкурентоспособность лишь по отношению к Африке. В этом случае единство конечного результата (возникновения вида *Homo sapiens*) может быть объяснено без малопонятных допущений вроде конвергенции или межконтинентальных контактов – достаточно допустить контакты архаических и современных групп в пределах одного региона. Именно об этом свидетельствует необычайно высокая краниологическая изменчивость у архаических гомининов и сапиенсов Африки и Леванта конца среднего и начала позднего плейстоцена [Gunz et al., 2009]. Как показывает череп из Иво Элеру (Нигерия) древностью 12–16 тыс. лет, черты архаизма сохранялись в Африке по крайней мере до конца позднего плейстоцена [Harvati et al., 2011]. Но были ли они унаследованы от предков или получены в виде примеси? Судя по результатам исследования аутосом в трех африканских группах (мандинка, пигмеев и бушменов), 2 % их генетического материала было получено около 35 тыс. л.н. от каких-то архаических гомининов, дивергировавших от предков сапиенсов порядка 700 тыс. л.н. [Hammer et al., 2011].

В рамках африканского сценария сапиентации вполне правдоподобна селективная гипотеза. Если не предполагать, что современный физический тип биологически связан с более высоким уровнем психики (это очевидно лишь в отношении строения мозга), то непонятно, почему он должен быть селективно выгоден в масштабе всей ойкумены*. В масштабе же одного региона – Африки – можно допустить, что люди, имевшие более совершенную психику, в силу случайности оказались носителями более прогрессивной морфологии. Отбор в сочетании с контактами между разными архаическими линиями мог привести к параллельной сапиентации в некоторых африканских линиях и вытеснению других. Допустить подобный параллелизм вне Африки невозможно – этому противоречат все имеющиеся биологические данные, не говоря о немыслимости панойкуменных контактов в среднем палеолите. Здесь главным процессом было вытеснение архаических гомининов Евразии мигрировавшими из Африки сапиенсами.

*Попытка В. Эсварана обосновать выгодность современной анатомии по сравнению с архаической в акушерском плане [Eswaran, 2002], на мой взгляд (и на взгляд его оппонентов), совсем не убедительна.

Миграция сапиенсов из Африки и архаическое наследие

Выход сапиенсов из Африки, по данным геномики, произошел 70–50 тыс. л.н. [Henn et al., 2011; Lukic, Hey, 2012; Soares et al., 2012]. Оценки, полученные разными методами на основании разных генетических систем, различаются недостоверно и, следовательно, подкрепляют друг друга*.

По своей глубине дифференциация человеческих групп вне Африки несопоставима с африканской. По африканскому масштабу все группы Евразии, Австралии, Океании и Америки – в сущности, одно генетическое целое. На родословном древе человечества все современные популяции, обитающие во всех регионах мира, кроме Африки – всего лишь маленькие веточки, отделившиеся от одной из поздних африканских ветвей [Tishkoff et al., 2009; Lachance et al., 2012]. До 80–60 тыс. л.н. представители этой африканской линии и предки евразийцев были практически единой популяцией, и лишь затем их пути разошлись, хотя обмен генами продолжался и впоследствии [Li, Durbin, 2011].

Предки же европейцев и китайцев, видимо, имели общий генофонд до 20–10 тыс. л.н. [Там же]. Даже если допустить, что эти оценки занижены вдвое, то все равно европеоиды и монголоиды обособились не раньше 40 тыс. л.н. Недаром, например, человек из Сунгирия так похож на человека из Верхнего Грота Чжоукоудяня [Дебец, 1967]. К обоим применимо выражение Дебеца – «средний *Homo sapiens*». Там, где, по логике мультирегионалистов, давным-давно должны были бы жить верхнепалеолитические европеоиды и монголоиды, мы не находим ни тех, ни других. Только сейчас мы видим, как прозорлив был В.В. Бунак, писавший, что в верхнем палеолите человечество еще не распалось на расы. Как это было бы возможно в случае преемственности между архаическими гомининами и сапиенсами в пределах каждого региона?

Мало того, что новые генетические факты не оставляют места для мультирегиональной теории антропогенеза; моноцентристам тоже нужно время, чтобы осмыслить их. То, что западного расового ствола не существует, стало ясно уже давно – когда выяснилось, что африканцы занимают в генетической структуре человечества совершенно особое место. Восточный ствол казался более прочным, но теперь зашатался и он.

Группе Э. Виллерслева удалось секвенировать полный геном чистокровного австралийского аборигена [Rasmussen et al., 2011]. ДНК экстрагировали из добытой в начале XX в. пряди волос. Оказалось, что австралийцы, как и папуасы, а возможно, также мунда и аэта, – потомки первой волны мигрантов из вторичного – видимо, аравийского – центра (первичный находился в Африке). Эти люди, согласно расчетам генетиков, достигли по южному пути (вдоль берега Индийского океана) Сунды и затем Сахула 75–62 тыс. л.н. Археологические материалы надежно фиксируют заселение Сахула пока лишь около 50 тыс. л.н., хотя есть и более древние даты. Вторая волна миграции из того же центра (по оценке Расмуссена и коллег

*Недавно, впрочем, некоторые генетики сочли, что темп мутаций завывшался и, соответственно, давность событий популяционной истории занижалась [Scally, Durbin, 2012].

– 38–25 тыс. л.н.) положила начало заселению сапиенсами Евразии. К какой волне принадлежали сапиенсы из Ниа и Тяньюаня древностью около 40 тыс. лет – пока неясно. Если генетики правы, то восточного ствола человечества не существует, поскольку австралийцы и папуасы генеалогически противостоят европеоидам и монголоидам вместе взятым.

Данные геномики проливают некоторый свет на «австралийский палеоантропологический парадокс». Грацильные сапиенсы с озера Манго, древность которых превышает 40 тыс. лет [Grün et al., 2011], – первое в мире погребение с кремацией! – вполне годятся на роль мигрантов первой волны. Кем же был гораздо более поздний (финально-плейстоценовый), хотя и чрезвычайно массивный сапиенс Вилланда 50, обнаруженный в том же районе Нового Южного Уэльса? Свидетельствует ли он, как и люди из Кау Суомпа и Кубул Крик, о метисации сапиенсов с поздними эректусами типа людей из Нгандонга*? Так или иначе, ни о какой антропологической непрерывности здесь не может быть и речи. Судя по всему, пришедшие из Африки сапиенсы сосуществовали с местными архаическими гомининами и в небольшой мере смешивались с ними.

Южный (прибрежный) маршрут миграции, о котором давно уже писали антропологи [Lahr, Foley, 1994], подтверждается и иными генетическими и антропологическими данными. В частности, на аравийском побережье сохранились древнейшие гаплотипы мтДНК, относящиеся к макрогаплогруппе N и производные от африканской макрогаплогруппы L3. Их возраст оценивается в 60 тыс. лет [Fernandes et al., 2012; Soares et al., 2012].

Проведенный группой Г. Барбуджани анализ распределения точечных нуклеотидных полиморфизмов (SNP) в азиатских популяциях показывает, что наблюдаемая картина соответствует гипотезе двух миграционных путей из Африки в восточную Евразию [Ghirotto, Penso-Dolfin, Barbujani, 2011]. Южный путь, приведший сапиенсов в Сунду и Сахул, был более древним, а второй, материковый (через Левант, Иран и Центральную Азию на Дальний Восток) – более поздним.

Гипотеза южного пути подтверждается не только генетическими данными. Антропологи давно уже предполагали, что древний сплошной ареал «экваториальной расы», некогда тянувшийся по всему побережью Индийского океана, был разорван на западе европеоидами, а на востоке – монголоидами [Дебец, 1951, с. 362]**. Затем идея экваториальной расы, объединяющей темнокожие курчавоволосые группы от Африки до южной Пацифики, была, казалось, сдана в архив и на смену ей пришла теория двух центров расообразования – западного и восточного. Бицентризм не вы-

*Возможно, метисация шла и в Восточной Азии, о чем свидетельствуют сапиентные, но с архаическими признаками черепа эпохи финального плейстоцена из Лунлиня в провинции Гуанси и Малудуна в провинции Юньнань (КНР) [Curnoe et al., 2012]. Ситуация здесь та же, что в Австралии: древность этих находок – всего лишь 11,5–14,3 тыс. лет – не позволяет считать их связующим звеном в гипотетической эволюционной цепочке от местных эректусов, ведь гораздо более ранние находки из Ниа, Тяньюаня, Верхнего Грота Чжоукоудяня и Люцзяна вполне сапиентны.

**О «веддоидах» Южной Аравии и других группах, обитающих вдоль побережья Индийского океана и образующих мост между Африкой и Австралией, писал еще К. Кун [Coon, 1939, p. 403, 429–430 и др.].

держал испытания временем, зато гипотеза былого экваториального единства оказалась более жизнеспособной.

Особенно важны в этой связи результаты работы антропологической группы Советско-Йеменской комплексной экспедиции 1986–1990 гг. [Гохман и др., 1995; Чистов, 1998], подтвердившие заметную экваториальность населения Южной Аравии. Участники экспедиции были склонны трактовать это как позднюю африканскую примесь, признавая вместе с тем, что используемые ими признаки не позволяют отличить африканскую экваториальность от южноиндийской. А между тем, ни об африканской, ни об океанийской примеси в Индии говорить не приходится. Ведущие специалисты по дерматоглифике и одонтологии трактовали южноаравийские материалы в пользу теории «южного экваториального пояса» [Шинкаренко и др., 1984]. Очень вероятно, что перед нами живые следы того пути, который археология не может (пока) реконструировать по мертвым остаткам (см., впрочем: [Groucutt, Petraglia, 2012]).

Вернемся, однако, к геномике. Результаты, полученные группой Э. Виллерслева, подтверждают вывод, сделанный С. Паабо и его коллегами: неандертальское генетическое наследие в количестве 1–4 % равномерно распределено по всему миру, кроме Африки. Даже у австралийца его доля статистически неотличима от таковой у француза, китайца и папуаса [Rasmussen et al., 2011]. Как и предполагал Паабо с коллегами, это может свидетельствовать о ранней неандертальской примеси, полученной сапиенсами сразу же после их миграции из Африки на Ближний Восток, то есть до расселения сапиенсов по миру [Green et al., 2010; Li, Durbin, 2011; Stoneking, Krause, 2011; Yotova et al., 2011; Sankararaman et al., 2012; Yang et al., 2012].

Однако другие генетики отрицают метисацию сапиенсов с неандертальцами, полагая, что эти виды были репродуктивно изолированы [Currat, Excoffier, 2011]. Действительно, если путь из Африки в Австралию пролегал по берегу Индийского океана, встреча с неандертальцами едва ли могла состояться [Ghirotto, Penso-Dolfin, Barbujani, 2011], а между тем то, что считается «неандертальским компонентом», обнаружено и в геноме австралийца. Зато ДНК европейских кроманьонцев не дает никаких указаний на неандертальскую примесь [Belle et al., 2009]. Если учитывать данные о кроманьонцах, чего обычно не делают, оценка гипотетической неандертальской примеси у сапиенсов приближается к нулю.

Наблюдаемые факты иногда истолковывают с позиций африканского мультирегионализма. Речь может идти о том, что предковые линии неандертальцев и современных евразийцев разошлись в Африке позже, чем архаические линии в составе современных африканцев ответвились от общего ствола [Green et al., 2010; Ghirotto et al., 2011; Eriksson, Manica, 2012].

Теория африканского мультирегионализма, возможно, поможет объяснить причину разительного несоответствия древности последнего общего предка всех человеческих групп, оцениваемой на основании гаплоидных локусов (мтДНК и не-рекомбинирующего участка Y-хромосомы) и на основании диплоидных локусов – в среднем 1,5 млн лет по аутосомным локусам и 1 млн лет по X-сцепленным [Blum, Jakobsson, 2011]. Хотя гаплоидные локусы эволюционируют в 4 раза быстрее диплоидных, оценки древности общего предка, оцениваемого по этим двум типам локусов, различаются на порядок. Дело, вероятно, в необычайно сложном составе предковой

африканской группы сапиенсов (антропологическое обоснование этого см.: [Gunz et al., 2009]) и в ее эволюционной истории.

М. Блум и М. Якобсон попытались объяснить наблюдаемые факты, сравнив четыре сценария антропогенеза: 1) поздний исход одной популяции сапиенсов из Африки с полным вытеснением ее потомками архаических гомининов Евразии; 2) то же, но с предшествующим длительным смешением разных групп архаических и сапиентных гомининов в Африке; 3) недавнее (70–30 тыс. л.н.) смешение африканских сапиенсов с архаическими гомининами Евразии; 4) длительное смешение различных архаических, а затем и сапиентных популяций в пределах всей ойкумены. Сценарий 1 соответствует моноцентризму, сценарий 2 – «африканскому мультирегионализму», сценарий 3 – теории ассимиляции, сценарий 4 – общей мультирегиональной теории антропогенеза при полном отказе от идеи изолированности архаических популяций, даже самых разобщенных*.

Генетические расчеты Блума и Якобсона показали, что наиболее правдоподобен сценарий 2 при условии, что предковая африканская группа некогда была очень велика и включала несколько архаических линий, но перед миграцией из Африки резко уменьшилась – в Евразию ушли потомки лишь одной линии. По данным Х. Ли и Р. Дэрбина, применивших другой метод, численность предковой группы африканцев была максимальной 150–100 тыс. л.н., а минимальной – 50 тыс. л.н. [Li, Durbin, 2011]. Последняя дата соответствует т.н. бутлечку – «бутылочному горлышку» (резкому сокращению численности).

Согласно расчетам С. Бонатто и его коллег, вторичное увеличение размера группы первых мигрантов из Африки, свидетельствующее о заселении ими Евразии, произошло в интервале 80–40 тыс. л.н. (Fagundes, Kanitz, Bonatto, 2008). По своим масштабам африканский бутлечк можно сравнить лишь с берингийским, через который впоследствии прошла группа первых колонистов Америки [Amos, Hoffman, 2010]. Ли и Дэрбин, в отличие от Блума и Якобсона, считают более правдоподобной гипотезу ранней неандертальской примеси (сценарий 3).

С. Паабо, Д. Райк и их коллеги также полагают, что неандертальский компонент реален и был получен предками евразийцев 86–37 тыс. л.н. (скорее всего, 65–47 тыс. л.н.), то есть, видимо, сразу же после выхода сапиенсов из Африки [Sankararaman et al., 2012]. Быть может, сапиенсы вначале проникли в Левант, где впитали небольшую неандертальскую примесь, а затем часть их мигрировала в Аравию? Спор о «неандертальском наследии» продолжается, и ни одна из сторон пока не получила перевеса.

Одно из недавно обнаруженных свидетельств архаического наследия у современного человека – аллель V006 X-сцепленного экзона 44 гена дистрофина – dys44 [Yotova et al., 2011]. Он имеется на всех континентах, кроме Африки. По мнению В. Йотовой и ее коллег, это говорит в пользу очень раннего смешения первых сапиенсов – мигрантов из Африки – с неандертальцами, видимо, на Ближнем Востоке, как и предполагают теперь С. Паабо и члены его группы.

Впрочем, сам Паабо и его коллеги еще недавно стояли на позициях узкого моноцентризма, отрицая какое-либо смешение сапиенсов с архаическими гомининами.

*Принятие этой идеи делает мультирегионализм заведомо неконкурентоспособным.

Однако защищать моноцентризм в его узкой версии, похоже, становится все труднее – особенно ввиду появления генетических данных о денисовцах. Денисовский компонент обнаружен у австралийцев, папуасов, меланезийцев, полинезийцев, негритосов маманва Филиппин [Rasmussen et al., 2011; Reich et al., 2011; Meyer et al., 2012], а также у ицзу южного Китая [Skoglund, Jakobsson, 2011]. Денисовское генетическое наследие, таким образом, приурочено к южной Пацифике и Юго-Восточной Азии, что не согласуется с гипотезой о его африканском происхождении.

Географическое же распределение неандертальского наследия неясно. Ясно лишь то, что его, как и денисовского, нет в Африке. Еще совсем недавно генетики были едины в том, что неандертальский компонент равномерно растворен в неафриканском населении мира. По карте Скоглунда и Якобсона [Skoglund, Jakobsson, 2011, fig. 1D], правда, создается впечатление, что неандертальских генов больше там, где меньше денисовских, то есть в западной Евразии, но речь идет об относительной, а не абсолютной величине. По более поздним данным М. Майера и его коллег, у китайцев и американских индейцев неандертальский компонент даже более заметен, чем у европейцев [Meyer et al., 2012].

Архаическая примесь у современных людей подтверждается изучением лейкоцитарных антигенов (HLA), предпринятым группой П. Пархэма [Abi-Rached et al., 2011]. Некоторые аллели этой системы возникли задолго до миграции сапиенсов из Африки, причем корни их родословных деревьев находятся не в Африке, как у большинства других архаических аллелей, а в Евразии (другие примеры см.: [Козинцев, 2009]). Эти аллели имеют у современных евразийцев и океанийцев очень высокую частоту. В некоторых группах, в частности, у папуасов, они почти фиксированы. Это противоречит оценке архаической примеси по всему геному – не более 7 %. Значит, на данные аллели действовал сильный позитивный отбор, что весьма вероятно, учитывая роль системы HLA в поддержании иммунитета. Генетики из группы М. Хаммера обнаружили, что другой аллель, связанный с иммунитетом и находящийся в локусе OAS1, древностью 3,3–3,7 млн лет, был получен предками папуасов и меланезийцев от архаических гомининов [Méndez, Watkins, Hammer, 2012]. Если древность этого аллеля действительно такова, приходится предположить, что он возник у австралопитеков, а затем был утерян их африканскими потомками, но сохранился у азиатских эректусов.

Метисация с архаическими гомининами Евразии, похоже, приносила мигрировавшим из Африки сапиенсам не только пользу. Обнаружилось, в частности, что изменчивость мтДНК вшей имеет очень глубокую древность – 2 млн лет [Kitchen et al., 2011]. Учитывая, что соответствующая оценка для человеческой мтДНК на порядок ниже, генетики заключили, что эти паразиты первоначально сосуществовали с архаическими гомининами в Евразии, а затем избрали себе новых хозяев – сапиенсов, прибывших сюда из Африки.

То, что моноцентрический сценарий происхождения современных людей в Африке должен быть расширен путем добавления двух эпизодов метисации в Евразии – с неандертальцами и денисовцами, – признают сейчас ведущие специалисты в области популяционной генетики, стоявшие прежде на позициях узкого моноцентризма [Stoneking, Krause, 2011].

Кем же были денисовцы? М. Мартинон-Торрес и ее коллеги оспаривают мнение Й. Краузе и его единомышленников из группы С. Паабо, что денисовцы – ранние мигранты из Африки [Martínón-Torrez et al., 2011]. С таким же успехом они могли произойти в Восточной Азии. В пользу такой идеи свидетельствует, в частности, тот факт, что архаический «папуасский» аллель в локусе OAS1 очень сходен с денисовским [Méndez, Watkins, Hammer, 2012]. Впрочем, разговор ведется как бы на разных уровнях. На уровне глубокого родства все гоминины Евразии – потомки африканских эректусов. Это относится и к неандертальцам, хотя их позднейшая эволюционная история протекала в Европе, где процесс «неандертализации» шел, по крайней мере, с середины, если не с начала среднего плейстоцена [Endicott, Ho, Stringer, 2010].

Не раз уже отмечалось, что денисовцами могли быть среднеплейстоценовые гоминины типа Дали и Цзиннюшаня. Прогрессивный облик позднеплейстоценовых потомков таких гомининов мог способствовать гибридизации их с сапиенсами*. Но могла ли прогрессивная эволюция среднеплейстоценовых азиатских архантропов привести в более позднее время к независимому появлению чисто сапиентных черт вроде подбородочного выступа, который наблюдается на нижней челюсти из Чжижэня (южный Китай) древностью более 100 тыс. лет [Liu et al., 2010]? Или же нужно предположить, что какие-то сапиенсы еще в начале кислородно-изотопной стадии 5, т.е. задолго до главной миграции из Африки, добрались не только до Леванта, свидетельством чему служат останки из Схула и Кафзеха, но и до Восточной Азии? Как бы то ни было, считать чжижэньскую челюсть веским аргументом в пользу мультирегионализма невозможно.

Что касается Европы, то предлагаемая генетиками дата второй волны миграции – не раньше 38 тыс. л.н. [Rasmussen et al., 2011] – видимо, занижена. Фрагмент верхней челюсти и зубы анатомически современного строения из пещеры Кент-Каверн в Англии имеют калиброванную дату 44,2–41,5 тыс. л.н. [Higham et al., 2011], зубы сходного строения из слоев культуры улуцци в Гротта дель Кавалло в Италии – 45–43 тыс. л.н. [Benazzi et al., 2011], черепа сапиенсов из Пештера ку Оасэ в Румынии – 42–38 тыс. л.н. [Higham et al., 2011]. Иными словами, есть основания полагать (хотя это и подвергается сомнению, см. [Pinhasi et al., 2011]), что неандертальцы сосуществовали с сапиенсами в Европе на протяжении нескольких тысячелетий, причем главной причиной их исчезновения, судя по распределению стоянок и орудий, могло быть громадное численное превосходство сапиенсов [Mellars, French, 2011]. Сосуществованием и метисацией, возможно, объясняются и прогрессивные признаки у поздних неандертальцев [Smith, Ward, 2012], и архаические у кроманьонцев (см., напр.: [Homo sungirensis..., 2000, p. 193–215, 267, 345–348]).

Было принято считать, что улуцци, шательперрон и некоторые другие ранневерхнепалеолитические культуры с мустьерскими пережитками оставлены неандертальцами. Теперь это мнение пересматривается. Наиболее весомым свидетельством

*Поражающий своим архаизмом моляр из Денисовой пещеры (он отчасти напоминает зубы хабилисов) не обязательно свидетельствует о чрезмерно архаичной внешности этих гомининов. Э. Trinkaus напоминает, что столь же архаичные моляры были у сапиенса из Пештера ку Оасэ [Trinkaus, 2010].

в его пользу считался неандертальский (хотя и с прогрессивными признаками) скелет в шательперронском слое Сен-Сезера. Возможно, однако, что это на самом деле впускное неандертальское погребение, причем исключить принадлежность шательперрона сапиенсам нельзя [Bar-Josef, Bordes, 2010]. В Арси-сюр-Кюр связь неандертальских останков с шательперронским слоем могла быть вызвана перемешанностью (там же; см. также: [Aubry et al., 2012]; аргументы в пользу подлинности этой связи см.: [Caron et al., 2011]). Так или иначе, уверенности в том, что неандертальцы изготавливали костяные изделия и украшения, считающиеся индикаторами символической способности, сегодня у нас меньше, чем было прежде.

Обсуждение и выводы

«Человек вошел в мир бесшумно, – сказал Пьер Тейяр де Шарден, – человеческий вид, несмотря на уникальность уровня, на который его подняла рефлексия, ничего не поколебал в природе в момент своего появления» [Тейяр де Шарден, 2002, с. 295]. В переводе на современный научный язык эта мысль звучит так: «Человек современного физического типа, сформировавшийся в Африке 200–150 тыс. л.н., не внес существенных изменений ни в индустрии, ни в адаптивные стратегии» [Деревянко, 2009, с. 77]. Никакой «культурной революции» в Африке, никакой – в Евразии. И здесь, и там – устойчивые локальные традиции, унаследованные от архаических гомининов. В огромной степени благодаря трудам А.П. Деревянко среднепалеолитический культурный мультирегионализм стал неоспоримым фактом. Революции (верхнепалеолитическая и все последующие, от неолитической до компьютерной) произойдут гораздо позже, но они уже не будут иметь отношения к антропогенезу.

Культурный рост, подобно росту объема знаний, происходит по экспоненциальному закону: чем ближе к современности, тем быстрее. Кривая роста на ранних стадиях идет почти горизонтально. Она устремляется вверх уже после того, как антропогенез завершается. Ясно, что человек современного типа должен рано или поздно проявить себя в «сапиентном поведении», но психологическая способность к нему – лишь потенциал, который реализуется с огромной задержкой, составляющей более половины срока существования *Homo sapiens*. Пока способность не проявляется в материальной культуре, о ней можно лишь догадываться.

Когда же потенциал наконец реализуется, это происходит сначала лишь ненадолго. На среднепалеолитическом фоне явления типа стилбэя и хауисонс порта – яркие, но почти мгновенные вспышки. Их последующее угасание свидетельствует о том, что в ту эпоху адаптивная ценность подобных инноваций была не особенно высока. Эти исключения, подтверждающие правило, служат лишним доказательством того, о чем говорят генетика и антропология: здесь жили сапиенсы. Разумеется, они не вымерли – просто их материальная культура вновь стала неотличима от культуры архаических гомининов. Поэтому отсутствие свидетельств резкого взлета в других африканских (и евразийских) традициях среднего каменного века вовсе не обязательно свидетельствует об архаичности их носителей. Это и привело некоторых археологов к мысли о необходимости отказаться от понятия «сапиентное поведение» [Belfer-Cohen, Hovers, 2010; Shea, 2011].

Вполне вероятно, что никаких традиций обнаружимого в материальной культуре «сапиентного поведения» люди из Африки не вынесли. Единственное, что они вынесли – способность к такому поведению. И чем скорее мы оставим попытки синхронизировать биологические и археологические факты, тем менее противоречивой будет казаться наблюдаемая картина.

Возьмем ситуацию в Леванте. Разве смогли бы мы на основании археологических данных констатировать появление там сапиенсов 100 тыс. л.н.? Мустье у неандертальцев; то же самое мустье у сапиенсов – и это при том, что обе группы не просто имели разный физический тип, но и вели совершенно разный образ жизни. Как показал Э. Тринкаус, различия между неандертальцами и сапиенсами Леванта по уровню нагрузки на кости конечностей были громадными, а значит, обе группы резко различались по поведению [Trinkaus, 1992]. Но где отражение этого в материальной культуре?

Возьмем ситуацию в Европе. Этот континент изучен гораздо лучше других, и тем не менее, еще в последней трети XX в. археологам-мультирегионалистам казалось, что местные неандертальцы под воздействием культурных факторов и без каких-либо внешних импульсов превратились в сапиенсов [Григорьев, 1968]. Действительно, здесь, как и в других регионах Старого Света, прослеживается преемственность между среднепалеолитическими и верхнепалеолитическими традициями. О плавном переходе от неандертальцев к сапиенсам в Европе (во всяком случае, Восточной) говорили и некоторые антропологи. Лишь в самые последние годы им пришлось признать, что произошла смена населения [Smith, Ward, 2012].

Возьмем ситуацию в Новом Свете. Здесь не было архаических гомининов, не было среднего палеолита, соответственно, не было и базы для какой-либо преемственности. Первые палеоиндейцы появляются там, где их меньше всего можно было ожидать, – в частности, в Монте Верде. Это один из самых ранних памятников Америки, возраст которого 14,0–14,2 тыс. лет. От Берингии до центрального Чили – 15 тыс. км. На промежуточных территориях нет столь ранних стоянок. Затоплены ли они в голоцене или пока не найдены – неизвестно. Не приплыли же палеоиндейцы через Тихий океан, не прилетели чартерным рейсом! Исходя из здравого смысла, мы могли бы заключить, что палеолитическим людям незачем было совершать столь далекие трансконтинентальные миграции, если только они не спешили получить наследственное право владения новым континентом. Но факт налицо, с ним надо считаться. Американская модель – расселение путем далеких миграций (скорее всего, прибрежных), не оставляющих археологических следов – реальность, которую нужно учитывать и при реконструкции популяционной истории Старого Света.

Принять мультирегиональную теорию антропогенеза можно лишь ценой отказа от огромных достижений современной биологической науки о человеке. А вот обратное неверно. Принятие моноцентрической теории антропогенеза вовсе не требует отказа от неоспоримых достижений палеолитической археологии. Нужно только попытаться совместить то, что на первый взгляд кажется несовместимым.

Я не археолог и мне трудно назвать причину, по которой биологические реалии – в частности, ранние этапы популяционной истории *Homo sapiens*, – так слабо (пока) отражаются в материальной культуре палеолита. Могут лишь сослаться на мнение А.П. Деревянко [2011, с. 252], который указывает, что каменная индустрия Восточ-

ной и Юго-Восточной Азии «ни в коей мере не была примитивной или архаичной по сравнению с остальной частью Евразии и Африки. Она была ориентирована на экологические условия именно данного региона». Быть может, в этой недооцениваемой нами экологической ориентированности и кроется ответ? Возможно, именно она и создает иллюзию замкнутости локальных палеолитических провинций и отсутствия каких-либо внешних импульсов, в том числе и миграционных.

«Своеобразие и стойкость традиций, – писал Я.Я. Рогинский, – не должны были вести к абсолютной недоступности проникновения в эти общества людей с других территорий. Попадая в чужой коллектив, эти люди, конечно, должны были целиком подчиниться местным обычаям существования, но вместе с тем они приносили с собою и свои, иные мысли и навыки, которые незаметно, но органически вращались в ту среду, которая их ассимилировала» [1969, с. 163]. Добавим главное: они приносили с собою и свои гены.

Да, это кажется парадоксом: пришельцы демографически (вряд ли физически) вытесняют местных жителей, а местная культура, в свою очередь, вытесняет или ассимилирует культурные традиции пришельцев. Это немисливо для позднейших периодов, но мы говорим о среднем палеолите. В силу своей зависимости от факторов среды, локальные среднепалеолитические индустрии обладали огромной инертностью. Они развивались по собственным внутренним законам, которые, видимо, очень нелегко было нарушить даже и миграцией извне, особенно если пришельцы не истребляли аборигенов, а сосуществовали с ними и перенимали их традиции. Нужны точнейшие датировки, детальнейшая стратиграфия и достаточно полная палеоантропологическая летопись, чтобы заметить разрыв постепенности (вспомним, как трудно было сделать это в Европе). Пока этого нет, нам остается повторить слова Тейяра де Шардена: первое появление сапиенсов в Евразии, как и в Африке, было бесшумным.

Мы порой склонны сравнивать мигрантов из Африки чуть ли не с европейскими колонизаторами недавних веков. А ведь у ранних сапиенсов не было ни ружей, ни лошадей, ни даже верхнепалеолитической технологии, позволившей их потомкам в более позднее время вытеснить неандертальцев из Европы. Все это появилось намного позже. А тогда, в среднем палеолите, было лишь одно – более совершенное мышление. Быть может, незаметное для нас и лишь впоследствии проявившееся в материальной культуре умение особенно удачно адаптироваться к местным условиям и было главной психологической и поведенческой чертой, обеспечившей сапиенсам «мирную победу»?

Закончу статью словами А.П. Деревянко [2011, с. 253]: «Это мультидисциплинарная проблема, и в ее решении нельзя ограничиваться выводами только генетиков, или антропологов, или археологов. Только уважительное отношение к результатам, полученным коллегами из смежных наук, когда-нибудь приведет нас к истине». Замечательные слова! Мне нечего к ним добавить.

Список литературы

- Гохман И.И., Богданова В.И., Чистов Ю.К. Некоторые итоги антропологического изучения современного населения Южного Йемена // Антропология сегодня. – 1995. – Вып. 1. – СПб.: изд-во МАЭ РАН. – С. 6–41.

- Григорьев Г.П.** Начало верхнего палеолита и происхождение *Homo sapiens*. – Л.: Наука, 1968. – 176 с.
- Дебец Г.Ф.** Заселение Южной и Передней Азии по данным антропологии // Происхождение человека и древнее расселение человечества. – М.; Л.: изд-во АН СССР, 1951. – С. 355–370. – (Труды Института этнографии АН СССР. – Нов. сер. – Т. 16).
- Дебец Г.Ф.** Скелет позднепалеолитического человека из погребения на сунгирской стоянке // Советская археология. – 1967. – № 3. – С. 160–164.
- Деревянко А.П.** Переход от среднего к верхнему палеолиту и проблема формирования *Homo sapiens sapiens* в Восточной, Центральной и Северной Азии. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2009. – 327 с.
- Деревянко А.П.** Верхний палеолит в Африке и Евразии и формирование человека современного анатомического типа. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2011. – 560 с.
- Зубов А.А.** Палеоантропологическая родословная человека. – М.: Би., 2004. – 552 с.
- Козинцев А.Г.** Эволюционная история вида *Homo sapiens* в свете новых данных популяционной генетики // Вестник Московского университета. – 2009. – Сер. 23 (Антропология). – № 4. – С. 64–70.
- Рогинский Я.Я.** Проблемы антропогенеза. – М.: Высшая школа, 1969. – 263 с.
- Чистов Ю.К.** Антропология древнего и современного населения Южного Йемена. – Часть I. Палеоантропология, антропометрия, антропоскопия. – СПб.: Европейский дом, 1998. – 274 с.
- Шинкаренко В.С., Наумкин В.В., Хить Г.Л., Зубов А.А.** Антропологические исследования на о. Соко特拉 // Советская этнография. – 1984. – № 4. – С. 53–62.
- Homo sungirensis:** Верхнепалеолитический человек. Экологические и эволюционные аспекты исследования. – М.: Старый Сад, 2000. – 468 с.
- Abi-Rached L., Jobin M., Kulkarni S., McWhinnie A., Dalva K., Gragert L., Babrzadeh F., Gharizadeh B., Luo M., Plummer F.A., Kimami J., Carrington M., Middleton D., Rajalingam R., Beksac M., Marsh S.G.E., Maiers M., Guethlein L.A., Tavoularis S., Little A.M., Green R.E., Norman P.J., Parham P.** The shaping of modern human immune systems by multiregional admixture with archaic humans // Science. – 2011. – Vol. 334, N 6052. – P. 89–94.
- Amos W., Hoffman J.I.** Evidence that two main bottleneck events shaped modern human genetic diversity // Proceedings of the Royal Society. – Ser. B. – 2010. – Vol. 277, N 1678. – P. 131–137.
- Aubry T., Dimuccio L.A., Almeida M., Buylaert J.P., Fontana L., Higham T., Liard M., Murray A. S., Neves M.J., Peyrouse J.B., Walter B.** Stratigraphic and technological evidence from the Middle Paleolithic–Châtelperronian–Aurignacian record at the Bordes-Fitte rockshelter (Roches d’Abilly site, Central France) // J. of Human Evolution. – 2012. – Vol. 61, N 1. – P. 116–137.
- Bar-Josef O., Bordes J.G.** Who were the makers of the Châtelperronian culture? // J. of Human Evolution. – 2010. – Vol. 59, N 5. – P. 586–593.
- Behar D.M., van Oven M., Rosset S., Metspalu M., Loogväli E.-L., Silva N.M., Kivisild T., Torroni A., Villems R.** A “Copernican” reassessment of the human mitochondrial DNA tree from its root // Amer. J. of Human Genetics. – 2012. – Vol. 90, N 4. – P. 675–684.
- Belfer-Cohen A., Hovers E.** Modernity, enhanced working memory, and the Middle to Upper Paleolithic record in the Levant // Current Anthropology. – 2010. – Vol. 51, suppl. 1. – P. S167–S175.
- Belle E.M., Benazzo A., Ghirotto S., Colonna V., Barbujani G.** Comparing models on the genealogical relationships among Neanderthal, Cro-Magnoid, and modern Europeans by serial coalescent simulations // Heredity. – 2009. – Vol. 102, N 3. – P. 218–225.
- Benazzi S., Douka K., Fornai C., Bauer C.C., Kullmer O., Svoboda J., Pap I., Mallegni F., Bayle P., Coquerelle M., Condemi S., Ronchitelli A., Harvati K., Weber G.W.** Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behavior // Nature. – 2011. – Vol. 479, N 7374. – P. 525–529.
- Blum M.G.B., Jakobsson M.** Deep divergences of human gene trees and models of human origins // Molecular Biology and Evolution. – 2011. – Vol. 28, N 2. – P. 889–898.
- Bräuer G.** The origin of modern anatomy: by speciation or intraspecific evolution? // Evolutionary Anthropology. – 2008. – Vol. 17, N 1. – P. 22–37.

- Caron F., d'Errico F., Del Moral P., Santos F., Zilhão J.** The reality of Neandertal symbolic behavior at the Grotte du Renne Arcy-sur-Cure, France // *PLoS ONE*. – 2011. – Vol. 6, N 6. – e21545.
- Cartmill M.** 2010. The human (r)evolution(s) // *Evolutionary Anthropology*. – 2010. – Vol. 19, N 3. – P. 89–91.
- Coon C.S.** *The Races of Europe*. – N. Y.: Macmillan, 1939. – 875 p.
- Cruciani F., Trombetta B., Massaia A., Destro-Bisol G., Sellitto D., Scozzari R.** A revised root for the human Y chromosome phylogenetic tree: The origin of patrilineal diversity in Africa // *Amer. J. of Human Genetics*. – 2011. – Vol. 88, N 6. – P. 814–818.
- Curnoe D., Ji X., Herries A.I.R., Bai K., Taçon P.S.C., Bao Z., Fink D., Zhu Y., Hellstrom J., Luo Y., Cassis G., Su Bing, Wroe S., Hong S., Parr W.C.H., Huang S., Rogers N.** Human remains from the Pleistocene-Holocene transition of southwest China suggest a complex evolutionary history for *Homo sapiens* // *PLoS ONE*. – 2012. – Vol. 7, N 3. – e31918.
- Currat M., Excoffier L.** Strong reproductive isolation between humans and Neanderthals inferred from observed patterns of introgression // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 2011. – Vol. 108, N 37. – P. 15129–15134.
- Endicott P., Ho S., Stringer C.** Using genetic evidence to evaluate four paleoanthropological hypotheses for the timing of Neanderthal and modern human origins // *J. of Human Evolution*. – 2010. – Vol. 59, N 1. – P. 87–95.
- Eriksson A., Manica A.** Effect of ancient population structure on the degree of polymorphism shared between modern populations and ancient hominins // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 2012. – 14 August. – Doi: 10.1073/pnas.1200567109.
- 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.
- Fagundes N.J.R., Kanitz R., Bonatto S.L.** A reevaluation of the native American mtDNA genome diversity and its bearing on the models of early colonization of Beringia // *PLoS ONE*. – 2008. – Vol. 3, N 9. – e3157.
- Fernandes V., Alshamali F., Alves M., Costa M.D., Pereira J.B., Silva N.M., Cherni L., Harich N., Cerny V., Soares P., Richards M., Pereira L.** The Arabian cradle: Mitochondrial relicts of the first steps along the southern route out of Africa // *Amer. J. of Human Genetics*. – 2012. – Vol. 90, N 2. – P. 347–355.
- Ghirotto S., Penso-Dolfin L., Barbujani G.** Genomic evidence for an African expansion of anatomically modern humans by a southern route // *Human Biology*. – 2011. – Vol. 84, N 3. – P. 477–489.
- Ghirotto S., Tassi F., Benazzo A., Barbujani G.** No evidence of Neandertal admixture in the mitochondrial genomes of early European modern humans and contemporary Europeans // *Amer. J. of Phys. Anthropology*. – 2011. – Vol. 146, N 2. – P. 242–252.
- Green R., Krause J., Briggs A.W., Maricic T., Stenzel U., Kircher M., Patterson N., Li H., Zhai W., Fritz M.H., Hansen N.F., Durand E.Y., Malaspina A.S., Jensen J.D., Marques-Bonet T., Alkan C., Prüfer K., Meyer M., Burbano H.A., Good J.M., Schultz R., Aximu-Petri A., Butthof A., Höber B., Höffner B., Siegemund M., Weihmann A., Nusbaum C., Lander E. S., Russ C., Novod N., Affourtit J., Egholm M., Verna C., Rudan P., Braikovic D., Kucan Ž., Gušić I., Doronichev V.B., Golovanova L.V., Lalueva-Fox C., de la Rasilla M., Fortea J., Rosas A., Schmitz R.W., Johnson P.L.F., Eichler E.E., Falush D., Birney E., Mullikin J.C., Slatkin M., Nielsen R., Kelso J., Lachmann M., Reich D., Pääbo S.** A draft sequence of the Neandertal genome // *Science*. – 2010. – Vol. 328, N 5979. – P. 710–722.
- Groucutt H.S., Petraglia M.D.** The prehistory of the Arabian Peninsula: Deserts, dispersals, and demography // *Evolutionary Anthropology*. – 2012. – Vol. 21, N 3. – P. 113–125.
- Grün R., Spooner N., Magee J.M., Thorne A., Simpson J., Yan G., Mortimer G.** Stratigraphy and chronology of the WLH 50 human remains, Willandra Lakes World Heritage Area, Australia // *J. of Human Evolution*. – 2011. – Vol. 60, N 5. – P. 597–604.
- Gunz P., Bookstein F., Mitteroecker P., Stadlmayr A., Seidler H., Weber G.W.** Early modern human diversity suggests subdivided population structure and a complex Out-of-Africa scenario // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 2009. – Vol. 106, N 15. – P. 6094–6098.

- Hammer M.F., Woerner A.E., Mendez F.L., Watkins J.C., Wall J.D.** Genetic evidence for archaic admixture in Africa // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 2011. – Vol. 108, N 37. – P. 15123–15128.
- Harvati K., Stringer C., Grün R., Aubert M., Allsworth-Jones P., Folorunso C.A.** The later stone age calvaria from Iwo Eleru, Nigeria: Morphology and chronology // *PloS ONE*. – 2011. – Vol. 6, N 9. – e24024.
- Henn B.M., Gignoux C.R., Jobin M., Granka J.M., Macpherson J.M., Kidd J.M., Rodríguez-Botigué L., Ramachandran S., Hon L., Brisbin A., Lin A.A., Underhill P.A., Comas D., Kidd K. K., Norman P.J., Parham P., Bustamante C.D., Mountain J.L., Feldman M.W.** Hunter-gatherer genomic diversity suggests a Southern African origin for modern humans // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 2011. – Vol. 108, N 13. – P. 5154–5162.
- Higham T., Compton T., Stringer C., Jacobi R., Shapiro B., Trinkaus E., Chandler B., Gröning F., Collins C., Hillson S., O’Higgins P., FitzGerald C., Fagan M.** The earliest evidence for anatomically modern humans in Europe // *Nature*. – 2011. – Vol. 479, N 7374. – P. 521–524.
- Jolly C.J.** A proper study for mankind: analogies from the Papionin monkeys and their implications for human evolution // *Yearbook of Phys. Anthropology*. – 2001. – Vol. 44. – P. 177–204.
- Kitchen A., Reed D., Troups M., Miro A.** Possible late introgression from archaic hominins into the mitochondrial gene pool of modern human lice (abstract) // *Amer. J. of Phys. Anthropology*. – 2011. – Vol. 144, suppl. 52. – P. 187.
- Lachance J., Vernot B., Elbers C.C., Ferwerda B., Froment A., Bodo J.-M., Lema G., Fu W., Nyambo T.B., Rebbeck T.R., Zhang K., Akey J.M., Tishkoff S.A.** Evolutionary history and adaptation from high-coverage whole-genome sequences of diverse African hunter-gatherers // *Cell*. – 2012. – Vol. 150, N 3. – P. 457–469.
- Lahr M.M., Foley R.A.** Multiple dispersals and modern human origins // *Evolutionary Anthropology*. – 1994. – Vol. 3, N 2. – P. 48–60.
- Li H., Durbin R.** Inference of human population history from individual whole-genome sequences // *Nature*. – 2011. – Vol. 475, N 7357. – P. 493–496.
- Liu W., Jin C.Z., Zhang Y.Q., Cai Y.J., Xing S., Wu X.J., Cheng H., Edwards R.L., Pan W.S., Qin D. G., An Z.S., Trinkaus E., Wu X.Z.** Human remains from Zhirendong, South China, and modern human emergence in East Asia // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 2010. – Vol. 107, N 45. – P. 19201–19206.
- Lukic S., Hey J.** Demographic inference using spectral methods on SNP data with an analysis of the human out-of-Africa expansion // *Genetics*. – 2012. – 3 August. – Doi: 10.1534/genetics.112.141846.
- Martinón-Torres M., Dennell R., Bermúdez de Castro J.M.** The Denisova hominin need not be an out of Africa story // *J. of Human Evolution*. – 2011. – Vol. 60, N 2. – P. 251–255.
- Mellars P., French J.C.** Tenfold population increase in Western Europe at the Neandertal-to-Modern transition // *Science*. – 2011. – Vol. 333, N 6042. – P. 623–627.
- Méndez F.L., Watkins J.C., Hammer M.F.** Global genetic variation at OAS1 provides evidence of archaic admixture in Melanesian populations // *Molecular Biology and Evolution*. – 2012. – 16 January. – URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22319157>
- Meyer M., Kircher M., Gansauge M.-T., Li H., Racimo F., Mallick S., Schraiber J.G., Jay F., Prüfer K., de Filippo C., Sudmant P.H., Alkan C., Fu Q., Do R., Rohland N., Tandon A., Siebauer M., Green R.E., Bryc K., Briggs A.W., Stenzel U., Dabney J., Shendure J., Kitzman J., Hammer M.F., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Patterson N., Andrés A.M., Eichler E.E., Slatkin M., Reich D., Kelso J., Pääbo S.** A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual // *Science*. – 2012. – 30 August. – Doi: 10.1126/science.1224344.
- Pinhasi R., Higham T.F.G., Golovanova L.V., Doronichev V.B.** Revised age of Late Neandertal occupation and the end of the Middle Paleolithic in the Northern Caucasus // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 2011. – Vol. 108, N 21. – P. 8611–8616.
- Rasmussen M., Guo X., Wang Y., Lohmueller K.E., Rasmussen S., Albrechtsen A., Skotte L., Lindgreen S., Metspalu M., Jombart T., Kivisild T., Zhai W., Eriksson A., Manica A.,**

- Orlando L., De La Vega F.M., Tridico S., Metspalu E., Nielsen K., Ávila-Arcos M.C., Moreno-Mayar J.V., Muller C., Dortch J., Gilbert M.T.P., Lund O., Wesolowska A., Karmin M., Weinert L.A., Wang B., Li J., Tai S., Xiao F., Hanihara T., van Driem G., Jha A.R., Ricaut F.-X., de Knijff P., Migliano A.B., Romero I.G., Kristiansen K., Lambert D.M., Brunak S., Forster P., Brinkmann B., Nehlich O., Bunce M., Richards M., Gupta R., Bustamante C.D., Krogh A., Foley R.A., Lahr M.M., Balloux F., Sicheeritz-Pontén T., Villems R., Nielsen R., Wang J., Willerslev E. An aboriginal Australian genome reveals separate human dispersals into Asia // *Science*. – 2011. – Vol. 334, N 6052. – P. 94–98.
- Reich D., Patterson N., Kircher M., Delfin F., Nandineni M.R., Pugach I., Ko A.M.S., Ko Y.C., Jinam T.A., Phipps M.E., Saitou N., Wollstein A., Kayser M., Pääbo S., Stoneking M. Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania // *Amer. J. of Human Genetics*. – 2011. – Vol. 89, N 4. – P. 516–528.
- Rosenberg N.A. A population-genetic perspective on the similarities and differences among worldwide human populations // *Human Biology*. – 2011. – Vol. 83, N 6. – P. 659–684.
- Sankararaman S., Patterson N., Li H., Pääbo S., Reich D. The date of interbreeding between Neandertals and modern humans // URL: arxiv.org/pdf/1208.2238v1.pdf. 2012. – 2012. – 10 August.
- Scally A., Durbin R. Revising the human mutation rate: Implications for understanding human evolution // *Nature Reviews Genetics*. – 2012. – Vol. 13, N 10. – P. 745–753.
- Shea J.J. *Homo sapiens* is as *Homo sapiens* was: Behavioral variability versus “behavioral modernity” in Paleolithic archaeology // *Current Anthropology*. – 2011. – Vol. 52, N 1. – P. 1–35.
- Skoglund P., Jakobsson M. Archaic human ancestry in East Asia // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 2011. – 31 October. – URL: <http://www.pnas.org/content/early/2011/10/24/108181108.full.pdf+html>
- Smith F.H., Ward A.M. Vindija Neandertals as evidence for gene flow from early modern humans (abstract) // *American Journal of Physical Anthropology*. – 2012. – Vol. 147. – Suppl. 54. – P. 272–273.
- Soares P., Alshamali F., Pereira J.B., Fernandes V., Silva N.M., Afonso C., Costa M.D., Musilova E., Macaulay V., Richards M.B., Černý V., Pereira L. The expansion of mtDNA haplogroup L3 within and out of Africa // *Molecular Biology and Evolution*. – 2012. – Vol. 29, N 3. – P. 915–927.
- Stoneking M., Krause J. Learning about human population history from ancient and modern genomes // *Nature Reviews*. – 2012. – Vol. 12, N 9. – P. 603–614.
- Stringer C. What makes a modern human // *Nature*. – 2012. – Vol. 485, N 7396. – P. 33–35.
- Tishkoff S.A., Reed F.A., Friedlaender F.R., Ehret C., Ranciaro A., Froment A., Hirbo J.B., Awomoyi A.A., Bodo J.-M., Doumbo O., Ibrahim M., Juma A.T., Kotze M.J., Lema G., Moore J. H., Mortensen H., Nyambo T.B., Omar S.A., Powell K., Pretorius G.S., Smith M.W., Thera M. A., Wambede C., Weber J.L., Williams S.M. The genetic structure and history of Africans and African Americans // *Science*. – 2009. – Vol. 324, N 5930. – P. 1035–1044.
- Trinkaus E. Morphological contrasts between the Near Eastern Qafzeh-Skhul and late archaic human samples: grounds for a behavioral difference? // *The Evolution and Dispersal of Modern Humans in Asia*. – Tokyo: Hokusen-sha, 1992. – P. 277–294.
- Trinkaus E. Denisova Cave, Peștera cu Oase, and human divergence in the Late Pleistocene // *Paleoanthropology*. – 2010. – P. 196–200. – Doi: 10.4207/PA.2010.ART39.
- Yang M.A., Malaspina A.-S., Durand E.Y., Slatkin M. Ancient structure in Africa unlikely to explain Neanderthal and non-African genetic similarity // *Molecular Biology and Evolution*. – 2012. – 18 April. – Doi: 10.1093/molbev/mss117.
- Yotova V., Lefebvre J.-F., Moreau C., Gbeha E., Hovhannesian K., Bourgeois S., Bédarida S., Azevedo L., Amorim A., Sarkisian T., Avogbe P.H., Chabi N., Dicko M.H., Amouzou E.S.K., Sanni A., Roberts-Thomson J., Boettcher B., Scott R.J., Labuda D. An X-linked haplotype of Neanderthal origin is present among all non-African populations // *Molecular Biology and Evolution*. – 2011. – Vol. 28, N 7. – P. 1957–1962.