

Aasia asustamine kaasaegse inimese poolt: tulvavesi piki India ookeani rannikut

Mait Metspalu, Kristiina Tambets

Tartu Ülikooli Molekulaar- ja Rakubioloogia Instituut, Eesti Biokeskus

1. Sissejuhatus

Tänaseks on selge, et kaasaegne, anatoomiliselt moodne inimene (AMI), kujunes välja Aafrikas, kust ta suhteliselt hiljuti, vähem kui sada tuhat aastat tagasi välja rändas ja kõik teised kontinendid peale Antarktise asustas. Väljarände käigus asendas AMI kõik eelnevalt eri maailma paigus elanud inimliigid (Cann *et al.*, 1987; Stringer & Andrews 1988; Vigilant *et al.*, 1991, tuues ära vaid kõige varasemad tööd). Konkureerival hüpoteesil, nn. multiregionaalsel teoorial, mille kohaselt AMI arenes paralleelselt Euroopas, Aafrikas, Ida-Aasias ja Austraalias sealsetest varasematest *Homo* populatsioonidest, kes küll olid samuti oma teekonda Aafrikast alustanud, kuid juba palju varem, on praegu vaid üksikuid pooldajaid (Weidenreich 1943; Wolpoff *et al.*, 1984; Templeton, 1992; Wolpoff, 1996; Wolpoff *et al.*, 2001). Sellest nüüdseks juba ebavõrdsest vastasseisust palju aktiivsem arutelu käib hoopis hiljutise Ida-Aafrikast väljarände toimumisaja ning võimalike rännuteede ja -lainete arvu ümber. Tuleb siiski rõhutada, et paljud viimase aja populatsioonigeneetika-, arheoloogia- ja antropoloogiaalased tööd viitavad Lõuna Rannikuteele (*Southern Coastal Route*, edaspidi: Lõunatee) kui peamisele või ka ainsale Aafrikast väljunud migratsiooniteele (Lahr & Foley 1994; Quintana-Murci *et al.*, 1999; Stringer, 2000; Kivisild *et al.*, 2003; Kivisild *et al.*, 2004; Metspalu *et al.*, 2004, ülevaateks vaata ka Oppenheimer, 2003). Lõunatee kulges oletatavasti piki India ookeani rannikut, Ida-Aafrikast üle Pisarate Väina, Araabia poolsaare ja Pärsia lahe, mis tollal oli pigem jõgede ja soode maastik, Lõuna-Aasiasse ning sealt, ikka mööda rannikut, edasi Austraaliani välja. Tõenäoselt oli üks esimesi selle hüpoteesi püstitajaid geograaf Carl Sauer. Ta pakkus välja et, kohastumus elule troopilise mereranna läheduses võimaldas inimpopulatsioonidel levida, ilma et see oleks nõudnud vaevalist ümberkohastumist uue ökoloogilise nišiga (Sauer, 1962). Alternatiivne või paralleelne Põhjatee, mis on eriti just eurooplastest uurijatele intuiitiivselt „loogiline” tundunud, kulgeks pikki Niilust üle Siinai poolsaare Lähis-Itta ja hargneks sealt edasi üle Euraasia (Lahr, 1996; Kivisild *et al.*, 1999a; Maca-Meyer *et al.*, 2001; Tanaka *et al.*, 2004). Loomulikult võidi põhimõtteliselt kasutada mõlemat teed, kas siis samaaegselt või mitte. Vaidlus ongi taandunud sellele, kas Lõunateele lisaks Põhjateed üldse vaja oli, ja kui, siis kas algse Euraasia koloniseerimise etapis või hiljem. Käesolevas lühiülevaates keskendume kitsamalt Aasia kui ühe olulise piirkonna asustamisele AMI teel Aafrikast mujale maailma ja lähtume Lõunatee kontseptsioonist. Oma valiku õigustuse juurde tuleme hiljem põgusalt tagasi.

Pärsia lahe ületanud kaasaegsel inimesel oli Aasia edasiseks asustamiseks kaks võimalikku teed. Neid kahte eraldas müürina kõrguv Himaalaja mäestik. Ilmselt jätkus uute alade vallutamine pikki India ookeani rannikut. Samas võisid osad populatsioonid pöörata põhja poole tungides sisemaale näiteks mööda jõesänge. Niiviisi, hoopis teistsuguse elukeskkonnaga kohanedes, võis AMI jõuda Ida-Aasiasse ka läbi Kesk-Aasia ja Lõuna-Siberi (Wells *et al.*, 2001; Oppenheimer, 2003; Tanaka *et al.*, 2004). Et vältida segadust Aafrikast lähtuva Põhjateega nimetame seda hüpoteetilist migratsiooniteed Aasia Põhjateeks. Nagu me järgnevalt näeme, ei ole Aasia Põhjatee valemisse kaasamine tänapäevaste Aasia ja Okeania populatsioonide mitokondriaalse DNA (mtDNA) varieeruvusmustrid kujunemisloole rekonstrueerimiseks siiski hädavajalik. Kuid enne veel, kui asume geneetika andmestiku uurimisele, peatume põgusalt Aasia asustamist mõjutanud kliimatingimustel ning arheoloogilistel ja paleoantropoloogilistel andmetel.

2. Paleokliimaatiline kontekst

Küttidest-korilastest kiviaja inimpopulatsioonid olid keskkonnamuutustele mõistagi väga tundlikud. Sestap ei ole Aasia asustamist polaarjääkilpides ja meresetetes salvestunud kliimamuutustele tähelepanu osutamata võimalik tulemuslikult uurida. Need globaalsed muutused kajastuvad ka detailsemates paleovegetatsiooni uurimustes, mis põhinevad setetes säilinud tolmuterade analüüsil (Adams & Faure, 1997; Adams *et al.*, 1999; Ray & Adams, 2001; ülevaateks vaata ka <http://members.cox.net/quaternary/>). Paleovegetatsiooni detailidesse me siinkohal siiski ei süüvi.

Pärast Eemi jäävaheaga umbes 110–130 tuhat aastat tagasi jahenes globaalne kliima pidevalt ning saavutas madalaima taseme 15–25 tuhat aastat tagasi viimase jääaja maksimumil. See protsess ei olnud ühtlane: vaheldus mitmeid soojema ja külmemä kliimaga perioode. Muidu järk-järgult jahenevat faasi 110 ja 70 tuhande aasta vahel iseloomustasid lühiajalised väga külmad ja kuivad perioodid, nn. Heinrichi sündmused. Järgnevad 20 tuhat aastat, mis langesid kokku noorema Visla jääajaga, möödusid viimase jääaja maksimumile sarnastes tingimustes (Adams *et al.*, 1999). Sellele järgneval perioodil kuni 25 tuhat aastat tagasi oli globaalne kliima suhteliselt soojem ent siiski heitlik, jääaja maksimumi lähenedes aga jahenes taas.

Kõikuva temperatuuriga võrdväärselt mõjutas kaasaegset inimest muutuv niiskuseržiim. Mida madalam oli temperatuur, seda vähem toimus ka vee aurustumist maailmamere pinnalt. Sellest tulenev globaalne sademete vähenemine tõi endaga kaasa ulatusliku kõrbealade laienemise nii Kesk- kui Edela-Aasias. Isegi umbes 50 tuhat tagasi, kui Araabia mere ja Levandi vahel avanes koos suhteliselt sooja ja niiske kliimaperioodi tulekuga nn. roheline Zagrose koridor, jäid Kesk-Aasia ja Aafrika põhjaosa kõrbed enamikule elusolendeist vähesobilikeks elupaikadeks (vt. Oppenheimeri ülevaadet (2003)).

Külma ja kuiva kliimaga ajajärgul oli maailmamere tase tänasest hoopis madalam – esiteks vähenes jaheneva ookeani maht ning teiseks, tohutu hulk vett

“püüti vangi” pooluste üha laienevatesse jäämütsidesse. Merepinna taseme kõikumine tegi veetakistuste ületamise uute piirkondade koloniseerimisel ühel perioodil raskemaks kui teisel. Nii näiteks oli Austraalia ja Timori saart eraldav väin – suurim veetakistus, mis kaasaegsel inimesel Sahuli ehk tänase Austraalia ja Uus-Guinea maamassidest jääajal moodustunud Suur-Austraaliasse jõudmiseks ületada tuli, 65 ja 70 tuhande aasta vahel tunduvalt lühem (170 km) kui täna (500 km), sest maailmamere tase oli praegusest ligi 80 meetrit madalam. Järgneval soojemal perioodil muutus see piki veeteed läbitav distants küll pikemaks ent ei ületanud isegi maailmamere taseme viimase jääaja maksimumi eelses kõrgeimas faasis umbes 50 tuhande aasta eest, mil merepind ulatus 40 meetrini oma tänasest tasemest, 220 kilomeetrit (Chappell, 2002). Kuna nii või teisiti oli see veetakistus esimestele kaasaegsetele inimestele ületatav vaid juhul, kui nad tundsid parve ehitamise keerulist kunsti, ei ole põhjust arvata, et ülesõit oleks saanud toimuda tingimata ainult kõige lühema vahemaa järgus (*contra* Oppenheimer, 2003).

3. Arheoloogiline ja paleontoloogiline tõendusmaterjal anatoomiliselt kaasaegse inimese esmaasustuse kohta Aasias

Mistahes fossiilsed andmed on ilma igasuguse kahtluseta ebatäielikud. Luustike fossiliseerumine on harv sündmus, mis sõltub kliimast ja küllap ka paljudest muudest teguritest. Nende avastamine oleneb omakorda arheoloogiliste kaevetööde piirkondlikust intensiivsusest. Seoses võimaliku piki merekallast kulgenud rännuteega kerkib esile omaette probleemistik – kui ranna toidulauaga kohanenud kaasaegne inimene Euraasia asustamisel tõepoolest Lõunateed kasutas, on ilmselt paljud potentsiaalsetest arheoloogilistest leiukohtadest tänaseks merepinnast allapoole jäänud. Veetaseme 80-meetriline tõus viimase 70 tuhande aasta jooksul on rannajoont oluliselt muutnud ja seda sadu kilomeetreid sisemaa poole nihutanud, kattes tõenäoliselt ka märgid kaasaegse inimese tegevusest. Fossiilsete leidude dateerimise korrektsus on samuti lahkarvamuste kasvulavaks (Chen & Zhang, 1991; Klein, 1999).

Vaatamata nimetatud probleemidele on ja ilmselt ka jäävad fossiilid kaasaegse inimese leviku parimateks tunnistajateks. Kõige varajasemad dateeringud kaasaegse inimese jäänustest väljaspool Aafrikat (välja arvatud lühiajaline Aafrika “käepikendus” Lähis-Idas üle 100 tuhande aasta tagasi) on 45 tuhande aasta vanused (Foley, 1998 ja selles viidatu). Teated tunduvalt vanematest leidudest Aasias, sealhulgas 67 tuhande aasta vanuseks väidetud leiust Liujiangist Hiinas, on saanud terava kriitika osaliseks (Etler, 1996).

Euroopas on vanimad kaasaegse inimese skeletileiud dateeritud 37 ja 45 tuhande aasta vanuseks (van Andel *et al.*, 2003). Huvitav on siinkohal märkida, et samast ajast pärinevaid jäänuseid on leitud ka Kalimantanilt (Borneolt) ja Austraaliast, kus vanimad leiud Niah-koopast ja Mungo järve äärest on hiljaaegu ümberdateeritud enam kui 40 tuhande aasta vanuseks. Täna sel liivaväljal kunagise Mungo järve leiukohas on inimasustuse algusajaks pakutud koguni 50 tuhande (Bowler *et al.*, 2003) ning 62 tuhande aasta piiri (Thorne *et al.*, 1999). Samasse

aega on määratud ka Edela- ja Põhja-Austraalia leiukohtade vanused ; Roberts *et al.*, 1990; Roberts *et al.*, 1994; Turney *et al.*, 2001). Need dateeringud seavad omakorda Aasia asustamisele ajalised piirid. Ei olnud ju Austraalia asustamine ilma Aasias kanda kinnitamata võimalik.

Varaseimad fossiilsed jäänused kaasaegsest inimesest Ida-Aasias pärinevad Sise-Mongooliast. Nende vanus ei ületa palju 30 tuhandet aastat (Chen & Zhang, 1991; Etler, 1996). See on aga ilmekas näide fossiilsete andmete puudumisel püstituvate negatiivsete argumentide (pole leitud – järelikult pole olnud!) nõrkusest. Lõuna Aasia fossiilsete leidudega on peaaegu sama kehvasti. Vanimad anatoomiliselt moodsa inimese jäänused on 28 kuni 33 tuhande aasta vanused ja leitud Sri Lanka lõunaosast (Kennedy *et al.*, 1987; Kennedy & Deraniyagala, 1989). Samas osutavad Austraalia dateeringud, et kaasaegne inimene pidi Lõuna-Aasias olema juba vähemalt 10 tuhat aastat varem.

Arheoloogilisi andmeid on mõnel puhul tõlgendatud nii, et kaasaegne inimene elas Indias juba üle 60 tuhande aasta tagasi (Kumar & Reddy, 2003). Kuna aga kõnealused keskmise paleoliitikumi leiukohad fossiilset materjali ei sisalda, ei saa kindlalt väita, et tegu on kaasaegse inimesega (Joshi, 1996). Kui Lähis-Idas ja Euroopas levisid ülepaleoliitikumi kultuurid üldiselt koos kaasaegse inimesega, siis Austraaliasse viinud rändetee viis sinna keskmise paleoliitikumi kultuuri. Ka India vanimad ülepaleoliitikumi leiukohad ei küüni üle 30 tuhande aasta piiri ning keskmist paleoliitikumi esineb paralleelselt ülemaga veel järgneva 10 tuhande aasta vältel (Chakrabarti, 1999). Seega on võimalik, et Lõunateed tallanud populatsioonid kandsid keskmise paleoliitikumi kultuuri ning ülepaleoliitikum jõudis Lõuna-Aasiasse palju hiljem – kas siis koos „uute inimestega” või „kultuurivahetuse” korras.

Üleminek keskmiselt paleoliitikumilt ülepaleoliitikumile toimus esimesena Lähis-Idas umbes 50 tuhat aastat tagasi (Gilead, 1991). Seal levis uus tehnoloogia edasi igasse ilmakaarde, eriti kiiresti aga just Euroopa suunas, kus vanimad leiud Kesk-Euroopast ja Põhja-Hispaaniast on umbes 47 tuhande aasta vanused (van Andel *et al.*, 2003). Ülepaleoliitikum on umbes sama vana ka pisut ida pool – Zagrose mägedes (Olszewski & Dibble, 1994), kuid juba enam kui 10 tuhat aastat noorem Kaukaasias (Bar-Yosef, 2001). Huvitaval kombel pakutakse suhteliselt varast – 39–43 tuhat aastat tagasi toimunud kultuurivahetust ka Altai mägede ja Baikali järve piirkondadesse Lõuna Siberis (Dolukhanov *et al.*, 2002; Vasil'ev *et al.*, 2002). Need varasesse ülepaleoliitikumi määratud leiud on paraku küllaltki sarnased eelnenud keskmise paleoliitikumi tööriistadega (Kuzmin & Keates, 2004), mistõttu selles küsimuses veel täit selgust ei ole. Fossiilsed andmed tõendavad, et kaasaegne inimene oli Siberis vähemalt 18 tuhat aastat tagasi. Pelgalt arheoloogilistele andmetele tuginedes ei saa lõpuni selgeks, millised inimpopulatsioonid keskmise paleoliitikumi kultuure viljelesid ja kas arvatav suhteliselt varane üleminek ülepaleoliitikumi kultuuridele toimus seoses uute populatsioonide saabumisega või mitte.

Eelpooltoodu põhjal võib öelda, et toetudes olemasolevatele arheoloogilistele ja paleontoloogilistele andmetele on mitmed teadlased seisukohal,

et kaasaegne inimene levis Aasias kahe eraldi lainena. Esimene neist kandus piki Lõunateed läbi Lõuna- ja Kagu-Aasia Austraaliasse ning kandis keskmise paleoliitikumi kultuure, teine aga Lähis-Idast üle Kesk-Aasia ja Lõuna-Siberi Ida-Aasia, levitades ülempaleoliitikumi kultuure (Lahr & Foley 1994; Jobling & Tyler-Smith, 2003). Milline võiks olla selle mudeliga kooskõlas olev geeniliinide muster? Kui Ida-Aasia asustamine kulges tõesti mööda kaht erinevat migratsiooniteed, millest üks möödus Himaalajast põhja ja teine lõuna poolt, siis peaks Kesk-Aasias ja Lõuna-Siberis leiduma unikaalseid geeniliine, mis Ida- ja Kagu-Aasia geeniliinidega lähedases suguluses ei ole. Kui aga kogu Aasia asustati ühe lainena, näiteks piki Lõunateed, siis peaks kõik Kesk-Aasias ja Lõuna-Siberis levinud geeniliinid pärinema Kagu-Aasia geenitiigist. Kui ainsaks rännuteeks oli Aasia Põhjatee, siis peaks olukord olema vastupidine ning Kagu-Aasia geeniliinid pärinema Kesk-Aasias ja Lõuna-Siberis levinud liinidest. Vaatleme järgnevalt, mida näitab selles kontekstis emaliinide geneetilist ajalugu kajastava mitokondriaalse DNA andmestik.

4. Mitokondriaalse DNA ja selle mitmekesisuse seos anatoomiselt kaasaegse inimese esmaasustusega Aasias

Inimese mitokondri genoom (mtDNA) pärandub üksnes emaliinis ja kogub mutatsioone tuumas asuvast kromosomaalsest DNA-st umbes suurusjärgu võrra kiiremini – see lihtsustab evolutsioonilises ajaskaalas suhteliselt hiljuti lahknunud geeniliinide eristamist ja sellise “noore” liigi nagu *Homo sapiens* geneetilise mitmekesisuse uurimist. Viimase kümnekonna aasta jooksul on mtDNA leidnud kaasaegse inimese kujunemisloo uurimisel laialdast rakendust. Selleks, et tänaste populatsioonide mtDNA variantide mitmekesisuse alusel esmase inimasustuse kujunemist Aasias rekonstrueerida, tuleb alustada selles piirkonnas tekkinud, nn. autohtonsete mtDNA haplogruppide¹ kindlakstegemisest ja nende tekkele ja levikule ajalised mõõtmed anda. Asustuse võimalikku algusaega saame hinnata kõige vanemate autohtonsete haplogruppide koalestsentsiaegade² järgi. Ideaaljuhul langevad need kokku haplogruppide asutajatüüpide saabumise ajaga uude piirkonda (Stoneking *et al.*, 1990; Torroni *et al.*, 1993a; Torroni *et al.*, 1993b; Sykes *et al.*, 1995; Forster *et al.*, 1996; Richards *et al.*, 2000). Enamusel juhtudest asi siiski nii lihtne ei ole. Esiteks võib asutajapopulatsioon olla väike ja püsida

¹ Haplogrupp – kõik viimase ühise eellasvariandi järeltulijad, s. h. ka eellasvariant ise; kujutletav puu maapealse osana, kus kõik ühest oksast hargnevad oksakesed kuuluvad ühte haplogruppi, samas kui ühest oksakesest hargnevad pungad kuuluvad hierarhiselt alamhaplogruppi. Haplogrupi ja alamhaplogrupi moodustavad haplotüübid ehk konkreetsed mtDNA variandid. Kui puu okste hargnemiskohtade vahelisi alasid käsitleda mutatsioonidena, on haplotüüpideks puu hargnemiskohad ja tipud

² koalestsentsiaeg – aeg, mis kulub vaadeldava haplogrupi kõikide olemasolevate haplotüüpide keskmise mutatsioonilise kauguse saavutamiseks viimasest ühisest eellasvariandist

sellisena vastasustatud alal pikemat aega. Sellisel juhul soosib geneetiline triiv³ madala geneetilise diversiteedi püsimist. Kuna haplogrupi vanusearvutus on diversiteediga otseselt seotud, alahindab koalestsentsiaeg niisugusel juhul asustamisaega.

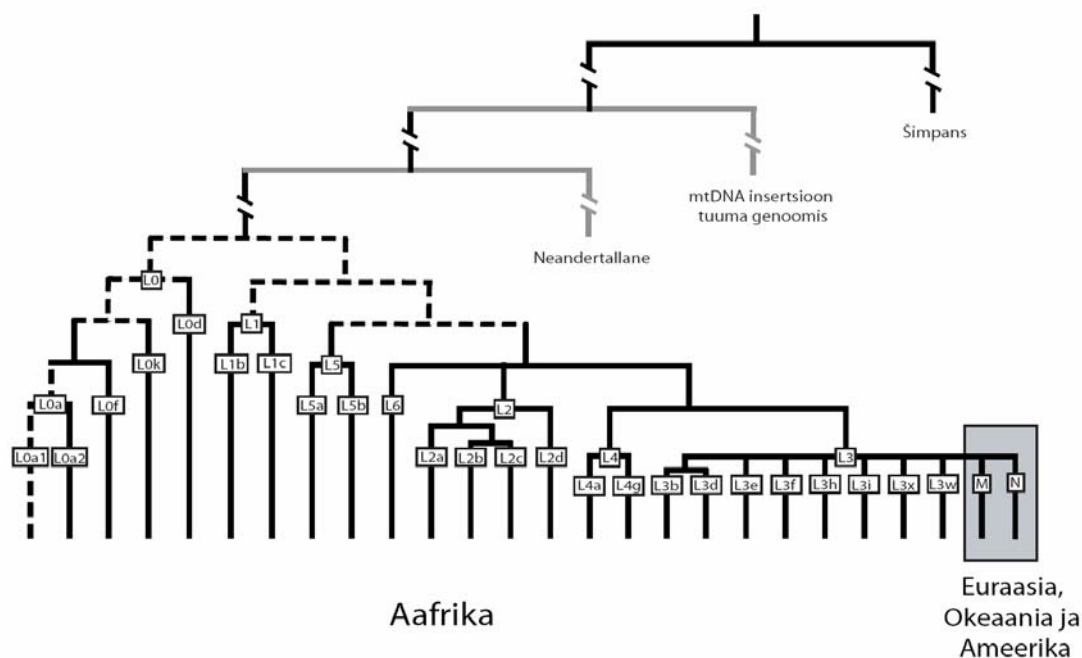
Teisalt, kui uue piirkonna asustamine toimub massilis(t)e migratsiooni(de) tulemusel, tuuakse suur osa haplogrupisisesest mitmekesisusest kolonistide poolt kaasa – sel puhul väljendab tänane geneetiline mitmekesisus nende demograafilise (ja bioloogilise) ajaloo erinevate etappide summaarset väljendust ning arvutatud koalestsentsiaeg ülehindab asustamise aega. Veelgi keerulisemaks muudavad asja sagedased tagasimigratsioonid – inimesed pöörduvad lisaks uute alade koloniseerimisele ka tagasi lähtepiirkondadesse – ning see, et ilmselt jääb nii mõnigi asutajatüüp tänu uuritud valimi väiksusele tähele panemata (Richards *et al.*, 2000).

Kirjeldatud strateegia puhul on oluline, et uuritav geograafiline piirkond oleks võimalikult suures ulatuses ja võimalikult hästi uuritud. “Hästi” tähendab siin nii andmebaasi fülogeneetilist sügavust kui laia geograafilist haaret. Esimest saab parandada uute informatiivsete markerite leidmisega; inimese emaliinide “ajalugu” kätkev mtDNA hakkab ses osas juba küllastatuse taset saavutama (vt järgmine lõik), isaliine kandval Y-kromosoomil on aga potentsiaali palju enamaks, kui praegu selge.

Emaliinide populatsioonigeneetilistes uurimustes, kus varem analüüsiti vaid mtDNA teatud kindlaid lõike, on kogu mitokondri genoomi järjestuse määramine saamas igapäevase praktilise töö osaks. Osalt on see saanud võimalikuks tänu tehnoloogia arengule (loe: hinna odavnemisele), teisalt tingitud vajadusest viia resolutsioonitase fülogeneesi tõepärase rekonstrueerimise huvides maksimaalseks.

Globaalse emaliinide fülogeneesipuu juur paikneb Aafrikas. Ka kõik peaoksad on levinud ainult mustal mandril. Euraasias näeme vaid ühe Aafrika peaoksa – L3 – kahte haru – M ja N (joonis 1), mis on Euraasia kontekstis peaokside rollis. Joonisel 2 on üldistatuna kujutatud Euraasia emaliinide hierarhilise põlvnemise e fülogeneesi puu, mis summeerib paljude uurimisrühmade sellisuunalise töö (Finnilä *et al.*, 2001; Herrnstadt *et al.*, 2002; Kivisild *et al.*, 2002; Yao *et al.*, 2002; Kong *et al.*, 2003; Metspalu *et al.*, 2004; Palanichamy *et al.*, 2004; Quintana-Murci *et al.*, 2004; Tanaka *et al.*, 2004). Oluline on rõhutada, et selle puu topoloogia (harude paiknemise kord tüvel) on sisuliselt lõplik, sest ta põhineb mtDNA täisjärjestustel ehk kogu võimalikul informatsioonil, mida see molekul kätkeb. Ilmne on Ida-Aasiale spetsiifiliste puu harude suurem detailsus võrreldes teiste piirkondadega – see tuleneb aga pelgalt suuremast andmebaasist selle piirkonna kohta, eriti võrreldes Lõuna-Aasiaga, kus täisjärjestustepõhine uurimistegevus paljuski alles algab.

³ geneetiline triiv - geenivariantide sageduste juhuslikud muutused populatsiooni järjekustes põlvkondades

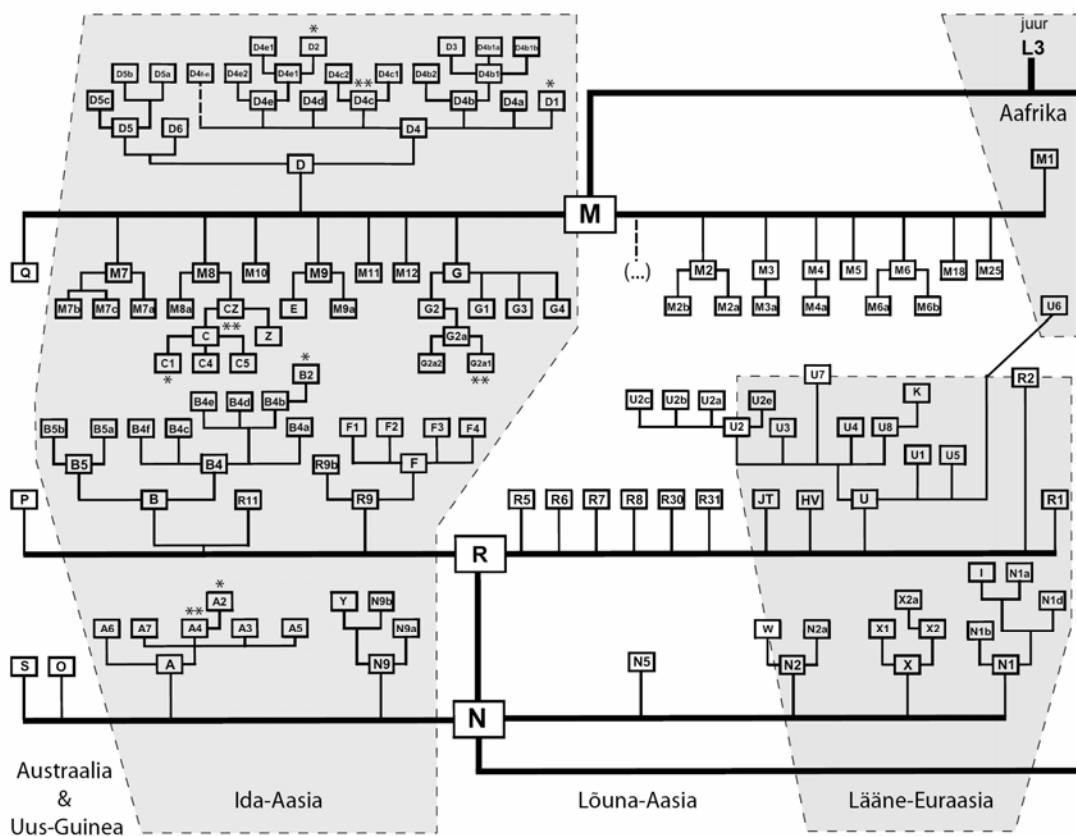


Joon. 1. Inimese mitokondriaalse DNA haplogruppide fülogeneetiline puu. Valdav enamus puu oksid on levinud vaid Aafrikas. Euraasias, Okeaanias ja Ameerikas on levinud vaid ühe Aafrika-spetsiifilise haplogrupi – L3 – kaks alamharu – M ja N. Esitatud mugandatud kujul algallikast (Kivisild *et al.*, in press).

Fig. 1. Phylogenetic tree relating human mitochondrial DNA haplogroups. The bulk of the lineages are spread only within Africa. Virtually all human populations outside Africa trace their maternal lineages in one of two subhaplogroups (M ja N) arising from one of many African-specific haplogroups (L3). Figure is adopted from (Kivisild *et al.*, in press).

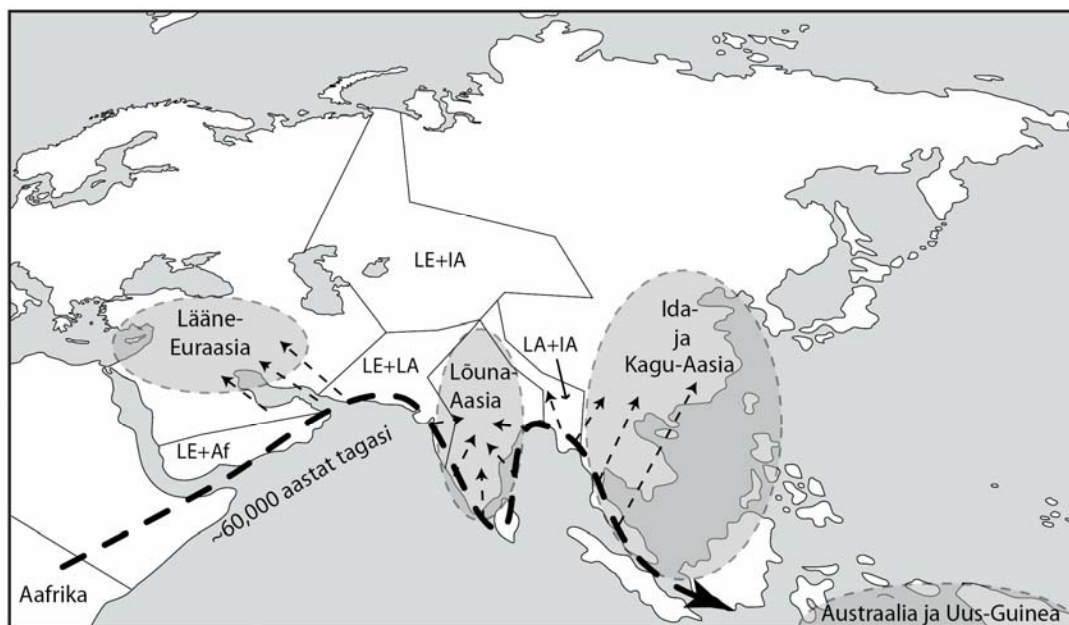
Haplogruppide M ja N koalestsentsiajad on sarnased, ulatudes umbes 65 tuhande aasta taha (Maca-Meyer *et al.*, 2001; Mishmar *et al.*, 2003; Palanichamy *et al.*, 2004), nende geograafilise leviku aeg väga erinev. Haplogrupp M on levinud peamiselt Euraasia idaosas, Lääne-Euraasias see mitokondri fülogeneesipuu haru praktiliselt puudub. Ka N-i (ja tema ühe suure haru R) Lääne- ja Ida-Euraasia alamharude lahknemine on toimunud sügavaimal võimalikul tasemel. Nii moodustavad Ida- ja Lääne-Euraasia emaliinid üksteisest selgesti eristuvad kogumid (Joonis 2), mis lahkesid üle 50 tuhande aasta tagasi (Richards *et al.*, 2000; Kivisild *et al.*, 2002; Yao *et al.*, 2002). Ida- ja Lääne-Euraasia emaliinide kogumid “kohtuvad” Kesk-Aasias, kus kumbki katab umbes poole selle piirkonna emaliinidest (Comas *et al.*, 2004). Lõuna-Siberis langeb Lääne-Euraasia kogumi osakaal ~20%-ni, sealt edasi itta aga juba alla protsendi (joonis 3). See sagedusmuster on Aasia asustamisest palju hilisema, mööda stepivööndit idaläänesuunaliselt kulgenud segunemise tulemus, mistõttu jääb selle lühiülevaate teemakäsitlest välja.

Suurem osa Lõuna-Aasias levinud M-i ja N-i harudest esinevad vaid selles piirkonnas, moodustades lisaks Ida- ja Lääne-Euraasia emaliinidele Lõuna-Aasia emaliinide kogumi. Vanimad seni kirjeldatud India-spetsiifilised haplogrupid M2, R5 ja U2a, U2b ja U2c (Kivisild *et al.*, 1999a; Kivisild *et al.*, 2003; Quintana-Murci *et al.*, 2004) koalestseeruvad samuti umbes 50 tuhande aasta taga ja nende sagedus Indias ületab 15% (Metspalu *et al.*, 2004). MtDNA täisjärjestuste analüüsil tuvastati hiljuti rida uusi Indiale ainuomaseid vanu N-i ja R-i alamhaplogruppe (N5, R7, R8, R30 ja R31, Palanichamy *et al.*, 2004). Kuigi see värske uurimus peamiselt väikese proovide arvu tõttu piisaval määral leitud haplogruppide fülogeograafilist levikut ei lahka, on juba ainuüksi nende olemasolu väga kõnekas.



Joon. 2. Euraasias levinud inimese mitokondriaalse DNA haplogruppide fülogeneetiline puu. Ühe tärniga on tähistatud Ameerika põlisasukate seas, kahe tärniga aga Kesk-Aasias enamlevinud emaliinid. Esitatud mugandatud kujul algallikast (Metspalu *et al.*, in press).

Fig. 2. Phylogenetic tree relating the Eurasia mtDNA haplogroups. Native American haplogroups are indicated with an asterisk. Two asterisks designate haplogroups that are overrepresented in Central Asia. Figure is adopted from (Metspalu *et al.*, in press)



Joon. 3. Aasia asustamise võimalik stsenaarium Lõuna Rannikutee hüpoteesi kohaselt. Jäme katkendlik nool tähistab algset väljarännet Ida-Aafrikast, mille käigus anatoomiselt moodne inimene hõivas kiiresti kogu India ookeani ranniku kuni Austraaliani. Hallikad ovaalid (piirid on tinglikud) tähistavad järgmises etapis tekkinud autohtoonseid emaliinide kogumeid (Austraalia ei mahu kaardile). Euroopa ja Siber (sh. hiljem ka Ameerika) asustati vastavalt Lääne- ja Ida-Euraasia kogumitest, Lõuna-Aasia emaliinid jäid suhteliselt paikseks. Pidevate joontega piiratud ja vastavalt lühenditega märgistatud alad kujutavad emaliinide kogumite vahelisi segunemistsoone, kus naaberkogumi emaliinide osakaal on vähemalt 20% (piirid umbkaudsed). Joonis on esitatud mugandatud kujul algallikast (Metspalu *et al.* in press).

Fig. 3. Map of Eurasia depicting the possible scenario of the pioneer settlement of modern humans in Asia. The heavy dashed arrow pictures the initial Southern Coastal Route of the out-of-Africa event which had taken place by around 60–65 KYA. During this opening stage, the earliest offshoots of haplogroups M and N were rapidly segregated into West Asian, South Asian, East Asian and further into the Australasia-specific (Sahul) variants which later became the inocula for the autochthonous mtDNA diversification in the respective regions (light dashed arrows and ellipses, Sahul not fully shown). During later stages of the colonization of Eurasia, modern humans moved further inland (not shown). Admixture between the heartlands of these basic domains of human settlement in Asia has been surprisingly limited on the maternal side ever since. Approximate boundary admixture zones (over 20% of admixture) between the three domains are shown by crude solid lines together with an indication to the mixed domains. Note that the whole of Central Asia appears as the biggest admixture zone where the mtDNA pools of West and East Asia, and to a very much lower extent South Asia, intermix (Metspalu *et al.* in press).

Üle poole India emaliinidest kuulub erinevatesse India-spetsiifilistesse haplogrupi M alamharudesse. Täisjärjestustel põhineva haplogrupi M Indias levinud haru ja selle okste topoloogia väljaselgitamine on paljuski alles käimas,

kuid juba on selge, et lahknemine ida pool levinud M-i alamhaplogruppidest on, sarnaselt N-i liinidele, toimunud tüve tasandil (Kivisild *et al.*, 1999b; Metspalu *et al.*, 2004). Kui haplogrupi M tüvest hargnevaid alamhaplogruppe on võrdselt palju nii Lõuna- kui Ida-Aasias, siis R-i tüvest võrsuvaid emaliinide puu oksi on Indias rohkem.

Kui Ameerika põliskasukate emaliinid moodustavad üldiselt väikese alamhulga Ida-Aasia emaliinide kogumist (joonis 2) (Torrioni *et al.*, 1993a; Torrioni *et al.*, 1993b; Torrioni *et al.*, 1994; Forster *et al.*, 1996), siis Austraalia ja Uus-Guinea puhul on tegemist neljanda iseseisva kogumiga. Ka sealne mtDNA geenitiik koosneb otse M-i, N-i (ja R-i) harudest lähtuvatest haplogruppidest, mida mujal ei leidu (Forster *et al.*, 2001; Ingman & Gyllensten, 2003). Lisaks lubavad mõned seni avaldamata Kagu-Aasia populatsioonide mtDNA täisjärjestused oletada, et sealgi on lisaks enamlevinud haplogruppidele Ida-Aasia emaliinide kogumist otse M-i, N-i ja R-i okstest hargnevaid autohtonseid haplogruppe. Paraku ei leidu Euraasia emaliinide puu põhiharudest võrsuvaid regioonispetsiifilisi haplogruppe Kesk-Aasias ega ka Lõuna-Siberis (Derenko *et al.*, 2003; Bermisheva *et al.*, 2004; Comas *et al.*, 2004), mistõttu otsesed tõendid Aasia Põhjatee kasutamise kohta praegu puuduvad. Piki Lõunateed paiknevates autohtonsetes emaliinide kogumites leiame aga kõikjal Euraasia emaliinide puu sügavaid alamharusid. See viitab otseselt sellele, et Aasia asustamisel kasutati põhilise migratsiooniteena just Lõunateed. Kuid üks Aasia Põhjatee ees ei ole veel lõplikult kinni – selle juurde tuleme me tagasi järgmises peatükis.

Milline võis olla Aasia asustamise tempo? Üks võimalik stsenaarium võis olla selline, mille käigus uute alade asustamine leidis aset mingi teatud perioodilisusega, sammhaaval ja järgemööda. Kui see oleks olnud nii, siis näeksime Ida-Aasias haplogruppe, mis oleks alamhaplogrupiks mõnele Lõuna-Aasia haplogrupile. Samamoodi peaksid Austraalia emaliinid omakorda Ida-Aasiale omastest haplogruppidest tuletatavad olema. Selline pilt avaneb näiteks Ameerika põliselanike emaliinide puhul (joonis 2), mis on kooskõlas sellega, et Uue Maailma asustamine toimus Aasia ja Austraalia asustamisest palju hiljem. Lõunateel on kõigis emaliinide kogumites ühesugusel sügavusel juurduvaid ent erinevatesse põhiharudesse kuuluvaid emaliine. See lubab oletada, et Aasia ja Austraalia esmane asustamine AMI poolt ei olnud mitte aeglane, samm-sammult kulgev protsess, vaid pigem kiire ja ühtlane “valgumine”, mille käigus erinevate põhiharude asutajaliinid kiiresti üle India ookeani rannikukaare kuni Austraaliani levisid (joonis 3).

Siiani oleme käsitlenud Aasia asustamise võimalike hüpoteeside kooskõla emaliinide analüüsi tulemustega. Mõnes mõttes on see arusaadavalt poolik lähenemine. Mistahes suur või väga suur immigratsioon ei jäta vastuvõtva populatsiooni emaliinidesse vähimatki jälge, kui võõrpopulatsiooni moodustavad üksnes mehed (sest nende mitokondrid ei kandu edasi järgnevasse sugupõlve). Ometi lihtsustab olukorda see, et mistahes ala algne asustamine ei saa vaid ühe sugupoole osavõtul kuigi edukas olla... Säätstes lugejat uude teemasse süvenemast, jätame me Y- kromosoomi erinevate variantide ehk siis isaliinide fülogeograafia

käsitlemise teiseks korraks. Nimetame vaid, et isaliinide fülogeograafiline levik on üldiselt Lõunatee hüpoteesiga heas kooskõlas (Su *et al.*, 1999; Kivisild *et al.*, 2003). Samas tuleb siiski märkida, et näiteks omistatakse Y-kromosoomi haplogrupi E levikul Lääne-Euraasias põhiroll hilisemale ja ilmselt üle Siinai ehk piki Põhjateed (mitte segamini ajada Aasia Põhjateega!) kulgenud geenivoole (Underhill *et al.*, 2001; Cruciani *et al.*, 2004; Luis *et al.*, 2004; Semino *et al.*, 2004).

5. Aasia Põhjatee?

Praegune Aasia mtDNA variantide mitmekesisus lubab oletada, et Lõunatee oli põhiline kui mitte ainus, mida Aasia esimesed kolonistid uute alade hõivamisel kasutasid. Ent kas oli ka selliseid uusasukaid, kes asustasid esmalt Kesk-Aasia ja jõudsid seejärel Lõuna-Siberi kaudu Ida-Aasiasse (nagu leiavad Maca-Meyer *et al.*, 2001; Wells *et al.*, 2001; Oppenheimer, 2003; Tanaka *et al.*, 2004)? Ida-Aasia põhja- ja lõunaosa elanikkonna erinevus, mida on erinevaid bioloogilisi karakteristikuid võrreldes täheldatud (näiteks “sinodontsete” ja “sundadontsete” hambatuüpide levikumuster), saab kinnitust ka pealiskaudsest mtDNA varieeruvuse võrdlusest. Kui Ida-Aasia lõunapiirkondi iseloomustab M-i ja kahe põhiharust R lähtuva haplogrupi – B ja R9 - domineerimine, siis põhjaosas sekundeerivad enamlevinud põhiharule M veel teisest põhiharust N hargnevad haplogrupid A ja N9. Ka põhiharu M alamhaplogrupid esinevad neis piirkondades enamasti erinevate sagedustega. Niisugust emaliinide jaotust on interpreteeritud kui tugevat pooltargumenti kahe erineva migratsioonitee hüpoteesile ja seega ka Aasia Põhjatee kasutamisele Ida-Aasia asustamisel nn. “N haru kandva populatsiooni” poolt (Tanaka *et al.*, 2004). Kaudselt rääkis selle teooria kasuks ka N-i sügavate harude puudumine Indias, kust näiteks M-i ja R-i “vanad” derivaadid olemas on. Täna, kui samasugused vasted on Indiast leitud ka N-ile (Palanichamy *et al.*, 2004) (joonis 2), ei piisa üksnes N-i ja R-i derivaatide sageduste põhja-lõunasuunalisest erinevusest Aasia Põhjatee “elushoidmiseks”, liiatigi tuleb meeles pidada, et R koos kõikide oma harudega on N-i alamhulk.

Kui üritada Ida-Aasia emaliinide kogumit omakorda põhja- ja lõuna-spetsiifilisteks jagada, ei saa me selliseid selgelt eristuvaid kogumeid nagu näiteks Lõuna- ja Ida-Aasia puhul. Nimelt on tekkivad kogumid suure ülekattega. Ida-Aasia põhjaosas moodustavad enamlevinud haplogrupid neljandiku Kagu-Aasia emaliinidest, samas kui viimaste sagedus Kesk-Aasias küünib üle 20 %. Kas see muster kujunes tänu Ida-Aasia asustamisele kahest erinevast suunast, mis seejärel segunesid? Või asustati Aasia ikka vaid piki Lõunateed ning tänane erinev haplogruppide sageduste muster on tingitud peamiselt geneetilisest triivist? Otse põhiharudest (M, N ja R) lähtuvad Kesk-Aasiale ja/või Lõuna-Siberile ainuomased emaliinid oleksid Aasia Põhjatee kasuks sama heaks tõendusmaterjaliks kui sõrmejäljed püstoli päästikul. Kuid nagu juba mainisime, ei ole selliseid emaliine vähemalt siiani leitud. Nüüd jääb vaid üle terasemalt uurida nii oletataval (Aasia) Põhja- kui Lõunateel esinevate haplogruppide sisestruktuuri, et välja selgitada, kas

mõni neist võib olla Ida-Aiasse põhja poolt levinud. Ehk siis, kas mõne haplogrupi varieeruvus seal on alamhulgaks selle haplogrupi varieeruvusele Kesk-Aias.

Ida-Aias on haplogrupp D kõige sagedasem M-i alamhaplogrupp. D hargneb omakorda D4-ks, D5-ks ja D6-ks (joonis 2). Liikudes Aasia Põhjateele vastupidises suunas näeme nende kolme üha vähenevat esindatust üldises geenitiigis. Kesk-Aias leiame vaid D4 (Comas *et al.*, 2004) ning Lõuna-Siberis on D5 sagedus (1.5%: Derenko *et al.*, 2003) viis korda väiksem kui Hiinas (5-10%: Yao *et al.*, 2002). Ainuüksi juba selline levikumuster viitab haplogrupi D Ida-Aasia päritolule. Üldiselt näeme analoogilist pilti ka mitmete teiste nii Ida- kui Kesk-Aias levinud haplogruppide puhul. Illustreerime seda siinkohal mõnede detailsemate näidete varal, alustades haplogrupi D rikkaimast alamhaplogrupist D4.

Tervelt kolmandik Kesk-Aasia ja neljandik Lõuna-Siberi Ida-Aasia-tüüpi emaliinidest kuulub haplogruppi D4. Ka Põhja-Hiinas on D4 sagedus umbes 25%, kuid kukub 10% tasemele Hiina lõunaosas ja veel madalamale Kagu-Aasia saarestikes ja Indo-Hiina poolsaarel. Selline sagedusgradient viitaks justkui D4 Kesk-Aasiast alanud levikule. Ent detailsem analüüs lükkab niisuguse tõlgenduse ümber.

Kesk-Aias levinud D4-st kuulub tervelt 40% ühte selle paljudest Ida-Aias levinud alamharudest D4c (joonis 2; tuletatud Comas *et al.*, 2004 andmetest). Lõuna-Siberis on selle alamharu osakaal D4-s seevastu kümme korda väiksem. Jaapanis, kus D4c katab 13% D4 emaliinidest (tuletatud Maruyama *et al.*, 2003 andmetest), näeme Kesk-Aias puuduvaid D4c alamhulkasid, näiteks D4c1a (Tanaka *et al.*, 2004). Ka teistel Kesk-Aias leiduvatel D4 emaliinidel on kas täpsed või väga lähedased vasted Ida-Aasia geenitiigis olemas. Niisiis, vaatamata suuremale suhtelisele sagedusele on D4 alamhaplogruppide palett Kesk-Aias vaesem kui Aasia ida- ja kagupoolsetel aladel. See aga on paremas kooskõlas hüpoteesiga, mille kohaselt sai haplogrupi D4 levik alguse hoopis idast.

Ka haplogrupi G fülogeograafiline levik on sarnane D4 omale. G2a1a on peaaegu ainus Kesk-Aias levinud G alamhaplogrupp (Comas *et al.*, 2004). Lõuna-Siberis on pilt juba palju rikkalikum – seal moodustab G2a1a haplogrupist G vaid kolmandiku. Ülejäänud koosneb G2a1a sõsarliinist G2a2 (3%), nende kahe ühisest eellasvariandist G2a (24%) ja veel kahest G alamhaplogrupist: G1a1 (36%) ja G3 (6%) (joonis 2; Derenko *et al.*, 2003). G2a1a esineb koos oma sõsarhaplogrupiga G2a1b ka Jaapanis, kus ta on omakorda rikkalikuma alamhaplogruppide valikuga kui Kesk-Aias (Maruyama *et al.*, 2003; Tanaka *et al.*, 2004). Nagu näeme, piirdub haplogrupi G esindatus Kesk-Aias vaid ühe alamhaplogrupiga – ühe oksakesega G fülogeneetilisel puul. Selline fülogeograafiline muster ei jäta suurt ruumi spekulatsioonidele haplogrupi G võimalikust levikust Ida-Aiasse pikki Aasia Põhjateed.

Viimase põhiharust M võrsuva oksana vaatleksime väga põgusalt alamhaplogruppi M8 (joonis 2), mis hõlmab Lõuna-Siberis peaaegu pooled Ida-Aasia kogumisse kuuluvatest emaliinidest (Derenko *et al.*, 2003). Ka Kesk-Aias on see haplogrupp suhteliselt sagedasem kui kontinendi idaosas. Samas näeme

jälle, et just seal on M8 alamhulkade esindatus tunduvalt mitmekesisem kui Kesk-Aasias. Näiteks hiinlastel esineb M8 alamhulki C, Z ja M8a enam-vähem võrdse sagedusega (Yao *et al.*, 2002), Lõuna-Siberis ja Kesk-Aasias domineerivad aga vaid Z ja eriti C.

Päris viimase näitena peatuksime põhiharust N hargneva haplogrupi A fülogeograafilisel levikul. Kagu-Aasia saarestikes seda haplogruppi praktiliselt ei leidu. Ometi kehtib ka siin juba eelnevate näidetega illustreeritud stsenaarium: Kesk-Aasias on levinud vaid üks A alamhaplogrupp – A4, Ida-Aasias lisanduvad sellele A3, A5, A7 ja tegelikult veel hulk A juurelt lahknevaid liine, mis praegu klassifitseeritudki ei ole. Sarnaselt D4-le ei ole Kesk-Aasia A4-de hulgas selliseid variante, millele Ida-Aasiast fülogeneetiliselt lähedasi vasteid leida poleks. Seega on ka haplogrupp A varieeruvus Kesk-Aasias alamhulk selle varieeruvusest ida pool.

Kokkuvõtvalt saame öelda, et kõikide siin käsitlemist leidnud haplogrupid (M8, D, G ja A) puhul on palju tõenäolisem eeldada, et nad tekkisid Ida-Aasias. Sealt levis hiljem ainult osa nende mitmekesisest alamhaplogruppide valikust Lõuna-Siberisse ning Kesk-Aasiasse, kus nad tänapäeval moodustavad vastavalt 80 ja 70% Ida-Aasia emaliinide kogumist. Ka ülejäänud 20-30% emaliinide hulgas ei leidu selliseid, mille mitmekesisus poleks ida pool suurem.

6. Lõpetuseks

Tänu üha süvenevatele teadmistele inimese mitokondri (ja Y-kromosoomi) DNA järjestuse varieeruvusest erinevates maailma ja eriti Aasia populatsioonides, on Lõuna Rannikutee hüpotees kui Euraasia asustamise tõepäraneim stsenaarium saanud enneolematult palju toetust. Tõenäoselt väljus anatoomiliselt moodne inimene Ida-Aafrikast vähem kui sada tuhat aastat tagasi ja levis esmalt just piki India ookeani rannikut, jõudes välja Austraaliani. See protsess ei saanud olla väga aeglane, sest väljaspool Aafrikat panid kõikidele autohtonsetele emaliinide kogumitele Lääne-Euraasias, Lõuna- ja Ida-Aasias ning Austraalias koos Uus-Guineaga aluse ühed ja samad mtDNA fülogeneesipuu põhiharud – M ja N (sealhulgas R). Juhul, kui asustamislaine oleks liikunud aeglaselt, oleksid need põhiharud selle protsessi käigus hargneda jõudnud ning mõne kaugema kogumi asutajateks oleks sel juhul saanud mõni vahepeal tekkinud tütarharudest. Seniste andmete põhjal ei ole mingit põhjust arvata, et Kesk-Aasia ja Lõuna-Siber oleksid algses asustamislaines osalenud. Erinevates regioonides tekkinud emaliinide kogumid on hiljem omavahel üllatavalt vähe segunenud. Lõuna-Aasia emaliinide kogum on jäänud suhteliselt paikseks, Ida-Aasiast lähtus aga seevastu esmalt Siberi ja edasi Kesk-Aasia asustamine. Neisse piirkondadesse on piki stepivööndit levinud ka Lääne-Euraasia emaliinid. Selle tulemusena laiub Kesk-Aasiast üle Uurali mäestiku Lääne- ja Lõuna-Siberini Ida- ja Lääne-Euraasia emaliinide segunemisala.

Käesoleva artikli kirjutamisel on kasutatud autori veel ilmumata publikatsiooni (Metspalu *et al.* in press) materjale.

Kirjandus

- Adams, J.M. & Faure, H. 1997. Global land environments during the last interglacial. Oak Ridge National Laboratory, TN, USA.
- Adams, J.M., Maslin, M. & Thomas, E. 1999. Sudden climate transitions during the Quaternary. *Prog. Phys. Geogr.* 23: 1-36.
- Bar-Yosef, O. 2001. Dating the transition from the Middle to Upper Palaeolithic. Paper presented at XXI^e Rencontres internationales d'archeologie et d'histoire d'Antibes. Antibes.
- Bermisheva, M.A., Kutuev, I.A., Korshunova, T.Y., Dubova, N.A., Villems, R., & Khusnutdinova, E.K. 2004. Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA in the Nogays: A strong mixture of maternal lineages from eastern and western Eurasia. *Mol. Biol. (Mosk)* 38: 516-523.
- Bowler, J., Johnston, H., Olley, J., Prescott, J., Roberts, R., Shawcross, W. & Spooner, N. 2003. New ages for human occupation and climatic change at Lake Mungo, Australia. *Nature* 421: 837-840.
- Cann, R.L., Stoneking, M. & Wilson, A.C. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325: 31-36.
- Chakrabarti, D.K. 1999. India. An archaeological history. Palaeolithic beginnings to early historic foundations. Oxford University Press, New Delhi.
- Chappell, J. 2002. Sea level changes forced ice breakouts in the Last Glacial cycle: new results from coral terraces. *Quaternary Sci. Rev.* 21: 1229-1240.
- Chen, T.M. & Zhang, Y.Y. 1991. Palaeolithic chronology and possible co-existence of *H. erectus* and *H. sapiens* in China. *World Archeol.* 23: 147-154.
- Comas, D., Plaza, S., Wells, R.S., Yuldaseva, N., Lao, O., Calafell, F. & Bertranpetit, J. 2004. Admixture, migrations, and dispersals in Central Asia: evidence from maternal DNA lineages. *Eur. J. Hum. Genet.* 12: 495-504.
- Cruciani, F., La Fratta, R., Santolamazza, P., Sellitto, D., Pascone, R., Moral, P., Watson, E., Guida, V., Colomb, E.B., Zaharova, B., Lavinha, J., Vona, G., Aman, R., Cali, F., Akar, N., Richards, M., Torroni, A., Novelletto, A. & Scozzari, R. 2004. Phylogeographic analysis of haplogroup E3b (E-M215) Y chromosomes reveals multiple migratory events within and out of Africa. *Am. J. Hum. Genet.* 74: 1014-1022.
- Derenko, M.V., Grzybowski, T., Malyarchuk, B.A., Dambueva, I.K., Denisova, G.A., Czarny, J., Dorzhu, C.M., Kakpakov, V.T., Miscicka-Sliwka, D., Wozniak, M. & Zakharov, I.A. 2003. Diversity of mitochondrial DNA lineages in South Siberia. *Ann. Hum. Genet.* 67: 391-411.
- Dolukhanov PM, Shukurov AM, Tarasov PE, Zaitseva GI (2002) Colonization of northern Eurasia by modern humans: radiocarbon chronology and environment. *J Arch Sci* 29:593-606.
- Etler, D.A. 1996. The fossil evidence for human evolution in Asia. *Annu. Rev. Anthropol.* 25: 275-301.
- Finnilä, S., Lehtonen, M.S. & Majamaa, K. 2001. Phylogenetic network for European mtDNA. *Am. J. Hum. Genet.* 68: 1475-1484.
- Foley, R. 1998. The context of human genetic evolution. *Genome Res.* 8: 339-347.

- Forster, P., Harding, R., Torroni, A. & Bandelt, H.-J. 1996. Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. *Am. J. Hum. Genet.* 59: 935-945.
- Forster, P., Torroni, A., Renfrew, C. & Röhl, A. 2001. Phylogenetic star contraction applied to Asian and Papuan mtDNA evolution. *Mol. Biol. Evol.* 18: 1864-1881.
- Gilead, I. 1991. The Upper Palaeolithic period in the Levant. *J. World Prehist.* 5: 105-154.
- Herrnstadt, C., Elson, J.L., Fahy, E., Preston, G., Turnbull, D.M., Anderson, C., Ghosh, S.S., Olefsky, J.M., Beal, M.F., Davis, R.E. & Howell, N. 2002. Reduced-median-network analysis of complete mitochondrial DNA coding-region sequences for the major African, Asian, and European haplogroups. *Am. J. Hum. Genet.* 70: 1152-1171.
- Ingman, M. & Gyllensten, U. 2003. Mitochondrial genome variation and evolutionary history of Australian and New Guinean aborigines. *Genome Res.* 13: 1600-1606.
- Jobling, M.A. & Tyler-Smith, C. 2003. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nat. Rev. Genet.* 4: 598-612.
- Joshi, R.V. 1996. South Asia in the period of *Homo sapiens neanderthalensis* and contemporaries (Middle Palaeolithic). Vol I. UNESCO.
- Kennedy, K.A., Deraniyagala, S.U., Roertgen, W.J., Chiment, J. & Disotell, T. 1987. Upper Pleistocene fossil hominids from Sri Lanka. *Am. J. Phys. Anthropol.* 72: 441-461.
- Kennedy, K.A.R. & Deraniyagala, S.U. 1989. Fossil remains of 28,000-year-old hominids from Sri Lanka. *Curr. Anthropol.* 30: 394-399.
- Kivisild, T., Bamshad, M.J., Kaldma, K., Metspalu, M., Metspalu, E., Reidla, M., Laos, S., Parik, J., Watkins, W.S., Dixon, M.E., Papiha, S.S., Mastana, S.S., Mir, M.R., Ferak, V. & Villems, R. 1999a. Deep common ancestry of Indian and western-Eurasian mitochondrial DNA lineages. *Curr. Biol.* 9: 1331-1334.
- Kivisild, T., Kaldma, K., Metspalu, M., Parik, J., Papiha, S.S. & Villems, R. 1999b. The place of the Indian mitochondrial DNA variants in the global network of maternal lineages and the peopling of the Old World. In: Papiha, S.S., Deka, R. & Chakraborty, R. (eds.) *Genomic Diversity*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, pp 135-152.
- Kivisild, T., Metspalu, M., Bandelt, H.-J., Richards, M. & Villems R. (in press) The world mtDNA phylogeny. In: Bandelt, H.-J., Macaulay, V. & Richards, M. (eds.) *Human mitochondrial DNA and the evolution of Homo sapiens*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, E., Rosa, A., Brehm, A., Pennarun, E., Parik, J., Geberhiwot, T., Usanga, E. & Villems, R. 2004. Ethiopian mitochondrial DNA heritage: tracking gene flows across and around the Strait of Tears. *Am. J. Hum. Genet.* 75: 752-770.
- Kivisild, T., Rootsi, S., Metspalu, M., Mastana, S., Kaldma, K., Parik, J., Metspalu, E., Adojaan, M., Tolk, H.-V., Stepanov, V., Gölge, M., Usanga, E., Papiha, S.S., Cinnioglu, C., King, R., Cavalli-Sforza, L., Underhill, P.A. & Villems, R. 2003. The genetic heritage of the earliest settlers persists both in Indian tribal and caste populations. *Am. J. Hum. Genet.* 72: 313-332.
- Kivisild, T., Tolk H.-V., Parik, J., Wang, Y., Papiha, S.S., Bandelt, H.-J. & Villems, R. 2002. The emerging limbs and twigs of the East Asian mtDNA tree. *Mol. Biol. Evol.* 19: 1737-1751 (erratum 1720: 1162).
- Klein, R. 1999. *The Human Career*. Univ. Chicago Press, Chicago.

- Kong, Q.-P., Yao, Y.-G., Sun, C., Bandelt, H.-J., Zhu, C.-L., Zhang, Y.-P. 2003. Phylogeny of East Asian mitochondrial DNA lineages inferred from complete sequences. *Am. J. Hum. Genet.* 73: 671-676.
- Kumar, V. & Reddy, M. 2003. Status of Austro-Asiatic groups in the peopling of India: An exploratory study based on the available prehistoric, linguistic and biological evidences. *J. Biosci.* 28: 507-522.
- Kuzmin, Y.V. & Keates, S.G. 2004. Comment on "Colonization of northern Eurasia by modern humans: radiocarbon chronology and environment" by P.M. Dolukhanov, A.M. Shukurov, P.E. Tarasov and G.I. Zaitseva. *Journal of Archaeological Science* 29, 593–606 (2002). *J. Arch. Sci.* 31: 141-143.
- Lahr, M. 1996. The evolution of modern human diversity. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lahr, M. & Foley, R. 1994. Multiple dispersals and modern human origins. *Evol. Anthropol.* 3: 48-60.
- Luis, J.R., Rowold, D.J., Regueiro, M., Caeiro, B., Cinnioglu, C., Roseman, C., Underhill, P.A. & Cavalli-Sforza, L.L. 2004. The Levant versus the Horn of Africa: evidence for bidirectional corridors of human migrations. *Am. J. Hum. Genet.* 74: 532-544.
- Maca-Meyer, N., González, A.M., Larruga, J.M., Flores, C., Cabrera, V.M. 2001. Major genomic mitochondrial lineages delineate early human expansions. *BMC Genet.* 2: 13.
- Maruyama, S., Minaguchi, K. & Saitou, N. 2003. Sequence polymorphisms of the mitochondrial DNA control region and phylogenetic analysis of mtDNA lineages in the Japanese population. *Int. J. Legal Med.* 117: 218-225.
- Metspalu, M., Kivisild, T., Bandelt, H.-J., Richards, M. & Villems, R. (in press) The pioneer settlement of modern humans in Asia. In: Bandelt, H.-J., Macaulay, V. & Richards, M. (eds.) Human mitochondrial DNA and the evolution of *Homo sapiens*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Metspalu, M., Kivisild, T., Metspalu, E., Parik, J., Hudjashov G, Kaldma, K., Serk, P., Karmin, M., Behar D.M., Gilbert, M.T.P., Endicott, P., Mastana, S., Papiha, S.S., Skorecki, K., Torroni, A. & Villems, R. 2004. Most of the extant mtDNA boundaries in South and Southwest Asia were likely shaped during the initial settlement of Eurasia by anatomically modern humans. *BMC Genet.* 5: 26.
- Mishmar, D., Ruiz-Pesini, E., Golik, P., Macaulay, V., Clark, A.G., Hosseini, S., Brandon, M., Easley, K., Chen, E., Brown, M.D., Sukernik, R.I., Olckers, A. & Wallace, D.C. 2003. Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 171-176.
- Olszewski, D.I. & Dibble, H.L. 1994. The Zagros Aurignacian. *Curr. Anthropol.* 35: 68-75.
- Oppenheimer, S. 2003. Out of Eden: the peopling of the world. Constable, London.
- Palanichamy, M., Sun, C., Agrawal, S., Bandelt, H.-J., Kong, Q.-P., Khan, F., Wang, C.-Y., Chaudhuri, T., Palla, V. & Zhang, Y.-P. 2004. Phylogeny of mtDNA macrohaplogroup N in India based on complete sequencing: implications for the peopling of South Asia. *Am. J. Hum. Genet.* 75: in press.
- Quintana-Murci, L., Chaix, R., Wells, S., Behar, D., Sayar, H., Scozzari, R., Rengo, C., Al-Zahery, N., Semino, O., Santachiara-Benerecetti, A., Coppa, A., Ayub, Q., Mohyuddin, A., Tyler-Smith, C., Mehdi, Q., Torroni, A. & McElreavey, K. 2004. Where West meets East: The complex mtDNA landscape of the Southwest and Central Asian corridor. *Am J Hum Genet.* 74: 827-845.

- Quintana-Murci, L., Semino, O., Bandelt, H.-J., Passarino, G., McElreavey, K. & Santachiara-Benerecetti, A.S. 1999. Genetic evidence of an early exit of Homo sapiens sapiens from Africa through eastern Africa. *Nat. Genet.* 23: 437-441.
- Ray, N. & Adams, J.M. 2001. A GIS-based vegetation map of the world at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology* 11.
- Richards, M., Macaulay, V., Hickey, E., Vega, E., Sykes, B., Guida, V., Rengo, C., *et al.*, 2000. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool. *Am. J. Hum. Genet.* 67: 1251-1276.
- Roberts, R.G., Jones, R. & Smith, M.A. 1990. Thermoluminescence dating of a 50,000-year-old human occupation site in northern Australia. *Nature* 345: 153-156.
- Roberts, R.G., Jones, R., Spooner, N.A., Head, M.J., Murray, A.S. & Smith, M.A. 1994. The human colonisation of Australia: optical dates of 53,000 and 60,000 years bracket human arrival at Deaf Adder Gorge, Northern Territory. *Quaternary Science Reviews* 13: 575-583.
- Sauer, C. 1962. Seashore – primitive home of man? *Proc. Am. Phil.Soc.* 106: 41-47.
- Semino, O., Magri, C., Benuzzi, G., Lin, A.A., Al-Zahery, N., Battaglia, V., Maccioni, L., Triantaphyllidis, C., Shen, P., Oefner, P.J., Zhivotovsky, L.A., King, R., Torroni, A., Cavalli-Sforza, L.L., Underhill, P.A. & Santachiara-Benerecetti, A.S. 2004. Origin, diffusion, and differentiation of Y-chromosome haplogroups E and J: inferences on the neolithization of Europe and later migratory events in the Mediterranean area. *Am. J. Hum. Genet.* 74: 1023-1034.
- Stoneking, M., Jorde, L.B., Bhatia, K. & Wilson, A.C. 1990. Geographic variation in human mitochondrial DNA from Papua New Guinea. *Genetics* 124: 717-733.
- Stringer, C. 2000. Coasting out of Africa. *Nature* 405: 24-25, 27.
- Stringer, C.B. & Andrews, P. 1988. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science* 239: 1263-1268.
- Su, B., Xiao, J., Underhill, P., Deka, R., Zhang, W., Akey, J., Huang, W., Shen, D., Lu, D., Luo, J., Chu, J., Tan, J., Shen, P., Davis, R., Cavalli-Sforza, L., Chakraborty, R., Xiong M., Du, R., Oefner, P., Chen, Z. & Jin, L. 1999. Y-Chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last ice age. *Am J Hum Genet.* 65: 1718-1724.
- Sykes, B., Leiboff, A., Low-Beer, J., Tetzner, S. & Richards, M. 1995. The origins of the Polynesians: an interpretation from mitochondrial lineage analysis. *Am J Hum Genet.* 57: 1463-1475.
- Tanaka, M., Cabrera, V.M., Gonzalez, A.M., Larruga, J.M., Takeyasu, T., Fuku, N., Guo, L.-J., *et al.* 2004. Mitochondrial genome variation in eastern Asia and the peopling of Japan. *Genome Res.* 14: 1832-1850.
- Templeton, A.R. 1992. Human origins and analysis of mitochondrial DNA sequences. *Science* 255: 737.
- Thorne, A., Grun, R., Mortimer, G., Spooner, N.A., Simpson, J.J., McCulloch, M., Taylor, L. & Curnoe, D. 1999. Australia's oldest human remains: age of the Lake Mungo 3 skeleton. *J. Hum. Evol.* 36: 591-612.
- Torroni, A., Neel, J.V., Barrantes, R., Schurr, T.G. & Wallace, D.C. 1994. Mitochondrial DNA "clock" for the Amerinds and its implications for timing their entry into North America. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 1158-1162.
- Torroni, A., Schurr, T.G., Cabell, M.F., Brown, M.D., Neel, J.V., Larsen, M., Smith, D.G., Vullo, C.M., Wallace, D.C. 1993a. Asian affinities and continental radiation of the four founding Native American mtDNAs. *Am. J. Hum. Genet.* 53: 563-590.

- Torrioni, A., Sukernik, R.I., Schurr, T.G., Starikorskaya, Y.B., Cabell, M.F., Crawford, M.H., Comuzzie, A.G. & Wallace, D.C. 1993b. mtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans. *Am. J. Hum. Genet.* 53: 591-608.
- Turney, C.S.M., Bird, M.I., Fifield, L.K., Roberts, R.G., Smith, M., Dortch, C.E., Grun, R., Lawson, E., Ayliffe, L.K. & Miller, G.H. 2001. Early human occupation at Devil's Lair, southwestern Australia 50,000 Years Ago. *Quaternary Research* 55: 3-13.
- Underhill, P.A., Passarino, G., Lin, A.A., Shen, P., Mirazon Lahr, M., Foley, R., Oefner, P.J. & Cavalli-Sforza, L.L. 2001. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations. *Ann Hum Genet.* 65: 43-62.
- van Andel, T., Davies, W. & Weninger, B. 2003. The human presence in Europe during the last glacial period I: Human migrations and the changing climate. In: van Andel, T. & Davies, W. (eds.) *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape During the Last Glaciation*. McDonald Institute for Archaeological Research, Cambridge, pp. 31-56.
- Vasil'ev, S.A., Kuzmin, Y.V., Orlova, L.A. & Dementiev, V.N. 2002. Radiocarbon-based chronology of the Palaeolithic in Siberia and its relevance to the peopling of the New World. *Radiocarbon* 44: 503-530.
- Vigilant, L., Stoneking, M., Harpending, H., Hawkes, K. & Wilson, A.C. 1991. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science* 253: 1503-1507.
- Weidenreich, F. 1943. The "Neanderthal man" and the ancestors of "*Homo sapiens*". *Am. Anthropologist* 45: 39-48.
- Wells, R.S., Yuldasheva N., Ruzibakiev, R., Underhill, P.A., Evseeva, I., Blue-Smith, J., Jin, L., *et al.*, 2001 The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 10244-10249.
- Wolpoff, M., Wu, X.Z. & Thorne, A.G. 1984. Modern *Homo sapiens* origins: A general theory of hominid evolution involving the fossil evidence from East Asia. In: Smith, F.H. & Spencer, F. (eds.) *The Origin of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*. Alan L. Riss, New York, pp. 411-483.
- Wolpoff, M.H. 1996. Interpretations of multiregional evolution. *Science* 274: 704-707.
- Wolpoff, M.H., Hawks, J., Frayer, D.W. & Hunley, K. 2001. Modern human ancestry at the peripheries: a test of the replacement theory. *Science* 291: 293-297.
- Yao, Y.-G., Kong, Q.-P., Bandelt, H.-J., Kivisild, T. & Zhang, Y.-P. 2002. Phylogeographic differentiation of mitochondrial DNA in Han Chinese. *Am J Hum Genet.* 70: 635-651.

The initial settlement of modern humans in Asia: a flood channelled into the coastal rim of the Indian Ocean

Mait Metspalu, Kristiina Tambets
Institute of Molecular and Cell Biology, Tartu University
Estonian Biocentre

Summary

The Southern Coastal Route (SCR) of the pioneer phase of the peopling of the vast territories of Asia has gained increasingly strong experimental support, thanks to recently acquired deeper phylogenetic and phylogeographic knowledge about the spread of mtDNA (and Y-chromosomal) variation in this continent. Much, if not all, of the early settlement process can be seen as a “fast train to Southeast Asia and Australia along the SCR”—indeed, so fast that the founder haplotypes at the base of haplogroups M and N, the two immediate sister groups to a plethora of the sub-Saharan L3 variants, reached all major destinations alongside the route, as far down as Australia. Extant maternal lineages in Central Asia and southern Siberia do not show autochthonous basal branches of M, N or R, nor do they appear ancestral to any mtDNA variants found in Southeast Asia. The case is quite the contrary. It would, then, be most parsimonious to conclude that Central Asia and southern Siberia were not involved in the initial peopling of the Continent. It is also evident that the initial fast train phase has been followed by a long-lasting freezing of the major geographic pools of maternal lineages in the south and further gene flows northwards from Southeast Asia and subsequently back westwards along the Steppe Belt extending from Manchuria to Europe. At present, west Siberia, the Urals and Central Asia form a huge continuous admixture zone encompassing East and West Eurasian maternal lineages—a process that has so far had only a minimal influence to the essentially distinct autochthonous patterns of mtDNA variation in most of South Asia, East Asia, Southeast Asia and Australasia.