

# JAK SOUČASNÁ PALEOGENETIKA PŘÍSPÍVÁ KE ZMĚNĚ NAŠEHO CHÁPÁNÍ VZNIKU, VÝVOJE A MIGRACÍ MODERNÍCH LIDSKÝCH SKUPIN

## HOW CONTEMPORARY PALEOGENETICS CONTRIBUTES TO CHANGE OUR UNDERSTANDING OF ORIGIN, EVOLUTION AND MIGRATIONS OF MODERN HUMAN GROUPS

Václav Vančata, Univerzita Karlova, Pedagogická fakulta, Katedra biologie  
a environmentálních studií, [vaclav.vancata@pedf.cuni.cz](mailto:vaclav.vancata@pedf.cuni.cz)

### Abstract

*Paleogenetics is becoming an increasingly important part of palaeoanthropology and evolutionary anthropology. Research of ancient DNA (a-DNA) allows us to reconstruct the genome of our closest ancestors and relatives, the ancient Homo sapiens, neanderthals, and newly discovered human group – denisovans. Development of a new methodology, called high-throughput (very complete) sequencing, has been very important for further development of paleogenetics and better use of its results in anthropology. This allowed us constructing better and more complete DNA libraries and their further use in paleogenetic studies. From the point of view of paleoanthropology, and evolutionary anthropology as well, the following results are the most important ones: The complete mapping of genome of neanderthals, denisovans and anatomically modern humans, which allows us the detail comparison of all the groups examined in terms of reconstruction of their possible hybridisations and studying of their genetic admixture and (admixture) in modern human populations. Most ancient genome was described in the Australian aborigines, which were found to have up to 6% of the admixtures of the denisovans genome. On the contrary, the genome of the native Africans was not affected by any other human form. Europeans and Asians have proven to have some of the genes of Neanderthals, Southeast Asians can have some denisovan genes. Crucial meaning has the archaic Homo sapiens genome reconstruction, which shows that Homo sapiens as a species originated at least 750 thousands of years ago.*

## Klíčová slova

*evoluce člověka; paleoantropologie; paleogenetika; starobylá DNA; archaický Homo sapiens; Neandrtálci; Denisované; anatomicky moderní člověk*

## Keywords

*human evolution; paleoanthropology; paleogenetics; ancient DNA; ancient Homo sapiens; Neanderthals; Denisovans; anatomically modern humans*

## Úvod

Genetika je již po mnoho let velmi důležitou součástí většiny antropologických oborů i evoluční biologie a její důležité součásti – evoluční antropologie. Jediným oborem, který po dlouhá léta „odolával“ náporu genetiky, byla paleoantropologie. I když obor genetiky zabývající se specifickým bádáním v oblasti genetiky prehistorických populací – paleogenetika – existuje přes 20 let, po dlouhá léta nebyla pro paleoantropologii a ani evoluční antropologii žádným velkým přínosem. Výsledky zkoumání starobylé DNA byly často kontroverzní, různé výzkumné skupiny měly kvalitativně odlišné výsledky a odborníci často diskutovali o tom, či metoda je lepší a proč, místo aby se zabývali interpretací svých výsledků pro evoluční antropologii a paleoantropologii.

Pro paleoantropology byly takové výzkumy nepodstatné, protože jim nijak nepomáhaly v interpretaci fosilních nálezů člověka a jeho evoluce. Dalším problémem bylo, že u kostí starých několik tisíc let bylo možné analyzovat pouze mt-DNA (Rizzi et al. 2012), která nic nevyovídá o možném fenotypu daného jedince. Výsledky těchto analýz buď jen potvrzovaly názory paleoantropologů (neandrtálci se liší od anatomicky moderního člověka), anebo stály bez rozumného odůvodnění proti názorům paleoantropologů, kteří k takovým výsledkům měli přirozenou nedůvěru.

Ta byla ostatně dosti opodstatněná, protože paleogenetika v té době neuměla řešit problém genetické kontaminace fosilního materiálu, například jednoznačně odlišit fragmenty mitochondriální DNA od fragmentů bakteriální DNA. Další, a to zcela oprávněnou, námitkou paleoantropologů bylo i to, že mt-DNA se dědí výhradně matrilineárně. Pokazovali na neúspěch evoluční genetické hypotézy „Mitochondriální (Černé) Evy“, která se zakládala na analýzách mt-DNA současných lidských populací. Bylo jasné, že jedinou nadějí paleoantropologie je analýza starobylé jaderné DNA, která však byla až do roku 2007 velmi málo pravděpodobná, protože genetika do té doby neměla postupy, které by umožňovaly analýzu starobylé jaderné DNA (Rizzi et al. 2012).

Naštěstí zájem o problematiku neandrtálců a jejich vztah k současnému člověku vedl k prvním pozitivním výsledkům – podařilo se izolovat první gen ze starobylé jaderné DNA, a to gen FOXP2, který souvisí s lidskou řečí. V roce 2010 byl částečně rekonstruován genom neandrtálců a v roce 2012 pak byla na základě paleogenetické analýzy zubu a koncového článku prstu (jeskyně Denisova) identifikována nová lidská forma – denisované (Vančata 2013a, b, c, d). Diskuze o těchto nových a pro paleoantropologii velmi důležitých výsledcích však ukázala jeden důležitý fakt. Totiž to, že pro další vývoj paleoantropologie, respektive problematiku vývoje moderních forem rodu *Homo*, je daleko pří-

nosnější pohled fylogeneticky systematický (tedy jak populace migrovaly, kde, jak a proč populace vznikly a s kým se mohly křížit) než pohled čistě taxonomický, tedy striktní vymezení daného druhu či poddruhu, které vzbuzuje mnohem víc kontroverzních diskuzí než shody na nějaké evoluční hypotéze.

Mnozí badatelé rovněž upozorňovali na to, že lidské formy se od středního pleistocénu (cca 600 tisíc let) liší jen v málo znacích (a to ve znacích spíše nepodstatných), ale v těch důležitých jsou si překvapivě podobné. Proto skupina autorů, kteří se zabývali touto lidskou skupinou, doporučila nepoužívat pro nejstarší lidské formy taxonomické označení *Homo heidelbergensis*, ale archaický *Homo sapiens* (Vančata 2013a).

Podle tohoto názoru by se v případě potomků archaického *Homo sapiens* nejednalo o samostatné druhy, ale o různé lidské formy, které vznikaly a formovaly se regionálně a měly specifickou migrační historii. Tento názor, jakkoliv sympatický a evolučně velmi dobře zdůvodnitelný, měl dvě slabiny; totiž existenci neandrtálců morfologicky velmi odlišných od anatomicky moderního člověka a nemožnost prokázat tuto hypotézu geneticky. Analýza několik set tisíc let staré archaické DNA byla v té době pro paleogenetiku pouhým snem (Antón 2003, Antón et al. 2007, Vančata 2013 a, c, d).

## Nové metodologie – zásadní pokrok v paleogenetice

Hlavním problémem paleoantropologie jsou nečetné a často velmi poškozené a neúplné části kostry. Podobně je tomu i v paleogenetice. Starobylá DNA (dále a-DNA) je často poškozená, neúplná a navíc kontaminovaná DNA jiných druhů organismů, včetně DNA bakteriální. A stejně jako v pa-

leoantropologii i v paleogenetice sehrávají zásadní roli nové metody a metodologie (Andre's, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015, Rizzi et al. 2012). Velmi významnou úlohu zde hraje vytváření tzv. DNA knihoven (Kolísko 2017), a zejména jejich výsledná kvalita (Andre's, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015, Rizzi et al. 2012). Z tohoto důvodu musela paleogenetika přejít od klasických genetických metod k metodologii high-throughput (vysoce úplné, skrz naskrz) sekvenování. Tato metodologie (resp. soubor genetických a bioinformatických metod) byla poprvé využita při analýze starobylé DNA neandrtálců v roce 2010 (Vančata 2013 a, c, d). V tomto případě byla použita shutgun (brokovnicová) metoda přípravy DNA knihovny (Green et al. 2010, Krause et al. 2010). Touto metodou jsou z fragmentů starobylé DNA „vystřelovány“ jednotlivé geny, které jsou pak inkorporovány do DNA knihovny. Vytváření knihovny má pak v souvislosti s kvalitou a složením detekovaných genů nahodilý charakter a efektivita této metody je detekování zhruba 50 % genomu.

Daleko efektivnější je pak metoda jednoho vlákna (single strand method), která byla poprvé použita při sekvenování genomu denisovanů v roce 2012 (Harmon 2012, Mayer et al. 2012). Touto metodou lze již vytvářet „úplné“ a především geneticky relativně konzistentně uspořádané DNA knihovny. Efektivita detekování alel ze starobylé DNA je výrazně vyšší (až 80 %), ale dostatečně kompletní DNA knihovnu touto metodou bez pokročilých bioinformatických metod získat nelze, stejně jako v případě použití brokovnicové metody.

Zjednodušeně řečeno, brokovnicovou metodu můžeme přirovnat k rybáři, který má spoustu udic, jimiž se snaží zjistit, jaké a jak velké ryby žijí v rybníce. Nasnadě je, že výsledek je závislý na náhodě, a proto může být výsledek zkreslený a neúplný, a tedy relativně méně efektivní. Metodu jednoho

vlákna můžeme pak přirovnat k malíři, který vytvoří ideální polovinu obličeje a použije ji k vytvoření zcela symetrické druhé části. To je ono jedno vlákno DNA vzniklé metodou jednoho vlákna, kterému schází mutace, které mohou být jenom na jednom vlákně DNA. Taková metoda je poměrně efektivní, ale charakteristické „rýsy“ obličeje (DNA) mohou scházet.

Další pokrok pak přinášejí HT metody nové generace. Ty umožňují, zpravidla na základě využití jedné ze dvou výše uvedených metod, za pomoci pokročilých bioinformatických metod vytváření velmi úplných DNA knihoven (resp. DNA, RNA a mt-DNA knihoven – Andre's, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015, Rizzi et al. 2012). Jako příklad můžeme uvést zmapování „celého genomu“ neandrtálců. HT metody dovolují vytvářet také „úplné“ knihovny a-RNA a a-mt-DNA. S takovými DNA a RNA knihovnami lze porovnávat genom pravěkých a současných populací a také hledat u současných populací genetické příměsi – admixtures – které například ukazují křížení pravěkých populací, jejich rozšíření a migrační cesty (Posth et al. 2017). HT metody třetí generace umožňují také analýzu několik set tisíc let staré a-DNA, i když toto je doslova na hranicích možností současné genetiky a bioinformatiky. Stejně jako pravěkého člověka můžeme analyzovat i stejně stará pravěká zvířata, například chobotnatce.

Rozhodující roli při sestavování pokročilých DNA knihoven hrála kromě nových biochemických a genetických metodologií bioinformatika. Tento přístup dovolil poprvé v roce 2013 rekonstruovat genom neandrtálců a porovnat ho s genomem denisovanů a anatomicky moderního člověka (Prüfer et al. 2013). Vrcholem HT metod nové generace pak byla analýza DNA 430 tisíc let starých populací archaického *Homo sapiens* (Mayer et al. 2016) a také dalších středně pleistocenních savců.

## Co nového přinesla paleogenetika paleoantropologii a evoluční antropologii

V posledních letech se paleogenetika bouřlivě rozvíjí a začíná být pro paleoantropologii a evoluční antropologii skutečně přínosná. Od roku 2010 bylo publikováno několik set paleogenetických prací. Některé z nich jsou převážně metodické a nejsou pro antropologii svými výsledky příliš důležité, protože rozvíjejí specifické genetické metodiky. Jiné však mají klíčový význam pro hlubší pochopení evoluce člověka a migrací lidských populací (Andre's, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015, Rizzi et al. 2012).

Z praktických důvodů budeme v této práci hodnotit výsledky fylogeneticky, tedy začneme analýzou DNA archaického *Homo sapiens* a následným hodnocením analýz DNA dalších lidských forem. Paleogenetické studie, které se týkají výhradně Evropy, jejího osidlování, migrací atd. si zaslouží zvláštní článek, protože se jedná o specifickou a geneticky, populačně a archeologicky nejlépe doloženou oblast evoluční antropologie.

Středně pleistocenní naleziště Sima de los Huesos je klíčovým paleoantropologickým nalezištěm, protože se jedná o nejstarší naleziště archaického *Homo sapiens*, kde byly nalezeny kosterní pozůstatky více jak 30 jedinců různého stáří a pohlaví. Analýza starobylého DNA z koster z jeskyně Sima de los Huesos (Callaway 2016, Mayer et al. 2016, Vančata 2013a) datovaných na téměř 500 tisíc let zahrnovala jak analýzu a-mt-DNA, tak i a-DNA. Pro srovnávací analýzu byly použity DNA knihovny neandrtálců (evropských i altajských), denisovanů i anatomicky moderního člověka. Tato studie má pro paleoantropologii i evoluční antropologii zcela zásadní význam, protože se jedná o DNA nejstarší a nejstarobylejší formy *Homo sapiens*.

Výsledky jasně prokazují, že tato středopaleolitická populace je blízce příbuzná všem moderním formám člověka. Lze ji jednoznačně chápat jako populaci *Homo sapiens*, byť starobyloou, která podle všeho předcházela všechny doposud geneticky popsané moderní formy člověka, tedy neandrtálce, denisovany a anatomicky moderního člověka. Analýzy také ukazují, že a-DNA evropského archaického *Homo sapiens* je bližší neandrtálcům a denisovanům než genomu anatomicky moderního člověka (Mayer et al. 2016). Bohužel a-DNA afrických populací archaického *Homo sapiens* zatím nebyla analyzována, takže těžko říci, zda se jedná o fylogeneticky validní výsledky.

Jednou ze zásadních otázek je pro paleoantropologii postavení neandrtálců v evoluci člověka a možné hybridizace mezi neandrtálci a dalšími lidskými formami včetně anatomicky moderního člověka. Vytvoření kvalitních DNA knihoven pro neandrtálce, a to jak pro evropské klasické neandrtálce, tak i pro středoasijské (zatím pro 5 jedinců), denisovany (dva jedinci) a anatomicky moderní lidské populace, umožnilo celou řadu následovných analýz genomu těchto moderních lidských forem. Takové knihovny jsou vhodné i pro další analýzy hybridizace mezi různými lidskými formami. Dokonce se podařilo rekonstruovat a zmapovat i dvacátý první chromozom všech tří lidských forem, tedy neandrtálců, denisovanů a svrchně pleistocenního anatomicky moderního člověka (Prüfer et al. 2013).

Již první výsledky těchto analýz byly velmi překvapivé. Prokázaly totiž, že se všechny tři populace mísily a geneticky ovlivňovaly. Tato studie prokázala, že genom denisovanů, a do jisté míry i genom neandrtálců, ovlivnil genom asijských a australských populací, zatímco evropské populace mají spíše geny neandrtálského původu. Již v této první studii se uvažovalo i o existenci genomu neznámé

archaické populace *Homo sapiens*. Možnost vlivu genomu archaických populací dále prokázalo porovnání a pokročilá analýza DNA knihoven moderních forem hominidů a archaického *Homo sapiens*.

Nález druhého zubu denisovanů v jeskyni Denisova umožnil poprvé zkoumat i variabilitu genomu, a také zubů, této do té doby neznámé lidské formy. Celkem byla analyzována DNA ze dvou zubů, vytvořeny DNA knihovny a analyzována variabilita genomu denisovanů (Sowyer et al. 2015). Podrobné analýzy a-DNA pak ukázaly, že variabilita genomu denisovanů je podobná variabilitě genomu klasických evropských neandrtálců. Výsledkem těchto studií bylo vytvoření nových, úplnějších a geneticky věrohodnějších (bližších k předpokládanému genomu) DNA knihoven, které mají následnou možnost porovnávání s genomem současných lidských populací. Vedle toho byly vytvářeny i DNA knihovny ze starobylé mitochondriální DNA, což umožňuje současnou analýzu jaderné i mitochondriální a-DNA s možností určení nejen toho, jaké změny v genomu nastaly (tedy jaké nové geny se objevily, nebo naopak, které zanikly), ale také možnost určení časových sousledností, tedy kdy asi mohlo k těmto změnám v genomu, a tedy i v evoluci člověka, dojít.

To umožnilo další zásadní krok v paleogenetických zkoumáních, které tak mohly pokročit od zkoumání potenciálních hybridizací populací ke zkoumání tzv. genetických příměsí (admixture) u pravěkých i současných lidských populací (Andre's, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015). Jedna z prvních a důležitých studií byl výzkum genomu tibetských populací, který ukázal, že denisovanské geny mohly být potenciálně výhodné pro adaptace k životu ve vysokohorském prostředí (Huerta-Sanchez et al. 2014). Také výzkum genomu současných lidských populací naznačuje, že neandrtálské geny by mohly být potenciálně výhodné pro zlepšení imunity anatomicky

moderního člověka (Andre's, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015).

Porovnáním genomu archaického *Homo sapiens*, neandrtálců a denisovanů se zjistilo, že jako první se oddělila linie denisovanů. Podle všeho denisované kolonizovali střední Asii a žili současně s *Homo erectus* pak i ve východní, jihovýchodní Asii. Možná kolonizovali i další oblasti jako Papuu, Novou Guineu a případně i Austrálii. Analýza genomu evropského archaického člověka pak ukazuje, že genom neandrtálců, ne nezbytně neandrtálci jako takoví, se začal formovat už před 700 tisíci lety a k oddělení genomu (čili fylogenetických linií) neandrtálců od původního archaického *Homo sapiens* došlo přibližně před 550 až 750 tisíci lety (Posth et al. 2017). Jinými slovy, genom původního archaického *Homo sapiens* může být starší než 750 tisíc let. *Nové studie příměsí neandrtálských genů u anatomicky moderního člověka však také prokazují, že neandrtálci žili také na západní Sibiři a ve střední Asii (Mayer et al. 2016).*

Zásadním přínosem pro paleogenetiku, ale i paleoantropologii a evoluční antropologii, však byla genetická studie současných populací z Austrálie a Papui Nové Guinei, tedy nejstarobylějších žijících lidských populací, o jejichž genomu lze předpokládat, že se zachoval zhruba v té podobě, jakou měl genom anatomicky moderního člověka před 50-60 tisíci lety (Malaspinas et al. 2016).

Kromě prokázání původu genomu Australanů a Melanésanů z afrického anatomicky moderního člověka, respektive charakteristiky nejstaršího dochovaného genomu anatomicky moderního člověka, poskytla tato studie řadu dalších velmi významných výsledků.

V první řadě je to genetická příměs doposud neznámé archaické lidské populace v genomu Aus-

tralanů. Předpokládá se, že k oddělení této populace mohlo dojít už před 170 tisíci lety, tedy v období vzniku anatomicky moderního člověka v Africe (Malaspinas et al. 2016). Genom další neznámé formy archaického člověka byl prokázán i na skeletu z francouzské jeskyně Grotte du Renne, jehož stáří se odhaduje na 45 tisíc let (Welker et al. 2016).

Z paleogenetických analýz vyplývá pro paleoantropologii a evoluční antropologii několik zásadních nových poznatků. Příměsí genomu neandrtálců totiž existují u všech neafrických populací anatomicky moderního člověka (Malaspinas et al. 2016). Větší podíl příměsí se předpokládá v období starším než 60 tisíc let (2-3 %) a menší v období 40-60 tisíc let (cca 1 %). Příčiny toho, proč jsou příměsí neandrtálských genů ve dvou obdobích a proč byly nižší až u „mladších foren“ anatomicky moderního člověka, zatím neznáme.

Studie genomu původních obyvatel Austrálie prokázala, ve shodě s některými paleoantropologickými nálezy, že australští aborigini kolonizovali Austrálii před asi 60 tisíci lety a jejich genom má velmi významné genetické příměsí denisovanů (až 6 %), které se však do genomu začleňují až před 30 až 50 tisíci lety (Malaspinas et al. 2016).

V současné době jsou prováděny analýzy genomu z hlediska teorie afrického původu *Homo sapiens*, výsledky však nejsou jednoznačné. Nemáme například představu, jakou lidskou formu zastupuje genom neznámého archaického člověka, který byl detekován v genomu australských aboriginů, a ani nevíme, proč se denisovanské příměsí objevují u původních obyvatel Austrálie až po její kolonizaci anatomicky moderním člověkem. Genom denisovanů prokazuje, že jejich populace osídlovaly velké části území střední, východní a jihovýchodní Asie. Nemůžeme vyloučit ani to, že denisované po jistou dobu kolonizovali i některé části Austrálie.

Na celou situaci mohla mít nemalý vliv i exploze supervulkánu Toba (Vančata 2013a) před 72 tisíci lety, která nejen významně ovlivnila výskyt velkých savců a nepochybně i člověka, ale mohla se také projevit i ve vývoji genomu moderních lidských skupin, a to adaptací genomu na nově vzniklé podmínky. Možnost adaptace genomu na změnu podmínek prostředí prokazují některé genetické studie (Andre's, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Malaspinas et al. 2016, Perry, Orlando 2015, Rizzi et al. 2012). V takovéto situaci mohl být genom anatomicky moderního člověka s genetickými příměsemi neandrtálců a denisovanů výhodný pro přežití a adaptaci lidských populací k novým podmínkám. Zde se ukazuje, jak velký význam má pro paleogenetiku, ale i evoluční antropologii, spolupráce s genetiky studujícími recentní populace.

Jeden z důležitých výzkumů využívajících paleogenetiku i genetiky současných populací je studie genetické adaptace anatomicky moderního člověka na tepelně upravovanou potravu (Zink, Lieberman 2016, Radini et al. 2017), která prokazuje, že mechanicky a tepelně upravovaná potrava je pro člověka výhodnější z hlediska efektivity trávení. To například prokazují srovnávací genetickou analýzou enzymatického aparátu trávení. Výzkum adaptací Tibeťanů na vysokohorské prostředí (Huerta-Sanchez et al. 2014) taktéž demonstruje, jak důležitá může být spolupráce paleogenetiky a genetiky současných populací.

## Co důležitého se mění v chápání fylogeneze moderních forem člověka

Co nového tedy přinášejí nové paleogenetické výzkumy z hlediska chápání fylogeneze člověka a jak je můžeme interpretovat z hlediska jejich využití v praxi? Potřebu takového zhodnocení a shrnutí mají nejen samotní paleoantropologové a evoluční

antropologové, ale především pedagogové, kteří přednášejí a učí problematiku evoluce člověka, a to od univerzitního vzdělávání až po výuku na základních školách.

Dnes již není pochyb o tom, že původní řazení archaických lidských forem do jiných lidských druhů, například *Homo heidelbergensis*, nemá z genetického hlediska žádné opodstatnění. Archaický *Homo sapiens* byl jednoznačně předkem moderních lidských forem, tedy neandrtálců, denisovanů a anatomicky moderního člověka, a mohl se s nimi i dále křížit (Andre's, Nowick 2014, Ermini et al. 2015, Perry, Orlando 2015, Rizzi et al. 2012).

Druh *Homo sapiens* vznikl mnohem dříve, než jsme předpokládali ještě před deseti lety, a to před více jak 750 tisíci lety. Archaické populace *Homo sapiens*, které známe z Evropy, již představují geneticky specifickou formu člověka, která mohla být předchůdcem neandrtálců (Maricic et al. 2013). V tomto ohledu je jasné, že genetická výbava pro lidskou řeč existovala již u archaických populací *Homo sapiens*, a proto všechny moderní formy *Homo sapiens* měly schopnost pokročilé komunikace.

Dalším velmi důležitým poznatkem je, že neandrtálci žili nejen v Evropě a na Blízkém východě, ale obývali minimálně i západní Sibiř a střední Asii. Podle všeho se i příležitostně křížili s anatomicky moderním člověkem. Otázkou však zůstává, zda a nakolik se asijské neandrtálci podobali stavbou těla „klasickým“ evropským neandrtálcům, a také, zda měli i podobné fyziologické adaptace (Vančata 2013a).

Denisované se prokazatelně vyskytovali ve velké části střední, východní a jihovýchodní Asie a geneticky ovlivňovali nově přichozí populace anatomicky moderního člověka. Jedná se o lidskou formu, která mohla vzniknout i před několika sty

tisíci lety. Nevíme však, zda denisované vznikli v Africe nebo jinde, a ani to, zda do Asie migrovali severní nebo jižní migrační dráhou (severně nebo jižně od Himalájí). Nemůžeme ani vyloučit, že osídlili i některé oblasti Austrálie a po příchodu anatomicky moderního člověka, australských aboriginů, vymřeli. To by jako jednu z možností naznačovaly studie genetických příměsí původních anatomicky moderních obyvatel Austrálie.

Důležitý je i fakt, že evoluce anatomicky moderního člověka probíhala různým způsobem v různých regionech a etapách kolonizace jednotlivých kontinentů. V Africe se vyvíjely zřejmě populace, podle všeho geneticky po jistou dobu regionálně izolované, s minimálními genetickými příměsemi jiných lidských forem. Výsledkem jsou stavbou těla i způsobem života rozrůzněné formy původních obyvatel Afriky, včetně Sánů, nízkorostlých i vysokorostlých populací původních obyvatel Afriky a dalších specifických populací, jako jsou například Etiopané. Na mnohé otázky nám možná odpoví i genetická analýza nových nálezů člověka z Jebel Irhoud v Maroku starých 315 tisíc let, které by mohly reprezentovat nejstarší populace anatomicky moderního člověka (Hublin et al. 2017).

Důležitým zjištěním je, že starobylé populace Melanésanů, a zejména původních obyvatel Austrálie, byly výrazně ovlivněny denisovanským genomem, a za poslední desetitisíce let se geneticky a ani obecně biologicky příliš neměnily.

Co se týká osídlení Asie, situace je dosti komplikovaná. Předpokládáme, že osídlení probíhalo převážně ve svrchním pleistocénu (zhruba mezi 50 až 20 tisíci lety). Podle nejnovějších názorů mohla probíhat migrace a další kolonizace kontinentální a severní Asie, tedy i Sibiře, anatomicky moderním člověkem časově podobně jako v Evropě. První fázi kolonizace Austrálie i Evropy můžeme předpoklá-

dat zhruba před 40 až 50 tisíci lety. Faktem je, že úplnější charakteristika diferenciacie lidských populací při kolonizaci světa ještě čeká na další výzkumy, které by řekly více o kolonizačních vlnách a konkrétních migracích v jednotlivých regionech Asie.

Naopak osídlování Evropy je geneticky poměrně dobře dokumentované a víme, že započalo před minimálně 45 tisíci lety a v Evropě žily po několik tisíc let neandrtálské a moderní lidské populace současně.

Vše nasvědčuje tomu, že dříve si konkurující teorie o africkém původu člověka a teorie multiregionální (srov. Vančata 2013a) představují ve skutečnosti pouze dva úhly pohledu na složitý evoluční proces formování moderních lidských forem, které se příležitostně mohly křížit, a geny neandrtalců a denisovanů mohly přinášet do lidského genomu pozitivní změny výhodné z hlediska adaptací moderního člověka na různá prostředí regionů, které postupně kolonizoval.

## Závěr

Závěrem můžeme říci, že ne všechno je zatím jasné, a paleogenetika má před sebou ještě mnoho důležitých úkolů. Zdaleka ne všechny problémy budou řešitelné bez pomoci paleoantropologie a evoluční antropologie, tedy bez odкрыtí nových dokladů o evoluci člověka a jejich důkladné evoluční a funkční analýzy.

Genom poskytuje jen velmi rámcovou informaci o funkci a charakteristikách daného jedince i dané populace, protože genetická analýza není schopna odpovědět například na otázky, jak se daná populace konkrétně adaptovala na určité změny environmentální i sociální.



Velmi důležité bude proto zjistit, jak vypadaly skelety denisovanů a také asijských neandrtálců, ale i to, jakou měli materiální kulturu, chování a způsob života obecně. Musíme vědět, jakou měli stavbu těla, výšku těla a hmotnost, stavbu lebky, zubů a mozku a další znaky, tak abychom je mohli po-

rovnat s nálezy moderních lidských forem z Afriky, Evropy a západní Asie a také s archaickými lidskými populacemi. Nepochybně je třeba lépe poznat variabilitu a časové změny u archaických i moderních lidských forem, a to jak ve stavbě skeletu, tak i v jejich genomu.

## Literatura

- Andre's, A. M., Nowick, K. (2014). Editorial overview: Genetics of human evolution: The genetics of human origins. *Current Opinion in Genetics & Development*, 29, 5-7. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2014.11.001>
- Antón, S. C. (2003). A Natural History of *H. erectus*. *Yearbook of Physical Anthropology* 46, 126-170. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10399>
- Antón, S. C., Spoor, F., Fellmann, C. D., Swisher III, C. C. (2007). Defining *Homo erectus*: Size Considered. In: Henke, W., Tattersall, I., Hardt, T. (eds.) *Handbook of Paleoanthropology, Vol III: Phylogeny of Hominids*, pp. 1655-1694. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-33761-4\\_54](https://doi.org/10.1007/978-3-540-33761-4_54)
- Brown, S., Higham, T., Slon, V. et al. (2016). Identification of a new hominin bone from Denisova Cave, Siberia using collagen fingerprinting and mitochondrial DNA analysis. *Scientific Reports*, 6:23559. DOI: 10.1038/srep23559 <https://doi.org/10.1038/srep23559>
- Callaway, E. (2016). Ancient DNA pinpoints dawn of Neanderthals: Sequencing of 430,000-year-old DNA pushes back species' divergence from humans. *Nature*, 531, 286.
- Ermini, L., Der Sarkissian, C., Willerslev, E., Orlando, L. (2015). Major transitions in human evolution revisited: A tribute to ancient DNA. *Journal of Human Evolution*, 79, 4-20. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.06.015>
- Fu, Q., Heng, Li, Moorjani, P. (2016). Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia. *Nature*, 514, 445-450. <https://doi.org/10.1038/nature13810>
- Green, R. E., Krause, J., Briggs, A. W. et al. (2010). A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*, 328, 710-722. <https://doi.org/10.1126/science.1188021>
- Harmon, K. (2012). New DNA Analysis Shows Ancient Humans Interbred with Denisovans. *Sci. Amer.* August 30, 2012: <http://www.scientificamerican.com/article.cfm?id=denisovan-genome> <https://doi.org/10.1038/nature.2012.11331>
- Hublin, J.-J., Abdelouahed Ben-Ncer, Bailey, S. E., Freidline, S. E., Neubauer, S., Skinner, M. M., Bergmann, I., Le Cabec, A., Benazzi, S., Harvati, K., Gunz, P. (2017). New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature*, 546, 289-292. doi:10.1038/nature22336 <https://doi.org/10.1038/nature22336>
- Huerta-Sanchez, E., Xin, Jin, Asan, et al. (2014): Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA. *Nature*, 512, 194-197. <https://doi.org/10.1038/nature13408>
- Kolíško, M. (2017). Moderní metody sekvenování DNA. *Živa*, 3/2017, LXXIII-LXXVI, 120 (k výuce).
- Krause, J., Fu, Q., Good, J. M., Viola, B., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., Pääbo, S. (2010). The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature*, 464, 894-897. <https://doi.org/10.1038/nature08976>
- Malaspinas, S. A., Westaway, N. C., Muller, C. et al. (2016). A genomic history of Aboriginal Australia. *Nature*, 538, 207-214. <https://doi.org/10.1038/nature18299>
- Maricic, T., Günther, V., Georgiev, O., Gehre, S., Curnin, M., Schreiwies, C., Naumann, R., Burbano, H. A., Meyer, M.,

- Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Gajovic, S., Kelso, J., Enard, W., Schaffner, W., Pääbo, S. (2013). A recent evolutionary change affects a regulatory element in the human FOXP2 gene. *Mol Biol Evol.*, 30(4), 844-852. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss271>
- Meyer, M., Kircher, M., Gansauge, M-T., Li, H., Racimo, F., Mallick, S., Schraiber, J. G., Jay, F., Prüfer, K., de Filippo, C. et al. (2012). A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*, 338(6104), 222-226. <https://doi.org/10.1126/science.1224344>
- Meyer, M., Arsuaga, J.-L., de Filippo, C. et al. (2016). Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature*, 511, 504-507. <https://doi.org/10.1038/nature17405>
- Perry, G. H., Orlando, I. (2015). Ancient DNA and human evolution. *Journal of Human Evolution*, 79, 1-3. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.12.002>
- Posth, C., Wissing, Ch., Kitagawa, K., Pagan, L., van Holstein, L., Racimo, F., Wehrberger, K., Nicholas, J. Conard, N. J., Kind, C. J., Bocherens, H., Krause, J. (2017). Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals. *Nature Communications*, 8, 16046. DOI: 10.1038/ncomms16046 <https://doi.org/10.1038/ncomms16046>
- Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N. et al. (2013). The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505, 43e49. <https://doi.org/10.1038/nature12886>
- Radini, A., Nikita, E., Stephen Buckley, S., Copeland, L., Hardy, K. (2017). Beyond food: The multiple pathways for inclusion of materials into ancient dental calculus. *Am J Phys Anthropol*, 162, 71-83. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23147>
- Rizzi, E. et al. (2012). Ancient DNA studies: new perspectives on old samples. *Genetics Selection Evolution*, 44, 21. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-44-21>
- Sawyer, S., Renauda, G., Viola, B. et al. (2015). Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *PNAS*, 112 (51), 15696-15700. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519905112>
- Vančata, V. (2013a). *Paleoantropologie a evoluční antropologie*. Praha: Nakladatelství PedF UK v Praze. (ISBN 978-80-7290-592-8)
- Vančata, V. (2013b). Neandrtálci a anatomicky moderní člověk – vznik a fylogeneze moderních lidských druhů. *Biologie, chemie a zeměpis*, 4/2013, 171-178.
- Vančata, V. (2013c). Genetický původ neandrtalců (2). Jak se geneticky lišili neandrtálci a anatomicky moderní člověk? *Biologie, chemie a zeměpis*, 5/2013, 219-225.
- Vančata, V. (2013d). Vznik a evoluce rodu Homo: Mýty a milníky. Vývoj lidského rodu s nastíněním vztahu neandrtalců a anatomicky moderního člověka. *Culturologie*, 2(1), 18-35. RIV.
- Vančata, V. (2015). Nové nálezy homininů a jejich význam z hlediska současného chápání fylogeneze člověka a jeho předků (1). *Biologie, chemie a zeměpis*, 5/2015, 29-30.
- Vančata, V. (2016). Nové nálezy homininů a jejich význam z hlediska současného chápání fylogeneze člověka a jeho předků (2). *Biologie, chemie a zeměpis*, 1/2016: 13-20.
- Welker, F., Hajdinjak, M., Talamo, S. (2016). Palaeoproteomic evidence identifies archaic hominins associated with the Châtelperronian at the Grotte du Renne. *PNAS*, 113 (40), 11162-11167. <https://doi.org/10.1073/pnas.1605834113>
- Zink, K. D., Lieberman, D. E. (2016). Impact of meat and Lower Palaeolithic food processing techniques on chewing in humans. *Nature* 531, 500-503. (24 March 2016) <https://doi.org/10.1038/nature16990>