



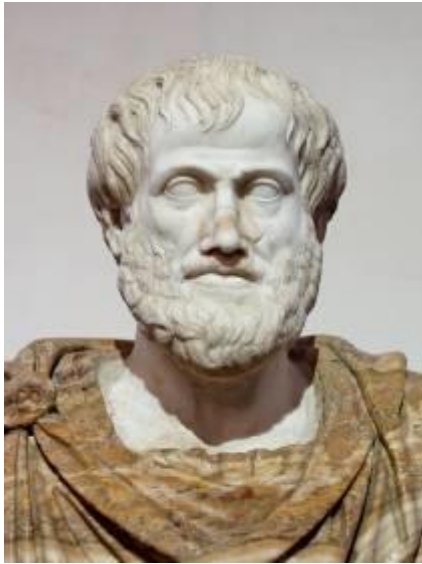
Пилипенко А.С.

ИЦиГ СО РАН

Происхождение и эволюция человека

Новосибирск - 2016

Представления некоторых античных ученых о происхождении человека



Аристотель

(384 год до н.э. - 7 марта 322 до н.э.)

«О возникновении животных»

Выделил группу «живородящие»:

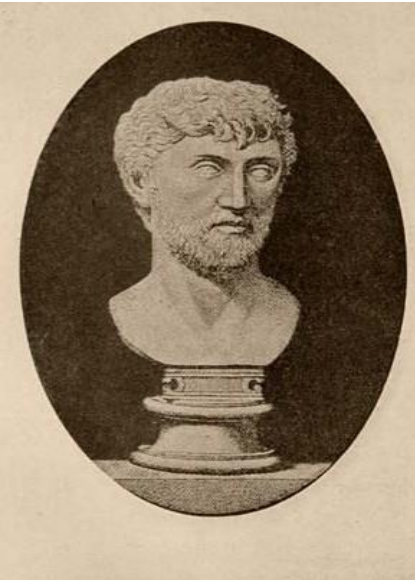
человек, киты, четвероногие

(современные млекопитающие)



Гален (129 или 131 г. - 200 или 210 г.).

Впервые обратил внимание на анатомическое сходство человека и обезьян

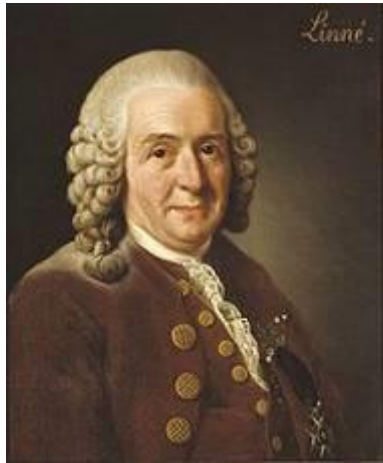


Лукреций Кар (ок. 99 года до н.э. - 55 год до н.э.)

В своей работе «О природе вещей» выделил *три периода развития материальной культуры человека*:
каменный, медный и железный век

«...Прежде служили оружием руки могучие, когти, Зубы, камни, обломки ветвей от деревьев и пламя После того была найдена медь и порода железа Все-таки в употребление вошла прежде медь, чем железо Так как была она мягче, притом изобильней гораздо...»

Формирование основ классификации живых организмов



Карл Линней (23 мая 1707-10 января 1778) «Система природы» (1735). В классификации живых существ человек поставлен рядом с человекообразными обезьянами

Формирование палеоантропологии и археологии каменного века.



Жак Буше де Перт
(10 декабря 1788-5 августа 1868).
Основатель археологии каменного века.
«Кельтские и допотопные древности» (1857),
«Допотопный человек и его труды» (1860)

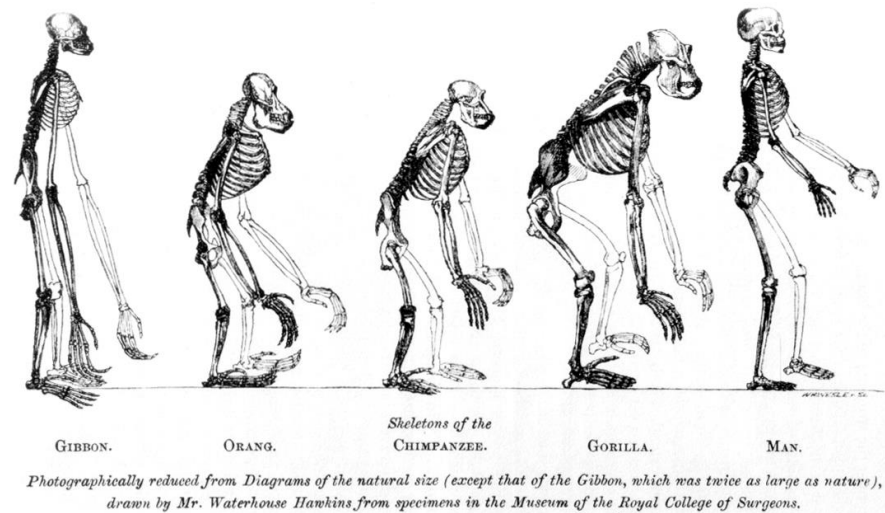


В 1856 году – первая широко известная находка останков неандертальца на территории Германии. Середина XIX в. Формирование особой области палеонтологии – **палеоантропологии.**

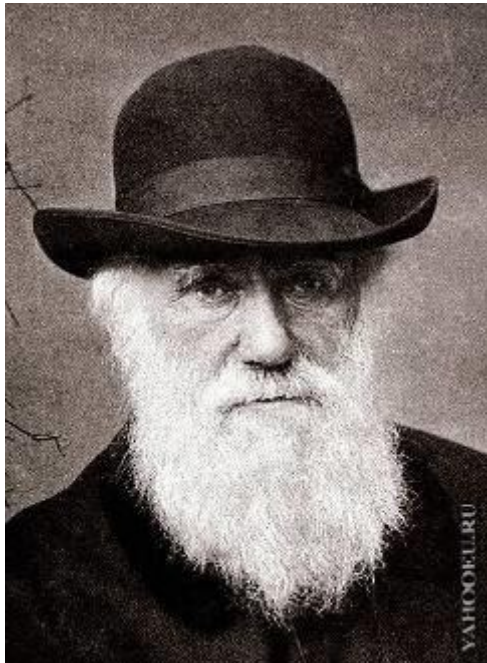
Работы XIX века



Томас Генри Хаксли
(4 мая 1825-29 июня 1895)
В работе «О положении человека в природе» (1863) провел детальный сравнительный анализ человека и человекообразных обезьян.



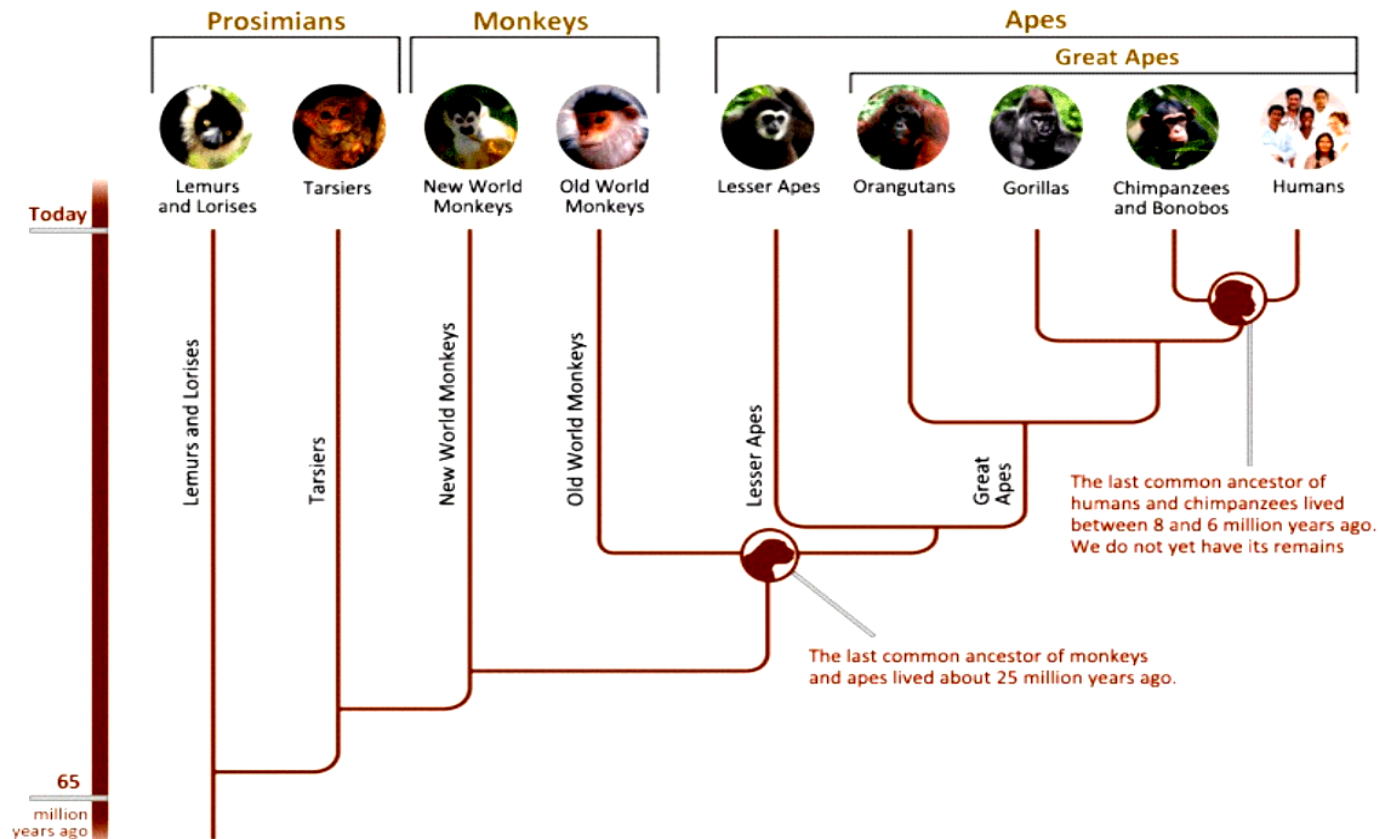
(иллюстрация о месте человека в природе – на долгие годы стала популярным символом дарвиновской теории и прототипом для многих подобных иллюстраций и карикатур)



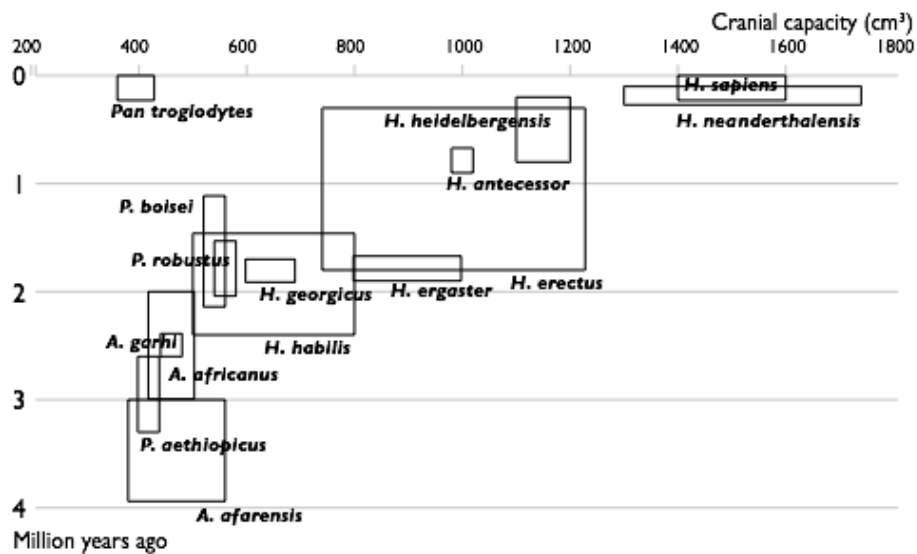
Чарльз Дарвин
(12 февраля 1809-19 апреля 1882)
В 1871 году опубликована работа «Происхождение человека и половой отбор» (*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*), где Дарвин привел аргументы в пользу естественного происхождения человека от животных (обезьяноподобных предков) и распространил на антропогенез открытые им принципы биологической эволюции.

Филогенетическое положение человека среди современных организмов.

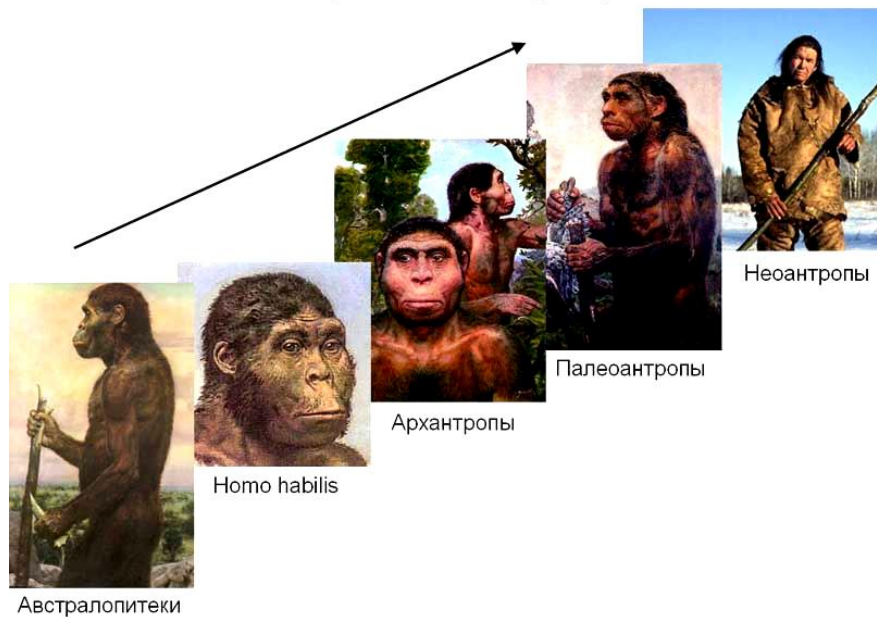
Тип: Хордовые
Класс: Млекопитающие
Отряд: Приматы
Семейство: Гоминиды
Подсемейство: Гоминины
Род: Люди
Вид: Человек разумный



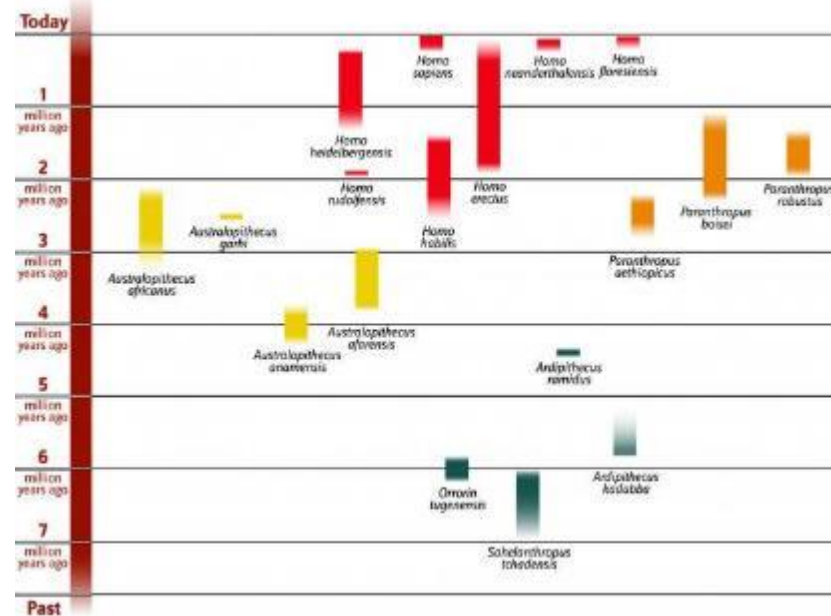
Линейная и нелинейная эволюция гоминид



«Линейная» эволюция гоминид по старым представлениям

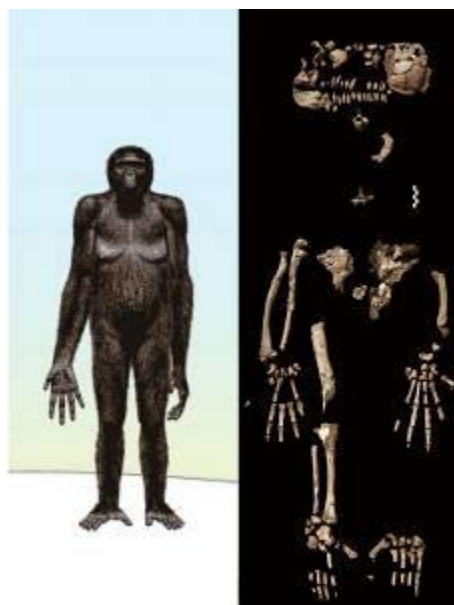
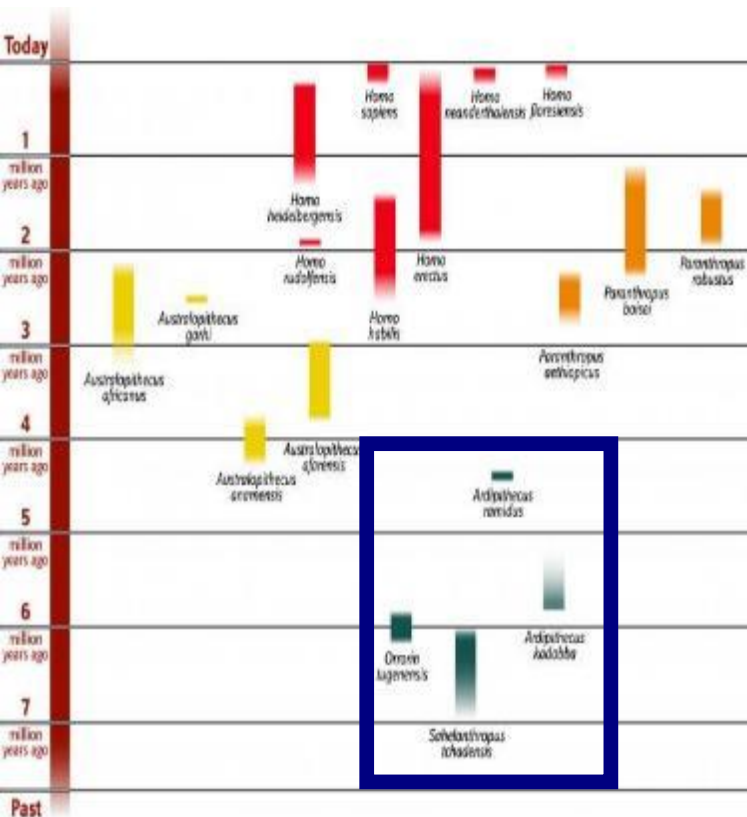


Накопление информации об эволюции гоминид (1850 г., 1900 г., 1950 г., 2002 г.)



Сейчас в результате многочисленных новых находок стало ясно, что гоминиды были большим и разнообразным семейством, эволюция которого протекала вовсе не однонаправленно, а с тупиковыми ветвями, мозаичным распределением признаков и множеством параллелизмов.

Эволюция до формирования рода Homo



Ardipithecus ramidus (Арди) (1990 годы)

Позволило точнее продатировать раннюю группу, и отодвинуть по времени назад Sahelanthropus tchadensis.

Восточная Африка (Афарская низменность, Эфиопия), около 4,4 млн. лет



Ardipithecus kadabba

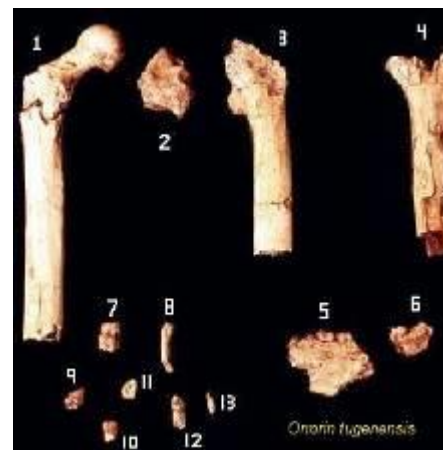
Вероятный предок Homo?

Восточная Африка (Афарская низменность, Эфиопия), 5,8-5,2 млн. лет



Sahelanthropus tchadensis

Западная Африка (Чад), примерно 7-6 млн. лет

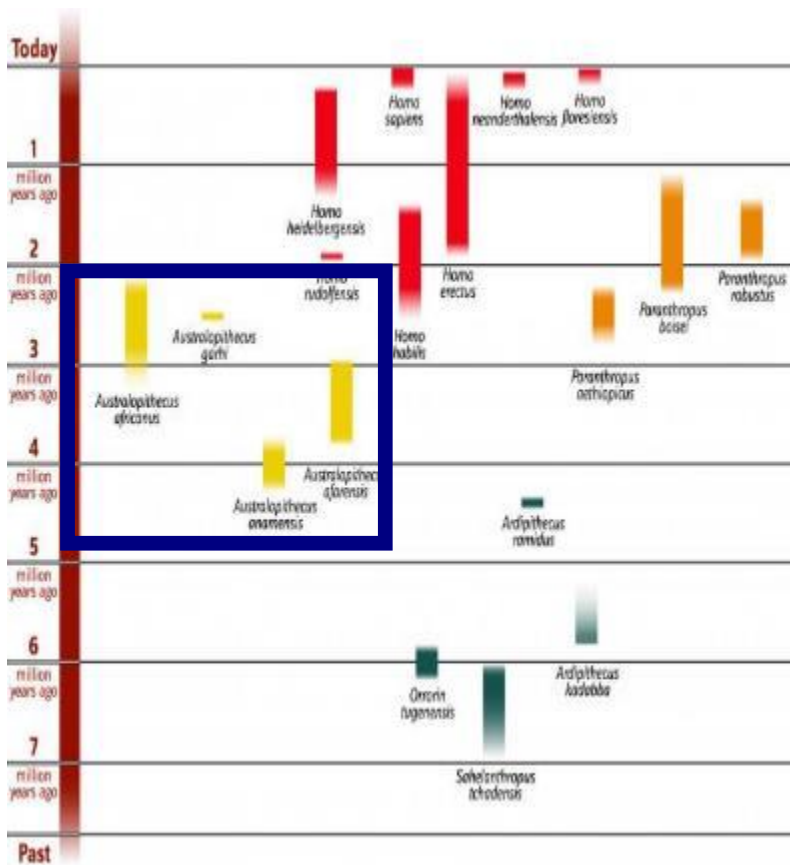


Orrorin tugenensis (Millenium Man) (2000 г)

Возможный предок Homo?

Восточная Африка (центральная Кения), примерно 6,2-5,8 млн. лет

Эволюция до формирования рода Номо. Австралопитеки (предположительные предки человека).



Australopithecus garhi (1996 г)

Возможный переход от австралопитеков к Номо
Восточная Африка (отложения Боурии, Афарская низменность, Эфиопия), около 2,5 млн. лет



Australopithecus aethiopicus (2008 г)

Южная Африка, около 1,95-1,78 млн. лет



Australopithecus africanus

Южная Африка, примерно 3,3-2,1 млн. лет



Australopithecus afarensis (Люси)

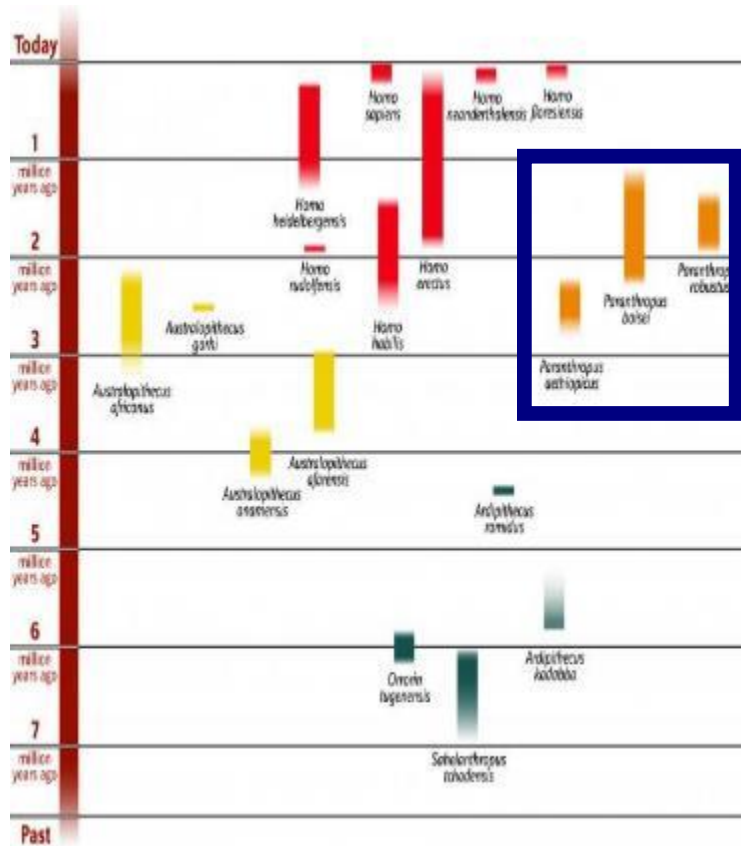
Восточная Африка (Эфиопия, Кения, Танзания), примерно 3,85-2,95 млн. лет



Australopithecus anamensis

Восточная Африка (озеро Туркана, Кения и Афарская низменность, Эфиопия), около 4,2-3,9 млн. лет

Эволюция до формирования рода Номо. Парантропы



Paranthropus robustus
Южная Африка, около
1,8-1,2 млн. лет



Paranthropus boisei
Восточная Африка (Эфиопия, Кения, Танзания), примерно 2,3-
1,2 млн. лет



Paranthropus aethiopicus
Восточная Африка
(северная Кения, юг
Эфиопии), около 2,7-2,3
млн. лет

Rollover a species image or group name to learn more.
Click a species image to go to its summary page.

You are here.

Today

Homo group

Paranthropus group

1

million
years ago

2

million
years ago

3

million
years ago

4

million
years ago

Australopithecus group

Ardipithecus group

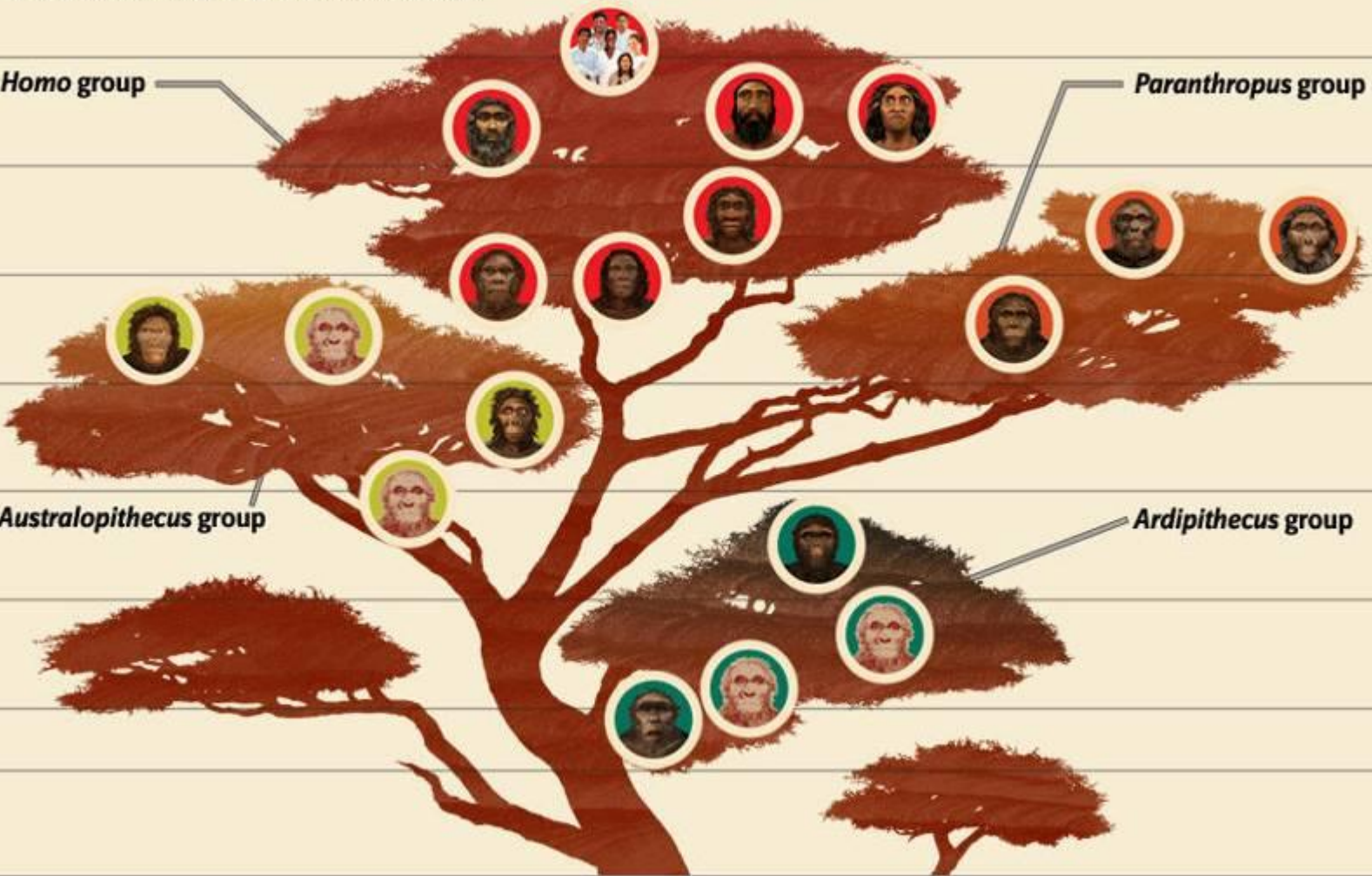
5

million
years ago

6

million
years ago

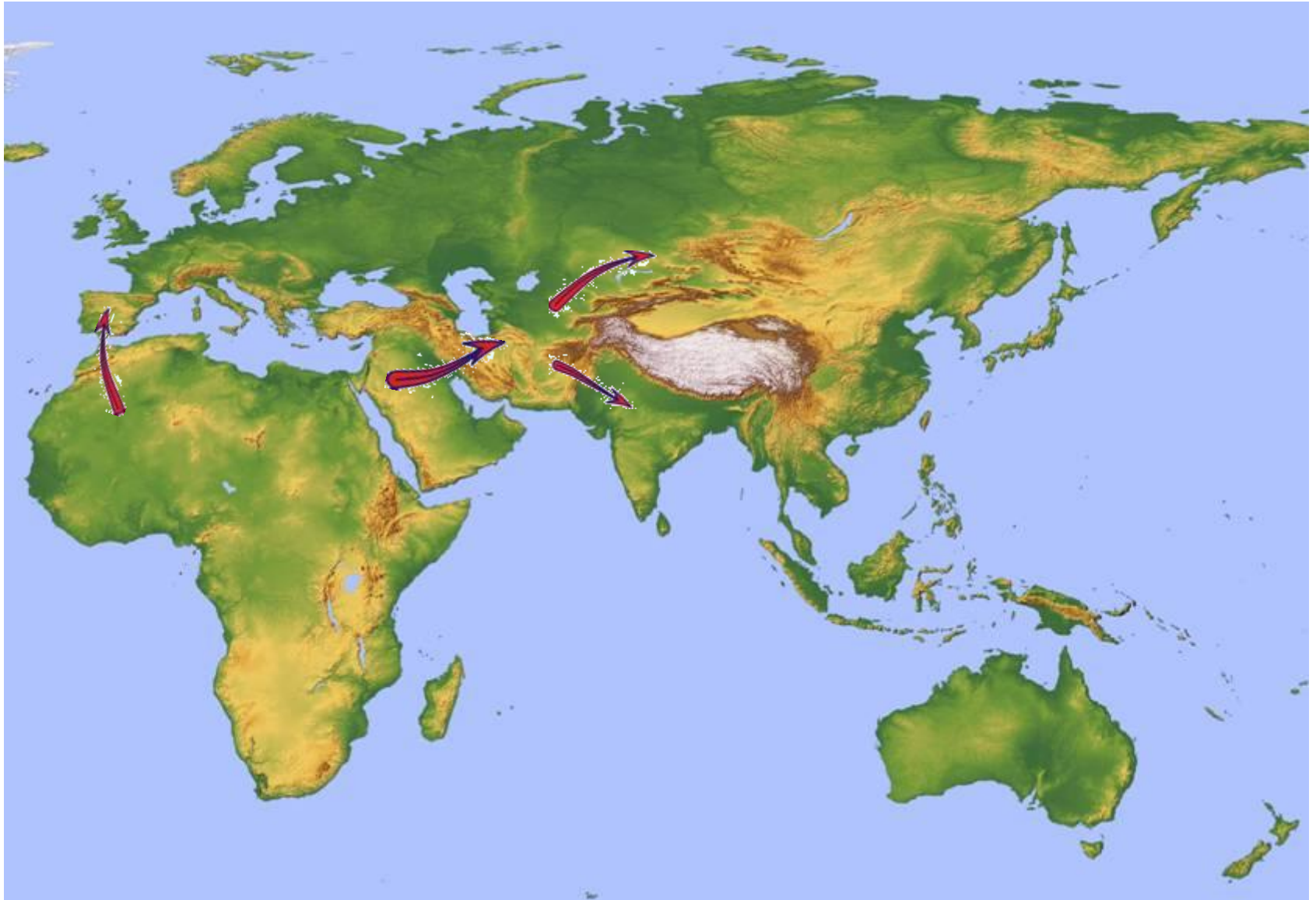
Past



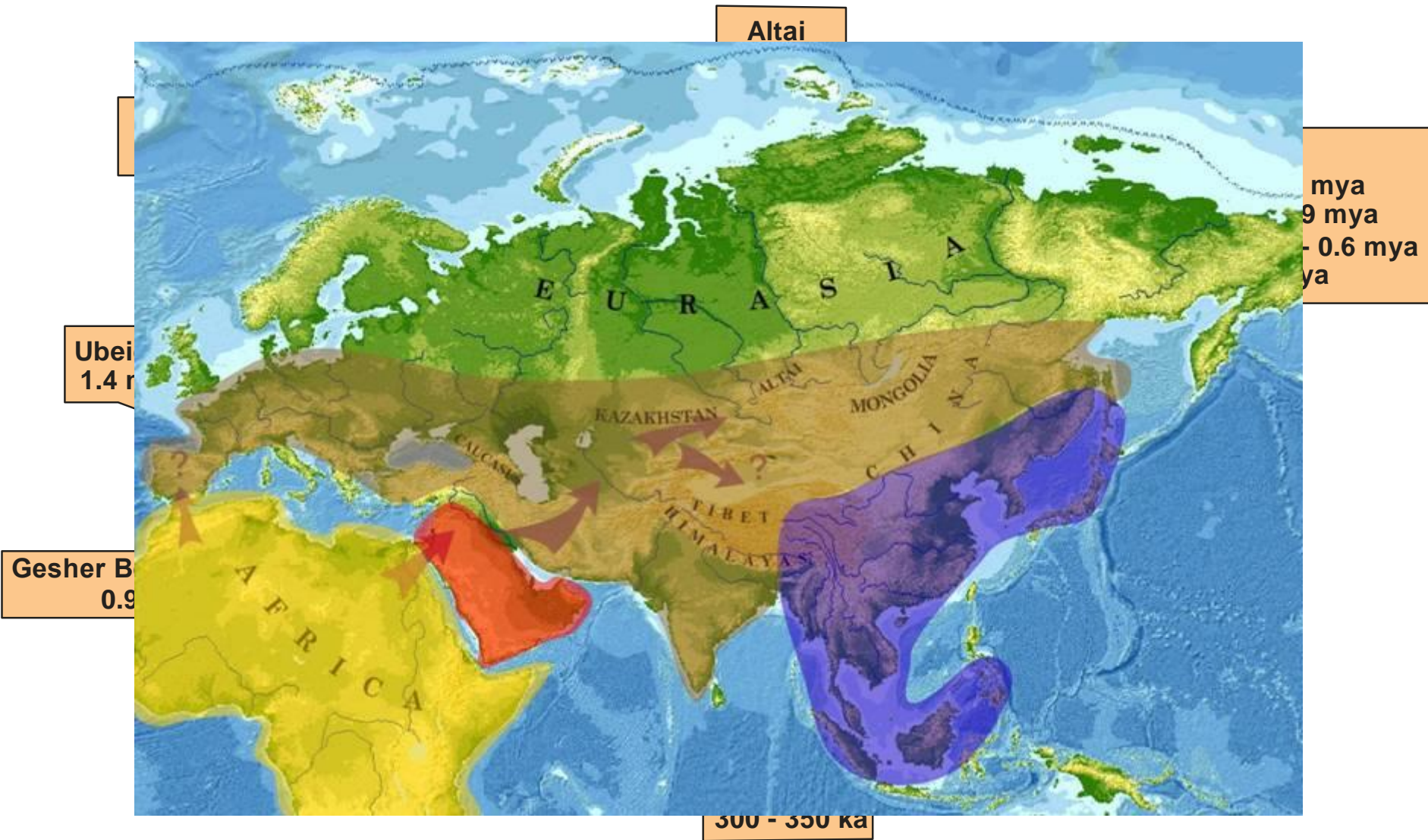
Движение первой волны миграции человечества (*Homo erectus*) из Африки в Евразию



Вторая волна миграций древнейших популяций



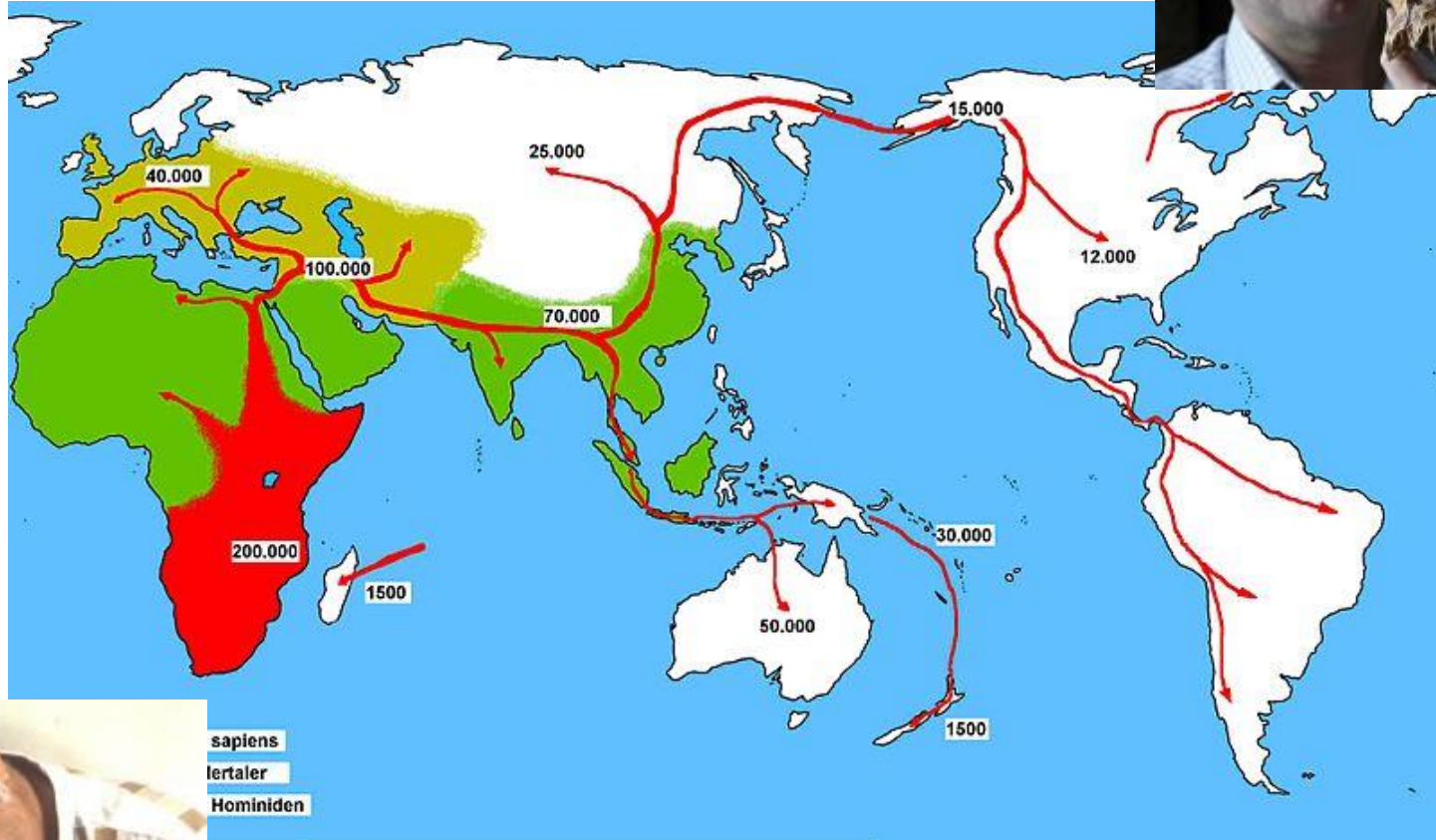
Вторая миграционная волна в Евразии



Происхождение и эволюция Homo sapiens

1. Гипотеза недавнего африканского происхождения:

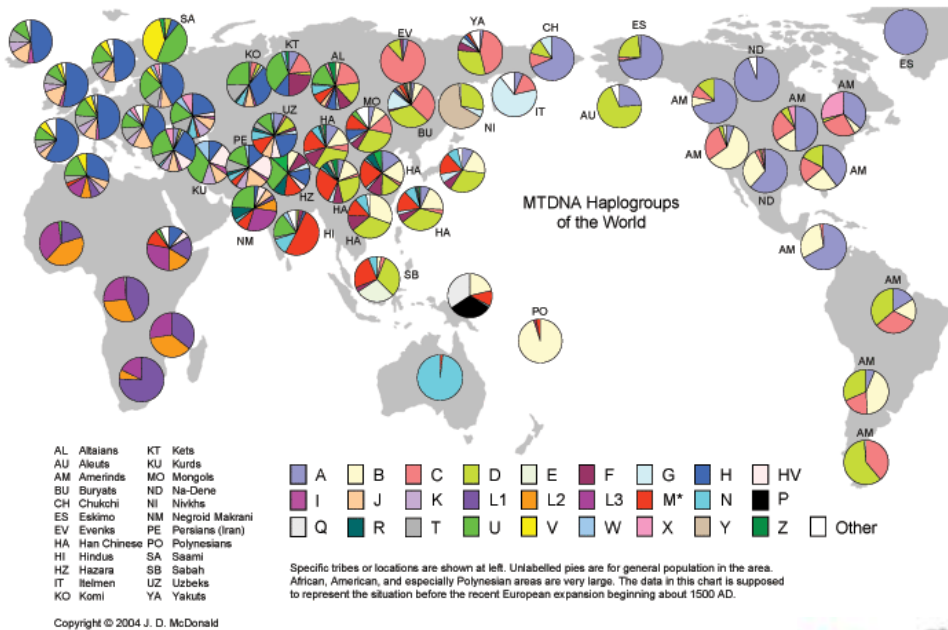
вид *H. sapiens* сформировался на территории Африки менее 200 тысяч лет назад. Затем его представители мигрировали из Африки и заселили другие континенты, вытесняя другие виды Гоминид без гибридизации с ними.



2. Гипотеза мультирегионального происхождения:

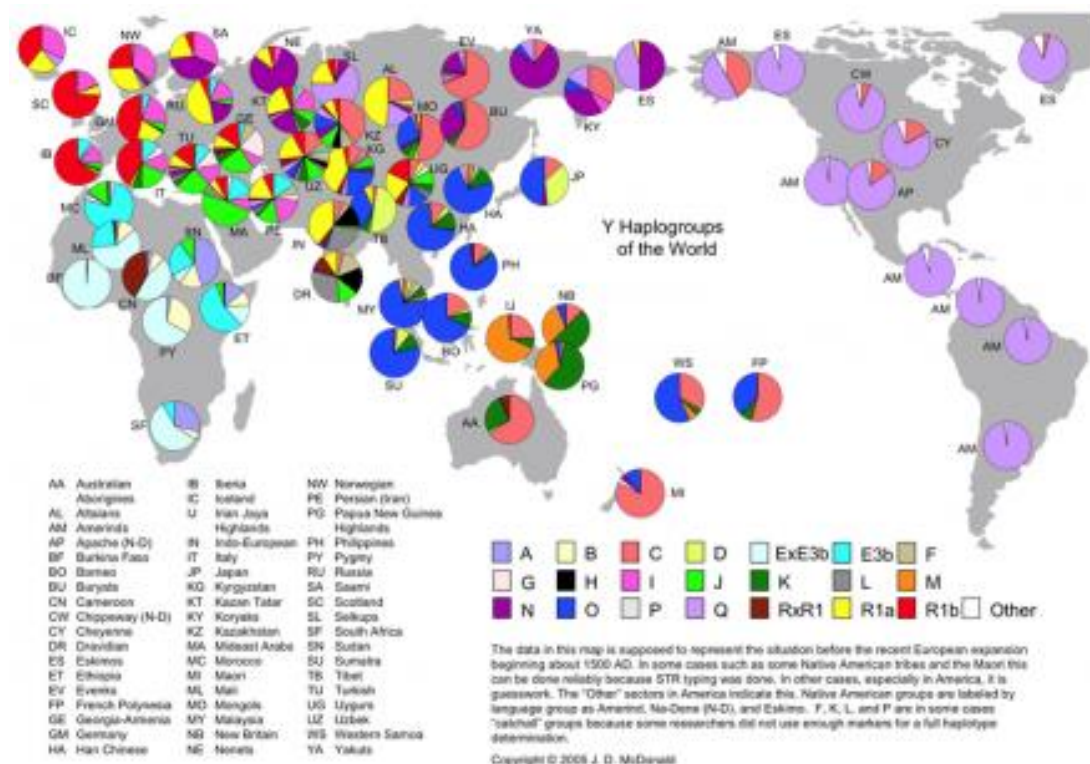
Локальная параллельная эволюция Гоминид на территории различных континентов (поздние формы *H. erectus* и другие) привела к формированию различных территориальных групп анатомически современного человека.

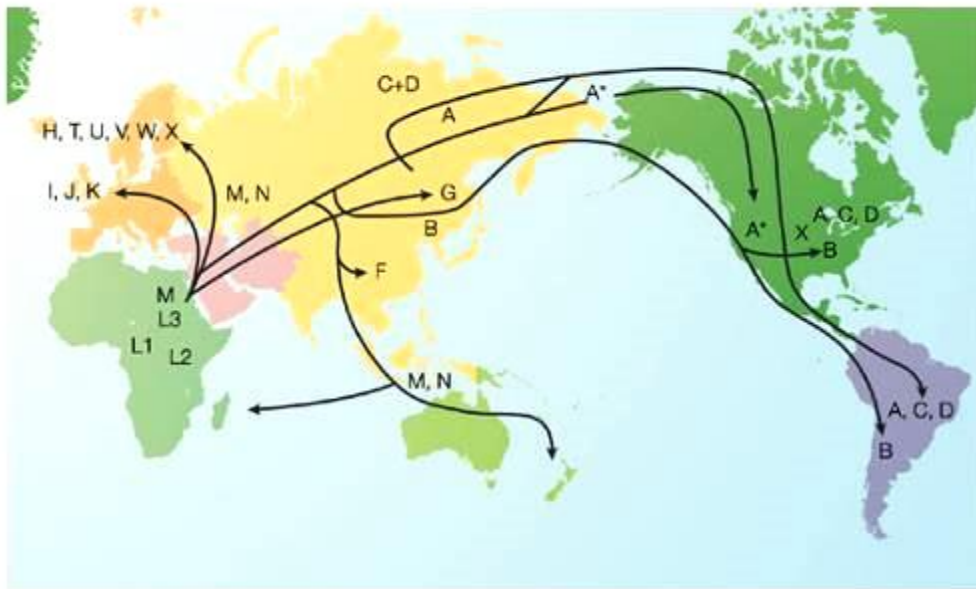
Разнообразие генофондов мтДНК и Y-хромосомы в современных популяциях человека



Наиболее дивергированные варианты мтДНК и Y-хромосомы характерны для генофондов некоторых африканских популяций.

Африканские варианты – предковые для всех остальных.

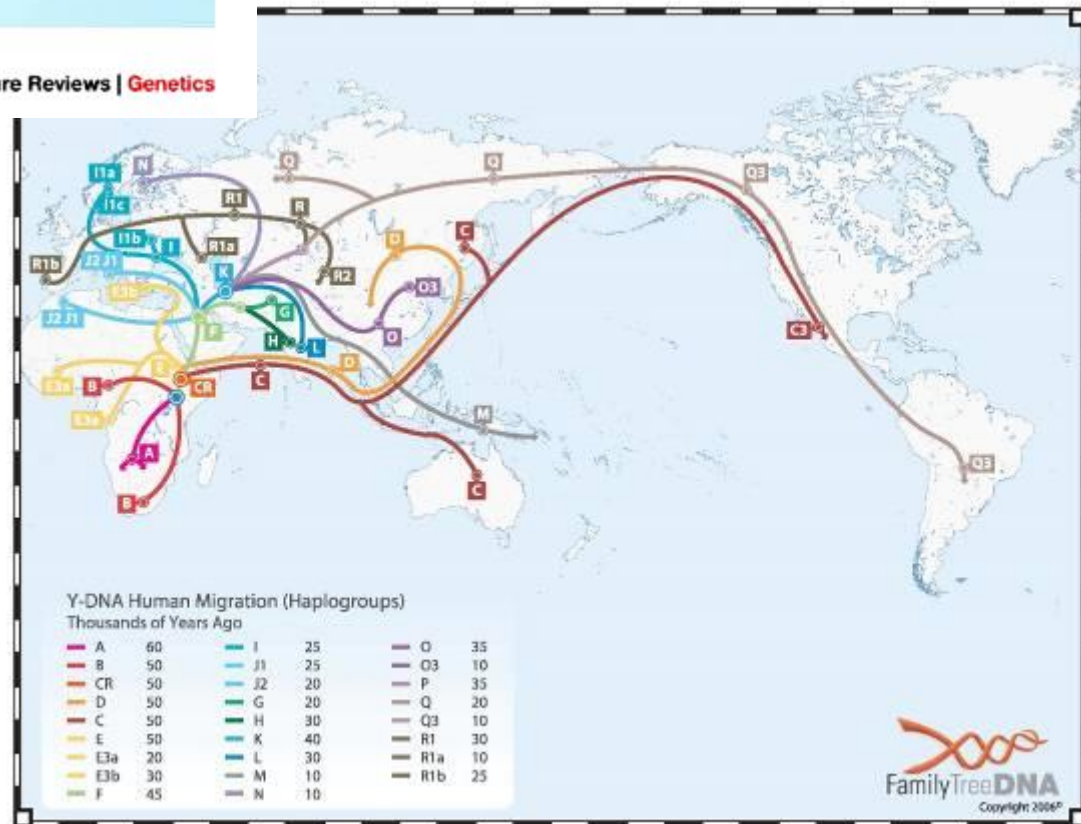




Маршруты расселения Homo Sapiens из Африки по данным мтДНК и Y-хромосомы

Nature Reviews | Genetics

Картина распространения гаплогрупп мтДНК и Y-хромосомы в целом согласуется с гипотезой недавнего африканского происхождения Homo Sapiens



Пещера Окладникова. Останки гоминидов и каменные орудия



Ареал неандертальцев



Исследование митохондриальной ДНК неандертальцев



Cell, Vol. 90, 19-30, July 11, 1997, Copyright ©1997 by Cell Press

Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans

Matthias Krings,¹ Anne Stone,¹ Ralf W. Schmitz,¹ Helke Krainitzki,¹ Mark Stoneking,¹ and Svante Pääbo²

¹Zoological Institute
University of Munich
PO Box 202138
D-80021 Munich
Germany

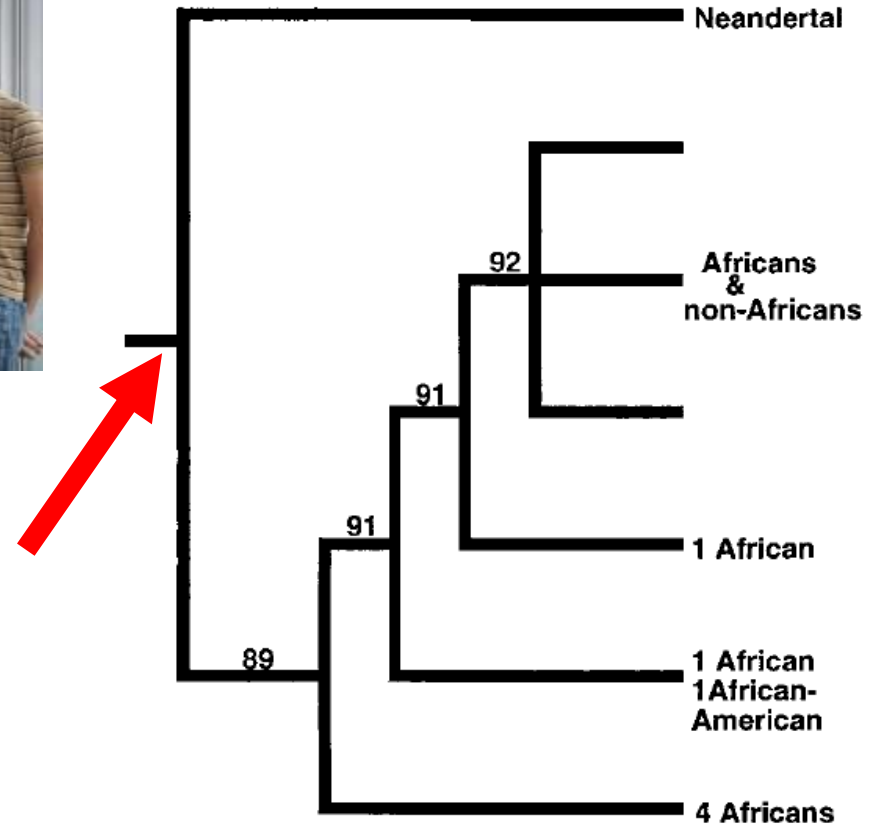
²Department of Anthropology
Pennsylvania State University
State College, Pennsylvania 16802

³Rheinisches Amt für Bodendenkmalpflege
Endericher Strasse 133
D-53115 Bonn
Germany

⁴Höhere Berufsschule für
präparations-technische Assistenten
Marktstrasse 185
D-44799 Bochum
Germany

these analyses rely on assumptions, such as the absence of selection and a clock-like rate of molecular evolution in the DNA sequences under study, whose validity has been questioned (Wolpoff, 1989; Templeton, 1995). An additional and more direct way to address the question of the relationship between modern humans and Neanderthals would be to analyze DNA sequences from the remains of Neanderthals.

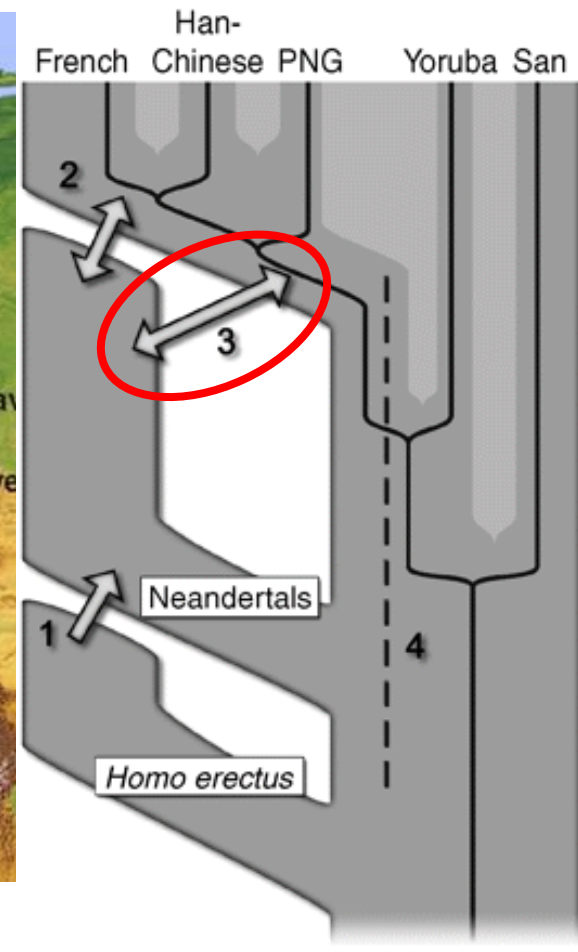
The reproducible retrieval of ancient DNA sequences became possible with the invention of the polymerase chain reaction (Mullis and Faloona, 1987; Pääbo et al., 1988). However, theoretical considerations (Pääbo and Wilson, 1991; Lindahl 1993a) as well as empirical studies (Pääbo, 1989; Hoss et al., 1986a), show that DNA in fossil remains is highly affected by hydrolytic as well as oxidative damage. Therefore, the retrieval of DNA sequences older than about 100,000 years is expected to be difficult, if not impossible, to achieve (Pääbo and Wilson, 1991). Fortunately, Neandertal remains fall within the age range that in principle allows DNA se-



Выводы:

1. Неандертальцы и люди современного типа - разные виды.
2. Нет признаков их генетического смешения.
3. Разошлись около 600 тысяч лет назад.

Открытие «восточных неандертальцев»
Секвенирование генома западных неандертальцев
(low coverage)



Выявлен вклад неандертальцев в генофонд современного человека за пределами Африки в размере 1-3% генома. Гибридизация неандертальца и современного человека происходила до дивергенции основных групп населения Евразии.

Раскопки в Денисовой пещере: культура денисовского человека



**ПРЕДМЕТЫ РАННЕЙ СТАДИИ
ВЕРХНЕГО ПАЛЕОЛИТА,
НАЙДЕННЫЕ В П1-М СЛОЕ
ДЕНИСОВОЙ ПЕЩЕРЫ**

1. Фрагмент знаменитого
браслета из хлоритола,
вероятно созданного
денисовцами

2. Колцо из мрамора,
изготовленное
с помощью тех же «высоких
технологий», что и браслет.
Археологи предполагают,
что оно было частью
составного украшения —
крепилось к браслету
кожаным ремешком

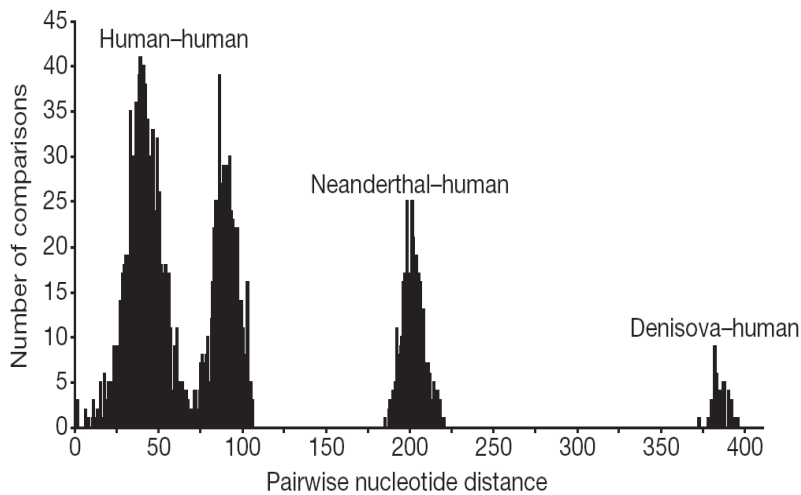
3-5. Вушки из камня

6-9. Украшения из раковин
моллюсков

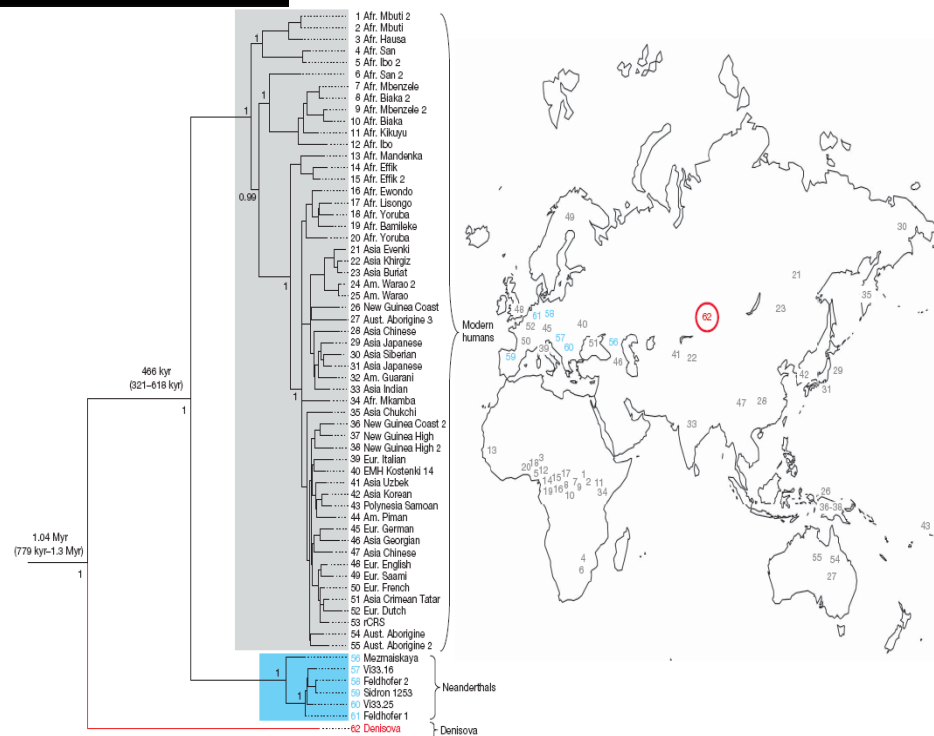
10-12. Подвески из камня

13. Подвески из зубов
животных

0,5 cm



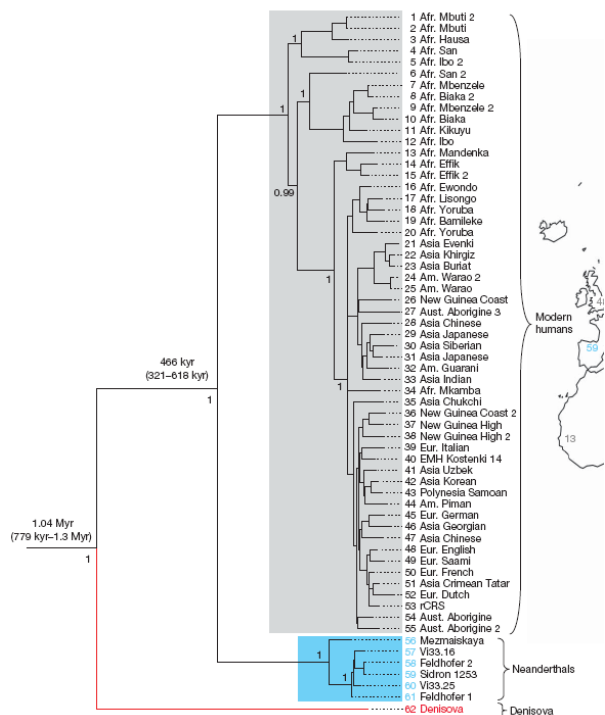
Распределение числа нуклеотидных отличий при попарном сравнении последовательностей мтДНК (Krause et al., 2010).



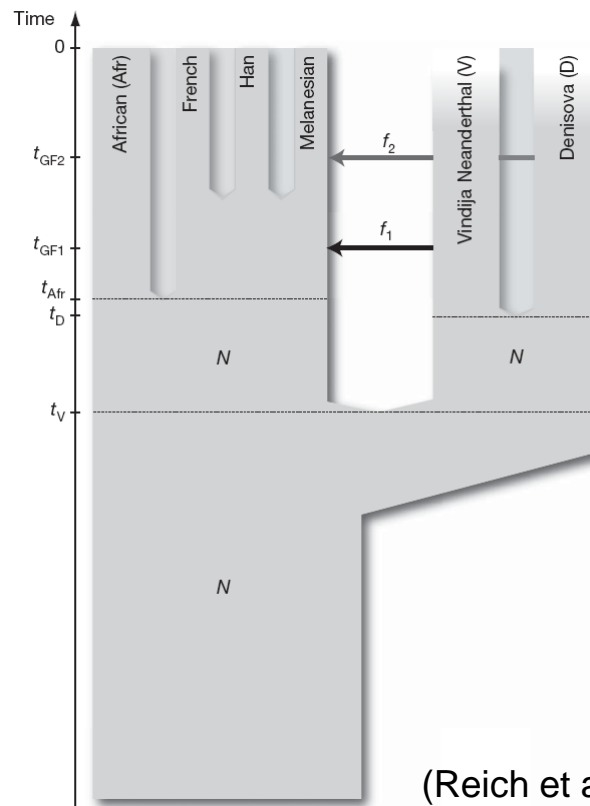
Филогения мтДНК денисовца, неандертальца и анатомически современных людей (Krause et al., 2010)

Время дивергенции мтДНК составило 1 млн. лет

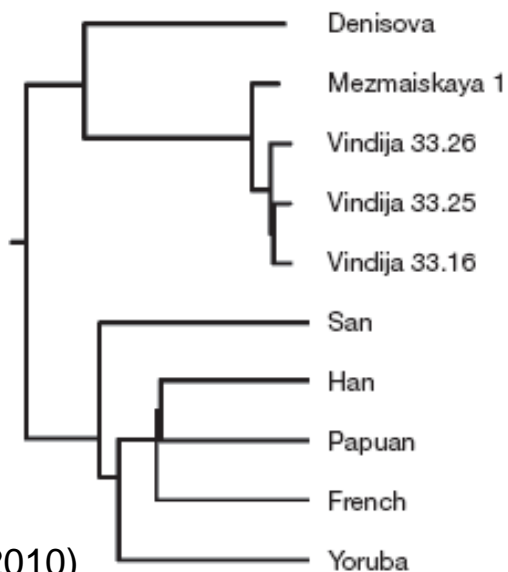
Данные по полному ядерному геному денисовца.



(Krause et al., 2010)



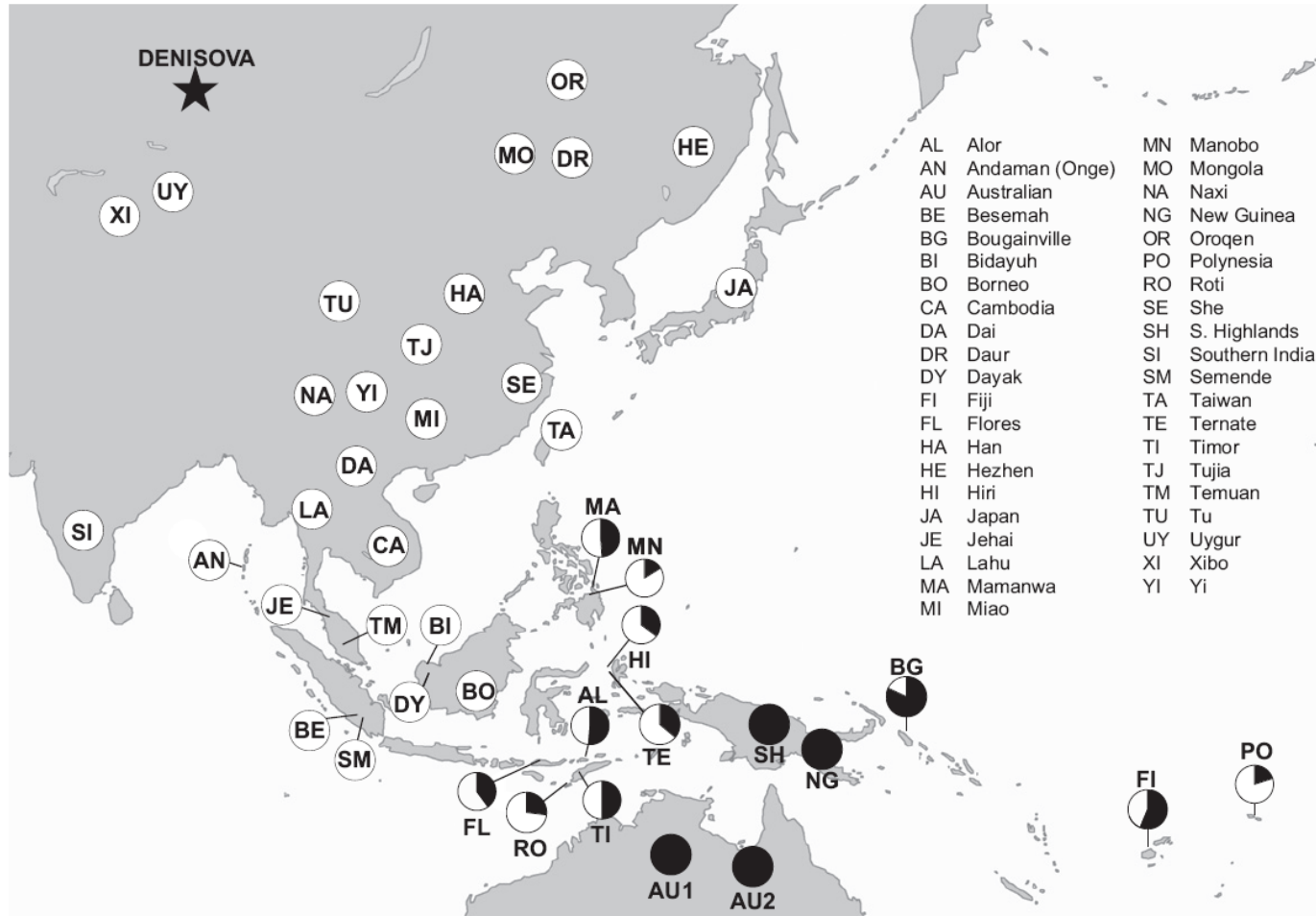
(Reich et al., 2010)



(Reich et al., 2010)

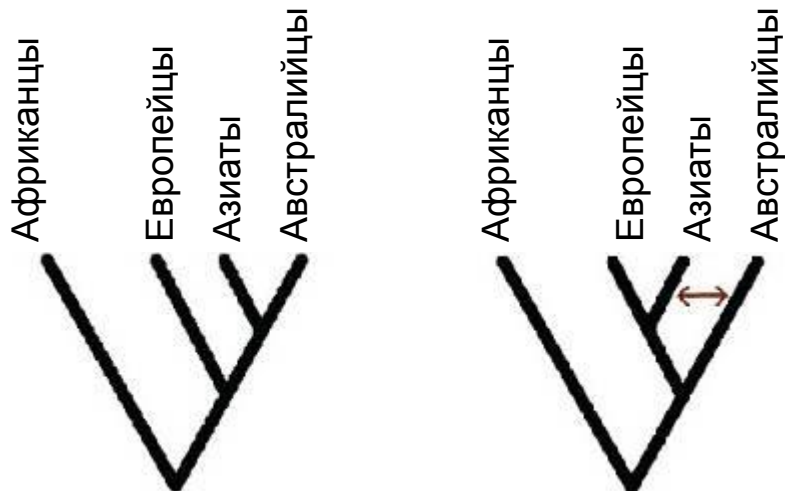
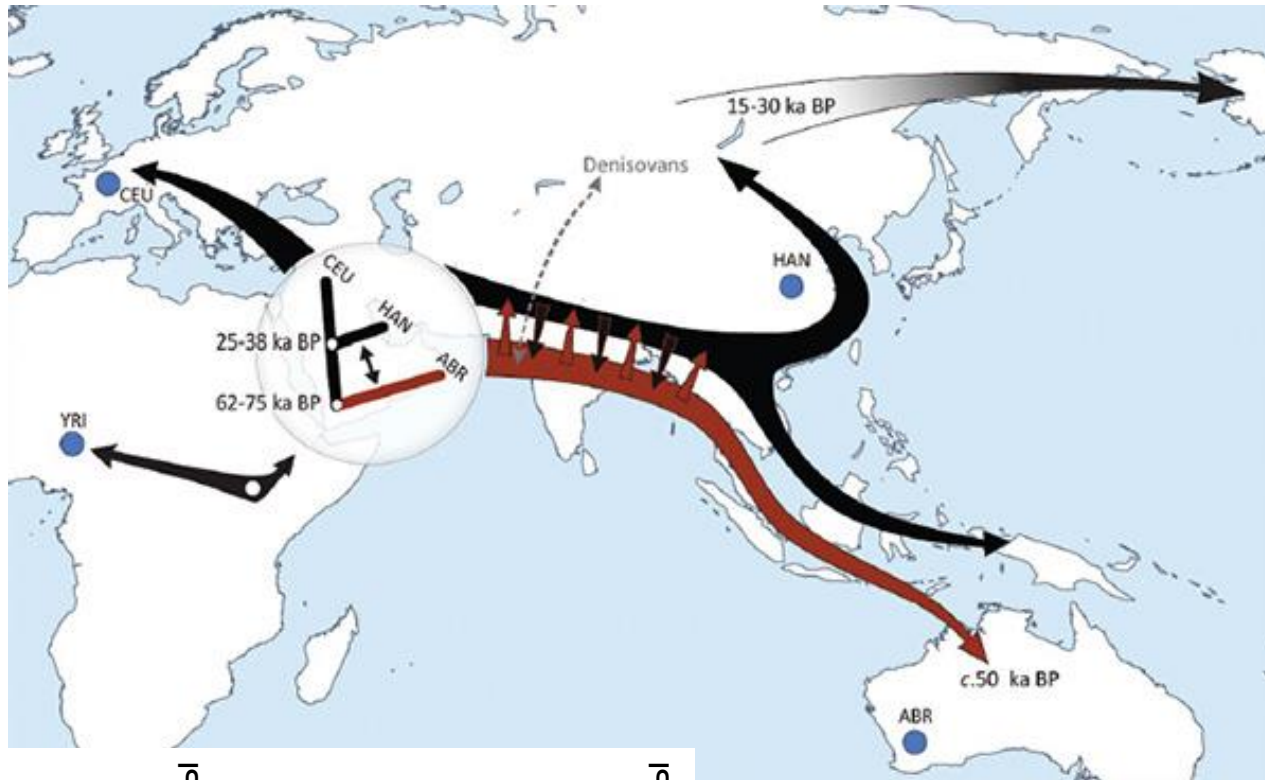
Филогения денисовцев по ядерной и мтДНК отличаются: ДНК денисовцев вместе с неандертальской отделились от африканцев порядка 800000 лет назад, и дивергировали друг от друга порядка 640000 лет назад. Таким образом, денисовцы и неандертальцы имели период общей эволюции после дивергенции от предка современных людей.

Распространение генетического материала денисовцев в генофондах современных популяций (относительно популяций Новой Гвинеи)



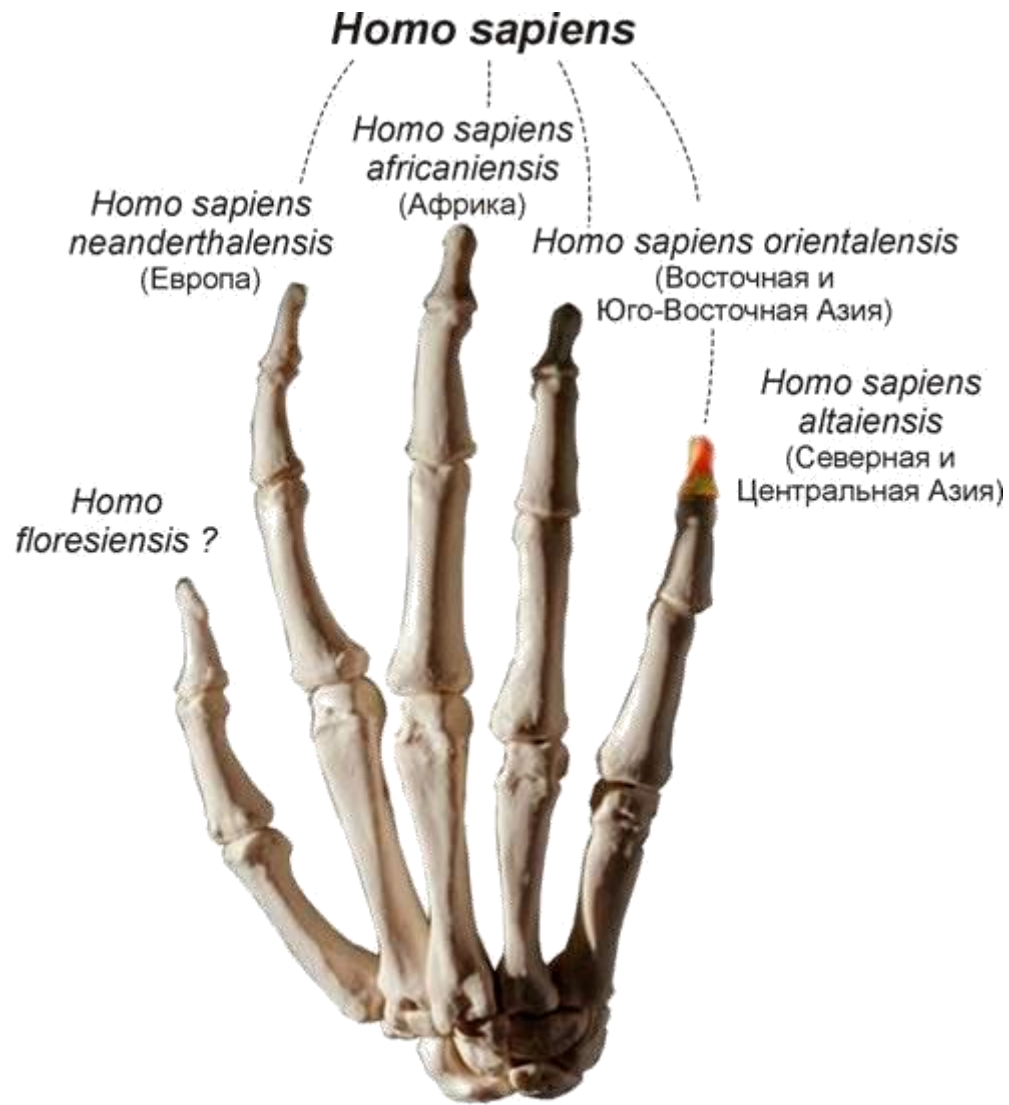
(Reich et al., 2011)

Свидетельство двух волн заселения Азии анатомически современными людьми



(Rasmussen et al., 2011)

Род *Homo*



Политипический вид
Homo erectus sensu lato

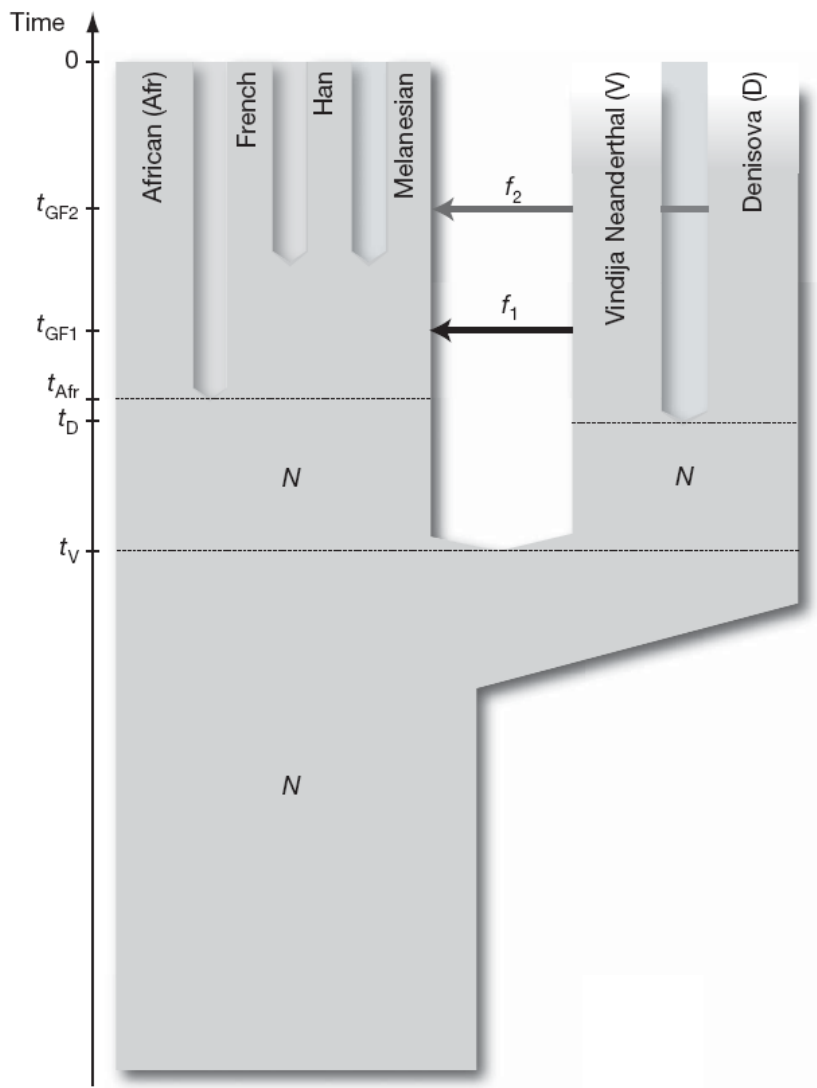


Homo sapiens neanderthalensis

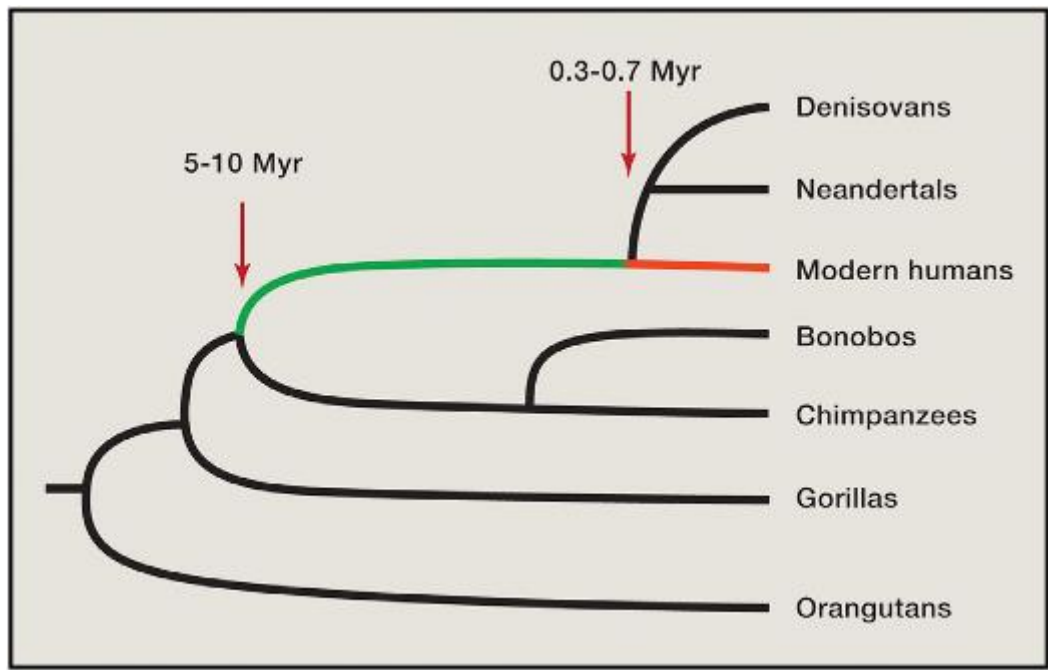
Homo sapiens altaiensis

Homo sapiens africanensis

Homo sapiens orientalis

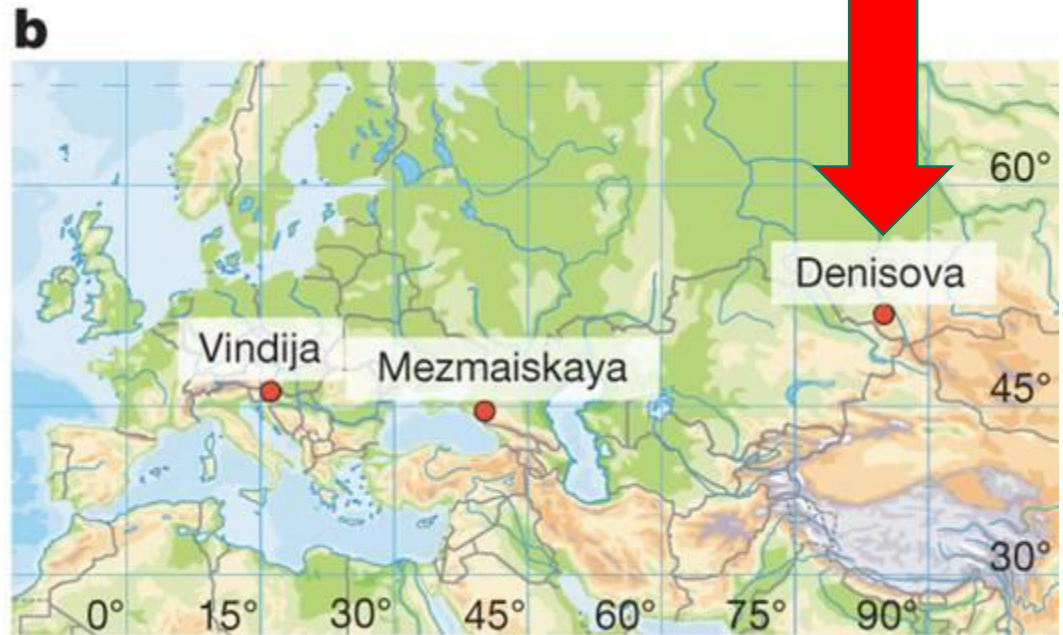
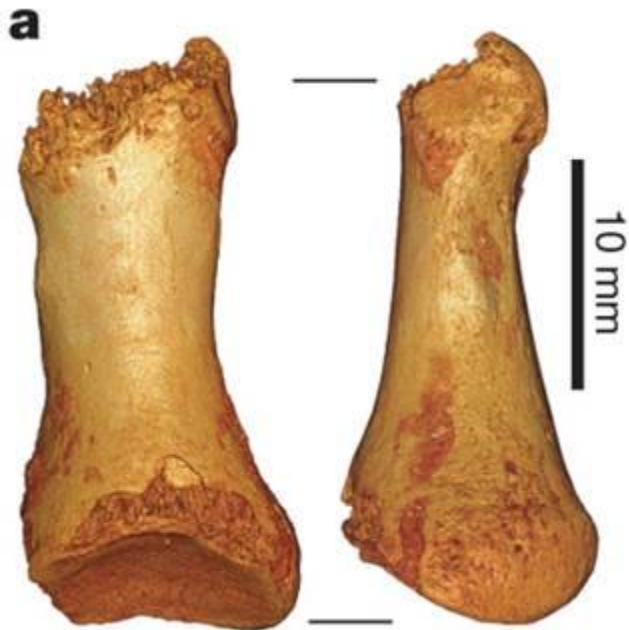


Reich et al., 2010



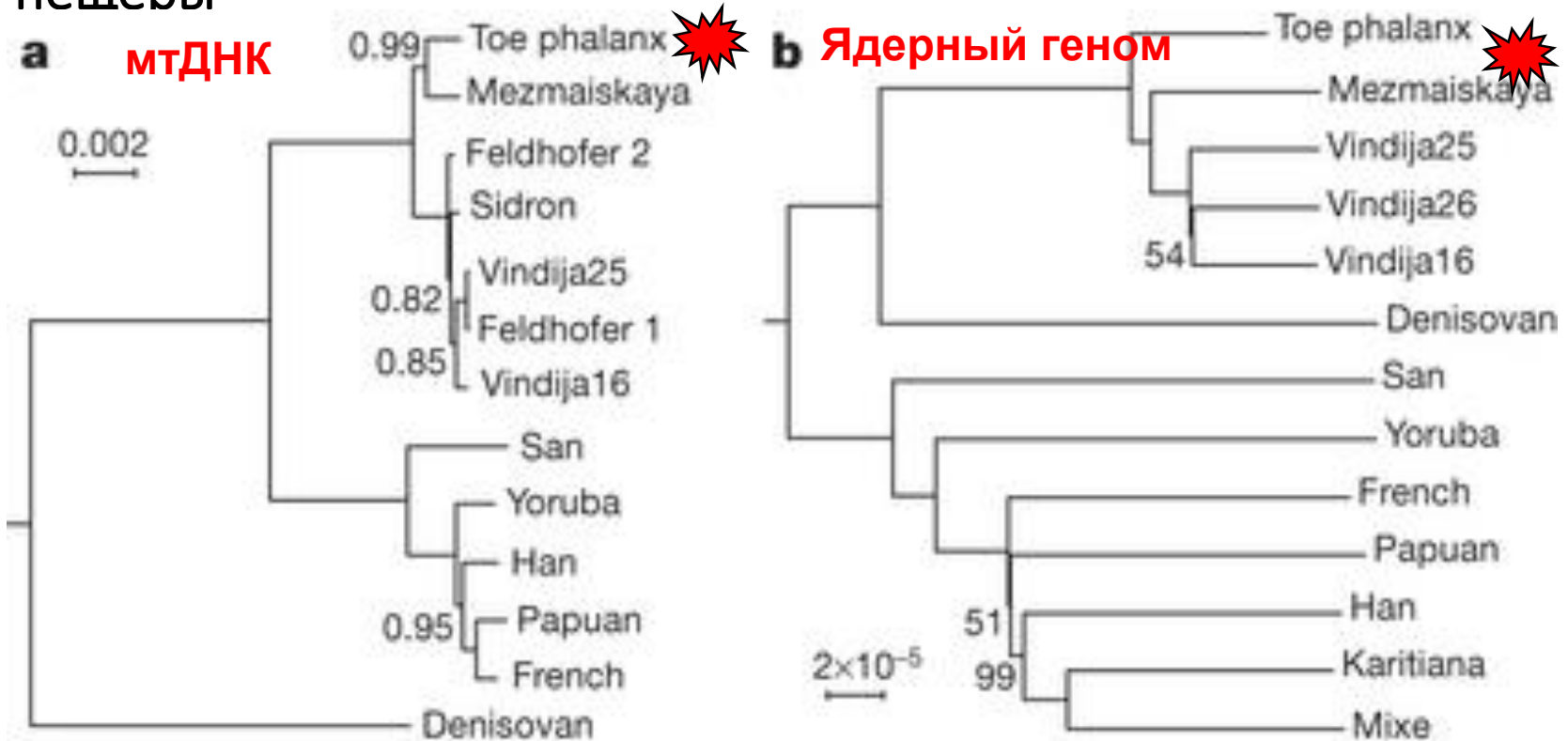
Paabo, 2014

Геном неандертальца из Денисовой пещеры (восточный неандерталец)
(high coverage)



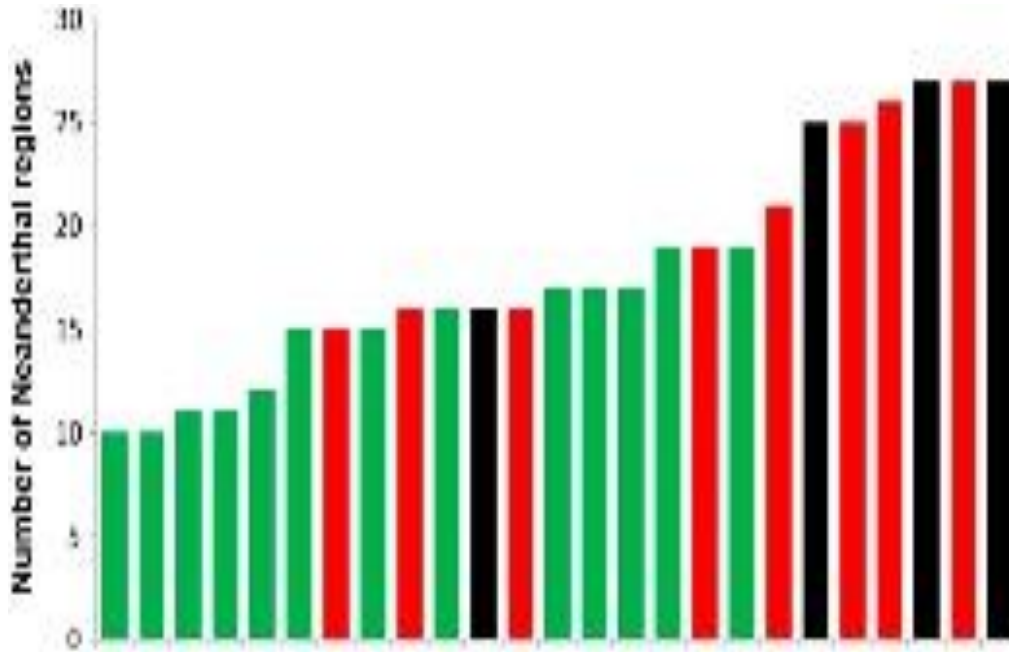
Кость стопы неандертальца найдена в слое 11.4 в восточной галерее Денисовой пещеры (слой непосредственно под слоем 11.3, где найдена фаланга денисовца). Возраст не менее 50 000 лет.

Филогенетическое положение неандертальца из Денисовой пещеры



1. Подтвержден вклад неандертальцев в генофонд современного населения.
2. Неандертальцы Кавказа генетически ближе к источнику неандертальского Генетического материала в генофонде современных людей, чем алтайские.
3. Население Азии и Америки демонстрируют более значительное влияние неандертальцев, чем европейское.

Население Азии и Америки демонстрирует даже более значительное влияние неандертальцев, чем европейское.



Европейцы

Восточная Азия

Южная Азия

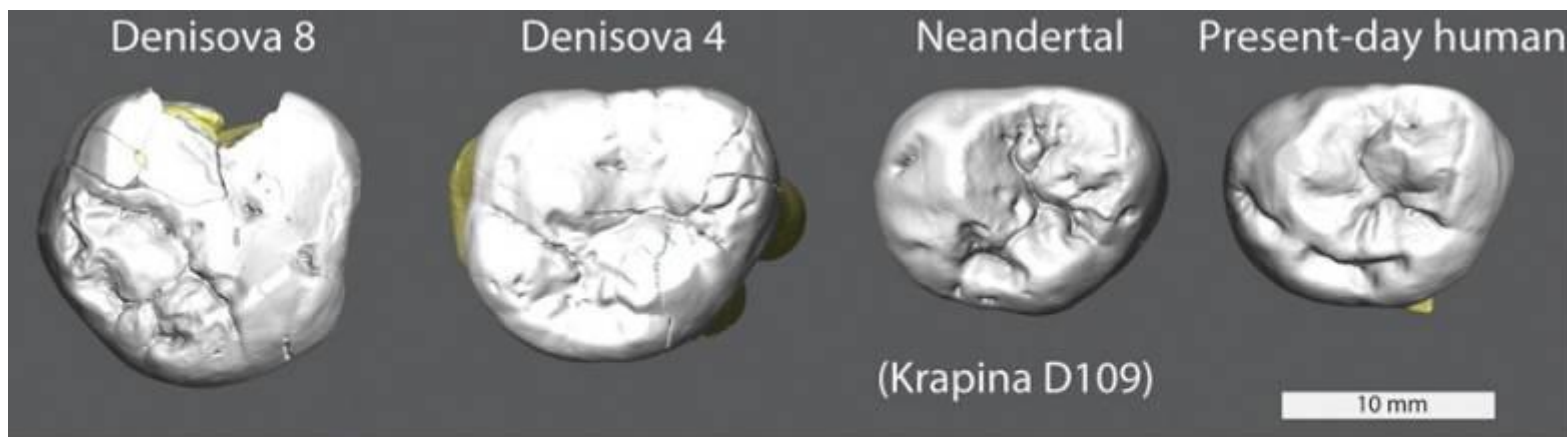
Датировка гибридизации с неандертальцами – 47-65 тысяч лет назад, совпадает с датировкой основной волны анатомически современных людей из Африки (Sankararaman et al., 2012)

Данные о новых денисовцах

Моляр – Denisova 4 (раскопки 2000г.). Возраст ~50 000 лет (сопоставим с Denisova3).

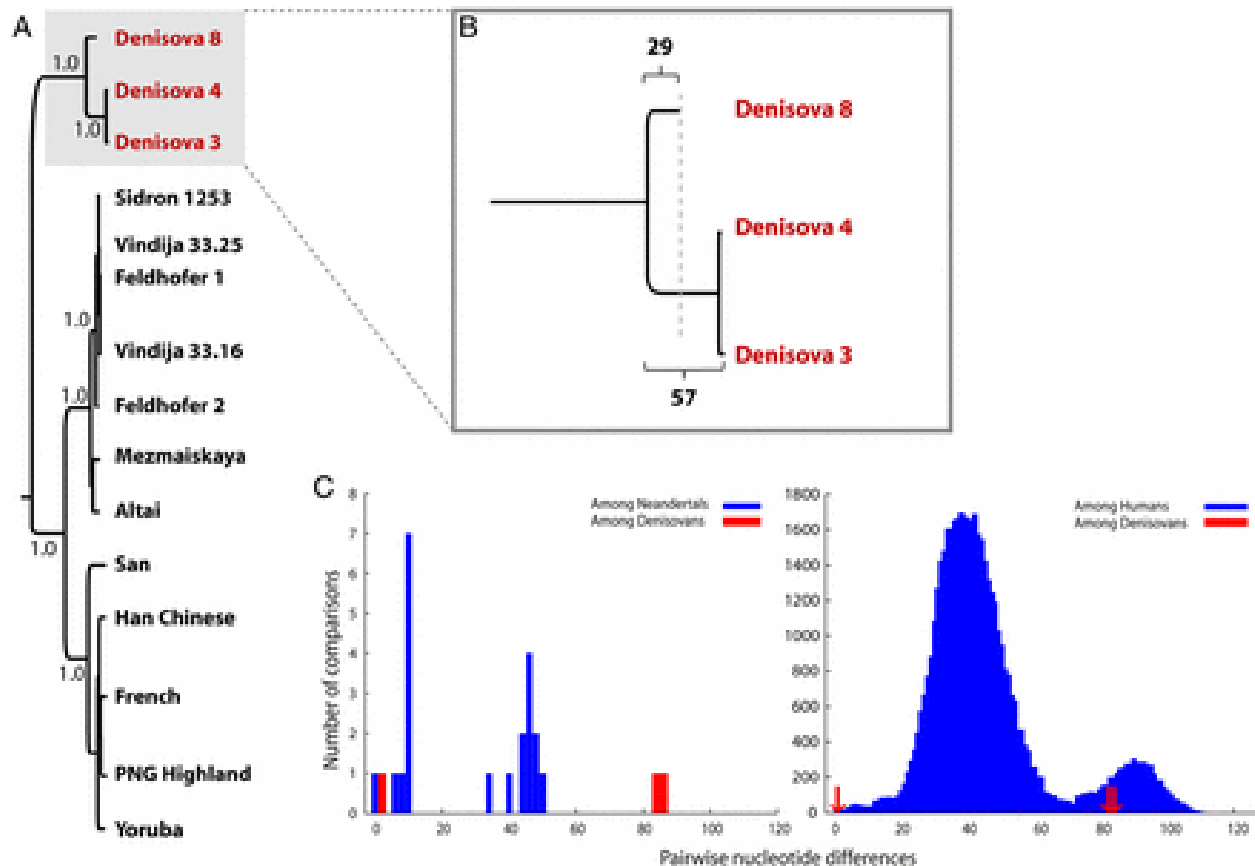


Новый моляр – Denisova 8 (раскопки 2010 г.).
Возраст – больше, чем у Denisova 3 и 4.



Получены данные по устойчивым особенностям морфологии зубов, которые позволят осуществлять поиск новых денисовских материалов в одонтологических коллекциях (Sawyer et al., 2015)

Генетические данные о Denisova 4, 8 (Sawyer et al., 2015)



- 1. Denisova 8 на ~60 тыс. лет старше, чем Denisova 3 и 4.**
- 2. Денисовцы могли присутствовать на юге Сибири длительное время (десятки тыс. лет).**
- 3. Демонстрируют более высокое разнообразие мтДНК, чем неандертальцы (высокая дивергенция внутри популяции денисовцев).**

Генетические потоки между гоминидами

Modern humans

Denisovans

Neanderthals

D.I. Denisova

Oceania

Asia

Europe

Africa

-0.2%

3-6%

1.5-2.1%

>0.5%

Altai

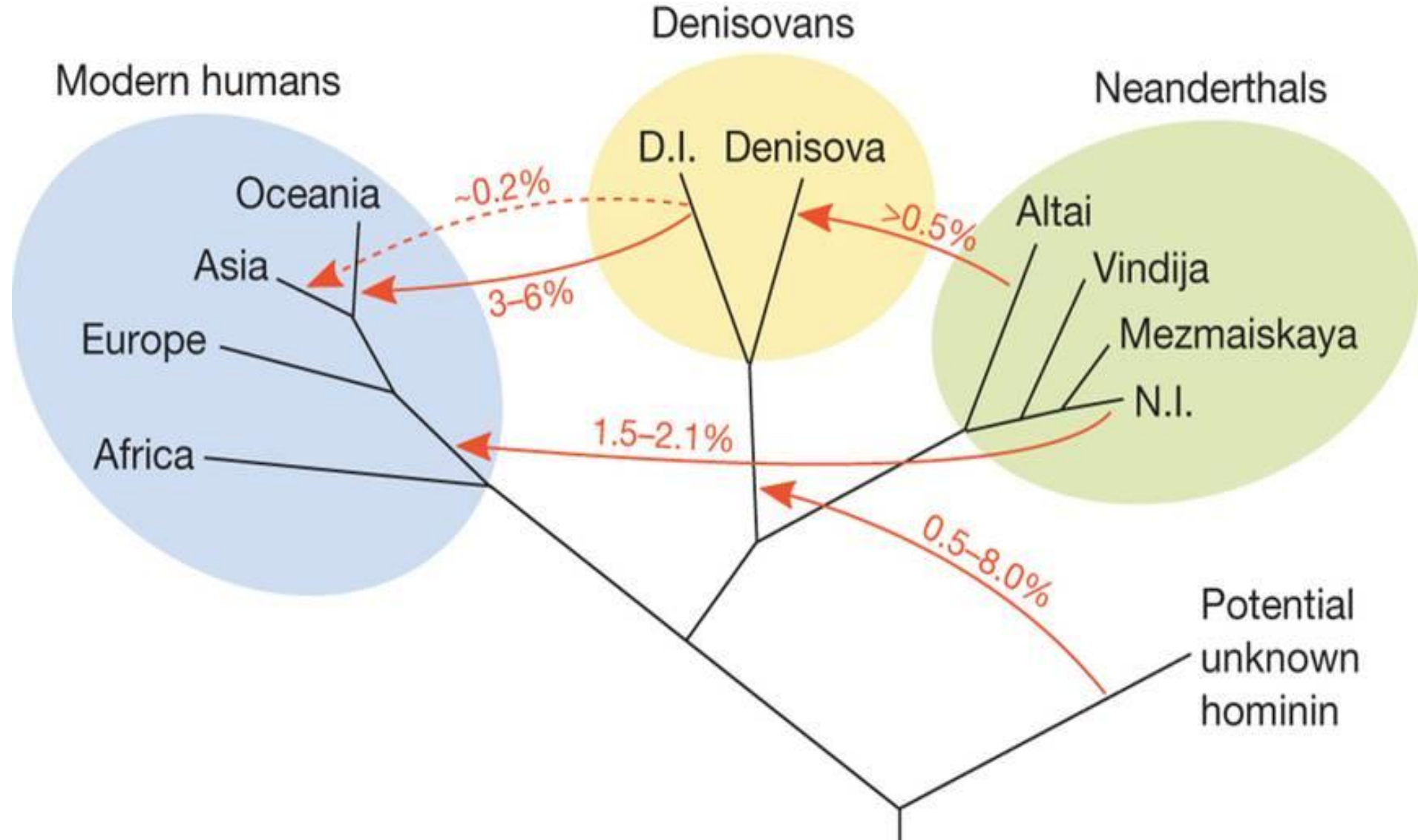
Vindija

Mezmaiskaya

N.I.

0.5-8.0%

Potential unknown hominin



Геномы ранних анатомически современных людей:

Усть-Ишим

(Fu et al., 2014):

Западная Сибирь, возраст ~ 43-47 тыс. лет.

Костенки-14

(Seguin-Orlando et al., 2014)

Восточная Европа (Воронежская обл., Россия),
возраст ~ 36-39 тыс. лет.



Гибридизация с неандертальцами произошла за несколько тысячелетий до существования этих ранних анатомически современных людей

Oase 1, Pestera cu Oase, Румыния



Раскопки 2002 года. Возраст ~37-42 тысяч лет.

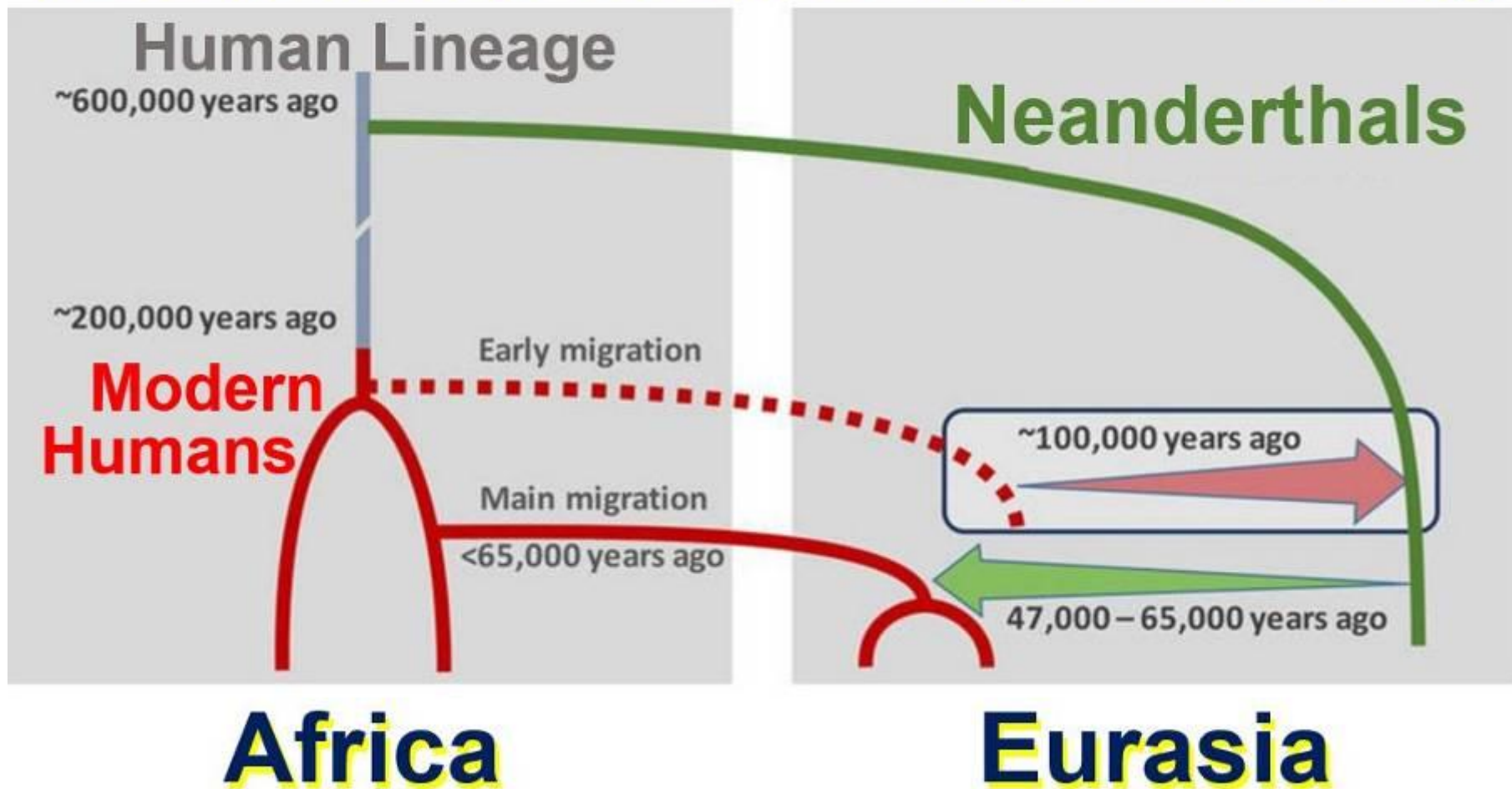
Oase-1 (Румыния) : 6-9% генома от неандертальца
(Fu et al., 2015)



Размер «неандертальских» фрагментов генома (некоторые более 50 мегабаз) свидетельствует о гибридизации с неандертальцами **всего за 4-6 поколений до его существования!**

Поток генов от современных людей к неандертальцам ~100 тыс. лет назад :
(зафиксирован только у восточных (алтайских) неандертальцев) (Kuhlwilm et al., 2016)

Modern Human & Neanderthal Interbreeding



Кем были ранние выходцы из Африки, повлиявшие на восточных неандертальцев. Останки людей из пещер Схул (~120 тыс.л.) и Кафзех (~80 тыс.л), север Израиля. Ранние анатомически современные люди в Китае (Fuyan Cave, Daoxian), 120 тыс. лет.



Человек из пещеры Схул (рисунок, основанный на черепе Схул-5)

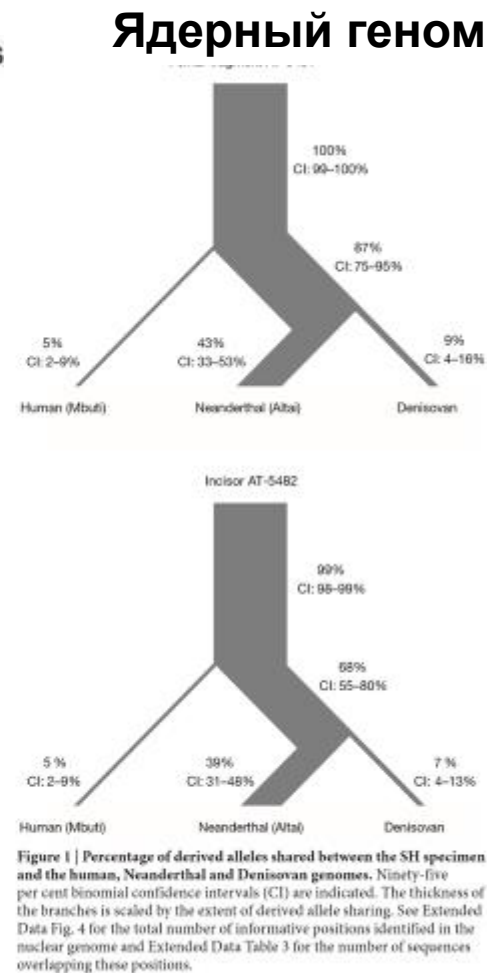
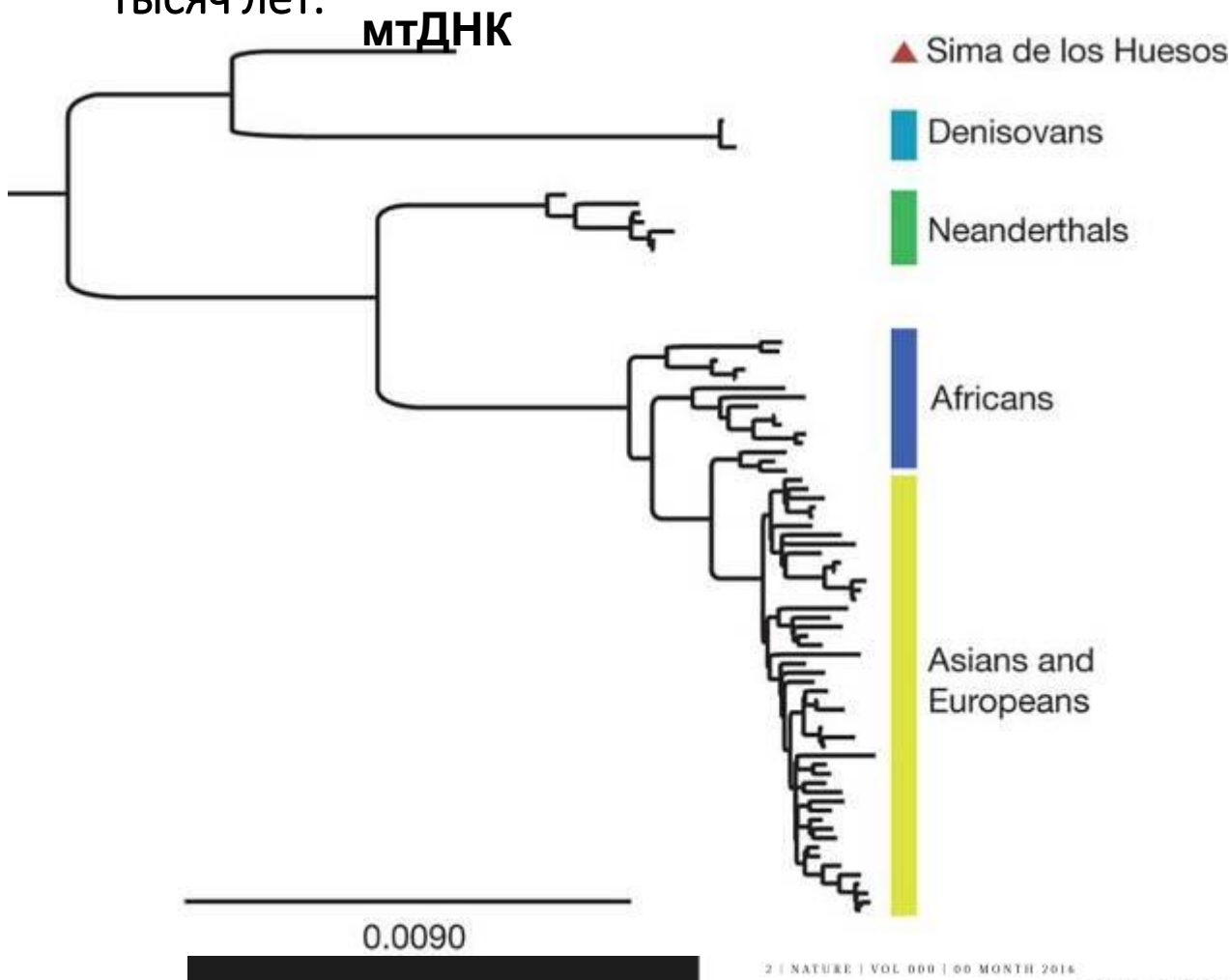
Ранние анатомически современные люди в Китае (пещера Fuyan Cave, Daoxian)



Митохондриальный геном гоминида (*H. heidelbergensis* ?) возрастом 430 тысяч лет.

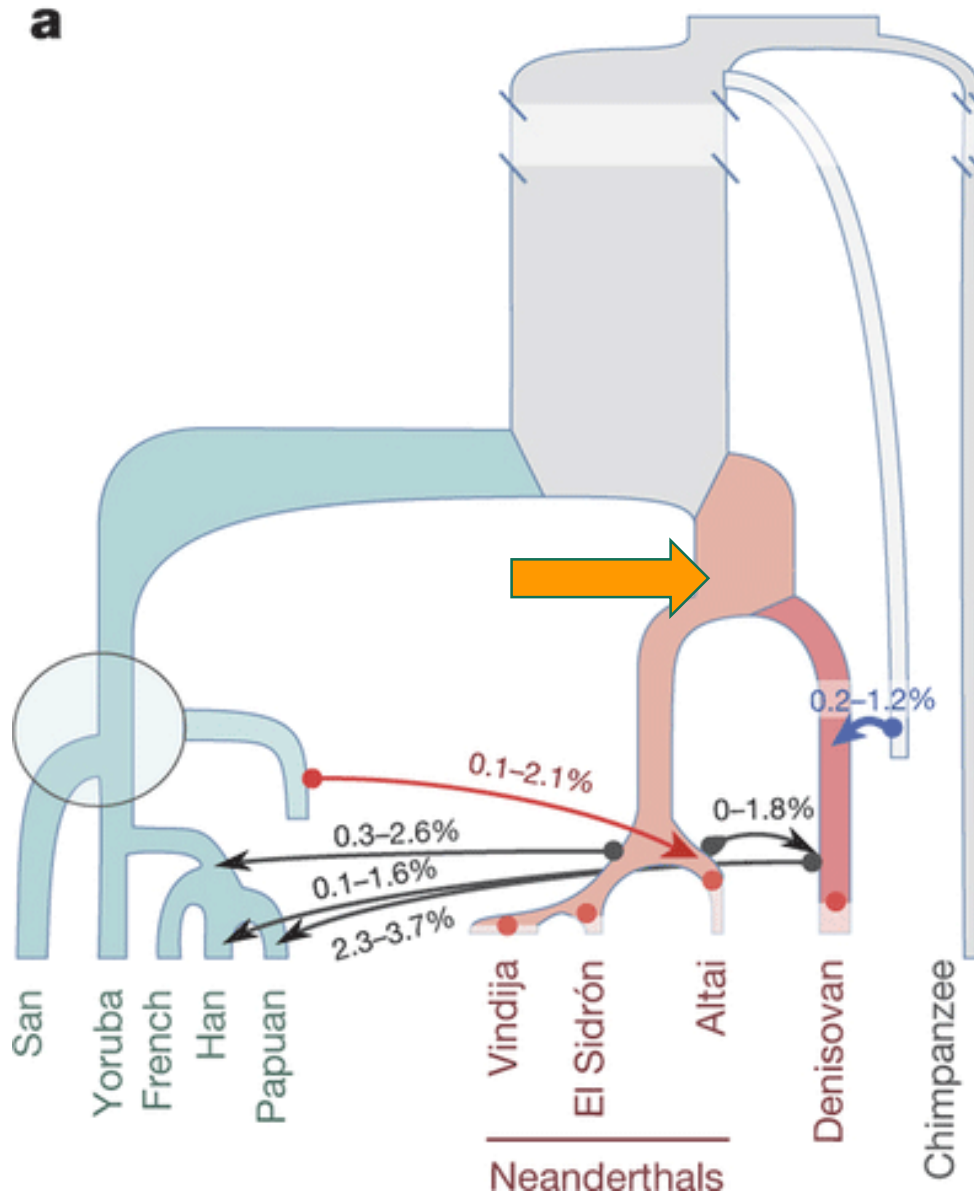


Данные по мтДНК и ядерному геному гоминина возрастом более 400 тысяч лет.



Популяция является предковой для неандертальцев.

Генетические взаимоотношения поздних представителей рода Homo (метапопуляция гомининов) (Kuhlwilm et al., 2016)



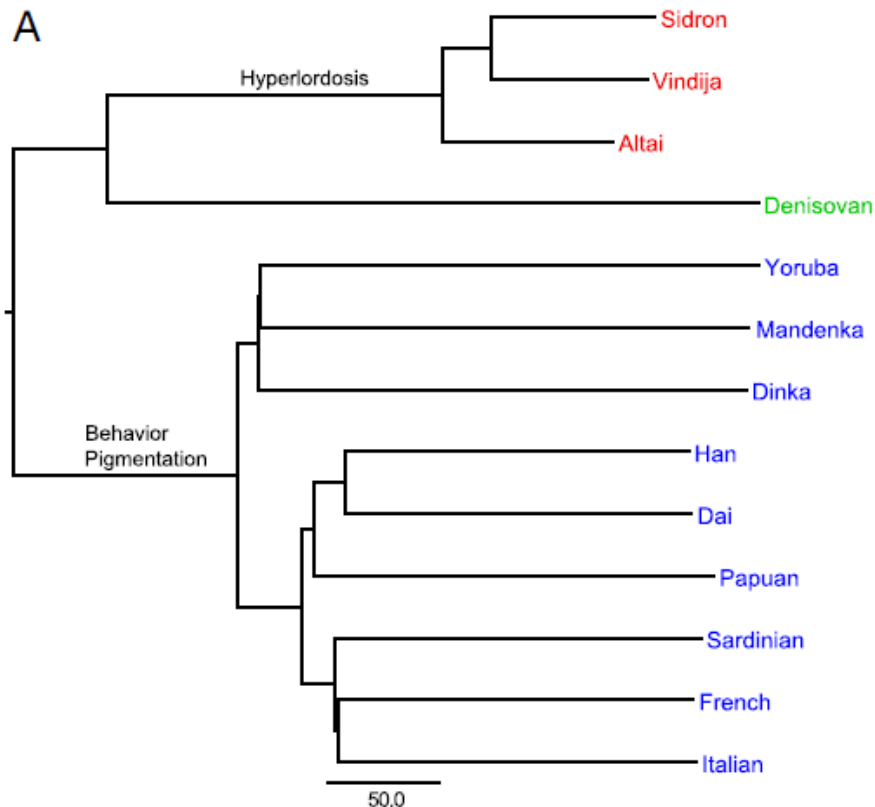
Генетическое наследие неандертальцев и денисовцев



Генетические отличия человека современного типа (по Meyer et al., 2014)

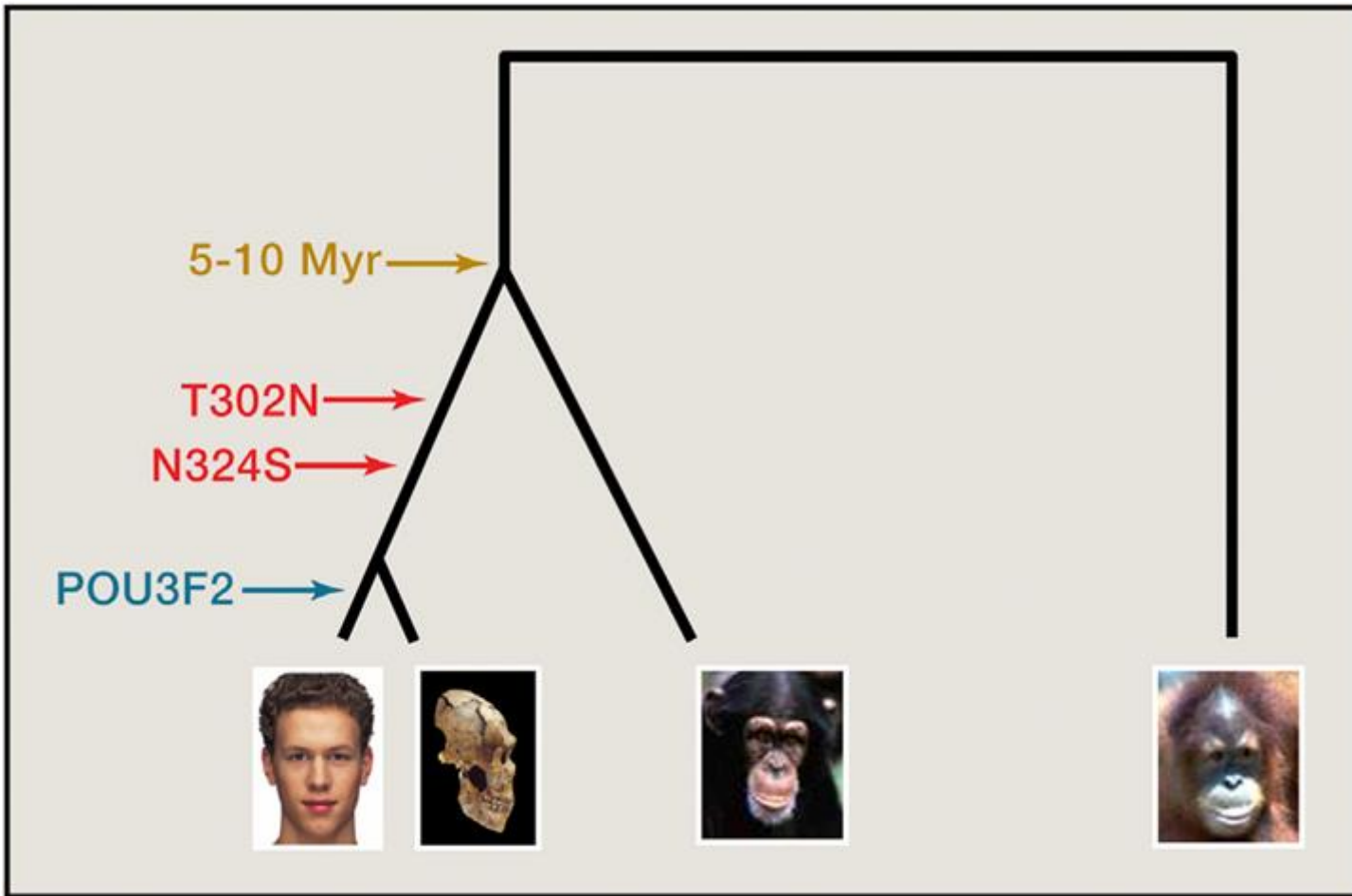
- 31389 ОНП в геноме всех современных людей отличаются от неандертальцев и денисовцев.
- 3117 ОНП предположительно попадают в регуляторные регионы.
- 32 повреждают предполагаемые сайты сплайсинга.
- 96 ОНП изменяют аминокислотный состав 87 белков.
- Среди измененных генов 5 играют роль в развитии коры головного мозга.

Исследование экзоменов неандертальцев (N=3, Алтай, Испания, Хорватия) 17367 белок-кодирующих генов



1. Неандертальцы демонстрируют очень низкий уровень генетического разнообразия.
2. У неандертальцев повышена доля несинонимичных замен влияющих на структуру и функцию белков (меньше эффективный размер популяции).
3. У неандертальцев сильнее менялись Гены, связанные с морфологией скелета, У современных людей – с поведением и пигментацией.

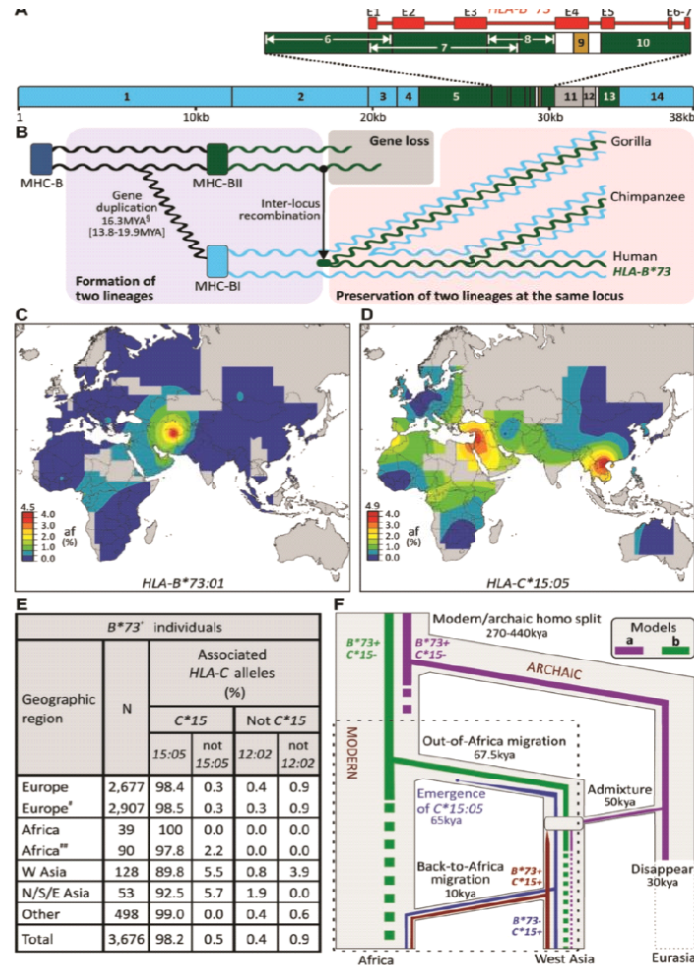
Полиморфизм гена FOXP2



Krause et al., 2007; Maricic et al., 2013; Paabo, 2014.

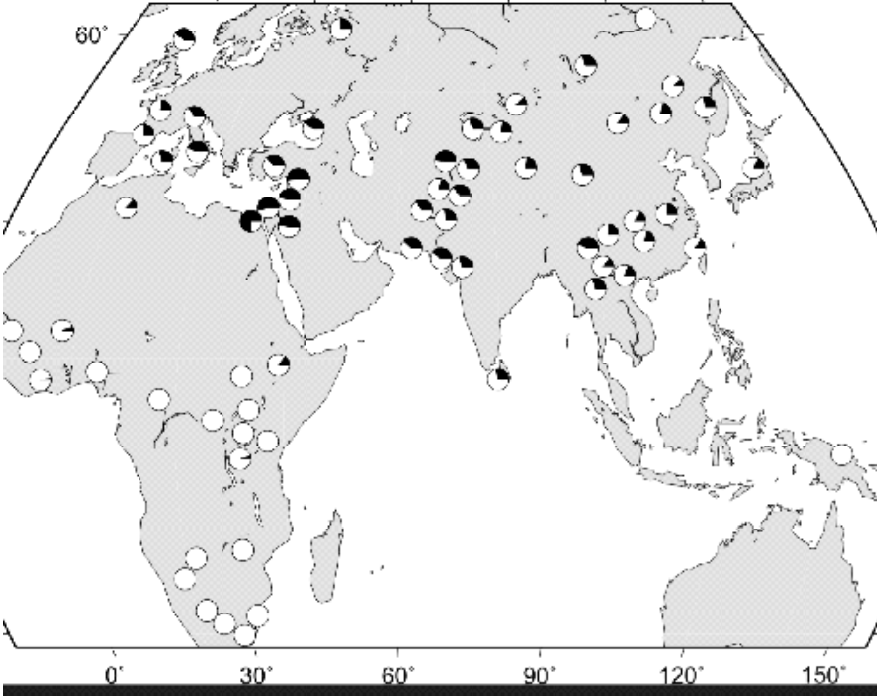
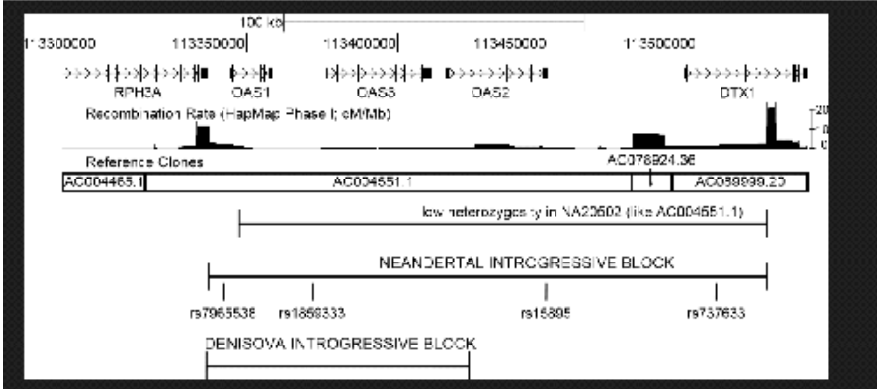
Аллельные варианты, обеспечивающие активность лактазы, амилазы, алкогольдегидрогеназы сформировались у человека независимо.

Аллели генов иммунной системы. HLA локусы (Abi-Rached et al., 2011)

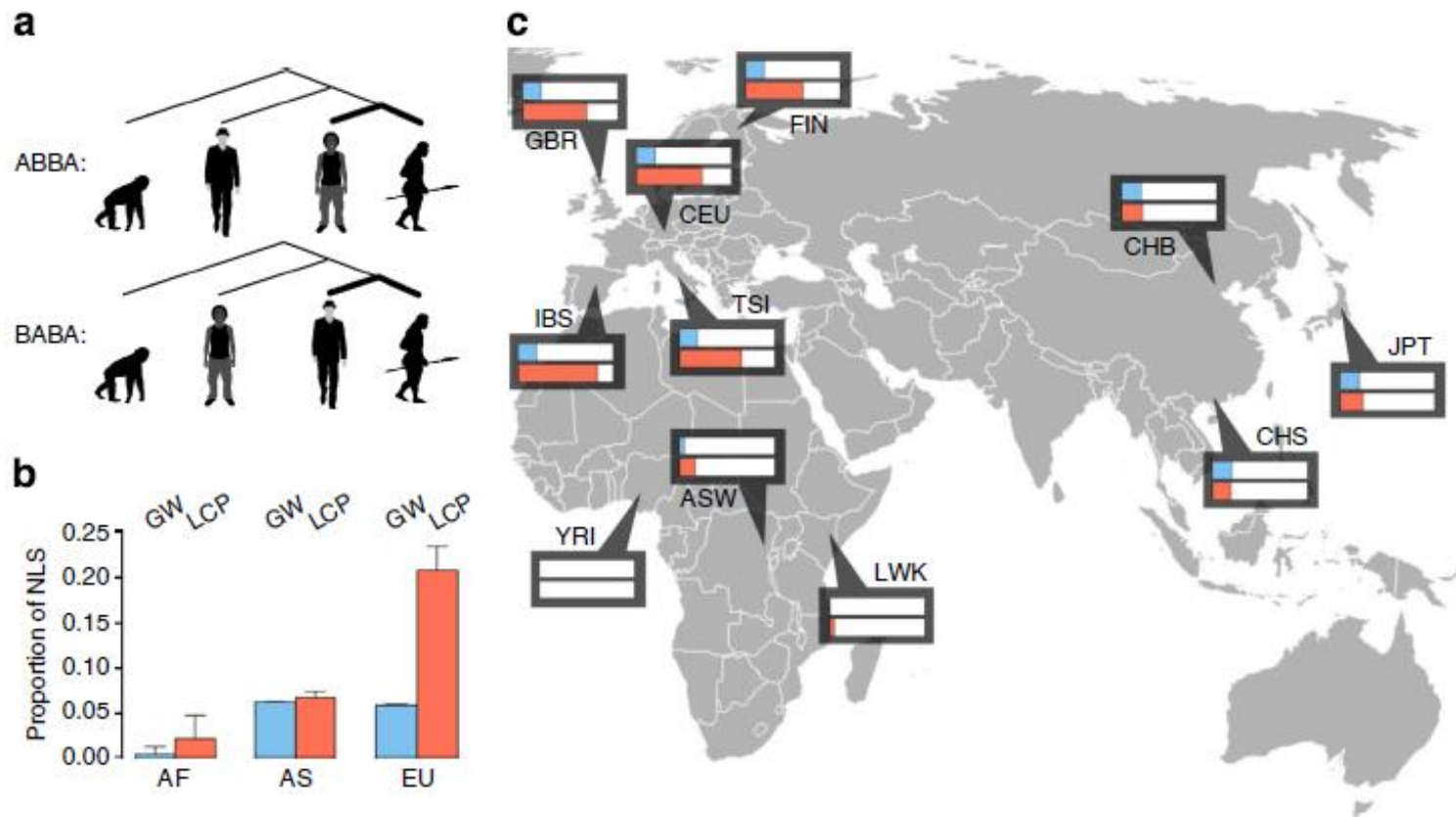


Ряд аллелей HLA-генов, доминирующих в популяциях за пределами Африки имеют неандертальское и денисовское происхождение.

Неандертальское и денисовское происхождение вариабельности OAS генов (Mendez et al., 2013)



Гены системы катаболизма липидов в европейских популяциях (Khramееva et al., 2014)



Вариант гена SLC16A11 – для коренных популяций Америки - фактор Предрасполагающий к диабету 2 типа (The SIGMA Type 2 Diabetes Consortium , 2014)

Адаптация к условиям высокогорья у тибетцев (Huerta-Sanchez et al., 2014) Ген EPAS1

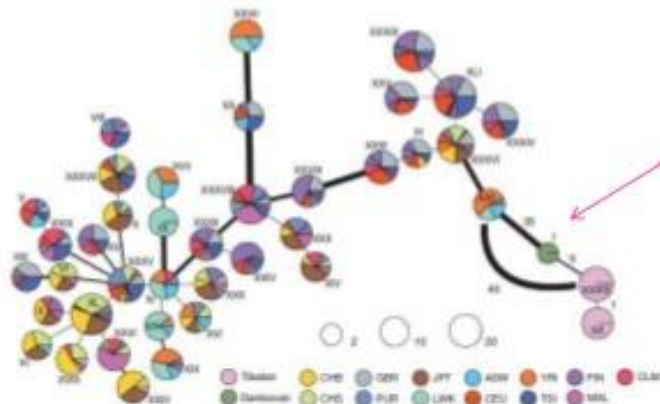
Denisovan alleles in modern Tibetans

Altitude adaptation in Tibetans caused by
introgression of Denisovan-like DNA

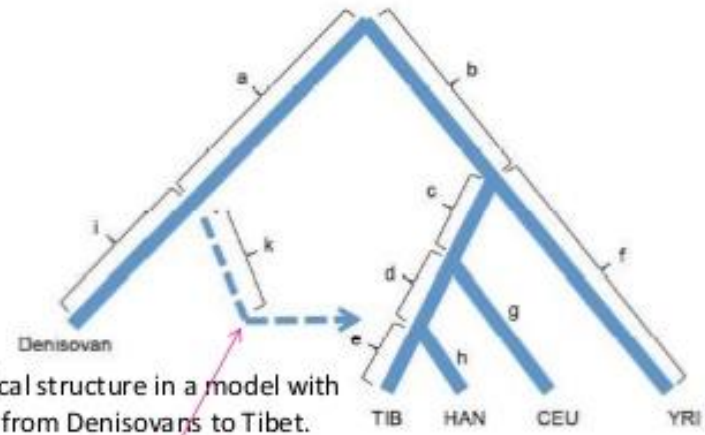
Huerta-Sanchez et al.
Nature 14 August 2014

Tibetan gene conferring high
altitude oxygen processing
is of Denisovan origin.

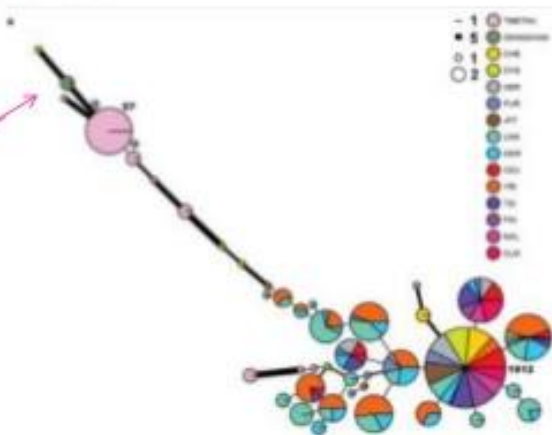
<http://www.nature.com/nature/journal/v512/n7513/full/nature13408.html#close>



Haplotype network based on the number of pairwise differences between the 40 most common haplotypes



Genealogical structure in a model with
gene flow from Denisovans to Tibet.



Haplotype network based on the number of pairwise differences between 43 unique haplotypes defined from the 20 most differentiated SNPs between Tibetans and the 14 populations (1000 Genomes Project)



Благодарю за внимание!